

LEHRBUCH

Michael Begon · Robert W. Howarth
Colin R. Townsend

Ökologie

3. Auflage

Springer Spektrum

Ökologie

Michael Begon
Robert W. Howarth
Colin R. Townsend

Ökologie

3. Auflage

Aus dem Amerikanischen übersetzt
von Andreas Held

Springer Spektrum

Michael Begon
Department of Zoology
University of Liverpool
Liverpool
Großbritannien

Colin R. Townsend
Dept. of Zoology
University of Otago
Dunedin
Neuseeland

Robert W. Howarth
Department of Ecology
Cornell University
Ithaca
New York
USA

ISBN 978-3-662-49905-4 ISBN 978-3-662-49906-1 (ebook)

Übersetzung der amerikanischen Ausgabe: Essentials of Ecology von Michael Begon, Robert W. Howarth und Colin R. Townsend, erschienen bei John Wiley & Sons, Inc. (C) 2014, 2012 John Wiley & Sons, Inc. Alle Rechte vorbehalten.

DOI 10.1007/978-3-662-49906-1

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

Springer Spektrum
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1998, 2009, 2017
Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.
Ursprünglich erschienen unter dem Titel „Essentials of Ecology". Copyright © 2014, 2012 John Wiley & Sons, Inc. All Rights Reserved. This translation is published under license with the original publisher John Wiley & Sons, Inc.
Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.
Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen da von aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag, noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen.

Planung: Stefanie Wolf
Einbandabbildung: „Tertiärweiher" hinter dem Institut für Geologie der Universität Heidelberg.
Foto: Merlet Behncke-Braunbeck
Eröffnungsfotos der Buchteile: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de

Gedruckt auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier

Springer ist Teil von Springer Nature
Die eingetragene Gesellschaft ist Springer-Verlag GmbH Berlin Heidelberg

Vorwort

Mit diesem Buch hoffen wir, Ihnen – den Lesern – etwas von unserer Faszination über die Komplexität der Natur vermitteln zu können, doch müssen wir auch ein eher düsteres Thema ansprechen: die Zerstörung unserer natürlichen Umwelt und damit der Leistungen, die sie uns bietet. Dieses Buch soll zur ökologischen Bildung beitragen und dafür sorgen, dass jeder von uns in der Lage ist, sich an politischen Debatten zu beteiligen und an der Lösung der ökologischen Probleme mitzuwirken, die wir in das neue Jahrtausend mitgenommen haben. Wir hoffen, unser Buch dazu einen Beitrag leisten.

Die Entstehungsgeschichte dieses Buches geht zurück auf unser großes Werk *Ecology: from individuals to ecosystems* (Begon et al., 4. Aufl. 2006), das eine umfassendere Abhandlung zur Ökologie darstellt. Dieses Werk wird an Universitäten auf der ganzen Welt als wissenschaftliches Lehrbuch für Fortgeschrittene genutzt. Viele unserer Kollegen haben sich jedoch eine knappere Darstellung gewünscht, welche die wesentlichen Grundzüge des Themas behandelt. Das hat uns veranlasst, ein völlig anderes Buch zu verfassen, das sich mit klarer Zielstellung an eine andere Leserschaft richtet: an all jene, die ein ganzes Semester lang einen Anfängerkurs über die Grundzüge der Ökologie belegen. Wir hoffen, dass es uns gelingt, zumindest einige Leser so zu begeistern, dass sie anschließend auch das große Werk zur Hand nehmen und in die umfangreiche Literatur zur Ökologie eintauchen.

In dieser vierten Auflage von *Ökologie* haben wir weiter daran gearbeitet, den Text einschließlich der mathematischen Themen noch zugänglicher zu machen. Außerdem haben wir den Stoff auf den neuesten Stand gebracht und die Themen Ökosystemforschung und Biogeochemie weiter ausgebaut. Die vorliegende Auflage deckt ausführlich sowohl die terrestrische als auch die aquatische Ökologie ab und wir haben uns bemüht aufzuzeigen, dass ökologische Prinzipien für beide Formen von Lebensräumen gleichermaßen gelten. Obwohl wir einige Themen in der vierten Auflage ausführlicher behandeln, haben wir sehr darauf geachtet, den Umfang des Buches nicht zu vergrößern. Wir wollten unbedingt, dass das Buch leicht lesbar bleibt.

Die Ökologie ist ein lebendiges Fachgebiet. Dies spiegelt sich darin wider, dass wir buchstäblich Hunderte von neuen Studien berücksichtigt haben. Manche Leser werden vor allem an den grundlegenden Prinzipien der Funktionsweise von Ökosystemen interessiert sein, andere werden gerne mehr über die ökologischen Probleme erfahren wollen, die durch Aktivitäten des Menschen verursacht werden. Sowohl auf die grundlegenden als auch auf die angewandten Aspekte der Ökologie legen wir großen Wert – beide lassen sich ohnehin nicht klar voneinander trennen. Allerdings haben wir uns entschlossen, zunächst systematisch die Grundlagen einer Thematik zu behandeln, und zwar aus einem ganz bestimmten Grund. Wir können das Ausmaß der Probleme, mit denen wir konfrontiert sind – nicht nachhaltige Nutzung ökologischer Ressourcen, Umweltverschmutzung, Aussterben von Arten, Verlust der natürlichen Biodiversität –, sowie die Maßnahmen zur Lösung dieser Probleme nur dann begreifen, wenn wir die ökologischen Grundlagen verstanden haben.

Das Buch besteht aus fünf Teilen. In der Einführung befassen wir uns mit zwei Grundlagen des Themas, die in Lehrbüchern häufig vernachlässigt werden. ► Kapitel 1 soll nicht nur aufzeigen, was Ökologie bedeutet, sondern auch, wie Ökologen ihr Fach in der Praxis betreiben:

wie ökologische Erkenntnisse erlangt werden, was wir bereits wissen – und, mindestens ebenso wichtig, was wir bislang noch nicht verstehen –, und wie dieses ökologische Verständnis dazu beitragen kann, Vorhersagen zu treffen und Probleme zu lösen. Anschließend stellen wir den evolutionären Hintergrund der Ökologie vor und zeigen, wie wichtig ein umfassendes Verständnis der Evolutionsbiologie für Ökologen ist, um ökologische Muster und Prozesse in der Natur besser zu begreifen (▶ Kap. 2).

Ein Lebensraum wird dann für eine bestimmte Art bewohnbar, wenn es ihr gelingt, die dort herrschenden physikalisch-chemischen Umweltbedingungen zu tolerieren, und wenn sie dort die für sie notwendigen Ressourcen vorfindet. Im zweiten Teil des Buches befassen wir uns mit Umweltbedingungen und Ressourcen – und zwar zum einen mit ihrem Einfluss auf einzelne Arten (▶ Kap. 3) und zum anderen mit ihren Auswirkungen auf die Zusammensetzung und Verbreitung von Lebensgemeinschaften und Ökosystemen aus vielen Arten, beispielsweise in Wüsten, Regenwäldern, Flüssen, Seen und Meeren (▶ Kap. 4).

Der dritte Teil des Buches (▶ Kap. 5–8) befasst sich systematisch mit der Ökologie von einzelnen Individuen und von Populationen, mit Kapiteln über Geburt, Tod und Wanderbewegungen (▶ Kap. 5), interspezifische Konkurrenz (▶ Kap. 6) sowie Prädation, Weidegang und Krankheiten (▶ Kap. 7). Außerdem enthält dieser Teil ein Kapitel über molekulare und evolutionäre Ökologie (▶ Kap. 8). Dieses hatten wir erstmals in der dritten Auflage auf Anregung einiger Leser ergänzt, die der Meinung waren, dass dieses Buch zwar von evolutionären Ideen durchdrungen sei, die evolutionären Aspekte aber dennoch nicht so ausführlich berücksichtigt seien, wie es für ein Lehrbuch auf diesem Niveau sinnvoll ist.

Im vierten Teil (▶ Kap. 9–11) bewegen wir uns auf den hierarchischen Ebenen der Ökologie nach oben und betrachten Lebensgemeinschaften aus vielen Populationen und Ökosysteme, bei denen wir unser Augenmerk auf den Stoff- und Energiefluss innerhalb und zwischen den Systemen richten.

Ausgestattet mit dem Wissen und Verständnis ökologischer Grundlagen wenden wir uns schließlich angewandten Aspekten der Ökologie und einigen der großen Umweltprobleme unserer Zeit zu. Unsere Zielsetzung in diesen letzten Kapiteln lautet nicht, diese Umweltprobleme umfassend abzudecken. Vielmehr wollen wir veranschaulichen, wie die Ökologie dazu beitragen kann, diese Probleme besser zu verstehen und sie möglicherweise zu lösen. Wir befassen uns in ▶ Kap. 12 mit den globalen biogeochemischen Kreisläufen, etwa dem globalen Kohlendioxidkreislauf und damit, wie dramatisch sich dieser durch die Nutzung fossiler Brennstoffe und andere anthropogene Einflüsse verändert hat. Im Kapitel über Naturschutzbiologie (▶ Kap. 13) stellen wir ein ganzes Arsenal an Möglichkeiten vor, die dazu beitragen könnten, gefährdete Arten vor dem Aussterben zu bewahren und zumindest einen Teil der Biodiversität der Natur für unsere Nachkommen zu erhalten. Im abschließenden Kapitel geht es um die Ökologie des Menschen: Bevölkerungswachstum, Krankheiten und Versorgung mit Nahrung (▶ Kap. 14). Darin beleuchten wir aus ökologischer Sicht das Bevölkerungsproblem, Auswirkungen auf die menschliche Gesundheit sowie die Nachhaltigkeit von Landwirtschaft und Fischerei.

Einige didaktische Besonderheiten sollen Ihnen das Verständnis erleichtern:

- Zu Beginn jedes Kapitels ist eine Reihe von Schlüsselkonzepten aufgeführt, die Sie verstanden haben sollten, bevor Sie zum nächsten Kapitel übergehen.

- Prägnante Hinweise in der Randspalte sollen als Orientierungspunkte dienen, wo Sie sich im Kapitel gerade be nden – auch bei der Wiederholung des Sto es können diese eine nützliche Hilfe sein.
- Am Ende jedes Kapitels nden sich eine Zusammenfassung sowie eine Reihe von Aufgaben zur Wiederholung, darunter auch einige anspruchsvolle Aufgaben.
- Außerdem gibt es drei verschiedene Typen von Exkursen:
  - „Historische Meilensteine“: Hier werden einige markante Meilensteine in der Entwicklung der Ökologie vorgestellt.
  - „Quantitative Aspekte“: In diesen Exkursen werden gesondert mathematische und quantitative Aspekte der Ökologie behandelt, sodass diese in Ruhe separat betrachtet werden können, ohne den Lese uss unnötig zu beeinträchtigen.
  - „Aktueller ÖKOn ikt“: Diese Exkurse gehen auf einige Probleme der angewandten Ökologie ein, insbesondere solche mit gesellscha licher oder politischer Dimension – was häu g der Fall ist. Am Ende dieser Exkurse werden Sie aufgefordert, sich mit einigen ethischen Fragen auseinanderzusetzen, die mit dem Wissen in Zusammenhang stehen, welches Sie in diesem Buch erwerben.

Ein wichtiges weiteres didaktisches Element des Buches ist die begleitende Webseite, zugänglich über die Adresse www.wiley.com/college/begon. Hier finden Sie leichten Zugang zu einer ganzen Reihe von Quellen, die das Studium unterstützen und den Inhalt dieses Buches ergänzen, unter anderem zu jedem Kapitel des Buches Multiple-Choice-Fragen zur Selbstüberprüfung, ein interaktives Tutorium, das Ihnen helfen soll, die Verwendung von mathematischen Modellen in der Ökologie besser zu verstehen, hoch aufgelöste Versionen der Abbildungen dieses Buches, die Dozenten zur Vorbereitung ihrer Vorlesungen nutzen können, sowie ein Glossar zu diesem Buch und für Begriffe aus dem Bereich Ökologie allgemein.

Inhaltsverzeichnis

I Einführung

1 Ökologie in Forschung und Praxis 3
1.1 Was ist Ökologie? 4
1.2 Ökologische Untersuchungsebenen, Vielfalt der Forschungsansätze und wissenschaftliche Exaktheit 7
1.3 Ökologie in der Praxis 20

2 Der evolutionäre Hintergrund der Ökologie 35
2.1 Evolution durch natürliche Selektion 36
2.2 Evolution innerhalb von Arten 39
2.3 Die Ökologie der Artbildung 50
2.4 Die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Evolution und Verbreitung von Arten 59
2.5 Kontinentaldrift, parallele und konvergente Evolution 61
2.6 Fazit 65

II Umweltbedingungen und Ressourcen

3 Abiotische Umweltbedingungen und die Verfügbarkeit von Ressourcen 71
3.1 Umweltbedingungen 72
3.2 Ressourcen für photosynthesebetreibende Organismen 85
3.3 Heterotrophe und ihre Ressourcen 99
3.4 Die Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz um Ressourcen 107
3.5 Umweltfaktoren, Ressourcen und ökologische Nische 110

4 Klima und die Biome der Erde 115
4.1 Die klimatischen Bedingungen auf der Erde 116
4.2 Terrestrische Biome 122
4.3 Aquatische Ökosysteme auf den Kontinenten 136
4.4 Marine Biome 143

III Individuen und Populationen

5 Geburt, Tod und Wanderbewegungen 155
5.1 Populationen und Individuen, Geburt und Tod 156
5.2 Lebenszyklen 160
5.3 Quantitative Erfassung von Geburt und Tod: Lebenstafeln und Fruchtbarkeitstabellen 166
5.4 Ausbreitung und Wanderbewegungen 174

5.5 Die Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Populationen 179
5.6 Lebenszyklusstrategien 185

6 Interspezifische Konkurrenz 195
6.1 Ökologische Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz 196
6.2 Evolutionäre Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz 212
6.3 Interspezifische Konkurrenz und die Struktur von Lebensgemeinschaften 217
6.4 Welche Bedeutung hat interspezifische Konkurrenz in der Praxis? 222

7 Prädation, Weidegang und Krankheiten 233
7.1 Was verstehen wir unter Prädation? 234
7.2 Biologische Fitness und Abundanz der Beuteorganismen 235
7.3 Die Feinheiten der Prädation 239
7.4 Verhalten von Prädatoren: Nahrungssuche und Übertragung von Parasiten 246
7.5 Prädation und Populationsdynamik 252
7.6 Prädation und die Struktur von Lebensgemeinschaften 265

8 Molekulare und evolutionäre Ökologie 273
8.1 Molekulare Ökologie: Unterschiede innerhalb und zwischen Arten 274
8.2 Coevolutionäres Wettrüsten 283
8.3 Mutualistische Wechselbeziehungen 291

IV Lebensgemeinschaften und Ökosysteme

9 Von Populationen zu Lebensgemeinschaften 307
9.1 Vielfältige Determinanten der Populationsdynamik 308
9.2 Ausbreitung, Habitatfragmente und die Dynamik von Metapopulationen 318
9.3 Zeitliche Muster in der Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften 325
9.4 Nahrungsnetze 338

10 Muster des Artenreichtums 355
10.1 Quantitative Erfassung von Artenreichtum und Diversität 356
10.2 Räumlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen 360
10.3 Zeitlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen 372
10.4 Fläche und Abgelegenheit von Habitaten: Inselbiogeografie 377
10.5 Gradienten des Artenreichtums 382

11 Energie- und Stofffluss durch Ökosysteme 391
11.1 Die Rolle der Energie in der Ökologie 393
11.2 Geografische Muster der Primärproduktivität 394
11.3 Limitierende Faktoren für die terrestrische Primärproduktivität 397
11.4 Limitierende Faktoren für die aquatische Primärproduktivität 403
11.5 Das Schicksal der Primärproduktion 413
11.6 Der Prozess der Zersetzung 420
11.7 Stofffluss durch Ökosysteme 423
11.8 Nährstoffbudgets und Kreisläufe in der Größenordnung von Ökosystemen 425

V Angewandte Aspekte der Ökologie

12 Globale biogeochemische Kreisläufe und ihre Veränderung durch den Menschen 437
12.1 Was ist Biogeochemie? 438
12.2 Der globale Kohlendioxidkreislauf 440
12.3 Der globale Methankreislauf 452
12.4 Der Stickstoffkreislauf in globalem und regionalem Maßstab 460

13 Naturschutzbiologie 473
13.1 Warum Naturschutz wichtig ist 474
13.2 Kleine Populationen 476
13.3 Bedrohungen der Biodiversität 483
13.4 Naturschutz in der Praxis 497
13.5 Ökosystemdienstleistungen 513

14 Die Ökologie des Menschen: Bevölkerungswachstum, Krankheiten und Versorgung mit Nahrung 521
14.1 Der Verbrauch ökologischer Ressourcen durch den Menschen 522
14.2 Das Problem des Bevölkerungswachstums 523
14.3 Ökologie und Gesundheit des Menschen 530
14.4 Kunstdünger und die Intensivierung der Landwirtschaft 535
14.5 Monokulturen, Schädlinge und Pestizide in der Landwirtschaft 539
14.6 Globaler Flächenverbrauch und andere Einschränkungen für eine weitere Intensivierung der Landwirtschaft 549
14.7 Nahrungsversorgung durch Fischerei und Aquakultur 556

Serviceteil 567
Literatur 568
Stichwortverzeichnis 587

Danksagung

Es ist uns eine Freude, all denjenigen unseren Dank auszusprechen, die uns bei der Planung und beim Schreiben dieses Buches unterstützt haben. Wir danken Bob Campbell und Simon Rallison, die unser Vorhaben mit der ersten Au age dieses Buches auf den Weg gebracht haben, sowie Nancy Whilton und Irene Herlihy für ihre ausgezeichnete Koordinierung des Projekts. Bei der zweiten Au age erleichterten uns Nathan Brown (Blackwell, USA) und Rosie Hayden (Blackwell, UK) den Weg vom Manuskript zum fertigen Druck. Für die dritte Au age möchten wir uns besonders bei Nancy Whilton und Elizabeth Frank in Boston dafür bedanken, dass sie uns davon überzeugt haben, erneut unsere Sti e in die Hand zu nehmen (natürlich nicht wörtlich gemeint). Auch hier begleitete uns wieder Rosie Hayden durch die Produktion, unterstützt von Jane Andrew und Ward Cooper. Für diese vierte Au age bedanken wir uns bei Rachel Frank (Wiley, USA), dass sie den Ball ins Rollen brachte und einen von uns (RWH) als neuen Autor gewinnen konnte. Weiterhin gilt unser Dank Elisa Adams für ihre hervorragende Unterstützung bei der Überarbeitung des Textes, Chloe Mo ett, Elizabeth Baird, MaryAnn Price und Lisa Torri (Precision Graphics) für ihr wachsames Auge bei der Herstellung sowie dem gesamten Team von Wiley für sein großes Engagement, seine stets gute Laune und die Einstellung „alles ist machbar".

Leider müssen wir die traurige Mitteilung machen, dass unser langjähriger Mentor und Mitarbeiter John Harper, Autor bei den ersten drei Au agen dieses Buches, 2009 verstorben ist. Wir sind ihm zu ganz besonderem Dank verp ichtet, der weit über die ehemalige gemeinsame Autorenscha für dieses Buch hinausgeht und in alle Aspekte unseres Lebens als Ökologen berührt. Wir vermissen ihn schmerzlich.

Colin Townsend, Hauptautor bei den ersten drei Au agen der *Ökologie*, ist aus der Tretmühle der Überarbeitung ausgestiegen und hat uns die Leitung bei dieser vierten Au age überlassen. Er hat dieses Buch bleibend mitgeprägt und wir zollen ihm dankend Anerkennung für seinen enormen Beitrag zu dieser Reihe.

Dankbar sind wir auch folgenden Kolleginnen und Kollegen für ihre konstruktiven Anregungen zu den ersten Entwürfen von einem oder mehreren Kapiteln dieser oder früherer Auflagen sowie für wichtige Ratschläge und Hinweise: William Ambrose (Bates College), Vickie Backus (Middlesbury College), James Cahill (University of Alberta), Liane Cochrane-Sta ra (Saint Xavier University), Mark Davis (Macalester College), Tim Crews (e Land Institute), Kevin Dixon (Arizona State University, West), Stephen Ellner (Cornell University), Alex Flecker (Cornell University), Bruce Grand (Widener University), Christie Goodale (Cornell University), Don Hall (Michigan State University), Jenny Hodgson (University of Liverpool), Greg Hurst (University of Liverpool), William Kirk (Keele University, UK), Hans deKroon (Universiteit Nijmegen), Zen Lewis (University of Liverpool), Sara Lindsay (Scripps Institute of Oceanography), James Maki (Marquette University), George Middendorf (Howard University), Paul Mitchell (Sta ordshire University, UK), Tim Mousseau (University of South Carolina), Katie O'Reilly (University of Portland), Clayton Penniman (Central Connecticut State University), Tom Price (University of Liverpool), Jed Sparks (Cornell University), Catherine To (UC Davis), David Tonkyn (Clemson University), Saran Twombly (University of Rhode Island), Jake Weltzin (University of Tennessee, Knoxville) und Alan Wilmot (University of Derby, UK).

Nicht zuletzt möchte wir uns gerne ganz besonders bei unseren Ehefrauen und Familien dafür bedanken, dass sie uns immer unterstützt haben, uns zugehört oder uns ignoriert haben, eben genau so, wie es gerade erforderlich war – herzlichen Dank Linda sowie Roxanne und Marina.

Michael Begon
Liverpool, UK

Robert Howarth
Ithaca, NY, USA

Einführung

Kapitel 1 Ökologie in Forschung und Praxis – 3

Kapitel 2 Der evolutionäre Hintergrund der Ökologie – 35



Eröffnungsfoto: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de

Ökologie in Forschung und Praxis

1.1 Was ist Ökologie? – 4

1.2 Ökologische Untersuchungsebenen, Vielfalt der Forschungsansätze und wissenschaftliche Exaktheit – 7

1.3 Ökologie in der Praxis – 20

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- erklären können, wie Ökologen versuchen, ökologische Phänomene zu beschreiben und zu verstehen, und wie sie aufbauend auf diesen Erkenntnissen versuchen, Vorhersagen zu treffen sowie steuernd und regulierend einzugreifen.
- die Vielfalt räumlicher und zeitlicher Ebenen beschreiben können, auf denen sich ökologische Phänomene abspielen.
- erläutern können, wie Ökologen mithilfe von Beobachtungen, Freiland- und Laborexperimenten sowie mathematischen Modellen wissenschaftliche Erkenntnisse erlangen.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_1

1

Von Ökologie hat heutzutage fast jeder schon einmal etwas gehört und die meisten Menschen erachten sie für wichtig – auch wenn sie sich über die exakte Bedeutung des Begriffs oft nicht im Klaren sind. Dass Ökologie wichtig ist, steht außer Zweifel, aber das macht es sogar noch bedeutsamer, dass wir verstehen, was Ökologie ist und wie ökologische Forschung funktioniert.

1.1 Was ist Ökologie?

Die ersten Ökologen

Die Frage „Was ist Ökologie?“ könnten wir beantworten, indem wir uns die verschiedenen dafür vorgeschlagenen De nitionen näher ansehen und daraus die beste auswählen (▶ Exkurs 1.1). Während sich De nitionen der Ökologie durch prägnante und präzise Formulierung auszeichnen und sich dadurch gut zur Vorbereitung auf eine Prüfung eignen, vermitteln sie leider kaum etwas von der Essenz und vom Reiz dieses Fachgebiets. Deshalb ist es sehr viel ergiebiger, statt der einen Frage nach der Definition mehrere provokantere Fragen zu stellen: „Was machen Ökologen überhaupt?“, „Woran sind Ökologen interessiert?“ und „Wo liegt der Ursprung der Ökologie?“.

Die Ökologie kann für sich beanspruchen, die älteste Wissenscha zu sein, denn schon die ersten primitiven Menschen müssen in gewisser Weise Ökologen gewesen sein, angetrieben durch die

Exkurs 1.1 Historische Meilensteine

Definitionen für Ökologie

Die erste Definition für den Begriff **Ökologie** lieferte 1866 Ernst Haeckel, ein enthusiastischer und einflussreicher Anhänger von Charles Darwin. Für ihn war Ökologie „die gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt“. Sehr deutlich wird das Wesen dieser Definition in einer frühen Diskussion der Teilgebiete der Biologie von Burdon-Sanderson (1893). Danach ist Ökologie „die Wissenschaft, die sich mit den äußeren Beziehungen von Pflanzen und Tieren untereinander sowie mit ihren früheren und heutigen Lebensbedingungen“ befasst – und steht damit im Gegensatz zur Physiologie (den inneren Beziehungen) und zur Morphologie (dem Bau). In den Jahren nach Haeckel entwickelten sich die Ökologie der Pflanzen und die der Tiere auseinander. Einflussreiche Werke definierten Ökologie als „jene Beziehungen von Pflanzen mit ihrer Umgebung und untereinander, die direkt auf Lebensraumunterschieden zwischen den Pflanzen beruhen“ (Tansley 1904); oder als die Wissenschaft, „die sich hauptsächlich damit befasst, was man als Soziologie und Ökonomie der Tiere bezeichnen könnte, und weniger mit ihren strukturellen und sonstigen Anpassungen“ (Elton 1927). Botaniker und Zoologen sind sich jedoch schon seit Langem einig, dass Pflanzenökologie und Tierökologie zusammengehören und neuere Definitionen für Ökologie schließen sämtliche Organismen ein, also neben Pflanzen und Tieren auch Bakterien, Archaeen, Algen und Pilze. Die meisten modernen Definitionen betonen die Beziehungen zwischen Organismen untereinander. So definierten beispielsweise zwei Lehrbücher aus den 1970er-Jahren Ökologie als „die Untersuchung der natürlichen Umwelt, im Besonderen der Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umgebung“ (Ricklefs 1973) sowie als „wissenschaftliche Untersuchung der Wechselwirkungen, welche die Verbreitung und Abundanz von Organismen bestimmen“ (Krebs 1972). Gewiss umfasst die Ökologie die Erforschung von Organismen und deren Wechselbeziehungen, aber viele Ökologen halten solche Definitionen, die sich ausschließlich auf diese Wechselbeziehungen sowie auf die Verbreitung und Abundanz von Organismen beziehen, für zu eng gefasst. Ökologen erforschen auch die Wechselbeziehungen zwischen Lebewesen und ihrer physikalischen Umwelt, indem sie beispielsweise untersuchen, wie sich Organismen auf die Stoffflüsse in der Natur auswirken. Ein Beispiel hierfür ist der Ausstoß an Kohlendioxid durch einen Wald. Von Mitte des 20. Jahrhunderts an setzte sich der amerikanische Ökologe E. P. Odum (1953) für eine breitere Definition von Ökologie ein: „Die Erforschung von Struktur und Funktion der Natur, welche auch die Lebewesen umfasst.“ Vielen war diese Definition zu weit gefasst, weil Geologen und Meteorologen ebenfalls strukturelle und funktionelle Aspekte der Natur erforschen. Im Jahr 1992 betonte Likens, es sei unumgänglich, dass die Definition für Ökologie „die Wechselbeziehungen zwischen Organismen und der Umwandlung sowie dem Fluss von Energie und Stoffen“ beinhalte. Dem schließen wir uns an und definieren Ökologie in diesem Buch als:

» *Die wissenschaftliche Untersuchung der Verbreitung und Abundanz von Organismen, der Wechselbeziehungen, welche dieser Verbreitung und Abundanz zugrunde liegen, sowie der Wechselbeziehungen zwischen Organismen und der Umwandlung und dem Fluss von Energie und Stoffen.*

Notwendigkeit zu verstehen, wann und wo sie ihre Nahrung finden und ihren (nichtmenschlichen) Feinden begegnen. Die ersten Ackerbauern müssen sogar noch fortschrittlicher gewesen sein und Kenntnisse darüber gehabt haben, wie sie ihre kultivierten Nahrungsquellen bewirtscha en müssen. Diese frühen Ökologen waren also **angewandte Ökologen**: Sie versuchten, Erkenntnisse über die Verbreitung, Abundanz und Produktivität von Organismen zu erlangen, um diese dann zu ihrem eigenen Nutzen anzuwenden. Die heutigen angewandten Ökologen teilen immer noch viele dieser Interessen: Ihr Ziel ist herauszu nden, wie man der Natur auf nachhaltige Weise das Optimum an Nahrungsmitteln entnehmen kann; wie sich durch optimalen Anbau von kultivierten P anzen oder optimale Haltung von Nutztieren die höchsten Erträge erzielen lassen; wie man der menschlichen Ernährung dienende Organismen am besten vor ihren natürlichen Feinden schützen kann; und wie sich die Populationen von Krankheitserregern und Parasiten, die auf Kosten des Menschen leben, in Schranken halten lassen.



Abb. 1.1 Charles Elton (1900–1991), einer der Gründerväter der Ökologie. Sein erstes Buch war *Animal ecology* (1927), aber ebenso einflussreich war sein Werk *The ecology of invasions by animals and plants* (1957) (mit freundlicher Genehmigung von Robert Elton, nach Breznak 1975)

Grundlagenforschung und angewandte Wissenschaft

Seit etwa einem Jahrhundert jedoch, seit Ökologen selbstbewusst genug sind, sich selbst als solche zu bezeichnen, beinhaltet die Ökologie nicht nur angewandte Forschung, sondern auch Grundlagenforschung, „reine" Wissencha . Als einer der Gründerväter der Ökologie gilt E. G. Tansley. Sein Hauptaugenmerk lag darauf, jene Mechanismen zu begreifen – um des reinen Verständnisses willen –, welche der Struktur und Zusammensetzung verschiedener P anzengesellscha en zugrunde liegen. Als er im Jahr 1904 in Großbritannien über *e problems of ecology* schrieb, äußerte er sich vor allem besorgt darüber, dass die Ökologie tendenziell weitgehend in einem deskriptiven und unsystematischen Stadium verharre (indem sich beispielsweise immer mehr Beschreibungen von Lebensgemeinscha en anhäufen ohne Kenntnisse darüber, ob diese nun typisch, nur temporär oder was auch immer seien) und sich viel zu selten weiterführende experimentelle oder systematisch geplante Analysen anschlössen, die man als wissenscha lich bezeichnen könne.

In den Vereinigten Staaten fanden Tansleys Bedenken Widerhall bei F. E. Clements, einem weiteren Begründer der Ökologie, der sich im Jahr 1905 in seinem Werk *Research methods in ecology* beklagte:

> » Der Fluch der jüngsten Entwicklung, die allgemein als Ökologie bekannt ist, ist die weit verbreitete Annahme, dass jeder ökologisch arbeiten kann, ungeachtet seiner Vorbildung. Es gibt … keine irrtümlichere Annahme als diese.

Andererseits wurde die Notwendigkeit, in der angewandten Ökologie auf den theoretischen Grundlagen der Ökologie aufzubauen, in der Einleitung zu Charles Eltons *Animal ecology* (1927; Abb. 1.1) deutlich:

> » Der Ökologie steht eine große Zukunft bevor. … Ein Tropenentomologe oder Mykologe oder Unkrautbekämpfer wird seine Aufgaben nur dann adäquat erfüllen, wenn er in allererster Linie Ökologe ist.

In der Zwischenzeit wurde dieses Nebeneinander von Grundlagenforschung und angewandter

1

Wissenschaft beibehalten und ausgebaut. Viele angewandte Forschungsgebiete wie Forstwissenschaft, Agrarwissenschaft und Fischereibiologie haben ihren Teil zur Entwicklung der Ökologie beigetragen; gleichzeitig wurde ihre eigene Entwicklung durch ökologische Ideen und Forschungsansätze vorangetrieben. Involviert waren dabei sämtliche Aspekte der Ernte bzw. Bescha ung, der Produktion und des Schutzes von Nahrungsmitteln und Naturfasern. Die Geschichte der biologischen Schädlingsbekämpfung (also die Bekämpfung mithilfe der natürlichen Feinde der Schädlinge) reicht mindestens zurück bis ins alte China. Seit in den 1950er-Jahren die Schädlichkeit chemischer Pestizide immer deutlicher zutage trat, lebte das ökologische Interesse an ihr wieder enorm auf. Ab etwa der gleichen Zeit rückte auch die Ökologie der Umweltverschmutzung immer stärker ins Bewusstsein und ab den 1980er- und 1990er-Jahren kamen zu den lokalen Problematiken zunehmend solche regionaler und globaler Art hinzu. Ebenfalls in den letzten Jahrzehnten stieg das ö entliche Interesse an der Erhaltung gefährdeter Arten und der biologischen Vielfalt ganzer Regionen, und die Ökologie leistete dazu einen immer größeren Beitrag; das Gleiche gilt für die Bekämpfung von Krankheiten des Menschen und vieler anderer Arten sowie die möglichen Konsequenzen tiefgreifender anthropogener Veränderungen der Umwelt auf globaler Ebene.

Offene Fragen

Dennoch blieben im gleichen Zeitraum Antworten auf zahlreiche grundlegende ökologische Fragen aus. In welchem Ausmaß bestimmt die Konkurrenz um Nahrung, welche Arten in einem Lebensraum coexistieren können? Welche Rolle spielen Krankheiten für die Dynamik von Populationen? Warum gibt es in den Tropen mehr Arten als in den Polargebieten? Welcher Zusammenhang besteht zwischen der Produktivität von Böden und der Zusammensetzung von P anzengemeinscha en? Warum sind manche Arten eher vom Aussterben bedroht als andere? Sind Feuchtgebiete insgesamt gesehen eher Quellen oder Senken für die Emission von Treibhausgasen in die Atmosphäre? Und so weiter. Natürlich sind offene Fragen – sofern es sich um gezielte Fragen handelt – ein Symptom für die Stärke und nicht für die Schwäche einer Wissenscha . Die Ökologie ist jedoch keine einfache Wissenscha , sie zeichnet sich durch gewisse Feinheiten und ihre Komplexität aus. Das liegt unter anderem daran, dass die Ökologie in hohem Maße mit „Einzigartigkeit“ konfrontiert ist: Millionen unterschiedlicher Arten, Abermilliarden genetisch verschiedener Individuen, die alle in einer vielfältigen, sich stetig wandelnden Umwelt leben und interagieren. Der Reiz der Ökologie besteht in der Herausforderung, ein Verständnis für sehr grundlegende und o enkundige Probleme zu entwickeln – und zwar in einer Weise, welche der Einzigartigkeit und Komplexität aller Aspekte der Natur Rechnung trägt –, aber gleichzeitig versucht, innerhalb dieser Komplexität Muster zu erkennen und Vorhersagen zu tre en, statt sich von ihr überwältigen zu lassen.

Verstehen, Beschreiben, Vorhersagen und Regulieren

Kommen wir zurück zu der Frage, was Ökologen überhaupt machen. In erster Linie ist die Ökologie eine Wissenscha , daher versuchen Ökologen zu erklären und zu verstehen. In der Biologie gibt es zwei Formen von Erklärungen, proximate und ultimate – und Ökologen sind an beiden interessiert. So lässt sich beispielsweise die gegenwärtige Verbreitung und Abundanz einer bestimmten Vogelart anhand verschiedener Aspekte „erklären“: anhand der physikalischen Umgebung (der abiotischen Umwelt), welche diese Art toleriert, anhand ihrer Nahrung oder der Parasiten und der Räuber, denen sie ausgesetzt ist. Dies alles sind **proximate Erklärungen** – Erklärungen in Bezug auf das, was im Hier und Jetzt vor sich geht. Wir können jedoch auch fragen, wie diese Vogelart jene Eigenscha en entwickelt hat, die heute ihr Leben bestimmen. Die Beantwortung dieser Frage bedarf einer evolutionären Erklärung: Die **ultimate Erklärung** für die gegenwärtige Verbreitung und Abundanz dieser Vogelart beruht darauf, mit welchen ökologischen Bedingungen ihre Vorfahren konfrontiert waren (► Kap. 2).

Um einen Sachverhalt verstehen zu können, benötigen wir natürlich zunächst eine Beschreibung dessen, was wir verstehen möchten. Ökologen müssen also erst einmal beschreiben, bevor sie erklären. Am wertvollsten sind allerdings solche

Beschreibungen, die vor dem Hintergrund einer speziellen Problematik oder eines konkreten „Wissensbedarfs“ erfolgen. Bei ungezielten Beschreibungen, die lediglich um der Beschreibung willen durchgeführt werden, zeigt sich später o , dass dafür die falschen Aspekte ausgewählt wurden. An solchen Beschreibungen besteht weder in der Ökologie noch in irgendeiner anderen Wissensch Bedarf.

Ebenso versuchen Ökologen häufig, **Vorhersagen** zu tre en. Wie wird sich beispielsweise die globale Erwärmung auf die Bindung (Speicherung) von Kohlensto in natürlichen Ökosystemen auswirken? Wird sich diese Speicherung durch die Erwärmung verringern und somit zu einer noch stärkeren globalen Erwärmung führen, weil weniger Kohlendioxid aus der Atmosphäre entfernt wird? Häu g sind Ökologen daran interessiert, was mit einer Population von Organismen unter bestimmten Bedingungen passieren wird, um diese dann entsprechend dieser Vorhersagen zu bekämpfen, zu nutzen oder zu schützen. So versuchen wir beispielsweise, die Auswirkungen von Heuschreckenplagen zu minimieren, indem wir Vorhersagen tre en, wann diese voraussichtlich au reten werden, damit entsprechende Gegenmaßnahmen ergri en werden können. Wir versuchen, die maximale Ernte von Nutzp anzen zu erzielen, indem wir prognostizieren, wann die Bedingungen für diese besonders günstig, für ihre Feinde jedoch besonders ungünstig sind. Seltene Arten versuchen wir zu erhalten, indem wir Überlegungen anstellen, welche Schutzmaßnahmen zum Erreichen dieses Zieles am besten geeignet sind. In manchen Fällen lassen sich auch ohne eine eingehende Erklärung oder ein tieferes Verständnis entsprechende Vorhersagen tre en oder Maßnahmen durchführen: So ist es beispielsweise unschwer vorauszusehen, dass die Zerstörung eines Waldgebiets zum Verschwinden der dort lebenden Waldvogelarten führen wird. Was aber wird passieren, wenn das Waldgebiet nicht gänzlich zerstört, sondern in einzelne Teile fragmentiert wird, zwischen denen sich Siedlungen oder Felder ausbreiten? Wie wird sich das auf die Waldvogelarten auswirken? Aufschlussreiche Vorhersagen, präzise Prognosen sowie Voraussagen, was unter ungewöhnlichen Umständen passieren wird, lassen sich jedoch nur dann tre en, wenn wir auch erklären können und verstehen, was vor sich geht.

Daher befasst sich dieses Buch mit den folgenden emen:

- Wie können wir ökologische Erkenntnisse erlangen?
- Was wissen wir bereits und was noch nicht?
- Wie können uns ökologische Erkenntnisse helfen, Vorhersagen zu tre en sowie geeignete regulierende oder steuernde Maßnahmen zu ergreifen?

1.2 Ökologische Untersuchungsebenen, Vielfalt der Forschungsansätze und wissenschaftliche Exaktheit

Die Ökologie ist eine vielfältige Disziplin und Ökologen bedienen sich einer Vielzahl unterschiedlicher Hilfsmittel und Forschungsansätze. Später in diesem Abschnitt werden wir kurz einige Beispiele für diese Vielfalt anführen, zunächst einmal wollen wir jedoch auf drei grundlegende Punkte näher eingehen:

- Ökologische Phänomene treten auf vielen verschiedenen Ebenen auf.
- Ökologische Erkenntnisse erlangen wir aus zahlreichen unterschiedlichen Quellen.
- Die Ökologie beruht auf rein wissensch - lichen Beweisen.

Eine Frage der Ebene

Ökologische Phänomene spielen sich auf verschiedenen Ebenen ab: auf zeitlichen, räumlichen und „biologischen“. Es ist wichtig, die Ausmaße dieser Ebenen und ihre Beziehungen untereinander zu erkennen.

Die „biologische“ Ebene

Leben wird auf einer Vielzahl hierarchischer Ebenen erforscht, weite Teile der Biologie konzentrieren sich dabei auf die Ebenen von Molekülen, Organellen, Zellen, Geweben, Organen und ganzen Organismen. Ökologen befassen sich mit Ebenen, die von einzelnen Organismen über Populationen, Lebensgemeinsch en, Ökosysteme bis hin zur gesamten globalen Biosphäre reichen (Abb. 1.2).

1

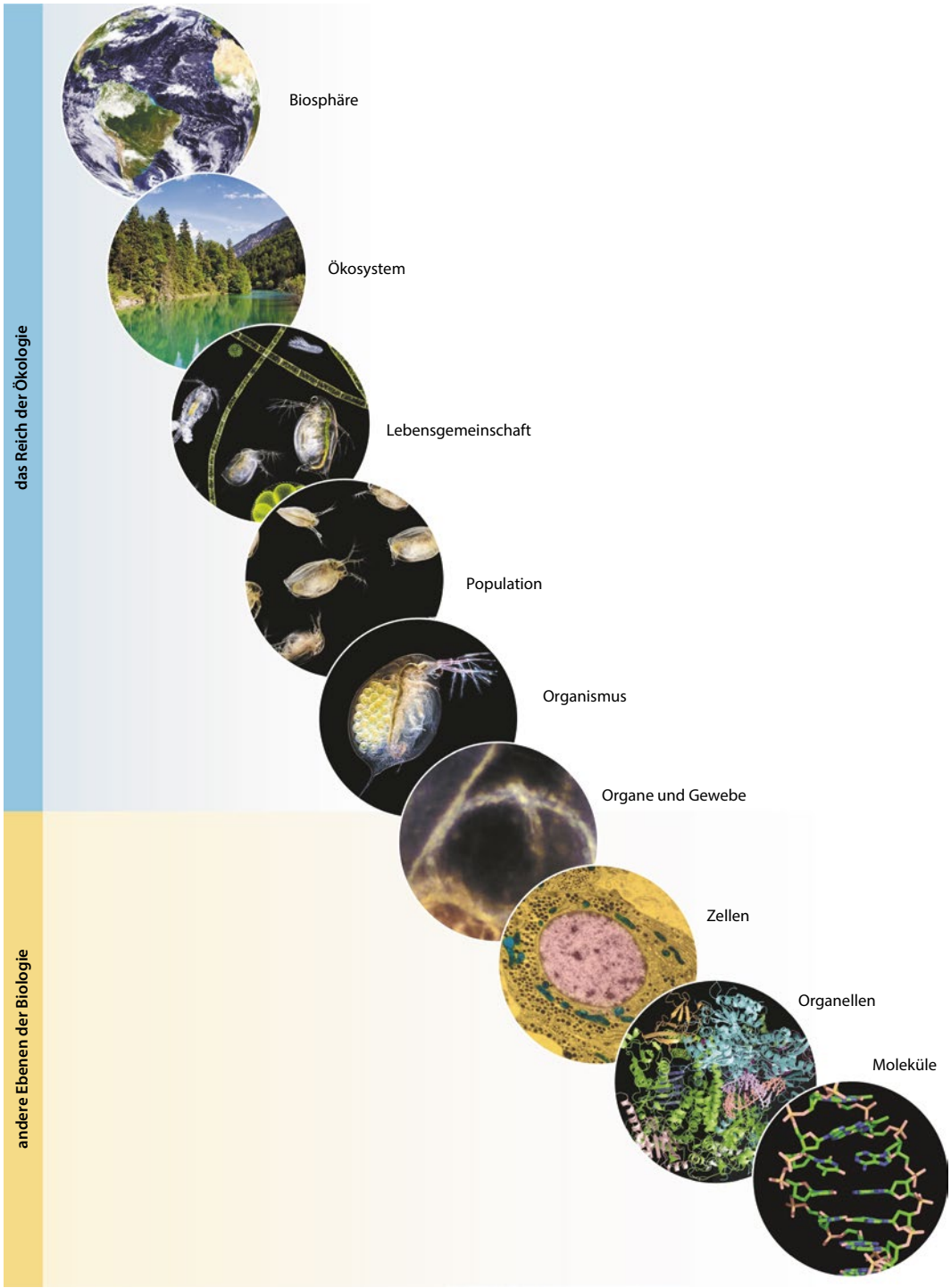


Abb. 1.2 Ökologische Forschung wird auf vielen hierarchischen Ebenen betrieben (von oben nach unten: © NASA, © Andreas Held/www.naturfoto-held.de, © Laguna Design/Science Source, © Laguna Design/Science Source, © micro_photo/iStockphoto, © Roland Birke/Peter Arnold/Getty Images, © Biophoto Associates/Science Source, © Laguna Design/Science Source, © Adam Korzekwa/istockphoto.com)

- Populationen sind funktionelle Gruppen einzelner Organismen derselben Art an einem bestimmten Ort.
- Lebensgemeinscha en (Biozönosen) bestehen aus den Populationen aller Arten an einem bestimmten Ort.
- Ökosysteme umfassen sowohl die Lebensgemeinscha en der Organismen als auch die abiotische Umwelt, in der diese leben.
- Als Biosphäre bezeichnet man die Gesamtheit allen Lebens, das in globalem Maßstab mit der abiotischen Umwelt in Wechselwirkung steht.

Auf der Ebene der Organismen befasst sich die Ökologie vor allem damit, in welcher Weise Individuen durch ihre Umwelt beein usst werden und wie sie physiologisch und in ihrem Verhalten auf diese Umwelt reagieren. Die **Populationsökologie** (engl. *population ecology*) legt ihren Schwerpunkt auf Trends und Schwankungen in der Individuenzahl einer bestimmten Art zu einem bestimmten Zeitpunkt an einem bestimmten Ort. Grundlage dafür bilden die Wechselwirkungen von Geburten- und Sterberaten sowie Interaktionen zwischen den Populationen selbst (wie etwa bei Räubern und Beute). Um die Ökologie von Lebensgemeinscha en geht es in der **Biozönologie** (Biozönoseforschung; engl. *community ecology*); sie befasst sich unter anderem mit der Frage, wie die Artenvielfalt in einem bestimmten Gebiet reguliert wird. Die **Ökosystemforschung** (engl. *ecosystem ecology*) versucht herauszu nden, wie ganze Seen, Wälder, Feuchtgebiete oder andere Gebiete der Erde in Bezug auf Energie- und Sto üsse funktionieren. Auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie – einschließlich dieser ökologischen – spielen drei allgemeingültige Regeln eine Rolle:

1. Die auf einer bestimmten Ebene beobachteten Eigenscha en ergeben sich aus dem Funktionieren der Bestandteile auf der darunterliegenden Ebene. Wie ein Gewebe funktioniert, beruht beispielsweise auf dem Funktionieren der Zellen dieses Gewebes und das Funktionieren eines Ökosystems hängt davon ab, wie dessen Lebensgemeinscha en in ihrer Wechselwirkung mit der abiotischen Umwelt funktionieren.
2. Um die mechanistischen Ursachen dafür zu verstehen, dass auf einer gegebenen Ebene der biologischen Organisation eine bestimmte Eigenscha zu beobachten ist, muss ein Wissenscha ler die jeweils darunterliegende Organisationsebene betrachten. Wenn wir wissen möchten, warum ein einzelner Organismus eine Funktionsstörung zeigt, müssen wir untersuchen, ob seine Organe funktionieren. Und um zu verstehen, was die Geburtenrate in einer Population reguliert, müssen wir uns die Fortp anzung der einzelnen Organismen ansehen.
3. Allerdings lassen sich die auf einer bestimmten Organisationsebene beobachteten Eigenscha en unter Umständen auch vorhersagen, ohne dass wir das Funktionieren auf darunterliegenden Ebenen in vollem Umfang verstehen. Diese dritte allgemeingültige Regel scheint zwar im Widerspruch zu den beiden ersten zu stehen, aber das ist nicht der Fall. Betrachten wir dazu eine Analogie aus der Physik. Bereits 1662 erkannte Boyle, dass sich bei Verdopplung des Gasdrucks das Volumen eines Gases halbiert – vorausgesetzt, die Temperatur bleibt konstant. Dieses Verhalten des Gases als Ganzes ist, wie wir heute wissen, das Resultat der Wechselwirkungen der Gasmoleküle. Doch auch schon in den Jahrhunderten bevor man von der Existenz der Moleküle wusste, hatte sich das Boyle'sche Gesetz als wertvoll erwiesen. Heute kann ein Physikochemiker das Verhalten eines Gases tatsächlich anhand der Erkenntnisse über das Verhalten der einzelnen Moleküle erklären, aber diese Erklärung ist sehr komplex und wird deshalb noch nicht einmal Bachelor-Studenten gelehrt. In ähnlicher Weise können Ökologen Muster in Ökosystemen vorhersagen, ohne alle Details der Populationsdynamik der darin lebenden Populationen zu kennen, und sie können Entwicklungen von Populationen prognostizieren, ohne detailliert zu wissen, welche Reaktionen die einzelnen Organismen zeigen.

Ein Spektrum an räumlichen Ebenen

In der belebten Welt ist kein Schauplatz zu klein und auch keiner zu groß, um nicht eine Ökologie aufzuweisen. Selbst in der Boulevardpresse liest man

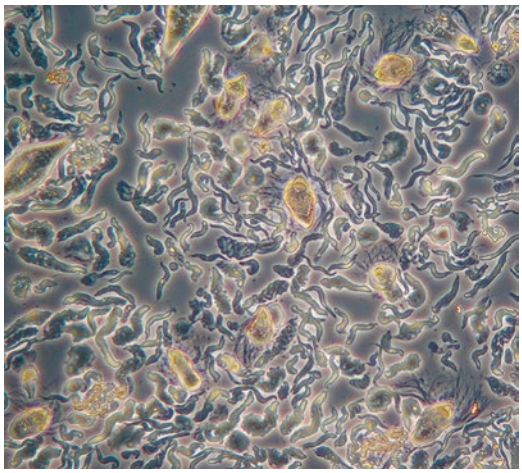


Abb. 1.3 Die vielfältige Lebensgemeinschaft im Verdauungstrakt einer Termite. Aufgrund ihrer mutualistischen Beziehungen (▶ Kap. 8) mit einer Vielfalt von Mikroben, die in ihrem Verdauungstrakt leben, können Termiten Lignin und Cellulose aus Holz abbauen (© Shigeharu Moriya, Riken Institute)

immer häufiger vom globalen Ökosystem und es steht außer Frage, dass sich bestimmte ökologische Probleme nur in diesem sehr großen Maßstab untersuchen lassen. Dazu gehören beispielsweise die Wechselwirkungen zwischen den Meeresströmungen und der Fischerei, zwischen Klimamustern und der Ausbreitung von Wüsten und tropischen Regenwäldern oder zwischen dem erhöhten Kohlendioxidgehalt in der Atmosphäre (von der Verbrennung fossiler Brennsto e) und dem globalen Klimawandel.

Das andere Extrem ist eine einzelne Zelle, um deren Ressourcen zwei Populationen von Pathogenen konkurrieren. Auf einer etwas höheren räumlichen Ebene ist der Verdauungstrakt einer Termite der Lebensraum für Bakterien, Protozoen und andere Arten (Abb. 1.3). Diese bilden eine Lebensgemeinscha , deren Diversität mit der eines tropischen Regenwaldes im Hinblick auf die Artenvielfalt der dort lebenden Organismen, der vielfältigen Interaktionen zwischen ihnen und sogar bezüglich der Tatsache, dass wir von den meisten der beteiligten Organismen bislang noch nicht wissen, welcher Art sie angehören, vergleichbar ist. Zwischen diese Extremen erforschen verschiedene Ökologen – oder auch derselbe Ökologe zu unterschiedlichen Zeiten – vielleicht die Bewohner von Wasseransammlungen in kleinen Baumhöhlen, von temporären Wasserstellen in der Savanne oder von großen Seen und Meeren. Andere untersuchen die Artenvielfalt von Flöhen auf verschiedenen Vogelarten, den Artenreichtum der Vögel in unterschiedlich großen Waldstücken oder die Diversität von Wäldern in verschiedenen Höhenstufen.

Ein Spektrum an zeitlichen Ebenen

In ähnlicher Weise, wie dies auf einer Reihe von räumlichen Ebenen oder auf den verschiedenen Ebenen der biologischen Hierarchie geschieht, arbeiten Ökologen auch auf unterschiedlichen zeitlichen Ebenen. Eine **ökologische Sukzession** (engl. *ecological succession*) – die sukzessive und kontinuierliche Besiedlung eines Ortes durch Populationen bestimmter Arten, einhergehend mit dem lokalen Verschwinden anderer Spezies – kann über einen längeren Zeitraum untersucht werden: vom Absetzen eines Klumpens Schafskot bis zu seiner Zersetzung (eine Sache von Wochen), von der Aufgabe einer nach Brandrodung ackerbaulich genutzten Fläche tropischen Regenwaldes (eine Sache von Jahren oder Jahrzehnten) oder von der Entstehung eines neuen Waldes auf einer Fläche, die durch den Rückzug eines Gletschers in der polaren Zone oder im Hochgebirge bis auf den nackten Fels blank geschli en wurde (eine Sache von Jahrhunderten). Migrationen kann man an Schmetterlingen im Laufe weniger Tage beobachten oder an Waldbäumen, die sich nach dem Ende der letzten Eiszeit immer noch langsam in nicht mehr vergletscherte Regionen ausbreiten.

Die Notwendigkeit von Langzeitstudien

Welcher zeitliche Maßstab für ökologische Forschungen geeignet ist, hängt davon ab, welche Fragen damit beantwortet werden sollen. Zahlreiche ökologische Studien erstrecken sich allerdings, von uns selbst initiiert, über einen kürzeren Zeitraum, als für die jeweilige Fragestellung angebracht wäre. Längere Studien verursachen höhere Kosten und erfordern mehr Engagement und Durchhaltevermögen. Die o mals nur vorübergehende finanzielle Förderung, die Ungeduld der Wissencha sgemeinde sowie die Notwendigkeit, für den Fortlauf der Karriere konkrete Forschungsaktivitäten nachzuweisen – all dies setzt

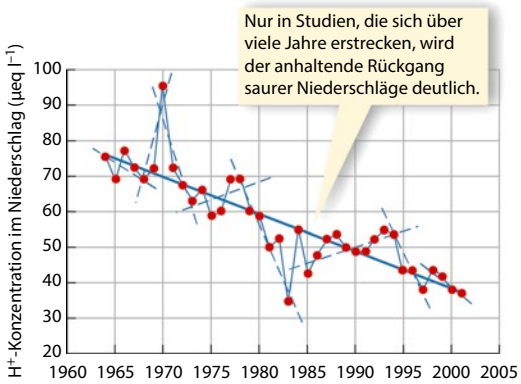


Abb. 1.4 Die Wasserstoffionenkonzentration in den Niederschlägen im Hubbard Brook Experimental Forest im Laufe der Zeit. Man beachte den langfristigen Trend einer abnehmenden Konzentration, der darauf hindeutet, dass der pH-Wert angestiegen und der Regen mit der Zeit weniger sauer geworden ist. Analysen über eine Spanne von nur wenigen Jahren legen hingegen einen starken Anstieg oder Rückgang der Wasserstoffionenkonzentration nahe und spiegeln die langfristige Entwicklung nicht wider (nach Likens 2004)

Ökologen (wie alle Wissenscha ler) unter Druck, ihre Ergebnisse eher früher als später zu publizieren. Warum sind Langzeitstudien potenziell so wertvoll? Der zahlenmäßige Rückgang einer bestimmten Wildblumen-, Vogel- oder Schmetterlingsart im Laufe weniger Jahre kann für den Artenschutz von Belang sein – doch können Studien über ein oder mehrere Jahrzehnte erforderlich sein, wenn man sicherstellen möchte, dass dieser Rückgang mehr ist als nur Ausdruck zufälliger Ausschläge einer „normalen" Populationsdynamik nach oben oder unten. Die im Versuchswald Hubbard Brook Experimental Forest in den White Mountains im US-Bundesstaat New Hampshire durchgeführte ökologische Studie zählt zu den über die längste Zeitspanne kontinuierlich fortgesetzten Untersuchungen dieser Art. Hier haben Gene Likens und weitere Wissenscha ler seit Anfang der 1960er-Jahre unter anderem den Säuregrad (die Azidität) der Niederschläge aufgezeichnet. In den 1960er-Jahren war der Regen dort recht sauer (niedriger pH-Wert, hohe Wassersto onenkonzentration) – es war sogar einer der ersten Orte überhaupt, an denen das Phänomen des sauren Regens festgestellt wurde. Es zeigte sich jedoch, dass die Niederschläge in den folgenden Jahrzehnten wieder weniger sauer wurden (Abb. 1.4). Dieser langfristige Trend ließ sich allerdings nur deshalb beobachten, weil die Messungen über einen sehr langen Zeitraum durchgeführt und dokumentiert worden sind. Selbst Beobachtungszeiträume von fünf bis zehn Jahren hätten in diesem Fall sehr irreführende Ergebnisse geliefert.

Dies bedeutet weder, dass alle ökologischen Studien 20 Jahre in Anspruch nehmen müssen, noch, dass man mit jeder Verlängerung einer solchen Studie ein von der kürzeren Studie abweichendes Ergebnis erhält. Es unterstreicht jedoch den enormen Wert der wenigen bislang durchgeführten oder noch laufenden Langzeitstudien für die Ökologie.

Die Vielfalt der Beweisführung in der Ökologie

In der Ökologie lassen sich Beweise durch ganz unterschiedliche Mittel und Ansätze führen. Zu den wichtigsten gehören:

- **Beobachtungen**, häu g von zeitlichen oder räumlichen Veränderungen der Abundanz oder von Systemfunktionen; o beinhaltet dies auch Vergleiche zwischen verschiedenen Gebieten oder Systemen
- **Experimente**, sowohl im Labor als auch im Freiland
- **mathematische Modelle**, die eine Komponente der ökologischen Wechselwirkungen, Funktionen oder Struktur erfassen

Häu g kombinieren Ökologen zwei oder mehr dieser Ansätze. So können sie beispielsweise Modelle oder Rückschlüsse aus vergleichenden Beobachtungen verschiedener Systeme dazu nutzen, um Experimente aufzusetzen, oder sie können mithilfe von Versuchen und Beobachtungen Modelle verfeinern.

Beobachtung und Freilandexperimente

Viele ökologische Studien beinhalten sorgfältige Beobachtungen und Aufzeichnungen, etwa von Abundanzänderungen einer oder mehrerer Arten in ihrer natürlichen Umgebung auf zeitlicher oder räumlicher Ebene oder auf beiden Ebenen. Auf diese Weise können Ökologen bestimmte Muster

erkennen, beispielsweise, dass die Abundanz des Schottischen Moorschneehuhns (welches beim Jagdsport geschossen wird) regelmäßige Zyklen mit Maxima im Abstand von vier oder fünf Jahren durchläuft. Die Dokumentation eines solchen Musters liefert keine Erklärung für die Ursache des Zyklus, aber sie bildet den Ausgangspunkt für ein Verständnis. Der nächste Schritt könnte darin bestehen, eine oder auch mehrere Hypothesen aufzustellen, um dieses Muster zu erklären: Möglicherweise wird der Vier- bis Fünf-Jahres-Zyklus zum Beispiel durch allmähliche Anreicherung von parasitischen Würmern in der Schneehuhnpopulation während dieses Zeitraums verursacht. Überprüfen kann man eine solche Hypothese beispielsweise durch ein **manipulatives Freilandexperiment** (engl. *manipulative eld experiment*), in diesem Fall, indem man die Schneehühner von ihren Parasiten befreit und dann ermittelt, ob diese vier- bis fünfjährigen Populationszyklen bestehen bleiben. Eine Parasitenbehandlung der Schneehühner führt dazu, dass die Populationszyklen stark abgeschwächt werden, was diese Hypothese nachdrücklich stützt (Hudson et al. 1998).

Hypothesen können durch Beobachtungen überprüft werden

Hypothesen lassen sich auch durch **vergleichende Freilandbeobachtungen** (engl. *comparative field observations*) überprüfen. Das bedeutet, gleichartige Daten von vielen verschiedenen Orten eingehend miteinander zu vergleichen. Betrachten wir zum Beispiel die Frage, ob sich die durch Regen, Schnee, Staubpartikel und Gase in die Landscha eingetragene Menge an Sticksto auf die biologische Vielfalt von Graslandgemeinscha en auswirkt (Sticksto ist ein Hauptbestandteil sauren Regens). Da die verschiedenen Landscha en Europas in ganz unterschiedlichem Ausmaß durch Sticksto eintrag belastet sind, lässt sich die Hypothese, dass ein höherer Sticksto eintrag die Biodiversität verringert, überprüfen. Dazu müssen wir einfach die Diversität auf verschiedenen Grasland ächen vergleichen, in die unterschiedliche Mengen an Sticksto aus der Atmosphäre eingetragen werden (Abb. 1.5). Die Vielfalt an Kräutern (krautigen P anzen) ist tatsächlich bei höherer Sticksto elastung geringer, dagegen nimmt die Diversität der Gräser mit steigender Belastung durch Sticksto zu. Bei diesen Zusammenhängen zeigt sich eine enorme Streuung, aber dennoch sind die Korrelationen signi kant. (Was genau mit „signi kant“ gemeint ist, erläutern wir später in diesem Kapitel.) Diese Streuung ist zweifellos das Ergebnis weiterer Faktoren, die zusätzlich zur Sticksto belastung auf die Landschaft einwirken und sich wahrscheinlich ebenfalls auf die Diversität auswirken, etwa der Bodentyp, Unterschiede in den Niederschlagsmengen und andere Klimavariablen sowie weitere Formen von Verschmutzungen und Störungen.

Statt durch solche vergleichenden Beobachtungen könnten wir die Hypothese, dass sich die Sticksto elastung auf die Biodiversität auswirkt, auch durch ein manipulatives Freilandexperiment überprüfen. Die Ergebnisse eines solchen Experiments zeigen eine sehr nachdrückliche und au ällige Auswirkung eines zunehmenden Sticksto eintrags auf die biologische Vielfalt (ausgedrückt im Artenreichtum, also der Zahl der Arten) nach nur vier Jahren einer experimentell erhöhten Sticksto zufuhr (Abb. 1.6). Ein solches Experiment hat gegenüber der vergleichenden Beobachtung insofern einen Vorteil, als andere Variablen, welche die Ergebnisse beein ussen können – wie Bodentyp, klimatische Bedingungen, Störungsgeschichte – zwischen den einzelnen Behandlungen mit Stickstoff konstant gehalten und damit ausgeschlossen werden. Dies erklärt wahrscheinlich auch die engere Korrelation zwischen Sticksto eintrag und Diversität. Allerdings wird ein solches Experiment nur auf einem Bodentyp, unter bestimmten klimatischen Verhältnissen und über einen recht begrenzten Zeitraum durchgeführt (in diesem Fall waren es vier Jahre). Daher sind die Resultate möglicherweise nicht uneingeschränkt auf andere Gebiete und längere Zeiträume übertragbar. Für die Ökologie sind manipulative Experimente und Beobachtungen gleichermaßen wichtig. Sofern beide Ansätze zu ähnlichen Schlussfolgerungen führen, unterstützen sie die Ökologen darin, die Natur zu verstehen.

Warum könnte sich Sticksto auf die Artenvielfalt der P anzen auswirken? Einer Hypothese zufolge liegt das am Düngere ekt: Bei erhöhter Sticksto zufuhr zeigen die P anzen ein stärkeres Wachstum, was letztlich zu einer Abnahme der Vielfalt führt, weil besonders wuchskrä ige Arten die Gemeinscha zunehmend dominieren und andere P anzen durch zunehmende Beschattung verdrängen. Mithilfe

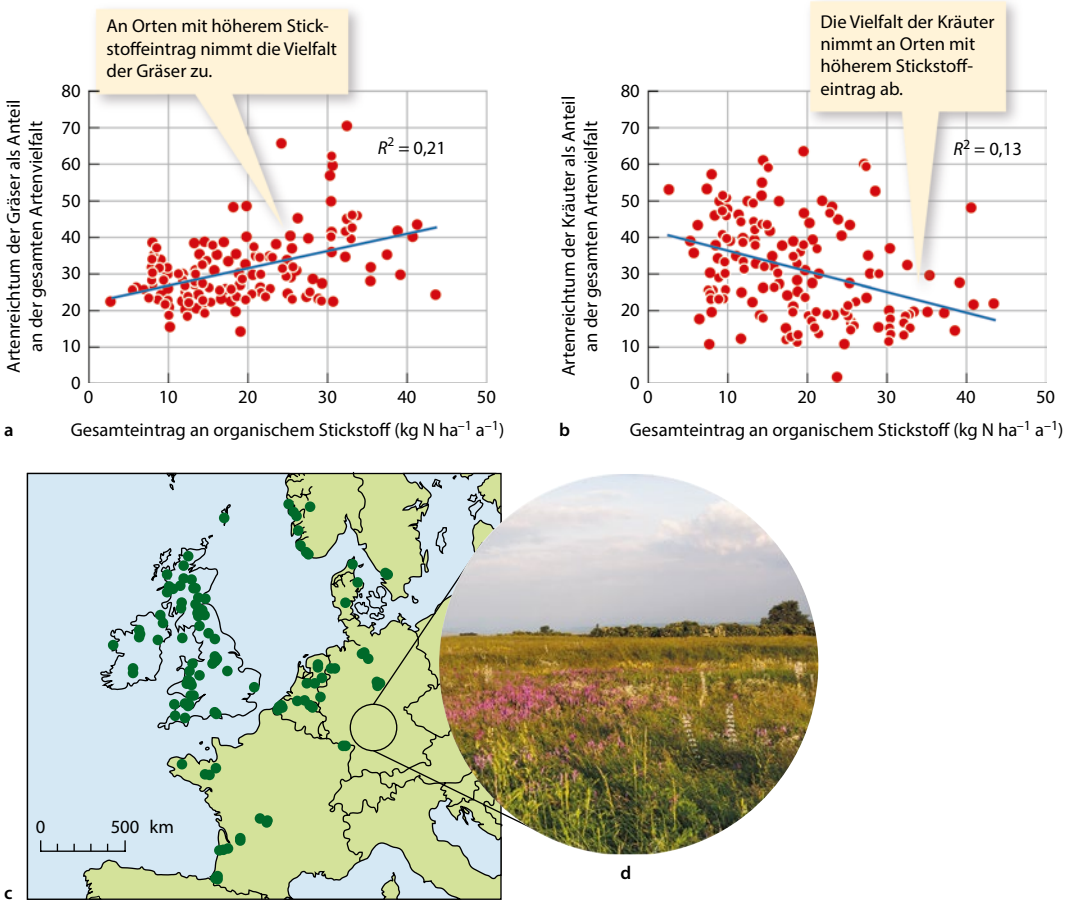


Abb. 1.5 Der Zusammenhang zwischen dem Eintrag von Stickstoff aus der Atmosphäre und der Diversität an Gräsern (**a**) und Kräutern (**b**) auf zahlreichen Graslandflächen mit saurem Boden in Europa. Die Punkte auf der Karte (**c**) zeigen die Orte, an denen die Diversität ermittelt wurde. Auf dem Foto ist eine typische Steppenlandschaft im Burgenland, Österreich, zu sehen (R = Bestimmtheitsmaß oder auch Determinationskoeffizient) (nach Stevens et al. 2011, Foto: © Andreas Held/ www.naturfoto-held.de)

eines sehr einfallsreichen Experiments konnte diese Hypothese vorläu g bekrä ig werden: Wenn man den im Unterwuchs im Schatten wachsenden P anzen auf sticksto gedüngten Flächen künstlich Licht zuführte, blieb die Artenvielfalt trotz des höheren Sticksto eintrags erhalten (Hautier et al. 2009).

Laborexperimente und mathematische Modelle

Weniger naheliegend ist sicherlich, dass Ökologen häu g auch auf Laborexperimente oder mathematische Modelle zurückgreifen, um ökologische Prozesse zu verstehen. Beide haben für die Entwicklung der Ökologie eine wichtige Rolle gespielt und werden das mit Sicherheit auch weiterhin tun. Freilandexperimente sind fast stets sehr kostspielig und schwierig durchzuführen. Und selbst wenn Zeit und Kosten kein Problem darstellen, können natürliche Systeme im Freiland einfach so komplex sein, dass es nicht gelingt, die Auswirkungen der vielen verschiedenen dort ablaufenden Prozesse auseinanderzudividieren. Sind Darmwürmer tatsächlich in der Lage, sich auf die Fortp anzung oder die Sterblichkeit einzelner Schneehühner auszuwirken? Wie wirken Licht und Sticksto zusammen und regulieren so die Wachstumsrate verschiedener Arten in einem Grasland-ökosystem? Kontrollierte Laborexperimente stellen

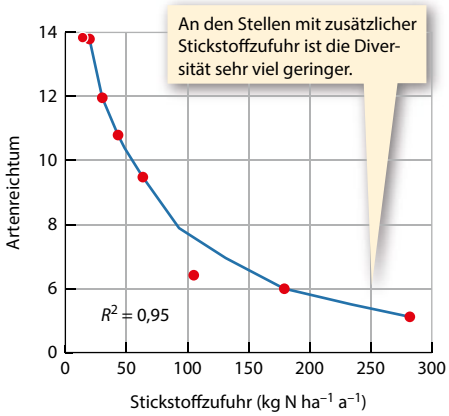


Abb. 1.6 Experimentelle Stickstoffzufuhr in einem Graslandgebiet im US-Bundesstaat Minnesota führte zum Rückgang der Artenvielfalt (R = Bestimmtheitsmaß oder auch Determinationskoeffizient) (Nachdruck aus Huston 1997, nach Daten aus Tilman 1996)

häufig die beste Möglichkeit dar, Antworten auf bestimmte Fragen zu liefern, denen eine Schlüsselfunktion zukommt, wenn wir eine umfassende Erklärung für die komplexe Situation im Freiland suchen.

Einfache Laborsysteme …

Aufgrund der Komplexität natürlicher ökologischer Gemeinschaften kann es für einen Ökologen schlicht unangebracht sein, bei dem Versuch, sie zu verstehen, geradewegs in sie einzutauchen. Ein Beispiel: Angenommen, wir würden gerne die Struktur und Dynamik einer bestimmten Lebensgemeinscha aus 20 Tier- und P anzenarten verstehen, unter denen sich verschiedene Konkurrenten, Prädatoren, Parasiten usw. be nden (relativ gesehen eine bemerkenswert einfache Lebensgemeinscha). Allerdings besteht nur wenig Ho nung, dass uns das gelingt, solange wir nicht wenigstens einige grundlegende Erkenntnisse über noch einfachere Lebensgemeinscha en haben, die beispielsweise aus nur einer Räuber- und einer Beuteart bestehen, aus zwei konkurrierenden Spezies oder (besonders ambitioniert) aus zwei Konkurrenten und einem gemeinsamen Räuber. In diesem Fall ist es in der Regel angebracht und am zweckmäßigsten, einfache Laborsysteme zu konstruieren, die bei unserer Suche nach einem Verständnis als Bezugsgröße oder Ausgangspunkt dienen können.

… und mathematische Modelle

Darüber hinaus braucht man nur jemanden zu fragen, der schon einmal versucht hat, Schmetterlingsraupen aus Eiern aufzuziehen oder aus einer Kohorte Stecklinge ausgewachsene Sträucher heranzuziehen, um festzustellen, dass selbst die einfachsten ökologischen Gemeinscha en nicht einfach aufrechtzuerhalten und von Pathogenen, Räubern oder Konkurrenten freizuhalten sind. Ebenso ist es keineswegs immer möglich, genau die einfache künstliche Lebensgemeinscha zu scha en, an der man interessiert ist, oder diese genau den gefragten Bedingungen oder Störungen auszusetzen. In vielen Fällen lassen sich daher durch die Analyse mathematischer Modelle von Lebensgemeinscha en, die genau nach den Vorstellungen des Ökologen entworfen und manipuliert werden können, wertvolle Erkenntnisse erlangen.

Auch wenn ein bedeutendes Ziel der Wissenscha darin besteht, zu vereinfachen und es dadurch zu erleichtern, die Komplexität der realen Welt zu verstehen, ist es letztendlich jedoch genau diese Realität, an der wir interessiert sind. Demensprechend müssen wir den Wert von Modellen und einfachen Laborexperimenten stets danach beurteilen, welche Erkenntnisse sie uns für die Arbeit an natürlichen Systemen liefern. Sie sind lediglich Mittel zum Zweck – niemals selbst das Ziel. Wie alle Wissenscha ler müssen Ökologen nach „Einfachheit suchen, aber dieser misstrauen“ (Whitehead 1953).

Statistik und wissenschaftliche Exaktheit

Jeder Wissenschaftler, der an populären Phrasen oder Weisheiten Anstoß nimmt, setzt sich dem Vorwurf aus, es fehle ihm an Humor. Dabei ist es nicht immer einfach, angesichts von Sprüchen wie „es gibt Lügen, verdammte Lügen und Statistik“ oder „mit Statistik lässt sich alles beweisen“ Ruhe zu bewahren. Ohne Zweifel werden Statistiken regelmäßig missbraucht. Dies geschieht aber viel häu ger in den ö entlichen Medien oder von Leuten, welche die

ö entliche Meinung manipulieren möchten, seltener hingegen, wenn überhaupt, in der wissencha lichen Literatur. Einer Statistik sollte man nicht grundsätzlich misstrauen. Man sollte vielmehr ihre Stärken und ihre Grenzen kennen. Ein wesentlicher Punkt ist hierbei: Mit Statistik kann man überhaupt nichts beweisen. Statistische Analysen ermöglichen uns vielmehr, unseren Schlussfolgerungen ein gewisses Maß an Kon denz zu verleihen. Wie in allen Wissencha en geht es in der Ökologie nicht um die Suche nach Aussagen, die „als richtig bewiesen wurden", sondern um Schlussfolgerungen, denen wir vertrauen können.

Ökologie: die Suche nach Schlussfolgerungen, denen wir vertrauen können

Was die Wissencha von anderem unterscheidet – was sie exakt macht –, ist, dass sie nicht einfach nur auf Behauptungen beruht. Vielmehr beruht sie auf Schlussfolgerungen, die sich aus Untersuchungen zur Überprüfung bestimmter Hypothesen ergeben und denen wir damit ein gewisses Maß an Vertrauen, gemessen an einer allgemein akzeptierten Skala, schenken können.

Ökologen müssen vorausschauend denken

Statistische Analysen werden nach der Sammlung von Daten durchgeführt und helfen uns, diese Daten zu interpretieren. Wirklich gute Wissencha erfordert jedoch Voraussicht. Wie alle Wissencha ler müssen Ökologen genau wissen, was sie tun und warum sie etwas tun, und zwar *während* sie es tun. Ökologen müssen planen, um sicherzugehen, dass sie überhaupt die richtigen und eine ausreichende Menge von Daten erheben, um damit jene Fragen angehen zu können, auf die sie sich eine Antwort erho en. Wie in ▶ Exkurs 1.2 erläutert wird, sind für statistisch signi kante Ergebnisse mehr Daten erforderlich, sofern es sich bei dem untersuchten Zusammenhang um eine schwache Korrelation handelt oder wenn in diesen Zusammenhang noch andere Faktoren hineinspielen, wie es bei der in ◘ Abb. 1.5 veranschaulichten Beziehung zwischen dem Sticksto eintrag und der Artenvielfalt der Fall war.

Wiederholung von Experimenten

Viele Freilandexperimente in der Ökologie bauen darauf auf, dass jedes unzählige Male repliziert wird. Dadurch erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, statistisch signi kante Ergebnisse zu erhalten. Wenn Ökologen beispielsweise die Auswirkungen des Sticksto eintrags auf die P anzendiversität von Grasland ächen untersuchen, dann testen sie vielleicht acht verschieden hohe Dosen der Sticksto zufuhr auf jeweils zehn Test ächen (also insgesamt 80 solcher Flächen). Eine solche Wiederholung kann allerdings sehr kostspielig und zeitraubend sein, insbesondere dann, wenn die Ökologen schwierig zu messende Prozesse überwachen. Am Ende des Experiments die Biomasse der P anzen zu ermitteln, ist relativ einfach (ernten, trocknen, wiegen). Schon als schwieriger erweist sich, die Diversität der Lebensgemeinscha zu charakterisieren, vor allem bei einer hohen Diversität mit vielen potenziell vorhandenen Arten. Noch weitaus schwieriger und auch zeitaufwendiger zu messen ist allerdings, wie viel Sticksto die jeweiligen Arten aufnehmen. Die meisten Forscher, die solche Experimente durchführen, fühlen sich ständig hin- und hergerissen, ob sie auf eine möglichst große Zahl an Wiederholungen pochen oder die Durchführbarkeit ihrer Experimente realistisch betrachten sollen.

Wiederholung von Experimenten an ganzen Ökosystemen

David Schindler (1998) zufolge muss man bei Experimenten oft abwägen zwischen Realismus und Zahl an Wiederholungen. Experimente in überschaubarem Maßstab – etwa auf kleinen Graslandflächen oder in Behältnissen mit 200 l Teichwasser – machen eine Wiederholung relativ einfach; allerdings wird man bei diesem Maßstab nicht alle der komplexen Interaktionen natürlicher Ökosysteme erfassen können. Schindler hat sich beru ich auf Experimente an ganzen Ökosystemen spezialisiert. So fügt er beispielsweise ganzen Seen Nährstoffe, Säuren oder Giftstoffe zu und beobachtet dann die Reaktion des gesamten Seeökosystems. In einem solchen Maßstab sind Experimente bestenfalls schwierig zu wiederholen, deshalb wurden bei vielen Experimenten an ganzen Ökosystemen keine wiederholten Behandlungen durchgeführt. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür bietet die Arbeit von

1

Exkurs 1.2 Quantitative Aspekte

Die Interpretation von Wahrscheinlichkeiten

Wie alle Wissenschaftler, die mit gesammelten Daten arbeiten, müssen sich auch Ökologen im Klaren darüber sein, welche Schlussfolgerungen sie aus diesen Daten ziehen können. Stellen wir uns beispielsweise vor, wir seien daran interessiert, ob die hohe Abundanz eines Schadinsekts im Sommer mit den hohen Temperaturen im vorausgegangenen Frühjahr korreliert ist. Dazu bräuchten wir Daten über die Abundanz der Insekten und die mittlere Temperatur im Frühjahr aus einer Reihe von Jahren. Wie könnten wir mithilfe statistischer Analysen mit einem gewissen Maß an Konfidenz schließen, ob es eine Beziehung zwischen der Frühjahrstemperatur und der Zahl der Insekten im Sommer gibt oder nicht?

Nullhypothesen und *p*-Werte

Um einen statistischen Test durchzuführen, benötigen wir zunächst eine **Nullhypothese** (engl. *null hypothesis*) Das bedeutet in diesem Fall ganz einfach, dass *kein* solcher Zusammenhang besteht, also keine Korrelation zwischen der Abundanz der Insekten und der Temperatur. Der statistische Test ergibt dann (einfach ausgedrückt) eine Wahrscheinlichkeit (engl. *probability*; einen *p*-Wert), einen Datensatz wie den uns vorliegenden zu erhalten, sofern die Nullhypothese richtig ist. Nehmen wir an, die Daten sähen so aus wie in ◘ Abb. 1.7a. Die durch einen statistischen Test (Assoziationstest) ermittelte Wahrscheinlichkeit einer Korrelation beträgt für diese Daten $p = 0{,}5$ (das entspricht 50 %). Das bedeutet, 50 % aller ähnlichen Untersuchungen wie der unsrigen sollten einen ähnlichen Datensatz erbringen oder einen, der sogar noch weiter von der Nullhypothese entfernt ist. Daher könnten wir kein Vertrauen in die Behauptung haben, dass ein Zusammenhang besteht.

Gehen wir jedoch davon aus, dass die Daten eher jenen in ◘ Abb. 1.7b ähneln, in welcher der *p*-Wert bei 0,0001 (also 0,1 %) liegt. Das würde bedeuten, dass ein solcher (oder ein noch weiter von der Nullhypothese entfernter) Datensatz in nur 0,1 % aller ähnlichen Untersuchungen zu erwarten wäre, sofern es keinen Zusammenhang gäbe. Mit anderen Worten, es ist entweder etwas sehr Unwahrscheinliches geschehen oder aber es gibt tatsächlich einen Zusammenhang zwischen der Abundanz der Insekten und der Frühjahrstemperatur. Da nicht zu erwarten ist, dass höchst unwahrscheinliche Ereignisse eintreten, können wir mit einem hohen Maß an Sicherheit schließen, dass eine Korrelation zwischen der Abundanz und der Temperatur tatsächlich besteht.

Signifikanztests

Die 50 % wie auch die 0,01 % machen die Angelegenheit für uns recht einfach. Doch wo zwischen diesen beiden Werten sollten wir die Trennlinie ziehen? Darauf gibt es keine absolute Antwort. Wissenschaftler und Statistiker haben jedoch eine Konvention für Signifikanztests aufgestellt, der zufolge gilt: Wenn *p* geringer ist als 0,05 (5 %) – geschrieben als $p < 0{,}05$ (etwa ◘ Abb. 1.7d) –, bezeichnet man Ergebnisse als „statistisch signifikant" und kann der untersuchten Auswirkung mit ausreichender Sicherheit vertrauen. Ist *p* hingegen größer als 0,05 ($p > 0{,}05$), so wird die Behauptung, dass diese Beziehung besteht, statistisch nicht gestützt (s. z.B. ◘ Abb 1.7c). Eine Spezifizierung der Konvention beschreibt Ergebnisse mit $p < 0{,}01$ als „hoch signifikant".

Nichtsignifikante Ergebnisse

Manche Effekte sind von Natur aus stark (beispielsweise gibt es beim Menschen einen eindeutigen Zusammenhang zwischen Gewicht und Körpergröße), andere schwach (die Korrelation zwischen dem Körpergewicht und dem Risiko für Herzerkrankungen ist zweifellos vorhanden, aber schwach, weil das Gewicht nur einer von vielen bedeutenden Faktoren ist). Um einen schwachen Effekt zu abzusichern, benötigt man mehr Daten, als für einen starken. Daher kann ein *p*-Wert, der größer als 0,05 (und damit statistisch nicht signifikant) ist, in einer ökologischen Untersuchung zwei Gründe haben:

- Es gibt tatsächlich keinen Effekt von ökologischer Bedeutung.
- Die vorliegenden Daten sind einfach nicht belastbar genug oder unzureichend, um den Zusammenhang zu beweisen, obwohl dieser eventuell existiert, doch vielleicht einfach zu schwach ist.

Im Laufe dieses Buches werden wir ganz unterschiedliche Untersuchungen beschreiben, wobei den Ergebnissen oft *p*-Werte zugeordnet sind. Man sollte jedoch stets in Erinnerung behalten, dass Angaben wie $p > 0{,}05$ und $p > 0{,}01$ bedeuten, dass für diese Studien (i) ausreichend Daten gesammelt wurden, um eine Schlussfolgerung mit hoher Konfidenz zu ziehen, dass (ii) diese Konfidenz mit den akzeptierten Methoden (durch statistische Test) erreicht und (iii) auf einer akzeptierten und interpretierbaren Skala gemessen wurde.

Standardfehler und Vertrauensbereiche

Es gibt noch eine weitere Möglichkeit, die Vertrauenswürdigkeit von Ergebnissen zu beurteilen, nämlich durch die Angabe von **Standardfehlern** (engl. *standard errors*). Statistische Tests erlauben häufig, aus Mittelwerten (engl. *mean values*) oder Steigungen von Regressionsgeraden, die aus einer Reihe von Beobachtungsdaten errechnet wurden wie in ◘ Abb. 1.7, Standardfehler zuzuweisen. Bei diesen

Mittelwerten und Geraden kann es sich immer nur um Schätzwerte der „wahren" Mittelwerte oder Steigungen handeln, denn sie werden anhand von Daten berechnet, die selbst nur Stichproben aller vorstellbarer Werte sind. Der Standardfehler bzw. die Standardabweichung legt einen Bereich um den geschätzten Mittelwert fest, innerhalb dessen der echte Mittelwert erwartungsgemäß mit einer festgesetzten Wahrscheinlichkeit liegt. Der Mittelwert liegt vornehmlich mit einer Wahrscheinlichkeit von 95 % innerhalb eines Bereichs von ungefähr zwei Standardfehlern (2 SE) des geschätzten Mittelwerts. Das bezeichnen wir als den 95 %-**Vertrauensbereich** oder **Konfidenzintervall** (engl. *confidence interval*).

Große Standardfehler (also eine geringe Konfidenz in den Schätzwert) können entstehen, wenn die Daten – warum auch immer – sehr variabel sind. Sie können aber auch darauf zurückgehen, dass nur eine geringe Zahl von Daten ermittelt wurde. Standardfehler sind kleiner und die Konfidenz in Schätzwerte ist größer, sofern zum einen einheitlichere (also weniger variable) und zum anderen mehr Daten vorliegen.

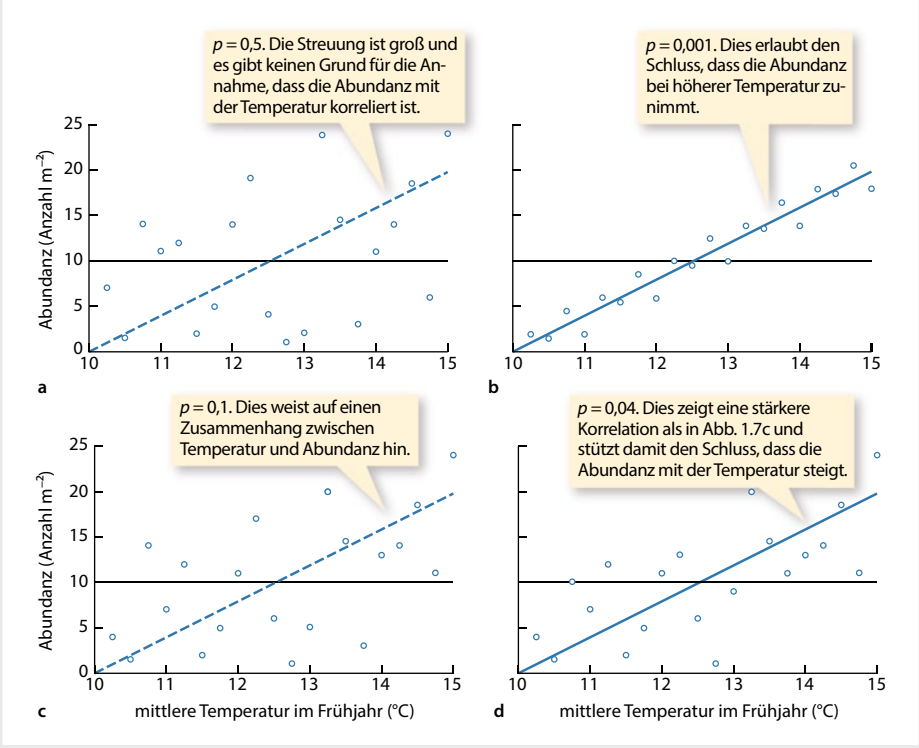


Abb. 1.7 Die Ergebnisse von vier hypothetischen Untersuchungen zum Zusammenhang zwischen der Abundanz von Schadinsekten im Sommer und der mittleren Temperatur im vorangegangenen Frühjahr. Die Punkte repräsentieren jeweils die erhobenen Daten. Horizontale Linien stehen für die Nullhypothese – also dafür, dass kein Zusammenhang zwischen Abundanz und Temperatur besteht und somit der beste Schätzwert für die Abundanz der Insekten unabhängig von der Frühjahrstemperatur die insgesamt ermittelte mittlere Abundanz der Insekten ist. Die zweite Linie ist die Ausgleichs- oder Regressionsgerade (engl. *line of best fit*), die sich den Messpunkten am besten annähert. Sie legt in allen vier Fällen nahe, dass die Abundanz mit steigender Temperatur zunimmt. Ob wir jedoch mit einiger Sicherheit schließen können, dass die Abundanz tatsächlich mit der Temperatur zunimmt, hängt – wie im Text erläutert – vom Ergebnis statistischer Tests ab, die auf die Datensätze angewendet werden. **a** Die Annahme eines Zusammenhangs wird nur schwach gestützt ($p = 0{,}5$). Es gibt keinerlei Gründe zu folgern, dass die tatsächliche Beziehung von der durch die Nullhypothese vermuteten abweicht, und dementsprechend auch keinen Grund für die Annahme, die Abundanz stehe in Zusammenhang mit der Temperatur. **b** Die Korrelation ist deutlich ($p = 0{,}001$) und wir können mit einiger Sicherheit schließen, dass die Abundanz mit der Temperatur zunimmt. **c** Dieses Ergebnis zeigt einen deutlichen Trend ($p = 0{,}1$), lässt aber keinen sicheren Schluss zu, dass die Abundanz mit der Temperatur steigt. **d** Die Ergebnisse weichen nicht gravierend von denen in **c** ab, sind aber deutlich genug ($p = 0{,}04$, d.h. $p < 0{,}05$), um mit einiger Sicherheit schließen zu können, dass die Abundanz mit der Temperatur zunimmt



Abb. 1.8 Nach mehrjähriger experimenteller Zugabe von Säure zum Seewasser sind die darin lebenden Seesaiblinge (unteres Bild) eindeutig in einem schlechteren Gesundheitszustand als solche in einem Referenzsee in der Nähe (oben). Ursache war jedoch nicht eine direkte Vergiftung der Fische durch die Säure, sondern ein Rückgang der Beuteorganismen dieser Fische (Nachdruck aus Schindler et al. 1985, Fotos: © Fisheries and Oceans Canada)

Schindler et al. (1985), mit der sie ermitteln wollten, welche Folgen saurer Regen auf Seen haben könnte. Dazu führten sie einem einzigen See (keine Wiederholung an weiteren Seen) über einen mehrjährigen Zeitraum Schwefelsäure zu. Um die Auswirkungen der Versauerung wirklich erkennen zu können, beobachteten sie den See schon einige Jahre vor der Säurezugabe und verglichen anschließend das Verhalten des Sees bei nach und nach erhöhter Azidität mit anderen Seen in der Nähe als Referenz. Wie sie feststellten, zeigten sich bemerkenswerte Auswirkungen bereits bei einem sehr viel geringeren Säuregehalt, als sich bei Laborstudien zu jener Zeit als wahrscheinlich problematisch ergeben hatte. So gingen beispielsweise die Populationen von Krebsen und kleinen Fischen in dem See zurück – mit verheerenden Folgen für den Spitzenräuber des Sees, den Seesaibling (Abb. 1.8), der letztendlich völlig aus dem See verschwand. Noch etwas gilt es zu beachten: Zwar wiederholten die Wissenscha ler die experimentelle Behandlung (durch Säurezugabe) nicht an anderen Seen, aber sie entnahmen im Laufe der Zeit eine große Zahl von Stichproben zum Abklären der interessierenden Variablen (etwa sehr viele Krebse), und zwar sowohl in dem säurebehandelten See als auch in den Referenzseen. Das ermöglichte ihnen statistisch signi kante Schlussfolgerungen. Auf den ersten Blick mag es zwar befremdlich erscheinen, absichtlich einen See zu verschmutzen, aber dieses an einem ganzen See durchgeführte Experiment zeigte eindeutig, dass der saure Regen sich auf Seen weitaus schlimmer auswirkt, als man zuvor angenommen hatte. Dadurch erhöhte sich der Druck, saure Niederschläge einzudämmen, und es wurde schließlich eine viel größere Zahl von Seen geschützt, ein Ergebnis, das viel schwerer wiegt, als das eine im Experiment geschädigte Gewässer.

Ökologie beruht auf repräsentativen Stichproben

Ökologen geht es zumeist darum, Schlussfolgerungen für ganze Gruppen von Organismen zu ziehen oder übergeordnete Trends in Prozessen oder Sto üssen aufzuzeigen: Welchen Trend zeigt die Abundanz der Krebse in dem gerade beschriebenen Seeexperiment über die Zeit? Wie hoch ist die Geburtenrate der Bären im Yellowstone-Nationalpark? Wie hoch ist die Unkrautdichte in einem Weizenfeld? Wie hoch ist der Verlust an Sticksto aus Wäldern durch Fließgewässer? Auf diese Weise lässt sich nur äußerst selten jedes Individuum einer Gruppe, auf der gesamten Probe äche oder der Sticksto gehalt im gesamten Wasserab uss aus einem Wald untersuchen. Daher sind wir auf hoffentlich repräsentative Stichproben der Gruppe, des Habitats oder des Ab usses angewiesen. Selbst wenn wir tatsächlich eine gesamte Gruppe untersuchten (etwa jeden Fisch in einem kleinen Weiher), würden wir daraus wahrscheinlich allgemeine Schlussfolgerungen ziehen wollen: Wir würden ho en, dass der Fisch in unserem Weiher allgemeine Aussagen über Fische dieser Art in ähnlichen Gewässern zulässt. Kurzum, Ökologie beruht darauf, aus repräsentativen Proben Schätzwerte zu erlangen. Dies wird in ▶ Exkurs 1.3 dargelegt.

Exkurs 1.3 Quantitative Aspekte

Schätzwerte: Stichprobennahme, Exaktheit und statistische Präzision

Jede Probennahme sollte bestimmte Ziele verfolgen:

- einen genauen und unverfälschten Schätzwert zu erhalten; dieser sollte weder systematisch zu hoch noch zu niedrig infolge von Fehlern im Programm sein
- Daten zu erlangen, die so wenig Variabilität wie möglich aufweisen
- die Investition von Zeit, Geld und Arbeitsaufwand in die Probennahme sollte so effektiv wie möglich erfolgen, weil diese Ressourcen stets begrenzt sind

Um die Anwendung dieser Kriterien zu verstehen, wollen wir ein weiteres hypothetisches Beispiel betrachten: die Dichte eines bestimmten Unkrauts (z.B. der Waldtrespe) in einem Weizenfeld. Um eine systematischen Fehler (Bias) zu vermeiden, sollte jeder Teil des Feldes mit gleicher Wahrscheinlichkeit zur Probennahme ausgewählt werden, die Einheiten für die Stichprobennahme sollten also nach dem Zufallsprinzip ausgewählt werden. Wir könnten beispielsweise ein Gitternetz über das Feld legen, dann Kreuzungspunkte auf dem Gitter zufällig auswählen und in einem Radius von 50 cm um den gewählten Punkt die Pflanzen der Waldtrespe zählen. Den Gegensatz zu dieser von einer Verzerrung freien Methode bilden Ansätze, bei denen die Unkräuter lediglich zwischen den Reihen der Weizenpflanzen gesammelt werden, was zu einem zu hohen Schätzwert führt, oder nur innerhalb der Reihen, wodurch sich ein zu niedriger Schätzwert ergibt (Abb. 1.9a).

Wie sieht es nun aber aus, wenn die Hälfte des Feldes an einem Südosthang liegt, die andere Hälfte an einem Südwesthang und wir davon ausgehen, dass sich die Hangausrichtung des Feldes auf die Unkrautdichte auswirkt? Dann können die einzelnen Werte der Stichproben zwei Gruppen bilden, die auf der Dichteskala ein erhebliches Stück voneinander entfernt liegen. Die geschätzte mittlere Unkrautdichte läge nahe dem wahren Mittelwert (sie wäre

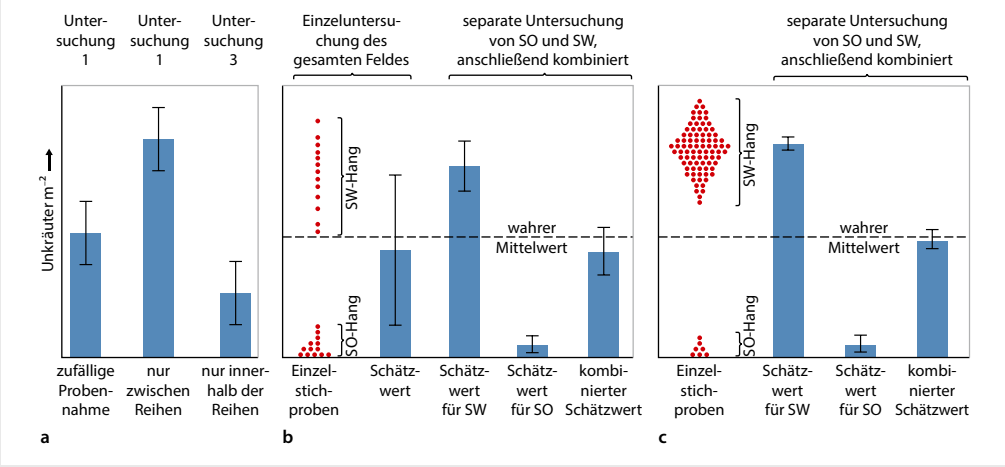


Abb. 1.9 Die Ergebnisse hypothetischer Verfahren zur Bestimmung der Unkrautdichte in einem Weizenfeld. **a** Alle drei Untersuchungen weisen die gleichen potenziellen Fehler oder Variationen der Schätzwerte auf (dargestellt durch die Fehlerbalken), aber nur die erste Untersuchung (mit zufälliger Stichprobennahme) ist exakt. **b** In der ersten Untersuchung bilden die einzelnen Stichproben von verschiedenen Teilen des Feldes (im Südosten und Südwesten) zwei Gruppen (links); somit ist der Schätzwert zwar exakt, aber nicht statistisch präzise (rechts). In der zweiten Studie sind die jeweils separat vorgenommenen Schätzungen für den Südosten (SO) und den Südwesten (SW) sowohl exakt als auch statistisch präzise – und das gilt auch für den durch Kombination dieser beiden Werte ermittelten Schätzwert für das gesamte Feld. **c** Infolge der Ergebnisse aus (**b**) konzentriert man sich bei der Probennahme nun auf den Südwesten. Das reduziert den Vertrauensbereich dort, wirkt sich allerdings kaum auf den Vertrauensbereich für den Südosten aus. Insgesamt verringert sich dadurch der Vertrauensbereich: Die Präzision wurde erhöht

1

exakt und nicht verzerrt), aber die Stichproben würden eine große Variabilität aufweisen und die Schätzwerte wären daher nicht präzise (Abb. 1.9b). Berücksichtigen wir jedoch die Unterschiede zwischen den beiden Hängen von vornherein und untersuchen sie von Anfang an separat, so erhalten wir für jeden Hang Mittelwerte mit einem viel kleineren Vertrauensbereich. Wenn wir darüber hinaus den Durchschnittswert dieser Mittelwerte errechnen und ihre Vertrauensbereiche kombinieren, um einen Schätzwert für das gesamte Feld zu erhalten, dann ist dieser Vertrauensbereich ebenfalls sehr viel kleiner als der des ersten Ansatzes. Aber war unser Aufwand überhaupt sinnvoll – vom Südwesthang, wo viele Unkräuter wachsen, und vom Südosthang, an dem praktisch gar keine vorkommen, gleich große Stichproben zu nehmen? Die Antwort darauf lautet „nein". Hätten wir unser Augenmerk vor allem auf Probennahmen am Südwesthang gerichtet, so hätte die höhere Datenmenge die Variabilität der Daten merklich verringert; weniger Stichproben vom Südosthang hätten sich hingegen kaum ausgewirkt (Abb. 1.9c). Durch sorgfältige, zielgerichtete Planung von Probennahmen kann man also insgesamt die Präzision bei einem vorgegebenen Aufwand erhöhen.

1.3 Ökologie in der Praxis

Um herauszu nden, mit welchen realen Problemen sich Ökologen konfrontiert sehen, wollen wir einige echte Forschungsprogramme ein wenig detaillierter betrachten. In jedem Kapitel dieses Buches nden sich Beschreibungen ähnlicher Untersuchungen, aber im Kontext eines systematischen Überblicks über die treibenden Krä e in der Ökologie (► Kap. 2–11) oder der Anwendung dieser Erkenntnisse zur Lösung von Problemen der angewandten Ökologie (► Kap. 12–14). An dieser Stelle möchten wir nur herausstreichen, wie aufregend und unterschiedlich ökologische Untersuchungen sein können, und Ihnen damit etwas von der Essenz unseres Forschungsgebiets vermitteln. Die folgenden Beispiele haben wir ausgewählt, weil es sich entweder um klassische Studien handelt, bei denen erstmals neue Ansätze verfolgt wurden, oder weil sie exemplarisch den Einsatz verschiedener Methoden zur Beantwortung grundlegender ökologischer Fragen veranschaulichen.

Sukzessionen auf aufgegebenen Feldern in Minnesota – eine Studie in Zeit und Raum

Ökologische Sukzession (engl. *ecological succession*) ist ein Vorgang, dem Sie selbst sicherlich schon bei einem Spaziergang in offenem Gelände begegnet sind. Er bedeutet, dass ein neu gescha enes Habitat oder eines, in dem durch eine Störung eine Lücke gescha en wurde, nach und nach von verschiedensten Arten besiedelt wird, die in einer erkennbaren, sich wiederholenden Abfolge erscheinen und wieder verschwinden. Dass vielen Menschen der Begriff bekannt ist, bedeutet jedoch nicht, dass wir die Prozesse, die solche Sukzessionen antreiben oder feinabstimmen, in vollem Umfang verstehen. Es ist jedoch wichtig, ein solches Verständnis zu entwickeln. Nicht nur, weil Sukzession zu den grundlegenden Krä en für die Strukturierung ökologischer Lebensgemeinscha en gehört, sondern auch, weil Störungen natürlicher Gemeinscha en durch den Menschen immer häu ger vorkommen und immer einschneidender werden. Wir müssen wissen, wie Lebensgemeinscha en auf solche Störungen reagieren, wie sie sich ho entlich wieder davon erholen und wie wir diese Regeneration unterstützen können.

Einen besonderen Schwerpunkt für die Untersuchung von Sukzessionen bildeten die aufgelassenen landwirtschaftlichen Äcker im Osten und Norden der Vereinigten Staaten – aufgegeben von den Farmern, als diese auf der Suche nach „frischen Feldern und neuen Weiden" gen Westen zogen. Einer dieser Orte ist die heutige Cedar Creek Natural History Area, ungefähr 50 km nördlich der Stadt Minneapolis in Minnesota. Im Jahr 1856 war dieses Gebiet erstmals von Europäern besiedelt und ursprünglich zum Holzeinschlag genutzt worden. Die Rodung zur Kultivierung begann dann um 1885 und zwischen 1900 und 1910 wurde auf dem Land erstmals Ackerbau betrieben. Heute werden einige

Flächen dort teilweise immer noch für den Anbau genutzt, andere wurden seit den 1920er-Jahren zu unterschiedlichen Zeitpunkten aufgegeben. Die von Natur aus schon recht sticksto armen Böden verarmten durch die Kultivierung noch weiter an diesem wichtigen P anzennährsto .

Ein ungeplantes Experiment

Die Untersuchungen von Cedar Creek veranschaulichen gut, wie wertvoll **natürliche Experimente** sind. Ein natürliches Experiment wird nicht im Voraus geplant. Vielmehr nutzen die Ökologen dabei eine Situation aus, in der ein natürliches Ereignis (etwa der Rückzug eines Gletschers, der P anzen die Neubesiedlung der freigelegten Flächen ermöglicht) oder anthropogene Maßnahmen die Bühne bereiten, um Erkenntnisse über ökologische Prozesse zu erlangen. Die Studien in Cedar Creek begannen erst in den 1980er-Jahren und machten sich zunutze, dass dort schon seit einigen Jahrzehnten landwirtscha liche Flächen aufgegeben worden waren. Um herauszu nden, in welcher Abfolge die P anzen im Laufe einer Sukzession solche Felder besiedeln, könnten wir auch einen kontrollierten künstlichen Eingri planen. Dazu müssten zwangsläufig einige der derzeit noch für den Anbau genutzten Felder aufgegeben werden. Anschließend könnte man dann wiederholt Proben der dort entstehenden Lebensgemeinscha en entnehmen. (Wir bräuchten allerdings eine Reihe von Feldern, denn ein einzelnes Feld könnte durchaus atypisch sein. Mehrere würden uns hingegen ermöglichen, zum Beispiel für die Anzahl neu auftretender Arten pro Jahr Mittelwerte zu berechnen und um diese Mittelwerte herum Vertrauensbereiche festzulegen.) Es würde jedoch Jahrzehnte dauern, aus diesem Experiment aussagekräftige Ergebnisse zusammenzutragen. Als Alternative bietet sich daher ein solches natürliches Experiment an, bei dem man sich die Tatsache zunutze macht, dass für viele der Felder Aufzeichnungen darüber vorliegen, wann sie aufgegeben wurden. Genau so gingen David Tilman und seine Arbeitsgruppe vor. Abbildung 1.10 veranschaulicht die Daten aus dem Jahr 1983. Diese Daten wurden von 22 aufgelassenen Feldern erhoben, welche zwischen 1927 und 1982 aufgegeben worden waren (also ein bis 56 Jahre zuvor). Diese können sozusagen als 22 Momentaufnahmen des kontinuierlichen Sukzessionsprozesses auf aufgegebenen Flächen in Cedar Creek generell dienen, obgleich jedes einzelne Feld nur ein einziges Mal analysiert wurde.

Wie aus der Abbildung deutlich wird, sind einige Gleichgewichtsverschiebungen während der Sukzession als statistisch signi kante Trends erkennbar. Im Laufe der 56-jährigen Sukzession nahm die Zahl invasiver Arten (überwiegend Ackerunkräuter) ab (Abb. 1.10a), während die mit Arten aus der umliegenden Prärie bedeckte Fläche anstieg (Abb. 1.10b): Die heimischen P anzen eroberten also ihr Land zurück. Allgemein lässt sich feststellen, dass die Bedeckung mit einjährigen Arten mit der Zeit zurückging, wohingegen die mit mehrjährigen Arten zunahm (Abb. 1.10c, d). **Annuelle** oder **einjährige Pflanzenarten** (engl. *annual species*) – deren gesamter Generationszyklus von Samen bis zu ausgewachsenen P anzen, die wieder selbst Samen bilden, innerhalb eines Jahres abläu – zeichnen sich in der Regel dadurch aus, dass sie in relativ p anzenarmen Habitaten (also in den frühen Sukzessionsstadien) rasch an Abundanz zunehmen. Dagegen siedeln sich **perennierende** oder **mehrjährige (ausdauernde) Pflanzenarten** (engl. *perennial species*) – die mehrere oder gar viele Jahre überdauern und sich in den ersten Lebensjahren unter Umständen überhaupt nicht vermehren – langsamer an. Wenn sie jedoch erst einmal Fuß gefasst haben, verbleiben sie dort auch länger. Zudem reichert sich mit der Zeit Sticksto im Boden an (Abb. 1.10e). Solche Daten legen nahe, dass die Veränderungen im Sticksto gehalt vielleicht ausschlaggebend für Änderungen in der Struktur der P anzengemeinscha en sein könnten. Vielleicht ist es aber auch umgekehrt und die Unterschiede im Sticksto gehalt sind auf die Unterschiede in der P anzengemeinscha zurückzuführen. Auf diesen Beobachtungen beruhende Hypothesen lieferten die Anregung zu zahlreichen manipulativen Freilandexperimenten und lösten in den vergangenen Jahrzehnten einige lebha e Debatten aus – emen, mit denen wir uns an späterer Stelle in diesem Buch noch näher befassen werden.

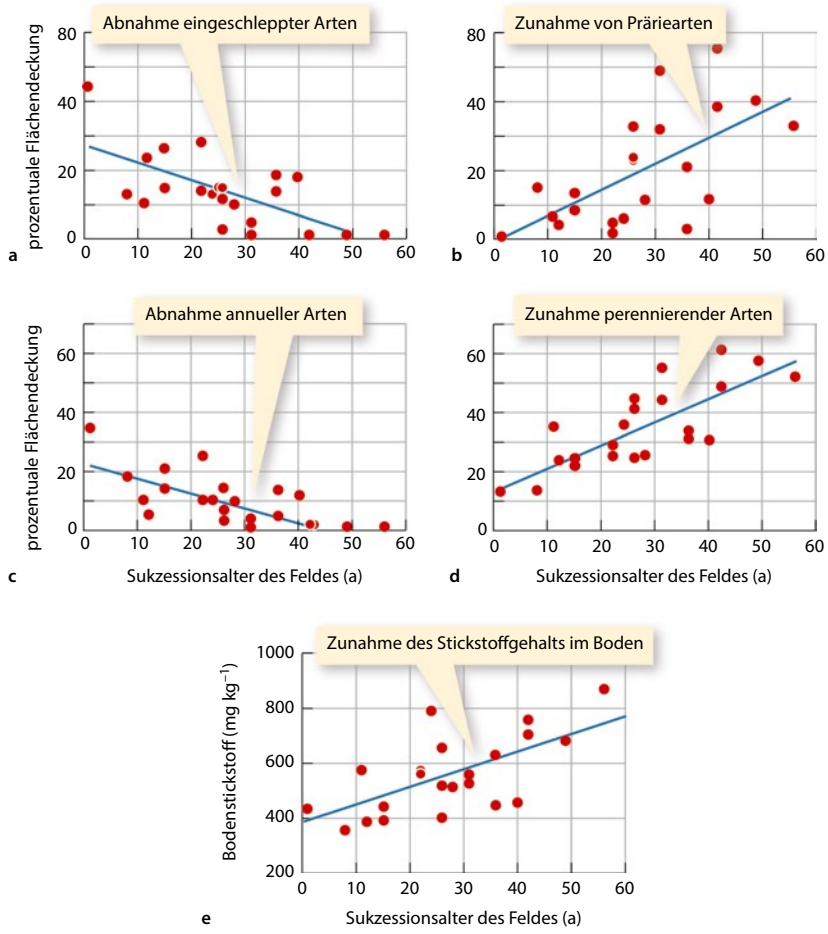


Abb. 1.10 Bei einer Untersuchung von 22 aufgelassenen Feldern in unterschiedlichen Sukzessionsstadien ergaben sich mit fortschreitender Sukzession (entsprechend dem Alter des Feldes) folgende Trends: **a** Eingeschleppte Arten nahmen ab, **b** heimische Prärieearten nahmen zu, **c** annuelle (einjährige) Pflanzenarten nahmen ab, **d** perennierende (mehrjährige) Arten nahmen zu und **e** der Stickstoffgehalt des Bodens stieg an. Die Regressionsgeraden (► Exkurs 1.2) sind in allen Fällen hoch signifikant ($p < 0{,}01$) (nach Inouye et al. 1987)

Hubbard Brook: ein langfristiges Engagement für Untersuchungen auf Ökosystemebene

Bei der Studie von Cedar Creek machte man sich zunutze, dass sich ein zeitlicher Ablauf in einem räumlichen Muster widerspiegelt, und leitete aus dem gegenwärtigen räumlichen Muster Informationen über ökologische Prozesse ab, die sich über mehrere Jahrzehnte hinziehen (die Sukzession auf aufgelassenen Feldern in Minnesota). Sofern es um längere Zeiträume geht, kann dies der einzig praktikable Ansatz sein, um ökologische Prozesse und ihre Regulation zu verstehen. Geht es hingegen um kürzere Zeiträume, so lassen sich tatsächliche Beobachtungen machen. Wie weiter oben schon kurz erwähnt, ging man bei einem Projekt im Hubbard Brook Experimental Forest, Anfang der 1960er-Jahre initiiert von Gene Likens zusammen mit weiteren Kollegen, vornehmlich Herb Bormann, genau auf diese Weise vor. Unter anderem aufgrund der ansehnlichen Erfolge durch die kontinuierlich über einen langen Zeitraum erhobenen Daten von Hubbard Brook unterstützt die U.S. National Science Foundation inzwischen schon seit mehreren

Tab. 1.1 Der jährliche Ionenhaushalt bewaldeter Wassereinzugsgebiete in Hubbard Brook in Kilogramm pro Hektar (kg ha^{-1} a^{-1}). Der Eintrag erfolgt in Form von gelösten Substanzen im Niederschlag oder als trockene Deposition (Ablagerung von Gasen und Stäuben aus der Atmosphäre), der Austrag durch Auswaschen gelöster oder partikulärer Substanzen im Wasserabfluss des Fließgewässers. Die überschüssigen Ionen (bei denen der Austrag den Eintrag übersteigt) stammen aus der Verwitterung von Grundgestein und Boden. Die Ausnahme bildet Stickstoff (in Form von Ammonium- oder Nitrationen) – hiervon wurde wegen der Stickstoffaufnahme durch den Wald weniger ausgetragen als durch die Niederschläge eingetragen (nach Likens und Bormann 1994)

	NH_4^+	NO_3^-	SO_4^{2-}	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+
Eintrag	2,7	16,3	38,3	1,1	2,6	0,7	1,5
Austrag	0,4	8,7	48,6	1,7	11,8	2,9	6,9
Nettoeintrag*	+2,3	+7,6	−10,3	−0,6	−9,2	−2,2	−5,4

*Der Nettoeintrag ist positiv, wenn das Wassereinzugsgebiet Stoffe anreichert, und negativ, wenn es Stoffe verliert.

Jahrzehnten ein Netzwerk von Wissenscha lern, die sich mit ökologischer Langzeitforschung befassen (das Long-Term Ecological Research Network, LTER; www.lternet.edu/) in vielen verschiedenen Ökosystemtypen. Gegenwärtig wird die Erforschung von 26 Standorten gefördert. Ziel ist es, diese Maßnahmen kün ig unbegrenzt weiterzuführen und so wichtige Wissenscha sstandorte für die Erforschung ökologischer Prozesse und deren Veränderungen über die Zeit zu erhalten.

Ein Wassereinzugsgebiet als Untersuchungseinheit

Zu den ersten Errungenschaften des Forscherteams von Hubbard Brook gehörte die Entwicklung einer Methode, die man *small watershed technique* nannte: Mit ihr können die Wissenscha ler den Ein- und Austrag von chemischen Sto e aus einzelnen Waldgebieten messen. Weil chemische Sto en aus Wäldern wie Hubbard Brook (mit achgründigen Böden auf undurchlässigem Felsuntergrund) größtenteils durch Wasserläufe ausgewaschen werden, kann ein Vergleich der chemischen Eigenscha en des Bachwassers mit denen der dort fallenden Niederschläge eine Menge Informationen über die unterschiedliche Aufnahme und Verwertung chemischer Elemente durch die terrestrische Fauna und Flora liefern. Man bezeichnet solche räumlich begrenzten, von einem Fließgewässer entwässerten Bereiche als **Wassereinzugsgebiete** (engl. *catchments*).

In ihren Untersuchungen in den Wassereinzugsgebieten maßen die Wissenscha ler von Hubbard Brook (und tun dies auch weiterhin!) den Eintrag an Säuren, Nährstoffen und anderen Stoffen aus der Atmosphäre. Dazu verwenden sie verschiedene Hilfsmittel. Am einfachsten ist es, die Gesamtniederschlagsmenge (Regen und Schnee) zu messen, die Konzentrationen der Sto e in diesen Niederschlägen zu ermitteln (die Messung erfolgt in Plastikeimern, die nur bei Niederschlag geö net sind) und zudem festzustellen, was sich in anderen Eimern sammelt, wenn es nicht regnet (automatische Sensoren sorgen für das Ö nen und Schließen, abhängig davon, ob es regnet oder nicht). Weiterhin ermitteln die Wissenscha ler, was durch die Fließgewässer aus dem Einzugsgebiet ausgetragen wird. Dazu entnehmen sie Gewässern mit genauer Pegelmessung, an denen sie exakte Werte für den Wasserab uss pro Zeiteinheit erhalten, in regelmäßigen Abständen Proben. Ihre ersten Ergebnisse (Tab. 1.1) waren für die damalige Zeit sehr überraschend und stießen auf großes Interesse: Für viele Substanzen überstieg der Austrag aus dem Wald den Eintrag aus der Lu (zurückzuführen auf die Verwitterung des Bodens und des anstehenden Gesteins). Für Sticksto allerdings (sowohl in Form von Ammonium, NH_4^+, als auch von Nitrat, NO_3^-) lag der Austrag aus dem Ökosystem niedriger als der Eintrag: Der Wald hielt also große Mengen des eingetragenen Sticksto s zurück.

1



Abb. 1.11 Der Hubbard Brook Experimental Forest. Deutlich zu erkennen ist links auf dem Foto das Wassereinzugsgebiet, in dem zu Versuchszwecken sämtliche Bäume gefällt wurden (© US Forest Service, Northern Research Station)

Erkenntnisse aus einem groß angelegten Freilandexperiment

Likens und seine Kollegen hatten auch als Erste die Idee, groß angelegte ökologische Experimente über ganze Wassereinzugsgebiete hinweg durchzuführen. Zwar hatten Hydrologen schon zuvor ähnliche Versuche durchgeführt, doch die ökologischen Konsequenzen nicht untersucht. Bei seinem ersten dieser ökologisch ausgerichteten Experimente rodete das Forscherteam von Hubbard Brook in einem kleinen Wassereinzugsgebiet sämtliche Bäume, wie es bei einem kommerziellen Holzeinschlag im Rahmen eines Kahlhiebs erfolgt (Abb. 1.11). Anschließend verglichen die Wissenschaftler den Austrag von Sto en durch Fließgewässer mit demjenigen in weiteren fünf Referenzwassereinzugsgebieten. Insgesamt stieg der Austrag an gelösten anorganischen Substanzen aus dem durch Holzeinschlag zerstörten Wassereinzugsgebiet auf das 13-Fache der normalen Rate an (Abb. 1.12). Dafür waren zwei Phänomene verantwortlich. Erstens führte die enorme Verringerung der transpirierenden Ober ächen (Blätter) lebender Bäume dazu, dass 40 % mehr des ankommenden Niederschlags wieder über die Fließgewässer abflossen und dabei mehr gelöste Substanzen ausgetragen wurden. Zweitens – und zugleich noch bedeutungsvoller – wurden die durch Zersetzung von organischem Material durch Mikroorganismen in löslicher Form freigewordenen Substanzen mit dem ab ießenden Wasser aus dem System ausgewaschen, weil keine Bäume mehr da waren, die diese Sto e hätten aufnehmen können.

Das Forscherteam von Hubbard Brook hat im Anschluss daran noch zahlreiche weitere Experimente durchgeführt und durch Kombination von sorgfältigen Langzeitbeobachtungen und -versuchen sehr viel dazu beigetragen, dass wir heute verstehen, wie bewaldete Wassereinzugsgebiete funktionieren, und vor allem wissen, wie sich saurer Regen auf sie auswirkt.

Die Experimental Lakes Area in Kanada: jahrzehntelange Erforschung der Folgen menschlicher Aktivitäten für Seen

Weiter vorne in diesem Kapitel haben wir bereits kurz das Experiment von David Schindler und Kollegen an einem gesamten Ökosystem erwähnt, durch das sie heraus nden wollten, wie sich saurer Regen auf Seen auswirkt. Dieses Experiment war eines von vielen in der Experimental Lakes Area (ELA), einer Forschungseinrichtung der kanadischen Regierung in einem spärlich besiedelten Gebiet in Zentralkanada. Eingerichtet wurde ELA ursprünglich im Jahr 1968, um das Problem der **Eutrophierung** (engl. *eutrophication*) von Seen zu erforschen: das vermehrte Wachstum von Algen und Cyanobakterien infolge des übermäßigen Eintrags von Nährsto en.

Während der 1950er- und 1960er-Jahre verschlechterte sich die Wasserqualität in vielen Regionen Nordamerikas und Europas, wobei die Eutrophierung mit den größten Anlass zur Besorgnis gab. Um die Ursachen hierfür zu ermitteln, wurde eine beachtliche Reihe von Forschungen durchgeführt. In den meisten Fällen handelte es sich dabei um Laborexperimente, bei denen man Flaschen mit Wasser aus Teichen oder Seen häu g Nährsto e wie Phosphor oder Sticksto oder Kohlensto in Form von anorganischem Hydrogencarbonat zusetzte. Anschließend analysierte man, wie sich darau in das Wachstum des Phytoplanktons über einen Zeitraum von wenigen Tagen bis einer Woche veränderte. Die Ergebnisse waren jedoch widersprüchlich: Viele

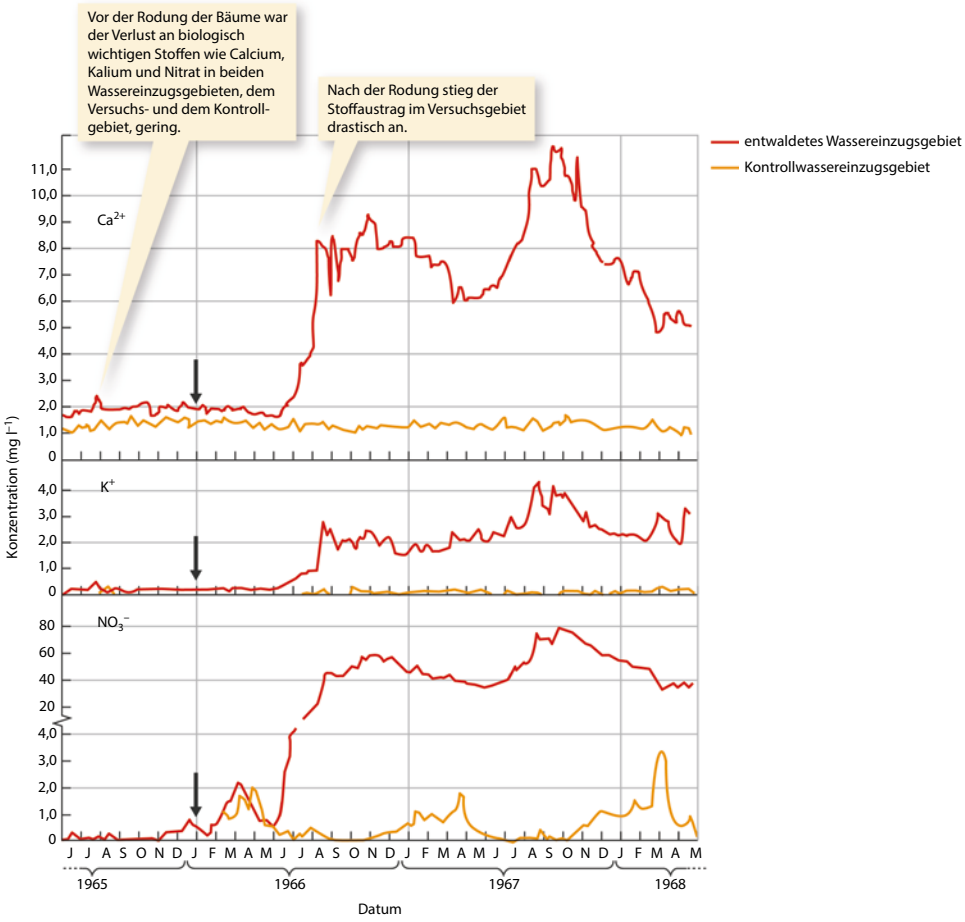


Abb. 1.12 Die Ionenkonzentration im Fließwasser aus dem zu Versuchszwecken entwaldeten Wassereinzugsgebiet 2 und aus dem unveränderten, als Kontrolle dienenden Wassereinzugsgebiet 6 von Hubbard Brook. Der Zeitpunkt der Entwaldung ist durch Pfeile gekennzeichnet. In allen Fällen kam es nach der Entwaldung zu einem drastischen Anstieg des Ionenaustrags. Man beachte, dass die „Nitrat"-Achse eine Unterbrechung aufweist (nach Likens und Bormann 1975)

Untersuchungen deuteten darauf hin, dass Wachstum und Produktion von Algen in erster Linie durch die Verfügbarkeit von Kohlendioxid und Hydrogencarbonat begrenzt werden, während andere auf eine Limitierung durch Phosphor und manchmal auch Stickstoff schließen ließen. Ohne eine eindeutige Ursache konnte man aber keine wirkungsvollen Strategien entwickeln, um Abhilfe zu scha en. Wäre beispielsweise Phosphor das Problem gewesen, so hätte sich dieses teilweise dadurch lösen lassen, Phosphor in Detergenzien zu verbieten, die mit dem Abwasser in die Gewässer gelangen. Ohne einen eindeutigen Konsens konnte man keine Einigung bezüglich eines Phosphorverbots oder anderer Maßnahmen erzielen. Würde das Wachstum der Algen in Wirklichkeit nämlich von der Menge an Kohlendioxid und Hydrogencarbonat in einem See kontrolliert, so hätte die Eindämmung des Phosphoreintrags kaum einen Sinn.

Infolge der Besorgnis über die Eutrophierung der Großen Seen gründete die kanadische Regierung 1966 das Freshwater Institute und beau ragte Schindler Anfang 1968 damit, das Experiment mit der Eutrophierung eines gesamten Sees durchzuführen (Abb. 1.13). Schindler und sein Team bauten eine Zugangsstraße in das entlegene Gebiet, errichteten ein Basislager und begutachteten zahlreiche Seen. Über 50 davon erwiesen sich dabei als geeignet für

1



Abb. 1.13 Beim Experiment an Lake 226 führte man dem See auf der einen Seite nur Stickstoff zu, auf der anderen Seite Stickstoff und Phosphor. Eine Kunststoffbarriere verhinderte den Austausch des Wassers zwischen den beiden Teilen des Sees. Die grünliche Farbe in der hinteren Hälfte des Sees zeigt deutlich, dass die Phosphorgabe das Algenwachstum anregte (© Fisheries and Oceans Canada, Nachdruck aus Schindler 1977)

Experimente am ganzen See. Die ELA-Gruppe formulierte die Hypothese, dass Phosphor die Eutrophierung verursacht, und setzte eine Reihe von Experimenten auf, um diese Hypothese zu überprüfen. Gleich ihr erstes Experiment war äußerst kühn: Die Wissenschaftler wählten dazu einen See (Lake 227) mit extrem geringem Gehalt an gelöstem Kohlendioxid aus – geringer als in jedem anderen See weltweit, der bis dahin untersucht worden war – und wollten diesen See durch Phosphorgaben düngen. In Laborexperimenten mit Wasser aus Lake 227 war bereits „nachgewiesen" worden, dass die geringe Kohlendioxidkonzentration im See die Algenproduktion stark einschränkte. Schindler und seine Kollegen waren jedoch sicher, dass ein Experiment am gesamten See zu einem anderen Resultat führen werde. Später (2009) legte Schindler dar, dass es die Kohlenstoffhypothese generell widerlegen würde, wenn es ihnen gelänge nachzuweisen, dass selbst in einem See wie Lake 227 in Wirklichkeit in erster Linie Phosphor die Produktivität anregt.

Im Winter 1968/1969 brachten die Forscher mithilfe von Schlitten, gezogen von Schneemobilen, den Phosphor an den entlegenen See. Im Juni 1969 begann das Team, dem See Phosphor zuzuführen, und Lake 227 eutrophierte schnell. Trotz des geringen Gehalts an Kohlendioxid in dem See war durch Diffusion aus der Atmosphäre und aus kohlenstoffreichen Sedimenten genügend Kohlendioxid für das Algenwachstum verfügbar. Die Limitierung des Wachstums durch Kohlendioxid, wie sie Laborexperimente mit Wasser aus Lake 227 nahelegte, erwies sich als Artefakt, denn dem Wasser in den Flaschen im Laborexperiment wurde mit sehr viel geringerer Rate neues Kohlendioxid zugeführt als dem Wasser im See selbst. Als der eigentlich regulierende Faktor für das Algenwachstum und die Eutrophierung von Seen stellte sich Phosphor heraus. Wie ein anschließendes Experiment in einem anderen See (Lake 226), der durch eine Kunststoffbarriere in zwei Teile unterteilt wurde, zeigte, stimulierte eine Düngung mit Phosphor und Stickstoff die Eutrophierung sehr viel stärker als eine Düngung ausschließlich mit Stickstoff (deutlich zu erkennen in Abb. 1.13). Die Publikation der ersten Ergebnisse dieser Experimente führte rasch dazu, dass in ganz Nordamerika und Europa die Belastung mit Phosphor durch Vorschriften reglementiert wurde. In den Großen Seen wie auch in anderen Seen verbesserte sich daraufhin schon bald die Wasserqualität. Das Problem der Eutrophierung in Ökosystemen an Meeresküsten zu lösen dauerte leider viele Jahrzehnte länger, denn hier ist die Ursache weniger Phosphor als vielmehr Stickstoff (▶ Exkurs 1.4).

Die Ansiedlung einer exotischen Fischart in Neuseeland: Untersuchungen auf zahlreichen unterschiedlichen biotischen Ebenen

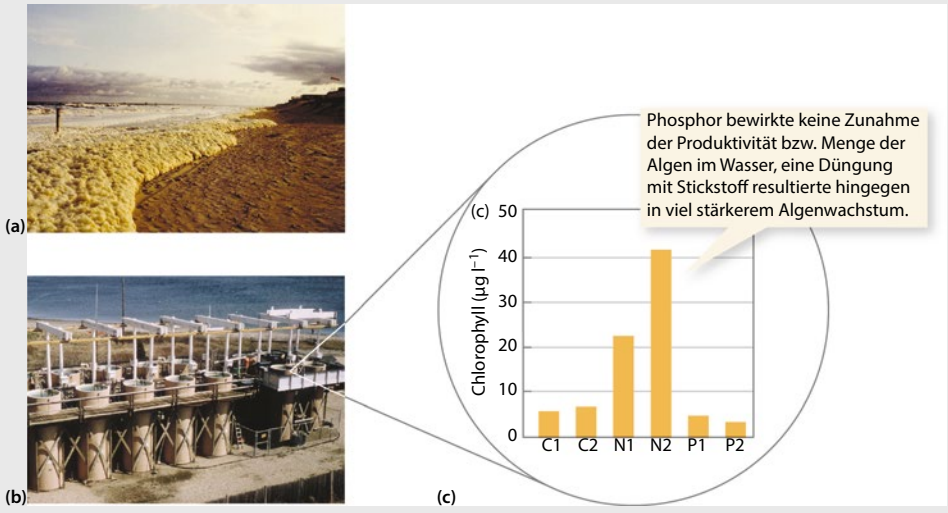
Rückblickend betrachtet umfassen Studien nur selten mehr als eine oder zwei der vier Ebenen der ökologischen Hierarchie (Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften, Ökosysteme). Über weite Abschnitte des 20. Jahrhunderts verfolgten

Exkurs 1.4 Aktueller ÖKOnflikt

Die Schädigung von Ökosystemen der Meeresküsten

Während sich die Wasserqualität in Seen infolge der Vorschriften zur Verringerung des Phosphoreintrags drastisch verbessert hat, waren Ökosysteme an den Küsten der Meere seit Anfang der 1970er-Jahre einer ständig steigenden Eutrophierung ausgesetzt. Tatsache ist: Im Jahr 2007 war die Mehrzahl der marinen Küstengewässer in den Vereinigten Staaten mäßig bis stark durch Eutrophierung geschädigt – und das trotz der Reglementierung des Phosphoreintrags. Weltweit nahm die Zahl schädlicher Algenblüten in Küstengewässern zu (◘ Abb. 1.14), weil ganze Bereiche (sogenannte Todeszonen) an Sauerstoff verarmten, beispielsweise im nördlichen Golf von Mexiko im Mündungsgebiet des Mississippi. Warum? Die Eutrophierung dieser marinen Ökosysteme wird mehr durch Stickstoff als durch Phosphor verursacht und die Reglementierung der Stickstoffbelastung hinkt in den meisten Ländern derjenigen der Belastung mit Phosphor um Jahrzehnte hinterher. Dass Stickstoff die Hauptursache für die Eutrophierung in Küstenregionen ist, konnte eindeutig in einem Mesokosmos-Experiment an der Küste der Narragansett Bay im US-Bundesstaat Rhode Island gezeigt werden. (Bei Mesokosmen handelt es sich um künstlich geschaffene Versuchsumwelten, die groß genug sind, dass sie viele Eigenschaften natürlicher Systeme haben – im Gegensatz zu den kleineren, weniger natürlichen Mikrokosmen.) Dazu wurden jeweils zwei große Tanks aus Fiberglas mit Meerwasser aus der Bucht gefüllt und anschließend entweder mit Phosphor oder Stickstoff angereichert oder blieben als Kontrolle unbehandelt. Phosphor wurde mit der gleichen Rate zugeführt wie beim in ► Abschn. 1.3 beschriebenen ELA-Experiment an Lake 227. Während Phosphor keine Zunahme der Produktivität und der Menge der Algen im Wasser bewirkte, führte eine Stickstoffdüngung zu einem viel stärkeren Algenwachstum und einer quantitativen Zunahme der Algen (◘ Abb. 1.14).

Die unterschiedliche Regulation der Eutrophierung in Seen und marinen Küstenökosystemen wird durch viele Faktoren bewirkt. Zu den bedeutendsten zählt der enorme Eintrag an Phosphor im Vergleich zu Stickstoff, der häufig von der angrenzenden offenen See in die Ökosysteme der Küste erfolgt. Ein weiterer Faktor ist die Stickstofffixierung, jener Vorgang, durch den Bakterien atmosphärischen molekularen Stickstoff in biologisch verfügbaren Stickstoff umwandeln. Wenn in Seen ein Mangel an Stickstoff herrscht,



◘ **Abb. 1.14** Eine massive Blüte schädlicher Algen sorgt dafür, dass sich am Strand der Nordsee in den Niederlanden ein breiter Saum aus Schaum ansammelt (**a** © Gilles Billen, Ph. D.). Die Düngung von 5 m tiefen Mesokosmen mit Meerwasser aus der Narragansett Bay (**b** © Robert W. Howarth, Ph. D.) resultierte eindeutig in einer starken Zunahme der Algen – gemessen an der Chlorophyllmenge –, und zwar nicht nach Zufuhr von Phosphor, sondern von Stickstoff (**c** Oviatt et al. 1995)

1

kommt es typischerweise rasch zu einer Abundanzzunahme („Blüte") der Cyanobakterien. Diese fixieren den Stickstoff, mildern dadurch den Mangel und sorgen so dafür, dass Phosphor der limitierende Nährstoff bleibt. In den meisten marinen Küstenökosystemen tritt diese Reaktion der Cyanobakterien einfach nicht auf, wie wir in ▶ Kap. 11 näher erörtern werden.

Viele Jahre vor dem oben beschriebenen Mesokosmos-Experiment hatten zahlreiche über kurze Zeiträume durchgeführte Laborexperimente mit Flaschen, gefüllt mit Wasser aus marinen Küstenökosystemen, bereits eine Reaktion auf Stickstoff gezeigt und nicht auf Phosphor. Wenn es um den Erhalt der Wasserqualität ging, blieb dieser Nachweis meist unberücksichtigt und man nahm stattdessen an, dass die Eutrophierung der Küstengewässer von den gleichen Faktoren bewirkt wird wie in Seen. War dies gerechtfertigt?
In vielen Fällen stammt der Stickstoff, der in Küstengewässer gelangt und dort zu einer Eutrophierung führt, von Flussbecken, die Hunderte oder gar Tausende Kilometer von der Küste flussaufwärts liegen. Die Schäden, die er verursacht, sofern nicht eingegriffen wird, treten jedoch an der Küste auf. Wie können Gesellschaften das Problem der Eutrophierung an den Küsten angesichts dieser großen räumlichen Trennung auf vernünftige Weise lösen? Und wer sollte für die Kosten aufkommen, die die Verringerung der Stickstoffbelastung verursacht?

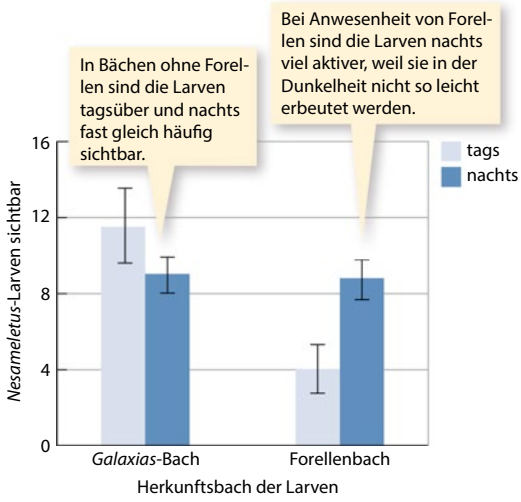


Abb. 1.15 Die mittlere Zahl (±SE) an Larven der Eintagsfliege *Nesameletus ornatus*, die entweder aus einem Forellenbach oder einem *Galaxias*-Bach gefangen wurden, auf der Substratoberfläche von künstlichen Durchflusskanälen im Labor am Tag und in der Nacht (in Abwesenheit von Fischen), jeweils erfasst durch Videoauswertung. Die Larven aus dem Forellenbach sind nachtaktiver als ihre Artgenossen aus dem *Galaxias*-Bach (nach McIntosh und Townsend 1994)

Physiologen und Verhaltensökologen, die Individuen erforschen, Populationsdynamiker und Ökologen, die Lebensgemeinscha en oder Ökosysteme untersuchen, tendenziell getrennte Wege und stellten auf unterschiedliche Weise unterschiedliche Fragen. In den letzten ein bis zwei Jahrzehnten haben Ökologen jedoch zunehmend erkannt, dass man ein sehr viel besseres Verständnis erlangt, wenn die Beziehungen zwischen all diesen Ebenen hergestellt werden. Gut veranschaulicht wird dies durch Untersuchungen zur Ansiedlung einer exotischen Fischart in Fließgewässer in Neuseeland.

Weil die Forelle (*Salmo trutta*) unter Anglern als Herausforderung hohe Wertschätzung genießt, wurde sie aus ihrer ursprünglichen Heimat Europa über ein Jahrhundert lang in alle Welt verfrachtet. In Neuseeland wurde sie 1867 eingeführt und hat dort in vielen Bächen und Flüssen sich selbst erhaltende Populationen gebildet – nicht selten zum o enkundigen Nachteil heimischer Fischarten, zum Beispiel der nichtwandernden Fische der Gattung *Galaxias* (Galaxien). Heute leben in vielen Fließgewässern Neuseelands Forellen, in vielen nur *Galaxias* und in einigen sowohl die eingeführte als auch die heimische Fischart.

Die Ebene des Individuums – Auswirkungen auf das Fressverhalten von Wirbellosen

An der Basis der Nahrungskette stehen in vielen Bächen im Süden Neuseelands mikroskopisch kleine Algen, die auf Steinen wachsen. Von diesen kleinen Algen ernähren sich Eintags iegenlarven und andere Wirbellose, die selbst wiederum den Fischen als Nahrung dienen. Überraschenderweise ändern die Eintags iegenlarven (auch als Nymphen bezeichnet) ihr Verhalten abhängig davon, ob sie in *Galaxias*-Bächen oder in Forellenbächen leben. In einem Experiment zeigten aus einem Forellenbach gefangene Larven in kleinen künstlichen Durch usskanälen

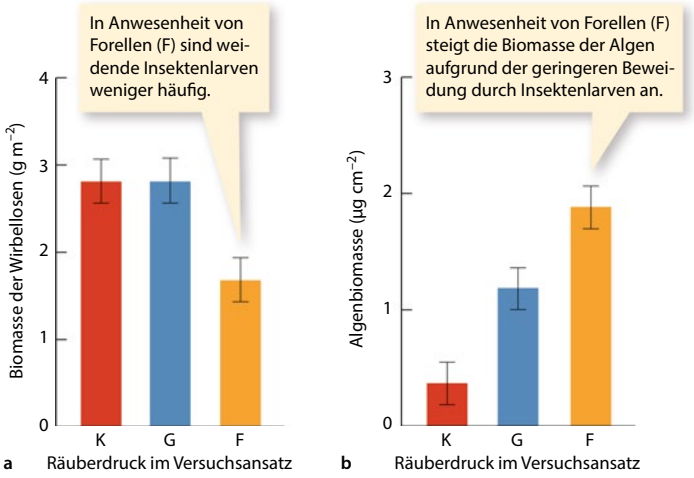


Abb. 1.16 Gesamtbiomasse der Wirbellosen (**a**) und Biomasse der Algen (**b**; gemessen als Chlorophyll *a*) (±SE) in einem Experiment, das im Sommer in einem kleinen neuseeländischen Bach durchgeführt wurde. In wiederholten Versuchen mit Forellenbesatz waren wirbellose Weidegänger seltener und es wurden weniger Algen abgeweidet; daher war hier die Algenbiomasse am höchsten. K, keine Fische anwesend; G, *Galaxias*-Besatz; F, Forellenbesatz (nach Flecker und Townsend 1994)

im Labor tagsüber eine geringere Aktivität als bei Nacht, die Larven aus einem *Galaxias*-Bach waren dagegen tags wie nachts aktiv (Abb. 1.15). Wie könnte sich dieser Unterschied entwickelt haben? Forellen orientieren sich beim Beutefang überwiegend visuell, während *Galaxias* mechanische Reize nutzt. Daher sind Wirbellose in einem Forellenbach tagsüber einem erheblich höheren Risiko ausgesetzt, erbeutet zu werden, da die Forellen dann am besten sehen und am aktivsten sind.

Die Lebensgemeinschaft – die Forelle bedingt eine ganze Kaskade von Folgeeffekten

Dass sich ein eingeführter Räuber wie die Forelle direkt auf das Verhalten der Eintagsfliegenlarven auswirkt, ist nicht überraschend. Aber gibt es noch weitere Folgeeffekte, die sich kaskadenartig auf andere Arten der Lebensgemeinscha ausweiten? Ob sich die eingeführten Forellen anders als die von ihr verdrängten Vertreter der Gattung *Galaxias* auf das Nahrungsnetz in Bächen auswirken, wurde in einem Experiment mit künstlichen Durch usskanälen untersucht, die direkt in einem Bach platziert wurden. (Die mehrere Meter langen Kanäle waren am Ende mit einem Netz versehen, damit sie auf natürliche Weise von Wirbellosen besiedelt werden konnten.) Dann wurden jeweils drei verschiedene Versionen getestet: ohne Fische, mit *Galaxias* oder mit Forellen, jeweils in der natürlich au retenden Dichte. Vor dem Einsetzen der Fische ließ man Algen und Wirbellosen zwölf Tage Zeit, die Kanäle zu besiedeln. Nach weiteren zwölf Tagen wurden Stichproben von Wirbellosen und Algen entnommen (Abb. 1.16). Bei Anwesenheit von Forellen zeigte sich eine signi kante Verringerung der Biomasse an Wirbellosen ($p = 0{,}026$), während sich die Gegenwart von *Galaxias* im Vergleich zur Kontrolle ohne Fische nicht auf die Biomasse der Wirbellosen auswirkte. Die Biomasse der Algen erreichte ihre höchsten Werte in dem Kanal mit den Forellen ($p = 0{,}02$) – wahrscheinlich, weil hier weniger Wirbellose die Algen abweideten.

Das Ökosystem – Forelle und Energiefluss

Welche Konsequenzen ergeben sich für das Ökosystem im Hinblick auf die Gesamtphotosynthese durch die Algen sowie den Energie uss zu den Eintags iegenlarven und anderen Wirbellosen und letztlich zu den Fischen? Dies wurde in zwei benachbarten Zu üssen des Taieri River untersucht: In einem der beiden war die Forelle die einzige Fischart, im

1

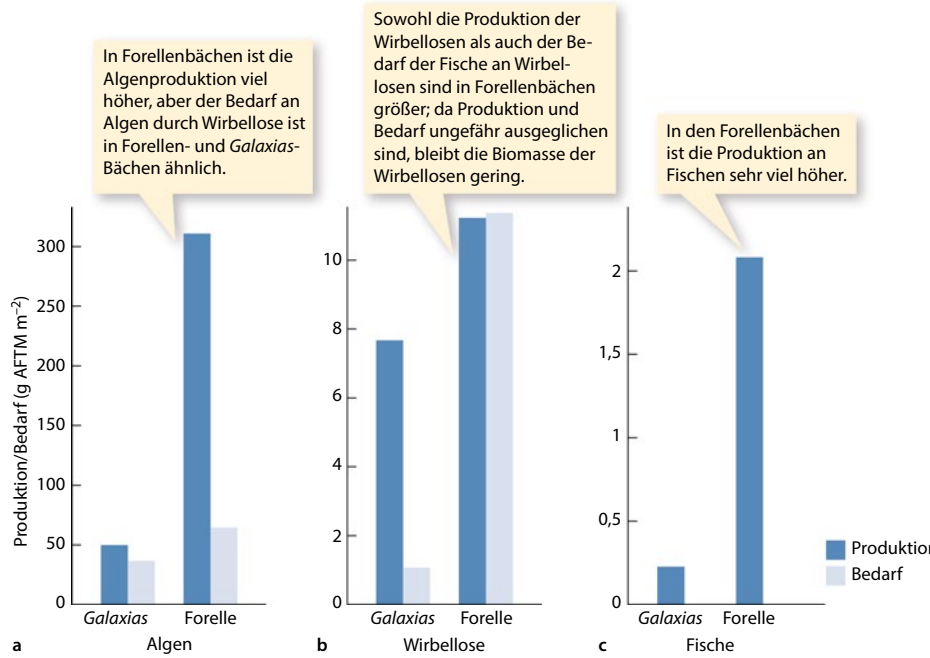


Abb. 1.17 Schätzwerte für die jährliche Produktion an Biomasse auf einer trophischen Ebene sowie der Bedarf an dieser Biomasse (die konsumierte Menge) auf der nächsthöheren trophischen Ebene für **a** Primärproduzenten, **b** Wirbellose (die sich von Algen ernähren) und **c** Fische (welche die Wirbellosen fressen). Die Schätzungen erfolgten für einen Forellenbach und einen *Galaxias*-Bach. In Ersterem ist die Produktion auf allen trophischen Ebenen höher, aber weil die Forellen fast die gesamte Jahresproduktion der Wirbellosen konsumieren (**b**), nehmen die Wirbellosen nur 21 % der Primärproduktion auf (**a**). Im *Galaxias*-Bach dagegen konsumieren die Fische lediglich 18 % der Wirbellosenproduktion, was es den Wirbellosen ermöglicht, einen Großteil (75 %) der jährlichen Primärproduktion aufzunehmen. AFTM, aschefreie Trockenmasse (nach Huryn 1998)

anderen kam nur *Galaxias* vor. In dem Forellenbach erreichten die Algen eine sechsmal höhere Photosyntheseleistung als im *Galaxias*-Bach. Dadurch stand dort mehr Energie für das gesamte Nahrungsnetz zur Verfügung und die Wirbellosen, die sich von Algen ernähren, erzeugten in dem Forellenbach mit einer 1,5-mal höheren Rate neue Biomasse als im *Galaxias*-Bach. Die Forellen selbst produzierten mit einer etwa neunmal höheren Rate neue Biomasse als *Galaxias* (Abb. 1.17). Algen, Wirbellose und Fische sind also in dem Forellenbach allesamt produktiver als in dem *Galaxias*-Bach.

Bedeutet das, dass die Ansiedlung einer nichtheimischen Art, der Forelle, für die Fließgewässer Neuseelands sogar vorteilha war? Wenn das alleinige Ziel darin bestand, eine hohe Produktion an Fischen zu erzielen und Angler glücklich zu machen, lautet die Antwort „ja". Natürlich stellen eingeführte Arten – ob gezielt angesiedelt oder eingeschleppt – ein gewaltiges und immer dringlicher werdendes Problem dar, denn in sehr vielen Fällen wirken sie sich negativ auf grundlegende ökologische Funktionen wie auch auf verschiedene sonstige Aspekte aus, die in direktem Zusammenhang mit dem Wohlergehen des Menschen stehen. Das ist ein wichtiges

ema für Ökologen und wird weiter unten im Text noch weiter erörtert.

Warum asiatische Geier auf das Aussterben zusteuerten: Vom Wert einer Modellstudie

Geierpopulationen in Indien und Pakistan nahmen um 22–50 % pro Jahr ab …

Im Jahr 1997 fielen in Indien und Pakistan reihenweise die Geier tot von den Bäumen. Die

Einheimischen bemerkten den dramatischen Rückgang der beiden Arten Bengalgeier (*Gyps bengalensis*) und Indiengeier (*G. indicus*) rasch. Wiederholte Bestandserhebungen zwischen den Jahren 2000 und 2003 bestätigten die alarmierende Rate des Rückgangs: Pro Jahr nahmen die Populationen zwischen 22 und 50 % ab. Dies gab Anlass zu großer Sorge, denn die Geier spielen im täglichen Leben in Indien und Pakistan eine wichtige Rolle, weil sie die Kadaver großer Wild- und Nutztiere beseitigen. Durch den Bestandsverlust der Geier blieb mehr Aas für verwilderte Hunde und Ratten, sodass deren Bestände ebenso zunahmen wie die Wahrscheinlichkeit einer Übertragung von Krankheiten wie Tollwut und Pest von diesen Tieren auf den Menschen. Da die Tierkadaver nun nicht mehr unverzüglich von den Geiern beseitigt wurden, erhöhte sich zudem die Gefahr, dass die Brunnen der Umgebung kontaminiert und Krankheiten durch Fliegen verbreitet werden. Ganz besonders betro en war die Bevölkerungsgruppe der Parsen, da sie, ihrer Religion folgend, Verstorbene bei Tag in einem speziellen Turm (Dachma, „Turm des Schweigens“) legen, wo Fleisch und Weichteile innerhalb weniger Stunden von Geiern gefressen werden. Damit dieser Brauch weiterhin beibehalten konnte, mussten Ökologen rasch die Ursache für das Geiersterben heraus nden.

Es dauerte einige Jahre, bis die Wissencha - ler bei den toten, aber ansonsten gesunden Vögeln eine Gemeinsamkeit entdeckten: Alle zeigten gichtähnliche Symptome (durch die Ansammlung von Harnsäure in der Körperhöhle) und starben anschließend an Nierenversagen. Schon bald wurde ein entscheidendes Teil in dem Puzzle gefunden: In den an Nierenversagen verendeten Geiern fanden sich Rückstände des Medikaments Diclofenac (Oaks et al. 2004). Schließlich konnte man an Geiern in Gefangenscha nachweisen, dass der Verzehr von Kadavern von Haustieren, die mit Diclofenac behandelt worden waren, für die Vögel tödlich war. Der nicht steroidale entzündungshemmende Arzneisto Diclofenac war in den 1970er-Jahren für die Anwendung beim Menschen entwickelt und erst in jüngerer Zeit in Pakistan und Indien auch in der Tiermedizin eingesetzt worden. Somit erwies sich ein Arzneisto , von dem Haustiere pro tierten, als tödlich für die Geier, die deren Kadaver fraßen.

… verursacht durch mit Arzneistoffen kontaminierte Kadaver?

Trotz der recht eindeutigen Indizien stellte sich angesichts der relativ geringen Zahl von mit Diclofenac kontaminierten Kadavern die Frage, ob die durch das Arzneimittel verursachte Sterblichkeit der Geier als Erklärung für die Bestandseinbrüche ausreichte. Könnten auch noch andere Faktoren eine Rolle spielen? Gab es vielleicht weitere Gi sto e? Diese Fragen versuchten Rhys Green und seine Arbeitsgruppe mithilfe eines Simulationsmodells zur Populationsentwicklung zu beantworten (Green et al. 2004). Au auend auf ihren Untersuchungen zum Populationsrückgang und den Erkenntnissen zur Geburten- und Sterberate sowie zur Ernährung erstellten die Forscher ein mathematisches Modell, um das Verhalten der Geierpopulation vorherzusagen. In Abb. 1.18 ist dieses Modell als Flussdiagramm dargestellt.

Grundlage für das Modell bildeten einige einfache, wohlüberlegt formulierte Annahmen. So nahmen die Wissencha ler beispielsweise an, dass die Geier nicht vor dem fün en Lebensjahr brüten und dann jeweils nur ein Jungtier pro Jahr aufziehen können – und das nur dann, wenn beide Elternvögel die 160 Tage dauernde Brutsaison überleben. Weitere Ein ussfaktoren für das Modell waren die normalen Geburten- und Sterberaten der Population, aber auch, wie das Überleben mit der Diclofenac-Vergi ung korreliert sein könnte. Das berücksichtigt die Wahrscheinlichkeit, dass ein adulter Geier an einem mit Diclofenac belasteten Kadaver frisst, was wiederum zum Teil davon abhängt, wie hoch der Prozentsatz an kontaminierten Kadavern im Lebensraum der Geier ist, aber auch davon, wie o die Geier Nahrung zu sich nehmen. Wie man sich leicht vorstellen kann, ist die Angelegenheit äußerst komplex und die Annahmen beruhen auf zahlreichen biologisch stichhaltigen Fakten.

Der Rückgang der Geier lässt sich alleine mit der Diclofenac-Kontamination der Rinder erklären

Um Veränderungen der Populationsgröße vorherzusagen, wurden mathematische Formeln entwickelt, wobei die Einzelheiten hier nicht von Belang

1

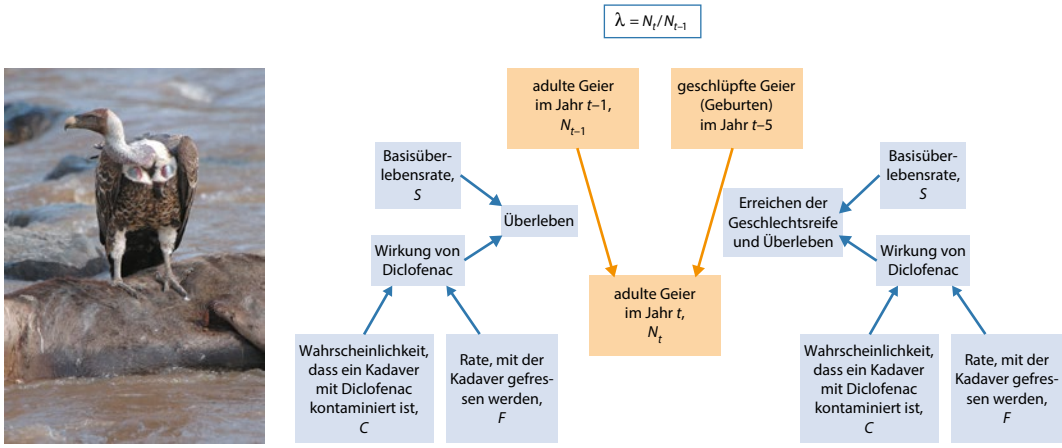


Abb. 1.18 Dieses Flussdiagramm zeigt die Faktoren eines Modells, das beschreibt, wie sich die Zahl der adulten Geier der Population von einem Jahr (N_{t-1}) zum nächsten (N_t) ändert. Das Foto zeigt den Bengalgeier, dessen Bestände in Indien und Pakistan verheerende Rückgänge zu verzeichnen hatten. Die Zahl der adulten Geier im Jahr *t* hängt von der Anzahl der Geier im Vorjahr ($t - 1$) ab, von denen einige aus natürlichen Ursachen sterben (Basisüberlebensrate) und andere aufgrund der Vergiftung durch Diclofenac. Zudem hängt die Zahl der adulten Geier auch davon ab, wie viele Geier fünf Jahre ($t - 5$) zuvor geschlüpft sind, denn diese Vögel werden erst mit fünf Jahren geschlechtsreif. Auch von diesen neu geschlüpften Geiern sterben wieder einige vor Erreichen der Geschlechtsreife eines natürlichen Todes, andere durch Diclofenacvergiftung. Die verringerte Überlebensrate durch Diclofenac beruht auf zwei Dingen: auf der Wahrscheinlichkeit, dass ein Kadaver Diclofenac enthält (*C*) und auf der Rate, mit der die Kadaver gefressen werden (*F*) (Foto: © Paglio/Alamy)

sind. Genauer gesagt stellten die Forscher die Frage: Wie hoch müsste der Anteil an Kadavern (*C*) mit einer tödlichen Dosis von Diclofenac sein, damit die beobachteten Populationsrückgänge eintreten? Wie das Modell zeigte, musste nur einer von 135 Kadavern mit Diclofenac belastet sein, um die beobachteten Bestandsrückgänge zu bewirken. Der Anteil der in der Natur mit Anzeichen einer Diclofenac-Vergi ung tot oder sterbend gefundenen Geier entsprach weitgehend dem durch das Modell vorhergesagten Prozentsatz, sofern der beobachtete Populationsrückgang ausschließlich auf die Vergi ung mit dem Arzneisto zurückzuführen war. Daraus schlossen die Forscher, dass die Diclofenac-Vergi ung als Ursache ausreichte, um den dramatischen Rückgang der Geier im Freiland zu bewirken. Als Reaktion auf diese Forschungsergebnisse leiteten die Regierungen Schritte ein, um die Verwendung von Diclofenac zu verbieten.

Damit hat dieses Beispiel eine Reihe wichtiger genereller Aspekte von mathematischen Modellen in der Ökologie verdeutlicht:

- Modelle können wertvoll sein für die Erforschung von Szenarien und Situationen, für die uns keine realen Daten vorliegen oder für die wir wahrscheinlich gar keine solchen Daten erlangen können. (Wie wirken sich z.B. bestimmte Basisüberlebensraten oder Nahrungsaufnahmeraten aus?)
- Sie können sich weiterhin als wertvoll erweisen, um unseren gegenwärtigen Kenntnisstand zusammenzufassen und Vorhersagen zu tre en, bei denen der Zusammenhang zwischen dem vorliegenden Wissen, den Annahmen und den Vorhersagen explizit und deutlich ersichtlich ist. (Welcher Wert lässt sich für *C* ableiten, wenn für *S* und *F* in Abb. 1.18 verschiedene Werte vorliegen und λ bekannt ist?)
- Um auf diese Weise nützlich zu sein, muss ein Modell keine vollständige und perfekte Beschreibung der realen Situation sein (tatsächlich kann es das vielleicht gar nicht leisten), die man damit nachzuahmen versucht. Alle Modelle beinhalten Näherungswerte. (Das Geiermodell war natürlich eine drastische Vereinfachung der Realität.)
- Deshalb ist stets Vorsicht geboten. Sämtliche Schlussfolgerungen und Vorhersagen haben nur vorläu gen Charakter und können nicht besser sein als der Wissensstand und

die Annahmen, auf denen sie beruhen. Mit Bedacht angewandt können sie jedoch nützlich sein. (Das Geiermodell sorgte für eine Umstellung der bislang praktizierten Vorgehensweise und bewirkte, dass nach neuen Arzneisto en gesucht wurde.)

- Gleichwohl ist ein Modell zwangsläu g erheblich vertrauenswürdiger, wenn es durch reale Datensätze untermauert werden kann.

Zusammenfassung

Ökologie als Wissenschaft

Ökologie ist die wissenschaftliche Erforschung der Verbreitung und Abundanz von Organismen, der Wechselbeziehungen, welche diese Verbreitung und Abundanz bestimmen, sowie der Beziehungen zwischen Organismen sowie der Umwandlung und dem Fluss von Energie und Stoffen.

Ökologische Untersuchungsebenen, Vielfalt der Forschungsansätze und wissenschaftliche Exaktheit

Die Ökologie befasst sich mit vier Ebenen der ökologischen Organisation: mit einzelnen Organismen, Populationen, Lebensgemeinschaften und Ökosystemen. Ökologie ist eine präzise Wissenschaft, die sich standardisierter wissenschaftlicher Methoden bedient.

Ökologie in der Praxis

Ökologen verfolgen viele verschiedene Forschungsansätze, darunter vergleichende Beobachtungen, Experimente und Modelle. Experimente können als Freilandexperimente konzipiert sein, wie bei den Untersuchungen an Feldern, die im vergangenen Jahrhundert zu unterschiedlichen Zeiten aufgegeben wurden, können in kleinem Maßstab erfolgen, wie beim Zusatz von Stickstoff auf kleinen Flächen, oder ganze Ökosysteme einbeziehen, wie bei der Rodung sämtlicher Bäume in einem Wassereinzugsgebiet oder dem Zusatz von Phosphor zu einem ganzen See.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Warum benötigt man zur Feststellung mancher zeitlicher Muster in der Ökologie Langzeitdatenreihen, während für andere Muster Daten aus kurzen Zeiträumen genügen?
2. Diskutieren Sie die Vor- und Nachteile deskriptiver Studien im Vergleich zu Experimenten zum selben ökologischen Phänomen.
3. Was versteht man unter einem natürlichen Freilandexperiment? Warum sind Ökologen sehr darauf aus, diese Möglichkeit zu nutzen?
4. Suchen Sie in der Literatur nach verschiedenen Definitionen für Ökologie. Welche davon ist Ihrer Meinung nach am treffendsten und warum?
5. Wie hätten die Ergebnisse der Untersuchung der Sukzession auf aufgelassenen Feldern in Cedar Creek abweichen können, wenn man ein einzelnes Feld über einen Zeitraum von 50 Jahren überwacht hätte, statt Felder zu vergleichen, die zu unterschiedlichen Zeiten in der Vergangenheit aufgegeben wurden?
6. Nach Rodung aller Bäume in einem Wassereinzugsgebiet von Hubbard Brook ergaben sich drastische Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des aus diesem Gebiet abfließenden Wassers. Wie wird sich die Wasserchemie in den folgenden Jahren Ihrer Meinung nach wahrscheinlich ändern, wenn in dem Wassereinzugsgebiet wieder Pflanzen zu wachsen beginnen?
7. Warum sollten wir Vertrauen in Experimente an ganzen Seen haben, obgleich diese häufig nicht wiederholt werden?
8. Aufgrund welcher Mechanismen veränderte die Ansiedlung der Forelle in neuseeländischen Bächen die Algenproduktion?
9. Welche Faktoren beeinflussen hauptsächlich die Vertrauenswürdigkeit von Vorhersagen mathematischer Modelle?

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Diskutieren Sie die unterschiedlichen Möglichkeiten, ökologische Nachweise zu erbringen. Wie würden Sie die Beantwortung

eine der offenen Fragen der Ökologie in Angriff nehmen, nämlich: Warum gibt es in den Tropen mehr Arten als an den Polen?

2. Die Vielfalt an Mikroorganismen, die auf unseren Zähnen leben, unterliegt wie jede andere Lebensgemeinschaft ökologischen Gesetzmäßigkeiten. Inwiefern ähneln sich Ihrer Ansicht nach die Faktoren, die den Artenreichtum (die Zahl der vorhandenen Arten) in unserer Mundhöhle und den eines europäischen Graslands bestimmen?

Der evolutionäre Hintergrund der Ökologie

2.1 Evolution durch natürliche Selektion – 36

2.2 Evolution innerhalb von Arten – 39

2.3 Die Ökologie der Artbildung – 50

2.4 Die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Evolution und Verbreitung von Arten – 59

2.5 Kontinentaldrift, parallele und konvergente Evolution – 61

2.6 Fazit – 65

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- darlegen können, dass Darwin und Wallace, die Begründer der Theorie der Evolution durch natürliche Selektion, beide letztlich Ökologen waren.
- verstehen, dass die natürliche Selektion sehr rasch auf erbliche Variabilität einwirken kann und dass wir sie in Aktion erforschen und experimentell steuern können.
- erkannt haben, welche Voraussetzungen für die Entstehung neuer Arten erforderlich sind.
- erklären können, dass die Möglichkeiten der Selektion in der Zukunft durch die bisherige Entwicklungsgeschichte eingeschränkt werden.
- konvergente und parallele Evolution vergleichen und einander gegenüberstellen können.
- erläutern können, dass die natürliche Selektion Organismen an ihre Vergangenheit anpasst und nicht vorausschauend an ihre Zukunft.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_2

Der bedeutende russisch-amerikanische Biologe Theodosius Dobzhansky hat einmal gesagt: „Nichts in der Biologie ergibt einen Sinn, außer im Licht der Evolution." Genauso gilt aber auch, dass in der Evolution nur wenige Dinge sinnvoll erscheinen, sofern man sie nicht im Licht der Ökologie betrachtet. Die Ökologie liefert die Regieanweisungen, nach denen das „Schauspiel Evolution" gespielt wird. Ökologen und Evolutionsbiologen benötigen grundlegende Kenntnisse der jeweils anderen Disziplin, um die entscheidenden Muster und Prozesse zu verstehen.

2.1 Evolution durch natürliche Selektion

Die Erde ist von vielen verschiedenen Organismenformen bewohnt, die weder nach dem Zufallsprinzip noch gleichmäßig über die Erdober ache verteilt sind. Jedes im Rahmen einer Bestandserhebung untersuchte Gebiet enthält nur einen kleinen Teil der auf der Erde vorkommenden Artenvielfalt. Warum gibt es eine solche Vielfalt von Organismen? Warum sind viele davon in ihrer Verbreitung so eingeschränkt? Um diese ökologischen Fragen beantworten zu können, müssen wir die Prozesse der Evolution verstehen, die zu dem heutigen Muster der Diversität und Verbreitung geführt haben.

Alle Arten sind so sehr spezialisiert, dass sie fast nirgendwo vorkommen können

Bis vor gar nicht allzu langer Zeit galt das Hauptinteresse an der biologischen Vielfalt von Organismen ihrer Nutzung (z.B. der Verwendung von produzierten Sto en als Arzneimittel), ihrer Zurschaustellung in Zoos und botanischen Gärten oder ihrer Katalogisierung in Museen (▶ Exkurs 2.1). Solange wir jedoch nicht verstehen, wie sich diese Diversität entwickelt oder welchen Ein uss sie auf das Funktionieren natürlicher Abläufe hat, ähneln solche Kataloge mehr Briefmarkensammlungen als echter Wissencha . Charles Darwin und Alfred Russell Wallace lieferten den Ökologen im 19. Jahrhundert die erforderliche wissencha liche Grundlage für dieses Verständnis.

Exkurs 2.1 Historische Meilensteine

Eine kurze Geschichte der Erforschung der Diversität

Sich der Diversität lebender Organismen bewusst zu sein und zu wissen, welcher wo lebt, gehört zu den Erkenntnissen, die die menschliche Spezies erwirbt und an spätere Generationen weitergibt. Jäger und Sammler benötigten (und brauchen auch heute noch) detaillierte Kenntnisse über die Biologie der Pflanzen und Tiere ihrer unmittelbaren Umgebung, wenn sie sich erfolgreich Nahrung beschaffen und gleichzeitig den Gefahren entgehen möchten, vergiftet oder selbst gefressen zu werden.
Vor mehr als 4000 Jahren stellte der chinesische Kaiser Shennong das vielleicht erste schriftlich verfasste „Kräuterbuch" über nützliche Pflanzen zusammen; und vor rund 2000 Jahren beschrieb der griechische Arzt Dioskorides 500 Arten medizinisch nützlicher Pflanzen und illustrierte viele davon in seinem Werk *De materia medica*, das die folgenden 1500 Jahre in Gebrauch blieb.
Sammlungen lebender Exemplare in Zoos und botanischen Gärten haben ebenfalls eine lange Tradition und reichen sicherlich zurück in das Griechenland vor 3000 Jahren. Im 17. Jahrhundert entwickelte sich dann im Westen das Bedürfnis, die Vielfalt der Natur zu sammeln, sodass einzelne Menschen sogar ihren Lebensunterhalt damit verdienen konnten, interessante Exemplare für die Sammlungen anderer Leute zu finden. So verbrachten beispielsweise John Tradescant senior (verstorben 1638) und John Tradescant junior (1608–1662) fast ihr gesamtes Leben damit, in anderen Ländern Pflanzen für die Gärten des britischen Adels zusammenzutragen. Der Vater besuchte 1618 als erster englischer Botaniker Russland und brachte von dort zahlreiche lebende Pflanzen mit. Sein Sohn unternahm drei Reisen in die amerikanischen Kolonien, um dort Arten zu sammeln.
Wohlhabende Leute bauten sich riesige Sammlungen in persönlichen Museen auf und reisten selbst bzw. schickten Reisende in neu entdeckte und kolonisierte Gebiete, um dort nach Neuheiten zu suchen. Naturforscher und Künstler (oft in einer Person) wurden ausgesandt, die großen Forschungsreisen zu begleiten. Sie sollten Bericht erstatten und von der Vielfalt an Organismen und Artefakten, die sie vorgefunden hatten, tote oder lebende Exemplare mit nach Hause bringen. Die Taxonomie – die Benennung der verschiedenen Formen von Organismen – und die Systematik – ihre Ordnung und Klassifizierung – entstanden und florierten.

Als die großen nationalen Museen gegründet wurden (das British Museum in London 1759, das Smithsonian in Washington 1846), bestanden ihre Exponate überwiegend aus Geschenken von privaten Sammlungen. Wie bei Zoos und botanischen Gärten lag die Hauptaufgabe der Museen darin, die Vielfalt der Natur öffentlich auszustellen, insbesondere Neues, Ungewöhnliches und Seltenes.

Es bestand kein Bedarf, die Vielfalt zu erklären – dafür genügte die biblische Darstellung der Schöpfungsgeschichte in sieben Tagen. Dennoch wurde gegen Ende des 18. Jahrhunderts erstmals die Vorstellung diskutiert, dass die Vielfalt der Natur im Laufe der Zeit durch fortschreitende Auseinanderentwicklung bereits existierender Organismen evolviert sei. Im Jahr 1844 veröffentlichte dann der schottische Autor und Literat Robert Chambers sein Werk *Vestiges of the natural history of creation* – zu jener Zeit allerdings anonym: eine allgemeinverständliche Darstellung der Idee, dass Tierarten von anderen Tierarten abstammen. Dies ebnete den Weg für eine breitere Akzeptanz von Darwins 15 Jahre später publiziertem Werk *On the origin of species*.

Darwin und Wallace waren beide Ökologen

Darwin und Wallace (Abb. 2.1) kamen beide mit der Vielfalt der ursprünglichen Natur in Kontakt und waren praktisch Ökologen – gleichwohl ihre wegweisenden Werke entstanden, bevor dieser Begri geprägt wurde. Darwin umsegelte fünf Jahre lang (1831–1836) als Naturforscher auf der H. M. S. Beagle die Welt. Dabei begegnete er zahlreichen unterschiedlichen Lebensräumen, erkundete diese, machte Aufzeichnungen und sammelte Belege. Nach und nach erwuchs in ihm die Ansicht, dass die Vielfalt der Natur das Resultat eines Evolutionsprozesses war, bei dem die natürliche Selektion (Zuchtwahl) einige Varianten innerhalb von Arten im „Kampf ums Dasein" begünstigte. Diese Grundidee entwickelte er in den folgenden 20 Jahren durch detaillierte Studien und einen umfangreichen Schri wechsel mit seinen Freunden weiter und stellte all die Belege sorgfältig zusammen, da er ein großes Werk zur Publikation vorbereitete. Allerdings hatte er es nicht eilig mit der Verö entlichung.

Im Jahr 1858 verfasste Wallace, der Darwins Tagebuch der Reise mit der Beagle gelesen hatte, ein Schreiben an Darwin und legte darin eine in allen wesentlichen Punkten gleichlautende eorie der Evolution dar. Als Naturforscher war Wallace passionierter Laie. Von 1847–1852 erforschte und besammelte er zusammen mit seinem Freund H. W. Bates die Flussgebiete von Amazonas und Rio Negro und unternahm von 1854–1862 eine ausgedehnte Expedition in den Malaiischen Archipel. Er erinnerte sich, wie er 1858 in seinem Bett lag, „auf dem Höhepunkt eines Malariaanfalls, als mir plötzlich die Idee [der natürlichen Selektion] kam. Ich durchdachte noch einmal alles, bis der Anfall vorüber war, und … habe, glaube ich, die erste Fassung noch am nächsten Tag fertiggestellt".

Heutzutage würde die Konkurrenz um Ruhm und nanzielle Unterstützung zweifellos zu einem erbitterten Streit um die Urheberscha führen – wer hatte die Idee als Erster? Stattdessen wurden damals die Grundzüge der Ideen von Darwin und Wallace auf einer Tagung der Linnean Society of London (wo heute noch Porträts der beiden hängen) gemeinsam vorgestellt – ein herausragendes Beispiel für Selbstlosigkeit in der Wissencha . Darau in stellte Darwin eilig sein Werk *On the origin of species* fertig und veröffentlichte es 1859. Es kann als erstes großes Lehrbuch der Ökologie gelten. Angehende Ökologen täten gut daran, zumindest das dritte Kapitel daraus zu lesen.

Der Einfluss von Malthus' Abhandlung auf Darwin und Wallace

Sowohl Darwin als auch Wallace hatten das von Thomas Malthus 1798 veröffentlichte Werk *An essay on the principle of population* gelesen. Malthus' Abhandlung befasste sich mit dem Wachstum der menschlichen Bevölkerung, die bei unkontrolliertem weiterem Anwachsen leicht zu einer Übervölkerung des Planeten führen könnte. Er erkannte jedoch, dass die begrenzten Ressourcen ebenso wie Krankheiten, Kriege und andere Katastrophen das Bevölkerungswachstum verlangsamen – dass nur ein geringer Anteil der Nachkommen wirklich überlebt. Als erfahrene Feldforscher erkannten Darwin und Wallace, dass sich die Argumente von Malthus gleichermaßen auf das gesamte P anzen- und Tierreich anwenden ließen.

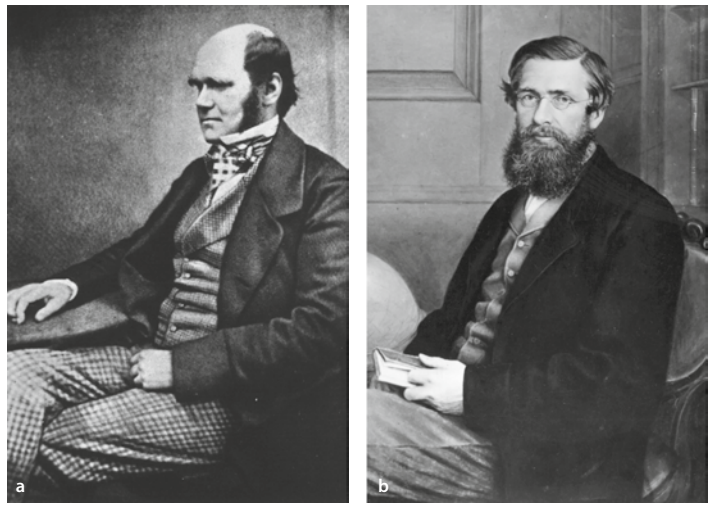


Abb. 2.1 Fotografien von Charles Darwin (**a**) (© National Library of Medicine/NIH) und Alfred Russell Wallace (**b**) (© Hulton Archice/Getty Images)

Darwin fiel die enorme Fruchtbarkeit einiger Arten auf – ein einziges Individuum der Nacktkiemerschnecke *Doris* kann 600.000 Eier produzieren, der parasitische Spulwurm *Ascaris* sogar 64 Mio. Eier. Er bemerkte aber ebenso: „Jedes Wesen … muss während einer Periode seines Lebens oder zu einer gewissen Jahreszeit oder gelegentlich einmal in einem Jahre eine Zerstörung erfahren, sonst würde seine Zahl zufolge der geometrischen Zunahme rasch zu so ausserordentlicher Grösse anwachsen, dass kein Land das Erzeugte zu ernähren im Stande wäre." Und er überprüfte seine Ideen: Darwin zählte auf einem gut 0,5 m² (2 × 3 Fuß) großen Stück kultivierten Landes alle aufgegangenen Keimlinge – eines der ersten Beispiele für Populationsökologie. „Von 357 wurden nicht weniger als 295 hauptsächlich durch Schnecken und Insekten zerstört." Weiterhin betonten Darwin und Wallace, dass die meisten Individuen sterben, bevor sie sich fortpflanzen können, und damit nichts zu künftigen Generationen beitragen. Beide übersahen jedoch eine wichtige Tatsache, nämlich dass die in einer Population überlebenden Individuen durchaus eine unterschiedliche Zahl von Nachkommen hinterlassen.

Grundlegende Wahrheiten der Evolutionstheorie

Die Theorie der **Evolution durch natürliche Selektion** (engl. *evolution by natural selection*), die wir Darwin und Wallace verdanken, beruht auf einer Reihe nachgewiesener Tatsachen:

- Die Individuen, die eine Population einer Art bilden, sind nicht identisch.
- Zum Teil ist die Variabilität unter den Individuen erblich – das heißt, sie hat eine genetische Grundlage und kann daher an die Nachkommen weitergegeben werden.
- Alle Populationen könnten potenziell mit einer Rate anwachsen, die zu einer Übervölkerung des Lebensraums führen könnte. In Wirklichkeit sterben aber die meisten Individuen, bevor sie sich fortpflanzen, und die meisten (gewöhnlich alle) erreichen nicht die maximale Fortpflanzungsrate. Daher sind die Individuen einer Population in jeder Generation nur eine Teilmenge dessen, was die vorhergehende Generation hätte hervorbringen können.
- Verschiedene Vorfahren hinterlassen eine unterschiedliche Zahl von Nachkommen (damit sind wirklich Nachfahren gemeint, nicht nur der eigene Nachwuchs): Sie tragen also nicht alle in gleichem Umfang zu künftigen Generationen bei. Daher haben diejenigen mit dem größten Beitrag auch den größten Einfluss auf die erblichen Merkmale nachfolgender Generationen.

Unter **Evolution** versteht man den Wandel der erblichen Merkmale einer Population oder Art im Laufe der Zeit. Angesichts der vier zuvor genannten Tatsachen werden sich die erblichen Eigenscha en, die eine Population definieren, unweigerlich ändern. Evolution ist unvermeidlich.

Survival of the fittest?

Welche Individuen aber sind es, die einen unverhältnismäßig großen Beitrag zu nachfolgenden Generationen leisten und somit die Richtung der Evolution bestimmen? Die Antwort lautet: Diejenigen, die am besten in der Lage waren, die Risiken und Gefahren der Umgebung, in der sie geboren wurden und aufwuchsen, zu überleben, und diejenigen der Überlebenden, die sich am erfolgreichsten fortp anzen konnten. Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt – der Sto der Ökologie – spielen somit eine zentrale Rolle beim Evolutionsprozess durch natürliche Selektion.

Der Philosoph Herbert Spencer beschrieb diesen Prozess als *survival of the ttest* („Überleben des am besten Angepassten") – ein Ausdruck der – bedauerlicherweise – in die Umgangssprache Eingang gefunden hat. Wir wissen allerdings nun, dass das Überleben nur ein Teil der Geschichte ist; die unterschiedliche Fortp anzung ist häu g ebenso wichtig. Was aber noch bedenklicher ist: Selbst wenn wir uns auf das Überleben beschränken, bringt uns dieser Ausdruck nicht weiter. Welches sind die am besten Angepassten? – Jene, die überleben. Und wer überlebt? – Die am besten Angepassten. Dennoch wird der Begri „Fitness" (oder biologische Fitness) häu g dazu verwendet, den Erfolg von Individuen im Prozess der natürlichen Selektion zu beschreiben. Ein bestimmtes Individuum wird in einigen Lebensräumen besser überleben, sich häu ger fortp anzen und mehr Nachkommen hinterlassen – es wird tter sein – als in anderen. In einem bestimmten Lebensraum werden einige Individuen tter sein als andere.

Natürliche Selektion wirkt nicht zielgerichtet in die Zukunft

Die Leistungen der Pflanzen- und Tierzucht übten einen großen Ein uss auf Darwin aus – beispielsweise die Vielfalt an Tauben-, Hunde- und Nutztierrassen, die durch die gezielte Auswahl von Elternindividuen mit besonders au älligen Merkmalen ganz bewusst gezüchtet wurden. Seiner und Wallace' Ansicht nach passiert in der Natur genau dasselbe: Es werden diejenigen Individuen selektiert, die aus den sich exzessiv vermehrenden Populationen überleben – daher auch der Ausdruck „natürliche Selektion" bzw. „natürliche Zuchtwahl". Aber auch dieser Begri kann den falschen Eindruck vermitteln. Es besteht nämlich ein großer Unterschied zwischen der Selektion durch den Menschen und der natürlichen Selektion. Der Mensch setzt sich bei seiner Auslese ein Ziel für die Zukun – etwa ein Getreide mit höherem Ertrag zu züchten, einen hübscheren Schoßhund oder eine Kuh, die mehr Milch produziert. Die Natur hat aber kein Ziel. Evolution erfolgt, weil einige Individuen in der Vergangenheit Tod und Zerstörung überlebt und sich erfolgreicher fortgep anzt haben, und nicht, weil sie auf irgendeine Weise als Verbesserungen für die Zukun ausgewählt oder selektiert wurden.

Man könnte also sagen, die Umweltbedingungen in der Vergangenheit haben bei den Individuen bestimmte Merkmale selektiert, die wir in den heutigen Populationen sehen. Diese Merkmale sind aber nur deshalb an die heutigen Lebensräume angepasst, weil Lebensräume tendenziell unverändert bleiben oder sich zumindest nur sehr langsam verändern. Später in diesem Kapitel werden wir sehen, dass bei rascheren Veränderungen der Lebensräume – wie es häu g durch den Ein uss des Menschen der Fall ist – Organismen von den Erfahrungen ihrer Vorfahren eine gewisse Zeit „im Stich gelassen" werden.

2.2 Evolution innerhalb von Arten

Um die Evolution von Arten zu verstehen, müssen wir zunächst die Evolution innerhalb von Arten verstehen

Die Natur besteht nicht aus einem Kontinuum von Organismen, die allmählich ineinander übergehen. Wir erkennen Grenzen zwischen verschiedenen Formen von Organismen. Das von dem Schweden Carl von Linné (Carl Linnaeus) 1758 erdachte Ordnungssystem zur Benennung verschiedener Formen gehört zu den bahnbrechenden Leistungen der

Biologie. Seine Genialität zeigte sich unter anderem darin, dass er erkannte, dass sowohl Pflanzen als auch Tiere Merkmale aufweisen, die nicht einfach durch die unmittelbare Umwelt der Organismen modi ziert werden, und dass genau diese konservierten Merkmale es erlauben, die Organismen zu klassi zieren. Bei Blütenp anzen ist beispielsweise die Form der Blüten besonders wenig veränderlich. Trotzdem nden wir innerhalb dessen, was wir als eine Art erkennen, o eine erhebliche Variabilität, und ein Teil davon ist erblich. Genau diese innerartliche Variabilität ist es letztendlich, die sich P anzen- und Tierzüchter zunutze machen. In der Natur ist ein Teil dieser intraspezi schen Variabilität deutlich mit der Variabilität der Umwelt korreliert und stellt eine lokale Spezialisierung dar.

Darwin nannte sein Buch *On the origin of species by means of natural selection* (*Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*), aber die natürliche Selektion bewirkt weitaus mehr, als nur neue Arten hervorzubringen. Natürliche Selektion und Evolution erfolgen auch *innerhalb* von Arten, und wir wissen inzwischen, dass wir diese Prozesse im Rahmen unserer Lebensspanne in Aktion untersuchen können. Überdies müssen wir erforschen, wie Evolution innerhalb von Arten statt ndet, wenn wir die Entstehung neuer Arten verstehen möchten.

Geografische Variationen innerhalb von Arten

Die Merkmale einer Art können innerhalb ihres geografischen Verbreitungsgebiets variieren

Da die Lebensräume für eine Art in verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebiets ebenfalls unterschiedlich sind (zumindest in gewissem Umfang), wäre zu erwarten, dass die natürliche Selektion an verschiedenen Orten jeweils andere Varianten der Art begünstigt hat. Die Merkmale von Populationen divergieren aber nur dann voneinander, wenn erstens genügend erbliche Variabilität vorliegt, auf die die Selektion einwirken kann, und wenn zweitens die Krä e der Selektion, welche eine Auseinanderentwicklung begünstigen, stark genug sind, der Vermischung und Hybridisierung von Individuen aus verschiedenen Gebieten entgegenzuwirken. Zwei Populationen werden sich nicht vollständig auseinanderentwickeln, sofern ihre Mitglieder (oder, im Falle von Pflanzen, ihre Pollen) ständig zwischen ihnen hin und herwandern, sich paaren und dabei ihre Gene vermischen.

Die Kreuzblütlerart *Boechera* (*Arabis*) *fecunda* ist ein seltenes, perennierendes Kraut, das nur auf kalkhaltigen Böden im Westen des US-Bundesstaats Montana wächst. Die Art ist so selten, dass lediglich 19 Populationen existieren, die sich auf zwei Gruppen im Abstand von rund 100 km au eilen, eine wächst im Hochland, die andere im Tiefland. Ob hier eine lokale Anpassung vorliegt, ist von praktischer Bedeutung: Vier der Populationen aus dem Tie and sind durch die Ausbreitung urbaner Siedlungen bedroht; daher könnte es sein, dass von woanders her Exemplare angesiedelt werden müssen, um den Bestand zu erhalten. Die Standorte im Tiefland neigen jedoch eher zur Austrocknung – sowohl die Lu als auch der Boden waren hier wärmer und trockener. Bei einer zu ausgeprägten lokalen Anpassung könnte daher eine Wiederansiedlung scheitern. Die P anzen in ihren jeweiligen Habitaten zu beobachten und auf Unterschiede zu untersuchen, würde uns keine Information darüber liefern, ob eine lokale Anpassung im evolutionären Sinn vorliegt. Die Unterschiede könnten auch ganz einfach das Resultat unmittelbarer Reaktionen von im Wesentlichen gleichen P anzen auf gegensätzliche Umweltbedingungen sein. Deshalb p anzte man P anzen aus höheren und tieferen Lagen zusammen in einem „Gemeinscha sgarten" (sog. Common-Garden-Experiment) an, um so jegliche Ein üsse der unterschiedlichen unmittelbaren Umgebungen zu eliminieren. Die P anzen aus den tiefen Lagen erwiesen sich in dem Versuchsgarten tatsächlich als signi kant toleranter gegenüber Trockenheit (Abb. 2.2). Sie zeigten eine signi kant höhere E zienz der Wassernutzung: Ihr Wasserverlust über die Blätter war im Vergleich zur Rate der Kohlendioxidaufnahme geringer.

Countergradient variation bei Fröschen in Skandinavien

Eine zweite Studie, ebenfalls mit einem Common-Garden-Experiment, veranschaulicht das bedeutende Phänomen der ***countergradient variation***.

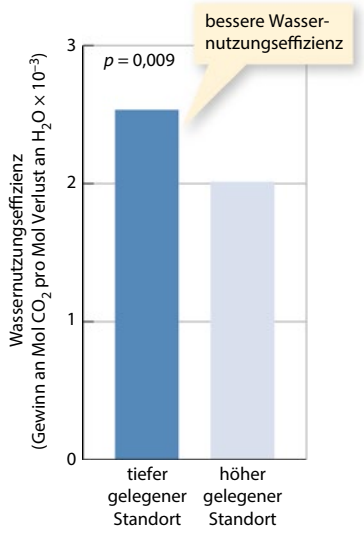


Abb. 2.2 Als man Pflanzen der seltenen Art *Boechera* (*Arabis*) *fecunda* aus tieferen (oft Trockenheit ausgesetzten) Lagen und von höher gelegenen Standorten gemeinsam in einem Versuchsgarten anpflanzte, wurde die lokale Anpassung offensichtlich: Die Pflanzen aus den tieferen Lagen zeigten eine signifikant höhere Effizienz der Wassernutzung (nach McKay et al. 2001)

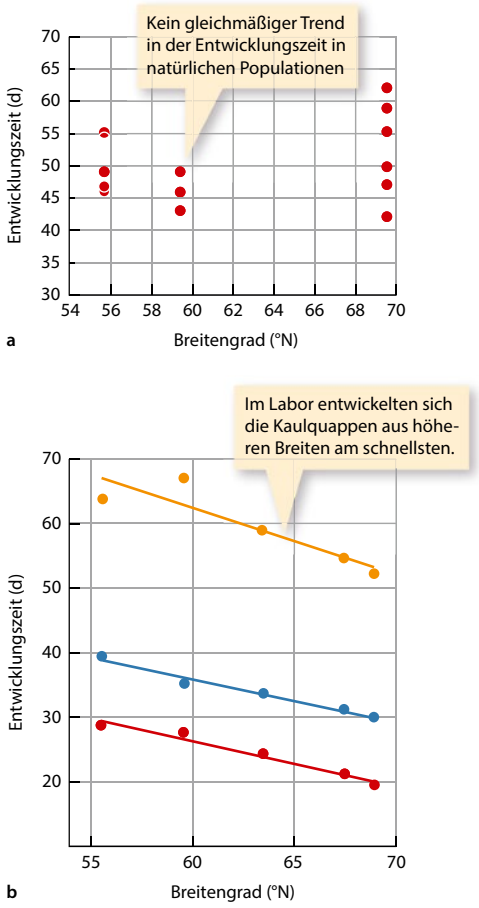


Abb. 2.3 **a** An Grasfroschkaulquappen (*Rana temporaria*) von Teichen (einzelne Punkte) aus zwei Gebieten in Schweden (weiter südlich) und Finnland (weiter nördlich) zeigte sich eine unterschiedliche Entwicklungszeit, aber kein breitengradabhängiger Trend. **b** Als man jedoch Kaulquappen aus diesen Gebieten und aus mittleren Breiten in Schweden gemeinsam im Labor aufzog, entwickelten sich die aus den höchsten Breiten stets am schnellsten, unabhängig von der Temperatur (orangefarbene Punkte: Aufzucht bei 14 °C; blaue Punkte: Aufzucht bei 18 °C; rote Punkte: Aufzucht bei 22 °C; [breitengradabhängiger] Populationseffekt: $F = 208{,}7$, $p < 0{,}001$) (nach Laugen et al. 2003)

Bei der *countergradient variation* ist phänotypische Expression von Merkmalen bei Individuen unterschiedlicher Populationen trotz verschiedener Umweltbedingungen relativ ähnlich, wodurch phänotypische Unterschiede von Populationen verringert werden. Sie ist zu erwarten, wenn eine stabilisierende Selektion trotz unterschiedlicher Umweltbedingungen ähnliche Phänotypen begünstigt, und zeigt sich häu g als Adaptation an längen- oder breitengradabhängige Gradienten wie Temperaturgradienten oder die Länge von Wachstums- und Fortp anzungsperiode. Wie sich im Rahmen einer Untersuchung an Grasfröschen (*Rana temporaria*) von verschiedenen Stellen entlang eines über viele Breitengrade reichenden Gradienten in Schweden und Finnland ergab, zeigten die Frösche erhebliche Unterschiede in ihrer Entwicklungszeit (vom Zeitpunkt der vollständigen Absorption der Kiemen der Kaulquappe bis zum Erscheinen des ersten Vorderbeins), aber es ließ sich keine mit dem Breitengrad übereinstimmende Tendenz feststellen (Abb. 2.3a). Als man jedoch Kaulquappen von dieser und anderen Stellen entlang des Gradienten in der gleichen Umgebung bei unterschiedlichen Temperaturen aufzog, trat ein eindeutiger, gleichmäßiger Trend zutage: Frösche aus höheren Breiten entwickelten sich signi kant schneller (Abb. 2.3b). Mit anderen Worten, es lag tatsächlich eine lokale Anpassung vor. Frösche, die ständig den kältesten Temperaturen (in höheren Breiten) ausgesetzt

waren, zeichneten sich zur Kompensation durch eine beschleunigte Entwicklung aus – daher spricht man von *countergradient variation*. In der Natur ließ sich dies unmöglich beobachten, resultierte letztendlich aber darin, dass die Entwicklungszeiten in allen Breiten ähnlich waren.

Variabilität über sehr geringe Entfernungen

Eine Di erenzierung in viel kleinerem räumlichen Maßstab konnte bei der Evolution einer Toleranz gegenüber Zink in ansonsten toxischen Konzentrationen beim Gewöhnlichen Ruchgras (*Anthoxanthum odoratum*) festgestellt werden, und zwar in einem 90 m breiten Transsekt an der Grenze zwischen ehemals bergbaulich genutzten und Weideböden an der früheren Zink- und Bleimine von Trelogan in Wales. Die Forschungsarbeiten begannen in den 1960er-Jahren. Man verwendete dazu P anzen von verschiedenen Standorten entlang des Transsekts und versetzte sie in einen Common Garden. Nach fast zweijähriger Wuchszeit wurden sie untersucht. Am verblüffendsten war die Zunahme der Toleranz über eine Entfernung von nur 3 m am Übergang von der Weide zu den bergbaulichen Böden (Abb. 2.4a) – Zeugnis für die Wirkung der Selektionskrä e, die die Entwicklung einer Toleranz bei den P anzen auf kontaminierten Böden begünstigen. Wie bereits angemerkt, kann eine solche Evolution allerdings nur erfolgt sein, wenn dieser eine Hybridisierung von Pflanzen von beiden Seiten der Übergangszone nicht entgegenwirken konnte. **Hybridisierung** bedeutet, dass genetisches Material zwischen den betre enden P anzen ausgetauscht werden muss, was wiederum voraussetzt, dass diese P anzen zur gleichen Zeit blühen. Nur so können Nachkommen produziert werden, die Merkmale beider Elternteile aufweisen. Im vorliegenden Fall gab es jedoch eine fast perfekte Parallele zwischen der Blütezeit und dem Muster der Toleranz, und eben dieses Muster blieb über 40 Jahre lang, seit der ersten Untersuchung des Standortes, erhalten (Abb. 2.4b). Auf den kontaminierten Minenböden wachsende P anzen blühten später als jene auf dem Weideland. Selbst als man die P anzen gründlich durchmischte (und nicht wie entlang des Transsekts in einer Reihe positionierte), fanden Verpaarungen zwischen toleranten und nicht toleranten P anzen mit mehr als 40 % geringerer Wahrscheinlichkeit statt, als bei einem synchronen Blühen der Fall gewesen wäre. Das ist natürlich keine vollständige reproduktive Isolation, reicht aber aus, dass sich die vererbte Variabilität in der Zinktoleranz innerhalb dieser Art etablierte und über erstaunlich kurze Entfernungen aufrechterhalten blieb.

Andererseits wäre es falsch, davon auszugehen, dass eine lokale Selektion stets eine Hybridisierung ausschließt – also, dass es von allen Arten geogra sch unterschiedliche Varianten auf genetischer Basis gibt. Beispielsweise wurde im Rahmen einer Studie an dem annuellen Hülsenfrüchtler (Fam. Fabaceae) *Chamaecrista fasciculata* aus gestörten Lebensräumen in den zentralen Great Plains von Nordamerika ebenfalls ein Common-Garden-Experiment durchgeführt. Dazu p anzte man P anzen vom Heimatstandort zusammen mit anderen aus Entfernungen von 0,1, 1, 10, 100, 1000 und 2000 km gemeinsam in einem Versuchsgarten an. Fünf Eigenscha en der Pflanzen wurden ermittelt: Keimung, Überleben, vegetative Biomasse, Fruchtbildung und die Zahl der Früchte. Für alle Merkmale ergaben sich bei sämtlichen Wiederholungsversuchen kaum oder gar keine Hinweise auf eine Di erenzierung – mit Ausnahme der P anzen, deren Heimatstandort am weitesten vom Common Garden entfernt lag (Abb. 2.5). Es gibt also eine lokale Anpassung – aber sie ist eindeutig nicht so stark ausgeprägt.

Durch reziproke Transplantation lässt sich die Anpassung von Organismen an ihre Umwelt überprüfen – zum Beispiel an Seeanemonen, die in das Habitat der jeweils anderen Kolonie umgesetzt wurden

Durch **reziproke Transplantationsexperimente** (engl. *reciprocal transplant experiment*) lässt sich ebenfalls überprüfen, ob sich Organismen durch Evolution an die Bedingungen in ihrer lokalen Umgebung angepasst haben. Dabei wird verglichen, wie sie an ihrem Heimatstandort (d.h. in ihrem ursprünglichen Lebensraum) und an einem weiter davon entfernten Standort (z.B. im Lebensraum anderer) gedeihen.

Lokale Spezialisierungen von Tieren durch Umsiedlung in ein jeweils anderes Habitat festzustellen, kann schwierig sein: Die meisten Arten

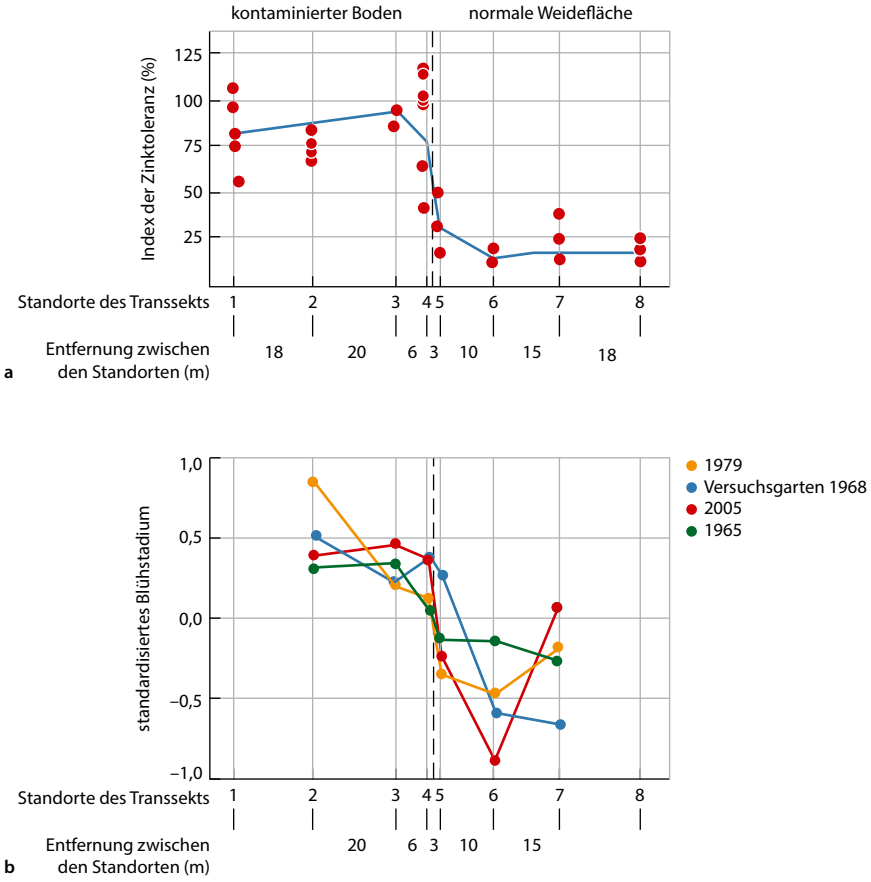


Abb. 2.4 **a** Zinktoleranz bei *Anthoxanthum odoratum* von verschiedenen Stellen entlang eines Transsekts an der ehemaligen Zink-Blei-Mine von Trelogan (Wales), ermittelt durch Anpflanzung in einem Common-Garden-Experiment. Die Punkte stehen für Mittelwerte der replizierten Messungen an den ursprünglich versetzten Pflanzen. Die Linien verbinden die Mittelwerte dieser Mittelwerte. Gemessen wurde die Toleranz als mittlere Wurzellänge in einem Boden mit zugesetzten Zink als Prozentsatz der Wurzellänge auf einer zinkfreien Kontrollfläche (nach McNeilly et al. 1970). **b** Standortspezifisches mittleres Blühstadium entlang der Mitte des Transsekts (Standorte 2–7), ermittelt 2005 und verglichen mit früher erhobenen Daten von diesen Standorten aus dem Jahr 1965, mit Daten aus einem Common-Garden-Experiment von 1966 (siehe **a**) und ebenfalls aus dem Freiland von 1979. Das Blühstadium ist angegeben als Abweichung vom mittleren Blühstadium, ermittelt jeweils über den gesamten Transsekt, in einer Skala von 1–5, wobei eine Differenz von 1 ungefähr sieben bis acht Tagen Unterschied in der Blütezeit entspricht (nach Antonovics 2006)

bleiben dort einfach nicht, wenn ihnen das Habitat nicht zusagt. Unter den Wirbellosen gibt es jedoch einige sesshafte Formen wie Korallen und Seeanemonen, die sich zum Teil von ihrer Unterlage ablösen und anderswo wieder ansiedeln lassen. Die Seeanemone *Actinia tenebrosa* lebt in Gezeitentümpeln und auf großen Steinen entlang der Küste von New South Wales, Australien. Mit dieser Art wurde an den beiden Orten Cape Banks und Bass Point ein reziprokes Transplantationsexperiment durchgeführt. Dabei setzte man Seeanemonen reziprok zwischen den Habitaten Tümpel und Stein um. An beiden Stellen wurden sämtliche Seeanemonen entnommen – zwischen 50 und 85 Individuen – und diese dann alle gemeinsam nach dem Zufallsprinzip in eines der anderen Habitate des jeweiligen Standortes umgesetzt. Folglich gab es nun an beiden Orten Steinhabitate mit Gezeitentümpelanemonen, Steinhabitate mit (umgesetzten) Steinanemonen, Gezeitentümpel mit Steinanemonen und Gezeitentümpel

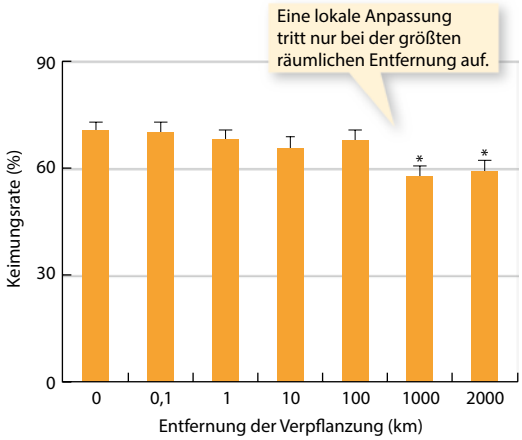


Abb. 2.5 Prozentuale Keimung lokaler (Entfernung der Verpflanzung = 0) und aus weiterer Entfernung verpflanzter Populationen von *Chamaecrista fasciculata* in einem Versuchsgarten. Überprüft werden sollte damit die lokale Anpassung entlang eines Transsekts im US-Bundesstaat Kansas. Die Daten für 1995 und 1996 wurden zusammengefasst, weil sie nicht signifikant voneinander abwichen. Populationen, die sich von der örtlichen (Heimat-) Population mit $p < 0{,}05$ unterscheiden, sind mit Sternchen (*) gekennzeichnet (nach Galloway und Fenster 2000)

mit (umgesetzten) Gezeitentümpelanemonen. Dieser Versuchsansatz ist ganz entscheidend: Erst wenn man Tiere nicht nur in ein ganz anderes, sondern auch in ein anderes gleichartiges Habitat umsetzt, kann man letztendlich die Auswirkungen lokaler Anpassung von jeglichen Auswirkungen der Umsetzung an sich unterscheiden. Die umgesetzten Individuen wurden dann in ihren neuen Habitaten zwei Jahre lang überwacht. Zur Überprüfung ihrer Fitness wurde eine Reihe von Messungen durchgeführt: Ermittelt wurden der Prozentsatz der Überlebenden, der Anteil, der sich fortp anzte, sowie das Wachstum (die Größenveränderung) der überlebenden Tiere (Abb. 2.6). In fast allen Fällen – und in sämtlichen statistisch signi kanten Fällen – zeigten sich lokale Anpassungen: Die Individuen gediehen besser in ihrem angestammten als in dem alternativen Habitat. Sie hatten dort bessere Überlebenschancen, brachten eher eigene Nachkommen hervor und sie wuchsen stärker (oder schrump en zumindest weniger).

Bei reziproker Transplantation zeigt sich oft – aber nicht immer – eine Anpassung

Erneut sollte man sich allerdings unbedingt vergegenwärtigen: Reziproke Transplantationsexperimente werden zwar gewöhnlich durchgeführt, um lokale Anpassungen festzustellen, aber dass sich solche lokalen Anpassungen dadurch bestätigen lassen, ist gewiss nicht die Regel. Dies veranschaulicht eine Übersicht über Untersuchungen mit reziproken Transplantationsexperimenten, die bis zum Jahr 2005 durchgeführt wurden (Hereford 2009). Die Studie beschränkte sich auf Untersuchungen, die in natürlicher Umgebung im Freiland erfolgten und bei denen die Fitness direkt gemessen wurde: durch Auswirkungen auf das Überleben und/oder die Fruchtbarkeit. Sie umfasste insgesamt 74 Untersuchungen, 50 davon an Pflanzen, 21 an Tieren und drei an Pilzen bzw. Protisten. Dadurch ergaben sich 360 Fälle, in denen man nach reziproker lokaler Anpassung suchen konnte (weil häu g mehrere Messwerte für Überleben und Fruchtbarkeit erhoben und einige Populationen zweimal untersucht wurden). Von diesen konnten aber nur etwa die Häl e das Muster lokaler Anpassung bestätigen und die E ektstärke war nicht immer groß (Abb. 2.7). In fast ebenso vielen Fällen erwies sich eine der Populationen einfach als tter als die andere, und zwar sowohl in ihrem gewohnten als auch im fremden Habitat. Reziproke Transplantationsexperimente stellen eine gute Möglichkeit dar, lokale Anpassungen festzustellen. Das sollte uns allerdings nicht zu der Folgerung verleiten, alle Populationen seien perfekt an ihre lokalen Umgebungen angepasst. Ein Mangel an genetischer Variabilität, auf welche die natürliche Selektion einwirken kann, die Krä e der Hybridisierung sowie Verzögerungen zwischen den Veränderungen der Umwelt und evolvierten, adaptiven Veränderungen der Population tragen alle ihren Teil dazu bei, dass dies keineswegs zwangsläu g der Fall ist.

Natürliche Selektion durch Prädation – ein kontrollierter Freilandversuch zur Evolution bei Fischen

In vielen der bisherigen Beispiele konnten zwar geogra sche Varianten von Arten identi ziert werden, aber nicht die selektiven Krä e, welche sie begünstigt haben. Für das folgende Beispiel tri dies nicht zu. Hierbei geht es um den Guppy (*Poecilia reticulata*), einen kleinen Süßwasser sch aus Trinidad. Auf dieser

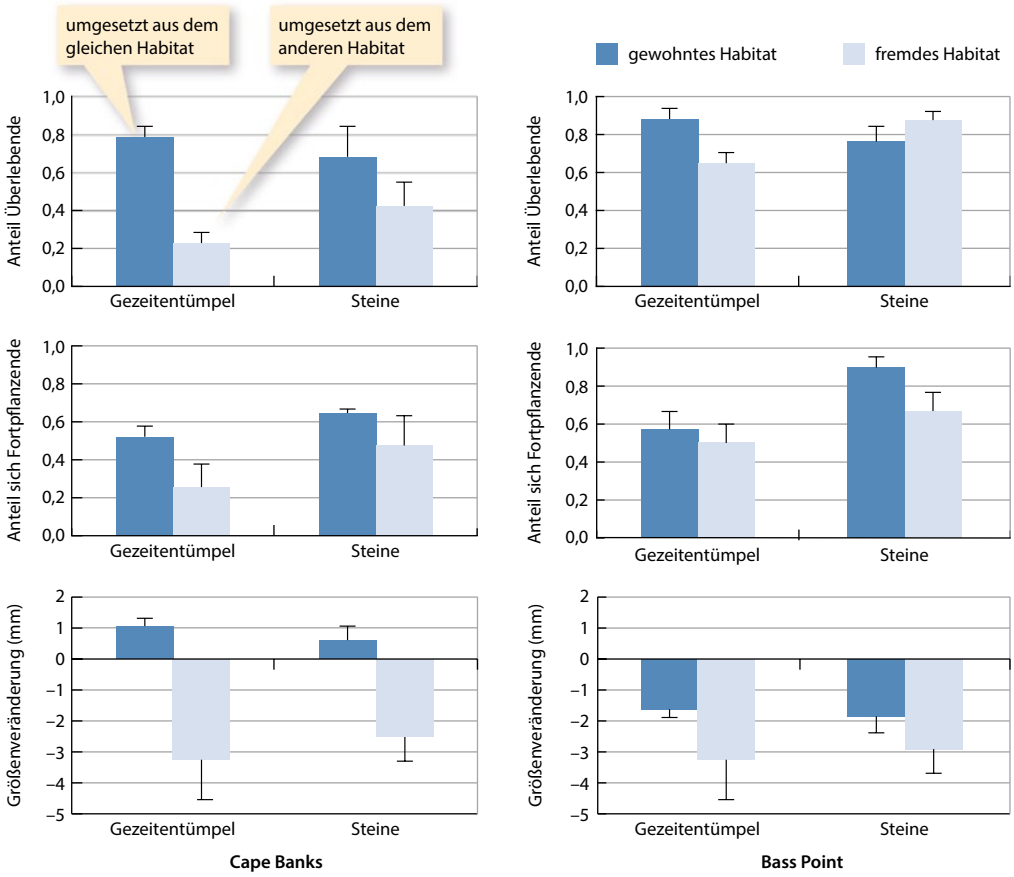


Abb. 2.6 Ein reziprokes Transplantationsexperiment mit der Seeanemone *Actinia tenebrosa* an den beiden Standorten Cape Banks und Bass Point in Australien. In allen Fällen wurden jeweils Tiere zwischen verschiedenen Habitaten (hellblaue Balken) – Gezeitentümpeln und Steinen – und zwischen gleichen Habitaten (dunkelblaue Balken) umgesetzt. Die Fehlerbalken stehen für ±SE. Für alle drei ermittelten Werte zur Fitness der Individuen erwiesen sich die Anemonen im gewohnten Habitat (dunkelblaue Balken) als signifikant fitter als die Artgenossen im Fremdhabitat (hellblaue Balken). Im Einzelnen: Prozentsatz der Überlebenden ($p = 0{,}032$, mit signifikanter Auswirkung des Ortes, aber ohne Einfluss des Habitats oder irgendwelcher Wechselwirkungen zwischen Habitat und Behandlung), Anteil derjenigen, die Nachkommen hervorbrachten ($p = 0{,}029$, ohne signifikante Auswirkungen des Ortes, des Habitats oder von Wechselwirkungen zwischen Habitat und Behandlung) und Größenveränderung ($p = 0{,}001$, mit signifikanter Auswirkung des Ortes, aber ohne Einfluss von Habitat oder Wechselwirkungen zwischen Habitat und Behandlung) (nach Sherman und Ayre 2008)

Insel sind zahlreiche Flüsse durch Wasserfälle unterteilt, welche die Fischpopulationen oberhalb und unterhalb der Fälle voneinander isolieren. In vielen dieser Gewässer leben Guppys, in tiefer gelegenen Flussregionen zusammen mit verschiedenen Raubscharten, die in den höher gelegenen Flussbereichen nicht vorkommen. Die Populationen der Guppys in Trinidad unterscheiden sich untereinander in fast allen Merkmalen, die Biologen untersucht haben. Von diesen Merkmalen variieren 47 quasi im Gleichschritt (man spricht von **Covarianz**) und mit der zunehmenden Bedrohung durch Räuber. Diese Korrelation legt nahe, dass die Guppypopulationen der natürlichen Selektion durch die Prädatoren unterlagen. Allerdings belegt die Tatsache, dass zwei Phänomene miteinander korreliert sind, nicht, dass das eine das andere bedingt. Nur durch kontrollierte Experimente lassen sich Ursache und Wirkung au lären.

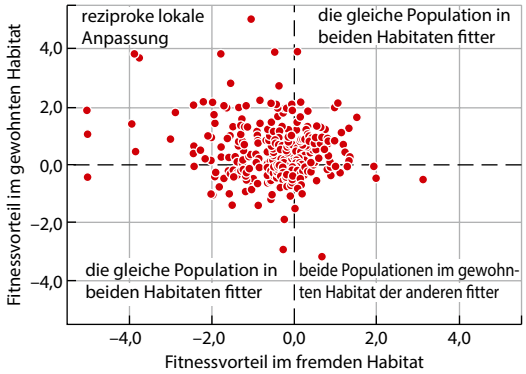


Abb. 2.7 Zusammenfassung der Ergebnisse einer Übersichtsuntersuchung zu 74 reziproken Transplantationsexperimenten, deren Resultate bis 2005 publiziert wurden. Dabei ergaben sich 360 Schätzwerte für lokale Anpassungen. In 48 % der Fälle war eine reziproke lokale Anpassung zu verzeichnen, wenn beide Populationen in ihrem ursprünglichen Lebensraum eine höhere Fitness aufwiesen. Diese tauchen in dem Quadranten oben links auf. In 43 % der Fälle erwies sich eine Population in ihrem gewohnten Habitat wie auch in dem der anderen Population als fitter; diese erscheinen in den Quadranten oben links und unten rechts. Somit zeigten in nur 9 % der Fälle beide Populationen eine höhere Fitness im Habitat der anderen Population. Die Werte für die Fitness sind relativ zur mittleren Fitness an jedem Standort angegeben. Lokale Anpassungen waren also häufig, aber lagen nicht zwangsläufig vor (nach Hereford 2009)

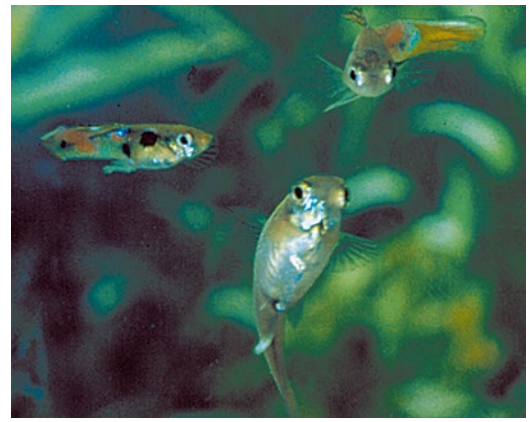


Abb. 2.8 Männliche und weibliche Guppys (*Poecilia reticulata*). Zwei farbenprächtige Männchen werben um ein typisches, unscheinbar gefärbtes Weibchen (mit freundlicher Genehmigung von Anne Magurran)

Wann immer wir natürliche Selektion in Aktion beobachten, wird deutlich, dass dabei Kompromisse eingegangen werden. Zu jedem Selektionsdruck, der eine Veränderung begünstigt, gibt es eine gegenläu g wirkende, sich den Veränderungen widersetzende Kra . Ein anschauliches Beispiel hierfür ist die Färbung männlicher Guppys. Wo Guppys nicht oder kaum von Raub schen umgeben sind, sind die Männchen leuchtend mit farbigen Flecken in unterschiedlicher Zahl und Größe geschmückt (Abb. 2.8). Weibliche Guppys verpaaren sich am liebsten mit den farbenprächtigsten Männchen, aber weil diese au älliger sind, fallen sie eher Räubern zum Opfer.

Das scha optimale Voraussetzungen für einige aufschlussreiche Experimente zur Ökologie der Evolution. Dazu wurden Guppypopulationen in Versuchsteichen in einem Gewächshaus gehalten und unterschiedlich starker Prädation ausgesetzt. Wenn die Population unter starker Prädation litt, ging die Zahl der farbigen Flecken pro Guppy im Laufe der Generationen rasch drastisch zurück (Abb. 2.9a). Anschließend wurden in einem Feldexperiment 200 Guppys von einer Stelle weit ussabwärts im Aripo River, wo zahlreiche Raub sche lebten, entnommen und an einer höher gelegenen Stelle ussaufwärts, an der weder Guppys noch Räuber vorkamen, wieder ausgesetzt. Die umgesetzten Guppys gediehen gut in ihrer neuen Umgebung und schon innerhalb von nur zwei Jahren wiesen die Männchen mehr und größere Flecken in größerer Farbvariation auf als kurz nach der Umsiedlung (Abb. 2.9b). Die Tatsache, dass die Weibchen die farbenprächtigeren Männchen als Partner wählten, wirkte sich einschneidend auf die Au älligkeit der Zeichnung ihrer Nachkommen aus – aber nur, weil hier keine Raub sche vorhanden waren, die für eine Umkehr der Selektionsrichtung hätten sorgen können.

Die Geschwindigkeit der evolutionären Veränderung war in diesem Freilandexperiment ebenso hoch wie in den künstlichen Selektionsversuchen im Labor. Es wurden sehr viel mehr Fische geboren, als letztendlich überlebten (in den 23 Monaten, in denen das Experiment durchgeführt wurde, traten nicht weniger als 14 Fischgenerationen auf), und die Population zeichnete sich durch eine erhebliche genetische Variabilität aus, auf welche die natürliche Selektion einwirken konnte.

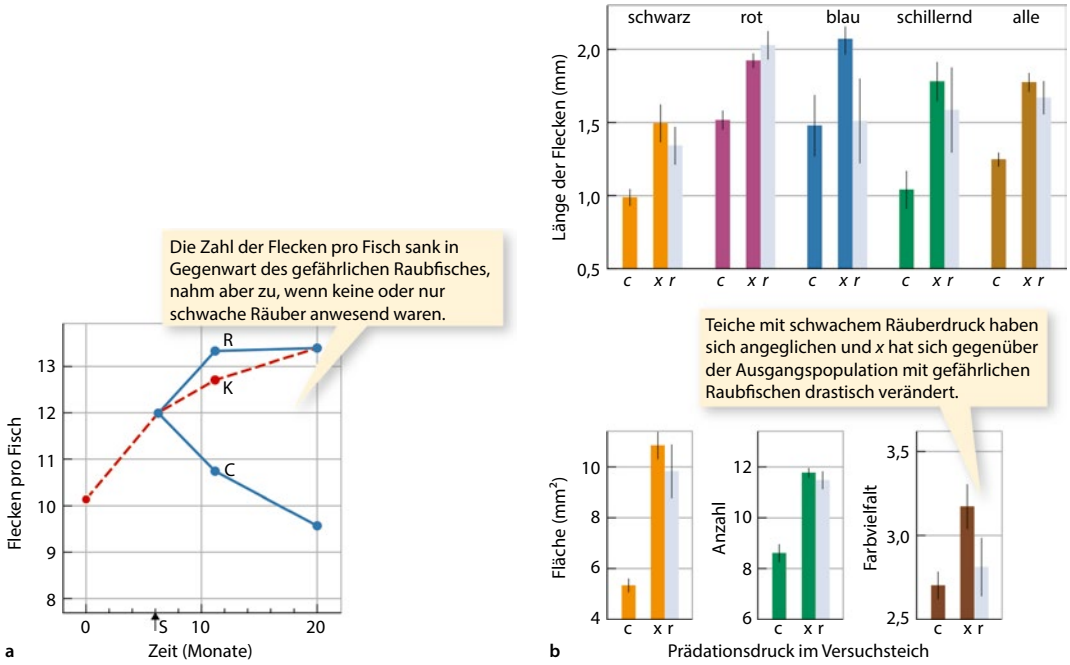


Abb. 2.9 **a** Ein Experiment, das Veränderungen in den Populationen von Guppys (*Poecilia reticulata*) in Versuchsteichen mit Raubfischen zeigt. Grafisch dargestellt sind Veränderungen der Anzahl, Größe und Diversität der Farbflecke pro Fisch in Teichen mit unterschiedlichen Populationen von Raubfischen. Die Ausgangspopulation wurde wohlüberlegt von mehreren verschiedenen Orten zusammengestellt, um eine hohe Variabilität der Merkmale sicherzustellen, und wurde zum Zeitpunkt 0 in die Teiche eingesetzt. Zum Zeitpunkt S wurden schwache Räuber (*Rivulus hartii*, ein Bachling) in die R-Teiche eingesetzt. In den C-Teichen sorgte der gefährliche Raubfisch *Crenicichla alta* (ein Hechtbuntbarsch) für einen hohen Prädationsdruck, während die K-Teiche weiterhin keine Raubfische enthielten (die senkrechten Linien zeigen ±2 SE an). **b** Ergebnisse eines Freilandexperiments. Eine Population von Guppys aus einem Habitat mit gefährlichen Raubfischen (*c*) wurde in einen Fluss umgesetzt, in dem nur der sehr schwache Räuber *Rivulus hartii* vorkam und bis zum Einsetzen der Tiere auch keine Guppys lebten (*x*). Als Kontrolle diente ein anderer Fluss in der Nähe mit Guppys und *R. hartii* (*r*). Die dargestellten Resultate stammen von Guppys, die zwei Jahre nach dem Einsetzen der Fische an drei Stellen gefangen wurden. In Abwesenheit eines gefährlichen Räubers nahmen Größe, Anzahl und Farbvielfalt der Flecken innerhalb von zwei Jahren signifikant zu (nach Endler 1980)

Variabilität innerhalb einer Art durch anthropogenen Selektionsdruck

Natürliche Selektion durch Umweltverschmutzung – die Evolution eines melanistischen Nachtfalters

Einige der eindrücklichsten Beispiele für natürliche Selektion in Aktion wurden durch Umweltverschmutzung hervorgerufen. Erstaunlich ist das nicht, denn durch die raschen Veränderungen der Umwelt in jüngster Zeit können diese wirkenden Krä e einen erheblichen Selektionsdruck ausüben. Am Beispiel des Gewöhnlichen Ruchgrases auf kontaminierten Böden einer ehemaligen Zink-Blei-Mine haben wir das bereits anschaulich dargestellt (Abb. 2.4). Auch die Verschmutzung der Atmosphäre während und nach der industriellen Revolution hat ihre evolutionären Spuren hinterlassen. Ein solches Phänomen ist der **Industriemelanismus**: In Populationen in Industriegebieten gewannen schwarze oder schwärzliche Formen von Nachtfaltern oder anderen Organismen die Oberhand. Bei den dunklen Individuen ist ein dominantes Allel eines Gens dafür verantwortlich,

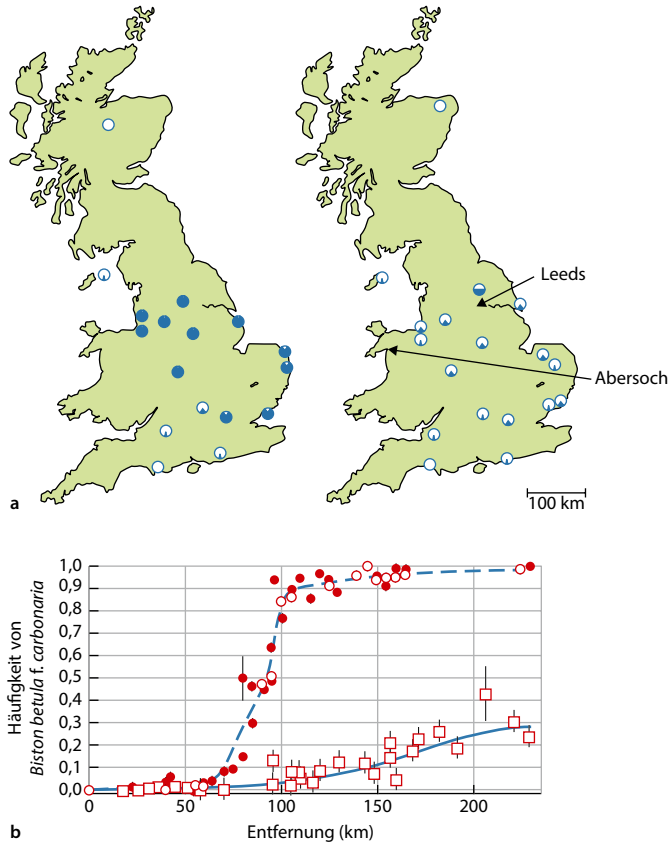


Abb. 2.10 **a** Die Verbreitung der melanistischen (*Biston betularia* f. *carbonaria*) und der hellen Form (blaue und weiße Anteile der Tortendiagramme) des Birkenspanners (*Biston betularia*) für die Jahre 1952–1956 (links) und 1996 (rechts), beschränkt auf Fundstellen, an denen sich die beiden Zeiträume vernünftig vergleichen ließen. Die beiden Pfeile zeigen die Lage der Gemeinde Abersoch im Westen und der Stadt Leeds im Osten an den beiden Enden des in (**b**) untersuchten Transsekts (nach Grant et al. 1998). **b** Gefälle der Häufigkeit melanistischer Formen entlang eines von WSW nach NSO verlaufenden Transsekts zwischen Abersoch und Leeds (vgl. [**a**]) für die Jahre 1964–1969 (ausgefüllte Kreise), 1970–1975 (nicht ausgefüllte Kreise) und 2002 (Quadrate); die senkrechten Linien zeigen Standardfehler an (nach Saccheri et al. 2008)

dass das schwarze Pigment Melanin im Überschuss produziert wird. Industriemelanismus ist aus den meisten industrialisierten Ländern bekannt, darunter einige Teile der Vereinigten Staaten (z.B. in der Umgebung von Detroit oder Pittsburgh). Bei über hundert Nachtfalterarten haben sich in Industriegebieten melanistische Formen entwickelt.

Erstmals belegt wurde diese Form der Evolution beim Birkenspanner (*Biston betularia*). Das erste schwarze Exemplar (*Biston betularia* f. *carbonaria*) wurde 1848 im englischen Manchester gefangen. Im Jahr 1895 waren bereits etwa 98 % der Birkenspanner population in der Gegend um Manchester melanistisch. Nach jahrzehntelanger weiterer Umweltverschmutzung wurden bei einer Bestandsaufnahme heller und melanistischer Formen in den 1950er-Jahren viele Tausend dunkle Exemplare nachgewiesen (Abb. 2.10a). In Großbritannien herrschen überwiegend Westwinde vor und verteilen die Industrieabgase (vor allem Rauch und Smog) ostwärts. Die melanistischen Formen der Falter fanden sich in höherer Dichte nach Osten hin, fehlten hingegen fast völlig in den westlichen Teilen von England, Wales und Nordschottland. Darüber hinaus zeigte sich entlang eines von Westen nach Osten verlaufenden Transsekts, in dem die Spanner

am eingehendsten untersucht wurden, dass der Übergang von nichtmelanistischen zu melanistischen Formen ausgesprochen abrupt sein konnte (Abb. 2.10b). Angesichts der Tatsache, dass die Spanner in einer einzigen Nacht bis zu 2 km weit iegen können, erwies sich die Anpassung als bemerkenswert lokal.

Die Birkenspanner werden von insektenfressenden Vögeln erbeutet, die sich bei der Jagd optisch orientieren. Für ein Freilandexperiment wurden melanistische und helle („typische") Spanner gezüchtet und in jeweils gleicher Anzahl in einer ländlichen, weitgehend von Umweltverschmutzung verschonten Gegend im Süden England freigelassen. Von den 190 Spannern, die von Vögeln erbeutet wurden, waren 164 melanistisch und 26 typisch hell gefärbt. Eine vergleichbare Untersuchung wurde in einem Industriegebiet nahe der Stadt Birmingham durchgeführt. Hier konnten doppelt so viele melanistische wie typische helle Spanner wiedergefangen werden. Dies zeigt, dass von der Prädation durch Vögel ein signi - kanter Selektionsdruck ausgeht und dass die Spanner mit der typischen Färbung in der verschmutzten Industrieumgebung, wo ihre helle Farbe in der rußgeschwärzten Umgebung sehr au ällig ist, deutlich im Nachteil sind. Die melanistischen Formen waren hingegen in der nicht verschmutzten ländlichen Gegend im Nachteil (Kettlewell 1955).

In den 1960er-Jahren wandelten sich jedoch die Industrielandscha en in Westeuropa und den Vereinigten Staaten, als die Kohle nach und nach durch Erdöl und Elektrizität ersetzt wurde und zudem durch entsprechende Gesetzgebung die Luftverschmutzung erheblich verringert wurde (▶ Kap. 12). Ab dieser Zeit ging die Häufigkeit melanistischer Formen rapide zurück und erreichte fast wieder das Niveau vor der Industrialisierung, und zwar nicht nur entlang des eingehend erforschten Transsekts, sondern landesweit (Abb. 2.10).

Der Selektionsdruck hat zunächst die melanistische Formen begünstigt und ihnen dann entgegenwirkt, stand also eindeutig in Zusammenhang mit der industriellen Umweltverschmutzung. Die Vorstellung, die melanistischen Formen seien einfach aufgrund ihrer besseren Tarnung auf dem rußgeschwärzten Untergrund begünstigt gewesen, erklärt die Angelegenheit aber wohl nur teilweise. Die Spanner verbringen den Tag ruhend an Baumstämmen, wo die nichtmelanistischen Tiere auf dem Untergrund aus Moosen und Flechten gut getarnt sind. Die industrielle Umweltverschmutzung sorgte jedoch nicht nur dafür, dass der Untergrund, auf dem die Spanner sitzen, rußgeschwärzt wurde; durch die Lu verschmutzung, vor allem durch SO_2, wurden auch die meisten der Moose und Flechten auf den Baumstämmen vernichtet. Tatsächlich stimmt die Verbreitung der melanistischen Formen in Abb. 2.10a ziemlich genau mit den Gegenden überein, in denen die Baumstämme wahrscheinlich aufgrund der Schwefeldioxidbelastung ihren Flechtenbewuchs verloren hatten und somit den nichtmelanistischen Spannern keine wirkungsvolle Tarnung mehr boten. Daher könnte die Verschmutzung durch SO_2 für die Selektion melanistischer Formen ebenso bedeutend sein wie die Rauchbelastung – und ihre Verminderung ebenso sehr die Rückkehr der typisch gefärbten, hellen Formen begünstigt haben.

Evolution und Coevolution

Es ist unschwer zu erkennen, dass eine Pflanzenpopulation, die wiederholt Trockenheit ausgesetzt ist, wahrscheinlich eine Toleranz gegenüber Wassermangel entwickelt, und dass ein Tier, das mehrere kalte Winter erlebt, Formen von Winterschlaf oder einen dicken schützenden Pelz entwickelt. Aber Trockenzeiten werden in der Folge nicht weniger schlimm und Winter nicht milder. Ganz anders stellt sich die Situation dar, wenn zwei Arten interagieren: Räuber und Beute, Parasit und Wirt, konkurrierende Nachbarn. Die natürliche Selektion kann aus einer Population von Parasiten diejenigen auswählen, die ihren Wirt am effizientesten befallen. Dies bringt aber unverzüglich andere Krä e der natürlichen Selektion ins Spiel, die widerstandsfähigere Wirtsorganismen begünstigen. Im Laufe ihrer Evolution üben diese weiteren Druck auf die Fähigkeit der Parasiten aus, ihre Wirte zu in zieren. Wirt und Parasit sind damit in einer nie endenden Spirale wechselseitiger Selektion gefangen: Man spricht von einer **Coevolution**. In vielen anderen ökologischen Wechselbeziehungen sind die daran beteiligten beiden Parteien keine Antagonisten, sondern nützlich füreinander: also **Mutualisten** oder **Symbionten**. Bekannte Beispiele hierfür sind Bestäuber und ihre P anzen oder

Leguminosen und ihre sticksto xierenden Bakterien. Wenn wir in ▶ Kap. 8 auf weitere evolutionäre Aspekte der Ökologie zu sprechen kommen, werden wir uns noch eingehender mit Coevolution befassen.

2.3 Die Ökologie der Artbildung

Wie wir gesehen haben, kann die natürliche Selektion bewirken, dass Populationen von P anzen oder Tieren ihre Merkmale verändern – dass sie evolvieren. Aber keines der bislang betrachteten Beispiele hat zur Evolution einer neuen Art geführt. Darwins Werk *On the origin of species* handelt tatsächlich von natürlicher Selektion und Evolution, aber eigentlich geht es nicht um die Entstehung von Arten. Die schwarzen und die typisch hell gefärbten Spanner sind jeweils Formen innerhalb einer Art, keine verschiedenen Spezies. Ähnlich handelt es sich bei den zinktoleranten und zinksensitiven Formen der Gräser bei der ehemaligen Mine von Trelogan sowie bei den unscheinbaren und farbenprächtigen Guppys lediglich um lokale genetische Gruppierungen. Keine davon erreicht den Status einer eigenständigen Art. Welche Kriterien rechtfertigen es dann, zwei Populationen als unterschiedliche Arten zu bezeichnen?

Was verstehen wir unter einer Art?

Biologische Arten tauschen keine Gene untereinander aus

Zyniker sagen, eine Art sei das, was ein kompetenter Taxonom als Art betrachtet – da ist durchaus etwas Wahres dran. Darwin selbst sah Arten ebenso wie viele andere taxonomische Gruppen als lediglich künstliche Gruppierungen, die aus Bequemlichkeit geschaffen wurden. In den 1930er-Jahren schlugen dann jedoch die beiden amerikanischen Biologen Ernst Mayr und eodosius Dobzhansky einen mittlerweile weithin akzeptierten empirischen Test vor, mit dessen Hilfe man die Entscheidung tre en konnte, ob zwei Populationen zu einer oder zwei unterschiedlichen Spezies gehören. Sie betrachteten Organismen dann als einer einzigen **Spezies** oder **Art** zugehörig, wenn sie sich – zumindest potenziell – in der Natur miteinander verpaaren und fruchtbare Nachkommen hervorbringen können. Auf diese Weise überprü e und de nierte Arten – von Ihnen **Biospezies** (engl. *biospecies*) genannt – entsprechen dem **biologischen Artbegriff**. Von den bislang in diesem Kapitel besprochenen Beispielen wissen wir, dass die melanistisch und normal gefärbten Birkenspanner sich verpaaren können und ihre Nachkommen uneingeschränkt fruchtbar sind. Das tri auch auf die farbenprächtigen und unscheinbaren Guppys oder die zinktoleranten und zinksensitiven Gräser zu. Sie alle sind Variationen innerhalb einer Art – keine eigenständigen Spezies.

In der Praxis wenden Biologen jedoch nicht bei jeder Art den Mayr-Dobzhansky-Test an, bevor sie diese als solche ansprechen: Dazu fehlen ganz einfach die Zeit und die entsprechenden Mittel. Viel wichtiger ist allerdings, dass dieser Test ein ganz entscheidendes Element im Evolutionsprozess erkennt. Zwei Gruppen einer Population können sich nur dann zu getrennten Arten entwickeln, wenn irgendeine Form von Barriere den Gen uss zwischen ihnen verhindert. Wenn sich die Mitglieder zweier Populationen untereinander kreuzen können und ihre Gene in den Nachkommen neu kombiniert werden, dann kann die natürliche Selektion in keinem Fall dafür sorgen, dass daraus wirklich eigenständige Arten entstehen.

Ökologische Artbildung

Somit zeichnet sich die **ökologische Artbildung** (engl. *ecological speciation*) durch zwei entscheidende Komponenten aus: Bei dieser Form der Artbildung oder **Speziation** (engl. *speciation*) gibt es zum einen einen ökologischen Faktor für eine divergierende Selektion und zum anderen einen Mechanismus der reproduktiven Isolation (Rundle und Nosil 2005). (Damit unterscheidet sich die ökologische Artbildung von der Artbildung aufgrund von Zufallsereignissen, beispielsweise durch eine plötzliche Verdopplung der Chromosomenzahl, wie sie gelegentlich bei einer anormalen Zellteilung vorkommt.) Der Faktor der **divergierenden Selektion** (engl. *divergent selection*) ist wahrscheinlich entweder ein Unterschied im Lebensraum einer anderen Subpopulation oder ein Unterschied in den Wechselbeziehungen mit anderen Arten. Das orthodoxeste Szenario für eine Artbildung verläu über eine Reihe von Stufen

(Abb. 2.11). Zunächst werden zwei Subpopulationen geogra sch voneinander isoliert, dann sorgt die natürliche Selektion für eine genetische Anpassung an die jeweilige lokale Umwelt. Als Nächstes entsteht – parallel zur dieser genetischen Di erenzierung, aber nicht durch diese verursacht – nach und nach eine **reproduktive Isolation** zwischen den beiden Subpopulationen. Das kann beispielsweise ein unterschiedliches Balzritual sein, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Paarung und somit der Produktion von Nachkommen verhindert wird (daher spricht man auch von **präzygotischer Isolation**). Oder die Nachkommen aus der Kreuzung zeichnen sich durch eine verringerte biologische Fitness aus, weil sie weder der einen noch der anderen Form zugehören (**postzygotische Isolation**). Schließlich kommt es in einer zweiten Kontaktphase zu einem erneuten Zusammentre en der beiden Subpopulationen. Dann begünstigt die natürliche Selektion jegliche Merkmale in einer der Subpopulationen, die eine reproduktive Isolation verstärken, insbesondere präzygotische Mechanismen, welche die Produktion von Hybridnachkommen mit verringerter Fitness verhindern. Diese Fortp anzungsbarrieren zementieren schließlich die Unterschiede zwischen den mittlerweile eigenständigen Arten.

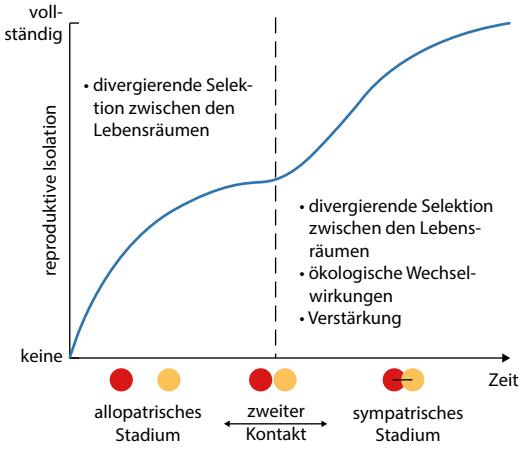


Abb. 2.11 Der Prozess der ökologischen Artbildung. Im Laufe der Zeit kommt es zu einer geografischen Trennung von ursprünglich zwei Populationen einer einzigen Art, die sich weder ökologisch unterscheiden noch reproduktiv voneinander isoliert sind. Das ist der Beginn der allopatrischen Phase der Artbildung. In ihren nun getrennten Lebensräumen entwickeln sich die Populationen durch unabhängige natürliche Selektion auseinander (dargestellt durch die verschiedenfarbigen Kreise) und nach und nach entsteht eine reproduktive Isolation. In der Folge kommt es dann zu einem zweiten Kontakt zwischen den beiden Populationen – das ist der Beginn der sympatrischen Phase der Artbildung. Hierbei begünstigt die natürliche Selektion eine Verstärkung der reproduktiven Isolation, weil die Hybridnachkommen eine erheblich verringerte biologische Fitness aufweisen. Die Trennlinie zwischen dem allopatrischen und dem sympatrischen Stadium kann allerdings auch ganz weit rechts verlaufen (kein zweiter Kontakt: kein sympatrisches Stadium) oder – wahrscheinlich viel seltener – ganz weit links (kein anfängliches allopatrisches Stadium, aber die neu entstehenden Arten leben in Coexistenz, allerdings in unterschiedlichen Mikrohabitaten oder sie sind an anderen ökologischen Wechselbeziehungen beteiligt) (nach Rundle und Nosil 2005)

Allopatrische und sympatrische Artbildung

Es wäre jedoch falsch anzunehmen, dass alle Beispiele für Artbildung nach diesem konventionellen Schema ablaufen. In Abb. 2.11 gibt es eine Trennlinie zwischen der **allopatrischen Phase** (in der sich die Subpopulationen an *verschiedenen* Orten be nden; engl. *allopatric phase*) und der **sympatrischen Phase** der Artbildung (in der sich die Subpopulationen am *gleichen* Ort au alten; engl. *sympatric phase*). Allerdings kann diese Trennlinie bisweilen auch ganz weit rechts verlaufen, sodass es nie zu einem zweiten Kontakt der Populationen kommt. Diese rein allopatrische Artbildung ist besonders wahrscheinlich für Arten auf Inseln, wie Sie gleich erfahren werden. Alternativ kann die Trennlinie aber auch ganz weit links verlaufen und die Populationen entwickeln sich ohne räumliche Trennung auseinander; dann liegt sympatrische Artbildung vor (s.u.).

Man sollte aber stets daran denken, dass es sich bei der Entstehung einer Art, ob allopatrisch oder sympatrisch, um einen Vorgang, nicht um ein Ereignis handelt. Wie wir bereits am Beispiel der Gräser nahe der ehemaligen Mine von Trelogan gesehen haben, ging die dortige lokale Anpassung – obschon dabei keine neuen Arten entstanden – mit einer unterschiedlichen Blühzeit einher und damit in begrenztem Umfang mit einer reproduktiven Isolation, welche die lokale Anpassung ermöglichte. Weiter unten werden wir sehen, dass selbst nach der Bildung neuer Arten noch ein gewisser Austausch von Genen untereinander erfolgen kann. Für die Bildung einer neuen Art gilt – ähnlich wie

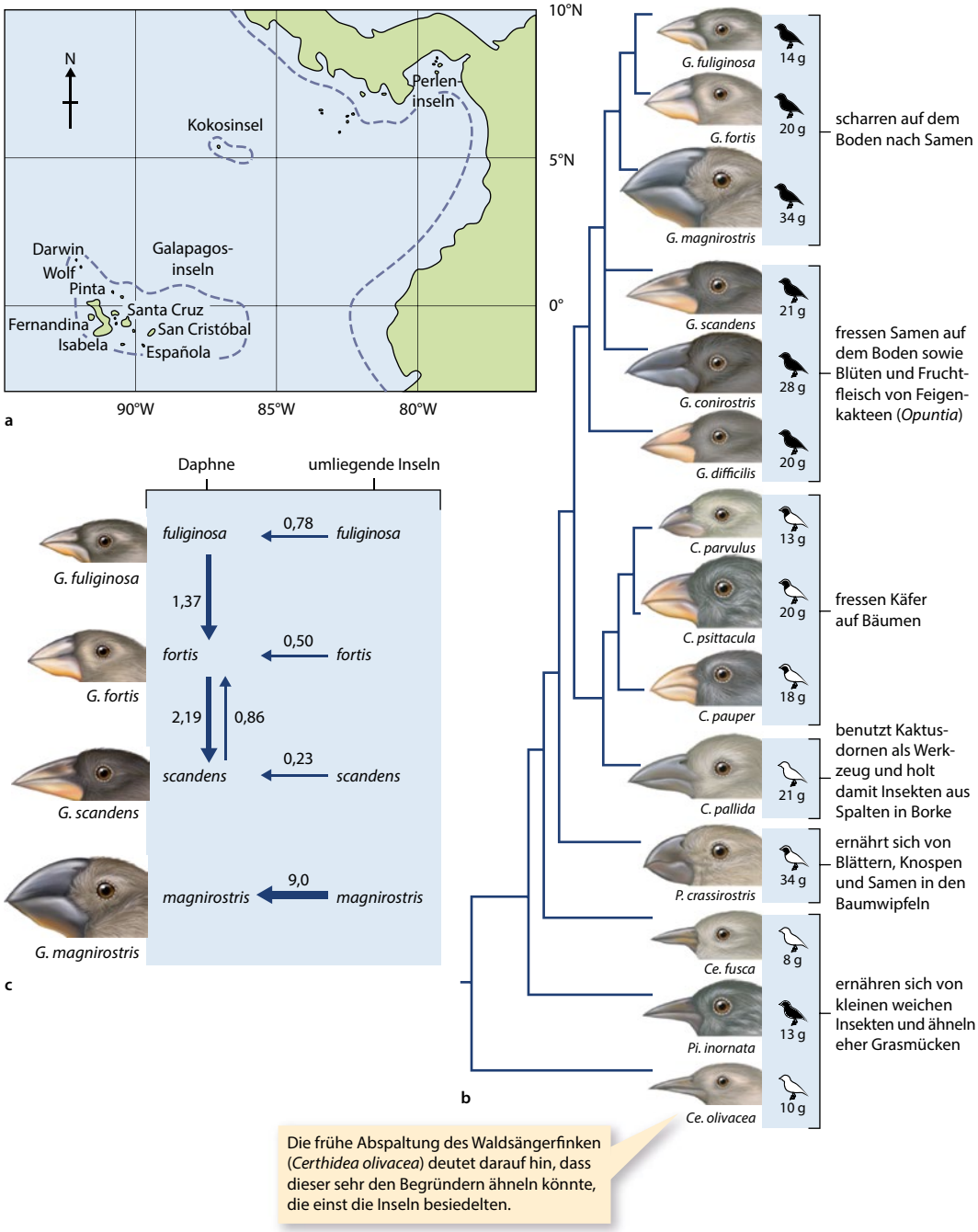


Abb. 2.12 **a** Die Karte zeigt die Lage der Galapagosinseln in Bezug zur mittelamerikanischen Küste; am Äquator entsprechen 5° etwa 560 km. **b** Rekonstruktion der Entwicklungsgeschichte der Galapagos- oder Darwinfinken, basierend auf Variationen der Länge der Mikrosatelliten-DNA. Die Länge der horizontalen Linien zeigt die genetische Distanz als Maß für die genetischen Unterschiede zwischen den Arten. Ebenfalls dargestellt ist die unterschiedliche Ernährungsweise der verschiedenen Arten. Die Köpfe der Vögel sind proportional zu deren tatsächlicher Körpergröße dargestellt. Für jede Art sind zudem der maximale Anteil an schwarzer Färbung im Gefieder der Männchen und das durchschnittliche Körpergewicht

beim Eierkochen: Es gibt etwas Spielraum bei der Entscheidung, wann der Vorgang abgeschlossen ist.

Allopatrische Artbildung

Inseln und Artbildung – das Beispiel der Darwinfinken

Wie bereits angemerkt, entwickeln sich eigenständige Arten am ehesten dann, wenn eine Population in vollständig voneinander isolierte Unterpopulationen aufspalten wird, insbesondere bei der Verteilung auf verschiedene Inseln. Das berühmteste Beispiel für eine Artbildung auf Inseln bilden die Darwin nken auf den Galapagosinseln. Die Galapagosinseln sind vulkanischen Ursprungs und liegen isoliert im Pazi k etwa 1000 km westlich der Küste von Ecuador, 750 km von der Kokosinsel entfernt, die selbst wiederum 500 km vor der mittelamerikanischen Küste liegt. Oberhalb einer Höhe von 500 m besteht die Vegetation aus o enem Grasland, darunter schließt sich eine feuchte Waldzone an und schließlich ein Küstenstreifen aus Wüstenvegetation mit einigen endemischen Arten von Feigenkakteen oder Opuntien (*Opuntia* sp.). Daher gibt es auf den Inseln viele unterschiedliche Habitate, in denen 14 verschiedene Finkenarten leben (Abb. 2.12).

Die Vertreter der einen Gruppe, zu der *Geospiza fuliginosa* und *G. fortis* gehören, besitzen kräftige Schnäbel und suchen auf dem Boden hüpfend und scharrend nach Samen. *G. scandens* frisst mit seinem schmäleren, etwas längeren Schnabel nicht nur Samen, sondern auch Blüten und Fruchtfleisch der Feigenkakteen. Finken einer dritten Gruppe zeichnen sich durch papageienähnliche Schnäbel aus und ernähren sich von Blättern, Knospen, Blüten und Früchten. Vertreter einer vierten Gruppe, ebenfalls mit papageienähnlichem Schnabel (*Camarhynchus psittacula*), haben sich zu Insektenfressern entwickelt und erbeuten in den Baumwipfeln Käfer und andere Kerbtiere. Der Specht nk (*Camarhynchus* [*Cactospiza*] *pallida*) holt Insekten aus Spalten. Dazu benutzt er als Werkzeug einen Kaktusdorn, den er geschickt im Schnabel hält. Eine weitere Gruppe bildet die Art *Certhidea olivacea*, die ähnlich wie Grasmücken lebha umherschwirrt und in den Baumwipfeln oder in der Lu kleine Insekten fängt.

Es gibt gute Gründe anzunehmen, dass diese Galapagos nken alle aus einer einzigen Ursprungsart hervorgingen, die einst vom mittelamerikanischen Festland auf die Inseln gelangte. Trotz ihrer unterschiedlichen Anpassungen bestehen unter ihnen starke morphologische Ähnlichkeiten. Tatsächlich hat sich mittels exakter moderner Analysemethoden – mit denen sich die evolutionären Verwandtscha sbeziehungen zurückverfolgen lassen, indem man Variationen der Mikrosatelliten-DNA (▶ Kap. 8) analysiert – die schon lange herrschende Ansicht bestätigt, dass der Familienstammbaum der Galapagos nken ausgehend von einem einzigen Stamm durch Radiation die heutigen Äste hervorgebracht hat (Abb. 2.12b). Darüber hinaus liefern sie stichhaltige Hinweise dafür, dass sich der Waldsänger nk (*Certhidea olivacea*) als Erster von der Gründergruppe abgespalten hat und den Vorfahren, welche die Inseln ursprünglich besiedelten, wahrscheinlich am ähnlichsten ist. Der gesamte Prozess der evolutionären Auseinanderentwicklung dieser Arten hat sich o enbar in weniger als 3 Mio. Jahren vollzogen.

Populationen der Ursprungsart wurden irgendwann reproduktiv voneinander isoliert, am

angegeben. *G., Geospiza; C., Camarhynchus; Ce., Certhidea; P., Platyspiza; Pi., Pinaroloxias* (verändert nach Petren et al. 1999). **c** Genfluss zwischen den vier Arten auf der Insel Daphne Major durch Kreuzung mit anderen Arten dieser Insel und mit Zuwanderern derselben Art und anderer Spezies von umliegenden Inseln. Gemessen wurde der Genfluss als effektive Zahl der Individuen pro Generation. Damit ein Genfluss erfolgt, müssen sich die Hybridnachkommen der ersten Generation mit einem Individuum der Elternart paaren. Ein Genfluss von *G. fortis* zu *G. scandens* findet statt, wenn die Hybriden den *G. scandens*-Gesang singen (wie ihr Vater), das gleiche gilt umgekehrt für den Genfluss von *G. scandens* zu *G. fortis*. Die Population von *G. fuliginosa* auf Daphne ist sehr klein, daher kommt der Genfluss zu *G. fortis* durch Zuwanderer von anderen Inseln zustande (nach Grant und Grant 2010)

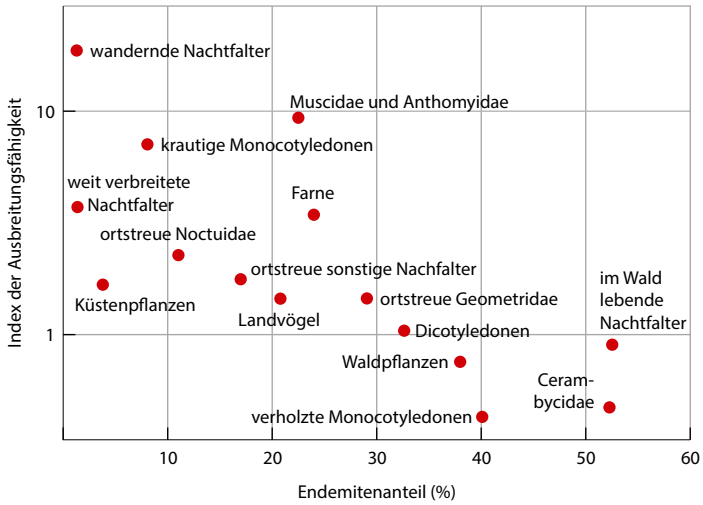


Abb. 2.13 Die Evolution endemischer Arten auf Inseln als Folge ihrer Isolation von Individuen einer Ursprungsart, mit der sie sich kreuzen könnten. Organismengruppen mit geringer Ausbreitungsfähigkeit (die dadurch stärker isoliert sind) weisen auf der Norfolkinsel einen höheren Anteil endemischer Arten auf und enthalten zudem eher aus Neukaledonien oder Neuseeland stammende Arten als solche aus Australien, das viel weiter entfernt liegt (nach Holloway 1977)

wahrscheinlichsten nach einer zufälligen Besiedlung verschiedener Inseln des Archipels, und evolvierten von diesem Zeitpunkt an getrennt weiter. In der Folge kam es zu Wanderungen zwischen den Inseln, wodurch nicht hybridisierende Biospezies aufeinandertrafen, die durch entsprechende Evolution unterschiedliche Nischen besetzten. Allerdings sind die Biospezies nicht „hermetisch abgeriegelt", wie eine Studie an vier Arten auf der kleinen Insel Daphne Major ergab. Wiederum anhand der Mikrosatelliten-DNA wurden mögliche Kreuzungen mit Vögeln von umliegenden größeren Inseln untersucht (die Ergebnisse sind in Abb. 2.12c zusammengefasst). Wie die Abbildung zeigt, unterlagen die beiden häufigsten Arten der Insel, *Geospiza fortis* und *G. scandens*, einem stärkeren Genfluss untereinander als mit Zuwanderern ihrer eigenen Art von anderen Inseln. Tatsächlich erfolgte im Fall von *G. fortis* sogar ein nicht unerheblicher Fluss der Gene von *G. fuliginosa*-Individuen, die von anderen Inseln zugewandert waren. Erneut wird also der „Idealfall" eines Genflusses innerhalb einer Art, aber nicht zwischen den Arten, durch die Daten nicht bekräftigt. Die Tatsache, dass es im Laufe des Vorgangs teilweise Grauzonen gibt, schmälert jedoch weder die Bedeutung des Artbildungsprozesses noch das Konzept der Biospezies.

Inselendemiten

Flora und Fauna vieler anderer Archipele zeigen ähnliche Beispiele für großen Artenreichtum mit zahlreichen lokalen **Endemiten** (engl. *endemics*) oder **endemischen Arten**, also Spezies, die ausschließlich auf einer einzigen Insel oder in einem bestimmten Gebiet vorkommen. Saumfingerechsen der Gattung *Anolis* haben auf den Karibischen Inseln eine kaleidoskopähnliche Artenvielfalt entwickelt. Und isolierte Inselgruppen wie die Kanaren vor der Küste Nordafrikas sind wahre Schatzkammern endemischer Pflanzenarten. Endemische Arten entstehen, weil sie von Individuen der Ursprungsart und anderer Spezies, mit denen sie sich vielleicht kreuzen könnten, isoliert werden. Gut veranschaulichen lässt sich die Bedeutung der Isolation an den Tieren und Pflanzen der Norfolkinsel. Diese nur 70 km² kleine Insel liegt rund 700 km von Neuseeland und Neukaledonien, aber etwa 1200 km von Australien entfernt. Daher kann man das Verhältnis australischer zu neuseeländischen und neukaledonischen Arten innerhalb einer Organismengruppe als Maß für die Ausbreitungsfähigkeit dieser Gruppe verwenden. Natürlich sind Gruppen mit geringerer Ausbreitungsfähigkeit letztendlich stärker isoliert. Wie Abb. 2.13 zeigt, ist der Anteil an Endemiten auf

Exkurs 2.2 Aktueller ÖKOnflikt

Lebensgemeinschaften der Tiefseeschlote in Gefahr?

Die als Tiefseeschlote bekannten hydrothermalen Quellen (engl. *hot vents*) im Meer stellen Inseln mit besonders hoher Verfügbarkeit von Nährstoffen dar, denn hier wird die chemische Energie der Schlote durch spezielle frei lebende und symbiontische „chemosynthetische" Bakterien gebunden und dem Nahrungsnetz zugeführt. Infolgedessen beherbergen diese Quellen einzigartige Lebensgemeinschaften, die reich an endemischen Arten sind. Eine der jüngsten Kontroversen zwischen Umweltschützern und der Industrie betrifft diese Tiefseeschlote, die auch als potenziell mineralreiche Standorte bekannt sind. Der vollständige Artikel von Alok Jha erschien am 28. Dezember 2011 auf der Webseite der Zeitung *The Guardian*.
Von Alok Jha, *The Guardian* vom 28. Dezember 2011[1]

Exotische Kreaturen an Tiefseeschloten im Indischen Ozean entdeckt

An einer der unwirtlichsten Stellen der Tiefsee haben britische Wissenschaftler ein bemerkenswertes Spektrum an Organismen entdeckt, von denen einige der Wissenschaft vorher völlig unbekannt waren. Im Rahmen der ersten Expedition zur Erforschung und Probennahme vom sogenannten Dragon Vent im südwestlichen Indischen Ozean entdeckten die Forscher mithilfe von ferngesteuerten Tiefseekameras in der Umgebung der kochend heißen Säulen aus mineralreichem Wasser, das dort aus dem Meeresboden strömt, Yeti-Krabben, Seegurken und Schnecken.
Der Meeresbiologe Dr. Jon Copley von der University of Southampton, der die Forschungen am Dragon Vent leitete, erklärte hierzu: „Wir haben eine neue Art der Yeti-Krabben [Abb. unten] entdeckt. Yeti-Krabben sind von Hydrothermalschloten im östlichen Pazifik bekannt. Bislang wurden zwei Arten beschrieben, aber diese haben sehr lange, behaarte Arme – unsere besitzen kurze, unterseits mit Borsten besetzte Arme. Sie sehen also ganz anders aus als diejenigen, die wir vom Pazifik kennen", erläuterte Copley. „Damit wurde zum ersten Mal eine Yeti-Krabbe im Indischen Ozean nachgewiesen."



(© A. Filis/ASSOCIATED PRESS/AP Images/picture alliance)

Sein Forschungsteam fand auch Seegurken, spezielle Garnelen und gepanzerte Schnecken. Seegurken waren zuvor nur an Tiefseeschloten im Ostpazifik nachgewiesen worden. „Zum ersten Mal haben wir sie an Schloten im Indischen Ozean beobachtet; von den Schloten im zentralen Indischen Ozean oder Atlantik sind sie bislang nicht bekannt", erklärte er.
Copley zufolge gleicht es einem Wettlauf mit der Zeit, die Lebewesen an den Hydrothermalquellen weltweit zu beschreiben. „Anfang des Jahres erhielt China von der International Seabed Authority der Vereinten Nationen die Genehmigung zu Probebohrungen nach Mineralien an den Tiefseeschloten des Südwestindischen Ozeanrückens," so Copley. „Diese Schlote sind sehr reich an Kupfer, Zink, Gold und Uran. Aber wir haben noch keinerlei Vorstellung, was dort unten so alles lebt."
„Genau wie die Naturforscher im 19. Jahrhundert die Galapagosinseln und andere Inseln aufsuchten, um dort Arten zu finden, die es sonst nirgendwo gibt, und anhand dieser Funde Gesetzmäßigkeiten

1 Gesamter Inhalt © *The Guardian*. Kein Nachdruck ohne vorherige Genehmigung.

2

der Verbreitung und Evolution zu verstehen, können wir uns die Tiefseeschlote zunutze machen, um das gleiche unter Wasser zu tun", meinte er.

Betrachten Sie die folgenden Optionen und diskutieren Sie ihre relativen Vorzüge:

- *Die Bergbauindustrie erhält freien Zugang zu sämtlichen Tiefseeschloten, weil von dem zu erwartenden Vermögen viele Menschen profitieren.*
- *Bergbauliche Nutzung und jegliche sonstigen Störungen der Lebensgemeinschaften an den Tiefseeschloten werden verboten, weil bekannt ist, dass sie einzigartige biologische und evolutionäre Merkmale aufweisen.*
- *Es wird eine Bestandserhebung der biologischen Vielfalt der Lebensgemeinschaften an den bekannten Tiefseeschloten durchgeführt und anschließend eine Prioritätenliste entsprechend ihrer Schutzwürdigkeit erstellt. Eine bergbauliche Nutzung wird lediglich an Stellen erlaubt, an denen die Zerstörung der jeweiligen Lebensgemeinschaftskategorie nur minimal ins Gewicht fällt.*

der Norfolkinsel in den Gruppen mit der geringsten Ausbreitungsfähigkeit am höchsten. Mit zunehmender Isolation steigt auch der Anteil endemischer Arten.

Ungewöhnliche und o sehr artenreiche Lebensgemeinscha en von Endemiten können in der angewandten Ökologie ebenfalls Probleme bereiten (▶ Exkurs 2.2).

Evolution bei kalifornischen Salamandern: Ringspezies

Auch durch den außergewöhnlichen Fall sogenannter **Ringspezies** (oder auch Rassenkreis) wird die Tatsache, dass es sich bei der Artbildung nicht um ein Ereignis, sondern um einen Vorgang handelt, gut veranschaulicht. Bei Ringspezies sind Rassen oder Unterarten einer Art, die selbst keine eigenständigen Arten sind (also zwar unterschiedliche Formen, die aber dennoch in der Lage sind, fruchtbare Nachkommen miteinander hervorzubringen), entlang eines geogra schen Gradienten verbreitet, aber in der speziellen Form, dass sich die beiden Enden dieses Gradienten tre en und somit einen Ring bilden. An der Stelle des Aufeinandertreffens verhalten sich beide Formen wie echte Arten – ungeachtet dessen, dass sie entlang des Ringes über sich kreuzende Rassen miteinander verbunden sind. Auf diese Weise wird eine normale zeitliche Abfolge von Ereignissen, von der wir nur vermuten können, dass sie so stattgefunden haben, quasi im Raum eingefroren und wir können sie im Hier und Jetzt beobachten. Die Lungenlosen Salamander des Artenkomplexes *Ensatina eschscholtzii* in Kalifornien bilden hierfür ein anschauliches Beispiel (Irwin et al. 2011). Im Allgemeinen werden sie in sieben Unterarten unterteilt (Abb. 2.14a), die sich nach anfänglicher Zuwanderung aus dem Norden entlang der vom Central Valley unterbrochenen Bergrücken südwärts ausgebreitet haben. Dies hat im Wesentlichen zu zwei genetischen Linien geführt: *E. eschscholtzii oregonensis* (Bezeichnung für die Unterart *oregonensis*), *E. e. picta*, *E. e. xanthopica*, *E. e. eschscholtzii* und nördliche Populationen von *E. e. platensis* einerseits, andererseits südliche Populationen von *E. e. platensis*, *E. e. croceater* und *E. e. klauberi*. Zwischen benachbarten bzw. im Areal überlappenden Unterarten nden in weiten Teilen problemlos Kreuzungen statt: *E. e. oregonensis* hybridisiert in Nordwestkalifornien mit *E. e. picta* und weiter östlich mit *E. e. platensis* usw. In Südkalifornien coexistieren die Subspezies *E. e. eschscholtzii* und *E. e. klauberi* aber als eigenständige Arten, zwischen denen es nur äußerst selten zu Kreuzungen kommt. Sie sehen auch völlig unterschiedlich aus (Abb. 2.14b, c), obwohl sie über den Ring aus Unterarten miteinander in Verbindung stehen.

Sympatrische Artbildung?

Wie weiter oben bereits angemerkt (Abb. 2.11), kann eine Artbildung prinzipiell auch sympatrisch erfolgen, ohne dass die Populationen zuvor durch eine geografische Barriere voneinander getrennt werden. Überzeugende Beispiele hierfür bleiben aber Mangelware. Ein gutes Beispiel liefern jedoch zwei Arten von Buntbarschen (Cichliden) in Nicaragua:

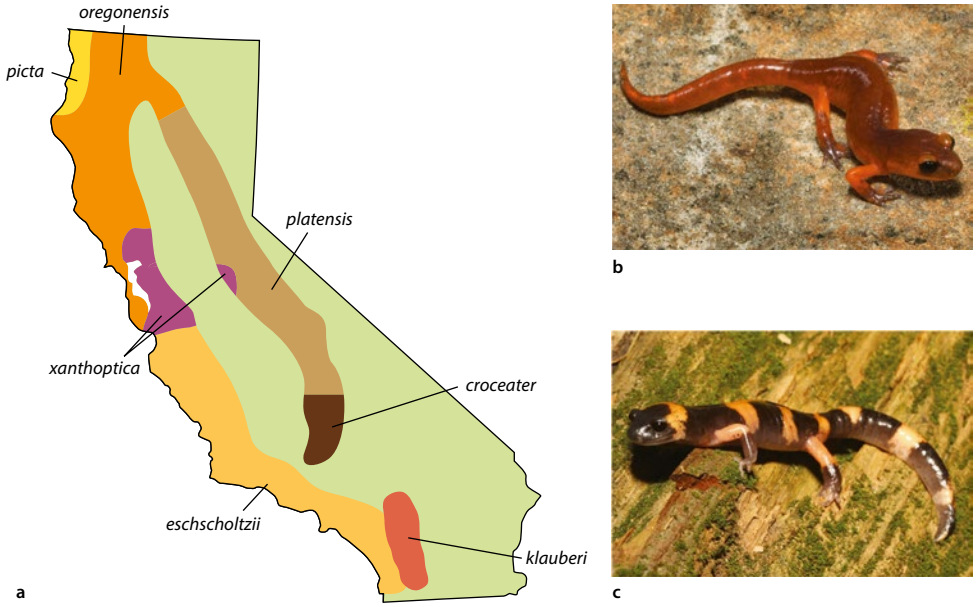


Abb. 2.14 **a** Die Verbreitung der Unterarten des Salamanders *Ensatina eschscholtzii* in Kalifornien. Sie bilden eine Ringspezies: Benachbarte Unterarten kreuzen sich ohne Weiteres – mit Ausnahme von *E. e. eschscholtzii* und *E. e. klauberi*, die sich wie eigenständige Arten verhalten (nach Irwin et al. 2001). **b** *Ensatina eschscholtzii eschscholtzii* (© Andreas Kettenburg). **c** *Ensatina eschscholtzii klauberi* (© Gary Nafis)

Amphilophus citrinellus (Zitronenbuntbarsch) und *A. zaliosus* (Barluenga et al. 2006). Beide Arten kommen gemeinsam in dem isolierten Kratersee Apoyo vor (Abb. 2.15a). Dieser See ist relativ klein (nur ca. 5 km Durchmesser), relativ homogen, was die Habitate anbelangt, und erst in jüngerer Zeit (vor weniger als 23.000 Jahren) entstanden. *A. zaliosus* ist endemisch für den Apoyosee (kommt also nirgendwo sonst vor), *A. citrinellus* lebt in vielen verschiedenen Gewässern der Region, auch im größten See. Zunächst deuteten genetische Hinweise aus der mitochondrialen DNA, die nur von Müttern über die Eier an ihren Nachkommen weitergegeben wird (► Kap. 8), darauf hin, dass beide Arten von Buntbarschen im Apoyosee von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, der aus dem sehr viel weiter verbreiteten Bestand von *A. citrinellus* hervorging (Abb. 2.15b).

Dann aber ließ eine Reihe weiterer Belege, darunter auch Analysen der Mikrosatelliten-DNA (De nition in ► Kap. 8), darauf schließen, dass die beiden Arten im Apoyosee reproduktiv voneinander isoliert sind und ebenso von *A. citrinellus* in anderen Seen (Abb. 2.15). Zusätzlich gestützt wurde diese vermutete reproduktive Isolation durch Partnerwahlexperimente mit den beiden Arten aus dem Apoyosee. Und schließlich unterscheiden sich *A. citrinellus* und *A. zaliosus* im Apoyosee morphologisch voneinander und zeichnen sich durch eine ziemlich voneinander abweichende Ernährung aus: *A. citrinellus* ndet seine Nahrung o enbar mehr am Grund des Sees, *A. zaliosus* dagegen überwiegend im o enen Wasser (Abb. 2.15d). Somit haben wir es hier mit zwei eigenständigen Arten zu tun, die in einem kleinen, isolierten, relativ homogenen Habitat vor nicht allzu langer Zeit aus einem gemeinsamen Vorfahren hervorgingen. Damit scheint außer Zweifel zu stehen, dass diese Artbildung sympatrisch erfolgt sein muss, vermutlich angetrieben durch eine divergierende Selektion, die zu zwei Spezialisierungen der Ernährung führte: in einem Fall am Gewässergrund, im anderen Fall im o enen Wasser. Interessanterweise liefern Buntbarsche auch eines der erstaunlichsten Beispiele für **Endemismus** (engl. *endemism*): Das gemeinsame Vorkommen zahlreicher endemischer Arten

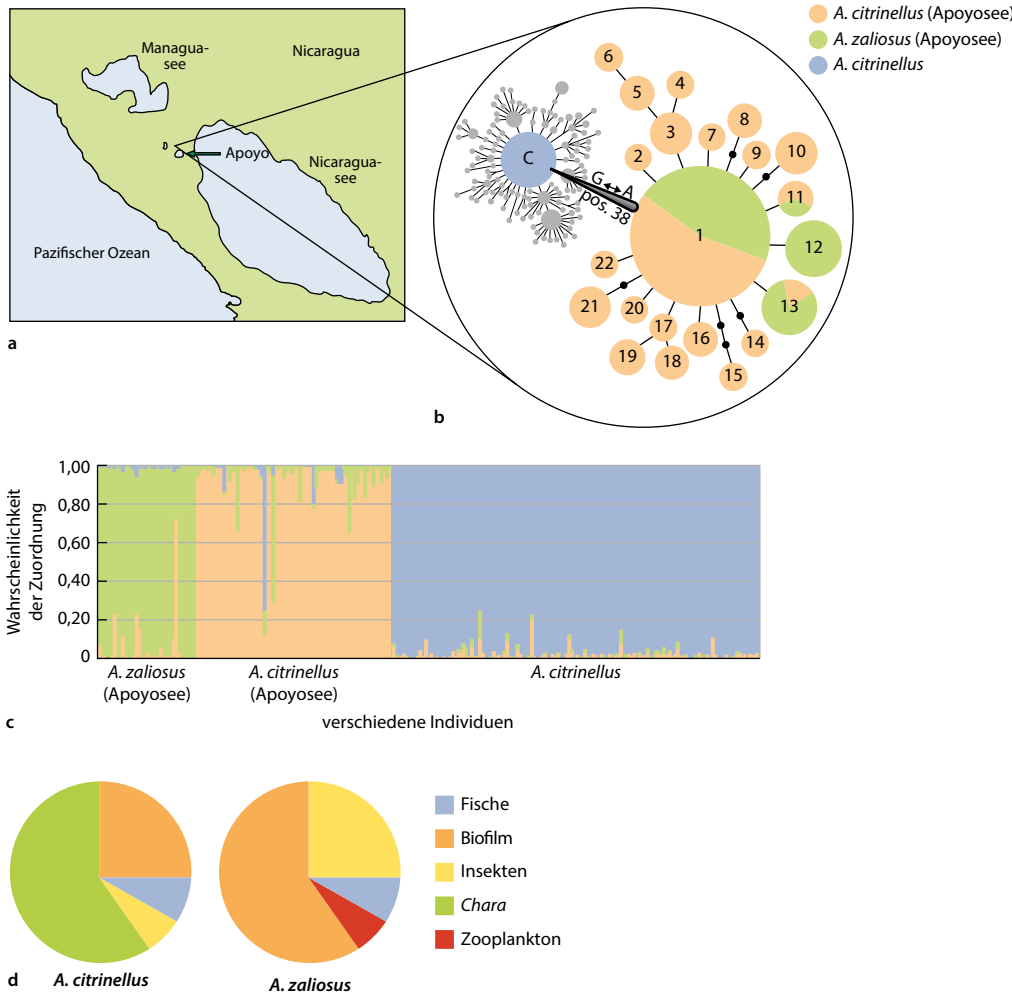


Abb. 2.15 Sympatrische Artbildung bei den Buntbarschen *Amphilophus citrinellus* und *A. zaliosus*. **a** Die Lage des Apoyosees, an dem die Untersuchung stattfand, in der Nähe der Pazifikküste Nicaraguas. **b** Das Verwandtschaftsnetzwerk von 637 Haplotypen mitochondrialer DNA-Sequenzen einzelner Fische. *A. zaliosus* ist grün, *A. citrinellus* aus dem Apoyosee orange und *A. citrinellus* aus anderen Seen blau dargestellt. Die grauen Kreise um den blauen herum entsprechen Haplotypen vom Apoyosee (oben rechts vergrößert). Die Größe eines Kreises zeigt an, mit welcher Häufigkeit ein bestimmter Haplotyp gefunden wurde. Der häufigste Haplotyp im Apoyosee (1) unterscheidet sich von dem häufigsten *A. citrinellus*-Haplotyp (C) durch eine einzige Mutation (eine Basensubstitution G → A an Position 38). Da aber sämtliche Haplotypen vom Apoyosee – von beiden Arten – diese Mutation aufweisen, ist davon auszugehen, dass sie alle von einem einzigen gemeinsamen Vorfahren abstammen. **c** Die Zuordnung der Individuen zu Populationen – die Farbcodierung entspricht der in (**b**) –, basierend auf der Variabilität an zehn Loci von Mikrosatelliten-DNA. Die eindeutige Auftrennung der Farben deutet auf eine partielle oder vollständige reproduktive Isolation zwischen den Populationen hin. **d** Analysen des Mageninhalts der beiden Arten im Apoyosee (*Chara* ist eine Algengattung) (nach Barluenga et al. 2006)

in den großen Seen in Ostafrika mit über 1500 endemischen Spezies. Es bleibt noch nachzuweisen, ob auch in diesem Fall sympatrische Artbildung eine entscheidende Rolle gespielt hat und ob eine divergierende Selektion für unterschiedliche Nischen die wichtigste treibende Kra hierfür war.

2.4 Die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Evolution und Verbreitung von Arten

Aufgrund der überzeugenden Wirkung der natürlichen Selektion liegt es nahe anzunehmen, jede Art stelle die bestmögliche Anpassung an den jeweiligen Lebensraum dar, in dem sie vorkommt. Dieser Verlockung sollten wir widerstehen. Die Techniken zur Analyse und Datierung biologischer Überreste aus früheren Zeiten (insbesondere überlieferter Pollenkörner) versetzen uns zunehmend in die Lage festzustellen, inwieweit sich die gegenwärtige Verbreitung von Organismen als präzise lokale Anpassung an die heutigen Umweltbedingungen entwickelt hat oder sie ein Fingerabdruck dessen ist, was historisch vorhanden war. Zu einem erheblichen Teil sind Veränderungen des Klimas, vor allem während der Eiszeiten des Pleistozäns (in den vergangenen 2–3 Mio. Jahren), für die gegenwärtigen Verbreitungsmuster von P anzen und Tieren verantwortlich. Im Laufe der Klimaänderungen haben sich Populationen von Arten ausgebreitet und wieder zurückgezogen, wurden in isolierte Fragmente aufgeteilt und haben sich dann vielleicht wieder vereinigt. Vieles von dem, was wir in der derzeitigen Verbreitung von Arten erkennen, stellt eine Phase der Erholung von klimatischen Veränderungen in der Vergangenheit dar.

Zyklen der Vereisung sind wiederholt aufgetreten

In den vergangenen 2–3 Mio. Jahren ist es auf der Erde überwiegend sehr kalt gewesen. Nachweise der Verteilung von Sauersto sotopen in Bohrkernen vom Meeresboden zeigen, dass es im Pleistozän wahrscheinlich nicht weniger als 16 eiszeitliche Zyklen gab, von denen jeder bis zu 125.000 Jahre dauerte (Abb. 2.16a). Jede Kaltzeit (glaziale Phase) dauerte vermutlich 50.000–100.000 Jahre, mit kurzen Intervallen von nur 10.000–20.000 Jahren, in denen die Temperaturen auf heutige Werte oder darüber anstiegen. Aus dieser Sicht sind die gegenwärtigen Floren und Faunen ungewöhnlich, weil sie sich in der warmen Endphase einer Reihe von ungewöhnlich katastrophalen Warmzeiten entwickelt haben.

Die Verbreitung von Bäumen hat sich seit der letzten Vereisung allmählich geändert

Während der 20.000 Jahre seit dem Höhepunkt der letzten Vereisung sind die globalen Durchschnittstemperaturen um ungefähr 8 °C angestiegen. Durch die Analyse von Pollen – besonders von verholzten Arten, welche den Hauptanteil an Pollen produzieren – lässt sich aufzeigen, wie sich die Vegetation während dieser Zeit verändert hat (Abb. 2.16b). Als sich das Eis immer mehr zurückzog, haben sich die verschiedenen Waldarten auf unterschiedliche Weise und mit unterschiedlicher Geschwindigkeit ausgebreitet. Für einige wie die Fichten im Osten Nordamerikas bedeutete dies eine Verdrängung in neue Breitengrade; bei anderen wie den Eichen kam es eher zu einer Ausbreitung.

Für die postglaziale Ausbreitung der Tiere, die in den sich verändernden Wäldern lebten, liegen uns keine so stichhaltigen Nachweise vor. Es gilt aber zumindest als sicher, dass viele Arten sich nicht schneller ausbreiten konnten als die Bäume, die ihre Nahrungsgrundlage darstellten. Manche der Tiere sind wohl immer noch dabei, zu ihren Nahrungsp anzen aufzuschließen, und ebenso kehren Baumarten nach wie vor in Gebiete zurück, in denen sie vor der letzten Vereisung vorkamen. Es ist eine irrige Annahme, unsere gegenwärtige Vegetation be nde sich in einer Art Gleichgewicht mit dem gegenwärtigen Klima (bzw. sei an dieses angepasst).

Selbst in Regionen, die nie vergletschert waren, lassen Pollenablagerungen komplexe Veränderungen in der Verbreitung erkennen. So zeigen beispielsweise in den Bergen des Sheep Range in Nevada verschiedene Gehölzarten unterschiedliche Muster der Höhenverschiebung ihrer Lebensräume bei verändertem Klima (Abb. 2.17). Die Artenzusammensetzung der Vegetation hat sich kontinuierlich gewandelt und ändert sich mit ziemlicher Sicherheit auch weiterhin.

Artenreiche Waldrefugien in den Tropen?

Für die Tropen sind die Aufzeichnungen der Klimaänderungen weitaus unvollständiger als für die gemäßigte Zone. Es wurde aber postuliert, dass sich die tropischen Wälder während kälterer, trockenerer glazialer Perioden auf kleinere Flecken zurückgezogen haben, umgeben von einem Meer aus Savannen. Hier

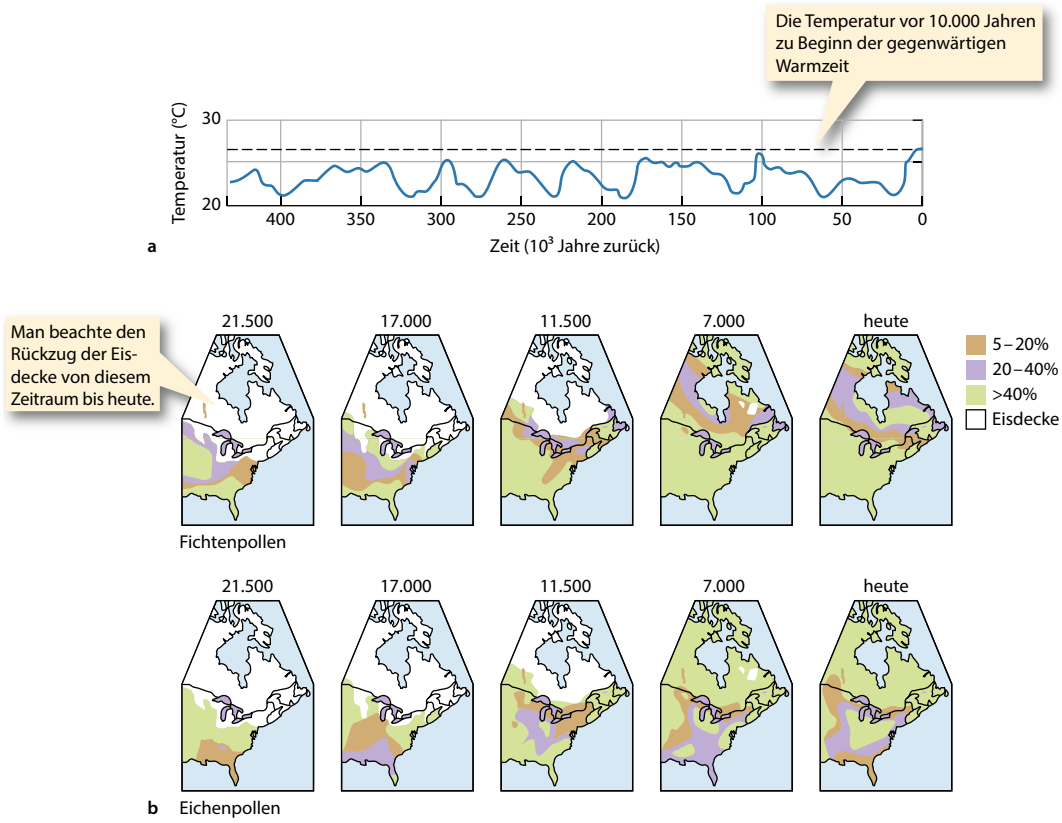


Abb. 2.16 **a** Schätzungen der Temperaturschwankungen während der glazialen Zyklen im Laufe der letzten 400.000 Jahre. Die Schätzungen beruhen auf dem Vergleich von Sauerstoffisotopenverhältnissen in Fossilien aus ozeanischen Bohrkernen in der Karibik. So warme Perioden wie derzeit waren selten, während der letzten 400.000 Jahre herrschte überwiegend ein glaziales Klima (nach Emiliani 1966, Davis 1976). **b** Verbreitungsgebiete von Fichtenarten (oben) und Eichenarten (unten) in Nordamerika von vor 21.500 Jahren bis heute, rekonstruiert anhand der prozentualen Anteile der Pollen in Sedimenten. Man beachte, wie sich die Eisdecke in diesem Zeitraum zurückgezogen hat (nach Davis und Shaw 2001)

kam es dann zu verstärkter Artbildung und so entstanden die heutigen Hotspots des Endemismus. Für den Amazonasregenwald scheint diese Vorstellung mittlerweile weniger akzeptiert zu sein als früher, aber für andere Regionen ist sie allgemein anerkannt. Für die feuchten Tropen von Queensland im Nordosten Australiens ist es gelungen, anhand der heutigen Verbreitung von Wäldern die Verbreitung zu verschiedenen Zeiten zu rekonstruieren: (i) während des trocken-kühlen Klimas auf dem Höhepunkt der letzten Vereisung, als sich die Wälder am weitesten zurückgezogen hatten, (ii) während der feucht-kühlen Periode vor rund 7000 Jahren, als eine massive Ausdehnung der Wälder wahrscheinlich war, sowie (iii) für die feucht-warme Periode vor ungefähr 4000 Jahren, als sich die Wälder vermutlich erneut zurückzogen (Abb. 2.18a; Graham et al. 2006). Betrachtet man diese Verbreitungen, so kann man jeder Subregion des Waldes eine Stabilität zuordnen (Abb. 2.18b). Die stabilste ist jene, in der fast durchgehend Wald vorhanden war. Diese Stabilitäten kann man dann wiederum mit dem Artenreichtum (an Säugetieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien) in jeder Subregion vergleichen. Der Artenreichtum schien eindeutig dort am größten zu sein, wo die höchste Stabilität herrschte (Abb. 2.18c) – also dort, wo sich in der Vergangenheit Waldrefugien befanden. Nach dieser Interpretation kann man die heutige Verbreitung von Arten wiederum größtenteils eher als Zufälle der Geschichte ansehen (wo sich die Refugien befanden),

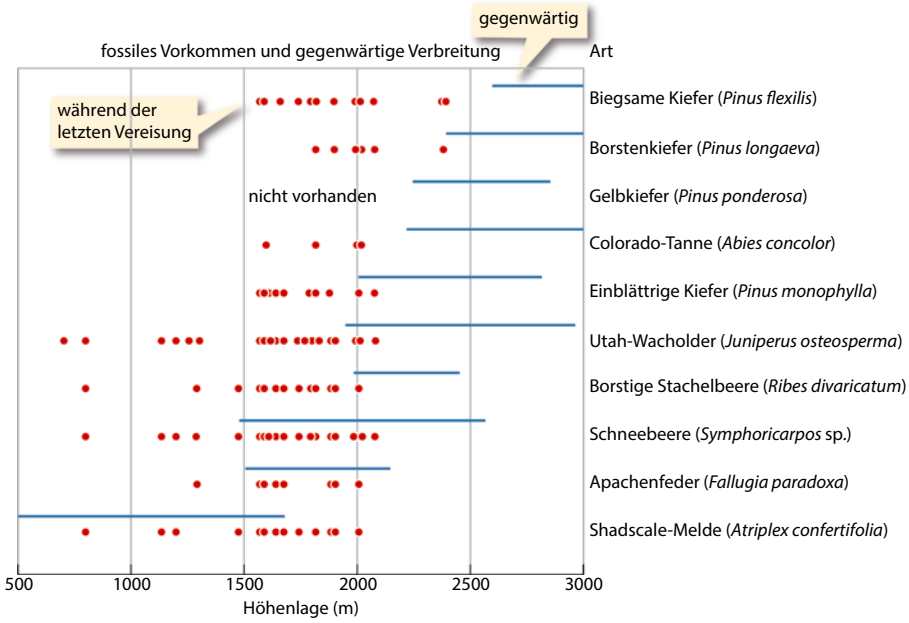


Abb. 2.17 Die Verteilung von zehn Gehölzarten auf verschiedene Höhenlagen in den Bergen des Sheep Range in Nevada. Die roten Punkte stehen für fossile Nachweise, die blauen Linien für die gegenwärtige Verbreitung (nach Davis und Shaw 2001)

denn als präzise Anpassung der Arten an ihre sich verändernden Lebensräume.

Die anthropogene globale Erwärmung durch den Treibhauseffekt vollzieht sich etwa hundertmal schneller als die postglaziale Erwärmung

Belege für Veränderungen der Vegetation nach dem letzten Rückzug der Vereisung lassen erahnen, welche Konsequenzen die globale Erwärmung (um 0,7 °C zwischen 1970 und 2010 sowie vermutlich weitere 3 °C in den nächsten 100 Jahren, sofern die Menschheit nicht bald drastisch dagegensteuert) aufgrund des kontinuierlichen Anstiegs der Treibhausgase in der Atmosphäre (▶ Kap. 12) wahrscheinlich haben wird. Allerdings sind die Größenordnungen sehr unterschiedlich. Die postglaziale Erwärmung um etwa 8 °C erfolgte über einen Zeitraum von rund 20.000 Jahren – betrug also 0,04 °C pro Jahrhundert, im Gegensatz zur gegenwärtigen Rate der globalen Erwärmung von 1,75 °C pro Jahrhundert. Die Veränderungen der Vegetation konnten nicht einmal mit der niedrigeren Rate Schritt halten. Nach heutigen Hochrechnungen für das 21. Jahrhundert müssten Bäume ihr Areal pro Jahrhundert um 300–500 km verschieben – die typischen Raten in der Vergangenheit lagen dagegen bei 20–40 km pro Jahrhundert (in Ausnahmefällen bei 100–150 km). Au ällig ist, dass das einzige exakt datierte Aussterben einer Baumart im Quartär, nämlich der Fichte *Picea critchfeldii* vor rund 15.000 Jahren, in eine Zeit besonders rascher postglazialer Erwärmung fiel (Jackson und Weng 1999). Sicherlich könnten noch raschere Veränderungen zukün ig zum Aussterben zahlreicher weiterer Arten führen (Davis und Shaw 2001).

2.5 Kontinentaldrift, parallele und konvergente Evolution

Die Landmassen der Erde haben sich verschoben …

Die Muster der Artbildung, wie sie auf Inseln auftreten, zeigen sich in noch größerem Maßstab bei der Verbreitung von Arten und höheren taxonomischen Kategorien über ganze Kontinente hinweg. Biologen, besonders Alfred Wegener (1915), ernteten Hohn und Spott von Geologen und Geografen,

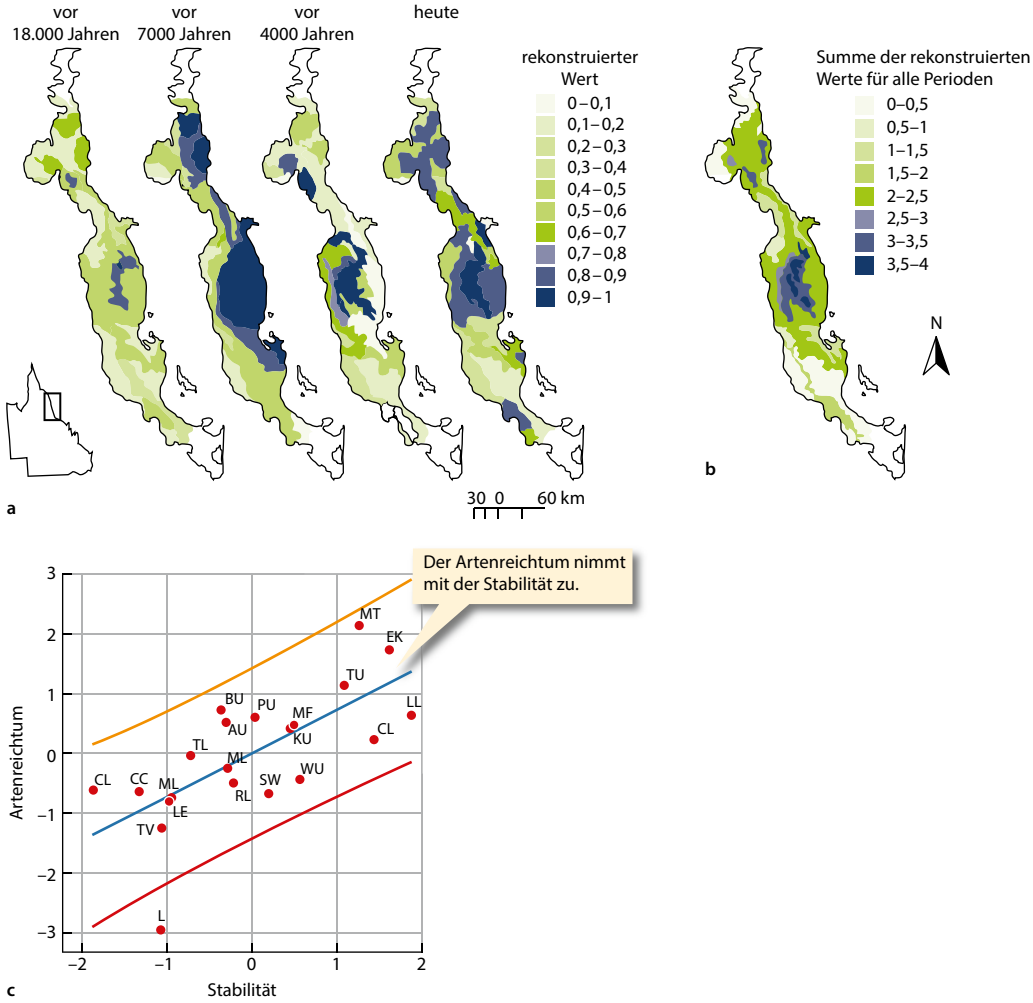
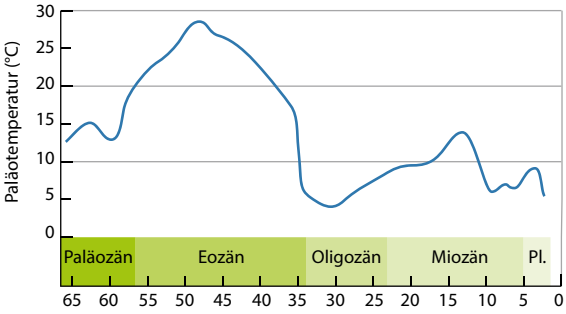
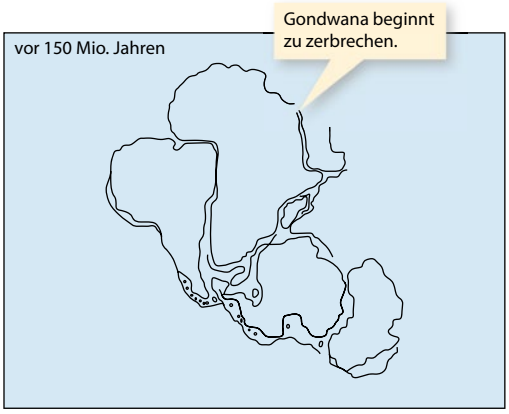


Abb. 2.18 **a** Anhand der klimatischen Bedingungen an 2000 zufällig ausgewählten Stellen in den heutigen bewaldeten Gebieten der feuchten Tropen von Queensland in Nordostaustralien (s. kleine Abbildung unten links) rekonstruierte man die Gesamtverteilung von Wäldern in der Region unter (von links nach rechts) trocken-kühlen (vor 18.000 Jahren), feucht-kühlen (vor 7000 Jahren), feucht-warmen (vor 4000 Jahren) und den gegenwärtigen klimatischen Bedingungen. Werte zwischen 0 und 1 zeigen an, mit welcher Wahrscheinlichkeit dem Modell zufolge an einer bestimmten Stelle Wald zu finden war. **b** Stabilität der Wälder, einfach berechnet als Summe der Werte in den vier Abbildungen von (**a**). **c** Der Artenreichtum an Säugetieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien einer bewaldeten Subregion nimmt mit der Stabilität zu. Der Nullpunkt bildet jeweils die Mitte der Achsen, weil sowohl die Stabilität als auch der Artenreichtum standardisiert wurden. Damit soll die Tatsache berücksichtigt werden, dass beide mit der Fläche der Subregion ansteigen. Die Beschriftungen der Punkte beziehen sich auf spezifische Subregionen, deren Namen und Lage dem Originalartikel zu entnehmen sind (nach Graham et al. 2006)

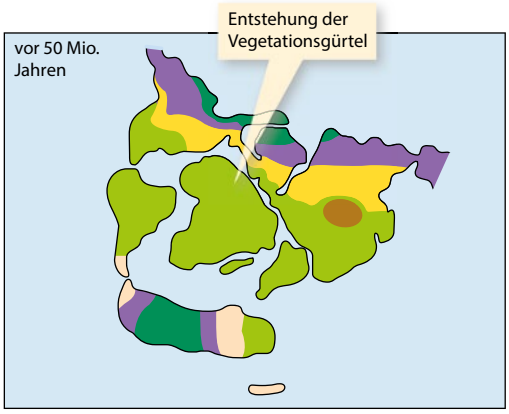
als sie vor einem Jahrhundert behaupteten, die Kontinente müssten sich verschoben haben und nicht die Organismen bei ihrer Ausbreitung. Letztendlich jedoch verlangten Messungen der Richtung der Magnetfelder der Erde genau dieselbe, auf den ersten Blick völlig unwahrscheinliche Erklärung, sodass die Kritiker schließlich kapitulierten. Die Entdeckung, dass sich die tektonischen Platten der Erdkruste bewegen und damit Kontinente verschieben, versöhnte Geologen und Biologen wieder (Abb. 2.19). Während im P anzen- und Tierreich bedeutende evolutionäre Entwicklungen stattfanden, wurden



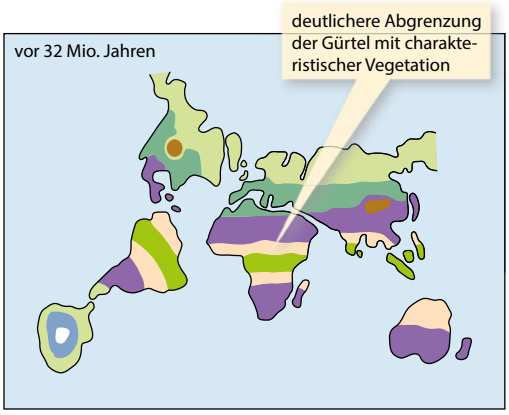
a



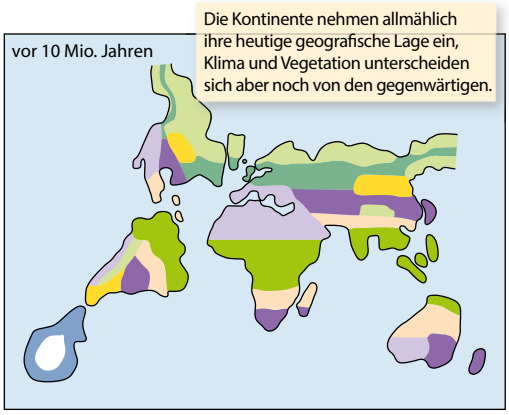
b



c



d



e

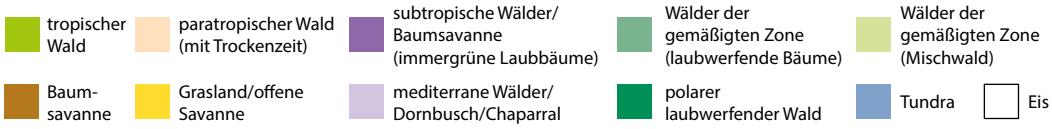


Abb. 2.19 **a** Temperaturveränderungen in der Nordsee in der letzten 60 Mio. Jahre. In diesem Zeitraum schwankte der Meeresspiegel erheblich und ermöglichte sowohl Pflanzen als auch Tieren, sich zwischen den Landmassen auszubreiten. Pl., Pleistozän. **b–e** Kontinentaldrift. **b** Vor etwa 150 Mio. Jahren begann der alte Superkontinent Gondwana zu zerbrechen. **c** Vor rund 50 Mio. Jahren (im frühen mittleren Eozän) hatten sich erkennbar unterschiedliche Gürtel mit charakteristischer Vegetation herausgebildet. **d** Vor 32 Mio. Jahren (im frühen Oligozän) waren diese dann deutlich voneinander abgegrenzt. **e** Vor 10 Mio. Jahren (im frühen Miozän) hatten die Kontinente schon weitgehend ihre heutige geografische Lage eingenommen, zeichneten sich aber im Vergleich zu heute durch völlig andere Klimabedingungen und Vegetation aus. Die Lage der antarktischen Eiskappe ist stark schematisiert (verändert nach Janis 1993, Norton und Sclater 1979 und anderen Quellen)

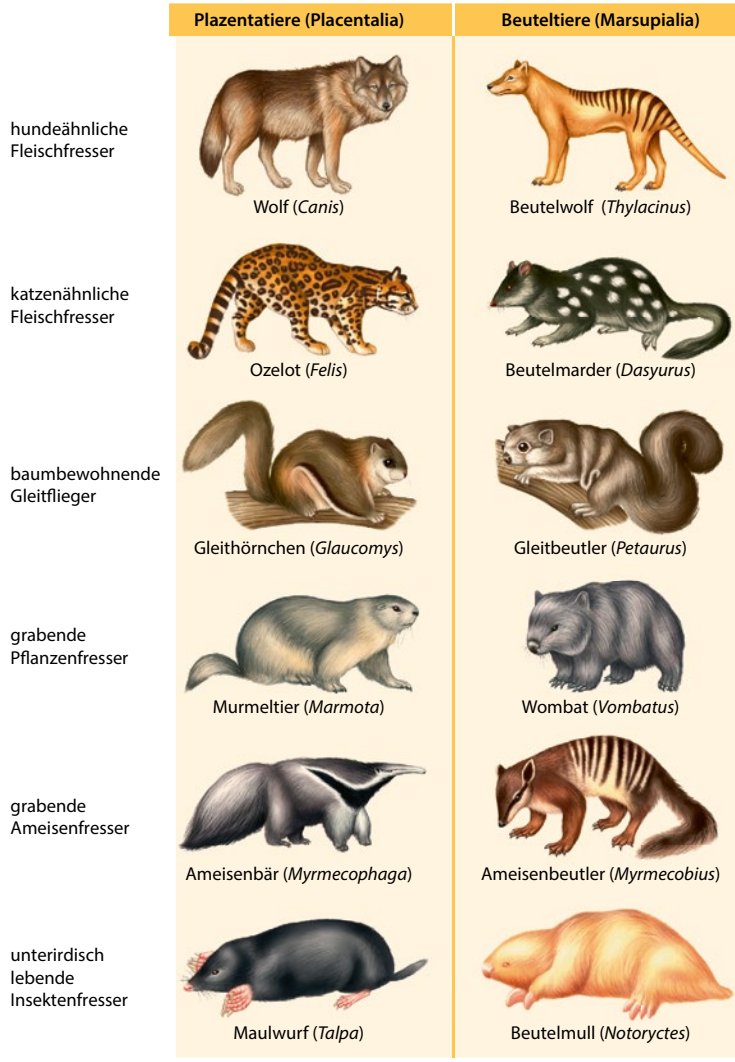


Abb. 2.20 Parallele Evolution von Beuteltieren und plazentalen Säugetieren. Die Artenpaare ähneln sich in Aussehen und Körperbau und gewöhnlich (aber nicht immer) auch in ihrer Lebensweise

ihre Populationen aufgespalten und getrennt und die Landmassen verschoben sich durch verschiedene Klimazonen. Währenddessen kam es zu Temperaturveränderungen in weitaus größerem Ausmaß als bei den eiszeitlichen Zyklen im Pleistozän.

… und zur Aufspaltung von Populationen geführt, die sich dann unabhängig voneinander in paralleler Evolution entwickelt haben

Die belegte Verschiebung der großen Landmassen auf der Erdober äche erklärt viele Muster in der Verbreitung von Arten, die ansonsten nur schwer nachvollziehbar wären. Ein klassisches Beispiel hierfür liefern Plazentatiere und Beuteltiere. Die Beuteltiere erreichten das Gebiet des heutigen australischen Kontinents in der Kreidezeit (vor rund 90 Mio. Jahren; s. Abb. 2.19). Damals waren die einzigen anderen dort vorkommenden Säugetiere die seltsamen, eierlegenden Kloakentiere (heute nur noch durch die Schnabeligel

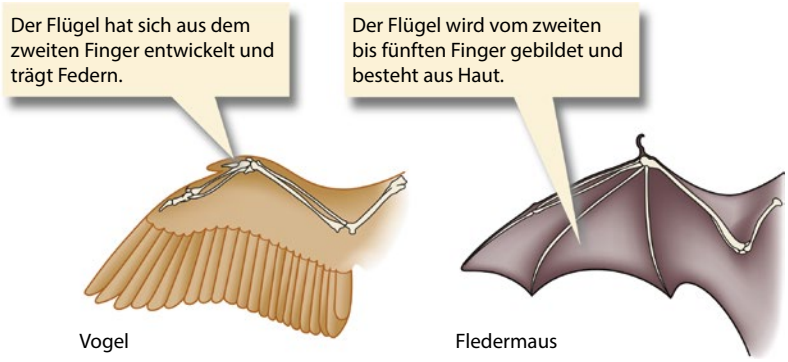


Abb. 2.21 Konvergente Evolution: Die Flügel von Fledermäusen und Vögeln sind analog, nicht homolog. Sie haben einen unterschiedlichen Bau, wie die Beschriftung verdeutlicht (nach Ridley 1993)

und das Schnabeltier vertreten). Die anschließende Abspaltung von Australien verhinderte, dass später die auf den anderen, inzwischen recht deutlich voneinander getrennten Kontinenten entstandenen höheren plazentalen Säugetiere hierher einwanderten. Unter den australischen Beuteltieren vollzog sich dann der evolutionäre Prozess der Radiation – in vieler Hinsicht verlief diese parallel zu derjenigen, die unter den Plazentatieren auf anderen Kontinenten stattfand (Abb. 2.20). Man kann sich kaum der Vorstellung entziehen, dass die geogra sch voneinander getrennten Lebensräume der Plazentatiere und der Beuteltiere ähnliche ökologische Nischen bereithielten, in welche die Evolution die ökologischen Äquivalente genau einpasste. Da die Diversi zierung der beiden Gruppen von einer gemeinsamen Ahnenlinie ausging und beide die gleiche Ausstattung an Möglichkeiten und Einschränkungen erbten, sprechen wir in diesem Fall von **paralleler Evolution**. Nochmals zur Betonung: Diese Arten leben in ihren heutigen Habitaten nicht einfach nur, weil sie an diese bestimmten Umweltbedingungen am besten angepasst sind, sondern auch aufgrund von zufälligen Ereignissen in der Erdgeschichte.

Konvergente Evolution

Es gibt jedoch auch viele Beispiele für Organismen, die isoliert voneinander evolvierten und anschließend bemerkenswert ähnliche Formen, Verhaltensweisen oder Funktionen entwickelten. Solche Ähnlichkeiten sind besonders verblüffend, wenn Strukturen mit ganz unterschiedlichem evolutionärem Ursprung vergleichbare Aufgaben übernehmen – das heißt, wenn diese Strukturen *analog* sind (ähnlich in der äußeren Form und Funktion), aber nicht *homolog* (also von äquivalenten Strukturen eines gemeinsamen Vorfahren abgeleitet). Wenn dies der Fall ist, spricht man von **Konvergenz** oder **konvergenter Evolution** (engl. *convergent evolution*). Ein klassisches Beispiel hierfür bilden die Flügel von Vögeln und Fledermäusen (Abb. 2.21).

2.6 Fazit

Interpretation der Anpassung von Organismen an ihre Umwelt

Wenn wir bewundernd die Vielfalt komplexer Spezialisierungen betrachten, durch die Organismen an ihre verschiedenen Lebensräume angepasst sind, geraten wir leicht in Versuchung, jeden einzelnen Fall als Beispiel für evolvierte Perfektion anzusehen. Aber am Prozess der Evolution durch natürliche Selektion gibt es nichts, was Perfektion impliziert. Der Evolutionsprozess wirkt lediglich auf die vorhandene genetische Variabilität ein. Er begünstigt jene Formen der vorhandenen Vielfalt, die die größte biologische Fitness aufweisen, und diese Auswahl kann sehr eingeschränkt sein. Das Entscheidende an der natürlichen Selektion ist, dass Organismen sich an ihren Lebensraum anpassen, da sie „die am besten angepassten Verfügbaren" sind oder „die bislang am besten Angepassten" – sie sind nicht „die besten, die man sich vorstellen kann".

Es ist besonders wichtig zu erkennen, dass sich auf der Erde Ereignisse in der Vergangenheit nachdrücklich auf die Gegenwart auswirken können. Unsere Welt wurde nicht so gescha en, dass für jeden Lebensraum der Reihe nach alle Organismen getestet und dann so geformt wurden, dass jedes Lebewesen seinen festen Platz fand. Es ist eine Welt, in der Organismen oft aus Gründen, die zumindest teilweise historische Zufälle sind, in ihren jeweiligen Lebensräumen leben. Außerdem lebten die Vorfahren der Organismen, die heute um uns herum existieren, in völlig anderen Lebensräumen, als gegenwärtig vorhanden sind. Organismen sind in ihrer Evolution nicht frei und ungebunden – einige Eigenscha en ihrer Vorfahren sind ihnen eher wie ein Klotz am Bein und limitieren sie in der Wahl ihres heutigen Lebensraums oder in ihren Möglichkeiten. Es fällt nicht schwer, zu bewundern und zu bestaunen, wie fabelha Fische durch ihre Eigenscha en dazu geeignet sind, im Wasser zu leben. Aber genauso wichtig ist es zu betonen, dass gerade diese Eigenscha en es verhindern, dass Fische an Land leben.

Nachdem wir in diesem Kapitel den evolutionären Hintergrund für die gesamte Ökologie skizziert haben, werden wir in ► Kap. 8 noch einmal auf bestimmte emen der evolutionären Ökologie zurückkommen, insbesondere auf Aspekte der Coevolution, bei der interagierende Arten eine zentrale Rolle für die Evolution der jeweils anderen Art spielen. Da die Evolution aber den Hintergrund sämtlicher ökologischen Aspekte bildet, wird ihr Ein uss im gesamten Buch immer wieder erkennbar.

Zusammenfassung

Evolution durch natürliche Selektion

Charles Darwin und Alfred Russell Wallace stellten unabhängig voneinander die Hypothese auf, dass die natürliche Selektion die Kraft darstellt, welche einen Evolutionsprozess antreibt. Die Theorie der natürlichen Selektion ist eine ökologische Theorie. Das Fortpflanzungspotenzial lebender Organismen führt unausweichlich dazu, dass sie um die begrenzten Ressourcen konkurrieren müssen. Erfolg in dieser Konkurrenz wird daran gemessen, ob ein Individuum in folgenden Generationen mehr Nachkommen hinterlässt als andere. Wenn sich diese Vorfahren in erblichen Merkmalen unterscheiden, dann verändern sich zwangsläufig die Eigenschaften von Populationen im Laufe der Zeit und es kommt zur Evolution. Die natürliche Selektion ist das Ergebnis von Ereignissen in der Vergangenheit – sie verfolgt weder Absichten noch Ziele.

Evolution innerhalb von Arten

Wir können natürliche Selektion innerhalb von Arten ablaufen sehen, wenn wir die innerartliche Variabilität über das geografische Verbreitungsgebiet der Spezies betrachten. Und selbst über sehr geringe Entfernungen können wir starke Selektionskräfte in Aktion beobachten und ökologisch spezialisierte Rassen oder Unterarten erkennen. Die evolutionären Reaktionen von Tieren und Pflanzen auf die Verschmutzung der Umwelt veranschaulichen, mit welcher Geschwindigkeit entwicklungsgeschichtliche Veränderungen ablaufen können. Das Gleiche gilt für Experimente zu Auswirkungen von Prädatoren auf die Evolution ihrer Beuteorganismen.

Die Ökologie der Artbildung

Natürliche Selektion führt normalerweise nicht zur Entstehung von Arten, es sei denn, sie ist mit einer reproduktiven Isolation von Populationen gekoppelt, wie sie beispielsweise auf Inseln vorkommt und durch die Darwinfinken auf den Galapagosinseln veranschaulicht wird. Von Biospezies oder biologischen Arten spricht man, wenn sich Populationen so weit auseinanderentwickelt haben, dass sie keine fruchtbaren Hybriden hervorbringen können, sofern sie aufeinandertreffen.

Die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Evolution und Verbreitung von Arten

Vieles von dem, was wir in der heutigen Verbreitung von Organismen erkennen, ist weniger eine präzise, lokal evolvierte Anpassung

an die gegenwärtigen Lebensräume, als vielmehr ein Fingerabdruck erdgeschichtlicher Ereignisse. Verantwortlich für das gegenwärtige Verbreitungsmuster von Pflanzen und Tieren sind in erster Linie Klimaveränderungen, vor allem während der Kaltzeiten des Pleistozäns.

Kontinentaldrift, parallele und konvergente Evolution

Über größere erdgeschichtliche Zeiträume hinweg betrachtet ergeben viele Verbreitungen nur dann einen Sinn, wenn wir erkennen, dass während großer evolutionärer Entwicklungen die Populationen aufgespalten und getrennt wurden und die Landmassen sich über die Klimazonen hinweg verschoben haben. Nachweise dafür, mit welcher Mächtigkeit ökologische Kräfte die Evolutionsrichtung beeinflussen können, liefern Fälle von paralleler Evolution, bei der über lange Zeit von ihren gemeinsamen Vorfahren isolierte Populationen einem ähnlichen Muster der Diversifizierung folgten, sowie von konvergenter Evolution, bei der Populationen, die von ganz unterschiedlichen Vorfahren abstammen, ganz ähnliche Gestalten und Verhaltensweisen entwickelten.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Welchen Beitrag leistete Thomas Malthus zu Darwins und Wallace' Ideen zur Evolution?
2. Warum stellt das „Überleben des Stärksten" (*survival of the fittest*) nur eine sehr unbefriedigende Beschreibung der natürlichen Selektion dar?
3. Worin liegen die wesentlichen Unterschiede zwischen natürlicher Selektion und der Selektion, wie sie Pflanzen- und Tierzüchter betreiben?
4. Was versteht man unter reziproken Transplantationen? Warum sind sie für ökologische Untersuchungen so wertvoll?
5. Ist die sexuelle Selektion, wie man sie bei Guppys beobachtet, etwas anderes als die natürliche Selektion oder nur ein Teil davon?
6. Was hat die Darwinfinken von Galapagos zu so idealen Studienobjekten für die Erforschung der Evolution gemacht?
7. Worin besteht der Unterschied zwischen konvergenter und paralleler Evolution?

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Was ist Ihrer Meinung nach der wesentliche Unterschied zwischen natürlicher Selektion und Evolution?
2. Überprüfen Sie die Nützlichkeit und Anwendbarkeit des biologischen Artkonzepts für eine Reihe von Organismengruppen, darunter eine häufige Pflanzenart, eine seltene, für den Artenschutz interessante Tierart und ein Bodenbakterium.
3. Der Prozess der Evolution kann zum einen interpretiert werden als Optimierung der Anpassung zwischen Organismen und ihrer Umwelt, zum anderen als Einengung und Beschränkung ihrer Möglichkeiten. Erörtern Sie, ob diese beiden Interpretationen im Widerspruch zueinander stehen.

Umweltbedingungen und Ressourcen

Kapitel 3 Abiotische Umweltbedingungen und die Verfügbarkeit von Ressourcen – 71

Kapitel 4 Klima und die Biome der Erde – 115



Eröffnungsfoto: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de

Abiotische Umweltbedingungen und die Verfügbarkeit von Ressourcen

3.1 Umweltbedingungen – 72

3.2 Ressourcen für photosynthesebetreibende Organismen – 85

3.3 Heterotrophe und ihre Ressourcen – 99

3.4 Die Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz um Ressourcen – 107

3.5 Umweltfaktoren, Ressourcen und ökologische Nische – 110

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- beschreiben können, wie Organismen auf die ganze Spannbreite von Umweltbedingungen wie beispielsweise die Temperatur reagieren.
- erklären können, wie die Reaktionen von photosynthesebetreibenden Organismen auf Ressourcen wie Sonneneinstrahlung, Wasser, Nährstoffe und Kohlendioxid miteinander verflochten sind.
- erläutern können, wie sich die unterschiedliche Zusammensetzung verschiedener Pflanzenteile auf den Fraß durch Tiere auswirkt und wie Tiere die Abwehrmechanismen anderer Tiere überwinden, von denen sie sich ernähren.
- darlegen können, wie sich intraspezifische Konkurrenz um Ressourcen auswirkt.
- erklären können, wie Reaktionen auf Umweltbedingungen und Ressourcen miteinander wechselwirken und dadurch ökologische Nischen festlegen.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_3

3

Zu den grundlegendsten Voraussetzungen für Leben in jeder beliebigen Umgebung gehört, dass die Organismen die lokal herrschenden Bedingungen tolerieren und ihnen dort alle lebensnotwendigen Ressourcen zur Verfügung stehen. Wir können die Ökologie einer Art nur dann einigermaßen verstehen, wenn wir ihre Wechselwirkungen mit Umweltfaktoren und Ressourcen begreifen.

3.1 Umweltbedingungen

Umweltfaktoren und Ressourcen sind zwei ganz verschiedene Eigenschaften von Lebensräumen und bestimmen, wo Lebewesen existieren können. Als **abiotische Umweltbedingungen** oder **Umweltfaktoren** (engl. *conditions*) fasst man physikalisch-chemische Eigenscha en der Umgebung zusammen wie Temperatur, Feuchtigkeit, pH-Wert oder – in aquatischen Lebensräumen – den Salzgehalt. Organismen verändern häufig die Bedingungen in ihrer unmittelbaren Umgebung, bisweilen sogar in erheblichem Umfang (ein Baum z.B. erhält am Boden unter seiner Krone eine Zone höherer Feuchtigkeit aufrecht), bisweilen nur in mikroskopischem Maßstab (eine Algenzelle in einem Teich verändert den pH-Wert in der Mikrozone des Wasserfilms, der sie umgibt). Aber Umweltfaktoren werden durch die Aktivitäten von Organismen weder konsumiert noch verbraucht.

Im Gegensatz zu Umweltfaktoren werden Ressourcen erbraucht

Im Gegensatz dazu werden die **Ressourcen** (engl. *resources*) ihres Lebensraums von Organismen im Zuge von Wachstum und Fortp anzung verbraucht. P anzen erzeugen bei der Photosynthese mithilfe der Energie des Sonnenlichts Biomasse und verbrauchen dabei nicht nur die Quanten Sonnenstrahlung, welche die Chloroplasten absorbieren, sondern auch Kohlendioxid, Wasser und Nährsto e wie Phosphor und Sticksto und produzieren daraus das organische P anzenmaterial. Die Ressourcen der P anzen stellen somit Kohlendioxid, Wasser, Nährsto e und Sonnenlicht dar. Ganz ähnlich bilden Kaninchen eine Ressource für Adler: Wenn ein Kaninchen von einem Adler gefressen wird, steht es keinem anderen Adler mehr als Beute zur Verfügung. Das hat grundlegende Konsequenzen: Organismen können miteinander in **Konkurrenz** treten, um ihren Anteil einer begrenzten Ressource abzubekommen.

In diesem Kapitel betrachten wir zunächst Beispiele dafür, inwiefern Umweltbedingungen die Funktion und die Verbreitung von Lebewesen einschränken. Viele unserer Beispiele handeln von den Auswirkungen der Temperatur, die exemplarisch einige allgemeine Einflüsse von Umweltfaktoren veranschaulichen sollen. Danach befassen wir uns mit den Ressourcen, die photosynthesebetreibende Organismen benötigen, und erörtern anschließend, auf welche Weise Organismen selbst Ressourcen sind, die gefangen oder abgeweidet werden müssen oder unter Umständen vor der Konsumierung sogar als Wohnraum dienen. Abschließend betrachten wir dann, wie Organismen derselben Art miteinander um begrenzte Ressourcen konkurrieren.



Für Pinguine ist die Antarktis alles andere als extrem (© David Ripling/Getty Images)

Was meinen wir mit „rau", „günstig" und „extrem"?

Es erscheint uns ganz selbstverständlich, Umweltbedingungen als „extrem", „rau", „günstig" oder „belastend" zu beschreiben. Aber diese Charakterisierung gibt lediglich wieder, wie wir diese als Menschen empfinden. Wann wir es mit Extremlebensräumen zu tun haben, mag auf der Hand liegen: die Mittagshitze in einer Wüste, die Kälte eines antarktischen Winters, die Salzkonzentration des Großen Salzsees. Das bedeutet jedoch lediglich, dass diese Bedingungen *für uns* mit unseren speziellen physiologischen Eigenscha en und Toleranzbereichen extrem sind. Für einen Kaktus ist an den

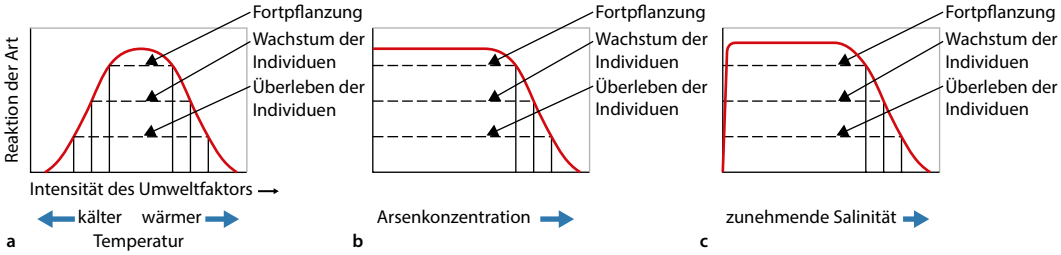


Abb. 3.1 Reaktionskurven für die Auswirkungen einiger Umweltfaktoren auf Überleben, Wachstum und Fortpflanzung von Individuen. **a** Wie hier exemplarisch an der Temperatur dargestellt, wirken sich Extrembedingungen letal aus, weniger extreme verhindern ein Wachstum und nur optimale Bedingungen ermöglichen eine Reproduktion. **b** Reaktionskurve für einen Umweltfaktor (in diesem Beispiel die Arsenbelastung), der sich in niedrigen Dosen nicht auswirkt, in hohen Dosen jedoch tödlich ist. Die Abfolge für Fortpflanzung → Wachstum → Überleben hat nach wie vor Gültigkeit. **c** Ähnlich wie (**b**), aber der Umweltfaktor (in diesem Fall die Salinität, also die Menge an gelösten Salzen im Wasser) wird von Organismen in niedrigen Konzentrationen als Ressource benötigt

Bedingungen in der Wüste, unter denen Kakteen sich entwickelt haben, nichts Extremes. Ebenso stellen die weiten Eiswüsten der Antarktis für Pinguine keine extreme Umwelt dar. Ein tropischer Regenwald wäre für Pinguine hingegen zweifellos eine raue Umgebung, obschon er für einen tropischen Vogel wie einen Ara günstig ist. Und ein See bildet eine widrige Umgebung für einen Kaktus, aber eine vorteilha e für eine Wasserhyazinthe. Es ist also relativ, wie Organismen auf Umweltbedingungen reagieren. Für einen Ökologen ist es zu einfach und zu riskant, davon auszugehen, dass alle anderen Organismen die Umwelt auf die gleiche Weise wahrnehmen wie wir selbst. Emotionale Bezeichnungen wie „rau" oder „günstig", selbst relative Begri e wie „heiß" oder „kalt", sollten Ökologen stets mit Vorsicht verwenden (▶ Abschn. 10.2).

Auswirkungen von Umweltfaktoren

Temperatur, relative Lu feuchtigkeit und andere physikalisch-chemische (abiotische) Umweltfaktoren rufen bei Organismen eine Reihe physiologischer Reaktionen hervor. Diese bestimmen weitgehend, ob die physikalische Umwelt für diese Lebewesen bewohnbar ist oder nicht. Hierfür gibt es drei Typen von **Reaktionskurven** (engl. *response curves*; Abb. 3.1): Bei der ersten, hier dargestellt anhand der Reaktion auf die Temperatur (Abb. 3.1a), wirken sich extreme Bedingungen (also zu kalt oder zu heiß) tödlich aus, doch besteht zwischen diesen beiden Extremen ein Kontinuum aus günstigeren Bedingungen. Für verschiedene Organismen ergeben sich unterschiedliche Reaktionskurven: Für einen Pinguin liegt das Temperaturoptimum beispielsweise bedeutend niedriger als für einen Ara. Für alle Arten gilt, dass die Individuen in der Regel in einem weiten Temperaturbereich überleben können, aktiv wachsen können sie aber nur in einem stärker eingeschränkten und sich fortpflanzen in einem noch enger gefassten Bereich. Ähnliche Reaktionskurven können wir auch für andere Umweltfaktoren erstellen, etwa für den pH-Wert, die Bodenfeuchtigkeit oder den Salzgehalt des Wassers. Zu beachten ist allerdings, dass die Reaktionen keinesfalls immer so symmetrisch glockenförmig verteilt sind, wie in Abb. 3.1a dargestellt.

Beim zweiten Verlaufstyp der Reaktionskurve, hier veranschaulicht anhand der Reaktion auf einen Giftstoff wie Arsen (Abb. 3.1b), wirkt der Umweltfaktor nur bei hoher Intensität letal. Ist das Gi gar nicht oder nur in geringen Konzentrationen vorhanden, so ist das Lebewesen zumeist nicht beeinträchtigt. Oberhalb eines bestimmten Schwellenwerts können die Lebensfunktionen jedoch rasch eingeschränkt werden: Dies betri zuerst die Fortp anzung, dann das Wachstum und schließlich das Überleben.

Der dritte Verlaufstyp (Abb. 3.1c), hier gezeigt an der Reaktion auf die Menge gelöster Salze im Wasser, tri auf Umweltfaktoren zu, die in geringen Konzentrationen von Lebewesen benötigt werden, in

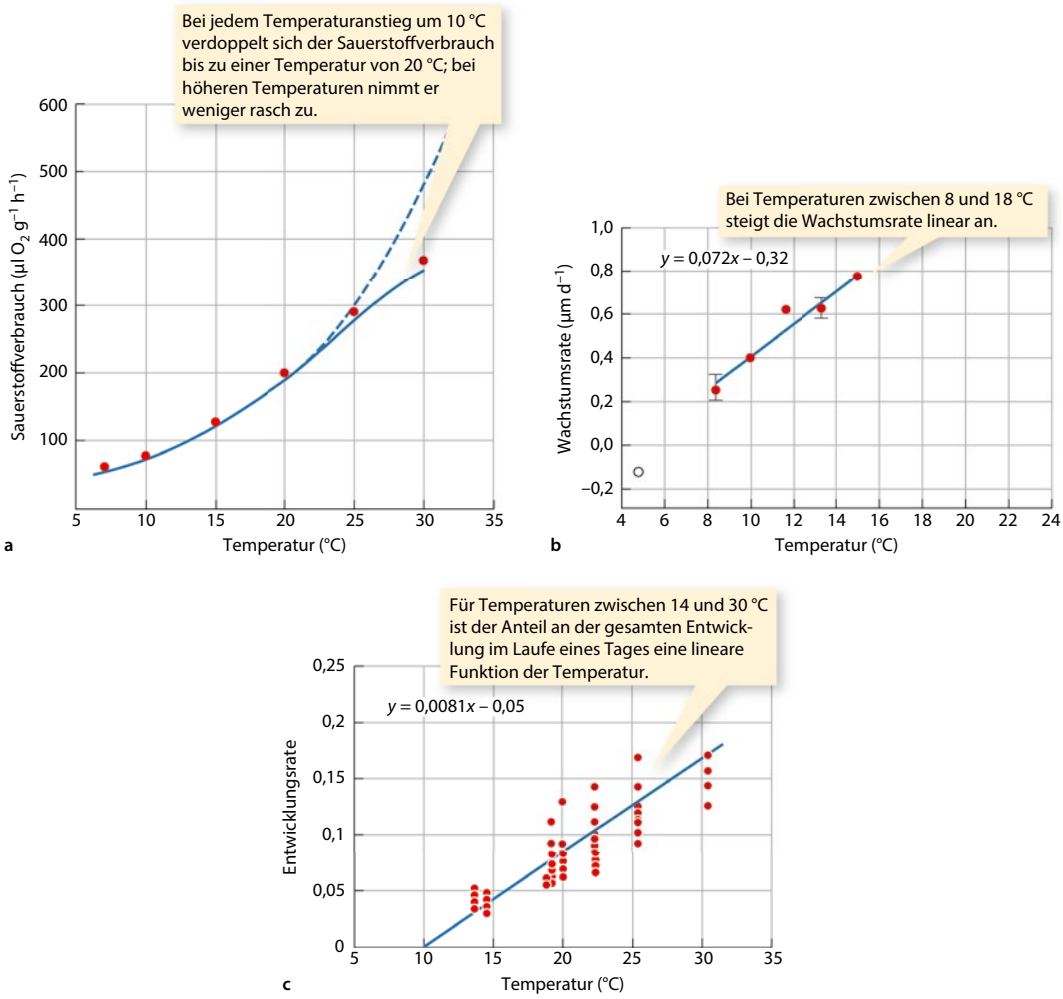


Abb. 3.2 **a** Die Rate des Sauerstoffverbrauchs durch den Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) steigt mit der Temperatur nicht linear an (nach Marzusch 1952). **b** Wachstum des Protisten *Strombidinopsis multiauris*. Die dargestellte lineare Regression ist hoch signifikant (nach Montagnes et al. 2003). **c** Entwicklung der Milbe *Amblyseius californicus* vom Ei bis zum adulten Tier. Die lineare Beziehung ist hoch signifikant (nach Hart et al. 2002)

hohen Konzentrationen aber toxisch wirken können. Damit eine Süßwassermuschel überleben kann, muss das Wasser vielleicht einen geringen Gehalt an Salzen und Mineralien aufweisen, bei höherer Salinität werden ihre Lebensfunktionen jedoch ebenfalls eingeschränkt und ab einer gewissen Höhe kann sich die Salzkonzentration tödlich auswirken.

Praktisch lineare Auswirkungen der Temperatur auf Wachstums- und Entwicklungsraten

Betrachten wir die Reaktionen von Organismen auf die Temperatur noch etwas näher. Bei einem Temperaturanstieg um 10 °C steigt die Rate vieler biologischer Prozesse, etwa der Atmung, bis zu einem bestimmten Punkt ungefähr auf das Doppelte an und ergibt daher bei Au ragung gegen die Temperatur eine exponentielle Kurve (Abb. 3.2a). Grund für diesen Anstieg ist die allgemeine Tendenz chemischer Reaktionen, bei höheren Temperaturen schneller abzulaufen. Bei außerordentlich hohen Temperaturen steigt die Rate biologischer Prozesse nicht mehr weiter an und sinkt letztlich sogar oder kommt ganz zum Stillstand. Ursache hierfür kann beispielsweise die Denaturierung von Proteinen sein (wie beim Kochen). Aus ökologischer Sicht von

größerer Bedeutung ist, dass die Auswirkungen auf einzelne chemische Reaktionen o weniger wichtig sind als der Ein uss auf Wachstums- oder Entwicklungsraten oder die endgültig erreichte Körpergröße. Diese Größen bestimmen nämlich zumeist die wesentlichen ökologisch relevanten Aktivitäten, die für Überleben, Fortp anzung und zur Bewegung erforderlich sind (▶ Kap. 5). Wenn wir die Wachstums- und Entwicklungsrate ganzer Organismen gegen die Körpertemperatur dieser Organismen au ragen, beobachten wir häu g einen ausgedehnten, nahezu linearen Abschnitt (Abb. 3.2b, c) bis zu einer bestimmten Schwelle, oberhalb derer die Temperatur zu extrem wird. Bei niedrigen Körpertemperaturen sind die Körperfunktionen jedoch wahrscheinlich ganz einfach infolge von Inaktivität des Sto wechsels beeinträchtigt (wie zuvor schon erläutert, variiert dieses „niedriger" allerdings von Art zu Art).

Temperatur und endgültige Körpergröße

Die Wachstums- und Entwicklungsrate bestimmen gemeinsam die letztliche Körpergröße eines Lebewesens. Beispielsweise führt bei einer gegebenen Wachstumsrate eine schnellere Entwicklungsrate zu einer geringeren Endgröße. Wenn die Reaktionen von Wachstum und Entwicklung auf Variationen der Temperatur nicht gleich sind, wird die Temperatur also auch die endgültige Größe beein ussen. Tatsächlich wird die Entwicklung durch einen Temperaturanstieg in der Regel stärker beschleunigt als das Wachstum, sodass die Endgröße bei einer großen Bandbreite von Organismen tendenziell mit der Entwicklungstemperatur abnimmt (Abb. 3.3).

Diese Auswirkungen der Temperatur auf Wachstum, Entwicklung und Größe sind aber nicht nur wissenschaftlich von Interesse, sondern können auch praktische Bedeutung haben. Ökologen werden zunehmend herangezogen, Prognosen zu erstellen. So möchten wir vielleicht wissen, welche Konsequenzen ein Anstieg der globalen Temperaturen um beispielsweise 2 °C hätte. Wir können es uns nicht leisten, von einem exponentiellen Zusammenhang mit der Temperatur auszugehen, wenn dieser in Wirklichkeit linear ist. Ebensowenig dürfen wir ignorieren, wie sich Veränderungen der Größe von Organismen auf deren Rolle in Lebensgemeinschaften auswirken.

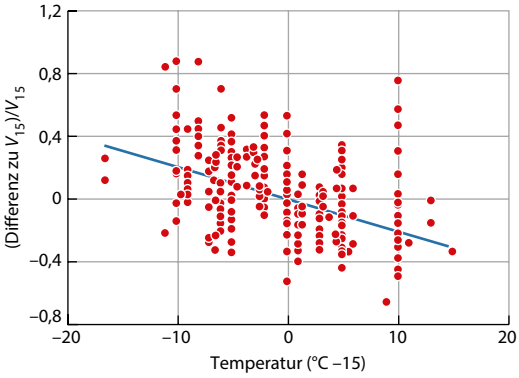


Abb. 3.3 Die endgültige Körpergröße eines Lebewesens nimmt mit steigender Temperatur ab, hier dargestellt für Protisten (Einzeller). Die 72 hier zusammengefassten Datensätze stammen aus einer Reihe von Untersuchungen für unterschiedliche Temperaturbereiche, daher sind die beiden Achsen hier standardisiert: Die *x*-Achse gibt die Temperatur als Abweichung um 15 °C an, die *y*-Achse die Zellgröße (als Zellvolumen *V*) relativ zur Größe bei 15 °C. Die Steigung der Regressionsgeraden beträgt −0,025 (SE = 0,004, $p < 0{,}01$). Pro Grad Temperaturanstieg nimmt das Zellvolumen um 2,5 % ab (nach Atkinson et al. 2003)

Hohe und niedrige Temperaturen

Bei extrem hohen Temperaturen werden Enzyme und andere Proteine instabil, sie denaturieren und das Lebewesen stirbt. Probleme können aber bereits vor Erreichen dieser Extrembedingungen au reten. Landlebewesen können sich bei hohen Temperaturen durch Verdunstungskälte Kühlung verscha en – P anzen über die Spaltö nungen auf der Blattoberäche, Tiere durch Schwitzen. Allerdings kann dies zu schwerem und bisweilen sogar tödlichem Wasserverlust (Dehydratation) führen. Selbst wenn der Wasserverlust selbst kein Problem darstellt, etwa bei wasserlebenden Organismen, führen länger anhaltende Temperaturen von über 60 °C unvermeidlich zum Tod. Ausnahmen hiervon bilden **thermophile Lebewesen** (engl. *thermophiles*), überwiegend spezialisierte Pilze, Bakterien und Archaea. Eine dieser Arten, das Archaeon *Pyridictium occultum*, kann selbst bei 105 °C leben – das ist nur möglich, weil in seinem Lebensraum in der Tiefsee das Wasser durch den dort herrschenden hohen Druck bei dieser Temperatur nicht siedet.

Körpertemperaturen von nur wenigen Grad über 0 °C können Lebewesen dazu zwingen, längere Perioden der Inaktivität einzulegen, und die

Zellmembranen empfindlicher Arten schädigen. Man spricht dann von einem **Kälteschaden** (engl. *chilling injury*), der vor allem bei vielen tropischen Früchten eintritt. Andererseits vermögen zahlreiche Tier- und Pflanzenarten Temperaturen deutlich unter dem Gefrierpunkt zu tolerieren, solange sich kein Eis bildet. Sofern es ungestört bleibt, kann Wasser auf Temperaturen von −40 °C abkühlen, ohne zu gefrieren (sog. Unterkühlung). Bei einer plötzlichen Erschütterung bilden sich jedoch beispielsweise in P anzenzellen rasch Eiskristalle. Diese wirken sich dann – im Gegensatz zu den niedrigen Temperaturen selbst – tödlich aus, denn wenn sich einer Zelle Eis bildet, wird diese mit hoher Wahrscheinlichkeit zerrissen und so zerstört. Sinken die Temperaturen hingegen langsam, kann sich zwischen den Zellen Eis bilden und diesen Wasser entziehen. Dieser Wasserentzug aus den Zellen kann auf P anzen ganz ähnliche Auswirkungen haben wie eine Trockenheit bei hohen Temperaturen. Viele Tierarten verfügen über Anpassungen, durch die sie Körpertemperaturen unter dem Gefrierpunkt ertragen können. So produzieren beispielsweise in der Gezeitenzone lebende Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) bei niedrigen Temperaturen ein Frostschutzmittel, das verhindert, dass sie gefrieren, wenn sie bei Ebbe der Lu ausgesetzt sind.

Der Zeitpunkt des Auftretens von Extrembedingungen

Von großer Bedeutung ist die absolute Temperatur, der ein Lebewesen ausgesetzt ist. Ebenso bedeutend können aber auch der Zeitpunkt und die Dauer der Extremtemperaturen sein. Beispielsweise können ungewöhnlich heiße Tage im zeitigen Frühjahr das Ablaichen von Fischen beeinträchtigen oder die Fischbrut abtöten, während die erwachsenen Tiere ansonsten unbeeinträchtigt bleiben. Ähnlich kann ein Frost im späten Frühjahr Sämlinge abtöten, während er bei Schösslingen und größere Bäumen keinen Schaden anrichtet. Dauer und Häu gkeit extremer Bedingungen sind ebenfalls häu g von entscheidender Bedeutung. In vielen Fällen kann sich eine periodisch auftretende Trockenheit oder ein tropischer Sturm stärker auf die Verbreitung einer Art auswirken als durchschnittliche Bedingungen der jeweiligen Umweltfaktoren. Hierzu nur ein Beispiel: Der Saguarokaktus (*Cereus giganteus*) stirbt mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit ab, wenn die Temperaturen 36 Stunden lang unter dem Gefrierpunkt bleiben; taut es jedoch tagsüber, so ist er nicht in Gefahr. In Arizona fällt die nördliche und östliche Verbreitungsgrenze des Kaktus mit einer Linie zusammen, entlang derer es gelegentlich tagsüber nicht taut. Der Saguarokaktus fehlt also in Gegenden, in denen nur ab und zu letale Bedingungen au reten – schließlich reicht ein einziges letales Ereignis aus, um ein Individuum abzutöten.



Der Saguarokaktus vermag nur kurze Frostperioden zu überleben (© James Randklev/Getty Images)

Umweltfaktoren als Stimuli

Umweltfaktoren wirken überwiegend modulierend auf die Raten physiologischer Prozesse. Zusätzlich dienen viele von ihnen aber als wichtige Stimuli für Wachstum und Entwicklung und bereiten Organismen auf kün ige Bedingungen vor.

Die Photoperiode dient gewöhnlich als Zeitgeber für Dormanz, Blühzeitpunkt oder Migrationen

Die Ansicht, frei lebende Tiere und P anzen könnten kün ige Umweltbedingungen antizipieren und wir

könnten uns dies zunutze machen, um entsprechende Vorhersagen zu tre en („eine reiche Beerenernte bedeutet, dass ein strenger Winter bevorsteht"), gehört in den Bereich volkstümlicher Vorstellungen. Für ein Lebewesen ist es jedoch ein bedeutender Vorteil, wenn es wiederkehrende Ereignisse wie die Jahreszeiten vorhersehen und sich darauf einstellen kann. Dafür benötigt das Lebewesen eine innere Uhr, die es mit einem äußeren Signal abgleichen kann. Am häufigsten wird als äußeres Signal die Tageslänge genutzt – die **Photoperiode** (also, wann es im Tag-Nacht-Zyklus hell ist). Wenn der Winter bevorsteht und die Photoperiode kürzer wird, legen sich Bären, Katzen und viele andere Säugetiere ein dichteres Fell zu und Vögel wie Schneehühner bekommen ihr Winterge eder. Sehr viele Insekten unterbrechen die normale Aktivität ihres Lebenszyklus mit einer Ruhephase (Dormanz), in der die Entwicklung unterbrochen und die Sto wechselaktivität massiv reduziert wird. Man spricht von einer **Diapause**. Insekten der gemäßigten Zone können mit kürzer werdender Tageslänge im Herbst (wenn die rauen Bedingungen des Winters näher rücken) sogar ihre Entwicklung verlangsamen, die Entwicklung im Frühjahr mit zunehmender Tageslänge dann aber wieder beschleunigen, da sie zu Beginn der Fortpflanzungszeit das Adultstadium erreicht haben müssen (Abb. 3.4). Weitere Ereignisse, deren Zeitpunkt durch die Photoperiode gesteuert wird, sind der Beginn der Fortp anzungsaktivität bei Tieren zu bestimmten Jahreszeiten, der Blühbeginn bei P anzen und der jahreszeitliche Vogelzug.

Viele Samen müssen Frost ausgesetzt sein, bevor sie ihre Dormanz beenden. Das verhindert, dass sie bereits bei dem feucht-warmen Wetter kurz nach der Samenreife keimen und die Keimlinge dann in der winterlichen Kälte absterben. Beispielsweise steuern Temperatur und Photoperiode in Wechselwirkung die Keimung von Samen der Moorbirke (*Betula pubescens*). Samen, die keinem Frost ausgesetzt waren, benötigen die zunehmende Photoperiode als Anzeichen des Frühlings, damit die Keimung einsetzt. Waren die Samen jedoch starker Kälte ausgesetzt, so beginnen sie auch ohne den Lichtreiz zu keimen. In beiden Fällen sollte das Wachstum erst nach Ende des Winters beginnen. Die Samen der Dreh- oder Küstenkiefer (*Pinus contorta*) hingegen bleiben in ihren Zapfen geschützt, bis sie der Hitze

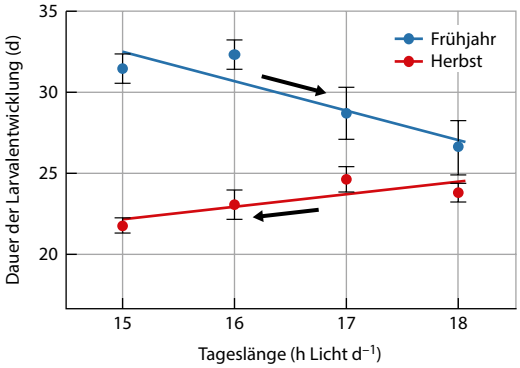


Abb. 3.4 Auswirkungen der Tageslänge auf die Dauer der Larvalentwicklung bei dem Tagfalter *Lasiommata maera* (Braunauge) im Herbst (drittes Larvenstadium vor der Diapause) und im Frühjahr. Die Pfeile zeigen den normalen Verlauf der Zeit an, die Balken Standardfehler (nach Gotthard et al. 1999)

eines Waldbrandes ausgesetzt sind. Dieser Stimulus ist ein Indikator dafür, dass der Bewuchs gelichtet wurde und die neuen Sämlinge die Chance haben, sich zu etablieren.



Nach einem Waldbrand wachsen Sämlinge der Drehkiefer (© NPS, Foto: Jim Peaco)

Akklimatisation

Umweltfaktoren können selbst eine veränderte Reaktion auf die gleichen oder sogar noch extremere Bedingungen auslösen. So können beispielsweise relativ niedrige Temperaturen zu einer erhöhten Sto wechselrate bei solchen Temperaturen und/oder einer gesteigerten Toleranz gegenüber noch niedrigeren Temperaturen führen. Diesen Vorgang bezeichnet man als **Akklimatisation**, wenn er im

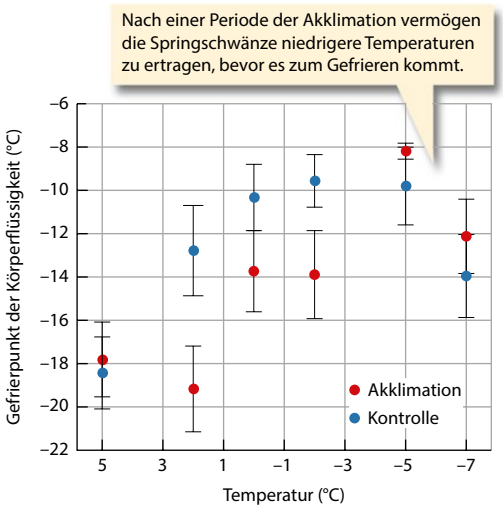


Abb. 3.5 Akklimation an niedrige Temperaturen. Exemplare der antarktischen Springschwanzart *Cryptopygus antarcticus* wurden an verschiedenen Tagen im Sommer (bei ca. 5 °C) im Freiland eingefangen und der Gefrierpunkt ihrer Körperflüssigkeit wurde entweder sofort (Kontrolle, blaue Kreise) oder nach einer Periode der Akklimation (rote Kreise) bei den angegebenen Temperaturen ermittelt. Die Gefrierpunkte der Kontrollen variierten aufgrund der Temperaturschwankungen von Tag zu Tag, aber eine Akklimation bei Temperaturen im Bereich von +2 bis −2 °C, wie sie typisch für den Winter sind, führte zu einem Absinken des Gefierpunkts, während bei höheren Temperaturen, wie sie im Sommer vorherrschen, oder noch niedrigeren Temperaturen, die zu gering für eine physiologische Akklimationsreaktion waren, kein solches Absinken beobachtet wurde. Die Balken geben Standardfehler an (nach Worland und Convey 2001)

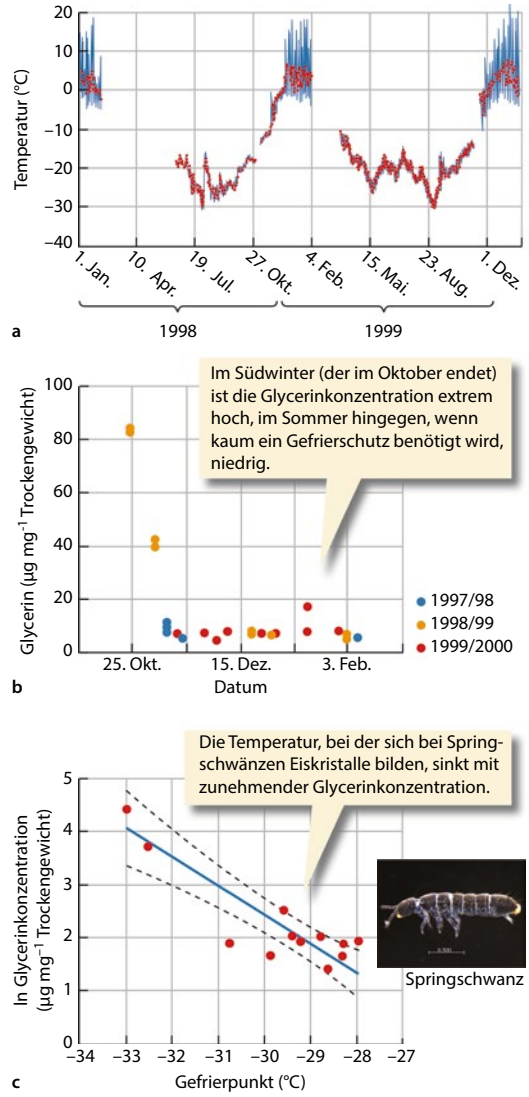


Abb. 3.6 **a** Tagesmittelwerte (Punkte), Tagesmaxima und -minima (obere bzw. untere Spitzen der Kurven) am Cape Bird, Ross Island, Antarktis. **b** Veränderungen der Konzentration der als Gefrierschutzmittel dienenden Verbindung Glycerin bei dem Springschwanz *Gomphiocephalus hodgsoni* von Cape Bird. **c** Der Gefrierpunkt, an dem sich Eiskristalle bilden, sinkt bei dem Springschwanz mit zunehmender Glycerinkonzentration (nach Sinclair und Sjursen 2001, Foto: © Charlene Janion)

Labor induziert wird, spricht man von **Akklimation**. Fängt man zum Beispiel antarktische Springschwänze (Collembola, winzige Arthropoden) bei Sommertemperaturen (in der Antarktis bei ungefähr 5 °C) im Freiland ein und setzt sie einer Spannbreite von Akklimationstemperaturen aus, so reagieren sie auf Temperaturen im Bereich von +2 bis −2 °C (wie sie typisch für den Winter sind) mit einem deutlichen Absinken des Gefrierpunkts ihrer Körper üssigkeit (Abb. 3.5). Bei noch niedrigeren Akklimationstemperaturen (−5 °C, −7 °C) zeigen sie dieses Absenken nicht, weil diese Temperaturen selbst zu gering für die zur Akklimationsreaktion erforderlichen physiologischen Prozesse sind. Erreicht werden kann eine solche erhöhte Toleranz durch die Synthese chemischer Verbindungen, die als Gefrierschutzmittel dienen. Diese verhindern weitgehend, dass sich in den Zellen Eiskristalle bilden, und sie schützen die Zellmembranen, sollte sich doch Eis bilden (Abb. 3.6). Einige Laubbäume können ihre Toleranz

gegenüber niedrigen Temperaturen durch Akklimatisation um bis zu 100 °C erhöhen.

Auswirkungen von Umweltfaktoren auf Wechselbeziehungen zwischen Organismen

Einfluss von Umweltfaktoren auf die Verfügbarkeit von Ressourcen, …

Zwar reagieren Organismen auf Umweltfaktoren in ihrer Umgebung, aber wie sehr sich die verschiedenen Faktoren auswirken, kann in großen Teilen durch die Reaktionen anderer Mitglieder der Lebensgemeinscha mitbestimmt werden. Beispielsweise wirkt die Temperatur nicht nur auf eine Art alleine ein, sondern auch auf ihre Konkurrenten, ihre Beuteorganismen, ihre Parasiten usw. Ein Lebewesen wird insbesondere dann Probleme bekommen, wenn es sich von einer anderen Art ernährt, die einen Umweltfaktor nicht mehr tolerieren kann. Eine solche Situation veranschaulicht die Verbreitung der Sackträgermotte *Coleophora alticolella* (Binsensackträgermotte) in England. Diese Sackträgermotte legt ihre Eier an Blüten der Sparrigen Binse (*Juncus squarrosus*) und die Raupen ernähren sich von den sich entwickelnden Samen. Oberhalb von 600 m werden die Sackträgermotten und ihre Raupen kaum direkt durch niedrige Temperaturen beeinträchtigt, allerdings wachsen die Binsen hier zwar, ihre Samen gelangen jedoch nicht zur Reife. Dies schränkt wiederum die Verbreitung der Sackträgermotten ein, weil die in kühleren Höhenlagen schlüpfenden Raupen o nicht genügend Nahrung nden und daher verhungern (Randall 1982).

… die Entstehung von Krankheiten …

Auch die Auswirkungen von Umweltfaktoren auf Krankheiten können von Bedeutung sein. Manche Faktoren können die Ausbreitung einer Infektion begünstigen (etwa der Wind, der Pilzsporen verfrachtet) oder auch das Wachstum eines Parasiten fördern oder die Abwehrmechanismen des Wirtes schwächen oder stärken. So entwickeln sich beispielsweise pathogene Pilze der Feldheuschrecke *Camnula pellucida* in den Vereinigten Staaten bei höheren Temperaturen schneller, bei Temperaturen von 38 °C und mehr stellen sie ihre Entwicklung aber völlig ein (Abb. 3.7a). Heuschrecken, die regelmäßig solchen Temperaturen ausgesetzt sind, entgehen somit wirkungsvoll einem schweren Pilzbefall (Abb. 3.7b). Das erreichen sie durch ein Sonnenbad, bei dem ihre Körpertemperatur durch die Sonnenstrahlung um 10–15 °C über den Wert der Umgebungstemperatur aufgeheizt wird (Abb. 3.7c).



Die Feldheuschrecke *Camnula pellucida* (© Joel Ledford)

… oder Konkurrenz

Die Konkurrenz zwischen Arten kann ebenfalls tiefgreifend durch Umweltfaktoren wie die Temperatur beeinflusst werden. Die beiden Saiblingsarten *Salvelinus malma* und *S. leucomaenis* kommen beide in Flüssen in mittleren Höhenlagen und somit bei gemäßigten Temperaturen auf der japanischen Insel Hokkaido vor, aber nur die erste Art ist auch ihn größeren Höhen (also bei niedrigeren Temperaturen) zu nden und nur die zweite auch in tieferen Lagen. Beide Arten sind durchaus in der Lage, jeweils alleine bei einer der Temperaturen zu leben, und beide bevorzugen kühlere Temperaturen. In künstlich angelegten Wasserläufen bei 6 °C (eine typische Temperatur höherer Lagen) erwies sich *S. malma* jedoch als überlegener Konkurrent mit weitaus höherer Überlebensrate als *S. leucomaenis*. In anderen künstlichen Wasserläufen bei 12 °C (typisch für tiefere Lagen) überlebten beide Arten weniger gut, aber *S. leucomaenis* gedieh hier deutlich besser als *S. malma* – alle Exemplare dieser Art verstarben innerhalb von drei Monaten (Abb. 3.8).

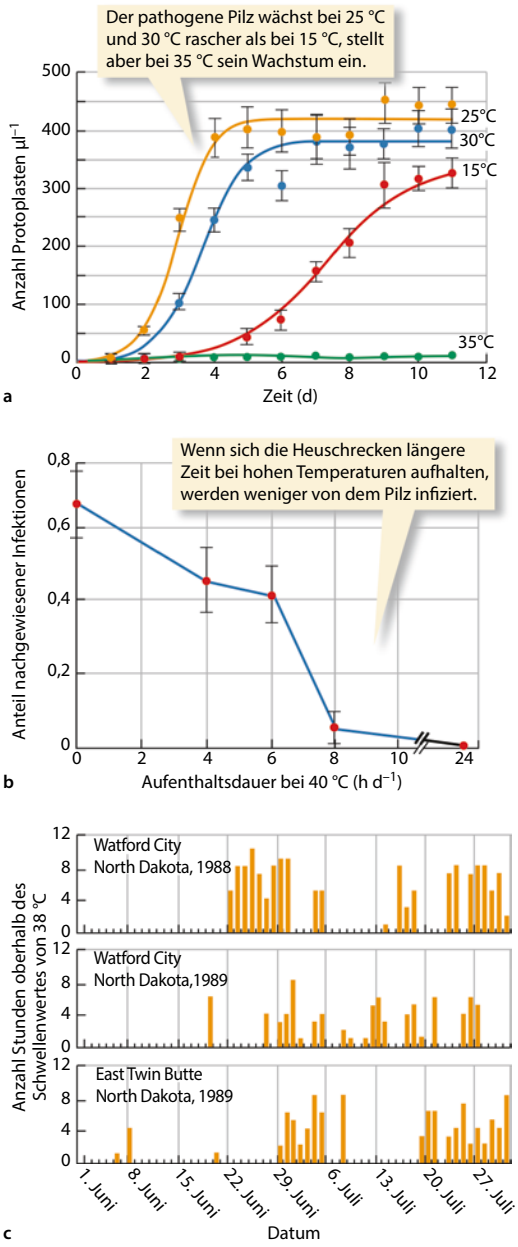


Abb. 3.7 Die Auswirkungen der Temperatur auf die Wechselbeziehungen zwischen dem pathogenen Pilz *Entomophaga grylli* und der Feldheuschrecke *Camnula pellucida*. **a** Wachstumskurven des pathogenen Pilzes im Laufe der Zeit (gemessen als Anzahl der Protoplasten pro µl) bei verschiedenen Temperaturen. **b** Der Anteil der offenkundig (d.h. beobachtbar) mit dem Pathogen infizierten Heuschrecken fällt stark ab, je mehr Zeit die Heuschrecken bei hohen Temperaturen verbringen. **c** An zwei Orten erhöhten die Heuschrecken über zwei Jahre hinweg häufig durch Sonnenbaden ihre Körpertemperatur auf Werte, bei denen der Pilz nicht wächst (nach Carruthers et al. 1992)

Reaktionen sesshafter Organismen

Bewegliche Tiere können sich ihren Aufenthaltsort in gewissen Umfang aussuchen: Sie können Präferenzen zeigen. Sie können Schatten aufsuchen, um der Hitze zu entgehen, oder die Sonne, um sich aufzuwärmen. Eine derartige Wahlmöglichkeit zwischen verschiedenen Umweltbedingungen ist festsitzenden oder sessilen Organismen verwehrt. Naheliegende Beispiele dafür sind P anzen, aber auch viele marine Wirbellose wie Schwämme, Korallen, Seepocken und Muscheln.

Gestalt und Verhalten können sich mit der Jahreszeit verändern

In gemäßigten, borealen, arktischen und sogar vielen tropischen Lebensräumen folgen die physikalischen Umweltbedingungen einem jahreszeitlichen Zyklus, auf den sich die Organismen durch verschiedene Mechanismen eingestellt haben. Die Reaktionen von Lebewesen auf die Jahreszeiten faszinieren den Menschen schon lange (▶ Exkurs 3.1). Die morphologischen und physiologischen Eigenscha en können nie für alle Phasen dieses Zyklus ideal ausgeprägt sein und ein Generalist wird einem Spezialisten immer unterlegen sein. Eine Lösung besteht darin, die morphologischen und physiologischen Eigenscha en mit den Jahreszeiten zu ändern oder diese Änderungen sogar zu antizipieren, wie es bei der Akklimatisation der Fall ist. Solche Veränderungen können aber sehr kostspielig sein. Ein Laubbaum besitzt Blätter, die für ein Leben im Sommer ideal geeignet sind, aber er muss dafür die Kosten au ringen, jedes Jahr neue zu produzieren. Als ökonomischere Alternative kann man langlebige Blätter ausbilden wie Kiefern, Heidekraut oder die ausdauernden Sträucher der Wüsten – allerdings auf Kosten langsamer ablaufender physiologischer Prozesse. Verschiedene Arten haben daher unterschiedliche Kompromisslösungen entwickelt.

Reaktionen von Tieren auf die Umgebungstemperatur

Ektotherme und Endotherme

Ähnlich wie Pflanzen, Algen, Bakterien und Archaea sind die meisten Tierarten **ektotherm**: Die Geschwindigkeit ihres Stoffwechsels wird durch

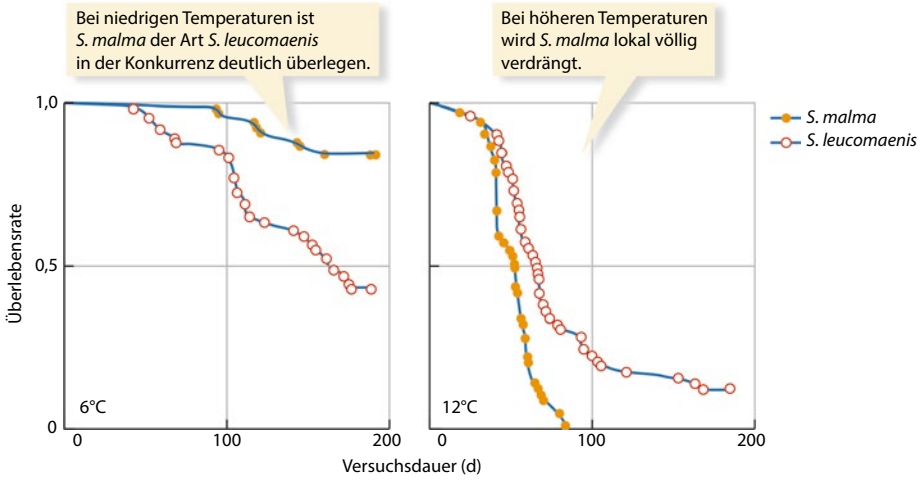


Abb. 3.8 Eine Temperaturveränderung kann das Ergebnis einer Konkurrenzsituation umkehren. Bei niedriger Temperatur (6 °C, links) überlebt die Saiblingsart *Salvelinus malma* die gemeinsam mit ihr vorkommende Art *S. leucomaenis*, während sie bei 12 °C völlig von *S. leucomaenis* verdrängt wird. Beide Arten sind jedoch durchaus in der Lage, in Abwesenheit der anderen Art bei jeder der Temperaturen zu überleben (nach Taniguchi und Nakano 2000)

Exkurs 3.1 Historische Meilensteine

Aufzeichnung jahreszeitlicher Veränderungen

Die Aufzeichnung der Verhaltensänderungen von Organismen im Laufe der Jahreszeiten, die **Phänologie** (engl. *phenology*), bildete eine grundlegende Voraussetzung dafür, landwirtschaftliche Aktivitäten sinnvoll im Voraus planen zu können. Zu den ersten phänologischen Aufzeichnungen gehören vermutlich die Wu-Hou-Beobachtungen der Zhou- und Qin-Dynastie (1027–206 v. Chr.). Das Datum der ersten Kirschblüte wird in Kyoto (Japan) seit 812 n. Chr. registriert.

Eine besonders lange und detaillierte Aufzeichnung begann Robert Marsham im Jahr 1736 auf seinem Anwesen nahe der englischen Stadt Norwich. Er nannte diese Aufzeichnungen *Indications of the spring*. Seine Nachfahren führten die Aufzeichnungen bis 1947 fort. Marsham registrierte jedes Jahr 27 phänologische Ereignisse: das erste Blühen von Schneeglöckchen, Buschwindröschen, Weißdorn und Speiserübe, das erste Austreiben der Blätter von 13 Baumarten und verschiedene Ereignisse im Tierreich wie die Ankunft der Zugvögel (Schwalbe, Kuckuck, Nachtigall), den ersten Nestbau der Saatkrähen, das erste Quaken von Fröschen und Kröten sowie das Erscheinen des Zitronenfalters.

Zwar liegt aus der Umgebung des Untersuchungsortes keine längere Temperaturmessreihe vor, die man über den gesamten Zeitraum von Marshams Aufzeichnungen zum Vergleich heranziehen könnte, aber solche Messungen existieren ab 1771 für das rund 160 km entfernte Greenwich. Hierbei zeigt sich eine erstaunlich deutliche Übereinstimmung zwischen dem von Marsham aufgezeichneten ersten Blühen und Austreiben der Blätter und den mittleren Temperaturen von Januar bis Mai in Greenwich (Abb. 3.9). Dagegen überrascht es nicht, dass Ereignisse wie die Ankunft der Zugvögel kaum mit der Temperatur korreliert sind. Eine Analyse von Marshams Daten zum Austreiben der Blätter bei sechs Baumarten zeigt, dass der Blattaustrieb im Schnitt pro Grad Anstieg der mittleren Temperatur von Februar bis Mai um 7,2 Tage nach vorne verschoben ist (Abb. 3.10). Ähnlich besagt die **bioklimatische Regel** (engl. *bioclimatic law*) von Hopkins für den Osten der Vereinigten Staaten, dass die Anzeichen des Frühlings wie Blattaustrieb und Blühbeginn für jeden Breitengrad in nördlicher Richtung, für jeweils fünf Breitengrade in westlicher Richtung sowie pro 120 Höhenmeter jeweils vier Tage später auftreten.

Inzwischen hat sich das Sammeln phänologischer Daten stark gewandelt: von einer Freizeitbeschäftigung engagierter Laien hin zu fortschrittlichen Programmen der Datenerfassung und -analyse. Allein in Japan wurden mindestens 1500 phänologische Beobachtungsposten eingerichtet. Die riesigen Datensammlungen haben in jüngster Zeit für viel Aufsehen gesorgt und an Relevanz gewonnen, weil sie uns helfen können, die Veränderungen von Floren und Faunen aufgrund der globalen Erwärmung besser abzuschätzen.

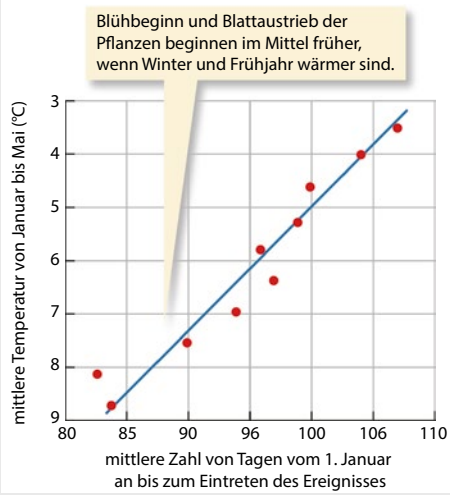


Abb. 3.9 Der Zusammenhang zwischen der mittleren Temperatur von Januar bis Mai und den jährlichen Mittelwerten des Auftretens von zehn phänologischen Ereignissen (Blühbeginn und Austreiben der Blätter) aus den 1736 begonnenen klassischen Aufzeichnungen von Robert Marsham (verändert nach Margary in Ford 1982)

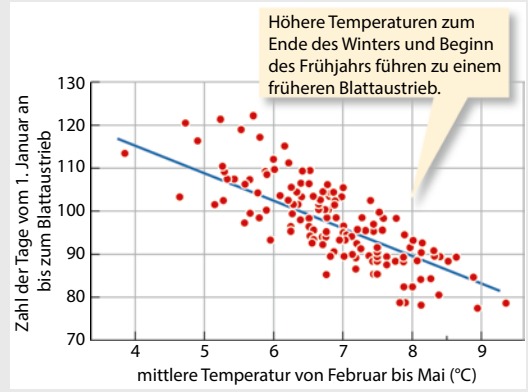


Abb. 3.10 Der Zusammenhang zwischen der mittleren Temperatur des viermonatigen Zeitraums von Februar bis Mai und dem durchschnittlichen Datum des Blattaustriebs von sechs Arten. Der Korrelationskoeffizient beträgt –0,81 (verändert nach Kington in Ford 1982)

äußere Wärmequellen bestimmt. Hierzu zählen Wirbellose, Amphibien, Reptilien sowie die meisten Fische. Andere Tiere, vor allem Vögel und Säugetiere, sind **endotherm**: Sie produzieren selbst Körperwärme und regulieren auf diese Weise ihre Körpertemperatur.

Die Einteilung in Ektotherme und Endotherme ist aber keineswegs absolut. Manche Insekten beispielsweise können ihre Körpertemperatur durch Muskelaktivitäten steuern (z.B. durch Zittern der Flugmuskulatur). Einige Reptilien vermögen für begrenzte Zeit Wärme zu erzeugen, manche Fische wie der un sch minimieren ihren Wärmeverlust über die Kiemen durch einen Gegenstrom der Blutzirkulation und können auf diese Weise ihre Körpertemperatur weit oberhalb derer des Umgebungswassers halten. Und selbst einige P anzen sind in der Lage, mittels eigener Sto wechselaktivität die Temperatur ihrer Blüten zu erhöhen. Andererseits senken manche typische Endotherme wie Bilche, Igel und Fledermäuse bei der Überwinterung ihre Körpertemperatur ab, sodass sie dann kaum von der Umgebungstemperatur abweicht (Abb. 3.11).

Trotz dieser Überschneidungen stellt Endothermie eine grundlegend andere Strategie dar als Ektothermie. Innerhalb eines bestimmten, relativ schmalen Temperaturbereichs entspricht der Energieverbrauch eines endothermen Organismus der Grundstoffwechselrate. Liegen die Umgebungstemperaturen oberhalb oder unterhalb dieses Bereichs, so verbrauchen Endotherme zunehmend mehr Energie, um ihre Körpertemperatur konstant zu halten. Das macht sie relativ unabhängig von Umweltbedingungen und ermöglicht ihnen, länger ihre maximale oder nahezu maximale Aktivität aufrechtzuerhalten. Auf diese Weise wird ihre E ektivität bei der Nahrungssuche und auf der Flucht vor Feinden erhöht. Allerdings ist diese Strategie auch mit Kosten verbunden: Um ihren Energiebedarf zu decken, müssen die Tiere viel Nahrung aufnehmen.

Das Konzept, dass Organismen nicht „direkt" durch Umweltbedingungen beeinträchtigt und in ihrer Verbreitung eingeschränkt werden, sondern aufgrund der energetischen Kosten, die entstehen, wenn sie diese Bedingungen tolerieren, veranschaulicht eine Studie, bei der die Auswirkungen eines anderen Umweltfaktors untersucht wurden: der Salinität. Die beiden

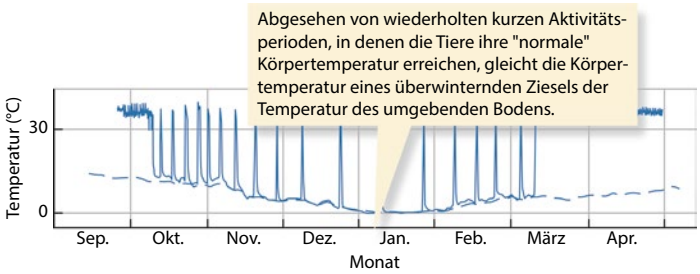


Abb. 3.11 Veränderungen der Körpertemperatur beim Europäischen Ziesel (*Spermophilus citellus*) im Winter 1996/1997 (durchgezogene Linie) im Vergleich zur Umgebungstemperatur im Boden (gestrichelte Linie) in der Tiefe, in der die Ziesel überwintern (nach Hut et al. 2002)



Europäisches Ziesel (© Andreas Held/www.naturfoto-held.de)

Süßwassergarnelen *Palaemonetes pugio* und *P. vulgaris* kommen nebeneinander in den Mündungsbereichen von Flüssen an der Ostküste der Vereinigten Staaten in einer breiten Spanne von Salzkonzentrationen vor. Allerdings vermag die erste Art einen niedrigen Salzgehalt besser zu ertragen als die zweite und bewohnt daher auch einige Habitate, in denen Letztere fehlt. Der Mechanismus, der diesem Verhalten wahrscheinlich zugrunde liegt, ist in Abb. 3.12 dargestellt. Im Bereich geringer Salzkonzentration (allerdings nicht beim letztlich letalen geringsten Salzgehalt) war der metabolische Energieverbrauch bei *P. pugio* signi kant geringer. *P. vulgaris* benötigt bei dieser geringen Salinität weitaus mehr Energie, nur um ihren Sto wechsel aufrechtzuerhalten, und hat dadurch einen erheblichen Nachteil in der Konkurrenz mit *P. pugio*.

Endotherme zeichnen sich durch morphologische Modi kationen aus, die ihre energetischen Kosten reduzieren. In kalten Klimaten weisen die meisten Endothermen ein geringes Verhältnis von Körperober äche zu Körpervolumen auf (kurze Ohren und Gliedmaßen). Das verringert den Wärmeverlust über die Ober äche. In polaren Regionen lebende Endotherme sind typischerweise durch ein extrem dichtes Fell (Eisbär, Nerz, Füchse) oder Ge eder sowie zusätzliche Fettschichten isoliert. Im Gegensatz dazu besitzen Endotherme in Wüstengebieten o ein dünnes Fell sowie lange Ohren und Extremitäten, die ihnen die Abgabe überschüssiger Wärme erleichtern.

Jahreszeitlich wechselnde Temperaturen bereiten besondere Probleme

Die Variabilität von Umweltbedingungen kann eine ebenso große biologische Herausforderung darstellen wie Extrembedingungen. Saisonale Zyklen können beispielsweise bedeuten, dass ein Tier sommerlicher Hitze nahe am Maximum und winterlicher Kälte nahe am Minimum seiner Temperaturtoleranz ausgesetzt ist. Tiere reagieren auf solche veränderlichen Bedingungen zum Beispiel mit einem Fellwechsel im Herbst (sie bilden ein dichtes Winterfell und darunter eine dicke Fettschicht) und im Frühjahr (sie bilden ein dünneres Fell und die Fettschicht wird abgebaut) (Abb. 3.13). Manche Tiere machen sich auch die Körperwärme ihrer Artgenossen zunutze und nden sich bei kaltem Wetter zu Wärmetrauben zusammen. Winterschlaf – unter Lockerung der Temperaturregelung – ermöglicht einigen Wirbeltieren, winterliche Kälteperioden und Nahrungsknappheit zu überleben (s. Abb. 3.11), denn dadurch umgehen sie das Problem, in diesen Zeiten genügend Nahrung nden zu müssen. Eine andere Vermeidungsstrategie sind Wanderungen wie

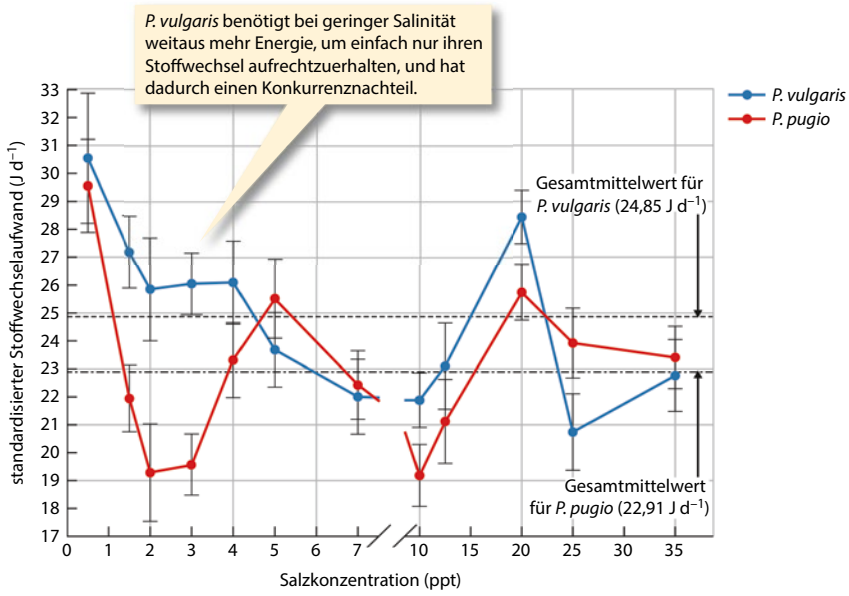


Abb. 3.12 Standardisierter metabolischer Energieverbrauch (geschätzt anhand des Mindestverbrauchs an Sauerstoff) bei den beiden Garnelenarten *Palaemonetes pugio* und *P. vulgaris* in einem Bereich unterschiedlicher Salzkonzentrationen. Bei beiden Arten war während der Dauer des Versuchszeitraums eine signifikante Sterblichkeit bei 0,5 ppt (*parts per thousand*, Teile pro tausend Teile) zu verzeichnen, vor allem war aber *P. vulgaris* betroffen (75 % im Vergleich zu 25 %) (nach Rowe 2002)

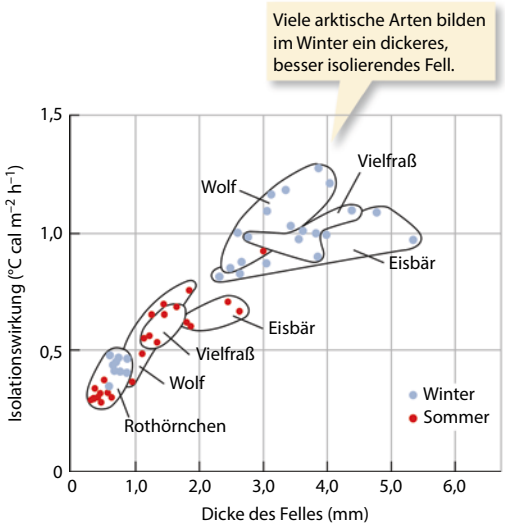


Abb. 3.13 Saisonale Veränderungen der Dicke des isolierenden Felles einiger Säugetiere aus der arktischen und der nördlichen gemäßigten Zone

der Vogelzug: Die Küstenseeschwalbe, um ein extremes Beispiel zu nennen, zieht alljährlich von der Arktis in die Antarktis und wieder zurück und erlebt dadurch nie einen Polarwinter.



Polarfüchse bilden ein dichtes Winterfell (oben) (© WK Fletcher/Getty Images Inc.) und ein dünnes Sommerfell (unten) (© Corinna Stoeffi, Stoeffi Photography/Getty Images Inc.)

Mikroorganismen in extremen Lebensräumen

Mikroorganismen überleben und wachsen in sämtlichen Lebensräumen, in denen auch P anzen und Tiere vorkommen, aber auch in solchen, die für P anzen und Tiere zu extrem sind. Dabei bedienen sie sich weitgehend der gleichen Strategien: Vermeidung, Toleranz oder Spezialisierung. Viele Mikroorganismen bilden Dauersporen aus, die Trockenheit, hohe Temperaturen oder Kälte überstehen. Anhaltend über 45 °C liegende Temperaturen wirken sich auf fast alle P anzen und Tiere und auch auf viele Bakterien und Archaea tödlich aus, aber **thermophile**, also wärmeliebende Mikroorganismen gedeihen noch bei viel höheren Temperaturen. Die ermophilen ähneln zwar in vieler Hinsicht den hitzeintoleranter Mikroorganismen, doch die Enzyme dieser thermophilen Formen werden durch besonders starke Ionenbindungen stabilisiert.

Es sind auch Lebensgemeinscha en von Mikroorganismen bekannt, die niedrige Temperaturen nicht nur tolerieren, sondern unter diesen Bedingungen sogar wachsen. Hierzu gehören beispielsweise die Kieselalgen (Diatomeen) und andere photosynthesebetreibende Algen sowie Bakterien, die auf dem Meereis in der Antarktis gefunden wurden. Eine weitere Form mikrobieller Spezialisten bilden die **Acidophilen**. Sie gedeihen in stark saurer Umgebung. Ein solcher Vertreter, *iobacillus ferroxidans*, lebt in den Abwässern der industriellen Erzlaugung zur Metallgewinnung und toleriert den extrem sauren pH-Wert von 1,0. Am anderen Ende des pH-Spektrums können manche Cyanobakterien in höchst alkalinen (basischen) Sodaseen noch bei einem pH-Wert von 13 wachsen. Solche Lebensformen sind ein Zeichen dafür, dass wir bei der potenziellen Suche nach Lebensformen auf anderen Planeten nicht zu engstirnig denken sollten.

3.2 Ressourcen für photosynthesebetreibende Organismen

Ressourcen können biotische oder abiotische Bestandteile der Umwelt sein: Sie umfassen all das, was ein Lebewesen für sein Wachstum und die Aufrechterhaltung seiner Lebensfunktionen benötigt oder konsumiert. Durch diesen Verbrauch stehen dann weniger dieser Ressourcen für andere Organismen zur Verfügung. Wenn ein photosynthesebetreibendes Blatt Strahlung absorbiert, kann diese Strahlung nicht die darunter wachsenden Blätter oder Pflanzen erreichen. Frisst eine Raupe ein Blatt, so bleibt weniger Blattmaterial für andere Raupen übrig. Ressourcen sind ihrem Wesen nach entscheidend für das Überleben, das Wachstum und die Fortp anzung sowie grundsätzlich eine potenzielle Ursache für Kon ikte und Konkurrenz zwischen Organismen.

Ressourcenbedarf sessiler Organismen

Wenn sich ein Lebewesen aktiv fortbewegen kann, ist es potenziell in der Lage, sich seine Nahrung zu suchen. Festsitzende oder fest an Ort und Stelle verwurzelte Organismen können dies nicht. Sie sind darauf angewiesen, zu ihren Ressourcen hin zu wachsen (wie ein Spross oder eine Wurzel) oder Ressourcen abzufangen, die sich auf sie zu bewegen. Ein naheliegendes Beispiel hierfür sind P anzen. Sie sind abhängig von: (i) Energie, die in Form von Strahlung auf sie tri , (ii) atmosphärischem Kohlendioxid, das zu ihnen hin di undiert, (iii) mineralischen Kationen, welche sie von Bodenkolloiden im Austausch gegen Wassersto onen erhalten, und (iv) von Wasser und darin gelösten Anionen, welche die Wurzeln aus dem Boden aufnehmen. Nicht vergessen sollte man jedoch, dass auch viele unbewegliche Tiere wie Korallen, Schwämme und Muscheln von Ressourcen abhängen, die in dem sie umgebenen Wasser enthalten sind und durch Filtrieren des Wassers aufgenommen werden.

Sonneneinstrahlung

Arten sonniger und schattiger Standorte

Die Sonneneinstrahlung bildet eine wesentliche Ressource für Pflanzen und andere photosynthesebetreibende Organismen wie Algen und Cyanobakterien. O sprechen wir ober ächlich von Licht, aber tatsächlich nutzen P anzen nur etwa 40 % von dem schmalen Bereich des Spektrums zwischen Infrarot und Ultraviolett. In Wirklichkeit re ektieren Blätter einen Großteil des Lichtes grüner Wellenlänge, statt es zu absorbieren – genau deswegen sehen sie für uns grün aus! Die Photosyntheserate steigt mit der Intensität der Strahlung, die auf ein Blatt tri , allerdings mit zunehmend geringerem Gewinn. Diese Beziehung

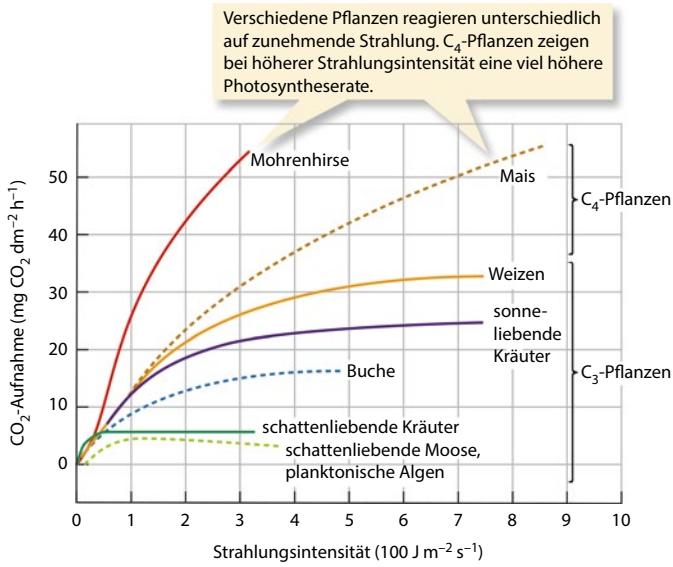


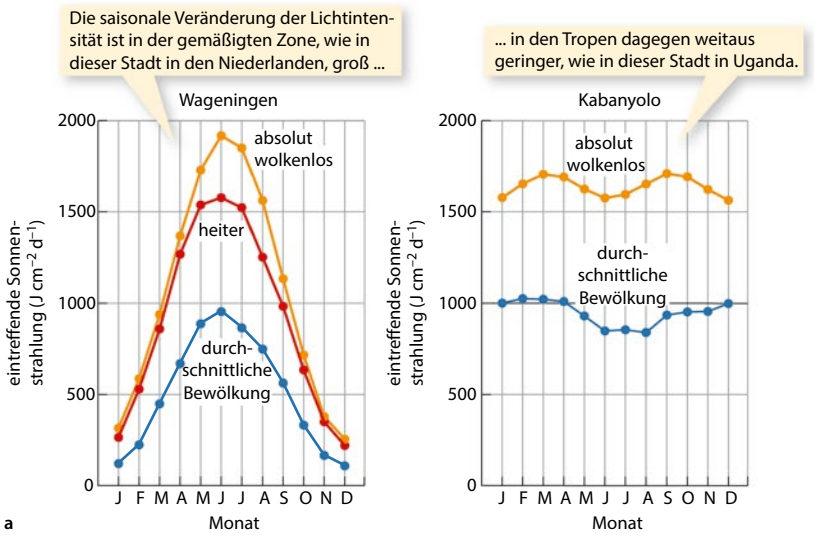
Abb. 3.14 Photosynthese (gemessen als Aufnahme von Kohlendioxid) durch die Blätter verschiedener Formen grüner Pflanzen in Abhängigkeit von der Intensität der Sonneneinstrahlung bei optimalen Temperaturen und natürlicher Kohlendioxidzufuhr (die physiologischen Unterschiede zwischen C_3- und C_4-Pflanzen werden weiter unten auf S. 92 erläutert) (nach Larcher 1980 und anderen Quellen)

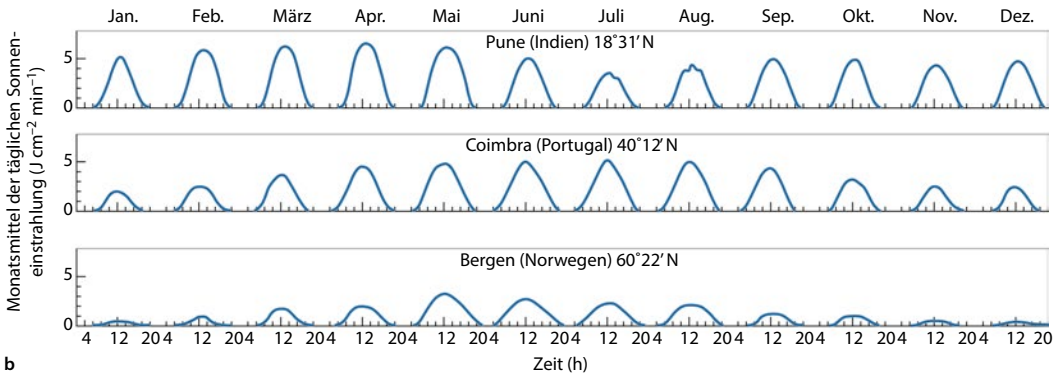
variiert auch erheblich zwischen verschiedenen Arten (Abb. 3.14). Das gilt besonders für solche, die gewöhnlich an schattigen Standorten leben – bei ihnen wird die Sättigung schon bei geringer Strahlungsintensität erreicht –, im Vergleich zu denen, die in der Regel dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt sind und dies auch ausnutzen können. Bei hoher Strahlungsintensität kann es zu einer **Photoinhibition** der Photosynthese kommen, sodass die Rate der Kohlensto xierung mit zunehmender Strahlungsintensität abnimmt. Hohe Strahlungsintensitäten können auch eine gefährliche Überhitzung der P anzen nach sich ziehen. Strahlung ist also eine wesentliche Ressource für P anzen, Algen und Cyanobakterien, von der sie jedoch auch zu viel oder zu wenig abbekommen können.

Die Sonneneinstrahlung, die auf eine Pflanze oder Algenzelle trifft, ist ständigen Veränderungen unterworfen. Ihr Einfallswinkel und ihre Intensität ändern sich regelmäßig und systematisch im Tages- und Jahreslauf sowie mit zunehmender Tiefe unter dem Kronendach oder in einem Gewässer (Abb. 3.15). In aquatischen Ökosystemen wird der Lichteinfall mit zunehmender Tiefe immer geringer, variiert aber erheblich in Abhängigkeit von Faktoren wie der Menge der Algen und Schwebsto e im Wasser. Durch unterschiedliche Bewölkung oder Abschattung durch die Blätter benachbarter P anzen treten ebenfalls unregelmäßige und nicht systematische Unterschiede auf. Wenn Licht ecken über Blätter im unteren Kronenbereich hinwegziehen, sind diese Blätter für Sekunden oder Minuten dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, anschließend werden sie wieder in den Schatten getaucht. Bei der Durchmischung des Ober ächenwassers eines Sees oder Meeres werden Algen und Cyanobakterien nach oben oder unten befördert, sodass ständig unterschiedliche Mengen an Strahlung auf sie tre en. In der Tagessumme der Photosyntheseleistung eines Blattes oder einer Algenzelle sind all diese verschiedenen Situationen verrechnet. Ebenso integriert eine ganze Pflanze die unterschiedlichen Beleuchtungszeiten ihrer verschiedenen Blätter.

Sonnen- und Schattenblätter

Die Blätter von P anzen zeichnen sich durch große Unterschiede in Form und Größe aus. Ein Großteil der erblichen Variabilität der Blattform entstand wahrscheinlich unter einem Selektionsdruck, der nicht in erster Linie auf hohe Photosyntheseleistung ausgelegt war, es standen eher andere Faktoren im Vordergrund,





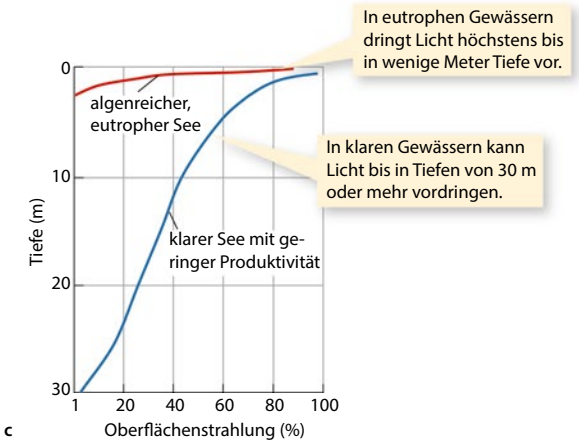


Abb. 3.15 **a** Die Tagessummen der Sonneneinstrahlung im Verlauf eines Jahres in Wageningen (Niederlande) und Kabanyolo (Uganda). **b** Das Monatsmittel der täglichen Sonneneinstrahlung in Pune (Indien), Coimbra (Portugal) und Bergen (Norwegen). **c** Die exponentielle Abnahme der Strahlungsintensität mit der Wassertiefe in zwei Seen: einem mit sehr hoher Produktivität und einem mit geringer Algenbiomasse und Produktivität (**a, b** nach de Wit 1965 und anderen Quellen)

wie die größtmögliche E zienz der Wassernutzung (Photosyntheseleistung pro Einheit verdunsteten Wassers), die Minimierung von Fraßschäden durch P anzenfresser sowie die Verringerung einer potenziellen Überhitzung. Aber nicht alle Variationen der Blattform sind erblich: Bei vielen handelt es sich um Reaktionen p anzlicher Individuen auf ihre unmittelbare Umgebung. Insbesondere bilden viele Bäume je nach Position am Baum unterschiedliche Blatttypen aus, je nachdem, ob die Blätter dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt sind (Sonnenblätter) oder ob sie weiter unten in schattigeren Bereichen der Krone wachsen (Schattenblätter). Sonnenblätter sind dicker und weisen mehr Zellschichten auf, in denen die Chloroplasten, die die einfallende Strahlung verarbeiten, in den Zellen dichter gepackt sind. Die dünneren Schattenblätter im unteren Kronenbereich erreicht nur di use, ge lterte Strahlung, aber dennoch bilden sie eine wichtige Ergänzung der Hauptphotosyntheseaktivität der Sonnenblätter im oberen Kronenbereich.

Licht- und Schattenpflanzen

Unter den krautigen P anzen und Sträuchern sind spezialisierte Lichtp anzen und Schattenp anzen viel häu ger als Arten, die Sonnen- und Schattenblätter bilden können. Die Blätter der Lichtp anzen sind in der Regel in spitzem Winkel zur Mittagssonne ausgerichtet und typischerweise in mehreren übereinanderliegenden Schichten so angeordnet, dass auch noch die untersten Blätter eine positive Nettophotosyntheserate aufweisen können. Die Blätter von Schattenpflanzen sind normalerweise nur in einer einzigen Lage angeordnet und horizontal ausgerichtet, damit sie die wenige verfügbare Strahlung möglichst optimal au angen können.

Bei anderen Arten hängt es vom Standort ab, ob sie Licht- oder Schattenp anzen ausbilden. Ein Beispiel hierfür ist der immergrüne Strauch *Heteromeles arbutifolia*. Er wächst sowohl in der als Chaparral bezeichneten Hartlaubvegetation in Kalifornien als auch in schattigen Wäldern. Im Chaparral sind die oberen Kronenbereiche des Strauches regelmäßig dem vollen Sonnenlicht und hohen Temperaturen ausgesetzt, im Wald erreicht den Strauch nur rund ein Siebtel dieser Strahlungsmenge (Abb. 3.16). Die Blätter der Lichtp anzen sind dicker und zeichnen sich bezogen auf die Blatt äche durch eine höhere Photosynthesekapazität (mehr Chlorophyll und Sticksto) aus als die der Schattenp anzen (Abb. 3.16b). Zudem sind die Blätter der Lichtp anzen viel steiler zur Horizontalen ausgerichtet und absorbieren daher die direkten Strahlen der hoch stehenden Sommersonne über eine geringere Blatt äche als die stärker horizontal ausgerichteten Blätter der Schattenp anzen. Die steilere Ausrichtung der Blätter der Lichtp anzen sorgt auch dafür, dass die anderen, weiter unten wachsenden Blätter der P anze bei Sommersonne weniger abgeschattet werden, als dies bei Schattenp anzen der Fall ist (Abb. 3.16c). Wenn die Sonne im Winter tiefer am Himmel steht, sind wiederum die Schattenp anzen weniger von dieser Selbstbeschattung betro en. Infolgedessen ist der Anteil der einfallenden Strahlung, der pro Blatt ächeneinheit aufgefangen wird, über das Jahr gesehen bei Schattenp anzen höher als bei Lichtp anzen: im Sommer aufgrund der stärker horizontal ausgerichteten Blätter, im Winter, weil dann Selbstbeschattung kaum noch eine Rolle spielt.

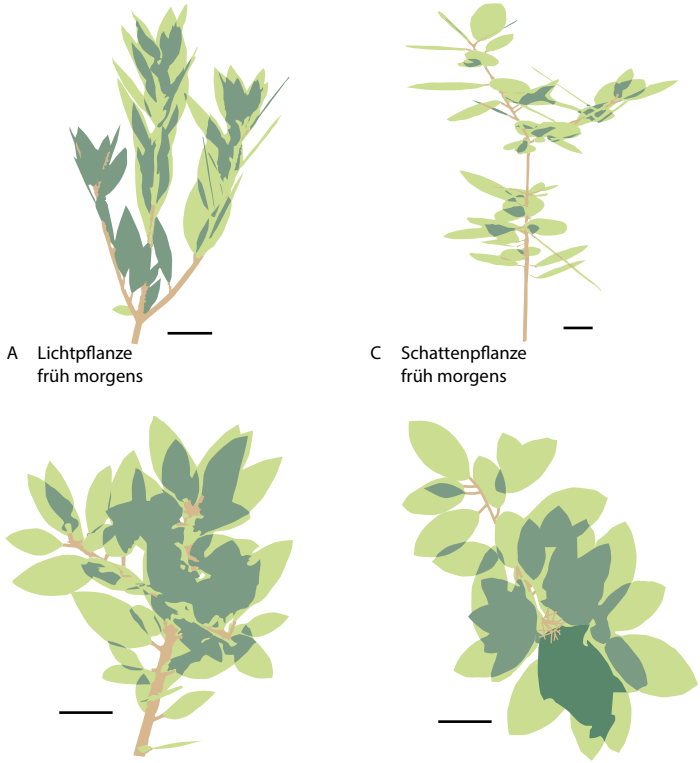
Aus Sicht der ganzen P anze spiegeln die Eigensch a en von *H. arbutifolia* somit sowohl den Bau der P anze an sich als auch die Morphologie und Physiologie einzelner Blätter wider. Die Effizienz der Lichtabsorption bezogen auf die Biomasse ist bei Schattenp anzen erheblich größer als bei Lichtp anzen (Abb. 3.16c). Obwohl die Schattenp anzen nur ungefähr ein Siebtel der Strahlungsmenge erreicht, die auf Lichtp anzen tri , ist ihr täglicher Kohlensto gewinn aus der Photosynthese im Vergleich mit den Lichtp anzen nur um etwa die Häl e geringer. Es gelingt ihnen, ihre geringere Photosynthesekapazität auf der Ebene der Blätter durch die auf Ebene der gesamten P anze höhere Fähigkeit zur Lichtabsorption auszugleichen. Die Lichtp anzen dagegen können als eindrucksvoller Kompromiss angesehen werden zwischen der Maximierung der Photosyntheseleistung auf Ebene der gesamten P anze einerseits und der Vermeidung von Photoinhibition und Überhitzung einzelner Blätter.

Wasser

Bei der Photosynthese verlieren die Pflanzen Wasser

Die meisten Pflanzen bestehen zum größten Teil aus Wasser. Bei manchen weichen Blättern und Früchten kann Wasser bis zu 98 % des Volumens

a



A Lichtpflanze früh morgens
C Schattenpflanze früh morgens
B Lichtpflanze mittags
D Schattenpflanze mittags

b

	Lichtpflanzen		Schattenpflanzen		*p*
Blattwinkel (Grad)*	71,3	(16,3)	5,3	(4,3)	<0,01
Dicke der Blattspreite (µm)	462,5	(10,9)	292,4	(9,5)	<0,01
blattflächenbezogene Photosynthesekapazität (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	14,1	(2,0)	9,0	(1,7)	<0,01
blattflächenbezogener Chlorophyllgehalt (mg m^{-2})	280,5	(15,3)	226,7	(14,0)	<0,01
blattflächenbezogener Stickstoffgehalt (g m^{-2})	1,97	(0,25)	1,71	(0,21)	<0,05

*Abweichung von der Horizontalen.

c

	Lichtpflanzen		Schattenpflanzen	
	Sommer	Winter	Sommer	Winter
Anteil an Selbstbeschattung	$0{,}22^{a}$	$0{,}42^{b}$	$0{,}47^{b}$	$0{,}11^{a}$
Effizienz der Blattausrichtung	$0{,}33^{a}$	$0{,}38^{a,b}$	$0{,}41^{b}$	$0{,}43^{b}$
Absorptionseffizienz	$0{,}28^{a}$	$0{,}44^{b}$	$0{,}55^{c}$	$0{,}53^{c}$

Abb. 3.16 **a** Mit dem Computer erstellte Modelle der Sprosse typischer Lichtpflanzen (A, B) und Schattenpflanzen (C, D) des immergrünen Strauches *Heteromeles arbutifolia* bei Sonneneinstrahlung am frühen Morgen (A, C) und über Mittag (B, D). Blattbereiche, die durch andere Blätter derselben Pflanze abgeschattet werden, sind durch einen dunkleren Farbton dargestellt. Die Blickrichtung entspricht der Richtung der Sonnenstrahlen, die auf die Pflanzen treffen, das heißt bei A und C (früher Morgen) handelt es sich um eine Seitenansicht der Pflanzen, bei B und D (Mittag) um eine Aufsicht. (Die Balkenlänge entspricht 4 cm.) **b** Beobachtete Unterschiede zwischen den Blättern von Licht- und Schattenpflanzen (in Klammern Standardabweichungen; die Signifikanz der Unterschiede beruhen auf Varianzanalyse). **c** Daraus folgende Eigenschaften von Licht- und Schattenpflanzen aus Sicht der gesamten Pflanze. (Die verschiedenen Kleinbuchstaben kennzeichnen Gruppen, die in der Varianzanalyse signifikante Unterschiede aufwiesen; $p < 0{,}05$.) (nach Valladares und Pearcy 1998)

ausmachen. Ein Teil des Wassers wird auch bei der Photosynthese verbraucht, wobei der Wassersto in organisches Material eingebaut wird. Dies ist jedoch nur ein geringer Teil des Wassers, das während des pflanzlichen Wachstums vom Boden durch die P anze in die Atmosphäre transportiert wird. Für die Photosynthese sind die P anzen darauf angewiesen, Kohlendioxid aufzunehmen. Das kann nur über feuchte Ober ächen geschehen, vor allem über die Wände der photosynthetisch aktiven Blattzellen. Wenn ein Blatt Kohlendioxid aufnimmt, gelangt dabei stets auch etwas Wasserdampf nach draußen. In ähnlicher Weise wird jeder Mechanismus, der die Rate des Wasserverlustes verringert, wie beispielsweise das Schließen der Spaltö nungen (Stomata) auf der Blattober äche, die Rate der Kohlendioxidaufnahme und somit auch die Photosyntheserate herabsetzen.

Welken

Landpflanzen funktionieren wie ein Docht, der Wasser aus dem Boden aufnimmt und in die Atmosphäre abgibt. Fällt die Wasseraufnahmerate unter die Abgaberate, beginnt der P anzenkörper auszutrocknen. Die Zellen verlieren ihren Binnendruck (Turgor) und die P anze welkt. Bisweilen tritt dies nur vorübergehend auf (im Sommer unter Umständen sogar jeden Tag) und die P anzen erholen sich über Nacht durch Aufnahme von Wasser wieder. Bei zu großem Wasserde zit kann die P anze jedoch absterben.



Eine welkende Pflanze (© Dr. Jeremy Burgess/Science Source)

Leben von Pflanzen bei Wasserdefizit: Vermeidung und Toleranz

P anzen gelingt es auf unterschiedliche Weise, in trockenen Lebensräumen zu überleben. Eine der Strategien besteht darin, Probleme von vornherein zu vermeiden. Pflanzen, die eine solche Strategie der **Vermeidung** befolgen, wie einjährige (annuelle) Wüstenp anzen, einjährige Kräuter und die meisten Nutzp anzen, haben nur eine kurze Lebensspanne: Ihre Photosyntheseaktivität konzentriert sich auf Perioden relativ guter Wasserverfügbarkeit. Die übrige Zeit des Jahres überdauern sie dormant als Samen – in diesem Stadium benötigen sie weder Photosynthese noch Transpiration. Manche mehrjährigen (perennierenden) P anzen, darunter auch viele Bäume der saisonal trockenen tropischen Trockenwälder, werfen ihr photosynthetisch aktives Gewebe in Perioden mit geringer Wasserverfügbarkeit ab. Andere Arten ersetzen die abgeworfenen Blätter durch andere Blattformen, die weniger verschwenderisch mit Wasser umgehen.

Wieder andere Pflanzen haben einen weiteren Kompromiss entwickelt und zeigen **Toleranz**. Sie bilden langlebige Blätter aus, durch die kaum Wasser verdunstet, weil sie zum Beispiel nur wenige, tief in die Blattfläche eingesenkte Spaltöffnungen besitzen. Sie tolerieren Trockenheit und Wassermangel, doch ihre maximale Photosyntheserate ist natürlich geringer als die weniger toleranter P anzen. Diese Pflanzen haben also die Fähigkeit eingebüßt, bei reichlich vorhandenem Wasser schnell eine hohe Photosyntheserate zu erzielen. Dafür ist bei ihnen aber gewährleistet, dass sie das ganze Jahr über Photosynthese betreiben können. Diese Eigensch a zeichnet nicht nur P anzen arider Gebiete aus, sondern auch Kiefern und Fichten: Sie überleben an Standorten, an denen in manchen Jahreszeiten zwar reichlich Wasser vorhanden ist, etwa im Winter, aber dann häu g in gefrorener Form und daher nicht verfügbar, oder an denen während Hitzeperioden im Sommer o nur wenig Wasser zur Verfügung steht.

In den Savannen Australiens existieren alternative Strategien nebeneinander

Mit welch verschiedenen Strategien sich das Problem der Photosynthese in einem trockenen Lebensraum

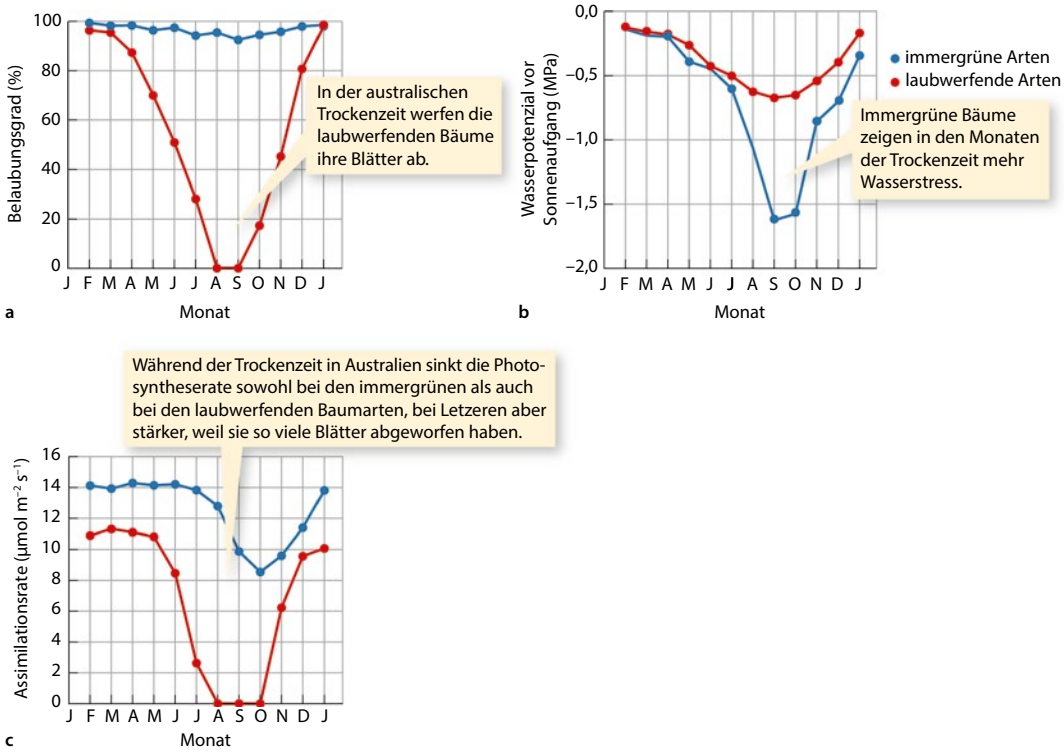


Abb. 3.17 **a** Belaubungsgrad der Baumkronen (in Prozent) laubwerfender und immergrüner Baumarten in australischen Savannen im Jahresverlauf. **b** Trockenheitsempfindlichkeit laubwerfender und immergrüner Bäume, gemessen anhand zunehmend negativer Werte für das Wasserpotenzial kurz vor Einbruch der Morgendämmerung. **c** Nettophotosyntheserate laubwerfender und immergrüner Bäume, gemessen anhand der Kohlenstoffassimilationsrate (nach Eamus 1999)

lösen lässt, zeigen anschaulich die Bäume in saisonal trockenen Wäldern der Tropen, wie sie auf vielen Kontinenten weit verbreitet sind. In den Savannen Afrikas und Indiens herrschen **laubwerfende** Baumarten vor, die für mindestens einen, gewöhnlich jedoch zwei bis vier oder mehr Monate im Jahr ihre Blätter abwerfen. In den Llanos Südamerikas dominieren immergrüne Bäume (mit ganzjährig belaubter Krone). In den Savannen Australiens kommen laubwerfende und immergrüne Baumarten hingegen in ungefähr gleicher Zahl vor (Abb. 3.17). Hier vermeiden die laubwerfenden Baumarten ein Vertrocknen in der Trockenzeit (in Australien von April bis November), indem sie ihre Blätter abwerfen und damit den Wasserverlust durch Transpiration praktisch zum Erliegen bringen (Abb. 3.17a, b). Die immergrünen Arten hingegen tolerieren die Bedrohung durch Dürre in der Trockenzeit und betreiben weiterhin Photosynthese, allerdings in geringerer Rate (Abb. 3.17c).



Eine australische Savanne mit laubwerfenden und immergrünen Bäumen (© Tengku Mohd Yusof/Alamy)

Wasser und Überhitzung

Durch die Verdunstung von Wasser sinkt die Temperatur des Körpers, von dem es verdunstet. Wenn Pflanzen an der Transpiration gehindert werden,

können sie überhitzen. Das kann für die P anzen eher tödlich sein als der Wasserverlust selbst. Die ausdauernde Wüstenp anze *Tidestromia oblongifolia* gedeiht im Death Valley in Kalifornien üppig – und das, obwohl ihre Blätter absterben, wenn sie auf 50 °C erwärmt werden, eine Temperatur, die in der Umgebungslu häu g erreicht wird. Durch Transpiration wird die Blattober äche auf tolerierbare 40–45 °C heruntergekühlt. Die meisten Wüstenp anzen besitzen eine Behaarung, Dornen oder ihre Blätter sind mit einer Wachsschicht überzogen. Dadurch wird ein Großteil der einfallenden Strahlung re ektiert und verhindert, dass die P anzen überhitzen. Zu weiteren häu gen Modi kationen von Wüstenp anzen gehören die charakteristischen fleischig-dicken, wenig verzweigten Stämme von Sukkulenten. Sie sorgen für ein im Vergleich zum Volumen niedriges Verhältnis der Ober äche, über welche die Strahlungswärme aufgenommen wird.

Steigerung der Wassernutzungseffizienz: die C_4-Photosynthese

Durch spezialisierte biochemische Prozesse lässt sich die Photosyntheserate pro abgegebener Einheit Wasser erhöhen. Bei der Mehrzahl aller Pflanzen der Erde, sämtlichen Algen und photosynthetisch aktiven Bakterien läu die Photosynthese nach dem Prinzip der **C_3-Photosynthese** ab. Erstes Produkt ihrer Photosynthese ist ein Zucker mit drei Kohlensto atomen (C_3). Zwar betreiben diese P anzen sehr produktiv Photosynthese, aber sie gehen relativ verschwenderisch mit Wasser um: Ihre maximale Photosyntheserate erreichen sie schon bei vergleichsweise geringer Strahlungsintensität, gedeihen aber weniger gut in ariden Gebieten. Für photosynthetisch aktive Organismen in Seen und Meeren stellt dies natürlich kein Problem dar, da hier die Verfügbarkeit von Wasser nie von Belang ist.

Eine Alternative hierzu ist die **C_4-Photosynthese**. Hierbei entsteht als Anfangsprodukt ein Zucker mit vier Kohlensto atomen (C_4). C_4-P anzen nutzen das vorhandene Kohlendioxid und daher auch das Wasser weitaus e ektiver: Sie müssen ihre Spaltö -nungen nicht so weit ö nen, um Kohlendioxid aufzunehmen, sodass dabei weniger Wasser verloren geht. Die C_4-Photosynthese hat sich später entwickelt als der C_3-Weg (vermutlich von 30 Mio. Jahren,

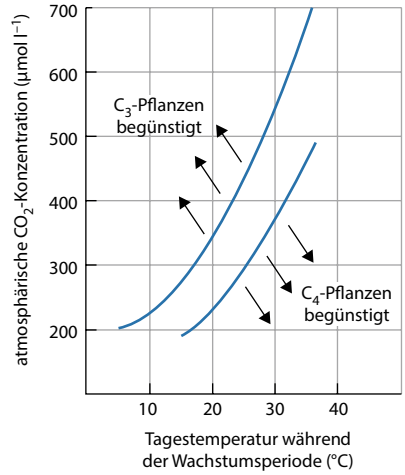


Abb. 3.18 C_4-Pflanzen sind bei hohen Temperaturen und der damit einhergehenden Trockenheit sowie bei niedriger Kohlendioxidkonzentration begünstigt. C_3-Pflanzen hingegen sind bei niedrigeren Temperaturen und höherer Feuchtigkeit sowie bei hohen Kohlendioxidkonzentrationen im Vorteil, weil sie das Kohlendioxid weniger effizient nutzen und bei gleicher Photosyntheserate mehr Wasser über ihre Stomata verlieren. Bei mittleren Temperaturen und Kohlendioxidkonzentrationen gedeihen sowohl C_3- als auch C_4-Pflanzen gut (verändert nach Ehleringer et al. 2002)

aber erst seit 6–7 Mio. Jahren wurde sie ökologisch von Bedeutung) und kommt nach wie vor relativ selten vor. Nur 3 % aller Landpflanzenarten sind C_4-P anzen, die meisten davon Gräser. Dennoch können C_4-P anzen erstaunlich produktiv sein. Ihr Anteil an der Gesamtphotosynthese aller terrestrischen P anzen weltweit liegt Schätzungen zufolge bei fast 30 % (Osborne und Beerling 2006). In heißen, trockenen Gebieten gedeihen C_4-P anzen viel besser als C_3-P anzen, ebenso bei relativ niedriger Kohlendioxidkonzentration (Abb. 3.18). Allerdings ist die C_4-Photosynthese bei geringen Strahlungsintensitäten ine zient, C_4-P anzen sind als Schattenp anzen also wenig geeignet. Mehrere global bedeutende landwirtscha liche Nutzp anzen, die unter heißen und trockenen Bedingungen gut gedeihen, wie Mais, Zuckerrohr und Mohrenhirse, zählen zu den C_4-P anzen. Interessant ist in diesem Zusammenhang auch, dass es sich bei dem vorherrschenden Gras der nordamerikanischen Salzmarschen, dem Schlickgras *Spartina alterni ora*, um eine C_4-P anze handelt. Die Wurzeln dieses Grases be nden sich zwar stets unter Wasser, aber unter Meerwasser. Im Laufe der

Transpiration reichert sich das Salz aus dem Meerwasser in den Blättern an und die P anzen wenden bedeutende Mengen Energie auf, um dieses Salz in Form von Kristallen über die Blattspreiten wieder auszuscheiden. Der C_4-Sto wechsel ist für *Spartina* sinnvoll, weil er eine Möglichkeit darstellt, zu große Wasserverluste durch Transpiration zu verhindern.



Salzmarsch mit *Spartina*-Gräsern (© indigojt/istockphoto.com)

Wenn Wasser wirklich knapp ist: die CAM-Photosynthese

Ein weiterer Photosyntheseweg ist bezüglich der Wassernutzungse zienz sogar noch e ektiver: die **CAM-Photosynthese** (CAM von *crassulacean acid metabolism*, Crassulaceen-Säuremetabolismus). CAM-P anzen ö nen ihre Stomata bei Nacht, absorbieren Kohlendioxid und binden es in Form von Äpfelsäure (Malat). Tagsüber bleiben ihre Spaltö -nungen geschlossen und das Kohlendioxid wird intern für die Photosynthese freigesetzt. Da die Stomata nur nachts geö net sind, wenn die Temperaturen niedriger und die Lu feuchtigkeit höher ist, geht bei gleicher Menge aufgenommenem Kohlendioxid im Verhältnis weniger Wasser über die Blätter verloren. Der CAM-Weg ndet sich bei den meisten Kakteen, aber auch bei zahlreichen anderen P anzenformen, für die eine Wasserersparnis besonders wichtig ist, darunter beispielsweise wurzellose Orchideen, die epiphytisch auf Bäumen wachsen. Etwa 7 % aller Pflanzenarten betreiben entweder obligat CAM-Photosynthese oder fakultativ, das heißt, sie wechseln je nach Verfügbarkeit von Wasser und ihrem Lebensstadium zwischen C_3- und CAM-Photosynthese.

Wasseraufnahme aus dem Boden

Fast das gesamte Niederschlagswasser (in Form von Regen, Schnee usw.) trifft nicht auf die Pflanzen, sondern versickert direkt im Boden. Ein Teil davon gelangt ins Grundwasser, ein großer Teil wird jedoch durch Kapillarkräfte und in Form von Kolloiden gegen die Schwerkra im Boden gehalten. Landp anzen beziehen praktisch ihr gesamtes Wasser aus dieser gespeicherten Reserve. Sandige Böden sind durch große Poren gekennzeichnet: Sie halten nicht viel Wasser, aber das, was im Boden verbleibt, wird nur mit schwachen Krä en gehalten und kann von P anzen leicht aufgenommen werden. Lehmige Böden haben dagegen winzige Poren: Sie halten mehr Wasser gegen die Schwerkra zurück, aber die Ober ächenspannung in den feinen Poren erschwert den P anzen die Wasseraufnahme erheblich. Der für die Wasseraufnahme wichtigste Bereich der Wurzeln ist mit Wurzelhaaren ausgestattet, die unmittelbar mit den Bodenpartikeln in Kontakt treten. Bei der Wasseraufnahme aus dem Boden wird das Wasser zunächst den größeren Poren entzogen, wo es nur schwach durch Kapillarkräfte gehalten wird. Anschließend wird dann Wasser aus engeren Zwischenräumen aufgenommen, in denen es stärker gebunden ist. Je mehr Wasser dem Boden um die Wurzeln herum bereits entzogen wurde, desto stärker erhöht sich der Widerstand für den Nach uss von Wasser. Der Wasserentzug durch die Wurzeln führt um die Wurzeln herum zu einer Wasserverarmungszone oder allgemeiner ausgedrückt zu einer **Ressourcenverarmungszone** (RVZ; engl. *resource depletion zone*, RDZ). Je schneller die Wurzeln dem Boden Wasser entziehen, desto schärfer abgegrenzt ist die RVZ und desto langsamer ießt Wasser in diese Zonen nach. Selbst in einem Boden, der reichlich Wasser enthält, können stark

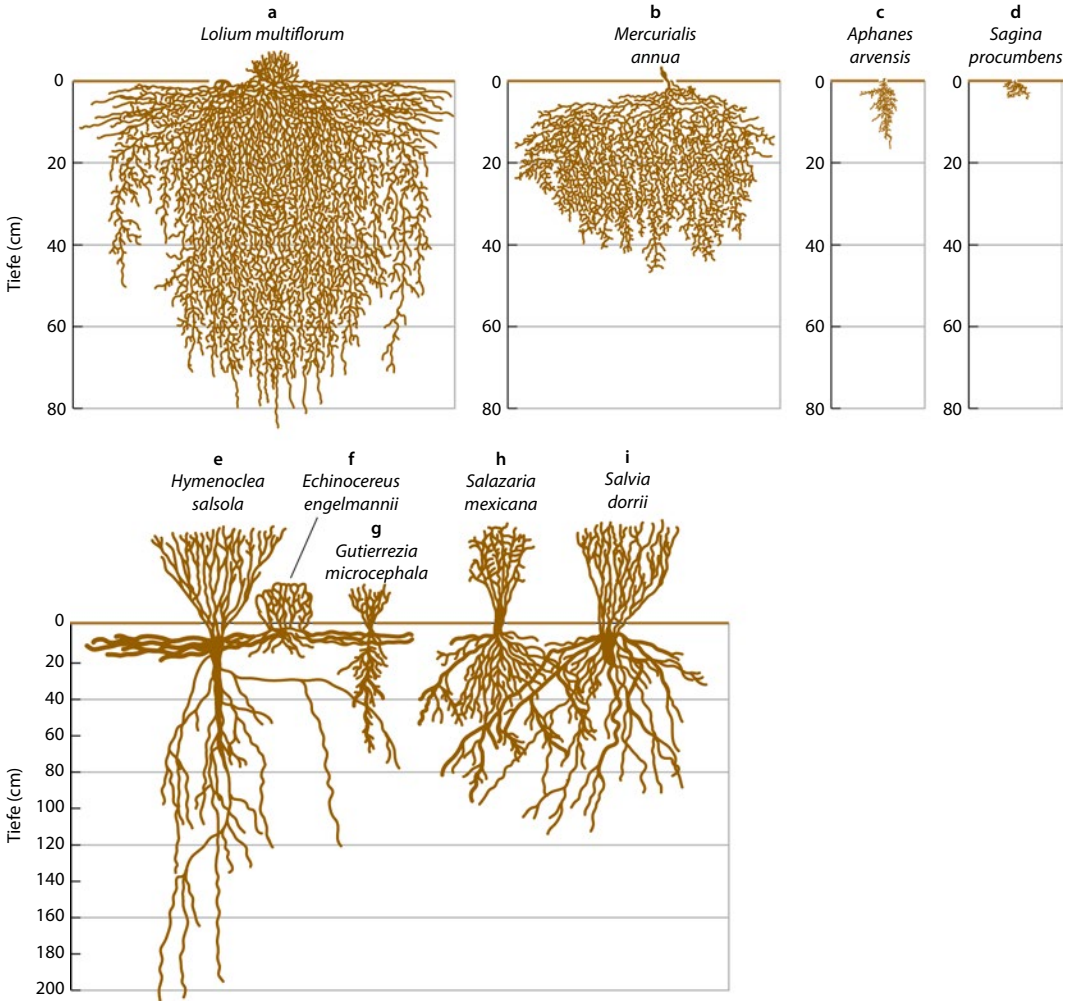


Abb. 3.19 Profile der Wurzelsysteme von Pflanzen aus ganz unterschiedlichen Lebensräumen. **a–d** Arten von offenen Habitaten der gemäßigten nördlichen Breiten: **a** *Lolium multiflorum*, ein einjähriges Gras. **b** *Mercurialis annua*, eine einjährige krautige Pflanze. **c** *Aphanes arvensis* und **d** *Sagina procumbens*, zwei kurzlebige (ephemere) Kräuter. **e–i** Strauch- und Halbstraucharten von Wüstenstandorten (Mid Hills, östliche Mojavewüste, Kalifornien) (**a–d** aus Fitter 1991, **e–i** verändert nach verschiedenen Quellen)

transpirierende P anzen welken, weil Wasser nicht rasch genug nach ießt und die RVZ um das Wurzelsystem herum wieder au üllt oder weil die Wurzeln neue Bodenbereiche nicht schnell genug erschließen können.

Die Form des Wurzelsystems ist weitaus weniger starr genetisch festgelegt wie die des Sprosses. Der Bau der Wurzeln, die eine P anze in einem frühen Stadium ihres Lebens anlegt, kann bestimmen, wie sie auf später eintretende Ereignisse reagieren kann. Entwickelt sich eine P anze bei Staunässe, so bildet sie in der Regel nur ein ober ächennahes Wurzelsystem aus. Setzt dann später im Jahr Trockenheit ein, kann dieselbe P anze darunter besonders leiden, weil ihr Wurzelsystem nicht bis in die tieferen Bodenschichten reicht. Andererseits wird eine tiefe Pfahlwurzel kaum von Nutzen für eine P anze sein, die den größten Teil ihres Wassers aus gelegentlichen Niederschlägen auf trockenes Substrat bezieht. Abbildung 3.19 veranschaulicht einige

charakteristische Unterschiede zwischen den Wurzelsystemen von P anzen aus feucht-gemäßigten und trockenen Wüstenlebensräumen.

Nährstoffe

Die Wurzeln entziehen dem Boden Wasser, aber auch wichtige Nährsto e wie Sticksto (N), Phosphor (P), Schwefel (S), Kalium (K), Calcium (Ca), Magnesium (Mg) und Eisen (Fe), darüber hinaus die Spurenelemente Mangan (Mn), Zink (Zn), Kupfer (Cu) und Bor (B). Wie in ▶ Kap. 4 und 11 diskutiert, sind Sticksto und Phosphor besonders bedeutend für die Regulation der Photosyntheserate sowie die Strukturierung von Lebensgemeinscha en. Zudem hat sich die Verfügbarkeit dieser Nährsto e weltweit durch menschliche Aktivitäten erheblich verändert und es kommt natürlich hinzu, dass der Mensch auch für einen Anstieg des Kohlendioxidgehalts gesorgt hat (▶ Kap. 12). Sämtliche Nährsto e werden aus dem Boden oder im Falle frei schwimmender aquatischer Pflanzen, Algen und Cyanobakterien direkt aus dem Wasser aufgenommen. Böden sind sehr heterogen und ungleichmäßig verteilt. Die Wurzeln, die den Boden durchziehen, können dabei auf Bereiche mit unterschiedlichem Nährsto - und Wassergehalt tre en. In Regionen mit höherem Nährsto - und Wassergehalt sind sie zumeist stark verzweigt.

Der Bau der Wurzeln bestimmt die Effizienz ihrer Nährstoffaufnahme

Algen haben keine Wurzeln, sie nehmen Sticksto und Phosphor direkt über ihre Zellober äche auf. In See- und Meerwasser di undieren Nitrat, Ammonium und Phosphat in ähnlicher Rate zu diesen Zellober ächen hin, da sie nicht an Bodenpartikel gebunden vorliegen. Dennoch ist der Bau von ziemlicher Bedeutung. Im Meerwasser, wo die Nährsto e sehr gering konzentriert sind, herrschen sehr kleine Algenarten vor. Kleinere Zellen weisen im Vergleich zu ihrem Volumen eine größere Oberfläche auf. Durch die geringe Größe wird somit die Nährstoffaufnahmerate über die Zelloberfläche pro Volumeneinheit der Zelle optimiert. In aquatischen Ökosystemen mit höherer Nährsto onzentration dominieren Arten mit größeren Zellen. Diese besitzen pro Volumeneinheit der Zelle mehr Chlorophyll und können daher in höherer Rate Photosynthese betreiben und schneller wachsen. Außerdem ist pro Einheit Zellvolumen für eine ausreichende Nährsto aufnahme weniger Zellober äche erforderlich.

Kohlendioxid

Landpflanzen nehmen Kohlendioxid durch die Spaltö nungen auf der Blattober äche auf. Mithilfe der Energie des Sonnenlichts binden sie im Verlauf der Photosynthese die Kohlenstoffatome und setzten dabei Sauersto frei (untergetauchte Wasserp anzen und Algen nehmen das Kohlendioxid durch Di usion über ihre Zellober ächen auf). Die Kohlendioxidkonzentration variiert in unterschiedlichen Größenmaßstäben. Global gesehen nahm die Konzentration in der Atmosphäre im Laufe der Zeit zu. Im Jahr 1750 lag der atmosphärische Kohlendioxidgehalt bei ungefähr 280 µl l^{-1} (ppm, *parts per million*, Teile pro eine Million Teile). Seit Beginn der industriellen Revolution ist die Konzentration exponentiell angestiegen. Ursachen waren die Rodung der Wälder, wodurch viel Kohlensto an die Atmosphäre verloren ging, sowie, noch viel ausschlaggebender, die Verbrennung fossiler Brennsto e. Anfang 2014 hatte die Zahl 400 µl l^{-1} erreicht und sie steigt weiterhin jährlich um 0,5 % an (▶ Exkurs 3.2). Noch weiter zurück in der Erdgeschichte war die Kohlendioxidkonzentration zwar noch viel höher, die gegenwärtigen Werte sind aber die höchsten seit Millionen von Jahren. Tatsächlich haben sich die C_4-P anzen vermutlich infolge des Rückgangs der Kohlendioxidkonzentration entwickelt, der zustande kam, weil in den zurückliegenden geologischen Zeitaltern organisches Material gespeichert wurde – in Form der heutigen fossilen Brennsto e.

Auch räumlich und über kurze Zeiträume kann die Kohlendioxidkonzentration variieren. In globalem Maßstab ändert sich der Gehalt an Kohlendioxid mit den Jahreszeiten. In der Messstation Mauna Loa, hoch oben auf dem gleichnamigen Vulkan in

Exkurs 3.2 Aktueller ÖKOnflikt

Können wir das Risiko einer globalen Erwärmung eingehen?

Kohlendioxid ist eines von mehreren weltweit auftretenden Treibhausgasen, deren anwachsende Konzentrationen weltweit zu einem Anstieg der Durchschnittstemperaturen sowie zu einer zunehmenden Häufigkeit von extremen Witterungsereignissen oder Rekordmesswerten führen. Es besteht die Gefahr, dass dies erhebliche Veränderungen in der Verbreitung der großen Biome auf der Erde nach sich zieht.

Im Jahr 1988 gründeten die World Meteorological Association (WMO) und das Umweltprogramm der Vereinten Nationen (United Nations Environmental Programme, UNEP) das Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Das IPCC bringt seither regelmäßig Berichte zum gegenwärtigen wissenschaftlichen Kenntnisstand des globalen Klimasystems heraus, liefert Einschätzungen über zukünftige Veränderungen und macht deutlich, auf welchen Gebieten noch Wissenslücken bestehen. Der letzte Bericht des IPCC von 2013 wirft ein Licht auf die gemeinschaftlichen Arbeiten von über 3000 wissenschaftlichen Experten aus über 130 Ländern. Der Bericht gelangt zu dem Schluss, dass sich die Erde tatsächlich in den letzten Jahrzehnten erwärmt hat (mit einer Wahrscheinlichkeit von >99 %), dass diese Erwärmung mit ziemlicher Sicherheit auf den Anstieg der Konzentrationen von Kohlendioxid und anderen Treibhausgasen in der Atmosphäre zurückzuführen ist (Wahrscheinlichkeit >90 %) und dass die fortschreitende Freisetzung von Treibhausgasen sehr wahrscheinlich eine weitere Erwärmung bewirken wird, die weit über die bislang beobachtete hinaus geht (Wahrscheinlichkeit >90 %). Im Schnitt ist unser Planet heute 0,7 °C wärmer als zu Beginn des 20. Jahrhunderts und die gegenwärtige Rate der Erwärmung ist vermutlich die höchste, welche die Erde je erlebt hat. Sollten sich die derzeitigen Trends fortsetzen, wird die durchschnittliche Temperatur bis zum Jahr 2030 auf einen Wert steigen, der um 1,5 °C über dem Ausgangswert zu Beginn des 20. Jahrhunderts und bis 2045 um 2 °C darüber liegt, und danach noch weiter zunehmen (Abb. 3.20). Bei einer globalen Erwärmung dieses Ausmaßes prognostizieren viele Modelle verheerende Konsequenzen, darunter mehr Wetterextreme und sehr viel variableres Wetter, möglicherweise auch einhergehend mit weltweit schlechteren Bedingungen zum Anbau von Nahrungsmitteln. Außerdem besteht die Möglichkeit, dass das Klimasystem einen oder mehrere Kipppunkte passiert, was zu einer noch schnelleren Erwärmung führen könnte (die sich noch weniger durch den Menschen kontrollieren lässt).

Politische Entscheidungsträger und Gesetzgeber sehen sich verschiedenen Gruppen gegenüber. Zum einen sind es wissenschaftliche „Experten", die unterschiedliche Vorhersagen für die Zukunft anbieten, zum anderen handelt es sich um zahlreiche

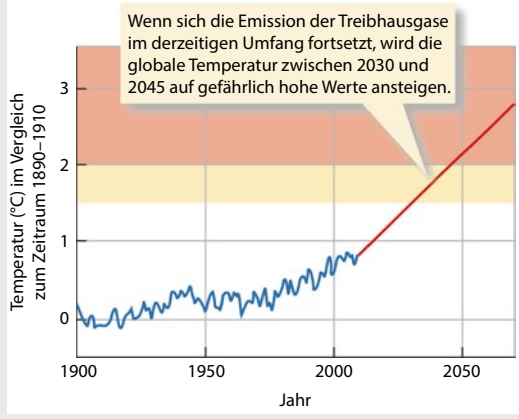


Abb. 3.20 Durchschnittstemperatur der Erdatmosphäre von 1900 bis 2011, ergänzt durch die prognostizierte Erwärmung, sofern die Emission der Treibhausgase nicht vermindert wird. Im Jahr 2011 war die Erde im 0,7 °C wärmer als zu Beginn des 20. Jahrhunderts. Bis 2030 wird eine Erwärmung um 1,5 °C über dem Ausgangswert erwartet, bis 2045 um 2 °C. Der gelbe Balken zeigt diesen Bereich der Erwärmung. Damit geht ein zunehmendes Risiko einher, dass im Klimasystem der Erde ein Kipppunkt erreicht wird, dessen Überschreiten dazu führen könnte, dass die globale Erwärmung noch weiter außer Kontrolle gerät (verändert nach Shindell et al. 2012)

Interessengruppen einschließlich der Industrie, deren Bereitschaft für ein Umdenken zur Verringerung der Emissionen von Treibhausgasen eher gering ist. Auch wenn die Mehrzahl der Wissenschaftler das Problem für sehr real hält, so gilt dennoch, dass Vorhersagen für die Zukunft nie mit absoluter Gewissheit getroffen werden können.

Versetzen Sie sich in die Lage eines Politikers. Würden Sie es für vernünftig halten, von bedeutenden Bereichen der Wirtschaft Ihres Landes größere Veränderungen zu fordern, um dadurch eine Katastrophe abzuwenden, die vielleicht niemals eintreten wird? Oder gibt es angesichts der Tatsache, dass die Konsequenzen im schlimmsten Fall und selbst bei nur mäßig schlimmen Szenarien so tiefgreifend sind, nur eine einzige verantwortungsvolle Handlungsweise, nämlich, die Risiken zu minimieren – sich also so zu verhalten, als würde es mit Sicherheit zur Katastrophe kommen, wenn wir nicht alle kollektiv unser Verhalten ändern, auch wenn dies gar nicht sicher ist? Eine Möglichkeit wäre abzuwarten, bis stichhaltigere Daten vorliegen. Aber dann könnte es vielleicht zu spät sein …

Hawaii, betragen die Veränderungen nur wenige Prozent (Abb. 3.21), über den großen Landmassen liegen sie jedoch weit darüber. Verursacht werden diese Veränderungen durch die jahreszeitliche Aufnahme von Kohlensto bei der Photosynthese und seine Speicherung in den terrestrischen Ökosystemen der Nordhalbkugel im Sommer, gefolgt von der höheren Freisetzung durch Atmung im Winter, wenn die Blätter abgeworfen sind. (Die terrestrischen Ökosysteme der Südhalbkugel haben ganz einfach schon deswegen einen geringeren Ein uss, weil der größte Teil der Landmassen der Erde auf der Nordhalbkugel liegt.)

Variationen der Kohlendioxidkonzentration in einem Wald

In kleinerem Maßstab variieren die Kohlendioxidkonzentrationen unter dem Kronendach eines Waldes der gemäßigten Zone: Am höchsten sind sie im Sommer nahe am Boden, wo Kohlendioxid in hoher Rate bei der Zersetzung von organischem Material im Boden freigesetzt wird (Abb. 3.22). Allein schon die Di usion sorgt dafür, dass die Konzentration mit zunehmender Höhe rasch zurückgeht. Tagsüber entnehmen auch die P anzen bei der Photosynthese der Lu aktiv Kohlendioxid, nachts steigt die Konzentration jedoch wieder an, da die P anzen nun von der Photosynthese zur Atmung übergehen. Gegen Ende des Herbstes, wenn durch die niedrigen Temperaturen die Raten von Photosynthese, Atmung und Zersetzung abnehmen, bleiben die Kohlendioxidkonzentrationen bei Tag und bei Nacht in allen Höhen ziemlich konstant. In unterschiedlichen Bereichen eines Waldes wachsende P anzen sind also in ganz unterschiedlichem Maß Kohlendioxid aus ihrer Umgebung ausgesetzt. Bei den unteren Blättern eines Strauches im Wald wird die Kohlendioxidkonzentration in der Regel höher sein als bei den weiter oben am Strauch sitzenden Blättern. Ähnlich ist die Umgebung von Sämlingen kohlendioxidreicher als diejenige von ausgewachsenen Bäumen.

Welche Auswirkungen wird der gegenwärtige Anstieg der Kohlendioxidkonzentration haben?

Ermöglichen höhere Kohlendioxidkonzentrationen ein stärkeres P anzenwachstum? Sind alle anderen benötigten Ressourcen in adäquatem Umfang vorhanden, beeinflusst zusätzliches Kohlendioxid die Photosyntheserate von C_4-Pflanzen kaum, es kann bei C_3-Pflanzen aber zu einem drastischen Anstieg dieser Rate führen. In Gewächshäusern von Wirtscha betrieben macht man sich dies tatsächlich zunutze und steigert den Ertrag von C_3-Nutzp anzen, indem man künstlich die Kohlendioxidkonzentration erhöht. Daher könnte man logischerweise durchaus erwarten, dass die Produktivität einzelner P anzen, ganzer landwirtscha licher Anbau ächen und natürlicher P anzengemeinschaften zunimmt, wenn die atmosphärische Kohlendioxidkonzentration weiterhin ansteigt. Tatsächlich haben einige Wissenscha ler genau dies prognostiziert. Allerdings sind die Reaktionen natürlicher Pflanzengemeinschaften komplexer als jene einzelner P anzen, die unter idealen Bedingungen in Gewächshäusern angebaut werden. Das liegt unter anderem daran, dass andere benötigte Ressourcen o nicht in ausreichendem Maße verfügbar sind. So kann beispielsweise eine geringe Verfügbarkeit von

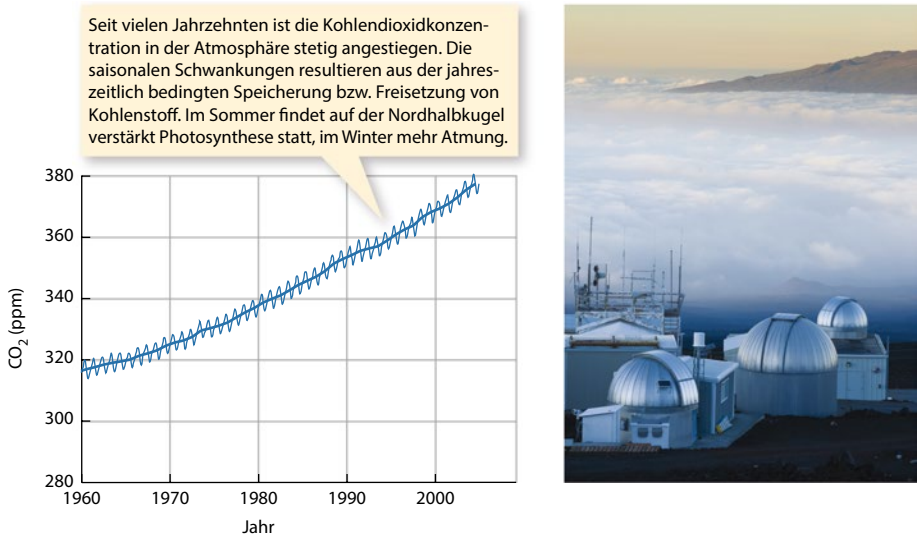


Abb. 3.21 Kohlendioxidkonzentration in der Luft bei der Messstation Mauna Loa auf Hawaii von 1958 bis 2005. Man beachte die saisonalen Schwankungen, verursacht durch die Photosynthese und Speicherung von Kohlenstoff in den terrestrischen Ökosystemen der nördlichen Hemisphäre während des Sommers und die Freisetzung von Kohlenstoff im darauffolgenden Winter (Foto: © Jonathan Kingston/NGS/Getty Images)

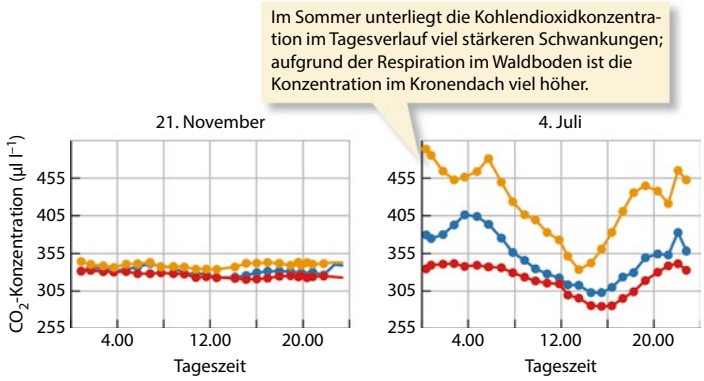


Abb. 3.22 Durchschnittliche Kohlendioxidkonzentrationen in einem Laubmischwald (Harvard Forest, Massachusetts, USA) für sämtliche Stunden eines Tages am 21. November und 4. Juli in drei unterschiedlichen Höhen über dem Waldboden: gelb: 0,05 m, blau: 1 m, rot: 12 m (nach Bazzaz und Williams 1991)

Sticksto verhindern, dass ein Wald eine Reaktion auf höhere Kohlendioxidkonzentrationen zeigt.

In den 1990er-Jahren begannen Ökologen mit der Durchführung einer Reihe von Versuchen, um die Auswirkungen eines erhöhten Kohlendioxidgehalts auf die Dynamik von Lebensgemeinschaften und ganzen Ökosystemen – nicht nur einzelnen P anzen – zu erforschen. Dazu erhöhten sie lokal in einem Bereich von wenigen Hundert Quadratmetern künstlich die Kohlendioxidkonzentration. Inzwischen gibt es schon eine große Zahl von Beobachtungen aus Versuchen an gesamten Ökosystemen ganz unterschiedlicher Typen, etwa an Wäldern, Grasländern und landwirtscha lichen Anbau ächen. Wie sich herausstellte, reagieren die verschiedenen Ökosysteme äußerst unterschiedlich, dennoch zeigen sich einige allgemeine Trends. Jegliche Zunahme der Produktivität bei angebauten

Getreidesorten (Mais, Weizen) fällt sehr viel geringer aus, als anhand der Studien an einzelnen P anzen vorhergesagt. Andererseits reagierten Waldgebiete sehr viel stärker auf das Kohlendioxid als landwirtschaftliche Anbauflächen und diese Reaktionen zeigten eine engere Übereinstimmung mit den Vorhersagen aus Experimenten in kleinerem Maßstab (Ainsworth und Long 2005). Es ist sehr wichtig, dass wir weiterhin herauszu nden versuchen, wie sich der erhöhte Kohlendioxidgehalt langfristig auf der Ebene von P anzengemeinscha en und Ökosystemen auf die Photosyntheseleistung auswirkt. Damit uns das gelingt, dürfen wir nicht nur die direkten physiologischen Reaktionen auf das Kohlendioxid betrachten, sondern müssen auch die Wechselwirkungen mit der Verfügbarkeit von Wasser und Nährsto en berücksichtigen und ebenso die möglichen Ein üsse durch ein verändertes Verhalten der Herbivoren (da sich die Eigenscha en des Blattgewebes ändern), die Einflüsse von Überschwemmungen und Dürren sowie von Faktoren wie Ozonvergiftung von P anzen, die mit steigenden Temperaturen zunehmen könnte.



Die FACE-Studie im Duke Forest, North Carolina, USA (© Chris Hildreth/Duke Photography)

Autotrophe und Heterotrophe

Grüne Pflanzen, Algen, Cyanobakterien und andere photosynthesebetreibende Bakterien sind **autotroph**: Ihre wichtigsten Ressourcen bilden Sonneneinstrahlung, Wasser, Nährsto e und Kohlendioxid. Diese Autotrophen (engl. *autotrophs*) – auch als **Primärproduzenten** (engl. *primary producers*) bezeichnet – synthetisieren aus Kohlendioxid, Wasser und Nährsto en komplexe Moleküle (Kohlenhydrate, Fette, Proteine, Nucleotide usw.) und bauen diese dann in Zellen, Gewebe, Organe und ganze Organismen ein. Diese Gefüge bilden die Nahrungsressourcen für praktisch alle anderen Organismen, die **Heterotrophen** (engl. *heterotrophs*). Diese heterotrophen Organismen zerlegen diese organischen Gefüge wieder, versto - wechseln einige Bestandteile, scheiden manche wieder aus (größtenteils in Form anorganischer Nährsto e, Kohlendioxid und Wasser) und bauen die übrigen in ihren eigenen Körper ein. Die Heterotrophen selbst können ebenfalls wieder konsumiert, in ihre Bestandteile abgebaut und diese neu zusammengesetzt werden: In einer Verkettung von Ereignissen wird somit jeder Konsument wiederum zu einer Ressource für einen anderen Konsumenten.

Einen weiteren faszinierenden Organismustyp stellen Autotrophe dar, die ihre Energie durch Oxidation der reduzierten Energie gewinnen, wie sie in anorganischen Verbindungen wie Schwefelwasserstо enthalten sind. Diese chemoautotrophen Bakterien bauen mithilfe dieser Energie (wobei sie im Allgemeinen mittels Sauersto die reduzierten chemischen Verbindungen oxidieren) Kohlendioxid in organisches Material ein und verwenden dazu grundsätzlich die gleichen Enzyme wie bei der C_3--Photosynthese. Ihre Energiequelle ist eine andere – reduzierte chemische Verbindungen anstelle von Sonnenlicht –, aber ansonsten ähnelt ihre autotrophe Ernährungsweise der anderer Autrotropher und resultiert letztlich in der Bildung neuer Biomasse in Form von lebenden Bakterien. Dieser Vorgang kann lokal in einigen Ökosystemen als Quelle für die Produktion neuen organischen Materials von großer Bedeutung sein. Das gilt beispielsweise für viele Feuchtgebiete und manche Seen sowie Ökosysteme der Meeresküsten. Global gesehen spielt dieser Prozess aber gegenüber der Photosynthese nur eine sehr untergeordnete Rolle.

3.3 Heterotrophe und ihre Ressourcen

Zu den heterotrophen Organismen zählen Tiere, Pilze und Archaea sowie sämtliche Bakterien mit Ausnahme der photosynthetisch aktiven und chemoautotrophen Formen. Generell lassen sich Heterotrophe in folgende Gruppen einteilen:

- **Destruenten** (**Zersetzer**, engl. *decomposers*): Sie ernähren sich von abgestorbenen anderen Organismen.
- **Parasiten** (**Schmarotzer**, engl. *parasites*): Sie ernähren sich von einem oder nur wenigen lebenden p anzlichen oder tierischen Wirtsorganismen, töten ihre Wirte aber (in der Regel) nicht oder zumindest nicht sofort.
- **Prädatoren** (**Räuber**, engl. *predators*): Sie konsumieren im Laufe ihres Lebens zahlreiche Beuteorganismen, die sie normalerweise (in vielen Fällen immer) töten.
- **Weidegänger** (engl. *grazers*): Sie konsumieren im Laufe ihres Lebens Teile vieler Beuteorganismen, töten diese aber (in der Regel) nicht, zumindest nicht sofort.

Schwertwale sind ein Beispiel für einen Prädator, aber ihre Wechselbeziehungen umfassen noch sehr viele weitere Interaktionen zwischen Konsument und Ressource. Ein Eichhörnchen verhält sich beispielsweise als Prädator, wenn es eine Eichel frisst (es tötet den Embryo in der Eichel), ein planktonischer Krebs ist ein Prädator, wenn er eine Algenzelle konsumiert (obschon viele Ökologen dieses Form des Konsumierens von Algen ober ächlich als Weidegang einstufen). In beiden Fällen tötet der Prädator seine Nahrungsressource beim Verzehr.

Selbstverständlich kann die Natur stets für Verwirrung sorgen und solch einfache Unterscheidungen erschweren. So mögen Löwen als ausgezeichnetes Beispiel für einen Prädator erscheinen, dabei ernähren sie sich überwiegend von Tieren, die nicht sie selbst, sondern andere getötet haben. Damit sind Löwen sowohl Prädatoren als auch Destruenten. Es gibt aber sogar Beispiele noch größerer Komplexität. JoAnn Burkholder und Mitarbeiter entdeckten 1988 eine zuvor nicht bekannte neue Gattung von Organismen, *P esteria*. Diese faszinierenden Kreaturen (bislang wurden zwei Arten identi ziert) leben in marinen Ökosystemen an der Küste und zeichnen sich durch einen erstaunlich komplexen Lebenszyklus aus (Abb. 3.23). In den verschiedenen Stadien konsumieren diese Einzeller Bakterien, leben parasitisch von Fischen, zersetzen bereits tote Fische oder betreiben Photosynthese. Im restlichen Verlauf dieses Kapitels werden wir uns auf tierische Konsumenten beschränken, werden dieses ema dann aber in ▶ Kap. 7 noch ausführlicher behandeln.

Manche Tiere haben sich sehr auf eine bestimmte Nahrung spezialisiert, während andere Generalisten sind. Die Generalisten wählen ihre Nahrung aus einem breiten Spektrum aus, zeigen aber häu g deutliche Präferenzen und tre en ihre Nahrungswahl nach einer bestimmten Rangfolge, sofern Alternativen verfügbar sind. Manche Spezialisten ernähren sich nur von bestimmten Teilen ihrer Beute, greifen aber auf eine Reihe verschiedener Beutearten zurück. Dies ist unter Herbivoren am weitesten verbreitet, weil verschiedene P anzenteile, wie wir noch sehen werden, eine recht unterschiedliche Zusammensetzung aufweisen. Viele Vögel haben sich beispielsweise auf Samen spezialisiert, beschränken sich dabei aber nur selten auf eine bestimmte P anzenart. Andere Konsumenten dagegen sind unter Umständen auf eine einzige Art oder einige wenige nahe miteinander verwandte Arten spezialisiert. Beispiele hierfür sind die Raupen des Jakobskrautbären (auch Blutbär, *Tyria jacobeae*, ein Nachtfalter) – sie ernähren sich nur von den Blättern, Knospen und jungen Sprossen einer Greiskrautart, vor allem Jakobsgreiskraut (*Senecio jacobea*) – sowie viele Arten wirtsspezi scher Parasiten.

Nahrungsbedarf und Nahrungsbeschaffung

Pflanzen als (vielfältige) Nahrungsquellen

Die verschiedenen Teile einer Pflanze weisen eine sehr unterschiedliche Zusammensetzung auf (Abb. 3.24) und stellen damit auch ganz unterschiedliche Ressourcen dar. Die Borke eines Baumes besteht zum Beispiel größtenteils aus toten Zellen mit korkigen, verholzten Zellwänden und ist reich an phenolischen Abwehrsto en. Damit ist sie für die meisten Herbivoren als Nahrungsquelle praktisch nutzlos und selbst Borkenkäferarten haben sich auf die nahrha e Kambiumschicht direkt unterhalb der Borke und nicht auf die Borke selbst spezialisiert. Die höchste Konzentration an p anzlichen Proteinen und somit von Sticksto ndet sich im Meristem der Knospen an der Sprossspitze und in den Blattachseln. Daher überrascht es nicht, dass diese gewöhnlich durch Knospenschuppen

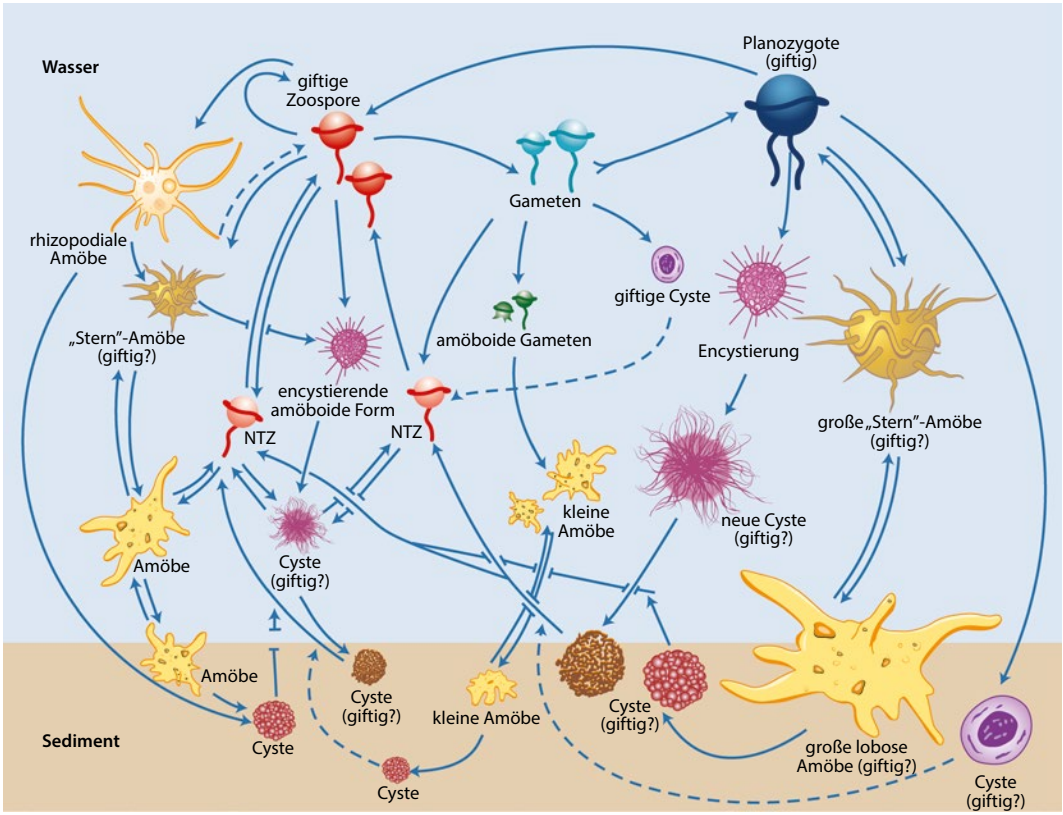


Abb. 3.23 Darstellung der Stadien des Lebenszyklus von *Pfiesteria*, einer zu den Dinoflagellaten gehörenden Gattung von Mikroorganismen, die in den Mündungsbereichen von Flüssen ins Meer vorkommt. In verschiedenen Stadien seines Lebenszyklus lebt dieser Dinoflagellat als Prädator von Bakterien, als Parasit an Fischen, als Destruent von toten Fischen oder betreibt als Autotropher Photosynthese. NTZ, nicht toxische Zoospore

gut geschützt sind und Herbivoren durch Dornen und Stacheln abgewehrt werden. Die Samen der P anzen sind gut verpackte, gewöhnlich getrocknete Reserven mit einem hohen Gehalt an Stärke, Ölen oder speziellen Speicherproteinen. Die stark zuckerhaltigen, eischigen Früchte halten P anzen als Ressourcen für Tiere bereit – sozusagen als Gegenleistung für die Verbreitung der Samen durch diese Tiere. Nur ein sehr geringer Anteil des p anzlichen Sticksto s wird für diese Belohnungen aufgewendet.

Um die Vielfalt verschiedener Nahrungsressourcen, die P anzen bieten, nutzen zu können, haben sich entsprechend zahlreiche unterschiedlich spezialisierte Mundwerkzeuge und Verdauungstrakte entwickelt. Besonders ausgeprägt ist diese Vielfalt bei den Schnäbeln von Vögeln und den Mundwerkzeugen der Insekten (Abb. 3.25).

Verwertung pflanzlicher Nahrung

Für einen Konsumenten unterscheidet sich ein P anzenkörper als Ansammlung von Ressourcen ganz erheblich von einem Tierkörper. Erstens sind P anzenzellen von **Zellwänden** aus Cellulose, Lignin und anderen Strukturkohlenhydraten umgeben. Diese sorgen für den hohen Fasergehalt der P anzen und tragen zum hohen Anteil an Kohlensto im Vergleich zu anderen Elementen bei. Die großen Mengen an xiertem Kohlensto machen P anzen potenziell zu reichhaltigen Energiequellen, obgleich sie nur einen geringen Proteingehalt aufweisen. Die überwiegende Mehrzahl aller Tierarten besitzt allerdings keine cellulolytischen und anderen Enzyme, die diese Verbindungen abbauen können: Damit sind diese als direkte Energiequellen für die meisten Herbivoren ziemlich

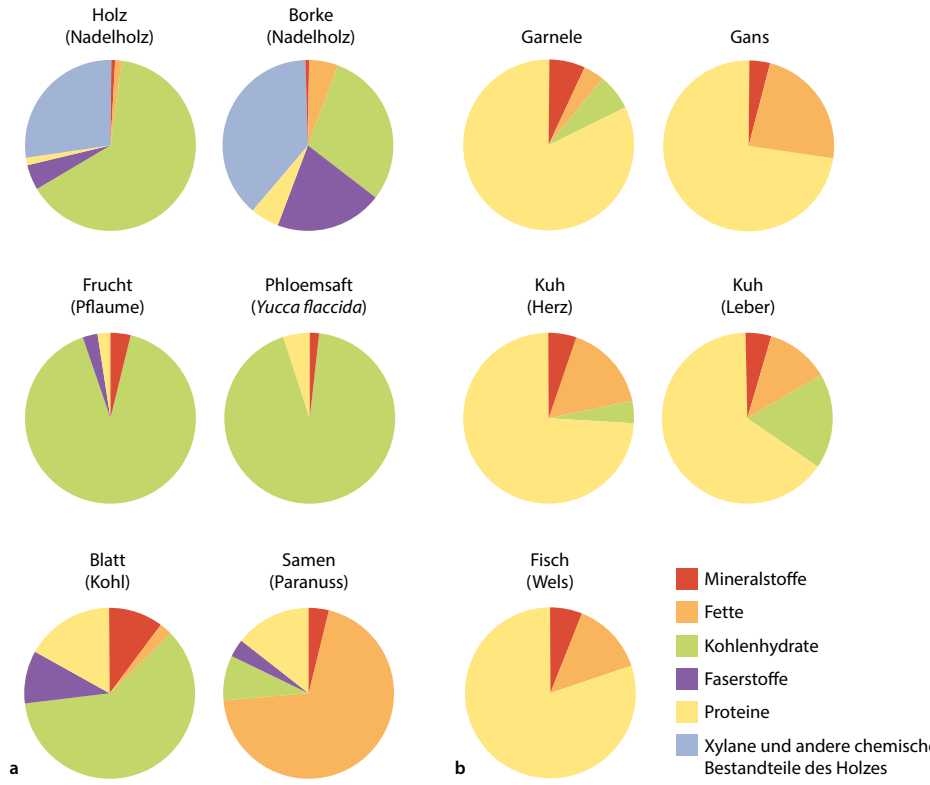


Abb. 3.24 Die Zusammensetzung verschiedener Pflanzen (**a**) und Tiere (**b**), die Herbivoren bzw. Carnivoren als Nahrungsressourcen dienen können. Man beachte, dass die verschiedenen Teile einer Pflanze sehr unterschiedlich zusammengesetzt sind, während verschiedene Tierarten und ihre Bestandteile einander bemerkenswert ähneln

nutzlos. Zudem verhindert das Zellwandmaterial von P anzen, dass die Verdauungsenzyme Zugang zum Inhalt der P anzenzellen bekommen. Damit die Verdauungsenzyme Zugang zum Zellinhalt erhalten, ist es als Vorstufe für die Verdauung unabdingbar, das weidende Säugetiere die P anzen kauen, der Mensch sie kocht oder Vögel sie in ihrem Kaumagen zermahlen. Carnivoren können ihre Nahrung dagegen einfach hinunterschlingen.

Viele Herbivoren machen das Fehlen eigener Enzyme zur Spaltung von Cellulose dadurch wett, dass sie in ihrem Verdauungstrakt eine **mutualistische** (für beide Seiten vorteilha e) Beziehung mit cellulolytischen Bakterien und Protozoen eingegangen sind, die über solche Enzyme verfügen. Viele herbivore Säugetiere besitzen mit ihrem Pansen (bisweilen auch dem Blinddarm) eine temperaturregulierte Kulturkammer für diese Mikroorganismen, die ständig mit bereits teilweise zerkleinertem P anzengewebe befüllt wird. Den Mikroorganismen wird Lebensraum und Nahrung zur Verfügung gestellt. Der herbivore „Wirt" pro tiert im Gegenzug von vielen größeren Nebenprodukten der mikrobiellen Fermentation (Gärung), vor allem von Fettsäuren, die er aufnehmen kann.

Im Gegensatz zu Pflanzen enthalten tierische Gewebe keine Strukturkohlenhydrate oder Fersto e, sind aber reich an Fetten und Proteinen. Das C/N-Verhältnis von p anzlichen Geweben liegt in der Regel über 40:1, o sogar noch weitaus höher. Dagegen wird bei Bakterien, Pilzen und Tieren nur selten ein Verhältnis von 8:1 überschritten. Die Herbivoren, welche die erste Stufe der Umwandlung von p anzlichen in tierische Körperbestandteile darstellen, verbrennen also in großem Umfang Kohlensto , weil sich das C/N-Verhältnis verringert. Kohlensto -reiche Verbindungen (Kohlendioxid und Fersto e)



Abb. 3.25 Beispiele für die Vielfalt spezialisierter Mundwerkzeuge von herbivoren Insekten. **a** Honigbiene mit einem zum Saugen geeigneten Rüssel (Glossa) (© Dr. Jeremy Burgess/Photo Researchers, Inc.). **b** Taubenschwänzchen mit noch viel längerem Saugrüssel (© Tony Emmet/Getty Images Inc.). **c** Heuschrecke mit großen, plattenartigen Kaumandibeln (© Darlyne A. Murawski/National Geographic Creative). **d** Rüsselkäfer mit kauenden Mundwerkzeugen ganz am Ende seines langen Rostrums (© Tim Shepherd/Getty Images Inc.). **e** Rosenblattlaus mit stechendem Saugrüssel (© Oxford Scientific/Getty Images Inc.)

bilden somit die Hauptabfallprodukte von Herbivoren. Carnivoren dagegen erhalten ihre Energie überwiegend aus den Proteinen und Fetten ihrer Beutetiere, sodass ihre Hauptausscheidungsprodukte sticksto altig sind.

Algen haben eine ganz andere Zusammensetzung als P anzen und bilden daher auch eine völlig andere Nahrungsressource. Weil das Wasser, in dem sie leben, sie trägt, besitzen sie beispielsweise kaum Strukturmaterialien. Somit bestehen sie größtenteils aus Chlorophyll, Enzymen und weiteren Proteinen, umgeben von einer Zellwand. Das erklärt auch ihr niedriges **C/N-Verhältnis**. Herbivoren, die sich von Algen ernähren, nehmen somit eine Nahrung mit viel höherem Proteingehalt zu sich, als solche, die Pflanzen fressen. Daher sind ihre Abfallprodukte kohlensto ärmer und sticksto reicher.

Selbst wenn man die pflanzlichen Strukturbestandteile außer Betracht lässt, ist das C/N-Verhältnis von P anzen im Vergleich zu dem anderer Organismen hoch. Blattläuse verscha en sich mit ihrem Saugrüssel direkten Zugang zum p anzliche Transportsystem, dem Phloem, und somit zum Inhalt der Zellen. Dadurch erlangen sie eine Ressource, die reich an löslichen Zuckern ist (s. Abb. 3.24a). Auf der Suche nach wertvollem Sticksto verwenden sie jedoch nur einen Teil dieser Energiequelle und scheiden den Rest als zuckerhaltigen Honigtau aus, der bei starkem Blattlausbefall wie Regen von den Bäumen tropfen kann. Für die meisten Herbivoren und Destruenten stellt der P anzenkörper eine überaus reiche Energie- und Kohlensto quelle dar. In der Regel sind es also andere Bestandteile der Nahrung, vor allem Sticksto , die sich limitierend auswirken.

Tiere als Nahrung

Die Körper verschiedener Tierarten weisen eine erstaunlich ähnliche Zusammensetzung auf (s. Abb. 3.24b). Bezogen auf das Gewicht bestehen keine großen Unterschiede im Gehalt an Proteinen, Kohlenhydraten, Fetten, Wasser und Mineralstoffen zwischen Raupen, Kabeljau, Regenwürmern, Garnelen oder Wild. Die Inhaltssto e mögen zwar

unterschiedlich zusammengesetzt sein und auch unterschiedlich schmecken, aber sie sind im Großen und Ganzen gleich. Zudem haben die unterschiedlichen Teile eines Tieres ebenfalls einen sehr ähnlichen Nährsto gehalt. Anders als Herbivoren bei Pflanzen müssen Carnivoren bei der Verdauung ihrer Nahrung keine schwierigen Probleme überwinden (auch ihre Verdauungsapparate unterscheiden sich nur unwesentlich). Ihre Schwierigkeiten bestehen vielmehr darin, ihre Beutetiere aus ndig zu machen, zu erbeuten und deren Abwehrmechanismen zu überwinden.

Abwehrmechanismen

Der Wert einer Ressource für einen Konsumenten wird nicht nur durch ihre Inhaltstoffe bestimmt, sondern auch dadurch, wie gut diese verteidigt werden. Es überrascht nicht, dass Lebewesen physikalische, chemische und morphologische Abwehrmechanismen sowie spezielle Verhaltensweisen entwickelt haben, um Angri e abzuwehren. Diese können beispielsweise dazu dienen, die Wahrscheinlichkeit zu verringern, einem Konsumenten überhaupt erst zu begegnen, und/oder die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, eine solche Begegnung zu überleben. Beispielsweise werden die stacheligen Blätter der Stechpalme (*Ilex aquifolium*) nicht von den Raupen des Eichenspinners (*Lasiocampa quercus*) gefressen. Entfernt man jedoch die Stacheln, so machen sich die Raupen ohne Zögern über die Blätter her. Zweifellos würde man bei entsprechenden Experimenten mit Füchsen als Räuber und von ihren Stacheln befreiten Igeln oder Stachelschweinen als Beute ähnliche Ergebnisse erzielen. Auch in kleinerem Maßstab gibt es Abwehrmechanismen: So sind viele P anzen von Epidermishaaren (Trichomen) bedeckt, die kleinere Prädatoren wie Blasenfüße (ripse) oder Milben von der Blattober äche fernhalten können (Abb. 3.26).

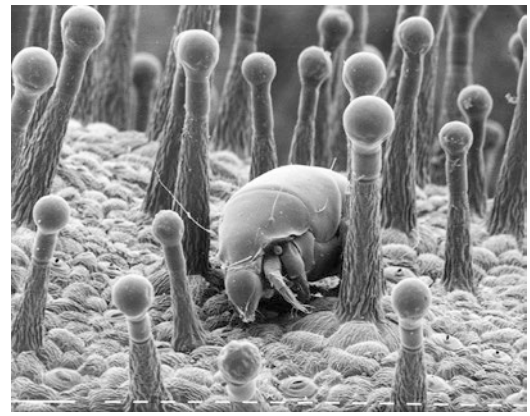


Abb. 3.26 Zwischen den schützenden Trichomen (Haaren) auf dem Blatt einer Primel (*Primula*) hat sich eine Milbe verfangen. Die Trichome tragen an der Spitze Kapseln, die mit einem reizenden, flüchtigen Öl gefüllt sind. Die weißen Balken am unteren Bildrand entsprechen jeweils 10 µm (mit freundlicher Genehmigung von C. J. Veltkamp)

Manche Ressourcen sind geschützt …

Jedes Merkmal eines Lebewesens, das bei seinem Fressfeind zu einem höheren Energieverbrauch führt, um dieses Lebewesen aufzuspüren und es zu überwältigen, stellt eine **Abwehr** (engl. *defense*) dar – sofern der Konsument deswegen weniger von ihm frisst. Aufgrund der dicken Schale einer Nuss muss ein Tier mehr Zeit dafür aufwenden, an eine bestimmte Menge verwertbarer Nahrung zu gelangen; dadurch werden letztendlich vielleicht weniger Nüsse gefressen. Wir haben bereits gesehen, dass die meisten grünen P anzen viele Energieressourcen in Form von Cellulose und Lignin enthalten. Daher sind vermutlich nur geringe Kosten damit verbunden, Samen mit Hülsen und Schalen zu umhüllen oder Sprosse mit verholzten Dornen zu bewehren, vorausgesetzt diese schützenden Gewebe enthalten nur recht wenig Protein, während das geschützte Gewebe sehr viel wertvoller und proteinreicher ist.

… oder werden verteidigt

P anzen, Tiere und sogar viele Algen und Bakterien verfügen über ein ganzes Arsenal von **chemischen Abwehrmechanismen** (engl. *chemical defenses*). Insbesondere im P anzenreich sind **sekundäre Pflanzenstoffe** (engl. *secondary chemicals*) weit verbreitet, die für die normalen biochemischen Synthesewege der P anzen o enbar keine Rolle spielen. Aber diese Verbindungen wehren Herbivoren ab. In Populationen von Weißklee (*Trifolium repens*) nden sich beispielsweise häufig einige Individuen, die bei Verletzung ihres Gewebes Cyanwassersto (Blausäure) freisetzen;

Tabelle 3.1 Die Ackerschnecke *Agriolimax reticulatus* ernährt sich von den Blättern des Weißklees (*Trifolium repens*). Es gibt Formen dieses Klees, die bei Beschädigung ihrer Zellen Cyanwasserstoff freisetzen. Die Schnecken fressen die Blätter zunächst nur an. Die Blätter der cyanogenen Formen verschmähen sie dann, während sie an den Blättern nicht cyanogener Formen weiterfressen. In einem Versuch wurden zwei Pflanzen (von jeder Form eine) gemeinsam in Plastikkübeln herangezogen. Anschließend ließ man die Schnecken in sieben aufeinanderfolgenden Nächten an den Pflanzen fressen. In der Tabelle aufgeführt ist jeweils die Anzahl der Blätter mit unterschiedlich starken Fraßschäden nach dem Schneckenfraß. + bzw. – geben die Abweichungen vom erwarteten Zufallswert an. Die Abweichungen vom Zufallswert sind signifikant ($p < 0{,}001$)

	Zustand der Blätter nach dem Schneckenfraß			
	nicht geschädigt	angefressen	bis zu 50 % des Blattes abgefressen	mehr als 50 % des Blattes abgefressen
cyanogene Pflanzen	160 (+)	22 (+)	38 (+)	9 (–)
nicht cyanogene Pflanzen	87 (–)	7 (–)	30 (+)	65 (+)

man spricht von cyanogenen Formen. Andere tun dies nicht und werden von Schnecken gefressen. Die cyanogenen Formen dagegen werden lediglich angefressen, danach aber verschmäht (Tab. 3.1).

Theorie der optimalen Abwehr: konstitutive und induzierbare Abwehr

Schädliche Pflanzenstoffe werden in zwei große Gruppen eingeteilt. Zur ersten Gruppe gehören **quantitative Wirkstoffe** – sie heißen so, weil sie in relativ hohen Konzentrationen ihre größte Wirkung entfalten. Sie machen die Gewebe, in denen sie enthalten sind, etwa voll entwickelte Eichenblätter, mehr oder weniger unverdaulich. Man spricht auch von einer **konstitutiven Abwehr** durch diese Sto e, weil sie in der Regel auch ohne Herbivorenfraß produziert werden. Die zweite Gruppe umfasst toxische oder **qualitative Wirkstoffe**. Sie sind selbst in geringen Mengen gi ig und können relativ rasch produziert werden, diese Form der Abwehr ist also meist **induzierbar** (engl. *inducible*): Das heißt, sie werden ausschließlich als Reaktion auf eine Beschädigung produziert und verursachen den Pflanzen somit geringere xe Kosten.

Die chemische Abwehr von Pflanzen unterscheidet sich von Art zu Art und auch von Gewebe zu Gewebe innerhalb eines pflanzlichen Individuums. Grob gesagt erlangen beispielsweise kurzlebige, ephemere Pflanzen allein schon durch ihr unvorhersehbares räumliches und zeitliches Auftreten einen gewissen Schutz vor Konsumenten. Daher müssen sie weniger in ihre Abwehr investieren als langlebigere Arten mit deutlich vorhersehbarem Vorkommen wie Waldbäume. Letztere sind über längere Zeiträume einer großen Zahl von Herbivoren ausgesetzt sind – und das ist auch genau der Grund, warum sie zumeist eher in eine konstitutive Abwehr investieren. Diese ist zwar kostenaufwendig, bietet den P anzen aber einen umfassenden Schutz. Ephemere P anzen dagegen bilden ihre induzierbaren Toxine eher nach Bedarf. Darüber hinaus kann man davon ausgehen, dass innerhalb eines p anzlichen Individuums die wichtigeren P anzenteile eher durch kostenintensive konstitutive Abwehr geschützt sind, die weniger wichtigen Teile eher von induzierbaren Toxinen (McKey 1979, Strauss et al. 2004). Bestätigt wird diese Vermutung beispielsweise durch eine Untersuchung an Wildvorkommen des Gartenrettichs (*Raphinus sativus*). Dabei setzte man einige Pflanzen den Raupen des Kleinen Kohlweißlings (*Pieris rapae*) aus, andere blieben zur Kontrolle unbeein usst (Abb. 3.27). Für die biologische Fitness von insektenbestäubten P anzen sind die Kronblätter (Petalen) bekanntlich von höchster Bedeutung. Dementsprechend waren die Konzentrationen toxischer Glucosinolate in den Kronblättern doppelt so hoch wie in den unbeschädigten Laubblättern. Die Konzentrationen blieben konstitutiv auf dem gleichen Niveau, unabhängig davon, ob die Kronblätter durch

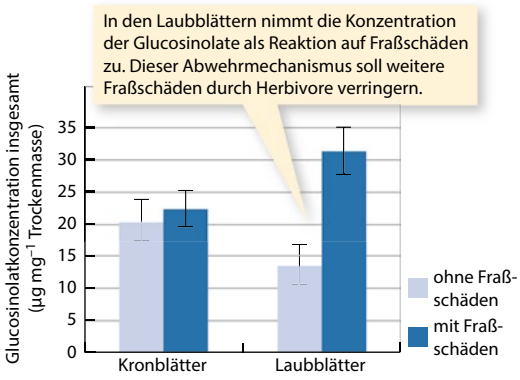


Abb. 3.27 Konzentrationen von Glucosinolaten (µg mg^{-1} Trockenmasse) in den Kronblättern und Laubblättern von wilden Vorkommen des Gartenrettichs (*Raphanus sativus*) nach Fraßschäden durch Raupen des Kleinen Kohlweißlings (*Pieris rapae*) und ohne Schädigung. Die Balken geben Standardfehler an (nach Strauss et al. 2004)

Raupen beschädigt waren oder nicht. Die Laubblätter haben dagegen sehr viel weniger direkten Ein uss auf die biologische Fitness, das heißt, eine starke Beschädigung dieser Blätter können die P anzen ertragen, ohne dass sich dies messbar auf ihren Fortp anzungserfolg auswirkt. Wie bereits erwähnt, waren die konstitutiven Konzentrationen der Glucosinolate gering. Nach einer Beschädigung der Laubblätter waren die – nun induzierten – Konzentrationen sogar höher als in den Kronblättern.

Chemische Abwehr bei Tieren

Tiere verfügen zu ihrer Verteidigung über mehr Optionen als P anzen, aber auch sie nutzen zum Teil chemische Verbindungen. Beispielsweise sondern einige Meeresschnecken, darunter die Kaurischnecken, Abwehrsekrete aus Schwefelsäure mit einem pH-Wert von 1 oder 2 ab. Andere Tiere, welche die chemische Abwehr ihrer pflanzlichen Nahrung unbeschadet ertragen, können diese Gi sto e sogar selbst speichern und zu ihrem eigenen Schutz nutzen. Ein klassisches Beispiel hierfür bildet der Monarchfalter (*Danaus plexippus*). Seine Raupen ernähren sich von Seidenp anzen (*Asclepias* sp.), die für Säugetiere und Vögel gi ige Herzglykoside enthalten. Die Monarchraupen können diese Gi e jedoch speichern, und diese sind selbst in den Imagines, den Schmetterlingen, noch nachweisbar. Hat ein Blauhäher (*Cyanocitta cristata*) eine solche Raupe gefressen, muss er sich he ig übergeben – und wird darau in, sobald er sich wieder erholt hat, sämtliche Monarchraupen gleich auf den ersten Blick verschmähen. Mit Kohlblättern aufgezogene Monarchraupen sind dagegen genießbar.

Chemische Abwehrsto e sind nicht gegen alle Konsumenten gleich wirkungsvoll. Was für manche Tiere unverträglich ist, kann für andere die bevorzugte oder sogar die einzige Nahrung sein. Viele Herbivoren, vor allem Insekten, haben sich auf eine oder wenige P anzenarten spezialisiert, deren spezielle Abwehrmechanismen sie überwunden haben. Zum Beispiel steuern Weibchen der Kleinen Kohli iege (*Delia radicum*) zur Eiablage ein Kohlfeld aus bis zu 15 m Entfernung gegen den Wind an. Angelockt werden sie vermutlich durch den Geruch hydrolysierter Glucosinolate, die für viele andere Arten gi ig sind.

Tarnung, Warnfärbung und Mimikry

Ein Tier ist für einen Prädator schwerer als Beute auszumachen, wenn es im Aussehen mit dem Untergrund verschmilzt, ein Muster aufweist, das seine Konturen auflöst, oder einem nicht als Nahrung infrage kommenden Bestandteil seiner Umgebung ähnelt. Ein anschauliches Beispiel für eine solche **Tarnung** oder **Krypsis** ist die grüne Färbung vieler Heuschrecken und Raupen (Abb. 3.28). Kryptische Tiere können äußerst schmackha sein, aber ihre morphologischen Merkmale und ihre Färbung sowie das Aufsuchen eines entsprechenden Untergrunds sorgen dafür, dass sie mit geringerer Wahrscheinlichkeit entdeckt und als Ressource genutzt werden. Im Gegensatz dazu verkünden gi ige oder gefährliche Tiere diese Eigenscha en häu g durch leuchtende, au ällige Farben und Muster (Abb. 3.28b). Diese Warnfärbung wird als **Aposematismus** bezeichnet. Der Monarchfalter (siehe weiter vorne) zeigt beispielsweise eine solch au ällige Färbung. Für einen Vogel ist bereits ein einziger Versuch, einen adulten Monarchfalter zu fressen, so eindrücklich, dass er in der Folge für eine ganze Zeit keinen weiteren startet. Allerdings eröffnet ein einprägsames Farbmuster eines ungenießbaren Beutetieres anderen Arten wiederum die Möglichkeit zur Täuschung. Für eine wohlschmeckende Beute ist es eindeutig vorteilha ,



Abb. 3.28 Schmetterlingsraupen veranschaulichen eine ganze Reihe von Abwehrstrategien: **a** Die Haare der Schwammspinnerraupe (*Lymantria dispar*) rufen Hautreizungen hervor (© Scott Camazine/Photo Researchers Inc.). **b** Aposematismus (eine Warnfärbung bei Ungenießbarkeit) bei der Raupe des Schwarzen Schwalbenschwanzes (*Papilio polyxenes*) (© Superstock/Alamy Limited). **c** Eine kryptische (durch Schutztracht getarnte) Eulenfalterraupe (Noctuidae) ahmt einen dürren Zweig nach (© John Concalosi/Getty Images Inc.). **d** Eine weitere Schwalbenschwanzraupe, deren Augenflecken echte Augen nachahmen und so potenzielle Feinde abschrecken (© Photo Researchers/Getty Images Inc.).

wenn sie eine ungenießbare Art nachahmt, also **Mimikry** betreibt. Auf diese Weise ahmt der wohlschmeckende Eisvogelfalter *Limenitis archhippus* den ungenießbaren Monarchfalter nach. Blauhäher, die gelernt haben, den Monarchfalter zu meiden, werden auch diesen Eisvogelfalter verschmähen – obwohl dieser gar nicht gi ig ist.

Verhalten

Durch ein Leben unter der Erde können Tiere wie Tausendfüßer oder Maulwürfe vermeiden, dass Räuber sie mittels ihres Geruchssinns aufspüren. Andere stellen sich tot (wie Opossums oder Afrikanische Borstenhörnchen) und verhindern damit das Auslösen der Tötungsreaktion bei ihren Feinden. Tiere, die sich bei Gefahr in dafür geschaffene Zufluchtsorte zurückziehen (wie Kaninchen und Präriehunde in ihre Baue oder Schnecken in ihre Gehäuse) oder sich einrollen und dabei emp ndliche Körperteile durch eine entsprechende Außen- äche schützen (wie Gürteltiere oder Igel), verringern dadurch die Wahrscheinlichkeit, erbeutet zu werden. Im Meer wandern viele Arten des Zooplanktons im Tagesverlauf in vertikaler Richtung in der Wassersäule: Tagsüber ziehen sie sich in dunklere Tiefen zurück und werden dadurch nicht so leicht zur Beute von Fischen, die sich optisch orientieren, nachts steigen sie dann zur Nahrungssuche wieder auf in ober ächennahe Wasserschichten, weil die Algen, von denen sie sich ernähren, hier in viel größerer Zahl vorkommen. Andere Tiere versuchen Gefahren durch Drohverhalten oder Abschreckung zu vermeiden (Abb. 3.28d). Ein Beispiel dafür ist die Schreckstellung von Tag- und Nachtfaltern, durch die sie unvermittelt Augen ecken auf ihren Flügeln zur Schau stellen. Das zweifellos häu gste Verhalten von Tieren, die Gefahr laufen, erbeutet zu werden, ist allerdings die Flucht.

3.4 Die Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz um Ressourcen

Ressourcen werden verbraucht. Das hat zur Folge, dass eine Ressource möglicherweise nicht in ausreichendem Maß verfügbar ist, um die Bedürfnisse aller Individuen einer Population zu befriedigen. Dann kann es unter den Individuen zur Konkurrenz um diese begrenzte Ressource kommen. Bei Konkurrenz zwischen Individuen derselben Art spricht man

von **intraspezifischer Konkurrenz** (engl. *intraspecific competition*).

Ausbeutung: Konkurrenten schöpfen gemeinsame Ressourcen aus

In vielen Fällen treten konkurrierende Individuen gar nicht direkt miteinander in Wechselwirkung. Vielmehr schöpfen sie Ressourcen aus, die allen zur Verfügung stehen. Heuschrecken mögen um Nahrung konkurrieren, aber eine Heuschrecke wird nicht direkt durch andere Heuschrecken beeinträchtigt, sondern eher dadurch, inwieweit diese die Menge der verfügbaren Nahrung verringern. Zwei Grasp anzen können konkurrieren und jede von ihnen kann wiederum durch die Gegenwart direkter Nachbarn beeinträchtigt werden, aber die Ursache für die Beeinträchtigung ist höchstwahrscheinlich, dass sich ihre Ressourcenverarmungszonen überlappen: Jede kann ihre Nachbarn durch Beschattung vor der einfallenden Sonnenstrahlung abschirmen und auch Wasser oder Nährsto e können in der Umgebung ihrer Wurzeln weniger leicht zugänglich sein als an Orten ohne benachbarte P anzen. Die Kurven in Abb. 3.29 zeigen zum Beispiel die Dynamik der Wechselwirkungen zwischen einer einzelligen Kieselalgenart und einer der von ihr benötigen Ressourcen, nämlich Silikat. Wenn die Dichte der Kieselalgen (Diatomeen) im Laufe der Zeit zunimmt, geht die Silikatkonzentration im Wasser zurück. Für die vielen dann vorhandenen Individuen steht somit weniger Silikat zur Verfügung als vorher für weniger Individuen. Diese Form der Konkurrenz, bei der die Konkurrenten nur indirekt über ihre gemeinsamen Ressourcen miteinander in Wechselwirkung treten, bezeichnet man als **Ausbeutungskonkurrenz** (engl. *exploitation*).

Interferenz

Jedoch können beispielsweise miteinander konkurrierende Geier auch direkt um den Zugang zu einem neu entdeckten Kadaver streiten. Individuen anderer Arten können um den Besitz eines Territoriums oder um den Zugang zu den Ressourcen innerhalb eines Territoriums kämpfen. Eine Seepocke, die sich auf einem Felsen ansiedelt, verwehrt diesen Platz einer anderen Seepocke. Dies bezeichnet man als **Interferenz** oder Interferenzkonkurrenz (engl. *interference competition*).

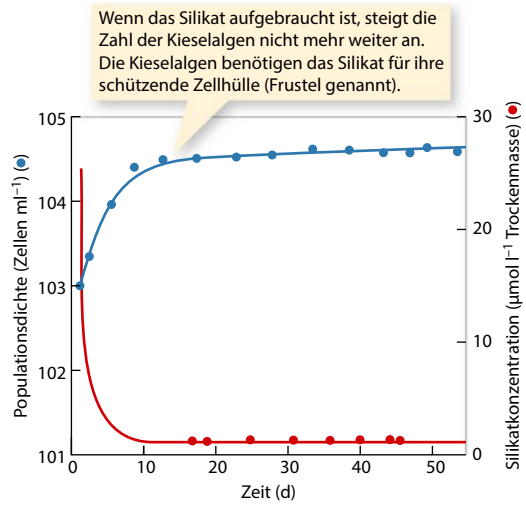


Abb. 3.29 Eine Population der im Süßwasser lebenden Kieselalge *Asterionella formosa* wurde in Kolben mit Kulturmedium angezogen. Diese Kieselalge nimmt während ihres Wachstums Silikat auf. Sobald die Silikatkonzentration auf ein sehr geringes Maß reduziert worden ist, stabilisiert sich die Kieselalgenpopulation (nach Tilmann et al. 1981)

Konkurrenz und demografische Parameter

Unabhängig davon, ob die Konkurrenz in Form von Ausbeutung, Interferenz oder einer Kombination aus beidem erfolgt, wirkt sie sich letztlich auf die demografischen Parameter der Konkurrenten aus: auf ihre Überlebensrate, ihre Wachstumsrate und ihre Reproduktionsrate – und zwar im Vergleich dazu, wie diese bei reichlich vorhandenen Ressourcen aussähen. Im typischen Fall führt Konkurrenz dazu, dass die einzelnen Individuen weniger Ressourcen aufnehmen, was wiederum verringerte individuelle Wachstums- und Entwicklungsraten nach sich zieht, vielleicht auch eine Reduktion der gespeicherten Reserven oder ein erhöhtes Risiko, einem Räuber zum Opfer zu fallen. Abbildung 3.30a zeigt den Anstieg der Mortalitätsrate bei Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) mit zunehmender Anzahl konkurrierender Fische bei unterschiedlichen Futtermengen. In Abb. 3.30b ist der Rückgang der Samenproduktion (also der „Geburtenrate“) des Büschel-Federschwingels (*Vulpia fasciculata*) bei zunehmender Dichte der Individuen dargestellt.

In der Realität ist intraspezifische Konkurrenz häu g eine sehr einseitige Angelegenheit: Ein

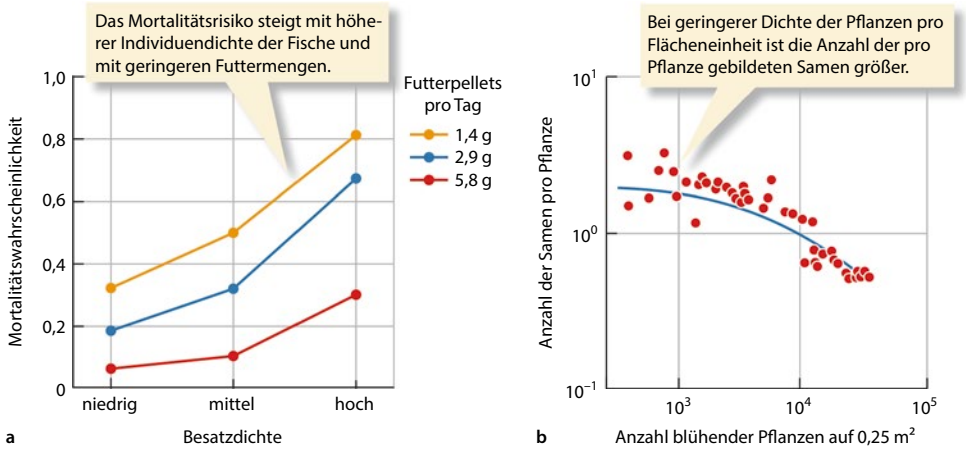


Abb. 3.30 **a** Mortalitätsrate von Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) bei Anzucht in unterschiedlichen Individuendichten (32, 63 und 127 Individuen pro m^2) und verschiedenen Futtermengen (1,4, 2,9, und 5,8 g Futterpellets pro Tag, jeweils gekennzeichnet durch die gelbe, blaue bzw. rote Linie) (nach Keeley 2001). **b** Die durchschnittliche Zahl der pro Pflanze des Büschel-Federschwingels (*Vulpia fasciculata*) gebildeten Samen bei unterschiedlicher Wuchsdichte (nach Watkinson und Harper 1978)

krä iger, früh gekeimter Sämling wird einen kümmerlichen, spät gekeimten beschatten und so unterdrücken. Ein größerer Geier wird einen kleineren in der Regel vertreiben. Die Konkurrenzstärke von Individuen beruht zum Teil auf einem günstigen Timing (wie bei dem früher gekeimten Sämling) oder auf zufälligen Ereignissen (ein Sämling keimt vielleicht in einer Senke, wo er mehr Wasser abbekommt als seine Nachbarn). Bisweilen weisen der Gewinner und der Verlierer genetische Unterschiede auf – in diesem Fall wirkt sich die Konkurrenz auf die natürliche Selektion aus.

Dichteabhängigkeit

Intraspezifische Konkurrenz wirkt sich für ein Individuum umso stärker aus, je dichter es von seinen Nachbarn umgeben ist – also, je mehr sich die Ressourcenverarmungszonen anderer Individuen mit seiner eigenen überlappen. Daher spricht man häu g davon, die Auswirkungen von intraspezi scher Konkurrenz seien **dichteabhängig**. Es ist allerdings anzuzweifeln, ob ein Lebewesen die Dichte seiner Population auf irgendeine Weise wahrnehmen kann. Es reagiert wohl eher auf die Auswirkungen zu großer Individuendichte in seiner unmittelbaren Umgebung.

Andererseits zeigte sich im Fall von *Vulpia* (Abb. 3.30b), dass bei geringen Dichten die Samenproduktionsrate pro Individuum (d.h. die Fruchtbarkeit oder Fekundität) **dichteunabhängig** war. Das bedeutet, die Fekundität war letztlich bei einer Dichte von 1000 P anzen pro 0,25 m² e ektiv genauso hoch wie bei einer Dichte von 500 P anzen pro 0,25 m². Es gibt also bei diesen Dichten keine Hinweise auf eine Beeinträchtigung von Individuen durch die Gegenwart von Artgenossen und damit auch keine Belege für eine intraspezi sche Konkurrenz. Steigt die Dichte jedoch noch weiter an, nimmt die Samenproduktionsrate pro Individuum immer stärker ab. Jetzt ist dieser E ekt dichteabhängig und kann als Anzeichen dafür dienen, dass bei diesen Dichten die Individuen unter intraspezi scher Konkurrenz leiden.

Konkurrenz und die Gesamtzahl an Überlebenden

Die Kurvenverläufe in Abb. 3.30 verdeutlichen: Mit zunehmender Dichte nimmt die Fekundität pro Individuum wahrscheinlich ab und die Sterblichkeit pro Individuum wahrscheinlich zu, was bedeuten würde, dass die Überlebensrate pro Individuum zurückgeht. Wie aber verhält es sich hinsichtlich der **Gesamtzahl** an Samen oder Eiern, die von Populationen bei unterschiedlichen Dichten produziert werden, oder der Gesamtzahl der Überlebenden? In manchen Fällen steigen die Fekundität insgesamt

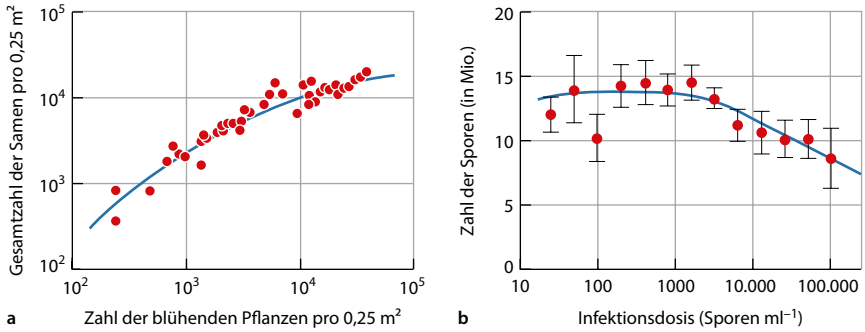


Abb. 3.31 **a** Unterkompensierender Effekt auf die Fekundität: Die Gesamtzahl der von *Vulpia fasciculata* produzierten Samen steigt mit zunehmender Dichte der Pflanzen weiter an (nach Watkinson und Harper 1978). **b** Bei einer Infektion des Planktonkrebses *Daphnia magna* mit unterschiedlichen Mengen von Sporen des Bakteriums *Pasteuria ramosa* war die Gesamtzahl der pro Wirt in der nächsten Generation produzierten Sporen bei geringeren Dichten dichteunabhängig (exakt kompensierend), ging jedoch bei höherem Dichteniveau mit zunehmender Dichte zurück (Überkompensierung). Standardfehler sind angegeben (nach Ebert et al. 2000)

oder die Zahl der Überlebenden in der gesamten Population weiter an, obwohl die Geburten- bzw. Samenproduktionsrate pro Individuum mit zunehmender Dichte zurückgeht. Wie aus Abb. 3.31a zu ersehen ist, galt dies für die P anzenpopulationen aus Abb. 3.30b – zumindest im Bereich der untersuchten Dichten. In anderen Fällen geht die Rate pro Individuum mit zunehmender Dichte so rapide zurück, dass die Fekundität insgesamt oder die Gesamtzahl der Überlebenden in der Population tatsächlich geringer werden, je größer die Zahl der beteiligten Individuen ist. Dies ist in Abb. 3.31b für die höchsten Dichten eines bakteriellen Parasiten des Planktonkrebses *Daphnia magna* (Großer Wasser oh) erkennbar. In wieder anderen Fällen können die Geburten- oder Sterberaten über den gesamten untersuchten Bereich dichteunabhängig sein (keine Konkurrenz). In diesem Fall steigt die Gesamtzahl der Geburten oder Überlebenden einfach weiter direkt proportional zur ursprünglichen Dichte an.

3.5 Umweltfaktoren, Ressourcen und ökologische Nische

Viele der Ideen in diesem Kapitel lassen sich letztendlich in dem Konzept der **ökologischen Nische** (engl. *ecological niche*) zusammenführen. Der Begri Nische wird hierbei jedoch häu g missverstanden und fälschlich zur Beschreibung des bestimmten Ortes benutzt, an dem ein Lebewesen vorkommt. Etwa in dem Satz: „Wälder bilden die (ökologische) Nische für Spechte." Streng genommen ist der Ort, an dem ein Lebewesen lebt, jedoch nicht seine Nische, sondern sein **Habitat**. Die ökologische Nische ist kein Ort, sondern vielmehr eine abstrakte Vorstellung: eine Zusammenfassung aller Toleranzbereiche und Bedürfnisse eines Lebewesens. Das Habitat von Darmmikroorganismen bildet der Verdauungstrakt eines Tieres, das einer Blattlaus kann ein Garten sein und das eines Fisches ein ganzer See. Jedes Habitat bietet jedoch mehrere unterschiedliche Nischen: Im Verdauungstrakt, im Garten oder im See leben noch viele andere Organismen mit ganz anderer Lebensweise. Die Nische eines Lebewesens gibt also eher an, wie es lebt, als, wo es lebt.

Die Nische eines Lebewesens wird durch seine Bedürfnisse und seine Toleranzen definiert

Das moderne Konzept der ökologischen Nische wurde 1957 von Hutchinson geprägt und bezieht sich darauf, wie Toleranzen und Bedürfnisse miteinander in Wechselwirkung stehen und dadurch bestimmen, welche Bedingungen und Ressourcen ein Individuum oder eine Art für seine bzw. ihre typische Lebensweise benötigt. Die Temperatur ist zum Beispiel ein Umweltfaktor, der das Wachstum und die Fortp anzung aller Individuen einschränkt,

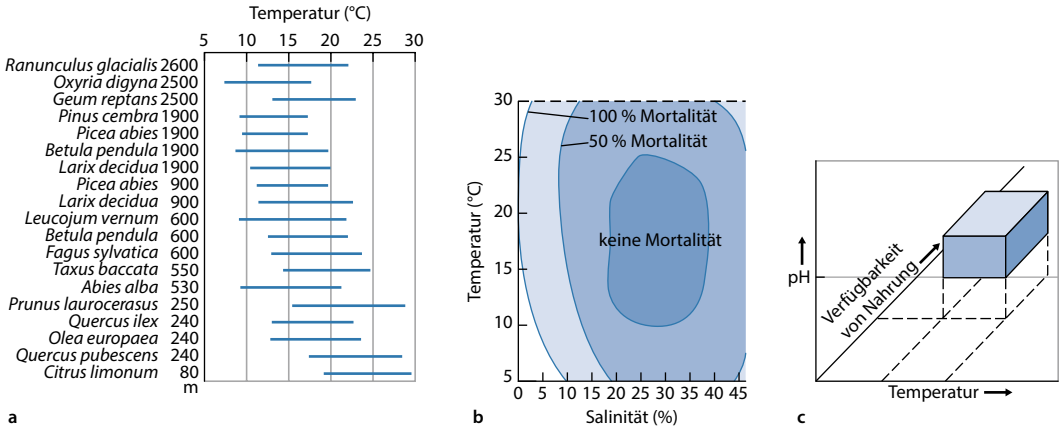


Abb. 3.32 **a** Eine einzelne Dimension einer Nische. Temperaturbereiche, in denen verschiedene Alpenpflanzen bei niedriger Strahlungsintensität (70 W m^{-2}) Nettophotosynthese betreiben können (nach Pisek et al. 1973). **b** Zwei Dimensionen der Nische der Garnele *Crangon septemspinosa*: Dargestellt ist die Sterblichkeit eitragender Weibchen in gut belüftetem Wasser für eine Bandbreite von Temperaturen und Salzgehalte (nach Haefner 1970). **c** Schematische Darstellung von drei Dimensionen der Nische eines aquatischen Lebewesens. Der dreidimensionale Nischenraum ist durch die Temperatur, den pH-Wert und die Verfügbarkeit von Nahrung festgelegt

aber verschiedene Organismen tolerieren unterschiedliche Temperaturbereiche. Dieser Bereich stellt eine Dimension der ökologischen Nische eines Lebewesens dar. Abbildung 3.32a zeigt, wie sich verschiedene P anzenarten in der Temperaturdimension ihrer Nische unterscheiden. Die Nische einer Art umfasst jedoch viele solcher Dimensionen: etwa ihre Toleranz gegenüber verschiedenen anderen Umweltfaktoren (relative Lu feuchtigkeit, pH-Wert, Windgeschwindigkeit, Strömungsgeschwindigkeit usw.) sowie den Bedarf an verschiedenen Ressourcen (Nährsto e, Wasser, Nahrung usw.). Die reale Nische einer Art muss also mehrdimensional sein.

Die ersten Stadien der Entstehung einer solchen mehrdimensionalen Nische lassen sich relativ leicht bildlich darstellen. Abbildung 3.32b veranschaulicht, wie zwei Dimensionen einer Nische (Temperatur und Salinität) gemeinsam eine zweidimensionale Fläche de nieren, die Teil der Nische der Garnele *Crangon septemspinosa* ist. Drei Dimensionen wie Temperatur, pH-Wert und Verfügbarkeit einer bestimmte Nahrung können einen dreidimensionalen Nischenraum de - nieren (Abb. 3.32c). Ein Diagramm einer realistischeren, multidimensionalen Nische kann man sich nur schwer vorstellen (und schon gar nicht zeichnen). Fachwissencha lich betrachten wir eine Nische heute als ***n*-dimensionalen Hyperraum** (engl. *n-dimensional hypervolume*), wobei *n* der Anzahl der Dimensionen entspricht, welche die Nische umfasst. Dennoch lässt sich das Konzept der ökologischen Nische einer Art durch die vereinfachte dreidimensionale Version gut veranschaulichen. Definiert wird die ökologische Nische durch die Grenzen, innerhalb derer eine Art leben, wachsen und sich fortp anzen kann – das ist zweifellos eher ein Konzept als ein Ort. Wie in späteren Kapiteln gezeigt wird, ist dieses Konzept zu einem Grundpfeiler der ökologischen Denkweise geworden.

Zusammenfassung

Umweltbedingungen

Unter Umweltbedingungen bzw. Umweltfaktoren versteht man die physikalisch-chemischen Eigenschaften der Umwelt wie Temperatur und Luftfeuchte. Sie können verändert, aber nicht verbraucht werden. Dagegen werden Ressourcen der Umwelt wie Nährstoffe und Nahrung von Lebewesen im Verlauf ihres Wachstums und ihrer Fortpflanzung verbraucht.

Bei den Reaktionen auf Umweltfaktoren lassen sich drei Verläufe unterscheiden. Beim ersten Typ wirken Extrembedingungen letal,

zwischen den beiden Extremen liegt ein Kontinuum günstigerer Bedingungen. Beim zweiten Typ wirkt sich ein Umweltfaktor nur bei hoher Intensität letal aus. Und beim dritten Typ benötigen Lebewesen einen Umweltfaktor in niedrigen Konzentrationen, in hohen wirkt er jedoch toxisch. Viele Umweltfaktoren stellen wichtige Stimuli für das Wachstum und die Entwicklung eines Organismus dar und bereiten ihn auf künftige Bedingungen vor.

Ressourcen für photosynthesebetreibende Organismen

Sonnenstrahlung, Wasser, mineralische Nährstoffe und Kohlendioxid sind allesamt wichtige Ressourcen für grüne Pflanzen, Algen und Cyanobakterien. Beim Verlauf der Kurve, die den Zusammenhang zwischen Photosyntheserate und Strahlungsintensität wiedergibt, zeigen sich große Unterschiede zwischen den Arten und zumeist eine optimale Abstimmung auf den jeweiligen Lebensraum des Organismus.

Heterotrophe und ihre Ressourcen

Das C/N-Verhältnis pflanzlicher Gewebe liegt deutlich über dem von Bakterien, Pilzen und Tieren. Daher steht Herbivoren, die sich von Pflanzen ernähren, in der Regel ein überreiches Angebot an Energie und Kohlenstoff zur Verfügung, limitierend ist dagegen häufig das Stickstoffangebot. Das C/N-Verhältnis von Algen ähnelt dem von Tieren. Daher erhalten Herbivoren, die sich von diesen autotrophen Organismen ernähren, proportional mehr Stickstoff und weniger Kohlenstoff als solche, die sich auf Pflanzennahrung spezialisiert haben.

Die Körper verschiedener Tierarten weisen eine erstaunlich ähnliche Zusammensetzung auf. Carnivoren bereitet weniger die Verdauung ihrer Nahrung Schwierigkeiten als ihre Beschaffung: Sie müssen ihre Beute ausfindig machen, fangen und deren Abwehrmechanismen überwinden.

Die Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Ressourcen

Individuen können indirekt miteinander konkurrieren: in Form einer Ausbeutungskonkurrenz um eine gemeinsame Ressource oder direkt durch Interferenz. Letztendlich wirkt sich Konkurrenz auf das Überleben, das Wachstum und die Fortpflanzung der Individuen aus. Je höher die Dichte einer Population aus Konkurrenten ist, desto größer sind in der Regel auch die Auswirkungen von Konkurrenz (Dichteabhängigkeit). Dennoch kann im Endergebnis die Gesamtzahl an Überlebenden oder an Nachkommen mit zunehmender Populationsdichte ansteigen, zurückgehen oder auf gleichem Niveau bleiben.

Umweltfaktoren, Ressourcen und ökologische Nische

Der Ort, an dem ein Organismus lebt, ist sein Habitat. Seine ökologische Nische ergibt sich aus der Summe seiner Toleranzbereiche und Bedürfnisse. Nach dem 1957 von Hutchinson formulierten, modernen Konzept stellt die ökologische Nische einen *n*-dimensionalen Hyperraum dar.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Diskutieren Sie, ob die folgende Aussage Ihrer Meinung nach richtig ist: „Ein Laie mag die Antarktis als einen extremen Lebensraum bezeichnen, ein Ökologe sollte sich davor aber hüten."
2. Worin unterscheiden sich Ektotherme und Endotherme und worin gleichen sie sich?
3. Beschreiben Sie, inwiefern bei Pflanzen die Anforderungen, die Photosyntheseleistung zu steigern und die Rate des Wasserverlustes zu senken, miteinander in Wechselwirkung stehen. Erläutern Sie weiterhin, welche Strategien verschiedene Pflanzentypen verfolgen, um ein Gleichgewicht zwischen diesen Anforderungen zu erreichen.

4. Erläutern Sie, warum verschiedene Algenarten mit unterschiedlichem Verhältnis von Oberfläche zu Volumen in verschiedenen aquatischen Ökosystemen mit unterschiedlichem Nährstoffgehalt dominieren.
5. Erklären Sie die Tatsache, dass die Gewebe von Pflanzen, Algen und Tieren ein so unterschiedliches C/N-Verhältnis aufweisen. Welche Konsequenzen haben diese Unterschiede?
6. Beschreiben Sie die verschiedenen Möglichkeiten, mit denen sich Tiere durch ihre Färbung vor Angriffen von ihren Feinden schützen.
7. Erklären Sie anhand von Beispielen die Gemeinsamkeiten und Unterschiede von Ausbeutung und Interferenz bei intraspezifischer Konkurrenz.
8. Was ist damit gemeint, wenn eine ökologische Nische als *n*-dimensionaler Hyperraum beschrieben wird?

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Erklären Sie anhand von Beispielen verschiedener Organismen, wie die verfügbare Wassermenge in den Habitaten der verschiedenen Lebewesen entweder die Umweltbedingungen für diese Organismen oder ihr Ressourcenlevel oder beides bestimmen kann.
2. Vergleichen Sie die Reaktionen von Lebewesen, die saisonale Schwankungen von Umweltfaktoren und Ressourcen tolerieren, mit denen von Lebewesen mit einer Vermeidungsstrategie. Geben Sie dazu jeweils Beispiele verschiedener Tier- und Pflanzenarten an.
3. Beschreiben und erklären Sie die Unterschiede im Bau der Wurzeln und Sprosse verschiedener Pflanzen.

Klima und die Biome der Erde

4.1 Die klimatischen Bedingungen auf der Erde – 116

4.2 Terrestrische Biome – 122

4.3 Aquatische Ökosysteme auf den Kontinenten – 136

4.4 Marine Biome – 143

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- erklären können, wie sich die unterschiedliche Erwärmung der Erdoberfläche durch die Sonne auf die Zirkulation der Luft in der Atmosphäre und des Wassers in den Meeren auswirkt und damit das Klima auf der Erde bestimmt.
- die entlang eines Temperatur- und Niederschlagsgradienten angeordneten terrestrischen Biome der Erde (wie tropische Regenwälder, Wüsten und Tundra) und ihre typischen Biota charakterisieren können.
- die Faktoren benennen können, die für die Funktionen von Fließgewässern, stehenden Gewässern und Feuchtgebieten wichtig sind, und verstehen, auf welche Weise diese Ökosysteme mit den sie umgebenden terrestrischen Lebensräumen in Verbindung stehen.
- die verschiedenen Biomtypen der Meere der Erde erläutern können, deren Nährstoffgehalt und Lichtzufuhr durch Meeresströmungen und eine charakteristische Durchmischung bestimmt werden.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_4

Das Klima der Erde wird bestimmt durch die unterschiedliche Erwärmung durch die Sonne, welche Auswirkungen auf die Luftzirkulation und die Meeresströmungen hat. Klimatische Bedingungen und Meeresströmungen resultieren wiederum in einer charakteristischen großräumigen Verteilung der Lebensgemeinschaften – Biome – auf den Kontinenten und in den Ozeanen. An Land sind die Biome entlang eines Temperatur- und Niederschlagsgradienten angeordnet, in den Meeren sorgt die Verfügbarkeit von Licht und Nährstoffen für eine abgestufte Strukturierung.

4.1 Die klimatischen Bedingungen auf der Erde

In ▶ Kap. 3 haben wir uns damit befasst, welche Auswirkungen Umweltfaktoren und Ressourcen auf einzelne Organismen haben. Nun begeben wir uns auf eine höhere Ebene und betrachten, wie sich Umweltbedingungen und Ressourcen im Zusammenspiel auf ganze Lebensgemeinscha en und Ökosysteme auswirken und wie diese Lebensgemeinscha en und Ökosysteme auf der Erde verteilt sind.

Das Klima spielt für die großräumige Verteilung der verschiedenen Typen von Lebensgemeinscha en und Ökosystemen an Land eine vorherrschende Rolle – kaum verwunderlich angesichts der Tatsache, dass es sowohl Umweltfaktoren als auch Ressourcen beein usst. In viel kleinerem Maßstab wirken lokale Faktoren wie der Bodentyp und sorgen für die Unterschiedlichkeit und Heterogenität von Lebensgemeinscha en und Ökosystemen. Man sollte sich also stets vor Augen halten, dass die Erdober äche selbst dann aus einem Mosaik unterschiedlicher Lebensräume bestünde, wenn die klimatischen Bedingungen überall identisch wären. Wie wir im Folgenden immer wieder sehen werden, treten für die Lebensgemeinschaften entscheidende Unterschiede auf ganz verschiedenen Ebenen auf und können global oder auch lokal sehr begrenzt sein. Für das Leben in den Meeren ist das Zusammenspiel von Wind und Meeresströmungen hinsichtlich der Verteilung der Ökosystemtypen ebenso bedeutend wie das Klima. Das liegt unter anderem daran, dass Wasser sehr effektiv Wärme absorbiert und Temperaturschwankungen abpu ert. Daher fallen die Temperaturunterschiede in den Meeren weitaus geringer aus als an Land. Hingegen beein usst der Niederschlagsgradient, dem für das Leben an Land so große Bedeutung zukommt, das Leben in den Ozeanen natürlich kaum.

Das Klima beeinflusst das Leben, aber was steuert das Klima?

Auf der höchsten Ebene ergibt sich die geografische Verteilung der Lebensgemeinscha en auf den Landmassen der Erde vor allem aufgrund der klimatischen Bedingungen. Das Klima wird wiederum zum Ersten durch die unterschiedliche Erwärmung des Planeten durch die jeweilige Sonneneinstrahlung und zum Zweiten durch die Wechselwirkung der Atmosphäre mit den Meeren und mit Gebirgszügen gesteuert. Zum Zeitpunkt der Tag-und-Nacht-Gleiche im September und März tri die Sonneneinstrahlung am Äquator genau im Winkel von 90° auf die Erde, weiter nördlich und südlich hingegen ist der Winkel zunehmend acher. Infolgedessen erreicht in den Tropen pro Flächeneinheit sehr viel mehr Sonnenstrahlung die Erdoberfläche und bewirkt hier eine stärkere Erwärmung (◘ Abb. 4.1). Diese stärkere Au eizung führt zu höheren Temperaturen am Äquator. Aber die Wärme akkumuliert dort nicht. Sie wird vielmehr umverteilt auf die gemäßigten und polaren Regionen des Planeten, und zwar durch die Bewegung von Lu massen in der Atmosphäre (rund 60 % der Umverteilung) oder von Wassermassen, den Meeresströmungen, in den Ozeanen (die übrigen 40 %).

Die Umverteilung der Wärme durch Bewegung von Luftmassen in der Atmosphäre

Besonders bedeutend für die klimatischen Verhältnisse, die wir auf der Erdober äche beobachten, ist die Ausbreitung der Wärme in der Atmosphäre. Am Äquator steigt die erwärmte Lu in die Atmosphäre auf und kühlt sich dabei ab. In einer Höhe von 10–15 km über der Erdober äche beginnt sie sich nach Norden und Süden auszubreiten. Die aufgestiegenen Lu massen werden dann von anderen weiter aus dem Norden oder Süden

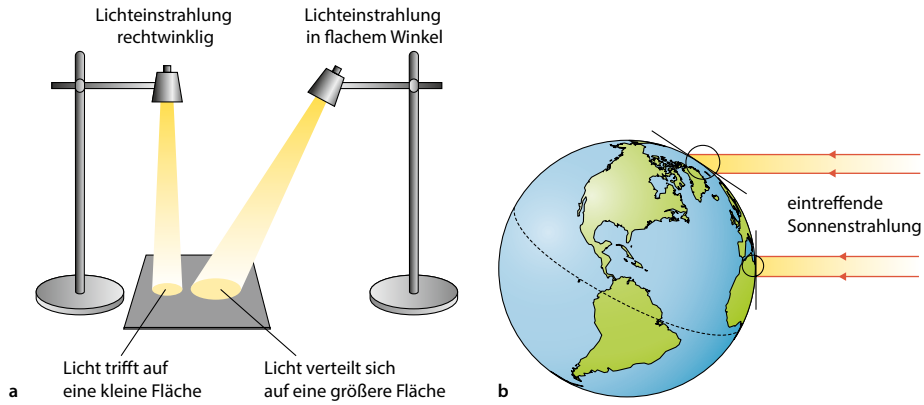


Abb. 4.1 Wenn Licht in flachem Winkel auf eine Oberfläche trifft, ist die Lichtintensität pro Flächeneinheit geringer **(a)** als bei einem steileren Winkel. Das gilt auch für die auf die Erdoberfläche treffende Sonnenstrahlung **(b)**. Das hat unter anderem zur Folge, dass die Erwärmung durch die Sonne am Äquator höher ausfällt als in niedrigeren Breiten

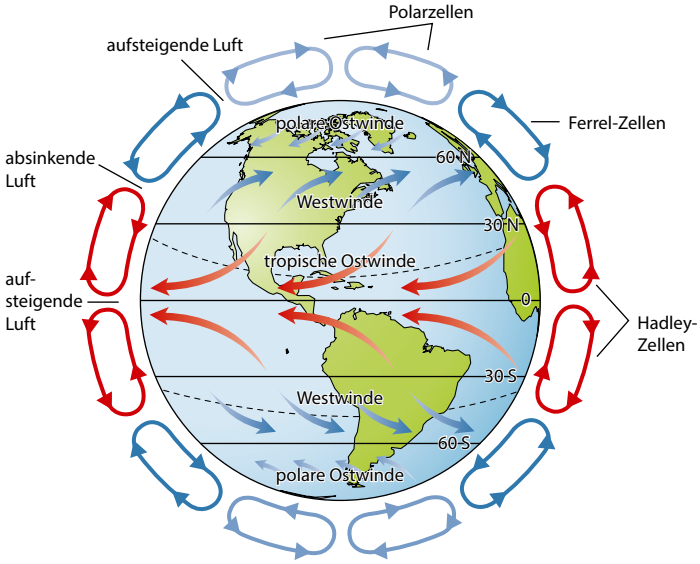


Abb. 4.2 Die Umverteilung der Wärme über die Erde erfolgt über die Hadley-, die Ferrel- und die Polarzellen. Durch die Hadley-Zellen wird Wärme vom Äquator weg-, durch die Polarzellen zu den Polen hin transportiert. Die Ferrel-Zellen entstehen durch die Wechselwirkungen der Hadley- und Polarzellen. Aufgrund der Corioliskraft werden die oberflächennahen Winde der Hadley-, Ferrel- und Polarzellen auf der Nordhalbkugel nach rechts und auf der Südhalbkugel nach links abgelenkt. Infolgedessen herrschen in den Tropen und in den Polargebieten überwiegend Ostwinde vor, in gemäßigten Breiten dagegen Westwinde

ersetzt, die ober ächennah zum Äquator strömen und am Boden für Winde und andere Wetterphänomene sorgen. Sobald die Lu in 10–15 km Höhe Breiten um etwa 30° nördlicher bzw. südlicher Breite erreicht hat, sinkt sie wieder zur Erdober äche ab und ersetzt dort die Lu massen, die ober ächennah zum Äquator geströmt sind. Damit vervollständigt sich ein Luftkreislauf, den man als **Hadley-Zelle** bezeichnet (Abb. 4.2).

Näher an den Polen herrschen ähnliche Luftzirkulationen vor, die **Polarzellen**. Angetrieben werden diese durch wärmere Luftmassen, die bei

etwa 60° nördlicher und südlicher Breite aufsteigen, und Lu massen, die an den Polen absinken. Wie bei den Hadley-Zellen strömen die Lu massen bei den Polarzellen der Nordhalbkugel ober ächennah nach Süden, in größerer Höhe nach Norden (auf der Südhalbkugel ist es umgekehrt). Zwischen den Hadley-Zellen und den Polarzellen liegt eine komplexere Mischzone. Hier strömen verschiedene Lu massen vom 30. zum 60. Breitengrad im Allgemeinen bodennah. Den Antrieb für diese als **Ferrel-Zelle** bezeichnete Zirkulation bilden Hadley- und Polarzellen in Wechselwirkung.

Die Corioliskraft lenkt Winde nach Osten und Westen ab

Die Erdrotation wirkt sich auf die Bewegung der Lu massen an der Erdober ache aus. Mit zunehmender Nähe zum Äquator bewegt sich ein Objekt (Luftmassen eingeschlossen) an der Erdoberfläche schneller als ein Objekt weiter nördlich oder südlich. Das liegt ganz einfach daran, dass der Erdumfang am Äquator größer ist (Abb. 4.3). Beispielsweise dreht sich eine Lu masse in Ithaca im US-Bundesstaat New York (42,6° N) oder auch Rom (41,5° N) mit nur etwa 75 % der Rotationsgeschwindigkeit eines Objekts am Äquator. Wenn die Lu masse Richtung Süden zum Äquator strömt, bewegt sich somit die darunterliegende Bodenober- ache schneller nach Osten als die Lu masse, weil deren ostwärts gerichtete Geschwindigkeit am Ausgangspunkt in Ithaca festgelegt wird. Infolgedessen bewegt sich die Lu masse relativ zur Erdober ache nicht nur nach Süden, sondern wird auch ein wenig nach Westen abgelenkt. Dies ist die Wirkung der **Corioliskraft**. Sie steht in Wechselwirkung mit den Hadley-, Ferrel- und Polarzellen und steuert die durchschnittliche Windrichtung der bodennahen Winde auf der Erde: zwischen dem Äquator und dem 30. nördlichen und südlichen Breitengrad von Osten nach Westen, zwischen dem 30. und 60. nördlichen und südlichen Breitengrad von Westen nach Osten und zwischen dem 60. nördlichen und südlichen Breitengrad und den Polen wieder von Osten nach Westen (Abb. 4.2).

Aufsteigende und absinkende Luftmassen und Niederschlagsverteilung

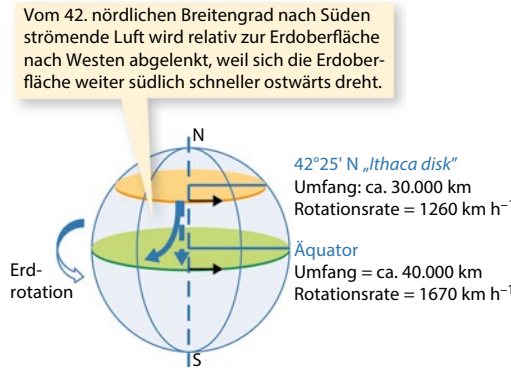


Abb. 4.3 Die Corioliskraft bewirkt, dass die Luft von etwa dem 42. nördlichen Breitengrad zum Äquator strömt

Das Aufsteigen und Absinken der Lu massen hat tiefgreifende Auswirkungen auf die Verteilung der Niederschläge auf der Erdoberfläche. Beim Aufsteigen der Lu in die Atmosphäre nimmt der Lu - druck mit zunehmender Höhe rasch ab. Nach der **allgemeinen Gasgleichung** ist die Temperatur eines Gases bei konstantem Volumen proportional zu seinem Druck. Somit sinkt die Temperatur mit abfallendem Druck in den aufsteigenden Lu massen der Hadley- und Polarzellen. Kalte Lu kann nicht so viel Feuchtigkeit speichern. Wenn also warme und feuchte Lu aufsteigt – wie es insbesondere am Äquator der Fall ist, wo die Lu zu Beginn besonders viel Feuchtigkeit enthält, aber auch nahe dem 60. nördlichen und südlichen Breitengrad –, kondensiert diese Feuchtigkeit und kehrt als Niederschlag auf die Erde zurück. Andererseits wird die absinkende Lu am 30. Breitengrad und an den Polen – die beim Aufsteigen bereits einen Großteil ihrer Feuchtigkeit wieder verloren hat – mit steigendem Lu druck und zunehmender Temperatur noch trockener. Dies führt letztendlich zu relativ hohen Niederschlagsraten in Äquatornähe sowie recht trockenen Regionen in den Bereichen nördlich und südlich des 30. Breitengrades auf beiden Halbkugeln. In den Gebieten nördlich und südlich des 60. Breitengrades fallen wieder große Niederschlagsmengen, an den Polen dagegen sind sie ziemlich gering (Abb. 4.4). Daher nden sich beispielsweise die meisten der großen Wüstengebiete der Erde wie die Sahara, die Kalahari, die Mojave- und die Sonorawüste im Bereich des 30. nördlichen bzw. südlichen

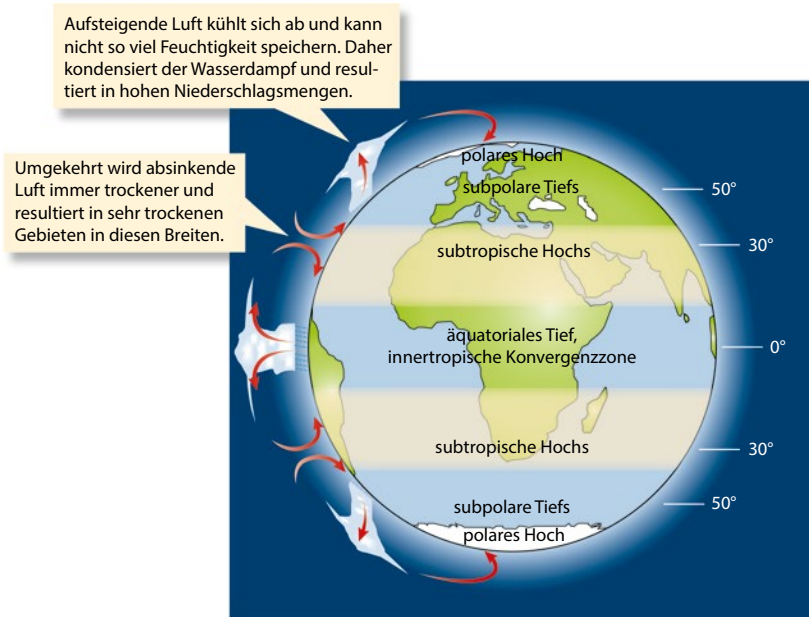


Abb. 4.4 In der Atmosphäre aufsteigende Luft kühlt sich ab, absinkende Luft erwärmt sich. Da kalte Luft nicht so viel Feuchtigkeit aufnehmen kann wie warme, kondensiert in den Bereichen aufsteigender Luft Wasserdampf und führt zu hohen Niederschlagsmengen. Umgekehrt wird absinkende Luft immer trockener und resultiert letztlich in sehr trockenen Gebieten auf der Erde

Breitengrades. Natürlich handelt es sich hierbei um eine idealisierte Beschreibung, die tatsächliche Verteilung der Klimamuster ist aus unterschiedlichen Gründen, auf die wir im Folgenden noch eingehen werden, sehr viel komplexer.

Für Komplexität sorgt beispielsweise die Saisonalität, verursacht durch die veränderte **Neigung der Erdachse** (engl. *tilt of the earth axis*) relativ zur Sonne im Laufe der jährlichen Umlau ahn der Erde um die Sonne. Zwischen der Tag-und-Nacht-Gleiche im März und September, wenn die Sonne senkrecht über dem Äquator steht, ist die nördliche Hemisphäre stärker zur Sonne geneigt als die Südhalbkugel (zwischen September und März ist es umgekehrt). Der nördlichste Breitenkreis, an dem die Sonne zur Mittagszeit im rechten Winkel auf die Erdober äche tri , ist zur Sommersonnenwende im Juni erreicht. Da die Strahlung bei hoch stehender Sonne steil auf die Erdober äche tri und der Energieeintrag pro Fläche relativ groß ist, wird die nördliche Hemisphäre in dieser Zeit stärker erwärmt als die südliche. Durch diese jahreszeitlichen Schwankungen in der Wärmeverteilung verschieben sich die Hadley-Zellen von ihrer Position bei der Tag-und-Nacht-Gleiche nach Norden bzw. Süden. Entsprechend verschieben sich die Regionen mit den meisten bzw. wenigsten Niederschlägen.

Ein weiterer Faktor ist der Ein uss von Gebirgszügen. Auf der windzugewandten Seite von Gebirgen, auf die die vorherrschenden Winde tre en – also auf der Ostseite zwischen dem Äquator und dem 30. Breitengrad sowie zwischen dem 60. Breitengrad und den Polen bzw. auf der Westseite zwischen dem 30. und 60. Breitengrad – steigen die Lu massen auf, um die Gebirge zu überwinden. Dabei kühlen sie sich ab und geben ihre Feuchtigkeit ab. Auf der windabgewandten Seite der Gebirge ist die absinkende Lu dann sehr trocken und es entsteht ein sogenannter **Regenschatten** (engl. *rain shadow*; Abb. 4.5). Einige der extremsten Wüstengebiete der Erde wie das kalifornische Death Valley (das Tal des Todes) entstanden auf diese Weise. Dagegen haben sich auf der windzugewandten Seite vieler Gebirgszüge durch die unglaublichen Niederschläge in Form von Regen oder Schnee Regenwälder gebildet, etwa am Kaskadengebirge im Nordwesten der USA.

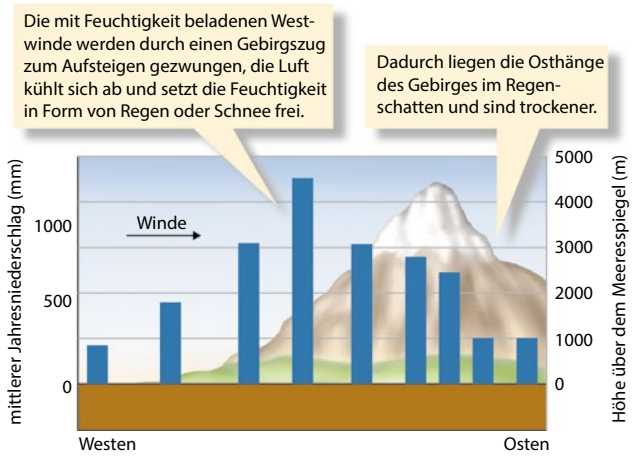


Abb. 4.5 Der typische Einfluss der Topografie auf die Niederschläge (Balken des Histogramms) zwischen dem 30. und 60. Breitengrad (nach Audesirk und Audesirk 1996)

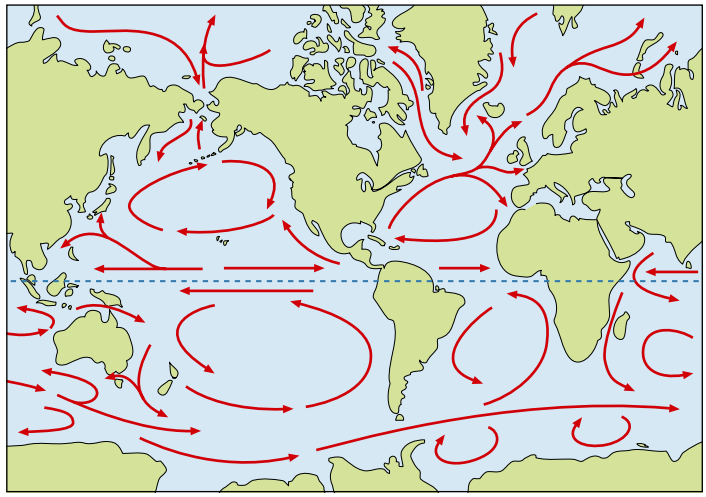


Abb. 4.6 Der Verlauf der wichtigsten Meeresströmungen. Aufgrund der Corioliskraft verläuft das allgemeine Zirkulationsmuster auf der Nordhalbkugel im Uhrzeigersinn und auf der Südhalbkugel gegen den Uhrzeigersinn. Das wirkt sich auf die klimatischen Verhältnisse auf den Kontinenten aus (nach Audesirk und Audesirk 1996)

Die Umverteilung von Wärme durch Meeresströmungen

Auch Meeresströmungen wirken sich tiefgreifend auf die klimatischen Verhältnisse aus. Durch die Umverteilung der Wärme können sie nicht nur das Klima über den Ozeanen selbst beein ussen, sondern auch über weiten Teilen der Kontinente, die an Meeres- ächen angrenzen oder auf der windabgewandten Seite davon liegen. Auf der Südhalbkugel verfrachten Meeresströmungen kaltes Wasser aus der Antarktis entlang der Westküsten der Kontinente und verteilen wärmeres Wasser aus den Tropen entlang ihrer Ostküsten (Abb. 4.6). Im Nordatlantik strömt der Golfstrom entlang der Ostseite Nordamerikas nordwärts und sorgt nicht nur an der nordamerikanischen Ostküste für ein gemäßigtes Klima, sondern bringt zudem warme und feuchte Lu bis weit in den Atlantischen Ozean und beein usst dadurch sogar das Klima in Westeuropa.

Die oberflächennahen Meeresströmungen werden unter anderem durch die vorherrschenden Winde angetrieben und unterliegen wie die Winde selbst den Ein üssen der Corioliskra . Unterschiede in der Dichte des Wassers in den Weltmeeren tragen ebenfalls nicht unwesentlich zum Verlauf und zur Stärke der Strömungen bei, das gilt auch für ober- ächennahe Strömungen. Mittlerweile gibt es einige Hinweise darauf, dass die globale Erwärmung diese dichteabhängige Zirkulation in den Meeren verändern könnte (► Exkurs 4.1).

Exkurs 4.1 Aktueller ÖKOnflikt

Die thermohaline Zirkulation und die Klimaerwärmung

Die Weltmeere sind ein kontinuierlicher Wasserkörper. Wie bei allen Flüssigkeiten gilt auch hier: Weltweit sinkt Wasser höherer Dichte tendenziell ab, Wasser geringerer Dichte steigt auf. Das Wasser in den nördlichen Teilen des Nordatlantiks zeichnet sich durch eine ungewöhnlich hohe Dichte aus, weil es erstens in den nördlichen Breiten abkühlt und zweitens einen relativ hohen Salzgehalt aufweist. Dieser ergibt sich, weil hier eine größere Wassermenge verdunstet, als durch Niederschläge und Flüsse zugeführt wird. Infolgedessen sinkt dieses Wasser ab. Ersetzt wird es durch Wasser, das von Süden nahe der Oberfläche hierher strömt (◘ Abb. 4.7). Die nach Norden in den Atlantik strömenden Wassermassen stammen aus den Tropen, aus dem Indischen und Pazifischen Ozean, und fließen auf dem Weg zum Nordatlantik durch den Südatlantik. Durch diese Bewegung gelangt warmes Wasser in den Nordatlantik. Sie bildet den Hauptantrieb für den Golfstrom und sorgt dafür, dass bis weit in den Norden Europas ein gemäßigtes Klima herrscht. Das nordatlantische Tiefenwasser gelangt als Tiefenströmung durch den Südatlantik in den Indischen und Pazifischen Ozean. Dort steigt es dann wieder an die Oberfläche auf und ersetzt die Wassermassen, die als Oberflächenströmung zum Nordatlantik geflossen sind. Man spricht von einer **globalen thermohalinen Zirkulation**, umgangssprachlich bisweilen auch von einem „globalen Förderband" (engl. *global conveyor belt*). Diese Zirkulation ist für die Umverteilung der Wärme auf der Erde von zentraler Bedeutung. Ebenso leistet sie einen wichtigen Beitrag dazu, die anthropogenen globalen Veränderungen abzumildern. Das kalte Wasser des Nordatlantiks absorbiert vor dem Absinken große Mengen Kohlendioxid aus der Atmosphäre. Nach dem Absinken bleibt dieses Kohlendioxid jahrhundertelang im Tiefenwasser gebunden und wird erst wieder freigesetzt, wenn dieses Wasser zurück an die Oberfläche gelangt (► Kap. 12).

Diese Zirkulation könnte sich aufgrund der globalen Erwärmung verlangsamen, so befürchten Klimatologen. Tatsächlich gibt es Hinweise darauf, dass dies bereits begonnen hat. In einem 2005 von Wissenschaftlern des UK National Oceanography Centre in Southampton in der Zeitschrift *Nature* veröffentlichten Artikel (Bryden et al. 2005) wird von einer 30 %-igen Verlangsamung zwischen 1957 und 2004 berichtet. Für diesen Zeitraum wurden Geschwindigkeitsmessungen der Meeresströmungen verglichen. Man befürchtet, dass sich der Salzgehalt und damit die Dichte des Wassers im Nordatlantik künftig verringern werden. Und zwar deswegen, weil durch das Abschmelzen des arktischen Meereises und der Gletscher in Grönland sowie den zunehmenden Eintrag von Wasser durch Flüsse in Sibirien in das Nordpolarmeer Wassermassen aus dem Polarmeer wohl zum Teil in den Nordatlantik gelangen werden. Dichteunterschiede zwischen dem Nordatlantik und dem tropischen Oberflächenwasser aus dem Indischen und Pazifischen Ozean bilden aber die Grundlage für Intensität der thermohalinen Zirkulation. Daher ist damit zu rechnen, dass sich durch die Wasserzufuhr und damit Verringerung von Dichte und Salzgehalt die gesamte globale Strömung verlangsamt. Das hätte einschneidende Konsequenzen für die globalen Klimaverhältnisse. Auch die Abmilderung der globalen Erwärmung durch die Aufnahme von Kohlendioxid durch das Meerwasser würde erheblich eingeschränkt.

Ein Kritikpunkt wurde gegenüber dem 2005 in Nature *publizierten Artikel vorgebracht: Die gemessene Verlangsamung der thermohalinen Zirkulation über die Jahrzehnte war kaum statistisch signifikant (► Exkurs 3.1). Eigentlich kaum erstaunlich, wenn man bedenkt, wie schwierig es ist, die Geschwindigkeit von Strömungen im Maßstab ganzer Meere zu messen. Was würden Sie einem Verwandten oder Freund entgegnen, der meint, „ich mache mir keine Sorgen über Klimawandel und irgendwelche abstrakten Vorstellungen zu Veränderungen in den Ozeanen, solange die wissenschaftlichen Erkenntnisse nicht stichhaltiger und überzeugender sind"?*

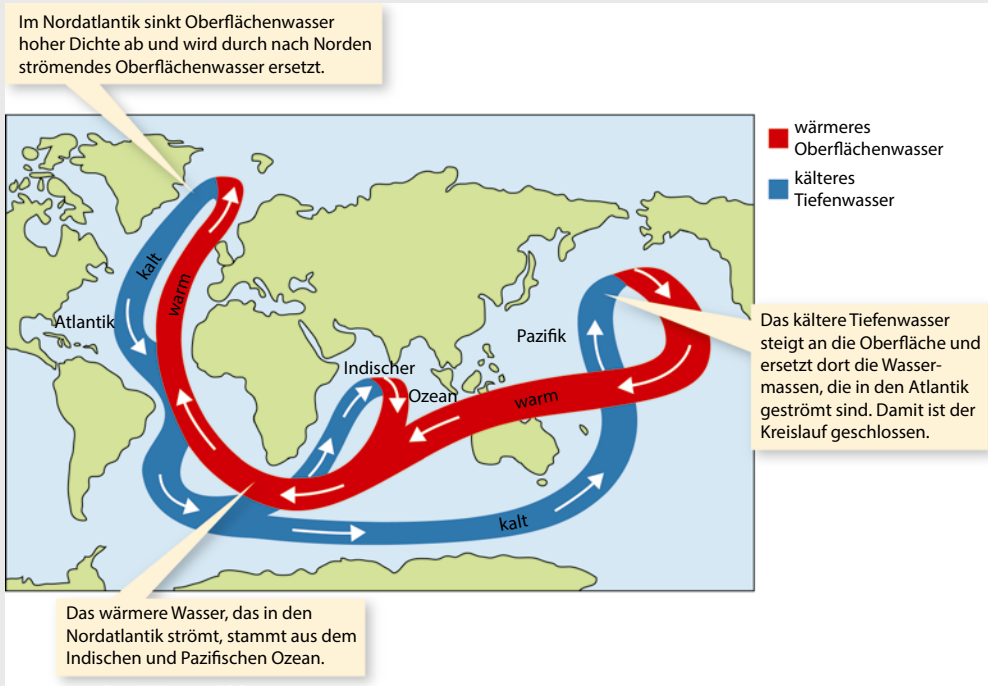


Abb. 4.7 Die thermohaline Zirkulation – auch als „globales Förderband" bekannt – transportiert Wassermassen durch die Meere der Welt. Dabei kommt es zu einer Umverteilung der Wärme. Oberflächenströmungen sind rot dargestellt, Tiefenströmungen blau. Den Antrieb für diese Wasserbewegungen bilden Dichteunterschiede

4.2 Terrestrische Biome

Die vielfältigen Ein üsse auf die Klimabedingungen lassen auf der Erdober äche ein Mosaik aus trockenen, feuchten, kalten und warmen Klimaten entstehen. Dabei kommt es zu enormen Unterschieden der jährlichen Niederschlagsmengen, wie aus Abb. 4.8 zu ersehen ist. In diesem Mosaik haben sich charakteristische terrestrische Tier- und P anzengemeinschaften herausgebildet, jeweils entsprechend der vorherrschenden Kombination aus Temperatur und Niederschlägen. Bei einer Reise um die Welt tri man immer wieder auf charakteristische Regionen mit bestimmten Vegetationstypen wie Wüsten, Savannen und Regenwälder. Ökologen bezeichnen diese als **Biome** (engl. *biomes*). Diese ähneln einander und zeichnen sich durch ähnliche Anpassungen an die Umwelt aus. Doch sind die molekulargenetische Entwicklung sowie die Evolution, die beispielsweise in den Wüsten im Südwesten Amerikas und den Wüsten Asiens, Afrikas oder Australiens zur heutigen Vegetation geführt haben, sehr unterschiedlich. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, dass säuberlich getrennte Schubladen und scharf abgegrenzte Kategorien nur der Zweckmäßigkeit geschuldet sind und nicht der Realität in der Natur entsprechen. Biome sind innerhalb ihrer hypothetischen Grenzen nicht homogen. Jedes Biom weist abhängig von der lokalen Topogra e und der Geologie Abstufungen physikalisch-chemischer Bedingungen auf. Innerhalb des globalen Mosaiks gibt es also weitere Mosaike in immer kleinerem Maßstab. Die Lebensgemeinschaften aus P anzen und Tieren, die in den verschiedenen Teilen dieses heterogenen Flickenteppichs vorkommen, können sehr unterschiedlich sein.

In Abb. 4.9a sind die verschiedenen Biome und ihre Verteilung auf der Erde in einer Weltkarte dargestellt. Man kann die Verteilung der Biomtypen auch

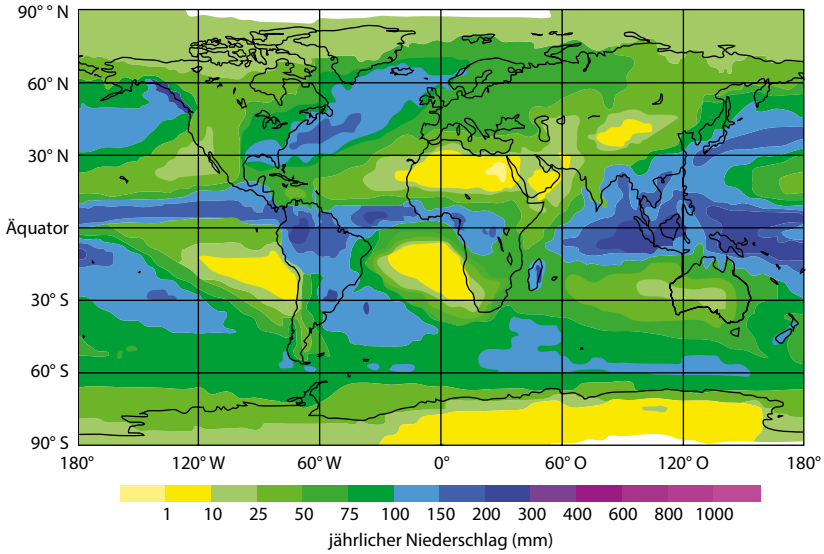


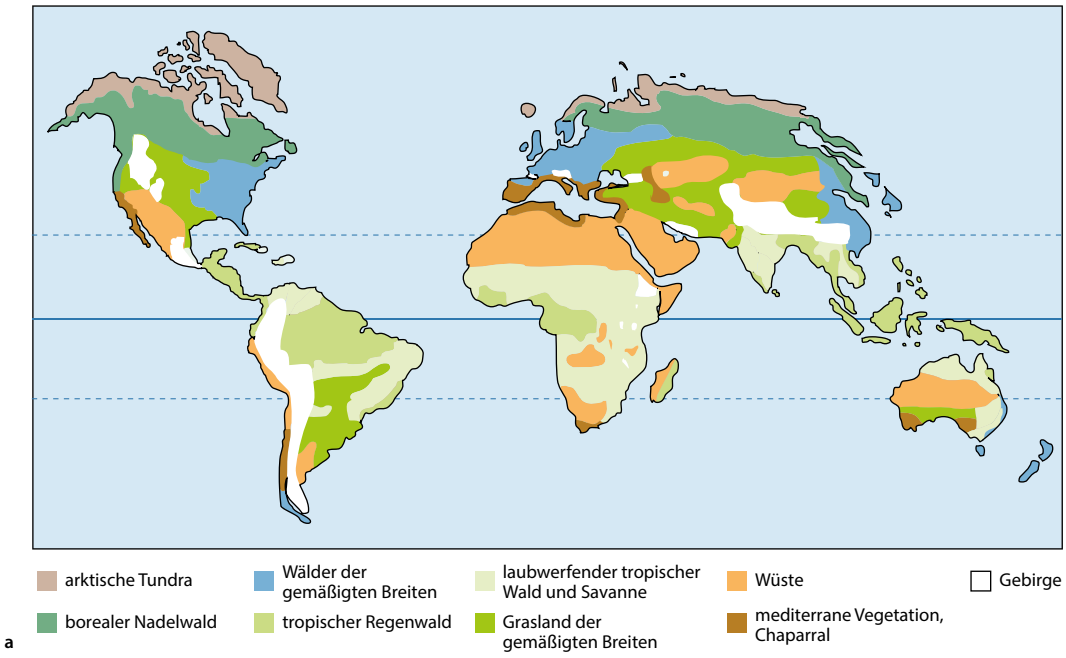
Abb. 4.8 Verteilung der mittleren jährlichen Niederschläge auf Land- und Meeresflächen der Erde (http://www.physicalgeography.net/fundamentals/8g.html)

in Abhängigkeit von den durchschnittlichen Temperaturen und Niederschlägen gra sch darstellen (Abb. 4.9b). In Gebieten mit warmem Klima dominieren bei höheren Niederschlagsmengen tropische Regenwälder, bei geringem Niederschlag Wüsten, bei mittlerem hingegen Savannen und laubwerfende tropische Wälder. In etwas kälteren Regionen finden sich bei stärkeren Niederschlägen Wälder der gemäßigten Breiten, bei mittleren Niederschlägen Grasländer der gemäßigten Breiten, bei etwas geringeren Niederschlägen mediterrane Biome und bei sehr geringem Niederschlag Wüsten. In kälteren Regionen höherer Breiten herrschen bei ausreichend hohen Niederschlägen boreale Nadelwälder vor, in Regionen mit extrem geringem Niederschlag Wüsten. In den kältesten Regionen der Erde dominiert die Tundra. Man beachte, dass die höchsten Niederschlagsmengen in den wärmsten tropischen Regionen fallen – also dort, wo die in die Atmosphäre aufsteigende Lu den höchsten Feuchtigkeitsgehalt hat. Durch das Aufsteigen kondensiert der Wasserdampf und es bilden sich Niederschläge.

Lokale Erhebungen können die in Abb. 4.9a dargestellte Verteilung verändern. Zum Ersten wegen des Ein usses aufsteigender und absinkender Lu massen auf Niederschlag und Regenschatten (s. Abb. 4.5) und zum Zweiten wegen der direkten Auswirkungen der Höhe auf die Temperatur. Pro Höhenkilometer Aufstieg, beispielsweise an einem Berg, fällt die Temperatur im Schnitt um 6,4 °C. Infolgedessen nden sich in größeren Höhen von Gebirgen wie den Alpen oder den Rocky Mountains Ökosysteme, die mehr dem Biom der arktischen Tundra ähneln als den Wäldern der gemäßigten Breiten, wie sie hier in geringeren Höhen vorkommen.

Biome und konvergente Evolution

In ▶ Kap. 2 haben wir bereits darauf hingewiesen, welche Bedeutung die geogra sche Isolation für die Diversi zierung von Populationen unter Selektionsdruck hat. Diese geogra sche Divergenz spiegelt sich o in den geogra schen Verbreitungen von Arten, Gattungen, Familien und sogar höheren taxonomischen Kategorien von P anzen und Tieren wider. So leben beispielsweise sämtliche Lemurenarten ausschließlich auf Madagaskar und nirgendwo sonst. Ähnlich kommen die 230 Arten der Gattung *Eucalyptus* – mit Ausnahme von zwei oder drei Arten in Indonesien und Malaysia – von Natur aus nur in Australien vor. Die Lemuren und die Eukalyptusbäume sind an den jeweiligen Stellen anzutre en, weil sie dort im



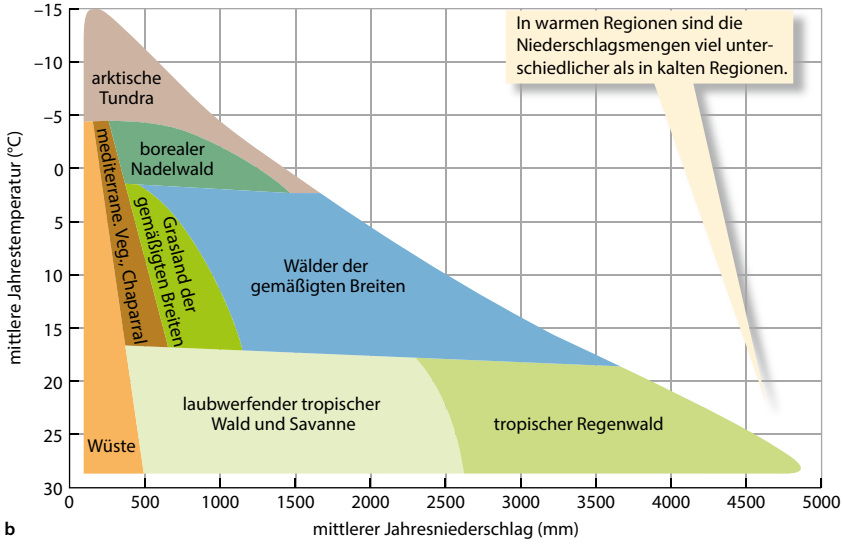


Abb. 4.9 **a** Die globale Verteilung der Biome. **b** Die terrestrischen Biome der Erde sind entlang eines Temperatur- und Niederschlagsgradienten angeordnet (verändert nach R. Whittaker 1975, *Communities and Ecosystems*)

Laufe der Evolution entstanden sind – und nicht, weil dies die einzigen Orte sind, an denen sie überleben und gedeihen können. Ganz im Gegenteil: Viele *Eucalyptus*-Arten wachsen in Gebieten wie Kalifornien oder Kenia, in denen sie angesiedelt wurden, sehr erfolgreich und breiten sich dort rasch aus.

Bei einem weiteren ema in ▶ Kap. 2 ging es um Konvergenz, also darum, wie sich Spezies mit ganz unterschiedlichem evolutionärem Ursprung durch Selektion so entwickelt haben, dass sie sich in Form und Verhalten ähneln. Es wurden auch Beispiele für verschiedene taxonomische Gruppen angeführt,

die durch Radiation eine Reihe von Arten mit verblü end ähnlicher Form und ähnlichem Verhalten hervorgebracht, also eine parallele Evolution durchlaufen haben, wie beispielsweise Beuteltiere und Plazentatiere.

Beschreibung und Klassifizierung der Vegetation

Eine Karte der Biome ist somit gewöhnlich keine Karte der Verbreitung von Arten. Sie zeigt vielmehr, in welchen Gebieten man Pflanzen mit charakteristischer Ausprägung von Wuchsform, Bau und physiologischen Prozessen nden kann. Das sind jene Vegetationstypen, die man beim Über iegen von einem Flugzeug aus oder aus dem Fester eines schnell fahrendes Autos oder Zuges erkennen kann (Abb. 4.10). Man braucht keinen Botaniker, um sie zu identi zieren. Ein anschauliches Beispiel hierfür liefert die für Kalifornien charakteristische strauchförmige Chaparralvegetation. Das Spektrum an P anzenformen, die diesem Vegetationstyp seine typische Eigenart verleihen, kommt auch in ähnlichen Lebensräumen rund um das Mittelmeer und in Australien vor, aber die Arten und Gattungen der P anzen sind dort ganz andere. Wir erkennen die verschiedenen Biome anhand der funktionellen Typen der darin lebenden Organismen, nicht an der Artenzusammensetzung.

Tropischer Regenwald

Den tropischen Regenwald wollen wir hier ausführlicher behandeln als die anderen Biome, weil er global gesehen das Maximum in der Entwicklung biologischer Vielfalt an Land darstellt. Alle anderen terrestrischen Biome leiden unter einem relativen Mangel an Ressourcen oder noch stärker einschränkenden Umweltbedingungen. Tropische Regenwälder bedecken ungefähr 12 % der Landfläche der Erde und umfassen mehr als die Häl e der gesamten Biomasse sämtlicher terrestrischen Ökosysteme.

Der tropische Regenwald ist zudem das produktivste aller Biome der Erde: Die Rate der **Primärproduktion** (engl. *primary production*), also die Menge an photosynthetisch produzierter Biomasse pro Flächeneinheit in einem de nierten Zeitraum, kann hier 800 g xierten Kohlensto pro Quadratmeter und Jahr übersteigen (▶ Kap. 11). Diese außergewöhnlich hohe Produktivität resultiert aus dem Zusammentre en einer ganzjährig hohen Sonneneinstrahlung mit regelmäßigen, reichlichen und verlässlichen Niederschlägen. Den weitaus größten Teil zur Primärproduktion trägt die dichte Kronenschicht der Wälder aus immergrünem Blattwerk bei. Am Boden herrscht Dunkelheit – mit Ausnahme der Stellen, an denen umgestürzte Bäume Lücken reißen. Es gehört zu den charakteristischen Merkmalen dieses Bioms, dass viele Sämlinge von Bäumen und Jungbäume o etliche Jahre in einem unterdrückten Zustand bleiben und ihr Wachstum erst dann einsetzt, wenn sich im Kronendach über ihnen eine Lücke bildet.

Fast alle Vorgänge in einem Regenwald – nicht nur die Photosynthese, sondern auch Blühen, Fruchten, Prädation und Herbivorie – spielen sich hoch oben in den Baumkronen ab. Abgesehen von den Bäumen besteht die Vegetation größtenteils aus Pflanzenformen, die nur mit Hilfestellung bis in den Kronenraum vordringen: indem sie an Bäumen hochklettern (Kletterp anzen und Lianen, darunter zahlreiche Feigenarten) oder als **Epiphyten** (engl. *epiphytes*) oder Aufsitzerpflanzen auf den feuchten oberen Ästen anderer Pflanzen wurzeln und wachsen. Die Epiphyten sind von den knappen Ressourcen an mineralischen Nährstoffen abhängig, die sie aus humusgefüllten Spalten und Vertiefungen an den Ästen der Bäume beziehen. Die artenreiche Flora und Fauna des Kronenraums ist allerdings nicht so leicht zu erforschen. Selbst der Zugang zu den Blüten zur Bestimmung der Baumarten lässt sich kaum bewerkstelligen, ohne dass man entsprechende Stege durch den Wald errichtet. Wie problematisch es ist, in einem Regenwald Forschung zu betreiben, zeigt sich an teilweise sehr ungewöhnlichen Maßnahmen: So haben Botaniker A en darauf dressiert, die Blüten der Bäume zu p ücken und herunterzuwerfen, ein anderes Forschungsteam hat sich mit Heißlu ballons über die Baumkronen bewegt und von hier aus seine Arbeit erledigt.

Die meisten Tier- und P anzenarten der tropischen Regenwälder sind das ganze Jahr über aktiv. Allerdings können die P anzen in einer zeitlichen Abfolge Blüten und Früchte bilden. Im Regenwald von Trinidad wachsen beispielsweise mindestens 18 Arten der Baumgattung *Miconia*, deren Zeitraum

a



b



c



d



Abb. 4.10 Fortsetzung

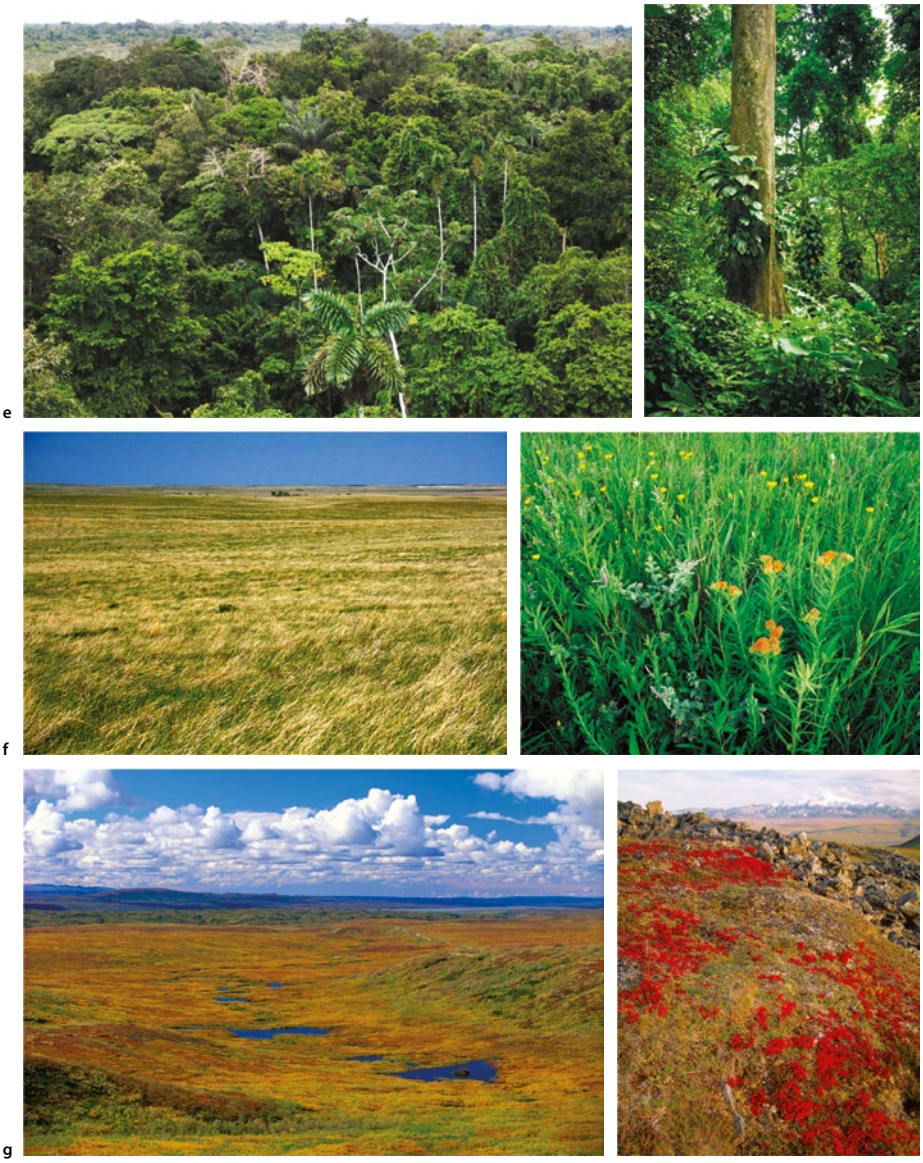


Abb. 4.10 Jedes Biom ist durch zwei Fotos repräsentiert: Das eine gibt die Vegetation mehr im Detail wieder, das andere mehr als Übersicht und zeigt dadurch die enorme strukturelle Unterschiedlichkeit in den terrestrischen Lebensgemeinschaften der Erde auf. Auch die in diesen Biomen lebenden Tiere sollen nicht ignoriert werden. Auf einem der Fotos aus der Savanne sind sie offensichtlich, aber in sämtlichen Biomen leben im Verborgenen Wirbellose und Wirbeltiere. **a** Wüstenbiom, hier in beiden Ansichten veranschaulicht durch Bilder aus der Mojavewüste, USA (links: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de, rechts: © John Elk III/Getty Images). **b** Wälder der gemäßigten Breiten; das Übersichtsbild zeigt eine Landschaft in den Great Smokey Mountains in North Carolina, USA, im Sommer, die nähere Ansicht einen Wald im Odenwald, Baden-Württemberg, im Herbst (links: © Danit Delimont/Getty Images, rechts: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de). **c** Übersichtsbild über einen borealen Nadelwald in British Columbia, Kanada, und Detailansicht eines solchen Waldes in Quebec, Kanada (links: © Atlantide Phototravel/Corbis, rechts: © Mike Grandmaison/Age Fotostock). **d** Zwei Ansichten aus einem der größten Savannengebiete der Erde, aufgenommen im Krüger-Nationalpark in Südafrika (links und rechts: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de). **e** Tropischer Regenwald: Übersicht aus dem Amazonasgebiet in Ecuador, Detailaufnahme aus dem Henri-Pittier-Nationalpark in Venezuela (links: © Roy Hsu/Getty Images, rechts: © apomares/isStockphoto). **f** Hochgrasprärie in South Dakota, USA, eine Form von Grasland der gemäßigten Breiten (links: © David R. Frazier Photolibrary Inc./Alamy, rechts: © Clint Farlinger/Alamy). **g** Tundrabiom, Übersichtsbild aus dem Denali-Nationalpark in Alaska, USA, Detailansicht aus dem Arctic National Wildlife Refuge in Alaska, USA (links: © Ron Sanford/Corbis, rechts: © Scott T. Smith/Corbis)

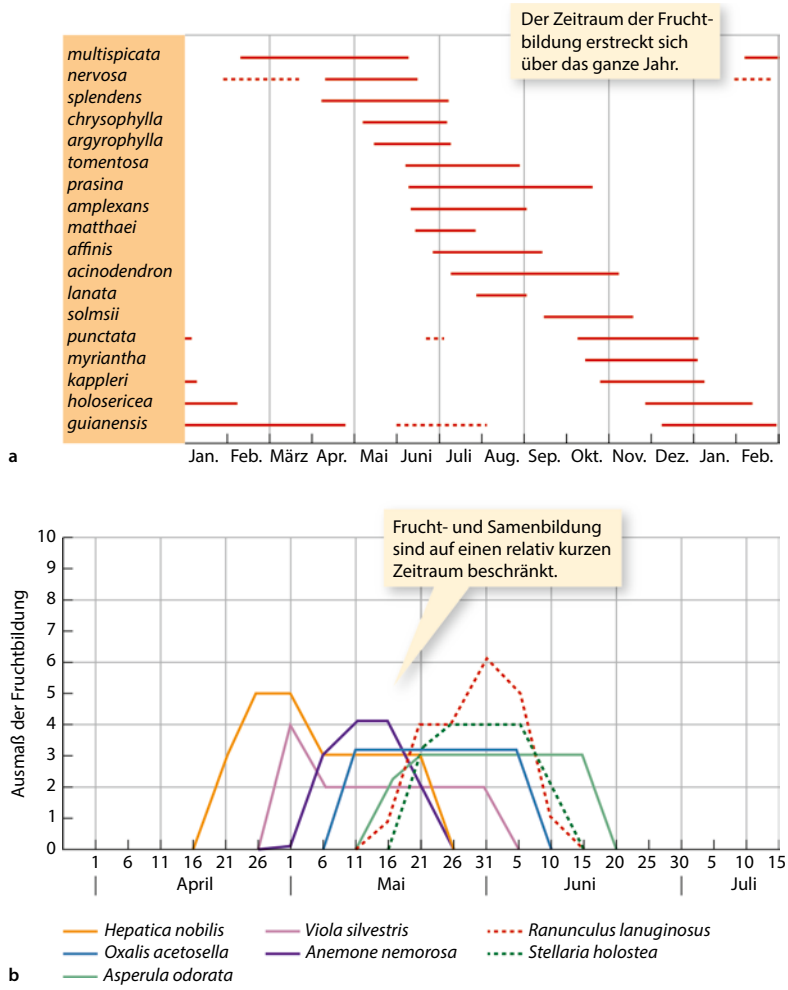


Abb. 4.11 Unterschiedliche Muster der Frucht- oder Samenbildung in Wäldern der Tropen und der gemäßigten Breiten. **a** Zeitraum der Fruchtbildung für 18 Arten der Baumgattung *Miconia* im Regenwald von Trinidad. **b** Die jahreszeitliche Bildung von Früchten und Samen durch Kräuter in einem Laubwald in Polen (nach Harper 1977)

der Fruchtbildung sich zusammengenommen über das ganze Jahr erstreckt (Abb. 4.11). Dies steht in deutlichem Gegensatz zu den Verhältnissen in den gemäßigten Breiten, wo die meisten Arten während eines sehr viel kürzeren Zeitraums fruchten.

Der **Artenreichtum** (engl. *species richness*), also die Zahl der Arten, ist in einem tropischen Regenwald extrem hoch (▶ Kap. 10). Nie dominieren eine oder einige wenige Arten eine Lebensgemeinscha . Damit haben wir hier eine völlig andere Situation als bei der niedrigen Biodiversität eines borealen Nadelwaldes. Dies wir einige grundlegende Fragen auf, deren Beantwortung sich als äußerst schwierig erweist. Erstens: Was ist das Besondere an der Entwicklungsgeschichte der tropischen Regenwälder, dass hier eine solche Vielfalt evolvieren konnte? Als Begründung dafür wurde unter anderem die vergleichsweise hohe Stabilität von Regenwaldfragmenten während der Eiszeiten angeführt. Wie wir in ▶ Abschn. 2.5 gesehen haben, geht man davon aus, dass die während dieser Perioden herrschende Trockenheit einen Rückzug der tropischen Regenwälder

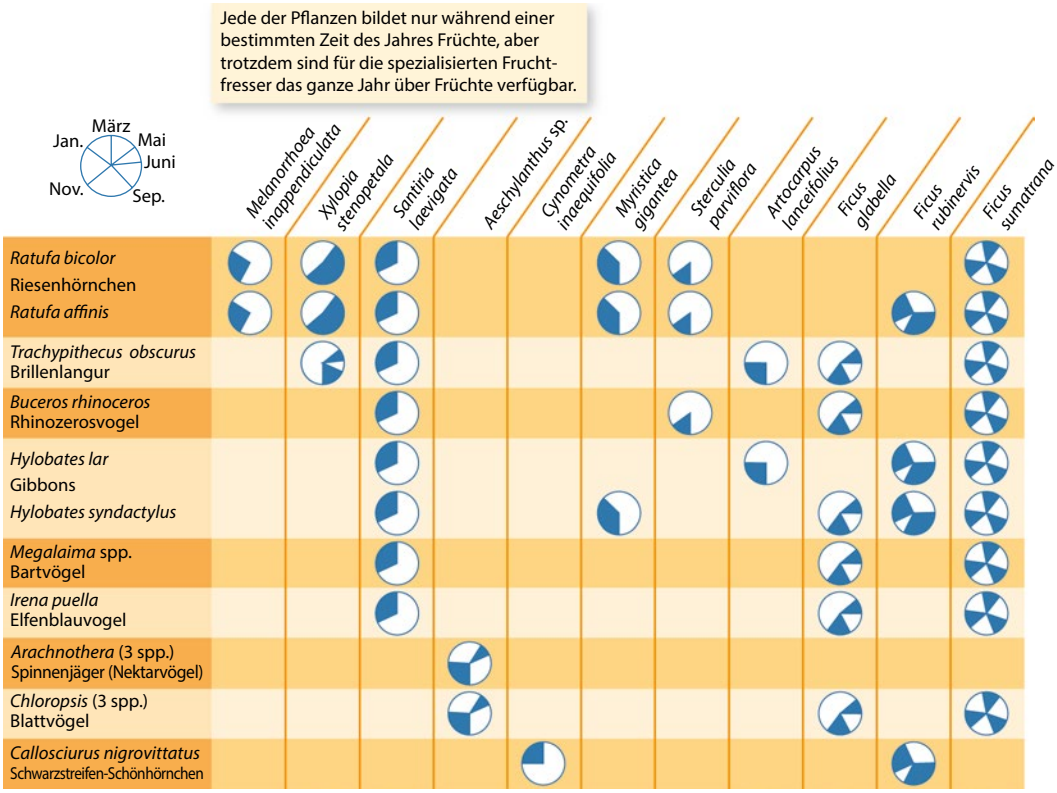


Abb. 4.12 Linke Spalte: Tiere in Selangor, Malaysia, die sich zu verschiedenen Zeiten des Jahres von den Früchten der Bäume ernähren. Jedes Kreisdiagramm symbolisiert einen Kalender, in dem die Zeit der Nahrungsaufnahme blau dargestellt ist (nach Harper 1977)

auf kleine „Waldinseln" in einem „Meer" aus Savannen bewirkt hat. Als sich dann erneut feuchtere Perioden anschlossen, dehnten sich die Regenwaldgebiete wieder aus und verschmolzen miteinander. Diese Verinselung hat wahrscheinlich die genetische Isolation von Populationen begünstigt, ein Phänomen, das, wie in ▶ Abschn. 2.5 erläutert, so wichtig für die Bildung neuer Arten ist. Wir könnten uns zweitens auch fragen, warum aus dieser enormen Artenvielfalt der tropischen Wälder nicht einige Spezies Dominanz erlangt und die übrigen im Kampf ums Dasein unterdrückt haben. Wie wir in ▶ Kap. 10 sehen werden, liegt das unter anderem daran, dass sich im Umkreis ausgewachsener Bäume Populationen spezialisierter Pathogene und Herbivoren entwickeln, die den Nachwuchs dieser Baumart in diesem Bereich befallen bzw. fressen. Somit erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, dass ein Sämling überlebt, mit zunehmender Entfernung von einem ausgewachsenen Baum derselben Art. Dies verringert wiederum die Wahrscheinlichkeit, dass eine oder wenige Arten die Vorherrscha in dem Wald erlangen.

Tropische Regenwälder beherbergen auch eine große Vielfalt an Tierarten …

Die Diversität der Regenwaldp anzen sorgt für eine entsprechende Vielfalt an Ressourcen für Herbivoren (Abb. 4.12). Das ganze Jahr über sind verschiedene junge Blätter verfügbar und die kontinuierliche Produktion von Samen und Früchten stellt für Spezialisten wie fruchtfressende Fledermäuse eine verlässliche Nahrungsquelle dar. Darüber hinaus bedarf eine Vielzahl von Blütenp anzen, darunter



Abb. 4.13 Die Evolution hat in den vergangenen 55 Mio. Jahren alleine ungefähr 200 Arten neotropischer Blattkäfer der Gattung *Cephaloleia* hervorgebracht (© Duane D. McKenna)

epiphytische Orchideen mit ihrem spezialisierten Bestäubungsmechanismus, einer parallel dazu spezialisierten Vielfalt von bestäubenden Insekten. Regenwälder bilden das Zentrum der Diversität von Ameisen – allein auf einem einzelnen Baum in Peru wurden 43 Arten nachgewiesen. Bei Käfern fi ndet sich sogar eine noch größere Vielfalt (Abb. 4.13). Nach Hochrechnungen von Erwin (1982) kommen auf 1 ha Regenwald in Panama etwa 18.000 Käferarten vor. Im Vergleich dazu sind es in ganz Nordamerika, also USA und Kanada, nur 24.000 Arten!

… und sind durch eine intensive Bodenaktivität charakterisiert

Auch in den Böden tropischer Regenwälder herrscht eine intensive biologische Aktivität. Die Bodenoberfl äche ist meist kaum von Laubstreu bedeckt, da sich herabgefallenes Laub hier viel schneller zersetzt als in allen anderen Biomen. Somit werden die mineralischen Nährstoffe des Falllaubs rasch freigesetzt. Wenn der fallende Regen tief hinunter ins Bodenprofi l versickert, können diese Nährstoffe in Bodenschichten transportiert werden, wo sie für die Pflanzenwurzeln nicht mehr erreichbar sind. In einem tropischen Regenwald befinden sich fast alle mineralischen Nährstoffe in den Pflanzen selbst und sind so vor Auswaschung geschützt. Wenn solche Wälder gerodet werden, um auf den Flächen Ackerbau zu betreiben, oder die Bäume zur Holznutzung gefällt oder durch ein Feuer zerstört werden, dann werden die Nährstoffe freigesetzt, ausgewaschen oder fortgespült. In Hanglagen kann auf diese Weise der gesamte Boden weggeschwemmt werden. Bis sich der Boden und der Nährstoffhaushalt in einem neuen Wald wieder vollständig regeneriert haben, können Jahrhunderte vergehen. Einst der Kultivierung übereignete Flächen innerhalb von Regenwaldgebieten sind auch mehr als 40 Jahre nach ihrer Aufgabe noch deutlich aus der Luft zu erkennen.

Sämtliche anderen terrestrischen Biome gleichen gegenüber dem tropischen Regenwald „Stiefkindern". Überall ist es kühler und trockener und alle weisen stärker ausgeprägte Jahreszeiten auf. Ihre historische Entwicklung verhinderte, dass hier eine dem bemerkenswerten Artenreichtum tropischer Regenwälder auch nur annähernd vergleichbare Vielfalt an Tieren und Pflanzen evolvierte. Zudem eignen sie sich in der Regel weniger für extreme Spezialisten unter den Lebewesen.

Savanne

Ähnlich wie in den tropischen Regenwäldern herrschen auch im Biom der Savanne ständig hohe Temperaturen. Verlässliche Niederschläge in Form von Regen fallen jedoch nur in einem Teil des Jahres, in der übrigen Zeit kann es recht trocken sein. Ursache für diese Saisonalität ist die jährliche Bewegung der Hadley-Zellen. Das Savannenbiom nimmt ungefähr 9 % der Landfläche der Erde ein.

Die Vegetation der Savanne besteht typischerweise aus Grasland mit vereinzelten Bäumen, aber weite Gebiete sind auch völlig baumfrei. Ein aktives Wachstum der Bäume erfolgt nur während der Regenzeit. In Abwesenheit anderer kontrollierender Umweltfaktoren wären diese tropischen Gebiete von Wald bedeckt. Aber die Entstehung von Wäldern wird unter anderem durch die nur begrenzt vorhandene Feuchtigkeit verhindert, die das Wachstum auf die Regenzeit beschränkt, wie auch durch Beweidung und Feuer. In manchen Savannen beeinflussen die Herden weidender Herbivoren wie Steppenzebras (*Equus*



Abb. 4.14 Große Herden weidender Herbivoren wie Gnus sind ein bestimmendes Merkmal der afrikanischen Savannen (© Oleg Znamenskiy/Shutterstock)

burchelli) und Streifengnus (*Connochaetes taurinus*) in Afrika (Abb. 4.14) die Vegetation tiefgreifend. Sie begünstigen Gräser, die ihre sich aktiv teilenden embryonalen Gewebe in Knospen schützen oder direkt unter der Bodenoberfläche verbergen, und verhindern die Regeneration von Bäumen, weil bei diesen die embryonalen Gewebe den Herbivoren ausgesetzt sind. In anderen Fällen ist Feuer der entscheidende Faktor. In der Trockenzeit bedeuten Feuer – ob natürlichen Ursprungs oder vom Menschen gelegt – eine ständige Gefahr und lassen das Gleichgewicht der Vegetation ähnlich wie die weidenden Herbivoren zuungunsten von Bäumen und Sträuchern kippen. Auch sie begünstigen ausdauernde Gräser mit ihren unterirdischen Rhizomen und den geschützten regenerativen Organen (Abb. 4.15).

Saisonal wechselnde Nahrungsfülle und Nahrungsknappheit sind charakteristisch für Savannen

Die saisonalen Regenfälle stellen die stärkste Einschränkung für die Diversität der Pflanzen und Tiere in der Savanne dar. Das Pflanzenwachstum ist für einen Teil des Jahres durch Trockenheit eingeschränkt. Ein jahreszeitlich bedingtes Überangebot an Nahrung wechselt sich mit Nahrungsknappheit ab. Als Folge davon leiden die größeren Weidegänger in trockenen Jahren extrem unter Nahrungsmangel und hoher Sterblichkeit. Die stark saisonale Ausprägung der Savannenökologie zeigt sich auch anschaulich an den Vogelpopulationen. Eine Fülle an Samen und Insekten dient den großen Populationen von



Abb. 4.15 **a** Häufig auftretende Feuer wie dieses im Krüger-Nationalpark in Südafrika tragen zur Erhaltung der Gräser bei, welche die primäre Nahrungsquelle vieler Savannentiere bilden. **b** Diese Savanne im gleichen Nationalpark wurde über viele Jahrzehnte hinweg durch jährlich gezielt gelegte Feuer in diesem Zustand erhalten. **c** Im Rahmen eines ökologischen Experiments zur Erforschung der Auswirkungen von Feuer wurden in diesem Bereich 35 Jahre lang Feuer verhindert – mit dem Ergebnis, dass sich hier Sträucher ausbreiten und die Gräser nach und nach verdrängen (Fotos: © J. G. Goldammer, GFMC)

Zugvögeln, die von höheren Breiten hierher ziehen, als Nahrung. Aber nur relative wenige Vögel können hier genügend verlässliche Ressourcen finden, um das ganze Jahr über in der Savanne zu bleiben.



Abb. 4.16 Ein Heuschreckenschwarm. Solche Wirbellosen können in Grasländern als Weidegänger ebenso bedeutend sein wie Wirbeltiere (© imagebroker/imago)

Grasland der gemäßigten Breiten

Auf allen Kontinenten mit Ausnahme der Antarktis stellt Grasland der gemäßigten Breiten (engl. *temperate grasslands*) in weiten Gebieten die natürliche Vegetation dar. Dazu gehören beispielsweise die **Prärie** (engl. *prairie*) Nordamerikas und die **Pampa** (engl. *pampa*) Südamerikas, beide geprägt durch hochwüchsige Gräser, moderate Regenfälle und nährstoreiche Böden, sowie die **Steppe** (engl. *steppes*) Russlands, charakterisiert durch niedrigwüchsige Gräser und normalerweise trockenere, eher semiaride Bedingungen. Heute bedeckt Grasland der gemäßigten Breiten nur noch etwa 5 % der Landäche der Erde, weitere 9 % ehemaliger Grasland ächen werden mittlerweile landwirtscha lich genutzt.

In diesen Graslandgebieten herrscht saisonale Trockenheit, aber weidende Herbivoren üben ebenfalls einen starken Ein uss aus. Hier kommen o riesige Populationen von Wirbellosen wie Heuschrecken vor (Abb. 4.16), deren Biomasse sogar die der weidenden Wirbeltiere übersteigen kann. Zu Letzteren gehören beispielsweise in Nordamerika der Bison (*Bison bison*), die Gabelantilope (*Antilocapra americana*) und Gebirgstaschenratten (*omomys bottae*), in Russland die Saigaantilope (*Saiga tatarica*) und Steppenmurmeltiere (*Marmota bobak*).

Von allen Biomen wurde das Grasland der gemäßigten Breiten am stärksten vom Menschen verändert

Weite Teile dieses natürlichen Graslandes wurden ackerbaulich genutzt und durch Felder mit einjährigem Getreide wie Weizen, Hafer, Gerste, Roggen und Mais ersetzt. Diese annuellen Gräser bilden zusammen mit Reis in den Tropen weltweit die Grundnahrung der menschlichen Bevölkerung. Man kann sogar sagen, dass der enorme Zuwachs der menschlichen Bevölkerung in historischer Zeit (▶ Kap. 14) auf der Kultivierung von Gräsern als Nahrung für den Menschen oder Futter für domestizierte Tiere beruhte. Ein Großteil dieses weltweiten Getreideanbaus erfolgte in ehemaligen Graslandgebieten der gemäßigten Breiten. In den trockeneren Randbereichen des Bioms, in denen eine ackerbauliche Nutzung ökonomisch nicht rentabel ist, werden große Flächen des Graslandes zur Produktion von Fleisch oder Milch genutzt. Das erfordert mitunter eine nomadische Lebensweise. Die Populationen der wild lebenden Weidetiere, insbesondere der Bisons in Nordamerika, wurden zugunsten von Rindern, Schafen und Ziegen verdrängt. Das Grasland der gemäßigten Breiten ist eines der am stärksten vom Menschen begehrten, genutzten und veränderten Biome.

Wüste

In ihrer extremsten Ausprägung sind Wüsten für jegliche Form von Vegetation zu trocken. Hierzu zählen beispielsweise einige Hitzewüsten wie das

Death Valley in Kalifornien und einige der Kältewüsten der Antarktis. Selbst wo in trockenen Wüsten (engl. *deserts*) genügend Regen fällt, um ein P anzenwachstum zu ermöglichen, ist sein genaues zeitliches Eintre en nicht vorhersehbar. Wüsten nehmen ungefähr 10 % der Erdober äche ein.

Unterschiedliche Lebensweisen von Wüstenpflanzen

Bei der Wüstenvegetation lassen sich zwei sehr unterschiedliche Lebensweisen unterscheiden. Viele Arten zeichnen sich durch eine opportunistische Lebensweise aus. Ihre Keimung wird durch die unvorhersehbaren Regenfälle stimuliert (physiologische innere Uhren sind in diesem Lebensraum nutzlos). Sie wachsen rasch und durchlaufen innerhalb weniger Wochen ihren gesamten Lebenszyklus bis zur Bildung neuer Samen. Dies sind die Arten, die gelegentlich eine Wüste erblühen lassen. Der Ökophysiologe Fritz Went nannte sie *belly plants*, weil man ihre individuelle Schönheit nur dann erkennen kann, wenn man bäuchlings auf dem Boden liegt.

Eine andere typische Lebensweise von P anzen trockener Wüsten ist gekennzeichnet durch Langlebigkeit mit sehr langsam ablaufenden physiologischen Prozessen. Kakteen und andere Sukkulenten sowie niedrigwüchsige strauchige Arten mit kleinen, dicken, o behaarten Blättern können ihre Spaltö - nungen schließen und lange Perioden physiologischer Inaktivität ertragen. Ihre Photosynthese ist auf den CAM-Sto wechsel und damit eine maximale Ersparnis von Wasser spezialisiert (▶ Kap. 3). In vielen Wüsten sinken die Temperaturen nachts häu g unter den Gefrierpunkt, sodass eine Frosttoleranz fast genauso wichtig ist wie die Toleranz von Trockenheit.

Die Diversität der Tiere ist in Wüsten gering

Die relative Artenarmut tierischen Lebens in Wüsten ist ein Spiegelbild der geringen Produktivität der Vegetation und der Unverdaulichkeit eines Großteils der P anzen. Ausdauernde Wüstenp anzen wie Beifußarten (*Artemisia* sp.) und der Kreosotbusch (*Larrea tridentata*) im Südwesten der Vereinigten Staaten sowie strauchige, als Mallee bezeichnete *Eucalyptus*-Arten in Australien enthalten hohe



Abb. 4.17 Der langsam wachsende Kreosotbusch (*Larrea tridentata*) ist durch chemische Verbindungen gut gegen Herbivorie geschützt (© Nature's Images/Science Source)

Konzentrationen chemischer Substanzen, die Herbivoren fernhalten (Abb. 4.17). Ameisen und kleine Nagetiere ernähren sich von Samen, einer in Wüsten relativ verlässlich vorhandenen Quelle für Energie und Wasser, während Vogelarten hier überwiegend nomadisch leben, weil sie unbedingt Wasser nden müssen. Unter den Carnivoren können lediglich die Wüstenformen mit der Flüssigkeitsmenge überleben, die sie mit ihrer Nahrung aufnehmen.

Wälder der gemäßigten Breiten

Wie bei allen Biomen sind auch in den Wäldern der gemäßigten Breiten verschiedene Vegetationstypen unter einer Bezeichnung vereint. An der Grenze dieses Bioms in niedrigen Breiten in Florida und Neuseeland herrschen milde Winter, Frost und Trockenheit sind selten und die Vegetation besteht größtenteils aus immergrünen Laubbäumen. An der nördlichen Grenze, etwa in den Wäldern von Maine oder im nördlichen Mittleren Westen der Vereinigten Staaten, nden wir ausgeprägte Jahreszeiten mit kurzen Wintertagen und bis zu sechs Monaten mit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt. Die in vielen Wäldern der gemäßigten Breiten dominierenden laubabwerfenden

Bäume verlieren ihre Blätter im Herbst und legen eine Phase der Dormanz ein, nachdem sie einen Großteil ihres Mineralgehalts in das Holz verlagert haben. Am Waldboden ndet sich häu g eine vielfältige Flora aus mehrjährigen krautigen P anzen. Besonders hervorzuheben sind dabei die Frühblüher, die sich rasch entfalten, bevor die Bäume ihr neues Laub entwickelt haben. Wälder der gemäßigten Breiten machen etwa 8 % der terrestrischen Biosphäre aus, wobei die laubwerfenden temperierten Wälder eine etwas größere Fläche einnehmen als die immergrünen temperierten Wälder.

Alle Wälder sind heterogen, denn wenn alte Bäume absterben, scha en sie o ene Flächen für die Ansiedlung neuer Arten. Besonders groß ächig tritt diese Heterogenität zutage, wenn ein Orkan ältere und höhere Bäume entwurzelt oder emp ndlichere Arten einem Waldbrand zum Opfer fallen. Die Kronenschicht wird in Wäldern der gemäßigten Breiten häu g durch eine Mischung aus langlebigen Arten gebildet, etwa der Roteiche (*Quercus rubra*) im Mittleren Westen der USA. Die Lücken werden durch Arten wie Zuckerahorn (*Acer saccharum*) besiedelt.

Die Wälder der gemäßigten Breiten bieten Tieren gewöhnlich nur zu bestimmten Jahreszeiten Nahrungsressourcen (vgl. hierzu ◘ Abb. 4.11a, b). Nur Arten mit kurzem Lebenszyklus wie blattfressende Insekten können hier Nahrungsspezialisten sein. Viele Vögel dieser Wälder sind Zugvögel, die die kalte Jahreszeit in wärmeren Biomen verbringen und erst wieder im Frühjahr zurückkehren.

Die Böden der Wälder gemäßigter Breiten sind reich an organischem Material

Die Böden enthalten gewöhnlich reichlich organisches Material. Ständig kommt neues hinzu und wird von einer vielfältigen Gemeinscha aus Destruenten zersetzt und verarbeitet. Mancherorts verhindern Staunässe und ein niedriger pH-Wert den Abbau des organischen Materials und sorgen dafür, dass es sich in Form von Torf ansammelt.

In Europa wie in den Vereinigten Staaten wurden Laubwälder groß ächig gerodet, um Flächen für die Landwirtschaft zu schaffen. An manchen Stellen konnte sich der Wald regenerieren, weil die Bauern die Flächen aufgaben. Besonders auffällig ist dies in Neuengland und im Bundesstaat New York, wo es viele Landwirte zwischen 1890 und den 1930er-Jahren gen Westen zu produktiveren Flächen zog. Bis auf ehemals ackerbaulich genutztem Land wieder ein Wald entsteht, vergeht einige Zeit. O sind die verschiedenen Stadien der **Sukzession** (engl. *succession*), auf die wir in ▶ Kap. 9 näher eingehen, jeweils durch mehrere verschiedene Baumarten gekennzeichnet. Als Erste besiedeln schnell wachsende Arten die Flächen. Diese sind jedoch letztlich den langsamer wachsenden Arten unterlegen, die schließlich die Oberhand gewinnen und den Erstbesiedlern nicht genügend Licht lassen. Allerdings finden sich immer noch Zeugnisse der früheren landwirtschaftlichen Nutzung in diesen regenerierten Wäldern: Die Landwirte im 19. Jahrhundert sorgten dafür, dass die Konzentration an Phosphor und anderen Nährsto en im Boden über das natürliche Niveau anstieg.

Borealer Nadelwald (Taiga)

Boreale Nadelwälder, vor allem in Russland auch als Taiga bezeichnet, wachsen in Gebieten, wo die kurze Vegetationsperiode und die Kälte des Polarwinters der Vegetation und der damit vergesellschafteten Tierwelt Grenzen setzen. Die Sommer sind jedoch zumeist wärmer und teilweise von Lu massen aus den gemäßigten Breiten beeinflusst, welche die Ferrel- und Polarzellen weiter nordwärts verfrachten. Boreale Nadelwälder nehmen ungefähr 8 % der Land äche der Erde ein.

Die Baum ora ist hier ziemlich eingeschränkt. Wo weniger strenge Winter herrschen, dominieren in den Wäldern beispielsweise immergrüne Kiefern (*Pinus* sp.) und Tannen (*Abies* sp.) sowie laubwerfende Arten wie Lärchen (*Larix* sp.), Birken (*Betula* sp.) oder Pappeln (*Populus* sp.), o in einem Mix aus Arten. Weiter im Norden weichen diese Arten monotonen, aus nur einer Baumart bestehenden Wäldern aus Fichten (*Picea* sp.), die sich in Europa, Asien und Nordamerika über riesige Gebiete erstrecken. Diese Wälder bilden einen deutlichen Gegensatz zu der Biodiversität tropischer Regenwälder.

Große Teile der heute mit borealen Nadelwäldern bewachsenen Flächen, aber auch weite Gebiete im Norden der Wälder gemäßigter

Breiten, waren während der letzten Eiszeit von einer Eisschicht bedeckt, die sich erst vor 20.000 Jahren allmählich zurückzog. Die Temperaturen sind heute genauso hoch wie während der gesamten Zeit seit dem Rückzug des Eises, aber die Vegetation hat mit dem sich wandelnden Klima nicht Schritt gehalten, die Wälder breiten sich immer noch nach Norden aus. Zum Teil ist die sehr geringe Diversität der nördlichen Flora und Fauna der langsamen Erholung nach den verheerenden Eiszeiten geschuldet.

Eine große Einschränkung stellt in den borealen Fichtenwäldern der Permafrostboden dar. Das Wasser im Boden bleibt das ganze Jahr über gefroren. Das sorgt für permanente Trockenheit – außer zu Zeiten, in denen die Sonne die Bodenoberfläche erwärmt. Das Wurzelsystem der Fichten kann sich nur in der obersten Bodenschicht ausbreiten. Aus ihr beziehen die Bäume während der kurzen Vegetationsperiode ihr gesamtes Wasser.

Die geringe Diversität der nördlichen Nadelwälder bietet ideale Bedingungen für Massenvermehrungen von Schädlingen

Lebensgemeinschaften mit geringer Artenvielfalt bieten ideale Voraussetzungen für die Entwicklung von Krankheiten und Massenvermehrungen von Schädlingen. Beispielsweise leben die Larven des Fichtentriebwicklers (*Choristoneura fumiferana*) in jungen borealen Fichtenwäldern nur in geringer Dichte. Mit zunehmendem Alter der Wälder explodieren die Populationen dieses Schädlings geradezu. Die verheerenden Massenbestände vernichten die alten Wälder. Danach dauert es etwa 40 Jahre, bis sich die Wälder wieder durch Jungwuchs regeneriert haben.

Periodische, oft katastrophale Feuer bilden einen weiteren wesentlichen Störfaktor in borealen Nadelwäldern (Abb. 4.18). Bei großen Waldbränden verbrennt sogar ein Teil des organischen Materials im Boden. Das kann zum globalen Fluss von Kohlendioxid in die Atmosphäre erheblich beitragen. In vielen borealen Nadelwäldern treten alle 75–100 Jahre große Waldbrände auf. Dabei sterben die ausgewachsenen Bäume ab und bereiten den Boden für eine ökologische Sukzession – mit der Folge, dass der neu entstehende Wald nicht nur durch geringe Artenvielfalt, sondern auch durch eine sehr ausgeglichene Altersstruktur der Bäume gekennzeichnet ist.



Abb. 4.18 Lange Zeit traten in vielen borealen Nadelwäldern etwa alle 75–100 Jahre großflächige Feuer auf. Sie stellen einen wichtigen Faktor für das Funktionieren dieses Bioms dar (© David K. Wright/US Forest Service)

Tundra

Nördlich des borealen Nadelwaldes dominieren die polaren Luftmassen und kalten Temperaturen sogar im Sommer. Die Vegetation geht hier in die Tundra mit Zwergsträuchern, Gräsern, Seggen und kleinen Blütenpflanzen sowie Moosen und Flechten über. Wie im borealen Nadelwald ist auch hier Permafrost ein wesentliches Merkmal, aber das Eis in der oberflächlichen Bodenschicht schmilzt hier im Sommer noch weniger als im borealen Wald. In den kältesten Gebieten finden sich aufgrund des Permafrostbodens gar keine bewurzelten Pflanzen wie Gräser und Seggen mehr, nur noch Moose und Flechten, die mehr auf als im Boden wachsen. Die Tundra umfasst etwa 5 % der Landfläche der Erde.

Die Artenzahl der höheren Pflanzen (also ohne Moose und Flechten) geht von 600 Arten in den südlichen Breiten der nordamerikanischen Arktis auf 100 Spezies in den hohen Breiten nördlich des 83. Breitengrades in Grönland und auf Ellesmere Island zurück. Dagegen umfasst die Flora der Antarktis lediglich zwei heimische Gefäßpflanzenarten sowie einige Flechten und Moose, von denen einige wenige

kleine Wirbellose leben. Die biologische Produktivität und Diversität der Antarktis beschränken sich auf den Küstenbereich und beruhen fast ausschließlich auf Ressourcen aus dem Meer.

Stark ausgeprägte Populationszyklen von Tieren sind charakteristisch für nördliche Biome

4

Die Fauna der Tundra fasziniert Ökologen schon seit Langem, weil die Populationen von Herbivoren wie Lemmingen, Mäusen, Wühlmäusen oder Hasen und die Populationen der pelztragenden Carnivoren wie Luchs und Hermelin, die sich von den Herbivoren ernähren, bemerkenswerte Zyklen durchlaufen, in denen die Bestände massiv zunehmen, dann aber wieder zusammenbrechen (▶ Kap. 7). Besonders bekannt für ihre Populationszyklen und ihre Rolle in der Tundra sind Lemminge (*Lemmus* sp.). Wenn sich ein Lemmingzyklus zur Schneeschmelze auf dem Höhepunkt be ndet, sind die Tiere ihren Feinden schutzlos ausgeliefert und bilden die Nahrungsgrundlage für große Populationen wandernder räuberischer Vögel wie Eulen, Raubmöwen (Skuas) und Möwen oder für Säugetiere wie Wiesel. Rentiere und Karibus, die derselben Art (*Rangifer tarandus*) angehören, bilden riesige wandernde Herden und können die Flechten der Tundra sogar durch die Schneedecke hindurch abweiden.

Aufgrund des Permafrostbodens und der im Allgemeinen kalten Temperaturen unterliegt die Zersetzung im Tundraökosystem starken Einschränkungen. Daher sind die Böden zumeist sehr reich an organischem Material. Bis vor Kurzem waren Feuer in der Tundra eine absolute Seltenheit. In den letzten zehn Jahren hat die globale Erwärmung allerdings dazu geführt, dass in der arktischen Tundra sehr viel mehr und größere Feuer entstanden sind (Abb. 4.19). Das hat zwei Gründe: Erstens hat sich durch die etwas höheren Temperaturen die Rate der Evapotranspiration erhöht. Dadurch trockneten die Böden stärker aus und können nun leichter das Opfer von Feuern werden. Zweitens treten nun immer häufiger Wärmegewitter auf – einst in der Arktis so gut wie unbekannt –, deren Blitze Feuer entfachen können. Diese Feuer könnten in der Tundra genau wie die Brände im borealen Nadelwald eine zunehmend bedeutendere Quelle für den Eintrag



Abb. 4.19 Historisch gesehen waren Feuer im Tundrabiom äußerst selten. Inzwischen treten sie jedoch aufgrund des globalen Klimawandels immer häufiger auf. Das Foto zeigt ein durch Blitzschlag entfachtes Feuer entlang des Anaktuvuk River in Alaska im Jahr 2007. In der Vergangenheit bildeten sich in der Tundra nur selten Gewitter und somit Blitze, weil die Luft zu kalt für die Entwicklung von Gewittern war. Wenn sich die Tundraregion weiterhin erwärmt, werden Blitze und dadurch verursachte Feuer künftig noch häufiger auftreten (© Bureau of Land Management)

von Kohlendioxid in die Atmosphäre werden. Das bedeutet: Die globale Erwärmung macht sich auch in der Tundra bemerkbar, wo die zunehmende Zahl der Feuer einen weiteren Anstieg der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre nach sich zieht.

Die künftige Verbreitung der terrestrischen Biome

Dass sich die Verbreitung der Biome in der Vergangenheit, etwa während der Eiszeiten durch Ausbreiten und Rückzug der Eisdecke, geändert hat, ist eindeutig. Gegenwärtig wird uns immer stärker bewusst, dass sich ihre Grenzen wahrscheinlich erneut verschieben. Sollten die für die nächsten Jahrzehnte vorhergesagten Veränderungen des globalen Klimas tatsächlich eintreten, so müssen wir damit rechnen, dass sich auch die Verbreitung der Biome auf der Erde erheblich verändern wird (▶ Exkurs 4.2). Wie diese Veränderungen genau aussehen werden, ist aber noch ungewiss.

4.3 Aquatische Ökosysteme auf den Kontinenten

Die aquatischen Ökosysteme auf den Kontinenten – also stehende Gewässer wie Seen oder Weiher, Fließgewässer wie Flüsse oder Bäche und

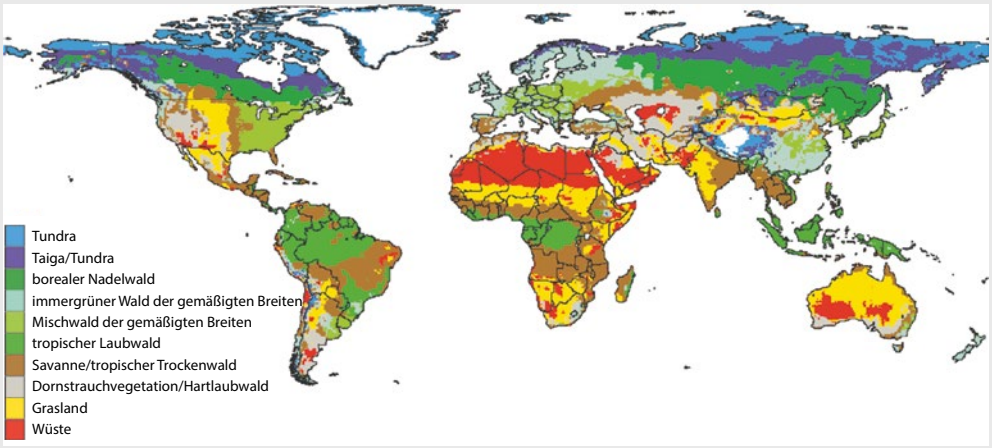
Exkurs 4.2 Aktueller ÖKOnflikt

Prognostizierte Veränderungen in der Verbreitung der Biome infolge des globalen Klimawandels

Menschliche Aktivitäten haben in den letzten Jahrzehnten bereits zu einer signifikanten globalen Erwärmung geführt, weil die Konzentrationen von Kohlendioxid und anderen Treibhausgasen in der Atmosphäre angestiegen sind (▶ Kap. 12). Selbst wenn die Gesellschaft ab sofort die Emissionen von Treibhausgasen eindämmen würde, wäre zumindest eine leichte weitere Erwärmung unausweichlich. Weil das Klima die Verbreitung der Biome wesentlich beeinflusst, erwarten Ökologen, dass sich bei einer Verdopplung der Kohlendioxidkonzentrationen, wahrscheinlich um 2050 oder 2060, die Weltkarte der Biome erheblich verändern wird.

Die zukünftige Entwicklung des Klimas oder ihre Folgen für die Verbreitung der Biome genau zu prognostizieren, ist alles andere als eine leichte Aufgabe. Wissenschaftler haben eine Reihe plausibler Szenarien entwickelt, die sich entsprechend der grundlegenden Annahmen in ihren Modellen unterscheiden. Um die Details dieser Modelle müssen wir uns hier keine Gedanken machen. Es reicht festzuhalten, dass die in ◘ Abb. 4.20 und Abb. 4.21 dargestellten Simulationen auf einem Modell des Klimawandels beruhen, das eine effektive Verdopplung der Kohlendioxidkonzentrationen annimmt. Außerdem berücksichtigt es, dass Atmosphäre und Meere im Zusammenspiel bestimmen, wie sich Temperaturen und Niederschläge verändern. Die erhaltenen Daten werden dann in ein Verbreitungsschema der Biome umgesetzt. Dabei wird simuliert, welche Vegetation sich potenziell unter den jeweils vorherrschenden durchschnittlichen jahreszeitlichen Klimabedingungen etablieren wird (für weitere Details siehe Neilson et al. 1998). Die in ◘ Abb. 4.20 dargestellte Verbreitung der Biome wurde anhand dieses Modells für das gegenwärtige Klima simuliert (Neilson et al. 1998). Mit anderen Worten: Diese bildliche Darstellung des Modells zeigt, wie die Verbreitung der Biome derzeit aussehen sollte. Sie stimmt recht gut mit der Realität überein. Man beachte allerdings, dass die Biomkategorien nicht genau denen entsprechen, die wir in diesem Kapitel verwendet haben. Die Karte in ◘ Abb. 4.21 zeigt dagegen die prognostizierte Verbreitung der Biome um 2050 oder 2060 (Neilson et al. 1998). Dem Modell zufolge werden die nördlichen Biome der Tundra und Taiga/Tundra (der offenen Waldlandschaft zwischen der baumlosen Tundra und dem dichten borealen Nadelwald) flächenmäßig zurückgehen. Ebenso sagt es einen Rückgang der ariden Gebiete und eine Zunahme der Wälder gemäßigter Breiten voraus. Diese Schlussfolgerungen stimmen gut mit den Ergebnissen verschiedener weiterer Modelle überein, die von anderen grundsätzlichen Annahmen ausgehen, darunter auch einige neuere und komplexere Modelle.

Das Modell prognostiziert die Verbreitung der Biome bei einer bestimmten Verteilung der klimatischen Bedingungen. ◘ Abbildung 4.20 und 4.21 zeigen die wahrscheinliche längerfristige Verbreitung der Biome unter den klimatischen Bedingungen der 1990er-Jahre bzw. bei einer Verdopplung der Kohlendioxidkonzentration um



◘ **Abb. 4.20** Die Verbreitung der großen Biome unter den gegenwärtigen klimatischen Bedingungen, simuliert durch ein biogeografisches Modell (nach Neilson et al. 1998)

2050. Können Ökosysteme und Lebensgemeinschaften aber wirklich so rasch auf Veränderungen des Klimas reagieren? Diese Frage wird durch das vorliegende Modell nicht beantwortet. Wie lange wird Ihrer Ansicht nach die alte Verbreitung der Biome noch erhalten bleiben? Wie lang könnte es dauern, bis sich die neuen Verbreitungsmuster wie vorhergesagt entwickelt haben?

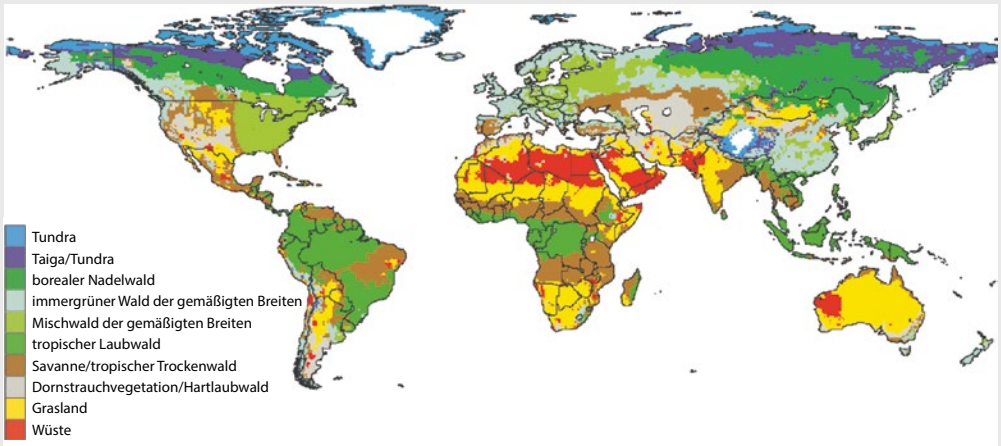


Abb. 4.21 Die potenzielle Verbreitung der großen Biome infolge der Klimaveränderungen mit einer effektiven Verdopplung der Kohlendioxidkonzentration, simuliert durch ein biogeografisches Modell (nach Neilson et al. 1998)

Sumpfgebiete – nehmen weniger als 1 % der Landmasse der Erde ein und repräsentieren lediglich 0,007 % des gesamten Wassers weltweit. Das meiste Wasser der Erde be ndet sich in den Meeren, der überwiegende Teil des Süßwassers in gefrorener Form in Gletschern und Eisdecken. Dennoch sind diese aquatischen Lebensräume außerordentlich bedeutend für das ökologische Funktionieren der sie umgebenden Landschaft, stellen wesentliche Ressourcen für die menschliche Gesellscha dar und sind natürlich auch an sich ökologisch interessant.

Fließgewässer

Seit Beginn der Zivilisation wurden weltweit zahlreiche Bäche und Flüsse vom Menschen angezap , aufgestaut, begradigt, umgeleitet, ausgebaggert und verschmutzt. Um die Auswirkungen und Verträglichkeit solcher Maßnahmen zu begreifen, müssen wir zunächst die grundlegende Ökologie von Fließgewässern verstehen.

Fließgewässer wie Bäche und Flüsse sind charakterisiert durch ihren linearen Verlauf, ihre vorgegebene Fließrichtung, ihren schwankenden Ab uss und instabile Flussbetten. Bäche und Flüsse bilden ein Kontinuum: Mehrere kleine Wasserläufe vereinigen sich in ihrem Verlauf zu größeren Flüssen, in die wiederum kleinere Neben üsse münden, wodurch immer größere Flüsse entstehen. Das Wasser eines Fließgewässers stammt aus seinem **Wassereinzugsgebiet** (engl. *watershed*) – so bezeichnet man die Land äche, aus der sämtliches Wasser in diesen einen Bach oder Fluss strömt – und erreicht das Fließgewässer über das Grundwasser (engl. *groundwater*), durch Ober- ächenab uss (engl. *surface runo*) oder beides. Das ökologische Funktionieren von Fließgewässern steht in engem Zusammenhang mit ihrem Wassereinzugsgebiet. Mit dem Wasser aus diesem Gebiet gelangen mineralische Nährsto e und andere gelöste Substanzen sowie erodierter Schlamm und Bodenmaterial in die Gewässer. Dieser Sto eintrag beein usst nicht nur die Bäche und Flüsse, diese transportieren die gelösten und erodierten Partikel auch weiter in Seen und in küstennahe Bereiche der Meere. Praktisch sämtliche Bereiche terrestrischer Biome bilden Wassereinzugsgebiete mit einem ab ießenden Fließgewässer. Der verstorbene deutsche Geochemiker Egon Degens bezeichnete Flüsse als die Arterien der Kontinente.

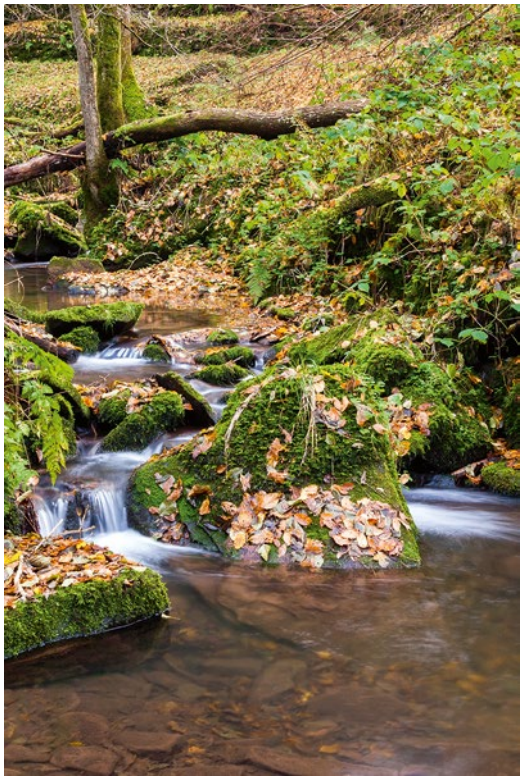


Abb. 4.22 Ein Waldbach in einem nördlichen Laubwald. Durch die starke Beschattung wachsen in dem Bach nur wenige Algen. Daher sind tote Blätter und gelöste organische Stoffe aus dem umgebenden Wald von wesentlicher Bedeutung für das Nahrungsnetz des Baches (© Andreas Held/www.naturfoto-held.de)



Abb. 4.23 Dieser Bach entwässert landwirtschaftlich genutzte Felder im US-Bundesstaat Illinois. Ohne schattenspendende Ufervegetation erwärmt sich der Bach häufig. Dies kommt noch erschwerend zum Eintrag von Nährstoffen und chemischen Substanzen von den Feldern hinzu (© Robert W. Howarth, Ph. D.)

Die Vegetation eines Wassereinzugsgebiets hat erheblichen Einfluss auf ein Fließgewässer. Wasserläufe in Waldgebieten erhalten durch die umstehenden Bäume nur wenig Licht – nicht so viel, wie Algen benötigen, daher ist die Algenproduktion in solchen Gewässern niedrig (Abb. 4.22). Stattdessen wird die Lebensgemeinscha eines solchen Baches weitgehend durch den Eintrag von organischem Material aus dem Wald versorgt, durch herunterfallendes Laub und gelöste organische Sto e. Spezialisierte Insekten zerkleinern und fressen die Blätter, von den gelösten organischen Sto en leben Bakterien, die wiederum den Insekten als Nahrung dienen. Die Beschattung und das – in gemäßigten Breiten – im Sommer relative kalte Grundwasser tragen dazu bei, dass die Bäche kalt bleiben. Da Sauersto in kaltem Wasser leichter löslich ist als in warmem, enthalten kältere Bäche große Mengen an gelöstem Sauersto , der für einige Fischarten wie die Forelle (*Salmo trutta*) unabdingbar ist. Auch im Grasland kann die **Ufervegetation** (engl. *riparian vegetation*), bestehend aus Gehölzarten, die an die speziellen Bedingungen mit ausreichend Wasser an dem schmalen Uferstreifen entlang von Wasserläufen angepasst sind, für eine Beschattung sorgen. Bei Wasserläufen in Wüsten ist die Beschattung geringer und das Nahrungsnetz wird stärker durch produktive Mikroalgen gespeist, die Felsen und Steine überziehen. Nicht beschattete Fließgewässer sind meist wärmer und enthalten weniger gelösten Sauersto .

Wenn Lebensräume mit Waldbäumen oder Ufervegetation für landwirtscha liche Zwecke umgewandelt werden, kann dies weitreichende Auswirkungen haben (Abb. 4.23). Die geringere Beschattung hat höhere Wassertemperaturen und einen geringeren Gehalt an gelöstem Sauersto zur Folge. Der Eintrag von organischem Material durch Blätter wird vollkommen unterbunden, der von gelösten organischen Sto en verringert. Algen- und P anzenwachstum im Fließgewässer nehmen zu und führen zu einer erheblichen Veränderung der gesamten Lebensgemeinscha . O erhöht sich die Ab ussrate, da die Evapotranspiration im Wassereinzugsgebiet bei Nutzp anzen geringer ausfällt als bei der ursprünglich heimischen Vegetation. Die Erosion aus dem Umland nimmt zu, sodass das Bachbett häu g eine

größere Menge feiner Mineralpartikel enthält. Auch der Eintrag an Nährsto en steigt an. Das kann sich nachteilig auf Seen und marine Küstenökosysteme ussabwärts auswirken (▶ Kap. 11)

Bäche entwässern Wassereinzugsgebiete jeglicher Art. Wenn sie sich zu größeren Wasserläufen und Flüssen zusammenschließen, werden diese Flüsse natürlich immer breiter und die Beschattung fällt zwangsläu g relativ gering aus. Bei warmen klimatischen Bedingungen – wie sie in den Tropen das ganze Jahr über und in den gemäßigten Breiten im Sommer herrschen – erwärmt sich das Wasser in der Regel und enthält weniger gelösten Sauersto . Die Produktivität des Algenbewuchses und der bewurzelten P anzen nehmen zu. In manchen Gebieten kann auch die Produktion des Phytoplanktons aus frei schwebenden, mikroskopisch kleinen Algen Bedeutung erlangen. In Bächen und kleinen Flüssen ist die Phytoplanktonproduktion hingegen nur selten hoch, weil die im Wasser schwebenden Mikroorganismen schneller ussabwärts transportiert werden, als sie nachwachsen können.

Fließgewässer entwässern aber nicht nur die Landschaft, in Zeiten mit hohem Abfluss überschwemmen sie häu g das Land in der Umgebung, die sogenannte Schwemmebene (engl. *oodplain*). Mit zunehmender Größe der Fließgewässer vergrößert sich auch die Fläche der Schwemmebene. Beispielsweise ist der Amazonas – der zweitlängste Fluss der Erde, hinsichtlich des Wassereinzugsgebiets und des Ab usses jedoch der weltweit größte – in Zeiten geringen Ab usses „nur" wenige Kilometer breit. Während der jährlichen Überschwemmungsperiode verbreitert sich der Fluss jedoch in die bewaldete Schwemmebene und kann eine Breite von bis zu 50 km erreichen (◘ Abb. 4.24).



◘ **Abb. 4.24** Während der Regenzeit tritt der Amazonas über sein Ufer und flutet die Schwemmebene. Auf dem Höhepunkt der jährlichen Überflutungen sind 5–8 % des gesamten Wassereinzugsgebiets des Amazonas von Wasser bedeckt (© Kevin Schafer/Corbis)

Stehende Gewässer

Genau wie Fließgewässer durch die vorgegebene Fließrichtung des Wassers definiert werden, sind stehende Gewässer wie Weiher und Seen durch das relativ stationäre Verhalten ihres Wassers charakterisiert. Die Verweildauer des Wassers in diesen Ökosystemen variiert, bewegt sich aber häu g im Bereich von Monaten bis Jahrzehnten – im Gegensatz zu einer Verweildauer in Fließgewässern von Minuten bis bestenfalls einigen Wochen. Die kleineren dieser relativ stationären aquatischen Ökosysteme bezeichnen wir als Weiher. Sie sind ach und ihre Wasser äche beträgt in der Regel weniger als 1 ha. Weil Weiher ach sind, dringt das Licht häu g bis zum Grund vor und bewurzelte P anzen sind o ausgesprochen produktiv.

Seen sind größer und gewöhnlich auch tiefer, wenngleich es keine eindeutige Größenabgrenzung von Weihern und Seen gibt. In achen Seen kann das Licht wie in einem Weiher den Grund erreichen, sodass bewurzelte P anzen und Algenbewuchs hier gut gedeihen. In tieferen Seen dringt nur sehr wenig Licht bis zum Grund vor, weshalb hier die Vertreter des Phytoplanktons die dominierenden Primärproduzenten sind. Diese dienen wiederum dem Zooplankton als Nahrung. Das so entstehende Nahrungsnetz ist vollkommen anders strukturiert als eines, das auf bewurzelten P anzen beruht.

Wasser ist insofern ein außergewöhnliches Medium, als es über einen weiten Temperaturbereich üssig bleibt. Um es zu erwärmen, ist eine Menge Energie erforderlich (d.h. es hat eine hohe Wärmekapazität), aber es speichert die Wärme sehr e zient. Das hat unter anderem zur Folge, dass die Temperatur von großen Wasserkörpern wie Meeren und großen Seen im Laufe der Jahreszeiten nur wenig schwankt. Als weitere besondere physikalische Eigenschaft von Wasser kommt hinzu, dass es in gefrorenem Zustand eine geringere Dichte aufweist als in üssigem. Wie bei den meisten Flüssigkeiten

steigt die Dichte von Wasser an, wenn es abkühlt, und es sinkt ab. Bei Temperaturen unter 4 °C verringert sich die Dichte von Wasser jedoch, und wenn sich bei 0 °C Eis bildet, treibt dieses auf dem Wasser. Eis an der Wasserober äche isoliert den darunter be ndlichen Wasserkörper. Daher bleiben Seen und Bäche unter einer Eisschicht üssig, frei ießend und bewohnbar.

Eine entscheidende Komponente der Ökologie von Seen ist die vertikale Schichtung des Wassers in Abhängigkeit von der Temperatur. Die obere Wasserschicht in einem Seebecken ist der Sonne ausgesetzt und erwärmt sich. Weil warmes Wasser eine geringere Dichte aufweist als kälteres und daher tendenziell aufsteigt, entsteht eine Schichtung, das heißt, die obere Schicht ist deutlich von dem darunter be ndlichen kälteren Wasser abgetrennt. Im Sommer ist diese Ober ächenschicht, das **Epilimnion**, relativ warm und gut durchleuchtet. Außerdem zeichnet sie sich durch einen hohen Sauersto gehalt aus, weil über die Wasserober äche ein Austausch von Sauersto mit der Atmosphäre statt ndet. Die Ober ächenschicht eines Sees kann bei ausreichendem Eintrag an Nährsto en recht produktiv sein, mit einer hohen Dichte an Algen und tierischen Lebewesen.

Seen können eine vertikale Schichtung unterschiedlicher Temperaturen aufweisen, was sich ganz wesentlich auf ihre Ökologie auswirkt

In vielen Seen befindet sich im Sommer unter der Oberflächenschicht eine Übergangszone, die Sprungschicht oder **Thermokline** (engl. *thermocline*), in der die Temperatur rasch abfällt. Die ermokline wirkt als Barriere für den Austausch zwischen dem Epilimnion und dem tieferen, kälteren Wasser. Oftmals dringt – wenn überhaupt – nur wenig Licht bis in diese tiefere Schicht, das **Hypolimnion**, vor, weil es durch das Wasser der Ober ächenschicht und die darin schwimmenden Partikel absorbiert und gebrochen wird. Ohne Licht kann in dieser unteren Schicht keine Photosynthese statt nden. Abgestorbenes organisches Material aus dem Epilimnion sinkt durch die ermokline nach unten und wird im Hypolimnion zersetzt. Diese Zersetzung in der unteren Wasserschicht kann dazu führen, dass der gelöste Sauersto hier völlig aufgebraucht wird, da ja durch die fehlende Photosynthese kein neuer Sauersto produziert wird und auch kein Austausch von Sauersto mit der Atmosphäre und nur ein geringer Austausch von Wasser mit höherem Sauersto gehalt durch die ermokline hindurch erfolgen. Bei völligem Au rauchen des Sauersto s können im Hypolimnion keine Fische und andere Tiere mehr leben. Dann beschränkt sich das Leben hier auf mikrobielle Prozesse, die nicht von Sauersto abhängig sind. Bei der Zersetzung werden auch gelöste anorganische Nährsto e freigesetzt. Ein Austausch von Wasser durch die ermokline, und sei er noch so begrenzt, kann von großer Bedeutung sein, weil diese Nährsto e dadurch in die Ober ächenschicht gelangen, wo die Nährsto onzentrationen meist sehr viel geringer sind. Das liegt daran, dass die Nährsto e hier durch das Phytoplankton aufgenommen werden und somit die Grundlage für die Primärproduktion von neuem organischem Material bilden.

In den gemäßigten Breiten der Erde bricht im Herbst die vertikale Schichtung des Seewassers – als **Stratifizierung** (engl. *strati cation*) bezeichnet – mit dem Abkühlen der Ober ächenschicht zusammen. Es kommt dann zu einer völligen Durchmischung von Epilimnion und Hypolimnion, bis die winterliche Schichtung einsetzt. Im Winter ist in Seen der gemäßigten Breiten das Epilimnion tatsächlich kälter als das Hypolimnion, wo die Temperatur meist um 4 °C liegt (also jene Temperatur, bei der Wasser die höchste Dichte aufweist). Die Ober ächenschicht kühlt aber noch weiter ab, nicht selten bildet sich an der Ober äche eine Eisschicht. Wenn sich der See im Frühjahr wieder erwärmt, erfolgt wieder eine Durchmischung von oben nach unten, bis sich die sommerliche Schichtung einstellt.

In den Tropen zeichnen sich viele Seen durch eine dauerhafte Schichtung aus, mit einem konstant warmen Epilimnion und einem etwas kühleren Hypolimnion unterhalb der ermokline. In weiten Teilen der Tropen kühlt das Wasser der Ober ächenschicht nie ausreichend ab, dass diese Schichtung saisonal zusammenbricht. Sehr häu g enthält die untere Schicht in diesen tropischen Seen überhaupt keinen gelösten Sauersto .

In manchen Regionen der Erde sind Salzseen häufig

Viele Seen in ariden Gebieten, darunter nicht nur Wüsten, sondern auch Grasländer und Savannen, besitzen keinen Ab uss, sodass Wasser nur durch **Verdunstung** (engl. *evaporation*) verloren geht. Dadurch können sich in diesen Seen recht große Mengen gelöster Salze anreichern. Man sollte solche Salzseen aber nicht als Ausnahmefälle betrachten. Global gesehen sind sie ebenso häu g wie Süßwasserseen. In der Regel sind sie sehr fruchtbar und beherbergen photosynthesebetreibende Cyanobakterien o in hoher Populationsdichte. In einigen dieser Seen, etwa im Nakurusee in Kenia, leben davon riesige Ansammlungen von plankton ltrierenden Zwerg amingos (*Phoeniconaias minor*).



Abb. 4.25 Ein von Torfmoos (*Sphagnum*) dominiertes Hochmoor vor einem Fichtenwald (© Tom Tooke/Alamy)

Feuchtgebiete

Feuchtgebiete stellen eine Übergangsform zwischen terrestrischen und aquatischen Ökosystemen dar. Kennzeichnend sind Böden, die dauerhaft oder zumindest sehr häu g wassergesättigt sind. Bisweilen kann auch die Vegetation der Feuchtgebiete unter Wasser stehen. Ökologen klassi zieren Feuchtgebiete nach der dominierenden Vegetation. Feuchtgebiete, in denen Bäume vorherrschen, bezeichnet man als Bruchwald, in Marschen und Niedermooren dominieren Gräser und/oder Seggen, in den gewöhnlich sehr sauren Hochmooren Moose der Gattung *Sphagnum* (Abb. 4.25). Im Uferbereich von Bächen und Flüssen nden sich häu g relativ schmale Feuchtgebietsstreifen, Feuchtgebiete können jedoch auch riesige Flächen einnehmen. Eines der größten Feuchtgebiete der Welt, das südamerikanische Pantanal, besteht aus einem Gemisch aus tropischen Sümpfen und Marschland und nimmt eine Fläche von über 140.000 km² ein (Abb. 4.26).



Abb. 4.26 Dieses Satellitenbild zeigt das Pantanal (gelb), ein riesiges tropisches Feuchtgebiet im Grenzgebiet von Brasilien, Bolivien und Paraguay (© NASA)

Weil in Feuchtgebieten Wasser nie ein begrenzender Faktor für das P anzenwachstum und die Nährsto onzentration häu g sehr hoch ist, wird hier eine der höchsten Primärproduktionen aller natürlichen Ökosysteme der Erde erreicht. Das gilt insbesondere für Sümpfe und Marschland. In Mooren wird die Rate der Primärproduktion durch die hohe Azidität etwas eingeschränkt.

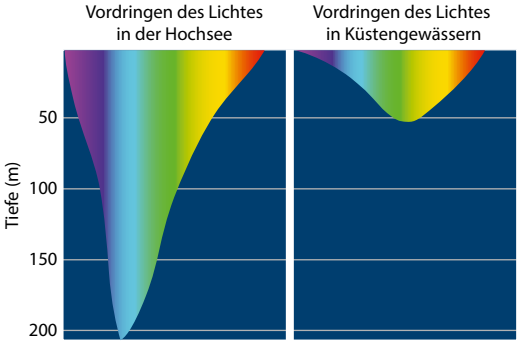
In Wasser kann sich nur eine begrenzte Menge Sauerstoff lösen und er diffundiert durch Wasser mit einer 10.000-mal geringeren Geschwindigkeit als durch die Lu . In den Böden von Feuchtgebieten wird der Sauersto aufgrund der hohen Zersetzungsrate durch Mikroorganismen rasch aufgebraucht. Grundlage hierfür ist der enorme Eintrag von totem P anzenmaterial. Da Sauersto nur sehr langsam diffundiert durch den wassergesättigten Boden, bleiben die Böden praktisch sauersto frei. Die mikrobiellen Prozesse laufen aber auch ohne Sauersto weiter ab und verursachen eine ganze Reihe wichtiger biogeochemischer Umwandlungen. Eine davon, die bakterielle Umwandlung von gelöstem Nitrat zu gasförmigem Sticksto (N_2), hat erheblichen Ein uss auf die globale Verbreitung dieses wichtigen Nährsto s. In ▶ Kap. 11 werden wir ausführlicher auf diesen Vorgang der Denitrifikation eingehen und in ▶ Kap. 12 seine globale Bedeutung erörtern.

4.4 Marine Biome

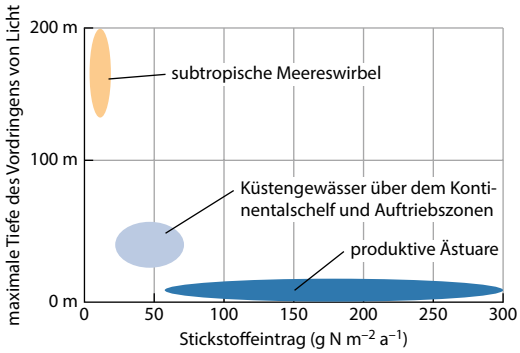
Meere nehmen mehr als 70 % der Erdoberfläche ein und enthalten 97 % des Wassers unseres Planeten. Im Schnitt sind die Meere 4 km tief, an den tiefsten Stellen rund 11 km. Die Rate der Primärproduktion pro Flächeneinheit ist in den Meeren im Mittel nur etwa halb so hoch wie in terrestrischen Biomen. Damit ist die Primärproduktion in der Gesamtsumme in den Meeren und an Land ungefähr gleich. In ▶ Kap. 11 werden wir das Thema der Primärproduktion noch einmal aufgreifen und detaillierter besprechen. Genau wie die Produktion in einigen terrestrischen Ökosystemen sehr viel höher ist als in anderen (man vergleiche nur den tropischen Regenwald und aride Wüsten), so erweist sich auch die Primärproduktion in den Meeren von Ort zu Ort als recht unterschiedlich. Die dominanten photosynthetisch aktiven Organismen in den Meeren sind die Vertreter des Phytoplanktons. Ihre Lebensspanne ist jedoch erheblich kürzer als die des panzlichen Lebens in terrestrischen Biomen: Bei Phytoplankton beträgt sie nur Tage, bei den Landpflanzen Monate, Jahre, Jahrzehnte oder sogar Jahrhunderte. Folglich ist die Gesamtbiomasse zu einem bestimmten Zeitpunkt an Land weitaus größer als in den Meeren, obschon die Gesamtphotosynthese und die Primärproduktion jeweils in etwa gleich sind.

Wie in den Seen wird auch in den Meeren das Sonnenlicht durch das Wasser selbst und im Wasser schwebende Partikel (einschließlich des Phytoplanktons) absorbiert und gestreut. In dem ausgesprochen klaren, blauen Wasser einiger Hochseeregionen dringt das Licht bis zu 200 m tief in die Wassersäule vor (◘ Abb. 4.27). An anderen Stellen der Meere, etwa in den produktiveren, planktonreicheren Küstengewässern, reicht das Licht hingegen mitunter nur bis 50 m oder sogar weniger in die Tiefe. Diese von Licht durchdrungene Oberflächenschicht bezeichnet man als **euphotische Zone** (engl. *photic zone*). In Tiefen unterhalb der euphotischen Zone, in der **aphotischen Zone** (engl. *aphotic zone*) – also angesichts der durchschnittlichen Meerestiefe von 4 km in großen Wassermengen – ist keine Photosynthese möglich.

Viele Ökologen beschränken die Verwendung des Begriffs „Biom“ auf terrestrische Lebensräume, aber auch in den Meeren lassen sich große Regionen



◘ **Abb. 4.27** In der Hochsee im Bereich der subtropischen Meereswirbel findet sich das weltweit klarste Wasser. Hier dringt Licht unterschiedlicher Wellenlänge (s. Farbcode in Abb. 4.30) bis in eine Tiefe von 200 m vor. In Küstengewässern reicht das Licht weit weniger tief in die Wassersäule, weil es vom Phytoplankton und anderen Schwebstoffen absorbiert und reflektiert wird (http://oceanexplorer.noaa.gov/explorations/04deepscope/background/deeplight/deeplight.html)



◘ **Abb. 4.28** Die Biome der Meere lassen sich entlang eines Gradienten der Nährstoffverfügbarkeit und der Tiefe des Vordringens von Licht in der Wassersäule anordnen

mit charakteristischen ökologischen Funktionen gegeneinander abgrenzen. In diesem Buch bezeichnen wir diese Meeresregionen ebenfalls als Biome. Während die terrestrischen Biome aus der Wechselwirkung von Temperatur und Niederschlag resultieren (s. ◘ Abb. 4.9b), werden die marinen Biome durch das Zusammenspiel von Licht – genauer durch die Tiefe der euphotischen Zone – und Nährstoffverfügbarkeit bestimmt (◘ Abb. 4.28). Die Verfügbarkeit von Licht und Nährstoffen ist wiederum weitgehend davon abhängig, wie stark das Wasser

einer Region durchmischt wird und wie nahe die Region von der Küste entfernt liegt. In dieser kurzen Übersicht beschreiben wir nicht sämtliche Regionen der Meere, sondern konzentrieren uns vielmehr auf das Spektrum unterschiedlicher Biome sowie die für die menschliche Gesellscha hinsichtlich globaler Produktivität, Fläche oder Ressourcen wichtigsten.

Die Tiefsee

Das bei Weitem meiste Wasser der Meere – nämlich 96 % des gesamten Volumens – befindet sich in der Tiefsee unterhalb der euphotischen Zone. Die Grundlage des Nahrungsnetzes bildet hier vor allem aus der euphotischen Zone herabsinkendes totes organisches Material. Wenn heterotrophe Organismen dieses organische Material konsumieren, werden anorganische Nährsto e und Kohlendioxid freigesetzt. Deshalb ist das Wasser der aphotischen Zone sehr reich an Nährsto en wie auch an Kohlendioxid. Das gilt insbesondere für die tiefen Bereiche im Nordpazi k. Da dieses Gebiet am Ende der thermohalinen Zirkulation (des „globalen Förderbands", ▶ Exkurs 4.1) liegt, befand sich dieses Wasser vor dem Aufsteigen längere Zeit – mitunter Hunderte von Jahren – in größeren Tiefen als in den übrigen Meeren. Damit blieb auch mehr Zeit für die Ansammlung von Nährsto en aus dem fortlaufenden Konsum des organischen Materials.

Die meisten Meere der Erde weisen eine ausgeprägte Schichtung auf. Die Tiefsee liegt zum überwiegenden Teil unterhalb der ermokline und ist durch eine Temperatur von etwa 4 °C gekennzeichnet. Aufgrund dieser Kälte läu die Zersetzung durch Bakterien hier nur äußerst langsam ab. Dies zeigte sich auf eindrückliche Weise, als das Tiefsee-U-Boot Alvin (◘ Abb. 4.29) im Jahr 1968 in eine Tiefe von rund 1,5 km sank und erst nach zehn Monaten vom Meeresgrund geborgen werden konnte. Wieder an der Ober äche zurück fand man in der Alvin Sandwiches, die keinerlei Anzeichen von Zersetzung zeigten. Ein Käsesandwich war, obschon mit Meerwasser vollgesogen, sogar noch genießbar. Trotz der langsamen mikrobiellen Zersetzung verbleibt in der Tiefsee aber nur sehr wenig organisches Material und auch der Gehalt an organischen Sto en in den Sedimenten ist bemerkenswert niedrig. Das liegt unter



◘ **Abb. 4.29** Das Tiefsee-U-Boot Alvin, betrieben von der Woods Hole Oceanograpic Institution (© Emory Kristof/ National Geographic Creative)

anderem daran, dass von der euphotischen Zone nur relativ geringe Mengen organischen Materials in die Tiefsee absinken.

Die Tiefsee zeichnet sich durch eine außerordentliche biologische Produktivität aus, unter anderem leben hier Würmer, Krebstiere, Weichtiere und Fische, die nirgendwo sonst vorkommen. Viele der Wirbellosen sind winzig, haben einen ausgesprochen langsamen Sto wechsel und können zum Teil mehrere Jahrzehnte überleben.

Hydrothermale Quellen oder **Tiefseeschlote** (engl. *hot vents*; ▶ Exkurs 2.2) entlang der Spreizungszonen der tektonischen Platten in der Tiefsee bilden ökologisch faszinierende Oasen biologischer Vielfalt. Aus diesen erst in den letzten 50 Jahren entdeckten Quellen tritt extrem heißes Wasser aus, das mit reduzierten chemischen Substanzen wie Schwefelwasserstо angereichert ist. Die chemische Energie dieser Substanzen machen sich chemoautotrophe Bakterien zunutze. Sie oxidieren die Substanzen und erlangen dadurch Energie zur Synthese von neuem organischem Material aus Kohlendioxid (▶ Kap. 3). Viele

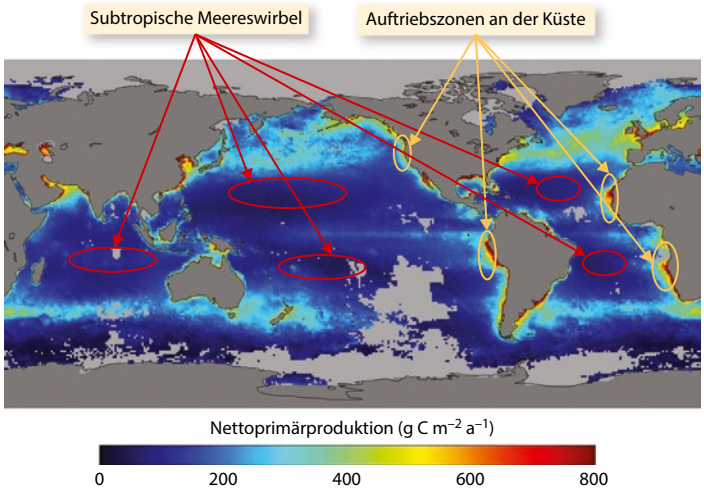


Abb. 4.30 Die Primärproduktionsraten in den Meeren der Welt. Hervorgehoben sind die fünf subtropischen Meereswirbel und einige der größeren Auftriebszonen (www.isciences.com)

dieser chemoautotrophen Bakterien an den Tiefseeschloten sind **Symbionten** von Tieren: Sie leben in diesen Tieren, beispielsweise in Bartwürmern, die mehr als 2 m lang werden können, und versorgen diese mit Nährsto en. Häu g bildet diese chemische Energie der Hydrothermalquellen die Grundlage für große Tierpopulationen. Allerdings gibt es nur wenige solche Hydrothermalquellen in der Tiefsee und sie bilden eine Ausnahme von der Regel, dass die Lebensgrundlage in der Tiefsee der langsame Abbau von totem organischen Material ist, das aus der euphotischen Zone in das sehr kalte Tiefenwasser absinkt.

Subtropische Meereswirbel

Auf der Erde gibt es insgesamt fünf subtropische **Meereswirbel** oder **Meeresdriftströme** (engl. *subtropical gyres*): im Nord- und Südatlantik, im Nord- und Südpazi k sowie im Indischen Ozean. Es handelt sich dabei um große Massen von teilweise isoliertem Ober ächenwasser, umgeben von einer zirkularen Strömung, deren Wasser bei den beiden Wirbeln auf der Nordhalbkugel im Uhrzeigersinn strömt, bei den drei Wirbeln auf der Südhalbkugel gegen den Uhrzeigersinn (s. Abb. 4.6). Zusammengenommen machen sie ungefähr die Häl e der gesamten Fläche der Weltmeere oder 35 % der Erdoberfläche aus, womit sie ächenmäßig die gesamte Land äche auf allen Kontinenten übertre en. Der Wirbel im Nordatlantik bildet die Sargassosee, benannt nach den hier häu g vorkommenden großen Algenmatten aus im Wasser treibenden Braunalgen der Gattung *Sargassum*. Die Sargassosee ist zugleich der einzige dieser Wirbel, der den Namen „-see" trägt – und die einzige „See", die nicht von Landmassen, sondern von Meeresströmungen begrenzt wird. Eigentlich passt der Begri „See" aber als Beschreibung für diese Wirbel, da nur ein sehr geringer Austausch von Wasser über die begrenzenden Meeresströmungen mit den Wassermassen benachbarter Meere statt ndet. Lediglich die hin und wieder au retenden Strudel sorgen dafür, dass kleinere Wassermassen aus dem Wirbel hinaus oder aus dem benachbarten Wasser in die Wirbel hinein verfrachtet werden.

Die Raten der Primärproduktion in diesen Meereswirbeln sind geringer als die in allen anderen aquatischen Ökosystemen der Erde und kommen in etwa jenen der aridesten Wüstengebiete an Land gleich (Abb. 4.30, ► Kap. 11). Das Wasser ist klar und blau, was zum Teil auf die geringe Primärproduktion und Biomasse des Phytoplanktons zurückzuführen ist, zum Teil aber auch darauf, dass diese Bereiche abgeschirmt sind von dem Eintrag erodierter Partikel vom Land über die Flüsse. Durch das

klare Wasser kann das Licht hier tiefer vordringen als irgendwo sonst in den Meeren der Welt, nämlich bis zu 200 m tief (s. Abb. 4.27). Nährsto e sind hier allerdings Mangelware. Faktisch sind die Konzentrationen von anorganischem Sticksto und Phosphor in diesem Ober ächenwasser genauso gering wie in destilliertem Wasser. Es gibt aber reichlich Nährsto e in der Umgebung, genauer im Wasser der Tiefsee nur wenige Meter unterhalb dieser ober ächlichen Meereswirbel. Allerdings sind diese Nährsto e weitgehend in der Tiefsee gefangen, da durch die stark ausgeprägte ermokline kaum ein Austausch von Wasser erfolgt. Diese ausgesprochen dür ige Nährsto versorgung schränkt die Rate der Primärproduktion natürlich ziemlich ein.

Die meisten Arten des Phytoplanktons in diesen subtropischen Meereswirbeln sind in Anpassung an die geringe Nährsto verfügbarkeit sehr klein. Kleine Zellen zeichnen sich durch ein hohes Verhältnis der Oberfläche zum Volumen aus. Damit steht in Relation zum Volumen des gesamten Photosyntheseapparats einschließlich des Chlorophylls innerhalb der Zelle viel Fläche für die Aufnahme von Nährsto en zur Verfügung (▶ Abschn. 3.2). Diese winzigen Phytoplanktonarten dienen ebenso winzigen Spezies des Zooplanktons als Nahrung, die selbst wiederum von etwas größeren Tieren erbeutet werden, wodurch lange Nahrungsketten entstehen. Da auf jeder Stufe der Nahrungskette etwas Energie verloren geht (▶ Kap. 11), ist der Energie uss bis zu den Spitzenprädatoren nur wenig e zient im Vergleich zu dem in den meisten anderen aquatischen und terrestrischen Biomen. Gegenüber anderen Teilen der Meere ist die Produktion an Fischen gering, sogar relativ zu der niedrigen Rate der Nettoprimärproduktion.

Hingegen ist die Biodiversität in diesen subtropischen Wirbeln sehr hoch, vielleicht sogar die höchste in allen von Plankton dominierten Ökosystemen der Erde. Nach wie vor sind Ökologen daran interessiert herauszufinden, was zu dieser hohen Diversität geführt hat. Als Erklärung wurden unterschiedliche Ursachen ins Spiel gebracht: das relativ geringe Ausmaß an Störungen über geologische Zeiträume hinweg, das geringe Ausmaß an Störungen in kürzeren Zeiträumen und möglicherweise auch die Spezialisierung aufgrund der geringen Nährsto verfügbarkeit. Allgemeine Muster der Biodiversität und ihre potenziellen Ursachen werden wir in ▶ Kap. 10 diskutieren.

Küstennahe Auftriebszonen

Auftriebszonen (engl. *upwelling systems*) bilden einen deutlichen Gegensatz zu den lichtdurch uteten, aber nährsto armen subtropischen Meereswirbeln. In Au riebszonen steigt ständig nährsto reiches Tiefenwasser nach oben in die euphotische Zone auf. Primärproduktion und Biomasse des Phytoplanktons sind sehr hoch und schränken das Vordringen des Lichts in die Wassersäule ein. Allerdings sorgt das aufsteigende Wasser dafür, dass das Phytoplankton stets nahe der Ober äche treibt und damit immer genügend Licht erhält.

Ursache für den küstennahen Au rieb sind die starken, überwiegend parallel zur Küste wehenden Winde, aufgrund der Corioliskra wird das Wasser jedoch in einem Winkel von 90° zur vorherrschenden Windrichtung verfrachtet. Wenn das Wasser vom Land weg transportiert wird, wie vor der Küste von Oregon und Kalifornien in den Vereinigten Staaten oder von Baja California in Mexiko, wird es durch neues, aus der Tiefe aufsteigendes (Au riebs-) Wasser ersetzt (Abb. 4.31). Weitere größere Auftriebszonen befinden sich im Südpazifik vor der Westküste von Chile und Peru, im Südatlantik vor der Westküste Südafrikas und im Nordatlantik vor der Westküste von Mauretanien und Marokko (Abb. 4.30). Ein sehr starker Auftrieb entsteht saisonal östlich von Somalia im Indischen Ozean durch den Südwestmonsun. Zusammengenommen produzieren diese fünf Au riebszonen 25 % des weltweiten Fischfangs, obwohl sie nur 5 % der Meeresober äche einnehmen.

Ein weiterer Bereich mit großflächigen Auftriebszonen ist der Südliche Ozean – die große, auch als Südpolarmeer bekannte Wassermasse, welche die Antarktis umgibt. An der Küste der Antarktis wehen vor allem starke Westwinde. Im Zusammenspiel mit der Corioliskra wird das Wasser dadurch nach Norden von der Küste weg verfrachtet und auch hier durch Tiefenwasser ersetzt.

Anders als im Bereich der Meereswirbel sind die Vertreter des Phytoplanktons in dem Au riebswasser zumeist relativ groß und weisen ein niedriges

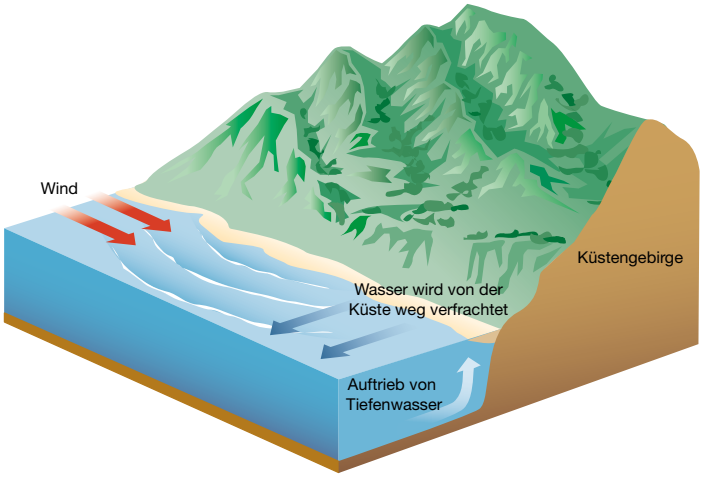


Abb. 4.31 Von Norden her entlang der Westküsten wehende Winde verfrachten auf der Nordhalbkugel das Wasser von der Küste weg. Ersetzt wird dieses durch aus der Tiefe aufsteigendes Wasser. Das Auftriebswasser ist kalt und extrem nährstoffreich

Oberflächen/Volumen-Verhältnis auf. Sie dienen verhältnismäßig großen Arten des Zooplanktons als Nahrung, die wiederum von planktonfressenden Fischen und Walen konsumiert werden. In den daraus resultierenden eher kurzen Nahrungsketten erfolgt ein recht e zienter Energietransfer. Diese E zienz führt zusammen mit der hohen Primärproduktionsrate dazu, dass die Au riebszonen besonders produktive Fischfanggründe sind. Der hohen Produktivität steht eine niedrige Biodiversität gegenüber. Dieser Zusammenhang zwischen geringer Diversität und nährsto reichen, produktiven Ökosystemen ist ein weiterer Aspekt, der in ▶ Kap. 10 wieder aufgegri en wird.

Breite Kontinentalschelfe

Die großen Au riebszonen liegen alle entlang von Küsten mit schmalem **Kontinentalschelf** (engl. *continental shelf*). Beispielsweise be ndet sich vor Teilen der kalifornischen Küste bereits innerhalb von 1 km Tiefenwasser. Entlang anderer Küsten erstrecken sich die Kontinentalschelfe viel weiter nach draußen, global gesehen im Schnitt rund 80 km von der Küste weg. Die Wassertiefe beträgt an den Kontinentalschelfen im Mittel 150 m. Ein beträchtlicher Nährsto eintrag hat häu g eine hohe Primärproduktion zur Folge, bisweilen sogar eine sehr hohe. Die meist geschichtete Wassersäule besteht aus einer relativ achen euphotischen Zone, die eine hohe Produktion begünstigt, wenngleich die Biomasse an Phytoplankton – und damit auch die Lichtabsorption – hier sehr hoch sein kann.

Die Nährsto e stammen aus unterschiedlichen Quellen, darauf werden wir in ▶ Kap. 11 noch näher eingehen. Eine davon sind Flüsse. Beispielha hervorzuheben ist der Eintrag von Nährstoffen aus dem Mississippi in das Schelfgebiet im nördlichen Golf von Mexiko. Der Mississippi führt gewaltige Mengen an Sticksto und Phosphor mit sich, die aus der Kornkammer im Mittleren Westen stammen. Seit den 1970er-Jahren hat diese erhöhte Nährsto belastung die Primärproduktion im Bereich des Kontinentalschelfs über die Maßen angeregt. Da das Phytoplankton im Sommer, wenn das Wasser geschichtet ist, in der unteren Wasserschicht abstirbt, wird rasch der Sauersto erschöp und es entsteht eine „tote Zone“ von 20.000 km² oder mehr, in der weder Fische noch andere Tiere überleben können.

Die Tiefsee liefert den Kontinentalschel ereichen ebenfalls Nährstoffe, besonders in Gebieten wie der Nordsee sowie der Georges Bank und den Grand Banks vor der Nordostküste Nordamerikas, die zu den produktivsten Fischfanggründen der Welt zählen. Das rund 30.000 km² große Gebiet der Georges Bank be ndet sich selbst an der am küstennächsten gelegenen Stelle 100 km vor der Küste von Massachusetts, ist aber an manchen Stellen lediglich wenige Meter tief. Diese Flachheit trägt zu der hohen



Abb. 4.32 Große Fischschwärme sind ein wesentliches Merkmal der produktiven Kontinentalschelfbereiche. Der hier abgebildete Kabeljau kam einst in ungeheurer Zahl im Gebiet der Georges Bank und an anderen Stellen vor der Küste Neuenglands vor. Die jahrzehntelange Überfischung hat die Bestände aber erheblich dezimiert (© Vlada Z/Fotolia.com)

Primärproduktion bei, weil sich das Phytoplankton stets nahe der Oberfläche befindet, wo die Lichtintensität am größten ist. Der unglaubliche Fischreichtum der Georges Bank und der Grand Banks lockte vor 1000 Jahren europäische Fischer hierher und gehörte zu den bedeutendsten Anziehungspunkten für die frühen europäischen Siedler in Neuengland und Neuschottland (Nova Scotia) im 16. und 17. Jahrhundert. Doch bereits im Jahr 1850 war der einst allgegenwärtige Heilbutt der Georges Bank stark über scht und sein Bestand fast erschöp (Bigelow und Shroeder 1953). Seither waren noch zahlreiche weitere Fischarten von der Überfischung betroffen (▶ Kap. 14). Der Kabeljau, der einst in großen Schwärmen die Georges Bank bewohnte und das Ober ächenwasser fast „zum Kochen" brachte (und nach dem auch das Cape Cod benannt ist; engl. *cod* für Kabeljau, Dorsch), ist mittlerweile weitgehend verschwunden (Abb. 4.32).

Ähnlich wie bei den küstennahen Au riebszonen herrschen auch in den meisten produktiven Gewässer der breiteren Kontinentalschelfe große Phytoplanktonarten vor. Dadurch ergibt sich auch hier ein e zienter Energietransfer in relativ kurzen Nahrungsketten. Die Biodiversität ist zumeist relativ niedrig.

Marine Küstenökosysteme

Als Letzte der verschiedenen marinen Ökosysteme wollen wir in diesem Abschnitt nun die verschiedenen Ökosysteme an der Küste betrachten: die Gezeitenzone (engl. *intertidal zone*) bzw. das Litoral (engl. *littoral*) und die Ästuare (Mündungsbereiche; engl. *estuaries*). Diese Ökosysteme dienen vielen Fischen und Wirbellosen als Kinderstube und bilden wichtige Lebensräume für andere Spezies wie Meeresschildkröten, Küstenvögel und zahlreiche Meeressäugerarten. Weil sie landscha lich häu g sehr schön sind, erfreuen sich an ihnen Millionen von Menschen, die an der Küste leben oder dort ihren Urlaub verbringen. Und da sie leicht zugänglich sind, gehören sie zu den am besten von Ökologen untersuchten Bereichen der Meere. Hier beschränken wir uns in der Beschreibung auf einige wenige Küstenökosysteme, die Liste ist alles andere als vollständig.

Das Litoral befindet sich nur zeitweise unter Wasser …

Als **Gezeitenzone** oder auch **Litoral** bezeichnet man den Bereich einer Küstenlinie, der bei Flut über u tet wird, bei Ebbe hingegen trockenfällt. Wie ausgedehnt diese Zone ist, hängt von der Höhe der Flut und der Hangneigung an der Küste ab. In einiger Entfernung von der Küste ist der Tidenhub selten größer als 1 m, näher an der Küste kann durch die Form der Landmasse eine Trichterwirkung auf Ebbe und Flut entstehen und außerordentlich große Gezeitenunterschiede bewirken. In der Bay of Fundy zwischen Nova Scotia (Neuschottland) und New Brunswick (Neubraunschweig) in Kanada können sie beispielsweise bis zu 20 m betragen. Im Gegensatz dazu ist an den Küsten des Mittelmeers kaum ein Tidenhub zu verzeichnen.

Sowohl auf Algen als auch auf Tiere haben die physikalische Kra des Wellenschlags wie auch die extremen Temperaturunterschiede, die bei Ebbe au reten können (die Veränderungen der Lu temperatur werden viel weniger abgeschwächt als die der Wassertemperatur), tiefgreifende Auswirkungen. Bei Ebbe besteht zudem stets die Gefahr der Austrocknung.

An Felsküsten he en sich Seeanemonen, Seepocken und Muscheln fest und dauerha an das Substrat an und ltern bei Flut p anzliches und tierisches Plankton aus dem Wasser. Andere Tiere wie Napfschnecken kriechen über die Felsen und weiden dabei Mikroalgen ab, während Krabben sich mit den Gezeiten bewegen und Felsspalten als Rückzugsorte

nutzen. Neben den Mikroalgen umfasst die Flora der Gezeitenzone an Felsküsten auch größere Makroalgen wie Tange, die sich mit spezialisierten Ha organen (Rhizoiden) an den Felsen festhe en.

Ganz andere Lebensräume entstehen an flach abfallenden Küsten, an denen die Gezeiten Sand und Schlamm aufwühlen und ablagern. Die vorherrschenden Tiergruppen bilden hier Mollusken und Polychaeten (Vielborster), die im Substrat eingegraben leben und bei Flut ihre Nahrung aus dem Wasser filtern. Wo in solchen von Sand oder Schlamm geprägten Gezeitenzonen ein ausreichender Schutz vor dem Wellenschlag besteht, entwickeln sich o Feuchtgebiete. In den gemäßigten Breiten handelt es sich dabei überwiegend um Salzmarschen wie die von dem Seegras *Spartina* gebildeten ausgedehnten Marschgebiete an der Ostküste der Vereinigten Staaten. In den Tropen sind dagegen von Mangroven dominierte Sumpfgebiete häu g.



Abb. 4.33 Der Riesentang oder Kelp (*Macrocystis pyrifera*) zeichnet sich durch ein rasches Wachstum aus und erreicht Längen von 50 m und mehr. Diese Algen sind nicht nur ausgesprochen produktiv, sondern bilden auch die strukturelle Grundlage eines bisweilen als Kelpwald bezeichneten Ökosystems, das entlang der Meeresküsten in den gemäßigten Breiten häufig zu finden ist (© Ralph A. Clevenger/Corbis)

… während das Sublitoral ständig von Wasser bedeckt ist

Unterhalb der Niedrigwasserlinie beginnt das **Sublitoral**. In dieser Zone finden sich je nach Bescha enheit des Untergrunds (felsig, sandig oder schlammig usw.) unterschiedliche Lebensgemeinscha en. Das Licht dringt hier im Allgemeinen bis zum Grund vor, sodass am Untergrund festgeheftete Primärproduzenten hier eine wesentliche Rolle spielen. Neben oft sehr hohen Raten der Primärproduktion scha en sie zudem einen strukturierten Lebensraum. Zu den größten Algenarten der Welt zählt der Riesentang oder Kelp (*Macrocystis pyrifera*), der eine Länge von über 50 m erreichen kann und an mehreren Küsten vorkommt, etwa an den Westküsten von Nord- und Südamerika, Südafrika, Neuseeland und Südaustralien (Abb. 4.33). Hier kann er sich in Bereichen, in denen die Wassertemperatur unter 20 °C liegt, mit seinem Ha organ an Felsen anhe en. Die Primärproduktionsrate hier gehört zu den höchsten weltweit und übersteigt häu g 1000 g Kohlensto pro Quadratmeter im Jahr.

In anderen Regionen der Welt gedeiht auf felsigem Untergrund ein Bewuchs aus kleineren, aber ebenfalls sehr produktiven Makroalgen, darunter weitere Braunalgenarten, aber auch Rot- und Grünalgen. Auf sandigen Böden können bewurzelte

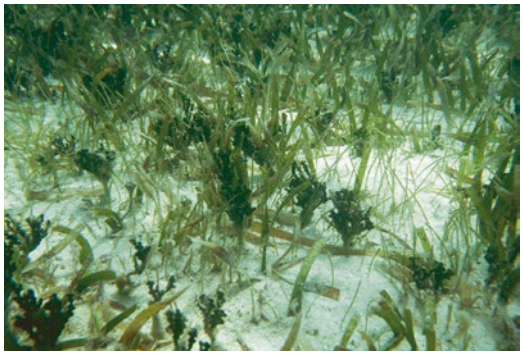


Abb. 4.34 Diese tropische Seegraswiese in der Karibik vor Belize zeichnet sich durch eine bemerkenswerte Vielfalt aus und wird von bewurzelten Gefäßpflanzen und Makroalgen gebildet, die sich mit ihrem Haftorgan im Sand verankern (© Robert W. Howarth, Ph. D.)

Gräser wie das Gewöhnliche Seegras (*Zostera marina*) in den gemäßigten Breiten und *alassia testudinum* in den Tropen ausgedehnte Seegraswiesen bilden (Abb. 4.34). Vor allem in den Tropen können diese Seegraswiesen eine hohe Diversität aufweisen. Korallenriffe sind ein weiteres häufiges Element des Sublitorals entlang vieler tropischer Küsten mit ausreichender Wasserqualität für das Wachstum von Korallen. Sie beherbergen mit die höchste Biodiversität aller Ökosysteme weltweit. Allerdings stellen globale Klimaveränderungen für die Korallen

eine große Gefahr dar. Die höheren Temperaturen können ein Ausbleichen – den Verlust der symbiontischen Algen der Korallen – bewirken. Zudem hat die höhere Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre eine Versauerung der Meere zur Folge, was es den Korallentieren erschwert, ihre Carbonatskelette abzuscheiden.

4

Ästuare sind die Mündungsbereiche von Flüssen ins Meer

Ästuare treten in den Mündungsbereichen von Flüssen ins Meer auf und bilden teilweise abgeschlossene Wasserkörper, in denen ein Austausch des Süßwassers mit dem Wasser aus dem o enen Meer vor der Küste statt ndet. Bei anderen Formen werden nur geringe Mengen Süßwasser eingetragen, etwa hinter Inseln, die wie eine Barriere wirken; hier ndet dann nur bei Flut ein Austausch mit dem Meerwasser statt. In Ästuaren herrscht eine faszinierende Mischung aus Umweltbedingungen, wie man sie normalerweise in Flüssen, flachen Seen und Weihern und in der küstennahen Gezeitenzone antri .

Bei einem bestimmten, recht häu gen Typ von Ästuaren schiebt sich entlang des Grundes ein Keil aus Salzwasser mit höherer Dichte vom Meer her landeinwärts vor, während das Süßwasser aus dem Fluss aufgrund seiner geringeren Dichte über diesem Keil ins Meer strömt. Im Bereich des Salzwasserkeils kommt es zu einer gewissen Vermischung von Süß- und Salzwasser, von sogenanntem Brackwasser, sodass das Wasser an der Ober äche in Fließrichtung zunehmend salziger wird, während der Salzgehalt des Wassers am Grund des Ästuars immer geringer wird. Die Form des Salzwasserkeils wird größtenteils durch die Ab ussmengen des Flusses bestimmt, der in das Ästuar mündet. Bei hoher Ab ussrate entsteht tendenziell ein kleinerer Salzwasserkeil mit schwacher Durchmischung. Die sowohl räumlich als auch zeitlich steilen Gradienten des Salzgehalts spiegeln sich in einer spezialisierten Fauna der Ästuare wider. Manche Tiere haben sich durch bestimmte physiologische Mechanismen daran angepasst. Andere meiden diese variablen Salzkonzentrationen, indem sie sich eingraben, ihre schützenden Schalen schließen oder bei ungünstigen Bedingungen in andere Bereiche ausweichen.

Der Salinitätsgradient in unterschiedlichen Tiefen eines solchen Ästuars mit Salzwasserkeil sorgt das ganze Jahr über für eine ziemlich ausgeprägte Schichtung – zusätzlich zu der Temperaturschichtung, die sich im Sommer ergeben kann. Dadurch sind diese Ästuare häu g sehr anfällig für einen niedrigen Sauersto gehalt am Gewässergrund, bisweilen sogar für **Anoxie** (das völlige Fehlen von Sauersto). Zudem bewirkt die Dynamik des Salzwasserkeils, dass Schwebsto e im Ästuar gefangen bleiben. Das kann zur Folge haben, dass sich an diese Partikel adsorbierte toxische Substanzen wie PCBs (polychlorierte Biphenyle) hier anreichern und das Problem der Verschmutzung verschlimmern. Häu g werden in Ästuare durch die Flüsse auch große Mengen von Nährsto en eingetragen sowie Abwässer aus Großstädten, die im Mündungsbereich liegen, wie Venedig, New York, Washington, San Francisco und Hongkong. In diesen Fällen bildet das Ästuar den Hafen der Städte. In den Vereinigten Staaten sind zwei Drittel der Ästuare mäßig bis stark mit Nährsto en belastet. Wie bei allen Biomen sorgen auch hier neben den Variationen, die jeden Lebensraum einzigartig machen, menschliche Ein üsse für eine zusätzliche Dimension, ungeachtet unserer allgemeinen Kategorisierung.

Zusammenfassung

Die klimatischen Bedingungen auf der Erde

Die intensive Wärme in Äquatornähe wird durch die Bewegung von Luftmassen in der Atmosphäre und durch Meeresströmungen über die Erde verteilt. In der Atmosphäre wird die Wärme durch wechselwirkende Zellen, die Hadley-, Ferrel- und Polarzellen, vom Äquator zu den Polen hin transportiert. Beim Aufsteigen in diesen Zellen kühlt sich die Luft ab und führt zur Kondensation von Wasserdampf und damit hohen Niederschlägen. Wo diese Zellen wieder absinken, kühlt die Luft ab und wird sehr trocken. Die daraus resultierenden Temperatur- und Niederschlagsmuster schaffen – im Zusammenspiel mit Meeresströmungen und Gebirgszügen – das Mosaik der klimatischen Bedingungen auf der Erde.

Terrestrische Biome

Eine Karte der Verbreitung der Biome zeigt, wo Landgebiete zu finden sind, in denen Pflanzen mit charakteristischen Lebensformen vorherrschen. Biome wie tropische Regenwälder, Savannen, Grasland der gemäßigten Breiten, Wüsten, Wälder der gemäßigten Breiten, boreale Nadelwälder und Tundra sind jeweils dort anzutreffen, wo sie durch die spezielle Kombination aus Temperatur und Niederschlagsmuster begünstigt werden. All diese Biome zeichnen sich durch ein charakteristisches Profil der Produktivität und biologischen Vielfalt aus.

Aquatische Ökosysteme auf den Kontinenten

Wasser macht zwar nur einen ziemlich geringen Teil der Fläche der Kontinente aus, aber diese aquatischen Ökosysteme spielen eine wesentliche Rolle für die menschliche Gesellschaft und für das ökologische Funktionieren der sie umgebenden Lebensräume. Bäche und Flüsse bilden ein Kontinuum und entwässern ein Wassereinzugsgebiet. Ihre ökologische Funktion ist eng mit der ihres Wassereinzugsgebiets verbunden. In Weihern und kleinen Seen dringt das Sonnenlicht häufig bis zum Gewässergrund vor. Bewurzelte Pflanzen können hier wichtige Primärproduzenten sein. In tieferen Seen erreicht dagegen kein Licht den Grund, sodass in diesen Seen Vertreter des Phytoplanktons die vorherrschenden Primärproduzenten sind. Feuchtgebiete stellen eine Übergangsform zwischen aquatischen und terrestrischen Ökosystemen dar. Einige davon, insbesondere Marschen und Sümpfe, zählen zu den produktivsten Ökosystemen der Erde.

Marine Biome

Meeresströmungen und die Schichtung des Wassers sorgen dafür, dass es in den Meeren Wassermassen mit unterschiedlichen Eigenschaften gibt. Dadurch entstehen hier marine Biome, die entlang eines Gradienten der Verfügbarkeit von Nährstoffen und Licht angeordnet sind. Die Tiefsee ist dunkel und kalt. Das Leben hängt hier von absinkendem organischem Material aus dem Oberflächenwasser ab. In den subtropischen Meereswirbeln gibt es genügend Licht, aber durch den geringen Nährstoffgehalt ist die Primärproduktion hier ziemlich niedrig, die Biodiversität hingegen sehr hoch. In Auftriebszonen an der Küste steigt kaltes, nährstoffreiches Tiefenwasser an die Oberfläche. Der Nährstoffreichtum führt zu einer außerordentlich hohen Primärproduktion. Häufig finden sich hier daher besonders ergiebige Frischgründe. Im flachen Wasser der breiten Kontinentalschelfe herrscht eine hohe Lichtintensität und auch die Verfügbarkeit von Nährstoffen ist häufig hoch.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Erläutern Sie anhand Ihrer Kenntnisse des globalen Klimas, warum Wüsten eher im Bereich des 30. Breitengrades als in anderen Breiten vorkommen.
2. Welche klimatischen Änderungen sind Ihrer Ansicht nach bei einer Überquerung der Rocky Mountains von Westen nach Osten zu erwarten?
3. Warum gibt es nirgendwo eine Tundra oder einen borealen Nadelwald mit so hohen Niederschlägen wie in einem tropischen Regenwald? Warum finden sich generell keine kalten Biome mit hohen Niederschlägen?
4. Stellen Sie einander gegenüber, welche Bedeutung Feuer in tropischen Wäldern, Savannen, Wüsten, borealen Nadelwäldern und in der Tundra haben.
5. Beschreiben Sie, welche Auswirkungen das Abholzen eines Waldes auf die Lebensgemeinschaft eines Wasserlaufs haben kann, der durch das betroffene Gebiet fließt.
6. Warum gibt es keine marinen Biome, in denen das Licht tief in die Wassersäule vordringt und die gleichzeitig einen hohen Nährstoffgehalt aufweisen?
7. Vergleichen Sie die Bedeutung von Nährstoffen für die Diversität und die Nahrungsnetze in

subtropischen Meereswirbeln und küstennahen Auftriebszonen.

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Biome werden anhand augenfälliger Unterschiede ihrer Lebensgemeinschaften eingeteilt, nicht anhand der in ihnen vorkommenden Arten. Geben Sie eine Erklärung dafür.
2. Warum ist die Diversität in der Tiefsee so hoch?
3. Warum ist Ihrer Ansicht nach die Diversität in den meisten Seen viel geringer als in den subtropischen Meereswirbeln?



Individuen und Populationen

Kapitel 5 Geburt, Tod und Wanderbewegungen – 155

Kapitel 6 Interspezifische Konkurrenz – 195

Kapitel 7 Prädation, Weidegang und Krankheiten – 233

Kapitel 8 Molekulare und evolutionäre Ökologie – 273

Eröffnungsfoto: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de

Geburt, Tod und Wanderbewegungen

5.1 Populationen und Individuen, Geburt und Tod – 156

5.2 Lebenszyklen – 160

5.3 Quantitative Erfassung von Geburt und Tod: Lebenstafeln und Fruchtbarkeitstabellen – 166

5.4 Ausbreitung und Wanderbewegungen – 174

5.5 Die Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Populationen – 179

5.6 Lebenszyklusstrategien – 185

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- darlegen können, wie wichtig es ist, Individuen zu zählen, wenn wir die Verbreitung und Abundanz von Organismen und Populationen verstehen möchten.
- die unterschiedlichen Lebenszyklen sowie Muster von Geburt und Tod verschiedener Organismen beschreiben können.
- die Bedeutung von Lebenstafeln und Fruchtbarkeitstabellen erklären können.
- erläutern können, wie sich Ausbreitung und Wanderungen auf die Dynamik von Populationen auswirken.
- die Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Geburt, Tod und Wanderungsbewegungen und somit ganze Populationen darlegen können.
- aufzeigen können, welche Vorteile und Einschränkungen damit verbunden sind, Lebenszyklusstrategien zu erkennen, die verschiedene Organismenformen mit bestimmten Lebensraumtypen verbinden.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_5

Viele ökologische Fragen, darunter auch einige der wissenschaftlich grundlegendsten und bedeutungsvollsten für die unmittelbaren Bedürfnisse und Ziele des Menschen, sollen letztendlich dazu beitragen, die Verbreitung und Abundanz von Organismen sowie die dafür verantwortlichen Prozesse – Geburt, Tod und Wanderbewegungen – besser zu verstehen. In diesem Kapitel werden diese Prozesse, die Methoden zu ihrer Erfassung sowie ihre Folgen vorgestellt.

5

5.1 Populationen und Individuen, Geburt und Tod

Was ist eine Population?

Als Ökologen versuchen wir, die Verbreitung und Abundanz von Organismen zu beschreiben und zu verstehen. Gründe dafür können beispielsweise sein, eine Schädlingsart unter Kontrolle zu bekommen, eine gefährdete Art erhalten zu wollen oder einfach auch nur unsere Faszination von der Welt um uns herum. Daher besteht unsere Aufgabe überwiegend darin, Veränderungen in der Größe von Populationen zu erforschen. Mit dem Begri **Population** beschreiben wir eine Gruppe von Individuen einer Art. Wie sich eine Population tatsächlich zusammensetzt, variiert jedoch von Art zu Art und von Untersuchung zu Untersuchung. In manchen Fällen sind die Grenzen einer Population offensichtlich: Die Stichlinge, die einen kleinen See bewohnen, bilden die Stichlingspopulation dieses Sees. In anderen Fällen werden die Grenzen mehr durch das Ziel der Untersuchung oder durch Zweckmäßigkeit bestimmt. So können wir zum Beispiel die Population von Lindenzierläusen untersuchen, die ein einzelnes Blatt, einen Baum, einen Baumbestand oder einen ganzen Wald besiedelt. In allen Fällen ist das grundlegendste Merkmal einer Population jedoch die Zahl ihrer Individuen: Durch Veränderung dieser Zahl wachsen Populationen oder sie schrumpfen.

Durch Geburt, Tod und Wanderbewegungen verändert sich die Größe von Populationen

Die Populationsgröße wird durch verschiedene Vorgänge geregelt: durch Geburt, Tod und Wanderbewegungen (Zu- und Abwanderung). Die Ursachen für die Veränderungen von Populationen zu verstehen ist sehr wichtig, schließlich geht es in der Ökologie nicht nur darum, die Natur zu begreifen, sondern häufig auch, Vorhersagen zu treffen oder die Natur zu kontrollieren. So könnten wir beispielsweise zum Ziel haben, eine Kaninchenpopulation einzudämmen, weil die Tiere schwere Schäden an Nutzp anzen verursachen. Dazu gäbe es verschiedene Möglichkeiten. Beispielsweise könnte man die Sterberate erhöhen, indem man das Myxomatosevirus in die Population einbringt, oder die Geburtenrate verringern, in dem man den Kaninchen ein Futter mit einem Verhütungsmittel anbietet. Eine Abwanderung ließe sich durch den Einsatz von Hunden beschleunigen, eine Zuwanderung durch das Errichten von Zäunen verhindern.

Auf ähnliche Weise können Naturschützer versuchen, die Population einer gefährdeten, seltenen Art zu vergrößern. In den 1970er-Jahren verzeichnete man in den Vereinigten Staaten einen rapiden Rückgang der Zahl von Weißkopfseeadlern und andere Greifvögeln. Als Gründe dafür kamen eine gesunkene Geburtenrate, eine gestiegene Sterberate oder ein verändertes Wanderverhalten infrage. Man konnte den Rückgang schließlich auf eine verringerte Geburtenrate zurückführen. Zu jener Zeit wurde großflächig das Insektizid DDT (Dichlordiphenyltrichlorethan) eingesetzt – mittlerweile ist es in den USA wie auch in Deutschland verboten, wird aber in vielen Entwicklungsländern weiterhin verwendet. Viele Beutearten der Greifvögel hatten das DDT aufgenommen, sodass es sich letztlich im Körper der Greifvögel anreicherte, mit der Folge, dass diese so dünnschalige Eier legten, dass die Küken oftmals schon vor dem Schlüpfen starben (in ▶ Kap. 14 werden wir darauf noch näher eingehen). Um für eine Bestandserholung der Weißkopfseeadlerpopulationen zu sorgen, mussten die damit beauftragten Naturschützer also eine Lösung dafür finden, die Geburtenrate der Vögel zu erhöhen. Das gelang durch ein Verbot von DDT.

Was ist ein Individuum?

Unitäre und modulare Organismen

Eine Population ist durch die Zahl der Individuen charakterisiert, die sie umfasst. Es gibt allerdings Organismen, bei denen es nicht immer eindeutig ist, was mit einem Individuum gemeint ist. In den meisten Fällen stellt es kein Problem dar, besonders bei **unitären** (engl. *unitary*) Organismen, wie es Vögel, Insekten, Reptilien oder Säugetiere sind. Die Gestalt und das Entwicklungsprogramm eines solchen unitären Organismus sind vorhersehbar und festgelegt. Ein Spinnenindividuum besitzt acht Beine. Auch einer besonders langlebigen Spinne wachsen nicht mehr Beine.

Nicht ganz so einfach sieht die Angelegenheit bei **modularen** (engl. *modular*) Organismen wie Bäumen, Sträuchern und krautigen P anzen, kettenbildenden Bakterien und Algen, Korallen, Schwämmen und vielen anderen marinen Wirbellosen aus. Modulare Organismen wachsen durch fortwährende Produktion von Modulen wie Blätter, einzelne Zellen, Korallenpolypen usw. Die meisten sind verwurzelt oder festsitzend und nicht frei beweglich (Abb. 5.1). Weder ihre Gestalt noch ihr genaues Entwicklungsprogramm ist vorhersehbar, sie sind nicht determiniert. Aus einem keimenden Samen kann nach mehrjährigem Wachstum je nach den vorherrschenden Bedingungen ein verkümmerter Schössling mit einer Handvoll Blättern oder ein vitaler junger Baum mit vielen Ästen und Tausenden von Blättern hervorgehen. Wenn wir also die Zahl der einzelnen Bäume in einem Wald ermitteln, erlangen wir nur eine sehr begrenzte Vorstellung von der Größe der Baumpopulation, sofern wir nicht auch die Zahl der Äste und Blätter an jedem der Bäume feststellen oder zumindest berücksichtigen, ob die Bäume verkümmert sind oder gut gedeihen.

Modulare Organismen sind ihrerseits Populationen aus Modulen

Bei modularen Organismen müssen wir also unterscheiden zwischen dem Modul und dem **Geneten**, also dem genetischen Individuum. Dieses beginnt sein Leben als einzellige Zygote und kann erst dann als tot betrachtet werden, wenn alle Module, aus denen es besteht, abgestorben sind. Ein einzelnes **Modul** hingegen beginnt sein Leben als vielzelliger Auswuchs eines anderen Moduls und durchläu seinen eigenen Lebenszyklus bis zur Reife und zum Tod, wenngleich Gestalt und Entwicklung des gesamten Genets nicht determiniert sind. Wenn wir über Populationen schreiben oder sprechen, dann denken wir dabei gewöhnlich an unitäre Organismen – vielleicht, weil wir selbst unitär sind. Sicherlich gibt es mehr unitäre als modulare Arten. Aber modulare Organismen sind keine seltenen Ausnahmen oder Eigentümlichkeiten. Ein Großteil des lebenden Gewebes (der Biomasse) auf der Erde und weite Teile der Biomasse in den Meeren bestehen aus modularen Organismen: Wälder, Grasländer, Korallenri e, Algenteppiche und -kolonien sowie Torfmoose.

Das Zählen von Individuen, Geburten und Sterbefällen

Die Schwierigkeiten beim Zählen

Selbst bei unitären Organismen stehen wir vor enormen Problemen, wenn wir zahlenmäßig zu erfassen versuchen, was mit Populationen in der Natur geschieht. Aufgrund dieser Probleme bleiben zahlreiche ökologische Fragen unbeantwortet. Wollen wir wissen, wie viele Fische in einem Weiher leben, dann könnten wir recht einfach ein exaktes Ergebnis erzielen, und zwar indem wir dem Wasser Gi zusetzen und anschließend die Fischkadaver zählen. Ein solches Vorgehen wäre natürlich ethisch fragwürdig, aber abgesehen davon möchten wir in der Regel eine Population weiter erforschen, nachdem wir die Individuen gezählt haben. Die Anzahl großer Säugetiere wie Hirsche auf einer isolierten Insel zu ermitteln, ist nicht allzu schwer. In manchen Fällen ist es vielleicht sogar möglich, alle Individuen einer Population lebend zu fangen, zu zählen und anschließend wieder freizulassen. Bei Vögeln kann es beispielsweise realistisch sein, in einem kleinen Waldgebiet sämtliche Nestlinge zu beringen und somit später, abgesehen von Zuwanderern, jedes Tier der Population individuell zu erkennen. Als sehr viel schwieriger erweist es sich hingegen, die Zahl der Lemminge in einem Tundragebiet zu ermitteln oder diese zu fangen, denn sie verbringen einen großen Teil des Jahres unter einer dicken Schneedecke und können sich dort auch fortp anzen. Und die meisten anderen Arten sind so klein, so gut getarnt, leben so verborgen oder bewegen sich so schnell, dass sie sogar noch schwerer zu zählen sind.


a
b
c
d
e

Schätzungen anhand repräsentativer Stichproben

Daher sind Ökologen fast immer dazu gezwungen, Schätzungen vorzunehmen statt direkt zu zählen. Beispielsweise kann man die Zahl der Blattläuse auf einem Feld ermitteln, indem man eine repräsentative Stichprobe von Blättern nimmt, die darauf be ndlichen Blattläuse zählt, danach die Zahl der Blätter pro Quadratmeter Boden schätzt und aus dieser Schätzung dann die Zahl der Blattläuse pro Quadratmeter hochrechnet. Bisweilen werden auch kompliziertere Methoden angewendet (▶ Exkurs 5.1). In anderen Fällen verlässt man sich auf indirekte Anzeichen der Abundanz (sog. **Häufigkeitsindizes**). Diese können Informationen über relative Größe einer Population liefern, aber gewöhnlich kaum Hinweise auf die deren absolute Größe. ◘ Abbildung 5.3 zeigt beispielha , wie alljährlich die relative Abundanz von Grizzlybären (*Ursus arctos horribilis*) im Greater Yellowstone Ecosystem im Nordwesten der Vereinigten Staaten geschätzt wurde: anhand von Einzelsichtungen adulter Weibchen mit ihren Jungtieren aus dem jeweiligen Jahr (d.h., wenn das gleiche Weibchen mehr als einmal gesichtet wurde, blieben diese weiteren Sichtungen unberücksichtigt). Trotz ihrer Unzulänglichkeiten können auch solche Häu gkeitsindizes wertvolle Informationen liefern: In diesem Fall scheint die Population seit Mitte der 1980er-Jahre deutlich zugenommen zu haben.

Exkurs 5.1 Quantitative Aspekte

Die Rückfangmethode zur Abschätzung von Populationsgrößen

Die Größe einer Population lässt sich gut mit der **Rückfangmethode** oder **Fang-Wiederfang-Methode** (engl. *mark-recapture method*) abschätzen. Dazu fängt man eine repräsentative Zufallsstichprobe von Individuen einer Population, markiert diese Individuen auf irgendeine Weise (etwa mit Farbtupfern oder durch Beringung) und lässt sie anschließend wieder frei. Wenn man dann nach einiger Zeit erneut eine repräsentative Stichprobe der Population einfängt, ermöglicht der Anteil der markierten – also wiedergefangenen – Tiere einen guten Rückschluss auf die Größe der Gesamtpopulation (◘ Abb. 5.2). Beispielsweise könnten wir 100 Individuen einer Sperlingspopulation fangen und markieren und danach wieder freilassen. Fangen wir dann zu einem späteren Zeitpunkt erneut 100 Individuen aus der Population, von denen die Hälfte markiert ist, lässt dies folgenden Schluss zu: Die Hälfte der Stichprobe ist markiert, die Stichprobe ist repräsentativ für die Gesamtpopulation, also ist die Hälfte der Population markiert. Da 100 Individuen markiert wurden, setzt sich die Gesamtpopulation aus ca. 200 Individuen zusammen. In der Praxis ergeben sich jedoch zahlreiche Fallstricke bei der Probennahme und bei der Interpretation der Daten. Sollten beispielsweise viele der markierten Individuen zwischen dem ersten und dem zweiten Fang gestorben sein, müssten wir dies berücksichtigen und die Methode entsprechend abwandeln. Oftmals bleibt die Rückfangmethode jedoch die einzige Möglichkeit, die Größe einer Population abzuschätzen.

◘ **Abb. 5.1** Modular aufgebaute Pflanzen (links) und Tiere (rechts) weisen in ihren unterschiedlichen Bauplänen grundlegende Parallelen auf. **a** Modulare Organismen, die während des Wachstums in ihre Module zerfallen: Wasserlinsen (*Lemna* sp.) und Süßwasserpolyp (*Hydra* sp.) (links: © Nigel Cattlin/Photo Researchers Inc., rechts: © Eric Grave/Photo Researchers Inc.). **b** Sich frei verzweigende Organismen, bei denen die Module als Individuen an Stielen sitzen: vegetativer Spross einer höheren Pflanze (*Lonicera japonica*, Geißblatt) mit Blättern (Ernährungsmodule) und einem blühenden Zweig und ein Vertreter der Hydrozoen (*Extopleura larynx*) mit Ernährungs- und Fortpflanzungsmodulen (links: © Jane Legate/Getty Images Inc., rechts: © Sanamyan/Alamy Limited). **c** Ausläuferbildende Organismen, deren Kolonien sich lateral ausbreiten und über Stolonen oder Rhizome miteinander verbunden bleiben: Erdbeerpflanzen (*Fragaria* sp.), die sich mithilfe von Ausläufern vermehren, und eine Kolonie von Polypen der Hydrozoenart *Tubularia crocea* (links: © Kenneth W. Fink/Photo Researchers Inc., rechts: © Alexander Semenov/Photo Researchers Inc.). **d** Dicht gepackte Kolonien aus Modulen: ein Polster eines Steinbrechs (*Saxifraga hirculus*) und ein Segment einer Fächergorgonie (*Acanthogorgia* sp.) (links: © blickwinkel/Alamy Limited, rechts: © Waterframe/Alamy Limited). **e** Module auf einer dauerhaften, weitgehend abgestorbenen Unterlage: eine Eiche (*Quercus robur*), bei der die Unterlage hauptsächlich aus totem Holzgewebe aus vorherigen Modulen besteht, und eine Hornkoralle, deren Unterlage vor allem aus stark verkalktem Gewebe aus früheren Modulen gebildet wird (links: © Marc Boulton/Alamy Limited, rechts: © aquapix/Fotolia.com)

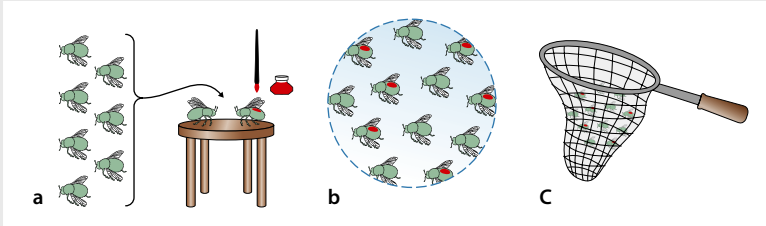


Abb. 5.2 Die Rückfangmethode zur Abschätzung der Populationsgröße frei beweglicher Organismen (in vereinfachter Form). **a** Bei der ersten Probennahme in einer Population unbekannter Gesamtgröße (*N*) wird eine repräsentative Stichprobe von Individuen gefangen (*r* Individuen) und so markiert, dass die Individuen dadurch nicht gestört werden. **b** Anschließend werden diese Individuen freigelassen und mischen sich wieder unter die unbekannte Zahl nicht markierter Individuen der Population. **c** Bei einer zweiten Probennahme wird erneut eine repräsentative Stichprobe von Individuen gefangen. Weil diese repräsentativ ist, sollte der Anteil an markierten Individuen (*m* aus einer Gesamtstichprobe von *n* Individuen) im Schnitt genauso hoch sein wie in der gesamten Population (*r* von der Gesamtpopulation *N*). Daher lässt sich *N* hieraus ableiten

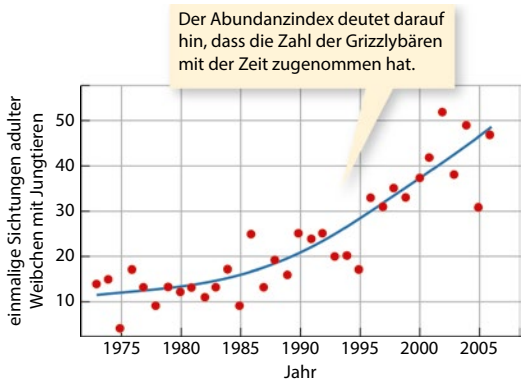


Abb. 5.3 Die Abundanz von Grizzlybären (*Ursus arctos horribilis*) im Greater Yellowstone Ecosystem im Nordwesten der Vereinigten Staaten. Das Gebiet umfasst unter anderem den Yellowstone- und den Grand-Teton-Nationalpark. Der Bestand ist offenbar seit Mitte der 1980er-Jahre signifikant angestiegen, darauf deutet zumindest der Index der Gesamtabundanz hin, ermittelt anhand der Zahl einmaliger Sichtungen von adulten Weibchen mit ihren Jungtieren aus dem jeweiligen Jahr. Den Trend verdeutlicht die geglättete Linie (nach Eberhardt und Breiwick 2010)

Darüber hinaus ist, wie bereits angemerkt, bei modularen Organismen häu g nicht einmal klar, was wir überhaupt zählen sollen.

5.2 Lebenszyklen

Lebenszyklen und Fortpflanzung

Wenn wir verstehen möchten, welche Kräfte die Abundanz einer Population bestimmen, müssen wir die wesentlichen Phasen im Leben der betre enden Organismen kennen, also die Phasen, in denen diese Krä e ihre stärkste Wirkung entfalten. Dazu müssen wir allerdings die Abfolge von Ereignissen im Lebenszyklus dieser Organismen kennen.

Im Leben eines jeden Individuums gibt es einen Zeitpunkt, an dem es – vorausgesetzt, es überlebt bis dahin – in der Lage sein sollte, sich fortzupflanzen und Nachkommen hervorzubringen. In stark vereinfachter, generalisierter Form sieht ein **Lebenszyklus** folgendermaßen aus (Abb. 5.4): Er umfasst die Geburt, eine Phase vor der Reproduktion, eine Phase der Fortpflanzung, eine Phase nach der Reproduktion und schließlich den Tod infolge eines Alterungsprozesses (Seneszenz) – allerdings können zu jedem Zeitpunkt zuvor andere Formen der Mortalität eintreten. Die Lebenszyklen aller unitären Organismen können als Variationen dieses einfachen Musters angesehen werden, allerdings ist eine postreproduktive Phase, wie etwa beim Menschen, wahrscheinlich eher ungewöhnlich.

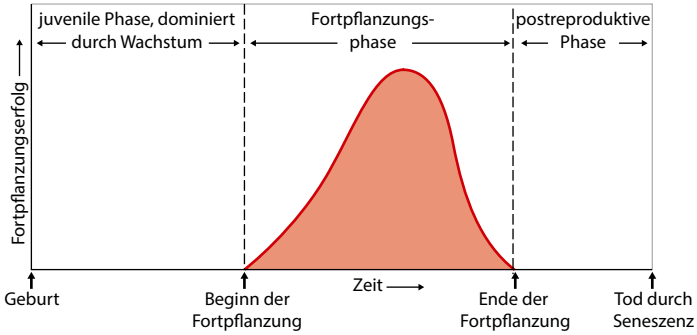


Abb. 5.4 Schematische Darstellung des Lebenszyklus eines unitären Organismus. Der Verlauf der Zeit ist auf der horizontalen Achse aufgetragen und in verschiedene Phasen unterteilt. Der Fortpflanzungserfolg ist auf der vertikalen Achse dargestellt

Der Konflikt zwischen Wachstum und Fortpflanzung

Manche Organismen bringen während eines einzelnen Jahres mehrere oder sogar viele Generationen hervor, andere haben jährlich nur eine einzige Generation (z.B. annuelle P anzen) und bei wieder anderen (etwa beim Menschen, perennierenden P anzen usw.) erstreckt sich der Lebenszyklus über einige oder viele Jahre. Bei allen Organismen ist allerdings vor der Fortp anzung eine Phase des Wachstums (engl. *growth*) eingeschoben. Bei beginnender Fortp anzung (engl. *reproduction*) verlangsamt sich das Wachstum in der Regel, in manchen Fällen kommt es ganz zum Stillstand. Sowohl Wachstum als auch Fortpflanzung erfordern Ressourcen, sodass beide miteinander in Kon ikt stehen. Das zeigt sich beispielsweise bei der perennierenden P anze *Sparaxis grandi ora*, einem Schwertliliengewächs aus der südwestlichen Kapregion in Südafrika: Es ist beobachten, dass sie beim Eintreten in die Fortp anzungsphase Blüten, Blütenstiele und Früchte (allesamt Aspekte der Fortp anzung) auf Kosten von Wurzeln und Blättern produziert (Abb. 5.5). Bei vielen P anzen, etwa beim Fingerhut (*Digitalis* sp.), erfolgt im ersten Jahr nur vegetatives Wachstum, erst im zweiten oder einem späteren Jahr blühen sie und sterben anschließend ab. Man spricht von biennen (engl. *biennial*) P anzen. Entfernt man bei diesen P anzen jedoch vor Beginn der Samenbildung die Blüten, überleben die P anzen gewöhnlich bis zum nächsten Jahr, blühen dann erneut und bilden sogar vermehrt Samen. O enbar führen eher die Kosten für die Versorgung des Nachwuchses (Samen) als das Blühen selbst zum Absterben der P anzen. Aus ähnlichen Gründen wird schwangeren Frauen empfohlen, ihre Kalorienzufuhr um die Häl e des normalen Bedarfs zu erhöhen: Bei unzureichender Ernährung kann sich eine Schwangerscha nachteilig auf den Gesundheitszustand der werdenden Mutter auswirken.

Iteropare und semelpare Arten

Unter den annuellen wie auch unter den perennierenden P anzen gibt es einige, die sich wiederholt fortpflanzen – sogenannte **iteropare Arten** (engl. *iteroparous species*) – und einen Teil ihrer Ressourcen während einer Fortp anzungsphase nicht in die Fortp anzung selbst stecken, sondern in das eigene Überleben und somit weitere Fortp anzungsphasen (sofern sie ausreichend lange überleben). Auch der Mensch ist iteropar. Andere hingegen, die **semelparen Arten** (engl. *semelparous species*) wie die bereits erwähnten biennen Pflanzenspezies und einige Lachsarten, haben nur eine einzige Fortp anzungsphase und sparen keine Ressourcen für das kün ige Überleben auf – mit der Konsequenz, dass auf die Fortp anzung unweigerlich der schnelle Tod folgt.

Annuelle Lebenszyklen

In den stark jahreszeitlich geprägten gemäßigten Breiten keimen oder schlüpfen die meisten annuellen Organismen, wenn die Temperaturen im Frühjahr zu

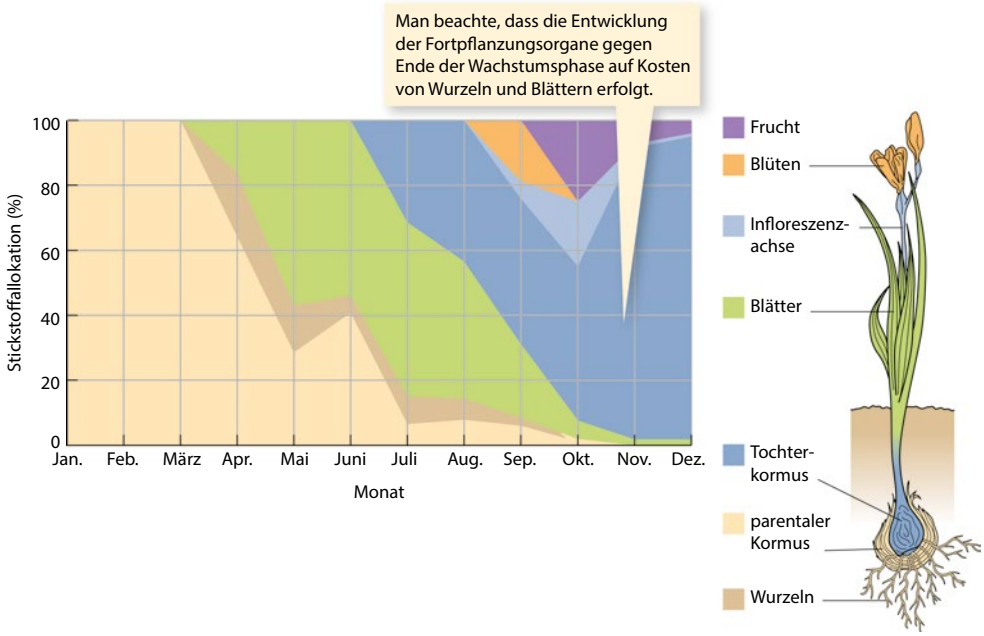


Abb. 5.5 Anteilige Allokation (Aufteilung) der grundlegenden Ressource Stickstoff im Verlauf eines Jahres auf verschiedene Strukturen der perennierenden Pflanze *Sparaxis grandiflora* in Südafrika. Dort bildet sie im Frühling – auf der Südhalbkugel von September bis Dezember – Früchte. Die Pflanze wächst jedes Jahr aus einem Kormus, der im Laufe der Wachstumsperiode erneuert wird. Die Pflanzenteile selbst sind hier für eine Pflanze zu Beginn des Frühlings abgebildet (nach Ruiters und McKenzie 1994)

steigen beginnen. Danach wachsen sie rasch, p anzen sich fort und sterben noch vor Ende des Sommers ab. Der europäische Braune Grashüpfer (*Chorthippus brunneus*) ist ein Beispiel für eine iteropare annuelle Art. Diese Feldheuschrecken schlüpfen im späten Frühjahr aus dem Ei und durchlaufen vier Juvenil- oder Nymphenstadien, bevor sie im Hochsommer geschlechtsreif werden. Mitte November sterben sie dann ab. Während des Adultstadiums als Imago pflanzen sich die Weibchen mehrfach fort. Dabei legen sie jeweils Eipakete mit etwa elf Eiern ab. Nach jeder Eiablage folgt eine Regenerationsphase, in der die Weibchen ihren Körper wieder aktiv regenerieren.

Viele annuelle P anzen dagegen sind semelpar: Sie bilden einmalig Blüten und Samen und sterben anschließend ab. Das ist in der Regel bei Ackerunkräutern der Fall. Andere, wie Greiskräuter(*Senecio* sp.), sind iteropar: Sie wachsen die ganze Saison über weiter und bilden neue Blüten und Samen aus, bis sie mitsamt ihrer Knospen den ersten winterlichen Frösten zum Opfer fallen.

Die meisten annuellen Arten verbringen einen Teil des Jahres in einem dormanten Stadium als Samen, Sporen, Cysten oder Eier. In vielen Fällen können diese Ruhestadien über mehrere Jahre lebensfähig bleiben. Es gibt zuverlässige Berichte darüber, dass Samen der annuellen Wildkräuter *Chenopodium album* (Weißer Gänsefuß) und *Spergula arvensis* (Ackerspörgel) 1600 Jahre lang im Boden keimfähig blieben. Ganz ähnlich bleiben die getrockneten Eier von Salzkrebschen (*Artemia* sp.) auch nach jahrelanger Lagerung noch lebensfähig. Das bedeutet: Wenn wir die Lebensdauer vom Zeitpunkt der Zygotenbildung an betrachten, leben viele sogenannte annuelle Tiere und P anzen sehr viel länger als nur ein einziges Jahr. Große Populationen dormanter Samen bilden im Boden **Samenbanken** (engl. *seed banks*): In kultivierten Böden fand man bis zu 86.000 keimfähige Samen pro Quadratmeter. Die Artenzusammensetzung einer solchen Samenbank kann sich erheblich von derjenigen der voll entwickelten Pflanzen auf diesen Böden unterscheiden (Abb. 5.6). Dadurch

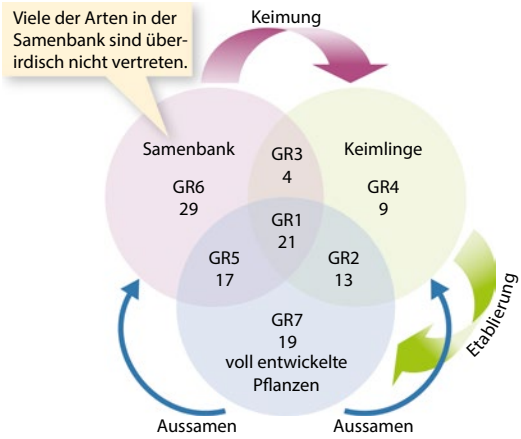


Abb. 5.6 In der Samenbank, als Keimlinge und als voll entwickelte Pflanzen gefundene Arten in einem Grasland an der Westküste von Finnland. Die Samen aus der unterirdischen Samenbank können auskeimen und die Keimlinge zu adulten Pflanzen heranwachsen und sich in der Vegetation etablieren. Die voll entwickelten Pflanzen können beim Aussamen neue Samen beisteuern, die entweder direkt auskeimen oder in die unterirdische Samenbank gelangen. Es konnten sieben Artengruppen (GR1–7) definiert werden, je nachdem, ob die Arten in nur einem, in zwei oder in allen drei Lebensstadien gefunden wurden. Insbesondere zwischen der Samenbank und der voll entwickelten Vegetation ist der erhebliche Unterschied in der Artenzusammensetzung sehr auffallend: 32 Arten der voll entwickelten Vegetation (19 + 13) waren in der Samenbank nicht vertreten, während sich 33 Spezies der Samenbank (29 + 4) nicht unter den ausgereiften Pflanzen fanden. 29 davon konnten auch nicht als Keimlinge nachgewiesen werden (nach Jutila 2003)

kann es passieren, dass annuelle Arten, die lokal ausgestorben schienen, plötzlich wieder auftauchen, wenn der Boden umgep ügt wird und diese Samen keimen.

Die ephemeren Annuellen der Wüstengebiete

Dormante Samen, Sporen oder Cysten sind auch für die vielen ephemeren P anzen und Tiere der Sanddünen und Wüsten eine wichtige Voraussetzung. Diese Arten schließen ihren Lebenszyklus weitgehend innerhalb von weniger als acht Wochen ab. Um den Rest des Jahres sowie die Gefahren durch niedrige Temperaturen im Winter und Trockenheit im Sommer zu überstehen, sind sie auf ein dormantes Stadium angewiesen. In Wüstenlebensräumen fallen die seltenen Niederschläge nicht unbedingt saisonal und nur in vereinzelten Jahren regnet es ausreichend, um die Keimung der charakteristischen, farbenprächtigen Flora aus sehr kleinen ephemeren P anzen zu stimulieren.

Längere Lebenszyklen

Wiederholte saisonale Fortpflanzung

Zahlreiche langlebige P anzen und Tiere zeichnen sich durch einen ausgeprägten saisonalen Lebensrhythmus aus. Das gilt insbesondere für ihre Fortp anzungsaktivität mit einer einzigen Reproduktionsperiode pro Jahr (Abb. 5.7a). Die Paarung oder das Blühen der P anzen werden gewöhnlich durch die Länge der **Photoperiode** ausgelöst: die Lichtphase im täglichen Hell-Dunkel-Zyklus, die im Laufe des Jahres kontinuierlich variiert. Auf diese Weise wird die Zeit der Geburt, des Schlüpfens der Jungtiere oder der Samenreife mit jenem Zeitraum synchronisiert, in dem die nur saisonal verfügbaren Ressourcen reichlich vorhanden sind.

In Populationen perennierender Arten überlappen die Generationen und Individuen verschiedener Altersstufen p anzen sich gleichzeitig fort. Aufrechterhalten wird die Population zum Teil durch das Überleben von Adulten, zum Teil durch Geburten. Wie sich beispielsweise bei einer Studie an Walddrosseln (*Hylocichla mustelina*) im US-Bundesstaat Delaware ergab, kamen auf 1000 während einer Brutperiode gelegte Eier im Schnitt nur 462 ügge gewordene Jungvögel. Von diesen überlebten wiederum nur 150 bis zum Erwachsenenalter im folgenden Jahr. Zu diesen einjährigen Vögeln kam im zweiten Jahr jedoch eine ähnliche Zahl von Vögeln im Alter von zwei bis acht Jahren hinzu – die Überlebenden aus den Vorjahren (Abb. 5.8).

Kontinuierliche Fortpflanzung

In feuchten, äquatornahen Regionen, wo Temperaturen und Niederschläge nur geringen saisonalen Schwankungen unterworfen sind und auch die

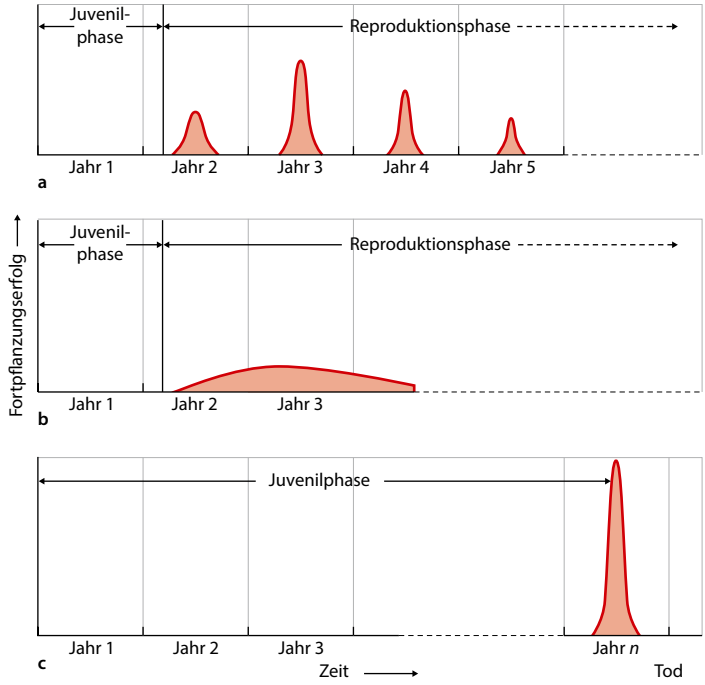


Abb. 5.7 Vereinfacht dargestellte Lebenszyklen von Organismen, die länger als ein Jahr leben. **a** Eine iteropare Art, die sich saisonal einmal im Jahr fortpflanzt. Der Tod tritt normalerweise nicht vorhersehbar zu einer bestimmten Zeit ein, aber häufig ist ein Rückgang mit zunehmender Seneszenz zu beobachten. **b** Eine iteropare Art, die sich kontinuierlich das ganze Jahr über fortpflanzt. Das Muster von Tod und Rückgang ähnelt dem in (**a**). **c** Eine semelpare Art, die sich erst nach einer Juvenilphase schlagartig fortpflanzt, die einige oder viele Jahre andauert. Danach tritt dann unvermeidlich der Tod ein

Länge der Photoperiode kaum variiert, nden wir hingegen Pflanzenarten, die das ganze Jahr über blühen und fruchten. Von diesen Ressourcen ernähren sich Tierarten, die sich ebenfalls kontinuierlich fortpflanzen (Abb. 5.7b). Beispielsweise tragen mehrere Feigenarten (*Ficus* sp.) ständig Früchte und bilden damit das ganze Jahr über eine verlässliche Nahrungsquelle für Vögel und Primaten. In mehr saisonal geprägten Klimaten p anzen sich natürlich Menschen kontinuierlich fort, aber in den stabilen, von Menschen gescha enen Lebensräumen gilt dies auch für eine ganze Reihe anderer Arten, etwa Schaben.

Semelpare Arten wie Lachse und Bambus

Andere P anzen und Tiere (Abb. 5.7c) verbringen fast ihr gesamtes Leben in einer langen nicht reproduktiven (Juvenil-)Phase, p anzen sich dann ein einziges Mal fort und sterben danach. Einer solchen Semelparität sind wir schon zuvor bei biennen P anzen begegnet, sie ist jedoch auch charakteristisch für einige Arten, die viel länger als zwei Jahre leben. Ein bekanntes Beispiel hierfür bilden die Pazi schen Lachse (*Oncorhynchus* sp.). Die Lachse laichen in Flüssen ab und leben in der ersten Phase ihrer Jugendentwicklung im Süßwasser. Danach wandern sie ins Meer und legen dabei häu g Tausende von Kilometern zurück. Mit der Geschlechtsreife kehren sie in die Fließgewässer zurück, in denen sie einst schlüp en. Manche werden bereits nach zwei Jahren im Meer geschlechtsreif und schwimmen zur Fortp anzung die Flüsse hinauf, bei anderen verläu die Entwicklung langsamer, sodass sie erst nach drei, vier oder gar fünf Jahren zurückkehren. Zum Zeitpunkt der Fortp anzung besteht die Population der Lachse somit aus sich überlappenden Generationen von Individuen. Alle sind jedoch semelpar: Sie legen ihre Eier ab und sterben anschließend. Ihre Fortp anzung bedeutet gleichzeitig ihr Ende.

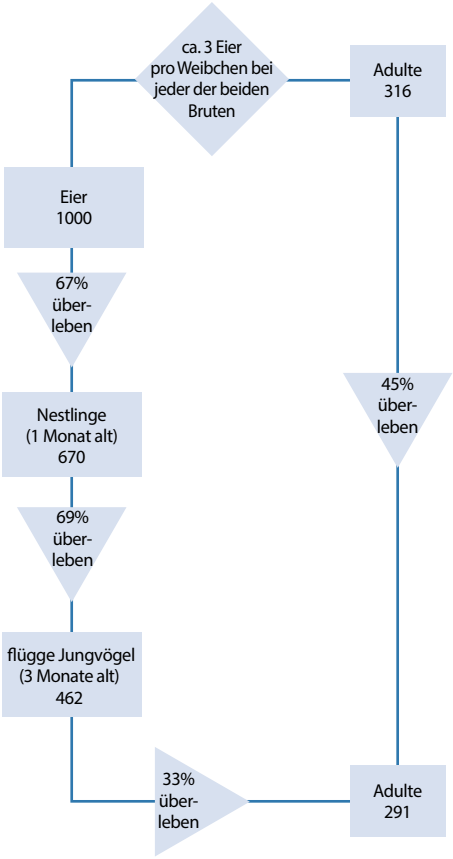




Abb. 5.8 Schematisch dargestellter Lebenszyklus einer Population von Walddrosseln (*Hylocichla mustelina*) im US-Bundesstaat Delaware. Im Normalfall überleben die Individuen mehrere Jahre. Somit setzt sich die Population jedes Jahr aus Überlebenden aus den Vorjahren und neugeborenen Individuen zusammen. Die Populationsgrößen in verschiedenen Stadien sind in den Rechtecken dargestellt, die Anteile überlebender Vögel von einer Altersstufe zur nächsten in den Dreiecken. In der Raute ist die Eiproduktionsrate der Weibchen angegeben. Die Population wurde von 1974 bis 2004 erforscht. Die angegebenen Zahlen sind die errechneten Durchschnittswerte und sollen ein typisches Jahr repräsentieren. Anzumerken ist allerdings, dass die Population während des Untersuchungszeitraums von Jahr zu Jahr insgesamt abnahm. Die tatsächliche Populationsgröße betrug mehr als 1000 Individuen, wurde jedoch standardisiert zu einer typischen Kohorte von 1000 Eiern im Jahr (nach Daten aus Brown und Roth 2009, Foto: © William Leaman/Alamy)

Es gibt allerdings noch viel drastischere Beispiele für Arten mit langer Lebensspanne, die sich nur ein einziges Mal fortp anzen. Viele Bambusarten bilden dichte Klone aus vegetativen Sprossen. Viele Jahre lang erfolgt keine geschlechtliche Fortp anzung, bei manchen Arten bis zu 100 Jahre – bis irgendwann die gesamte Population gleichzeitig blüht und anschließend abstirbt – quasi Massenselbstmord begeht. Selbst wenn die einzelnen Bambussprosse voneinander getrennt wurden, bilden die vereinzelten Teile dennoch synchron Blüten aus.



Bambus: ein Beispiel für eine semelpare Pflanze (© artfocus/Fotolia.com)

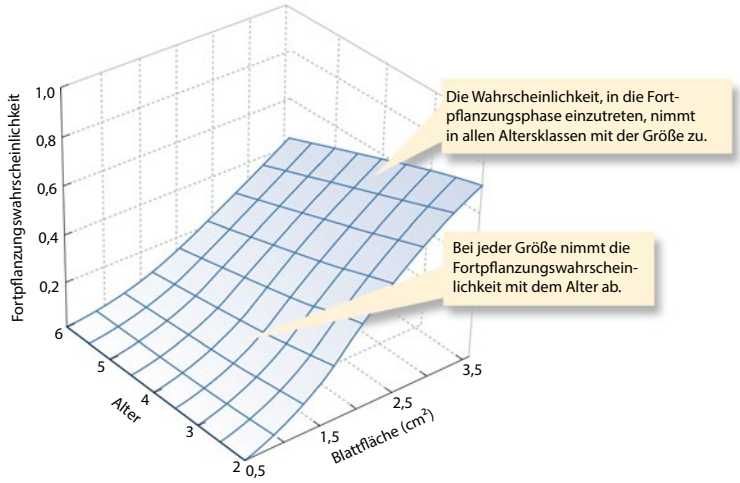


Abb. 5.9 Die Auswirkungen des Alters (in Jahren) und der Größe (gemessen anhand der Blattfläche) von Pflanzen der Art *Rhododendron lapponicum* auf die Wahrscheinlichkeit, dass ihre Triebe in das Fortpflanzungsstadium eintreten. Die Korrelationen wurden durch ein statistisches Verfahren, die logistische Regression, geglättet. Ältere Sprosse erreichen auch schon deshalb mit höherer Wahrscheinlichkeit das Fortpflanzungsstadium, weil sie tendenziell größer sind. Es wird aber deutlich, dass das Alter für das Schicksal der Sprosse weniger aussagekräftig ist als ihre Größe (nach Karlsson und Jacobson 2001)

Eine Frage der Größe

Bei langlebigen Arten haben Individuen gleichen Alters nicht unbedingt die gleiche Größe – das gilt insbesondere für modulare Organismen. Einige Individuen mögen zwar ein hohes Alter erreicht haben, wurden aber dennoch durch Prädationsdruck oder Konkurrenz in Wachstum und Entwicklung unterdrückt. Das Alter ist also häu g nur ein wenig aussagekrä iger Indikator für die Fruchtbarkeit. Will man Vorhersagen darüber tre en, ob die Mitglieder einer Population überleben oder sich fortp anzen werden, sollte man sie bei Analysen somit besser nach ihrer Größe statt nach ihrem Alter klassi zieren (Abb. 5.9).

5.3 Quantitative Erfassung von Geburt und Tod: Lebenstafeln und Fruchtbarkeitstabellen

In den vorherigen Abschnitten haben wir aufgezeigt, welch unterschiedliche Muster es für Geburt und Tod bei verschiedenen Arten gibt. Aber diese Muster sind nur ein Anfang. Welche Konsequenzen haben sie in konkreten Fällen dahingehend, ob eine Population beispielsweise bis zur Dimension einer Kalamität anwächst oder bis an den Rand des Aussterbens schrump ? Um diese Konsequenzen ermitteln zu können, müssen wir die Muster einer quantitativen Analyse unterziehen.

Dazu gibt es verschiedene Möglichkeiten. Für die quantitative Erfassung des Überlebens können wir beispielsweise das Schicksal von Individuen derselben **Kohorte** (engl. *cohort*) einer Population verfolgen. Als Kohorte fasst man alle Individuen zusammen, die in einem bestimmten Zeitraum geboren wurden. Aufgezeichnet wird das Überleben der Mitglieder einer Kohorte über die Zeit in einer **Kohortenlebenstafel** (engl. *cohort life table*; ▶ Exkurs 5.2). Ein anderer Ansatz ist erforderlich, wenn wir keine Kohorten verfolgen können, stattdessen aber das Alter sämtlicher Individuen einer Population kennen. In diesem Fall können wir die Zahl der Überlebenden verschiedener Altersstufen zu einem bestimmten Zeitpunkt ermitteln und in einer **stationären Lebenstafel** (engl. *static life table*) festhalten (▶ Exkurs 5.2).

Exkurs 5.2 Quantitative Aspekte

Grundlegendes zu Kohorten- und stationären Lebenstafeln

In Abb. 5.10 ist eine Population als Reihe diagonaler Linien dargestellt, wovon jede der Lebenslinie eines Individuums entspricht. Im Verlauf der Zeit altert jedes Individuum (bewegt sich also auf seiner Linie von links unten nach rechts oben) und stirbt schließlich (der Punkt am Ende der Linie). Hier sind die Individuen nach ihrem Alter klassifiziert. In anderen Fällen kann es sinnvoller sein, das Leben der einzelnen Individuen in die verschiedenen Entwicklungsstadien aufzuteilen. Die Zeit ist in aufeinanderfolgende Abschnitte unterteilt: t_0, t_1 usw. Im vorliegenden Fall wurden drei Individuen vor dem Abschnitt t_0 geboren, vier während t_0 und drei während t_1 (dann begann jeweils ihre Lebenslinie). Um eine **Kohortenlebenstafel** zu erstellen, müssen wir das Augenmerk auf eine bestimmte Kohorte richten und erfassen, was mit den Mitgliedern in der Folge passiert. In diesem Fall konzentrieren wir uns auf die in Abschnitt t_0 geborenen Individuen.

Zum Erstellen der Lebenstafel halten wir die Zahl der Überlebenden zu Beginn jedes Zeitabschnitts fest. Zu Beginn von Abschnitt t_0 waren es vier, von denen zwei bis zum Beginn von t_1 überlebten. Davon war nur noch ein Individuum zu Beginn von Abschnitt t_2 am Leben, den Beginn von t_3 erlebte keines mehr. Die erste Datenspalte einer Kohortenlebenstafel für diese Individuen würde somit die Reihe abnehmender Individuenzahlen in der Kohorte umfassen: 4, 2, 1, 0. Ein anderer Ansatz ist nötig, wenn wir nicht das Schicksal einer Kohorte verfolgen können, aber das Alter aller Individuen einer Population kennen – vielleicht aufgrund irgendeines Indexes wie dem Zustand der Zähne bei einer Hirschart. Dann können wir, wie Abb. 5.10 zeigt, unsere Aufmerksamkeit während eines bestimmten Zeitabschnitts (in diesem Fall t_1) auf die gesamte Population richten und festhalten, wie viele Überlebende verschiedener Altersstufen die Population umfasst.

Diese können wir dann als Einträge in eine Lebenstafel ansehen, wenn wir von der Voraussetzung ausgehen, dass die Geburten- und die Sterberate (engl. *rate of birth and death*) konstant sind und dies auch vorher waren. Das ist schon eine sehr weitreichende Annahme. Als Ergebnis erhalten wir eine **stationäre Lebenstafel**. Im vorliegenden Fall wurden von den sieben im Abschnitt t_1 lebenden Individuen drei während dieses Abschnitts geboren und sind somit Mitglieder der jüngsten Altersgruppe. Zwei wurden im Zeitabschnitt direkt davor geboren, weitere zwei noch einen Abschnitt davor, keines noch früher. Die erste Datenspalte der stationären Lebenstafel umfasst daher die Abfolge 3, 2, 2, 0. Daraus lässt sich also die Aussage treffen, dass im Laufe dieser Zeitabschnitte eine typische Kohorte zu Beginn drei Individuen aufwies, in den folgenden Abschnitten nur zwei, dann bei zwei verblieb und schließlich auf null sank.

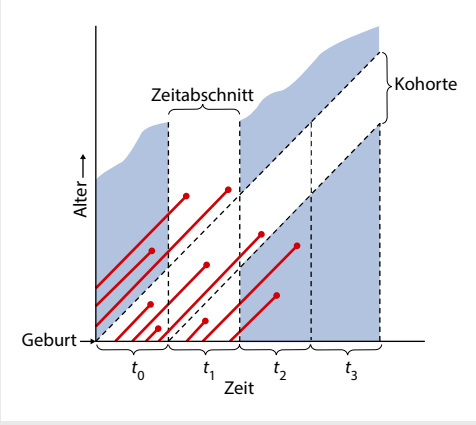


Abb. 5.10 Erläuterungen im Text

Die Fruchtbarkeit von Individuen ändert sich ebenfalls mit dem Alter. Um die Vorgänge in einer Population wirklich zu verstehen, müssen wir wissen, wie viele Individuen verschiedenen Alters zu den Geburten in der Population insgesamt beitragen. Dies lässt sich mit einer **altersspezifischen Fruchtbarkeitstabelle** (engl. *age-speci c fecundity schedule*) beschreiben.

Kohortenlebenstafeln

Eine Lebenstafel für eine annuelle Pflanze

Am einfachsten zu erstellen ist eine Kohortenlebenstafel für Annuelle. Da sich bei ihnen die Generationen nicht überlappen, lässt sich eine einzelne Kohorte häu g von der Geburt des ersten Individuums bis zum Tod des letzten Überlebenden verfolgen. Tabelle 5.1 zeigt zwei sehr einfache Lebenstafeln für im Binnenland und an der Küste von Kalifornien vorkommende Unterarten der annuellen P anze *Gilia capitata* (Blaues Sperrkraut). Ausgangspunkt bildete eine Kohorte von ungefähr 750 Samen, die von der ersten Keimung bis zum Absterben des letzten Individuums verfolgt wurden.

Eine Kohortenlebenstafel für Murmeltiere …

Selbst bei überlappenden Generationen kann es jedoch möglich sein, das Schicksal der Individuen einer jährlichen Kohorte jeweils separat zu betrachten, sofern man die Individuen früh in ihrem Leben markieren und dadurch später problemlos wiedererkennen kann. Dann kann man unter Umständen die Ergebnisse für die Kohorten aus den verschiedenen Jahren des Untersuchungszeitraums so zusammenführen, dass sich daraus eine einzelne typische Kohortenlebenstafel ergibt. In Abb. 5.8 haben wir dafür schon ein Beispiel in Diagrammform für die Walddrosseln gesehen. Ein weiteres Beispiel zeigt Tab. 5.2 für die Weibchen einer Population von Gelbbauchmurmeltieren (*Marmota aviventris*) im East River Valley in Colorado, USA, die von 1962 bis 1993 lebend gefangen und individuell markiert wurden.

In der ersten Spalte jeder Lebenstafel sind die Stadien des Lebenszyklus oder die Altersklassen der Organismen aufgelistet: Für *Gilia* sind dies die einfachen Entwicklungsstadien „Samen", „gekeimte P anzen" und „blühende P anzen", für die Murmeltiere die Altersklassen nach Jahren. Die zweite Spalte enthält dann die im Freiland gesammelten Rohdaten der jeweiligen Studie. Angegeben ist die Anzahl der zu Beginn jedes Stadiums bzw. jeder Altersklasse überlebenden Individuen (▶ Exkurs 5.2).

Normalerweise sind Ökologen daran interessiert, nicht nur isolierte Populationen zu betrachten, sondern die Dynamik von zwei oder mehr vielleicht recht unterschiedlichen Populationen zu vergleichen. Genau das war bei den Pflanzenpopulationen in Tab. 5.2 der Fall. Um solche Vergleiche zu ermöglichen, müssen die Rohdaten zuvor standardisiert werden. Dies wurde in der dritten Spalte der Tabelle gemacht: Sie enthält die l_x-Werte, wobei l_x de niert ist als der Anteil der ursprünglichen Kohorte, der bis zum Beginn von Altersklasse (bzw. Stadium) x überlebt.

Der erste Wert in dieser Spalte, l_0 (sprich: L null), entspricht somit dem Anteil Überlebender zu Beginn dieser ursprünglichen (ersten) Altersklasse. Logischerweise ist in Tab. 5.1 und 5.2 wie in jeder anderen Lebenstafel auch l_0 gleich 1,0 (die ganze Kohorte bildet den Ausgangspunkt). Demnach wurden beispielsweise bei den Murmeltieren 773 Weibchen in dieser jüngsten Altersklasse beobachtet. Die l_x-Werte für die darauffolgenden Altersklassen beziehen sich daher als relativer Anteil auf diese Zahl. Nur 420 Individuen überlebten bis zum zweiten Jahr (Altersklasse 1: Lebensalter zwischen einem und zwei Jahren). Deshalb entspricht der zweite Wert in der dritten Spalte von Tab. 5.2, l_1, dem Anteil 420/733 = 0,543 – das heißt, nur 0,543 oder 54,3 % der ursprünglichen Kohorte überlebten diesen ersten Zeitabschnitt. In der nächsten Zeile ist l_2 = 208/733 = 0,269 usw. Für *Gilia* (Tab. 5.1) ist l_1 = 254/746 = 0,340 für die Unterart des Binnenlandes und 204/754 = 0,271 für die Unterart der Küste. Das bedeutet, dass 34 % bzw. 27,1 % der Individuen jeweils den ersten Schritt überlebten und sich als P anzen etablierten. Damit lag die Überlebensrate am Binnenstandort für die Unterart des Binnenlandes etwas höher als für die der Küste.

Bei einer vollständigen Lebenstafel kommen noch weitere Spalten hinzu: Aus denselben Daten wird dann noch berechnet, welcher Anteil an Individuen der ursprünglichen Kohorte im jeweiligen Stadium gestorben ist, ebenso die Mortalitätsrate für jedes Stadium. Um die Tafel knapp und übersichtlich zu halten, wurden diese Spalten hier weggelassen.

… und eine Fruchtbarkeitstabelle …

Tabelle 5.1 und 5.2 enthalten auch eine Aufstellung bezüglich der Fruchtbarkeit von *Gilia* und der Murmeltiere (in der vierten und fün en Spalte). In der

Tab. 5.1 Zwei vereinfachte Kohortenlebenstafeln für die annuelle Pflanze *Gilia capitata*: je eine für die Unterart aus dem Binnenland, *G. c. capitata*, und für die Unterart der Küste, *G. c. chamissonis*, jeweils für einen Standort im Binnenland im Napa County in Kalifornien. Die beiden Subspezies sind morphologisch leicht zu unterscheiden, obwohl sie sich miteinander kreuzen können. Zu Beginn der Saison 1993 pflanzte man Kohorten von Samen aus und unterteilte den Lebenszyklus dann ganz einfach in die Stadien „Samen", „daraus gekeimte Jungpflanzen" und „blühende adulte Pflanzen". Die weiteren Einträge in den Spalten werden im Text erläutert (nach Nagy und Rise 1997)

Stadium (x)	Anzahl lebender Individuen zu Beginn jeder Altersklasse a_x	Anteil der ursprünglichen Kohorte, der bis zum Beginn jeder Altersklasse überlebte l_x	Anzahl weiblicher Jungpflanzen, die in jeder Altersklasse produziert wurden F_x	Anzahl weiblicher Jungpflanzen, die pro überlebendes Individuum in jeder Altersklasse produziert wurden m_x	Anzahl weiblicher Jungpflanzen, die pro ursprünglich vorhandenem Individuum in jeder Altersklasse produziert wurden $l_x m_x$
Unterarten des Binnenlandes					
Samen (0)	746	1,00	0	0	0
gekeimte Pflanzen (1)	254	0,34	0	0	0
blühende Pflanzen (2)	66	0,09	28.552	432,61	38,29
Unterarten der Küste					
Samen (0)	754	1,00	0	0	0
gekeimte Pflanzen (1)	204	0,27	0	0	0
blühende Pflanzen (2)	19	0,03	8645	455,00	11,47

vierten Spalte ist bei beiden Tabellen F_x aufgelistet, die Gesamtzahl an Individuen der jüngsten Altersklasse, die in jeder der folgenden Altersklassen produziert wird. Bei *Gilia* umfasst diese jüngste Altersklasse die Samen, welche nur von blühenden P anzen gebildet werden. Bei den Murmeltieren sind dies selbstständige Jungtiere, die sich schon außerhalb der Baue au alten und selbst ihre Nahrung suchen. Die Murmeltiere bekommen ihre Jungen in einem Alter zwischen zwei und zehn Jahren. Die fün e Spalte enthält dann die m_x-Werte, die **Fruchtbarkeit**, also die Anzahl von Individuen der jüngsten Altersklasse, die jedes überlebende Individuum aller folgenden Altersklassen im Schnitt hervorbringt. Bei den Murmeltieren war die Fruchtbarkeit bei den achtjährigen Weibchen mit 1,68 am höchsten, das heißt, 22 überlebende Weibchen brachten 37 Nachkommen hervor.

… ergeben in Kombination die Nettoreproduktionsrate

In der letzten Spalte einer Lebenstafel werden die beiden Spalten für l_x und m_x zusammengeführt. So kann man die Gesamtzunahme oder -abnahme einer Population mit der Zeit darstellen. Darin spiegelt sich die Abhängigkeit dieser Zu- bzw. Abnahme sowohl vom Überleben der Individuen (l_x-Spalte) als auch von der Fortp anzung dieser Überlebenden (m_x-Spalte) wider. Das bedeutet, eine Altersklasse trägt dann am meisten zur nächsten Generation bei, wenn ein großer Anteil ihrer Individuen überlebt hat und in hohem Maße fruchtbar ist. Die Gesamtsumme aller $l_x m_x$-Werte, $\sum l_x m_x$ (bei der das Symbol $\sum$ „die Summe von" bedeutet), ist somit ein Maß für die Gesamtzunahme oder -abnahme dieser Population

Tab. 5.2 Eine vereinfachte Kohortenlebenstafel für weibliche Gelbbauchmurmeltiere (*Marmota flaviventris*) in Colorado, USA. Die Spalten sind im Text erklärt (nach Schwartz et al. 1998)

Altersklasse (Jahre) x	Anzahl lebender Tiere zu Beginn jeder Altersklasse a_x	Anteil der ursprünglichen Kohorte, der bis zum Beginn jeder Altersklasse überlebte l_x	Anzahl weiblicher Jungtiere, die in jeder Altersklasse produziert wurden F_x	Anzahl weiblicher Jungtiere, die pro überlebendes Individuum in jeder Altersklasse produziert wurden m_x	Anzahl weiblicher Jungtiere, die pro ursprünglich vorhandenem Individuum in jeder Altersklasse produziert wurden $l_x m_x$
0	773	1,000	0	0,000	0,000
1	420	0,543	0	0,000	0,000
2	208	0,269	95	0,457	0,123
3	139	0,180	102	0,734	0,132
4	106	0,137	106	1,000	0,137
5	67	0,087	75	1,122	0,098
6	44	0,057	45	1,020	0,058
7	31	0,040	34	1,093	0,044
8	22	0,029	37	1,680	0,049
9	12	0,016	16	1,336	0,021
10	7	0,009	9	1,286	0,012
11	3	0,004	0	0,000	0,000
12	2	0,003	0	0,000	0,000
13	2	0,003	0	0,000	0,000
14	2	0,003	0	0,000	0,000
15	1	0,001	0	0,000	0,000
Gesamt			519		0,670

$$R_0 = \sum l_x m_x = \frac{\sum F_x}{a_0} = 0{,}67$$

in einer Generation. Man nennt dies die **Nettoreproduktionsrate** (engl. *basic reproductive rate*) und bezeichnet sie mit R_0 (sprich: R null).

Für *Gilia* (Tab. 5.1) ist R_0 ganz einfach zu berechnen (es braucht keine Summe gebildet zu werden), weil lediglich die Klasse der blühenden Individuen Samen bildet. Der Wert beträgt für die Unterart aus dem Binnenland 38,29 und für die der Küste 11,47 – ein eindeutiges Anzeichen dafür, dass die Binnenlandunterart an diesem Binnenstandort vergleichsweise besser gedieh. (Einschränkend ist allerdings zu ergänzen, dass die jährliche Reproduktionsrate geringer ausgefallen wäre, weil zweifellos ein Teil der Individuen vor Beginn der 1994er-Kohorte abgestorben wäre. Mit anderen Worten: Eine weitere Klasse von Individuen, die Wintersamen, wurde bei dieser Studie einfach ignoriert.)

Für die Murmeltiere ergab sich R_0 = 0,67: Die Population nahm mit jeder Generation auf etwa zwei Drittel der vorigen Populationsgröße ab. Während allerdings für die Annuelle *Gilia* die Länge einer Generation o ensichtlich ist – jedes Jahr gibt es eine

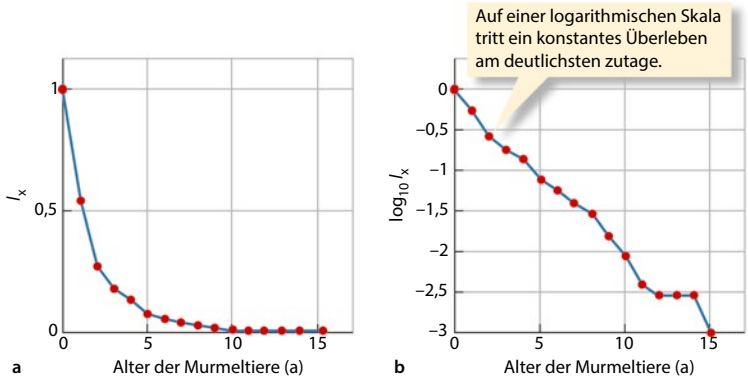


Abb. 5.11 Verlauf des Überlebens einer Kohorte von Gelbbauchmurmeltieren (Tab. 5.2). **a** Trägt man l_x gegen das Alter der Kohorte auf, wird deutlich, dass die meisten Individuen relativ früh im Leben der Kohorte sterben. Es wird aber nicht so klar ersichtlich, welches Mortalitätsrisiko in den verschiedenen Altersstufen besteht. **b** Wird eine Überlebenskurve hingegen logarithmisch, als log(l_x), gegen das Kohortenalter aufgetragen, so zeigt sich ein praktisch konstantes Mortalitätsrisiko bis zu einem Alter von etwa acht Jahren, gefolgt von einer kurzen Periode mit einem etwas höheren Risiko und einer weiteren kurzen Periode mit geringerem Risiko, bis letztlich alle noch übrigen Überlebenden sterben

Generation –, muss für die Murmeltiere die Generationslänge erst noch berechnet werden. Einzelheiten zu dieser Berechnung würden hier zu weit führen, aber der erhaltene Wert, nämlich 4,5 Jahre, stimmt gut mit dem überein, was wir aus der Lebenstafel ablesen können: dass die typische Zeitspanne von der Geburt eines Individuums bis zu dem Zeitpunkt, an dem sich selbst fortp anzt (also eine Generation), rund viereinhalb Jahre beträgt. Damit sagt Tab. 5.2 aus, dass die untersuchte Murmeltierpopulation mit jeder Generation, also alle viereinhalb Jahre, auf etwa zwei Drittel ihrer vorigen Größe schrump e.

Logarithmische Überlebenskurven

Es ist auch möglich, den detaillierten Verlauf eines solchen Rückgangs innerhalb einer Kohorte zu untersuchen. Beispielsweise zeigt Abb. 5.11 die Anzahl der Murmeltiere, die im Verhältnis zur ursprünglichen Population überlebten – die l_x-Werte –, aufgetragen gegen das Alter der Kohorte. Diese Darstellung ist jedoch leicht irreführend. Wenn die Ausgangspopulation 1000 Individuen umfasst und innerhalb eines Zeitintervalls um die Häl e auf 500 zurückgeht, dann sieht dieser Rückgang in einer Kurve wie in Abb. 5.11a dramatischer aus als ein Rückgang von 50 auf 25 Individuen später in der Saison. Das Sterberisiko ist jedoch in beiden Fällen gleich groß. Ersetzt man allerdings die l_x-Werte durch log(l_x)-Werte, also durch logarithmierte Werte wie in Abb. 5.11b, oder trägt die l_x-Werte auf einer logarithmischen Skala auf, was prinzipiell das Gleiche ist, dann kommt die charakteristische Eigenscha von Logarithmen zum Tragen, dass die Abnahme einer Population um die Häl e in der Darstellung immer gleich aussieht. Deshalb werden **Überlebenskurven** (engl. *survivorship curves*) konventionell logarithmisch aufgetragen, als log(l_x)-Werte gegen das Kohortenalter. Abbildung 5.11b zeigt dies für die Murmeltiere: Bis zu deren achtem Lebensjahr war ein mehr oder weniger konstanter Rückgang zu verzeichnen, in den folgenden drei Jahren ging die Population jeweils etwas stärker zurück (bis zum Ende der Fortp anzung). Daran schloss sich dann ein kurzer Abschnitt praktisch ohne Mortalität an, bevor die wenigen noch überlebenden Tiere schließlich ebenfalls starben.

Selbst aus diesen beiden einfachen Beispielen ist also ersichtlich, wie nützlich Lebenstafeln sein können, um den „Gesundheitszustand" einer Population – das Ausmaß ihres Wachstums oder Schrumpfens – zu charakterisieren. Außerdem kann man mit ihnen feststellen, ob Überleben oder Geburten diese Zu- und Abnahmeraten am stärksten bestimmen

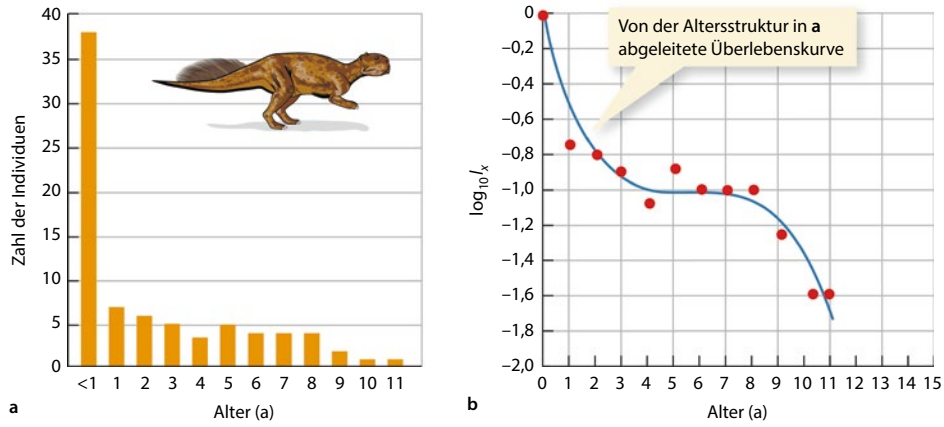


Abb. 5.12 **a** Die Altersstruktur und somit die stationäre Lebenstafel einer Population der Dinosaurierart *Psittacosaurus lujiatunensis*, deren fossile Überreste in der Unteren Kreide der Yixian-Formation in China gefunden wurden. Das Alter wurde anhand der Länge des Oberschenkelknochens geschätzt, denn bei einer Untersuchung an einem Teil der gefundenen Exemplare hatte sich herausgestellt, dass die Femurlänge sehr stark mit der Zahl der Wachstumslinien (eine pro Jahr) der Knochen korrelierte. **b** Eine aus der Lebenstafel abgeleitete Überlebenskurve – log(l_x), aufgetragen gegen das Alter, ähnlich wie in Abb. 5.11b. Bis zu einem Alter von neun oder zehn Jahren nahmen die Tiere rasch an Größe zu (nach Erickson et al. 2009)

und zu welchem Zeitpunkt im Lebenszyklus dies geschieht. Einer dieser Parameter alleine oder auch beide zusammen können ausschlaggebend dafür sein Maßnahmen festzulegen, wie man zur Erhaltung einer gefährdeten Art oder zur Bekämpfung eines Schädlings am besten vorgehen sollte.

Lebenstafeln für Populationen mit überlappenden Generationen

Viele der Arten, die bedeutende Fragen aufwerfen, auf welche Lebenstafeln eine Antwort liefern könnten, zeichnen sich durch wiederholte Fortp anzungsperioden aus, wie die Murmeltiere, oder können sich kontinuierlich fortpflanzen, wie der Mensch. Das Erstellen von Lebenstafeln wird in diesen Fällen aber vor allem dadurch erschwert, dass diese Populationen Individuen vieler verschiedener Altersstufen umfassen. Wie wir gesehen haben, kann man bisweilen eine Kohortenlebenstafel erstellen, dies wird jedoch nur recht selten gemacht. Abgesehen davon, dass in einer Population verschiedene Kohorten miteinander gemischt vorkommen, kann das auch schon aufgrund der Langlebigkeit vieler Arten schwierig sein.

Eine stationäre Lebenstafel – nützlich, wenn sie mit Bedacht verwendet wird

Als anderer Ansatz bietet sich das Erstellen einer stationären Lebenstafel an (▶ Exkurs 5.2). Die Daten gleichen denen einer Kohortenlebenstafel – eine Reihe verschiedener Zahlen von Individuen unterschiedlicher Altersklassen –, sie geben jedoch lediglich die **Altersstruktur** (engl. *age structure*) der Population zu einem bestimmten Zeitpunkt wieder. Daher ist größte Vorsicht geboten: Man kann die Daten nur dann auf die gleiche Weise behandeln und interpretieren wie die einer Kohortenlebenstafel, wenn die Geburten- und Überlebensmuster in der Population seit der Geburt der ältesten Individuen weitgehend gleich geblieben sind. Das wird jedoch nur selten der Fall sein. Trotzdem gibt es o keine Alternative hierzu und man kann dadurch nützliche Einblicke erlangen. Veranschaulicht wird dies an einer Population kleiner Dinosaurier der Art *Psittacosaurus lujiatunensins*, deren fossile Überreste in der Unteren Kreide der Yixian-Formation in China gefunden wurden. In einem solchen Fall ist das Verfolgen einer Kohorte als Alternative schlichtweg nicht möglich (Abb. 5.12). Sämtliche Individuen elen vermutlich zeitgleich vulkanischen Lavaströmen zum Opfer.

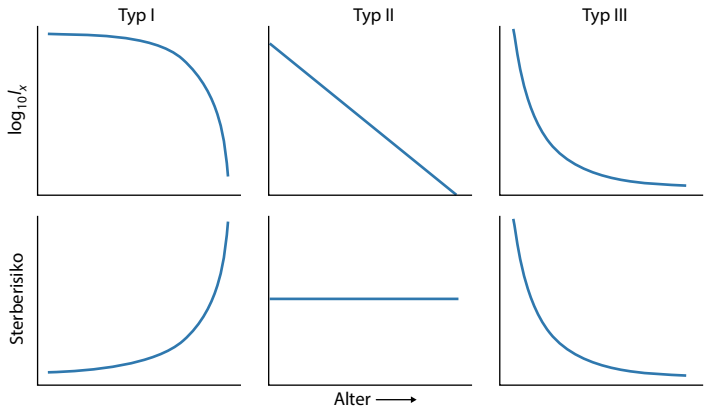


Abb. 5.13 Eine Klassifizierung von Überlebenskurven. Oben ist jeweils $\log(l_x)$ gegen das Alter aufgetragen, darunter das entsprechende unterschiedliche Sterberisiko in verschiedenen Altersstufen. Im Text werden die drei Kurventypen näher besprochen (nach Pearl 1928 und Deevey 1947)

Daher stellt der Fund wahrscheinlich eine repräsentative Momentaufnahme der Population zu jener Zeit vor 125 Mio. Jahren dar.

Offensichtlich war die Mortalitätsrate unter den Dinosauriern bis zu einem Alter von ungefähr drei Jahren recht hoch, danach folgte ein Abschnitt von rund fünf Jahren mit geringer Mortalität, in dem die Tiere allerdings rasch an Größe zulegten (Abb. 5.12b). Anschließend stieg die Mortalitätsrate o enbar wieder, als die Tiere ihre maximale Größe erreichten – weitgehend übereinstimmend mit dem Au reten von Merkmalen bei den Fossilien, die mit der Geschlechtsreife assoziiert sind (z.B. au allend vergrößerten Hörnern). Wie Sie in ▶ Abschn. 5.6 noch sehen werden, geht die Fortpflanzung von Organismen mit bestimmten Kosten wie reduziertem Wachstum und/oder geringerer Überlebenswahrscheinlichkeit einher.

Eine Klassifizierung von Überlebenskurven

Aus Lebenstafeln lässt sich eine große Menge an Informationen über bestimmte Organismen entnehmen. Ökologen suchen jedoch stets nach allgemeingültigen Aspekten – also nach Mustern von Leben und Tod, die sich im Leben vieler Arten wieder nden. Daher unterteilen sie Überlebenskurven üblicherweise in drei verschiedene Typen. Diese Klassi zierung geht zurück auf das Jahr 1928 und unterteilt in generalisierter Weise nach unseren Kenntnissen darüber, welches Sterberisiko in den Lebensphasen verschiedener Organismen besteht (Abb. 5.13).

- Bei einer Überlebenskurve vom Typ I tritt die Sterblichkeit überwiegend gegen Ende der maximalen Lebensspanne auf. Diese Kurve ist vielleicht am typischsten für Menschen in Industrieländern und ihre gut umsorgten Haus- und Zootiere.
- Eine Überlebenskurve vom Typ II bildet eine gerade Linie, beschreibt also eine konstante Mortalitätsrate von der Geburt bis zum maximalen Alter. Sie gilt z.B. für das Überleben von Samen in einer unterirdischen Samenbank.
- Bei einer Überlebenskurve vom Typ III ist die Mortalität zu Beginn sehr hoch, gefolgt von einer recht hohen Überlebensrate. Dies ist typisch für Arten mit zahlreichen Nachkommen. Anfangs überleben nur wenige davon, hat ein Individuum jedoch erst einmal eine bestimmte Größe erreicht, verringert sich das Sterberisiko deutlich und bleibt dann mehr oder weniger konstant. Diese Form der Überlebenskurve kommt bei Tieren und P anzen in der Natur wahrscheinlich am häu gsten vor.

Diese verschiedenen Typen von Überlebenskurven stellen sinnvolle Verallgemeinerungen dar, in Wirklichkeit sind die Überlebensmuster gewöhnlich jedoch sehr viel komplexer. Beispielsweise haben wir bei den Murmeltieren gesehen, dass ihr Überleben während der meisten Zeit ihres Lebens weitgehend der Typ-II-Kurve entsprach, aber nicht mehr gegen Ende der Lebensspanne (Abb. 5.11b). Bei den Dinosauriern folgte die Überlebenskurve bis zum Erreichen der Geschlechtsreife dem typischen Verlauf der Typ-III-Kurve, anschließend zeigte sich aber keine Übereinstimmung mehr mit einer solch einfachen Klassi zierung.

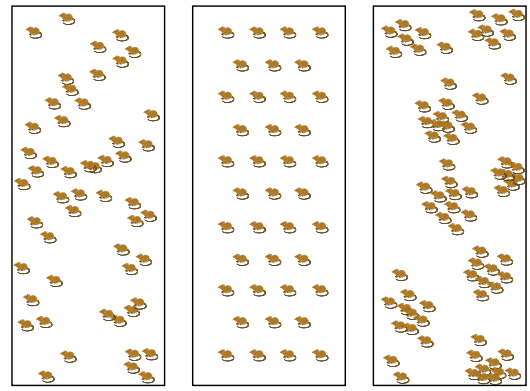


Abb. 5.14 Die drei generalisierten Muster der räumlichen Verteilung von Organismen in ihrem Lebensraum

5.4 Ausbreitung und Wanderbewegungen

Die Geburt ist nur der Anfang. Würden wir an diesem Punkt unsere Untersuchungen einstellen, blieben zahlreiche wesentliche ökologische Fragen unbeantwortet. Die meisten Organismen verlassen den Ort ihrer Geburt irgendwann und siedeln sich an anderen Stellen an. P anzen wachsen dort, wo ihre Samen hinfallen, aber die Samen können durch Wind, durch Wasser, Tiere oder Erdbewegungen verbreitet werden. Tiere wandern auf der Suche nach Nahrung und sicheren Rückzugsorten umher. Das kann nur 1 cm von der Stelle der Eiablage auf einem Blatt sein oder um den halben Globus. Diese Wanderbewegungen können unterschiedliche Auswirkungen haben. In manchen Fällen führen sie dazu, dass die Mitglieder einer Population in großen Ansammlungen aggregieren, in anderen werden sie ständig umverteilt und durchmischt. In wieder anderen Fällen kommt es zu einer Ausbreitung der Individuen. Aus diesen Wanderbewegungen resultieren schließlich drei generalisierte räumliche Verteilungsmuster, die in Abb. 5.14 dargestellt sind: die **aggregierte** (engl. *aggregated*) oder geklumpte Verteilung, die **zufällige** (engl. *random*) und die **regelmäßige** (engl. *regular*) oder gleichmäßige **Verteilung**. Wanderbewegungen und räumliche Verteilung (welche verwirrenderweise bisweilen auch Verbreitung genannt wird) sind natürlich eng miteinander verzahnt.

Fachsprachlich beschreibt man mit dem Begri **Ausbreitung** oder **Dispersion** (engl. *dispersion*), wie sich Individuen räumlich voneinander entfernen. Beispiele hierfür sind die Ausbreitung der Samen von einer Elternp anze oder junge Löwen, die ihre Rudel verlassen und sich ein eigenes Territorium suchen. Von **Wanderung** oder **Migration** (engl. *migration*) spricht man bei gerichteten Bewegungen einer großen Zahl von Individuen einer Art von einem Ort zu einem anderen. Solche Wanderbewegungen beobachten wir zum Beispiel bei Wanderheuschreckenschwärmen, aber auch in kleinräumigerem Maßstab bei den Organismen der Gezeitenzone, die zweimal am Tag den Gezeiten folgen und sich so stets in dem bevorzugten Bereich von Überspülung oder Exposition au alten.

Welche Muster wir erkennen, hängt vom räumlichen Maßstab ab

Wie wir Ausbreitungen und Wanderungen und die daraus resultierende Verteilung von Organismen wahrnehmen, hängt davon ab, in welchem räumlichen Maßstab wird das Ganze betrachten. Sehen wir uns dazu beispielha die Verteilung von Blattläusen an, die auf einer bestimmten Baumart in einem Waldgebiet vorkommen. Großräumig betrachtet scheinen die Blattläuse im Wald aggregiert, auf freiem Feld dagegen gar nicht vorzukommen. Betrachten wir die Situation kleinräumiger, etwa ausschließlich in dem Waldgebiet, dann erscheinen die Blattläuse nach wie vor aggregiert, aber in diesem Fall auf ihren Wirtsbäumen und nicht allgemein auf

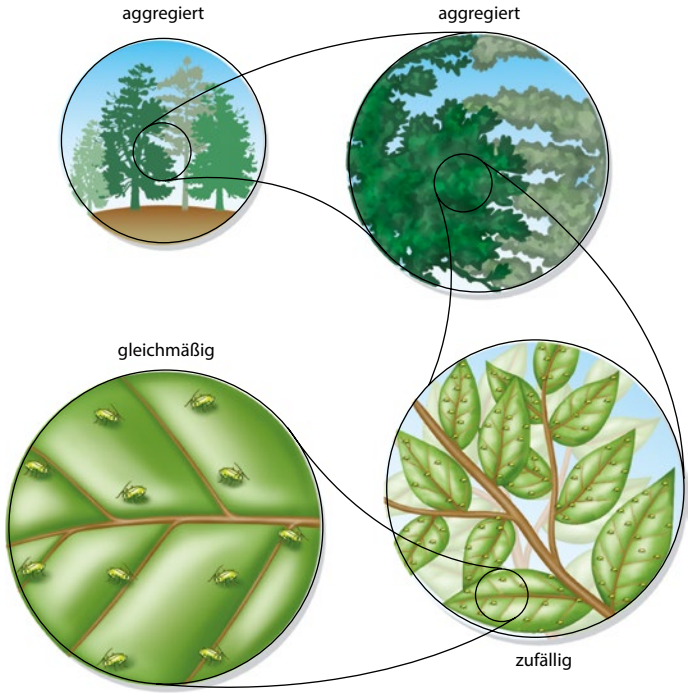


Abb. 5.15 Sind Blattläuse gleichmäßig, zufällig oder aggregiert verteilt? Das hängt davon ab, in welchem räumlichen Maßstab wir die Situation betrachten

Bäumen. Analysieren wir hingegen in noch kleinerem Maßstab – etwa nur der Größe eines Blattes in einer Baumkrone –, dann kann durchaus der Eindruck entstehen, die Blattläuse seien zufällig über den gesamten Baum verteilt. Im Maßstab des Aktionsradius einer Blattlaus (ca. 1 cm²) kann die Verteilung hingegen gleichmäßig erscheinen, weil sich die Individuen auf dem Blatt gegenseitig aus dem Weg gehen und dadurch auf dem Blatt verteilen (Abb. 5.15).

Dichte und Crowding-Effekt

Dieses Beispiel veranschaulicht auch den Unterschied zwischen der durchschnittlichen Dichte und dem sogenannten Crowding-E ekt („Gedrängeeffekt"), wie er von den Individuen einer Population wahrgenommen wird. Zur Ermittlung der **durchschnittlichen Dichte** (engl. *average density*) teilen wir ganz einfach die Gesamtzahl der Individuen durch die Gesamtgröße des Habitats – die aber wiederum ganz entscheidend davon abhängt, wie wir das Habitat de nieren. Wenn wir beispielsweise für die Blattläuse alles einbeziehen, also das Waldgebiet und die o enen Flächen, dann werden wir eine geringe durchschnittliche Dichte erhalten. Höher, aber immer noch recht niedrig, wird sie ausfallen, wenn wir nur den Wald, aber darin sämtliche Baumarten betrachten. Eine sehr viel höhere Dichte ergibt sich hingegen, wenn wir uns auf die Wirtsbaumart der Blattläuse beschränken.

Die durchschnittliche Bevölkerungsdichte in den Vereinigten Staaten beträgt ungefähr 75 Einwohner pro Quadratkilometer. In den USA gibt es jedoch riesige Gebiete – ländliche Regionen und Wildnisgebiete – mit sehr geringer Bevölkerungsdichte, aber auch dicht bevölkerte Großstädte, in denen die Dichte weitaus höher ist. Weil die Mehrzahl der Menschen in städtischen Siedlungen und deren Einzugsbereich lebt, hat man die durchschnittliche Dichte, wie sie tatsächlich von den Menschen wahrgenommen wird, berechnet: Sie liegt bei 3630 Einwohnern pro Quadratkilometer. Bei der relativ geringen Zahl von 75 Einwohnern pro Quadratkilometer besteht wohl nur eine geringer Drang zur Ausbreitung oder Abwanderung.

Bei einer Bevölkerungsdichte von 3630 Einwohnern pro Quadratkilometer dagegen werden die Individuen viel eher nach Möglichkeiten suchen, ihren Nachbarn aus dem Weg zu gehen. Wirklichkeitsnahe Messungen des Crowding-E ekts, also der Dichte, wie sie die Individuen tatsächlich emp nden, stellen wahrscheinlich wesentlichere Antriebskrä e für eine Ausbreitung und Abwanderung dar als irgendwelche Durchschnittswerte der Bevölkerungsdichte.

5

Die Ausbreitung bestimmt die Abundanz

Ausbreitung: bedeutend, aber oft vernachlässigt

Verglichen mit der Bedeutung von Geburten und Tod haben sich verhältnismäßig wenige Studien mit der Rolle der Ausbreitung für die Abundanz von Populationen befasst. Sofern in Studien explizit die Ausbreitung berücksichtigt wurde, zeigte sich zumeist deren Bedeutung. So beobachtete man im Rahmen einer eingehenden Langzeituntersuchung an einer Population von Kohlmeisen (*Parus major*) in der Nähe von Oxford, England, dass es sich bei 57 % der Brutvögel um Zuwanderer handelte, die nicht in der Population geboren worden waren (Greenwood et al. 1978). In vielen Fällen, darunter eine ganze Reihe von Schädlingen, ist die rasche Ausbreitung einer Art in neue Gebiete ein stichhaltiger Nachweis dafür, wie die Ausbreitungsfähigkeit die beobachtete Abundanz bestimmen kann (s. z.B. Abb. 5.16). Tatsächlich spielt in den meisten Populationen der Ein uss der Zuwanderung (Immigration) und Abwanderung (Emigration) eine größere Rolle, als gemeinhin angenommen. In den Vereinigten Staaten können angeblich über 40 % der US-amerikanischen Einwohner – insgesamt über 100 Mio. Menschen – ihre Wurzeln bis zu den 12 Mio. Einwanderern zurückverfolgen, die zwischen 1870 und 1920 im Hafen von Ellis Island den amerikanischen Kontinent betraten.

Invasive Ausbreitung

Zu den wichtigsten Funktionen der Ausbreitung gehört für eine Population in der Regel, überhaupt erst neue Orte durch Individuen zu erschließen, wie wir das am Beispiel des Westlichen Maiswurzelbohrers in Abb. 5.16 gesehen haben. Ein weiteres Beispiel ist das invasive Vordringen von Strauch- und Baumarten in 116 Gebiete mit Flachland-Heidevegetation im Süden Englands von 1978 bis 1987 (Abb. 5.17). Welche Faktoren bestimmten hier das Ausmaß der Invasion? War es die Natur der Heide ächen selbst? Oder war es die Abundanz der Strauch- und Baumarten in der an die Heide ächen angrenzenden Vegetation? Letzteres erwies sich durchweg als bedeutender. Damit es zu den Invasionen und der damit einhergehenden Dynamik auf den Heideflächen kommen konnte, mussten zunächst vereinzelte Ausbreitungsereignisse erfolgen. Und dies geschah am häu gsten dort, wo ausreichend ausbreitungsfähige Individuen vorhanden waren.

Dichteabhängige Verbreitung und ihr Gegenteil

Ein entscheidender auslösender Faktor für eine Ausbreitung ist die stärkere Konkurrenz unter den Individuen bei hoher Populationsdichte (▶ Abschn. 3.5). Selbst wenn keine Ressourcenknappheit herrscht, kommt es in solchen Fällen zu einer direkten Interferenz (Beeinträchtigung) zwischen solchen Individuen. Häufig ist daher zu beobachten, dass die höchsten Ausbreitungsraten bei Abwanderung aus Gebieten mit hoher Individuendichte zu verzeichnen sind (Abb. 5.18). Ausbreitung durch Emigration ist zumeist dichteabhängig. Allerdings ist dies keinesfalls die Regel. In manchen Fällen lässt sich auch das umgekehrte Muster beobachten, nämlich die höchste Ausbreitungsrate bei der geringsten Dichte, also eine inverse Dichteabhängigkeit. Dies wird o dahingehend erklärt, dass dadurch Inzucht (engl. *inbreeding*) zwischen nahe verwandten Individuen vermieden werde (und somit auch die damit einhergehende geringere Fitness der Nachkommen), denn bei niedrigen Dichten handelt es sich wahrscheinlich bei einem Großteil der anderen Individuen, mit denen ein Individuum aufwächst, um nahe Verwandte.

Alters- und geschlechtsabhängige Ausbreitung

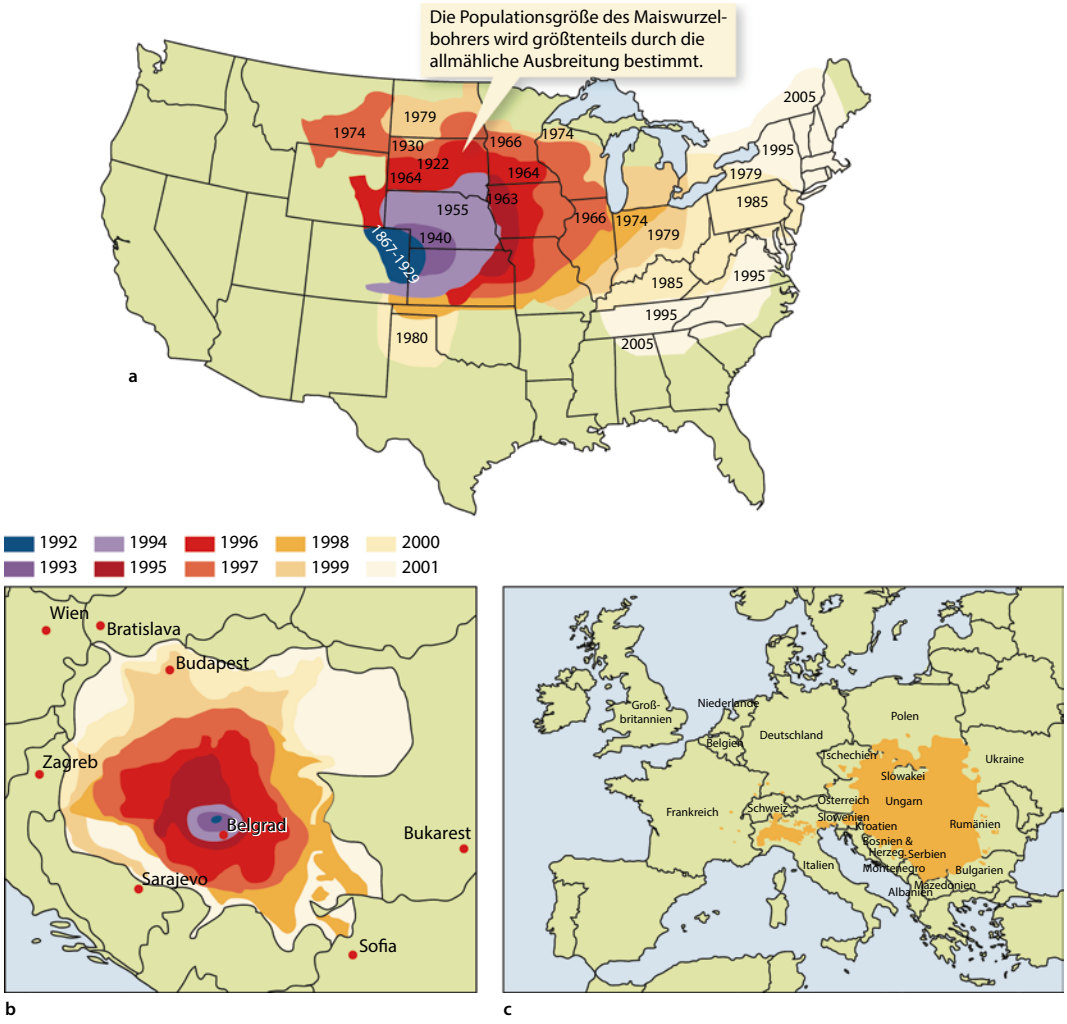


Abb. 5.16 Die Ausbreitung eines der weltweit bedeutendsten Maisschädlinge, des Westlichen Maiswurzelbohrers (*Diabrotica virgifera virgifera*). **a** In den Vereinigten Staaten nach seiner Ausbreitung von dem Schwerpunktvorkommen im östlichen Nebraska in den 1940er-Jahren. **b** In Südosteuropa von 1992–2001, nachdem er wahrscheinlich mit der Fracht eines Flugzeugs an den Flughafen von Belgrad verschleppt wurde. **c** Im übrigen Europa 2007 (**a** und **c** nach Gray et al. 2009, **b** nach European Environment Agency 2002)

Darüber hinaus beein ussen Zu- und Abwanderer nicht nur die Individuenzahl einer Population, sondern mitunter auch deren Zusammensetzung. Oftmals breiten sich vor allem junge Individuen aus, und Männchen neigen mehr zum Abwandern als Weibchen. Bei der Ausbreitung von Säugetieren können zum Beispiel Alters- und Geschlechtsabhängigkeit sowie die Krä e zur Vermeidung von Inzucht und Konkurrenz eng miteinander verwoben sein. In einem Versuch mit Feldmäusen der Art *Microtus canicaudus* wanderten beispielsweise bei geringer Dichte 87 % der juvenilen Männchen und 34 % der juvenilen Weibchen innerhalb von vier Wochen nach der ersten Erfassung ab, bei hoher Dichte hingegen nur 16 % bzw. 12 % (Wol et al. 1997). Es war also eine massive Ausbreitung juveniler Individuen zu beobachten, besonders ausgeprägt bei männlichen Tieren. Die au allend hohen Ausbreitungsraten bei

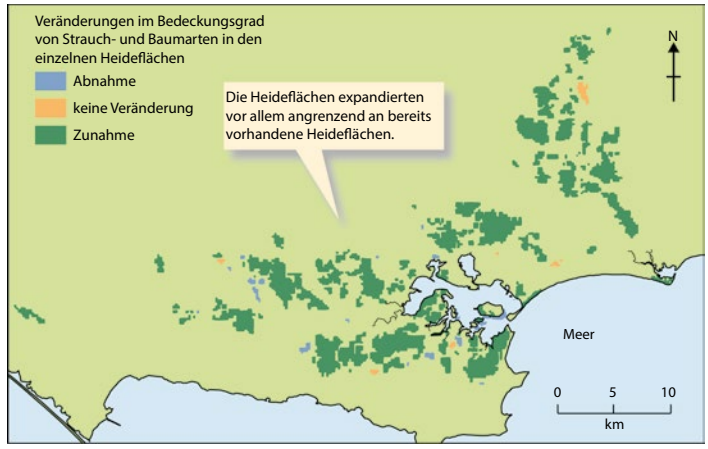


Abb. 5.17 Auf den meisten der 116 Tiefland-Heideflächen in Dorset, England, kam es zwischen 1978 und 1987 zu einer Invasion (d.h. einer Zunahme der Abundanz) von Strauch- und Baumarten. Ausschlaggebend dafür war größtenteils das Vorhandensein ausbreitungsfähiger Individuen in der an die Heideflächen angrenzenden Vegetation (nach Bullock et al. 2002)

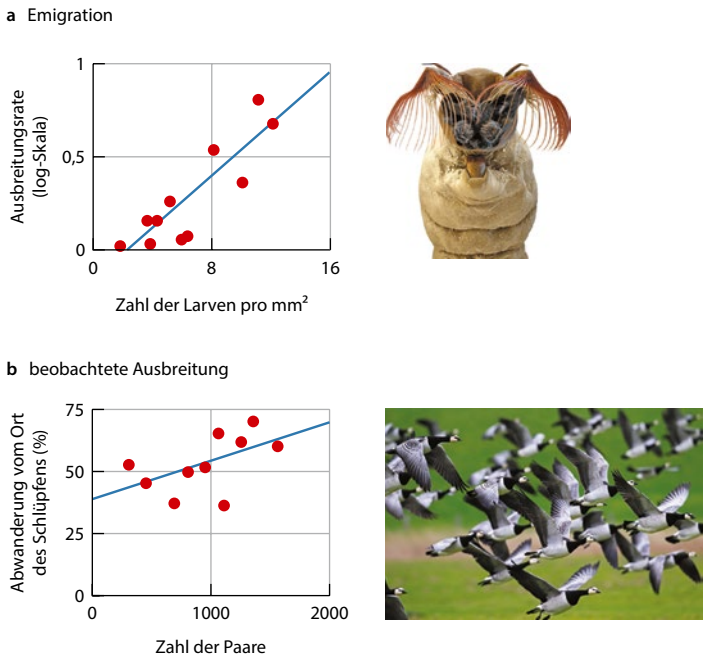


Abb. 5.18 Dichteabhängige Ausbreitung. **a** Die Ausbreitungsrate frisch geschlüpfter Kriebelmückenlarven der Art *Simulium vittatum* steigt mit zunehmender Larvendichte an (Daten aus Fonseca und Hart 1996, Foto: © Eye of Science/Science Source). **b** Der Prozentsatz junger männlicher Weißwangengänse (*Branta leucopsis*), die sich von ihren Brutkolonien auf Ostseeinseln in andere Brutkolonien ausbreiten, nimmt mit der Dichte der Kolonie zu (Daten aus van der Jeugd 1999, nach Sutherland et al. 2002, Foto: © Arterra Picture Library/Alamy)

niedriger Dichte sprechen für die Vermeidung von Inzucht als eine der treibenden Krä e hinter diesem Ausbreitungsmuster.

Die Rolle von Wanderbewegungen

Die Massenbewegungen von Populationen, die wir als Wanderungen bezeichnen, erfolgen fast immer von Regionen mit knapper werdenden Nahrungsressourcen hin zu Gebieten, in denen reichlich Nahrung vorhanden ist (bzw. für die Nachkommen vorhanden sein wird). Manche planktonischen Algen halten sich tagsüber in den oberen Wasserschichten von Seen auf, wo die zur Photosynthese benötigte Lichtmenge am größten ist. Bei Nacht wandern sie hinab in tiefere, nährsto reichere Wasserschichten. Krabben bewegen sich mit den Gezeiten entlang der Küste und folgen dabei den Bewegungen ihrer Nahrung, die mit der Brandung angespült wird. Wanderungen erfolgen aber auch in längeren zeitlichen Maßstäben und orientieren sich nach jahreszeitlichen Veränderungen von Klima und Nahrungsangebot. So praktizieren manche Schäfer nach wie vor die uralte Tradition der Transhumanz (Wanderweidewirtschaft, engl. *transhumance*) und ziehen mit ihren Schaf- oder Ziegenherden im Sommer auf Bergwiesen und im Herbst wieder hinunter ins Tal.

Landvögel ziehen bei ihren Langstreckenwanderungen vielfach zwischen Gebieten, die zwar reichlich Nahrung bieten, dies aber jeweils nur für begrenzte Zeit. In diesen Gebieten wechseln Zeiten mit einem relativen Überangebot und solche mit Nahrungsknappheit, sodass hier große Populationen nicht das ganze Jahr über eine Nahrungsgrundlage nden. So ziehen beispielsweise Rauchschwalben (*Hirundo rustica*) im Herbst, wenn iegende Insekten immer seltener werden, vom nördlichen Europa nach Südafrika, wo dann ein reiches Angebot an solchen Insekten herrscht. In beiden Regionen reicht das Nahrungsangebot, welches das ganze Jahr über verlässlich verfügbar ist, nur für eine kleine Population von sessha en Vogelarten – die sogenannten Standvögel im Gegensatz zu Zugvögeln. Vom saisonalen Überangebot pro tierten die Populationen zuwandernder Zugvögel, die in großem Umfang zur Diversität der lokalen Fauna beitragen.

5.5 Die Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Populationen

Das Konzept der intraspezifischen Konkurrenz wurde bereits in ▶ Abschn. 3.5 eingeführt, weil ihre Intensität im typischen Fall von der Ressourcenverfügbarkeit abhängt. Hier wird es noch einmal aufgegri en, denn die Auswirkungen dieser Konkurrenz sind von Bedeutung für die Kernpunkte dieses Kapitels: für die Geburten- und Sterberate und die Wanderbewegungen. Sofern es konkurrierenden Individuen nicht gelingt, an die erforderlichen Ressourcen zu gelangen, kann es sein, dass sie langsamer wachsen oder sogar sterben. Die Überlebenden p anzen sich vielleicht erst später fort oder haben weniger Nachkommen. Sofern es sich um mobile Organismen handelt, dann können sie sich, wie gesehen, weiter voneinander entfernen oder anderswohin abwandern. Ohne eingehende Kenntnisse über die Auswirkungen von Konkurrenz können wir die Dynamik einer Art nur selten verstehen.

Besonders bei modularen Organismen gilt: Der Crowding-Effekt ist wichtiger als die Dichte

Die Intensität einer Konkurrenz um begrenzte Ressourcen hängt häu g mit der Dichte einer Population zusammen, wenngleich wir bereits gesehen haben, dass die Dichte an sich nicht unbedingt ein gutes Maß dafür ist, inwiefern die Individuen unter dem Crowding-E ekt leiden. Besonders betro en von der Konkurrenz durch ihre unmittelbaren Nachbarn sind modulare sessile Organismen: Sie können sich weder aus dem Weg gehen und gleichmäßiger verteilen noch durch Ausbreitung oder Abwanderung entkommen. So fanden sich beispielsweise bei in kleinen Gruppen angep anzten Hängebirken (*Betula pendula*) an den Seiten der Bäume, die durch die Äste der Nachbarbäume abgeschattet wurden, verkümmerte oder abgestorbene Äste. Auf der gegenüberliegenden Seite erfolgte das Wachstum weitaus kräftiger (Abb. 5.19).

Dichteabhängigkeit von Geburten und Tod und die Umweltkapazität

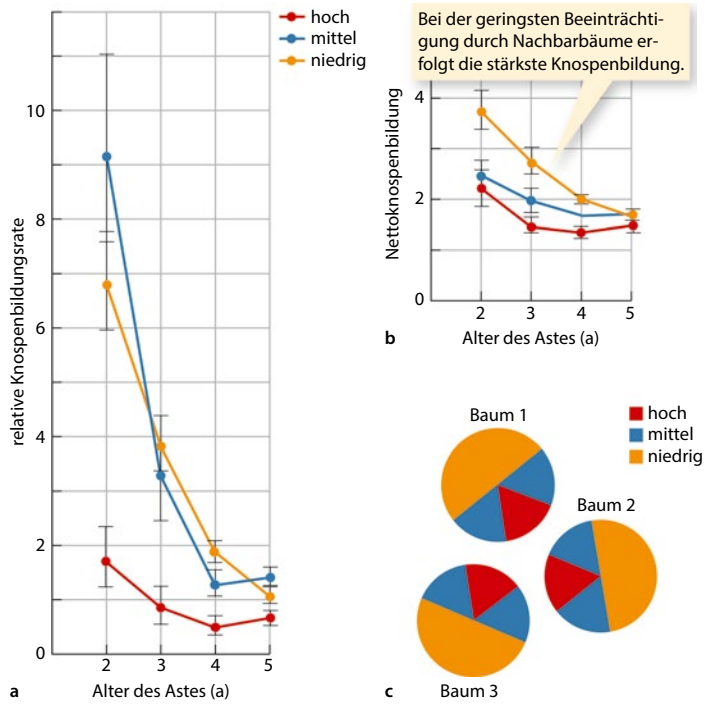


Abb. 5.19 Mittlere relative Knospenbildung (neue Knospen pro vorhandener Knospe) bei Hängebirken (*Betula pendula*), dargestellt als **a** Bruttoknospenbildung und **b** Nettoknospenbildung (Geburten minus Todesfälle) in Zonen mit unterschiedlicher Interferenz (d.h. in denen in unterschiedlichem Ausmaß eine Beeinträchtigung durch ihre direkten Nachbarn erfolgte). Die Balken zeigen die Standardfehler an. **c** Schema dreier Bäume, an denen diese Zonen gekennzeichnet sind (nach Jones und Harper 1987)

Wie in ▶ Abschn. 3.5 schon besprochen, sinkt die Pro-Kopf-Geburtenrate im Allgemeinen bei zunehmender Dichte über einen ausreichend großen Dichtebereich durch Konkurrenz zwischen Individuen. Diesen E ekt bezeichnet man als **Dichteabhängigkeit** (engl. *density dependency*). Wenn man nun in derselben Gra k die Kurven für die Geburten- und Sterberate gegen die Dichte au rägt und eine von ihnen oder beide dichteabhängig sind, dann müssen sich diese Kurven zwangsläu g schneiden (Abb. 5.20a–c). Der Schnittpunkt liegt bei jener Dichte, bei der Geburten- und Sterberate gleich sind. Bei dieser Dichte zeigt die Population keinen generellen Trend zur Zu- oder Abnahme (wenn man aus praktischen Gründen Zu- und Abwanderung außer Acht lässt). Die Dichte am Schnittpunkt der Kurven bezeichnet man als **Umweltkapazität** (oder auch Kapazitätsgrenze; engl. *carrying capacity*), gekennzeichnet mit dem Symbol *K*. Bei Dichten unterhalb von *K* übersteigt die Zahl der Geburten die der Sterbefälle und die Population wächst an. Bei Dichten oberhalb von *K* liegt die Zahl der Todesfälle über der der Geburten und die Population schrump . Damit ergibt sich die generelle Tendenz, dass sich die Populationsdichte unter dem Ein uss intraspezi scher Konkurrenz bei *K* einpendelt.

Regulation der Populationsdichte durch Konkurrenz – aber nicht auf einen einzigen Wert für *K*

Aufgrund der natürlichen Variabilität innerhalb von Populationen werden die Kurven für die Geburten- und Sterberate besser durch breitere Bereiche als durch dünne Linien repräsentiert. Entsprechend sollte man sich die Umweltkapazität *K* nicht als einen

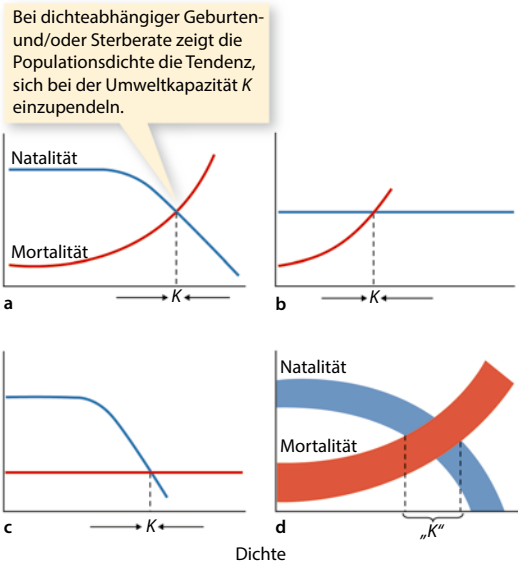


Abb. 5.20 Dichteabhängige Geburten- und Sterberaten führen zur Regulation der Populationsgröße. Wenn alle beide dichteabhängig sind (**a**) oder eine von ihnen dichteabhängig ist (**b, c**), schneiden sich die beiden Kurven. Die Dichte beim Schnittpunkt der Kurven bezeichnet man als Umweltkapazität (*K*). In der Realität entspricht die Situation jedoch eher den breiten Kurven in (**d**), wo die Sterberate weitgehend mit der Dichte ansteigt und die Geburtenrate weitgehend mit ihr sinkt. Deshalb können sich die beiden Raten nicht nur bei einer einzigen Dichte einpendeln, sondern über einen größeren Dichtebereich. Davon abweichende Populationsdichten zeigen die Tendenz, sich in einem breiteren Dichtebereich („*K*“) einzupendeln

einzigen Wert für die Dichte vorstellen, sondern als einen Bereich unterschiedlicher Dichten (Abb. 5.20d). Intraspezifische Konkurrenz hält also natürliche Populationen nicht auf einem einzigen, vorhersagbaren, unveränderlichen Niveau (*K*), sondern dürfte auf einen recht breiten Bereich von Ausgangsdichten einwirken und diese letztlich auf einen weitaus schmaleren Bereich zusammenschrumpfen. Sie bewirkt also tendenziell, dass die Dichte innerhalb bestimmter Grenzen bleibt, sodass man durchaus sagen kann, sie spielt eine Rolle bei der **Regulation der Populationsgröße**.

Bei Kurven wie in Abb. 5.20 handelt es sich natürlich um grobe Verallgemeinerungen. Beispielsweise zeichnen sich viele Organismen durch saisonale Lebenszyklen aus. Zu bestimmten Zeiten eines Jahres liegt die Zahl der Geburten viel höher als die der Sterbefälle, später jedoch, nach dem Zeitraum mit den höchsten Geburtenzahlen, folgt nicht selten eine Periode hoher Sterblichkeit unter den Juvenilen. So sterben beispielsweise die meisten Pflanzen schon kurz nach der Keimung als Sämlinge ab. Auch wenn also über das ganze Jahr gesehen die Zahl der Geburten in einer Population vielleicht die Zahl der Todesfälle ausgleicht, kann eine solche über Jahre hinweg stabile Population über die Jahreszeiten hinweg extremen Schwankungen unterliegen.

Muster des Populationswachstums

Bei geringer Besiedlungsdichte ohne Crowding-Effekt können Populationen rasch anwachsen. Dadurch können mitunter echte Probleme entstehen, sogar bei zuvor gefährdeten Arten, wie bei den einst fast ausgerotteten Seeottern (*Enhydra lutris*), deren Bestände sich inzwischen wieder erholt haben (► Exkurs 5.3). Erst mit steigendem Crowding-Effekt beginnen dann dichteabhängige Veränderungen von Geburten- und Sterberaten zu greifen. Letztendlich wachsen Populationen bei derart geringen Dichten über mehrere aufeinanderfolgende Zeitabschnitte durch einen einfachen multiplikativen Prozess. Dies nennt man **exponentielles Wachstum** (engl. *exponential growth*; Abb. 5.21; ► Exkurs 5.4) und die Rate des Populationszuwachses bezeichnet man als **spezifische natürliche Wachstumsrate** (engl. *intrinsic rate of natural increase*), gekennzeichnet durch das Symbol *r*. Jeder Population, die in dieser Weise anwächst, werden zwangsläufig bald die Ressourcen ausgehen. Wie bereits gesehen verringert sich die Wachstumsrate jedoch mit der Größenzunahme der Population durch Konkurrenz und fällt auf null, wenn die Population die Umweltkapazität erreicht (Geburtenrate und Sterberate sind dann gleich). Da sich bei Annäherung der Populationsdichte an die Umweltkapazität die Wachstumsrate ständig weiter verringert, ergibt sich statt des exponentiellen Populationswachstums ein Wachstum mit s-förmigem Kurvenverlauf (Abb. 5.21). Dieses Muster wird nach der logistischen Gleichung (► Exkurs 5.4) häufig als **logistisches Wachstum** (engl. *logistic growth*) bezeichnet.

Am besten verwirklicht sehen kann man die s-förmige Kurve in Laborstudien an Mikroorganismen oder Tieren mit relativ kurzem Lebenszyklus

Exkurs 5.3 Aktueller ÖKOnflikt

Bei Seeottern müssen wir das Gesamtbild betrachten



(© Greg Vaughn/Alamy Limited)

Von James A. Estes,[1] *Los Angeles Times* vom 21. Februar 2012[2]

Einst kamen Seeotter in großer Zahl in den Küstengewässern des Nordpazifiks von Russland bis Mexiko vor, wurden durch jahrzehntelange Bejagung wegen ihres begehrten Pelzes aber beinahe ausgerottet. Ihre dramatische Situation am Rande der Ausrottung und ihr niedliches Aussehen trugen entscheidend dazu bei, dass man sich in den Vereinigten Staaten sehr emotional um die Erhaltung der Otterbestände einsetzte.
Die Maßnahmen zur Erhaltung der Art erbrachten beeindruckende Ergebnisse, führten aber auch zu Konflikten mit Muschelfischern wegen wertvoller Schalentiere wie Muscheln und Meerohren, die seit jeher zur Nahrung dieser Kleinraubtiere gehören. Einerseits die Erholung der Seeotterbestände zu fördern und andererseits die kränkelnden, vom Fischfang lebenden Gemeinden an der Küste zu unterstützen sind konkurrierende Ziele, die in deutlichem Widerspruch zueinander zu stehen scheinen.
Der scheinbare Widerspruch, ein wichtiges Element der natürlichen Biodiversität zwar erhalten, die damit einhergehenden Kosten aber nicht übernehmen zu wollen, lässt sich zumindest teilweise lösen. Dazu müssen wir jedoch mehr über die ökologischen Leistungen vieler dieser Tiere wissen. Die Seeotter bieten hierfür ein gutes Beispiel und stehen mittlerweile im Mittelpunkt einer recht intensiven nationalen Debatte. Führende Politiker in Washington erwägen eine Reihe wichtiger, aber in hohem Maße umstrittener und gegensätzlicher politischer Entscheidungen. Eine davon ist ein Vorschlag des US Fish and Wildlife Service: die Aufhebung der seit 24 Jahren bestehenden otterfreien Zone, aus der sämtliche Seeotter eingefangen und umgesiedelt werden. Gleichzeitig wurde dem Kongress ein Gesetzentwurf vorgelegt, der die Wiederaufnahme des Handels mit Pelzen von Seeottern im Südosten Alaskas legitimieren soll, um die dort ansässige Bevölkerung in die Lage zu versetzen, ihren Lebensunterhalt auf diese Weise zu sichern. Damit will man die Konkurrenz zwischen Menschen und Seeottern um die lokalen Muschelbestände verringern.
In fast allen Fällen, in denen eine Bestandserholung eines Raubtieres eintritt oder beabsichtigt ist, bewegt sich die politische Debatte im Spannungsfeld zwischen ethischen Werten und wirtschaftlichen Interessen: Es geht um eine Entscheidung zwischen unserem Herzen und unserem Geldbeutel. Übersehen werden dabei allzu häufig die zahlreichen wissenschaftlich nachgewiesenen oder vermuteten positiven Auswirkungen dieser Tiere auf den Zustand regionaler Ökosysteme.
Wie sich in wissenschaftlichen Untersuchungen gezeigt hat, bieten diese ökologischen Leistungen sehr reale finanzielle Vorteile für die Gesellschaft, welche die Politiker bei ihren Entscheidungen berücksichtigen sollten.
Beispielsweise bilden die Unterwasserwälder aus Riesentang, die Kelpwälder, die Grundlage zahlreicher mariner Ökosysteme im Nordpazifik, auch für die regionalen Fischbestände, denn sie dienen vielen Arten sowohl als unverzichtbarer Lebensraum als auch als Nahrungsquelle.
Noch viel wichtiger ist den Forschungen zufolge, dass diese Unterwasserwälder auch für den Menschen eine ganze Reihe wichtiger natürlicher Leistungen erbringen. Ihre Funktion als Puffer für die Küstenlinie gegen den Wellenschlag, wodurch die Erosion der Küste und das Zurückweichen

1 James A. Estes ist Professor im Department of Ecology and Evolutionary Biology der University of California in Santa Cruz und erhielt 1999 ein Stipendium des Pew Research Center für Meeresforschung.

2 Copyright 2012, *Los Angeles Times*. Kein Nachdruck ohne Genehmigung.

der Küstenlinie aufgehalten werden, ist nur ein Beispiel hierfür. Und die Seeotter spielen eine wesentliche Rolle, um die Kelpwälder in einem guten Zustand zu erhalten. Ganz ähnlich wie Wölfe die Populationen von Hirschen an Land dezimieren, regulieren Seeotter die Populationen von kelpfressenden Seeigeln. Diese können ohne natürliche Feinde so zahlreich werden, dass sie die ansonsten an der amerikanischen Westküste üppig vorhandenen Kelpwälder überweiden. Wenn dies passiert, gehen sowohl für die Gesellschaft als auch für die Natur auf dramatische Weise ökologische Vorteile verloren. Sofern wir es also zulassen, dass die Seeotterpopulationen einbrechen, bleiben die Seeigelbestände unkontrolliert und die Kelpwälder drohen zugrunde zu gehen.
Wie eine stetig zunehmende Anzahl entsprechender Untersuchungen zeigt, reichen die ökologischen und ökonomischen Einflüsse von Räubern in der Natur, von Seeottern bis hin zu Wölfen, weit darüber hinaus, die Populationsgröße ihrer Beute zu regulieren. Obgleich die Debatten über den Umgang mit diesen Arten fast immer kontrovers und auf beiden Seiten äußerst leidenschaftlich geführt werden, bilden wissenschaftliche Untersuchungen die beste Grundlage für politische Entscheidungen, denn sie liefen eine gemeinsame Währung bezüglich der Bewertung der Vor- und Nachteile des Schutzes von Raubtieren.

Die Muschelfischerei ist von beträchtlicher Bedeutung, ob kommerziell, als Hobby oder traditionell betrieben. Wie würden Sie die im Widerspruch stehenden Interessen des Artenschutzes und der Fischerei gegeneinander abwägen? Sollten die Seeotter streng geschützt bleiben oder gibt es Gründe dafür, den Bestand durch Töten von Tieren oder irgendeine andere Form der Kontrolle zu reduzieren? Viele der Argumente für den Schutz der Art sind nicht einfach nur sentimental begründet, sondern beruhen auf realen ökologischen Bedenken. Sollte man die Öffentlichkeit – einschließlich der Politiker – besser aufklären, damit sie diese Bedenken eher erkennen? Wie könnte man dies tun? Oder sollten Öffentlichkeit – und Politiker – einfach die Ratschläge der Ökologen befolgen?

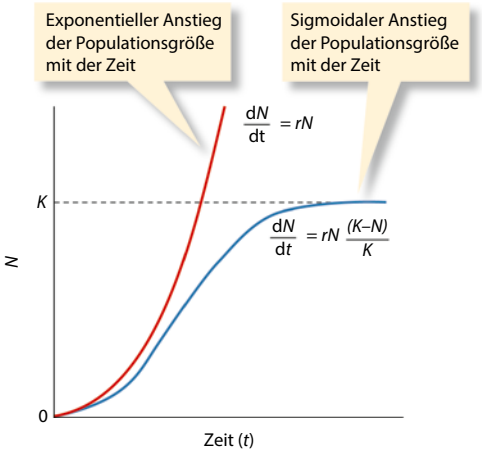


Abb. 5.21 Exponentieller und s-förmiger oder sigmoidaler Anstieg der Populationsgröße mit der Zeit. Diese Kurven beschreiben das allgemein in Populationen zu erwartende Wachstum in Abwesenheit (exponentiell) und unter dem Einfluss (sigmoidal) von intraspezifischer Konkurrenz. Sie können aber auch jeweils spezifisch durch die angegebene exponentielle bzw. logistische Gleichung erzeugt werden (▶ Exkurs 5.4)

(Abb. 5.23a). Bei derartigen Untersuchungen lassen sich die Umweltbedingungen und Ressourcen relativ problemlos experimentell kontrollieren. In der Realität, außerhalb des Labors und jenseits mathematischer Vorstellungskraft, ist die Welt weniger einfach. Die komplexen Lebenszyklen von Organismen, saisonal unterschiedliche Umweltbedingungen und Ressourcenverfügbarkeit sowie die Heterogenität von Habitaten machen die Angelegenheit komplizierter. In der Natur folgen Populationen häu g nur sehr entfernt der perfekten logistischen Wachstumskurve (Abb. 5.23b), allerdings auch das nicht immer (Abb. 5.23c).

Es gibt noch eine weitere Möglichkeit, die Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Populationen zusammenzufassen. Dazu betrachtet man die **Nettowachstumsrate** (engl. *net recruitment*) – also die Zahl der Geburten minus der Zahl der Todesfälle in einer Population in einem bestimmten Zeitraum. Bei niedriger Populationsdichte ist auch die Nettowachstumsrate gering, weil dann nur wenige Individuen vorhanden sind, die Nachkommen hervorbringen oder sterben können. Auch bei viel höheren Dichten wird die Nettowachstumsrate gering sein, wenn sich die Population der Umweltkapazität nähert. Ihr Maximum erreicht die Nettowachstumsrate also bei mittlerer Populationsdichte, wodurch die Wachstumskurve kuppelförmig verläu (Abb. 5.24). Genau wie bei der idealisierten logistischen Wachstumskurve ergibt sich bei realen Daten aus der Natur jedoch auch hier keine einzelne

Die exponentielle und die logistische Gleichung des Populationswachstums

In diesem Exkurs werden einfache mathematische Modelle für Populationen entwickelt, zum einen ohne, zum anderen unter dem Einfluss von intraspezifischer Konkurrenz. Diese und andere mathematische Modelle spielen in der Ökologie eine wichtige Rolle (▶ Kap. 1). Sie helfen uns, die Konsequenzen potenzieller Annahmen nachzuvollziehen und das Verhalten von Ökosystemen zu erforschen, die wir vielleicht nur schwer in der Natur beobachten oder im Labor nachbilden können. Die spezifischen Modelle dieses Exkurses bilden die Grundlage für komplexere Modelle für **interspezifische Konkurrenz** (also Konkurrenz zwischen Individuen verschiedener Arten, ▶ Kap. 6; engl. *interspecific competition*) und Prädation, dafür sind sie wichtige Bausteine. Es ist allerdings wichtig zu erkennen, dass ein Muster, das von einem solchen Modell erzeugt wird – zum Beispiel die s-förmige Kurve des Populationswachstums unter dem Einfluss intraspezifischer Konkurrenz –, nicht deshalb von Interesse oder von Bedeutung ist, weil es von dem Modell erzeugt wurde. Es gibt zweifellos zahlreiche weitere Modelle, die sehr ähnliche, davon nicht zu unterscheidende Muster hervorbringen können. Das Entscheidende an diesem Muster ist vielmehr, dass es wichtige grundlegende ökologische Prozesse widerspiegelt – und das Modell ist insofern nützlich, als es offenbar das Wesentliche dieser Prozesse erfasst.

Beginnen wollen wir mit einem Modell einer Population, in der es keine intraspezifische Konkurrenz gibt. Diese Konkurrenz werden wir dann erst später hinzufügen. Unsere Modelle haben die Form von Differenzialgleichungen und beschreiben die Nettowachstumsrate einer Population, symbolisiert durch dN/dt (gesprochen dN nach dt). Dargestellt wird dadurch, mit welcher Geschwindigkeit eine Population mit fortschreitender Zeit t an Größe N zunimmt.

Die Größenzunahme der gesamten Population ist gleich der Summe der Beiträge ihrer verschiedenen Individuen. Die durchschnittliche Zuwachsrate pro Individuum oder **Pro-Kopf-Wachstumsrate** (engl. *per capita rate of increase*) ist somit gegeben durch $dN/dt\ (1/N)$: die Rate des Populationswachstums geteilt durch die Zahl der Individuen der Population. In Abwesenheit von intraspezifischer Konkurrenz (oder irgendeiner anderen Kraft, durch die sich die Sterberate erhöht oder die Geburtenrate verringert) ist diese Wachstumsrate eine Konstante und so hoch, wie sie maximal für die betreffende Art sein kann. Man spricht von der **spezifischen natürlichen Wachstumsrate**, symbolisiert durch r. Somit gilt:

$$\frac{dN}{dt}\left(\frac{1}{N}\right) = r$$

Die Nettowachstumsrate für die gesamte Population ist daher gegeben durch die Pro-Kopf-Wachstumsrate multipliziert mit der Zahl der Individuen in der Population:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Diese Gleichung beschreibt eine Population mit **exponentiellem Wachstum** (Abb. 5.21).

Nun können wir noch intraspezifische Konkurrenz hinzufügen. Dadurch erlangen wir mit der in Abb. 5.22 dargestellten Methode die logistische Gleichung. Die Nettowachstumsrate pro Individuum wird nicht durch Konkurrenz beeinflusst, solange N sehr nahe bei null liegt, weil dann weder Crowding-Effekt noch Ressourcenknappheit herrscht. Daher wird sie noch durch r (Punkt A) dargestellt. Steigt N bis auf K (also bis zur Umweltkapazität) an, so liegt die Nettowachstumsrate pro Individuum definitionsgemäß bei null (Punkt B). Der Einfachheit halber nehmen wir zwischen A und B eine gerade Linie an, das heißt, wir gehen davon aus, dass infolge der stärker werdenden intraspezifischen Konkurrenz zwischen $N = 0$ und $N = K$ die Pro-Kopf-Wachstumsrate linear abnimmt.

Da die Gleichung jeder Geraden die Form y = Schnittpunkt auf der y-Achse + Steigung x hat, wobei x und y die Variablen auf der horizontalen bzw. vertikalen Achse darstellen, erhalten wir:

$$\frac{dN}{dt}\left(\frac{1}{N}\right) = r - \frac{r}{K}N$$

oder nach Umstellung

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

bzw.

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K - N}{K}\right)$$

Das ist die **logistische Gleichung**. Eine Population, die gemäß dieser Gleichung anwächst, ist in Abb. 5.21 dargestellt. Die Gleichung beschreibt eine sigmoidale oder s-förmige Kurve, die sich einer stabilen Umweltkapazität annähert. Allerdings ist sie nur eine von vielen plausiblen Gleichungen, für die dies gilt. Ihr großer Vorteil ist ihre Einfachheit. Dennoch hat sie eine zentrale Rolle in der Entwicklung der Ökologie gespielt.

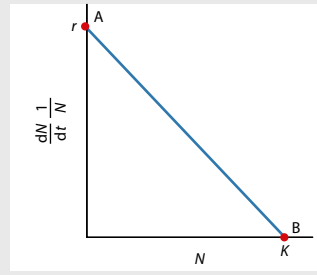


Abb. 5.22 Eine idealisierte lineare Abnahme der Nettowachstumsrate pro Individuum mit zunehmender Populationsgröße (N)

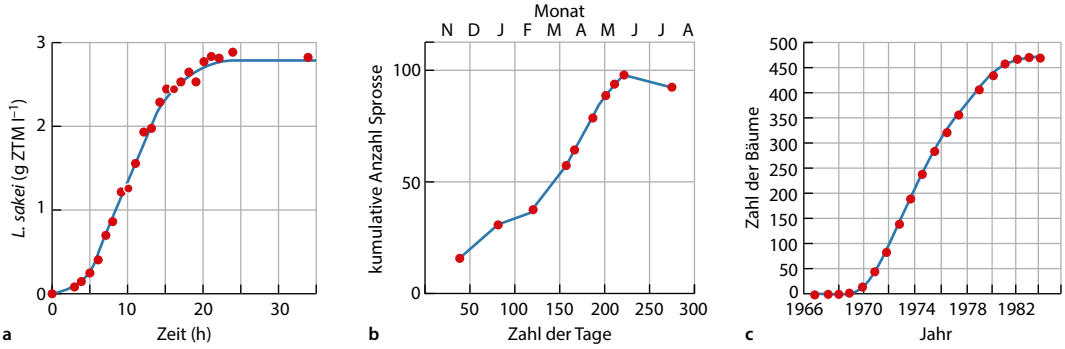


Abb. 5.23 Reale Beispiele für s-förmige Kurven des Populationswachstums. **a** Wachstum des Bakteriums *Lactobacillus sakei*, gemessen in Gramm Zelltrockenmasse (ZTM) pro Liter, in einer Nährlösung (nach Leroy und de Vuyst 2001). **b** Die Population der Sprosse (d.h. von Modulen, ▶ Abschn. 5.1) der annuellen Pflanze *Juncus gerardii* (Bodden-Binse) in einem Salzwiesenhabitat an der französischen Westküste (nach Bouzille et al. 1997). **c** Die Populationsentwicklung der Grauweide (*Salix cinerea*) auf einem Landstrich, auf dem nach einer Myxomatoseepidemie keine Beweidung durch Kaninchen mehr stattfand (nach Alliende und Harper 1989)

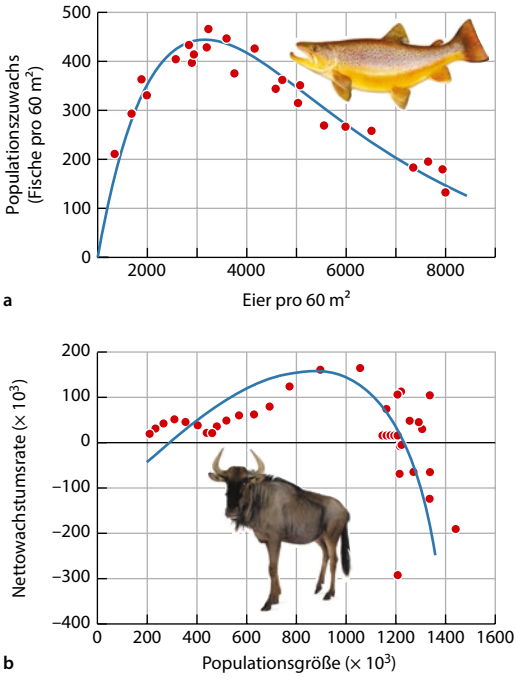


Abb. 5.24 Kuppelförmige Kurven des Nettowachstums. **a** Sechs Monate alte Forellen (*Salmo trutta*) in Black Brows Beck, England, zwischen 1967 und 1989 (nach Myers 2001, in Anlehnung an Elliott 1994, Foto: © GeorgePeters/iStockphoto). **b** Streifengnus (*Connochaetes taurinus*) in der Serengeti, Tansania, zwischen 1959 und 1995 (nach Daten aus Mduma et al. 1999, Foto: © GlobalP/iStockphoto)

durchgehende Kurve: Bisweilen erscheinen die an die Daten angenäherten Linien etwas stilisiert. Aber die Kuppelform der Kurve gibt recht gut das grundlegende Muster des Nettowachstums wieder, wenn intraspezi sche Konkurrenz zu dichteabhängigen Geburten und Todesfällen führt.

5.6 Lebenszyklusstrategien

Wenn wir die Welt um uns herum besser verstehen wollen, so können wir beispielsweise nach Mustern suchen, die sich ständig wiederholen. Das soll keinesfalls heißen, die Welt sei einfach strukturiert oder alle Kategorien seien unanfechtbar. Aber wir benötigen eine Beschreibung, die über eine einfache Au istung einzigartiger Spezialfälle hinausgeht. In diesem letzten Abschnitt des Kapitels beschreiben wir einige einfache, nützliche, aber keineswegs perfekte Muster, die verschiedene Typen von Lebenszyklen mit unterschiedlichen Habitattypen verbinden.

Die Kosten der Fortpflanzung – ein Kompromiss im Lebenszyklus

Zunächst jedoch wollen wir noch einmal auf einen Punkt zurückkommen, den wir schon an früherer Stelle hervorgehoben haben: dass in jedem

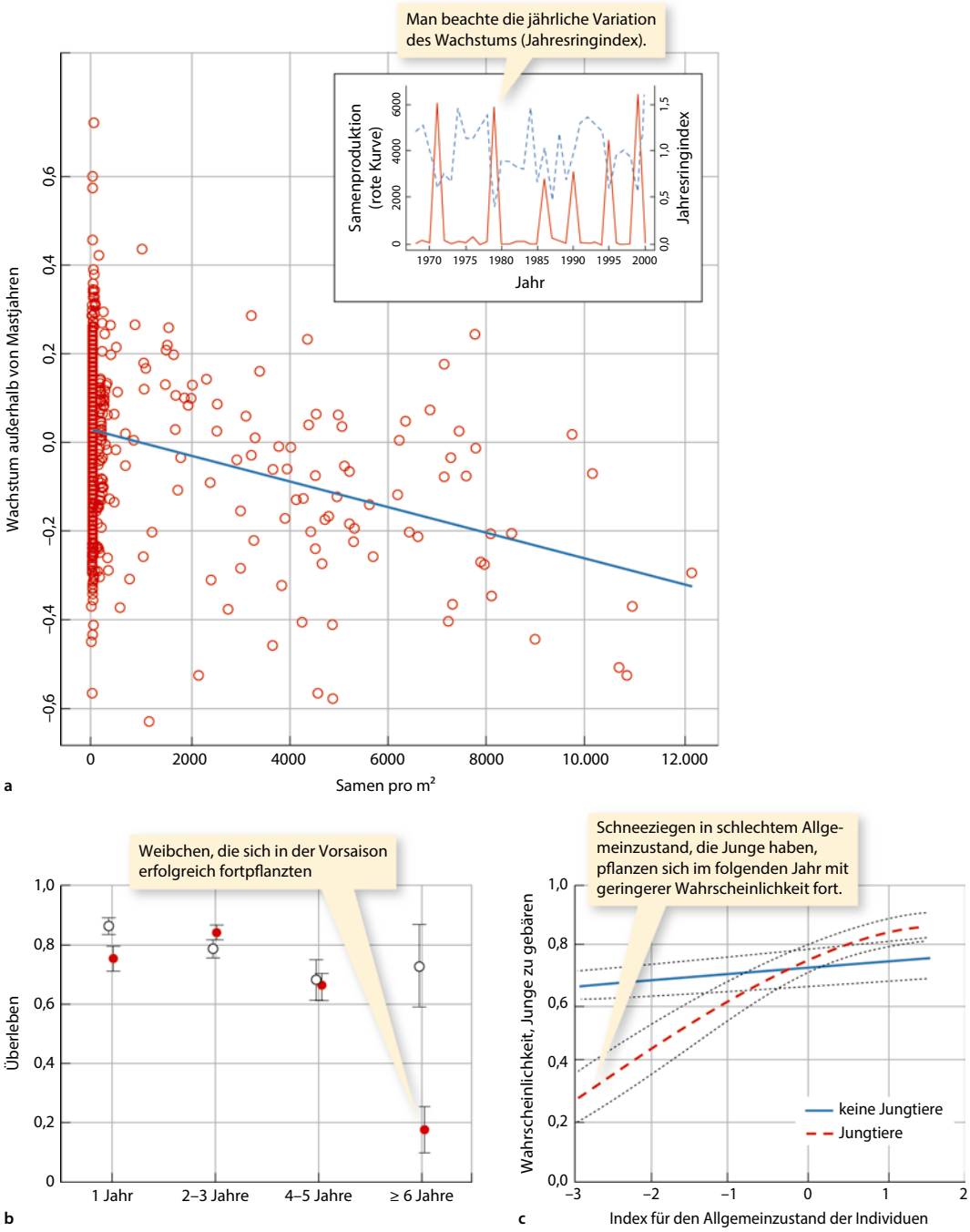


Abb. 5.25 Kosten der Fortpflanzung. **a** Die in Orongorongo, Neuseeland, wachsende Schein- oder Südbuche *Nothofagus truncata* zeichnet sich durch typische Mastjahre aus (oben rechts eingefügte Kurve): Jahre mit stark erhöhter Samenproduktion (d.h. Fortpflanzung) bei ganzen Baumgruppen, die gemeinsam wachsen. Diese Variationen des Wachstums ließen sich größtenteils auf die vorherrschenden Witterungsbedingungen zurückführen. Nachdem man dies nachgewiesen hatte, stellte man fest, dass das übrige Wachstum signifikant negativ mit der Samenproduktion korreliert war ($p < 0{,}0001$): Bäume, die sich am stärksten fortpflanzten, wuchsen am wenigsten, solche, die stärker wuchsen, produzierten weniger Samen (nach Monks und

Lebenszyklus nur eine begrenzte Menge an Energie oder irgendeiner anderen Ressource für das Wachstum und die Fortp anzung eines Organismus zur Verfügung steht. Daher ist stets ein Kompromiss (engl. *trade-o*) erforderlich: entweder stärker zu wachsen und sich weniger fortzupflanzen oder sich stärker fortzupflanzen und dafür weniger zu wachsen. Im Einzelfall können mit der Fortp anzung messbare **Kosten** verbunden sein – etwa wenn sich bei beginnender oder zunehmender Reproduktion das Wachstum verlangsamt oder ganz zum Erliegen kommt, weil die Ressourcen vom Wachstum in die Fortp anzung umgeleitet werden. Natürlich können wir diesen Kompromiss auch von der anderen Seite betrachten: Ein Organismus, der stark wächst und dadurch in der Konkurrenz mit seinen Nachbarn besteht, könnte dafür den Preis zahlen müssen, seine Fortp anzungsaktivitäten einzuschränken. Bei vielen Waldbäumen sind die Jahresringe des Stammzuwachses in Mastjahren, in denen große Mengen an Samen produziert werden, schmaler (Abb. 5.25a). Darüber hinaus kann eine aktuelle Umleitung von Ressourcen in die gegenwärtige Fortp anzung das kün ige Überleben gefährden (Abb. 5.25b), wie zuvor schon an den Beispielen von Lachs und Fingerhut beschrieben, oder sie kann die kün ige Fortp anzungsfähigkeit verringern (Abb. 5.25c).

Es wäre allerdings falsch anzunehmen, solche Kompromisse kämen in der Natur häu g vor und müssten nur entdeckt werden. Die Beispiele in Abb. 5.25 bezeugen etwas anderes. Nur die ältesten und jüngsten Rothörnchen zahlten einen Preis für ihre Fortp anzung (Abb. 5.25b) und nur bei den Schneeziegen mit dem schlechtesten Allgemeinzustand verringerte sich die Wahrscheinlichkeit, sich künftig nochmals fortzupflanzen, wenn sie Nachkommen hatten (Abb. 5.25c). Besonders

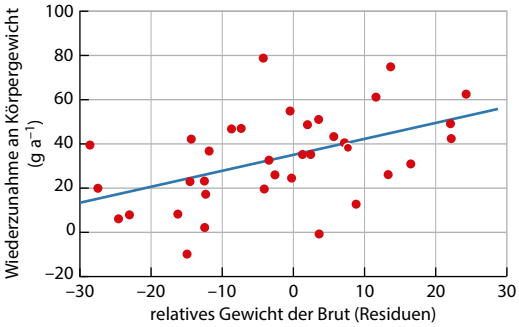


Abb. 5.26 Weibliche Aspisvipern (*Vipera aspis*), die größere Bruten produzierten („relatives" Gewicht der Brut deshalb, weil dabei auch das Gewicht der Weibchen selbst berücksichtigt wurde), erholten sich auch schneller von der Fortpflanzung (nicht „relativ", weil die Gewichtszunahme nicht von der Größe abhängig war) ($r = 0{,}43$; $p = 0{,}01$) (nach Bonnet et al. 2002)

hervorzuheben ist: Wenn zwischen den Individuen Unterschiede in der Menge der für sie verfügbaren Ressourcen bestehen, dann zeigt sich eher eine positive als eine negative Korrelation zwischen zwei scheinbar alternativen Prozessen – manche Individuen schneiden in allen Dingen gut ab, andere stets schlecht. Ein Beispiel hierfür zeigt Abb. 5.26: Die Schlangen im besten Allgemeinzustand produzierten größere Bruten, erholten sich aber auch rascher von der Fortp anzung und konnten sich schneller erneut fortp anzen.

r- und *K*-Strategen

Wenden wir uns nun den **Lebenszyklusstrategien** (engl. *life history patterns*) selbst zu. Wenn sich eine Art rasch vermehren kann, ist das besonders in kurzlebigen Habitaten von Vorteil, denn es ermöglicht den Organismen, rasch neue Habitate zu besiedeln und neue Ressourcen zu nutzen. Eine solche zügige Vermehrung ist

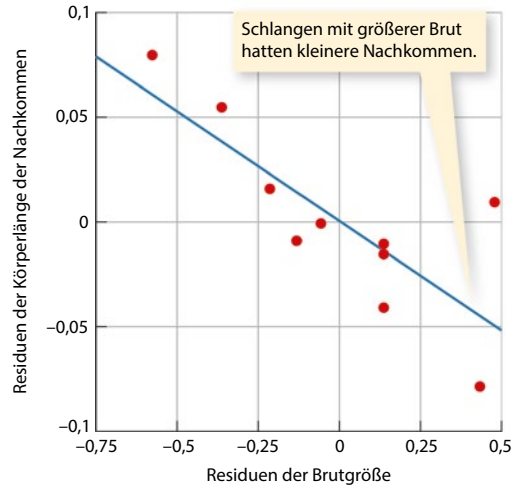
Kelly 2006). **b** Bei den Gemeinen Rothörnchen (*Tamiasciurus hudsonicus*) im südlichen Yukon, Kanada, war die Überlebensrate der Weibchen, die sich in der Saison zuvor fortgepflanzt hatten, geringer (Mittelwerte ± SE) als die jener Weibchen, die zuvor keine Nachkommen hatten. Das galt aber nur für die jüngsten und ältesten Tiere: also alle in ihrem ersten oder nach dem fünften Lebensjahr (nach Descamps et al. 2009). **c** Bei Schneeziegen (*Oreamnos americanus*) aus Alberta, Kanada, gebaren Weibchen, die im Jahr zuvor Nachwuchs hatten, mit geringerer Wahrscheinlichkeit im folgenden Jahr erneut Junge. In diesem Fall galt das aber nur für Weibchen in relativ schlechtem Allgemeinzustand, gemessen anhand einer Skala, der zufolge die Weibchen relativ leicht und rangniedrig waren (negative Werte) oder relativ schwer und ranghoch (positive Werte). Die Kurven entsprechen nicht den Originaldaten, sondern den Ergebnissen der am besten angepassten statistischen Modelle mit zugehörigen Standardfehlern (nach Hamel et al. 2009)

ein charakteristisches Merkmal des Lebenszyklus von terrestrischen Organismen, die nach einer Störung in ein Gebiet einwandern (z.B. viele annuelle Wildkräuter) oder neu entstandene o ene Flächen besiedeln (wie gerodete Wald ächen), aber auch von aquatischen Bewohnern temporärer Pfützen und Kleingewässer. Nach einer Katastrophe erholen sich die Populationen dieser Arten gewöhnlich rasch wieder oder nutzen neue Gelegenheiten umgehend aus. Ihre Lebenszyklusstrategie ist durch Eigenscha en gekennzeichnet, welche die natürliche Selektion unter solchen Bedingungen begünstigt: Sie produzieren früh im Lebenszyklus eine großen Zahl von Nachkommen, statt viel in ihr eigenes Wachstum oder Überleben zu investieren. Man bezeichnet sie als ***r*-Strategen** (engl. *r-species*), weil sie sich in ihrem Leben größtenteils in der nahezu exponentiellen, *r*-dominierten Phase des Populationswachstums be nden (► Exkurs 5.4). Die Habitate, in denen sie begünstigt sind, nennt man *r*-selektierend. O spricht man auch von opportunistischen Arten, weil sie sich die Gelegenheiten, die neu entstandene Lebensräume bieten, zunutze machen.

In Lebensräumen, in denen häufig eine starke Konkurrenz um die begrenzten Ressourcen herrscht, überleben dagegen Organismen mit ganz anderer Lebenszyklusstrategie. Am erfolgsreichsten p anzen sich hier diejenigen Individuen fort, die sich den größten Anteil der Ressourcen gesichert haben (o auch für längere Zeit). Ihre Populationen sind gewöhnlich durch eine hohe Dichte gekennzeichnet. Den Kampf ums Dasein gewinnen in der Regel diejenigen, die schneller wachsen und/oder größer werden (statt mehr in die Fortp anzung zu investieren) oder die einen größeren Anteil ihrer Ressourcen in aggressives Verhalten oder sonstige Aktivitäten investieren, welche ihr Überleben unter dem hohen Crowing-E ekt begünstigen. Man spricht in diesem Fall von ***K*-Strategen** (engl. *K-species*), weil sich die Populationen die meiste Zeit in der *K*-dominierten Phase des Wachstums be nden (► Exkurs 5.4), nahe an den Grenzen der Ressourcenverfügbarkeit. Sie sind vor allem in *K*-selektierenden Habitaten begünstigt.

Größe und Zahl der Nachkommen von *r*- und *K*-Strategen

Es gibt noch einen weiteren allgemeinen Unterschied zwischen *r*- und *K*-Strategen, nämlich ob sie viele kleine Nachkommen hervorbringen (charakteristisch für *r*-Strategen) oder wenige große (typisch für *K*-Strategen). Auch dies ist wieder ein Beispiel für einen Kompromiss im Lebenszyklus: Einem Organismus stehen nur begrenzte Ressourcen für die Fortp anzung zur Verfügung und die natürliche Selektion beein usst, wie diese verteilt werden. In Lebensräumen, in denen ein rasches Populationswachstum möglich ist, werden Individuen begünstigt, die eine große Zahl kleiner Nachkommen hervorbringen. Die Größe der Nachkommen ist nicht so wichtig, weil diese normalerweise nicht mit anderen in Konkurrenz stehen. Herrscht in einem Lebensraum dagegen ein hoher Crowding-Effekt und somit eine Konkurrenz um die Ressourcen, so werden hier jene Nachkommen begünstigt, die von ihren Eltern gut mit allem Lebensnotwendigen ausgestattet wurden. Die Produktion von Nachkommen, in die viel investiert wurde, erfordert den Kompromiss, insgesamt weniger Nachkommen hervorzubringen (s. z.B. ◘ Abb. 5.27).



◘ **Abb. 5.27** Nachweis eines Kompromisses zwischen der Anzahl der pro Brut durch ein Elternteil produzierten Nachkommen und der individuellen Fitness dieser Nachkommen. Beim australischen Hochland-Kupferkopf (*Austrelaps ramsayi*) zeigt sich eine negative Korrelation zwischen der Größe der Nachkommen (gemessen anhand der Körperlänge der jungen Schlangen zwischen Schnauzenspitze und Anus) und der Anzahl der Nachkommen pro Brut ($r^2 = 0{,}63$, $p = 0{,}006$). Verwendet wurden die „Residuen" der Parameter Länge der Nachkommen und Größe der Brut: Das sind diejenigen Werte, die man erhält, wenn man Unterschiede in der Größe des Muttertiers berücksichtigt, da beide mit der Größe der Mutter ansteigen (nach Rohr 2001)

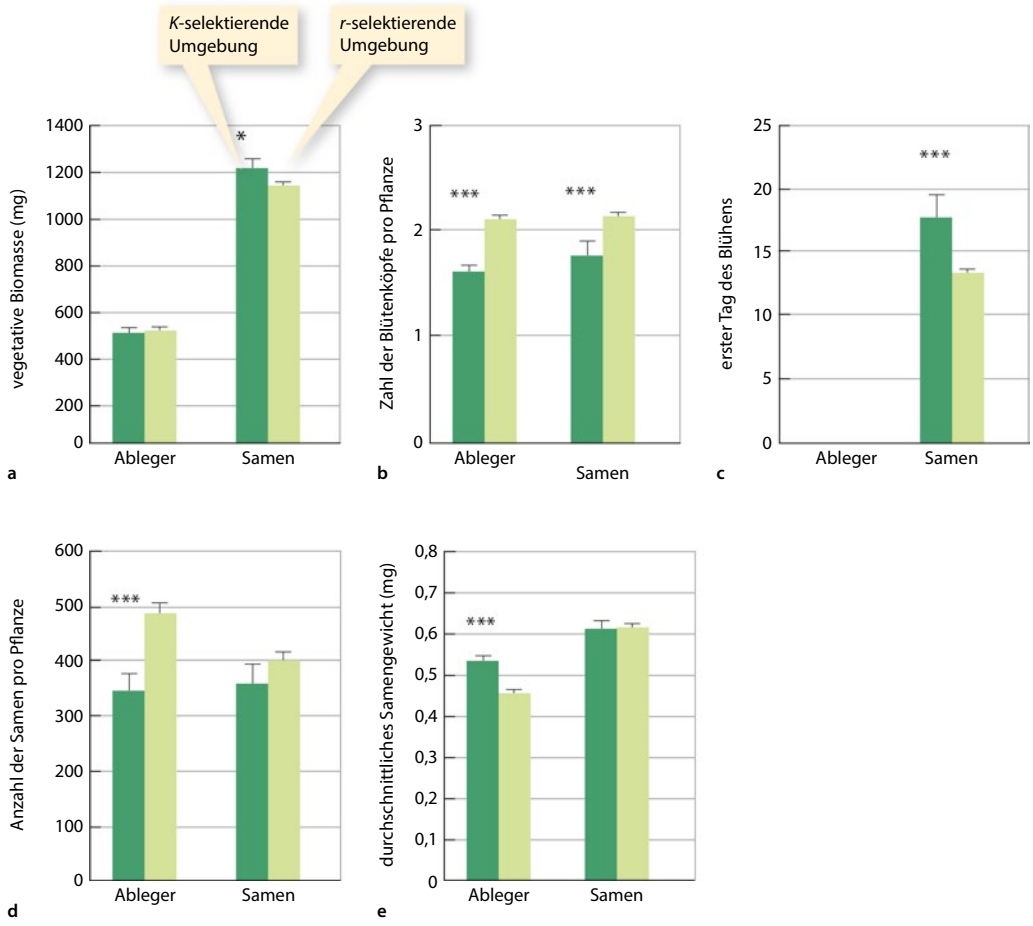


Abb. 5.28 Ergebnisse eines Experiments mit Gewöhnlichem Löwenzahn (*Taraxacum officinale*). Man ließ die Pflanzen über einen Zeitraum von fünf Jahren entweder in einer *K*-selektierenden Umgebung in hoher Populationsdichte zusammen mit anderen Arten wachsen oder in einer *r*-selektierenden Umgebung, wo sie mehrfach gejätet wurden und somit einer dauerhaften dichteunabhängigen Sterblichkeit ausgesetzt waren. Anschließend zog man die Pflanzen als Ableger von etablierten Pflanzen oder aus Samen in einem Gemeinschaftsgarten (Common-Garden-Experiment) an. Die Balken geben ±1 SE an; $*p < 0{,}05$, $***p = 0{,}001$. **a** Vegetative Biomasse. **b** Anzahl der Blütenköpfe pro Pflanze. **c** Zeitraum des ersten Blühens. **d** Anzahl der Samen pro Pflanze. **e** durchschnittliches Samengewicht (nach Lipowsky 2012)

Nachweise für das *r*/*K*-Konzept?

Das *r*/*K*-Konzept hat sich als nützliches Organisationsprinzip erwiesen, denn es hil Ökologen dabei, Lebenszyklen einzuordnen. Auf jeden Fall gab es Untersuchungen, durch die das Konzept eine breite Unterstützung fand. Dazu gehört beispielsweise eine Studie an Gewöhnlichem Löwenzahn (*Taraxacum o cinale*). Hierbei ließ man die P anzen entweder fünf Jahre lang in dichten, artenreichen Lebensgemeinscha en (*K*-selektierend) oder man jätete sie zu Beginn ihrer Adultphase zweimal jährlich, sodass sie aus Wurzelresten neu nachwachsen oder sich durch neu ankommende Samen neu ansiedeln mussten (*r*-selektierend). Anschließend wurden sie in einem Gemeinschaftsgarten (Common-Garden-Experiment) nebeneinander gezogen, entweder aus Samen oder aus Ablegern von etablierten P anzen (Abb. 5.28). Die P anzen aus der *r*-selektierenden Umgebung investierten

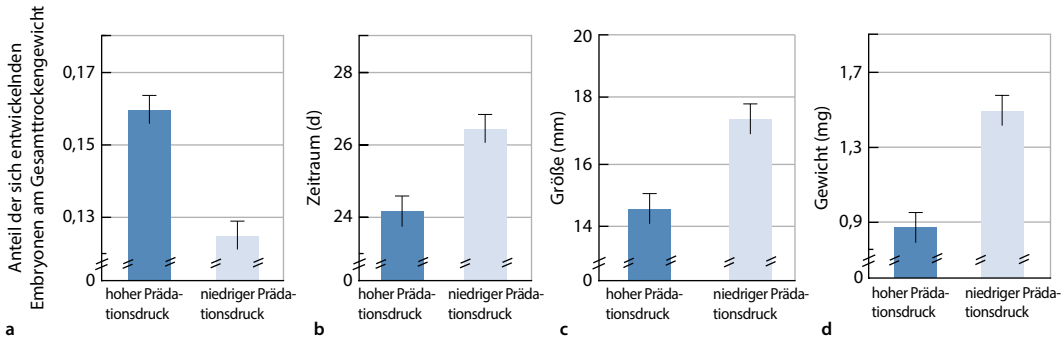


Abb. 5.29 Ein Vergleich der Lebenszykluseigenschaften von Guppys (*Poecilia reticulata*) aus Habitaten mit hohem und niedrigem Prädationsdruck in Trinidad. **a** Investition in die Fortpflanzung: Anteile der sich entwickelnden Embryonen am Gesamttrockengewicht. **b** Mittlerer zeitlicher Abstand zwischen zwei Bruten. **c** Mittlere minimale Größe sich fortpflanzender Weibchen. **d** Mittleres Trockengewicht der Embryonen (nach Reznick und Endler 1982)

mehr in die Fortpflanzung als in ihr Wachstum und Überleben: Sie waren kleiner (Abb. 5.28a), produzierten aber dennoch mehr Blütenköpfe (Abb. 5.28b) und begannen zudem früher mit der Fortpflanzung (Abb. 5.28c). Infolgedessen brachten sie auch mehr Samen hervor (Abb. 5.28d), die jedoch ebenfalls kleiner waren (Abb. 5.28e).

Es gibt jedoch auch viele Beispiele, die nicht in das *r*/*K*-Schema passen. Wenn es in den jüngsten Untersuchungen zu Lebenszyklen dennoch erwähnt wird, dann vermutlich, um zu erklären, wie die beschriebenen Muster von den Erwartungen des Konzepts abweichen. So wurde beispielsweise bei früheren Studien an Guppys (*Poecilia reticulata*) in Trinidad, von denen wir in ▶ Abschn. 2.3 berichtet haben, die Bedeutung des Prädationsdrucks auf die Fische hervorgehoben (Abb. 5.29). Zwei gegensätzliche Habitate wurden darauf in erneut verglichen: Habitate mit hohem Prädationsdruck, der alle Altersklassen der Guppys einschließlich der erwachsenen Fische betraf, und solche mit mäßigem Prädationsdruck, der vor allem auf juvenile Fische wirkte. In ersteren Habitaten wurden die Fische meist schon mit geringerer Körpergröße geschlechtsreif, investierten mehr in die Fortpflanzung, pflanzten sich häufiger fort und produzierten kleinere Embryonen. Eine erhöhte und früher erfolgende Investition in die Fortpflanzung ist in Habitaten mit hohem Prädationsdruck (Abb. 5.29a–c) verständlich – als Reaktion auf die Prämisse, sich fortpflanzen zu müssen, bevor man diesem immensen Prädationsdruck zum Opfer fällt, aber in der *r*/*K*-Klassifizierung spielen weder Prädation noch das Altersprofil der Sterblichkeit eine Rolle.

Allerdings ergaben sich bei nachfolgenden Untersuchungen dieses Systems Hinweise darauf, dass unterschiedliche Populationsdichten und Ressourcenverfügbarkeiten in den beiden Habitaten – die für das *r*/*K*-Konzept ja von zentraler Bedeutung sind – bei der Evolution der Lebenszyklen der Guppys ebenfalls eine entscheidende Rolle gespielt haben. Infolge des hohen Prädationsdrucks ist in den entsprechenden Habitaten auch die Dichte an Guppys geringer und es stehen mehr Ressourcen zur Verfügung. In dieser Hinsicht sind diese Lebensräume also relativ *r*-selektierend. Die kleineren Embryonen in diesem Habitat (Abb. 5.29d) entsprechen den Vorhersagen des Konzepts. Während die stärkere Investition in die Fortpflanzung (Abb. 5.29a, b) und die höhere spezifische Wachstumsrate der Jungen, durch die sie schneller die Geschlechtsreife erreichen (Arendt und Reznick 2005), sowohl mit dem *r*/*K*-Konzept übereinstimmen als auch eine Reaktion auf den unvermeidlichen Prädationsdruck sein können. Sicherlich gibt es keine alleinige einfache Erklärung für die Variationen der beobachteten Lebenszyklen.

Dies können wir als vernichtende Kritik am *r*/*K*-Konzept betrachten, weil es zweifellos zeigt, dass das Erklärungsvermögen dieses Schemas begrenzt ist. Genauso gut kann man es jedoch als äußerst befriedigend betrachten, dass ein relativ einfaches Konzept

dazu beitragen kann, einen Großteil der vielfältigen Lebenszyklen von Organismen besser zu verstehen – und sei es nur als Bezugspunkt, mit dem man die realen Lebenszyklen vergleichen kann. Niemand kann jedoch davon ausgehen, dass das *r*/*K*-Konzept das Nonplusultra darstellt. Wie alle Versuche, Arten und ihre Eigenscha en zu klassi zieren und so in eine bestimmte Schublade zu stecken, müssen wir die Unterscheidung zwischen *r*- und *K*-Strategen als praktische und sinnvolle menschliche Errungenscha betrachten und nicht als allumfassendes Darstellung der belebten Welt.

Zusammenfassung

Lebenszyklen

Geburt, Tod und Wanderbewegungen sind die Prozesse, durch die sich die Größe von Populationen ändert. Unter einer Population verstehen wir eine Anzahl von Individuen einer Art. Es gibt aber Organismen, insbesondere modulare Organismen, bei denen nicht immer klar ist, was mit einem Individuum gemeint ist. Die Lebenszyklen aller unitären Organismen können als Variationen eines einfachen sequenziellen Musters angesehen werden, ganz gleich, ob es sich um annuelle oder perennierende, iteropare oder semelpare Organismen handelt.

Quantitative Erfassung von Geburt und Tod: Lebenstafeln und Fruchtbarkeitstabellen

Lebenstafeln können sich als nützlich erweisen, um festzustellen, welche Parameter in einem Lebenszyklus wohl am wesentlichsten die Raten von Zuwachs und Rückgang bestimmen. In einer Kohortenlebenstafel wird die Überlebensrate der Mitglieder einer einzelnen Kohorte aufgezeichnet. Wenn sich keine Kohorten verfolgen lassen, können wir vielleicht eine stationäre Lebenstafel erstellen, wobei aber große Sorgfalt geboten ist. Auch die Fruchtbarkeit von Individuen verändert sich mit dem Alter und wird in altersspezifischen Fruchtbarkeitstabellen beschrieben. Aus praktischen Gründen hat man Überlebenskurven in drei verschiedene Typen (1–3) unterteilt, in der Realität sind die Muster des Überlebens jedoch gewöhnlich viel komplexer.

Ausbreitung und Wanderbewegungen

Unter Ausbreitung oder Dispersion versteht man die Art und Weise, wie sich Individuen voneinander entfernen. Wanderungen dagegen sind gerichtete Massenbewegungen einer großen Zahl von Individuen einer Art von einem Ort an einen anderen. Solche Wanderungen und die räumliche Verteilung der Organismen sind eng miteinander verknüpft. Ausbreitung und Migration können sich nachdrücklich auf die Dynamik einer Population und ihre Zusammensetzung auswirken.

Die Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Populationen

Über einen ausreichend großen Dichtebereich betrachtet verringert die Konkurrenz zwischen Individuen im Allgemeinen bei zunehmender Populationsdichte die Geburten- und erhöht die Sterberate (sie ist also dichteabhängig). Daher wird die Populationsdichte durch intraspezifische Konkurrenz tendenziell innerhalb bestimmter Grenzen gehalten. Man könnte auch sagen, dass sie bei der Regulation der Größe von Populationen eine Rolle spielt. Bei geringer Dichte ohne hohen Crowding-Effekt neigen Populationen zu exponentiellem Wachstum. Die Wachstumsrate verringert sich jedoch durch die aufkommende Konkurrenz in anwachsenden Populationen, sodass das Populationswachstum letztlich in einer logistischen Kurve verläuft. Intraspezifische Konkurrenz beeinflusst auch die Nettozuwachsrate und resultiert im typischen Fall in einer kuppelförmigen Wachstumskurve.

Lebenszyklusstrategien

In der Regel steht einem Organismus für sein Wachstum und die Fortpflanzung nur eine begrenzte Menge an Energie oder irgendeiner

anderen Ressource zur Verfügung. Somit kann die Fortpflanzung mit messbaren Kosten verbunden sein. Populationen von Individuen, die sich sehr früh in ihrem Leben fortpflanzen, können jedoch extrem rasch anwachsen. Das Konzept der *r*- und *K*-Strategen kann sich für die Interpretation vieler Unterschiede in der Gestalt und im Verhalten von Organismen als sehr sinnvoll erweisen, reicht aber nicht aus, um alles zu erklären.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Vergleichen Sie gegenüberstellend die Bedeutung des Begriffs „Individuum" für unitäre und modulare Organismen.
2. Bei einer Untersuchung mittels der Rückfangmethode blieb eine Schmetterlingspopulation bei einer konstanten Größe. Bei der ersten Probennahme wurden 70 Individuen gefangen, individuell markiert und dann wieder in die Population freigelassen. Zwei Tage später erfolgte eine erneute Probennahme. Dabei wurden 123 Individuen gefangen, von denen 47 eine Markierung vom ersten Fang trugen. Schätzen Sie die Größe der Population und geben Sie dabei sämtliche Annahmen an, die Sie machen mussten, um zu Ihrer Schätzung zu gelangen.
3. Stellen Sie einander gegenüber, inwiefern Kohorten- und stationäre Lebenstafeln voneinander abweichen, und diskutieren Sie, welche Probleme jeweils beim Erstellen und/oder bei der Interpretation auftreten können.
4. Beschreiben Sie, was man unter aggregierter, zufälliger und gleichmäßiger Verteilung von Organismen im Raum versteht, und skizzieren Sie nach Möglichkeit anhand realer Beispiele, welche Verhaltensweisen zu den jeweiligen Verteilungstypen führen können.
5. Was versteht man unter der Umweltkapazität in Bezug auf eine Population? Beschreiben Sie, wo und warum sie bei (a) einem s-förmigen Populationswachstum, (b) der logistischen Gleichung und (c) der kuppelförmigen Kurve des Nettowachstums auftritt.
6. Erläutern Sie, warum es für ein Verständnis der Evolution von Lebenszyklusstrategien von so grundlegender Bedeutung ist, die Kompromisse der verschiedenen Strategien zu kennen.
7. Die folgende Tabelle ist ein Entwurf einer Lebenstafel und Fruchtbarkeitstabelle für eine Kohorte einer Sperlingspopulation. Ersetzen Sie die Fragezeichen durch die fehlenden Werte.

Entwicklungsstadium (x)	Anzahl zu Beginn von Stadium (a_x)	Anteil der zu Beginn von Stadium (l_x) noch lebenden Individuen der Ausgangskohorte	mittlere Anzahl der pro Individuum in Stadium (m_x) produzierten Eier
Eier	173	?	0
Nestlinge	107	?	0
flügge Jungvögel	64	?	0
einjährige Vögel	31	?	2,5
zweijährige Vögel	23	?	3,7
dreijährige Vögel	8	?	3,1
vierjährige Vögel	2	?	3,5
		R = ?	

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Definieren Sie die Begriffe „annuell", „perennierend", „semelpar" und „iteropar". Versuchen Sie, für jede der vier möglichen Kombinationen dieser Begriffe jeweils ein Beispiel einer Tier- und Pflanzenart anzugeben. In welchen Fällen ist es schwierig oder sogar unmöglich, ein Beispiel zu finden, und warum?
2. Warum ist die durchschnittliche Bevölkerungsdichte in den Vereinigten Staaten geringer als die Dichte, wie sie von

den Menschen dort im Schnitt tatsächlich empfunden wird? Ist ein vergleichbarer Unterschied auch bei den meisten anderen Arten zu erwarten und warum? Unter welchen Umständen gibt es einen solchen Unterschied wohl nicht?

3. Vergleichen Sie unitäre und modulare Organismen hinsichtlich der Auswirkungen von intraspezifischer Konkurrenz auf Individuen und Populationen.

Interspezifische Konkurrenz

6.1 Ökologische Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz – 196

6.2 Evolutionäre Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz – 212

6.3 Interspezifische Konkurrenz und die Struktur von Lebensgemeinschaften – 217

6.4 Welche Bedeutung hat interspezifische Konkurrenz in der Praxis? – 222

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- die Unterschiede zwischen fundamentaler Nische und realisierter Nische sowie die Bedeutung und Grenzen des Konkurrenzausschlussprinzips aufzeigen können.
- die potenzielle Rolle evolutionärer Auswirkungen von Konkurrenz auf die Coexistenz von Arten erläutern, aber auch darlegen können, welche Schwierigkeiten es bereitet, diese Rolle nachzuweisen.
- die Natur und Bedeutung der Nischenkomplementarität erklären können.
- aufzeigen können, wie schwierig es ist, aktuell vorhandene Konkurrenz in der Natur nachzuweisen und die Auswirkungen von Konkurrenz von reinen Zufallseffekten abzugrenzen.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_6

Interspezifische Konkurrenz zählt zu den grundlegendsten Phänomenen in der Ökologie. Sie beeinflusst nicht nur die gegenwärtige Verbreitung und den aktuellen Erfolg von Arten, sondern auch deren Evolution. Dabei ist es oft ausgesprochen schwierig, das Vorhandensein und die Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz festzustellen. Dies erfordert ein ganzes Arsenal an Techniken zur Beobachtung, zur Durchführung von Versuchen und zur Erstellung von Modellen.

6.1 Ökologische Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz

Nachdem wir in den vorangegangenen Kapiteln den Begri der intraspezi schen Konkurrenz eingeführt haben, kann man sich leicht vorstellen, was mit **interspezifischer Konkurrenz** (zwischenartlicher Konkurrenz; engl. *interspeci c competition*) gemeint ist: Infolge der Ausnutzung von Ressourcen oder der Interferenz durch eine andere Art leiden die Individuen einer Spezies unter verringerter Fruchtbarkeit, geringerer Überlebenswahrscheinlichkeit oder eingeschränktem Wachstum. Diese individuellen Ein üsse wirken sich mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit auf die Populationsdynamik und die Verbreitung der konkurrierenden Arten aus. Diese wiederum beein ussen die Zusammensetzung der Lebensgemeinscha en, denen sie angehören. Aber diese individuellen E ekte wirken auch auf die Evolution dieser Arten, die selbst wieder die Verbreitung und Populationsdynamik der Spezies beein ussen kann.

Ein wichtiger Unterschied: die möglichen und die tatsächlichen Auswirkungen von Konkurrenz

Im vorliegenden Kapitel geht es nun um die ökologischen und evolutionären Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz auf Individuen, auf Populationen und auf Lebensgemeinschaften. Es wird aber auch eine grundlegendere Problematik in der Ökologie bzw. in der Wissenscha allgemein angesprochen, und zwar, dass ein Unterschied darin besteht, was ein Prozess bewirken *kann* und was er *tatsächlich* bewirkt. In diesem Fall bedeutet das: ein Unterschied darin, was interspezifische Konkurrenz zu bewirken vermag und was sie tatsächlich in der Praxis bewirkt. Das sind zwei unterschiedliche Fragen, die wir sorgfältig auseinanderhalten müssen.

Auch die Fragestellung an sich und die Beantwortung dieser beiden unterschiedlichen Fragen weichen voneinander ab. Herauszu nden, was interspezi sche Konkurrenz bewirken kann, erweist sich als relativ einfach. Man kann Arten im Experiment zur Konkurrenz zwingen oder in der Natur speziell solche Artenpaare oder -gruppen zur Untersuchung auswählen, die wahrscheinlich miteinander konkurrieren. Viel schwieriger lässt sich hingegen feststellen, wie bedeutend interspezi sche Konkurrenz tatsächlich ist. Wir müssen uns fragen, wie realistisch unsere Experimente sind und ob die Artenpaare und -gruppen, die für unsere Untersuchungen ausgewählt haben, wirklich typisch sind für Artenpaare und -gruppen im Allgemeinen.

Zu Beginn wollen wir jedoch einige Beispiele dafür betrachten, was interspezi sche Konkurrenz bewirken kann.

Konkurrenz zwischen Phytoplanktonarten um Phosphor

Im Labor wurde die Konkurrenz zwischen fünf einzelligen limnischen (im Süßwasser lebenden) Phytoplanktonarten untersucht, die jeweils paarweise miteinander in Konkurrenz stehen: *Chlorella vulgaris*, *Selenastrum capricornutum*, *Monoraphidium gro thii*, *Monodus subterraneus* und *Synechocystis*. All diese Arten benötigen Phosphor als essenzielle Ressource für ihr Wachstum. Überwacht wurde die Populationsdichte der verschiedenen Arten über die Zeit, wobei dem üssigen Kulturmedium kontinuierlich Ressourcen zugeführt wurden. Ebenfalls analysiert wurde ihr Ein uss auf die begrenzende Ressource Phosphor. Sofern die Arten jeweils alleine gehalten wurden, stellte sich eine stabile Populationsdichte ein, die Phosphor in einer konstant niedrigen Konzentration hielt (Abb. 6.1a). Allerdings bildete sich eine eindeutige Rangfolge der stabilen Konzentration aus, auf die die Phosphormenge verringert wurde: *Synechocystis* (0,030 µmol l^{-1}) < *Chlorella* (0,059 µmol l^{-1}) < *Monoraphidium* (0,117 µmol l^{-1}) < *Selenastrum* (0,160 µmol l^{-1}) < *Monodus* (0,182 µmol l^{-1}). Hielt

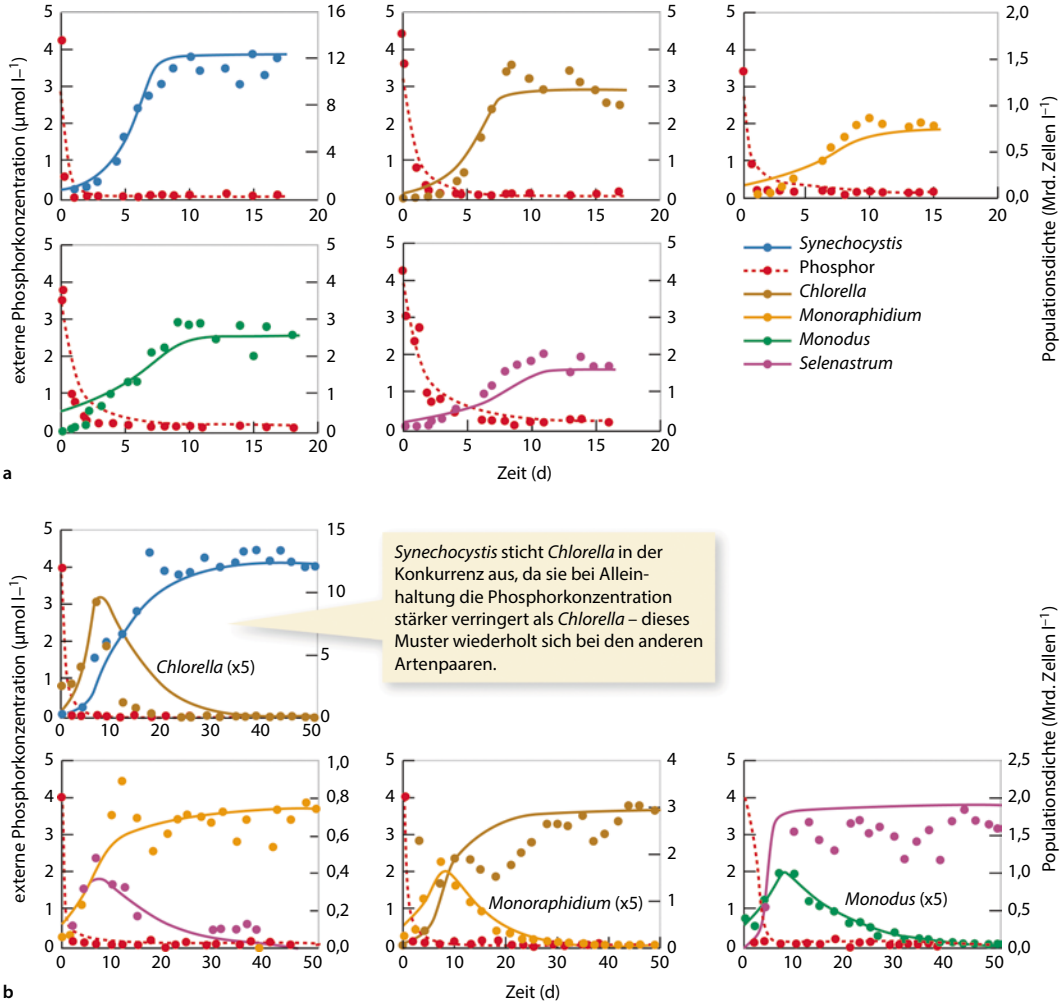


Abb. 6.1 Konkurrenz zwischen Phytoplanktonarten. **a** Jeweils alleine in einer Chemostatkultur gehalten bildet jede der fünf Arten (Namen und Symbole sind der Abbildungsbeschriftung zu entnehmen) eine stabile Population aus und hält die limitierende Ressource Phosphor (rote Punkte) auf einer konstant niedrigen Konzentration: *Synechocystis* (0,030 µmol l^{-1}) < *Chlorella* (0,059 µmol l^{-1}) < *Monoraphidium* (0,117 µmol l^{-1}) < *Selenastrum* (0,160 µmol l^{-1}) < *Monodus* (0,182 µmol l^{-1}). **b** Bei jeweils paarweiser Haltung der Arten – Symbole wie in (**a**) –, wird deutlich, dass stets nur diejenige Art überlebt, die die Phosphorkonzentration zuvor auf das niedrigere Niveau verringert hat (Die Dichten wurden in den vorliegenden Fällen jeweils mit 5 multipliziert, um sie in der gleichen Abbildung veranschaulichen zu können. Die eingezeichneten Kurven sollen jeweils nur den allgemeinen Trend wiedergeben) (nach Passarge et al. 2006)

man zwei Arten zusammen, überlebte jeweils nur eine davon – und zwar stets diejenige, die die Phosphorkonzentration auf das niedrigere Niveau gesenkt hat (Abb. 6.1b).

Arten, die Ressourcen effizienter nutzen, schließen weniger effiziente in der Konkurrenz aus

Obwohl also alle Arten jeweils alleine unter den Laborbedingungen zu existieren vermochten, wurde in Konkurrenzsituationen stets eine der Arten eines Artenpaars von der anderen verdrängt. Es setzte sich jeweils die Art durch, welche die gemeinsame limitierende Ressource e zienter nutzte und deshalb auf eine Konzentration verringerte, die für die andere Spezies zu niedrig zum Überleben war. Ein ähnliches

Ergebnis erhielt man für den nachtaktiven, insektenfressenden Gecko *Hemidactylus frenatus* (Asiatischer Hausgecko). Dieser dringt im gesamten pazi schen Raum in städtische Lebensräume vor und ist dort für den Populationsrückgang der heimischen Geckoart *Lepidodactylus lugubris* (Jungferngecko) verantwortlich (Petren und Case 1996). Das Nahrungsspektrum der beiden Geckoarten überschneidet sich beträchtlich. Für beide Arten stellen Insekten die begrenzende Ressource dar. Unter kontrollierten Gehegebedingungen dezimierte die invasive Art die Ressource Insekten stärker als die heimische Spezies. Für Letztere hatte die Konkurrenzsituation einen schlechteren körperlichen Zustand, eine verringerte Fruchtbarkeit und eine geringere Überlebensrate zur Folge.



Jungferngecko (*Lepidodactylus lugubris*) (© Image Quest Marine/Alamy)

Coexistenz und Verdrängung bei konkurrierenden Lachsfischen

Die beiden Saiblingsarten *Salvelinus malma* (Pazifischer Saibling oder Dolly-Varden-Forelle) und *S. leucomaenis* (Ostsibirischer Saibling) sind zwei morphologisch ähnliche, nah miteinander verwandte Spezies von Lachsfischen (Salmonidae) (▶ Abschn. 3.2). Beide Arten kommen in vielen Fließgewässern auf der japanischen Insel Hokkaido vor. *S. malma* lebt jeweils weiter ussaufwärts als *S. leucomaenis*. Die Wassertemperatur nimmt ussabwärts zu und wirkt sich tiefgreifend auf die Ökologie der Fische aus. In Flüssen, in denen beide Arten gemeinsam vorkommen, gibt es jeweils in mittleren Höhenlagen eine Überlappungszone der Verbreitung.



Ostsibirischer Saibling (*Salvelinus leucomaenis*) (© Gerard Lacz, www.agefotostock.com)

Kommt hingegen in einem Flusslauf nur eine Art vor, so reicht ihre Verbreitung über diese mittlere Zone hinaus.

In künstlich angelegten Wasserläufen lösten höhere Wassertemperaturen (12 °C im Vergleich zu 6 °C) bei beiden Arten vermehrt aggressives Verhalten aus, wenn diese jeweils einzeln diesem Test unterzogen wurden. In Gegenwart von *S. leucomaenis* bewirkten sie jedoch bei *S. malma* das Gegenteil: weniger Aggressivität (◘ Abb. 6.2a). Als Konsequenz war *S. malma* bei höheren Temperaturen *S. leucomaenis* in der Konkurrenz um günstige Nahrungsreviere unterlegen und erreichte beim Nahrungserwerb eine geringere E zienz (◘ Abb. 6.2b). Hielt man beide Arten alleine, so wurde bei keiner die Wachstumsrate durch die Temperatur beein usst. Bei Anwesenheit beider Spezies ging jedoch das Wachstum von *S. malma* mit steigender Temperatur zurück, während das von *S. leucomaenis* zunahm (◘ Abb. 6.2c). Die Wachstumsrate von *S. malma* war bei höheren Temperaturen somit viel niedriger als die von *S. leucomaenis*.

All diese Ergebnisse stützen die Hypothese, dass die Untergrenze des Verbreitungsgebiets von *S. malma* in den japanischen Fließgewässern auf durch die Wassertemperatur bedingte Konkurrenz zurückzuführen ist. Diese begünstigt *S. leucomaenis*, denn diese Art ist bei den gegebenen Temperaturen aggressiver, e zienter beim Nahrungserwerb und wächst schneller. Andererseits gelang es *S. malma* in keinem der Versuche, auch nicht bei niedrigeren Temperaturen, *S. leucomaenis* zu verdrängen. Dieses Resultat liefert somit keinen Beweis dafür, dass die Obergrenze der Verbreitung

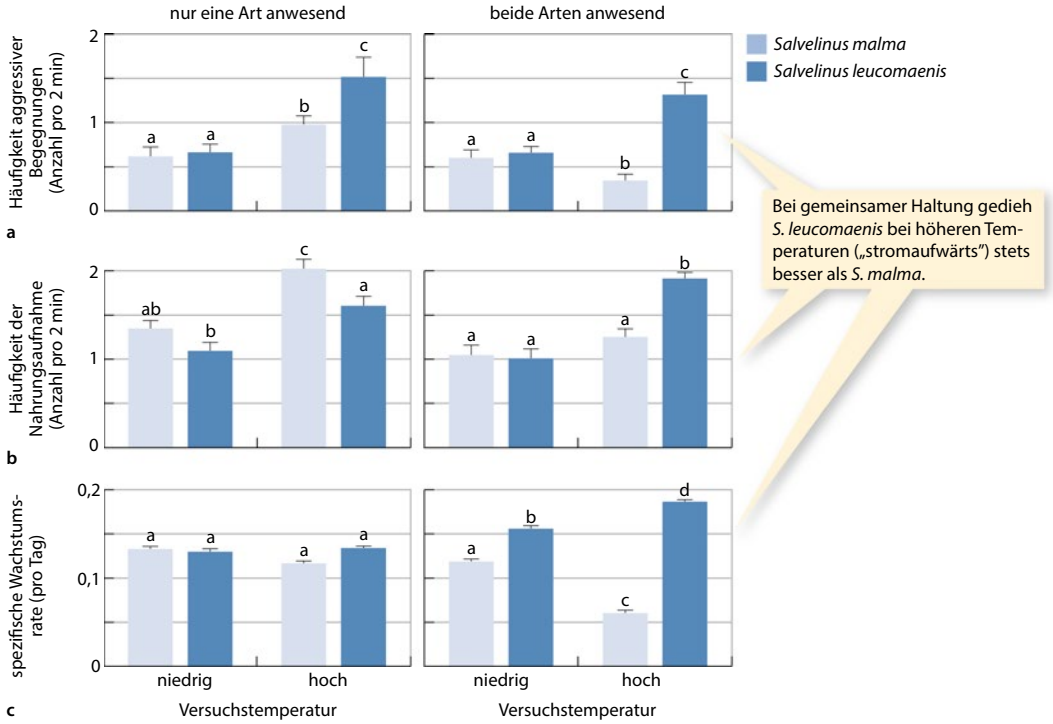


Abb. 6.2 **a** Häufigkeit aggressiver Begegnungen, die von Individuen der beiden Fischarten initiiert wurden (hellblau: *Salvelinus malma*, dunkelblau: *S. leucomaenis*), bei einer Versuchsdauer von 72 Tagen in künstlichen Wasserläufen und jeweils zwei Wiederholungen. Linke Diagramme: Alleinhaltung von jeweils 50 Exemplaren einer der beiden Arten (Allopatrie); rechte Diagramme: Gemeinschaftshaltung von je 25 Exemplaren beider Arten (Sympatrie). **b** Häufigkeit der Nahrungsaufnahme. **c** Spezifische Rate des Längenwachstums. Die verschiedenen Buchstaben über den Balken kennzeichnen jeweils signifikant voneinander abweichende Mittelwerte (nach Taniguchi und Nakano 2000)

von *S. leucomaenis* ebenfalls durch temperaturbedingte Konkurrenz bestimmt wird. Um festzustellen, warum *S. malma* *S. leucomaenis* ussaufwärts verdrängt, sind also noch weitere Untersuchungen erforderlich.

Einige generell zu beobachtende Phänomene

Die drei angeführten Beispiele veranschaulichen mehrere Punkte von genereller Bedeutung:

- Großräumig gesehen leben konkurrierende Arten häu g in Coexistenz, erst wenn man die Situation auf einer niedrigeren räumlichen Ebene betrachtet, zeigt sich, dass sie doch eine unterschiedliche Verbreitung aufweisen. In diesem Fall bewohnten beide Fischarten zwar dasselbe Fließgewässer, aber jede von ihnen blieb mehr oder weniger auf ihre eigene Höhenlage mit jeweils unterschiedlicher Wassertemperatur beschränkt.
- Arten werden häu g durch interspezi sche Konkurrenz von Orten ausgeschlossen, an denen sie ohne diese Konkurrenz sehr gut leben könnten. Im vorliegenden Fall kann *S. malma* durchaus in der normal von *S. leucomaenis* bewohnten Zone leben, aber nur dann, wenn *S. leucomaenis* hier nicht vorkommt. Ähnlich kann *Chlorella* nur dann in Laborkulturen existieren, wenn nicht gleichzeitig *Synechocystis* vorhanden ist (usw. in der Abfolge der Phytoplanktonarten).

Fundamentale und realisierte Nischen

- Beschreiben können wir dieses Phänomen, indem wir sagen, dass die Umweltbedingungen und Ressourcen in der Zone von *S. leucomaenis* Teil der fundamentalen Nische von *S. malma* sind (für eine De nition der ökologischen Nische ▶ Abschn. 3.5), weil die Grundbedürfnisse für die Existenz von *S. malma* hier erfüllt sind. Allerdings stellt die Zone von *S. leucomaenis* für *S. malma* keine realisierte Nische dar, sofern *S. leucomaenis* hier anwesend ist. In ähnlicher Weise deckten die Laborkulturen zwar die Ansprüche von *Chlorella* und *Synechocystis* sowie der anderen drei Phytoplanktonarten an ihre fundamentalen Nischen ab, aber wenn beide Arten vorhanden waren, stellten sie nur für *Synechocystis* eine realisierte Nische dar.
- Die **fundamentale Nische** (engl. *fundamental niche*) einer Art ist somit eine Kombination aus Umweltbedingungen und Ressourcen, die es dieser Art ermöglicht, hier zu leben, zu wachsen und sich fortzup anzen – wenn man die Situation isoliert von jeglichen anderen Arten betrachtet, die ihre Existenz beeinträchtigen könnten. Die **realisierte Nische** (engl. *realized niche*) der Art ist ebenfalls eine Kombination aus Umweltbedingungen und Ressourcen, die es ihr ermöglicht, hier zu leben, zu wachsen und sich fortzup anzen – allerdings in Anwesenheit bestimmter anderer Spezies, die ihre Existenz beeinträchtigen können – insbesondere von interspezi schen Konkurrenten. Selbst an Orten, die sämtliche Anforderungen einer Art an ihre fundamentale Nische erfüllen, kann es somit passieren, dass diese Art durch eine andere, überlegene Spezies verdrängt wird, die durch die Konkurrenz eine realisierte Nische dieser Art verhindert. Zwei konkurrierende Arten können jedoch in Coexistenz leben, wenn ein Habitat ihnen beiden eine realisierte Nische bietet. Im Beispiel der Saiblinge bildete der Wasserlauf insgesamt gesehen für beide Arten eine realisierte Nische.
- Schließlich verdeutlicht die Untersuchung an den Fischen, wie wichtig experimentelle Manipulation ist, wenn wir heraus nden möchten, was in natürlichen Populationen tatsächlich vor sich geht. Manchmal muss man eben ein wenig nachhelfen, damit die „Natur" ihre Geheimnisse preisgibt.

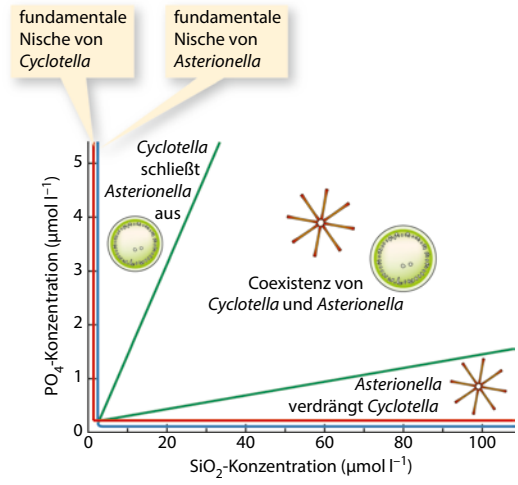


Abb. 6.3 Die beiden Kieselalgen *Asterionella formosa* und *Cyclotella meneghiniana* können in Coexistenz leben, wenn ihre Ressourcen Silikat (SiO_2) und Phosphat (PO_4) jeweils in ausgewogener Konzentration vorhanden sind. Bei besonders niedrigem Phosphatgehalt kommt es zu einer Verdrängung von *Cyclotella* durch *Asterionella*, während es bei besonders geringer Silikatkonzentration *Cyclotella* gelingt, *Asterionella* zu verdrängen (nach Tilman 1982)

Coexistenz konkurrierender Kieselalgen

Im Rahmen einer weiteren experimentellen Untersuchung zur Konkurrenz zwischen einzelligen Phytoplanktonarten wurden Kieselalgen (Diatomeen) untersucht. In diesem Fall ging es um die Coexistenz zweier Arten, für die nicht nur eine, sondern zwei Ressourcen limitierend waren. Bei den beiden Arten handelte es sich um *Asterionella formosa* und *Cyclotella meneghiniana*, bei den Ressourcen, die jeweils das Wachstum beider Spezies begrenzen konnten, um Silikat und Phosphat. *Cyclotella* vermochte Silikat e zienter zu nutzen (sie verringerte die Silikatkonzentration), *Asterionella* dagegen Phosphat. In Kulturen mit besonders niedrigem Gehalt an Silikat kam es daher zum Ausschluss von *Asterionella* durch *Cyclotella* (Abb. 6.3). Diese Kulturen boten für *Asterionella*, den unterlegenen Konkurrenten, also keine realisierte Nische. Umgekehrt



Abb. 6.4 Vier Grasmückenarten, die auf den Inseln Korsika und Sardinien in Coexistenz leben: oben links: Sardengrasmücke (*Sylvia sarda*) (© Michael McKee/Alamy), oben rechts: Provencegrasmücke (*S. undata*) (© Kristian Bell/Getty), unten links: Samtkopfgrasmücke (*S. melanocephala*) (© imagebroker/Alamy), unten rechts: Weißbartgrasmücke (*S. cantillans*) (© blickwinkel/Alamy)

gelang es *Asterionella*, in Kulturen mit besonders niedrigem Phosphatgehalt *Cyclotella* auszuschließen. In Kulturen mit relativ ausgewogenem Gehalt an Silikat und Phosphat lebten beide Diatomeenarten in Coexistenz (Abb. 6.3): Wenn für beide Arten genügend von der jeweiligen Ressource zur Verfügung stand, um die sie in der Konkurrenz unterlegen waren, gab es hier trotzdem für beide eine realisierte Nische.

Coexistenz konkurrierender Vogelarten

Es ist nicht immer einfach, eine **Nischendifferenzierung** (d.h. die Unterscheidung realisierter Nischen; engl. *niche di erentiation*) oder eine unterschiedliche Ressourcennutzung zu erkennen, die Konkurrenten ein Leben in Coexistenz ermöglichen. Ornithologen wissen beispielsweise durchaus genau, dass nahe miteinander verwandte Vogelarten häu g im gleichen Habitat coexistieren. So kommen beispielsweise auf den Mittelmeerinseln Korsika und Sardinien vier Grasmückenarten (*Sylvia* sp.) nebeneinander vor (Abb. 6.4): die Sardengrasmücke (*S. sarda*), die Provencegrasmücke (*S. undata*), die Samtkopfgrasmücke (*S. melanocephala*) und die Weißbartgrasmücke (*S.cantillans*). Alle sehen recht ähnlich aus und ernähren sich von Insekten, nur gelegentlich ergänzt durch Beeren oder weiche Früchte. Sämtliche Arten leben in o enen Landscha en mit Bewuchs von Sträuchern, in denen sie ihre Nester bauen. Je genauer wir jedoch die Ökologie solcher coexistierender Arten im Detail betrachten, desto eher fallen uns ökologische Unterschiede auf. Auf Korsika und Sardinien leben alle vier Arten in Habitaten mit Büschen mittlerer Höhe. In Gegenden mit niedrigerem Gebüsch ist am häu gsten die Sardengrasmücke zu beobachten, während die Weißbartgrasmücke hier weitgehend fehlt. Das Gegenteil ist in Gebieten mit höherem Gebüsch der Fall. Und selbst innerhalb der speziellen Habitattypen weichen die Arten insofern signi kant voneinander ab, als sie zur Nahrungssuche verschiedene P anzenarten bevorzugen und an den P anzen in unterschiedlichen Höhen nach Nahrung suchen (Martin und ibault 1996). Das verleitet zu dem Schluss, dass solche Arten zwar konkurrieren, aber dennoch in Coexistenz leben können, weil sie etwas unterschiedliche Ressourcen auf jeweils etwas andere Weise nutzen, also aufgrund **unterschiedlicher Ressourcennutzung** (engl. *di erential resource utilization*). In komplexen natürlichen Lebensräumen sind solche Schlüsse aber trotz ihrer Plausibilität nur schwer zu beweisen.

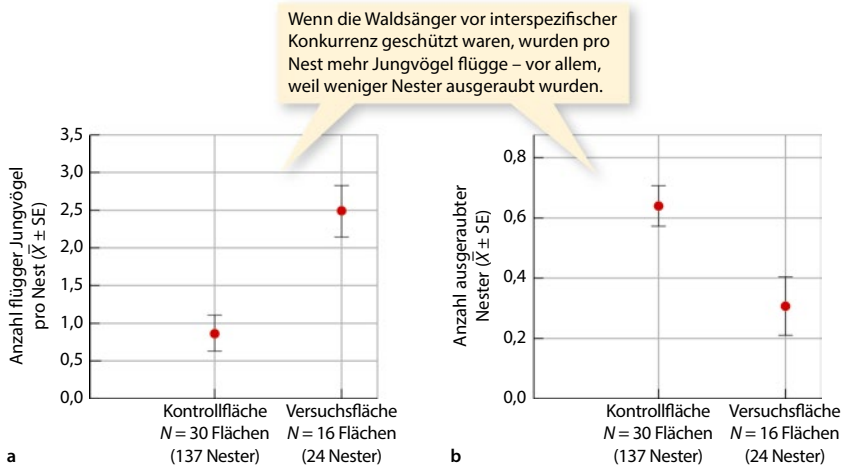


Abb. 6.5 Die Konkurrenz zwischen *Vermivora celata* (Orangefleckwaldsänger) und *V.virginiae* (Virginiawaldsänger), untersucht durch einen Vergleich von Kontrollflächen, auf denen beide Arten vorkamen, mit Versuchsflächen, auf denen jeweils eine der beiden Arten entfernt worden war (man entfernte die Männchen vor der Paarung, sodass sich Weibchen hier erst gar nicht niederließen oder brüteten). **a** Die Anzahl flügger Jungvögel pro Nest (Mittelwert ± SE), die also das Nest verließen und für sich selbst sorgten, war signifikant höher ($p = 0{,}0004$), wenn man eine Art entfernt hatte (hier wurden die Daten von beiden Arten kombiniert). **b** Der Anteil an Nestern, deren Jungvögel alle Räubern zum Opfer fielen (Mittelwert ± SE), war nach Entfernen einer Art signifikant geringer ($p = 0{,}002$) (ebenfalls Daten beider Arten kombiniert) (nach Martin und Martin 2001)

Eine Coexistenz durch Nischendifferenzierung und selbst Konkurrenz können schwierig nachzuweisen sein

Tatsächlich ist es o nicht einmal einfach nachzuweisen, dass Arten miteinander konkurrieren. Dafür ist es normalerweise erforderlich, eine oder mehrere Arten zu entfernen und anschließend die Reaktionen der verbliebenen zu beobachten. So ging man beispielsweise bei einer Studie an den beiden sehr ähnlichen Waldsängerarten *Vermivora celata* (Orange eckwaldsänger) und *V.virginiae* (Virginiawaldsänger) vor, deren Brutgebiete sich in Zentralarizona, USA, überlappen. Auf Versuchs ächen, von denen man eine der beiden Arten entfernt hatte, wurden von der noch verbliebenen Art pro Nest 78–129 % mehr Jungvögel ügge (Abb. 6.5a). Dieser höhere Fortpflanzungserfolg war in erster Linie darauf zurückzuführen, dass die Vögel nun besseren Zugang zu geschützten Nistplätzen hatten, sodass weniger Nestlinge Räubern zum Opfer elen (Abb. 6.5b). Normalerweise lassen sich man die Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz aufzeigen, indem man die Konkurrenzsituation experimentell beseitigt.

Konkurrenz zwischen nicht verwandten Arten

In den bislang beschriebenen Beispielen ging es jeweils um Artenpaare oder -gruppen nahe miteinander verwandter Spezies – Phytoplankton, Lachsfische oder Vögel. Konkurrenz kann jedoch auch zwischen überhaupt nicht miteinander verwandten Arten auftreten. Zwei Beispiele hierfür zeigt Abb. 6.6. Im ersten Beispiel (Abb. 6.6a) wurden von Versuchs ächen in den Küstengewässern von St. omas, Amerikanische Jungferninseln, Seeigel entfernt. Darau in nahmen sowohl Papagei sche als auch Doktorfische in der Abundanz zu. Beide stehen mit den Seeigeln in Konkurrenz um Tange, ihre gemeinsame Nahrungsquelle. Ein Jahr darauf waren die Seeigel wieder zurückgekehrt und die Häu gkeit der Fische und ihrer Nahrung erreichte wieder das Niveau der Kontroll ächen. Im zweiten Beispiel (Abb. 6.6b) ließ man Insekten in natürlicher Dichte mit Kaulquappen der Laubfroschart *Hyla andersonii* in Konkurrenz treten. Dabei zeigte sich, dass die Konkurrenz durch diese verwandtscha lich weit entfernte Gruppe in der Intensität vergleichbar war mit derjenigen durch die viel näher verwandten

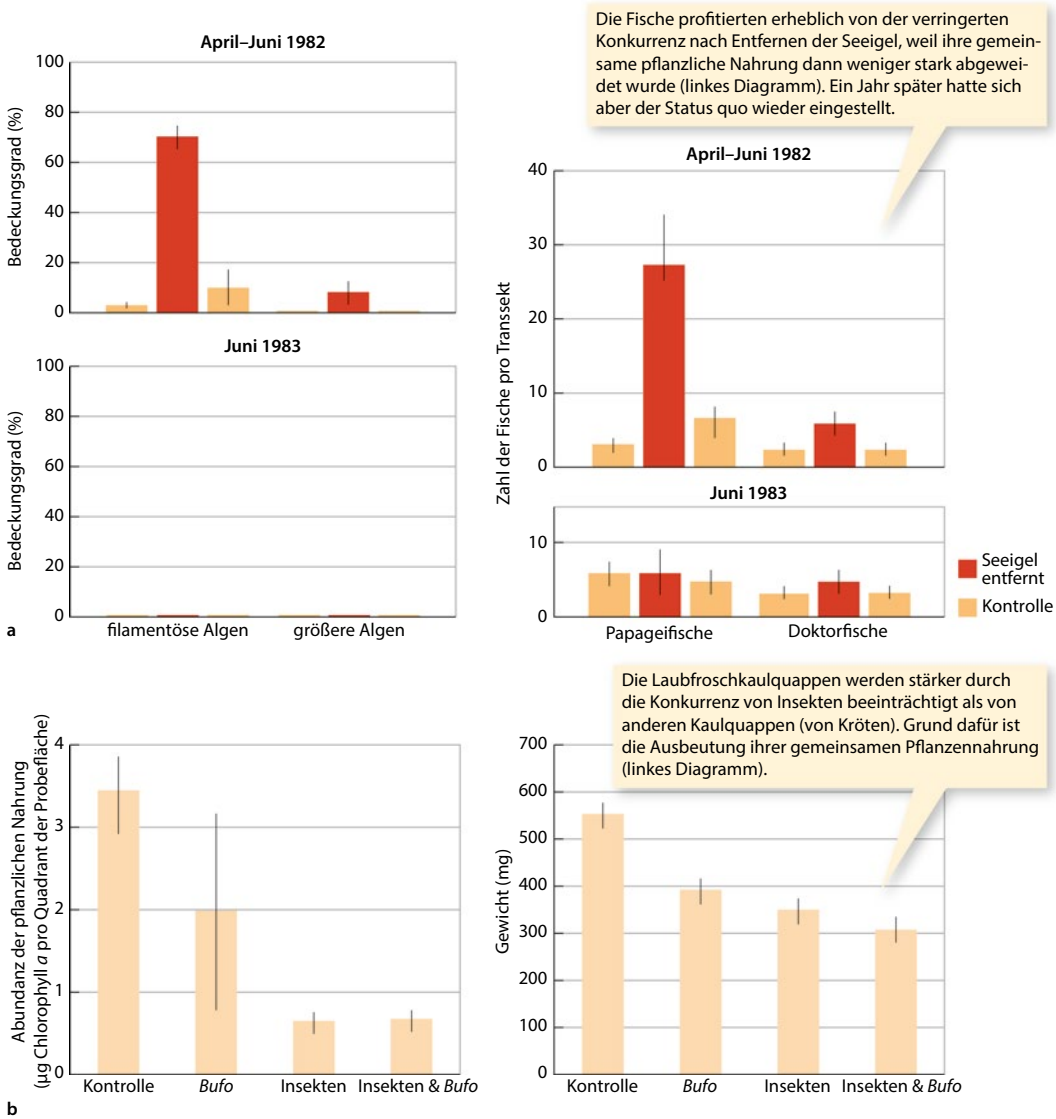


Abb. 6.6 **a** Konkurrenz zwischen Seeigeln und Fischen. Als man von Versuchsflächen in St. Thomas, Amerikanische Jungferninseln, im Februar 1982 die Diademseeigel *Diadema antillarum* entfernte, hatte zwei Monate später die Menge der Tange signifikant zugenommen (linkes Diagramm). Ebenfalls angestiegen war die Zahl der Papagei- und Doktorfische, welche diese Tange gemeinsam mit den Seeigeln als Nahrungsquelle nutzen (rechtes Diagramm). Ein Jahr danach waren die Seeigel in das Gebiet zurückgekehrt und hatten wieder 70 % ihrer ursprünglichen Abundanz erreicht. Auch die Tange und Fische hatten sich wieder auf dem Niveau der Kontrolle eingependelt. Die Balken stehen für 2 SE (nach Hay und Tayloer 1985). **b** Konkurrenz zwischen Insekten und Kaulquappen. In dem Versuch beobachtete man die Entwicklung und Metamorphose der Kaulquappen des Laubfrosches *Hyla andersonii* unter drei unterschiedlichen Bedingungen: entweder alleine in abgedeckten Versuchsbecken („Kontrolle"), in abgedeckten Becken, in die man zusätzlich Kaulquappen der Kröte *Bufo woodhousei fowleri* gesetzt hatte („*Bufo*"), in nicht abgedeckten Becken, die daher von einer natürlichen Ansammlung von Insekten besiedelt werden konnten („Insekten"), oder in nicht abgedeckten Becken, in die man zusätzlich Kröten gesetzt hatte („Insekten & *Bufo*"). In Anwesenheit der Krötenkaulquappen verringerte sich die Abundanz der pflanzlichen Nahrung der Laubfroschkaulquappen (linkes Diagramm), in Anwesenheit der Insekten (sowie natürlich von Insekten plus Kröten) sogar noch mehr. Folglich litten die Laubfroschkaulquappen stärker unter der Konkurrenz durch Insekten (rechtes Diagramm) als unter der Konkurrenz durch die Krötenkaulquappen, gemessen anhand des durchschnittlichen Gewichts bei der Umwandlung zu Fröschen. Am stärksten litten sie unter der Kombination der beiden Konkurrenten. Die Balken geben Standardfehler an (nach Hay und Taylor 1985 sowie Morin et al. 1988)

Kaulquappen der Krötenart *Bufo woodhousei fowleri*. Nahe verwandte Arten sind einander ähnlicher und treten daher unter ansonsten gleichen Bedingungen eher miteinander in Konkurrenz. Aber natürlich kann es auch über große taxonomische Gräben hinweg zu interspezi scher Konkurrenz kommen.

Das Konkurrenzausschlussprinzip

Weil sich die Muster, die in diesen Beispielen zutage treten, auch in vielen anderen Untersuchungen bestätigt haben, hat man ihnen den Status eines Prinzips zugesprochen: das **Konkurrenzausschlussprinzip** (engl. *competitive exclusion principle*), auch Gause-Prinzip (nach dem bedeutenden russischen Ökologen; ▶ Exkurs 6.1) oder Gause-Volterra-Gesetz genannt. Dieses lässt sich folgendermaßen zusammenfassen:

- Wenn zwei konkurrierende Arten in einer stabilen Umwelt in Coexistenz leben, dann geschieht dies infolge einer Nischendi erenzierung.
- Sofern allerdings eine solche Nischendi erenzierung nicht vorliegt oder das Habitat diese nicht zulässt, wird eine der konkurrierenden Arten die andere nach und nach verdrängen und letztlich ganz ausschließen.

6

Exkurs 6.1 Historische Meilensteine

Georgi Franzewitsch Gause

G.F. Gause war in jeglicher Hinsicht ein ziemlich bemerkenswerter Wissenschaftler. Im Jahr 1910 als Kind einer Akademikerfamilie geboren, besuchte er ab 1927 die Universität, wo er 1931 seinen Abschluss machte. Schon 1928 betrieb er Feldforschungen über die Verbreitung russischer Heuschrecken, die er später auch publizierte. Seinen Dozenten an der Universität, Wladimir Alpatow, führte etwa zu dieser Zeit ein Gastaufenthalt an das Raymond Pearl's Laboratory in Baltimore, USA, wo er die Ökologie künstlicher Mikrokosmen untersuchte. Offenbar erkannte Gause mehr oder weniger sofort, welche Möglichkeiten dies eröffnete, um die verschiedenen Kräfte, welche auf die Abundanz von Populationen wirken, abseits der Komplexität der natürlichen Umwelt erforschen zu können. Alpatow brachte aus dem Labor in Baltimore Taufliegen (*Drosophila* sp.) als Modellorganismen mit, aber schon bald wandte er sich ebenso wie Gause Mikroorganismen wie Hefen und Protozoen als Forschungsobjekten zu (Gause Institute of New Antibiotics). Das waren die Anfangstage ökologischer Modelle. Die logistische Gleichung (▶ Kap. 5), die Lotka-Volterra-Gleichungen für interspezifische Konkurrenz (▶ Exkurs 6.2) sowie für die Wechselwirkungen von Räubern und Beute (▶ Kap. 7) waren damals „heiße" Themen. Zu den Genieleistungen Gauses und seinem Vermächtnis an die Ökologie ist zu rechnen, dass er so eindeutig und frühzeitig erkannte, wie man mittels relativ einfacher, kontrollierter Systeme im Labor eine Brücke zwischen mathematischen Modellen wie diesen und der Komplexität der Natur schlagen kann. Manchmal bestätigten seine Experimente die Fähigkeit eines Modells, das Wesentliche an einem ökologischen Muster zu erfassen. Weitaus häufiger jedoch deckten sie weniger auf, wie unzureichend ein Modell war, als vielmehr, was genau ein biologisches System umfassen muss, damit die vom Modell vorhergesagten Muster zutage treten. Schon bald veröffentlichte er die Ergebnisse seiner Versuche in zwei Büchern: *The struggle for existence* (1934) und (zunächst in französischer Sprache) *Experimental verifications of the mathematical theory of the struggle for existence* (1935). Sein Buch von 1934 lenkte die Aufmerksamkeit von Ökologen auch auf das heute



(© Gause Institute of New Antibiotics)

als Konkurrenzausschlussprinzip bezeichnete Phänomen, das viele Jahre allgemein unter Gauses eigenem Namen als Gauses Prinzip oder Gauses Postulat bekannt war. Charles Darwin hatte es in seinem Buch *The origin of species* erkannt und auch anderen Wissenschaftlern war klar, dass daran etwas grundlegend Wahres war. Aber niemand zuvor hatte wirklich umfassend verstanden, dass es als Organisationsprinzip für die Zusammensetzung natürlicher Lebensgemeinschaften fungieren

konnte. Es sollte noch mindestens zehn Jahre dauern, bis das Prinzip in den Mittelpunkt des ökologischen Rampenlichts rückte, wo es auf die eine oder andere Weise bis heute geblieben ist.
Obwohl Gause schon zu einem so frühen Zeitpunkt seiner Laufbahn sein Vermächtnis für die Ökologie hinterließ, blieb er letztlich kein Ökologe. Möglicherweise war er der Ansicht, die besten Wissenschaftler der Sowjetunion sollten für den Staat und die Menschen arbeiten, vielleicht hatte er aber auch lediglich das Gefühl, es sei an der Zeit, sich etwas anderem zuzuwenden: Ab Ende der 1930er-Jahre verlegte er sich bei seinen Untersuchungen auf die chemischen Substanzen, die Mikroorganismen in ihrem eigenen Existenzkampf produzieren. Im Jahr 1942 entdeckte er zusammen mit seiner Frau das erste sowjetische Antibiotikum, Gramicidin S. Für diese Entdeckung erhielt er den Stalin-Preis und widmete sich für den Rest seines Lebens der Entdeckung und Entwicklung von Antibiotika. Er war Leiter des Instituts für neue Antibiotika in Moskau und starb 1986. Eine umfassendere Darstellung von Gauses Beiträgen zur Entwicklung der Wissenschaft der Ökologie findet sich in dem Buch *Modeling nature* (Kingsland 1985).

Zutage trat das Prinzip bei der Untersuchung von Mustern, die sich in realen Datensätzen zeigten. Die Anerkennung als Prinzip hat ihre Wurzeln jedoch in einem einfachen Modell für interspezifische Konkurrenz, das gewöhnlich nach seinen beiden (unabhängigen) Begründern als Lotka-Volterra-Modell bezeichnet wird (► Exkurs 6.2).

Exkurs 6.2 Quantitative Aspekte

Das Lotka-Volterra-Modell der interspezifischen Konkurrenz

Das am meisten verwendete Modell für interspezifische Konkurrenz ist das **Lotka-Volterra-Modell** (Volterra 1926, Lotka 1932). Es stellt eine Erweiterung der in ► Exkurs 5.4 beschriebenen logistischen Gleichung dar. Seine Vorteile liegen – wie bei der logistischen Gleichung – in seiner Einfachheit und der Fähigkeit, die Faktoren, welche das Ergebnis einer Konkurrenzbeziehung bestimmen, zu beleuchten.
Die logistische Gleichung

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1-\frac{N}{K}\right)$$

bzw.

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{K-N}{K}$$

beinhaltet interspezifische Konkurrenz durch den Term $(K – N)/K$. Je größer in diesem Term N ist (also je größer die Population ist), desto stärker ist der Einfluss der interspezifischen Konkurrenz. Die Grundlage des Lotka-Volterra-Modells bildet der Ersatz dieses Terms durch einen anderen, der sowohl die intra- als auch die interspezifische Konkurrenz einschließt. Die Populationsgröße der ersten Art bezeichnen wir als N_1, die der zweiten Art als N_2. Ihre Umweltkapazität und spezifische natürliche Wachstumsrate als K_1 und K_2 bzw. r_1 und r_2.
Analog zur logistischen Gleichung ist zu erwarten, dass die Wirkung der Konkurrenz auf Art 1 insgesamt (also intra- und interspezifische Konkurrenz) größer ist, je höher die Werte von N_1 und N_2 sind. Allerdings können wir die beiden N-Werte nicht einfach addieren, da die Konkurrenzwirkung der beiden Arten auf Art 1 wahrscheinlich nicht gleich stark ist. Angenommen, zehn Individuen von Art 2 hätten zusammen den gleichen Konkurrenzeffekt auf Art 1 wie ein einzelnes Individuum von Art 1. In diesem Fall wäre die Konkurrenzwirkung insgesamt auf Art 1 gleich dem Effekt von $(N_1 + N_2 \times 1/10)$ der Individuen von Art 1. Die Konstanten (im vorliegenden Fall 1/10) bezeichnet man als **Konkurrenzkoeffizient** (engl. *competition coefficient*), symbolisiert durch α_{12} (sprich: alpha eins-zwei). Folglich wird N_2 durch Multiplikation mit α_{12} in die Anzahl von N_1-Äquivalenten umgewandelt und durch Addition von N_1 und α_{12} erhalten wir den gesamten Konkurrenzeffekt auf Art 1. (Man beachte: $\alpha_{12} < 1$ bedeutet, dass Individuen von Art 2 einen geringeren hemmenden Einfluss auf Individuen von Art 1 haben als Individuen von Art 1 auf ihre Artgenossen; das Umgekehrte gilt für $\alpha_{12} > 1$).
Die Gleichung für Art 1 können wir nun wie folgt schreiben:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1\frac{K_1-\left(N_1+\alpha_{12}N_2\right)}{K_1}$$

und die für Art 2 (mit ihrem eigenen Konkurrenzkoeffizient, der die Individuen von Art 1 in Äquivalente von Art 2 umwandelt) so:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2N_2\frac{K_2-\left(N_2+\alpha_{21}N_1\right)}{K_2}$$

Diese beiden Gleichungen stellen das Lotka-Volterra-Modell dar.
Am besten lassen sich seine Eigenschaften durch folgende Fragestellung einschätzen: „Unter welchen Umständen nimmt die Abundanz einer der Arten zu oder ab?" Um diese Frage zu beantworten, müssen wir Diagramme erstellen, in denen sich alle möglichen Kombinationen von N_1 und N_2 darstellen lassen. Dies ist in ◘ Abb. 6.7 gezeigt. Bestimmte Kombinationen (bestimmte Bereiche in ◘ Abb. 6.7) bewirken ein Anwachsen der Population von Art 1 und/oder Art 2, während andere Kombinationen zu einem Rückgang führen. Deshalb muss es in den Diagrammen auch für jede Art eine unterteilende **Nullisokline** (engl. *zero isocline*) geben – auf der einen Seite dieser Linie führen die Kombinationen zu einem Populationswachstum, auf der anderen zu einem Populationsrückgang, entlang der Linie selbst erfolgt weder ein Wachstum noch ein Rückgang. Zeichnen wir in ◘ Abb. 6.7a die Nullisokline für Art 1 ein, so können wir die Bereiche kennzeichnen, in denen jeweils ein Populationswachstum bzw. -rückgang erfolgt. Dabei machen wir uns die Tatsache zunutze, dass *auf* der Nullisokline $dN_1/dt = 0$ gilt (hier ist die Änderungsrate der Abundanz von Art 1 definitionsgemäß gleich null). Durch Umformen der Gleichung erhalten wir somit für die Nullisokline von Art 1

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} N_2$$

Unterhalb und links davon nimmt die Abundanz von Art 1 zu (die Pfeile in ◘ Abb. 6.7a, die diesen Anstieg darstellen, zeigen von links nach rechts, da N_1 auf der horizontalen Achse aufgetragen ist). Die Abundanz nimmt zu, weil die Populationsgröße beider Arten relativ gering und Art 1 somit nur schwacher Konkurrenz ausgesetzt ist. Oberhalb und rechts der Nullisokline sind die Populationsgrößen dagegen hoch, damit herrscht hier starke Konkurrenz und die Abundanz von Art 1 sinkt (Pfeile von rechts nach links). Auf einer vergleichbaren Ableitung beruhend zeigt ◘ Abb. 6.7b die Nullisokline für Art 2. Hier verlaufen die Pfeile wie die N_2-Achse vertikal. Will man mit diesem Modell den Ausgang der Konkurrenz ermitteln, so muss man für jeden beliebigen Punkt der Abbildung das Verhalten der gemeinsamen Population aus den Arten 1 und 2 feststellen, wie durch die Pfeilpaare angezeigt. Es gibt insgesamt vier verschiedene Möglichkeiten, wie die beiden Nullisoklinen zueinander angeordnet sein können. Sie unterscheiden sich durch die Schnittpunkte der Nullisoklinen mit den beiden Achsen des Diagramms (◘ Abb. 6.8). Das Ergebnis der Konkurrenz ist in jedem der Fälle anders.
Betrachten wir beispielsweise die Schnittpunkte in ◘ Abb. 6.8a, hier gilt

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{und} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}}$$

Durch eine leichte Umstellung erhalten wir:

$$K_1 > K_2\alpha_{12} \quad \text{und} \quad K_1\alpha_{21} > K_2$$

Die erste Ungleichung ($K_1 > K_2\alpha_{12}$) zeigt, dass die hemmenden intraspezifischen Wirkungen von Art 1 auf sich selbst (bezeichnet als K_1) größer sind als die interspezifischen Effekte, die Art 2 auf Art 1 ($K_2\alpha_{12}$) haben kann. Demnach ist Art 2 ein schwacher interspezifischer Konkurrent. Die zweite Ungleichung dagegen besagt, dass Art 1 sich stärker auf Art 2 auswirken kann als diese auf sich selbst. Also ist Art 1 ein starker interspezifischer Konkurrent. Wie die Pfeile in ◘ Abb. 6.8a zeigen, verdrängt die stärkere Art 1 die schwächere Art 2 bis zu deren Aussterben und erreicht selbst ihre Umweltkapazität. Die umgekehrte Situation veranschaulicht ◘ Abb. 6.8b. Somit beschreiben ◘ Abb. 6.8a, b Fälle eines vorhersehbaren Konkurrenzausschlusses – in diesen Fällen ist die Umwelt so beschaffen, dass eine Art zwangsläufig die andere durch Konkurrenz verdrängt, weil es sich bei der einen Art um einen starken, bei der anderen um einen schwachen interspezifischen Konkurrenten handelt.

In ◘ Abb. 6.8c gilt hingegen:

$$K_1 > K_2\alpha_{12} \quad \text{und} \quad K_1\alpha_{21} > K_2$$

In diesem Fall üben beide Arten eine geringere Konkurrenzwirkung auf die jeweils andere Spezies aus als diese auf sich selbst. In diesem Sinne sind also beide schwache interspezifische Konkurrenten. Dies wäre beispielsweise dann der Fall, wenn es zwischen beiden Arten eine Nischendifferenzierung gäbe – dann würde jede vor allem innerhalb ihrer eigenen Nische konkurrieren. Wie ◘ Abb. 6.8c zeigt, weisen als Ergebnis davon alle Pfeile zu einem stabilen Gleichgewicht zwischen den beiden Arten, auf das alle beteiligten Populationen daher zustreben. Das bedeutet, das Ergebnis dieser Form von Konkurrenz ist eine stabile Coexistenz der beiden Konkurrenten. Tatsächlich kann eine stabile Coexistenz von Konkurrenten nur bei dieser Form von Konkurrenz (bei der sich beide Arten stärker auf sich selbst als auf die andere Art auswirken) entstehen.
Schließlich gilt in ◘ Abb. 6.8d:

$$K_1 > K_2\alpha_{12} \quad \text{und} \quad K_2 > K_1\alpha_{21}$$

Hier haben Individuen beider Arten eine stärkere Konkurrenzwirkung auf Individuen der anderen Art als diese auf sich selbst. Dazu kann es beispielsweise kommen, wenn jede der Arten aggressiver gegenüber Individuen der jeweils

anderen Spezies ist als gegenüber Artgenossen. Die Richtungen der Pfeile sind in diesem Fall komplizierter, aber letztendlich führen sie stets zu einem von zwei alternativen stabilen Zuständen. Beim ersten erreicht Art 1 ihre Umweltkapazität, während Art 2 ausstirbt, beim zweiten gelangt Art 2 an ihre Umweltkapazität und Art 1 stirbt aus. Mit anderen Worten: Beide Arten vermögen die jeweils andere vollständig zu verdrängen, welche von ihnen dies tatsächlich tut, lässt sich aber nicht mit Sicherheit vorhersagen. Das hängt davon ab, welche Art hinsichtlich ihrer Populationsdichte die Oberhand gewinnt, sei es aufgrund einer höheren Ausgangsdichte oder weil sie aufgrund von Dichteschwankungen auf irgendeine andere Weise einen Vorteil erlangt. Welche Art auch immer das sein wird, sie wird davon profitieren und die andere Art vollständig verdrängen.

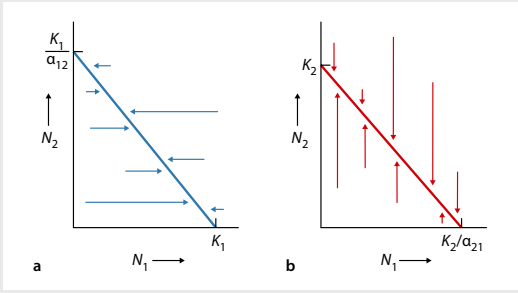


Abb. 6.7 Die von den Lotka-Volterra-Gleichungen für Konkurrenz erzeugten Nullisoklinen. **a** Die N_1-Nullisokline: Unterhalb und links dieser Linie nimmt die Population von Art 1 zu, oberhalb und rechts davon nimmt sie ab. **b** Die entsprechende N_2-Nullisokline: Hier nimmt die Population von Art 2 unterhalb und links der Linie zu und oberhalb und rechts davon ab

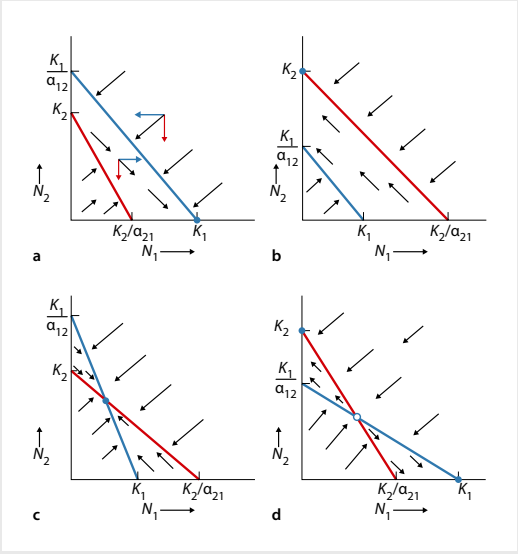


Abb. 6.8 Das Ergebnis von Konkurrenz, erzeugt durch die Lotka-Volterra-Konkurrenzgleichungen für die vier möglichen Anordnungen der N_1- und N_2-Nullisoklinen. Die schwarzen Pfeile beziehen sich auf gemeinsame Populationen beider Arten und sind so abgeleitet, wie in (**a**) gezeigt. Die gefüllten Kreise kennzeichnen stabile Gleichgewichtspunkte, der nicht gefüllte Kreis (**d**) steht für einen instabilen Gleichgewichtspunkt. Weitere Erläuterungen im Exkurstext

Es besteht kein Zweifel, dass an diesem Prinzip etwas Wahres ist: Konkurrierende Arten können infolge einer Nischendi erenzierung miteinander coexistieren und eine dieser in Konkurrenz stehenden Arten kann die andere verdrängen, weil dieser die realisierte Nische versagt bleibt. Wichtig ist jedoch, sich auch im Klaren darüber zu sein, was das Konkurrenzausschlussprinzip *nicht* besagt.

Das Konkurrenzausschlussprinzip – was es besagt und was nicht

Es besagt *nicht*, dass eine beobachtete Coexistenz von Arten mit unterschiedlichen Nischen logischerweise darauf schließen lässt, dass hier dieses Prinzip am Werk ist. Bei näherer Betrachtung haben alle Arten ihre eigenen, einzigartigen Nischen. Eine Nischendi erenzierung ist kein Beweis dafür, dass hier Konkurrenten in Coexistenz leben. Unter Umständen konkurrieren die betreffenden Arten überhaupt nicht miteinander, weder aktuell, noch war dies im Laufe ihrer Evolution der Fall. Wir benötigen unbedingt einen Nachweis für das Vorhandensein von interspezi scher Konkurrenz. In den erwähnten Beispielen gelangen diese Nachweise durch experimentelle Eingri e. Beispielsweise wurde eine Art (oder eine Gruppe von Arten) entfernt und darau in stieg die Abundanz oder Überlebenswahrscheinlichkeit der anderen Art(en). Die meisten Fälle der Coexistenz von Konkurrenten infolge von Nischendi erenzierung wurden jedoch bislang noch nicht experimentell überprü . Welche Bedeutung kommt dann dem Konkurrenzausschlussprinzip in der Praxis zu? Auf diese Frage werden wir in ►Abschn. 6.4 zurückkommen.

Zum Teil besteht die Problematik darin, dass Arten zwar aktuell vielleicht nicht mehr miteinander konkurrieren, ihre Vorfahren in der Vergangenheit aber Konkurrenten waren. Dann könnten Anzeichen interspezifischer Konkurrenz durch die Evolution nach wie vor in ihren Nischen, ihrem Verhalten oder ihrer Morphologie xiert sein. Diese Frage greifen wir in ► Abschn. 6.2 noch einmal auf.

Schließlich beinhaltet das Konkurrenzausschlussprinzip, wie schon erwähnt, das Wort „stabil“. Das bedeutet, in den in diesem Prinzip ins Auge gefassten Habitaten bleiben die Umweltbedingungen und die Versorgung mit Ressourcen mehr oder weniger konstant – sofern Arten konkurrieren, von nimmt die Konkurrenz ihren Verlauf, bis eine der Arten eliminiert ist oder beide Arten letztlich innerhalb ihrer realisierten Nischen in Coexistenz leben. Bisweilen ist diese Vorstellung für ein Habitat realistisch, insbesondere im Labor oder unter anderen kontrollierten Bedingungen, wo die Wissenscha ler ganz bewusst dafür sorgen, dass die Bedingungen und die Ressourcenversorgung konstant gehalten werden. Die meisten natürlichen Umwelten sind jedoch nicht über längere Zeiträume stabil. Wie verändert sich das Ergebnis von Konkurrenz, wenn man die zeitliche und räumliche Heterogenität der Lebensräume berücksichtigt? Dies ist Gegenstand des nächsten Abschnitts.

Heterogenität der Umwelt

Nur selten nimmt Konkurrenz ihren erwarteten Verlauf

Wie in den vorigen Kapiteln bereits erklärt, sind räumliche und zeitliche Veränderungen der Umwelt eher die Regel als die Ausnahme. Lebensräume sind gewöhnlich heterogen aus günstigen und ungünstigen Habitaten zusammengesetzt. O sind einzelne Habitatfragmente nur vorübergehend verfügbar oder sie treten zu unvorhersehbaren Zeiten an unvorhersehbaren Orten auf. Unter derart veränderlichen Bedingungen kann Konkurrenz nur selten ihren erwarteten Verlauf nehmen. Daher lässt sich das Ergebnis auch nicht einfach durch Anwendung des Konkurrenzausschlussprinzips vorhersagen. Eine Art, die in einer konstanten Umwelt ein schwacher Konkurrent ist, kann beispielsweise ein guter Besiedler von Lücken sein, wie sie in einem Habitat durch Feuer, einen Sturm oder Hu ritt entstehen können. Oder sie kann sich nach Besiedlung solcher Lücken durch besonders rasches Wachstum auszeichnen. Solange häu g genug solche neue Lücken entstehen, kann sie neben einem starken Konkurrenten bestehen. Bei einer realistischen Betrachtung von interspezi scher Konkurrenz muss also berücksichtigt werden, dass diese zumeist nicht isoliert vonstattengeht, sondern unter dem Ein uss und mit den Einschränkungen einer heterogenen, Zyklen unterworfenen, unbeständigen oder sogar unvorhersehbaren Umwelt.

Die folgenden Beispiele veranschaulichen lediglich zwei der vielfältigen Möglichkeiten, wie die Heterogenität der Umwelt dafür sorgen kann, dass das Konkurrenzausschlussprinzip weit davon entfernt ist, das Ergebnis einer Wechselbeziehung zwischen konkurrierenden Arten vorhersagen zu können.

Ein Kompromiss zwischen Besiedlung und Konkurrenz bei Ameisen

Im ersten Beispiel geht es um die Coexistenz von überlegenen Konkurrenten mit überlegenen Besiedlern in einem heterogenen Lebensraum. In Kenia leben vier Ameisenarten auf Akazien: *Crematogaster sjostedti, C.mimosae, C.nigriceps* und *Tetraponera penzigi*. Die Arten tolerieren einander nicht: Nicht einmal 1 % der Bäume sind von mehr als einer dieser Ameisenarten besiedelt, und wenn, dann nur vorübergehend. Dennoch leben sie in ziemlich kleinräumigem Maßstab in Coexistenz. Innerhalb einer Fläche von etwa 100 m² nden sich gewöhnlich alle vier Arten. Wenn sie miteinander um die Besiedlung der Akazien wetteifern, erkennt man eine deutliche Konkurrenzhierarchie: *C.sjostedti* > *C.mimosae* > *C.nigriceps* > *Tetraponera penzigi* (Palmer et al. 2000). Immer wieder werden Bäume auf natürliche Weise zur Wiederbesiedlung frei, etwa nach einem Feuer, nach Zerstörung durch Elefanten oder Dürren. Als man die Fähigkeit der Ameisen untersuchte, geschädigte Bäume zu besiedeln – durch die Expansion bereits bestehender Kolonien in deren Umgebung –, zeigte sich ein ganz anderes Muster als bei der Konkurrenzhierarchie (Abb. 6.9a): Als e ektivster Besiedler erwies sich *C.nigriceps*, gefolgt von *C.mimosae*. Bei der Besiedlung dieser Bäume aus größerer Entfernung, durch neue Ameisenköniginnen als Gründerindividuen, ergab sich sogar eine komplette Umkehr der Konkurrenzhierarchie: *Tetraponera penzigi* > *C.nigriceps* > *C.mimosae* > *C.sjostedti* (Abb. 6.9b).

Sofern also nie neu zu besiedelnde Bäume verfügbar werden, sei es infolge einer Schädigung (Abb. 6.9) oder einfach durch neuen Zuwachs aus Schösslingen, erscheint klar, dass *C.sjostedti* die anderen Arten kontinuierlich aus dem Feld schlagen und schließlich ganz verdrängen wird. Da sich diese Art, die in der direkten Konkurrenzsituation am besten abschnitt, jedoch als schlechtester Besiedler erwies (es liegt also ein **Kompromiss** zwischen Konkurrenzfähigkeit und Fähigkeit zur Besiedlung vor: wenn sich die eine der Fähigkeiten verbessert, dann zumeist auf Kosten der anderen), und weil ständig neue Bäume zur Besiedlung frei wurden, war eine Coexistenz aller Arten möglich.

Coexistenz als Resultat von aggregierter Verteilung

Ein anderer Weg zur Coexistenz eines über- und eines unterlegenen Konkurrenten ist vermutlich weiter verbreitet: Hierbei geht man davon aus, dass die beiden Arten unabhängig voneinander aggregiert (geklumpt) über das verfügbare Habitat verteilt sind. Das würde bedeuten, dass die Konkurrenzfähigkeit des überlegenen Konkurrenten überwiegend Mitglieder seiner eigenen Art betri (in den Bereichen mit hoher Aggregationsdichte), dass dieser überlegene Konkurrent aber aufgrund seiner aggregierten Verteilung in vielen Bereichen des Habitats nicht vorkommt, in denen der unterlegene Konkurrent somit der interspezi schen Konkurrenz entgehen könnte. Auf diese Weise könnte eine in der direkten Konkurrenz unterlegene Art in Coexistenz mit einer überlegenen Art leben, die sie aus einem kontinuierlichen, homogenen Lebensraum rasch verdrängen würde.

Dies konnte experimentell bestätigt werden, und zwar durch eine Studie an künstlichen Lebensgemeinscha en aus den vier annuellen Landp anzenarten *Capsella bursa-pastoris* (Hirtentäschelkraut), *Cardamine hirsuta* (Behaartes Schaumkraut), *Poa annua* (Einjähriges Rispengras) und *Stellaria media* (Gewöhnliche Vogelmiere) (Abb. 6.10). Dazu säte man jeweils replizierte Mischpopulationen aus drei oder vier Arten in hoher Dichte aus, wobei die Aussaat auf unterschiedliche Weise erfolgte: Einmal verteilte man die Samen gänzlich zufällig, beim anderen Mal nach einzelnen Arten aggregiert. *Stellaria* ist unter diesen Arten als der überlegene Konkurrent bekannt. Bei der aggregierten Verteilung der gemischten Aussaat wurde sie jedoch durch intraspezi sche Konkurrenz beeinträchtigt, während die drei unterlegenen Konkurrenten mit einer Ausnahme in allen Fällen von der Aggregation pro tierten. Die Coexistenz der Konkurrenten wurde also nicht durch Nischendifferenzierung ermöglicht, sondern einfach durch eine Form der Heterogenität,

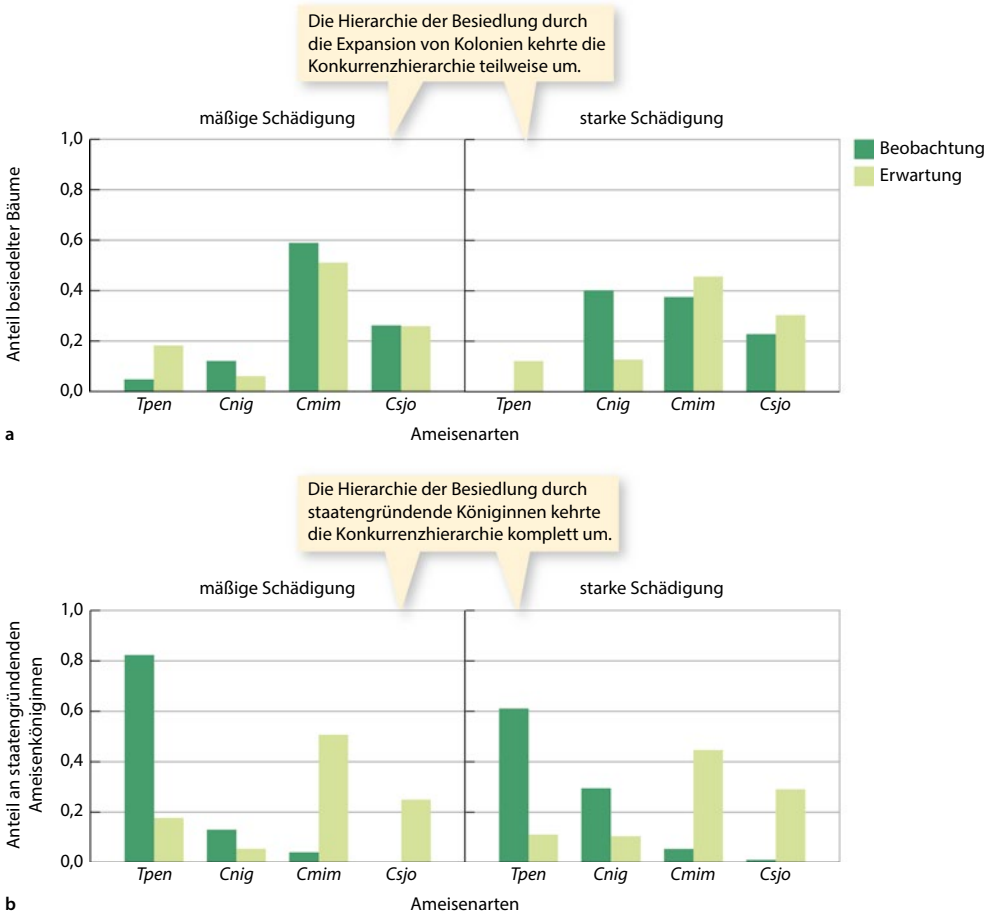


Abb. 6.9 Die Besiedlung geschädigter Akazien der Art *Vachellia (Acacia) drepanolobium* durch die vier Ameisenarten *Tetraponera penzigi* (*Tpen*), *Crematogaster nigriceps* (*Cnig*), *C.mimosae* (*Cmim*) und *C.sjostedti* (*Csjo*) bei mäßiger Schädigung der Bäume (ohne Ameisen, aber intaktes Wachstum) oder starker Schädigung (ohne Ameisen, Bäume erholen sich nach Schädigung durch Wiederaustrieb). **a** Besiedlung durch Expansion von Kolonien in der nahen Umgebung. Die beobachteten Anteile (von 51 bzw. 23 für mäßig bzw. stark geschädigte Bäume) werden verglichen mit den Anteilen, wie sie aufgrund der Besiedlung von Bäumen in der Umgebung zu erwarten wären. **b** Besiedlung durch staatengründende Ameisenköniginnen. Die beobachteten Anteile (von 247 bzw. 285 für mäßig bzw. stark geschädigte Bäume) werden verglichen mit den Anteilen, wie sie aufgrund der Besiedlung von Bäumen in der Umgebung zu erwarten wären (nach Stanton et al. 2002)

wie sie in der Natur typisch ist. Die aggregierte Verteilung sorgte dafür, dass die meisten Individuen mit Vertretern ihrer eigenen Art in Konkurrenz traten und nicht mit denen der anderen Spezies.

Dass solche aggregierten Verteilungen tatsächlich vorkommen, veranschaulicht eine im Nordwesten Englands durchgeführte Feldstudie an zwei P anzenarten, die Sanddünen besiedeln: *Aira praecox* (Frühe Haferschmiele) und *Erodium cicutarium* (Gewöhnlicher Reiherschnabel). Beide Arten wuchsen zumeist aggregiert, die kleinere von beiden (*Aira*) sogar bei kleinsträumiger Betrachtung (Abb. 6.11a). In diesem kleinsten räumlichen Maßstab sind die beiden Arten jedoch negativ miteinander assoziiert (Abb. 6.11b). Folglich kam *Aira* in kleinen Aggregationen aus nur dieser einen Art vor und war damit viel weniger der Konkurrenz durch *Erodium* ausgesetzt, als es bei einer zufälligen Verteilung der Fall gewesen wäre.

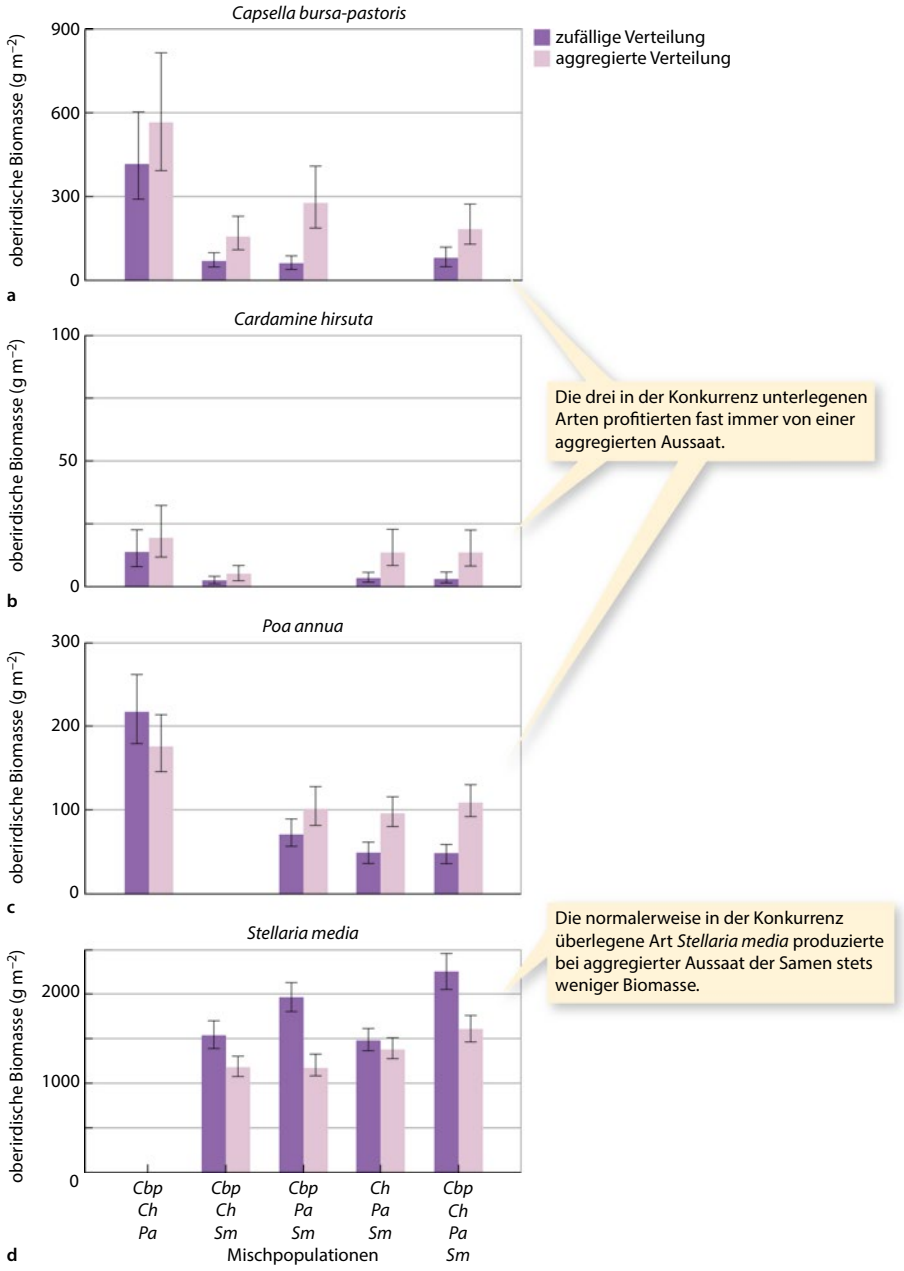


Abb. 6.10 Die Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz bei aggregierter Verteilung auf die oberirdische pflanzliche Biomasse (Mittelwert ± SE) von vier Pflanzenarten, die man jeweils sechs Wochen lang in Mischpopulationen aus drei oder vier Arten wachsen ließ (jeweils viermal repliziert). Man beachte die unterschiedlichen Skalen der vertikalen Achsen, und dass die Zusammensetzung der Artengemische nur entlang der horizontalen Achse von (**d**) angegeben ist. *Cbp, Capsella bursa-pastoris; Ch, Cardamine hirsuta; Pa, Poa annua; Sm, Stellaria media* (nach Stoll und Prati 2001)

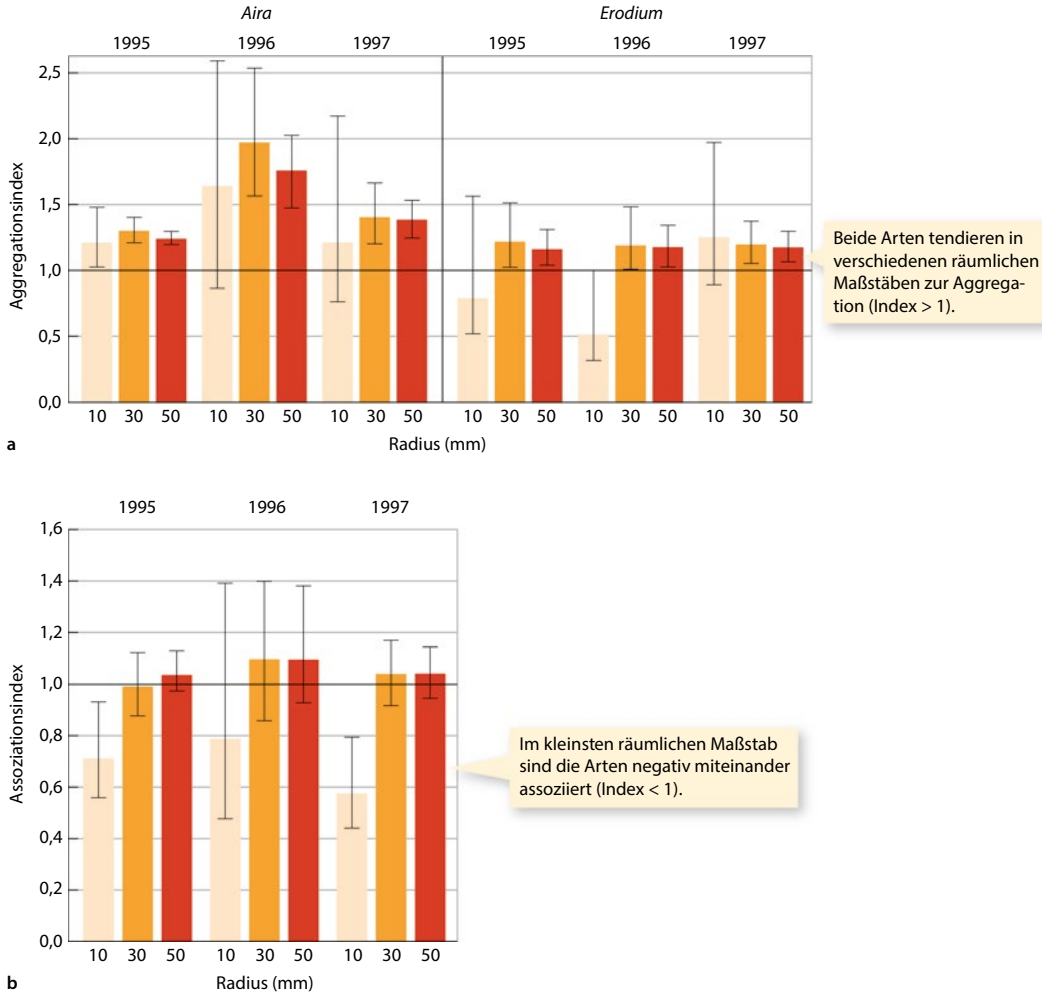


Abb. 6.11 **a** Räumliche Verteilung der beiden Sanddünenarten *Aira praecox* und *Erodium cicutarium* an einem Standort in Nordwestengland. Ein Aggregationsindex von 1 zeigt eine zufällige Verteilung an, ein Index >1 eine aggregierte (geklumpte) Verteilung innerhalb von Flächen mit dem angegebenen Radius. Werte <1 repräsentieren eine regelmäßige Verteilung. Die Fehlerbalken geben das 95 %-Konfidenzintervall an. **b** Die Assoziation von *Aira* und *Erodium* in jedem der drei Untersuchungsjahre. Ein Assoziationsindex >1 bedeutet, dass die beiden Arten häufiger als bei zufälliger Verteilung erwartet auf den Flächen mit dem angegebenen Radius gemeinsam wuchsen. Werte <1 zeigen an, das tendenziell jeweils nur eine der beiden Arten vorzufinden war. Die Fehlerbalken geben das 95 %-Konfidenzintervall an (nach Coomes et al. 2002)

Anhand dieser und ähnlich angelegter Studien lässt sich das gemeinsame Vorkommen von Arten, die einander in konstanten, homogenen Lebensräumen wahrscheinlich ausschließen würden, weitestgehend erklären. Häu g sind die Lebensräume zu variabel und heterogen, als dass es einfach zu einem Konkurrenzausschluss kommt oder sich an allen Stellen eines Gebiets das gleiche Resultat ergibt.

6.2 Evolutionäre Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz

Einerseits gewährleistet die Heterogenität der Umwelt, dass die Krä e der interspezi schen Konkurrenz sich o weniger tiefgreifend auswirken, als es ansonsten der Fall wäre. Andererseits weist die interspezi sche Konkurrenz dennoch ein beträchtliches Potenzial auf, Individuen negativ zu beein ussen.

Wie wir in ▶ Kap. 2 gesehen haben, hat die natürliche Selektion in der Vergangenheit jene Individuen begünstigt, die durch ihr Verhalten wie auch ihre physiologischen oder morphologischen Eigenscha en Ein üsse vermieden haben, welche sich auf andere Individuen derselben Population nachteilig auswirken. Beispielsweise könnten die negativen Folgen von extremer Kälte Individuen begünstigt haben, deren Enzyme auch bei niedrigen Temperaturen noch e ektiv funktionieren. Ganz ähnlich könnten im Kontext der Konkurrenz die negativen Ein üsse von interspezi scher Konkurrenz solchen Individuen einen Vorteil verscha haben, denen es gelang, den Ein üssen dieser Konkurrenz zu entgehen. Daher ist zu erwarten, dass Arten im Laufe der Evolution Eigenscha en entwickelt haben, die sicherstellen, dass sie weniger oder gar nicht mehr mit Mitgliedern anderer Arten konkurrieren.

Der „Geist der Konkurrenz in der Vergangenheit" und die Schwierigkeit, zwischen ökologischen und evolutionären Einflüssen zu unterscheiden

Wie sieht das aus heutiger Sicht aus? In Coexistenz lebende Arten, die o enkundig potenziell Konkurrenten sein könnten, werden Unterschiede im Verhalten wie auch in physiologischen oder morphologischen Eigenscha en aufweisen, die dafür sorgen, dass sie kaum oder gar nicht konkurrieren. Connell (1980) sprach in Zusammenhang mit dieser Argumentation davon, den „Geist der Konkurrenz in der Vergangenheit zu beschwören". Das damit vorhergesagte Muster ist jedoch genau das Gleiche, das auch nach dem Konkurrenzausschlussprinzip als Voraussetzung für die Coexistenz von Arten gilt, die in der Gegenwart noch konkurrieren. In Coexistenz lebende heutige Konkurrenten und gemeinsam vorkommende Arten, bei denen sich die Vermeidung von Konkurrenz im Laufe der Evolution entwickelt hat, können gleich aussehen.

Der Frage, welche Bedeutung Konkurrenz in der Vergangenheit bzw. in der Gegenwart als strukturierende Kra für die Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften zukommt, werden wir im letzten Abschnitt dieses Kapitels (▶ Abschn. 6.4) nachgehen. Vorläu g wollen wir einige Beispiele dafür betrachten, was interspezi sche Konkurrenz als evolutive Kra bewirken *kann*. Eines ist dabei jedoch zu beachten: Wenn man etwas ins Feld führt, das sich eigentlich kaum direkt beobachten lässt – bei der Untersuchung des evolutionären Ein usses von interspezischer Konkurrenz ist es die Evolution –, kann ein Nachweis, wie wir ihn sonst durch sorgfältig kontrollierte Laborexperimente erhalten, schwierig bis unmöglich sein. Nichtsdestotrotz wollen wir hier einige Beispiele anführen, in denen als wahrscheinlichste Erklärung für das Beobachtete eher evolutionäre als ökologische Ein üsse infrage kommen.

Merkmalsverschiebung und Konkurrenzentlastung beim Kleinen Mungo

In den westlichen Teilen seines Verbreitungsgebiets lebt der Kleine Mungo (*Herpestes javanicus*) in Coexistenz mit einer oder zwei etwas größeren Arten derselben Gattung, *H.edwardsii* (Indischer Mungo) und *H.smithii* (Indische Rotmanguste). Im östlichen Teil seines Verbreitungsgebiets kommen Letzere hingegen nicht vor (◘ Abb. 6.12a). Als wichtigstes Werkzeug zum Töten ihrer Beutetiere dienen den Mungos die oberen Eckzähne. Diese Eckzähne weisen aber intra- und interspezi sche Unterschiede in der Größe auf und sind auch bei den Geschlechtern unterschiedlich ausgebildet (weibliche Mungos sind kleiner als männliche). Im Osten, wo *H.javanicus* alleine vorkommt (Gebiet VII in ◘ Abb. 6.12a), haben sowohl Männchen als auch Weibchen größere Eckzähne als in den westlichen Gebieten (II, V, VI), in denen sie zusammen mit den beiden größeren Arten leben (◘ Abb. 6.12b). Dies stimmt mit der Vorstellung überein, dass der Beutefangapparat von *H.javanicus* dort, wo ähnliche, aber größere Mungoarten vorkommen, auf eine geringere Größe selektiert wurde. Man bezeichnet dies als **Merkmalsverschiebung** (auch Merkmalsdivergenz oder Kontrastbetonung; engl. *character displacement*): eine morphologische Reaktion auf Konkurrenz durch eine andere Art. Dadurch wird wahrscheinlich die Intensität der Konkurrenz mit anderen Arten der Gattung verringert, da kleinere Räuber zumeist auch kleinere Beutetiere erbeuten. Wo *H.javanicus* isoliert vorkommt, sind seine Eckzähne dagegen viel größer, weil keine Merkmalsverschiebung stattgefunden hat.

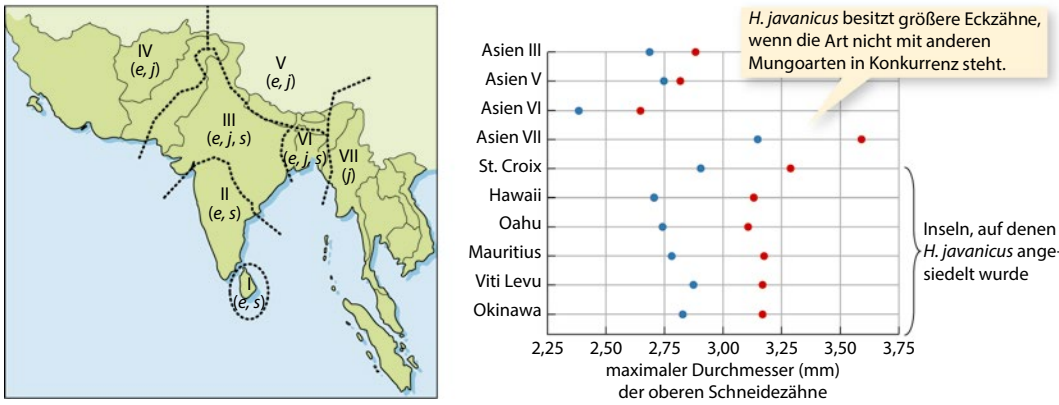


Abb. 6.12 **a** Natürliches geografisches Verbreitungsgebiet von *Herpestes javanicus* (*j*). *H.edwardsii* (*e*) und *H.smithii* (*s*). **b** Maximaler Durchmesser (mm) der oberen Eckzähne von *H.javanicus* in seinem natürlichen Verbreitungsgebiet (Daten nur aus den Gebieten III, V, VI und VII aus (**a**)) und von Inseln, auf denen diese Art angesiedelt wurde. Die Symbole stehen für die mittlere Größe der Eckzähne von Weibchen (blau) bzw. Männchen (rot). Verglichen mit Gebiet VII, wo *H.javanicus* alleine vorkommt, besitzen die Individuen in den Gebieten III, V und VI, wo die Art mit den beiden größeren Mungoarten konkurriert, kleinere Eckzähne. Auf den Inseln haben sie seit ihrer Ansiedlung an Größe zugenommen, sind aber immer noch nicht so groß wie in Gebiet VII (nach Simberloff et al. 2000)



Kleiner Mungo (*Herpestes javanicus*) (© Kletr/Shutterstock)

Vor etwa einem Jahrhundert wurde *H.javanicus* auf vielen Inseln außerhalb seines natürlichen Verbreitungsgebiets angesiedelt – o ihm Rahmen eines naiven Versuchs, dort eingeschleppte Nagetiere zu bekämpfen. An diesen Orten kommen die konkurrierenden größeren Mungoarten nicht vor. Innerhalb von 100 bis 200 Generationen hat *H.javanicus* hier an Größe zugenommen (Abb. 6.12b). Damit liegen die Inselindividuen nun hinsichtlich ihrer Größe zwischen denen ihrer Ursprungsregion, wo sie mit anderen Mungoarten in Coexistenz leben und klein sind, und denen im Osten, wo die Art alleine vorkommt. Ihre Größe auf den Inseln stimmt überein mit dem Muster der **ökologischen Entlastung** (engl. *ecological release*) von der Konkurrenz größerer Arten – bisweilen auch einfach als **Konkurrenzentlastung** bezeichnet. Darunter versteht man eine Reaktion auf das Fehlen von ökologischen Einüssen anderer Arten.

Merkmalsverschiebung bei kanadischen Stichlingen

Sofern es sich beim Phänomen der Merkmalsverschiebung um eine evolutionäre Reaktion auf interspezi sche Konkurrenz handelt, sollten die Einüsse der Konkurrenz mit zunehmendem Ausmaß der Verschiebung abnehmen. Der Nordamerikanische Bachstichling oder Fünfstachelige Stichling (*Culaea inconstans*) kommt in einigen kanadischen Seen **sympatrisch**, also gemeinsam, mit dem Neunstacheligen Stichling (*Pungitius pungitius*) vor. In anderen Seen lebt nur der Bachstichling. Bei den sympatrischen Vorkommen besitzt der Bachstichling deutlich kürzere Kiemenreusen, die besser geeignet sind für den Fang von Nahrung im o enen Wasser, längere Kiefer und höhere Körper als in den Seen, in denen er

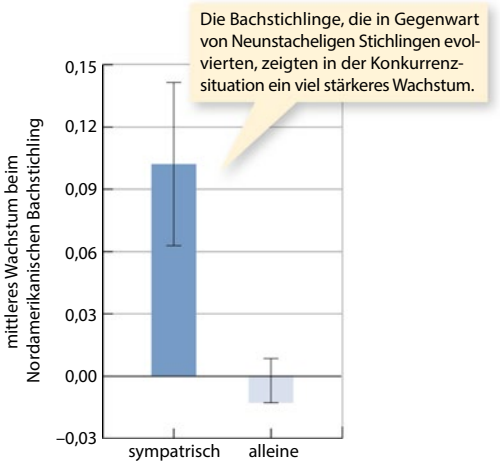


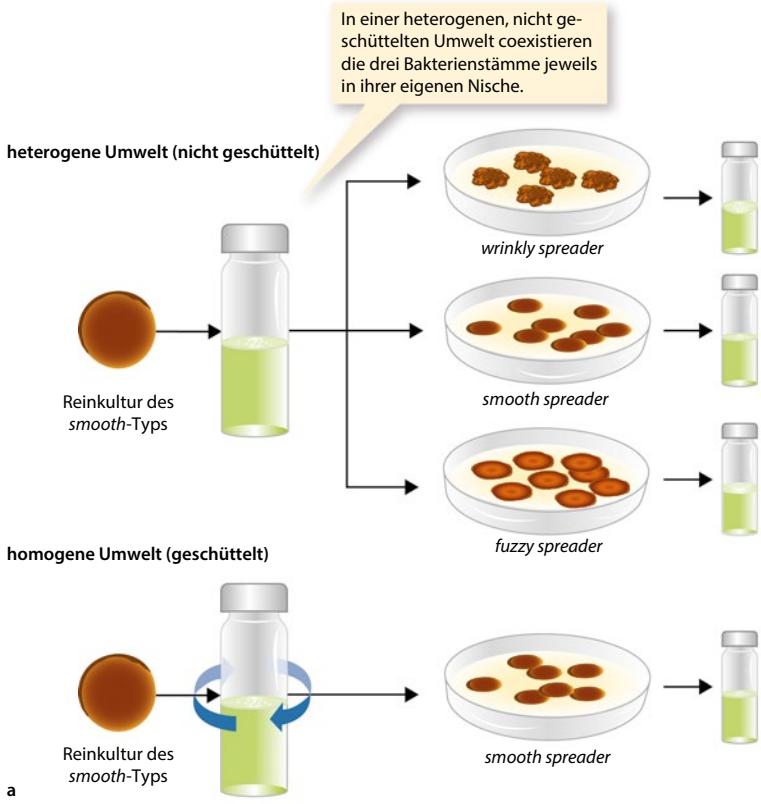
Abb. 6.13 Mittelwerte (mit Standardfehlern) der Gruppenmediane für das Wachstum (natürlicher Logarithmus des Gewichts der Fische bei Versuchsende in jedem Becken geteilt durch das Anfangsgewicht der Gruppe) sympatrisch lebender Nordamerikanischer Bachstichlinge, die den Phänotyp nach der Merkmalsverschiebung repräsentieren (dunkelblauer Balken), und alleine lebender Bachstichlinge, die dem Phänotyp vor der Merkmalsverschiebung entsprechen (hellblauer Balken). Beide wurden in Gegenwart von Neunstacheligen Stichlingen in Becken aufgezogen. In der Konkurrenzsituation mit den Neunstacheligen Stichlingen zeigten die Phänotypen mit Merkmalsverschiebung ein signifikant stärkeres Wachstum als die Phänotypen vor der Merkmalsverschiebung (p= 0,012) (nach Gray und Robinson 2001)

alleine lebt. Daher ist es logisch anzunehmen, dass die alleine lebenden Bachstichlinge Merkmale aufweisen, die keine Verschiebung durchlaufen haben, während die in Coexistenz mit den Neunstacheligen Stichlingen lebenden durch eine Merkmalsverschiebung gekennzeichnet sind. Um diese Annahme zu überprüfen, setzte man Individuen dieser beiden Typen jeweils separat, aber zusammen mit Neunstacheligen Stichlingen in Becken. Unter diesen Bedingungen wuchsen die Bachstichlinge ohne Merkmalsverschiebung signi kant weniger gut als die sympatrisch mit den Konkurrenten lebenden Artgenossen mit Merkmalsverschiebung (Abb. 6.13). Das stimmt sehr gut mit der Hypothese überein, dass der zweite Phänotyp durch Merkmalsverschiebung im Laufe der Evolution entstand, um in Gegenwart der Neunstacheligen Stichlinge die Konkurrenz zu vermeiden und somit seine Fitness zu erhöhen.

Evolution in Aktion: Selektion bei Mikroorganismen

Am direktesten lassen sich evolutionäre Ein üsse von Konkurrenz bei einem konkurrierenden Artenpaar durch einen Versuch aufzeigen, bei dem man diese Auswirkungen experimentell induziert. Man übt den Selektionsdruck aus (in Form von Konkurrenz) und beobachtet das Resultat. Bislang wurden allerdings erst sehr wenige derartige Experimente erfolgreich durchgeführt. Das liegt zum größten Teil daran, dass es in der Praxis schlichtweg äußerst schwierig ist, konkurrierende Arten über einen ausreichend langen Zeitraum zu halten und genügend Wiederholungen durchzuführen, um irgendwelche Veränderungen festzustellen. Daher überrascht es nicht, dass bei den meisten dieser wenigen Beispiele Bakterien untersucht wurden (z.B. Abb. 6.14a). Als Nachteil erwies sich dabei allerdings, dass man konkurrierende Stämme derselben Bakterienart verwendete. Diese kreuzen sich zwar nicht untereinander, genügen aber nicht unbedingt den Ansprüchen von Biologen, die sich mit mehrzelligen Organismen befassen und auf Erkenntnisse über verschiedene Arten aus sind.

In einem Beispiel wurden jedoch zwei Protozoenarten (in diesem Fall Wimpertierchen) untersucht: *Colpoda* sp., das in den wassergefüllten Blättern der Roten Schlauchp anze (*Sarracenia purpurea*) lebt, zusammen mit *Pseudocyrtolophosis alpestris*. In mehrfach replizierten Mikrokosmen im Labor versuchte man, den Lebensraum der Schlauchp anzenblätter nachzubilden, und setzte *Colpoda* dort für 20 Tage – entsprechend 60–120 Generationen – der Konkurrenz von *Pseudocyrtolophosis* aus. *Colpoda* entnahm man natürlichen Populationen in den Blättern von Schlauchp anzen und hielt die Art entweder in einer Monokultur (nur intraspezi sche Konkurrenz) oder fügte *P.alpestris* in etwa der doppelten Ausgangsdichte von *Colpoda* hinzu. Anschließend verglich man in einer Monokultur die Eigenscha en von *Colpoda* aus der Ursprungspopulation sowie nach der Selektion in Monokultur und mit den Konkurrenten. Dabei zeigte sich eine eindeutige evolutionäre Reaktion von *Colpoda* auf die Konkurrenz: Die Rate des Populationswachstums war höher und die Zellgröße geringer (Abb. 6.14b, linkes und



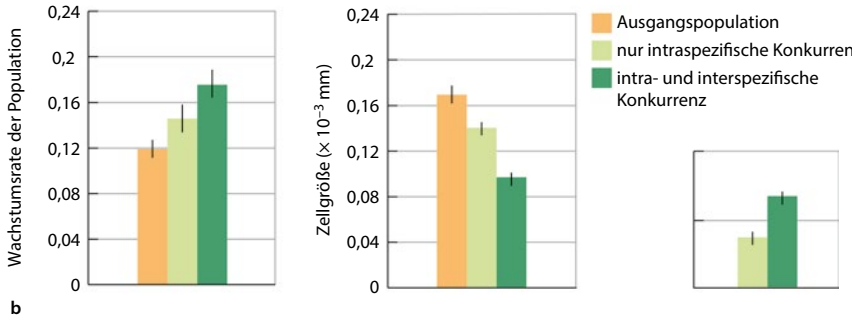


Abb. 6.14 **a** Reinkulturen von drei Typen des Bakteriums *Pseudomonas fluorescens* (*smooth, wrinkly spreader* und *fuzzy spreader*) konzentrieren ihr Wachstum an unterschiedlichen Stellen eines Kulturgefäßes mit Flüssigmedium und konkurrieren daher weniger miteinander als erwartet. In nicht geschüttelten Kulturgefäßen (oben) entstehen in einer anfangs reinen Kultur von *smooth*-Typen auch die Mutanten *wrinkly spreader* und *fuzzy spreader* und alle drei leben dann in Coexistenz. In geschüttelten Gefäßen (unten) gibt es hingegen nur eine einzige Nische und es überlebt nur der *smooth*-Typ, der seine Konkurrenten verdrängt (nach Rainey und Trevisano 1998, Abb. nach Buckling et al. 2009). **b** Wenn man das Wimpertierchen *Colpoda* aus Schlauchpflanzenblättern entweder einer Periode intraspezifischer Konkurrenz oder der Konkurrenz durch das Wimpertierchen *Pseudocyrtolophosis alpestris* aussetzte, entwickelte es eine höhere Populationswachstumsrate (linkes Diagramm) und eine kleinere Zellgröße (mittleres Diagramm), insbesondere infolge der interspezifischen Konkurrenz. Zudem zeigte es vermehrt die Tendenz, zwischen Glaskugeln Zuflucht vor seinem Konkurrenten zu suchen (rechtes Diagramm). Die Balken geben Standardfehler an (Die Messungen erfolgten in Abwesenheit des Konkurrenten, bei der Originalstudie wurden jedoch auch Messungen in Anwesenheit des Konkurrenten vorgenommen) (nach Terhorst 2011)

mittleres Diagramm). Diese Reaktion war zwar auch zu erkennen, wenn *Colpoda* nur intraspezi scher Konkurrenz ausgesetzt war, sie el aber signi kant stärker aus, wenn während des Versuchszeitraums, in dem die natürliche Selektion wirkte, *P.alpestris* vorhanden war. Im Gegensatz zum Beispiel der Bakterien in ◘ Abb. 6.14a wird jedoch weniger deutlich, ob diese Reaktion mit irgendeiner Form der Nischendi erenzierung einherging. Die konkurrierende Art *P.alpestris* hielt sich zumeist in der Wassersäule auf und weniger an dem Rückzugsort, den Glaskugeln am Boden der Reagenzgläser bieten sollten. Nach der Periode der Selektion in Anwesenheit von *P.alpestris* zeigte *Colpoda* zunehmend die Tendenz, sich an diesen Zu uchtsorten aufzuhalten (◘ Abb. 6.14b, rechtes Diagramm), aber dieser E ekt erwies sich nicht als signi kant. Insgesamt gesehen bleibt es also nach wie vor eine beträchtliche Herausforderung für Ökologen, die evolutionären Ein üsse von interspezi scher Konkurrenz direkt aufzuzeigen.

6.3 Interspezifische Konkurrenz und die Struktur von Lebensgemeinschaften

Interspezi sche Konkurrenz kann also bewirken, die Nischen von in Coexistenz lebenden Konkurrenten voneinander getrennt zu halten (▶ Abschn. 6.2) oder diese erst zu di erenzieren (▶ Abschn. 6.1). Wie können diese Krä e Ausdruck nden? Inwiefern kann interspezi sche Konkurrenz gestaltend auf die Zusammensetzung ganzer Lebensgemeinscha en einwirken und beein ussen, wer wo und mit wem lebt?

Limitierende Ressourcen und die Regulation der Diversität in Phytoplanktongemeinschaften

Greifen wir zunächst noch einmal die Frage der Coexistenz konkurrierender Phytoplanktonarten auf. Wie wir in ▶ Abschn. 6.1 gesehen haben, konnten unter Laborbedingungen zwei Arten von Kieselalgen (Diatomeen) mit zwei gemeinsam genutzten, limitierenden Ressourcen, Silikat und Phosphat, existieren. Tatsächlich sollte einer Hypothese zufolge in einem Ökosystem die Diversität coexistierender Arten proportional zur Anzahl der physiologisch limitierenden Ressourcen sein (Tilman 1982). Je mehr limitierende Ressourcen es gibt, desto mehr coexistierende Konkurrenz gibt es auch. Eine direkte Überprüfung dieser Hypothese erfolgte an drei Seen in der Yellowstone-Region im US-Bundesstatt Wyoming mithilfe eines Indexes der Artenvielfalt (Simpson-Index) des dort vorkommenden Phytoplanktons (Diatomeen und andere Spezies). Kommt eine dieser Arten alleine vor, ist dieser Index gleich 1. Wird die Biomasse einer Artengemeinscha sehr stark von einer einzigen Art dominiert, ist er nahe 1. Kommen zwei Arten in gleicher Biomasse vor, beträgt der Index 2 usw. Entsprechend der Hypothese sollte der Index direkt proportional zur Anzahl der wachstumslimitierenden Ressourcen zunehmen. Die räumlichen und zeitlichen Muster der Phytoplanktondiversität in den drei Seen für die Jahre 1996 und 1997 sind in ◘ Abb. 6.15a dargestellt.

Für das Wachstum des Phytoplanktons limitierende Ressourcen sind vor allem Sticksto , Phosphor, Silicium und Licht. Diese Parameter wurden zeitgleich jeweils in derselben Tiefe gemessen, in der auch die Phytoplanktonproben entnommen wurden. Dabei wurde festgehalten, wo und wann eine der potenziell limitierenden Ressourcen tatsächlich den Schwellenwert für das Wachstum des Phytoplanktons unterschritt. Übereinstimmend mit der Hypothese nahm die Artenvielfalt mit der Anzahl der Ressourcen auf physiologisch limitierendem Niveau zu (◘ Abb. 6.15b). Dies legt nahe, dass selbst in der ausgesprochen dynamischen Umwelt von Seen, in der die Bedingungen nur selten im Gleichgewicht sind, die Konkurrenz um Ressourcen eine wichtige Rolle spielt und die Lebensgemeinscha des Phytoplanktons kontinuierlich strukturiert. Es ist ermutigend, dass die Ergebnisse von Experimenten, die unter künstlichen Bedingungen im Labor durchgeführt wurden (▶ Abschn. 6.1.4), hier in den sehr viel komplexeren natürlichen Lebensräumen Widerhall nden. Andererseits sollten wir aber auch nicht vergessen: Diese Heterogenität des Lebensraums und das Fehlen von Gleichgewichten in natürlichen Systemen bedeuten, dass die Zahl der coexistierenden konkurrierenden Arten die Zahl der für sie

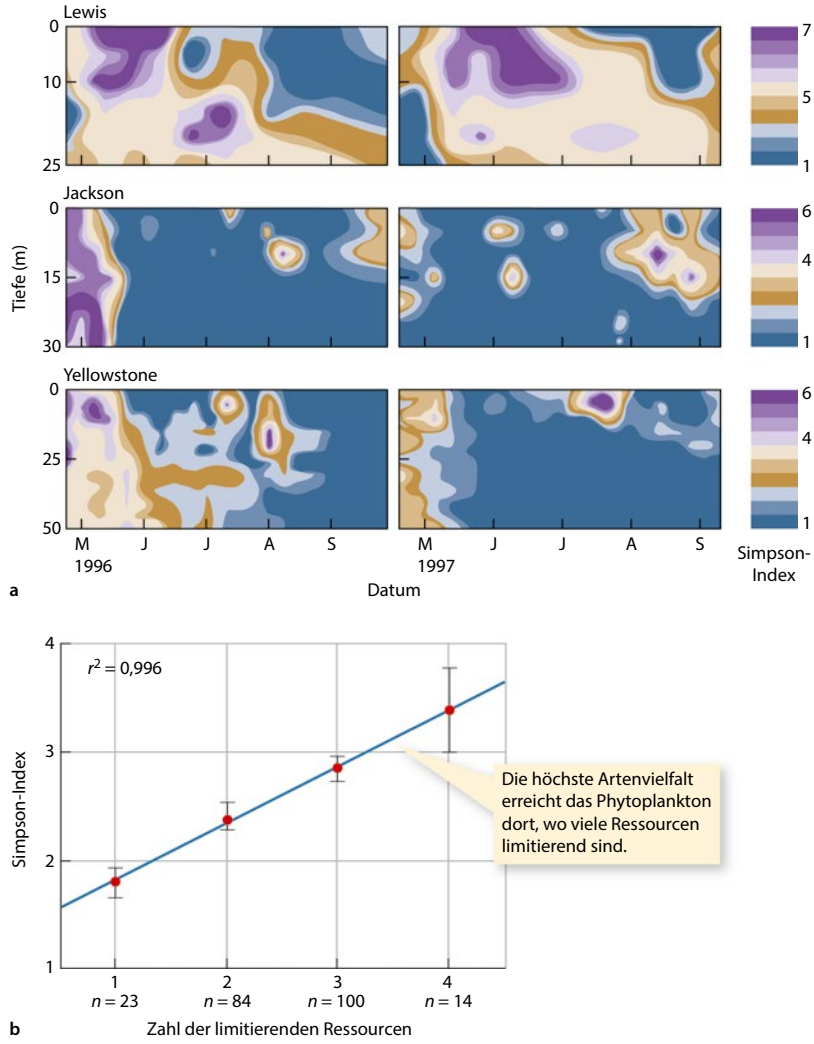


Abb. 6.15 **a** Diversität der Phytoplanktonarten (Simpson-Index) in unterschiedlichen Tiefen von drei Seen in der Yellowstone-Region in den Jahren 1996 und 1997. Violett zeigt eine hohe Artenvielfalt an, blau eine niedrige. **b** Phytoplanktondiversität in Proben aus (**a**) (Mittelwerte ± SE), aufgetragen gegen die Zahl der an der Stelle der Probennahme nachweislich limitierenden Ressourcen. Angegeben ist jeweils die Anzahl der Proben (*n*) für jede Klasse von limitierenden Ressourcen (mit freundlicher Genehmigung aus Interlandi und Kilham 2001)

verfügbaren unterschiedlichen Ressourcen durchaus übersteigen kann.

Nischenkomplementarität bei Anemonenfischen in Papua-Neuguinea

In der Region Madang in Papua-Neuguinea wurde der größte Artenreichtum an Anemonenfischen (neun Arten) und an Seeanemonen (zehn Arten), mit denen diese Fische in Symbiose leben, nachgewiesen. Offenbar bilden die Seeanemonen für die Fische insofern eine limitierende Ressource, als fast alle Anemonen von Fischen bewohnt sind und an einen neuen Standort verbrachte Seeanemonen sehr schnell wieder besiedelt werden. Zumeist wird aber jede einzelne Seeanemone nur von Individuen einer Anemonen schart besetzt, da die Bewohner ihre Anemone aggressiv gegen Eindringlinge verteidigen. Zwischen sehr unterschiedlich großen

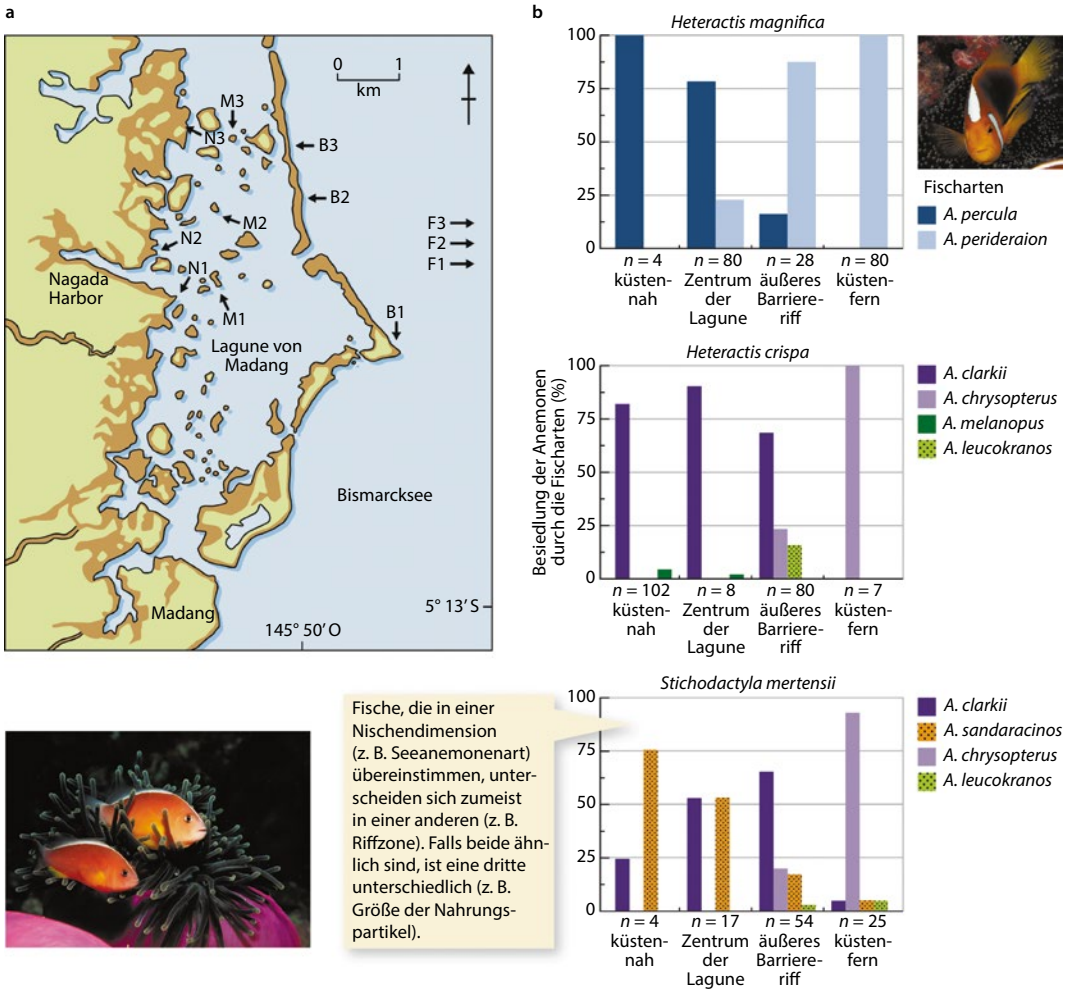


Abb. 6.16 **a** Die Karte zeigt die geografische Lage der Untersuchungsgebiete mit jeweils drei Replikaten in jeder der vier Zonen innerhalb und außerhalb der Lagune von Madang, Papua-Neuguinea. (N1–3 küstennah, Z1–3 im Zentrum der Lagune, B1–3 am äußeren Barriereriff, F1–3 küstenfern). Wasserflächen sind blau schattiert, Korallenriffe braun, Landflächen grün. **b** Prozentsatz von drei häufigen Seeanemonenarten (*Heteractis magnifica, H.crispa* und *Stichodactyla mertensii*), der in jeder der vier Zonen von verschiedenen Anemonenfischarten (*Amphiprion* sp., Artenschlüssel seitlich) bewohnt wurde. Die Anzahl der in jeder Zone untersuchten Seeanemonen ist jeweils durch *n* angegeben. Kleine Arten sind punktiert hervorgehoben (nach Elliott und Mariscal 2001, Foto rechts oben: © Superstock/Alamy, Foto links unten: © Reinhard Dirscherl/WaterFrame/Getty)

Anemonenfischen werden allerdings nur selten aggressive Interaktionen beobachtet – wahrscheinlich, weil sie verschieden große Nahrungspartikel bevorzugen. Wie Untersuchungen in vier Zonen (küstennah, im Zentrum der Lagune, am äußeren Barriereri und küstenfern, Abb. 6.16a) zeigten, war jede Anemonenfischart vor allem mit einer bestimmten Seeanemonenart vergesellscha et. Weiterhin zeigte jede eine charakteristische Vorliebe für eine bestimmte Zone (Abb. 6.16b). Entscheidend war jedoch: Die Fischarten, die mit derselben Seeanemonenart assoziiert waren, lebten normalerweise in unterschiedlichen Zonen. Beispielsweise war die Seeanemone *Heteractis magni ca* (Prachtanemone) in der küstennahen Zone von *Amphiprion percula* (Echter Clownfisch) bewohnt, in der küstenfernen Zone von *A.perideraion* (Halsbandanemonensch). Zudem konnten kleine Anemonen scharten

wie *A.sandaracinos* (Oranger Anemonen sch) und *A.leucokranos* (Weißkäppchenanemonenfisch) zusammen mit einer größeren Art dieselbe Seeanemone bewohnen.

Zwei wichtige Punkte werden hier veranschaulicht. Erstens zeigen die Anemonen eine **Nischenkomplementarität** (engl. *niche complementarity*): Die Nischendi erenzierung in einer Artengemeinscha kann mehrere Nischendimensionen umfassen. Fischarten, die entlang der einen Dimension eine ähnliche Position einnehmen, unterscheiden sich zumeist entlang einer anderen Dimension, wie Seeanemonenart, Küstenzone oder Größe der Nahrungspartikel (die mit der Größe der Fische korreliert). Zweitens kann man die Fische als **Gilde** (engl. *guild*) betrachten: als Gruppe von Arten, welche dieselbe Ressourcenklasse ihrer Umwelt auf ähnliche Weise nutzen. Sofern interspezifische Konkurrenz eine Rolle bei der Strukturierung von Lebensgemeinscha en spielt, dann geschieht das wahrscheinlich so wie hier, indem sie innerhalb von Gilden wirkt und nicht auf eine zufällige Auswahl von Mitgliedern oder auf alle Mitglieder dieser Lebensgemeinscha .

Räumlich oder zeitlich getrennte Arten

Wie gesehen besteht in natürlichen Lebensgemeinscha en häu g, aber nicht zwangsläu g, ein Zusammenhang zwischen Nischendi erenzierung und der Coexistenz von Arten. Die Nischendi erenzierung kann durch Ressourcenau eilung oder unterschiedliche Nutzung von Ressourcen erfolgen. In vielen Fällen sind Ressourcen, die von ökologisch ähnlichen Arten genutzt werden, räumlich voneinander getrennt. Dann äußert sich eine unterschiedliche Ressourcennutzung entweder darin, dass verschiedene Mikrohabitate genutzt werden (indem verschiedene Fischarten beispielsweise ihre Nahrung in unterschiedlicher Wassertiefe nden), oder sogar in einer unterschiedlichen geogra schen Verbreitung. Alternativ können die verschiedenen Ressourcen auch zu unterschiedlichen Zeiten verfügbar sein. Zum Beispiel können sie zu verschiedenen Tages- oder Jahreszeiten zur Verfügung stehen. In solchen Fällen äußert sich die unterschiedliche Ressourcennutzung in einer zeitlichen Abgrenzung der Arten.

Eine Nischendi erenzierung kann aber auch auf Umweltbedingungen beruhen. Vielleicht nutzen zwei Arten genau die gleiche Ressource. Falls diese Fähigkeit aber von Umweltbedingungen beein usst wird (wie es zwangsläu g der Fall ist) und sie unterschiedlich auf diese Bedingungen reagieren, kann jede der Arten bei jeweils anderen Umweltbedingungen in der Konkurrenz überlegen sein. Auch dies kann sich in Form unterschiedlicher Mikrohabitate, in einer abweichenden geografischen Verbreitung oder in einer räumlichen Trennung äußern, je nachdem, ob die geeigneten Bedingungen in sehr kleinräumigem Maßstab, großräumig oder im Laufe der Zeit variieren.

Räumliche Abgrenzung bei Bäumen und Mykorrhizapilzen

Bei einer Untersuchung an elf Baumarten der Gattung *Macaranga* (Familie Euphorbiaceae) in Borneo zeigten sich au ällige Unterschiede in den Lichtansprüchen, von extrem lichtbedür igen bis zu stark schattentoleranten Arten. Die schattentoleranten Arten waren zudem kleiner, konnten im Unterwuchs wachsen, sich aber nur selten in gestörten Mikrohabitaten etablieren (z.B. *M.kingii* in Abb. 6.17) – im Gegensatz zu einigen der größeren, lichtbedür igen Arten, die als Pioniere große Lücken im Wald besiedeln (z.B. *M.gigantea*). Andere, mittelhohe Arten waren bei mittlerer Lichtintensität zu nden und können als Spezialisten für kleine Lücken aufgefasst werden (z.B. *M.trachophylla*). Die Arten unterschieden sich auch noch in einem zweiten Nischengradienten: Manche Arten wuchsen häufiger auf lehmhaltigen Böden, andere eher auf sandigen (Abb. 6.17). Wie bei den Anemonen schen zeigten sich also auch hier Anzeichen für eine Nischenkomplementarität: Arten mit ähnlichem Lichtbedürfnis unterschieden sich bezüglich der von ihnen bevorzugten Bodenbescha enheit und umgekehrt. Zusätzlich äußerte sich diese Nischenaufteilung aber auch noch räumlich, teils durch horizontale Abgrenzung (Variation der Bodentypen und der Lichtintensität von Ort zu Ort), teils durch vertikale (Höhe im Kronendach, Tiefe des Wurzelteppichs).

Eine unterschiedliche Ressourcennutzung in der vertikalen räumlichen Ebene zeigte sich auch bei Pilzen (Ektomykorrhizapilze, ▶ Abschn. 8.3), die eng mit den Wurzeln von P anzen im Waldboden eines Waldes

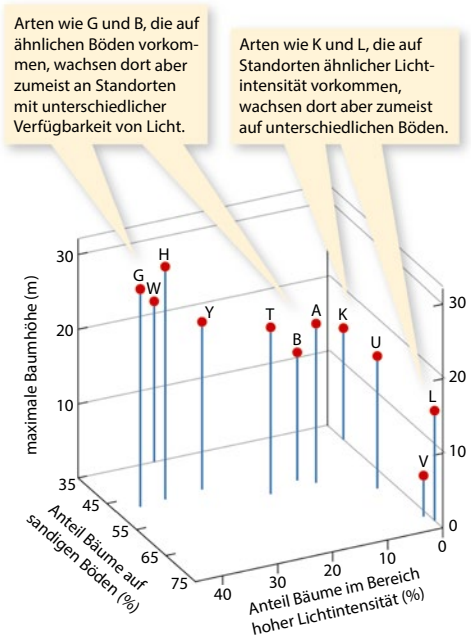


Abb. 6.17 Die dreidimensionale Verteilung von elf Arten der Baumgattung *Macaranga* in Borneo unter Berücksichtigung der maximalen Höhe sowie des jeweiligen Anteils an Stämmen in Bereichen mit hoher Lichtintensität und auf sandigen Böden. Jede Art ist durch einen einzelnen Buchstaben gekennzeichnet: G, *M.gigantea*; W, *M.winkleri*; H, *M.hosei*; Y, *M.hypoleuca*; B, *M.beccarina*; T, *M.triloba*; A, *M.trachyphylla*; V, *M.havilandii*; U, *M.hullettii*; L, *M.lamellate*; K, *M.kingii* (nach Davies et al. 1998)

aus Amerikanischen Rotkiefern (*Pinus resinosa*) vergesellscha et sind (Abb. 6.18). Seit einiger Zeit ist es möglich, mithilfe von DNA-Analysen die Verbreitung von Ektomykorrhizaarten in ihrem natürlichen Lebensraum zu untersuchen. Der Waldboden besteht aus einer gut entwickelten Streuschicht (L-Horizont, L für engl. *litter*, Streu) über einem durch Zersetzungsprozesse gekennzeichneten organischen Au agehorizont (O-Horizont). Darunter be ndet sich eine dünne mineralische Oberbodenschicht mit Humusanreicherung (A-Horizont) und darunter wiederum der mineralische Unterboden (B-Horizont). Von den 26 Arten, die mittels DNA-Analyse identi ziert wurden, waren einige größtenteils auf den L-Horizont beschränkt (Gruppe I in Abb. 6.18), andere auf den O-Horizont (Gruppe IV), den A-Horizont (Gruppe V) oder den B-Horizont (Gruppe VI). Die übrigen Arten verteilten sich unterschiedlich auf den (vertikalen) Raum. Diese Verteilung ließ sich aber nicht einfach auf eine einzelne Ressource oder einen bestimmten Umweltfaktor zurückführen, zweifellos gibt es davon jeweils mehrere, die mit den Bodenhorizonten variieren.

Zeitliche Abgrenzung bei Fangschrecken und Pflanzen der Tundra

Zeitlich versetzte Lebenszyklen bei Fangschrecken

Häu g sind Ressourcen zeitlich aufgeteilt, zu sehen beispielsweise an zeitlich versetzten Lebenszyklen im Laufe eines Jahres. Bemerkenswerterweise leben die beiden räuberischen Fangschreckenarten *Tenodera sinensis* (Große Chinesenmantis) und *Mantis religiosa* (Europäische Gottesanbeterin), die in vielen Teilen der Welt vorkommen, häufig in Coexistenz, etwa in Asien oder auch in Nordamerika (dort wurden beide Arten eingebürgert). Die Lebenszyklen der beiden Arten sind jeweils um zwei bis drei Wochen zeitlich versetzt. Um die Hypothese zu überprüfen, dass diese Asynchronität dazu dient, die interspezi - sche Konkurrenz der beiden Arten untereinander zu verringern, hat man in speziellen Außengehegen in replizierten Versuchen den Zeitpunkt des Schlüpfens experimentell synchronisiert (Hurd und Eisenberg 1990). In den Versuchen wurde *T.sinensis*, die normalerweise früher schlüp , nicht durch *M.religiosa* beeinträchtigt. Überlebensrate und Körpergröße von *M.religiosa* gingen jedoch zurück, wenn diese Art sich nicht normal zeitversetzt entwickeln konnte und so zur Konkurrenz mit *T.sinensis* gezwungen war.

Auch bei P anzen können Ressourcen zeitlich aufgeteilt sein. P anzen, die in der Tundra Alaskas unter Sticksto mangelbedingungen wachsen, unterscheiden sich beispielsweise darin, zu welchem Zeitpunkt und aus welcher Bodentiefe sie den Sticksto aufnehmen und in welcher chemischen Form der Sticksto vorliegen muss. McKane et al. (2002) wollten heraus n-den, inwiefern sich die tundraspezi schen Arten in der Aufnahme der verschiedenen Sticksto quellen unterscheiden, und beimp en dazu an zwei Zeitpunkten (24. Juni und 7. August) den Boden in zwei unterschiedlichen Tiefen (3 und 8 cm) mit drei verschiedenen

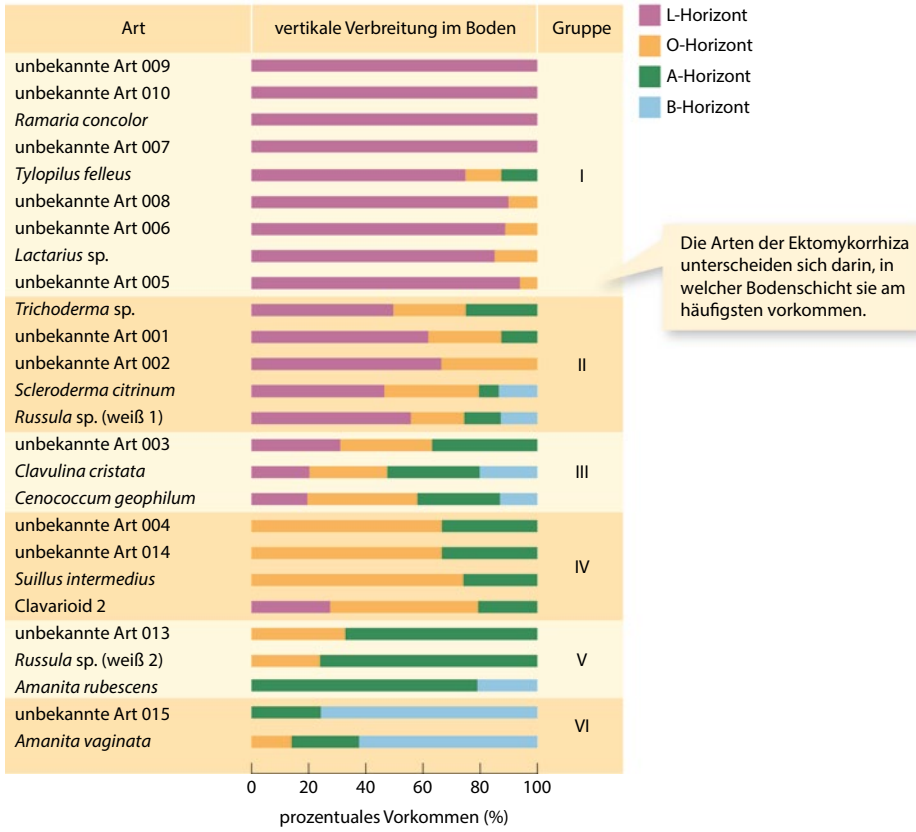


Abb. 6.18 Die vertikale räumliche Verteilung von 26 Arten von Ektomykorrhizapilzen im Boden eines Kiefernwaldes, ermittelt durch DNA-Analyse. Die meisten Arten wurden noch gar nicht offiziell benannt und sind daher hier mit einem Code gekennzeichnet. Die Diagramme der vertikalen Verbreitung zeigen an, in welchen Anteilen die Arten jeweils in den verschiedenen Bodenhorizonten vorkamen: L-Horizont (Streuschicht), O-Horizont (organische Auflageschicht), A-Horizont (mineralischer Oberboden) und B-Horizont (mineralischer Unterboden). Die Arten sind danach gruppiert, in welcher der Bodenschichten sie anteilsmäßig am häufigsten auftraten (nach Dickie et al. 2002)

Stickstoffverbindungen (Ammonium, Nitrat und Glycin), jeweils markiert mit dem seltenen Isotop ^{15}N. Sieben Tage nach der Beimpfung maßen sie die Konzentration an ^{15}N in fünf häu gen Tundrap anzenarten. Die fünf überprü en P anzenarten erwiesen sich als sehr di erenziert hinsichtlich der Nutzung der Sticksto quellen (Abb. 6.19). Das Scheidenwollgras (*Eriophorum vaginatum*) und die Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*) nutzten beide jeweils Glycin und Ammonium in Kombination, die Preiselbeere nahm davon aber mehr zu Beginn der Vegetationsperiode und aus geringerer Tiefe im Boden auf als das Scheidenwollgras. Der immergrüne strauchige Sumpfporst (*Ledum palustre*) und die Zwergbirke (*Betula nana*) nahmen vor allem Ammonium auf, der Sumpfporst aber vermehrt früh in der Vegetationsperiode, die Birke später. Der Starren Segge (*Carex bigelowii*) schließlich diente als einziger Art hauptsächlich Nitrat als Stickstofflieferant. In diesem Beispiel zeigt sich also eine Nischenkomplementarität in drei Nischendimensionen: Sticksto quelle, Bodentiefe und Zeit.

6.4 Welche Bedeutung hat interspezifische Konkurrenz in der Praxis?

Konkurrenten können einander ausschließen oder miteinander coexistieren, wenn ihre realisierten Nischen ökologisch signifikant differenziert sind

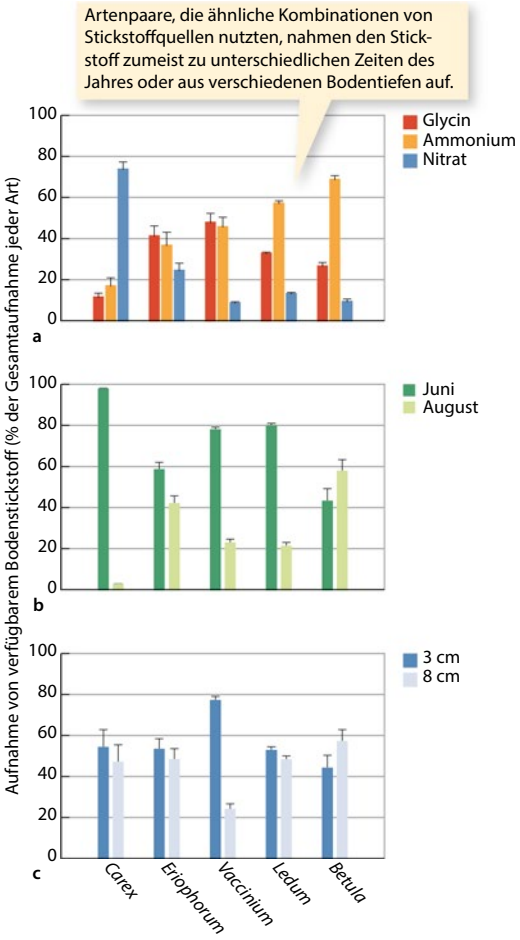


Abb. 6.19 Durchschnittliche Aufnahme von im Boden verfügbarem Stickstoff (Mittelwert ± SE), aufgeschlüsselt nach **a** Stickstoffverbindung, **b** Aufnahmezeitpunkt und **c** Bodentiefe, aus welcher der Stickstoff aufgenommen wurde. Untersucht wurden die fünf häufigsten Pflanzenarten der Wiesentundra in Alaska. Die Daten entsprechen dem prozentualen Anteil der gesamten Stickstoffaufnahme der jeweiligen Pflanzenart (nach McKane et al. 2002)

(► Abschn. 6.2). Andererseits übt interspezifische Konkurrenz unter Umständen auch keinen dieser Effekte aus, wenn die Heterogenität des Lebensraums verhindert, dass der durch Konkurrenz ausgelöste Prozess seinen „normalen" Verlauf nimmt (►Abschn. 6.1). Die Evolution kann dafür sorgen, dass sich die Nischen von Konkurrenten immer mehr auseinanderentwickeln, bis die Arten schließlich nicht mehr konkurrieren und stattdessen coexistieren (► Abschn. 6.1). Und all diese Kräfte können ihren Ausdruck auf der Ebene der Lebensgemeinschaft finden (► Abschn. 6.3). Darüber hinaus kann interspezifische Konkurrenz mitunter sehr im Fokus der Öffentlichkeit stehen, wenn sie sich direkt auf menschliche Aktivitäten auswirkt (► Exkurs 6.3). In diesem Sinn kann Konkurrenz zweifellos in der Praxis von Bedeutung sein.

Im Großen und Ganzen liegt die Bedeutung von interspezi scher Konkurrenz nicht in einer begrenzten Zahl von auffälligen Auswirkungen, sondern in einer Antwort auf die Frage: „Wie weit verbreitet sind die ökologischen und evolutionären Folgen interspezifischer Konkurrenz tatsächlich?" Diese Frage nehmen wir auf zweierlei Weise in Angriff. Zunächst fragen wir: „In welchem Umfang herrscht in natürlichen Lebensgemeinscha en aktuell Konkurrenz?" Um diese Frage zu beantworten, bedarf es experimenteller Eingri e in die Natur. Man muss beispielsweise eine Art aus einer Lebensgemeinscha entfernen oder eine andere hinzufügen und dann die Reaktionen der anderen Arten verfolgen. Doch selbst wenn gegenwärtig keine Konkurrenz herrscht, könnte Konkurrenz in der Vergangenheit daher trotzdem eine wesentliche Rolle für die Strukturierung von Lebensgemeinscha en gespielt haben. Als zweite Aufgabe gilt es, zwischen interspezi scher Konkurrenz (in der Vergangenheit oder der Gegenwart) und „reinem Zufall" (Arten unterscheiden sich nicht infolge interspezi scher Konkurrenz, sondern weil sie ganz einfach verschiedene Arten sind) zu differenzieren. In der Natur beobachtete Muster kann man dahingehend analysieren, ob sie stichhaltige Hinweise für eine Rolle der Konkurrenz liefern oder auch andere Interpretationen zulassen.

Das Vorherrschen gegenwärtiger Konkurrenz

Bei einer Bestandsaufnahme der publizierten Studien über Konkurrenz deutet sich an, dass gegenwärtige Konkurrenz weit verbreitet ist …

Im Laufe der Jahre wurden mehrfach Bestandsaufnahmen der bisherigen Freilanduntersuchungen über interspezifische Konkurrenz durchgeführt. Zwei der ersten und zugleich einflussreichsten

Exkurs 6.3 Aktueller ÖKOnflikt

Konkurrenz in Aktion

Wenn exotische Pflanzenarten in einen neuen Lebensraum eingeführt werden, ob unabsichtlich oder gezielt, erweisen sie sich dort bisweilen als außerordentlich konkurrenzstark, sodass viele heimische Arten darunter leiden.

Manche der Fremdarten haben sogar noch weiter reichende Konsequenzen für die heimischen Ökosysteme. Der folgende Zeitungsartikel von Beth Daley, erschienen am 27. Juni 2011 in der *Contra Costa Times*, befasst sich mit Grasarten, die in die Mojavewüste im Südwesten der Vereinigten Staaten vorgedrungen sind. Diese Zuwanderer verdrängen nicht nur heimische Wildblumen, sondern haben auch das Feuerregime auf dramatische Weise verändert.



(© Raymond Gehman/Getty Images)

Von Beth Daley, *Contra Costa Times* vom 27. Juni 2001[1]

Invasive Gräser gefährden die Wüste durch die Ausbreitung von Feuern

Die Neuankömmlinge verdrängen heimische Pflanzen und liefern Nahrung für ehedem nur selten auftretende Feuer, die dieses empfindliche Ökosystem schwer schädigen können.
Auf einer Hochebene in der Mojavewüste stehen vereinzelt verkohlte Kreosotbüsche – als klägliche Überreste des wahrscheinlich ersten Feuers in diesem Gebiet seit mehr als 1000 Jahren.
Obschon Wüsten heiß und trocken sind, besteht in ihnen normalerweise keine große Brandgefahr, weil die spärliche Vegetation kaum brennbares Material bereitstellt und Flammen sich daher kaum ausbreiten können.

Aber unter den rußgeschwärzten Zweigen der Kreosotbüsche ist die Ursache des Feuers, das hier vor sieben Jahren tobte, schon wieder nachgewachsen: Leicht entflammbare Gräser füllen die Freiflächen zwischen den heimischen Sträuchern und bilden die Lunte für die Ausbreitung des nächsten Feuers. Mehrere 10.000 ha standen in den letzten Jahrzehnten in der Mojavewüste und in anderen Wüsten im Südwesten in Flammen. Genährt wurden die Feuer durch die Mittelmeertrespe, die Dachtrespe und den Saharasenf, kleine Gräser und Kräuter, die schneller wieder nachwachsen als sämtliche einheimischen Arten, aber eigentlich gar nicht hierher gehören.
… Die Gräser wurden vor mehr als hundert Jahren von Eurasien nach Amerika eingeschleppt und haben dort keine natürlichen Feinde. Deshalb kann kaum etwas ihre Ausbreitung auf den kahlen Wüstenböden aufhalten. Ist die natürliche Vegetation eines Gebiets erst einmal durch ein oder mehrere Feuern vernichtet worden, entwickelt sich sogar noch ein dichterer Bewuchs aus diesen Gräsern und verdrängt nicht selten heimische Wildblumen und Sträucher.
…„Diese Gräser könnten in kurzer Zeit das gesamte Antlitz der Mojavewüste verändern", meint William Schlesinger von der Duke University, der die Mojavewüste mehr als 25 Jahre lang erforscht hat. Als er in den 1970er-Jahren mit seinen Forschungen begann, gab es zwar diese Gräser bereits in der Mojavewüste, aber weite Gebiete waren von ihnen noch unberührt. „Inzwischen", so sagt er, „wachsen diese Gräser praktisch überall und werden bald Dichten erreichen, die hoch genug sind, um massiven Feuern Nahrung zu bieten." „Dieses

1 Alle Rechte bei © *Contra Costa Times*, Walnut Creek, Kalifornien, Weiterveröffentlichung nur mit Genehmigung gestattet.

Problem ist alles andere als leicht zu lösen", fügt er hinzu.
… Trotz der rauen Bedingungen blühen in der Wüste regelmäßig Wildblumen in allen Regenbogenfarben. Nach heftigen Regenfällen ist der Boden oft von einem Blütenteppich übersät. Wüstentiere wie Zebraschwanzleguane, Klapperschlangen, Gopherschildkröten und Kängururatten (Taschenspringer) können lange Zeit ohne Wasser auskommen und ertragen die Sonne. Die harmlos aussehenden Gräser gefährden jedoch all diese Arten, weil sie Wildblumen unterdrücken und Rückzugsorte und Nahrung vernichten, auf die diese Tiere angewiesen sind.
… Esque [vom US Geological Survey] sperrte zwölf Versuchsflächen ab und brannte davon 1999 sechs ab, um zu verfolgen, wie rasch sich die invasiven Arten dort wieder ansiedeln. Das Ergebnis verdeutlichte jedoch lediglich die Unberechenbarkeit der Wüste: Im ersten Jahr behauptete sich die invasive Mittelmeertrespe, aber in diesem Jahr kamen die heimischen Wildblumen mit Macht zurück.
…„Was hier passiert," so Esque,„lässt sich nicht einfach in Schwarz und Weiß unterteilen. Wir wissen nicht, ob wir es hier mit Coexistenz oder Konkurrenz zu tun haben."

- *Einige Leute haben vorgeschlagen, Schafe in die Wüste zu bringen, damit diese die invasiven Gräser abweiden. Halten Sie das für eine sinnvolle Idee? Welche zusätzlichen Informationen würden Ihnen helfen, eine Entscheidung zu treffen?*
- Wie der Wissenschaftler vom US Geological Survey feststellte, verdrängte die Mittelmeertrespe offenbar im einen Jahr die heimischen Blumen, im darauffolgenden hingegen nicht. Zählen Sie einige Faktoren auf, die zu dem anderen Ausgang dieser Konkurrenzsituation beigetragen haben könnten.

wurden im Jahr 1983 von Schoener und von Connell publiziert. Schoener analysierte die Ergebnisse sämtlicher experimenteller Studien, die er nden konnte – insgesamt 164. Relativ unterrepräsentiert waren Untersuchungen an Süßwasserorganismen und bei den Studien an Land solche an phytophagen (p anzenfressenden) Insekten. Sämtliche Schlussfolgerungen waren daher zwangsläu g in gewissem Umfang dadurch eingeschränkt, was sich die Ökologen als Studienobjekte ausgesucht hatten. Dennoch stellte Schoener fest, dass etwa 90 % der Studien das Vorhandensein interspezi - scher Konkurrenz nachwiesen. Selbst wenn er sich bei seiner Betrachtung auf kleinere Artengruppen (davon gab es insgesamt 390) beschränkte statt auf die gesamten Studien, die mehrere Artengruppen umfassen konnten, fand er bei 76 % zumindest bisweilen Konkurrenze ekte. Connels Übersichtsstudie (1983) war weniger umfangreich angelegt als die Schoeners. Sie umfasste 72 Studien, in denen es um 527 Experimente an 215 Arten ging. Interspezi sche Konkurrenz konnte in den meisten Untersuchungen, bei mehr als der Häl e der Arten und bei ungefähr 40 % der Experimente nachgewiesen werden. Eine spätere Übersichtsuntersuchung bediente sich fortschrittlicherer Analyseformen (Metaanalyse) zahlreicher ganz unterschiedlicher Studien und gelangte dabei im Wesentlichen zu ähnlichen Schlüssen (Gurevitch et al. 1992).

… aber bei diesen Übersichtsuntersuchungen wird die wahre Häufigkeit von Konkurrenz bisweilen zu hoch eingeschätzt

Insgesamt gesehen scheinen diese Übersichtsuntersuchungen eindeutig zu zeigen, dass aktive interspezi sche Konkurrenz gegenwärtig weit verbreitet ist. Connell fand jedoch auch heraus, dass in Studien an nur einem Artenpaar fast immer interspezifische Konkurrenz in Erscheinung trat, während bei Untersuchungen an mehreren Arten die Nachweise merklich zurückgingen (von mehr als 90 % auf weniger als 50 %). Dies ist zum Teil darauf zurückzuführen, dass viele Artenpaare genau deshalb als Untersuchungsobjekte ausgesucht wurden, weil man eine Konkurrenz zwischen ihnen vermutete. Wird dagegen keine Konkurrenz gefunden, wird darüber schon gar nicht erst berichtet. Das Vorherrschen von Konkurrenz anhand solcher Studien zu beurteilen ist ungefähr so, als würde man die Häu gkeit ausschweifenden Lebensstils bei Geistlichen aus Berichten in der Boulevardpresse ableiten. Wahrscheinlich wird die Häu- gkeit von Konkurrenz durch die Ergebnisse solcher Übersichtsuntersuchungen in unbekanntem Umfang zu hoch eingeschätzt.

Nichtsdestotrotz lieferten selbst Übersichtsuntersuchungen von Studien an Organismengruppen, die zumeist als wenig von Konkurrenz beein usst gelten, Hinweise auf interspezi sche

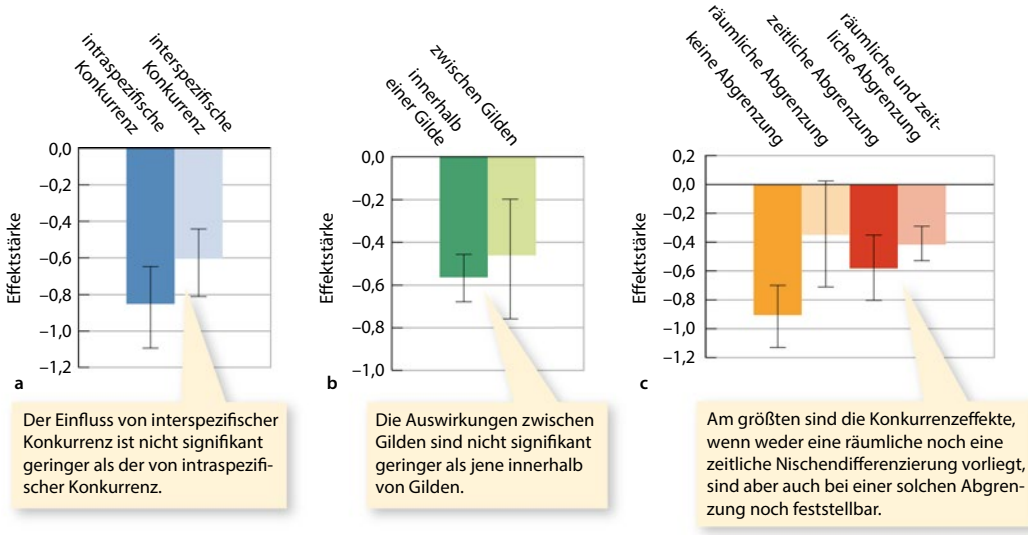


Abb. 6.20 Ergebnisse einer Metaanalyse von Freilanduntersuchungen zu interspezifischer Konkurrenz zwischen phytophagen Insekten. Die Effektstärke ist ein quantitatives Maß für die negativen Auswirkungen von Konkurrenz auf eine Reihe von Merkmalen für biologische Fitness (wie Größe, Überlebensrate, Fruchtbarkeit usw.) im Verhältnis zu einer konkurrenzfreien Kontrolle. Eine Effektstärke von 0,5 kann als moderat angesehen werden, eine von 0,8 als stark. Die Balken geben 95 %-Konfidenzintervalle an. **a** Vergleich der Einflüsse von intra- und interspezifischer Konkurrenz. **b** Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz innerhalb von und zwischen Gilden. **c** Die Effekte von interspezifischer Konkurrenz mit bzw. ohne räumliche und/oder zeitliche Nischendifferenzierung (nach Kaplan und Denno 2007)

Konkurrenz. Insbesondere phytophage (p anzenfressende) Insekten wurden in der Vergangenheit häu g als Beispiel für eine Gruppe angeführt, in der die Krä e interspezi scher Konkurrenz nur schwach wirken. Doch von 333 Wechselbeziehungen in 145 experimentellen Untersuchungen, welche den Kriterien bezüglich Exaktheit und Versuchsanordnung genügten, um sie in eine Metaanalyse aufzunehmen, deuteten 205 (62 %) auf ein Vorhandensein von interspezi scher Konkurrenz hin (Kaplan und Denno 2007). Betrachtete man darüber hinaus jene Fälle, die einen Vergleich erlaubten, so waren die Auswirkungen interspezi scher Konkurrenz zwar geringer, aber nicht signi kant geringer als die von intraspezi scher Konkurrenz (Abb. 6.20a). Und auch die Konkurrenz zwischen Arten verschiedener Gilden war zwar weniger häu g, aber ebenfalls nicht signi kant, als die zwischen Arten derselben Gilde (Abb. 6.20b). Weiterhin aufschlussreich war, dass Konkurrenze ekte dann am stärksten in Erscheinung traten, wenn es zwischen den Arten weder eine räumliche noch eine zeitliche Abgrenzung gab. Feststellbar waren sie aber auch dann, wenn ihre Nischen auf eine dieser Weisen oder auch in beiden di erenziert waren (Abb. 6.20c). Schließlich zeigte sich noch bei den 231 Konkurrenzbeziehungen, bei denen sich das mit Bestimmtheit sagen ließ, folgendes Ergebnis: 30 davon waren das Resultat einer direkten Interferenz zwischen konkurrierenden Individuen. 47 der Konkurrenzbeziehungen resultierten aus einer übermäßigen Nutzung der p anzlichen Nahrung, wodurch den konkurrierenden Arten eine geringere Menge dieser Ressource zur Verfügung stand. Aber 116 Beziehungen waren eine indirekte Folge der übermäßigen Nutzung, wodurch die Qualität der für andere Arten verfügbaren Nahrung sank.

Insgesamt betrachtet wurde also in Studien an einer ganzen Reihe von Organismen gegenwärtig stattfindende interspezifische Konkurrenz nachgewiesen. Sie resultiert aus ganz unterschiedlichen Formen von Wechselbeziehungen und ist selbst zwischen Gilden noch nachweisbar oder wenn eine räumliche und/oder zeitliche Nischendi erenzierung vorliegt.

Konkurrenz oder reiner Zufall?

Tendenziell werden Unterschiede zwischen den Nischen coexistierender Arten häufig als Bestätigung dafür angeführt, welche Bedeutung interspezifischer Konkurrenz zukommt. Die Theorie der interspezifischen Konkurrenz besagt jedoch nicht einfach nur, dass die Nischen konkurrierender Arten di erieren, sondern dass sie sich stärker unterscheiden, als man nach dem Zufallsprinzip erwarten würde. Will man die Rolle der interspezi schen Konkurrenz rigoros beleuchten, muss man somit die folgende Frage angehen: „Unterscheidet sich das beobachtete Muster, selbst wenn es anscheinend Konkurrenz impliziert, signi kant von Mustern, die in der Lebensgemeinscha auch dann entstehen könnten, wenn es keinerlei Wechselwirkungen zwischen den Arten gäbe?“ Diese Frage war die treibende Kra für Analysen, in denen es um einen Vergleich realer Lebensgemeinscha en mit sogenannten **Nullmodellen** (engl. *null models*) oder neutralen Modellen geht. Zugrunde liegt die Idee, dass die Daten umgeordnet werden in eine Form (das Nullmodell), die wiedergibt, wie diese Daten in Abwesenheit von interspezi scher Konkurrenz aussähen. Sofern die tatsächlichen Daten dann statistisch signi kant vom Nullmodell abweichen, kann man daraus mit einiger Sicherheit die Wirkung von interspezi scher Konkurrenz ableiten. Nullmodellanalysen stellen somit den Versuch eines mehr generalisierten Ansatzes wissenscha licher Forschung dar, nämlich Nullhypothesen zu erstellen und zu überprüfen.

Nischendifferenzierung, morphologische Differenzierung und negativ assoziierte Verbreitung

Dieser Ansatz wurde auf drei unterschiedliche Vorhersagen angewendet, wie eine durch interspezifische Konkurrenz strukturierte Lebensgemeinschaft aussehen sollte: (i) potenzielle Konkurrenten, die in einer solchen Gemeinschaft in Coexistenz leben, sollten eine Nischendifferenzierung zeigen, (ii) diese Nischendifferenzierung wird sich häufig als morphologische Differenzierung manifestieren und (iii) potenzielle Konkurrenten ohne oder nur mit geringer Nischendifferenzierung sollten nicht in einer Lebensgemeinschaft coexistieren können, jede Art sollte tendenziell nur dort vorkommen, wo die andere fehlt (negativ assoziierte Verbreitung). Die Anwendung von Nullmodellen auf die Struktur von Lebensgemeinschaften – das heißt die Rekonstruktion von natürlichen Gemeinschaften unter Beseitigung der interspezifischen Konkurrenz –gelang bislang noch nicht zur Zufriedenheit aller Ökologen. Eine kurze Betrachtung einer der ersten Untersuchungen der Nischendifferenzierung in Artengemeinschaften von Echsen verdeutlicht das Grundprinzip und das Potenzial eines solchen Nullmodells (► Exkurs 6.4). In diesen Echsengemeinschaften sind die Nischen stärker differenziert, als alleine nach dem Zufallsprinzip zu erwarten. Dies spricht dafür, dass interspezifische Konkurrenz offenbar eine gewichtige Rolle für die Struktur der Artengemeinschaft spielt.

Exkurs 6.4 Quantitative Aspekte

Nullmodelle für Artengemeinschaften von Echsen

Lawlor (1980) untersuchte die unterschiedliche Ressourcennutzung in zehn Lebensgemeinschaften nordamerikanischer Echsen aus jeweils vier bis neun verschiedenen Arten. Für jede der Gemeinschaften wurden Schätzwerte ermittelt, welche Mengen Nahrung aus 20 verschiedenen Kategorien jede Art jeweils aufnimmt. Diese Muster der Ressourcennutzung ermöglichten es, für jedes Artenpaar einer Lebensgemeinschaft einen Index der **Ressourcenüberlappung** (engl. *resource use overlap*) zu berechnen. Dieser variierte zwischen 0 (keine gemeinsamen Nahrungskategorien) und 1 (vollkommene Übereinstimmung in den Anteilen der verschiedenen Nahrungskategorien bei einem Artenpaar). Jede Lebensgemeinschaft konnte so durch einen einzigen Wert charakterisiert werden: die berechnete mittlere Ressourcenüberlappung (engl. *mean resource overlap*) für alle vorkommenden Artenpaare.



Mojavefransenfuß (*Uma scoparia*), eine Wüstenechse aus dem Südwesten der Vereinigten Staaten (© Dan Suzio/Getty Images Inc.)

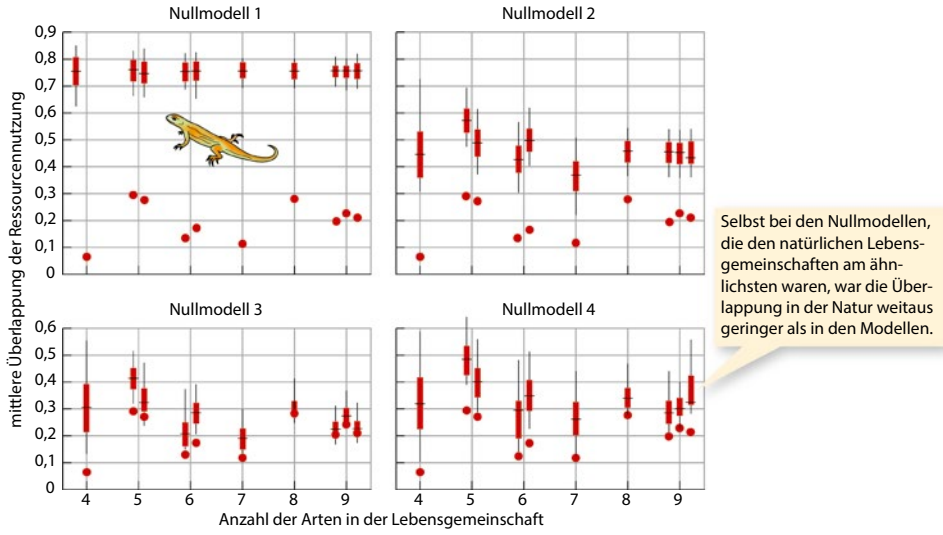


Abb. 6.21 Die Indizes für die durchschnittliche Überlappung der Ressourcennutzung von zehn Lebensgemeinschaften nordamerikanischer Echsenarten sind als gefüllte Kreise dargestellt. Diese können jeweils mit dem Mittel (horizontale Linien), der Standardabweichung (vertikale Rechtecke) und der Spannbreite (vertikale Linien) der Durchschnittswerte für die Überlappung einer entsprechenden Zusammenstellung randomisiert erzeugter Lebensgemeinschaften verglichen werden. Die randomisierten Konstrukte lieferten vier unterschiedliche Nullmodelle: Bei Nullmodell 1 blieb die Struktur der ursprünglichen Lebensgemeinschaft am wenigsten erhalten, bei Nullmodell 4 am besten (weitere Erläuterungen im Exkurstext) (nach Lawlor 1980)

Daraufhin wurde eine Reihe von Nullmodellen für diese Artengemeinschaften erstellt. Insgesamt gab es vier Typen. Beim ersten Typ blieb die ursprüngliche Struktur der Lebensgemeinschaft nur in minimalem Umfang erhalten. Erhalten blieb nur die ursprüngliche Zahl der Arten und Ressourcenkategorien. Darüber hinaus wurden den Arten vollständig randomisiert Nahrungspräferenzen zugeordnet, sodass viel weniger Arten Nahrung bestimmter Kategorien völlig ignorierten als in der realen Lebensgemeinschaft. Dadurch wurden die Arten zumeist ganz anders kategorisiert, als nähmen sie ein viel breiteres Nahrungsspektrum zu sich, als tatsächlich in der Natur der Fall ist. Infolgedessen wäre auch eine stärkere Überlappung der Nahrungsspektren von Artenpaaren zu erwarten. Das andere Extrem bildete der vierte Typ: Hierbei blieb die ursprüngliche Struktur der Lebensgemeinschaft weitgehend erhalten. Wenn eine Art Nahrung einer bestimmten Kategorie verschmähte, dann blieb dies auch im Modell so, aber in den Kategorien der aufgenommenen Nahrung wurden die Präferenzen nach dem Zufallsprinzip neu zugewiesen. Diese Nullmodelle wurden anschließend mit den realen Daten hinsichtlich der Überlappung der Ressourcennutzung verglichen. Sollte Konkurrenz eine signifikante Kraft für die Struktur einer Lebensgemeinschaft sein, dann sollte die Überlappung der Ressourcennutzung in den realen Gemeinschaften geringer sein – und zwar statistisch signifikant geringer –, als von den Nullmodellen vorhergesagt.
Wie sich zeigte (Abb. 6.21), war in allen Lebensgemeinschaften und für alle vier Nullmodelle die durchschnittliche Überlappung des Modells stärker als in der realen Artengemeinschaft beobachtet – und zwar in fast allen Fällen statistisch signifikant. Die festgestellte geringe Überlappung der Ressourcennutzung in diesen Gemeinschaften von Echsenarten legt somit nahe, dass die Nischen stärker differenziert sind, als rein nach dem Zufallsprinzip zu erwarten ist, und dass interspezifische Konkurrenz eine wesentliche Rolle für die Struktur dieser Lebensgemeinschaften spielt.

Sofern sich die Nischendi erenzierung in einer morphologischen Merkmalsverschiebung manifestiert, ist zu erwarten, dass entsprechend der Au rennung der Nischen unter den Arten einer einzelnen Gilde morphologische Unterschiede zutage treten. Ein Beispiel hierfür betri vier Arten fossiler Brachiopoden (Armfüßer, die ähnlich aussehen wie Muscheln) aus der Gruppe der Strophomeniden. Den Fossilfunden nach zu schließen haben diese vier Spezies (der insgesamt 74 Strophomenidenarten in der Fossilfauna) in Coexistenz gelebt. Vergleicht man diese vier Spezies, so ergibt sich ein konstantes Körperlängenverhältnis (größte Art, nächstgrößte Art usw.) von etwa 1,5 (Abb. 6.22). Als man jedoch aus der kompletten Fossilfauna 100.000 Mal zufällig je vier Arten herauszog und anhand dieser Vierergruppen die Größenverhältnisse der Arten zur jeweils nächstgrößeren oder -kleineren Art berechnete, ergab sich in den meisten Fällen ein viel geringeres Verhältnis. Die Nullhypothese, dass die beobachteten Größenverhältnisse durch zufällig selektierte Taxa entstanden sein könnten, wurde verworfen ($p < 0{,}03$; Hermonyian et al. 2002). Die Arten unterschieden sich morphologisch viel stärker voneinander, als per Zufall zu erwarten. Dies stützte die Vorstellung, dass Konkurrenz eine Schlüsselfunktion für die Strukturierung dieser Gemeinscha gehabt hat.

Der Ansatz des Nullmodells lässt sich auch auf Unterschiede in der Verbreitung anwenden. Dazu vergleicht man die Muster des gemeinsamen Vorkommens von zwei Arten an einer Reihe von Orten damit, was bei rein zufälliger Verbreitung zu erwarten wäre. Sofern man in großem Umfang negativ assoziierte Verbreitungen feststellt (entweder kommt die eine oder die andere Art vor, aber nicht beide zusammen), so steht dies in Einklang damit, dass Konkurrenz eine Rolle bei der Strukturierung der Lebensgemeinscha spielt. Es wurde eine ganze Reihe solcher Untersuchungen durchgeführt und Gotelli und McCabe (2002) haben alle, die sie nden konnten – insgesamt 96 Datensätze –, einer Metaanalyse unterzogen. Für jeden der realen Datensätze wurde ein sogenannter Schachbrettwert *C* (engl. *checkerboard score*) berechnet. Dieser ist am höchsten, wenn jedes Artenpaar einer Lebensgemeinscha ein perfektes Schachbrett bildet: Die Orte sind entweder schwarz oder weiß (entweder kommt nur die eine oder nur die andere Art vor, nie beide gemeinsam). Der geringste Wert ergibt sich, wenn bei sämtlichen Artenpaaren die Spezies stets gemeinsam vorkommen. Als Nächstes wurden 1000

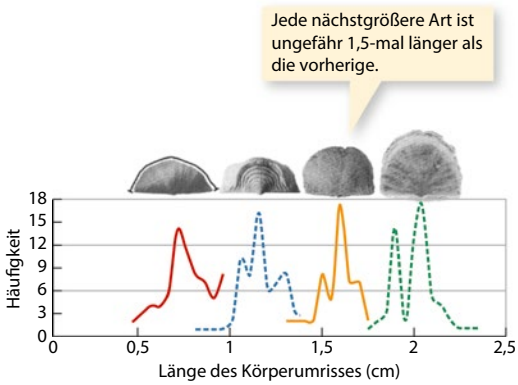


Abb. 6.22 Verteilung der Körperumrisslänge von Brachiopoden der Gruppe der Strophomeniden bei Stichproben von vier coexistierenden Arten, die in marinen Sedimenten aus dem oberen Ordovizium (ca. 448–438 Mio. Jahre vor heute) in Indiana, USA, gefunden wurden. Die dargestellten Arten sind – von links nach rechts mit Angabe ihrer mittleren Länge in cm: *Eochonetes clarksvillensis* (2,2 cm), *Leptaena richmondensis* (3,3 cm), *Strophomena planumbona* (4,9 cm) und *Rafinesquina alternata* (7,7 cm) (nach Hermoyian et al. 2002)

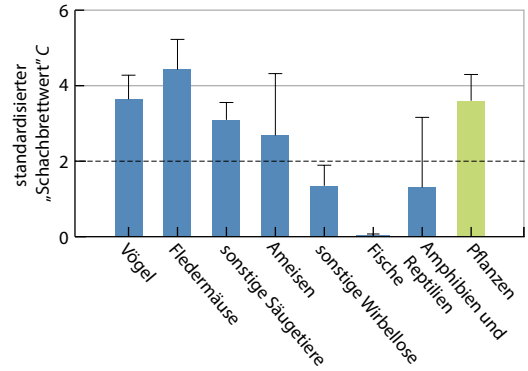


Abb. 6.23 Eine Analyse von Datensätzen zur Verbreitung von Arten an verschiedenen Orten, sortiert nach der taxonomischen Gruppe (Mittelwert ± SE). Nachgewiesen werden sollte damit ein Übermaß an negativen Assoziationen, gemessen mittels des standardisierten Schachbrettwerts (s.Text). Ein Wert von 0 bedeutet, dass die beobachtete Verbreitung und die des Nullmodells tendenziell nicht voneinander abweichen. Größere Werte als 2 bedeuten, dass die beobachteten Verbreitungen für diese taxonomische Gruppe signifikant eher schachbrettartig sind als die durch die Nullmodelle erzeugten (nach Gotelli und McCabe 2002)

6

randomisierte Versionen jedes Datensatzes simuliert und dafür jeweils *C* berechnet. Anschließend konnte man die beobachteten *C*-Werte für die einzelnen Datensätze mit denen der jeweiligen Simulationen vergleichen. Die Nullhypothese lautete, dass der beobachtete Wert gleich dem Mittelwert der Simulationen sein sollte. Weicht ein beobachteter Wert mehr als zwei Standardabweichungen von diesem Mittelwert ab, bedeutet dies demnach eine signi kant negative Assoziation zwischen den Arten dieses Datensatzes. Die Ergebnisse sind sortiert nach taxonomischen Gruppen in Abb. 6.23 dargestellt. Es wurde ein signi kantes Übermaß an negativen Assoziationen für Pflanzen, Vögel, Fledermäuse, andere Säugetiere und Ameisen festgestellt, nicht signi kant war es hingegen bei anderen Wirbellosen (mit Ausnahme der Ameisen), Fischen, Amphibien und Reptilien. Konkurrenz spielt also häu g, aber nicht immer eine Rolle.

Ein derartiges Muster – manchmal bestätigt sich der Ein uss der Konkurrenz, manchmal nicht – lässt sich als generelle Schlussfolgerung aus dem Ansatz der Nullmodelle ziehen. Wie sollten wir das beurteilen? Grundsätzlich ist die Zielsetzung dieses Ansatzes zweifellos sinnvoll. Er fokussiert die Gedanken der Wissencha ler und verhindert, dass sie vorschnell Schlüsse ziehen. Insofern ist er von Bedeutung, weil er uns vor der Versuchung bewahrt, in einer Lebensgemeinscha Konkurrenz zu erkennen, nur weil wir danach suchen. Andererseits kann dieser Ansatz niemals eingehende Erkenntnisse über die Ökologie der betre enden Art unter natürlichen Bedingungen oder manipulative Experimente ersetzen, bei denen man versucht, durch künstliche Erhöhung oder Verringerung der Abundanz von Arten Konkurrenz nachzuweisen. Wie so viele andere Ansätze können auch Nullmodelle nur einen Teil der Untersuchungsmöglichkeiten darstellen, um die Ökologie von Lebensgemeinscha en zu erforschen.

Zusammenfassung

Ökologische Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz

Das wesentliche Merkmal interspezifischer Konkurrenz ist, dass die Individuen einer Art durch eine geringere Fruchtbarkeit, eine niedrigere Überlebensrate oder ein verringertes

Wachstum beeinträchtigt sind, weil die Individuen einer anderen Art Ressourcen übermäßig nutzen oder mit ihnen in Wechselwirkung treten (Interferenz). Unter einer fundamentalen Nische versteht man die Kombination von Umweltbedingungen und Ressourcen, die es einer Art ermöglicht zu existieren, wenn man sie isoliert von anderen Arten betrachtet. Ihre realisierte Nische ist dagegen die Kombination von Umweltbedingungen und Ressourcen, die es einer Art gestattet, in Anwesenheit anderer Arten zu leben, die ihre Existenz beeinträchtigen könnten – insbesondere in Gegenwart interspezifischer Konkurrenten. Das Konkurrenzausschlussprinzip besagt, dass die Coexistenz von zwei konkurrierenden Arten in einer stabilen Umwelt aus der Differenzierung ihrer realisierten Nischen resultiert. Lebensräume sind gewöhnlich heterogen aus günstigen und ungünstigen Habitaten zusammengesetzt. Oft sind die einzelnen Habitatfragmente nur vorübergehend verfügbar, treten zu unvorhersehbaren Zeiten und an unvorhersehbaren Orten auf. Unter solchen variablen Bedingungen kann Konkurrenz nur selten ihren erwarteten Verlauf nehmen.

Evolutionäre Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz

Auch wenn Arten gegenwärtig vielleicht nicht mehr konkurrieren, könnten ihre Vorfahren in der Vergangenheit Konkurrenten gewesen sein. Erwartungsgemäß sollten Arten Eigenschaften entwickelt haben, die gewährleisten, dass sie weniger oder überhaupt nicht mehr mit Vertretern anderer Arten in Konkurrenz stehen. In Coexistenz lebende heutige Konkurrenten und coexistierende Arten, die durch ihre Evolution Konkurrenz vermieden haben, können – zumindest oberflächlich betrachtet – gleich aussehen. Evolutionäre Einflüsse von interspezifischer Konkurrenz lassen sich unmöglich nachweisen. Durch eingehende Untersuchungen konnten jedoch bisweilen Muster aufgedeckt werden, die nur schwer auf andere Weise erklärbar sind.

Interspezifische Konkurrenz und die Struktur von Lebensgemeinschaften

Interspezifische Konkurrenz beeinflusst die Struktur von Lebensgemeinschaften, indem sie auf Gilden einwirkt – Gruppen von Arten, die Ressourcen derselben Klasse auf ähnliche Weise nutzen. Eine Nischenkomplementarität lässt sich in manchen Lebensgemeinschaften feststellen, in denen sich coexistierende Arten, welche entlang einer Nischendimension eine ähnliche Position einnehmen, tendenziell in einer anderen Dimension unterscheiden. Eine Nischendifferenzierung kann durch unterschiedliche Ressourcennutzung oder auf der Grundlage von Umweltbedingungen erfolgen. Sie drückt sich entweder in einer unterschiedlichen Nutzung von Mikrohabitaten oder in einer abweichenden geografischen Verbreitung oder zeitlichen Separation aus.

Welche Bedeutung hat interspezifische Konkurrenz in der Praxis?

Übersichtsuntersuchungen von publizierten Studien zur Konkurrenz deuten darauf hin, dass gegenwärtig stattfindende Konkurrenz weit verbreitet ist. Allerdings wird die wahre Häufigkeit durch solche Studien in unbekanntem Ausmaß überschätzt. Nach der Theorie der interspezifischen Konkurrenz sollten die Nischen konkurrierender Arten eher gleichmäßig als zufällig im Nischenraum verteilt sein. Infolgedessen sollten diese Spezies morphologisch unterschiedlicher sein, als nach dem Zufallsprinzip zu erwarten, und die Konkurrenten sollten in ihrer Verbreitung negativ assoziiert sein. Um herauszufinden, wie die Struktur einer Lebensgemeinschaft ohne interspezifische Konkurrenz aussähe, hat man Nullmodelle entwickelt. Reale Lebensgemeinschaften sind bisweilen so strukturiert, dass es schwerfällt, den Einfluss von Konkurrenz zu bestreiten.

Aufgaben zur Wiederholung

1. In einigen Experimenten zu interspezifischer Konkurrenz wurde sowohl die Populationsdichte der involvierten Arten als

auch deren Einfluss auf Ressourcen überprüft. Warum ist es sinnvoll, beides zu erforschen?
2. Interspezifische Konkurrenz kann aus der Ausbeutung von Ressourcen oder durch direkte Interferenz resultieren. Nennen Sie für beides jeweils ein Beispiel und vergleichen Sie die Konsequenzen für die beteiligten Arten.
3. Definieren Sie, was man unter einer fundamentalen und einer realisierten Nische versteht. Inwiefern können diese Konzepte dazu beitragen, die Auswirkungen von Konkurrenz besser zu verstehen?
4. Erklären Sie anhand je eines Beispiels aus dem Tier- und Pflanzenreich, wie zwei Arten in Coexistenz leben können, indem sie verschiedene Ressourcen auf einem so niedrigen Level halten, dass die andere Art diese nicht mehr effektiv nutzen kann.
5. Erläutern Sie, wie es die Heterogenität des Lebensraums einem offensichtlich schwachen Konkurrenten ermöglichen kann, in Coexistenz mit einer Art zu leben, von der man annehmen müsste, dass sie ihn verdrängt.
6. Geben Sie jeweils ein Beispiel für eine Nischendifferenzierung an, die auf physiologischen oder morphologischen Eigenschaften oder Verhaltensmerkmalen coexistierender Arten beruht. Wie könnten diese Unterschiede entstanden sein?
7. Definieren Sie den Begriff „Nischenkomplementarität" und erklären Sie anhand eines Beispiels, wie dieses Konzept dazu beitragen könnte, die Coexistenz vieler Arten in einer Lebensgemeinschaft zu begründen.

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Definieren Sie das Konkurrenzausschlussprinzip. Ist es eine plausible Schlussfolgerung, dass dieses Prinzip wirksam ist, wenn wir coexistierende Arten mit unterschiedlichen Nischen vorfinden?
2. Was ist mit dem „Geist der Konkurrenz in der Vergangenheit" gemeint? Warum ist es nicht möglich, einen evolutionären Einfluss von interspezifischer Konkurrenz nachzuweisen?
3. Diskutieren Sie die Vor- und Nachteile des Einsatzes von Nullmodellen, wenn man beurteilen möchte, welche Auswirkungen Konkurrenz auf die Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft hat.

Prädation, Weidegang und Krankheiten

7.1 Was verstehen wir unter Prädation? – 234

7.2 Biologische Fitness und Abundanz der Beuteorganismen – 235

7.3 Die Feinheiten der Prädation – 239

7.4 Verhalten von Prädatoren: Nahrungssuche und Übertragung von Parasiten – 246

7.5 Prädation und Populationsdynamik – 252

7.6 Prädation und die Struktur von Lebensgemeinschaften – 265

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- die Unterschiede zwischen „echten" Prädatoren, Weidegängern und Parasiten aufzeigen können.
- erklären können, wie sich Prädation je nach Prädatortyp nachteilig auf die Beuteindividuen und ihre Populationen auswirkt.
- die Feinheiten der Prädation beschreiben können, darunter auch die Fähigkeit der Beuteorganismen, die Prädation zu kompensieren.
- ausführen können, welchen Wert das Konzept des optimalen Nahrungserwerbs für die Analyse der Beuteauswahl der Prädatoren hat.
- erläutern können, warum Prädatoren und ihre Beuteorganismen dazu neigen, Populationszyklen zu durchlaufen, und welchen abschwächenden Einfluss der Crowding-Effekt und eine heterogene Verbreitung haben.
- einige der Konsequenzen der Prädation für die Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften darlegen können.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_7

Jedes Lebewesen ist entweder Konsument anderer Lebewesen oder wird selbst von anderen Lebewesen konsumiert – oder auch beides, wie es bei den meisten Tieren der Fall ist. Die Beziehungen zwischen Konsumenten und ihren Beuteorganismen zu begreifen, ist eine unabdingbare Voraussetzung, wenn wir die Struktur und Dynamik von Populationen und Lebensgemeinschaften verstehen möchten.

7.1 Was verstehen wir unter Prädation?

Prädator: ein Begriff, der mehr umfasst, als man vielleicht vermutet

Nach einem Beispiel für einen Prädator oder Räuber gefragt, werden die meisten Menschen spontan mit ziemlicher Sicherheit so etwas wie „Löwe“, „Tiger“ oder „Eisbär“ nennen – auf jeden Fall ein großes, gefährliches Tier, dessen Angriff für seine Beute sofort tödlich ist. Aus ökologischer Perspektive kann man jedes Lebewesen als **Prädator** (engl. *predator*) de nieren, das Teile anderer lebender Organismen oder ganze Organismen – seine **Beute** (engl. *prey*) oder **Wirte** (engl. *host*) – konsumiert und davon selbst pro tiert, den Beuteorganismen jedoch schadet, indem es negativ auf deren Wachstum, Fruchtbarkeit und Überlebensrate wirkt. Damit umfasst diese De nition nicht nur Löwen, Tiger und Konsorten, sondern sämtliche Organismen, die ihre Beute ganz oder teilweise konsumieren, aber auch jene, die lediglich Wachstum, Fruchtbarkeit und Überlebensrate ihrer Beute verringern. Nicht alle Prädatoren sind groß, aggressiv oder sofort tödlich – es müssen noch nicht einmal Tiere sein. Hier möchten wir all diese Konsumenten gemeinsam betrachten und uns klar machen, welche Rolle sie für die Struktur und Dynamik von ökologischen Systemen spielen.

Innerhalb der breit gefassten De nition können wir drei Haupttypen von Prädatoren unterscheiden:

- **„Echte“ Prädatoren oder Räuber**:
  - töten ihre Beute auf jeden Fall, und zwar mehr oder weniger sofort nach dem Angri
  - konsumieren im Laufe ihres Lebens einige oder viele Beuteorganismen

  Zu den echten Prädatoren gehören somit Löwen, Tiger und Eisbären, aber auch Spinnen, Bartenwale, die Plankton aus dem Meer ltern, Tierchen des Zooplanktons, welche Arten des Phytoplanktons konsumieren, samenfressende Vögel (jeder Samen repräsentiert einen einzelnen Organismus) und carnivore P anzen.
- **Weidegänger** (engl. *grazers*):
  - greifen im Laufe ihres Lebens einige oder viele Beuteorganismen an
  - konsumieren jeweils nur Teile ihrer Beuteindividuen
  - töten ihre Beute normalerweise nicht, zumindest nicht gleich

  Damit gehören Rinder, Schafe und Heuschrecken, aber beispielsweise auch blutsaugende Blutegel, die im Verlauf ihres Lebens von mehreren Wirbeltieren relativ kleine, unbedeutende Blutmahlzeiten aufnehmen, zu den Weidegängern.
- **Parasiten**:
  - konsumieren nur Teile ihrer Beuteorganismen, die gewöhnlich als Wirte bezeichnet werden
  - töten ihre Wirtsorganismen in der Regel nicht, zumindest nicht gleich
  - greifen im Laufe ihres Lebens nur sehr wenige Wirtsindividuen an, mit denen sie eine relativ enge Verbindung eingehen

  Zu den Parasiten gehören somit einige naheliegende Beispiele: tierische Parasiten wie Bandwürmer und pathogene Keime wie Tuberkulosebakterien, Krankheitserreger von P anzen wie das Tabakmosaikvirus, parasitische P anzen wie Misteln und die winzigen Gallwespen, die Gallen an Eichenblättern bilden; aber auch Blattläuse, die den P anzensa von einer oder sehr wenigen P anzen saugen und mit diesen eine sehr enge Beziehung eingehen, und selbst Raupen, die ihr gesamtes Leben auf einer einzigen Wirtsp anze verbringen, sind letztendlich Parasiten.

Parasitoide stellen die künstlich gezogenen Grenzen infrage

Diese Unterteilung in „echte“ Prädatoren, Weidegänger und Parasiten erfolgte – wie die meisten Kategorisierungen der lebenden Welt – größtenteils aus Gründen der Zweckmäßigkeit und gewiss nicht, weil jeder Organismus genau und ausschließlich in diese eine Kategorie passt. So hätten wir zum Beispiel noch als vierte Kategorie „Parasitoide“ hinzufügen können. Diese sind Nichtbiologen kaum bekannt, wurden von Ökologen aber sehr eingehend erforscht und sind von immenser Bedeutung bei der biologischen Bekämpfung von Schadinsekten (▶ Kap. 14). Zu den **Parasitoiden** (engl. *parasitoids*) gehören Zwei ügler (Diptera) und Haut ügler (Hymenoptera), die ihre Eier in die Larven anderer Insekten legen. Diese dienen den Larven der Parasitoide als Wirtstiere und werden von innen her aufgefressen. Da Parasitoide nur ein Wirtsindividuum befallen, das sie stets töten, stehen sie quasi zwischen den Kategorien „Parasiten“ und „echte Prädatoren“: Sie passen weder exakt in die eine noch in die andere und bestätigen damit, dass es eigentlich unmöglich ist, klare Grenzen zu ziehen.



Eine parasitoide Schlupfwespe legt ihre Eier mit ihrem langen Legestachel (Ovipositor) in die Larven anderer Insekten, die als Wirtstiere den geschlüpften Wespenlarven als Nahrung dienen (© Nigel Cattlin/Photo Researchers Inc.)

Trotz dieser Unterscheidungen werden wir in diesem Kapitel aus Gründen der Zweckmäßigkeit den Begri „Prädator“ als Überbegri für „echte“ Prädatoren, Weidegänger und Parasiten verwenden, aber auch Prädatoren im herkömmlichen Sinn als solche bezeichnen.

7.2 Biologische Fitness und Abundanz der Beuteorganismen

Prädatoren verringern die Fruchtbarkeit und/oder die Überlebenswahrscheinlichkeit einzelner Beuteorganismen

Die grundlegende Ähnlichkeit zwischen echten Prädatoren, Weidegängern und Parasiten besteht darin, dass sie durch die Nutzung ihrer Beute als Ressource für ihr eigenes Überleben, die Fruchtbarkeit oder Überlebenswahrscheinlichkeit einzelner Beuteindividuen mindern und dadurch die Abundanz der Beuteorganismen insgesamt verringern können. Die Auswirkungen von echten Prädatoren auf das Überleben ihrer Beuteindividuen braucht man kaum näher erläutern: Die Beute wird getötet. Die Ein üsse von Weidegängern und Parasiten sind meist subtiler, können aber ebenso tiefgreifend sein, wie die beiden folgenden Beispiele verdeutlichen.

Die Frühlingsplatterbse (*Lathyrus vernus*) wächst als langlebiges, perennierendes Wildkraut im Unterwuchs der Wälder in weiten Teilen Europas. Die im zeitigen Frühjahr unter der Streuschicht keimenden Triebe der Platterbse werden von Mollusken gefressen, vor allem von der Nacktschnecke *Arion fasciatus* (Gelbstreifige Wegschnecke). Wie sich diese Beweidung auf die Platterbsen auswirkt, wurde in Südostschweden untersucht: zum einen im Freiland durch einen direkten Vergleich von beweideten und nicht beweideten P anzen (Abb. 7.1a), zum anderen durch ein Experiment mit gezielten Eingri en. Hierbei verglich man Versuchs ächen, die nach Entfernen sämtlicher Schnecken mehrfach mit einem Molluskizid behandelt wurden, mit unveränderten Kontroll ächen (Abb. 7.1b). Die Ergebnisse aus dem Freiland und aus dem Experiment wiesen große Ähnlichkeiten auf. Die Beweidung beeinusste in gewissem Ausmaß das Überleben der P anzen sowie ihre Tendenz, eine Phase der Dormanz

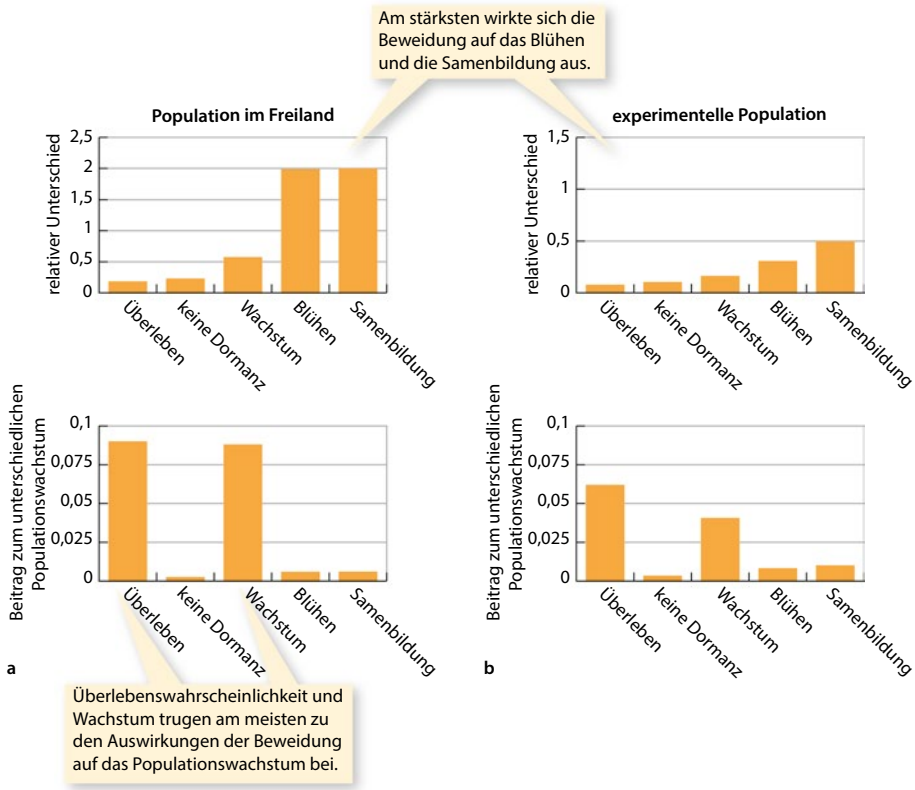


Abb. 7.1 Auswirkungen der Beweidung durch Mollusken, in diesem Fall Nacktschnecken, auf die Frühlingsplatterbse (*Lathyrus vernus*), eine perennierende krautige Pflanze. **a** Vergleich zwischen beweideten und unbeweideten Pflanzen in einer Population im Freiland. **b** Vergleich zwischen Versuchsflächen unter Ausschluss der Nacktschnecken und Kontrollflächen. In beiden Fällen zeigt das obere Diagramm den relativen Unterschied (den Unterschied zwischen unbeweideten und beweideten Pflanzen geteilt durch den Mittelwert) für eine Reihe von Eigenschaften der Pflanzen: Überleben etablierter Individuen bis zum nächsten Sommer, Anteil derer, die nicht für ein Jahr eine Dormanzphase einlegten, individuelles Wachstum (Größe im einen Jahr – Größe im vorherigen Jahr)/Größe im ersten Jahr), Anteil blühender Individuen und Anzahl der Samen pro Pflanze. Die unteren Diagramme zeigen, in welchem Ausmaß diese Eigenschaften jeweils zum Gesamteffekt der Beweidung auf das Populationswachstum beitrugen (nach Ehrlen 2003)

einzulegen (nach der Beweidung nicht mehr oberirdisch in Erscheinung zu treten). In der darau olgenden Saison wuchsen sie dann wieder ganz normal. Auch das Wachstum der P anzen wurde beein usst. Die au älligsten Konsequenzen einer Beweidung in einem frühen Entwicklungsstadium wurden jedoch erst viel später im Lebenszyklus o ensichtlich: Sie betrafen die Blüten- und Samenbildung. Und obwohl die E ekte hier so deutlich zutage traten, hatten sie nicht die stärksten Auswirkungen auf das Populationswachstum der Pflanzen insgesamt. Das liegt daran, dass die verschiedenen Prozesse selbst in sehr unterschiedlichem Ausmaß zum Populationswachstum beitragen. In dieser Hinsicht wirkte sich die Beweidung am gravierendsten auf das Überleben und das Wachstum aus (Abb. 7.1). Zweifellos kamen die Wirkungen der früh einsetzenden Beweidung im Verlauf der Vegetationsperiode auf komplexe Weise zum Tragen.

Die fruchtfressende Fliegenart *Philornis downsi* (Familie Muscidae) legt ihre Eier in die Nester von Vögeln. Die daraus schlüpfenden Larven leben parasitisch: Sie fressen die Haut der Nestlinge an und konsumieren deren Blut und andere

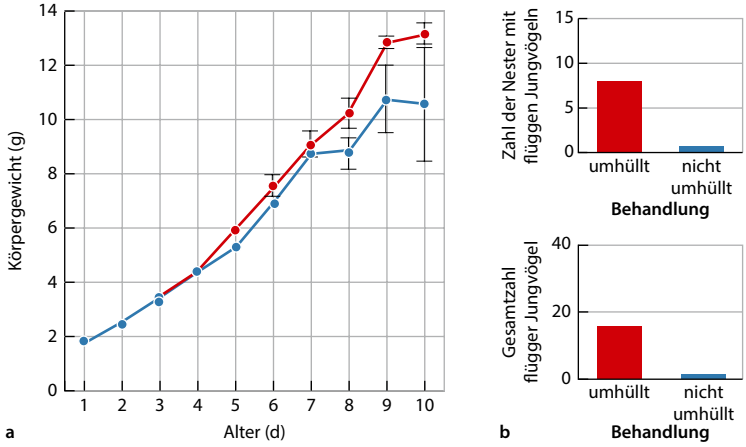


Abb. 7.2 Auswirkungen parasitierender Fliegenlarven auf den Mittelgrundfink (*Geospiza fortis*). **a** Nestlinge in Nestern, die zum Schutz vor Parasiten mit Nylon umhüllt waren (rot), wuchsen schneller als solche in nicht umhüllten Nestern (blau). Die Balken geben Standardfehler an. **b** Bei einer gleichen Anzahl umhüllter und nicht umhüllter Nester, wurden in mehr umhüllten Nestern Jungvögel flügge (oben; $p = 0{,}02$) und auch die Gesamtzahl flügger Jungvögel war in den umhüllten Nestern höher (unten; $p < 0{,}001$) (nach Koop et al. 2011)

Körper üssigkeiten. Im Jahr 1997 entdeckte man sie erstmals auf den Galapagosinseln, wo sie eine ganze Reihe von Vogelarten befallen, darunter neun Arten von Darwin nken. Eine davon, den Mittelgrundfink (*Geospiza fortis*), wählte man als Studienobjekt für Freilanduntersuchungen aus, mit denen man feststellen wollte, wie sich diese Parasiten auswirken. Dazu umhüllte man auf der Insel Santa Cruz 24 Nester dieser Vögel in baumförmigen Opuntien mit einem Nylonstoff, um zu verhindern, dass die Larven aus dem Nistmaterial auf die Nestlinge übergreifen können. 24 weitere nicht umhüllte Nester dienten als unveränderte Kontrolle. Das Umhüllen der Nester erwies sich allerdings nur teilweise als erfolgreich: In den umhüllten Nestern fanden sich rund 22 Larven von *P. downsi*, verglichen mit rund 37 in den nicht umhüllten Nestern. Dennoch zeigte dieses Experiment, dass sich der Parasitismus durch die Larven negativ auf die Nestlinge dieser Finken auswirkt. In den umhüllten Nestern wuchsen die Nestlinge schneller als in den nicht umhüllten (Abb. 7.2a). Außerdem wurden in den umhüllten Nestern mehr Vögel ügge als in den nicht umhüllten und die Gesamtzahl der üggen Jungvögel war in den umhüllten Nestern ebenfalls höher (Abb. 7.2b).

Nicht ganz so einfach lässt sich dagegen zeigen, dass eine Abnahme der Überlebensrate oder der Fruchtbarkeit von Beuteindividuen zu einem Abundanzrückgang der Beuteorganismen führt. Dazu müssen wir Beutepopulationen in An- und Abwesenheit von Prädatoren miteinander vergleichen können. Wie so oft in der Ökologie können wir in diesem Fall nicht einfach nur auf Beobachtungen bauen. Das geht nur durch Experimente. Diese müssen wir entweder selbst planen und durchführen oder wir müssen auf Experimente zurückgreifen, die quasi die Natur für uns durchführt. Abbildung 7.3 zeigt im Vergleich die Dynamik von Laborpopulationen der Dörrobstmotte (*Plodia interpunctella*), ein bedeutender Vorratsschädling, in Anwesenheit bzw. Abwesenheit der parasitoiden Schlupfwespe *Venturia canescens*. Lässt man die recht o ensichtlichen regelmäßigen Populationsschwankungen (Zyklen) der Dörrobstmotten und Schlupfwespen außer Acht, wird deutlich, dass die Schlupfwespe die Abundanz der Dörrobstmotte auf weniger als ein Zehntel der Abundanz in Abwesenheit der Schlupfwespe verringert hat (man beachte die logarithmische Skala des Diagramms).

Ein besonders anschauliches Beispiel dafür, welchen Einfluss Weidegänger haben können,

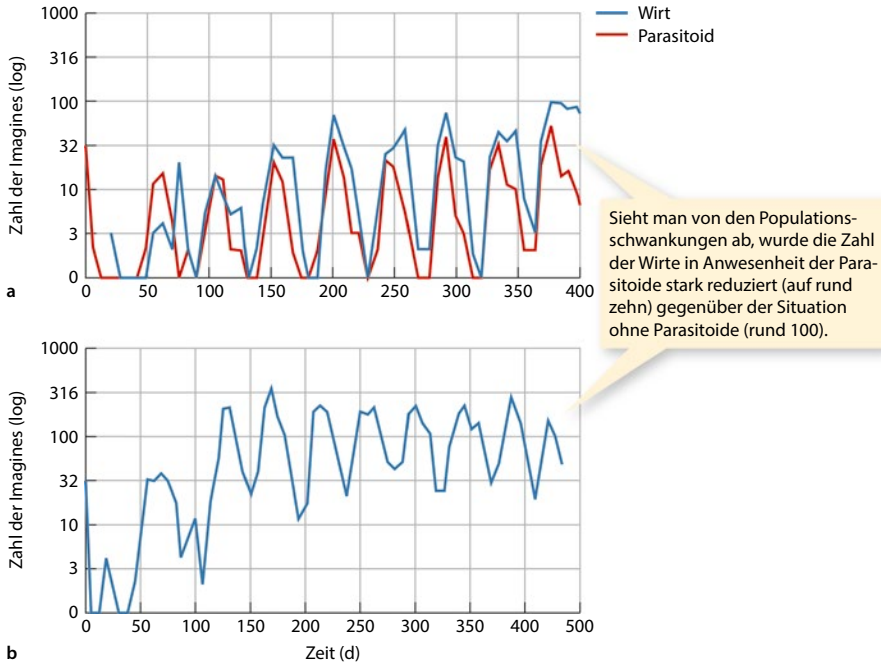
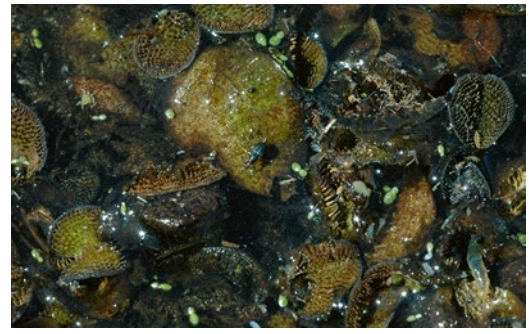


Abb. 7.3 Langfristige Populationsdynamik von Laborpopulationen eines Wirtsorganismus, der Dörrobstmotte (*Plodia interpunctella*), in Anwesenheit und Abwesenheit der parasitoiden Schlupfwespe *Venturia canescens*. **a** Wirt und Parasitoid. **b** Wirt ohne Parasitoid. Man beachte die logarithmische Skala der *y*-Achse (nach Begon et al. 1995)

lieferte ein „natürliches" Experiment: die Geschichte der Invasion des Lake Moondarra im Norden von Queensland, Australien, durch den Schwimmfarn *Salvinia molesta*, der ursprünglich aus Brasilien stammt. Im Jahr 1978 war der See völlig von Schwimmfarnen überwuchert, man schätzte das Frischgewicht auf ca. 50.000 t. Im natürlichen Lebensraum des Schwimmfarns in Brasilien kommt ein Rüsselkäfer der Gattung *Cyrtobagous* vor (s. Foto), der sich nachweislich ausschließlich von *Salvinia* ernährt. Deshalb wurden im Juni 1980 zur Bekämpfung des Schwimmfarns 1500 adulte Individuen dieser Käferart an einem Zu uss des Sees ausgesetzt und weitere im Januar 1981. Bereits im April 1981 war *Salvinia* in weiten Teilen des Sees deutlich zurückgegangen und ernährte mittlerweile eine Population von geschätzt 1 Mrd. Käfer. Im August 1981 war von dem Schwimmfarn nur noch weniger als 1 t übriggeblieben. Bei dieser Bekämpfung handelte es sich gewissermaßen um ein „kontrolliertes" Experiment, weil in anderen Seen der Region nach wie vor große Populationen von *Salvinia* vorkamen.



Mit dem nur 2 mm großen südamerikanischen Rüsselkäfer *Cyrtobagous salviniae* gelang die biologische Bekämpfung der Schwimmfarne (*Salvinia* spec.) in Australien, wo manche Gewässer dicht von diesen invasiven Pflanzen bedeckt waren (© Joseph LaForest, University of Georgia, Bugwood.org)

Prädatoren aller Art können einen Abundanzrückgang ihrer Beuteorganismen bewirken. Allerdings werden wir im weiteren Verlauf dieses Kapitels noch sehen, dass dies nicht zwingend der Fall ist.

7.3 Die Feinheiten der Prädation

Die Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Typen von Prädatoren näher zu betrachten, kann wichtige Erkenntnisse liefern. Anderseits sollten wir es jedoch nach Möglichkeit vermeiden, die Sache zu sehr zu vereinfachen, weil es bedeutende Unterschiede zwischen echten Prädatoren, Weidegängern und Parasiten gibt. Ebenso sollten wir nicht den Eindruck entstehen lassen, Prädation laufe stets nach dem simplen Schema ab: „Der Prädator tötet seine Beute und kommt damit der Produktion eigener Nachkommen einen Schritt näher."

Wechselwirkungen mit anderen Faktoren

Weidegänger und insbesondere Parasiten fügen ihren Beute- oder Wirtsorganismen häu g nicht dadurch Schaden zu, dass sie diese wie echte Prädatoren sofort töten, sondern indem sie diese verwundbarer für andere Formen der Mortalität machen. So können sich Weidegänger und Parasiten beispielsweise tiefgreifender auswirken, als es zunächst scheint, weil sie die Konkurrenzfähigkeit ihrer Opfer herabsetzten. Ein Beispiel dafür zeigt sich in den Salzmarschen im Süden von Kalifornien: Hier befällt die Teufeszwirn *Cuscuta salina* eine ganze Reihe anderer P anzen, darunter den Queller (*Salicornia* sp.) (Abb. 7.4). Queller ist zumeist die konkurrenzstärkste P anze in den Marschen, aber auch die bevorzugte Wirtsp anze des Teufelszwirns. Daher können wir die Verbreitung der P anzen in der Salzmarsch nur als Resultat der Wechselwirkung zwischen Konkurrenz und Parasitismus verstehen (Abb. 7.4).

Parasitenbefall oder Beweidung können Wirts- oder Beuteorganismen auch anfälliger für Prädation machen. Beispielsweise leiden die Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*) in Kanada (▶ Abschn. 7.5) unter dem Befall von Nematoden (Fadenwürmer) im Darm, in der Lunge und sogar in den Bändern der Gelenke. Im Rahmen eines groß angelegten Freilandexperiments wurden Schneeschuhhasen lebend gefangen und mit Markierungen versehen, um die Tiere individuell wiedererkennen zu können. Die Häl e der gefangenen Hasen wurde mit dem Medikament Ivermectin gegen den Nematodenbefall behandelt, die andere Hälfte diente als unbehandelte – in diesem Fall also parasitierte – Kontrolle. Ein Teil dieser Hasen wurde mit Funkhalsbändern ausgestattet, um sie verfolgen und schließlich ihre Todesursache ermitteln zu können. Ungefähr 95 % dieser Hasen elen Räubern wie Kojoten, Füchsen und verschiedenen Vogelarten zum Opfer. Angesichts dieser Prädation konnte man die Überlebensrate der parasitierten und nicht parasitierten Hasen vergleichen.

In drei von vier Durchläufen dieses Experiments zeigte sich kein Unterschied zwischen den beiden Gruppen (Abb. 7.5a), im vierten wurden von Parasiten befallene Hasen weitaus häu ger von Räubern erbeutet. Eine Erklärung für diese scheinbare Unvereinbarkeit der Ergebnisse lieferte ein weiteres Experiment, bei dem man den Hasen auf der Häl e der Versuchs ächen zusätzliche Nahrung anbot (Abb. 7.5b). Auch hier machte sich das Beseitigen der Parasiten alleine nicht bemerkbar hinsichtlich der Anfälligkeit gegenüber Prädatoren. Aber bei zusätzlichen Futtergaben waren die Hasen signi kant weniger anfällig, was sich nach Ausmerzen der Parasiten noch weiter verbesserte. Das soll uns daran erinnern, dass es vielfach von verschiedenen anderen Aspekten im Leben der Wirtstiere abhängt, wie stark Parasitenbefall sie beeinträchtigt.

Kompensationsreaktionen und Abwehrmechanismen der Beuteindividuen

Kompensatorische Reaktionen von Pflanzen

Die Auswirkungen von Parasiten und Weidegängern erweisen sich jedoch nicht immer als so gravierend, wie sie auf den ersten Blick erscheinen. Beispielsweise können einzelne P anzen die Auswirkungen von Herbivorie auf unterschiedlichste Weise kompensieren (Strauß und Agrawal 1999). Werden von einer P anze einige Blätter abgefressen, so kann dies

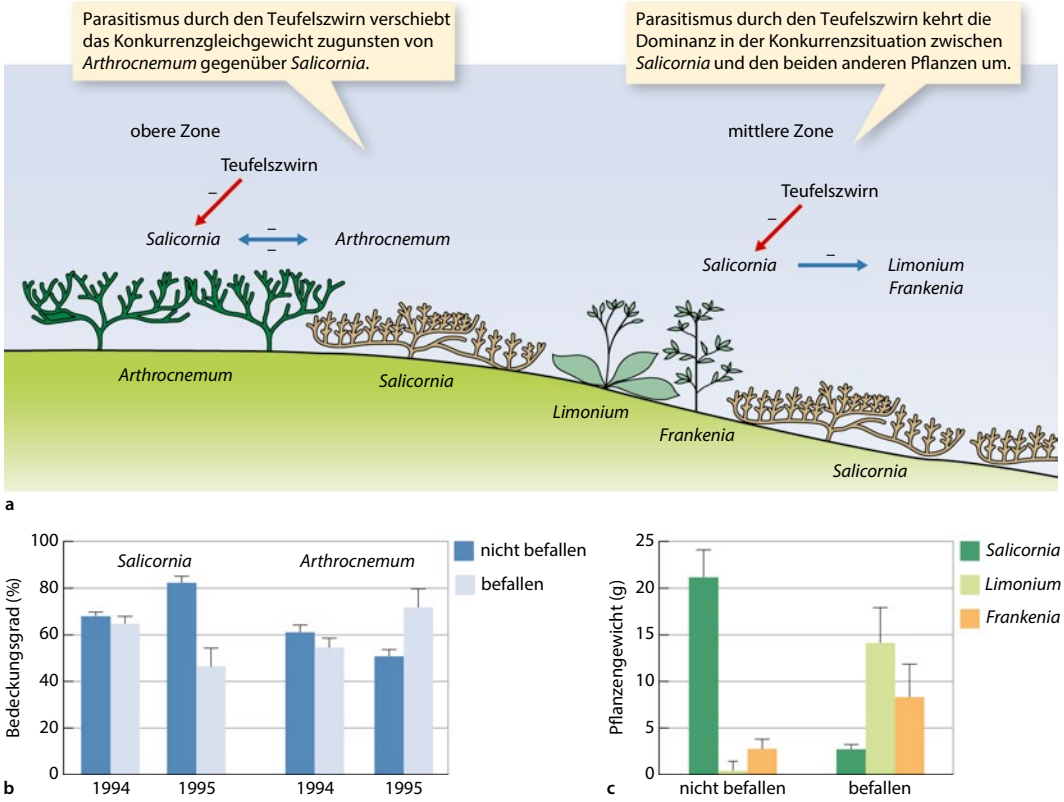


Abb. 7.4 Der Einfluss des Teufelszwirns *Cuscuta salina* auf die Konkurrenz zwischen Queller (*Salicornia* sp.) und anderen Pflanzenarten in einer Salzmarsch im Süden von Kalifornien. **a** Schematische Darstellung der wichtigsten Arten der Pflanzengemeinschaft in der oberen und mittleren Zone der Salzmarsch einschließlich der Wechselwirkungen zwischen diesen Spezies (rote Pfeile: Parasitismus, blaue Pfeile: Konkurrenz). Queller (die relativ niedrig wachsende Pflanze in der Abb.) wird am häufigsten vom Teufelszwirn (die selbst nicht in der Abb. dargestellt ist) befallen und durch diese beeinflusst. Ohne Befall durch den Teufelszwirn erweist sich Queller in der oberen Zone der Salzmarsch als starker und ebenbürtiger Konkurrent für *Arthrocnemum* (Gliedermelde) und dominiert in der unteren Zone der Marsch die Konkurrenz mit *Limonium* (Strandflieder) und *Frankenia*. Der Teufelszwirn kann dieses Konkurrenzgleichgewicht aber deutlich verschieben. **b** Im Laufe der Zeit nahm die Quellerpopulation auf den mit Teufelszwirn befallenen Flächen ab und die von *Arthrocnemum* zu. **c** Bei großflächiger Verbreitung unterdrückt der Teufelszwirn den Queller und begünstigt *Limonium* und *Frankenia* (nach Pennings und Callaway 2002)

den Schattenwurf auf andere Blätter verringern, wodurch wiederum die Photosyntheserate dieser Blätter ansteigen kann. Viele P anzen kompensieren Fraßschäden durch Herbivoren, indem sie auf gespeicherte Reserven zurückgreifen. Häu g wird ein Verlust der Blätter auch dadurch kompensiert, dass ansonsten dormante Knospen zur Entwicklung angeregt werden und wieder Blätter nachwachsen. Recht oft zeichnen sich die überlebenden Pflanzenteile in der Folge zudem durch eine verringerte Absterberate aus.

Beispielha konnte man die Kompensation von Herbivorie beim Feld-Kranzenzian (*Gentianella campestris*), einer zweijährigen (biennen) P anze, zeigen. Die Fraßschäden simulierte man durch Beschnitt der P anzen, wobei man etwa die Häl e der Biomasse entfernte (Abb. 7.6a). Die Kompensation zeigte sich darin, dass in der Folge die Fruchtbildung sogar anstieg (Abb. 7.6b). Dies war jedoch nur der Fall, wenn der Beschnitt zu jener Zeit erfolgte, in die P anzen normalerweise auch durch die Herbivoren geschädigt werden, nämlich zwischen dem

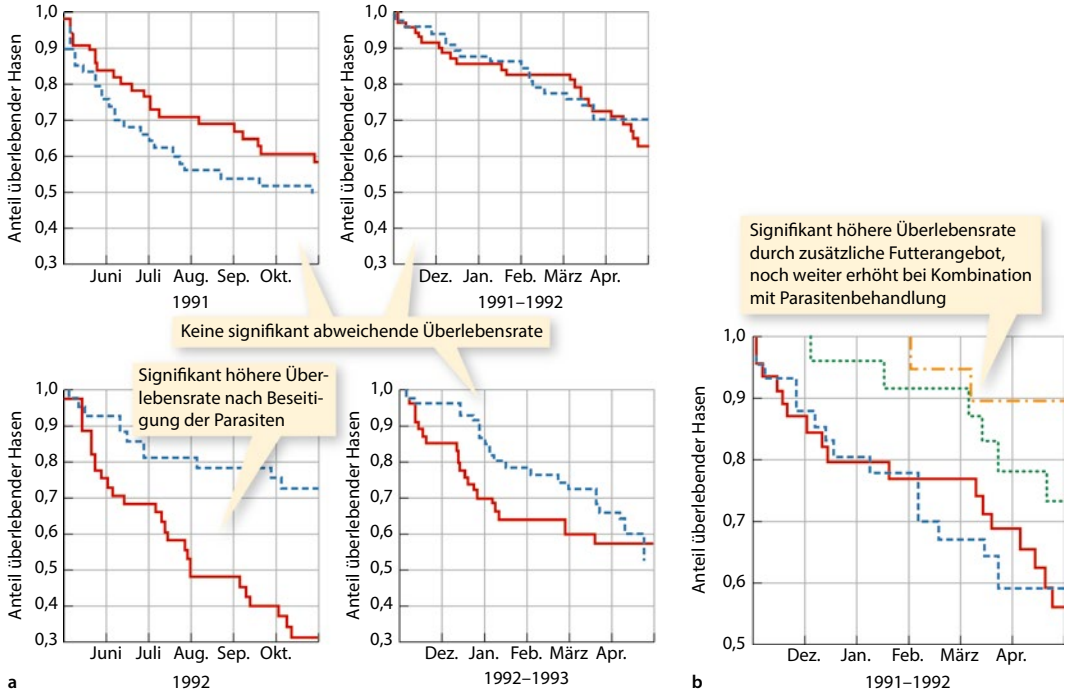


Abb. 7.5 **a** Vergleich der Überlebensrate von Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*), die gegen den Befall mit parasitischen Nematoden behandelt wurden (blaue gestrichelte Linie), und unbehandelten Hasen mit Parasiten (Kontrolle; rote durchgezogene Linie). Im Sommer 1992 stieg die Überlebensrate der behandelten Hasen signifikant, aber nicht in den drei anderen Versuchszeiträumen (für 95 % der Sterblichkeit war Prädation verantwortlich). **b** Als den Hasen im Winter 1991/1992 zusätzliches Futter angeboten wurde, erhöhte sich die Überlebensrate signifikant (grüne gepunktete Linie) im Vergleich zu den Kontrollen (rote durchgezogene Linie). Noch stärker stieg sie an, wenn zusätzlich auch noch die Nematoden ausgemerzt wurden (orangefarbene gestrichtelt-gepunktete Linie) (nach Murray et al. 1997)

12. und 20. Juli. Bei einem späteren Beschnitt produzierten die beschnittenen P anzen weniger Früchte als nicht beschnittene Kontrollp anzen, es war also keine Kompensation zu erkennen.

Abwehrreaktionen von Pflanzen

P anzen und Algen können auf Herbivorenfraß auch durch die Bildung oder verstärkte Produktion von Abwehrstrukturen oder chemischen Abwehrsto en reagieren. So erhöht sich beispielsweise nach Fraßschäden durch die Flache Strandschnecke (*Littorina obtusata*) beim Knotentang (*Ascophyllum nodosum*), eine Braunalge, ganz erheblich die Konzentration von Phlorotanninen (Abb. 7.7a). Diese halten die Schnecken von einer weiteren Beweidung ab. Das zeigte sich deutlich in einem Versuch: Bot man den Strandschnecken bereits angefressenen Knotentang an, so fraßen sie daran signifikant weniger als an Knotentang, an dem zuvor noch keine Schnecken gefressen hatten (Abb. 7.7b). Es dauert recht lange, bis solche induzierten Reaktionen ihre Wirkung zeigen, aber dennoch können sie ziemlich e ektiv weitere Schäden begrenzen, etwa wenn die Schnecken wie im vorliegenden Fall lange Zeit auf derselbe Alge bleiben und von ihr fressen oder wenn später andere Schnecken dort fressen wollen als die Verursacher der Reaktion. Interessanterweise löste ein einfacher Beschnitt des Knotentangs nicht die gleichen Reaktionen aus.

Die Strandschnecken in Abb. 7.7 sind durch die Reaktion der Algen beeinträchtigt (sie fressen weniger), die Algen profitieren, weil weniger von ihnen gefressen wird. Diesen Vorteil zu erlangen,

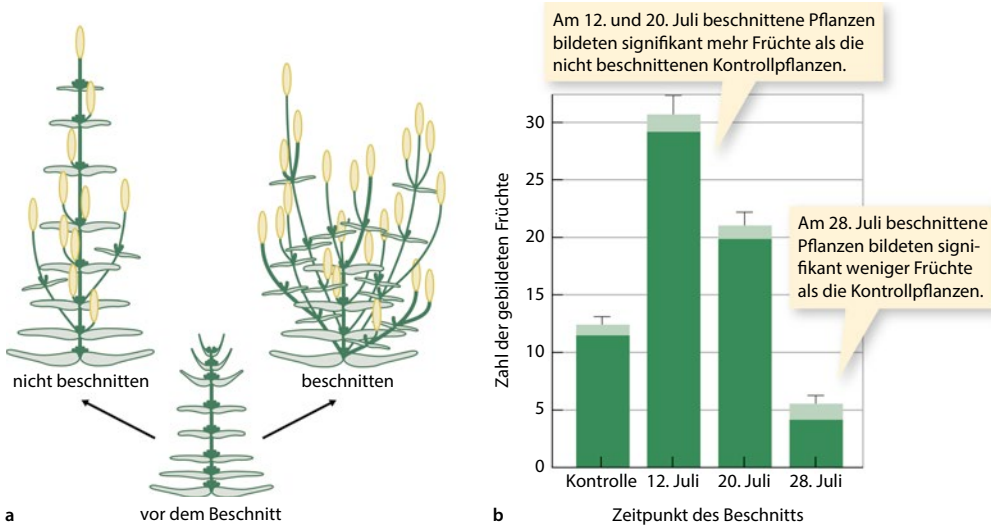


Abb. 7.6 **a** Durch Beschnitt von Pflanzen des Feld-Kranzenzians (*Gentianella campestris*) wurden Fraßschäden durch Herbivoren simuliert. Nach dem Beschnitt veränderten sich die Wuchsform und die Zahl der gebildeten Blüten. **b** Bildung von reifen (dunkelgrüne Balken) und unreifen Früchten (hellgrüne Balken) nicht beschnittener Kontrollpflanzen und von Pflanzen, die zu verschiedenen Zeitpunkten zwischen dem 12. und 28. Juli 1992 beschnitten worden waren. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehlern. Alle Mittelwerte unterscheiden sich signifikant voneinander ($p < 0{,}05$) (nach Lennartsson et al. 1998)

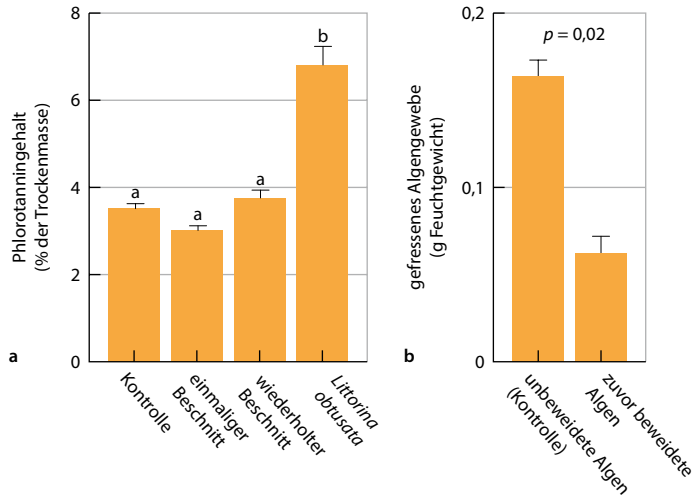


Abb. 7.7 **a** Phlorotanninkonzentration in Knotentang (*Ascophyllum nodosum*) nach simulierter Herbivorie durch Beschnitt (in diesem Fall Beschädigung der Gewebe mit einem Locher) bzw. nach Beweidung durch die Flache Strandschnecke (*Littorina obtusata*). Nur die Schnecke induziert bei dem Tang erhöhte Konzentrationen der Abwehrsubstanz. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehlern. Die signifikant voneinander abweichenden Mittelwerte ($p < 0{,}05$) sind durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet. **b** In einem zweiten Versuch bot man den Strandschnecken Tang aus dem ersten Versuch (**a**) an, der bereits von Schnecken angefressen war, sowie als Kontrolle unbeschädigten Tang. Von den Algen mit dem hohen Phlorotanningehalt fraßen die Schnecken signifikant weniger (nach Pavia und Toth 2000)

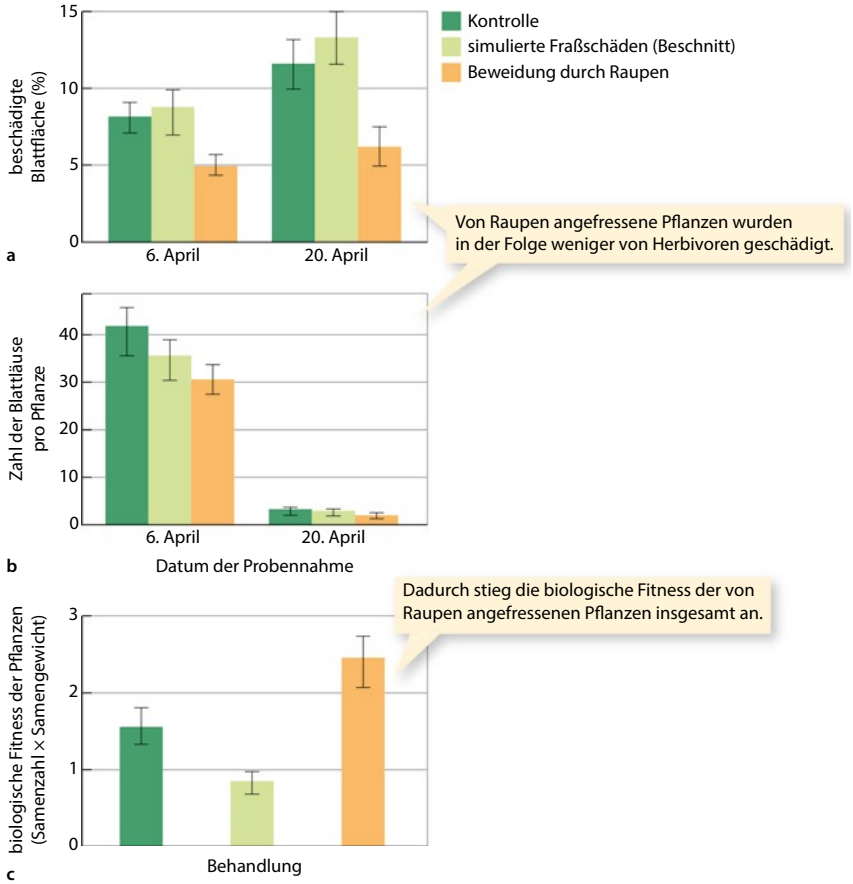


Abb. 7.8 **a** Prozentsatz der Blattfläche von Pflanzen des Gartenrettichs (*Raphanus sativus*), der von Herbivoren mit kauend-beißenden Mundwerkzeugen gefressen wurde. **b** Zahl der Blattläuse pro Pflanze, ermittelt bei zwei Zählungen (am 6. und 20. April) in Feldversuchen mit jeweils drei unterschiedlichen Behandlungen der Pflanzen: unbehandelte Kontrolle, simulierte Fraßschäden durch Beschnitt der Blätter, Beweidung durch Raupen des Kleinen Kohlweißlings (*Pieris rapae*). **c** Biologische Fitness der unterschiedlich behandelten Pflanzen, berechnet durch Multiplikation der Anzahl der gebildeten Samen mit dem mittleren Samengewicht (in mg). Die Balken geben Standardfehler an (nach Agrawal 1998)

ist für die Algen jedoch mit den Kosten für die Produktion der Abwehrsubstanz verbunden. Daher lässt sich nicht immer so einfach feststellen, ob die Algen – oder in anderen Fällen auch P anzen – letztendlich langfristig insgesamt einen Vorteil daraus ziehen (der Nutzen also größer ist als die damit verbundenen Kosten). Diese Frage versuchte man durch eine Untersuchung am Gartenrettich (*Raphanus sativus*) zu beantworten. Dazu analysierte man die biologische Fitness von Rettichpflanzen, die drei verschiedenen Behandlungen unterzogen wurden: (i) Beweidung durch Raupen des Kleinen Kohlweißlings (*Pieris rapae*), (ii) simulierte Fraßschäden durch Beschnitt mit einer Schere, wobei die gleiche Menge Biomasse wie bei (i) entfernt wurde, und (iii) eine unbehandelte Kontrolle. Durch den Raupenfraß wurde bei den Rettichp anzen eine Reaktion ausgelöst, die relativen Schutz vor weiteren Angriffen bot, und zwar sowohl vor denen anderer Herbivoren mit kauend-beißenden Mundwerkzeugen (Abb. 7.8a) als auch vor phloemsa saugenden Blattläusen (Abb. 7.8b). Die simulierten Schäden durch Beschnitt induzierten dagegen keinen solchen schützenden E ekt. Trotz der Kosten für diese Reaktion wiesen die Rettichp anzen nach dem Raupenfraß insgesamt gesehen eine um 60 % höhere biologische

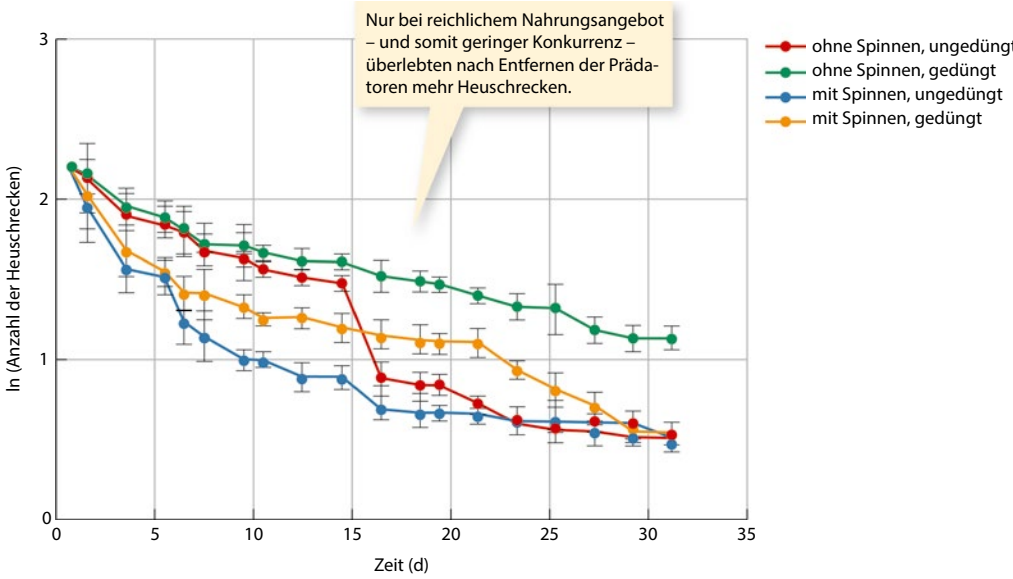


Abb. 7.9 Anzahl der überlebenden Heuschrecken (Mittelwerte ± SE) bei unterschiedlichen Bedingungen – mit reichlichem oder geringem Nahrungsangebot (gedüngte bzw. ungedüngte Parzellen) sowie in An- oder Abwesenheit räuberischer Spinnen – bei einem Freilandversuch mit umzäunten Parzellen in der Arapaho-Prärie in Nebraska, USA (nach Oedekoven und Joern 2000)

Fitness auf als die Kontrollp anzen (Abb. 7.8c). Für die durch Beschnitt geschädigten P anzen, bei denen kein Schutz induziert worden war, ergab sich hingegen eine um 38 % geringere biologische Fitness. Das unterstreicht deutlich, wie nachteilig sich die der Verlust von Gewebe an sich (also ohne induzierte Abwehr) auswirken kann. Dieser Fitnessvorteil für die von Raupen geschädigten P anzen ergab sich jedoch nur in Anwesenheit anderer Herbivoren. In Abwesenheit anderer Herbivoren überstiegen die Kosten für die Produktion der Abwehrsubstanzen deren Vorteile und die P anzen wiesen eine verringerte Fitness auf (Karban et al. 1999). Die induzierte Abwehr war also insgesamt gesehen vorteilha : Der Nutzen überwog die Kosten.

Von Beuteindividuen zu Beutepopulationen

Kompensatorische Reaktionen überlebender Beuteindividuen

Trotz dieser verschiedenen Abwehr- und Kompensationsmöglichkeiten wirken sich Prädatoren in der Regel für einzelne Beuteindividuen nachteilig aus. Die Folgen der Prädation für eine Population von Beuteorganismen sind dagegen nicht immer so vorhersehbar. Das liegt vor allem daran, dass Verluste durch Prädation innerhalb der Population kompensiert werden, denn für die überlebenden Beuteindividuen verringert sich dadurch die intraspezi sche Konkurrenz. Bei Nahrungsmangel und starker intraspezi scher Konkurrenz kann durch Prädation der Konkurrenzdruck sinken, sodass unter Umständen auch solche Individuen überleben können, die ansonsten wohl verhungern würden. In Abb. 7.9 sind die Ergebnisse eines Experiments dargestellt, die dies bestätigten. Bei diesem Experiment untersuchte man die Überlebensrate von Feldheuschrecken der Art *Ageneotettix deorum* auf umzäunten Parzellen mit reichlich Grasnahrung (gedüngte Flächen) bzw. limitierter Grasnahrung (ungedüngte Flächen) in Anwesenheit oder Abwesenheit räuberischer Spinnen. Wie vorhergesagt führte die Prädation durch die Spinnen in den Parzellen mit reichlichem Nahrungsangebot dazu, dass die Zahl der Heuschrecken zurückging. Bei begrenztem Nahrungsangebot kompensierten sich Prädation und Nahrungsmangel: Die Spinnen erbeuteten zwar Heuschrecken, aber

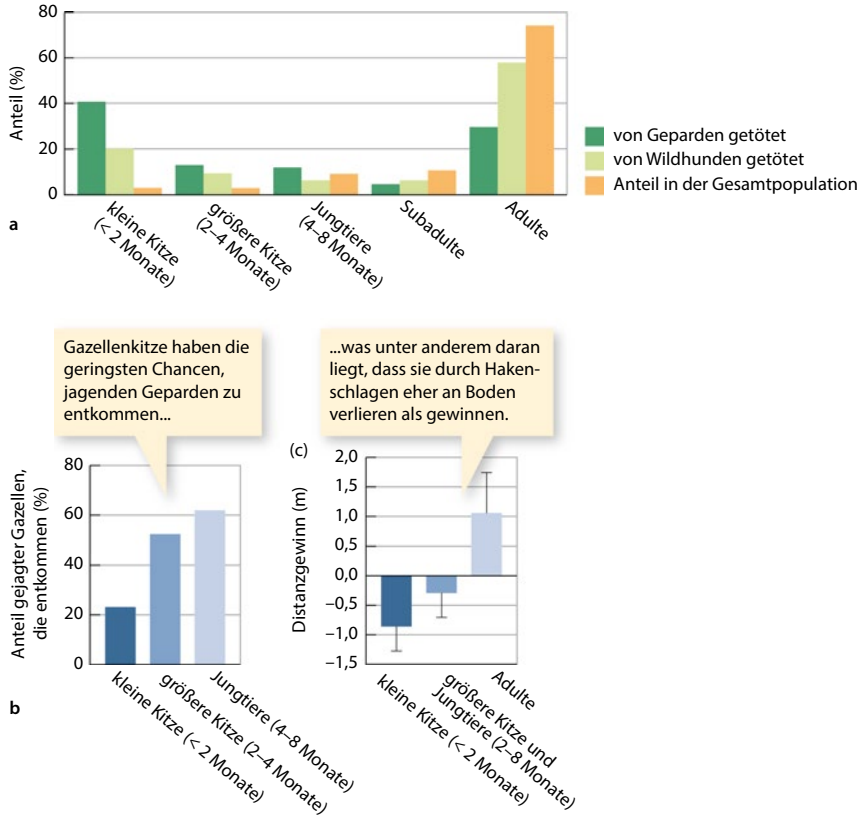


Abb. 7.10 **a** Die Anteile von Thomson-Gazellen (*Gazella* [*Eudorcas*] *thomsoni*) verschiedener Altersklassen, die von Geparden und Afrikanischen Wildhunden erbeutet wurden, weichen deutlich von ihren Anteilen an der Gesamtpopulation ab. **b** Das Alter dieser Gazellen wirkt sich darauf aus, wie wahrscheinlich es ihnen gelingt, jagenden Geparden zu entkommen. **c** Wenn die Gazellen auf der Flucht vor Geparden Haken schlagen, vergrößert sich die Distanz, die sie gegenüber den Geparden im Schnitt gewinnen, mit zunehmendem Alter der Beutetiere (nach Fitzgibbon und Fanshawe 1989, Fitzgibbon 1990)

dadurch vermochten andere Heuschrecken trotz der Nahrungsknappheit zu überleben, sodass man letztlich am Ende des 31-tägigen Experiments noch die gleiche Anzahl von Heuschrecken vorfand.

Prädatoren greifen häufig die schwächsten und verletzlichsten Beuteindividuen an

Bisweilen haben Prädatoren auch deshalb nur geringen Ein uss auf die Populationen ihrer Beuteorganismen insgesamt, weil sie ihre Angri e gegen ganz bestimmte Individuen richten. Viele große Carnivoren greifen beispielsweise vor allem alte und schwache, junge und unerfahrene oder kranke Individuen an. So stellte man bei einer Untersuchung in der Serengeti, Tansania, fest, dass Geparde (*Acinonyx jubatus*) und Afrikanische Wildhunde (*Lycaon pictus*) eine unverhältnismäßig große Zahl von omson-Gazellen (*Gazella* [syn. *Eudorcas*] *thomsoni*) aus jüngeren Altersklassen erbeuteten (Abb. 7.10a). Das hatte mehrere Gründe: (i) Die Jungtiere ließen sich leichter fangen (Abb. 7.10b), (ii) sie waren weniger ausdauernd und nicht so schnell, (iii) es gelang ihnen nicht so geschickt, den Räubern durch Hakenschlagen zu entkommen (Abb. 7.10c), und (iv) sie erkannten die Räuber mitunter gar nicht. Die Auswirkungen der Prädation auf die Beutepopulation waren geringer, als sie hätten sein können, weil diese jungen Gazellen aktuell noch nicht zur Reproduktion in der Population beitrugen und viele von ihnen ohnehin schon vor Erreichen der Fortp anzungsfähigkeit aus anderen Gründen gestorben wären.



Thomson-Gazellen (© Fuse/Getty Images)

7

Prädatoren können die Abundanz ihrer Beuteorganismen verringern

Dennoch können sich Prädatoren zweifellos nicht nur auf einzelne Beuteindividuen auswirken, sondern auch auf die Abundanz ganzer Beutepopulationen. Wie so o in der Ökologie gelingt es uns jedoch nur durch Eingriffe, die Vorgänge in der Natur ans Licht zu bringen – beispielsweise, indem wir die Prädatoren beseitigen und die anschließende Reaktion der Beutepopulation beobachten. Dazu legte man in Grasland- und Dünenhabitaten in Kalifornien Parzellen mit Strauchlupinen (*Lupinus arboreus*) an. Einen Teil der Parzellen mit diesen perennierenden Sträuchern schützte man vor Herbivoren, andere setzte man Herbivoren aus: Wühlmäusen, welche die Blätter fressen, Mäusen, die sich von den Samen ernähren, und Insektenlarven, die die Wurzeln anfressen. Anschließend beobachtete man die Entwicklung der Pflanzenpopulationen über mehr als fünf Jahre. Dabei trat der Ein uss der verschiedenen Herbivoren auf die Abundanz der Lupinen deutlich zutage (◘ Abb. 7.11a). Mit einer einzigen Ausnahme – nämlich den Auswirkungen der Nagetiere auf adulte Pflanzen im Grasland – führten sowohl die Insektenlarven als auch die Nagetiere zu einem Rückgang der Abundanz der adulten P anzen wie auch der Anzahl der Samen im Boden. Insektenlarven und Nagetiere ließen gemeinsam die Abundanz sogar stärker zurückgehen als jeder der Herbivoren alleine. In einem weiteren, in Finnland durchgeführten Experiment schirmte man Wühlmäuse zwei Jahre lang vor allen Prädatoren ab. Dazu wurden vier Flächen von 1 ha Größe eingezäunt und mit einem Netz abgedeckt. Im Vergleich zu Kontroll- ächen erhöhte sich die Abundanz der Wühlmäuse um das 20-Fache (◘ Abb. 7.11b). Allerdings brachen die Wühlmauspopulationen gegen Ende des Versuchszeitraums infolge Nahrungsknappheit zusammen, sodass die Abundanz schließlich ähnlich der auf den Kontroll ächen war.

Es ist also deutlich geworden, dass Prädatoren die Abundanz ihrer Beute verringern können. Genauso o ensichtlich ist jedoch, dass der Konsum eines Beuteindividuums – ob Tier oder Pflanze – infolge verschiedener kompensatorischer Effekte nicht zwangsläu g bedeutet, dass die Beutepopulation dadurch auf kurze oder lange Sicht um ein Individuum abgenommen hat. In ► Abschn. 7.5 werden wir noch einmal auf die Populationsdynamik von Räubern und Beute zurückkommen und uns etwas eingehender damit beschä igen.

7.4 Verhalten von Prädatoren: Nahrungssuche und Übertragung von Parasiten

Bisher haben wir im Grunde nur betrachtet, was passiert, nachdem ein Prädator seine Beute gefunden hat. Nun gehen wie einen Schritt zurück und beleuchten, wie der Kontakt zwischen ihnen überhaupt erst zustande kommt. Das ist von entscheidender Bedeutung, wenn wir die **Konsumptions- oder Verbrauchsrate** (engl. *consumption rate*) des Prädators ermitteln möchten, was nicht unerheblich dafür ist, wie viel Nutzen er selbst daraus zieht und wie viel Schaden er seiner Beute zufügt. Dies bestimmt wiederum den Ein uss auf die Populationsdynamik von Prädator und Beute.

Echte Prädatoren und Weidegänger zeigen typischerweise Verhaltensweisen, die der **Nahrungssuche** (engl. *foraging*) dienen. Viele ziehen auf der Suche nach Beute in ihrem Habitat umher. Daher wird die Form der Kontaktaufnahme durch das Verhalten des Prädators bestimmt, bisweilen auch durch das ausweichende Verhalten der Beute (◘ Abb. 7.12a). Mit diesem Verhalten der Nahrungssuche befassen wir uns weiter unten. Andere Prädatoren lauern ihrer Beute auf, o an einem von ihnen selbst gewählten Ort, wie etwa Radnetzspinnen (◘ Abb. 7.12b). Nicht selten ist dies aber auch einfach der Ort, an dem sich

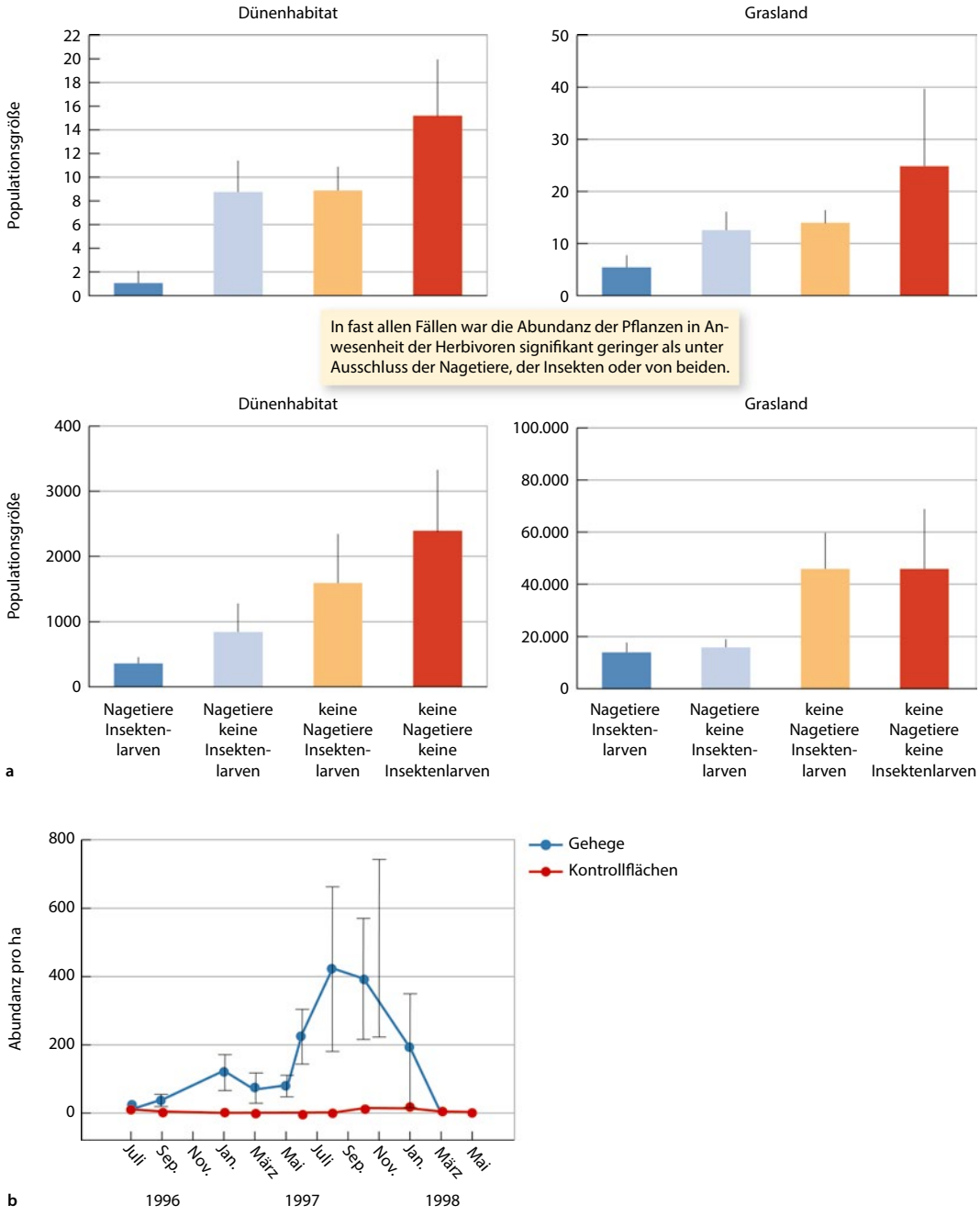


Abb. 7.11 Prädatoren verringern die Abundanz ihrer Beute, veranschaulicht anhand von Experimenten. **a** Populationsgröße (oben) und Größe der Samenbank (unten) der Strauchlupine (*Lupinus arboreus*) unter verschiedenen Bedingungen: mit natürlicher Prädation durch Nagetiere und Insektenlarven sowie vor jeweils einem oder beiden Prädatoren geschützt. Die Balken geben Standardfehler an. **b** Mittlere Abundanz von Wühlmäusen (±SE) in vier kleinen, vor Prädatoren abgeschirmten Gehegen (blau) und auf vier Kontrollflächen (rot) in Westfinnland (nach Maron und Kauffman 2006, Klemola et al. 2000)



Abb. 7.12 Die verschiedenen Formen der Nahrungssuche von Prädatoren und Übertragung von Parasiten. **a** Aktive Jäger suchen ihre (möglicherweise ebenfalls aktive) Beute: Eine Löwin jagt ein Gnu (© Anup Shah/Corbis). **b** Ansitz- oder Lauerjäger wie Radnetzspinnen lauern darauf, dass ihre Beute aktiv zu ihnen kommt (© Andreas Held/www.naturfoto-held.de). **c** Direkte Übertragung von Parasiten/Pathogenen: direktes Aufeinandertreffen von infizierten und nicht infizierten Wirten, in diesem Fall im bevölkerungsreichen Hongkong während des SARS-Ausbruchs 2002/2003 (© Christian Keenan/Getty Images). **d** Übertragung von frei lebenden, aus einem Wirt stammenden Stadien eines Parasiten auf neue, noch nicht infizierte Wirte; hier spielen Kinder in Indien in einem mit menschlichen Exkrementen verschmutzten Fluss (© Sanjay Kanojia/AFP/Getty Images)

die Jugendstadien dieser Organismen zufällig niedergelassen haben, wie es zum Beispiel bei Seepocken oder Korallen der Fall ist.

Bei Parasiten und Pathogenen sprechen wir allerdings nicht von Nahrungssuche, sondern gewöhnlich von einer **Übertragung** (engl. *transmission*), bei der es darauf ankommt, wie der Kontakt zum Wirt zustande kommt. Die Übertragung kann direkt von einem in zierten auf einen nicht in zierten Wirt erfolgen, wenn diese miteinander Kontakt haben (Abb. 7.12c). Oder aus in zierten Wirten werden frei lebende Entwicklungsstadien freigesetzt, mit denen dann nicht in zierte Wirte in Berührung kommen (Abb. 7.12d). Bei direkt übertragenen Parasiten lautet die einfachste Annahme, dass die Übertragung davon abhängig ist, dass in zierte und nicht in zierte Wirte per Zufall aufeinanderstoßen. Von dieser Annahme gehen wir häu g aus, wenn wir versuchen, die Dynamik der Übertragung zu verstehen (weiter erörtert in ▶ Abschn. 7.5). Mit anderen Worten: Die **Übertragungsrate** (engl. *rate of transmission*) eines Parasiten insgesamt hängt von der Populationsdichte der nicht in zierten, empfänglichen Wirte ab (sie stellt die Größe der „Zielgruppe" dar) sowie von der Dichte der in zierten Wirte (sie steht für das Risiko, dass die „Zielgruppe" in ziert wird; Abb. 7.12c). Bei frei lebenden Entwicklungsstadien (Abb. 7.12d) richtet sich das Augenmerk dagegen gewöhnlich auf die Dichte dieser Stadien selbst und die der empfänglichen Wirte.

Nahrungssuche

Zu den Verhaltensweisen der Nahrungssuche eines Prädators lassen sich zahlreiche Fragen stellen. Auf welchen Bereich des ihm zur Verfügung stehenden Habitats konzentriert er seine Nahrungssuche?

Wie wird er sich gewöhnlich an einem Ort au alten, bevor er einen anderen aufsucht? Und so weiter. Ökologen nehmen solche Fragen aus zwei Perspektiven in Angri : zum Ersten unter dem Gesichtspunkt, welche Konsequenzen dieses Verhalten für die Dynamik der Populationen von Prädator und Beute hat. Darauf kommen wir in ▶ Abschn. 7.5 zurück.

Zum Zweiten können diese Fragen unter dem Aspekt des **optimalen Nahrungserwerbs** (engl. *optimal foraging*) angegangen werden. Ziel ist es zu verstehen, warum die natürliche Selektion bestimmte Verhaltensmuster der Nahrungssuche begünstigt hat. Dabei wenden wir den gleichen allgemeinen Ansatz an wie beispielsweise beim Bau des Vogel ügels, wenn wir verstehen möchten, warum eine bestimmte Form oder eine bestimmte Anordnung der Federn von der natürlichen Selektion begünstigt worden ist, weil sie das Flugvermögen des Vogels verbessern. Natürlich geht niemand davon aus, dass Vögel auch nur in Grundzügen etwas von Aerodynamik verstehen. Wir nehmen nur an, dass die Vögel mit den e ektivsten Flügeln in der Vergangenheit von der natürlichen Selektion begünstigt wurden und diese Eigenschaften dann an ihre Nachkommen weitergegeben haben. Wenn wir diesen Ansatz nun auf das Verhalten der Nahrungssuche anwenden, steht ebenso wenig zur Debatte, den Prädatoren „bewusste Entscheidungen" zu unterstellen.

Aber was ist denn nun ein geeignetes Maß für die „E ektivität" der Nahrungssuche? Für viele, aber nicht alle Aspekte der Nahrungssuche können wir als bestes Maß die Nettorate der Energieaufnahme ansehen – also die pro Zeiteinheit aufgenommene Menge an Energie abzüglich der Energie, die der Prädator für die Nahrungssuche aufwendet. Ausgestattet mit diesem Maß für die E ektivität können wir nun eine ganze Reihe von Fragen stellen, wie die folgenden Beispiele zeigen.

Wie lange verweilt der Prädator gewöhnlich an einem Ort – an einem bestimmten Teilbereich seines heterogenen Lebensraums –, bevor er einen anderen aufsucht, insbesondere dann, wenn die Wanderung zwischen den Orten selbst unproduktiv ist? Abgesehen von Einzelheiten wäre zu erwarten, dass der nahrungsuchende Prädator den Ort ganz einfach dann verlässt, wenn die Nahrungsressourcen dort so stark aufgebraucht sind, dass es für ihn gewinnbringender ist, die Stelle in Richtung neuer „Weidegründe" zu verlassen, als dort zu bleiben. Am längsten wird er somit an den produktivsten Orten verweilen. ◘ Abbildung 7.13 belegt dieses Muster für Bisons (*Bison bison*) bei der Suche nach Nahrung auf Gras ächen, die nur 10 % ihres Gesamthabitats im Prince-Albert-Nationalpark in Kanada ausmachen. Sie verweilten signi kant länger auf den produktiveren Wiesenfragmenten, auf denen die größten Mengen ihrer bevorzugten Nahrung, der Große Grannensegge (*Carex atherodes*), wuchsen, denn sie brauchten hier länger, um diese Stellen so stark abzuweiden, dass es sich für sie auszahlte weiterzuziehen.

Die nächste Frage lautet: Wie wirkt sich die Anwesenheit von anderen konkurrierenden Prädatoren aus, die im selben Habitat nach Nahrung suchen? Eine Berechnung der zu erwartenden Nettoenergieaufnahme an einem solchen Ort muss vermutlich sowohl die spezi sche Produktivität dieses Ortes berücksichtigen als auch die Zahl der Konkurrenten bei der Nahrungssuche. Wie werden sich Prädatoren wohl auf verschiedene Habitatbereiche verteilen, die eine unterschiedliche spezi sche Produktivität aufweisen? ◘ Abbildung 7.13b zeigt ein häu g zu beobachtendes Muster der Verteilung von Prädatoren, die **ideale freie Verteilung** (engl. *ideal free distribution*), allerdings in einem ungewöhnlichen Rahmen: Die Prädatoren sind hier Straßenkinder auf der Suche nach Autos als „Beute", deren Fahrern sie Wasser verkaufen können. Die suchenden Kinder verteilten sich im gleichen Verhältnis auf die beiden Fahrspuren der Straße wie ihre Beute, die Autos. Dies ist insofern eine optimale Strategie, als jedes Kind, das davon abweicht (sich also suboptimal verhält), mehr Konkurrenz ausgesetzt ist und damit weniger Geld einnimmt.



(© vario images GmbH & Co. KGh/alamy)

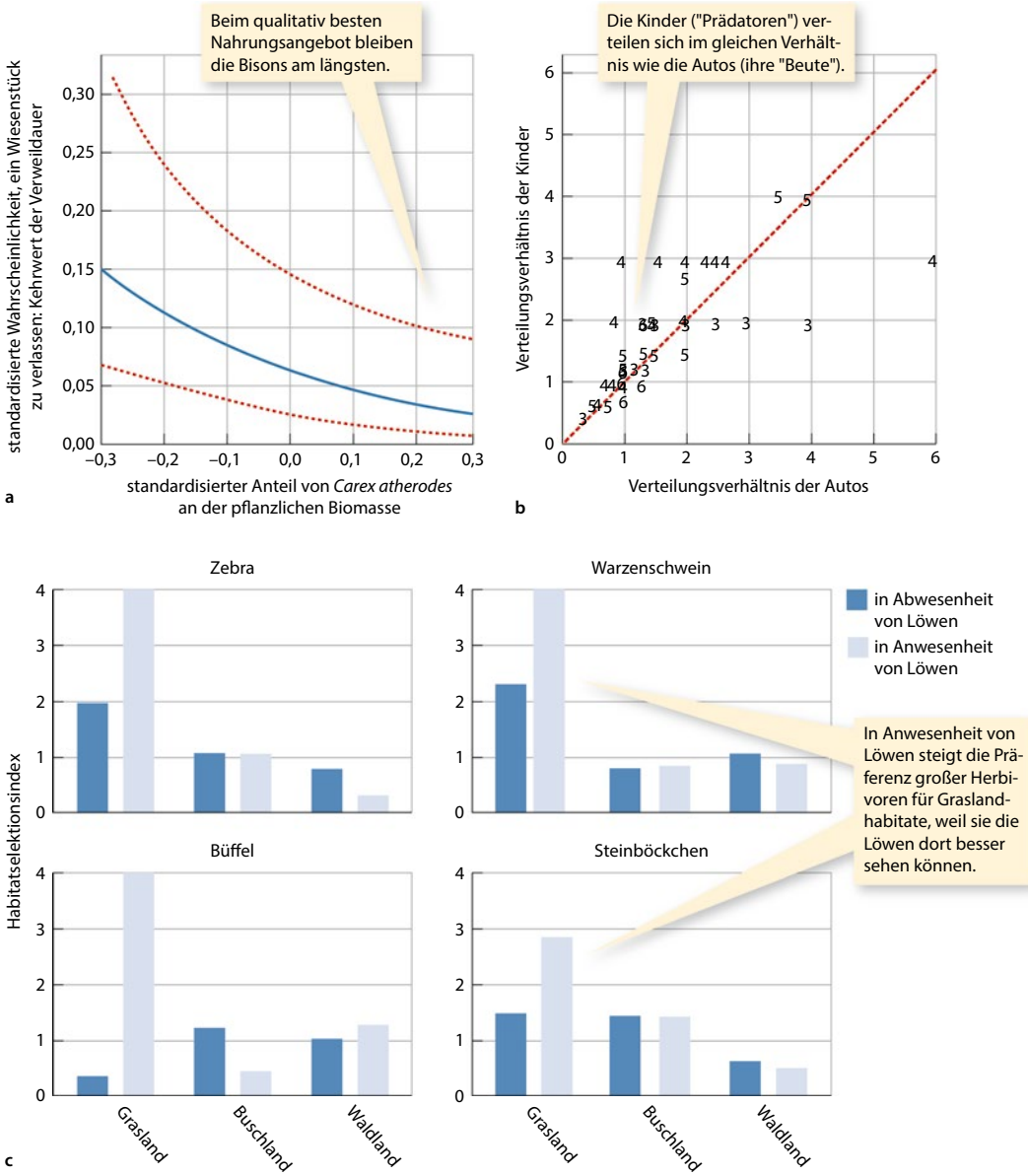


Abb. 7.13 Optimaler Nahrungserwerb. **a** Die Wahrscheinlichkeit, dass Bisons (*Bison bison*) ein Wiesenstück verlassen, sinkt mit zunehmender Qualität des dortigen Nahrungsangebots (genauer mit steigendem Anteil ihrer bevorzugten Nahrung). Die durchgezogene Linie repräsentiert das Ergebnis eines statistischen Modells, das unter Berücksichtigung weiterer Einflussfaktoren an die Freilanddaten angepasst wurde. Die gepunkteten Linien geben die 95 %-Konfidenzintervalle an. **b** Straßenkinder in Istanbul, Türkei, – hier als „Prädatoren" betrachtet –, die versuchen, Autofahrern Wasser zu verkaufen, verteilen sich im gleichen Verhältnis auf einer zweispurigen Straße wie die Autos (ihre „Beute"). **c** Habitatpräferenzen großer Herbivoren im Hwange-Nationalpark, Simbabwe; ein Selektionsindex größer als 1 steht für eine positive Selektion, ein geringerer Wert als 1 zeigt eine Vermeidung eines Habitats an (nach Courant und Fortin 2011, Disma et al. 2011, Valeix et al. 2009)

Als weitere Frage stellt sich: Wählt ein Prädator den Ort zur Nahrungssuche nur aufgrund der dort zu erwartenden Energiezufuhr aus oder wägt er den Energiegewinn gegen das Risiko ab, selbst seinen Feinden zum Opfer zu fallen? Dieses Abwägen des Risikos ist häu g wahrnehmbar, beispielsweise bei

den großen afrikanischen Herbivoren in Abb. 7.13c. In Anwesenheit von Löwen zeigte jeder von ihnen eine erhöhte Präferenz, im offenen Grasland, das ansonsten nicht unbedingt das bevorzugte Habitat sein mag, nach Nahrung zu suchen, weil die Löwen dort leichter zu sehen sind und es einfacher ist, vor ihnen zu iehen.

Schließlich stellen sich noch Fragen nach der Breite des Nahrungsspektrums. Kein Prädator ist körperlich dazu in der Lage, sämtliche Formen von Beuteorganismen zu nutzen. Die meisten Tiere beschränken sich vielmehr auf ein schmaleres Nahrungsspektrum, als sie rein von den körperlichen Voraussetzungen eigentlich nutzen könnten. Wodurch wird bestimmt, wie die Nahrung eines Prädators zusammengesetzt ist? Wenn wir erneut Details außer Acht lassen, sollte es sich für einen Prädator auszahlen, wenn auf seinem Speisezettel stets die für ihn pro tabelsten Beuteorganismen stehen – pro tabel im Sinne einer Energiezufuhr pro Zeiteinheit, die in die Suche und das Handling (das Verfolgen, Überwältigen und den Verzehr) der Beute investiert wird. Zahlt es sich dann für einen Prädator überhaupt aus, noch weitere Beuteformen zu seinem Nahrungsspektrum zu zählen? Die Antwort darauf ist einfach: Ja, es zahlt sich aus, und zwar solange die durchschnittliche Energiezufuhr nach dem Handling und Fressen einer mehr oder weniger zufällig gefundenen Beute größer ist als die durchschnittliche Energiezufuhr nach einer aufwendigen Suche, dem Handling und dem Fressen von Beuteformen, die im Nahrungsspektrum bereits vertreten sind. Dadurch wird er insgesamt seinen Energiegewinn maximieren. Aus diesem **Modell des optimalen Nahrungsspektrums** (engl. *optimal diet width model*) lassen sich einige Vorhersagen ableiten.

- Prädatoren, die für das Handling der Beute im Vergleich zur Nahrungssuche in der Regel nur wenig Zeit aufwenden, sollten eher Generalisten sein, also ein breites Nahrungsspektrum haben. Denn die kurze Zeit, die sie benötigen, um mit einer bereits gefundenen Beute fertig zu werden, reicht kaum aus, um stattdessen nach einer anderen Beute zu suchen. Gestützt wird diese Vorhersage o enkundig durch das breite Nahrungsspektrum vieler insektenfressender Vögel, die ihre Beute in Bäumen und Sträuchern nden. Die Suche nach Nahrung ist stets mäßig zeitaufwendig, die Bearbeitung der winzigen, wenig beweglichen Insekten bis zum Verzehr ist hingegen zeitlich vernachlässigbar und fast immer erfolgreich. Daher kann ein Vogel etwas gewinnen und hat praktisch nichts zu verlieren, wenn er jede gefundene Beute verzehrt, und er maximiert durch ein breites Nahrungsspektrum die Pro tabilität des Nahrungserwerbs insgesamt.
- Im Gegensatz dazu sollte sich bei Prädatoren, die im Vergleich zur Nahrungssuche relativ viel Zeit für das Handling der Beute aufwenden, um Spezialisten handeln. Sie maximieren ihre Energiezufuhr, indem sie nur die pro tabelste Beute in ihr Nahrungsspektrum aufnehmen. Löwen leben beispielsweise die meiste Zeit in Sichtweite ihrer Beutetiere, sodass die Zeit für die Nahrungssuche vernachlässigbar ist. Das Handling der Beute, besonders das Verfolgen, kann hingegen sehr langwierig und energieaufwendig sein. Folglich spezialisieren sich Löwen auf solche Beutetiere, die sie am pro tabelsten jagen können: auf junge, schwache und alte Tiere.
- Unter ansonsten gleichen Bedingungen sollte ein Prädator in einem wenig ergiebigen Lebensraum, in dem die Beuteindividuen relativ selten sind und die Nahrungssuche deshalb zeitaufwendig ist, ein breiteres Nahrungsspektrum aufweisen als in einem produktiveren Lebensraum, wo sie weniger Zeit für die Nahrungssuche aufwenden müssen. Diese Vorhersage wird durch eine Untersuchung an Braun- und Schwarzbären (*Ursus arctos* und *U. americanus*) bestätigt, die sich in der Bristol Bay in Alaska von Lachsen ernähren (Abb. 7.14). Wenn viele Lachse verfügbar waren, konsumierten die Bären pro gefangenem Fisch weniger Biomasse und verlegten sich auf energiereiche Fische (solche, die noch nicht abgelaicht hatten) oder energiereiche Körperteile (die Eier der Weibchen, die Gehirne der Männchen). Das bedeutet, sie spezialisierten sich in ihrer Ernährung stärker, wenn reichlich Beute vorhanden war.

Alles in allem können wir erkennen, wie sich dem Nahrungserwerb dienende Verhaltensweisen von Prädatoren durch einen evolutionären Ansatz, nämlich die eorie des optimalen Nahrungserwerbs,

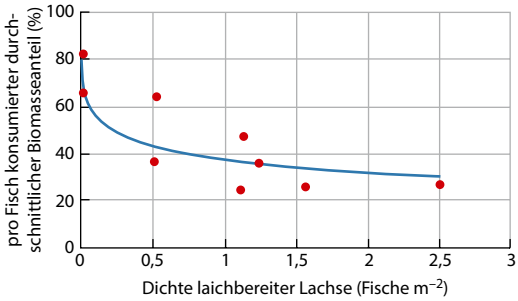


Abb. 7.14 Mit zunehmender Abundanz ihrer Beutetiere (Lachse) spezialisieren sich Bären: Mit steigender Dichte laichbereiter Lachse konsumieren die Bären einen immer geringer werdenden Anteil pro Fisch (nach Gende et al. 2001)

erklären lassen. Durch diesen Ansatz lassen sich Vorhersagen tre en, wozu dieses Verhalten wohl gut sein könnte, und diese Vorhersagen werden durch reale Beispiele umfassend bestätigt.

7.5 Prädation und Populationsdynamik

Welche Rolle spielen Prädatoren für die Populationsdynamik ihrer Beute und umgekehrt? Treten bei dieser Dynamik irgendwelche generellen Muster zutage? Die vorherigen Abschnitte sollten schon deutlich gemacht haben, dass es auf diese Fragen keine einfachen Antworten gibt. Der Ein uss hängt von Einzelheiten im Verhalten von Räuber- und Beuteindividuen ab, von möglichen kompensatorischen Reaktionen auf Ebene der Individuen oder der Populationen und so weiter. Wir können diese komplexe Dynamik jedoch besser verstehen, wenn wir ausgehend von einem einfachen Ansatz nach und nach weitere Faktoren berücksichtigen und dadurch ein realistischeres Bild erhalten.

Die grundlegende Dynamik der Wechselbeziehungen von Prädatoren und Beute: die Neigung zur Bildung von Zyklen

Zum Einstieg wollen wir unsere Überlegungen ganz bewusst vereinfachen, außer Prädator und Beute alles andere außer Acht lassen und dann fragen, welcher grundlegenden Tendenz die Dynamik ihrer Wechselbeziehung unterliegen könnte. Wie man feststellen konnte, zeigt die Abundanz eine grundlegende Neigung zur Ausbildung von gekoppelten Oszillationen (Zyklen). Ausgehend von diesem Wissen können wir uns nun den zahlreichen anderen bedeutenden Faktoren zuwenden, die dieses Grundmuster modi zieren oder außer Kra setzten könnten. Allerdings werden wir nicht jeden einzelnen davon genau betrachten, sondern uns auf zwei der wichtigsten Faktoren beschränken: den Crowding-Effekt – also Auswirkungen zu hoher Dichte – und die **räumliche Heterogenität** (engl. *spatial patchiness*). Anhand dieser beiden Faktoren lässt sich natürlich das Gesamtbild nicht vollständig erklären. Sie veranschaulichen aber, wie sich die Unterschiede in der Populationsdynamik von Räuber-Beute-Beziehungen in den vorgestellten Beispielen durch die unterschiedlichen Ein üsse verschiedener Faktoren mit potenziellen Auswirkungen auf diese Dynamiken erklären lassen.

Für den Anfang gehen wir der Einfachheit halber von einer großen Beutepopulation aus. Die Prädatoren, die sich von dieser Population ernähren, sollten gut gedeihen: Sie sollten viele Individuen erbeuten und daher selbst an Abundanz zunehmen. Die große Beutepopulation lässt also eine große Population von Prädatoren entstehen, allerdings machen sich die positiven E ekte auf das Überleben und die Fruchtbarkeit der Prädatoren erst mit einiger zeitlicher Verzögerung bemerkbar. Die anwachsende Population der Prädatoren fordert jedoch zunehmend ihren Tribut von den Beuteorganismen. Die große Prädatorenpopulation führt also zu einer kleinen Beutepopulation, aber auch in diesem Fall zeitverzögert, weil die Prädatoren die Beuteindividuen buchstäblich wegfressen. Nun geraten die Prädatoren in Schwierigkeiten: Für ihre große Zahl steht nur sehr wenig Nahrung zur Verfügung. Deshalb geht ihre Abundanz wieder zurück – ebenfalls zeitverzögert, weil sie verhungern und sich nicht erfolgreich fortp anzen. Das nimmt aber den Druck von der Beute: Die verkleinerte Population der Räuber lässt die Beutepopulation wieder anwachsen – bis schließlich beide Populationen wieder an ihren Ausgangspunkt gelangen. Kurz gesagt besteht also eine grundlegende Tendenz, dass die Abundanzen

von Prädatoren und ihrer Beute gekoppelte Oszillationen durchlaufen – die **Populationszyklen** (engl. *population cycles*) ▶ Räuber-Beute-Zyklen in der Praxis, ◘ Abb. 7.17) – im Wesentlichen aufgrund dieser zeitverzögerten Reaktionen der Abundanz der Prädatoren auf die der Beute und umgekehrt. Ein einfaches mathematisches Modell, das Lotka-Volterra-Modell, beschreibt genau diesen Sachverhalt und ist in ▶ Exkurs 7.1 erläutert. Über den historischen Hintergrund der beiden biologisch orientierten Mathematiker, nach denen das Modell benannt ist, informiert ▶ Exkurs 7.2.

Exkurs 7.1 Quantitative Aspekte

Das Lotka-Volterra-Modell für Räuber-Beute-Beziehungen

Wie in ▶ Exkurs 5.4 und 6.2 beschreiben wir hier eines der fundamentalen mathematischen Modelle der Ökologie. Wie das Modell für die interspezifische Konkurrenz in ▶ Exkurs 6.2 ist auch dieses nach seinen Begründern benannt: Alfred James Lotka und Vito Volterra (Volterra 1926, Lotka 1932). Es besteht aus zwei Komponenten: P, die Zahl der Individuen in einer Population von Prädatoren (oder Konsumenten), und N, die Individuenzahl oder Biomasse einer Beute- oder Pflanzenpopulation. Das Modell nimmt an, dass die Beutepopulation in Abwesenheit von Konsumenten exponentiell anwächst (▶ Exkurs 5.4):

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Nun brauchen wir aber auch einen Terminus, der angibt, dass durch die Prädatoren Beuteindividuen aus der Population entfernt werden. Mit welcher Rate dies geschieht, hängt davon ab, wie häufig Prädatoren und Beute aufeinandertreffen. Das passiert umso häufiger, je mehr die Anzahl von Prädatoren (P) und Beute (N) jeweils zunimmt. Die exakte Zahl der angetroffenen und konsumierten Beuteindividuen wird steigen, je effizienter die Prädatoren bei der Suche nach Beute und bei Angriffen sind. Diese Effizienz wird ausgedrückt durch a. Die Verbrauchs- oder Konsumptionsrate der Beute ist somit aPN und insgesamt gilt:

$$\frac{dN}{dt} = rN - aPN \qquad \textbf{(7.1)}$$

Wenden wir uns nun der Zahl der Prädatoren zu. Sofern keine Nahrung vorhanden ist, ist davon auszugehen, dass die Zahl durch Verhungern exponentiell abnimmt:

$$\frac{dP}{dt} = -qP$$

Hierbei steht q für die Mortalitätsrate. Dieser entgegen wirkt die Geburtenrate der Prädatoren, die wahrscheinlich von folgenden Faktoren abhängt: (i) von der Rate, mit der Nahrung konsumiert wird, aPN, und (ii) davon, wie effizient es den Prädatoren gelingt, diese aufgenommene Nahrung für die Produktion eigener Nachkommen zu nutzen (Effizienz f). Insgesamt gilt somit:

$$\frac{dP}{dt} = faPN - qP \qquad \textbf{(7.2)}$$

Die Formeln 7.1 und 7.2 bilden zusammen das Lotka-Volterra-Modell. Die Eigenschaften dieses Modells können durch Nullisoklinen untersucht werden, wie wir es auch für das Modell der interspezifischen Konkurrenz in ▶ Exkurs 6.2 getan haben. Für Prädatoren und Beute gibt es getrennte Nullisoklinen. Beide können als Linie in einem Diagramm dargestellt werden, indem die Beutedichte (x-Achse) gegen die Prädatorendichte (y-Achse) aufgetragen ist (◘ Abb. 7.15). Die Nullisokline der Beute beschreibt die Kombinationen von Prädatoren- und Beutedichten, die zu einer konstanten Beutepopulation führen, $dN/dt = 0$, die Nullisokline des Prädators beschreibt dagegen Kombinationen von Prädatoren- und Beutedichten, die zu einer konstanten Prädatorenpopulation führen, $dP/dt = 0$.

Im Fall der Beute können wir Formel 7.1 nach $dN/dt = 0$ auflösen, die andere Seite der Gleichung ergibt also ebenfalls null, sodass gilt:

$$P = \frac{r}{a}$$

Da es sich bei r und a um Konstanten handelt, ist die Nullisokline der Beute eine Linie, für die P selbst konstant ist (◘ Abb. 7.15a): Die Abundanz der Beute nimmt zu, wenn die Abundanz des Prädators gering ist ($P < r/a$), nimmt aber ab, wenn sie hoch ist ($P > r/a$).

In ähnlicher Weise lösen wir für die Prädatoren die Formel 7.2 auf nach $dP/dt = 0$, und erhalten als Gleichung für die Isokline:

$$N = \frac{q}{fa}$$

Die Nullisokline des Prädators ist somit eine Linie, entlang derer N konstant ist (◘ Abb. 7.15b): Die Abundanz des Prädators nimmt bei geringer Abundanz der Beute ab ($N < q/fa$), bei hoher hingegen zu ($N > q/fa$).

Wenn wir die beiden Isoklinen (sowie die beiden Gruppen von Pfeilen) in ◘ Abb. 7.16 kombinieren, zeigt sich das Verhalten der beiden Populationen. Die oben angeführten verschiedenen Kombinationen der Zu- und Abnahme der Abundanz haben zur Folge, dass

die Abundanzen der Populationen gekoppelte Oszillationen oder gekoppelte Zyklen durchlaufen. „Gekoppelt" bedeutet dabei, dass Anstieg und Rückgang der Abundanzen von Prädatoren und Beute miteinander verknüpft sind, wobei die Abundanz des Prädators der der Beute versetzt folgt (der biologische Zusammenhang hierfür ist im Text in ▶ Abschn. 7.5 erläutert). Obwohl die reale Welt weitaus komplexer ist, als man es sich aufgrund des Modells vorstellt, erfasst das Modell die grundlegende Tendenz zu gekoppelten Zyklen in den Wechselbeziehungen von Prädatoren und ihrer Beute. Beachten sollte man jedoch, dass dies nicht heißen soll, dass das vom Modell erzeugte Muster genau dem entspricht, was wir tatsächlich beobachten werden.

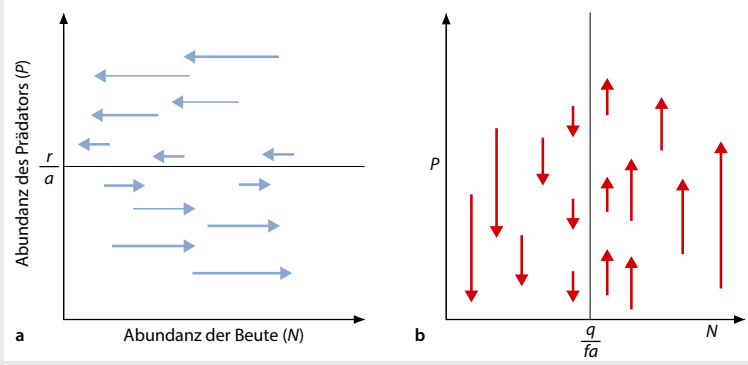


Abb. 7.15 Für Details s. Exkurstext

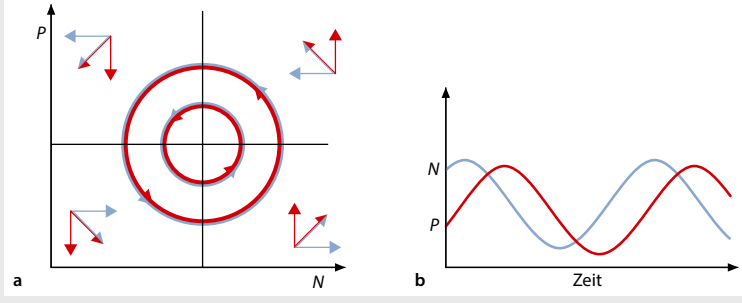


Abb. 7.16 Für Details s. Exkurstext

Exkurs 7.2 Historische Meilensteine

Lotka und Volterra

Die beiden Männer, deren Namen wir mit den grundlegenden Modellen für interspezifische Konkurrenz (▶ Exkurs 6.2) und Räuber-Beute-Wechselbeziehungen (▶ Exkurs 7.1) assoziieren, verbindet eine lose Partnerschaft, weil sie nie real zusammengearbeitet haben. Keiner von beiden war Ökologe oder hatte wohl überhaupt ein eingehenderes Interesse an Ökologie. Aber jeder wurde auf seine Weise zu einer unverhofften Hauptfigur der theoretischen Ökologie.

Alfred James Lotka wurde 1880 als Sohn amerikanischer Eltern im heutigen Lwiw in der Ukraine (vormals Lemberg in Österreich-Ungarn) geboren. Nach seinem Studium der Physik und Chemie in England und Deutschland erlangte er 1902 eine Anstellung als chemischer Assistent bei der General Chemical Company in New York. Er nahm ein

Jahr frei, um 1909 an der Cornell University seinen Master in Physik zu absolvieren, aber die meiste Zeit bis Anfang der 1920er-Jahre gehörte er keinen akademischen Kreisen an, sondern war in verschiedenen Unternehmen als Physiker oder Chemiker angestellt. Seine Leidenschaft galt jedoch der Anwendung physikalischer Prinzipien auf Fragen der Biologie. Darüber publizierte er – mehr oder weniger als enthusiastischer Laie – eine Reihe von Artikeln in Wissenschaftsmagazinen. Diese erregten die Aufmerksamkeit von Raymond Pearl in Baltimore (▶ Exkurs 6.1), der 1922 dafür sorgte, dass Lotka ein Stipendium an der Johns Hopkins University bekam. Dort konnte Lotka ungehindert seiner Passion nachgehen, spann die Fäden seiner Arbeit zusammen und veröffentlichte 1925 sein Buch *Essentials of physical biology*. Als zentrales Konzept dieses Werks betrachtete er lebende Organismen als Energieumwandler. Es streifte eine enorme Vielfalt von Themen vom Stickstoffkreislauf bis zum Funktionieren des Bewusstseins und enthielt auch Lotkas heute wohl bekanntesten Gleichungen, allerdings in einem ziemlich kurz gehaltenen Teil ohne besondere Herausstellung.

Vito Volterra kam 1860 in Ancona, Italien, zu Welt. Obwohl er aus ärmlichen Verhältnissen stammte, schaffte er 1883 den Aufstieg zum Professor für mathematische Physik an der Universität Pisa und gelangte über Turin schließlich ab 1900 an die Universität Rom. Nach jahrelangen Arbeiten über Elastizität, die Theorie der Integro-Differenzialgleichungen und Ähnliches schlug er 1925 einen ganz neuen Weg ein. Damals weckte Umberto d'Ancona, der Verlobte seiner Tochter, einer Ökologin, sein Interesse an Daten von der Fischerei in der Adria. Dort hatte das Aussetzen des Fischfangs während des Ersten Weltkriegs zu einer merklichen Zunahme der Zahl räuberischer Fischarten geführt. Im folgenden Jahr veröffentlichte er in italienischer Sprache eine ausführliche erste Analyse der Dynamik der interagierenden Arten sowie eine stark gekürzte englische Fassung in der Zeitschrift *Nature*. Sein Hauptaugenmerk galt weniger der Energie als der Evolution – den Wechselbeziehungen von Arten als Teil des allgemeinen Kampfes ums Dasein.
Als Lotka 1926 diesen Artikel las, reagierte er vermutlich mit einer verständlichen Mischung aus Stolz, dass ein so bedeutender und etablierter Mathematiker auf so ähnlichen Pfaden wandelte wie er selbst (gleichwohl mit ziemlich anderem Schwerpunkt), und aus Besorgnis, ihm würde die eigentlich verdiente Anerkennung deswegen verweigert. Volterra wiederum überließ ihm in dieser Angelegenheit gerne den Vortritt, bemühte sich aber sehr, bedeutende Unterschiede herauszustellen. Dennoch folgte eine Reihe von Jahren, in denen Volterra sich viel intensiver seinem neuen biologischen Projekt widmete als Lotka, der inzwischen als Demograf für das Lebensversicherungsunternehmen Metropolitan Life Insurance Company in New York arbeitete. Deshalb wurde Lotkas Beitrag oft (für Lotkas Geschmack zu oft) auf Fußnoten in viel längeren Beschreibungen von Volterras Werk reduziert. Zweifellos trachtete aber keiner von beiden nach einer Vormachtstellung und ab Ende der 1930er-Jahre wurde es allgemein üblich – und das gilt auch noch heute –, beide Namen zusammen zu nennen, wenn es um diese Modelle geht.
Eine weit ausführlichere Darstellung des Werdegangs von Lotka und Volterra und ihrer Beiträge zur Entwicklung der Wissenschaft der Ökologie findet sich in Sharon Kingslands Buch *Modeling nature* von 1985.



Alfred James Lotka (links) (© Princeton University Library) und Vito Volterra (© maxppp/picture alliance)

Räuber-Beute-Zyklen in der Praxis

Nur selten erfüllen Populationszyklen die Erwartungen

Die grundlegende Tendenz von Prädator-Beute-Beziehungen, gekoppelte Oszillationen der Abundanz zu erzeugen, könnte die Erwartung wecken, dass sich solche Zyklen in realen Populationen beobachten lassen. Um eine solche Oszillationen festzustellen, müssen viele Aspekte der Ökologie von Prädatoren und ihrer Beute außer Acht gelassen werden, doch diese im Modell nicht berücksichtigten Faktoren können die erwarteten Zyklen erheblich modifizieren. Deshalb ist es nicht erstaunlich, dass es nur wenige gute Beispiele für eindeutige Räuber-Beute-Zyklen gibt – und das, obwohl Ökologen diesen große Aufmerksamkeit geschenkt haben. Dennoch bildet diese grundlegende Neigung zur Ausbildung von Zyklen einen sinnvollen Ausgangspunkt, wenn wir die Populationsdynamik von Prädatoren und ihrer Beute besser verstehen möchten.

Solche Zyklen treten nämlich tatsächlich bisweilen auf. So gelang es beispielsweise in mehreren Fällen, gekoppelte Oszillationen von Prädatoren- und Beutepopulationen über mehrere Generationen hinweg im Labor zu erzeugen (Abb. 7.17a; s.a. Abb. 7.21c). Auch für Freilandpopulationen liegt eine Reihe von Beispielen vor, in denen man regelmäßige Abundanzzyklen von Prädatoren und ihrer Beute feststellen konnte. So werden seit den 1920er-Jahren von Ökologen die Zyklen von Hasenpopulationen diskutiert, Pelzjäger hatten sie schon über 100 Jahre zuvor erkannt. Das bekannteste Beispiel bildet der Schneeschuhhase (*Lepus americanus*). Seine Abundanz durchläu in den borealen Nadelwäldern Nordamerikas etwa einen Zehn-Jahres-Zyklus (tatsächlich schwankt die Länge zwischen acht und elf Jahren, s. Abb. 7.17b). Als dominierender Herbivore der Region ernährt sich der Schneeschuhhase von den jungen Trieben zahlreicher Sträucher und kleiner Bäume. Die Häu gkeiten einiger Prädatoren, darunter der des Kanadische Luchses (*Lynx canadensis*), weisen mit der des Schneeschuhasen verknüp e Zyklen ähnlicher Länge auf. Bei den Zyklen der Hasen verändert sich die Abundanz häufig um das Zehn- bis Dreißigfache, in einigen Habitaten sogar um das Hundertfache. Noch aufsehenerregender macht diese Zyklen, dass sie über riesige Gebiete von Alaska bis Neufundland praktisch synchron ablaufen.





Kanadischer Luchs (© Ronald Wittek/Getty Images) und Schneeschuhhase (© Thomas & Pat Lesson/Photo Researchers) – ein Prädator und eine Beutetier, deren Abundanzen gekoppelte Oszillationen zeigen können

Wie kommen die Zyklen zustande?

Sind die Schneeschuhhasen und Luchse tatsächlich an einem Räuber-Beute-Zyklus beteiligt? Wenn wir uns erst einmal klar gemacht haben, mit wie vielen anderen Arten diese beiden noch in Wechselbeziehung stehen, wird dies sogleich weniger wahrscheinlich. Ihr komplexes Nahrungsnetz (▶ Abschn. 9.4) ist in Abb. 7.18 dargestellt. Tatsächlich deuten sowohl experimentelle Untersuchungen (Krebs et al. 2001) als auch statistische Analysen der populationsdynamischen Daten (Stenseth et al. 1997) darauf hin, dass die Populationsdichte der Hasen durch ihre Wechselwirkungen mit ihrer Nahrung wie auch mit ihren Prädatoren (insbesondere den Luchsen) bestimmt wird, die Populationsdichte der Luchse dagegen überwiegend durch ihre Beute, die Hasen, genau wie das Nahrungsnetz vermuten lässt. Sowohl die Wechselbeziehungen zwischen den Hasen und ihren Nahrungsp anzen als auch die zwischen Prädatoren

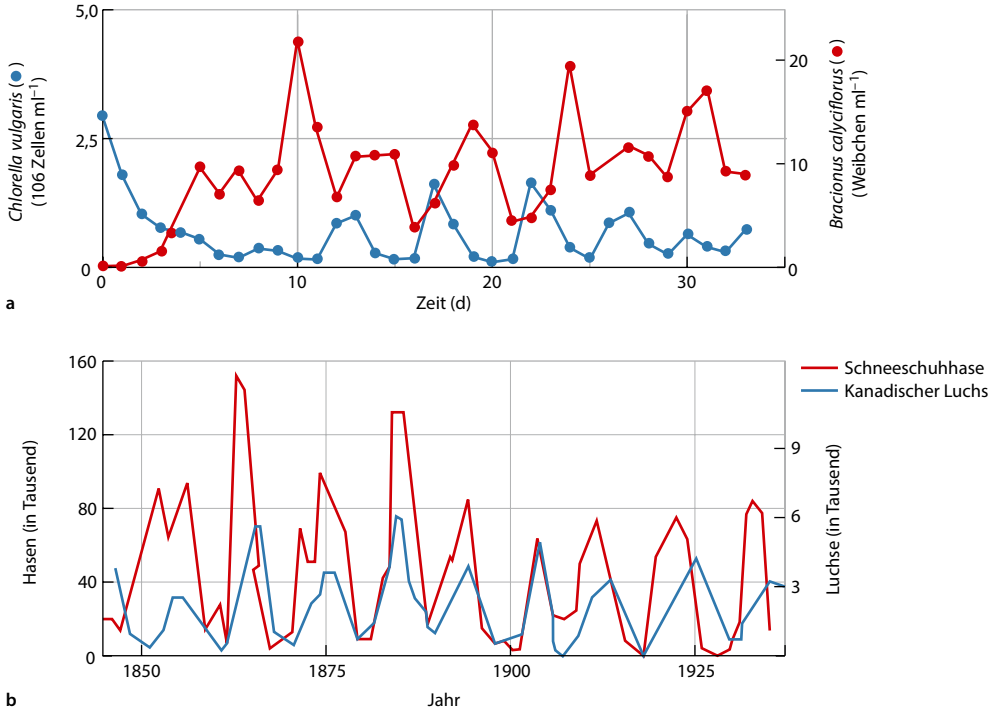


Abb. 7.17 Gekoppelte Oszillationen der Abundanz von Prädator und Beute. **a** Laborkulturen von parthenogenetischen weiblichen Rädertierchen der Art *Bracionus calyciflorus* (Wappenrädertier) als Prädatoren (rot) und einzelliger Grünalgen der Art *Chlorella vulgaris* als Beute (blau) (nach Yoshida et al. 2003). **b** Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*) und Kanadische Luchse (*Lynx canadensis*); Bestandszahlen ermittelt anhand der Zahl der Felle, welche der Hudson Bay Company übergeben wurden (nach MacLulick 1937)

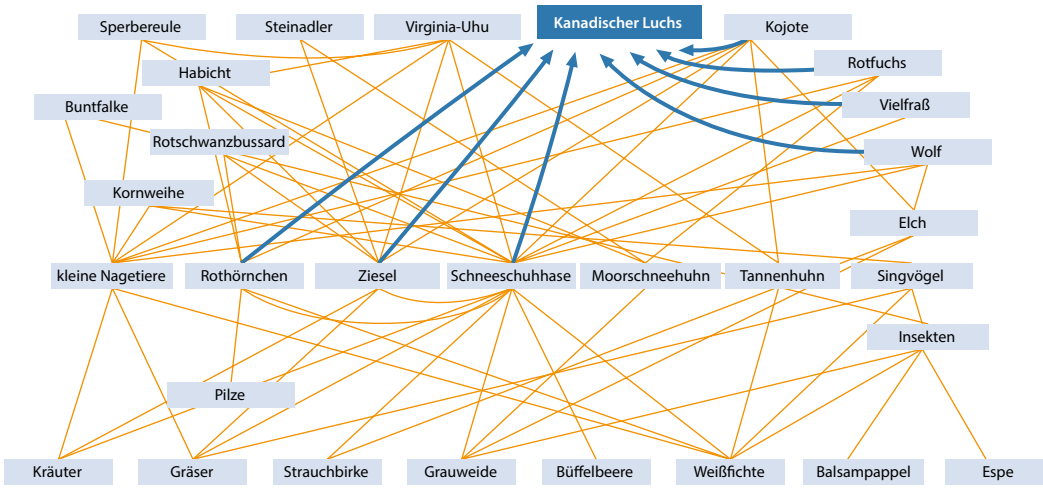
und Hasen zeigen eine gewisse Neigung, unabhängige Zyklen zu generieren. In der Praxis scheint der Zyklus jedoch normalerweise durch die Wechselbeziehung zwischen den beiden zustande zu kommen. Die sollte uns eine Warnung sein: Selbst wenn ein Räuber-Beute-Paar Abundanzzyklen zeigt, muss das nicht heißen, dass wir einfache gekoppelte Oszillationen von Prädator und Beute beobachten.

Zyklen der Zahl von Räuber und Beute äußern sich auf Seiten des Prädators häu g ausbruchsartig und scha en es damit sogar in die Nachrichten. Ein Beispiel dafür ist in ▶ Exkurs 7.3 beschrieben.

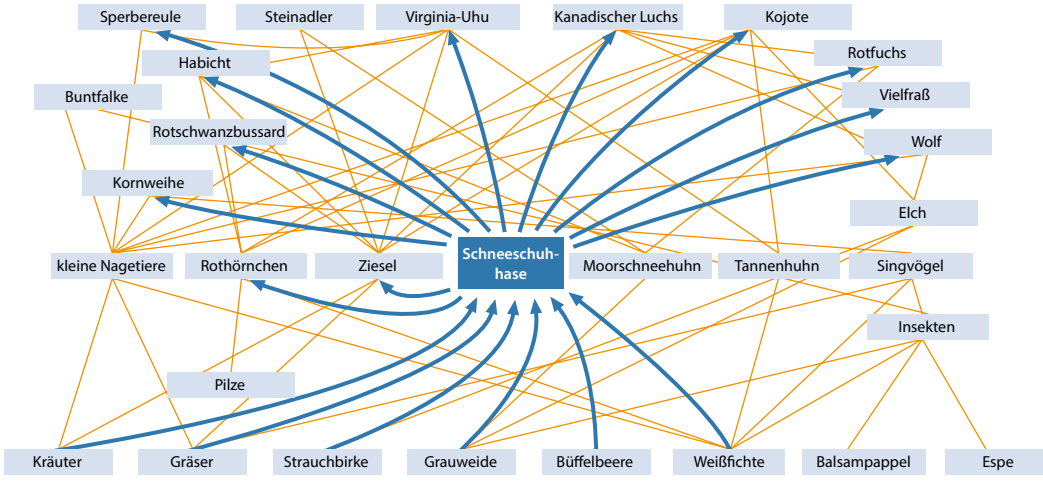
Populationsdynamik und Abundanzyklen von Parasiten und Pathogenen

Nettoreproduktionsrate und Übertragungsschwelle

In der Populationsdynamik vieler Parasiten, insbesondere von Mikroparasiten wie Bakterien, Viren usw., treten ebenfalls Zyklen in Erscheinung. Der beste Ausgangspunkt, um die Populationsdynamik eines Parasiten zu verstehen, ist seine **Nettoreproduktionsrate** (engl. *basic reproductive number*), herkömmlich als R_0 (gesprochen: *R* null) bezeichnet. Bei Mikroparasiten entspricht R_0 der durchschnittlichen Zahl neu in zierter Wirte durch einen einzelnen infektiösen Wirt in einer Population empfänglicher Wirtsorganismen. Bei $R_0 < 1$ kann sich eine Infektion nicht ausbreiten (jede gegenwärtige Infektion führt zu weniger als einer Infektion in der Zukun), bei $R_0 > 1$ breitet sie sich hingegen aus. Es gibt also eine **Übertragungsschwelle** (engl. *transmission threshold*) bei $R_0 = 1$, die überschritten werden muss, damit sich eine Infektion ausbreiten kann. Eine Ableitung von R_0 für Mikroparasiten mit direkter Übertragung (s. Abb. 7.12c) ndet sich in ▶ Exkurs 7.4.



a



b

Abb. 7.18 **a** Die wichtigsten Arten und Artengruppen in der Lebensgemeinschaft des borealen Nadelwaldes in Nordamerika und ihre trophischen Wechselbeziehungen („Wer frisst wen?"), dargestellt durch Verbindungslinien zwischen den Arten. Die auf den Konsumenten gerichteten blauen Pfeile kennzeichnen Beziehungen, welche den Luchs beeinflussen. **b** Dieselbe Lebensgemeinschaft, aber hier sind die Wechselbeziehungen des Schneeschuhhasen durch blaue Pfeile hervorgehoben (nach Stenseth et al. 1997)

Exkurs 7.3 Aktueller ÖKOnflikt

Zyklischer Ausbruch eines Forstschädlings in den Nachrichten

Ungefähr alle zehn Jahre kommt es zu einem Massenauftreten von Raupen des Nachtfalters *Malacosoma disstria* (Familie Glucken oder Wollraupenspinner), das jeweils für zwei bis vier Jahre andauert. Während eines solchen Populationsausbruchs richten diese Raupen in weiten Teilen des Landes massive Schäden am Laub der Waldbäume an.

Der folgende Artikel erschien am 11. Juni 2001 in der Zeitung *Telegraph Herald* (Dubuque, Iowa, USA)[1]

1 Alle Rechte © *Telegraph Herald* (Dubuque, IA). Kein Nachdruck ohne Genehmigung.

Raupen fressen nordische Wälder kahl

Malacosoma-Raupen haben sich durch weite Teile des nördlichen Wisconsin von Tomahawk bis nach Südkanada gefressen und dabei vor allem die Blätter von Zitterpappeln, Zuckerahorn, Birken und Eichen verzehrt.
Die Insektenlarven hängen in riesigen Klumpen in den Bäumen, und wenn sie in großen Wellen die Straßen überqueren, meint man, der Asphalt selbst wäre in Bewegung … „Eine Frau aus Eagle River erzählte, die Raupen seien auf ihrem Haus, auf ihrer Einfahrt und auf ihrem Gehweg gewesen und sie habe schon überlegt, nach Oak Creek zurückzuziehen", so Jim Bishop, Leiter der Abteilung für Öffentlichkeitsarbeit für die nördliche Region beim Department of Natural Resources [DNR; Anm. des Übersetzers].
Shane Weber, ein für das DNR tätiger Waldentomologe aus Spooner, erläuterte, die Raupen auf Gehwegen, Einfahrten und Schnellstraßen seien ein gutes Zeichen. „Wann immer sie diese Massenwanderungen über Land beginnen und sich plötzlich in Wellen über den Boden schieben, bedeutet das, dass sie am Verhungern sind und nach neuen Nahrungsquellen suchen", so Weber.
In Superior strömten Kunden in Scharen in Dan's Feed Bin (ein Gemischtwarenladen) und suchten nach Mitteln, um Haus und Hof von diesen Insektenlarven zu befreien. Die Angestellte Amy Connor erzählte, einige Kunden hätten ihre Telefonhörer ans Fenster gehalten, damit sie die Raupen wie Hagelkörner herabfallen hören konnte. „Es ist absolut ekelhaft", so ihr Kommentar. „Die Raupen haben fast alle Blätter auf der Upper Peninsula abgefressen", berichtete Jeff Forslund aus Hartland von einer Fahrt nach Ramsey in Michigan. „Mein Großvater hat ungefähr 500 Acres [rund 200 ha; Anm. des Übersetzers] Zitterpappelwälder, aber da hängt kein einziges Blatt mehr", ergänzte Forslund.
Nach Aussagen des DNR werden die meisten Bäume überleben und die Raupen sollten bis Mitte Juni anfangen, ihre Kokons zu spinnen. Der Waldentomologe David Hall geht davon aus, dass die Massenvermehrung in diesem Jahr ihren Höhepunkt erreicht. „Ich kann mir nicht vorstellen, dass es noch schlimmer werden kann", meinte er. Der letzte große Befall mit den heimischen *Malacosoma*-Raupen in Wisconsin ereignete sich Ende der 1980er-, Anfang der 1990er-Jahre … Während der letzten Massenvermehrung kam es in Kanada zu mehreren schweren Verkehrsunfällen, deren Ursache wahrscheinlich rutschig gewordene Straßen durch die überfahrenen Raupen waren.
Auf dem Höhepunkt des zyklischen Befalls findet man laut DNR pro Acre [gut 4000 m^2; Anm. des Übersetzers] rund vier Millionen der struppig behaarten Krabbeltiere.

Entwerfen Sie anhand dessen, was Sie in diesem Kapitel über Populationszyklen gelernt haben, ein ökologisches Szenario, mit dem sich die periodischen Massenvermehrungen dieser Raupen erklären lassen. Hatte der Mitarbeiter des Department of Natural Resources Ihrer Meinung nach recht mit seiner Anmerkung, die Massenwanderungen der Raupen seien ein gutes Zeichen? Wie würden Sie herauszufinden versuchen, ob dieses Verhalten tatsächlich das Ende der Hochphase des Populationszyklus einläutet?

Exkurs 7.4 Quantitative Aspekte

Übertragungsschwellen für Mikroparasiten

Einfach ausgedrückt repräsentiert bei Mikroparasiten mit direkter Übertragung die Nettoreproduktionsrate R_0 die durchschnittliche Anzahl neuer Infektionen, die von einem einzigen infizierten Individuum in einer Population anfälliger Wirtsorganismen ausgeht. Sie steigt mit der durchschnittlichen Zeitspanne L, in der ein infizierter Wirt ansteckend bleibt, denn ein langer Ansteckungszeitraum ist gleichbedeutend mit zahlreichen Gelegenheiten, die Infektion auf neue Wirte zu übertragen. Die Nettoreproduktionsrate nimmt auch mit der Anzahl anfälliger Individuen in der Wirtspopulation, S, zu, denn bei mehr empfänglichen Wirten bieten sich auch mehr Gelegenheiten (bzw. „Ziele") für eine Übertragung der Parasiten. Schließlich wächst sie mit der Übertragungsrate β der Infektion an, weil diese selbst mit der Infektiosität des Parasiten ansteigt – also mit der Wahrscheinlichkeit, dass bei einem Kontakt eine Übertragung erfolgt; aber auch mit der Wahrscheinlichkeit, dass ansteckende und empfängliche Wirte überhaupt miteinander in Kontakt treten, spiegelt also das Verhaltensmuster der Wirtsorganismen wider (Anderson 1982). Insgesamt gilt daher:

$$R_0 = S\beta L$$

$R_0 = 1$ ist bekanntlich die Übertragungsschwelle, unterhalb derer sich die Infektion nicht ausbreiten wird, oberhalb derer sie aber eine weitere Ausbreitung erfährt. Für eine bestimmte Kombination von Wirt und Parasit können wir jedoch zudem annehmen, dass L und β insofern

konstant sind, als sie für dieses spezielle Artenpaar charakteristisch sind. Dies erlaubt uns, eine kritische **Schwelle der Populationsgröße** (engl. *threshold population size*) S_T zu definieren: die Zahl der empfänglichen Wirte, die bewirkt, dass $R_0 < 1$ ist. An dieser Schwelle, bei der in der Gleichung $R_0 = 1$ wird, ergibt sich:

$$S_T = \frac{1}{\beta L}$$

In Populationen mit weniger empfänglichen Individuen als in diesem Fall wird die Infektion zum Erliegen kommen ($R_0 < 1$). Sind es hingegen mehr empfängliche Individuen, wird sich die Infektion ausbreiten ($R_0 > 1$). Daraus ist sofort zu erkennen, dass die Schwelle der Populationsgröße größer ist (mehr Individuen sind erforderlich, um eine Infektion aufrechtzuerhalten), wenn die Infektiosität (β) gering ist und/oder wenn die infizierten Wirte nur kurze Zeit ansteckend sind (kleiner Wert für *L*).

Schwellenwert der Populationsgröße und Abundanzzyklen von Mikroparasiten

7

► Exkurs 7.4 gewährt uns einen entscheidenden Einblick in die Dynamik von Infektionen: Für jeden direkt übertragenen Mikroparasiten gibt es eine kritische Schwelle der Populationsgröße, die überschritten werden muss, damit sich eine Parasiten- oder Pathogenpopulation aufrechtzuerhalten vermag. Für Masern zum Beispiel liegt die Schwelle der Populationsgröße Berechnungen zufolge bei rund 300.000 Individuen, weshalb Masern bis vor nicht allzu langer Zeit wahrscheinlich keine besondere Bedeutung für die Biologie des Menschen hatten. In den wachsenden Städten der industrialisierten Welt im 18. und 19. Jahrhundert entwickelten sich dann jedoch große Epidemien, ebenso bei der immer weiter ansteigenden Bevölkerungsdichte in den Entwicklungsländern im 20. Jahrhundert. Gegenwärtigen Schätzungen zufolge verliefen zu Beginn der 2000er-Jahre in den Entwicklungsländern jährlich 750.000 Maserninfektionen tödlich. Durch Kontrollprogramme, vor allem Impfungen, ist die Zahl gegen Ende der Dekade auf rund 150.000 im Jahr zurückgegangen (Dabagh et al. 2009).

Hinzu kommt noch: Aufgrund der Immunität, die durch die große Zahl bakterieller und viraler Infektionen ausgelöst wird, sowie durch infektionsbedingte Todesfälle verringert sich die Zahl der potenziellen Wirte in einer Population und damit auch R_0. Das bedeutet, dass die Zahl der Krankheitsfälle – die Inzidenz – selbst zurückgeht. Im weiteren Verlauf kommt es dann jedoch zu einem Zustrom an neuen empfänglichen Wirten in die Population (infolge neuer Geburten oder durch Immigration). Damit steigt R_0 wieder an, die Krankheitsfälle häufen sich und so weiter. Auch hier haben wir es wieder mit einer au älligen Tendenz zu einem zyklischen Verhalten zu tun. Solche Infektionen laufen zumeist nach einer bestimmten Abfolge ab: von einer hohen Zahl an Krankheitsfällen über wenige anfällige Wirtsindividuen, darau in einer geringen Zahl von Erkrankungen und vielen anfälligen Wirten wieder zu einer hohen Infektionsrate usw. Zweifellos liegt diese Abfolge der beobachteten zyklischen Inzidenz vieler Krankheiten des Menschen zugrunde (insbesondere vor Einführung der modernen Immunisierungsprogramme). Die unterschiedlichen Längen der Zyklen spiegeln die verschiedenen Merkmale der Krankheiten wider: Masern erreichen ungefähr alle zwei Jahre einen Höchststand, Keuchhusten alle drei bis vier Jahre, Diphtherie alle vier bis sechs Jahre (Abb. 7.19).

Crowding-Effekt

Durch gegenseitige Beeinträchtigung der Prädatoren verringert sich die Prädationsrate

Einen grundlegenden Umstand haben wir bislang außer Acht gelassen – die Tatsache, dass kein Prädator isoliert für sich alleine lebt: Alle sind durch weitere Prädatoren beeinträchtigt. Das wirkt sich am augenfälligsten in Form von Konkurrenz aus. Bei einer hohen Zahl von Prädatoren kann es vorkommen, dass nicht so viel Nahrung verfügbar ist, wie diese Prädatoren insgesamt benötigen würden, sodass folglich einzelne Individuen unter den Prädatoren darunter leiden (► Kap. 3). Doch selbst bei unbegrenztem Nahrungsangebot kann die Konsumptionsrate pro Individuum bei zunehmender

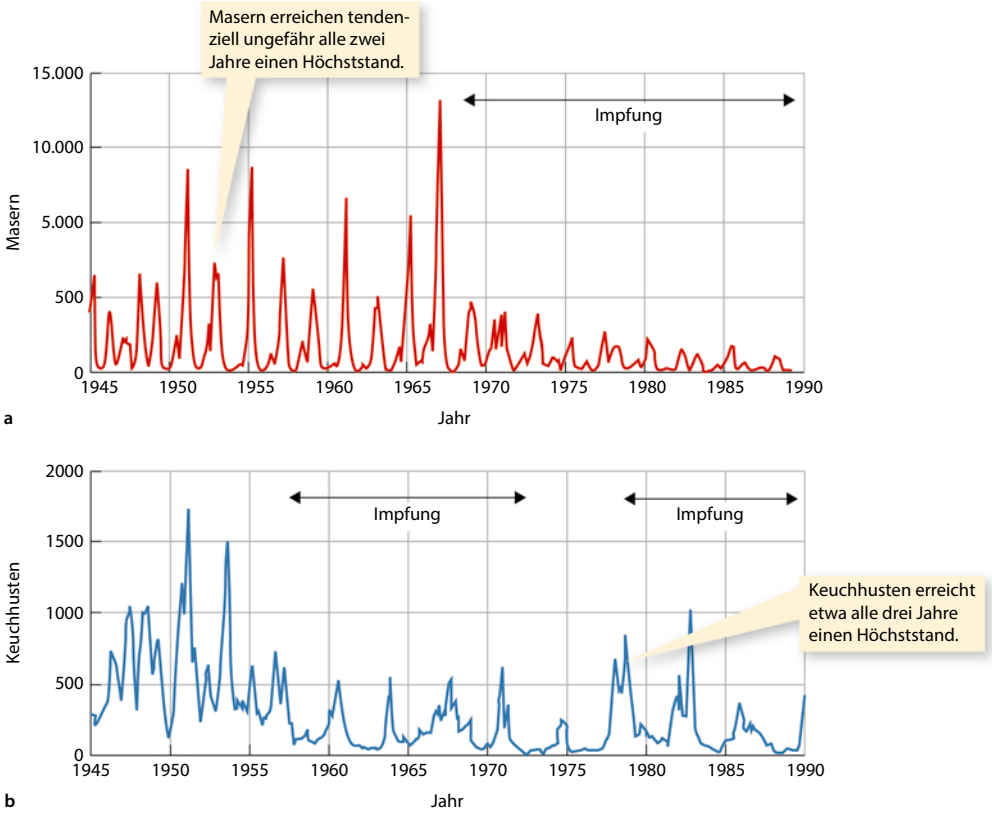


Abb. 7.19 Monatlich gemeldete Fälle von Masern (**a**) und Keuchhusten (**b**) in London zwischen 1945 und 1990. Auffällig ist der Einfluss der Impfung auf das Muster, denn die Impfungen verringerten die Zahl und den Zustrom empfänglicher Wirte in der Bevölkerung (nach Keeling et al. 2001)

Populationsdichte der Prädatoren aufgrund von Prozessen zurückgehen, die man unter dem Begri „**gegenseitige Beeinträchtigung**“ oder „gegenseitige Interferenz“ (engl. *mutual interference*) zusammenfasst. Beispielsweise kommt es häu g zu Interaktionen mit anderen Prädatoren der Population, wodurch weniger Zeit für die Nahrungsaufnahme bleibt. So verteidigen zum Beispiel Kolibris aktiv und aggressiv reichhaltige Nektarquellen und parasitoide Wespen bedrohen und verjagen, wenn nötig, vehement jegliche Eindringlinge in ihren Bezirk, etwa einen Baumstamm. Auch kann ein Anstieg der Konsumentendichte dazu führen, dass vermehrt Individuen abwandern oder die Konsumenten sich gegenseitig Futter stehlen, wie es unter Möwen verbreitet ist, oder die Beuteorganismen selbst reagieren derart auf die Anwesenheit der Konsumenten, dass sie schwerer zu erbeuten sind.

All diese Fälle beruhen auf dem gleichen Grundmuster: Die Konsumptionsrate der einzelnen Konsumentenindividuen geht mit zunehmender Prädatorendichte zurück. Dieser Rückgang wirkt sich selbst wiederum nachteilig auf die Fruchtbarkeit, das Wachstum und die Mortalität der Prädatorenindividuen aus, und diese nachteilige Wirkung verstärkt sich mit zunehmender Dichte der Prädatoren. Die Prädatorenpopulation unterliegt damit einer dichteabhängigen Regulation (▶ Kap. 3 und 5).

Konkurrenz oder Immunreaktion als ausschlaggebender Faktor bei Parasiten?

Bei Parasiten können wir ebenfalls davon ausgehen, dass sich die Individuen gegenseitig beeinträchtigen – vor allem durch **intraspezifische Konkurrenz** (engl. *intraspeci c competition*) um Wirte und

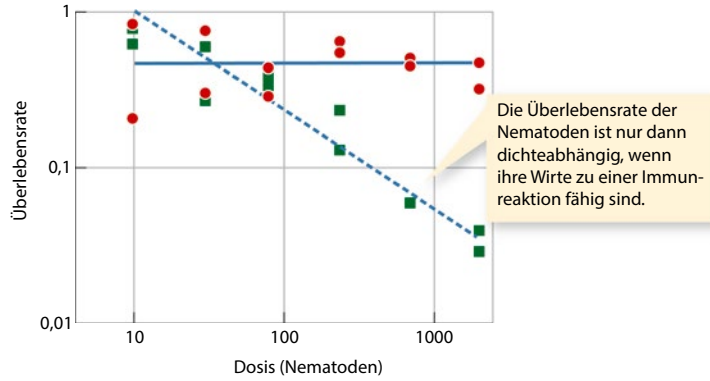


Abb. 7.20 Immunreaktionen des Wirtsorganismus erzeugen bei Infektionen von Ratten mit dem Nematoden *Strongyloides ratti* dichteabhängige Effekte. Bei Rattenmutanten mit gestörtem Immunsystem, die also keine Immunreaktion zeigen (rot; Steigung weicht nicht signifikant von 0 ab), ist die Überlebensrate der Parasiten unabhängig davon, mit welchen Mengen an Nematoden sie infiziert wurden. Bei Ratten mit normaler Immunreaktion (grün) geht sie zurück (Steigung = –0,62; signifikant geringer als 0; $p > 0{,}001$) (nach Paterson und Viney 2002)

7

über die Dichteabhängigkeit ihres Wachstums, ihrer Geburten- und/oder ihrer Sterberate. Zumindest für Wirbeltiere als Wirte gilt jedoch, dass die Intensität der Immunreaktion, die der Parasit bei seinem Wirt auslöst, normalerweise von der Abundanz der Parasiten abhängt. Bislang gab es nur wenige Untersuchungen mit dem Ziel, zwischen dem Ein uss von Konkurrenz und Immunreaktion zu unterscheiden. In einer davon machte man sich zunutze, dass es Rattenmutanten mit gestörtem Immunsystem gibt (Abb. 7.20). Solche und normale Ratten (als Kontrolle) wurden im Experiment mit unterschiedlichen Mengen des Nematoden *Strongyloides ratti* in ziert. Jegliche Verringerung der biologischen Fitness der Nematoden mit zunehmender Infektionsdosis bei den normalen Ratten konnte entweder auf intraspezi sche Konkurrenz oder auf eine dosisabhängige Immunreaktion des Wirtes oder beides zurückzuführen sein. Bei den Rattenmutanten ist natürlich nur Ersteres möglich. Tatsächlich zeigte sich bei den Rattenmutanten kein beobachtbarer E ekt (Abb. 7.20) – ein deutlicher Hinweis darauf, dass bei den verwendeten Mengen an Nematoden, die in etwa denen bei einem natürlichen Befall entsprachen, keinerlei Anzeichen für intraspezi sche Konkurrenz erkennbar waren. Somit wurde das bei den normalen Ratten beobachtete Muster ausschließlich durch eine dichteabhängige Immunreaktion hervorgerufen. Das bedeutet natürlich nicht, dass es unter Parasiten in ihren Wirten nie zu intraspezi scher Konkurrenz kommt. Es verdeutlicht aber, welche Besonderheiten zu berücksichtigen sind, wenn das Habitat eines Organismus ein Wirt ist, der selbst Reaktionen zeigen kann.

Durch den Crowding-Effekt werden Räuber-Beute-Zyklen zumeist gedämpft oder ganz unterdrückt

Auch die Beuteorganismen leiden wahrscheinlich unter einem Rückgang von Wachstum, Geburten- und Sterberate, sobald ihre Abundanz zunimmt und auf das einzelne Individuum jeweils weniger Ressourcen entfallen. Welche Auswirkungen der Crowding-E ekt auf die Populationsdynamik hat, ist sowohl bei den Prädatoren als auch bei der Beute relativ leicht vorherzusagen. Bei den Beuteorganismen verhindert dieser E ekt, dass sie eine so hohe Abundanz erreichen, wie es ohne Crowding möglich wäre. Das wiederum bedeutet, dass die Abundanz der Prädatoren ebenfalls kaum das Maximum erreicht. In ähnlicher Weise verhindert ein Crowding-E ekt unter den Prädatoren, dass ihre Abundanz so sehr ansteigt, bewirkt damit aber auch, dass die Abundanz der Beuteorganismen nicht so stark verringert wird, wie es ansonsten der Fall sein könnte. Alles in allem dämp der Crowding-E ekt also die Räuber-Beute-Zyklen: Ihre Amplitude wird geringer oder sogar

ganz aufgehoben. Das geschieht aber nicht nur, weil durch den Crowding-Effekt die Gipfel und Täler gekappt werden, sondern auch, weil jeder Gipfel in einem Zyklus zumeist selbst das darau olgende Tal erzeugt (z. B. hohe Beuteabundanz → hohe Räuberabundanz → geringe Beuteabundanz), sodass es eine Absenkung der Gipfel selbst schon zu einer Anhebung der Täler führt.

Es gibt zweifellos Beispiele, die den stabilisierenden Ein uss des Crowding-E ekts auf Räuber-Beute-Beziehungen zu bestätigen scheinen. So sind etwa in der Arktis zwei Gruppen überwiegend herbivorer Nagetiere verbreitet: Wühlmäuse (zu denen Lemminge und Feldmäuse gehören) und Ziesel oder Erdhörnchen. Die Wühlmäuse sind bekannt für ihre dramatischen zyklischen Abundanzschwankungen, die Populationen der Ziesel bleiben dagegen von Jahr zu Jahr erstaunlich konstant, insbesondere in o enen Wiesen- und Tundrahabitaten. Dort limitieren sie sich o ensichtlich in erheblichem Maße – signi kant – selbst: durch die Verfügbarkeit von Nahrung, von geeigneten Habitaten für ihre Baue und durch ihr Territorialverhalten (Karrel und Boonstra 2000).

Prädatoren und Beute in speziellen Habitatfragmenten

Als zweiter Aspekt blieb eingangs eine Tatsache unbeachtet, der wir uns nun widmen wollen, nämlich, dass viele Räuber- und Beutepopulationen keine homogene Masse bilden, sondern vielmehr **Metapopulationen**. Davon spricht man, wenn die Gesamtpopulation aufgrund der Heterogenität des Lebensraums in eine Reihe von Unterpopulationen unterteilt ist. Die weisen jeweils ihre eigene interne Dynamik auf, stehen aber durch Wanderbewegungen (Ausbreitung) zwischen den Habitatfragmenten mit anderen Subpopulationen in Verbindung. Auf dieses ema werden wir in ▶ Abschn. 9.2 noch näher eingehen.

Eine gute Vorstellung davon, wie sich diese räumliche Strukturierung generell auf die Räuber-Beute-Dynamik auswirkt, erhalten wir durch Betrachtung der einfachsten denkbaren Metapopulation: einer Metapopulation, die nur aus zwei Subpopulationen besteht. Sofern in den Habitatfragmenten die gleiche Dynamik herrscht und auch Wanderbewegungen gleichermaßen in beide Richtungen erfolgen, bleibt die Räuber-Beute-Dynamik davon unbeein usst. Auf jedes „verlorengegangene" Individuum kommt wieder ein entsprechender Zuwachs. Einfacher ausgedrückt: Heterogenität des Lebensraums und Ausbreitung haben an sich keinen E ekt. Unterschiede zwischen den Habitatfragmenten, sei es in der Dynamik innerhalb der Subpopulationen oder in den Wanderungen zwischen diesen, stabilisieren hingegen zumeist die Wechselwirkungen: Sie dämpfen jegliche potenziellen Zyklen. Das liegt daran, dass sämtliche Unterschiede zu asynchronen Fluktuationen in den Habitatfragmenten führen. Eine Population auf dem Gipfel ihres Zyklus verliert folglich tendenziell durch Wanderbewegungen mehr Individuen, als sie dazugewinnt, während eine Population in einem Tal mehr Individuen dazugewinnt als verliert. Selbst bei nur zwei Habitatfragmenten ist es unwahrscheinlich, dass beide Subpopulationen zugleich aussterben, da sie ja nicht synchronisiert sind. Durch Zuwanderer kann die aussterbende Population „gerettet" werden, sodass die Metapopulation als Ganzes weiter existiert. Somit wirken Dispersion und Asynchronizität also zusammen meist dämpfend auf Fluktuationen der Räuber-Beute-Dynamik ein und sorgen dafür, dass Populationen mit größerer Wahrscheinlichkeit überdauern – und ein gewisse Asynchronizität ist vermutlich generell vorhanden.

Ist es möglich, den stabilisierenden Ein uss einer Metapopulationsstruktur dieses Typs in der Praxis zu beobachten? Ein Beispiel dafür bildet ein Laborexperiment mit der Raubmilbe *Phytoseiulus persimilis* als Prädator und der herbivoren Gemeinen Spinnmilbe (*Tetranychis urticae*) als Beute. Als Nahrung für die Spinnmilben dienten kleine Bohnenp änzchen auf durch Wasser getrennten „Inseln" aus Styropor, die über Brücken miteinander in Verbindung standen. Diese konnten die Milben überqueren. Entweder befanden sich auf einer einzelnen großen Insel 90 Bohnenp anzen oder auf acht kleinen Inseln jeweils zehn (◘ Abb. 7.21a). Zwar waren die Inseln untereinander verbunden, aber die Populationsdynamik auf den Inseln war zumindest zum Teil unabhängig, weil nur ein geringer Austausch von Milben zwischen den Inseln erfolgte. Als man sämtliche Bohnenp anzen auf einer einzigen Insel zusammenführte, stieg die Abundanz der herbivoren Milbenart (der Beute) an,

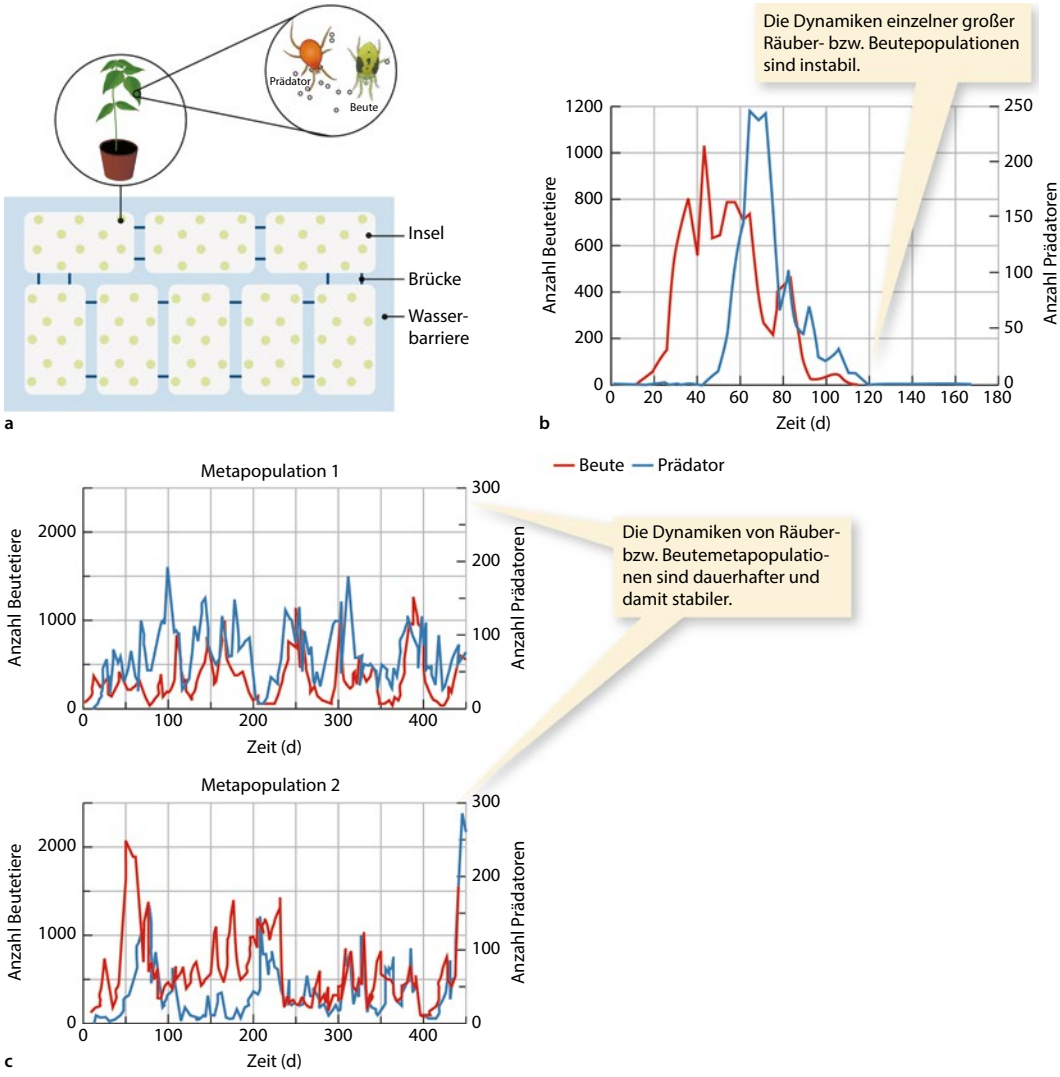


Abb. 7.21 Eine Metapopulationsstruktur kann Räuber-Beute-Beziehungen beständiger machen. **a** Versuchsaufbau mit Bohnenpflänzchen auf von Wasser umgegebenen Styroporplatten, die über Brücken miteinander verbunden waren. Diese Pflanzen dienten als Nahrung für die Spinnmilbe *Tetranychus urticae*, von der sich eine andere Milbe, die Raubmilbe *Phytoseiulus urticae*, ernährt. **b** Auf einer einzelnen Insel mit 90 Pflanzen stieg die Zahl der Beuteindividuen, danach auch die der Räuber, woraufhin die Beute bis zum Aussterben zurückging, ebenfalls gefolgt von der Prädatorenpopulation. **c** Bei der in (**a**) dargestellten Metapopulationsstruktur überdauerten sowohl die Raubmilben (Prädatoren) als auch die Spinnmilben (Beute) über den gesamten Versuchszeitraum hinweg (nach Janssen et al. 1997)

nach einer gewissen zeitlichen Verzögerung gefolgt von einem entsprechenden Anstieg der Zahl der Raubmilben (der Prädatoren). Dieser ließ wiederum die Beutepopulation zusammenbrechen, gefolgt von einem Zusammenbruch der Räuberpopulation (Abb. 7.21b). Damit gab es nur einen einzigen „Zyklus“ der Abundanz von Räuber und Beute und das ganze System hatte lediglich 120 Tage Bestand. Die zugrundeliegende Prädator-Beute-Dynamik erwies sich als instabil.

Als man das Habitat jedoch in acht kleine Inseln unterteilte, überdauerten sowohl die Prädatoren als

auch die Beute in zwei separaten Versuchsdurchläufen mehr als ein Jahr lang – genauer gesagt, bis man das Experiment beendete. In einem Fall zeigten sich deutliche Anzeichen für dauerha e Zyklen von Räuber und Beute, im anderen war die Dynamik unberechenbarer, aber dennoch dauerhaft (Abb. 7.21c). Bemerkenswerterweise gab es auf den einzelnen kleinen Inseln aber keinen einzigen Fall, in dem die Populationen von Räuber und Beute überdauerten. Jede von beiden starb mindestens einmal ganz aus, sodass jeweils von einer der besiedelten Inseln her wieder Milben auf diese Insel einwandern mussten, um die betro ene Population zu retten. In jedem Habitatfragment (jeder Insel) waren letztlich sowohl die Prädatoren als auch die Beutetiere zum Aussterben verdammt, weil die Populationsdynamiken in diesen Fragmenten instabil waren. Insgesamt gesehen gab es zu jedem beliebigen Zeitpunkt ein Mosaik aus unterschiedlich besiedelten Habitatfragmenten: nicht besiedelte, solche, die von Beute und Räubern besiedelt waren (die wiederum auszusterben drohten), sowie solche mit gedeihender Beutepopulation. Durch dieses Mosaik konnten dauerha e Populationen von Räubern und Beute aufrechterhalten werden, es bot der Metapopulation im Ganzen Stabilität (Abb. 7.21c).

Ein ähnliches Beispiel aus einer natürlichen Population lieferte eine Untersuchung über die Prädation von Miesmuscheln durch Seesterne vor der südkalifornischen Küste (Murdoch und Stewart-Oaten 1975). Miesmuscheln leben mit ihren Byssusfäden am Substrat festgehe et in dichten Kolonien. Bei starker Prädation der Kolonien durch die Seesterne werden die Muscheln bei hartem Wellenschlag leichter vom Untergrund gelöst und sterben ab. Die Seesterne bringen dadurch nach und nach Kolonien ihrer Beute zum Absterben. Die Miesmuscheln besiedeln mittels ihrer planktonischen Larven allerdings neue Orte und beginnen so neue Kolonien, während die Seesterne sich nicht so leicht ausbreiten. Somit sterben ständig Muschelkolonien ab und andere wachsen vor der Ankun der Seesterne wieder nach. Wie bei den Milben scheinen auch in diesem Fall die eckenha e Verteilung und die fehlende Synchronizität im Verhalten der verschiedenen Fragmente dafür zu sorgen, die Dynamik der Räuber-Beute-Beziehung zu stabilisieren.

Auch andere Wissenscha ler haben zeigen können, welche Bedeutung eine Metapopulationsstruktur für den dauerha en Erhalt gekoppelter Räuber- und Beutepopulationen hat, sofern ihre Dynamik in einzelnen Subpopulationen instabil ist. Abbildung 7.22a zeigt dies beispielsweise für einen Parasitoiden des Kundekäfers (*Callosobruchus chinensis*), die Erzwespe *Anisopteromalus calandrae* (Familie Pteromalidae). In Abb. 7.22b sind ähnliche Ergebnisse für eine Räuber-Beute-Beziehung von Ciliaten (Wimpertierchen) dargestellt. Hier konnten der asynchrone Verlauf der Dynamik einzelner Subpopulationen sowie häu ges lokales Aussterben der Beute und nachfolgende Wiederbesiedlung nachgewiesen werden – dies unterstreicht die wichtige Rolle der Metapopulationsstruktur (Holyoak und Lawler 1996).

Eine Metapopulationsstruktur kann die Dynamik von Räuber-Beute-Beziehungen somit ebenso wie der Crowding-E ekt wesentlich beeinussen. Allgemeiner gesprochen lautet die Botscha dieses Abschnitts jedoch, dass die Dynamik von Räuber-Beute-Beziehungen sehr unterschiedliche Formen annehmen kann. Wir können diese Vielfalt aber vermutlich als Variationen eines grundlegenden Phänomens sehen, welches durch das Zusammenspiel der verschiedenen Aspekte von Räuber-Beute-Beziehungen variiert wird.

7.6 Prädation und die Struktur von Lebensgemeinschaften

Prädation verhindert Konkurrenzausschluss und ermöglicht Coexistenz

Welche Rolle kann Prädation spielen, wenn wir statt Populationen ganze Lebensgemeinscha en betrachten? Ganz wesentlich hierfür ist die Vorstellung, dass Prädation nur eine der Krä e ist, die als „Störung" auf Lebensgemeinscha en einwirken können. Reißt ein Prädator in eine Lebensgemeinscha eine Lücke, die von anderen Organismen geschlossen wird, ist dies oft nicht zu unterscheiden von der Wirkung eines he igen Wellenschlags an einer Felsküste oder eines starken Sturmes in einem Wald.

Viele der Folgen von Prädation (und anderen Störungen) auf die Struktur einer Lebensgemeinscha kommen dadurch zustande, dass **Konkurrenzausschluss** (engl. *competitive exclusion*) verhindert wird (damit greifen wir ein ema wieder auf, das wir in ▶ Abschn. 6.1 vorgestellt haben). In einer Welt ohne

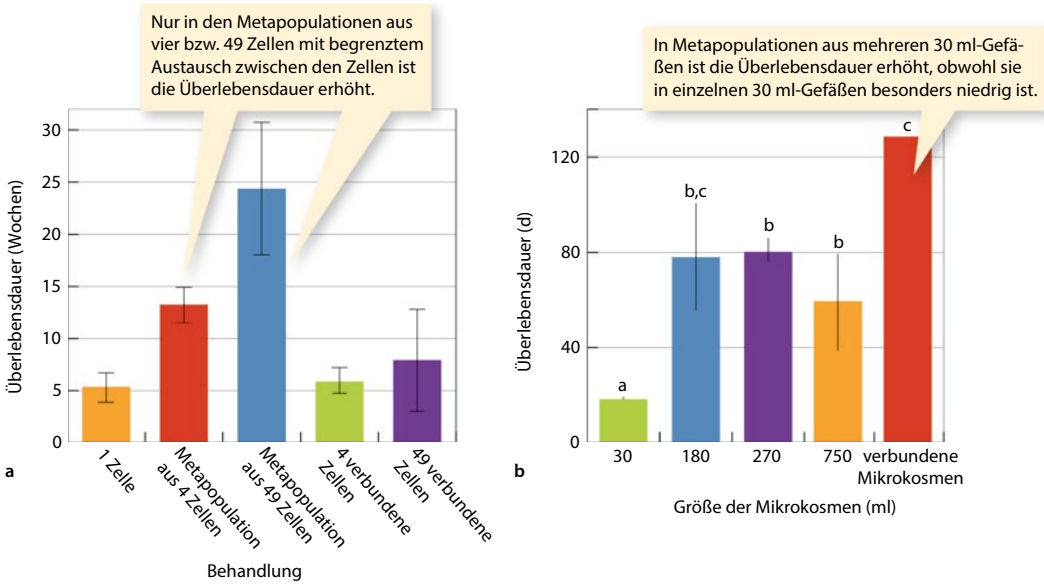


Abb. 7.22 Eine Metapopulationsstruktur kann die Dauerhaftigkeit von Räuber-Beute-Beziehungen erhöhen. **a** Die Beziehung der parasitoiden Erzwespe *Anisopteromalus calandrae* und ihr Wirtes, des Kundekäfers (*Callosobruchus chinensis*), dessen Larven von Bohnen leben: in kleinen Einzelzellen (kurze Überlebensdauer, links) oder in unterschiedlichen Kombinationen von Zellen (vier oder 49), zwischen denen entweder ein freier Austausch möglich war, sodass sie letztendlich eine einzelne Population darstellten (Überlebensdauer nicht signifikant erhöht, rechts), oder zwischen denen nur ein begrenzter (seltener) Austausch erfolgen konnte, sodass sie eine Metapopulation aus mehreren Subpopulationen darstellten (längere Überlebensdauer, Mitte). Die Balken geben Standardfehler an (nach Bonsall et al. 2002). **b** Der räuberische Ciliat *Didinium nasutum* (Nasentierchen) ernährt sich von dem bakterienfressenden Ciliaten *Colpidium striatum* (Nierentierchen). In Kulturgefäßen mit unterschiedlichen Volumina (30–750 ml) variierte die Überlebensdauer nur wenig, mit Ausnahme der kleinsten Populationen (30 ml), hier war sie kürzer. In „Metapopulationen" aus neun oder 25 miteinander verbundenen 30 ml-Gefäßen zeigten sie eine deutlich verlängerte Überlebensdauer: Alle Populationen existierten bis zum Ende des Experiments (130 Tage). Die Balken geben Standardfehler an. Die verschiedenen Buchstaben über den Balken kennzeichnen signifikant unterschiedliche Behandlungen ($p < 0.005$) (nach Holyoak und Lawler 1996)

Störungen ist davon auszugehen, dass die konkurrenzstärksten Arten die weniger konkurrenzstarken bis zum Aussterben verdrängen. Dies setzt jedoch voraus, dass die betre enden Organismen tatsächlich miteinander konkurrieren. Es gibt aber viele Situationen, in denen die Populationsdichte von Konkurrenten durch Prädation niedrig gehalten wird, sodass die Ressourcen nicht limitierend sind und die Individuen nicht um sie konkurrieren müssen. Sofern Prädation die Coexistenz von Arten fördert, die sich ansonsten gegenseitig ausschließen würden, spricht man von **prädatorenvermittelter Coexistenz** (engl. *predator-mediated coexistence*).

Ein Beispiel dafür lieferte eine Studie auf neun skandinavischen Inseln. Wie sich zeigte, kam der Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*) nur auf vier von ihnen vor und das Verbreitungsmuster von drei Meisenarten zeigte eine überraschende Korrelation mit dieser Verbreitung. Auf den fünf Inseln ohne den räuberischen Kauz lebte jeweils nur eine Meisenart, die Tannenmeise (*Parus ater*). In Anwesenheit des Kauzes fanden sich neben der Tannenmeise auch noch zwei größere Meisenarten, die Weidenmeise (*P. montanus*) und die Haubenmeise (*P. cristatus*). Nach Ansicht von Kullberg und Ekman (2000) ist die Tannenmeise in der Konkurrenz um Nahrung den anderen beiden Spezies überlegen, aber die beiden größeren Arten sind weniger von der Prädation durch den Sperlingskauz betro en als die Tannenmeise. Augenscheinlich ist der Kauz für eine durch Prädation vermittelte Coexistenz



a Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*) (© blickwinkel/alamy), **b** Tannenmeise (*Parus ater*) (© Mark Hamblin/www.agefotostock.com), **c** Weidenmeise (*P. montanus*) (© Friedhelm Adam/imagebroker/Corbis) und **d** Haubenmeise (*P. cristatus*) (© Andreas Held/www.naturfoto-held.de)

verantwortlich, indem er die Dominanz der Tannenmeise in der Konkurrenzsituation verringert.

Kommen die meisten Grasarten bei mittlerer Beweidungsintensität vor?

In einem weiteren Beispiel wurde die Beweidung durch Zeburinder auf natürlichen Weide ächen im äthiopischen Hochland untersucht. Als Kontrolle blieb eine Fläche unbeweidet, an zwei anderen Standorten grasten die Rinder in vier unterschiedlichen Intensitäten. Abbildung 7.23 zeigt, wie die durchschnittliche Zahl an P anzenarten an den Stellen im Oktober, zur Zeit der höchsten pflanzlichen Produktivität, schwankte. Bei mittlerer Beweidungsintensität kamen signi kant mehr Grasarten vor als ohne oder bei starker Beweidung ($p < 0{,}05$). Auf den unbeweideten Flächen machten einige sehr konkurrenzstarke P anzenarten, darunter das Bartgras *Bothriochloa insculpta*, 75–90 % der P anz endecke aus. Bei mittelstarkem Beweidungsdruck hielten die Zebus jedoch die dominanten Gräser in Schach, sodass nun eine größere Anzahl von Pflanzenarten überleben konnte. Bei sehr starker Beweidung mussten die Zebus jedoch auch auf weniger beliebte Arten ausweichen. Dadurch wurden einige Spezies ganz eliminiert und beweidungstolerante Arten wie das Hundszahngras (*Cynodon dactylon*) wurden dominant, sodass die Zahl der P anzenarten erneut zurückging (Abb. 7.23). Insgesamt war die Artenzahl bei mittlerem Beweidungsdruck am größten.

Selektive Prädation an einer Felsküste

Selektive Prädation sollte also im Allgemeinen einen Anstieg der Artenzahl in einer Lebensgemeinscha begünstigen, solange die bevorzugte Beuteart in der Konkurrenz mit anderen Beutearten überlegen ist.

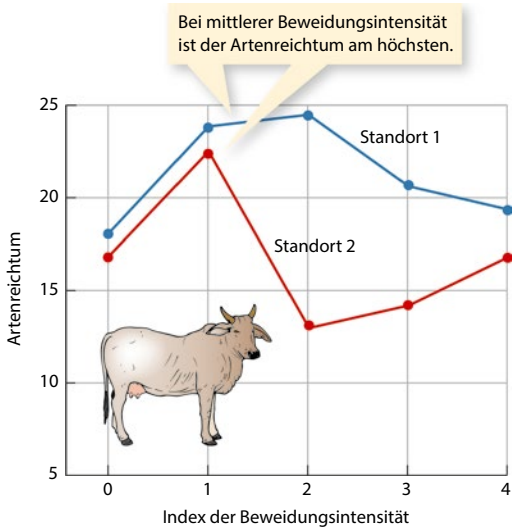


Abb. 7.23 Durchschnittlicher Artenreichtum typischer Weidevegetation im äthiopischen Hochland auf Versuchsflächen, die im Oktober unterschiedlich starker Beweidung durch Zebus ausgesetzt waren. Index der Beweidungsintensität: 0 = keine Beweidung, 1 = geringe Beweidung, 2 = mittlere Beweidung, 3 = starke Beweidung, 4 = sehr starke Beweidung (geschätzt anhand der Bestandsdichte der Rinder) (nach Mwendera et al. 1997)

Gestützt wird diese Vermutung durch eine Untersuchung, die entlang der Felsküsten von Neuengland an der Ostküste der USA durchgeführt wurde. Dort ist der häufigste und bedeutendste Herbivore in der mittleren und unteren Gezeitenzone die Große Strandschnecke (*Littorina littorea*). Sie ernährt sich von einem breiten Spektrum an Algenarten (Tangen), geht dabei aber relativ selektiv vor: Sie zeigt eine ausgeprägte Präferenz für kleine, zarte Arten, vor allem für den Darmtang (*Enteromorpha* [*Ulva*] *intestinalis*), eine Grünalge. Viel weniger beliebt sind relativ feste Algenarten, etwa der perennierende Knorpeltang (*Chondrus crispus*), eine Rotalge, und Braunalgen.

Enteromorpha, die bevorzugte Nahrung der Strandschnecke, ist in Abwesenheit der Schnecke eine konkurrenzüberlegene Art. Entfernt man diese Schnecken versuchsweise aus einem Gezeitentümpel, in dem *Chondrus* dominiert, siedeln sich dort *Enteromorpha* und mehrere andere Algenarten an, wachsen und nehmen an Zahl zu, bis schließlich *Enteromorpha* dominiert. In der natürlichen Situation ohne Eingri ernähren sich die Schnecken dagegen von den jungen Stadien zahlreicher ephemerer Algenarten, darunter auch *Enteromorpha*. Setzt man stattdessen Strandschnecken in einen *Enteromorpha*-Tümpel ein, so führt dies umgekehrt dazu, dass innerhalb eines Jahres der Anteil von *Enteromorpha* am Algenbewuchs von fast 100 % auf weniger als 5 % zurückgeht. Das belegt eindeutig: Die Strandschnecken sind für die Dominanz von *Chondrus* in den *Chondrus*-Tümpeln verantwortlich.

Die natürliche Artenzusammensetzung der Gezeitentümpel ist sehr unterschiedlich: von fast reinen *Enteromorpha*-Beständen zu fast ausschließlich von *Chondrus* geprägtem Bewuchs. Der Grund dafür ist ganz o ensichtlich die Beweidung durch die Strandschnecken (Abb. 7.24a). Sofern die Schnecken ganz fehlen oder selten sind, scheint *Enteromorpha* andere Arten durch Konkurrenzausschluss zu verdrängen und die Zahl der Algenarten ist gering. Bei sehr hoher Strandschneckendichte werden die von den Schnecken als Nahrung bevorzugten Algenarten bis zum völligen Verschwinden aufgefressen, sodass letztlich fast reine Bestände der weniger beliebten Rotalge *Chondrus* verbleiben. Auch hier war die Situation wieder so, dass bei mittlerer Intensität der Prädation die Abundanz der bevorzugten Nahrung *Enteromorpha* (sowie weiterer ephemerer Algenarten) zurückging, Konkurrenzausschluss verhindert wurde und viele Arten – als Nahrung bevorzugte und weniger bevorzugte – in Coexistenz lebten.

Ein völlig anderes Bild ergibt sich allerdings, wenn die bevorzugte Beuteart nicht am konkurrenzstärksten ist. In diesem Fall sollte zunehmender Prädationsdruck einfach zu einem Rückgang der Anzahl der Beutearten in der Lebensgemeinscha führen. Auch dies lässt sich an den Felsküsten Neuenglands zeigen, wo die Grünalge *Enteromorpha* auf Substraten, die immer wieder trockenfallen, mit anderen Algen in Wechselbeziehung tritt und anders als in den Gezeitentümpeln ihre dominierende Stellung in der Konkurrenzsituation einbüßt. Zunehmender Prädationsdruck bewirkt daher einfach nur eine Verringerung der Algendiversität, da die bevorzugten ephemeren Arten wie *Enteromorpha* völlig abgeweidet werden und verhindert wird, dass diese sich hier wieder ansiedeln (Abb. 7.24b).

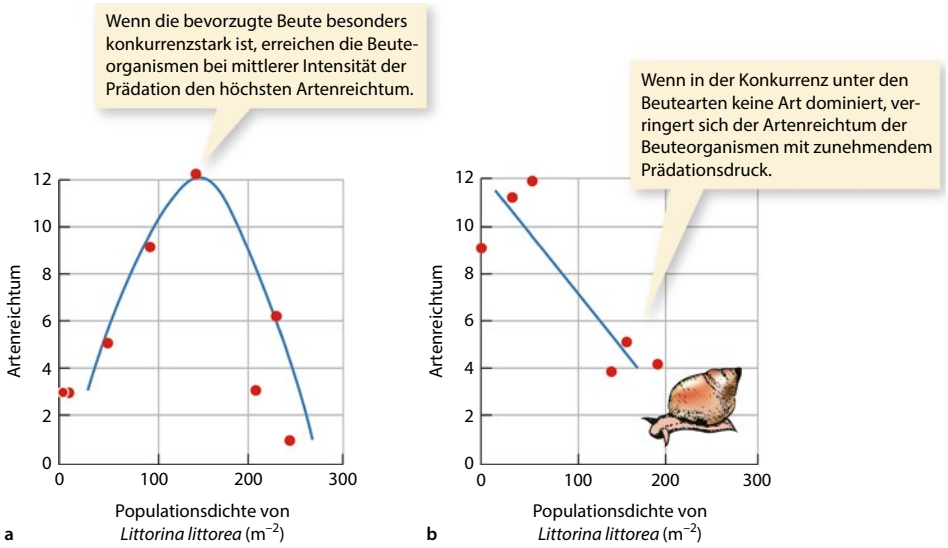


Abb. 7.24 Die Auswirkungen der Populationsdichte der Großen Strandschnecke (*Littorina littorea*) auf den Artenreichtum in (**a**) Gezeitentümpeln und (**b**) auf immer wieder trockenfallenden Substraten an der Felsküste von Neuengland, USA (nach Lubchenco 1978)

Zusammenfassung

Prädation: echte Prädatoren, Weidegänger und Parasiten

Als Prädator können wir jeden Organismus definieren, der andere Lebewesen – seine „Beute" bzw. „Wirte" – ganz oder in Teilen konsumiert. Das ist für ihn von Vorteil. Zumindest unter manchen Umständen vermindern sich dadurch aber Wachstum, Fruchtbarkeit oder Überlebenswahrscheinlichkeit der Beute. „Echte" Prädatoren töten ihre Beute immer, und zwar mehr oder weniger unmittelbar nach dem Angriff, und konsumieren im Laufe ihres Lebens mehrere oder sogar viele Beuteindividuen. Auch Weidegänger greifen im Laufe ihres Lebens mehrere oder viele Beuteorganismen an, konsumieren aber immer nur Teile jedes Individuums und töten ihre Beute normalerweise nicht. Parasiten konsumieren ebenfalls nur Teile ihres Wirtes und töten ihn in der Regel nicht, zumindest nicht kurzfristig. Sie greifen aber im Laufe ihres Lebens nur einen oder sehr wenige Wirte an.

Biologische Fitness und Abundanz der Beuteorganismen

Die grundlegende Ähnlichkeit zwischen echten Prädatoren, Weidegängern und Parasiten besteht darin, dass alle entweder die Fruchtbarkeit oder die Überlebenswahrscheinlichkeit von Beuteindividuen bzw. Wirtsindividuen vermindern und dadurch die Abundanz der Beuteorganismen verringern. Die Auswirkungen echter Prädatoren auf das Überleben von Beuteindividuen liegen auf der Hand, die Einflüsse von Weidegängern und Parasiten sind zwar subtilerer Art, können jedoch ähnlich gravierend sein. Das sich eine verringerte Überlebenswahrscheinlichkeit oder Fruchtbarkeit von Beuteindividuen in einer rückläufigen Abundanz der Beuteorganismen niederschlägt, ist gar nicht so einfach nachzuweisen. Prädatoren aller Art können einen Abundanzrückgang

ihrer Beute bewirken, allerdings ist das nicht zwangsläufig der Fall.

Die Feinheiten der Prädation

Insbesondere Weidegänger und Parasiten schädigen ihre Beute bzw. Wirte häufig nicht dadurch, dass sie sie wie echte Prädatoren sofort töten, sondern indem sie die Beuteindividuen anfälliger für andere Formen der Mortalität machen. Häufig sind die Auswirkungen von Weidegängern und Parasiten auf die von ihnen angegriffenen Organismen weniger gravierend, als es auf den ersten Blick scheint, weil die Pflanzen- oder Wirtsindividuen diese Angriffe kompensieren können. Die Einflüsse der Prädation auf eine Population von Beute- oder Wirtsorganismen sind komplex und nur schwer vorherzusagen, denn für die überlebenden Individuen kann sich dadurch die Konkurrenz um eine begrenzte Ressource verringern, sie können mehr Nachkommen hervorbringen oder weniger von ihnen fallen anderen Prädatoren zum Opfer.

Verhalten von Prädatoren

Viele echte Prädatoren und Weidegänger zeigen normalerweise Verhaltensweisen der Nahrungssuche und wandern auf der Suche nach Beute in ihrem Habitat umher. Andere Prädatoren, sogenannte Ansitz- oder Lauerjäger, lauern ihrer Beute auf, zumeist an gezielt ausgewählten Orten. Parasiten und Pathogene (Krankheitserreger) können auf direktem Weg von infizierten auf nicht infizierte Wirte übertragen werden oder es ist ein Kontakt zwischen frei lebenden Stadien der Parasiten und nicht infizierten Wirten erforderlich. Mithilfe der Theorie des optimalen Nahrungserwerbs können wir logische Erklärungen dafür finden, wo Prädatoren ihre Nahrung suchen und wie lange sie sich in bestimmten Habitatbereichen aufhalten.

Prädation und Populationsdynamik

Prädatoren und ihre Beute zeigen eine grundlegende Tendenz zu Abundanzzyklen. Solche Zyklen lassen sich tatsächlich bei einigen Räuber-Beute- oder Wirt-Parasit-Beziehungen beobachten. Allerdings gibt es viele wesentliche Faktoren, die diese Tendenz modifizieren oder sie überlagern können. Der Crowding-Effekt bei hoher Populationsdichte kann sowohl bei den Prädatoren als auch bei den Beuteorganismen einen dämpfenden Einfluss auf jeden Räuber-Beute-Zyklus haben. Viele Populationen von Prädatoren und Beuteorganismen existieren in Form von Metapopulationen. Theoretisch und in der Praxis führen der asynchrone Verlauf der Populationsdynamik in verschiedenen Habitatfragmenten sowie der Prozess der Ausbreitung tendenziell dazu, grundlegende Populationszyklen abzuschwächen.

Prädation und die Struktur von Lebensgemeinschaften

Wenn Prädation eine Coexistenz von Arten begünstigt, unter denen es ansonsten zu einem Konkurrenzausschluss käme, spricht man von prädatorenvermittelter Coexistenz. Welche Auswirkungen Prädation allgemein auf eine Gruppe konkurrierender Arten hat, hängt davon ab, welche der Arten am meisten von der Prädation betroffen ist. Sofern es sich um eine in der Konkurrenz unterlegene Art handelt, kann Prädation zum Aussterben dieser Art führen und die Gesamtartenzahl der Lebensgemeinschaft wird zurückgehen. Sind allerdings in der Konkurrenz dominierende Arten am stärksten von der Prädation betroffen, wird sich hoher Prädationsdruck so auswirken, dass Raum und Ressourcen für andere Spezies frei werden und die Artenzahl insgesamt sogar ansteigen kann. Es ist nicht ungewöhnlich, dass die Artenzahl in einer Lebensgemeinschaft bei mittlerem Prädationsdruck am höchsten ist.

Alles in allem kann Prädation eine wichtige Rolle spielen, um die Struktur von Lebensgemeinscha en besser zu verstehen. Das gilt nicht zuletzt deshalb, weil sie uns daran erinnert, dass die Muster aus ► Kap. 6, als wir uns auf interspezifische Konkurrenz konzentriert haben, wohl kaum einmal so in der Natur zutage treten werden, da Lebensgemeinschaften in der realen Welt nur selten reibungslos auf einen Gleichgewichtszustand hin verlaufen.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Erläutern Sie anhand von Beispielen die charakteristischen Merkmale des Nahrungserwerbs von echten Prädatoren, Weidegängern, Parasiten und Parasitoiden.
2. Diskutieren Sie, auf welch unterschiedliche Weise Pflanzen die Auswirkungen der Herbivorie kompensieren können.
3. Prädation ist „schlecht" für die Beuteindividuen, die gefressen werden. Erklären Sie, warum sie für all jene, die nicht gefressen werden, durchaus gut sein kann.
4. Legen Sie mit einfachen Worten dar, warum die Abundanzen von Prädatoren und Beuteorganismen eine grundlegende Tendenz zu zyklischem Verhalten zeigen.
5. Definieren Sie, was man unter gegenseitiger Beeinträchtigung versteht, und nennen Sie dafür jeweils ein Beispiel für echte Prädatoren und Parasiten. Erläutern Sie, wie sich diese wechselseitige Interferenz dämpfend auf grundlegende Populationszyklen auswirken kann.
6. Diskutieren Sie die in diesem Kapitel angeführten Hinweise, die darauf hindeuten, dass die Heterogenität des Lebensraums einen wesentlichen Einfluss auf die Populationsdynamik von Prädatoren und Beuteorganismen haben kann.
7. Erklären Sie anhand eines Beispiels, warum sich die meisten Beutearten in Lebensgemeinschaften finden, die einem mittleren Prädationsdruck ausgesetzt sind.

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Echte Prädatoren, Weidegänger und Parasiten können das Ergebnis von Konkurrenzbeziehungen zwischen ihren Beute- bzw. Wirtspopulationen beeinflussen. Diskutieren Sie diese These jeweils anhand eines Beispiels aus jeder der Kategorien.
2. Diskutieren Sie jeweils die Vor- und Nachteile in Bezug auf den Energiehaushalt von (i) Generalisten und Spezialisten unter Prädatoren und (ii) von Ansitz- bzw. Lauerjägern und solchen Prädatoren, die ihre Beute aktiv suchen.
3. Ihnen liegen Daten aus der Natur vor, die das Auftreten von Zyklen zwischen miteinander interagierenden Populationen eines echten Prädators, eines Weidegängers und einer Pflanze belegen. Beschreiben Sie einen Versuchsaufbau, mit dem sich feststellen lässt, ob ein Weidegänger-Pflanzen-Zyklus oder eine Räuber-Weidegänger-Zyklus vorliegt.

Molekulare und evolutionäre Ökologie

8.1 Molekulare Ökologie: Unterschiede innerhalb und zwischen Arten – 274

8.2 Coevolutionäres Wettrüsten – 283

8.3 Mutualistische Wechselbeziehungen – 291

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- darlegen können, wie sich mithilfe von molekularen Markern nachweisen lässt, in welchem Ausmaß Arten innerartlich und zwischenartlich genetische Unterschiede aufweisen.
- das coevolutionäre „Wettrüsten" zwischen Pflanzen und phytophagen Insekten sowie zwischen Parasiten und ihren Wirten beschreiben können.
- erklären können, wie sich verschiedene mutualistische Wechselbeziehungen sowohl auf die beteiligten Arten als auch auf fast alle Lebensgemeinschaften der Erde auswirken.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_8

Wie wir bereits festgestellt haben, erscheint in der Ökologie nichts sinnvoll, solange man es nicht im Licht der Evolution betrachtet. Manche Bereiche der Ökologie sind jedoch deutlich stärker von der Evolution geprägt als andere. Um dies zu verdeutlichen, müssen wir uns näher mit der individuellen genetischen Ausstattung von Organismen befassen oder auch die bedeutende Rolle mancher Arten für die Evolution bestimmter anderer Arten hervorheben.

8.1 Molekulare Ökologie: Unterschiede innerhalb und zwischen Arten

In ▶ Kap. 2 haben wir deutlich gemacht, warum für dieses gesamte Buch der leicht veränderte, berühmte Ausspruch von eodosius Dobzhansky gilt: „Nichts in der Ökologie ergibt einen Sinn, außer im Licht der Evolution". Aber die Evolution ist mehr als nur die Grundlage der Ökologie (und der gesamten übrigen Biologie). Es gibt viele Bereiche der Ökologie, in denen evolutionäre Anpassungen durch natürliche Selektion eine zentrale Rolle einnehmen. Für diese Bereiche wird häu g der Begri **evolutionäre Ökologie** oder **Evolutionsökologie** (engl. *evolutionary ecology*) verwendet.

In mehreren der vorausgegangenen Kapitel haben wir bereits emen der Evolutionsbiologie als integrale Bestandteile von umfassenderen ökologischen Fragen behandelt. Natürlich haben wir damit keine vollständige Übersicht über evolutionsökologische emen geliefert. Deshalb wollen wir in diesem Kapitel eine Reihe weiterer Aspekte besprechen, wobei die Liste auch dann noch keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit erhebt. Wir richten unseren Fokus besonders auf Artenpaare, bei denen die Spezies jeweils wechselseitig als treibende Krä e für die Evolution der anderen Art wirken. In ▶ Abschn. 8.3 greifen wir speziell die coevolutionären Beziehungen zwischen Prädatoren und ihrer Beute auf und legen dabei einen besonderen Schwerpunkt auf Wechselwirkungen zwischen Insekten und P anzen sowie zwischen Pathogenen und ihren Wirten. In diesen Fällen ru jede Anpassung der Beute, durch die der Angri eines Räubers abgewehrt oder vermieden werden kann, eine entsprechende Anpassung beim Prädator hervor. Dadurch erhöht sich dessen Chance, diese Abwehr zu überwinden. Dies löst jedoch wiederum eine Reaktion der Beute aus usw.

Allerdings sind nicht alle coevolutionären Wechselbeziehungen antagonistischer Natur. Bei zahlreichen Wechselbeziehungen von Artenpaaren pro tieren – zumindest im Großen und Ganzen – beide Parteien von den Interaktionen, an denen sie beteiligt sind, wie wir in ▶ Abschn. 8.3 sehen werden. Beispiele für solche mutualistischen Beziehungen sind die Bestäubung, die Haltung von Nutztieren und die **Stickstofffixierung** (engl. *nitrogen xation*) – die Bindung und Verfügbarmachung von atmosphärischem Sticksto in Molekülen mit nützlicher Form und Funktion.

Zu Beginn wollen wir uns jedoch nicht mit den Wechselbeziehungen von Arten beschä igen, sondern mit Aspekten evolutionärer Unterschiede zwischen und innerhalb von Arten, und zwar insbesondere solchen Unterschieden, die mit den modernen Techniken der Molekulargenetik nachweisbar sind und deshalb häu g dem Bereich der **molekularen Ökologie** zugerechnet werden. Wie wertvoll diese Techniken sind, wird noch einmal deutlich, wenn wir uns in ▶ Abschn. 8.2 und 8.3 mit den Wechselbeziehungen zwischen Arten befassen.

Warum wir wissen müssen, wer mit wem am nächsten verwandt ist

O mals ist es für Ökologen völlig ausreichend, Populationen und Arten so zu behandeln, als handele es sich um homogene, eindeutig abgegrenzte Einheiten. So sprechen wir beispielsweise mitunter von der Verbreitung des Asiatischen Elefanten und lassen dabei völlig außer Acht, dass diese Art genetisch in verschiedene **Unterarten** (engl. *subspecies*) oder **Kladen** (engl. *clades*), also monophyletische Gruppen, unterteilt ist, innerhalb derer die verwandtscha liche Beziehung zwischen den Individuen viel enger ist als es bei Individuen zweier Unterarten der Fall ist, was auf eine evolutionäre Aufspaltung in der Vergangenheit hindeutet. Für bestimmte Zwecke kann die Feststellung entscheidend sein, wer mit wem am nächsten verwandt ist (bzw. wer sich von wem am stärksten unterscheidet) – beispielsweise, wenn man heraus nden möchte, ob der Bestand einer Art stabil oder rückläufig ist oder sogar an Abundanz zunimmt und welche Gründe es dafür gibt. Geht eine bestimmte Population überwiegend auf Nachkommen zurück,

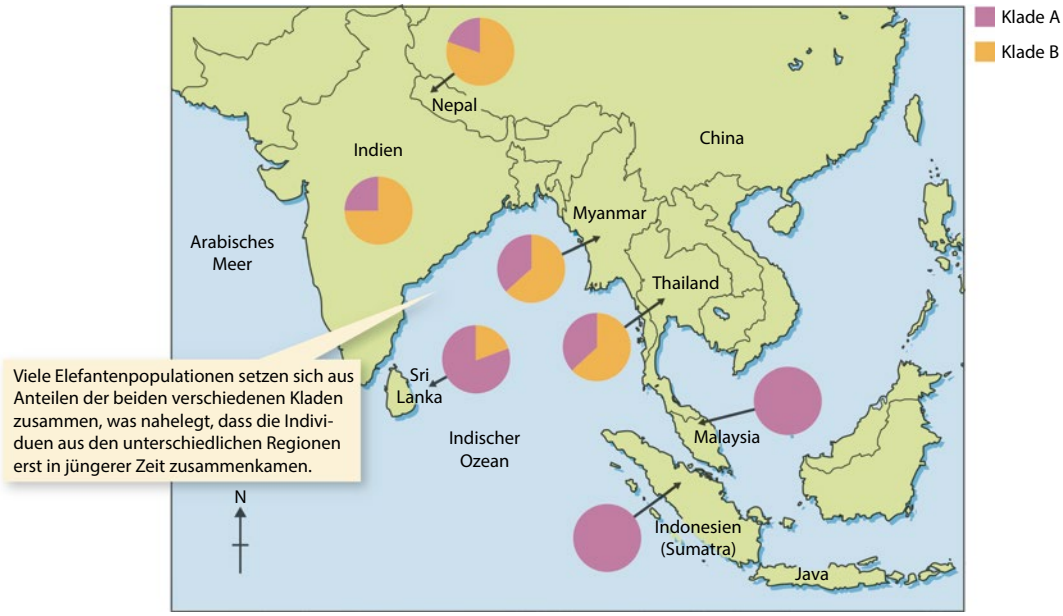


Abb. 8.1 Die Verbreitung der beiden unterschiedlichen Kladen des Asiatischen Elefanten (*Elephas maximus*). Kladen sind monophyletische Gruppen mit gemeinsamem Ursprung, aber unterschiedlicher Evolutionsgeschichte. Solche Kladen sind nur durch Analyse von genetischen Markern (mitochondriale DNA, s. ▶ Exkurs 8.1) feststellbar (nach Fleischer et al. 2001)

die vor Ort geboren wurden, oder auf Zuwanderer aus einer anderen Population? Wo genau endet die Verbreitung der einen bestimmten Art und beginnt die einer anderen, nahe verwandten Spezies? Im Falle des Asiatischen Elefanten (*Elephas maximus*) gibt es tatsächlich zwei verschiedene monophyletische Verwandtscha sgruppen (Kladen). Viele Populationen setzen sich gemischt aus beiden Gruppen zusammen (Abb. 8.1). Dies wiederum deutet auf einen wesentlichen Ein uss des Menschen in der Vergangenheit hin, der Individuen aus vollkommen unterschiedlichen Regionen zusammenführte.



(© natalia_maroz/Fotolia.com)

Inwieweit es uns gelingt, den **Verwandtschaftsgrad** (engl. *relatedness*) zu ermitteln, hängt davon ab, wie groß die Unterschiede sein müssen, damit wir Individuen auseinanderhalten oder sogar heraus n-den können, woher sie stammen oder wer ihre Eltern waren. In der Vergangenheit war dies schwierig und häufig unmöglich. Man war auf einfache sichtbare Merkmale angewiesen und musste häu g feststellen, dass alle Individuen einer Art gleich aussahen. Selbst Mitglieder nahe verwandter Arten konnten o mals nur erfahrene Taxonomen auseinanderhalten, beispielsweise unter dem Mikroskop anhand von Details der männlichen Genitalien. Heute haben uns molekulargenetische Marker in die Lage versetzt, solche Fragen sehr viel eher beantworten zu können. Auch dazu sind zwar nach wie vor Experten und eine kostspielige Ausrüstung erforderlich (die jedoch ständig preisgünstiger wird), wir können aber nun in viel feinerer Au ösung Unterschiede zwischen Populationen oder sogar Individuen feststellen. Deshalb wollen wir zunächst in ▶ Exkurs 8.1 einen kurzen Überblick über die wichtigsten dieser molekularen Marker und ihre Verwendung liefern. So kann man beim Lesen des Textes die dort verwendeten Fachbegri e gegebenenfalls bequem hier nachschlagen, um eine kurze Erläuterung dazu zu erhalten.

Exkurs 8.1 Quantitative Aspekte

Molekulare Marker

Dies ist nicht der geeignete Ort für einen Crash-Kurs in Molekularbiologie oder für Labormethoden zur Extraktion und Analyse von molekularen Markern. Dennoch ist es sinnvoll, zumindest eine gewisse Vorstellung davon zu haben, welche Marker es gibt und welche wesentlichen Eigenschaften sie auszeichnen.

Die Auswahl eines geeigneten molekularen Markers

Die Verwendung von molekularen Markern in der Ökologie basiert auf der Tatsache, dass wir Individuen aufgrund von molekularen Variationen voneinander unterscheiden können. Für die in jüngster Zeit durchgeführten Studien, zumindest an Tieren und Pflanzen, wurden bestimmte Formen der DNA zur molekularen Identifikation verwendet. Jeder Bereich eines DNA-Moleküls ist durch eine bestimmte Abfolge der Nucleotidbasen gekennzeichnet – Adenin (A), Cytosin (C), Guanin (G) und Thymin (T).
Die Ursache für Variationen in der Abfolge sind letztendlich Mutationen in der Basensequenz. Was mit einer Mutation und mit dem Organismus, der sie trägt, passiert, ist abhängig vom Gleichgewicht zwischen natürlicher Selektion und **genetischer Drift** (engl. *genetic drift*) – darunter versteht man zufällige, ungerichtete Veränderungen der Genfrequenz von einer Generation zur nächsten. Tritt die Mutation in einem bedeutenden Bereich der DNA auf, der beispielsweise einen wesentlichen Bestandteil eines lebenswichtigen Enzyms codiert, so wird wahrscheinlich die Selektion das Resultat bestimmen. Eine ungünstige Mutation – was auf die meisten Mutationen in wichtigen DNA-Regionen zutrifft – wird nur in geringem Ausmaß oder gar nicht weitervererbt und sich daher nicht in der Population verbreiten, weil der Organismus mit dieser Mutation eine geringere biologische Fitness aufweist als seine Artgenossen. Aus diesem Grund wird es in solchen DNA-Bereichen nur wenige Unterschiede zwischen den Individuen einer Art geben. Tritt allerdings in einer solchen Region ein Unterschied auf, dann stellt dies mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit eine **adaptive Variation** dar. Dazu kommt es, wenn die natürliche Selektion bei verschiedenen Individuen unterschiedliche Varianten begünstigt, möglicherweise abhängig davon, wo genau diese leben.
Es gibt allerdings auch Regionen der DNA, die offenbar keine wichtigen Abschnitte von Enzymen codieren und vermutlich auch keine andere wichtige Funktion haben. Hier kommt der exakten Sequenz weitaus weniger Bedeutung zu. Deshalb bezeichnet man Variationen in solchen Bereichen als „neutral" und mit der Zeit können sich Mutationen in diesen Regionen anhäufen. Nehmen wir an, aus einer Paarung gingen zwei Nachkommen hervor. Diese werden sich genetisch sehr ähnlich sein. Aber angenommen, jedes der beiden Individuen wandert an einen anderen Ort ab und begründet dort eine Linie mit vielen Generationen von Nachkommen. Dann werden diese Linien in den DNA-Regionen, in denen Variationen neutral sind, mit jeder Generation immer weiter voneinander abweichen, weil sich hier ständig neue Mutationen ansammeln. Bei einer Momentaufnahme irgendwann in der Zukunft sollten wir somit feststellen können, wie lange sich die Gruppen schon auseinanderentwickelt haben – wann es zur Auftrennung gekommen ist bzw. vor wie langer Zeit sie einen gemeinsamen Vorfahren hatten. Wie gut uns das gelingt, hängt von der Mutationsrate in der betreffenden DNA-Region ab. Tatsächlich weichen die Mutationsraten in verschiedenen Bereichen der DNA voneinander ab. Bei einer zu niedrigen Mutationsrate werden sich kaum Unterschiede zwischen den Individuen feststellen lassen. Erfolgen die Mutationen hingegen zu schnell, wird jedes Individuum so einzigartig sein, dass sich Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen kaum aufdecken lassen. Daher sollte man molekulare Marker am besten so auswählen, dass die Mutationsrate für die Beantwortung der jeweiligen Frage geeignet ist, wie wir im Folgenden sehen werden.

Polymerasekettenreaktion (PCR)

Bei den meisten molekularökologischen Untersuchungen, bei denen aus den betreffenden Organismen DNA extrahiert wurde, hat es sich als zweckmäßig erwiesen, die Menge des zu untersuchenden genetischen Materials mittels der **Polymerasekettenreaktion** (**PCR**, engl. *polymerase chain reaction*) zu vermehren, um genügend Material für Analysen zur Verfügung zu haben. Vereinfacht dargestellt muss man für die PCR informative Zielregionen der DNA sowie ihre flankierenden Bereiche zu beiden Seiten identifizieren. Dann benötigt man sogenannte molekulare Primer passend zu den flankierenden Regionen und vervielfältigt (amplifiziert) die eingerahmte Zielregion mithilfe der Primer und einem entsprechenden Enzym in mehrfachen Wiederholungen eines Reaktionszyklus millionenfach. Auf diese Weise erhält man aus einer ursprünglich sehr geringen Menge an Ziel-DNA inmitten anderer, nicht benötigter Sequenzen eine ausreichend große Menge, die sich weiter analysieren lässt. Da auf diese Weise sehr geringe Probenmengen ausreichen, hat diese Technik die Analysemöglichkeiten revolutioniert:

Wir können nun einzelne Individuen nicht-invasiv untersuchen und benötigen dazu nicht mehr als geringe Mengen Blut, Haare, Kot, Federn usw.

Kern-DNA und mitochondriale DNA

Die DNA des Zellkerns wird normalerweise zu gleichen Teilen von beiden Eltern vererbt und codiert die Mehrzahl der Körperfunktionen eines Organismus. Statt dieser Kern-DNA wurden besonders in der Vergangenheit für viele Studien stattdessen die relativ kurzen DNA-Stücke verwendet, die sich in den Mitochondrien der Zelle befindet (mtDNA). Der große Vorteil der mtDNA besteht darin, dass Verwandtschaftsbeziehungen damit leichter über Generationen hinweg zurückverfolgt werden können, weil die mtDNA fast ausschließlich über die mütterliche Linie vererbt wird. Von der Mutter stammt das Cytoplasma der befruchteten Eizelle, weshalb die mtDNA nicht der Rekombination des genetischen Materials während der Meiose unterworfen ist. Zudem ist hier die Mutationsrate höher als bei den codierenden Regionen der Kern-DNA und ermöglicht somit eine feinere Differenzierung. Andererseits bietet die mtDNA nur eine geringe Zahl von Zielregionen und da sie nur über die mütterliche Linie vererbt wird, kann man nur die Mutter eines Individuums, aber nie beide Eltern damit ermitteln. Aus diesem Grund greift man heute zunehmend auf Regionen der Kern-DNA zurück, allerdings häufig parallel zu Analysen der mtDNA-Gene, und kombiniert so die Vorteile beider.

Mikrosatelliten

Innerhalb des Kerngenoms verwenden Molekularbiologen für ihre Analysen aber keinesfalls nur proteincodierende Sequenzen, also die Gene. Es gibt beispielsweise noch die **Mikrosatelliten** (engl. *microsatellites*). Das sind DNA-Bereiche, in denen sich die gleichen drei oder vier Basen viele Male wiederholen (Abb. 8.2a). Die teilweise beträchtliche Variabilität unter den Individuen einer Population kommt durch die Anzahl dieser Wiederholungen und somit durch die Länge der Mikrosatelliten-DNA zustande. Auftrennen lassen sich die mit der PCR spezifisch vervielfältigten Mikrosatellitensequenzen verschiedener Längen durch Gelelektrophorese: Die unterschiedlich großen Moleküle wandern mit unterschiedlicher Geschwindigkeit durch eine gallertige Matrix, an die eine elektrische Spannung angelegt wird; gleich große Moleküle wandern gleich schnell und bilden eine Bande, die sich nachweisen lässt. Sofern man eine Reihe geeigneter Mikrosatelliten für eine Art auswählt, kann man auf diese Weise jedes Individuum einer Population eindeutig mittels eines **genetischen Fingerabdrucks** (engl. *DNA fingerprint, genetic fingerprint*) identifizieren. Mikrosatelliten eignen sich daher also besonders gut für Unterscheidungen auf sehr feinem Niveau.

Sequenzierung

Wenn wir für die zu untersuchenden Individuen die Zielregion der Kern- oder mtDNA ausgewählt, extrahiert und amplifiziert haben,



Abb. 8.2 Der Begriff Locus bezeichnet die spezifische physische Position eines Gens oder einer anderen Basensequenz auf einem Chromosom. Ein Allel repräsentiert eine spezifische Variante der Sequenz an einem bestimmten Locus. Die Basen der beiden DNA-Einzelstränge einer DNA-Doppelhelix lagern sich in spezifischer Weise aneinander: Guanin (G) ist immer mit Cytosin (C) gepaart, Adenin (A) immer mit Thymin (T). **a** Zwei verschiedene Allele am Locus eines Mikrosatelliten. Die Sequenz der sich wiederholenden Basen (rot) ist bei beiden Allelen unterschiedlich lang, während die flankierenden Regionen an beiden Enden (schwarz) exakt gleich sind. **b** Im Gegensatz dazu ist hier die Basensequenz eines einzelnen DNA-Stranges eines hypothetischen Gens (einer proteincodierenden Basensequenz) von fünf verschiedenen Individuen dargestellt, die jeweils ein unterschiedliches Allel aufweisen. Die Individuen lassen sich nur anhand der variablen Region im Zentrum eindeutig unterscheiden

benötigen wir nun eine Möglichkeit, wie wir die Individuen voneinander unterscheiden und zum Beispiel feststellen können, wer mit wem am engsten verwandt ist, usw. Dazu wird zunehmend die gesamte Gensequenz ermittelt. Ursprünglich wurde die in den 1970er-Jahren entwickelte Methode der DNA-Sequenzierung (nach ihrem Erfinder, dem Nobelpreisträger Frederick Sanger, oft als Sanger-Sequenzierung bezeichnet) manuell durchgeführt und war daher sehr zeitraubend. Später wurde sie durch schnellere, automatisierte Methoden ersetzt, die aber inzwischen schon wieder durch eine Reihe alternativer Sequenzierungsmethoden verdrängt wurden, welche man unter der Bezeichnung **Sequenzierung der nächsten Generation** (engl. *next-generation sequencing*, NGS) zusammenfasst. Die Geschwindigkeit und geringen Kosten dieser Methoden ermöglichen nicht nur die Sequenzierung von einzelnen DNA-Abschnitten, sondern zunehmend auch von ganzen Genomen.

Wie schon erwähnt, sind verschiedene Regionen desselben Gens für die Genfunktion von unterschiedlicher Bedeutung (Abb. 8.2b). Manche Regionen sind bei allen Individuen, in allen Populationen und oft sogar bei verschiedenen Arten gleich – man bezeichnet sie als konserviert. Diese Regionen haben (zumindest vermutlich) die größte funktionelle Bedeutung für das Protein und spielen für eine Unterscheidung praktisch keine Rolle. Daneben gibt es aber andere Regionen, in denen viel mehr Variationen zu beobachten sind. Daher ist anzunehmen, dass diese neutral sind oder zumindest nur schwächeren selektiven Zwängen unterliegen. Anhand dieser Variationen lassen sich Individuen und Populationen unterscheiden.

Einzelnucleotidpolymorphismen (SNPs)

Die weite Verbreitung der Sequenzierung ermöglichte zunehmend Unterscheidungen anhand von **Einzelnucleotidpolymorphismen** (engl. *single nucleotid polymorphisms*) oder kurz **SNPs** (gesprochen „snips"). Von einem **Polymorphismus** (engl. *polymorphism*) spricht man, wenn zwei oder mehr genetisch unterschiedliche Formen (Varianten von Basensequenzen) oder **Morphe** (engl. *morphs*) vorkommen. Ein gutes Beispiel hierfür sind die in ▶ Abschn. 2.2 vorgestellten dunkel und normal gefärbten Morphen des Birkenspanners. Ein Einzelnucleotidpolymorphismus oder SNP ist somit nichts weiter als das Auftreten von Individuen, die sich lediglich in der Position eines Basenpaars ihrer DNA-Sequenz unterscheiden. Natürlich kann man anhand eines einzelnen SNP eine Reihe von Individuen nur in eine sehr begrenzte Zahl von Gruppen aufteilen. SNPs an einer größeren Zahl von Loci (Abb. 8.2) ermöglichen es hingegen, die Individuen aufgrund ihres unterschiedlichen Verwandtschaftsgrads zu gruppieren. Einige der Individuen sind vielleicht identisch an den untersuchten Loci. Am nächsten sind mit dieser Gruppe jene Individuen verwandt, die sich von diesen nur in einem einzelnen SNP unterscheiden, usw. Mithilfe verschiedener statistischer Methoden lassen sich auf dieser Grundlage Stammbäume der Verwandtschaftsbeziehungen erstellen, aus denen auch ersichtlich wird, auf welchen Wegen sich die Basensequenzen im Laufe der Evolution wahrscheinlich auseinanderentwickelt haben.

DNA-Barcoding

Sofern wir in Erfahrung gebracht haben, wie viele Unterschiede es innerhalb einer Gruppe von Arten oder zwischen Artengruppen gibt, möchten wir diese Informationen vielleicht noch weiter nutzen – beispielsweise, um rasch und effizient die Identität von Arten aus neu gesammelten Proben festzustellen. Dies ermöglicht eine Methode, die man DNA-Barcoding oder genetisches Barcoding nennt. Sie beruht auf nur wenigen Basensequenzen. Man sucht dabei nach „Lücken im Barcode" (die Abfolge der Basen wird analog zu einem Strichcode verwendet). Unterschiede zwischen Arten sind dabei deutlich größer als die Abweichungen zwischen den Individuen innerhalb einer Spezies.

Unterschiede innerhalb einer Art: Albatrosse

Albatrosse (Fam. Diomedeidae) sind weit umherziehende Seevögel mit der größten Flügelspannweite aller heute lebenden Vögel. Leider gelten jedoch von den 21 Arten, die normalerweise unterschieden werden, 19 als vom Aussterben bedroht und die beiden anderen immerhin als potenziell gefährdet. Vor nicht allzu langer Zeit haben Taxonomen den Schwarzbrauenalbatros in zwei Arten aufgetrennt: Der ehemals als Unterart angesehene Campbell-Albatros (*Thalassarche impavida*), der nur auf Campbell Island zwischen Neuseeland und der Antarktis vorkommt, wurde von dem eigentlichen Schwarzbrauenalbatros (*T. melanophris*) abgespalten, dessen Brutpopulationen überall

sonst im subantarktischen Raum zu nden sind, unter anderem auf den Falklandinseln, auf Südgeorgien und in Chile (◘ Abb. 8.3a). Der ähnlich große Graukopfalbatros (*T. chrysostoma*) brütet ebenfalls auf einigen Inseln der Subantarktis wie Südgeorgien. Die beiden Schwarzbrauenalbatrosarten sind gewöhnlich im Bereich des Kontinentalschelfs anzutre en, während der Graukopfalbatros seine Nahrung sehr viel häu ger weitab entfernt von der Küste ndet. Man nimmt an, dass diese Arten wie alle Albatrosspezies zum Brüten in die Nähe ihres eigenen Geburtsorts zurückkehren, man spricht von **Brutortstreue** oder **Philopatrie** (engl. *natal philopatry*). Da an sämtlichen Brutstätten die Zahlen der Tiere von Jahr zu Jahr zurückgehen, stellt sich die Frage, wie sehr diese Populationen miteinander verbunden oder voneinander getrennt sind. Sollten sich unsere Schutzmaßnahmen auf bestimmte Brutpopulationen beschränken oder sämtliche Albatrosse umfassen, die wir gegenwärtig als einer eigenständigen Art zugehörig betrachten?



Campbell-Albatrosse (*Thalassarche impavida*) (© Kim Westerskov/Alamy)



Schwarzbrauenalbatrosse (*Thalassarche melanophris*) auf den Falklandinseln (© David Hosking/Science Source)

Diese Fragen wurden für die beiden Albatrosarten anhand von Basensequenzen ihrer mtDNA und einer Gruppe von sieben Mikrosatelliten untersucht (Burg und Croxall 2001, s. ► Exkurs 8.1). Die eindeutigsten Ergebnisse lieferte die mtDNA (◘ Abb. 8.3b, c), die Resultate für die Mikrosatelliten ergaben jedoch das gleiche Bild. Für die Schwarzbrauenalbatrosse (◘ Abb. 8.3b) bestätigten die molekularen Daten die Au assung der Taxonomen, *T. impavida* als eigenständige Art abzutrennen. Allerdings zeigten die Daten auch, dass sich auf Campbell Island Individuen von *T. impavida* und *T. melanophris* miteinander paaren und Hybridnachkommen hervorbringen. Noch überraschender war jedoch, dass die Brutpopulation von *T. melanophris* auf den Falklandinseln o enbar deutlich abgetrennt ist von einer Population auf Diego Ramirez (Chile), Südgeorgien und den Kerguelen, Letztere aber trotz der Brutortstreue zu diesen drei Brutstätten praktisch keine Unterschiede erkennen lässt. Im Gegensatz dazu bilden die weiter umherziehenden Graukopfalbatrosse von allen fünf Brutstätten augenscheinlich nur eine einzige Brutpopulation (◘ Abb. 8.3c) – auch hier, obwohl sie brutortstreu sind.

Aus Sicht des Artenschutzes betri die bedeutendste Schlussfolgerung der Studie die Art *T. melanophris*. Zuvor hatte man die große Population auf den Falklandinseln aufgrund ihrer relativen Stabilität als „Lebensversicherung" gegen ein drohendes Aussterben der Art insgesamt betrachtet. Im Licht dieser molekularen Daten müssen wir die Population der Falklandinseln nun jedoch als stärker getrennt von den übrigen Populationen der Art betrachten, welche dadurch selbst ernstha er vom Aussterben bedroht sind als angenommen.

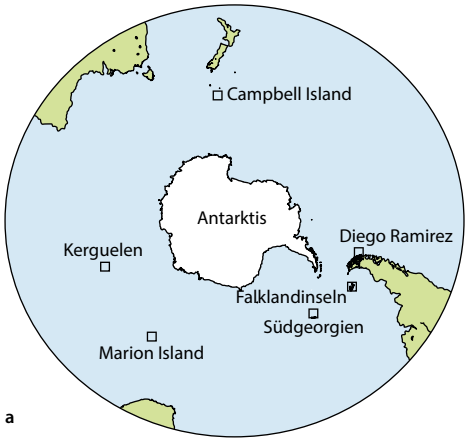
In ► Exkurs 8.2 wird deutlich, dass molekulare Marker in praktischen Fragen des Naturschutzes eine noch aktivere und direktere Rolle spielen können.

Unterschiede zwischen Arten: der Rotwolf – eigenständige Art oder Hybride?

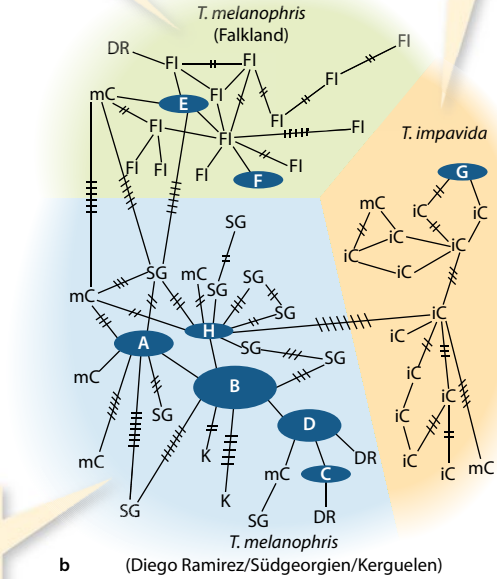
Artenschutzthemen rücken auch dann in den Fokus, wenn wir unser Augenmerk von innerartlichen auf zwischenartliche Unterschiede richten. Einst war der Rotwolf (*Canis rufus*) über weite Gebiete

T. melanophris von den Falklandinseln unterscheiden sich mit wenigen Ausnahmen genetisch von allen anderen *T. melanophris*-Populationen.

T. impavida von Campbell Island unterscheiden sich genetisch von allen *T. melanophris*, umfassen aber wohl auch zwei Hybriden.

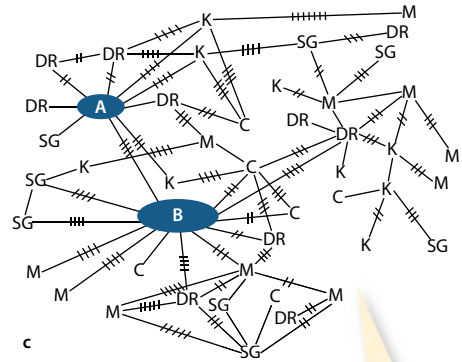


a



b

T. melanophris von Diego Ramirez, Südgeorgien, den Kerguelen und von Campbell Island bilden (überwiegend) eine abgegrenzte genetische Gruppe.



c

Bei den Graukopfalbatrossen sind keine separaten Gruppen erkennbar.

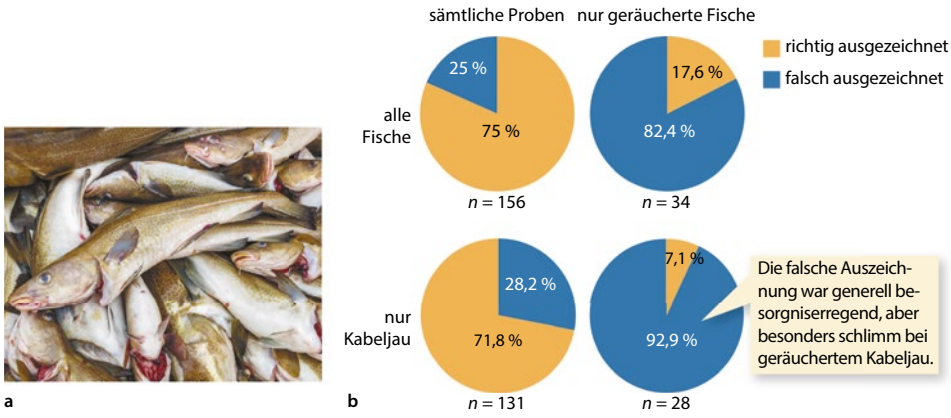
Abb. 8.3 Differenzierung der Populationen von Schwarzbrauenalbatrossen (*Thalassarche melanophris*), Campbell-Albatrossen (*T. impavida*) und Graukopfalbatrossen (*T. cyhrostoma*). **a** Standorte in der Subantarktis, an denen Proben genommen wurden. **b** Die Verwandtschaftsbeziehungen anhand der Basensequenzen von 73 Schwarzbrauen- und Campbell-Albatrossen, basierend auf einer variablen Region ihrer mtDNA. Die Herkunft der Proben sowie die nach morphologischen Gesichtspunkten bestimmte Artzugehörigkeit sind folgendermaßen beschriftet: *T. melanophris*: SG, Südgeorgien; DR, Diego Ramirez (Chile); FI, Falklandinseln; K, Kerguelen; mC, Campbell Island. *T. impavida*: iC, Campbell Island. Gruppen von Individuen mit exakt gleicher Basensequenz sind mit einem Buchstabencode gekennzeichnet (A, B usw.) und in einem Oval dargestellt, dessen Größe proportional zur Zahl der Individuen ist. Die Kreuzschraffur auf den Verbindungslinien repräsentiert die Zahl der Basenunterschiede zwischen den verbundenen Individuen oder Gruppen. Die Proben teilen sich auf drei Gruppen auf, allerdings ist diese Gruppierung nicht ganz perfekt. Einige der morphologisch als *T. melanophris* zugehörig identifizierten

Exkurs 8.2 Aktueller ÖKOnflikt

Forensische Analysen zur Herkunft unserer Speisefische

Wie wir in ► Kap. 14 noch ausführlicher diskutieren werden, kommt es immer häufiger zu Konflikten darüber, ob wir natürliche Populationen, etwa von Fischen, als wichtige Nahrungsquelle ausbeuten dürfen oder ob dieselben Populationen eher geschützt werden sollten, entweder aus ethischen Gründen oder, damit zukünftige Generationen ebenfalls noch etwas zu essen haben. Zwischen diesen Interessen die richtige Balance zu finden, ist nicht einfach. Aber selbst wenn dazu entsprechende Richtlinien erstellt wurden, kann es dennoch problematisch sein, diese zu befolgen, und zwar wenn der Fisch irgendwo zwischen Fischkutter und Teller falsch ausgezeichnet wird. Dana Miller und Stefano Mariani (2010) warfen daraufhin einen genaueren Blick auf Speisefische, die in Dublin, Irland, im Handel angeboten wurden. Mit ihren Worten sind „die Auszeichnungen für marine Speisefische Werkzeuge der Industrie, die dem Konsumenten wichtige Informationen über das Produkt liefern sollten. Sie verbessern zudem den industriellen Organisationsprozess, weil sie erfordern, dass wichtige Informationen die ganze Produktionskette hindurch weitervermittelt werden. Vorausgesetzt, die Richtlinien zur Bezeichnung von Meeresfischen werden entsprechend durchgesetzt, sollten sie … theoretisch dazu beitragen, das Handeln der Industrie zu überwachen, für hohe Standards in der Lebensmittelsicherheit zu sorgen, Wirtschaftsbetrug zu verhindern, Schutzbemühungen zu ermöglichen und letztendlich zu vermeiden, dass illegale, nicht ordnungsgemäß gekennzeichnete und unkontrollierte Fischereiprodukte zum Konsumenten gelangen".

Also zogen die Forscher los, um ihr Probenmaterial zu sammeln (◘ Abb. 8.4a): „Wir sammelten in zufällig ausgewählten Einzelhandelsgeschäften in zehn Postdistrikten von Dublin jeweils Stichproben von Fischen, die als Kabeljau oder Schellfisch ausgezeichnet waren. In jedem Distrikt nahmen wir bei sechs Händlern Proben: bei zwei Imbissbuden (Fish-and-chips), zwei Fischhändlern und in zwei Supermärkten. In jedem Supermarkt nahmen wir vier Proben (zwei tiefgefrorene, zwei frisch verpackte), von jedem Fischhändler und jeder Imbissbude jeweils zwei." Von jeder der Proben wurden DNA-Barcodes (s. ► Exkurs 8.1) anhand des Gens für die Untereinheit 1 der Cytochrom-*c*-Oxidase auf der mtDNA erstellt. Die Ergebnisse sind in ◘ Abb. 8.4b zusammengefasst. Falsche Auszeichnungen waren weit verbreitet. Deshalb betonten



◘ **Abb. 8.4** **a** Die echten Fische: Atlantischer Kabeljau (*Gadus morhua*) bei einem Fischhändler. **b** Falsch ausgezeichneter Prozentsatz der überprüften Proben (nach Miller und Mariani 2010, Foto: © ARCTIC IMAGES/Alamy)

Individuen von Campbell Island besaßen *T. impavida*-mtDNA. Wahrscheinlich handelte es sich dabei also um Hybriden von *T. melanophris* und *T. impavida*. **c** Die Verwandtschaftsbeziehungen von 50 Graukopfalbatrossen, basierend auf einer variablen Region ihrer mtDNA-Sequenz. Die Beschriftung ist dieselbe wie in (**b**) mit folgenden Ausnahmen: M, Marion Island; C, Campbell Island (nach Burg und Croxall 2001)

die Autoren: „Das im Rahmen dieser Studie aufgedeckte Ausmaß falscher Auszeichnungen wirft Bedenken auf, ob die Meeresfischindustrie in Europa richtig funktioniert. Verstärkt wird die Schwere des Problems noch dadurch, dass Kabeljau sowohl historisch gesehen als auch derzeit ein sehr beliebter Meeresfisch ist … Die hohe Anzahl an falsch ausgezeichnetem Kabeljau in Irland könnte … dazu führen, dass die Verfügbarkeit am Markt falsch wahrgenommen wird und die Konsumenten meinen, die Kabeljaubestände müssten gesund sein, wenn dieser Fisch in so großen Mengen erhältlich ist."
Kaum überraschend gelangen sie zu dem Schluss: „Die Anwendung von Hilfsmitteln für eine exakte und kostengünstige genetische Identifizierung von Meeresfischen auf allen Stufen der Produktionskette sollte gefördert werden. Im vorliegenden Fall wurde die Barcode-Region der mtDNA erfolgreich amplifiziert und nach einem standardisierten Ablauf … wurden alle Proben analysiert, darunter auch viele von ausgebackenen, panierten, geräucherten, tiefgefrorenen und in unterschiedlichem Maß verarbeiteten Fischen. Durch die raschen Fortschritte in der Molekulargenetik und Bioinformatik werden diese und sogar noch weiter verbesserte Methoden in naher Zukunft noch mehr Verbreitung erlangen und immer erschwinglicher werden."

Inwiefern können betrügerische Falschauszeichnungen Schutzbemühungen beeinträchtigen? Wie schwerwiegend ist dieses Verbrechen im Vergleich zu Straßenraub oder zum Besitz illegaler Drogen? Sollte sich die Höhe der Bestrafung von Überführten am ökologischen Schaden orientieren, den sie dadurch den entsprechenden Fischereibetrieben zufügen? Oder sollten die Strafen höher ausfallen, damit sie Signalwirkung für all jene haben, die ignorieren, dass gefährdete Populationen geschont und geschützt werden müssen, damit auch zukünftige Generationen etwas von ihnen haben?

8

im Südosten der Vereinigten Staaten verbreitet (Abb. 8.5a). Als seine Verbreitung Mitte der 1970er-Jahre auf eine einzelne Population im Osten von Texas geschrump war, rief der US Fish and Wildlife Service ein Notfallprogramm ins Leben, um den Rotwolf vor dem Aussterben zu bewahren. Aus dem letzten Rückzugsgebiet der Rotwölfe wurden 14 Individuen eingefangen für ein Zuchtprogramm in Gefangenscha mit dem Ziel, später wieder Tiere in der Natur anzusiedeln.

In den Vereinigten Staaten leben neben dem Rotwolf noch zwei weitere, nahe verwandte Arten, der Wolf (*Canis lupus*) – einst in weiten Teilen der USA verbreitet, heute jedoch auf den äußersten Norden und Kanada beschränkt – und der Kojote (*C. latrans*), der sein Verbreitungsgebiet ausgedehnt hat und nun in weiten Gebieten der Vereinigten Staaten vorkommt. Nach herkömmlichen Analysen anhand morphologischer Merkmale bildet der Rotwolf o enbar eine echte, eigenständige Art, die in zahlreichen Merkmalen zwischen dem Wolf und dem Kojoten steht (Nowak 1979). Wie wir gleich noch sehen werden, legen molekulare Marker jedoch eindeutig nahe, dass es sich beim Rotwolf um einen Hybriden handelt, der aus der Kreuzung von Wölfen und Kojoten hervorging.

Daraus erwächst quasi von selbst eine ganze Reihe von Fragen (Wayne 1996), wie etwa die folgenden: Sollte der Rotwolf einen geringeren Schutzstatus erhalten und weniger Geld für seinen Schutz aufgewendet werden, sobald offiziell anerkannt ist, dass es sich um einen Hybriden und nicht um eine eigenständige Art handelt? Sind Versuche zur Rettung des Rotwolfs durch Wiederansiedlung nicht in jedem Fall zum Scheitern verurteilt, weil infolge von Kreuzungen ein Gen uss von Wölfen und Kojoten in den Genpool des Rotwolfs zu erwarten ist? Mit anderen Worten, wird die Population der Rotwölfe nicht genauso schnell wieder „verwässert", wie sie angesiedelt wird?

Die Fragen bezüglich des Rotwolfs wurden in der Vergangenheit mit verschiedenen Techniken und an unterschiedlichen DNA-Quellen untersucht, darunter mtDNA und Mikrosatelliten der Kern-DNA (s. ▶ Exkurs 8.1). In jüngster Zeit haben sich Wissenscha ler im Handel erhältliche SNP-Arrays (s. ebenfalls ▶ Exkurs 8.1) zunutze gemacht, wie sie zur Genotypisierung von Individuen domestizierter Arten produziert werden. In diesem Fall wurde die Frage angesichts des hohen Verwandtscha sgrades von Hunden, Wölfen und Kojoten mit einem Array zur Genomkartierung von Hundeartigen (Canine SNP Genome Mapping Array) angegangen.

Hunde selbst sind von allen nicht domestizierten Arten genetisch verhältnismäßig klar abgetrennt (Abb. 8.5b), ebenso sind Kojoten deutlich von den

Wölfen abgegrenzt und die Wölfe Eurasiens sind wiederum nicht weniger unterschiedlich von denen aus Nordamerika. Allerdings sind Rotwölfe in den Vereinigten Staaten auch eindeutig sehr viel näher mit Kojoten als mit Wölfen verwandt.

Ordnet man die verschiedenen Anteile des Rotwolfgenoms ihren wahrscheinlichsten Vorfahren zu (◘ Abb. 8.5c), ergeben sich tatsächlich Hinweise darauf, dass der Rotwolf auf Kreuzungen zwischen Kojoten und Wölfen zurückgeht, die vor rund 114 Generationen (vor 290–430 Jahren) erstmals au ra-ten, als der Südosten der Vereinigten Staaten für die Landwirtscha erschlossen wurde. Es folgten weitere Kreuzungen zwischen diesen Tieren und Kojoten, als sich die Wölfe weiter nach Nordwesten zurückzogen. Interessanterweise kommt es im Gebiet der Großen Seen nach wie vor zu Kreuzungen zwischen Kojoten und Wölfen (◘ Abb. 8.5a–c). Dadurch entstanden getrennte Populationen gemischter Abstammung. Allerdings ist der Anteil an Wolfsgenen bei diesen Tieren sehr viel höher als beim Rotwolf.

Die Antworten auf unsere ursprünglichen Fragen lauten somit: (i) O ensichtlich handelt es sich beim Rotwolf letztendlich eher um einen Hybriden als um eine eigenständige Art mit langer evolutionärer Vergangenheit – daher genießt er im Artenschutz verständlicherweise weniger Priorität. (ii) Sollte eines der Hauptziele eines Wiederansiedlungsprogramms darin bestehen, einen genetischen Austausch mit Kojoten zu verhindern, dann sollte dieses Ziel noch einmal neu überdacht werden, da dieser Prozess für die genetische Ausstattung des Rotwolfs o enbar eine zentrale Rolle spielt (von Holdt et al. 2011). Ob allerdings der biologische Status und die praktischen Probleme gegen den Wunsch nach Wiederansiedlung sprechen, lässt sich nicht einfach wissenscha lich beantworten. Die ö entliche Wahrnehmung und Meinung, in diesem Fall hinsichtlich der Schutzwürdigkeit des Rotwolfs, müssen ebenfalls Beachtung nden. Das gilt nicht nur für diese, sondern für die meisten Fragen des Artenschutzes, insbesondere wenn dafür ö entliche Gelder benötigt werden. Wie sich zeigte, kann eine molekularökologische Perspektive hierzu viele Informationen beisteuern – allerdings kann eine Fülle von Informationen eine Angelegenheit bisweilen auch noch undurchsichtiger machen, statt zu ihrer Klärung beizutragen.

8.2 Coevolutionäres Wettrüsten

Wenden wir uns nun von der Evolution auf molekularer Ebene der Evolution im Bereich der Wechselbeziehungen von Arten zu. Beginnen wollen wir mit Interaktionen, bei denen die Arten gegensätzliche Interessen haben. Nach einer allgemeinen Einführung befassen wir uns als Erstes mit Wechselbeziehungen zwischen phytophagen Insekten und den P anzen, von denen sie sich ernähren, und anschließend mit Interaktionen zwischen Parasiten und ihren Wirten.

Coevolution

Die Dynamik von Artenpaaren aus Konsument und Ressource bzw. Prädator und Beute (▶ Kap. 7) ist mit der Dynamik ganzer Nahrungsnetze aus interagierenden Arten (▶ Kap. 9) dadurch verknüp , wie spezialisiert oder generalisiert bestimmte Konsumenten sind. Generalisten sorgen dafür, dass die Arten einer Lebensgemeinscha in einem großen interaktiven Netzwerk miteinander in Beziehung stehen. Spezialisten dagegen bewirken, dass Lebensgemeinschaften in isolierte oder halbisolierte Kompartimente unterteilt sind. Coevolution spielt eine entscheidende Rolle dafür, wie stark eine Spezialisierung ausfällt.

Wie in ▶ Kap. 3 gesehen, haben viele Beuteorganismen Abwehrmechanismen entwickelt, die entweder die Wahrscheinlichkeit verringern, einem Fressfeind zu begegnen, oder die Chancen erhöhen, ein solches Zusammentre en zu überleben. Aber natürlich übt eine Beute mit besseren Abwehrmöglichkeiten selbst einen Selektionsdruck auf die Konsumenten aus, diese Abwehr zu überwinden. Sofern ein Konsument Eigenscha en entwickelt, die ihm die Überwindung der Abwehr ermöglichen, erlangt er dadurch einen Vorteil gegenüber seinen Konkurrenten. Stellt der Konsument seinen Sto wechsel dahingehend um, dass er die Abwehr seiner Beute überwinden kann, entwickelt er sich vermutlich mehr zu einem Spezialisten für diesen Beutetyp. Dadurch gerät die Beuteart selbst wieder unter einen gewissen Selektionsdruck, sich gegen diesen speziellen Konsumenten zu verteidigen, usw. Wir können uns daher eine permanente Wechselwirkung vorstellen, die bewirkt, dass die Evolution sowohl des Konsumenten

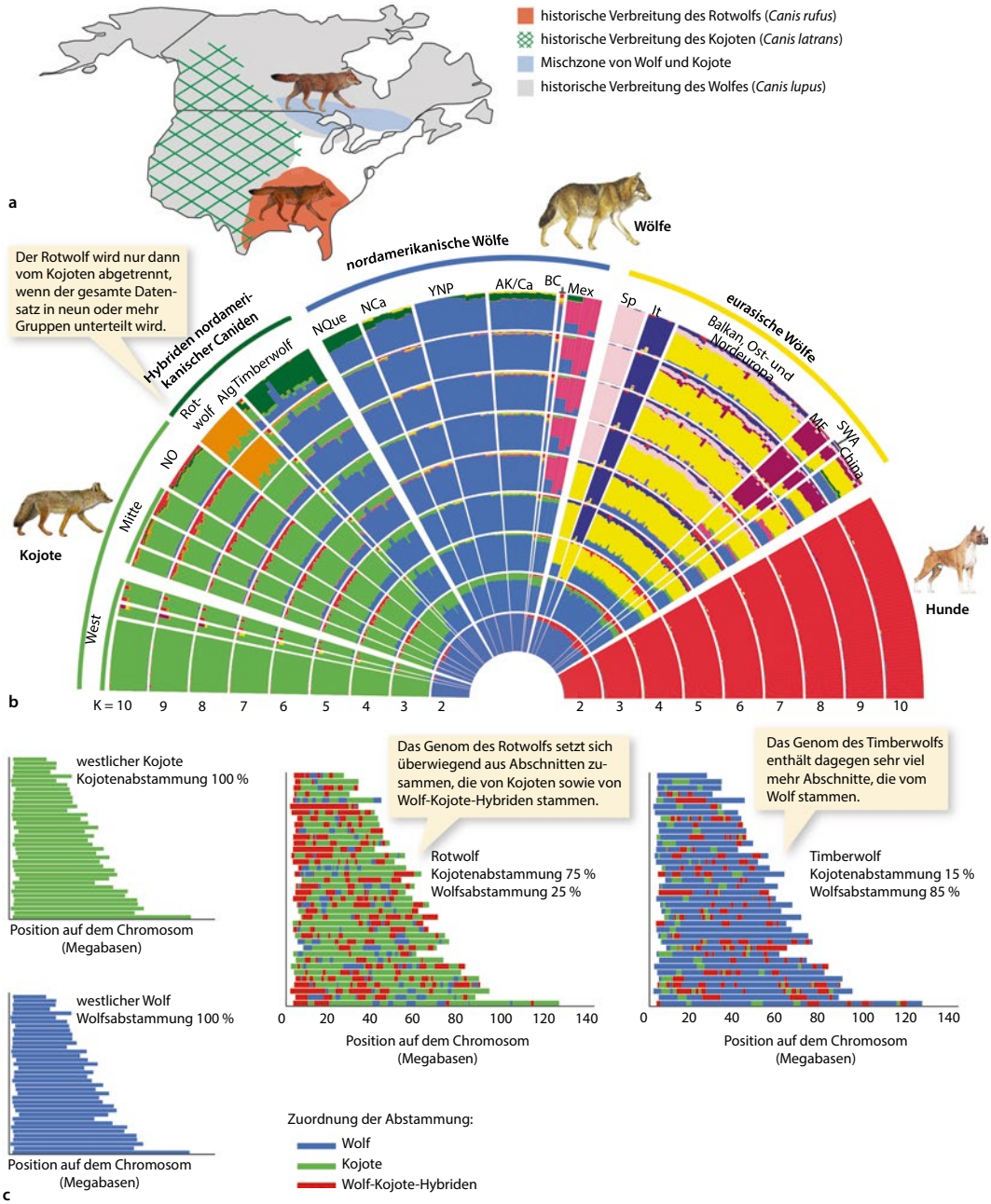


Abb. 8.5 **a** „Historische" Verbreitung (um 1700) von Rotwolf (*Canis rufus*), Wolf (*C. lupus*) und Kojote (*C. latrans*). **b** Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Gruppen von Caniden (Fam. Canidae, Hunde), erstellt anhand der Daten von 48 Loci in deren Genomen durch eine Clusteranalyse mit der Software *structure*. Wenn man Details außer Acht lässt, geben die unten stehenden *K*-Werte die zunehmende Anzahl an Gruppen an, in die der gesamte Datensatz verschiedener Individuen aufgespalten werden kann. Die Software wählt jene Aufteilung aus, die die Gruppen am besten voneinander abgrenzt. Die hier in verschiedenen Farben dargestellten Gruppen weisen also zumeist die gleichen Allele auf (s. ► Exkurs 8.1). Wollte man nur in zwei Gruppen unterteilen ($K = 2$), wären dies „Hunde" (rot) sowie „Wölfe und Kojoten" (blau), wobei einige aus letzterer Gruppe offensichtlich eine schwache Verbindung zur Hundegruppe zeigen. $K = 3$ trennt zusätzlich die Kojoten ab,

als auch seiner Beute entscheidend von der Evolution des jeweils anderen abhängt, da jeder sich zunehmend spezialisiert. Ehrlich und Raven (1964) sprachen in diesem Zusammenhang von einem **coevolutionären „Wettrüsten"** (engl. *coevolutionary arms race*). In der extremsten Form befinden sich zwei Arten dadurch in einem stetigen Kampf wechselseitiger Anpassung.

Was für die meisten Tiere nicht mehr als Nahrungsquelle infrage kommt, kann für andere infolge eines solchen Evolutionsprozesses zur bevorzugten oder sogar einzigen Nahrung werden. So ist zum Beispiel die tropische Leguminose *Dioclea megacarpa* für fast alle Insektenarten toxisch, weil sie die nicht in Proteinen vorkommende Aminosäure l-Canavanin produziert. Diese wird von den Insekten anstelle von Arginin in Proteine eingebaut – mit tödlichen Folgen. Nur der Samenkäfer *Caryedes brasiliensis* hat sich darauf eingestellt: Er hat ein modi ziertes Enzym entwickelt, das zwischen l-Canavanin und Arginin unterscheiden kann, sodass nur Arginin eingebaut wird. Daher hat er sich spezialisiert: Die Larven dieses Käfers ernähren sich ausschließlich von *D. megacarpa* (Rosenthal et al. 1982).

Wettrüsten zwischen Insekten und Pflanzen

In ▶ Abschn. 3.3 haben wir erläutert, wie Angri e durch Herbivoren bei Pflanzen einen Selektionsdruck zur Bildung p anzlicher Abwehrsto e erzeugen. Wie erwähnt, kann man diese chemischen Verbindungen in zwei Gruppen unterteilen: zum Ersten in **qualitative Wirkstoffe** – diese sind toxisch, können bereits in geringen Dosen tödlich wirken und ihre Synthese wird zumeist durch Herbivorenangriffe induziert, und zum Zweiten in **quantitative Wirkstoffe** – diese sind mehr oder weniger unverdaulich, entfalten ihre Wirkung in höheren Dosen und durch Anreicherung und werden zumeist ständig produziert. Diese chemischen Abwehrsto e der P anzen üben einen Selektionsdruck auf die Herbivoren aus, Anpassungen zu entwickeln, mit denen sich diese Abwehr überwinden lässt.

Toxische Substanzen dür en wegen ihrer Spezi tät wahrscheinlich den Ausgangspunkt für ein Wettrüsten bilden, weil die Herbivoren eine ebenso spezi sche Antwort darauf nden müssen. Dagegen sind chemische Verbindungen, die P anzen allgemein schwerer verdaulich machen, schwieriger durch eine gezielte Anpassung zu überwinden (Cornell und Hawkins 2003). Einfacher ausgedrückt: P anzen, die auf Toxine setzen, werden eher in ein Wettrüsten mit Herbivoren verwickelt – wie der Käfer und die Leguminose in dem oben genannten Beispiel –, als P anzen mit quantitativen Wirksto en.

Evolutionäres Wettrüsten betrifft eher Spezialisten

Stimmt es, dass spezialisierte, in ein evolutionäres Wettrüsten eingebundene Herbivoren besser mit den toxischen Wirksto en ihre Nahrungsp anzen zurechtkommen als Generalisten? Und umgekehrt: Vertragen Generalisten Wirksto e, die keine coevolutionäre Reaktion hervorgerufen haben, besser als Spezialisten, weil sie in die Überwindung eines breiten Spektrums solcher Substanzen investiert haben? Das ist offenbar tatsächlich der Fall. Dies zeigte eine Analyse zahlreicher Datensätze für phytophage (herbivore) Insekten, denen man künstliche Nahrung mit zugesetzten Toxinen als Futter anbot. Allerdings ergaben sich zahlreichen Variationen dieses allgemeinen Trends (◘ Abb. 8.6).

Ein Generalist oder viele Spezialisten? Molekulare Ökologie als Problemlöser

Dass bei den Beziehungen in ◘ Abb. 8.6 so eine große Streuung au rat, könnte natürlich unter anderem an Fehlern bei der Einteilung liegen. Beispielsweise könnte eine Reihe spezialisierter Arten mit jeweils unterschiedlichen Nahrungsp anzen als eine einzige

K = 4 die eurasischen von den nordamerikanischen Wölfen usw. **c** Abstammungsanalyse der 38 Autosomen (also sämtlicher Chromosomen mit Ausnahme der Geschlechtschromosomen) von Caniden. Die Chromosomen sind übereinandergestapelt und die Anteile jeweils entsprechend ihrer wahrscheinlichsten Herkunft farbig markiert (nach von Holdt et al. 2011)

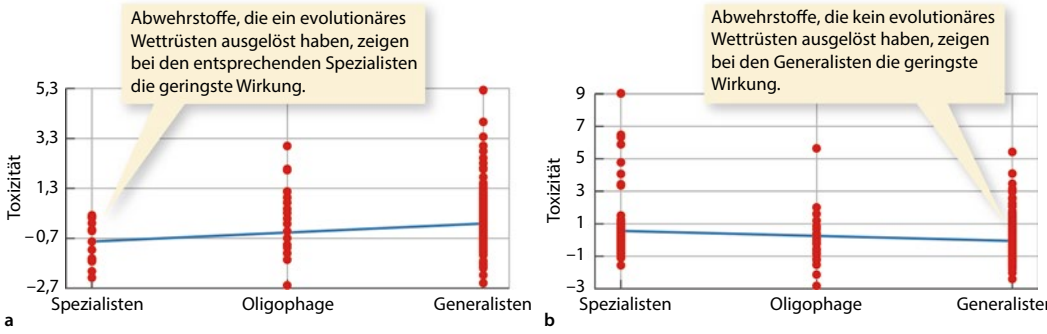


Abb. 8.6 Nach einer Metaanalyse, die insgesamt 892 Insekten-Pflanzen-Kombinationen umfasste, wurden die phytophagen Insekten in drei Gruppen eingeteilt: (i) Spezialisten, die sich nur von Vertretern von einer oder zwei Pflanzenfamilien ernähren, (ii) Oligophage, die Angehörige von drei bis neun Familien fressen, und (iii) Generalisten, deren Nahrungsspektrum Mitglieder von mehr als neun Pflanzenfamilien umfasst. Die pflanzlichen Abwehrstoffe wurden in zwei Gruppen unterteilt: zum einen Substanzen, die man in den Nahrungspflanzen der Spezialisten und Oligophagen findet, zum anderen solche, die dort nicht auftreten. Die Toxizität wurde anhand der Mortalitätsrate der Insekten ermittelt und ist auf einer standardisierten Skala wiedergegeben. **a** Die Spezialisten zeigten eine geringere Mortalität durch Wirkstoffe, die man in ihren normalen Nahrungspflanzen findet. **b** Bei den Generalisten lag die Sterblichkeit nach Verzehr solcher Substanzen niedriger, die nicht in den normalen Nahrungspflanzen der Spezialisten enthalten sind. In beiden Fällen war $p < 0{,}005$ (nach Cornell und Hawkins 2003)

8

Generalistenspezies klassi ziert werden, sofern wir sie nicht eindeutig auseinanderhalten können. Dies war mit ziemlicher Sicherheit in der Vergangenheit der Fall, als man Arten nur anhand geringfügiger anatomischer Unterschiede auseinanderhalten konnte. Inzwischen tragen die in ▶ Abschn. 8.1 vorgestellten Methoden zunehmend dazu bei, solche Schwierigkeiten aus dem Weg zu räumen. Zwei Beispiele hierfür zeigt Abb. 8.7.

Im ersten Beispiel analysierte man Exemplare des Dickkop alters *Astraptes fulgerator* von einem 110.000 ha großen Schutzgebiet in Costa Rica mittels DNA-Barcoding des mitochondrialen Gens für das Enzym Cytochrom-*c*-Oxidase 1 (*mtCO1*) (Abb. 8.7a). Der erstmals 1775 beschriebene Falter *A. fulgerator*, dessen Verbreitung vom Süden der Vereinigten Staaten bis nach Nordargentinien reicht, galt bis vor Kurzem als eine einzige, recht variable Art. Allerdings hatte die Analyse einer Kombination von mehreren Merkmalen des Falters bereits vor dem Barcoding nahegelegt, dass es sich bei den im Untersuchungsgebiet existierenden Faltern auch um Vertreter von sechs oder sieben verschiedenen Arten handeln könnte Zu den untersuchten Merkmalen gehörten unter anderem die Musterung der Raupen, die Nahrungsp anzen, von denen diese gesammelt wurden, sowie subtile morphologische Unterschiede zwischen den adulten Schmetterlingen.



Astraptes fulgerator (© Wildscotphotos/Alamy)

Durch die Ergebnisse der molekularen Analyse, die völlig in Einklang mit den vorherigen Daten standen, stieg die Zahl der Arten sogar auf mindestens zehn. Die meisten dieser Arten waren Nahrungsspezialisten, einige sogar so extrem spezialisiert, dass sie sich nur von einer einzigen Futterp anzenart ernährten. Eine Ausweitung dieser Studie auf ein noch viel größeres Gebiet (falls das praktikabel wäre), würde zweifellos die Zahl der unterschiedlichen Arten erhöhen und damit der

Eindruck verstärken, dass es sich bei *A. fulgerator* nicht um eine einzige generalisierte, sondern um zahlreiche viel stärker spezialisierte Arten handelt.

In ähnlicher Weise wurde für das zweite Beispiel das *mtCO1*-Gen der Tabakmottenschildlaus (*Bemisia tabaci*) analysiert (Abb. 8.7b). Dieses weltweit verbreitete Schadinsekt ernährt sich von Hülsenfrüchten und anderem Gemüse, Getreide, Baumwolle und Zierp anzen, verursacht aber nicht nur Fraßschäden, sondern überträgt auch noch pathogene Viren und richtet dadurch bei starkem Befall in vielen Ländern auf der ganzen Welt enorme wirtscha liche Schäden an. In diesem Fall ist eine exakte Abgrenzung der Art daher von ökologischem wie auch von praktischem Interesse. Geeignete Pflanzenschutzmaßnahmen können aber erst dann in die Wege geleitet werden, wenn es uns gelingt, die Art eindeutig zu bestimmen. Zwar hatte sich schon die Tendenz durchgesetzt, Varianten von *B. tabaci* als Biotypen einer einzigen variablen Art zu betrachten, o enbar handelt es sich in Wirklichkeit jedoch um mindestens 24 verschiedene Arten, von denen viele charakteristische Präferenzen bei der Auswahl ihrer Nahrungsp anzenarten zeigen (Abb. 8.7b). Wenn die Zahl derartiger Beispiele mit der Zeit weiter anwächst, wird sich auch unser Verständnis der coevolutionären Beziehungen zwischen Insekten und ihren Nahrungsp anzen weiter entwickeln.

Coevolution von Parasiten und ihren Wirten

Die enge Beziehung zwischen Parasiten und ihren Wirten prädestiniert diese ganz besonders für ein coevolutionäres Wettrüsten. Die Spezialisierung kann sogar noch weiter gehen als die zwischen anderen Spezies. Arten aus solchen Beziehungen sind häu g in hohem Maße genetisch variabel, das gilt sowohl für die Virulenz der Parasiten als auch für die Resistenz oder Immunität der Wirte. So ist uns zum Beispiel heute vermutlich stärker bewusst als je zuvor, dass sich alle paar Jahre ein neuer Stamm des Grippevirus (In uenzavirus) mit ausreichender Virulenz entwickelt, um auch dort großflächige Epidemien und Todesfälle zu verursachen, wo die menschliche Bevölkerung gegenüber den bis dahin zirkulierenden Stämmen relativ resistent war. Bis jetzt – zu dem Zeitpunkt, als dieses Buch geschrieben wurde – erwies sich noch kein Virenstamm verheerender als jener, der nach dem Ersten Weltkrieg 1918/1919 die weltweite Epidemie (**Pandemie**) der Spanischen Grippe verursachte. Ihm elen 20 Mio. Menschen zum Opfer und damit weitaus mehr, als im Krieg selbst umkamen.

Unter den Krankheiten des Menschen nden sich auch Beispiele für Variabilität in der Wirtsresistenz. Als in den 1880er-Jahren die amerikanischen Indianer gezwungenermaßen von der kanadischen Prärie in Reservate umsiedeln mussten, stieg ihre Sterberate durch Tuberkulose (TB) anfangs explosionsartig an, ging dann aber allmählich wieder zurück (Abb. 8.8). Zweifellos spielten dabei auch Umweltfaktoren wie unzureichende Ernährung, Überbevölkerung und psychische Demoralisierung eine Rolle, aber Unterschiede in der Resistenz waren vermutlich ebenfalls von Bedeutung. Die Sterberate unter den Indianern war häu g 20-mal so hoch wie die der europäischen Siedler, die in der Umgebung unter ähnlichen Bedingungen lebten, aber bereits mit TB in Kontakt gekommen waren. In einigen Indianerfamilien war die Sterblichkeit bei dieser Epidemie in den 1880er-Jahren besonders niedrig. Viele der in den 1930er-Jahren noch lebenden Indianer waren Nachkommen dieser Familien (Ferguson 1933, Dobson und Carper 1996).

Myxomatose

Die Beziehung zwischen Parasit und Wirt scheint ein klassischer Fall von Wettrüsten zu sein: Der Selektionsdruck durch Parasiten führt in der Wirtspopulation zur Evolution von resistenteren Individuen, die wiederum die Selektion von Parasiten mit höherer Virulenz bewirken. In Wirklichkeit läuft dieser Prozess aber nicht so wohlgeordnet ab, obgleich es sicherlich Beispiele dafür gibt, in denen ein Parasit und ein Wirt die Evolution des jeweils anderen auf diese Weise vorantreiben. Ein besonders eindrucksvolles und klassisches Beispiel bilden Kaninchen und das Myxomatosevirus, welches Myxomatose verursacht. Das Virus stammt ursprünglich aus Südamerika von Brasilien-Waldkaninchen (*Sylvilagus brasiliensis*) und ruft dort nur eine leichte Krankheit hervor, die nur selten zum Tod des Wirtes führt. Für das europäische Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) verlaufen Infektionen mit diesem südamerikanischen Virus dagegen zumeist tödlich.

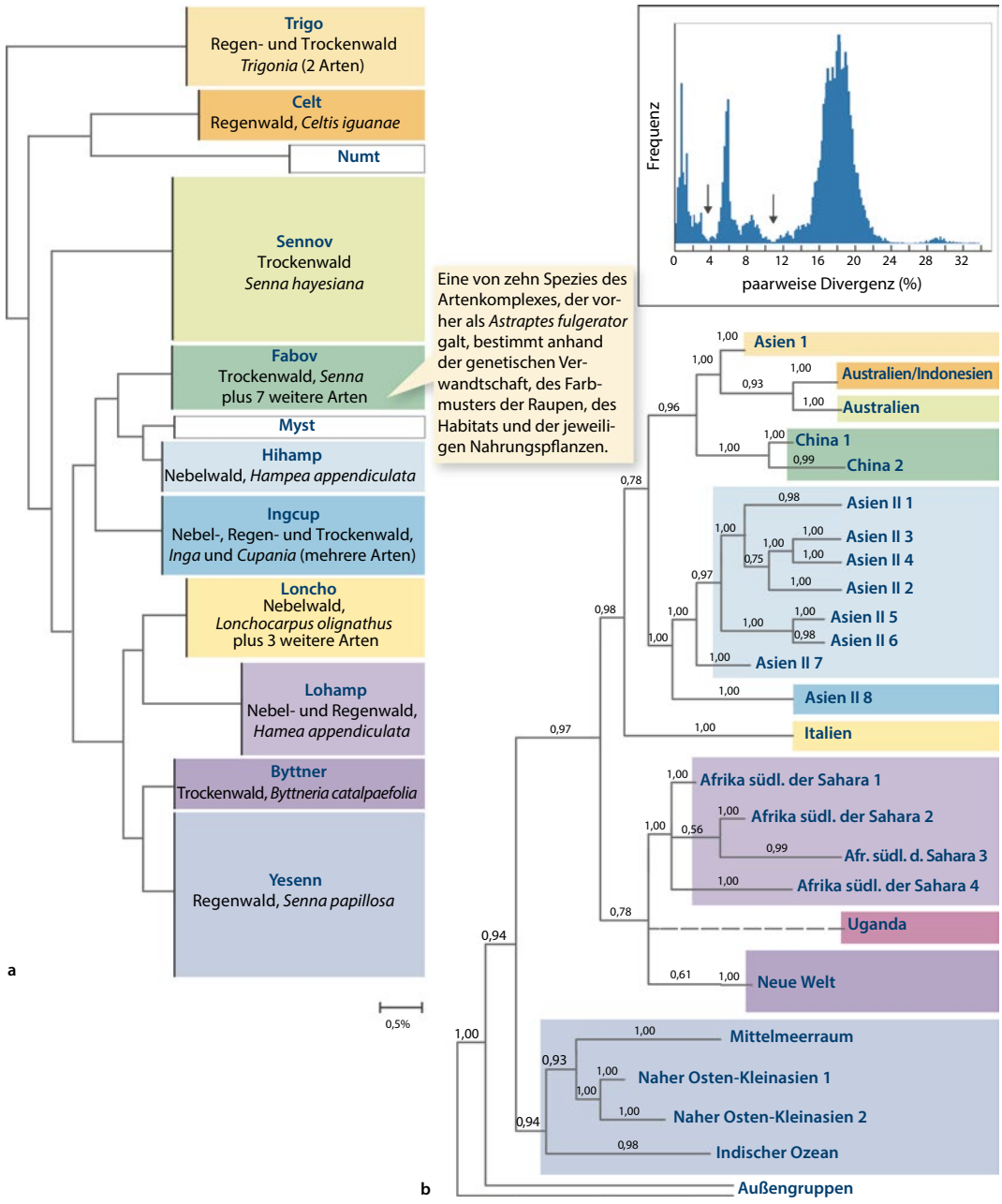


Abb. 8.7 **a** Ein mit dem Neighbour-Joining-Verfahren anhand der Basensequenz des *mtCO1*-Gens erstellter Stammbaum von 466 Individuen (die Länge der senkrechten Linien entspricht der Individuenzahl) des Artenkomplexes von *Astraptes fulgerator*; gesammelt wurden die Exemplare dieser Dickkopffalter in dem Schutzgebiet Area de Conservación Guanacaste in Costa Rica. Jeder farbige Block repräsentiert wahrscheinlich eine eigenständige Art. Die Bestimmung erfolgte anhand der Gensequenzen, aber auch anderer Merkmale wie Farbmuster der Raupen, Habitat sowie alleinige oder hauptsächliche Futterpflanze (jeweils angegeben). Bei zwei Gruppen (nicht farbig) war die Artzugehörigkeit unsicher. Senkrechte Linien im Stammbaum verbinden bezüglich der Gensequenz nahe miteinander verwandte Arten. Waagerechte Linien von einer Art zu einer senkrechten Linie repräsentieren das Ausmaß der Unterschiede zwischen jedem Individuum und dem Rest der Gruppe (die entsprechende Länge für einen Unterschied von 0,5 % ist unten angegeben) (nach Hebert et al. 2004). **b** Anhand

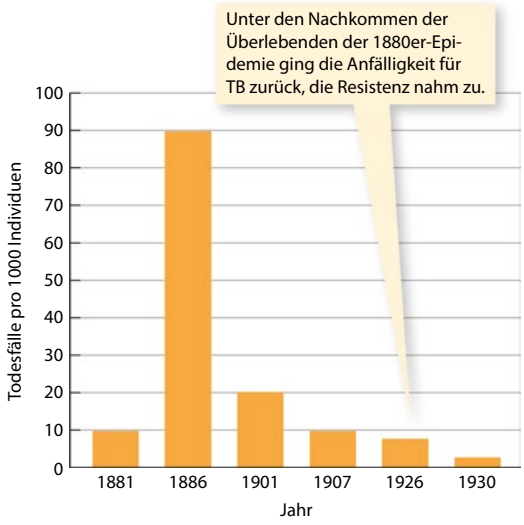


Abb. 8.8 Durch Tuberkulose verursachte Sterberate in drei Generationen von Indianern der kanadischen Prärie nach ihrer zwangsweisen Umsiedlung in Reservate (nach Ferguson 1933, Dobson und Carper 1996)



Kaninchen mit durch Myxomatose geschwollenen Augenlidern (© Ernie Janes/Bruce Coleman/Photoshot)

Die Einführung des Myxomatosevirus in den 1950er-Jahren nach Australien, um dort die zu Schädlingen auf Weideland gewordenen europäischen Wildkaninchen zu bekämpfen, ist nach wie vor eines der bedeutendsten Beispiele für **biologische Schädlingsbekämpfung** (engl. *biological pest control*). Zwischen 1950 und 1951 breitete sich die Myxomatose rasch aus und reduzierte die Kaninchenpopulationen drastisch – in manchen Gebieten um mehr als 90 %. Zur gleichen Zeit wurde das Virus auch in England und Frankreich eingeführt und hatte auch hier einen erheblichen Rückgang der Kaninchenpopulationen zu Folge. Die evolutionären Veränderungen, die in Australien au raten, wurden von Fenner und seinen Mitarbeitern eingehend untersucht. Mit beeindruckender Voraussicht hatten sie vor der Freisetzung des Virus sowohl Kaninchen gefangen, um Kontrollpopulationen aufzubauen, als auch die Ausgangsstämme des Virus konserviert (Fenner 1983). Anhand dieser konnten sie die nachfolgenden Veränderungen der Virulenz des Virus bzw. der Resistenz des Wirtes im Laufe der Evolution im Freiland ermitteln.

Bei ihrer erstmaligen Einführung nach Australien elen der Myxomatose mehr als 99 % der in zierten Kaninchen zum Opfer. Diese Mortalität sank innerhalb eines Jahres auf 90 % und ging anschließend noch weiter zurück. Die Virulenz der Viren (Isolate) wurde entsprechend der Überlebensdauer der Wirte und der Mortalitätsrate bei Kontrollkaninchen eingestu . Das ursprüngliche, hoch virulente Virus, das für mehr als 99 % der in zierten Laborkaninchen tödlich war, entsprach Virulenzgrad I. Bereits 1952 lag die Virulenz der meisten aus dem Freiland isolierten Viren nur noch bei einem Virulenzgrad von III oder IV. Gleichzeitig entwickelte die Kaninchenpopulation im Freiland eine zunehmende Resistenz. Eine Infektion mit einem standardisierten Virusstamm vom Virulenzgrad III rief bei im Freiland gefangenen Kaninchen 1950/1951 noch eine Mortalität von nahezu 90 % hervor. Acht Jahre später war diese bereits auf weniger als 30 % zurückgegangen (Abb. 8.9)

Wie eine solche Resistenz evolvieren kann, ist leicht zu verstehen: Resistente Kaninchen haben in

---

der Sequenz des *mtCO1*-Gens ermittelte Verwandtschaftsbeziehungen von 201 Individuen der Tabakmottenschildlaus (*Bemisia tabaci*) aus aller Welt. Die Unterschiede zwischen allen Individuenpaaren wurden berechnet (Diagramm oben). „Natürliche Lücken" traten bei Unterschieden von 3,5 % und 11 % auf (Pfeile). Die erste verwendete man als Kriterium, um die Individuen auf 24 Arten aufzuteilen, die zweite, um diese Arten in elf Artengruppen zusammenzufassen (farbige Blöcke). Als Außengruppen (engl. *outgroups*) bezeichnet man entfernter verwandte Individuen, die dazu dienen, den Stammbaum zu „verwurzeln" (nach Dinsdale et al. 2010, de Barro et al. 2011)

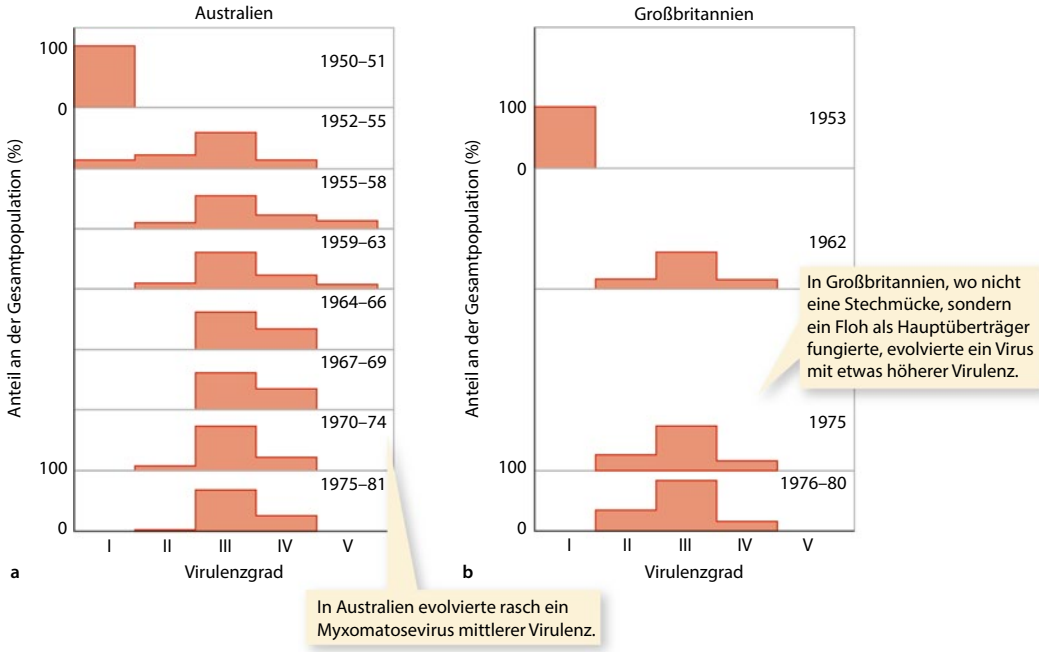


Abb. 8.9 **a** Prozentuale Anteile von Myxomatoseviren verschiedener Virulenzgrade, die zu verschiedenen Zeitpunkten zwischen 1951 und 1981 in Populationen von Wildkaninchen in Australien festgestellt wurden (nach Fenner 1983). **b** Ähnliche Daten für Wildkaninchenpopulationen in Großbritannien von 1953–1980 (aus Fenner 1983, nach May und Anderson 1983)

Anwesenheit des Myxomatosevirus zweifellos einen Selektionsvorteil. Beim Virus ist die Situation hingegen verzwickter. Der Gegensatz zwischen der Virulenz des Virus beim europäischen Wildkaninchen und der geringen Virulenz bei seinem südamerikanischen Wirt, mit dem es coevolvierte, sowie die Abschwächung der Virulenz nach seiner Einführung in Australien und Europa passen zu der weit verbreiteten Ansicht, dass Parasiten sich zu milderen Formen für ihre Wirte entwickeln und so verhindern, dass sie ihren Wirt und somit ihre Existenzgrundlage vernichten. Diese Ansicht ist aber falsch. Von der natürlichen Selektion werden die Parasiten mit der größten biologischen Fitness begünstigt – vereinfacht gesagt, die mit der höchsten Fortp anzungsrate. Manchmal wird dies durch einen Rückgang der Virulenz erreicht, aber manchmal auch nicht. Wie wir gleich näher erläutern werden, wurde beim Myxomatosevirus tatsächlich anfangs ein Rückgang der Virulenz begünstigt, eine weitere Abnahme jedoch nicht.

Das Myxomatosevirus zirkuliert im Blut und wird durch blutsaugende Insekten von Wirt zu Wirt übertragen. In den ersten 20 Jahren nach seiner Einführung in Australien waren die Hauptvektoren Stechmücken, die nur an lebenden Wirten saugen. Bei einem Virulenzgrad von I oder II besteht das Problem, dass die Viren so rasch zum Tod des Wirtes führen, dass für die Stechmücken kaum Zeit bleibt, sie zu übertragen. Bei sehr hohen Wirtsdichten kann eine e ektive Übertragung vielleicht noch möglich sein, sobald die Dichte jedoch zurückgeht, sinkt auch die Übertragungsrate. Nach dem anfänglichen Absinken der Kaninchendichte erfolgte eine Selektion gegen Viren mit einem Virulenzgrad von I und II zugunsten weniger virulenter Formen. Dadurch verlängerte sich die Zeitspanne, in der die Wirte infektiös sein konnten.

Am anderen Ende der Virulenzskala stehen Viren mit einem Virulenzgrad von V. Diese werden aber kaum von Stechmücken übertragen, weil sie nur sehr wenige infektiöse Partikel bilden. Aus diesem Grund wies die überwiegende Zahl der Viren Virulenzgrad III auf. Zusätzlich verkompliziert wurde die Situation, als Ende der 1960er-Jahre ein weiterer

Überträger der Krankheit, der in England als Hauptüberträger fungierende Kaninchen oh (*Spilopsyllus cuniculi*), nach Australien eingeführt wurde. Dieser begünstigte o enbar virulentere Stämme, als die von den Stechmücken übertragenen. Insgesamt gesehen fand in dem Kaninchen-Myxomatose-System jedoch keine Selektion für verringerte Virulenz als solche statt, sondern eine Selektion zugunsten einer erhöhten Übertragbarkeit und damit einer größeren Fitness. Und diese erreicht in diesem System bei mittleren Virulenzgraden ihr Maximum.

Bakterien und Bakteriophagen

In anderen Fällen ist die Coevolution von Wirt und Parasit de nitiv antagonistischer Natur. Dabei kommt es zu erhöhter Resistenz beim Wirt und einer höheren Infektiosität bei Parasiten. Klassische Beispiele hierfür sind die Wechselbeziehungen zwischen Nutzp anzen und ihren Pathogenen (Burdon 1987), auch wenn die Resistenzen in diesem Fall häu g durch Eingri e des Menschen herbeigeführt werden. O mals liegen sogar aufeinander abgestimmte Gene vor: Ein bestimmtes Virulenzallel beim Pathogen selektiert ein entsprechendes Resistenzallel beim Wirt, welches wiederum andere Virulenzallele als das ursprüngliche beim Pathogen selektiert usw. Wie sich zeigte, sind diese Prozesse im Einzelnen o nur schwer zu beobachten. Relativ einfach gelingt dies aufgrund der sehr kurzen Generationszeit bei Bakterien und ihren parasitischen Viren. Ein Beispiel hierfür ist das Laborsystem aus dem Bakterium *Pseudomonas uorescens* und seinem Bakteriophagen (oder einfach nur Phagen) SBW25ϕ2.

Man untersuchte die Veränderungen bei Wirt und Parasit in 18 parallel kultivierten gemischten Populationen aus Bakterien und Phagen, wobei die Kulturen jeden zweiten Tag in ein neues Kulturgefäß überführt wurden – insgesamt 16 Mal, das entspricht 120 Bakteriengenerationen insgesamt. Bei den Überführungen 2, 4, 6, 8, 10, 12 und 14 wurde jeweils der Anteil der gegen die Phagen resistenten Bakterien ermittelt. Als entscheidend erwies sich dabei, dass die Bakterien nicht nur mit den zum Zeitpunkt der Probennahme im Gefäß vorhandenen Phagenstämmen getestet wurden, sondern auch mit den Phagen von zwei Überführungen zuvor, mit dem Ausgangsstamm der Phagen (den man zu diesem Zweck zurückbehalten hatte) sowie mit Phagen von zwei Überführungen danach (dafür wurden die Bakterien zurückbehalten). Es wurde deutlich, dass die Bakterien im Laufe der Generationen immer resistenter gegen die Phagen wurden, gleichzeitig aber auch die Phagen infektiöser für die Bakterien – auf beiden Seiten jeweils angetrieben durch die gerichtete Selektion eines evolutionären Wettrüstens (Abb. 8.10).

8.3 Mutualistische Wechselbeziehungen

Keine Art lebt isoliert für sich alleine, in vielen Fällen besteht jedoch eine besonders enge Beziehung mit anderen Arten, beispielsweise wenn ein Individuum der einen Art das Habitat für eine andere Art bildet. Parasiten leben in der Leibeshöhle oder sogar in den Zellen ihrer Wirte, viele sticksto xierende Bakterien leben in den Wurzelknöllchen von Leguminosen und so fort. Für solche engen physischen Beziehungen zwischen Arten, wurde der Begri **Symbiose** (was „Zusammenleben" bedeutet; engl. *symbiosis*) geprägt. Hierbei bewohnt ein **Symbiont** ein Habitat, das von einem „Wirt" bereitgestellt wird. Allerdings werden Parasiten gewöhnlich nicht zu den Symbionten gerechnet, da man den Begri Symbiose heute auf Wechselbeziehungen beschränkt, von denen man zumindest annehmen kann, dass sie mutualistisch sind. In einer mutualistischen Beziehung interagieren Arten zum gegenseitigen Nutzen miteinander. Für **Mutualismus** (engl. *mutualism*) ist allerdings keine enger physischer Kontakt vonnöten, Mutualisten müssen also keine Symbionten sein. Viele P anzen lassen beispielsweise ihre Samen durch Vögel oder Säugetiere verbreiten, denen sie dafür als Belohnung essbare sa ige Früchte bieten. Die erfolgreiche Bestäubung zahlreicher P anzen wird dadurch gewährleistet, dass sie blütenbesuchenden Insekten eine Nektarquelle bieten. Dies sind mutualistische Wechselbeziehungen, aber keine Symbiosen.

Mutualismus: wechselseitige Ausbeutung statt angenehmer Partnerschaft

Es wäre allerdings falsch, mutualistische Interaktionen schlichtweg als kon iktfreie Beziehungen zu betrachten, aus der für beide Partner ausschließlich

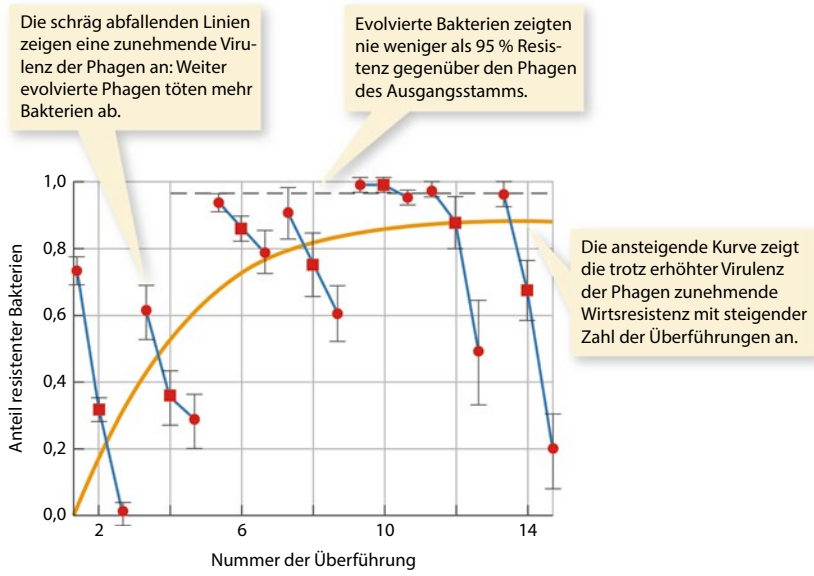


Abb. 8.10 Coevolution des Bakteriums *Pseudomonas fluorescens* und seines Pathogens, des Phagen SBW25φ2, in Laborkulturen. Die drei verbundenen Punkte geben den Anteil resistenter Bakterien an, die jeweils mit dem aktuellen Phagenstamm (Quadrate) sowie mit Phagen aus zwei Überführungen davor und danach getestet wurden. Die Balken geben Standardfehler an. Die gestrichelte waagrechte Linie kennzeichnet den minimalen Resistenzgrad, der gegenüber dem Ausgangstamm der Phagen beobachtet wurde. Die (nach Augenmaß) durchgezogene Kurve verdeutlicht den Trend der zunehmenden Resistenz bei den Bakterien mit fortschreitender Coevolution (nach Brockhurst et al. 2003)

Vorteile erwachsen. Aus Sicht der heute stark evolutionär geprägten Denkweise muss man viele Mutualismen vielmehr als Fälle gegenseitiger Ausbeutung ansehen: Jeder der Partner erlangt etwas auf Kosten des anderen, auch wenn insgesamt gesehen beide davon pro tieren (Herre und West 1997).

Mutualisten machen den größten Teil der Biomasse der Erde aus. Fast alle P anzen, die Grasland, Heide ächen und Wälder dominieren, bilden eine **Mykorrhiza** – ihre Wurzeln gehen eine enge mutualistische Beziehung mit Pilzen ein. Die meisten Korallen sind von den einzelligen Algen abhängig, die in ihren Zellen leben. Zahlreiche Blütenp anzen sind auf Insekten als Bestäuber angewiesen. Die meisten Tiere beherbergen in ihrem Verdauungstrakt ganze Lebensgemeinscha en aus Mikroorganismen, die sie für eine e ektive Verdauung benötigen.

Im Rest dieses Abschnitts befassen wir uns mit unterschiedlichen Formen von Mutualismus. Wir beginnen mit mutualistischen Beziehungen ohne enge Symbiose, bei denen die Verbindung eher auf der Verhaltensebene statt ndet. Anschließend diskutieren wir mutualistische Beziehungen zwischen Tieren und den Mikroorganismen in ihrem Verdauungstrakt, zwischen denen eine viel engere Verbindung besteht. Schließlich befassen wir uns dann mit noch engeren Symbiosen, bei denen einer der Partner zwischen den Zellen oder sogar in den Zellen des Partners lebt, mit Mykorrhizen sowie der Fixierung von atmosphärischem Sticksto für die mutualistischen P anzen.

Mutualistische Beschützer

Putzerfische und ihre „Kundschaft“

Putzer sche, von denen man mindestens 45 Arten kennt, fressen Parasiten, Bakterien und nekrotisches Gewebe von der Körperober äche ihrer Fisch-„Kundscha “. Tatsächlich besetzen die Putzer sche häu g Territorien mit sogenannten Putzstationen, die ihre Kunden aktiv aufsuchen – und zwar umso häu ger, je mehr Parasiten sie haben. Einen Nutzen haben beide davon: Die Putzer sche erlangen Nahrung, ihre Kunden werden vor Infektionen geschützt.

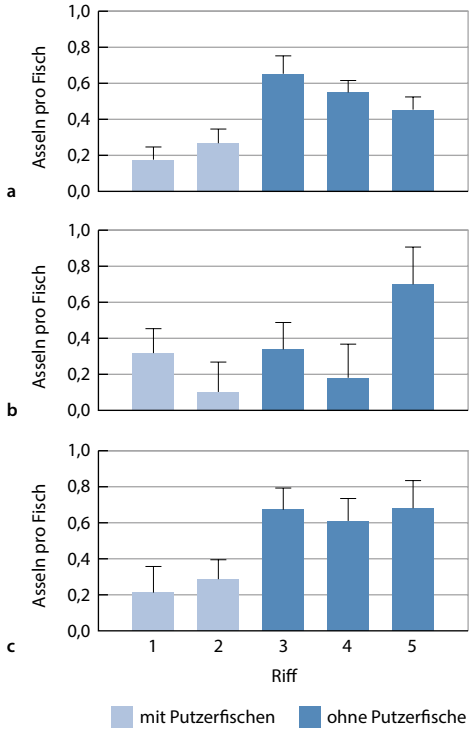




Abb. 8.11 Putzerfische putzen ihre Fisch-„Kundschaft" wirklich. Dargestellt ist die mittlere Anzahl parasitischer Asseln pro Kunde der Art *Hemigymnus melapterus* an fünf Riffen; an drei davon wurden Putzerfische (*Labroides dimidiatus*) durch Käfige ferngehalten. **a** In einem Langzeitversuch hatten die Kunden ohne Putzer nach zwölf Tagen mehr Parasiten ($F = 17{,}6$; $p = 0{,}02$). **b** In einem Kurzzeitversuch wiesen die Kunden ohne Putzer am frühen Morgen nach zwölf Stunden nicht signifikant mehr Parasiten auf ($F = 1{,}8$; $p = 0{,}21$), was vermutlich damit zusammenhängt, dass die Putzerfische nachts keine Nahrung aufnehmen. **c** Nach weiteren zwölf Stunden bei Tageslicht waren die Unterschiede jedoch signifikant ($F = 11{,}6$; $p = 0{,}04$). Die Balken geben Standardfehler an (nach Grutter 1999, Foto: © Nature Production/AUSCAPE)

Dass die Kunden profitieren, ist nicht immer einfach nachzuweisen. Es gelang aber bei Versuchen vor Lizard Island am Great Barrier Reef in Australien mit dem Gemeinen Putzer sch (*Labroides dimidiatus*), der den Zweifarben-Bannerlipp sch (*Hemigymnus melapterus*) von parasitischen Asseln (Fam. Gnathiidae) befreit. Wenn man die Putzerfische durch Kä ge von den Bannerlipp schen fernhielt, wiesen die Kunden nach zwölf Tagen signifikant mehr Parasiten auf (Abb. 8.11a). Das funktionierte sogar in einem kürzeren Zeitraum von nur einem Tag: Bei einer Kontrolle am frühen Morgen, zwölf Stunden nach Ausschluss der Putzer sche, zeigte sich noch keine Wirkung (Abb. 8.11b), da die Putzer sche ausschließlich tagaktiv sind. Nach weiteren zwölf Stunden bei Tageslicht hatten die Fische ohne Putzer signi kant mehr Parasiten (Abb. 8.11c).

Mutualismus von Pflanzen und Ameisen: Profitieren die Pflanzen wirklich?

Die Vorstellung, dass es mutualistische Schutzgemeinschaften zwischen Pflanzen und Ameisen gibt, wurde das erste Mal von Belt (1874) formuliert, nachdem er in Mittelamerika das Verhalten aggressiver Ameisen auf Akazien mit angeschwollenen Dornen beobachtet hatte. Die Bü elhornakazie (*Acacia* [*Vachellia*] *cornigera*) besitzt beispielsweise hohle Dornen, welche die mit ihr vergesellscha eten Ameisen der Art *Pseudomyrmex ferruginea* als Nistplätze nutzen (Abb. 8.12a). An den Spitzen ihrer Blätter trägt die Akazie proteinreiche Belt'sche Körperchen (engl. *Beltian bodies*) (Abb. 8.12b), die von den Ameisen gesammelt und gefressen werden. Außerdem besitzt die Akazie an ihren vegetativen



Abb. 8.12 Strukturen der Büffelhornakazie (*Acacia* [*Vachellia*] *cornigera*), die mutualistische Ameisen anlocken. **a** Die Ameisen nutzen die hohlen Dornen als Nistplätze (© Bob Gibbons/Alamy Limited). **b** Die proteinreichen Belt'schen Körperchen an den Spitzen der Fiederblättchen dienen den Ameisen als Nahrung (© Gilbert S. Grant, Photo Researchers Inc.)

8

Teilen **Nektarien** (engl. *nectaries*), das sind zuckerabscheidende Organe, die ebenfalls Ameisen anlocken. Die Ameisen ihrerseits schneiden aktiv Schösslinge benachbarter Arten zurück und bewahren so die jungen Bäume vor Konkurrenten. Außerdem schützen sie die Akazien vor Herbivoren und schrecken selbst große herbivore Wirbeltiere ab.

Tatsächlich scheinen sich mutualistische Beziehungen zwischen Ameisen und P anzen mehrere Male unabhängig voneinander entwickelt zu haben, sogar mehrmals innerhalb derselben P anzenfamilie. Nektarien nden sich an den vegetativen Teilen von mindestens 39 Familien und in zahlreichen Lebensgemeinschaften auf der ganzen Welt. Der Nutzen für die P anzen ist nicht immer leicht festzustellen. Die Baumart *Duroia hirsuta* (Fam. Rötegewächse) aus dem Regenwald Amazoniens pro tiert sogar mindestens in zweifacher Hinsicht. *D. hirsuta* bildet große natürliche Monokulturen, die bis zu 800 Jahre alt sein können. Diese werden von den Einheimischen „Teufelsgärten" genannt, weil traditionell der Glaube herrscht, sie würden von bösen Geistern gep egt, die alle anderen Arten fernhalten. Eine Reihe von Versuchen deutet jedoch darauf hin, dass es sich bei diesen Geistern um Ameisen handelt, genauer um Vertreter von *Myrmelachista schumanni*. Zum einen hielten diese Ameisen Herbivoren auf Distanz (Abb. 8.13a), wenngleich nicht ganz so e ektiv wie einige andere Ameisenarten der Gattung *Azteca*. Zusätzlich griffen *M. schumanni* sämtliche konkurrierenden Pflanzen in einem solchen Teufelsgarten an, indem sie durch Bisse gi ige Ameisensäure in deren Blätter injizierten. Derart geschädigte Blätter zeigten innerhalb eines Tages Anzeichen abzusterben und die meisten wurden innerhalb von fünf Tagen abgeworfen (Abb. 8.13b). Die Kosten für die Unterkun und die Nektarien, welche die Bäume für ihre Teufel bereithalten, sind o ensichtlich ein sehr lohnenswerter Preis.

Haltung von Nutztieren und Nutzpflanzen

Zumindest, was die geogra sche Verbreitung anbelangt, gehört die vom Menschen betriebene Landwirtscha zu den eindrucksvollsten Beispielen für Mutualismus. Die schiere Anzahl der Pflanzenindividuen von Weizen, Gerste, Hafer, Mais und Reis und deren Anbau ächen gehen weit über das hinaus, was für diese P anzen ohne eine Kultivierung möglich gewesen wäre. Umgekehrt ist die Zunahme der menschlichen Bevölkerung seit der Zeit der Jäger und Sammler als Maß für den Nutzen zu betrachten, den der *Homo sapiens* aus dieser Wechselbeziehung hat ziehen können. Auch ohne

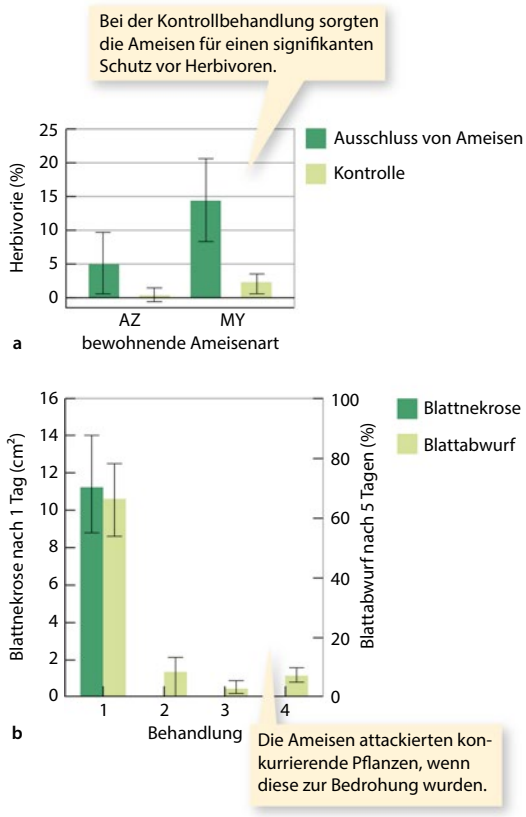


Abb. 8.13 **a** Ausmaß der Herbivorie (Prozentsatz der eingebüßten Blattfläche) an Blättern des Baumes *Duroia hirsuta*, einmal mit den natürlich dort lebenden Ameisen, einmal unter Ausschluss der Ameisen. Ameisen: AZ, *Azteca* sp.; MY, *Myrmelachista schumanni*. Die Balken geben 95 %-Konfidenzintervalle an (nach Fredrickson 2005). **b** Schösslinge der konkurrierenden Pflanze *Clidemia heterophylla* (Fam. Schwarzmundgewächse, Melastomataceae) bei unterschiedlichen Behandlungen: 1) zwischen *D. hirsuta* gepflanzt, in Anwesenheit von Ameisen (*M. schumanni*); 2) zwischen *D. hirsuta* gepflanzt, unter Ausschluss von Ameisen; 3) von *D. hirsuta* isoliert gepflanzt, in Anwesenheit von Ameisen; 4) von *D. hirsuta* isoliert gepflanzt, unter Ausschluss von Ameisen. Die Balken geben Standardfehler an. Die Ergebnisse der Behandlungen 2, 3 und 4 unterschieden sich alle signifikant von denen der Behandlung 1 ($p < 0{,}001$) (nach Fredrickson et al. 2005)

entsprechende Versuche durchzuführen können wir uns leicht vorstellen, welche Auswirkungen das Aussterben des Menschen auf die Weltpopulation der Reisp anzen hätte und welche das Aussterben der Reisp anzen auf die menschliche Bevölkerung. Ähnliche Überlegungen ließen sich zur Domestizierung von Rindern, Schafen oder anderen Säugetieren anstellen.

Welchen Preis zahlen Blattläuse, die von Ameisen gehalten werden?

Ähnliche Mutualismen mit „Nutztieren" haben sich in Staaten von Termiten und speziell bei Ameisen entwickelt. Die Insekten beschützen die von ihnen gehaltenen und ausgenutzten Tierindividuen vor Konkurrenten und Prädatoren, ziehen mitunter sogar mit ihnen um oder versorgen sie. So halten beispielsweise Ameisen viele Arten von Blattläusen und bekommen von ihnen zuckerreiche Ausscheidungen, den Honigtau. Die Blattlausherden pro tieren in Form einer geringeren Mortalitätsrate, verursacht von Prädatoren, nehmen mehr Nahrung zu sich, geben mehr Honigtau ab und bilden größere Kolonien.

Bei dieser Beziehung handelt es sich aber keineswegs um eine angenehme Partnerschaft, von der beide nur pro tieren: Die Blattläuse werden von den Ameisen regelrecht gemolken und zahlen wahrscheinlich auch einen Preis für die Beziehung. Deutlich wurden diese Kosten im Rahmen einer Untersuchung auf der Insel Hokkaido im Norden Japans an Kolonien der Blattlaus *Tuberculatus quercicola*, die von Waldameisen der Art *Formica yessensis* gehalten werden. Erwartungsgemäß überlebten die Blattlauskolonien in Anwesenheit von Prädatoren signifikant länger, wenn sie von Ameisen beschützt wurden, als unter Ausschluss von Ameisen (Abb. 8.14a). Die Beziehung war für die Blattläuse aber auch mit Kosten verbunden. Wenn man die Prädatoren fernhielt und dadurch den Ein uss der Ameisen auf die von ihnen gehaltenen Blattläuse isoliert betrachten konnte, zeigte sich deutlich, dass die Blattläuse unter der Haltung leiden: Sie wuchsen weniger gut und erwiesen sich als weniger fruchtbar als Artgenossen, von denen man sowohl die Ameisen als auch Prädatoren fernhielt (Abb. 8.14b).

Die Verbreitung von Samen und Pollen

Sehr viele Pflanzenarten lassen ihre Samen und Pollen durch Tiere verbreiten. Bei etwa 10 % aller Blütenp anzenarten sind die Samen mit Widerhaken

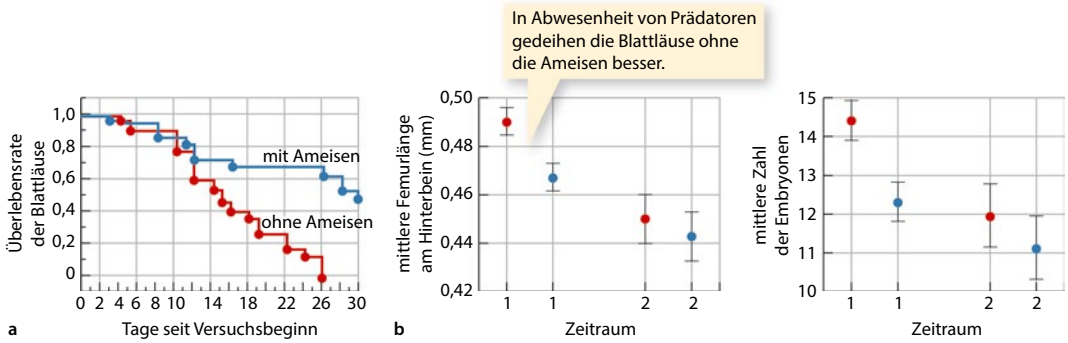


Abb. 8.14 **a** Kolonien der Blattlausart *Tuberculatus quercicola* sterben unter Ausschluss von Ameisen (durch Repellents an der Stammbasis der Eichenbäume, auf denen die Blattläuse leben) mit größerer Wahrscheinlichkeit aus als Kolonien, die von Ameisen umsorgt werden ($\chi^2 = 15{,}9$, $p < 0{,}0001$). **b** In Abwesenheit von (experimentell entfernten) Prädatoren gediehen die Kolonien ohne Ameisen allerdings besser als solche mit Ameisen. Dargestellt sind Durchschnittswerte für die Körpergröße der Blattläuse (Femurlänge des Hinterbeins, $F = 6{,}75$, $p = 0{,}013$) und die Zahl der Embryonen ($F = 7{,}25$, $p = 0{,}010$) ±SE für zwei Zeiträume (Zeitraum 1 vom 23. Juli bis 11. August 1998, Zeitraum 2 vom 12.–31. August 1998). Farbschlüssel: rote Kreise, ohne Prädatoren und ohne Ameisen; blaue Kreise, ohne Prädatoren, mit Ameisen (nach Yao et al. 2000)

8

oder Klebsto en ausgestattet und bleiben damit an den Haaren, Borsten oder Federn von Tieren hängen, die mit ihnen in Kontakt kommen. Für die Tiere sind diese Anhängsel o lästig, also putzen sie sich und versuchen, diese so wieder loszuwerden. Dann haben sie sie aber meist schon eine Zeitlang mit sich herumgetragen. In diesem Fall pro tieren lediglich die P anzen, die auch Ressourcen in die Anhe ungsmechanismen investiert haben. Für die Tiere gibt es keine Belohnung, sodass es sich eigentlich nicht um Mutualismus handelt.

Ganz anders sieht das bei den echten mutualistischen Beziehungen zwischen höheren P anzen und den Vögeln oder anderen Tieren aus, die sich von deren eischigen Früchten ernähren und für die Verbreitung der Samen sorgen. Damit die Partnerscha mutualistisch ist, dürfen die Tiere natürlich nur den eischigen Anteil der Früchte verdauen und nicht die Samen. Diese müssen noch keimfähig sein, wenn sie wieder ausgespien oder mit dem Kot ausgeschieden werden. Daher gehören dicke, widerstandsfähige Schutzhüllen, welche die P anzenembryonen vor der Verdauung schützen, gewöhnlich zu dem Preis, den die P anzen für die Verbreitung durch Fruchtfresser zahlen.

Viele unterschiedliche Tiere wie Kolibris, Fledermäuse und sogar kleine Nager und Beuteltiere haben sich überdies für die **Bestäubung** (engl. *pollination*) auf eine Verbindung mit Blütenp anzen eingelassen. Die meisten von Tieren bestäubten Blüten bieten den Blütenbesuchern als Belohnung Nektar, Pollen oder beides. Die Evolution spezialisierter Blüten und ebenso spezialisierter tierischer Bestäuber könnte aus dem Grund begünstigt worden sein, weil ein spezialisierter Bestäuber verschiedene Blüten erkennen und voneinander unterscheiden kann und der Pollen somit nur zwischen Blüten derselben Art, aber nicht auf solche anderer Arten übertragen wird. Sind die Pollenüberträger und Blüten hoch spezialisiert, wie bei vielen Orchideen, geht somit praktisch kein Pollen verloren. Im Gegensatz dazu erfolgt passiver Pollentransfer, beispielsweise durch Wind oder Wasser, nicht so spezi sch, sodass viel Pollen verschwendet wird.

Insekten als Bestäuber: von Generalisten zu extremen Spezialisten

Die Bestäuber *par excellence* sind jedoch zweifellos die Insekten. Pollen stellt eine sehr nährstoffreiche Nahrungsquelle dar. Die einfachsten insektenbestäubten Blüten bieten Pollen im Überfluss frei zugänglich für alle und jeden an. Diese P anzen bauen für ihre Bestäubung quasi darauf, dass die Insekten den Pollen nicht e zient und vollständig konsumieren, sondern sich damit einstäuben und ihn auf diese Weise ungewollt von P anze zu P anze verfrachten. Komplexere Blüten bilden als



Abb. 8.15 Zunehmender Schutz des Nektars in der Familie der Hahnenfußgewächse (Ranunculaceae) bei Hahnenfuß- und Akeleiarten. Von links nach rechts: *Ranunculus ficaria, R. bulbosus, Aquilegia vulgaris* (links und Mitte: © Brian & Sophia Fuller/Alamy, rechts: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de)

zusätzliche oder alternative Belohnung Nektar, eine Zuckerlösung. O enbar hat der Nektar für die P anzen keinen anderen Wert, als Tiere anzulocken, verursacht aber Kosten, weil die für den Nektar benötigten Kohlenhydrate ansonsten in das Wachstum oder in andere Aktivitäten ießen könnten.

Bei den einfachsten solcher Blüten sind die Nektarien ungeschützt, werden mit zunehmender Spezialisierung aber von Strukturen umgeben, die nur wenigen Arten von Blütenbesuchern den Zugang erlauben. Diese Entwicklung zeigt sich anschaulich in der Familie der Hahnenfußgewächse (Ranunculaceae) (Abb. 8.15). Bei den einfachen Blüten des Scharbockskrauts (*Ranunculus caria*) sind die Nektarien für alle Blütenbesucher frei zugänglich, in den stärker spezialisierten des Knolligen Hahnenfußes (*R. bulbosus*) sind sie von einer Schuppe bedeckt und bei der Akelei (*Aquilegia* sp.) sitzen sie am Grund eines langen Sporns, sodass nur Besucher mit langem Saugrüssel an den Nektar gelangen können.

Selbstverständlich sind weder alle insektenbestäubten P anzen noch alle bestäubenden Insekten Spezialisten. Es muss ein evolutionäres Gleichgewicht erzielt werden. Ungeschützte Nektarien haben den Vorteil, dass es ein großes Angebot an potenziellen Bestäubern gibt. Da diese jedoch nicht spezialisiert sind, übertragen sie viel Pollen auf Blüten anderer P anzenarten. Der Vorteil geschützter Nektarien liegt darin, dass der Pollen durch Spezialisten e zient auf Blüten derselben Art übertragen wird, allerdings sind die P anzen auch darauf angewiesen, dass es entsprechend spezialisierte Bestäuber in ausreichender Zahl gibt. Für die spezialisierten Insekten besteht der Nutzen in einer exklusiven Nahrungsquelle, für generalisierte in einem verlässlicheren Angebot, das sie jedoch mit anderen teilen müssen.

Mutualistische Darmbewohner

Die meisten bisher besprochenen mutualistischen Beziehungen beruhten auf Verhaltensweisen, keiner der vorgestellten Partner lebt vollständig innerhalb des anderen. Bei vielen anderen Mutualismen hat sich einer der Partner mehr oder weniger dauerha im Körper oder sogar in den Zellen des anderen eingenistet. Die bekanntesten extrazellulären Symbionten sind die Mikroorganismen, die im Verdauungstrakt verschiedener Tiere leben, die sogenannte **Darmflora** oder tre ender **intestinale Mikrobiota** (engl. *gut microbiota*).

Dass Mikroorganismen bei der Verdauung von Cellulose durch Wirbeltiere eine entscheidende Funktion zukommt, ist schon seit Langem bekannt. Inzwischen geht man jedoch davon aus, dass der Gastrointestinaltrakt aller Wirbeltiere von mutualistischen Mikroorganismen besiedelt ist. Gewöhnlich nden sich dort Protozoen und Pilze, den größten Beitrag zu den Verdauungsprozessen leisten allerdings Bakterien. Am größten ist ihre Vielfalt in Abschnitten des Verdauungstrakts mit relativ neutralem pH-Wert und verhältnismäßig langer Verweildauer der Nahrung.

Bei Kleinsäugern wie Nagetieren, Kaninchen und Hasen dient hauptsächlich der Blinddarm als Gärkammer, bei größeren Nichtwiederkäuern

wie Pferden der Dickdarm. Bei Wiederkäuern wie Rindern und Schafen sowie bei Kängurus und anderen Beuteltieren findet die Fermentation in spezialisierten mehrkammerigen Mägen statt. Die Grundlage für die mutualistische Beziehung ist ganz einfach: Die Mikroorganismen erhalten in Form der aufgenommenen, zerkauten und teilweise homogenisierten Nahrung eine kontinuierliche Zufuhr an Nährsubstraten für ihr Wachstum. Sie leben unter anaeroben Bedingungen in einem Habitat, in dem der pH-Wert und bei endothermen Tieren auch die Temperatur reguliert werden. Als Gegenleistung können die Wirbeltierwirte, insbesondere Herbivoren, Nährsto e aus Nahrung beziehen, die für sie ansonsten unverdaulich wäre.

Allerdings beschränken sich solche mutualistischen Beziehungen keineswegs auf Vertebraten. Auch viele Insekten sind beispielsweise auf ihre Darmmikroben angewiesen, um ihre Nahrung verdauen zu können, wie wir in ▶ Kap. 1 für Termiten gesehen haben. Diese vermögen ihre Holznahrung ohne die Hilfe bakterieller Symbionten nicht zu verdauen (▶ Abb. 1.3). Dabei müssen sich die Vorteile für den Wirt selbst o enbar noch nicht einmal auf eine verbesserte Verdauung beschränken. Immer mehr Studien deuten darauf hin, dass sich die Mikroorganismen des Darms auch auf die Widerstandsfähigkeit der Wirte gegenüber Pathogenen auswirken.

Abbildung 8.16 zeigt zum Beispiel einen solchen Fall. Man wusste, dass verschiedene Kolonien der Erdhummel (*Bombus terrestris*) unterschiedlich sensitiv auf den zu den Trypanosomen zählenden Darmparasiten *Crithidia bombi* reagieren. Es lag die Vermutung nahe, dass dies von verschiedenen Genotypen der Kolonien herrührt. Diese Annahme bestätigte sich jedoch nicht, als man in einem Versuch die Darmmikroben zwischen den verschiedenen Kolonien übertrug. Dazu bot man aus iegenden Arbeiterinnen Kot ihrer eigenen oder von anderen Kolonien als Nahrung an und in zierte diese Arbeiterinnen anschließend mit *C. bombi*. Wie sich diese Infektion auswirkte, wurde nicht nur durch die Herkun skolonie der Hummeln bestimmt, also ihren Genotyp, sondern auch von der Herkun skolonie ihrer Darmmikroben. Da wir in zunehmendem Maße in der Lage sind, sogar unsere eigene Darm ora zu manipulieren, wird das Interesse an den Ein üssen dieser Mikroorganismen sicherlich noch weiter ansteigen.

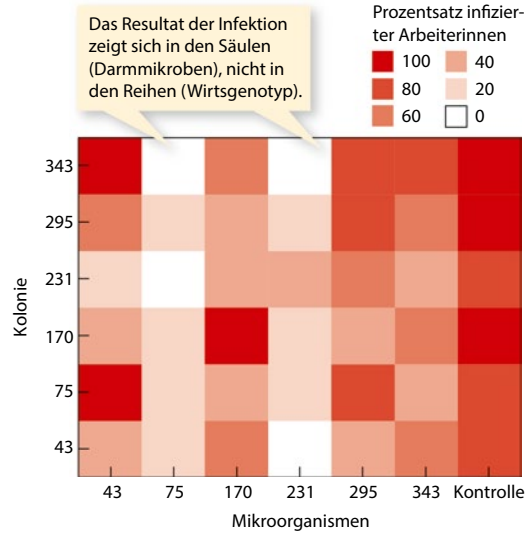


Abb. 8.16 Darmmikroben wurden nach einem sogenannten vollständigen Versuchsplan (engl. *fully factorial design*) zwischen Hummeln (den Wirten) übertragen: Vertreter jeder Wirtskolonie erhielten jeweils ihre eigenen Mikroorganismen sowie die aller anderen Kolonien. Als Kontrolle diente ein Blindtransfer, bei dem statt Mikroorganismen nur Zuckerlösung übertragen wurde. Die Intensität der Farbe zeigt die Sensitivität für eine Infektion mit *Crithidia bombi* an (gemessen an der Zahl verstorbener Arbeiterinnen). Die Herkunft der Mikroorganismen wirkte sich signifikant auf die Infektionsanfälligkeit aus ($p < 0{,}001$), die Herkunft des Wirtes nicht ($p = 0{,}66$) (nach Koch und Schmid-Hempel 2012)

Mykorrhizen

Die Wurzeln der meisten höheren Pflanzen kann man nicht isoliert betrachten, denn zwischen Wurzelgewebe und bestimmten Pilzen, den sogenannten Mykorrhizapilzen, besteht eine enge mutualistische Verbindung, die Mykorrhiza. Ausnahmen davon bilden Vertreter einiger weniger P anzenfamilien wie die Kreuzblütler (Brassicaceae, Cruciferae). Allgemein gesprochen nimmt das Pilzge echt der Mykorrhizen Nährsto e aus dem Boden auf und transportiert diese im Austausch für Kohlensto und Energie zu den P anzen. Viele P anzenarten können ohne Mykorrhizapilze leben, sofern in den Böden weder Nährstoffe noch Wasser jemals begrenzt sind. In der rauen Umgebung natürlicher P anzengemeinscha en ist diese Symbiose zwar nicht strikt obligatorisch, aber dennoch erforderlich, wenn die

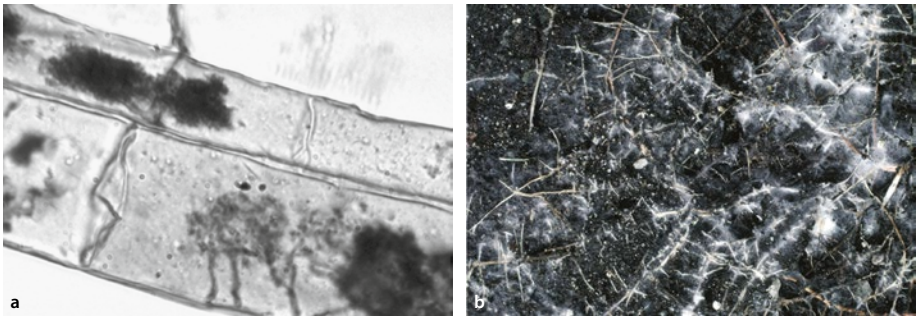


Abb. 8.17 **a** Eine arbuskuläre Mykorrhiza (© Science Source), **b** eine Ektomykorrhiza (© Dr. Jeremy Burgess/Science Source)

Individuen eine Überlebenschance haben sollen (Buscot et al. 2000).

Grundsätzlich lassen sich drei Formen von Mykorrhizen unterscheiden. Bei rund zwei Drittel aller Pflanzenarten findet sich eine arbuskuläre Mykorrhiza, darunter die meisten nicht verholzten Arten und tropische Baumarten (Abb. 8.17a). Ektomykorrhizapilze bilden Symbiosen mit zahlreichen Bäumen und Sträuchern und dominieren in borealen Nadelwäldern, Wäldern der gemäßigten Zone sowie in einigen tropischen Regenwäldern (Abb. 8.17b). Schließlich gibt es noch die ericoide Mykorrhiza, eine Form der Endomykorrhiza, die bei den Heidekrautgewächsen, den prägenden P anzen der Heidegebiete, vorkommt.

Ektomykorrhizen

Von **Ektomykorrhizen** infizierte Wurzeln finden sich in der Regel vor allem in der Streuschicht des Bodens. Die Pilze bilden um die Wurzeln herum eine unterschiedlich dicke Scheide. Von dieser strahlen die Hyphen in die Streuschicht aus und entziehen ihr Nährsto e und Wasser. Das Pilzmycel erstreckt sich auch von der Scheide nach innen, dringt in die Zellzwischenräume der Wurzelrinde ein und scha so einen engen Kontakt mit den Wirtszellen. Dabei entsteht eine große Kontakt äche für den Austausch von Photosyntheseprodukten, Wasser und Nährstoffen zwischen der Wirtsp anze und ihrem Pilzpartner. Ektomykorrhizapilze vermögen der Streuschicht des Waldbodens besonders e zient die spärlichen und ungleichmäßig verteilten Vorräte an Phosphor und vor allem Sticksto zu entziehen. In die entgegengesetzte Richtung geht insbesondere Kohlensto von den P anzen auf die Pilze über, überwiegend in Form einfacher Zucker wie Glucose und Fructose.

Demnach zahlen die P anzen für die Mykorrhiza einen beträchtlichen Preis: Die Pilze konsumieren in Form dieser Zucker bis zu 30 % der Nettophotosyntheseproduktion an Kohlensto . Allerdings ist für die P anzen häu g Sticksto eine limitierende Ressource und zumeist nur in Form von Ammoniumionen verfügbar. Daher ist es für die Waldbäume zum Ausgleich ihrer Bilanz wichtig, dass die Ektomykorrhizapilze durch enzymatischen Abbau direkten Zugri auf organischen Sticksto erlangen können und vor allem Ammonium als bevorzugte Quelle für anorganischen Sticksto nutzen. Die Vorstellung, dass für die P anzen ein Gleichgewicht zwischen Kosten und Nutzen besteht, wird dadurch unterstrichen, wie stark sie auf veränderte Bedingungen reagieren. Bei hoher Zufuhr an Zuckern von der P anze ist auch die Wachstumsrate der Ektomykorrhizapilze hoch. Sobald den P anzen jedoch genügend Nitrat zur Verfügung steht, schalten sie ihren Sto wechsel von der Zuckerproduktion auf die Synthese von Aminosäuren um – mit der Folge, dass die Ektomykorrhiza zurückgeht. O enbar ernähren die P anzen nur so viele Ektomykorrhizapilze, wie sie selbst benötigen.

Arbuskuläre Mykorrhizen

Arbuskuläre Mykorrhizen bilden keine Scheide um die Wurzeln, sondern dringen in die Wurzeln ihrer Wirtspflanzen ein. Infiziert werden die Wurzeln

durch Mycelien aus dem Boden oder durch Keimschläuche, die sich aus asexuellen Sporen entwickeln. Anfangs wachsen die Pilzhyphen nur zwischen den Wirtszellen, dringen dann aber schließlich in diese ein und bilden intrazellulär fein verzweigte Bäumchen, sogenannte **Arbuskeln** (engl. *arbuscules*), die diesen Mykorrhizen ihren Namen gegeben haben. Untersuchungen bestätigten in der Regel eine verbesserte Aufnahme von Phosphor als wichtigsten Nutzen einer Symbiose mit arbuskulärer Mykorrhiza für die P anzen, denn Phosphor ist im Boden ein ausgesprochen unbewegliches Element und wirkt sich daher häu g limitierend auf das Wachstum von Pflanzen aus, sofern diese nicht durch Mykorrhizen unterstützt werden. In Wirklichkeit scheint die Angelegenheit aber noch weitaus komplexer zu sein. So pro tierten die P anzen o enbar auch in Bezug auf die Sticksto aufnahme, den Schutz vor Pathogenen und Herbivoren sowie die Resistenz gegenüber toxischen Metallen (Newsham et al. 1995).

Noch ein weiteres ema, das sich durch diesen Abschnitt zieht, ndet hier seine Fortsetzung: Es gibt eindeutige Belege dafür, dass sich das Gleichgewicht zwischen Nutzen und Kosten mit den ökologischen Bedingungen verändert. Ein Beispiel dafür zeigt Abb. 8.18. Dazu wurde in einem Versuch in Costa Rica Koriander (*Coriandrum sativum*) unter verschiedenen Bedingungen in P anzgefäßen gezogen: mit und ohne Infektion mit arbuskulärer Mykorrhiza, bei einer Reihe unterschiedlicher Phosphorkonzentrationen sowie in hoher und niedriger P anzendichte. Bei geringer Phosphorkonzentration profitierten die Pflanzen eindeutig von einer arbuskulären Mykorrhiza, da ihnen dadurch der Phosphor besser zugänglich war. Das zeigte sich insbesondere dann, wenn diese Ressource aufgrund der hohen P anzendichte verhältnismäßig knapp war. Bei reichlicher Versorgung mit Phosphor benötigten die Pflanzen weniger Unterstützung, um sich diese Ressource zugänglich zu machen, und gediehen daher am besten ohne eine arbuskuläre Mykorrhiza, und zwar unabhängig davon, ob sie bei geringer Dichte schneller oder bei hoher Dichte langsamer wuchsen. Die Kosten für die Ausbildung einer arbuskulären Mykorrhiza traten erst zutage, als ihre Vorteile nicht mehr benötigt wurden.

Fixierung von atmosphärischem Stickstoff bei mutualistischen Pflanzen

Das fehlende Vermögen von P anzen und Tieren, atmosphärischen Sticksto aufnehmen zu können, gehört zu den großen Rätseln der Evolution, da Sticksto in vielen Habitaten nur in geringen Mengen vorhanden ist (▶ Kap. 11). Dagegen ist die Fähigkeit zur Sticksto xierung sowohl bei den Eubakterien (den „echten" Bakterien) als auch bei den Archaea (Archaebakterien) weit, aber unregelmäßig verbreitet. Viele von ihnen sind in enge mutualistische Beziehungen mit verschiedenen Gruppen von Eukaryoten eingebunden. Aufgrund der enormen wirtscha lichen Bedeutung von Leguminosen (Erbsen, Bohnen und ihre Verwandte) als Nutzp anzen sind die **Rhizobien** (engl. *rhizobia*) oder Knöllchenbakterien die bekanntesten von ihnen. Diese Bakterien fixieren Sticksto und leben in den **Wurzelknöllchen** (engl. *root nodules*) der meisten Leguminosen. Nur eine einzige Nicht-Leguminose besitzt ebenfalls Rhizobien, das Hanfgewächs *Parasponia* (Fam. Cannabaceae).

Die Rhizobien allein vermögen keinen Sticksto zu xieren. Dazu müssen erst einzelne Rhizobien in die Zellen der Wirtsp anzen eindringen und ein Wurzelknöllchen bilden. Die Partnerscha zwischen Rhizobien und Leguminosen entwickelt sich über mehrere reziproke Schritte. Die Bakterien kommen frei lebend im Boden vor und werden von Sto en angelockt, die von P anzen freigesetzt werden. Die Bakterien binden an die Wurzelhaarspitze und induzieren deren Krümmung und die Ausbildung eines mit Cellulose ausgekleideten Infektionsschlauchs, durch den sie in zentralere Bereiche der Wurzel vordringen. Außerdem regen sie die Teilung und Vergrößerung bestimmter Wurzelzellen an. Die Rhizobien wandern in diese Wurzelzellen ein und wandeln sich nach einigen Zellteilungen in Bakteroide um, die von einer spezi schen Membran (Peribakteroidmembran) umgeben sind und schließlich die Sticksto xierung übernehmen. Die Produkte der Sticksto xierung werden in das Cytoplasma der Wurzelzellen abgegeben, die Bakterien erhalten im Gegenzug von der P anze Photosyntheseprodukte in Form organischer Säuren.

Kosten und Nutzen der mutualistischen Beziehung mit Rhizobien

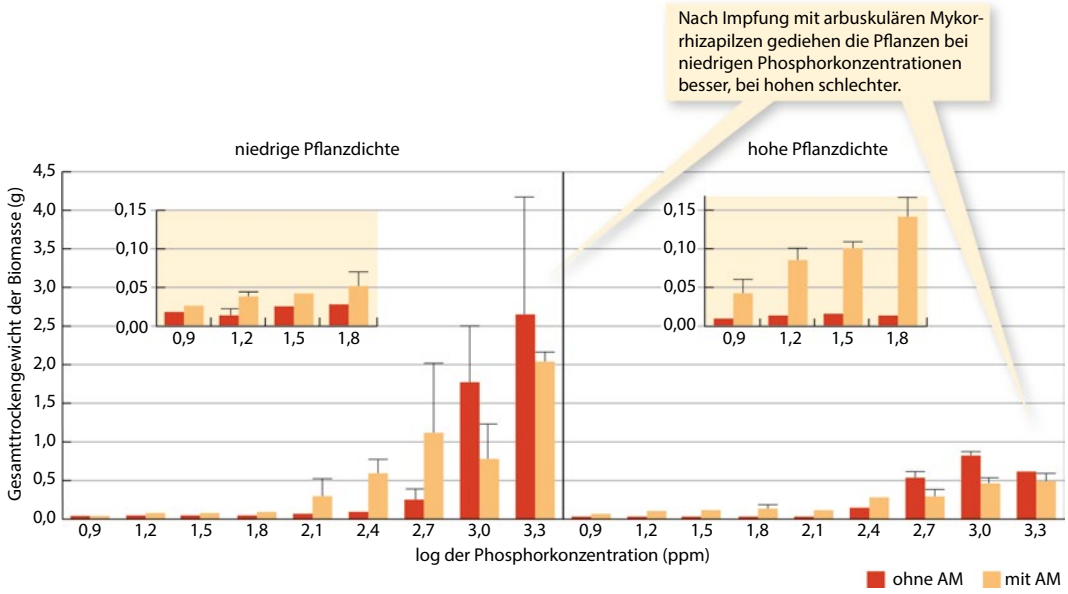


Abb. 8.18 Mittleres Trockengewicht von Korianderpflanzen (*Coriandrum sativum*) nach 74 Tagen Wachstum bei unterschiedlichen Phosphorkonzentrationen, bei niedriger und hoher Pflanzendichte sowie nach Beimpfung mit arbuskulären Mykorrhizapilzen (AM, orangefarbene Balken) bzw. ohne solche Pilze (rote Balken). Die eingesetzten Grafiken zeigen die Ergebnisse bei niedrigen Phosphorkonzentrationen in einer kleineren Skalierung. Die Balken geben Standardfehler an (nach Schroeder und Janos 2004)

Kosten und Nutzen dieser mutualistischen Beziehung bedürfen einer sorgfältigen Betrachtung. Aus Sicht der P anze gilt es, die energetischen Kosten mit denen für alternative Prozesse zu vergleichen, durch die eine Versorgung mit xiertem Sticksto möglich wäre. Die meisten Pflanzen nehmen Stickstoff in Form von Nitrat oder Ammoniumionen direkt aus dem Boden auf. Am kostengünstigsten für den Sto - wechsel ist dabei die Verwendung von Ammoniumionen, aber in vielen Böden liegt Sticksto größtenteils in Form von Nitraten vor. Die energetischen Kosten für die Reduktion von Nitrat aus dem Boden zu Ammonium betragen für die P anzen allein etwa 12 mol Adenosintriphosphat (ATP, die „Energiewährung" der Zelle). Der mutualistische Prozess mit den Rhizobien ist aus energetischer Sicht etwas kostenintensiver für die P anze, dafür verbraucht sie etwa 13,5 mol ATP.

Allerdings müssen wir dazu auch noch die Kosten für die Bildung und Versorgung der Wurzelknöllchen addieren, die ungefähr 12 % des gesamten Energiegewinns aus der Photosynthese ausmachen können. Somit ist die mutualistische Sticksto xierung energetisch ine zient. Energie ist für grüne P anzen aber wahrscheinlich sehr viel einfacher verfügbar als Sticksto . Ein seltenes, wertvolles Gut – xierten Sticksto – zu erwerben, kann durchaus ein recht einträgliches Geschä sein, wenn dazu mehr Währung – in Form von Energie – zur Verfügung steht, als benötigt. Andererseits zeigt sich auch hier ein analoges Muster, wie wir es schon bei den Mykorrhizen gesehen haben: Wenn eine Leguminose mit Wurzelknöllchen ausreichend mit Nitrat versorgt wird – wenn also Nitrat kein seltenes Gut darstellt –, geht die Sticksto xierung rasch zurück.

Natürlich dürfen wir die mutualistische Beziehung von Rhizobien und Leguminosen ebenso wie andere Mutualismen, bei denen es um die Fixierung von Sticksto geht, nicht als isolierte Interaktion zwischen Bakterien und ihren Wirtsp anzen betrachten. In der Natur bilden Leguminosen normalerweise gemischte Bestände mit anderen, nicht zu den Leguminosen gehörenden P anzen, die potenziell mit ihnen um den im Boden verfügbaren Sticksto konkurrieren. Mit ihren Wurzelknöllchen entziehen sich die Leguminosen dieser Konkurrenzsituation,

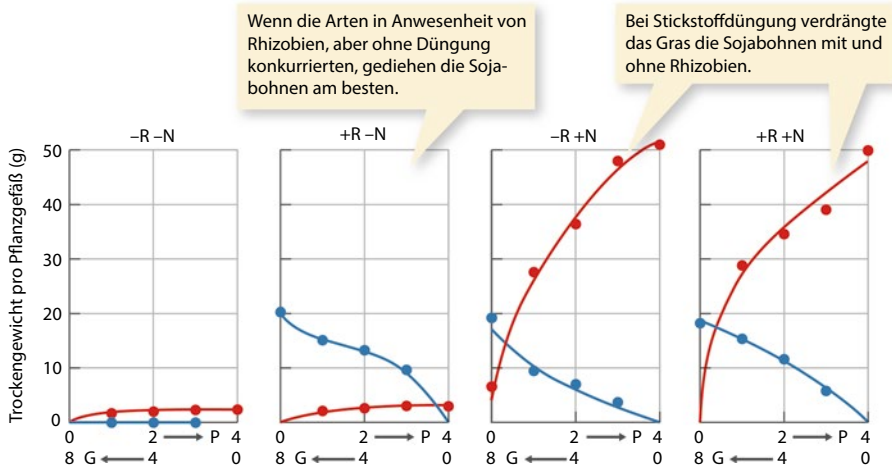


Abb. 8.19 Wachstum von Sojabohnen (*Glycine soja*, blau) und eines Grases der Gattung *Paspalum* (rot) unter verschiedenen Bedingungen: in Reinbeständen sowie in Mischbeständen, mit und ohne Stickstoffdüngung (N) sowie mit und ohne Beimpfung mit stickstofffixierenden Rhizobien (R). Die Pflanzgefäße enthielten jeweils null bis vier Graspflanzen zusammen mit null bis acht Sojabohnenpflanzen. Von links nach rechts auf der *x*-Achse ist die Abfolge der Zusammensetzung wie folgt: null *Paspalum* (0P) und acht *Glycine* (8 G), 1P und 6 G, 2P und 4 G, 3P und 2 G sowie schließlich 4P und 0 G. Auf der *y*-Achse der Grafiken ist jeweils das Trockengewicht der Pflanzen beider Arten in jedem Pflanzgefäß aufgetragen. –R –N ohne Rhizobien und ohne Stickstoffdünger; +R –N mit Rhizobien, aber ohne Stickstoffdünger; –R +N ohne Rhizobien, aber mit Stickstoffdünger; +R +N mit Rhizobien und mit Stickstoffdünger (nach de Wit et al. 1966)

indem sie sich Zugang zu ihrer eigenen, nur ihnen zugänglichen Stickstoffquelle verschaffen. Erst in diesem ökologischen Kontext zeigt sich der wichtigste Vorteil dieser mutualistischen Beziehung zur Sticksto xierung. Wo jedoch ausreichend Sticksto zur Verfügung steht, sind diese P anzen aufgrund der energetischen Kosten der Sticksto xierung häu g in der Konkurrenz im Nachteil.

Abb. 8.19 zeigt beispielhaft die Ergebnisse eines klassischen Experiments, für das Sojabohnen (*Glycine soja*, eine Leguminose) in gemischten Beständen zusammen mit dem Gras *Paspalum* (einer Hirseart) angep anzt wurden. Die Mischbestände wurden entweder mit mineralischem Stickstoff gedüngt oder mit Rhizobien beimp oder beides. Angelegt war der Versuch als sogenannte **Verdrängungsserie** (engl. *replacement series*): Dadurch kann man das Wachstum reiner Populationen des Grases bzw. der Leguminose mit dem Wachstum in Anwesenheit von jeweils unterschiedlichen Anteilen der anderen vergleichen. In reinen Sojabohnenbeständen konnte der Ertrag sowohl durch Impfung mit Rhizobien als auch durch Anwendung von Sticksto dünger oder durch beides zusammen gesteigert werden. Die Leguminosen können also beide Sticksto quellen alternativ nutzen. Das Gras dagegen pro tierte lediglich von den Düngergaben. Wenn die beiden Arten in Anwesenheit von Rhizobien, aber ohne Sticksto dünger in Konkurrenz traten, trug die Leguminose weitaus mehr zum Gesamtertrag bei als das Gras. Im Laufe mehrerer Generationen verdrängten die Sojabohnen das Gras in der Regel. Bei einer Konkurrenzsituation auf Böden, denen Sticksto - dünger zugesetzt wurde, hatte allerdings das Gras den größten Anteil am Ertrag, und zwar unabhängig vom Vorhandensein von Rhizobien, und verdrängte auf lange Sicht die Sojabohnen.

Damit wird recht deutlich: Leguminosen mit Wurzelknöllchen haben speziell in Lebensräumen mit Sticksto mangel einen großen Vorteil gegenüber anderen Arten. Allerdings erhöht sich durch die Aktivitäten ihrer Rhizobien der Gehalt an xierten Sticksto im Boden. Nach Absterben der Leguminosen nimmt die Konzentration an Bodensticksto durch ihre Zersetzung lokal begrenzt nochmals zu, allerdings mit einer Verzögerung von Wochen, Monaten oder mehr. Damit gehen allerdings ihre eigenen Vorteile verloren: Sie haben die Bedingungen

für ihre Konkurrenten verbessert und fördern an diesen Stellen das Wachstum der mit ihnen vergesellscha eten Gräser. In gewissen Sinn könnte man sagen: Organismen, die imstande sind, atmosphärischen Sticksto zu xieren, handeln sozusagen lokal selbstmörderisch. Das ist einer der Gründe, warum es ausgesprochen problematisch ist, auf Acker ächen mehrfach hintereinander Reinbestände von Leguminosen anzubauen, ohne dass aggressive Gräser in die mit Sticksto angereicherten Standorte einwandern. Ebenso könnte dies erklären, weshalb krautige wie auch verholzte Leguminosen in der Natur normalerweise nur selten dominante Bestände bilden. Andererseits weiden grasende Tiere kontinuierlich Blattmasse der Gräser ab, sodass der Sticksto gehalt einer Gras äche wieder so weit absinken kann, dass die Leguminosen hier erneut im Konkurrenzvorteil sind.

Hiermit beschließen wir dieses Kapitel mit einem ema, dem wir schon ö er begegnet sind. Um die Ökologie mutualistischer Beziehungen wirklich zu verstehen, reicht es nicht, die unmittelbar daran beteiligten Arten zu betrachten – vielmehr müssen wir in die Betrachtung darüber hinaus die gesamte Lebensgemeinscha und das Ökosystem einbeziehen, deren Bestandteil sie sind.

Zusammenfassung

Molekulare Ökologie: Unterschiede innerhalb und zwischen Arten

Für manche Zielsetzungen ist es wichtig, genau zu wissen, wie stark sich die Individuen innerhalb von einer Art oder zwei Arten voneinander unterscheiden. Durch verschiedene Formen molekularer genetischer Marker sind wir inzwischen in der Lage, Populationen und sogar Individuen viel differenzierter voneinander abgrenzen zu können. Untersuchungen an Albatrossen haben verdeutlicht, dass sich selbst innerhalb einer für den Artenschutz bedeutsamen Spezies noch Populationen verbergen können, die sogar noch stärker vom Aussterben bedroht sind. In Untersuchungen der Fischfangindustrie hat sich deutlich gezeigt, wie man mithilfe von molekularen Markern illegale Praktiken aufdecken und strafrechtlich verfolgen kann. Am Beispiel des Rotwolfs wurde klar, dass es sich bei dieser gefährdeten „Art" in Wirklichkeit wahrscheinlich um eine Hybride zweier anderer, relativ verbreiteter Arten handelt – mit entsprechenden Konsequenzen: Dies stellt infrage, ob es überhaupt wünschenswert ist, diese zu erhalten und entsprechende Schutzmaßnahmen durchzuführen.

Coevolutionäres Wettrüsten

Konsumenten und ihre lebenden Nahrungsressourcen können in ein coevolutionäres „Wettrüsten" verwickelt sein. Pflanzen mit toxischen Abwehrstoffen sind eher von einem solches Wettrüsten mit ihren Herbivoren betroffen als Pflanzen, die zur Abwehr auf quantitative Wirkstoffe setzen, welche sie schwerer verdaulich machen. Aufgrund ihrer engen Beziehung sind Parasiten und ihre Wirte besonders häufig an einem solchen Wettrüsten beteiligt. Die Evolution der Resistenz gegen das Myxomatosevirus beim europäischen Wildkaninchen ist sehr einleuchtend, aber bei den Parasiten werden von der natürlichen Selektion diejenigen mit mittlerem Virulenzgrad begünstigt, weil sie die größte Übertragungsrate und somit auch die höchste Fortpflanzungsrate erreichen. In anderen Fällen ist die Coevolution von Wirten und Parasiten eher antagonistischer Natur: Eine höhere Resistenz beim Wirt führt zu einer steigenden Virulenz beim Parasiten. Aufgrund der kurzen Generationszeiten lässt sich dieser Prozess bei Bakterien und ihren Viren in Aktion beobachten.

Mutualistische Wechselbeziehungen

Von einer mutualistischen Beziehung spricht man, wenn Organismen verschiedener Arten zum gegenseitigen Nutzen miteinander interagieren. Nach der heutigen, stark evolutionär geprägten Denkweise werden mutualistische Beziehungen allerdings eher als Fälle gegenseitiger Ausbeutung angesehen, bei denen aber letztendlich dennoch beide

Partner profitieren. An mutualistischen Wechselbeziehungen, bei denen eine Art der anderen Schutz vor Prädatoren oder Konkurrenten bietet und selbst als Gegenleistung privilegierten Zugang zu einer Nahrungsressource erhält, können Artenpaare aus zahlreichen verschiedenen Taxa beteiligt sein. Der Landwirtschaft ähnliche Mutualismen haben sich nicht nur in der menschlichen Agrarwirtschaft entwickelt, sondern auch in Termiten- und insbesondere in Ameisenstaaten. Viele dieser Arten halten und versorgen Blattläuse und erhalten als Gegenleistung von diesen den zuckerreichen Honigtau. Unzählige Pflanzenarten nutzen für die Verbreitung ihrer Samen und Pollen Tiere, und viele verschiedene Tiere, vor allem Insekten, sind eine Partnerschaft mit Blütenpflanzen zu deren Bestäubung eingegangen. Im Verdauungstrakt zahlreicher Tiere leben mutualistische, für die Verdauung bedeutsame Mikroorganismen. Die meisten höheren Pflanzen besitzen nicht nur Wurzeln, sondern Mykorrhizen – das Ergebnis einer engen Wechselbeziehung zwischen Pilzen und Wurzelgewebe. Der Pilz spielt insbesondere für die Aufnahme von Nährstoffen aus dem Boden eine entscheidende Rolle. Schließlich ist die Fähigkeit zur Stickstofffixierung unter Bakterien weit verbreitet. Viele dieser Bakterien sind in eine enge mutualistische Beziehung mit verschiedenen Gruppen von Eukaryoten eingebunden. Am bekanntesten sind die Rhizobien, die in den Wurzelknöllchen der meisten Leguminosen Stickstoff fixieren.

8

Aufgaben zur Wiederholung

1. Erklären Sie, inwiefern molekulare (DNA-) Marker die Möglichkeiten für Ökologen verbessert haben, differenziertere Unterschiede innerhalb einer Art und zwischen Arten festzustellen.
2. Zeigen Sie die Ähnlichkeiten zwischen Evolution und Coevolution auf.
3. Warum sind manche Pflanzen mit höherer Wahrscheinlichkeit in ein evolutionäres Wettrüsten mit herbivoren Insekten verwickelt als andere?
4. Legen Sie dar, wie es nach Einführung des Myxomatosevirus in Australien und Europa zur Bekämpfung von Wildkaninchen zum Rückgang der Virulenz des Virus kam.
5. Ziehen Sie einen Vergleich zwischen den mutualistischen Beziehungen von Ameisen und den von ihnen beschützten Pflanzen sowie von Ameisen und den von ihnen gehaltenen Blattläusen und zeigen dabei die Unterschiede auf.
6. Vergleichen Sie die Rolle von Früchten und Nektar bei der Beziehung zwischen Pflanzen und ihren tierischen Besuchern.
7. Was sind Mykorrhizen und worin besteht ihre Bedeutung?

Anspruchsvolle Aufgaben

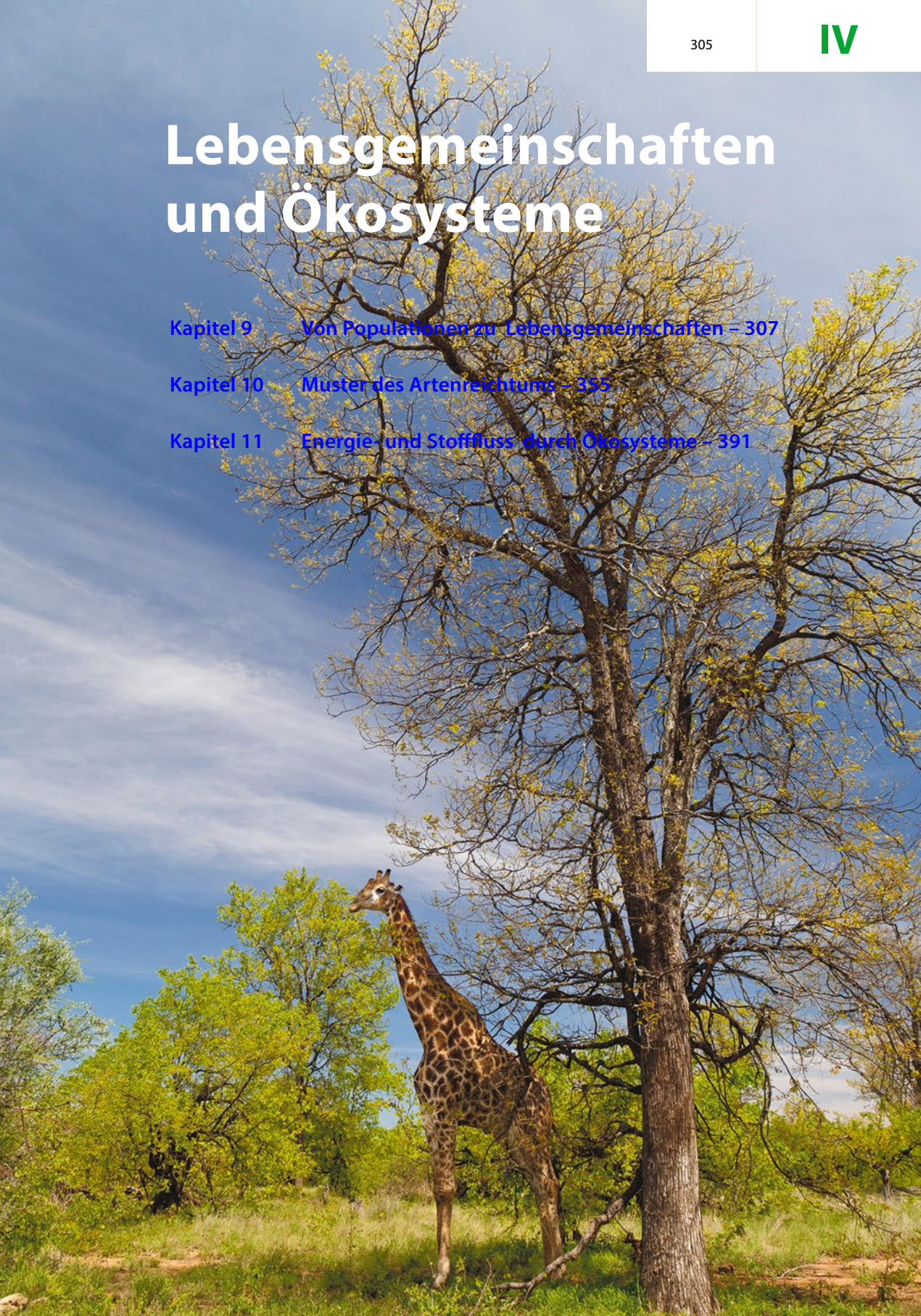
1. Sollte man sich um die Erhaltung des Rotwolfs bemühen oder wären Schutzmaßnahmen für den Rotwolf nur eine Vergeudung öffentlicher Gelder? Wägen Sie Argumentationen in beide Richtungen sorgfältig gegeneinander ab.
2. Die folgenden Behauptungen erscheinen ziemlich radikal – diskutieren Sie, ob sie berechtigt sind: a) „Die meisten Herbivoren sind eigentlich gar keine Herbivoren, sondern Konsumenten der Nebenprodukte ihrer mutualistischen Darmbewohner." b) „Die meisten Darmparasiten sind eigentlich gar keine Parasiten, sondern Konkurrenten ihrer Wirte um die Nahrung, welche diese aufgenommen haben."
3. Erklären Sie, warum Leguminosen als perfektes Beispiel für eine mutualistische Beziehung gelten können, die man nur im Kontext ihrer gesamten Lebensgemeinschaft verstehen kann.

Lebensgemeinschaften und Ökosysteme

Kapitel 9 Von Populationen zu Lebensgemeinschaften – 307

Kapitel 10 Muster des Artenreichtums – 355

Kapitel 11 Energie- und Stofffluss durch Ökosysteme – 391



Eröffnungsfoto: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de

Von Populationen zu Lebensgemeinschaften

9.1 Vielfältige Determinanten der Populationsdynamik – 308

9.2 Ausbreitung, Habitatfragmente und die Dynamik von Metapopulationen – 318

9.3 Zeitliche Muster in der Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften – 325

9.4 Nahrungsnetze – 338

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- unterscheiden können, welche Rolle wechselwirkende abiotische und biotische Faktoren für die Abundanz von Populationen und deren Regulation spielen.
- erklären können, wie die Heterogenität des Lebensraums und die Ausbreitung zwischen einzelnen Habitatfragmenten die Dynamik von Populationen und Lebensgemeinschaften beeinflussen.
- beschreiben können, wie sich Störungen auf die Muster von Lebensgemeinschaften auswirken und welche Rolle sie bei Sukzessionen spielen.
- erläutern können, welche Bedeutung direkte und indirekte Wechselbeziehungen in Nahrungsnetzen haben.
- die Unterschiede zwischen einer Bottom-up- und einer Top-down-Kontrolle aufzeigen können.
- die Korrelation zwischen der Struktur und Stabilität von Nahrungsnetzen erläutern können.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_9

In den vorangegangenen Kapiteln haben wir uns in der Regel mit einzelnen Arten oder Artenpaaren beschäftigt und diese isoliert betrachtet, wie Ökologen dies häufig tun. Letztendlich müssen wir aber erkennen, dass jede Population Teil eines Netzwerks aus Wechselwirkungen mit unzähligen anderen Populationen über mehrere trophische Ebenen hinweg ist. Daher muss jede Population im Kontext der gesamten Lebensgemeinschaft gesehen werden. Des Weiteren müssen wir uns darüber im Klaren sein, dass Populationen heterogene, unbeständige Lebensräume bewohnen, in denen Störungen und lokales Aussterben an der Tagesordnung sein können.

9.1 Vielfältige Determinanten der Populationsdynamik

In den vorigen Kapiteln lag unser Augenmerk häufig auf Populationen einer einzigen Art. Weil wir uns klarmachen wollten, was die Abundanz und Verbreitung einer Art bestimmt, haben wir mehr oder weniger unabhängig voneinander betrachtet, welche Rolle dabei Umweltbedingungen und Ressourcen, Wanderungen, intra- und interspezifische Konkurrenz, mutualistische Beziehungen sowie Prädation und Parasitismus spielen. In Wirklichkeit wird die Dynamik einer Population von einer Kombination all dieser Faktoren beeinflusst, wobei ihre relative Bedeutung jeweils von Fall zu Fall variiert. Deswegen werden wir die Population nun im Kontext der gesamten Lebensgemeinschaft betrachten, denn jede Population ist Bestandteil eines ganzen Netzes aus Wechselbeziehungen (◘ Abb. 9.1).

In diesem Abschnitt betrachten wir, wie abiotische und biotische Faktoren in Kombination die Dynamik von Populationen bestimmen. In ▶ Abschn. 9.2 greifen wir erneut eines der Hauptthemen dieses Buches auf – die Bedeutung der Heterogenität von Lebensräumen und des Austauschs zwischen verschiedenen Habitatfragmenten – und diskutieren insbesondere, welche Bedeutung dem Konzept der Metapopulationen zukommt. In ▶ Abschn. 9.3 befassen wir uns mit den zeitlichen Mustern in der Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften einschließlich Sukzessionen. Wir machen deutlich, dass Störungen wie Waldbrände und heftiger Wellenschlag bei Sturm an der Küste eine wesentliche Rolle für die Dynamik vieler Populationen und die Zusammensetzung der meisten Lebensgemeinschaften spielen. Außerdem verfolgen wir, nach welchem Muster die Wiederbesiedlung durch verschwundene Arten nach einer Störung abläuft, und zwar vor dem Hintergrund von sich verändernden Umweltbedingungen, Ressourcenverfügbarkeit und Wechselwirkungen zwischen Populationen. Abschließend erweitern wir in ▶ Abschn. 9.4 unsere Perspektive und betrachten Nahrungsnetze mit mindestens drei trophischen Ebenen (Pflanzen – Herbivoren – Prädatoren) wie das in ◘ Abb. 9.1 dargestellte. Wir unterstreichen, welche Bedeutung neben direkten auch indirekte Einflüsse einer Art auf andere Spezies der gleichen trophischen Ebene oder auf Arten der Ebene darunter oder darüber haben können.

Warum sind manche Arten selten und andere häufig? Warum kommt eine Art an manchen Stellen in niedriger Populationsdichte vor, an anderen in hoher? Welche Faktoren verursachen Schwankungen in der Abundanz von Arten? Dies alles sind entscheidende Fragen, wenn es darum geht, seltene Arten zu erhalten, Schädlinge zu bekämpfen oder lebendige natürliche Ressourcen zu bewahren – oder wenn wir ganz einfach nur die Muster und die Dynamik der Natur verstehen möchten. Um selbst für eine einzige Art an einem einzigen Ort all diese Fragen vollständig zu beantworten, müssen wir die physikalisch-chemischen Bedingungen, die Mengen an verfügbaren Ressourcen, den Lebenszyklus des betreffenden Organismus sowie die Einflüsse von Konkurrenten, Prädatoren, Parasiten usw. kennen. Und wir müssen wissen, wie all diese Faktoren durch ihre Wirkung auf Geburten- und Sterberaten, Ausbreitung und Wanderungen die Abundanz beeinflussen. Im Folgenden werden wir diese Faktoren zusammenführen und überlegen, wie sich herausfinden lässt, welche davon in bestimmten Fällen tatsächlich von Bedeutung sind.

Was absolute Zahlen aussagen können und was nicht

Als Ausgangsmaterial für Untersuchungen der **Abundanz** dienen normalerweise irgendwelche Schätzungen der Individuenzahl einer Population. Wenn man jedoch nur die nackten Zahlen betrachtet,

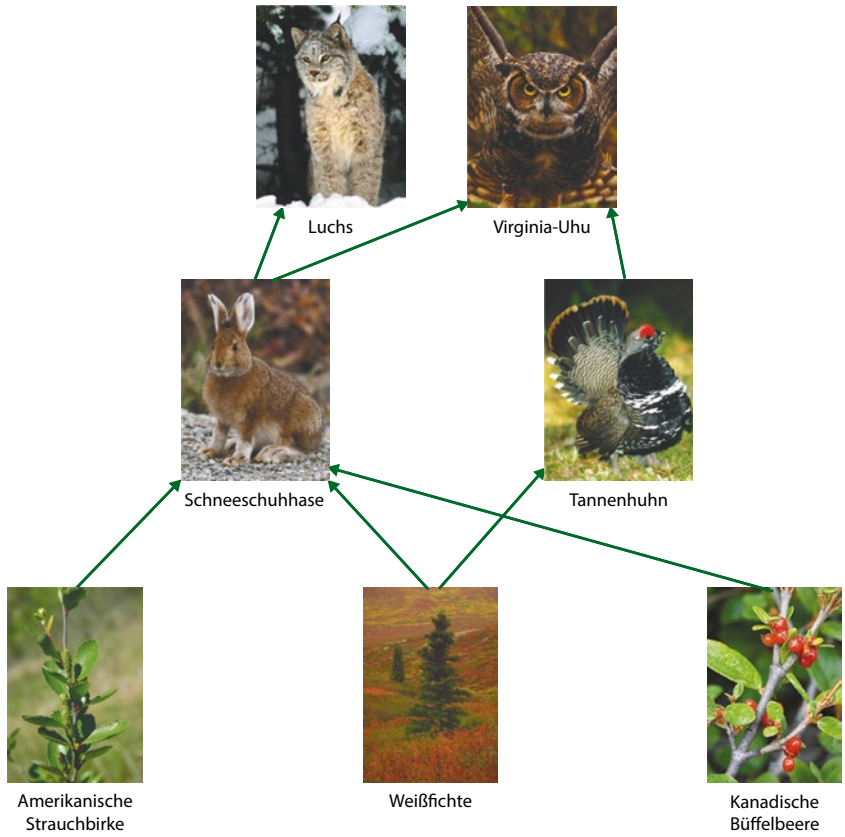


Abb. 9.1 Matrix einer einfachen Lebensgemeinschaft, abstrahiert aus einer umfassenderen, realistischeren Gemeinschaft eines borealen Nadelwaldes in Nordamerika (► Abb. 7.18). Es wird deutlich, auf welche Weise jede Art mit mehreren anderen in Beziehung stehen kann: durch Konkurrenz – etwa zwischen den Pflanzenarten (Amerikanische Strauchbirke, Weißfichte und Kanadische Büffelbeere), zwischen den Weidegängern (Schneeschuhhase und Tannenhuhn) oder zwischen den Prädatoren (Luchs und Virginia-Uhu) – oder durch Interaktionen zwischen Räuber und Beute (etwa zwischen Luchsen und Hasen oder zwischen Tannenhuhn und Weißfichte) (oben links: © Tom Tietz/istockphoto.com, oben rechts: © Blaine Harrington III/Corbis, Mitte links: © Stephen J. Krasemann/All Canada Photos/Getty Images, Mitte rechts: © Wayne Lynch/All Canada Photos/Corbis, unten links: © kgNaturePhotography.com, unten Mitte: © Kennan Ward/Corbis, unten rechts: © Alan Majchrowicz/Peter Arnold/Getty Images)

können wichtige Informationen verborgen bleiben. Stellen wir uns beispielsweise drei menschliche Populationen mit jeweils identischer Individuenzahl vor. Bei der einen handelt es sich um eine Wohngegend, die von alten Menschen bewohnt ist, bei der zweiten um kleine Kinder und die dritte setzt sich gemischt aus Menschen verschiedenen Alters und Geschlechts zusammen. Ohne weitere Informationen über die reinen Zahlen hinaus würde man nicht darauf kommen, dass die erste Bevölkerungsgruppe unweigerlich aussterben wird (sofern nicht neue Menschen zuwandern), dass die zweite rasch anwachsen wird, allerdings erst nach einer Verzögerung, und dass die dritte kontinuierlich weiter anwachsen wird. Bei den aussagekrä igsten Studien wird also nicht nur die Individuenzahl geschätzt, sondern diese Individuen werden zusätzlich nach Altersklassen, Geschlecht und Größe in Gruppen aufgeteilt.

Was Korrelationen aussagen können und was nicht

Die Daten aus Abundanzerhebungen können wir dazu verwenden, Korrelationen mit äußeren

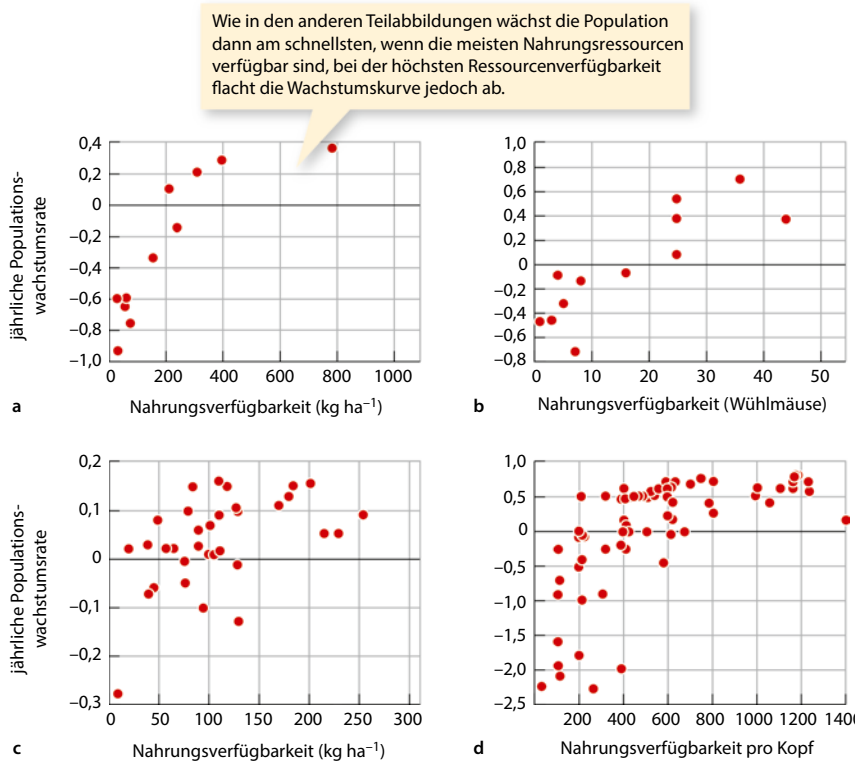


Abb. 9.2 Anstieg der jährlichen Wachstumsrate von Populationen mit der Verfügbarkeit von Nahrung, angegeben als Biomasse auf den Weideflächen (kg ha^{-1}) in (**a**) und (**c**), als Abundanz von Wühlmäusen in (**b**) und als Nahrungsverfügbarkeit pro Kopf in (**d**). **a** Rotes Riesenkänguru (*Macropus rufus*) (Bayliss 1987). **b** Schleiereule (*Tyto alba*) (verändert aus Taylor 1994), **c** Gnu (*Connochaetes* spec.) (Krebs et al. 1999). **d** Wildschwein (*Sus scrofa*) (Choquenot 1998). Positive Wachstumsraten zeigen eine zunehmende, negative eine abnehmende Abundanz an (nach Sibly und Hone 2002)

Faktoren wie dem Nahrungsangebot oder den Wetterverhältnissen herzustellen. Solche Korrelationen können wiederum helfen, Vorhersagen für die Zukun zu tre en. Beispielsweise tritt die Krautfäule bei Karto elp anzen in hoher Intensität gewöhnlich 15–22 Tage nach einem Zeitraum mit Minimaltemperaturen über 10 °C und einer relativen Lu feuchtigkeit von mehr als 75 % an mehr als zwei aufeinanderfolgenden Tagen auf. Eine solche Korrelation kann für einen Karto elbauern hilfreich für die Entscheidung sein, wann er präventiv ein Spritzmittel gegen Befall einsetzen sollte.

Anhand von Korrelationen können auch Vermutungen über kausale Zusammenhänge angestellt werden – beweisen lassen sie sich dadurch aber nicht. Abbildung 9.2 zeigt vier Beispiele für den Rückgang des Populationswachstums mit abnehmender Verfügbarkeit von Nahrung. Um aber die tatsächliche Ursache – also einen kausalen Zusammenhang – sicher nachzuweisen, müssen wir den Mechanismus aus ndig machen. Sofern die Population groß ist und somit für die einzelnen Individuen nur wenig Nahrung zur Verfügung steht, kann es vorkommen, dass viele Individuen verhungern, sich nicht fortp anzen oder aggressiv werden und schwächere Mitglieder aus der Population vertreiben. Die Korrelationen in Abb. 9.2 sagen nichts darüber aus, was davon zutri . Dennoch können Korrelationen informativ sein. So legt Abb. 9.2 zum Beispiel ebenfalls nahe, dass solche Beziehungen beim größten Nahrungsangebot ein Plateau erreichen, weil irgendein anderer Faktor oder mehrere andere Faktoren dem Populationswachstum eine Obergrenze setzen.

Fluktuation oder Stabilität

Manche Populationen unterliegen nur sehr geringen Größenänderungen. Eine Untersuchung über einen längeren Zeitraum an einer Vogelpopulation wurde in dem Dorf Selbourne in Südengland an Mauerseglern (*Micropus apus*, heute *Apus apus*) durchgeführt. Sie erstreckte sich über mehr als 200 Jahre, entsprach allerdings nicht unbedingt strengen wissenscha lichen Kriterien. In einer der ersten publizierten Arbeiten zu einem ökologischen ema, schrieb der in Selbourne lebende Gilbert White 1778 (s. White 1789):

» Mittlerweile bin ich der festen Überzeugung, dass wir jedes Jahr unverändert die gleiche Anzahl an Paaren haben … Ich finde konstant die Zahl von acht Paaren vor, die Hälfte davon nistet in der Kirche, die übrigen in einigen der heruntergekommensten, schäbigsten strohgedeckten Hütten.

Als Lawton und May (1984) über 200 Jahre später das Dorf besuchten, stellten sie, nicht überraschend, große Veränderungen fest. In der Kirche hatten wahrscheinlich seit 50 Jahren keine Mauersegler mehr gebrütet und die strohgedeckten Hütten waren entweder verschwunden oder ihre Dächer mit Drahtge echt befestigt. Trotzdem lag die Zahl der nun regelmäßig in dem Dorf brüteten Mauerseglerpaare bei zwölf. Angesichts der vielen Veränderungen in den Jahrhunderten seither kommt diese Zahl den von White so gleichbleibend vorgefundenen acht Paaren bemerkenswert nahe.

Stabilität muss nicht bedeuten, „nichts ändert sich“

Insgesamt gesehen können der Stabilität einer Population aber viel komplexere Muster zugrunde liegen. Das zeigt das Beispiel der in Australien eingeführten Westlichen Hausmaus (*Mus musculus domesticus*) in Abb. 9.3a. Die Populationen bleiben jeweils über einen längeren Zeitraum bei einer geringen Individuenzahl, hin und wieder unterbrochen durch einen explosionsartigen Anstieg durch Zuwanderung. Dieser währt jedoch o enbar stets nur kurz, dann kehrt die Population wieder zu einer relativ stabilen geringen Abundanz zurück. Ganz ähnlich können beständige Trends der Individuenzahl Fluktuationen verschleiern, welche diesen Trends vorübergehend entgegenzulaufen scheinen. Von der Population der französischen Feldmäuse (*Microtus arvalis*) könnte man sagen, dass sie zwischen 1968 und 1996 stetig zurückging. Über den gesamten Zeitraum gab es jedoch viele Jahre, in denen die Zahl der Feldmäuse dramatisch anstieg.

Determinierung und Regulation der Abundanz

Was ist wichtiger: die Ähnlichkeit oder der Unterschied zwischen acht und zwölf Mauerseglerpaaren über die letzten 200 Jahre? Was ist interessanter: die explosionsartigen Anstiege der Abundanz der Mäuse in Australien oder der vorhersagbare Rückgang auf ein viel geringeres Niveau? Worauf sollten wir unsere Aufmerksamkeit legen: Auf die insgesamt gesehen rückläu ge Abundanz der Wühlmäuse oder auf die Veränderungen von Jahr zu Jahr? Manche Wissenscha ler heben die o ensichtliche Konstanz von Populationen hervor, andere unterstreichen die Fluktuationen.

Diejenigen, welche die Konstanz betonen, argumentieren, wir sollten nach stabilisierenden Krä en in Populationen suchen, wenn wir erklären möchten, warum sie nicht ungehindert anwachsen oder bis zum Aussterben zurückgehen (selbst der Rückgang der Zahl der Wühlmäuse in Abb. 9.3b scheint sich letztlich einzupendeln). Andere, die mehr die Fluktuationen herausstellen, berufen sich häu g auf äußere Faktoren wie die Wetterverhältnisse oder Störungen, um diese Veränderungen zu erklären. Lässt sich ein Konsens zwischen diesen beiden Lagern herstellen?

Eine wichtige Voraussetzung hierfür ist, sich den Unterschied in der Fragestellung deutlich zu machen. Es ist etwas anderes, ob die Frage lautet, auf welche Weise die Abundanz determiniert wird, oder, wie die Abundanz reguliert wird. Unter **Regulation** versteht man die Tendenz einer Population zur Größenabnahme, wenn die Abundanz einen bestimmten Schwellenwert überschritten hat, und zur Größenzunahme, wenn die Abundanz unter diesen Wert gesunken ist. Mit anderen Worten: Eine Populationsregulation kann de nitionsgemäß nur als Konsequenz eines

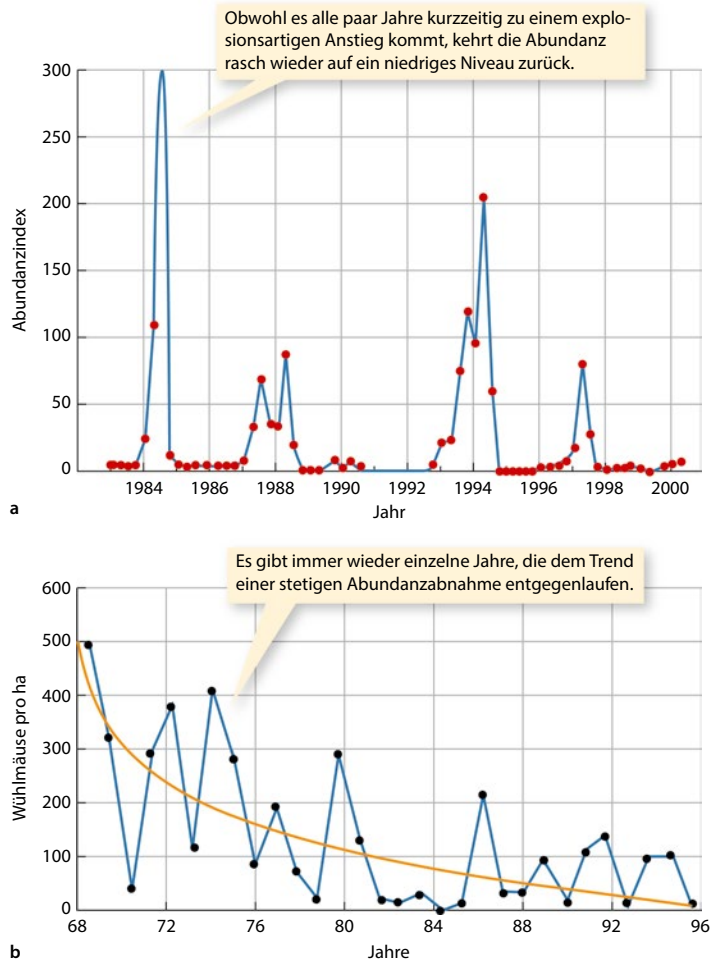


Abb. 9.3 **a** In einem landwirtschaftlich geprägten Lebensraum in Victoria, Australien, kommt es in unregelmäßigen Abständen zu einem steilen Anstieg der Abundanz Westlicher Hausmäuse (*Mus musculus domesticus*). Bei diesen hohen Abundanzen können sich die Mäuse zu einer ernsthaften Plage entwickeln. Als Abundanzindex dient die Zahl der gefangenen Mäuse pro 100 Nächte, in denen Fallen aufgestellt waren. Im Herbst 1984 überstieg der Index 300 (nach Singleton et al. 2001). **b** Errechnete Abundanz der Feldmäuse (*Microtus arvalis*) in einem entwässerten Marschgebiet in Südwestfrankreich (nach Butet und Leroux 2001)

oder mehrerer dichteabhängiger Prozesse (▶ Kap. 3 und 5) erfolgen, die auf die Geburten- und/oder Sterberate und/oder Zu- und Abwanderung einwirken (Abb. 9.4a). In vorangegangenen Kapiteln haben wir verschiedene potenziell dichteabhängige Prozesse im Zusammenhang mit Konkurrenz, Prädation und Parasitismus diskutiert. Um zu verstehen, warum eine Population dazu neigt, innerhalb bestimmter Ober- und Untergrenzen zu bleiben, müssen wir uns deshalb näher mit der Regulation befassen.

Andererseits spiegelt die **Determinierung** (engl. *determination*) der genauen Abundanz der Individuen die kombinierten Ein üsse all der Faktoren und Prozesse wider, die auf eine Population einwirken, unabhängig davon, ob diese dichteabhängig sind oder nicht (Abb. 9.4b). Wenn wir also verstehen möchten, weshalb eine bestimmte Population zu einem bestimmten Zeitpunkt eine ganz bestimmte Abundanz aufweist, müssen wir uns damit befassen, wie die Abundanz determiniert wird.

Manche Wissencha ler haben mit ihrer Ansicht den extremen Standpunkt vertreten, dass dichteabhängige, biotische Interaktionen nicht nur für die Regulation der Populationsgröße eine wesentliche

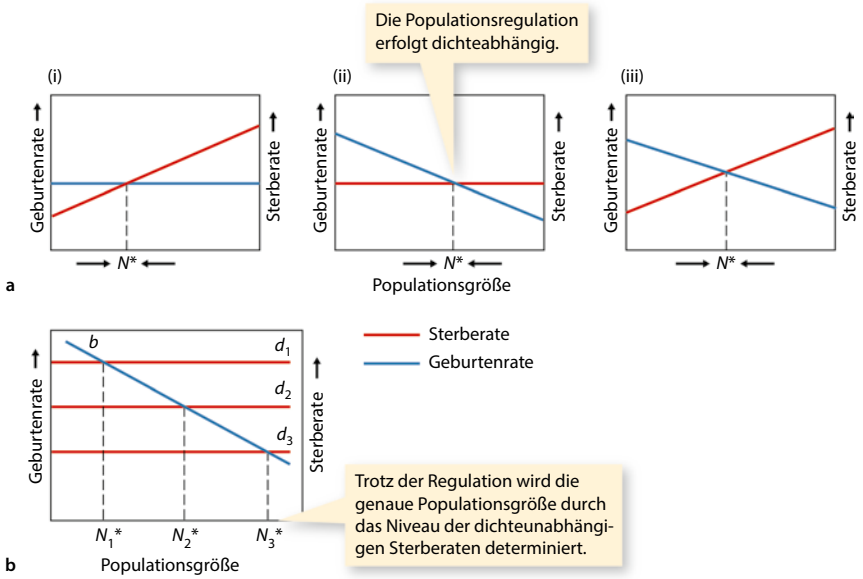


Abb. 9.4 **a** Regulation einer Population durch (i) dichteunabhängige Geburten- und dichteabhängige Sterberaten, durch (ii) dichteabhängige Geburten- und dichteunabhängige Sterberaten sowie (iii) durch dichteabhängige Geburten- und Sterberaten. Die Populationsgröße nimmt zu, wenn die Geburtenrate die Sterberate übersteigt, und nimmt ab, wenn die Sterberate die Geburtenrate übertrifft. Deshalb ist *N** eine stabile Populationsgröße im Gleichgewicht. Die tatsächliche Größe der Population im Gleichgewicht hängt, wie man sieht, von der Größenordnung der dichteabhängigen Rate sowie von der Größenordnung und Steigung sämtlicher dichteabhängigen Prozesse ab. **b** Populationsregulation bei dichteabhängigen Geburtenraten (*b*) und dichteunabhängigen Sterberaten (*d*). Die Sterberaten werden durch physikalische Bedingungen bestimmt, die sich an drei Orten unterscheiden (Sterberaten d_1, d_2 und d_3). Infolgedessen sind auch die Populationsgrößen im Gleichgewicht verschieden

Rolle spielen, sondern auch bei ihrer Determinierung. Andere haben ebenso nachdrücklich die gegenteilige Meinung geäußert, man sollte die meisten Bestandsentwicklungen in natürlichen Populationen als wiederholte Abfolge dichteunabhängiger Rückschläge und Erholungen betrachten. Für eine solch strenge Polarisierung gibt es aber absolut keinen Grund. Was die Größe einer Population reguliert und was sie determiniert, sind zwei interessante und wichtige Fragen. Keine Population kann gänzlich frei von irgendwelcher Regulation sein – wir kennen keine Fälle eines ungehinderten Populationswachstums über einen längeren Zeitraum und nur vereinzelte eines uneingeschränkten Rückgangs bis zum Aussterben. Zudem sind dichteabhängige Prozesse weder selten noch unbedeutend. So stellte man beispielsweise in mehr als 80 % aller Untersuchungen zur Populationsdynamik von Insekten eine Dichteabhängigkeit fest, sofern diese Studien über einen Zeitraum von mehr als zehn Jahren durchgeführt wurden (Hassell et al. 1989, Woiwod und Hanski 1992).

Andererseits ist für viele Populationen das Wetter die wichtigste Determinante der Abundanz, während andere Faktoren nur von relativ untergeordneter Bedeutung sind. Ein Beispiel hierfür liefert eine klassische Untersuchung an einem Schadinsekt an Apfelbäumen, dem Fransen ügler *rips imaginis*. 78 % der jährlichen Variation der Individuenzahl der ripse waren auf das Wetter zurückzuführen, sodass Informationen über das Wetter höchste Bedeutung zukommt, um potenzielle Ernteschäden durch die ripse vorherzusagen (Davidson und Andrewartha 1948).

Was die Größe einer Population reguliert, muss also nicht unbedingt auch die meiste Zeit ihre Größe bestimmen. Es wäre falsch, der Regulation oder Dichteabhängigkeit eine vorrangige Bedeutung zuzusprechen. Eine aktive Regulation kommt wahrscheinlich nur selten oder unregelmäßig vor und vermutlich be nden sich keine natürliche Population jemals wirklich im Gleichgewicht. Selbst wenn eine Regulation erfolgt, kann diese die Abundanz auf ein Niveau regulieren, das seinerseits infolge des sich verändernden

Ressourcenangebots Veränderungen unterworfen ist. Daraus ergibt sich eine Reihe von Möglichkeiten: Manche Populationen in der Natur erholen sich fast immer wieder von der letzten Katastrophe, andere werden in der Regel durch eine reichlich vorhandene oder knappe Ressource eingeschränkt und sind deswegen durchweg häufig oder selten und wieder andere sind nach unvermittelten Episoden der Besiedlung gewöhnlich wieder rückläufig.

Anwendung der *k*-Wert-Analyse

Wenn wir eindeutig unterscheiden wollen, was die Abundanz einer Population reguliert, was sie determiniert und wie Regulation und Determinierung miteinander in Zusammenhang stehen, müssen wir eine ***k*-Wert-Analyse** (engl. *k-value analysis*) durchführen, ursprünglich unter der Bezeichnung **Schlüsselfaktorenanalyse** (engl. *key factor analysis*) bekannt. Eigentlich war diese Bezeichnung aber unpassend, da man mit dieser Methode entscheidende Phasen (nicht entscheidende Faktoren) im Leben eines untersuchten Organismus identifizieren kann. Die Mängel dieser Methode wurden erkannt und man schlug Alternativen vor (Coulson et al. 2005), die jedoch weitaus komplexer sind. Daher stellt die *k*-Wert-Analyse nach wie vor ein wertvolles Hilfsmittel dar, um zu entwirren, was die Abundanz einer Population determiniert und was sie reguliert. Einzelheiten dazu sind in ▶ Exkurs 9.1 erläutert, aber dieser Ansatz ist auch so leicht verständlich. Dazu müssen wir erkennen, dass für jede Phase des Lebenszyklus die *k*-Werte berechnet werden können. Sie sind ein Maß für die Sterblichkeit in dieser Phase. Je höher der *k*-Wert, desto höher ist die Mortalität (*k* steht für *killing power*).

9

Exkurs 9.1 Quantitative Aspekte

k-Wert-Analyse

Tabelle 9.1 zeigt eine typische Zusammenstellung von Lebenstafeldaten, gesammelt von Harcourt (1971) für den Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) in Kanada im Laufe einer Saison. In der ersten Spalte sind die verschiedenen Phasen des Lebenszyklus aufgelistet. „Adulte (Frühjahr)" beenden Mitte Juni ihre Überwinterung, wenn die Kartoffelpflanzen aus dem Boden zu sprießen beginnen. Innerhalb von drei bis vier Tagen beginnt die Eiablage und dauert dann noch etwa einen Monat an. Die Eier werden in Gruppen von im Schnitt 34 Eiern an der Blattunterseite der Pflanzen abgelegt. Die Larven klettern nach dem Schlüpfen an die Spitze der Pflanze, wo sie dann während ihrer gesamten Entwicklung fressen. Dabei durchlaufen sie vier Larvenstadien (hier in frühe und späte Larvenstadien unterteilt). Gegen Ende des letzten Stadiums lassen sie sich zu Boden fallen, graben sich ein und verpuppen sich im Boden. Anfang August verwandeln sie sich zu den „Adulten (Sommer)", fressen und ziehen sich dann Anfang September zur Überwinterung wieder in den Boden zurück. Im nächsten Frühjahr kommen diese Adulten dann wieder zum Vorschein. In der zweiten Spalte ist die geschätzte Zahl (bezogen auf 96 Kartoffelreihen) zu Beginn jeder Lebenszyklusphase aufgeführt, in der dritten die Zahl der Individuen, die vor Beginn der nächsten Phase aus der Population verloren gingen. In der darauf folgenden vierten Spalte ist der jeweils vermutete Hauptmortalitätsfaktor in den verschiedenen Lebenszyklusstadien aufgelistet, allerdings nicht sehr streng definiert. So steht zum Beispiel in der ersten Zeile „nicht abgelegt" für Eier, die keinen anderen Todesursachen zum Opfer fielen, sondern von den adulten Weibchen zwar produziert, aber gar nicht abgelegt wurden. Der Eintrag in der Zeile „Adulte (Sommer)" – „Geschlecht (52 % ♀)" – soll auf das ungleiche Geschlechterverhältnis hinweisen. Die fünfte und sechste Spalte zeigen, wie die *k*-Werte berechnet werden. In der fünften Spalte sind die logarithmierten Werte der Individuenzahl zu Beginn jeder Phase aufgelistet. Die *k*-Werte in der sechsten Spalte entsprechen einfach den Differenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Werten in der fünften Spalte. Jeder Wert bezieht sich somit auf die Zahl der Todesfälle in einer der Phasen des Lebenszyklus (auf logarithmischer Skala). Wie in der dritten Spalte ergibt die Summe der Spalte die Zahl der Todesfälle im Lebenszyklus insgesamt. Darüber hinaus misst jeder *k*-Wert, weil er logarithmisch ist, die Rate oder Intensität der Mortalität in jeder Phase, was für die dritte Spalte nicht zutrifft. Hier sind die Zahlen in frühen Phasen des Lebenszyklus tendenziell höher, weil mehr Individuen vorhanden sind, die sterben können. Diese nützliche Eigenschaft logarithmischer Werte macht man sich bei der *k*-Wert-Analyse zunutze.



Adulte Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) auf ihrer Wirtspflanze. Die Emigration von adulten Käfern im Sommer ist die Schlüsselphase in der Populationsdynamik der Kartoffelkäfer (© Konrad Wothe/Getty Images)

Tab. 9.1 Lebenstafeldaten für den Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) in Kanada

Phasen des Lebenszyklus	Anzahl in 96 Kartoffelreihen	Anzahl sterbender Individuen	Mortalitätsfaktor	$\log_{10} n$	k-Wert	
Eier	11.799	2531	nicht abgelegt	4,072	0,105	(k_{1a})
	9268	445	unfruchtbar	3,967	0,021	(k_{1b})
	8823	408	Regen	3,946	0,021	(k_{1c})
	8415	1147	Kannibalismus	3,925	0,064	(k_{1c})
	7268	376	Prädatoren	3,861	0,023	(k_{1e})
frühe Larvenstadien	6892	0	Regen	3,838	0	(k_2)
späte Larvenstadien	6892	3722	Verhungern	3,838	0,337	(k_3)
Puppen	3170	16	Parasitismus	3,501	0,002	(k_4)
Adulte (Sommer)	3154	−126	Geschlecht (52 % ♀)	3,499	−0,017	(k_5)
Weibchen (Sommer) × 2	3280	3264	Emigration	3,516	2,312	(k_6)
überwinternde Adulte	16	2	Frost	1,204	0,058	(k_7)
Adulte (Frühjahr)	14			1,146		
					2,926	(k_{gesamt})

Für eine *k*-Wert-Analyse stellen wir Daten eines Jahres oder einer Saison in Form einer Lebenstafel (► Kap. 5) zusammen. Für die kanadische Population des Karto elkäfers (*Leptinotarsa decemlineata*) in ► Exkurs 9.1 lieferte die Probennahme Schätzwerte für die Populationsgröße in sieben Lebenszyklusphasen: für Eier, frühe Larvenstadien, späte Larvenstadien, Puppen, Adulte im Sommer, überwinternde Adulte und Adulte im Frühjahr. Als erste Frage können wir stellen: Wie viel der gesamten „Mortalität“

Tab. 9.2 Zusammenfassung der Lebenstafelanalyse für Populationen des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata*) in Kanada (s. ▶ Exkurs 9.1) (nach Harcourt 1971)

		Mittelwert	Regressionskoeffizient für k_{gesamt}
nicht abgelegte Eier	k_{1a}	0,095	–0,020
unfruchtbare Eier	k_{1b}	0,026	–0,005
durch Regen verloren gegangene Eier	k_{1c}	0,006	0,000
durch Kannibalismus verloren gegangene Eier	k_{1d}	0,090	–0,002
von Prädatoren gefressene Eier	k_{1e}	0,036	–0,011
Larven 1 (Regen)	k_2	0,091	0,010
Larven 2 (Verhungern)	k_3	0,185	0,136
Puppen (Parasitismus)	k_4	0,033	–0,029
ungleiches Geschlechterverhältnis	k_5	–0,012	0,004
Emigration	k_6	1,543	0,906
Frost	k_7	0,170	0,010
	k_{gesamt}	2,263	

(Mortalität steht in Anführungszeichen, da sie sich auf sämtliche Verluste an Individuen aus der Population bezieht) tritt in den jeweiligen Lebenszyklusphasen auf? Zur Beantwortung dieser Frage können wir für jede Phase die mittleren *k*-Werte berechnen – im vorliegenden Fall über einen Zeitraum von zehn Saisons (also aus zehn Tabellen wie in ▶ Exkurs 9.1). Diese sind in der dritten Spalte von Tab. 9.2 aufgeführt. Hier traten die meisten Verluste unter den Adulten im Sommer auf – und zwar überwiegend durch Emigration und weniger durch eigentliche Mortalität. Ebenso waren hohe Verluste an Larven der späteren Larvenstadien (durch Verhungern), an überwinternden Adulten (durch Frost), Larven der jüngeren Stadien (Regen) und Eiern (Kannibalismus und gar nicht abgelegte Eier) zu verzeichnen.

Ebenso sinnvoll ist es jedoch, noch eine zweite Frage zu stellen: Welche relative Bedeutung haben diese Lebenszyklusphasen als Determinanten für die alljährlichen Schwankungen der Mortalität und damit für die jährlichen Schwankungen der Abundanz? Das ist ein ziemlicher Unterschied. Es kann beispielsweise sein, dass in einer bestimmten Phase des Lebenszyklus regelmäßig ein hoher Tribut von einer Population gefordert wird – gleichbedeutend mit einem hohen mittleren *k*-Wert –, aber wenn diese Verluste immer ungefähr gleich hoch sind, dann spielen sie vermutlich kaum eine Rolle für die Determinierung der Populationsgröße in einem bestimmten Jahr.

Die Beantwortung der zweiten Frage lässt sich wie folgt in Angri nehmen. Die Mortalität in einer Phase des Lebenszyklus, die wichtig für die Determinierung von Populationsveränderungen ist, wird in Einklang mit der Gesamtmortalität variieren, und zwar sowohl hinsichtlich der Größe als auch der Richtung. Damit wird sie zu einer Schlüsselphase: Wenn die Mortalität in dieser Phase hoch ist, wird auch die Gesamtmortalität hoch sein und die Population geht zurück. Ist die Mortalität in dieser Phase hingegen gering, wird sie auch insgesamt niedrig sein und die Population wird groß bleiben. Dagegen wird eine Phase, deren *k*-Wert bezogen auf den *k*-Wert insgesamt eher zufällig variiert, kaum Ein uss auf Veränderungen der Mortalität und Populationsgröße haben.

Daher müssen wir den Zusammenhang zwischen der Mortalität in einer Lebenszyklusphase

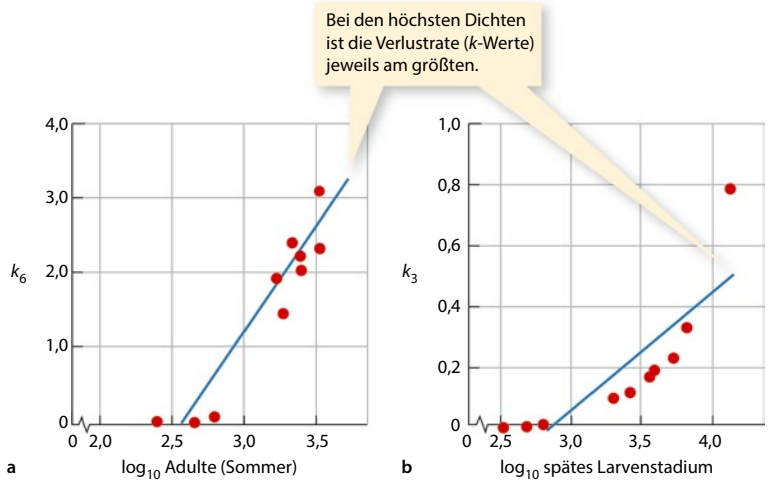


Abb. 9.5 **a** Dichteabhängige Emigration adulter Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) im Sommer. **b** Dichteabhängige Sterbefälle durch Verhungern der Larven (nach Hartcourt 1971)

und der Gesamtmortalität ermitteln. Dies geht über den Regressionskoe zienten der Phasenmortalität auf die Gesamtmortalität. Den größten Regressionskoe zient erhalten wir für die Schlüsselphase des Lebenszyklus, die zu einer Veränderung der Populationsgröße führt. Die Mortalität in den anderen Phasen, die bezogen auf die Gesamtmortalität zufällig variiert, werden dagegen Regressionskoe zienten nahe 0 erzeugen. In Tab. 9.2 bilden die Adulten im Sommer mit einem Regressionskoeffizienten von 0,906 die Schlüsselphase des Lebenszyklus. Die anderen Phasen (möglicherweise mit Ausnahme der späten Larvenstadien) haben einen vernachlässigbaren Ein uss auf Veränderungen der Mortalität in dieser Generation. Durch diese ersten beiden Fragen erlangen wir also Erkenntnisse darüber, wie die Abundanz in der Population determiniert wird.

Aber welche potenzielle Rolle spielen diese Lebenszyklusphasen für die Regulation der Kartoffelkäferpopulation? Anders ausgedrückt: Welche der Phasen reagiert, wenn überhaupt, auf dichteabhängige Weise? Am einfachsten können wir diese Frage beantworten, indem wir die *k*-Werte für jede Phase gegen die Zahl der zu Beginn dieser Phase vorhandenen Individuen au ragen. Bei Dichteabhängigkeit sollte der *k*-Wert bei der höchsten Populationsdichte am größten sein (das heißt, die Mortalität sollte am höchsten sein). Für die Käferpopulation sind in dieser Hinsicht zwei Phasen beachtenswert: Sowohl bei den Adulten im Sommer (der Schlüsselphase) als auch bei den späten Larvenstadien gibt es Hinweise darauf, dass die Verluste dichteabhängig sind (Abb. 9.5). Somit spielen für die Regulation der Populationsgröße der Käfer möglicherweise beide Phasen eine Rolle. In diesem Fall haben o enbar die Phasen mit der größten Bedeutung für die Determinierung der Abundanz auch den gravierendsten Ein uss auf deren Regulation. Wie wir gleich sehen werden, ist das aber keinesfalls die Regel.

Zwei weitere Beispiele für *k*-Wert-Analysen

Bislang wurden zwar an sehr vielen Insektenpopulationen *k*-Wert-Analysen durchgeführt, aber weitaus seltener an Populationen von Wirbeltieren oder P anzen. Beispiele hierfür sind in Tab. 9.3 aufgeführt und in Abb. 9.6 dargestellt. Betrachten wir zunächst Populationen des Waldfroschs (*Rana sylvatica*) in drei Regionen der Vereinigten Staaten (Tab. 9.3). Als Schlüsselphase für die Determinierung der Abundanz erwies sich in allen Regionen die Larvalphase (als Kaulquappe), was vor allem auf jährliche Schwankungen der Niederschläge zurückzuführen war. In Jahren mit geringem Niederschlag trocknen häu g die Weiher aus – mit verheerenden Konsequenzen für das Überleben der Kaulquappen.

Tab. 9.3 *k*-Wert-Analyse für Populationen des Waldfroschs (*Rana sylvatica*) in den Vereinigten Staaten: in Maryland (zwei Teiche, 1977–1982), Virginia (sieben Teiche, 1976–1982) und Michigan (ein Teich, 1980–1993). In jedem Gebiet sind jeweils die Lebenszyklusphase mit dem höchsten mittleren *k*-Wert, also die Schlüsselphase, sowie alle Phasen, in denen Dichteabhängigkeit auftrat, in Fettdruck hervorgehoben (nach Berven 1995)

Phase des Lebenszyklus	mittlerer *k*-Wert	Regressionskoeffizient auf k_{gesamt}	Regressionskoeffizient auf log (Populationsgröße)
Maryland			
Larvalphase	1,94	**0,85**	**Teich 1: 1,03 (p = 0,04)**
			Teich 2: 0,39 (p = 0,50)
Juvenile (bis 1 Jahr)	0,49	0,05	0,12 (p = 0,50)
Adulte (1–3 Jahre)	**2,35**	0,10	0,11 (p = 0,46)
gesamt	4,78		
Virginia			
Larvalphase	**2,35**	**0,73**	0,58 (p = 0,09)
Juvenile (bis 1 Jahr)	1,10	0,05	−0,20 (p = 0,46)
Adulte (1–3 Jahre)	1,14	0,22	**0,26 (p = 0,05)**
gesamt	4,59		
Michigan			
Larvalphase	1,12	**1,40**	1,18 (p = 0,33)
Juvenile (bis 1 Jahr)	0,64	1,02	0,01 (p = 0,96)
Adulte (1–3 Jahre)	**3,45**	−1,42	**0,18 (p = 0,005)**
gesamt	5,21		

Allerdings stand diese Mortalität nicht eindeutig in Zusammenhang mit der Größe der Kaulquappenpopulation (nur bei einem von zwei Weihern in Maryland und mit nur annähernder Signi kanz in Virginia). Sie spielte also eine unklare Rolle bei der Regulation der Populationsgrößen. Vielmehr erwies sich in zwei Regionen die Mortalität während der Adultphase als eindeutig dichteabhängig – offensichtlich infolge der Konkurrenz um Nahrung. Und tatsächlich war die Mortalität in zwei Regionen in der Adultphase am höchsten (erste Datenspalte). In einer polnischen Population des Nördlichen Mannsschildes (*Androsace septentrionalis*), einer annuellen, auf Sanddünen vorkommenden P anze (Abb. 9.6), erwiesen sich die Samen im Boden als Schlüsselphase für die Determinierung der Abundanz. Aber auch hier zeigte sich die Mortalität insgesamt nicht dichteabhängig, während die Sterblichkeit der Keimlinge – nicht die Schlüsselphase – dichteabhängig war.

Alles in allem lässt sich sagen, dass die *k*-Wert-Analyse ein hilfreiches Werkzeug ist, um wichtige Phasen im Lebenszyklus untersuchter Organismen festzustellen. Als ebenso nützlich erweist es sich, wenn es darum geht, die verschiedenen Möglichkeiten aufzuzeigen, inwiefern bestimmte Lebenszyklusphasen bedeutsam sein können: weil sie signi kant zur Gesamtmortalität, zu Variationen der Mortalität oder aufgrund dichteabhängiger Mortalität signi kant zur Regulation der Abundanz beitragen.

9.2 Ausbreitung, Habitatfragmente und die Dynamik von Metapopulationen

In vielen Untersuchungen zur Abundanz von Organismen gingen die Wissenscha ler von der Annahme aus, dass sich die entscheidenden Ereignisse alle

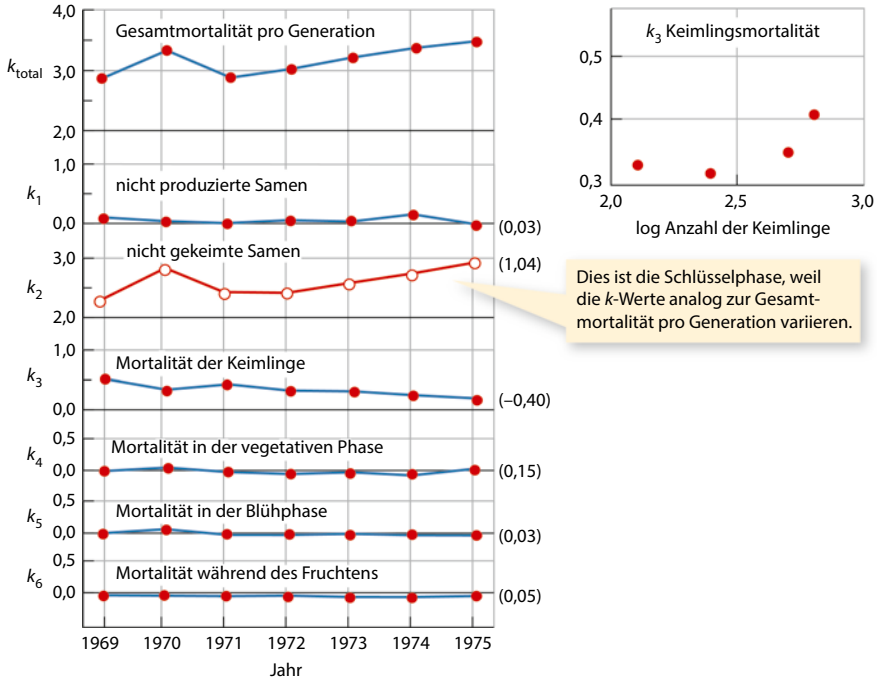


Abb. 9.6 Eine *k*-Wert-Analyse des Nördlichen Mannsschildes (*Androsace septentrionalis*), einer annuellen Sanddünenpflanze. Abgebildet sind Kurven der Gesamtmortalität pro Generation (k_{gesamt}) sowie verschiedener *k*-Faktoren. Die Werte der Regressionskoeffizienten der einzelnen *k*-Werte auf k_{gesamt} sind in Klammern angegeben. Der größte Regressionskoeffizient kennzeichnet die Schlüsselphase des Lebenszyklus und ist als rote Linie dargestellt. Daneben ist der *k*-Wert gezeigt, der in dichteabhängiger Weise variiert (nach Symonides 1979, Analyse in Silvertown 1982)

innerhalb des Untersuchungsgebiets abspielen und man Immigranten und Emigranten getrost vernachlässigen kann. Wanderungen können jedoch als wesentlicher Faktor die Abundanz bestimmen und/oder regulieren. Wie wir bereits gesehen haben, war beispielsweise bei den Karto elkäfern Emigration der Hauptgrund für den Verlust an Adulten im Sommer. Diese Phase des Lebenszyklus war entscheidend für Populationsschwankungen und zudem erwiesen sich die Verluste als stark dichteabhängig.

Bewohnbare Habitate und Ausbreitungsentfernung

Ausbreitung oder **Dispersion** (engl. *dispersal*) spielt immer dann eine besonders wichtige Rolle, wenn Populationen fragmentiert und ungleichmäßig verteilt sind, wie es häu g der Fall ist. Wir können uns die Abundanz ungleichmäßig verteilter Organismen so vorstellen, dass sie durch zwei Faktoren bestimmt wird: erstens durch die Größe der für die Art bewohnbaren Habitate sowie die Entfernung zwischen ihnen und zweitens durch die typische Ausbreitungsentfernung (engl. *dispersal distance*) der Art. Demzufolge wird eine Population dann klein sein, wenn die für sie geeigneten Habitate ebenfalls klein, nur kurzlebig oder nur in geringer Zahl vorhanden sind. Sie kann aber auch dann klein sein, wenn die Entfernung zwischen bewohnbaren Habitatfragmenten im Verhältnis zur Ausbreitungsfähigkeit der Art groß ist, sodass eigentlich geeignete Habitate, in denen die lokale Population ausstirbt, nur mit geringer Wahrscheinlichkeit wiederbesiedelt werden (Gadgil 1971).

Dies lässt sich gut anhand einer Reihe von Schmetterlingsarten veranschaulichen, weil sich deren Larven, die Raupen, nur von einer einzigen oder einigen wenigen Futterpflanzen ernähren, die mosaikartig verteilt sind. Da sie nur auf diesen

Futterpflanzen zu finden sind, können geeignete Habitate – mit diesen P anzenarten – identi ziert werden, in denen keine Raupen vorkommen. So wurde beispielsweise einer der seltensten Schmetterlinge Mitteleuropas, der Blauschillernde Feuerfalter (*Lycaena helle*), im Westerwald in Deutschland untersucht, wo er auf Habitatfragmente mit Schlangenknöterich (*Bistorta o cinalis*) beschränkt ist, der einzigen Nahrungspflanze der Raupen in diesem Gebiet. Dies diente als eines von mehreren Merkmalen, anhand derer solche Habitatfragmente oder Kleinstbiotope (engl. *habitat patches*) als geeignet für diesen Feuerfalter eingestu wurden. Dabei kam man auf 230 solcher Kleinstbiotope. Diese wurden dann genau darau in untersucht, ob sie von den Feuerfaltern bewohnt waren und worin sich bewohnte von unbewohnten Habitatfragmenten unterschieden. Einige der Ergebnisse dieser Studie sind in Abb. 9.7 dargestellt.

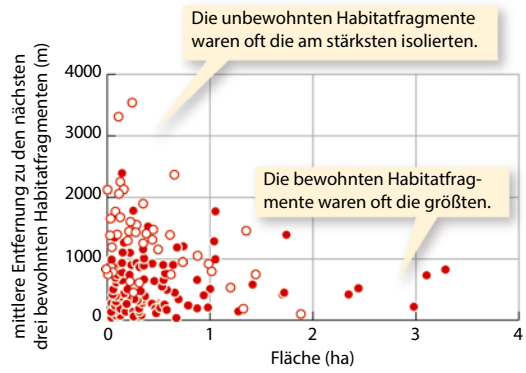


Abb. 9.7 Die Größe geeigneter Habitatfragmente im Westerwald, die vom Blauschillernden Feuerfalter (*Lycaena helle*) bewohnt (ausgefüllte Kreise) oder nicht bewohnt (ungefüllte Kreise) waren, sowie das Ausmaß der Isolation von anderen bewohnten Habitatfragmenten (nach Bauerfeind et al. 2009)

Drei Faktoren hatten signifikanten Einfluss darauf, ob die Habitatfragmente bewohnt waren. Sie waren umso wahrscheinlicher bewohnt, je höher die Flächendeckung mit Schlangenknöterich war – ein Indikator für die Qualität eines solchen Kleinstbiotops aus Sicht des Feuerfalters. Aber auch größere Habitatfragmente und solche, die weniger isoliert von bewohnten waren, erwiesen sich mit höherer Wahrscheinlichkeit als bewohnt. Wie bei vielen seltenen Arten war auch hier die Gesamtabundanz zumindest teilweise nicht durch einen Mangel an geeigneten Habitaten begrenzt, sondern durch die Schwierigkeiten, diese zu erreichen.

Metapopulationen

In den meisten Fällen kommt die Rolle der mosaikartigen Habitatstruktur und der Ausbreitung für die Populationsdynamik im Konzept der **Metapopulation** zum Ausdruck. Dessen Ursprünge sind zusammen mit einer De nition des Begri s in ▶ Exkurs 9.2 dargestellt.

Exkurs 9.2 Historische Meilensteine

Die Ursprünge der Metapopulationstheorie

Der 1967 publizierte Klassiker *The theory of island biography* von Robert MacArthur und Edward O. Wilson erwies sich als bedeutsamer Katalysator für radikale Veränderungen der theoretischen Ökologie. MacArthur und Wilson zeigten auf, wie man die Verbreitung von Arten auf Inseln als Gleichgewicht zwischen den entgegengesetzten Kräften Aussterben und Neubesiedlung interpretieren kann (▶ Kap. 10). Sie richteten ihr Augenmerk insbesondere auf Situationen, in denen alle für eine Besiedlung infrage kommenden Arten von einem gemeinsamen Herkunftsort stammten, nämlich vom Festland. Sie entwickelten ihre Ideen im Zusammenhang mit Lebensgemeinschaften auf echten ozeanischen Inseln, doch schon bald wurden ihre Vorstellungen auf einen viel weiteren Kontext übertragen. Man hatte nämlich erkannt, dass einzelne Habitatfragmente überall zahlreiche Eigenschaften echter Inseln aufweisen – Teiche als Inseln aus Wasser in einem Meer aus Land, Bäume als Inseln in einem Meer aus Gras usw.

Etwa zur gleichen Zeit, als das Werk von MacArthur und Wilson erschien, schlug Richard Levins (1969) ein einfaches Modell zur Dynamik von Metapopulationen vor. Das von Lewis eingeführte Konzept der Metapopulation bezog sich auf eine unterteilte, mosaikartig verbreitete Population, deren Populationsdynamik sich auf zwei Ebenen abspielt:

- auf der Ebene der Dynamik von Individuen innerhalb

der Habitatfragmente, bestimmt durch die üblichen demografischen Parameter wie Geburtenrate, Sterberate und Wanderbewegungen
- auf der Ebene der Dynamik der einzelnen Habitatfragmente oder Teilpopulationen innerhalb der gesamten Metapopulation, bestimmt durch die Besiedlungsrate in unbewohnten und der Aussterberate in bewohnten Habitatfragmenten

Sowohl Levins Theorie der Metapopulation als auch die Theorie von MacArthur und Wilson enthielten die Vorstellung einer **mosaikartigen Habitatstruktur** (engl. *patchiness*) und beide stützten sich mehr auf Besiedlung und Aussterben als auf die Details der lokalen Dynamik. Während allerdings die Theorie von MacArthur und Wilson auf der Vorstellung beruhte, dass das Festland eine reichhaltige Quelle für Besiedler ganzer Inselgruppen darstellt, existiert in einer Metapopulation kein so dominierender Herkunftsort, nur eine Reihe von Habtitatfragmenten. Levins führte die Variable $p(t)$ ein, die den Anteil an bewohnten Habitatfragmenten zum Zeitpunkt t angibt. Dies impliziert sogleich, dass man davon ausgehen kann, dass nicht alle geeigneten Habitatfragmente auch ständig bewohnt sind. Die Rate der Veränderung von $p(t)$ hängt von der lokalen Aussterberate innerhalb der Habitatfragmente und der Besiedlungsrate unbewohnter Habitatfragmente ab. Wir brauchen hier nicht in die Einzelheiten von Levins' Modell zu gehen. Es genügt, auf Folgendes hinzuweisen: Solange innerhalb von Habitatfragmenten die spezifische Besiedlungsrate die spezifische Aussterberate übersteigt, wird in der gesamten Metapopulation ein stabiler, im Gleichgewicht befindlicher Anteil an bewohnten Fragmenten vorliegen, selbst wenn keine der lokalen Populationen für sich gesehen stabil ist.

Vielleicht lag es am mächtigen Einfluss der Theorie von MacArthur und Wilson auf die Ökologie, dass die Idee der Metapopulationen in den 20 Jahren nach der ersten Veröffentlichung von Levins Arbeit weitgehend unbeachtet blieb.

In den 1990er-Jahren erwuchs jedoch ein lebhaftes Interesse sowohl an der grundlegenden Theorie als auch an Populationen in der Natur, die dem Konzept der Metapopulationen entsprechen könnten. Vorangetrieben wurde dieses Interesse vor allem durch den finnischen Ökologen Ilkka Hanski, der für seine Arbeiten 2011 den prestigeträchtigen internationalen Crafoord-Preis der Königlich-schwedischen Akademie der Wissenschaften erhielt.



Richard Levins (links: © Harvard T. H. Chan School of Public Health) und Ilkka Hanski (rechts: © Tapio Vanhatalo)

Wir können eine Population als Metapopulation beschreiben, wenn sie aus einer Reihe von Teilpopulationen oder Subpopulationen besteht, von denen jede mit einer realistischen Wahrscheinlichkeit aussterben und durch Wiederbesiedlung wieder neu entstehen kann. Im Vergleich zur herkömmlichen Sicht der Populationsdynamik liegt beim Konzept der Metapopulation weniger Gewicht auf Geburten- und Sterberaten oder Wanderungsbewegungen innerhalb einer einzelnen Teilpopulation, sondern vielmehr auf der Besiedlung (= Geburten) und dem Aussterben (= Tod) ganzer Teilpopulationen innerhalb der Metapopulation als Ganzes. Oder einfacher ausgedrückt: Aufgrund des Gleichgewichts zwischen Aussterben und Wiederbesiedlung können Metapopulationen selbst dann stabil fortbestehen, wenn keine der lokalen Teilpopulationen für sich gesehen stabil ist.

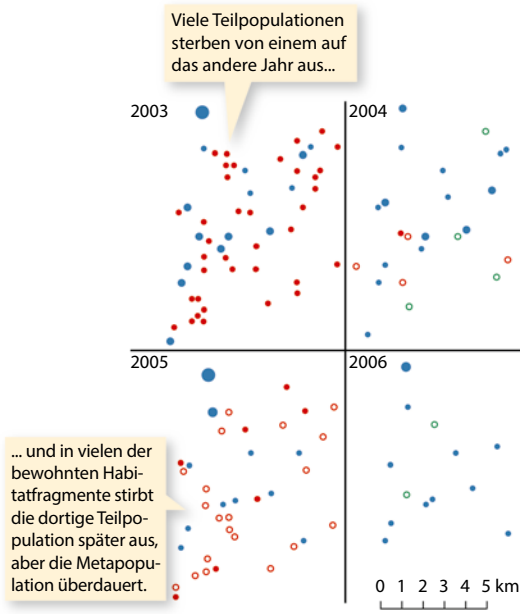


Abb. 9.8 Die räumliche Verteilung von Teilpopulationen in einer Metapopulation der Knautien-Sandbiene (*Andrena hattorfiana*) in Südschweden über einen Zeitraum von vier Jahren. Ausgefüllte Kreise symbolisieren bewohnte Habitatfragmente mit zunehmender Größe der Teilpopulationen, aufgeteilt auf vier Klassen: 1–10, 11–50, 51–100 und >100. Die roten Punkte stehen für Teilpopulationen, die im Jahr zuvor ausgestorben waren. Die unausgefüllten grünen Kreise kennzeichnen neu besiedelte Habitatfragmente. Unausgefüllte rote Kreise stehen für Habitatfragmente, die in einem Jahr besiedelt wurden, in denen die Teilpopulation im darauffolgenden Jahr aber wieder ausstarb, oder Teilpopulationen, die in einem Jahr ausstarben, deren Fragmente aber im darauffolgenden Jahr wieder besiedelt wurden (nach Franzen und Nilsson 2010)

Ein Beispiel dafür zeigt Abb. 9.8. Hierfür wurde eine Metapopulation der solitären Knautien-Sandbiene (*Andrena hattor ana*) in Südschweden im Zeitraum von 2003–2006 mehrmals im Jahr untersucht. Als geeignete Habitatfragmente – und somit potenzielle Teilpopulationen – wurden alle Bereiche gewertet, auf denen die wichtigste Pollenquelle der Biene wuchs, die Acker- oder Wiesen-Witwenblume (*Knautia arvensis*). Es ist evident, dass von Jahr zu Jahr eine extrem hohe Wahrscheinlichkeit bestand, dass einzelne Subpopulationen aussterben oder zuvor unbewohnte geeignete Habitatfragmente neu besiedelt werden. Die Metapopulation erwies sich als stabil, die Teilpopulationen dagegen nicht. Nur 16 % der Fragmente mit Teilpopulationen blieben während des gesamten Untersuchungszeitraums bewohnt. Am ehesten starben Teilpopulationen mit der geringsten Individuenzahl von Sandbienen aus. Am wahrscheinlichsten besiedelt wurden die Habitatfragmente mit der größten Fläche.

In ähnlicher Weise wird nun klar, dass bei den Feuerfaltern in Abb. 9.7, bei denen wir jetzt von einer Metapopulation sprechen können, die kleineren Habitatfragmente eher unbewohnt waren, weil sie – als kleine Ziele – mit geringerer Wahrscheinlichkeit besiedelt werden und die dortigen kleineren und daher anfälligeren Teilpopulationen eher aussterben. Das unterstreicht wiederum, dass es wahrscheinlich ein Kontinuum verschiedener Metapopulationstypen gibt: von Ansammlungen nahezu identischer lokaler Populationen, die alle gleich stark gefährdet sind auszusterben, bis zu Metapopulationen mit sehr ungleichen Teilpopulationen, von denen einige letztlich auch für sich gesehen stabil sind. Diese Unterschiede veranschaulicht auch Abb. 9.9 für den Geißkleebläuling (*Plebejus argus*) in Nordwales, Großbritannien.

Weitere Aspekte der Dynamik von Metapopulationen lassen sich gut anhand einer Untersuchung an einem Kleinsäuger, dem Amerikanischen Pfeifhasen (*Ochotona princeps*), in Kalifornien veranschaulichen (Abb. 9.10). Die gesamte Metapopulation kann nochmals unterteilt werden in ein nördliches, zentrales und südliches Netzwerk aus Habitatfragmenten. In jedem dieser Netzwerke wurde zu vier Zeitpunkten zwischen 1972 und 1991 untersucht, inwieweit die Habitatfragmente von Pfei a-sen bewohnt waren. Wie die Daten zeigen (Abb. 9.10a), waren im nördlichen Netzwerk während des gesamten Untersuchungszeitraums viele Fragmente bewohnt, im zentralen waren es wesentlich weniger und insgesamt variabler, während im südlichen Netzwerk ein stetiger erheblicher Rückgang zu verzeichnen war.

Zwar wurde die Dynamik einzelner Teilpopulationen nicht direkt ermittelt, aber mithilfe von Modellen simuliert. Diese Modelle wurden anhand der grundlegenden Prinzipien der Metapopulationsdynamik und allgemeiner Informationen über die Biologie der Pfei asen erstellt. Als man die drei Netzwerke jeweils unabhängig voneinander simulierte (Abb. 9.10b), behielt das nördliche Netzwerk die stabile hohe Rate bewohnter

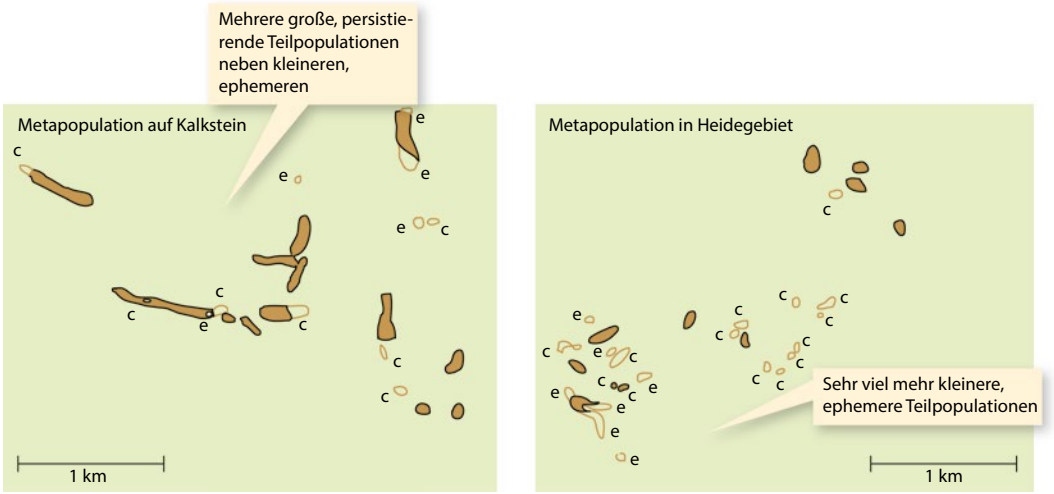


Abb. 9.9 Zwei Metapopulationen des Geißkleebläulings (*Plebejus argus*) in Nordwales. Ausgefüllte Flächen kennzeichnen Teilpopulationen, die sowohl 1983 als auch 1990 vorhanden waren (also persistierten). Unausgefüllte Flächen repräsentieren Teilpopulationen, die nur zu einem der beiden Untersuchungszeitpunkte vorhanden waren: e, nur 1983 (vermutlich ausgestorben; e für *extinct*); c, nur 1990 (vermutlich neu besiedelt; c für *colonization*) (nach Thomas und Harrison 1992)

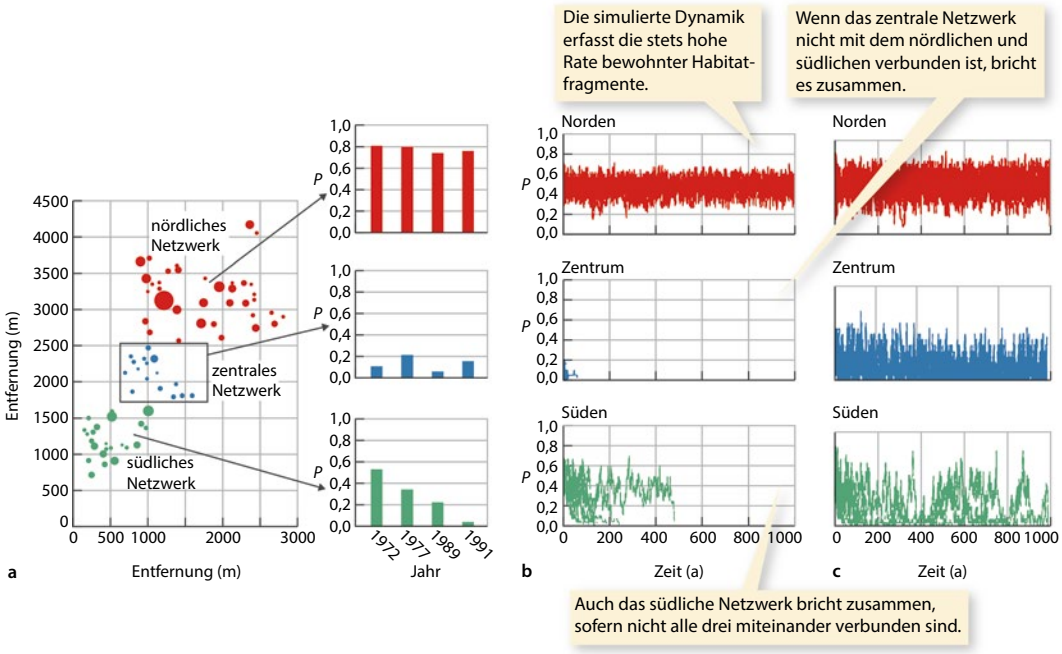


Abb. 9.10 Die Metapopulationsdynamik des Amerikanischen Pfeifhasen (*Ochotona princeps*) in Bodie, Kalifornien, USA. **a** Die relative Lage (Entfernung von einem Punkt südwestlich des Untersuchungsgebiets) und ungefähre Größe (angedeutet durch die Größe der Punkte) bewohnbarer Habitatfragmente sowie die Rate der davon bewohnten Fragmente (als anteiliger Wert, *P*) im nördlichen, zentralen und südlichen Netzwerk geeigneter Habitatfragmente in den Jahren 1972, 1977, 1989 und 1991. **b** Die simulierte zeitliche Dynamik der drei Netzwerke, wobei jedes der Netzwerke unabhängig von den anderen simuliert wurde. Dargestellt sind zehn replizierte Simulationen, die sich gegenseitig überlagern, alle jeweils ausgehend von den tatsächlich 1972 ermittelten Daten. **c** Entsprechende Simulationen wie in (**b**), nur dass in diesem Fall die gesamte Metapopulation als zusammenhängende Einheit simuliert wurde (nach Moilanen et al. 1998)

Habitatfragmente bei (wie sie auch bei den erhobenen Daten zu beobachten war), während das zentrale Netzwerk innerhalb kurzer Zeit vorhersagbar zusammenbrach und das südliche letztlich das gleiche Schicksal ereilte. Simulierte man dagegen die gesamte Metapopulation als zusammenhängende Einheit (Abb. 9.10c), so erreichte auch hier das nördliche Netzwerk wieder eine stabile, hohe Rate bewohnter Habitatfragmente, aber dieses Mal erwies sich auch das zentrale als stabil, gleichwohl (übereinstimmend mit den Beobachtungen) mit einer niedrigeren Rate bewohnter Fragmente, während das südliche Netzwerk von Zeit zu Zeit zusammenbrach (auch hier in Übereinstimmung mit den erhobenen Daten).

Dies alles legt die Vermutung nahe, dass innerhalb der Metapopulation als Ganzes das nördliche Netzwerk letztlich als Quelle für Besiedler dient, die verhindern, dass das zentrale Netzwerk komplett erlischt. Durch Kolonisten aus dem mittleren Netzwerk wird wiederum das südliche Netzwerk besiedelt und somit dessen Untergang verzögert. Diese Untersuchung illustriert somit, auf welche Weise eine gesamte Metapopulation stabil sein kann, auch wenn ihre einzelnen Teilpopulationen nicht stabil sind. Darüber hinaus zeigt ein Vergleich des nördlichen und zentralen Netzwerks, die zwar beide stabil waren, aber jeweils sehr unterschiedlich bewohnt, dass die Rate bewohnter Habitatfragmente von der Größe des Reservoirs an potenziellen Besiedlern abhängen kann. Wie groß dieses Reservoir ist, hängt selbst wiederum von der Größe und der Anzahl der Teilpopulationen ab.

Vorübergehende Dynamiken können genauso bedeutend sein wie Gleichgewichtszustände

Schließlich unterstreicht speziell die Dynamik im südlichen Netzwerk, dass die beobachtbare Metapopulationsdynamik wohl eher ein vorübergehendes, weit von einem Gleichgewichtszustand entferntes Verhalten widerspiegelt als den theoretischen Gleichgewichtszustand selbst. Sehen wir uns dazu ein weiteres Beispiel an: Für den Komma-Dickkop alter (*Hesperia comma*) verzeichnete man in Großbritannien einen stetigen Rückgang. Im Jahr 1900 war er noch weit verbreitet und an den meisten Hügeln mit Kalkmagerrasen anzutreffen, Anfang der 1960er-Jahre gab es nur noch maximal 46 lokale Populationen in speziellen Refugien in zehn Regionen (omas und Jones 1993). Ursache für den Rückgang war wahrscheinlich die veränderte Landnutzung – Graslandgebiete wurden zunehmend umgep ügt und die Bestände an Weidetieren verringert. Außerdem zog die praktisch vollständige Ausrottung der Wildkaninchen durch die Myxomatose tiefgreifende Veränderungen der Vegetation nach sich. Während dieses gesamten Zeitraums befand sich die Population nicht im Gleichgewicht, die lokalen Aussterberaten überstiegen im Allgemeinen die der Wiederbesiedlung.

In den 1970er- und 1980er-Jahren wurden die Weideviehbestände wieder aufgestockt und auch die Zahl der Kaninchen erholte sich wieder. Durch die zunehmende Beweidung stieg die Anzahl geeigneter Habitate für den Falter wieder an. Und dieses Mal übertraf die Wiederbesiedlung das lokale Aussterben. Allerdings breiteten sich die Komma-Dickkopffalter weiterhin nur sehr langsam aus, das galt insbesondere für Orte, die von den Refugien der 1960er-Jahre isoliert waren. Selbst in Südengland, wo die Dichte der Refugien am größten war, wird die Abundanz dieser Falter Vorhersagen zufolge nur äußerst langsam ansteigen und von einem Gleichgewichtszustand noch mindestens 100 Jahre lang weit entfernt sein. Es sieht demnach so aus, dass sich in der Metapopulationsdynamik nach einem vorübergehenden Rückgang über etwa ein Jahrhundert ein weiteres Jahrhundert mit vorübergehendem Anstieg der Abundanz anschließt – sofern man davon absieht, dass sich die Umweltbedingungen zweifellos vor Ende der Übergangsphase erneut ändern werden, sodass mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit eine weitere Übergangsphase beginnt.

Metapopulationen von Pflanzen? Nicht zu vergessen: die Samenbank

Schließlich müssen wir uns davor hüten anzunehmen, bei allen mosaikartig verteilten Populationen handele es sich um echte Metapopulationen, deren Teilpopulationen alle mit messbarer Wahrscheinlichkeit aussterben und durch Zuwanderung wieder neu entstehen können. Das gilt insbesondere für P anzen. Zweifellos wachsen viele P anzen in heterogen

verteilten Habitaten und es macht den Anschein, als würden lokale Populationen häufig aussterben. Ob jedoch bei Pflanzen tatsächlich eine Wiederbesiedlung nach einem echten Aussterben, wie angenommen, üblich ist, ist zumindest für all jene Arten fraglich, die über eine unterirdische Samenbank verfügen (▶ Abschn. 5.2). Was wie eine Wiederbesiedlung erscheint, ist häufig nichts anderes als die Keimung von Samen aus der Samenbank nach Wiederherstellung eines Habitats. Eine Wiederbesiedlung durch Ausbreitung, welche die Voraussetzung für eine echte Metapopulation bildet, kann dagegen extrem selten sein.

Es gibt aber zumindest einige wenige Beispiele für Metapopulationen von Pflanzen, darunter auch solche, bei denen sich die Anwendung molekularer Methoden (▶ Abschn. 8.2) als unschätzbar wertvoll erwiesen hat. Eine der entsprechenden Studien befasste sich mit dem Ackerschöterich (*Erysimum cheiranthoides*), einer einjährigen Pflanze, die an steinigen Ufern der Maas, ein Fluss in Belgien, wächst (◘ Abb. 9.11a). Als Annuelle zeigt diese Art natürlich bei jährlichen Vergleichen keine Kontinuität hinsichtlich des Bewuchses von Standorten mit adulten Pflanzen. Aber die einzelnen Standorte werden jeden Winter überflutet. Diese Überschwemmungen können so stark ausfallen, dass dadurch sämtliche Samen von einem Standort fortgespült werden und die dortige Teilpopulation ausstirbt. Durch den Fluss können aber auch neue Samen – Besiedler – an einen Standort gelangen.

Um jeden Standort genetisch charakterisieren und von anderen Standorten abgrenzen zu können, nahm man an allen jeweils Proben, extrahierte daraus die DNA und analysierte diese. Dadurch war man in der Lage, zumindest einen Teil der 2006 gesammelten Individuen Populationen von 2005 zuzuordnen und ähnlich einen Teil der Individuen von 2007 Populationen von 2006. Wie sich zeigte, kam es offenbar nicht nur zur Zuwanderung von Samen in andere Teilpopulationen, in manchen Fällen wurden die Samen auch an zuvor nicht besiedelte Standorte gespült und sorgten dort für eine Neubesiedlung (◘ Abb. 9.11b). Zumindest in diesem Fall bildeten die Pflanzen also eine echte Metapopulation – ihre Dynamik war mindestens ebenso sehr von Aussterben und Wiederbesiedlung bestimmt wie durch Geburt und Tod auf lokaler Ebene.

9.3 Zeitliche Muster in der Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften

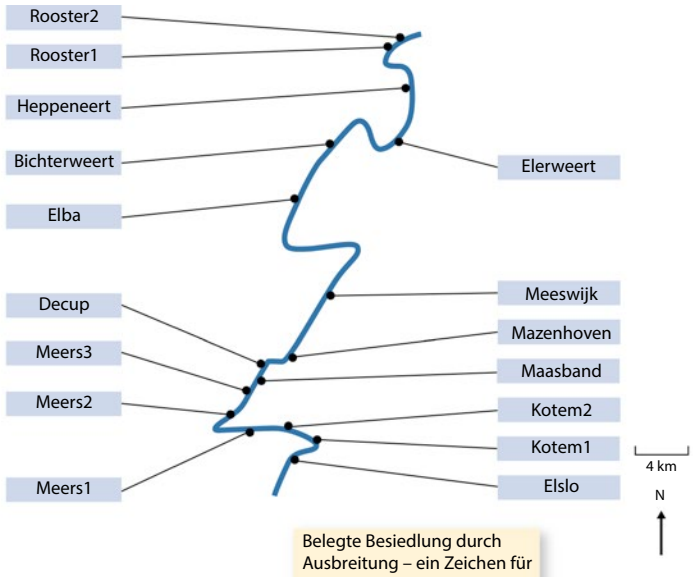
Gründer- und dominanzkontrollierte Lebensgemeinschaften

Das Metapopulationskonzept ist für ein Verständnis der Populationsdynamik von wesentlicher Bedeutung, denn es berücksichtigt, dass sich durch eine Kombination aus mosaikartiger Habitatstruktur und Ausbreitung zwischen Habitatfragmenten eine vollkommen andere Dynamik ergeben kann, als man sie bei nur einem einzigen, gänzlich homogenen Habitat beobachten würde. Die gleiche Denkweise können wir auch auf die Organisation von Lebensgemeinschaften anwenden.

In vielen Formen von Lebensgemeinschaften kommt es häufig vor, dass Störungen Lücken reißen. Solche **Lücken** (engl. *gaps*) sind im Grunde nichts anderes als Habitatfragmente, in denen viele Arten gleichzeitig lokal aussterben. In Wäldern können solche Lücken beispielsweise durch Stürme, Elefanten oder einfach durch den natürlichen Alterstod eines alten Baumes gerissen werden. In Graslandgebieten können Frost, grabende Tiere oder Kuhfladen die Ursache sein. An Felsküsten können Lücken durch heftigen Wellenschlag bei Orkanen, durch ständiges Schlagen verankerter Boote oder durch Prädatoren entstehen. In einer Lebensgemeinschaft entstandene Lücken stehen für eine Neubesiedlung offen. Dabei unterscheidet man zwischen zwei grundsätzlich verschiedenen Organisationsformen von Lebensgemeinschaften (Yodzis 1986). Wenn es sich bei allen Arten der Gemeinschaft um gute Besiedler und im Wesentlichen gleichwertige Konkurrenten handelt, spricht man von einer gründerkontrollierten Gemeinschaft. Sind jedoch einige Arten wesentlich konkurrenzstärker als andere, bezeichnet man die Lebensgemeinschaft als dominanzkontrolliert. Beide Formen zeichnen sich durch eine recht unterschiedliche Dynamik aus, darauf wollen wir nun der Reihe nach eingehen.

Gründerkontrollierte Lebensgemeinschaften: Konkurrenzlotterien und Prioritätseffekte

In **gründerkontrollierten Lebensgemeinschaften** (engl. *founder-controlled communities*) sind alle



a

Belegte Besiedlung durch Ausbreitung – ein Zeichen für eine echte Metapopulation

	Zahl der 2006 gesammelten Individuen, die Populationen von 2005 zugeordnet werden konnten						Zahl der 2007 gesammelten Individuen, die Populationen von 2006 zugeordnet werden konnten									
Herkunft	Elslo	Meers1	Meers2	Decup	***Elba***	Rooster2	Elslo	***Kotem1***	***Kotem2***	Meers2	***Maasband***	Decup	Meeswijk	Elba	Bichterweert	***Heppeneert***	Rooster1
Elslo	1				***2***												
Kotem1																	
Kotem2	2	1				1											
Meers1		3				1	7	***5***	***11***	13	***6***	6	7	5	*5*	***2***	*1*
Meers2				2													
Meers3	2				***2***												
Maasband																	
Decup	1	1	2			1	2	***4***	***2***	2		5	9	1		***2***	*3*
Mazenhoven																	
Meeswijk																	
Elba							2			1	***5***	2	1	4		***5***	*2*
Bichterweert																	
Elerweert	1			1													
Heppeneert	2	2	1		***1***												
Rooster1																***2***	
Rooster2	2	2	1	6	***4***	1	1				***3***						

b

Abb. 9.11 **a** Standorte der Teilpopulationen einer Metapopulation des Ackerschöterichs (*Erysimum cheiranthoides*) an den Ufern der Maas in Belgien. Der Fluss fließt von Süden nach Norden. **b** Die Tabelle zeigt die Zuordnung – sofern sie möglich war – von 2006 bzw. 2007 gesammelten Individuen zu Populationen aus 2005 bzw. 2006. Besiedler, also Individuen, die einen zuvor nicht besetzten Standort besiedelten, und wiederbesiedelte Standorte sind durch Fettdruck und kursiv hervorgehoben (nach Honnay et al. 2009)

Arten ungefähr gleich gut befähigt, in neu entstandene Lücken einzuwandern, und können sich in den einmal besiedelten Lücken ihr Leben lang gegen alle Neuankömmlinge behaupten. Jedes Mal, wenn eine Population lokal ausstirbt, erö net sich dadurch eine Lücke zur Neubesiedlung. Sofern ständig nach dem Zufallsprinzip neue Lücken entstehen und diese vermutlich durch alle möglichen Arten wiederbesiedelt werden können – man könnte von einer **Konkurrenzlotterie** (engl. *competitive lottery*) sprechen –, wird der **Artenreichtum** (engl. *species richness*), also die Gesamtzahl der Arten in der Lebensgemeinscha , in dem System insgesamt auf einem hohen Niveau gehalten. Diese Organisationsform wurde zum Beispiel für die Lebensgemeinscha en der Fische in tropischen Korallenri en postuliert (Sale und Douglas 1984), die sich durch extremen Artenreichtum auszeichnen.

Beispielsweise reicht die Zahl der Fischarten am Great Barrier Reef vor der Ostküste Australiens

von etwa 900 Spezies im Süden bis zu rund 1500 im Norden. Allein in einem kleinen Ausschnitt des Ri s von 3 m Durchmesser können mitunter mehr als 50 Arten nachgewiesen werden. Aber wahrscheinlich ist nur ein kleiner Teil dieses Artenreichtums auf die Spezialisierung auf bestimmte Nahrung und räumliche Ressourcen zurückzuführen, denn viele der hier coexistierenden Arten haben ein sehr ähnliches Nahrungsspektrum. Stattdessen wurde angenommen, dass verfügbarer Lebensraum hier der entscheidende limitierende Faktor ist, denn besiedelbarer Freiraum entsteht nur räumlich und zeitlich unvorhersehbar, wenn einer der bisherigen Bewohner stirbt oder getötet wird. Folglich laichen die hier lebenden Fischarten häu g ab, bisweilen das ganze Jahr über, und produzieren zahlreiche Gelege aus Eiern oder Fischlarven. Die ausbreitungsfähigen Fischlarven konkurrieren sozusagen in einer Art Lotterie um Lebensraum, bei der sie selbst die Lose sind: Wer zuerst an einer frei gewordenen Stelle eintri , gewinnt diesen Wohnraum, wird rasch geschlechtsreif und verteidigt diesen Platz sein Leben lang.

Diese Vorstellung ist zwar durchaus plausibel, aber es gibt kaum direkte Nachweise für solche Konkurrenzlotterien, zumindest nicht auf der Ebene ganzer Lebensgemeinscha en. Was es allerdings gibt, sind überzeugende Beispiele für ein ganz entscheidendes Element bei diesem Prozess: den **Prioritätseffekt** (engl. *priority e ect*) zwischen konkurrierenden Arten. Das bedeutet: Die Art, die als Erste an einer frei gewordenen Stelle ankommt, vermag diese gegen weitere zuwandernde Konkurrenten zu behaupten, ungeachtet dessen, wie diese Konkurrenzsituation ausginge, wenn beide gleichzeitig einträfen. Dies ist in ◘ Abb. 9.12a für zwei ri ewohnende Fischarten und in ◘ Abb. 9.12b für Pilzarten einer Ektomykorrhiza (► Abschn. 8.3) dargestellt.

Dominanzkontrollierte Lebensgemeinschaften und Sukzessionen

Im Gegensatz dazu sind in **dominanzkontrollierten Lebensgemeinschaften** (engl. *dominance-controlled communities*) einige Arten anderen in Konkurrenzsituationen überlegen, sodass sich Erstbesiedler eines frei gewordenen Habitatfragments dort nicht unbedingt auf Dauer behaupten können. In diesen Fällen führen Störungen, durch die Lücken entstehen, zu einer einigermaßen vorhersagbaren Abfolge an Arten im Verlauf der Besiedlung. Das liegt daran, dass verschiedene Spezies unterschiedliche Strategien bei der Ausnutzung von Ressourcen verfolgen: Frühe Arten sind gute Besiedler und wachsen schnell, spätere Arten sind dagegen auch mit einem geringeren Ressourcenangebot zufrieden, wachsen auch in Gegenwart der frühen Arten heran und verdrängen diese schließlich in der Konkurrenzsituation. Solche Abfolgen sind Beispiele für ökologische **Sukzessionen** oder **Sukzessionen von Lebensgemeinschaften** (engl. *community successions*) (► Abschn. 1.3).

Eine idealisierte Darstellung einer solchen Sukzession zeigt ◘ Abb. 9.13. Frei gewordener Lebensraum wird durch eine oder mehrere Arten einer Gruppe von Opportunisten besiedelt, die charakteristisch für frühe Sukzessionsstadien sind (p_1, p_2 usw. in ◘ Abb. 9.13). Im Laufe der Zeit kommen immer mehr Arten hinzu, meistens solche mit geringerem Ausbreitungsvermögen. Auch diese erreichen schließlich die Geschlechtsreife und dominieren die mittleren Sukzessionsstadien (m_1, m_2 usw.) und verdrängen viele oder sogar alle Pionierarten bis zum Aussterben. Noch später verdrängen die e ektivsten Konkurrenten (c_1, c_2 usw.) ihre Nachbarn und die Sukzession erreicht ein **Klimaxstadium** (engl. *climax stage*). Sofern diese Abfolge vollständig durchlaufen wird, nimmt die Zahl der Arten zunächst zu (durch die Besiedlung) und anschließend wieder ab (aufgrund der Konkurrenz).

Bisweilen treten Störungen synchronisiert über weite Gebiete auf. So kann beispielsweise ein Waldbrand groß ächig eine Klimaxgesellscha zerstören. In der Folge läu dann in dem gesamten Gebiet mehr oder weniger synchron eine Sukzession ab. Andere Störungen sind stärker räumlich begrenzt und führen zu einem Mosaik aus Habitatfragmenten. Sofern diese Störungen zeitlich verschoben auftreten, entsteht letztlich eine Lebensgemeinscha , die einem Mosaik aus unterschiedlichen Sukzessionsstadien gleicht.

Sukzession von Lebensgemeinschaften

Primäre und sekundäre Sukzessionen

Wurde eine neu entstandene Frei äche vorher nicht von einer Lebensgemeinscha beein usst, war also unbelebt, so spricht man bei der Besiedlungsfolge von

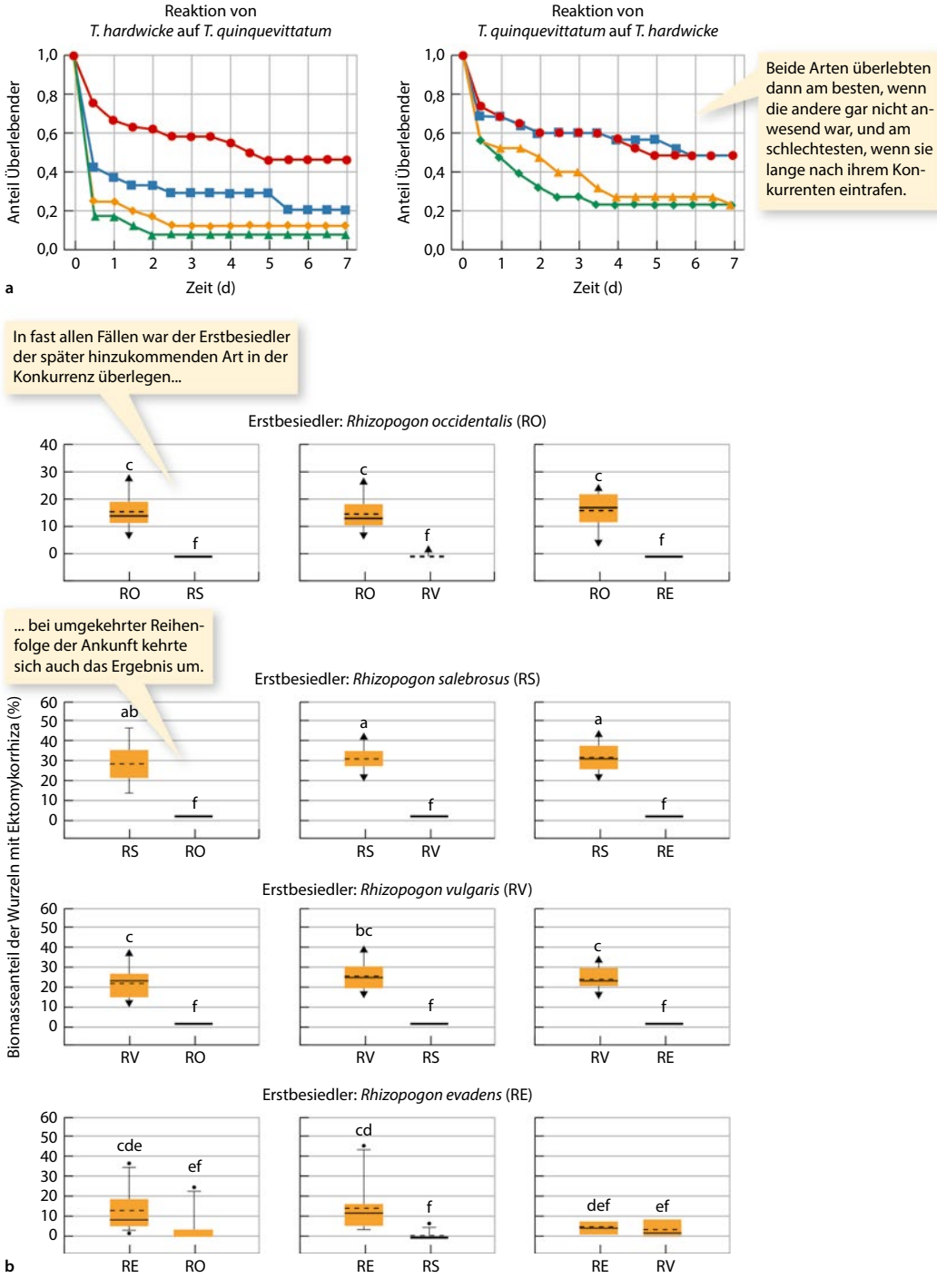


Abb. 9.12 Prioritätseffekte unter Konkurrenten. **a** Überlebensdauer der beiden konkurrierenden riffbewohnenden Lippfischarten Sechsstreifen-Junker (*Thalassoma hardwicke*) und Rotstreifen-Junker (*T. quinquevittatum*) am Moorea-Atoll in Französisch-Polynesien, wenn diese jeweils alleine einen frei gewordenen Ort besiedelten (rot) oder zeitgleich dort eintrafen (blau), wenn eine Art fünf Tage nach der anderen (orange) oder zwölf Tage (grün) nach der anderen ankam. **b** Biomasseanteil

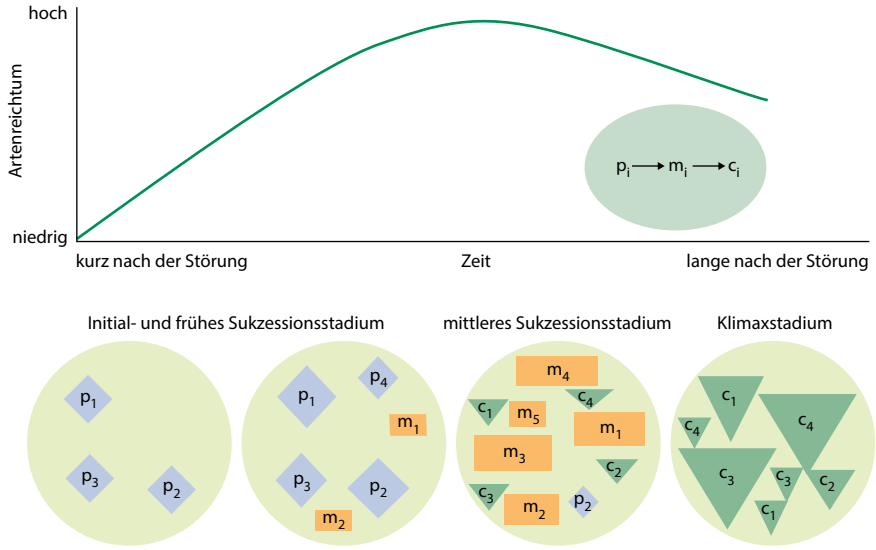


Abb. 9.13 Hypothetische Sukzession in einer frei gewordenen Lücke – ein Beispiel für eine dominanzkontrollierte Lebensgemeinschaft. Die Besiedlung solcher Lücken erfolgt einigermaßen vorhersehbar. Der Artenreichtum ist zunächst gering, weil nur wenige Pionierarten (p_i) eintreffen, und erreicht ein Maximum in mittleren Sukzessionsstadien. Dann kommen Pionierarten gemeinsam mit Arten vor, die für die mittleren Stadien (m_i) und das Klimaxstadium (c_i) charakteristisch sind. Anschließend sinkt der Artenreichtum wieder, wenn die Klimaxarten die anderen durch Konkurrenzausschluss verdrängen

einer **primären Sukzession** (engl. *primary succession*). Beispiele hierfür sind Lavaströme nach einem Vulkanausbruch, durch den Rückzug von Gletschern freigelegte Flächen oder neu entstandene Sanddünen. Sofern die Arten eines Gebiets teilweise oder komplett eliminiert wurden, aber Samen und Sporen dort verblieben sind, bezeichnen wir die Neubesiedlung als **sekundäre Sukzession** (engl. *secondary succession*). Zu sekundären Sukzessionen kann es beispielsweise kommen, wenn durch starke Stürme lokal begrenzt Bäume entwurzelt werden oder wenn ehemals kultivierte Flächen aufgegeben werden und sich auf den aufgelassenen Äckern wieder Arten ansiedeln.

Primäre Sukzessionen laufen vielfach über sehr lange Zeiträume ab, o dauert es mehrere Hundert Jahre, bis das Klimaxstadium erreicht ist. Auf freigelegten Felsen an einer Felsküste kann eine primäre Sukzession aber zum Beispiel auch innerhalb eines Jahrzehnts vonstattengehen. Das Forscherleben eines Ökologen reicht also, um Letztere vollständig zu verfolgen, ist aber zu kurz, um beispielsweise die gesamte Sukzession nach dem Rückzug eines Gletschers zu beobachten. Glücklicherweise können wir mitunter trotzdem Informationen über längere Zeitabschnitte erlangen, weil die verschiedenen Sukzessionsstadien in einer räumlichen Abfolge von Lebensgemeinscha en nachzuvollziehen sind. So kann man beispielsweise beim Rückzug eines Gletschers das erste Sukzessionsstadium gleich hinter der Spitze der Gletscherzunge beobachten, die weiteren

von Ektomykorrhizapilzen an den Wurzeln von Keimlingen der Bischofskiefer (*Pinus muricata*) von der kalifornischen Küste nach Beimpfung der Wurzeln mit jeweils zwei von vier Pilzarten: *Rhizopogon evadens* (RE), *R. occidentalis* (RO), *R. salebrosus* (RS) und *R. vulgaris* (RV). Einen Monat nach der Keimung wurden die Wurzeln mit der ersten Pilzart beimpft, nach dreimonatigem Wachstum mit der zweiten und nach weiteren drei Monaten geerntet. Die vertikalen Boxen in den einzelnen Schaubildern decken jeweils 25–75 % der Daten ab (die zentrale Linie entspricht dem Mittelwert), die senkrechten Balken entsprechen 10–90 % und die Punkte 0–100 %. Balken mit unterschiedlicher Buchstabenbezeichnung sind signifikant verschieden ($p < 0{,}05$) (nach Geange und Stier 2009, Kennedy et al. 2009)

Stadien dann der Reihe nach jeweils ein Stück weiter unten in dem freigelegten Tal. Anhand dieser heute existierenden Abfolge von Lebensgemeinscha en lässt sich der wahrscheinliche zeitliche Verlauf der Sukzession ableiten – man spricht auch von einer **Chronosequenz** (engl. *chronosequence*) oder zeitlichen Entwicklungsreihe.

Eine primäre Sukzession in einer Dünenlandschaft

Eine umfangreiche Chronosequenz von Dünenkämmen nden sich an der Küste des Michigansees in den Vereinigten Staaten. Hier zeigen 13 Dünenkämme bekannten Alters (zwischen 30 und 440 Jahre alt) ein deutliches Muster einer primären Sukzession hin zu einem Wald als Klimaxstadium. Auf dem jüngsten, noch beweglichen Dünenkamm dominiert das Dünengras *Ammophila breviligulata* (Amerikanischer Strandhafer). Innerhalb von 100 Jahren wird es durch immergrüne Sträucher wie den Gemeinen Wacholder (*Juniperus communis*) und das Gras *Schizachyrium scoparium* (Prärie-Besengras) ersetzt. Koniferen beginnen nach 150 Jahren die Dünenkämme zu besiedeln, nach 225–400 Jahren bildet sich ein Mischwald aus Kiefernarten. Laubbäume wie Eichen und Ahorn werden erst nach 440 Jahren zu bedeutenden Komponenten des Waldes.

Wie sich in Experimenten gezeigt hat, bei denen man Samen ausbrachte und Sämlinge verp anzte, sind die späteren Arten durchaus in der Lage, auf den jungen Dünen zu keimen und sich zu entwickeln (Abb. 9.14a). Die stärker entwickelten Böden älterer Dünen mögen den späten Arten der Sukzession zwar das Wachstum erleichtern, dass sie nicht zusätzlich auch jüngere Dünen besiedeln, wird aber vor allem durch die eingeschränkte Ausbreitungsfähigkeit ihrer Samen und die durch Nagetiere verursachten Verluste an Samen verhindert (Abb. 9.14b). Letztendlich werden die frühen Arten jedoch von den späteren durch Konkurrenzausschluss verdrängt und es siedeln sich Bäume an und wachsen heran.

Sekundäre Sukzession auf aufgelassenen Äckern

Sukzessionen auf aufgelassenen Feldern wurden vor allem im Osten und Norden der Vereinigten Staaten untersucht, wo im 19. Jahrhundert nach Ö nung der Territorialgrenzen viele Farmer ihre Höfe aufgaben und nach Westen zogen. Mancherorts wurde sogar noch bis weit ins 20. Jahrhundert Agrarland aufgegeben. Die meisten Mischwälder aus der Zeit vor der Besiedlung waren durch die Farmer zerstört worden. Nachdem die „Störung" durch die Farmer ein Ende gefunden hatte, setzte jedoch rasch die Regeneration der Wälder ein. Die frühen Pioniere des amerikanischen Westens hinterließen brachliegende Flächen, die bald von Pionieren ganz anderer Art besiedelt wurden. Bei einer typischen Besiedlungsfolge dominiert jeweils folgende Vegetation: annuelle Kräuter → perennierende Kräuter → Sträucher → Bäume früher Sukzessionsstadien → Bäume später Sukzessionsstadien. Eine besonders eingehende Untersuchung einer Sukzession auf aufgegebenen Feldern wurde in der Cedar Creek Natural History Area im US-Bundesstaat Minnesota durchgeführt und bereits in ▶ Abschn. 1.3 ausführlich besprochen.

Eine Sukzession auf aufgelassenen Ackerflächen wurde auch in Niedersachsen untersucht und reicht zurück bis ins Jahr 1968. Die dortigen Lebensgemeinschaften lassen sich grob in vier Typen unterteilen. Die erste Lebensgemeinschaft hat nur ungefähr zwei Jahre Bestand und wird von kurzlebigen Annuellen dominiert. Bei der zweiten herrschen perennierende Kräuter und Gräser vor. Sie bleibt für rund acht Jahre bestehen und wird von einem Sukzessionsstadium abgelöst, in dem Sträucher dominieren. Nach etwa 14 Jahren wächst auf der Fläche ein Pionierwald. Ausgangspunkt für das erste Stadium bildet die Keimung von Samen, die entweder aus der Samenbank stammen oder vom Wind eingetragen werden. Anschließend treiben auch neue Besiedler den Übergang vom ersten zum zweiten Sukzessionsstadium voran (Abb. 9.15a). Im Laufe der weiteren Übergänge zwischen den Sukzessionsstadien verliert die Neubesiedlung jedoch an Bedeutung.

Im Gegensatz dazu gehen beim Übergang zum zweiten Sukzessionsstadium nur wenige Arten aus der Gemeinschaft verloren (Abb. 9.15a), beim Übergang vom dritten zum vierten Stadium verschwinden dagegen sehr viel mehr Arten. Dieses veränderliche Gleichgewicht zwischen Neubesiedlung und Aussterben führt dazu, dass zunächst – wie

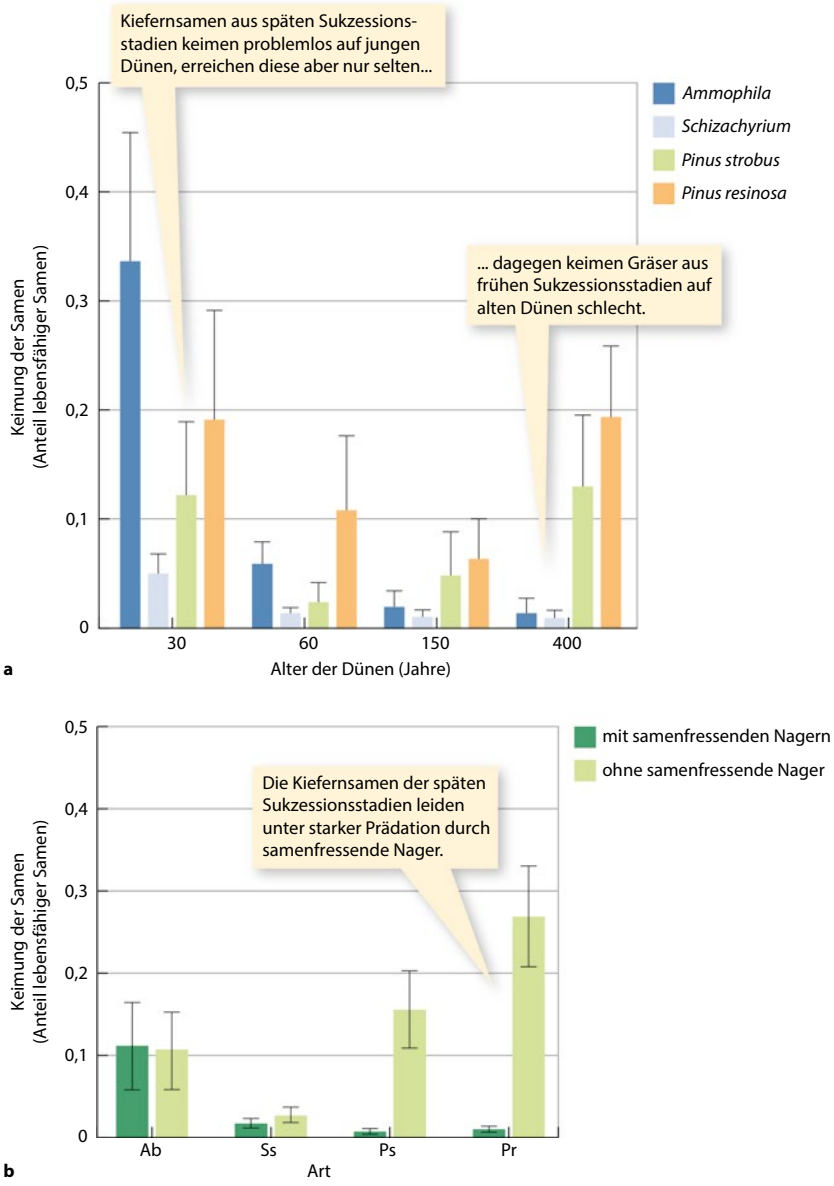


Abb. 9.14 **a** Auflaufen der Samen (Mittelwert ± SE) von Arten, die für verschiedene Sukzessionsstadien typisch sind und auf Dünen vier verschiedener Altersklassen ausgebracht wurden. **b** Keimung der Samen der vier Pflanzenarten (Ab, *Ammophila breviligulata;* Ss, *Schizachyrium scoparium;* Ps, *Pinus strobus;* Pr, *Pinus resinosa*) in Anwesenheit und Abwesenheit von samenfressenden Nagetieren (nach Lichter 2000)

bei der idealisierten Sukzession in Abb. 9.13 – die Zahl der Arten ansteigt, später aber beim Übergang vom dritten zum vierten Stadium wieder zurückgeht (Abb. 9.15b). Das artenreichte dritte Sukzessionsstadium ist überdies dadurch charakterisiert, dass sich hier das breiteste Spektrum von sehr häu gen bis ganz seltenen P anzen ndet (Abb. 9.15c). Das liegt an der für das dritte Stadium typischen Artenzusammensetzung, einer Kombination aus Arten früher Sukzessionsstadien, die noch nicht verschwunden

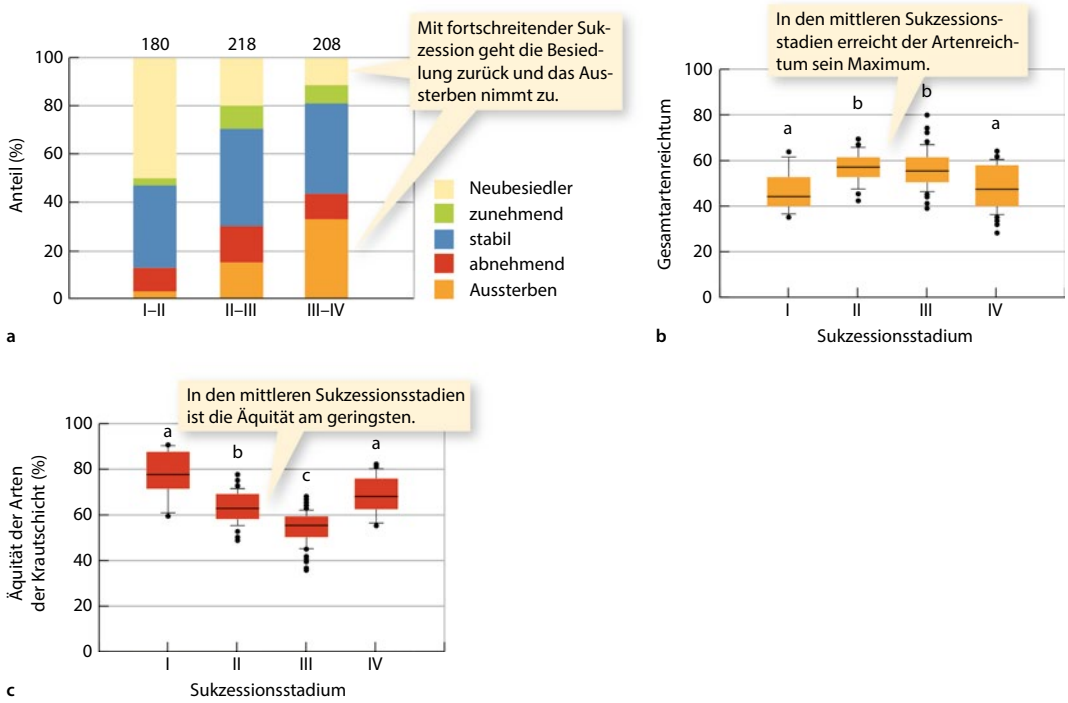


Abb. 9.15 Die Sukzessionsdynamik auf aufgelassenen Feldern in Niedersachsen, untersucht auf insgesamt 175 Flächen. **a** Die Dynamik des Übergangs zwischen den vier Sukzessionsstadien (I–IV). Die Summe der Arten aus beiden Stadien beim Übergang ist oberhalb der Balken angegeben. **b** Kastengrafik (Box-Whisker-Plot) des Artenreichtums in den verschiedenen Sukzessionsstadien. Die Kästen erstrecken sich vom ersten bis zum dritten Quartil der Daten, dazwischen ist der Median eingezeichnet. Die Antennen (Whisker) erstrecken sich bis zum zweifachen Interquartilabstand vom Median. Punkte repräsentieren außerhalb liegende „Ausreißer". Kästen, die nicht mit dem gleichen Buchstaben beschriftet sind, unterscheiden sich signifikant voneinander. **c** Box-Whisker-Plots für die Äquität (engl. *evenness*, die Ausgewogenheit der Arten) des Anteils verschiedener Arten an der Krautschicht in verschiedenen Sukzessionsstadien. Die Äquität erreicht das Maximum, wenn alle Arten gleich häufig sind (nach Dölle et al. 2008)

sind, und Spezies später Stadien der Sukzession, die gerade erst mit der Besiedlung begonnen haben – auch dies ist wieder wie in Abb. 9.13 dargestellt.

Arten früher und später Sukzessionsstadien haben unterschiedliche Eigenschaften

P anzenarten früher Sukzessionsstadien zeichnen sich durch eine vagabundierende (engl. *fugitive*) Lebensweise aus. Ihr Fortbestand hängt davon ab, ob sie sich in Richtung anderer gestörter Flächen ausbreiten können. Da sie in direkter Konkurrenz zu später hinzukommenden Arten nicht bestehen können, müssen sie die verfügbaren Ressourcen rasch nutzen und schnell wachsen. Eine hohe Wachstums- und Photosyntheserate sind entscheidende Eigenschaften vagabundierender Arten. Bei den Arten späterer Sukzessionsstadien liegen diese Raten viel niedriger. Diese und andere Trends zeigten sich bei einer Untersuchung aufgelassener Felder in Südfrankreich. Einige Beispiele dafür sind in Abb. 9.16 dargestellt. Die Stadien reichten von bis zu fünf Jahren nach Aufgabe der Bewirtscha ung (Stadium 1) bis zu mehr als 100 Jahre danach (Stadium 5). In den früheren Stadien wiesen die Pflanzen tendenziell höhere Photosynthese- und Wachstumsraten auf, hatten aber eine kürzere Lebensspanne mit einer kurzen Reproduktionsperiode, in der sie leichte Samen mit guter Ausbreitungsfähigkeit produzierten. Die später eintre enden Besiedler bildeten zumeist schwerere Samen mit einer weniger e - zienten Ausbreitung und brauchten lange bis zum

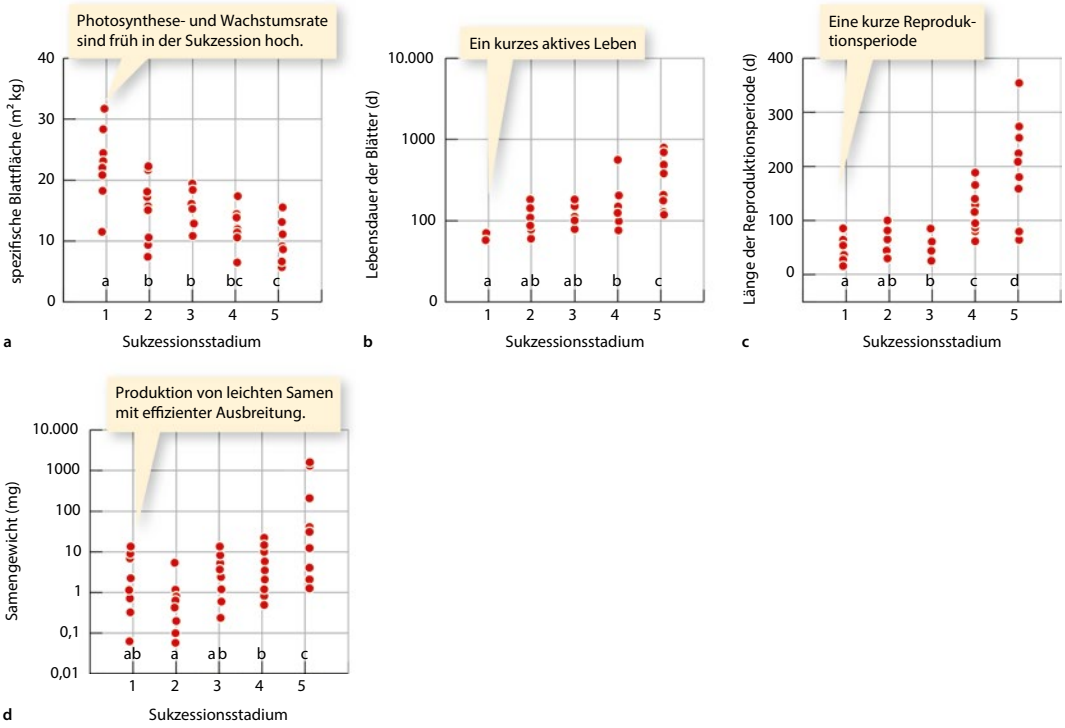


Abb. 9.16 Veränderungen ausgewählter Pflanzenmerkmale im Verlauf einer Sukzession auf aufgelassenen Feldern in Südfrankreich, unterteilt in fünf Sukzessionsstadien – Stadium 1: bis fünf Jahre nach Ende der Bewirtschaftung, Stadium 2: fünf bis 15 Jahre danach, Stadium 3: 15–50 Jahre danach, Stadium 4: 50–100 Jahre danach und Stadium 5: mehr als 100 Jahre danach. Mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnete Stadien unterscheiden sich signifikant. **a** Unter der spezifischen Blattfläche versteht man das Verhältnis der Blattfläche zum Blattgewicht. Bei Pflanzen mit dünneren Blättern – also größerer spezifischer Blattfläche – verteilt sich die Fähigkeit, mit den Chloroplasten effektiv Licht einzufangen, über eine größere Fläche. Deshalb weisen sie zumeist die höchste Photosyntheserate auf und wachsen am schnellsten. **b** Lebensspanne der Blätter. **c** Länge der Reproduktionsperiode. **d** Samengewicht (nach Navas et al. 2010)

Erreichen der Fortp anzungsfähigkeit (lange Juvenilphase). Diese beiden vollkommen gegensätzlichen Lebensstile könnte man wie folgt umschreiben: „Wie gewonnen, so zerronnen" bzw. „Was ich habe, gebe ich nicht mehr her".

Aus Abb. 9.16 wird noch eine andere, wohl viel subtilere Tatsache deutlich, die auch für die anderen bereits behandelten Sukzessionsdatensätze und zudem noch allgemeiner gültig ist. Die Beziehungen in der Abbildung sind zwar eindeutig, aber nichts weiter als Trends. Im letzten Sukzessionsstadium hatten manche Arten dickere Blätter oder leichtere Samen, als es die dünnsten Blätter oder schwersten Samen im ersten Stadium waren, genau wie in Abb. 9.15 einige der Untersuchungsflächen des frühesten Sukzessionsstadiums einen größeren Artenreichtum oder eine geringere Äquität aufwiesen als viele im dritten Stadium, in dem normalerweise die Artenzahl ihr Maximum und die Ausgewogenheit ihr Minimum erreicht. Es ist wichtig, dass wir Lebensgemeinscha en entlang des Sukzessionsgradienten charakterisieren, indem wir spezi sche Merkmale für sie de nieren; genauso wesentlich ist es allerdings zu erkennen, dass in allen Gemeinschaften Arten coexistieren, die ihr Leben auf ganz unterschiedliche Weise leben.

Häufig beeinflussen pflanzliche Sukzessionen die Tierwelt, können aber auch selbst von Tieren beeinflusst werden

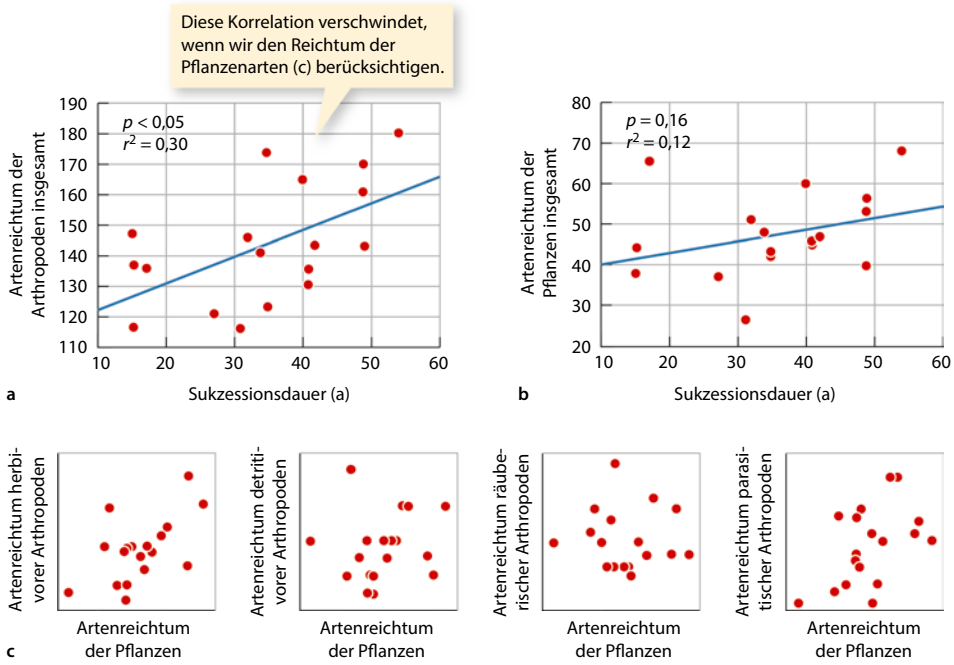


Abb. 9.17 Artenreichtum von Arthropoden und Pflanzen bei einer Untersuchung der Sukzession auf aufgelassenen Feldern in Cedar Creek, Minnesota, USA. **a** Die Zahl der Arthropodenarten stieg signifikant mit dem Sukzessionsstadium. **b** Der Reichtum der Pflanzenarten zeigte hingegen nur einen nichtsignifikanten Aufwärtstrend. **c** Auch der Artenreichtum von insbesondere herbivoren oder parasitischen Arthropoden stieg mit dem Pflanzenartenreichtum an. Als man dies bei der Regression der Arthropoden in (**a**) berücksichtigte, verschwand die Korrelation (nach Sieman et al. 1999)

Primärproduzenten bilden den Ausgangspunkt aller Nahrungsnetze und machen einen Großteil des Charakters der physikalischen Umwelt aus, in der Tiere leben. Daher erstaunt es nicht, dass sich im Verlauf einer p anzlichen Sukzession auch die Tiergemeinscha in dem betre enden Gebiet verändert und deren Änderungen widerspiegeln. Abbildung 9.17 zeigt dies für die Sukzession im Gebiet von Cedar Creek. Die Zahl der Arthropodenarten – ihr Artenreichtum – stieg signi kant mit den Sukzessionsstadien, wohingegen der Artenreichtum der Pflanzen lediglich einen nichtsignifikanten Aufwärtstrend zeigte. Allerdings nahm der Artenreichtum der Arthropoden (Gliederfüßer) mit dem der Pflanzen zu, als man den Pflanzenartenreichtum aber für die Regression der Arthropoden berücksichtigte, war keine Korrelation zu erkennen. Die meiste Zeit folgten die Arthropoden einfach den P anzen. In manchen Fällen spielen die Tiere jedoch eine entscheidende Rolle und bestimmen die Natur und/oder die Geschwindigkeit einer p anzlichen Sukzession, beispielsweise durch starke Beweidung oder Hu ritt. Ein Beispiel hierfür ist in ▶ Exkurs 9.3 beschrieben.

Das Konzept der Klimaxgesellschaft

Abbildung 9.13 hatten wir als idealisierte Sukzession beschrieben. Einen Aspekt der Idealisierung bildete die Tatsache, dass die Sukzession letztendlich auf eine **Klimaxgesellschaft** (engl. *climax community*) hinausläu . Erreichen reale Sukzessionen tatsächlich ein solches Klimaxstadium? Manche vielleicht. Die Sukzession der Algen auf einem umgewälzten Felsblock kann innerhalb weniger Jahre eine Klimax erreichen. Bei Sukzessionen auf aufgelassenen Acker ächen können dagegen 100–300 Jahre bis zum Erreichen des Klimaxstadiums vergehen. Allerdings ist in diesem Zeitraum die Wahrscheinlichkeit, dass es zu einem Waldbrand oder schweren Wirbelsturm kommt, so hoch – in Neuengland passiert das zum Beispiel etwa alle 70 Jahre –, dass

Exkurs 9.3 Aktueller ÖKOnflikt

Artenschutz erfordert mitunter Eingriffe in eine Sukzession

So manche gefährdete Tierart ist mit einem bestimmten Sukzessionsstadium assoziiert. Um eine solche Art schützen zu können, benötigt man umfassende Kenntnisse über die Sukzessionsfolge und muss unter Umständen in die Sukzession eingreifen, um das Habitat der Art in dem entsprechenden Sukzessionsstadium zu erhalten.

Ein erstaunliches Beispiel hierfür liefert das Rieseninsekt *Deinacrida mahoenuiensis* aus Neuseeland, eine Langfühlerschrecke (Orthoptera) aus der Familie der Wetas (Anastostomatidae). Diese Art war früher vermutlich in Waldhabitaten weit verbreitet. Entdeckt wurde sie erst in den 1970er-Jahren in einem isolierten Habitat aus Stechginster (*Ulex europaeus*). Paradoxerweise ist der Stechginster in Neuseeland ein eingeschlepptes „Unkraut", dessen Bekämpfung die Farmer viel Zeit und Mühe kostet. Für die Riesenweta bildet das dichte, stachelige Gebüsch allerdings einen Zufluchtsort vor anderen eingeschleppten Schädlingen, vor allem Ratten, aber auch Igeln, Hermelinen und Fuchskusus, denen die Wetas in ihrem ursprünglichen Waldlebensraum leicht zum Opfer fallen. Die Prädation durch Säugetiere, so vermutet man, könnte dafür verantwortlich sein, dass die Riesenweta anderenorts ausgestorben ist.

Deshalb kaufte die neuseeländische Naturschutzbehörde (Department of Conservation) dem Landeigentümer dieses wichtige Habitatfragment mit dem Stechginster ab; allerdings bestand der Besitzer darauf, dass sich seine Rinder über Winter weiterhin in diesem Schutzgebiet aufhalten dürfen. Zunächst waren die Naturschützer darüber nicht gerade glücklich, aber im Nachhinein erwies sich das Vieh als wichtige Komponente für die Rettung der Weta. Die Rinder hielten Pfade durch den Stechginster offen und ermöglichten so verwilderten Ziegen den Zugang. Durch ihre Beweidung sorgten sie dafür, dass der Stechginster eine dichte heckenartige Vegetation bildete, und verhinderten somit die Weiterentwicklung des Habitats in ein späteres, für die Weta ungeeignetes Sukzessionsstadium. Die Hauptakteure dieser Geschichte bildeten somit eine einzelne, gefährdete, endemische Insektenart sowie mehrere eingeschleppte Schädlinge (Stechginster, Ratten, Ziegen) und Nutztiere (Rinder).

Vor der Ankunft des Menschen in Neuseeland waren die einzigen Landsäugetiere auf den Inseln Fledermäuse. Die endemische Fauna Neuseelands erwies sich als ausgesprochen störanfällig für die vom Menschen eingeführten Säugetiere. Die weidenden Ziegen sorgten jedoch durch ihre Beweidung dafür, dass der Standort des Stechginsters in einem frühen Sukzessionsstadium blieb. Damit erhielten sie ein Habitat, in dem sich die Weta den Ratten und anderen Räubern entziehen konnte.

Weil Stechginster den Farmern enorme wirtschaftliche Kosten verursacht, versuchen Ökologen schon seit einiger Zeit, eine geeignete Möglichkeit zu seiner biologischen Bekämpfung zu finden, im Idealfall ein Mittel, das ihn ganz ausrottet. Wie würden Sie die Bedürfnisse einer seltenen Insektenart gegenüber den wirtschaftlichen Verlusten durch Stechginster auf Farmland gewichten?



Die Riesenweta (*Deinacrida mahoenuiensis*) ist die weltweit größte Langfühlerschrecke und zugleich eines der größten Insekten der Welt (© Louise Murray/Alamy Limited)

ein Sukzessionsprozess vermutlich nie vollständig ablaufen wird. Angesichts der Tatsache, dass sich die Waldgemeinscha en in den gemäßigten Breiten auf der Nordhalbkugel und möglicherweise auch in den Tropen immer noch von der letzten Eiszeit erholen, ist es fraglich, ob die idealisierte Klimaxvegetation in der Natur überhaupt ö er erreicht wird.

Sukzession in einem mosaikartigen Lebensraum – Größe und Form von Lücken

Die Frage, ob ein Klimaxstadium erreicht ist, dür e wahrscheinlich wie so vieles in der Ökologie davon abhängen, in welcher räumlichen Größenordnung man das Ganze betrachtet. Wie bereits erwähnt, nden viele Sukzessionen in einem Mosaik aus Habitatfragmenten statt. Wenn Störungen in den einzelnen Fragmenten unabhängig voneinander erfolgen, be nden sie sich in unterschiedlichen Sukzessionsstadien. Ein gutes Beispiel hierfür bieten die Felsblöcke an einer Felsküste. Klimaxgesellschaften können in solchen Fällen bestenfalls in räumlich sehr begrenztem Maßstab erreicht werden. Sofern die Sukzessionen in einem mosaikartigen Lebensraum erfolgen, hängt der Ablauf der Sukzession darüber hinaus sowohl lokal als auch insgesamt gesehen wahrscheinlich von der Größe und Form der zu besiedelnden Habitatfragmente bzw. Lücken ab. Das Zentrum sehr großer Lücken wird am ehesten von Individuen besiedelt, die sich über relativ große Entfernungen ausbreiten können. In kleinen Lücken ist eine solche Mobilität weniger wichtig, da hier die Wiederbesiedlung weitgehend durch etablierte Individuen aus der Peripherie erfolgt.

An Muschelbänken der Gezeitenzone lassen sich die Entstehung und das Au üllen von Lücken hervorragend untersuchen. Ohne Störungen können Muschelbänke als ausgedehnte Monokulturen persistieren. Häu ger bilden sie jedoch ein sich ständig veränderndes Mosaik aus vielen Arten, die durch Wellenschlag entstandene Lücken neu besiedeln. Die Größe dieser Lücken zum Zeitpunkt ihrer Entstehung reicht von der Größe einzelner Muscheln bis zu Flächen von mehreren Hundert Quadratmetern. Die Besiedlung der Lücken beginnt schon gleich nach ihrer Entstehung. Im Rahmen einer experimentellen Untersuchung an Muschelbänken der Arten *Brachidontes solisianus* und *B. darwinianus* (Fam. Miesmuscheln, Mytilidae) in Brasilien wollte man heraus nden, wie sich die Größe der Lücken und die Lage der zu besiedelnden Stellen innerhalb einer solchen Lücke auf die Sukzessionsdynamik auswirken (Abb. 9.18).

Einige der Besiedler gehörten der Napfschneckenart *Collisella subrugosa* (Fam. Lottiidae) an. Diese werden besonders häufig von Prädatoren erbeutet, die sich optisch orientieren, und sind damit vor allem dann anfällig für ihre Feinde, wenn sie sehr isoliert sind. Das war zweifellos der Grund dafür, dass diese Napfschnecke in den ersten sechs Monaten nach Entstehung der Lücke ihre höchste Besiedlungsrate in den kleinsten Lücken der Muschelbank erreichte und nicht in den mittleren und großen Lücken (Abb. 9.18a). Zudem besiedelten die Napfschnecken wesentlich schneller den Rand als das Zentrum großer Lücken (Abb. 9.18b). Die kleinen Lücken wurden am schnellsten durch laterale Verschiebung der beiden Miesmuschelarten besiedelt (Abb. 9.18a). Nach etwa sechs Monaten erlangte *B. darwinianus* zunehmend die Oberhand und nahm auch in den mittleren und großen Lücken zahlenmäßig zu. Ohne eine weitere Störung würde *B. darwinianus* vermutlich *B. solisianus* durch Konkurrenzausschluss verdrängen. Ebenfalls nach etwa sechs Monaten besiedelten *Brachiodontes*-Muscheln in signi kantem Ausmaß das Zentrum großer Lücken mit ihren Larven, die sich in diesem frühen Stadium nicht bis zur Art bestimmen lassen (Abb. 9.18b). Schließlich erfolgte noch eine Besiedlung durch sich festsetzende Larven der Seepocke *Chthamalmus bisinuatus*, vornehmlich in einem größeren Schub nach ebenfalls rund sechs Monaten und insbesondere in den größten Lücken (Abb. 9.18a), und zwar eher im Zentrum als an der Peripherie dieser großen Lücken (Abb. 9.18b).

Je kleiner also eine Lücke in der Muschelbank war, desto eher erfolgte die Sukzession durch laterale Verschiebung der Muscheln als durch echte Zuwanderung. Selbst innerhalb einer großen Lücke verlief die Sukzession im Zentrum anders als am Rand. An dem gesamten Küstenabschnitt fand sich daher, wie bei allen mosaikartigen, gestörten Lebensräumen, ein Mosaik aus unterschiedlichen Sukzessionsstadien, die jeweils bestimmt waren durch die Größe der besiedelbaren Lücken, den Zeitraum seit der letzten Störung und sogar die Lage innerhalb der Lücke.

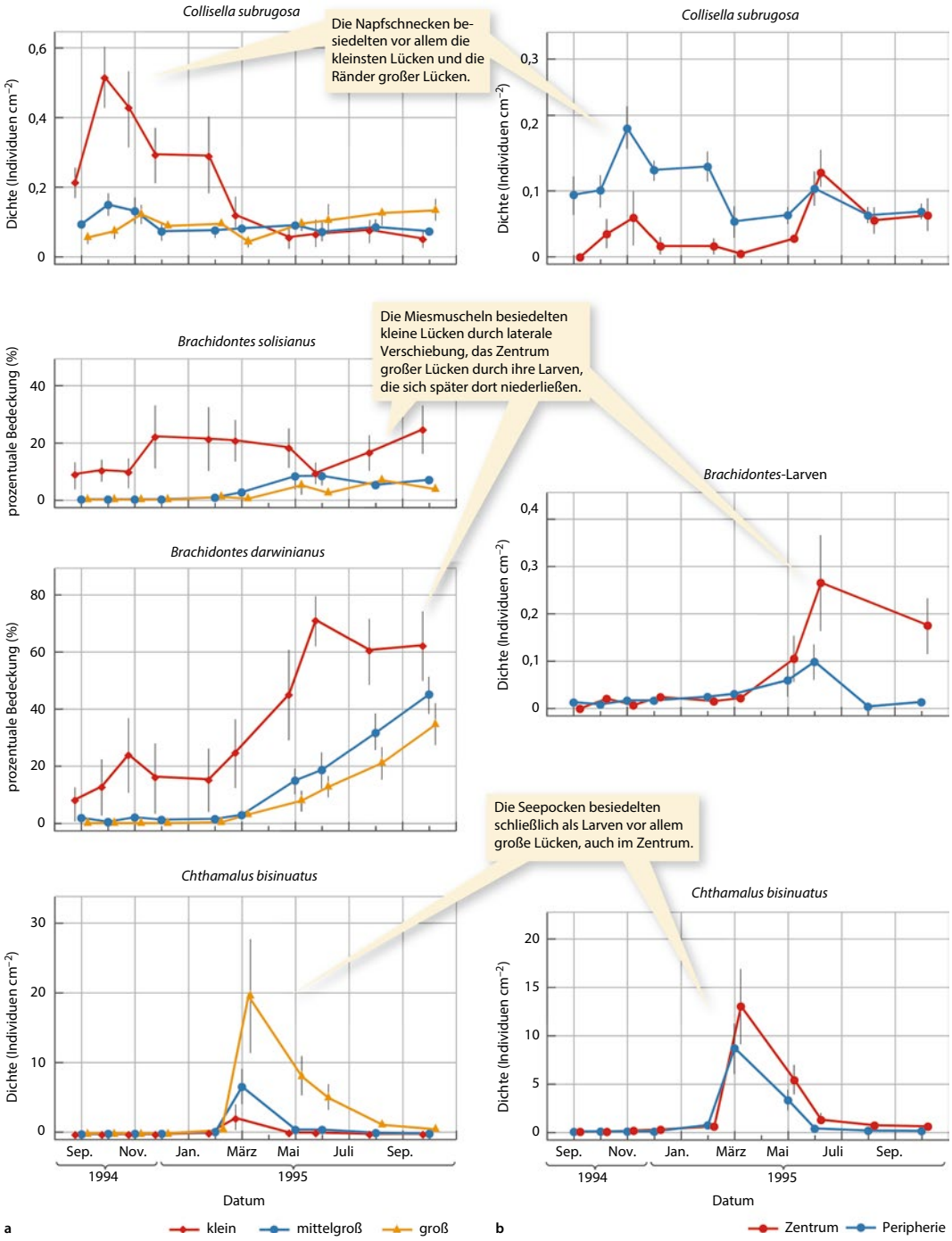


Abb. 9.18 **a** Mittlere Abundanz (±SE) von vier Kolonistenarten in experimentell geschaffenen kleinen, mittelgroßen und großen Lücken in Muschelbänken der Gezeitenzone. **b** Herkunft von drei Arten an der Peripherie (innerhalb von 5 cm vom Rand der Lücke) und im Zentrum großer Lücken (nach Tanaka und Magalhaes 2002)

9.4 Nahrungsnetze

Es gibt keine isolierten Prädator-Beute-, Parasit-Wirt- oder Weidegänger-Pflanze-Beziehungen (bzw. Weidegänger-Phytoplankton-Beziehungen in aquatischen Lebensräumen). Alle sind Teil eines komplexen Netzwerks aus Interaktionen mit anderen Prädatoren, Parasiten, Nahrungsquellen und Konkurrenten innerhalb ihrer Lebensgemeinschaft. Letztendlich sind es diese **Nahrungsnetze** (engl. *food webs*), die Ökologen verstehen möchten. Dennoch war es sinnvoll, einzelne Gruppen isoliert zu betrachten, wie die Konkurrenten in ▶ Kap. 6, Artenpaare aus Räuber und Beute oder Parasit und Wirt in ▶ Kap. 7 und mutualistische Beziehungen in ▶ Kap. 8, weil wir kaum das Ganze verstehen können, solange wir nicht wenigstens einige Erkenntnisse über seine Bestandteile erlangt haben. Gegen Ende von ▶ Kap. 7 (in ▶ Abschn. 7.6) haben wir unser Blickfeld erweitert und betrachtet, welchen Einfluss Prädatoren auf Gruppen von Konkurrenten haben, und so zum Beispiel verdeutlichen können, wie wichtig Prädatoren für die Coexistenz anderer Arten sein können (**prädatorenvermittelte Coexistenz**, engl. *predator-mediated coexistence*).

Nun gehen wir noch einen Schritt weiter und betrachten Systeme mit mindestens drei **trophischen Ebenen** (engl. *trophic levels*): Primärproduzent–Herbivor–Prädator. Dabei interessieren uns nicht nur die direkten, sondern auch indirekte Auswirkungen, die eine Art auf eine andere derselben oder einer anderen Trophieebene haben kann. Die E ekte eines Räubers auf die Populationen seiner herbivoren Beutetiere sind beispielsweise direkter Natur und relativ eindeutig. Sie können sich aber auch bei den Populationen der P anzen bemerkbar machen, von denen sich die herbivore Art ernährt, bei anderen Prädatoren des Herbivoren, bei anderen Konsumenten der P anzen, bei Konkurrenten des Herbivoren oder den unzähligen Arten, die innerhalb des Nahrungsnetzes noch weiter entfernt mit dem Prädatoren in Verbindung stehen.

Indirekte und direkte Effekte

Wenn es darum geht, die Zusammenhänge in einem Nahrungsnetz zu entschlüsseln, kann es sehr aufschlussreich sein, gezielt eine Art aus der Lebensgemeinschaft zu entfernen. Man würde vielleicht erwarten, dass die Entnahme einer Art dazu führt, dass ein Konkurrent an Abundanz zunimmt oder – sofern es sich bei der entfernten Art um einen Prädatoren handelt – dass die Abundanz seiner Beute ansteigt. Manchmal kommt es allerdings vor, dass nach Entnahme einer Spezies die Abundanz eines Konkurrenten sogar zurückgeht oder dass nach Entfernen eines Räubers die Population seiner Beute abnimmt. Zu solchen unerwarteten Einflüssen kommt es, wenn direkte E ekte weniger bedeutsam sind als solche, die ihre Wirkung auf indirekte Weise entfalten. So kann beispielsweise durch das Entfernen einer Art die Populationsdichte eines Konkurrenten ansteigen, was wiederum bewirkt, dass die eines anderen abnimmt.

Solche indirekten E ekte rücken dann besonders in den Fokus, wenn die Art eigentlich aus Gründen des Populationsmanagements entfernt wurde und man dadurch gezielt ein Problem lösen und nicht weitere, unvorhergesehene Probleme scha en wollte. Beispielsweise konnte auf vielen Inseln nicht verhindert werden, dass Hauskatzen verwildern, und nun drohen diese, heimische Beutearten auszurotten, vor allem Vögel. Die richtige Reaktion darauf scheint naheliegend: die Katzen zu beseitigen und dadurch die Beutearten der Insel zu schützen. Aber schon ein einfaches Modell zeigt (◘ Abb. 9.19), dass solche Maßnahmen nicht unbedingt den erwünschten E ekt erzielen, speziell dort, wo es auch Ratten gelungen ist, die Insel zu besiedeln – und das ist ziemlich o der Fall.

Die Katzen erbeuten normalerweise sowohl Ratten als auch Vögel, während die Ratten in der Regel mit den Vögeln konkurrieren und diese auch erbeuten. Durch Entfernen der Katzen werden daher die Ratten an Abundanz zunehmen, sodass die Gefahr für die Vögel letztlich nicht geringer, sondern sogar noch größer wird. So haben beispielsweise auf Stewart Island, südlich der Südinsel Neuseelands, eingeführte Katzen die dort lebende ugunfähige Papageienart, den gefährdeten Kakapo oder Eulenpapagei (*Strigops habroptilus*), als Beute auserkoren (Karl und Best 1982). Nur die Katzen zu bekämpfen, wäre aber sehr riskant gewesen, da ihre bevorzugte Beute drei eingeschleppte Rattenarten bilden, die ohne den Prädationsdruck eine noch viel größere

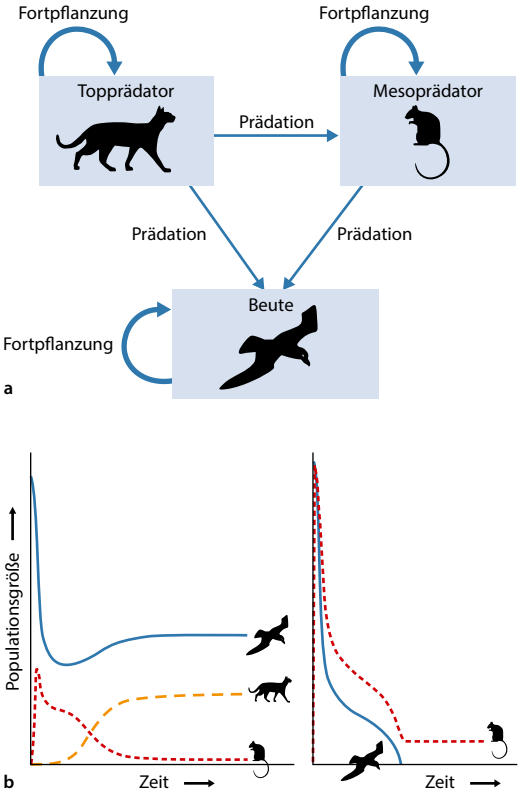


Abb. 9.19 **a** Schematische Darstellung eines Modells einer Wechselbeziehung aus einem Spitzenprädator (engl. *superpredator*) – auch Gipfel- oder Spitzenräuber genannt –, einem Prädator einer untergeordneten trophischen Ebene, als Mesoprädator (engl. *mesopredator*) bezeichnet, und einer Beute. In diesem Beispiel erbeutet der Spitzenprädator, hier eine Katze, nicht nur Beutetiere wie Vögel, sondern auch Mesoprädatoren wie Ratten – für die Katzen eine Vorliebe zeigen –, und die Mesoprädatoren (in diesem Fall die Ratten) greifen ebenfalls die Beutetiere (Vögel) an. Jede Art trägt zudem durch Fortpflanzung dazu bei, dass neue Individuen zur Population hinzukommen. **b** Ergebnisse eines Modells mit realistischen Werten für die Prädations- und die Reproduktionsraten. Sind alle drei Arten vorhanden, hält der Spitzenprädator den Mesoprädator in Schach und die drei Spezies können coexistieren. In Abwesenheit des Spitzenprädators rottet der Mesoprädator dagegen das Beutetier aus (rechts) (nach Courchamp et al. 1999)

Gefahr für den Kakapo darstellen könnten. Deshalb haben Artenschützer beschlossen, das Problem dadurch zu lösen, dass sie die Kakapo-Population von Stewart Island auf kleinere Inseln vor der Küste umsiedeln, auf denen es keine exotischen Prädatoren wie Ratten gibt.



Der Kakapo (*Strigops habroptilus*), eine flugunfähige Papageienart aus Neuseeland (© Robin Bush/Oxford Scientific/Getty Images)

Trophische Kaskaden

Ein indirekter Effekt innerhalb eines Nahrungsnetzes hat besonders viel Beachtung gefunden, die **trophische Kaskade** (engl. *trophic cascade*). Dazu kommt es, wenn ein Prädator die Abundanz seiner Beute verringert und dies sich dann kaskadenartig auf die darunterliegende trophische Ebene fortsetzt, sodass die Abundanz der Nahrungsressourcen der Beute (im typischen Fall P anzen oder Phytoplankton) zunimmt.

Hier ist jedoch nicht unbedingt das Ende erreicht. In einem System aus vier trophischen Ebenen kann sich eine trophische Kaskade noch weiter fortsetzen und zum Beispiel folgendermaßen aussehen: Wenn die Abundanz eines Spitzenprädators zunimmt, wird erwartungsgemäß die Abundanz der primären Carnivoren in der darunterliegenden Trophieebene zurückgehen, die der Herbivoren nochmals eine Ebene darunter wird zunehmen und die der Nahrungsp anzen auf der untersten Ebene wieder abnehmen. Genau diese Situation fanden Wissenschaftler bei einer Untersuchung im tropischen Tie andregenwald von Costa Rica vor. Hier erbeuten Buntkäfer (Fam. Cleridae) der Gattung *Tarsobaenus* Knotenameisen (Unterfam. Myrmicinae) der Gattung *Pheidole*, die sich wiederum von mehreren Herbivorenarten ernähren, deren Nahrung die Ameisenpflanze *Piper cenocladum* bildet (Abb. 9.20a). Bei diesen Organismen wurden genau die alternierenden Abundanzen beobachtet, wie man sie von einer trophischen Kaskade über vier

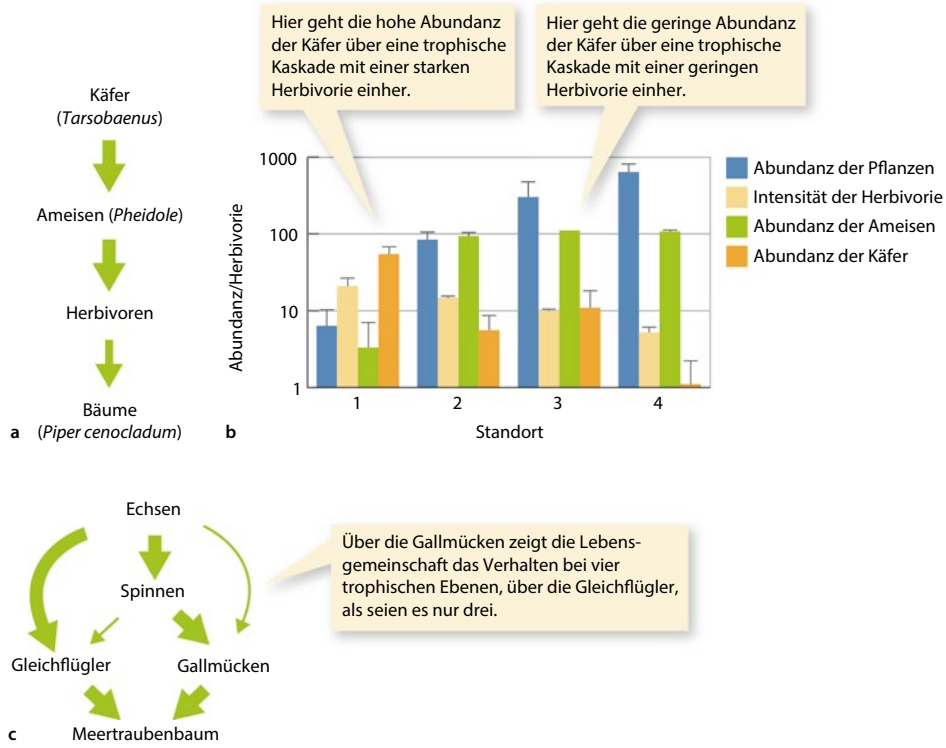


Abb. 9.20 **a** Schematische Darstellung einer Nahrungskette über vier trophische Ebenen in Costa Rica. Die Richtung der Pfeile zeigt jeweils den Beitrag zur Mortalität der Nahrungsressource an, die Breite der Pfeile die relative Bedeutung. **b** Relative Abundanz von Ameisenpflanzen, Intensität der Herbivorie, Abundanz von Ameisen und von Käfern an vier Standorten. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardfehler. Die Maßeinheiten sind unterschiedlich und in den Originalquellen angegeben. **c** Schematische Darstellung einer Nahrungskette über vier Ebenen auf den Bahamas. Auch hier zeigen die Pfeile wieder den Beitrag zur Mortalität der Nahrungsressource an, die Pfeildicke gibt die relative Bedeutung an (nach Spiller und Schoener 1990, Letourneau und Dyer 1998a, Pace et al. 1999)

Trophieebenen erwarten würde: an drei Standorten relativ hohe Abundanzen von P anzen und Ameisen bei gleichzeitig niedriger Herbivorie und geringer Abundanz der Käfer, an einem vierten Standort niedrige Abundanzen von P anzen und Ameisen bei starker Herbivorie und hoher Abundanz der Käfer (Abb. 9.20b).

In einer anderen Lebensgemeinscha mit vier trophischen Ebenen auf den Bahamas (Abb. 9.20c) waren die Verhältnisse jedoch komplexer. Die Gemeinscha besteht aus dem Meertraubenbaum (*Coccoloba uvifera*), von dem sich herbivore Arthropoden ernähren, die selbst von Webspinnen als primäre Carnivoren erbeutet werden. Als Spitzenprädatoren leben hier Echsen, die sowohl Spinnen als auch die herbivoren Arthropoden erbeuten. Als man von Untersuchungs ächen experimentell die Echsen entfernte und anschließend die Ergebnisse mit denen von Kontroll ächen verglich, zeigte sich erst die Komplexität der Situation. Es gab nämlich unterschiedliche Typen von Herbivoren und die Echsen fraßen in großer Zahl p anzensa saugende Gleichflügler (Homoptera), aber nur sehr wenige Gallmücken (die überwiegend von Spinnen erbeutet wurden). Wenn man die Schäden an den P anzen durch die Gallmücken betrachtete, zeigte sich die erwartete alternierende Abundanz bei einem System aus vier Ebenen. Vom Entfernen der Echsen pro tierten die P anzen. Das Entfernen der Echsen brachte jedoch auch den Gleich üglern einen signi kanten direkten Vorteil und diese schädigten wiederum die P anzen – in dieser Hinsicht reagierte die Lebensgemeinscha aus vier trophischen Ebenen so, als bestünde sie nur aus drei Ebenen.

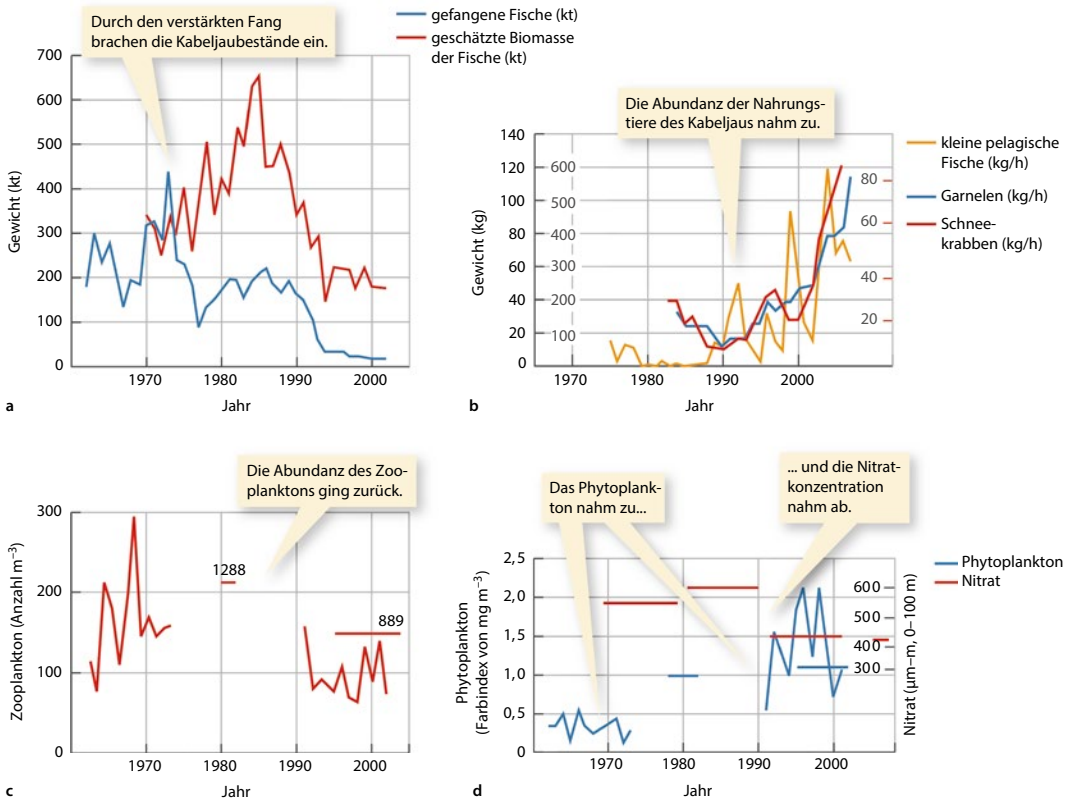


Abb. 9.21 Die Auswirkungen des kommerziellen Fangs von Kabeljau (*Gadus morhua*) und anderen Fischen vor Neuschottland, Kanada, von den 1960er- bis in die gesamten 1990er-Jahre: **a** auf den Kabeljau selbst, **b** auf dessen Nahrung, hochgerechnet anhand von standardisierten Probennahmen aus dem Lebensraum, **c** auf das Zooplankton (die horizontalen Linien sind Durchschnittswerte für separate Proben aus den betreffenden Zeiträumen) und **d** auf das Phytoplankton und die Nitratkonzentration (nach Frank et al. 2005)

In seltenen Fällen können auch Kaskaden beobachtet werden, die sich über fünf trophische Ebenen erstrecken. In Abb. 9.21 sind die Auswirkungen der kommerziellen Fangs von Kabeljau (*Gadus morhua*) und anderer Fische vor der Küste von Neuschottland (Nova Scotia) in Kanada dargestellt. Da der Kabeljau hier ab den 1960er-Jahren bis in die gesamten 1990er-Jahre stark über scht wurde, nahm die Abundanz seiner Beutetiere – kleine Fische und bodenbewohnende Wirbellose – zu, das Zooplankton, von dem sich diese Tiere ernähren, ging zurück und das Phytoplankton, das dem Zooplankton als Nahrung dient, nahm zu. Zudem war sogar eine Abnahme der Konzentration von Nitrat festzustellen, einer der wichtigsten Ressourcen des Phytoplanktons.

Als letztes Beispiel für eine trophische Kaskade betrachten wir nochmals eine aquatische Lebensgemeinschaft und vergleichen Seen im US-Bundesstaat Wisconsin, in denen die höchste trophische Ebene entweder schfressende Barsche (*Micropterus salmoides*, Forellenbarsch) oder planktonfressende Weiß sche (*Notemigonus crysoleucas*) bildeten. Sind die Barsche anwesend, so eliminieren sie die planktonfressenden Weiß sche. Dadurch verringert sich der Prädationsdruck auf das Zooplankton, wodurch aber wiederum der Beweidungsdruck des Zooplanktons auf das Phytoplankton ansteigt und die Abundanz des Phytoplanktons durch die Kaskadenwirkung zurückgeht. Diese vollständige Kaskade ließ sich allerdings nur beobachten, wenn man den Lebensgemeinschaften experimentell Nährstoffe zusetzte (Abb. 9.22). Ohne Nährsto gaben war zwar der E ekt auf das Zooplankton erkennbar, aber die Kaskade setzte sich nicht auf die darunterliegenden

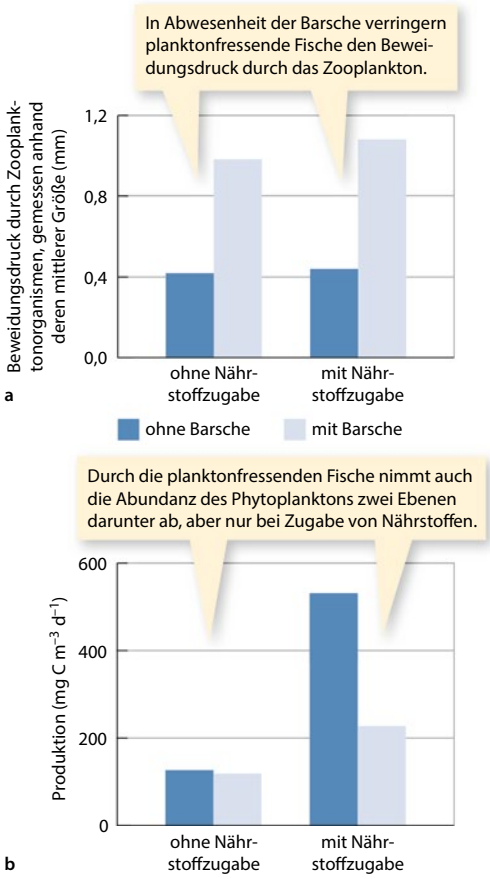


Abb. 9.22 Reaktionen von **a** Zooplankton und **b** Phytoplankton in Seen in Wisconsin, USA, auf eine oder auf zwei darüberliegende trophische Ebenen (in Ab- bzw. Anwesenheit von Barschen) mit und ohne Nährstoffgaben. In (**a**) ist der Beweidungsdruck durch das Zooplankton stark mit der mittleren Größe der Zooplanktonorganismen korreliert. Diese ist weitaus geringer, wenn planktonfressende Fische in hoher Abundanz vorhanden sind, weil diese selektiv die größeren, „gefäßigeren" Zooplanktonarten erbeuten (nach Carpenter et al. 1995, Pace et al. 1999)

trophischen Ebenen fort. O enbar kann das Phytoplankton nur dann unterschiedliche Reaktionen auf verschieden starken Beweidungsdruck durch das Zooplankton zeigen, wenn ihm genügend Nährsto e zur Verfügung stehen.

Top-down- oder Bottom-up-Kontrolle von Nahrungsnetzen?

Wie wir gesehen haben, werden trophische Kaskaden im Allgemeinen von oben her – top-down – betrachtet, beginnend bei der höchsten trophischen Ebene. Bei einer Lebensgemeinschaft mit drei trophischen Ebenen stellen wir uns demnach vor, dass die Prädatoren die Abundanz der Herbivoren regulieren, also eine **Top-down-Kontrolle** (engl. *top-down control*) ausüben. Umgekehrt unterliegen die Prädatoren einer **Bottom-up-Kontrolle** (engl. *bottom-up control*): Ihre Abundanz wird durch ihre Ressourcen bestimmt. Bei diesen drei Ebenen sind die P anzen ebenfalls einer Bottom-up-Kontrolle unterworfen, da die Top-down-Kontrolle durch die Auswirkungen der Prädatoren auf die Herbivoren abgeschwächt wird. In einer trophischen Kaskade alternieren also Top-down- und Bottom-up-Kontrolle von einer trophischen Ebene zur nächsten. Aber gesetzt den Fall, wir starteten am anderen Ende der Nahrungskette mit der Annahme, die P anzen unterlägen einer Bottom-up-Kontrolle durch Konkurrenz um ihre Ressourcen, dann ist es dennoch möglich, dass die Herbivoren durch die Konkurrenz um die P anzen – ihre Ressource – begrenzt sind und die Prädatoren durch die Konkurrenz um die Herbivoren. In diesem Szenario unterliegen alle trophischen Ebenen der Bottom-up-Kontrolle, weil die Ressource jeweils die Abundanz des Konsumenten reguliert, nicht aber der Konsument die Abundanz der Ressource.

Natürlich wird es zwangsläu g häu g der Fall sein, dass Top-down- und Bottom-up-Effekte in Kombination au reten. Ein Beispiel dafür haben wir bereits in Abb. 9.22 gesehen. Die Top-down-E ekte der schfressenden Barsche auf das Phytoplankton traten nur dann zutage, wenn das Phytoplankton – bottom-up – mit ausreichend Nährsto en versorgt wurde. Nichtsdestotrotz nden sich auch Beispiele dafür, dass eine Bottom-up-Kontrolle neben der beschriebenen trophischen Kaskade statt ndet. Bei einer Untersuchung an dem Korbblütler *Chromolaena pungens* in Brasilien wurde dieser perennierende Strauch auf unterschiedliche Weise zurückgeschnitten: Entweder wurden etwa 50 % der Blätter entfernt oder die P anze wurde an der Basis abgeschnitten und konnte dann wieder nachwachsen. Nach einem Beschnitt wachsen diese P anzen in der Regel rasch nach und bilden nährsto reiche Blätter mit schwacher Abwehr. Diese P anzen wurden dann mit unbeschnittenen Kontrollp anzen verglichen, und zwar bezüglich der Eigenscha en der jeweiligen P anzen sowie im Hinblick auf die Herbivoren

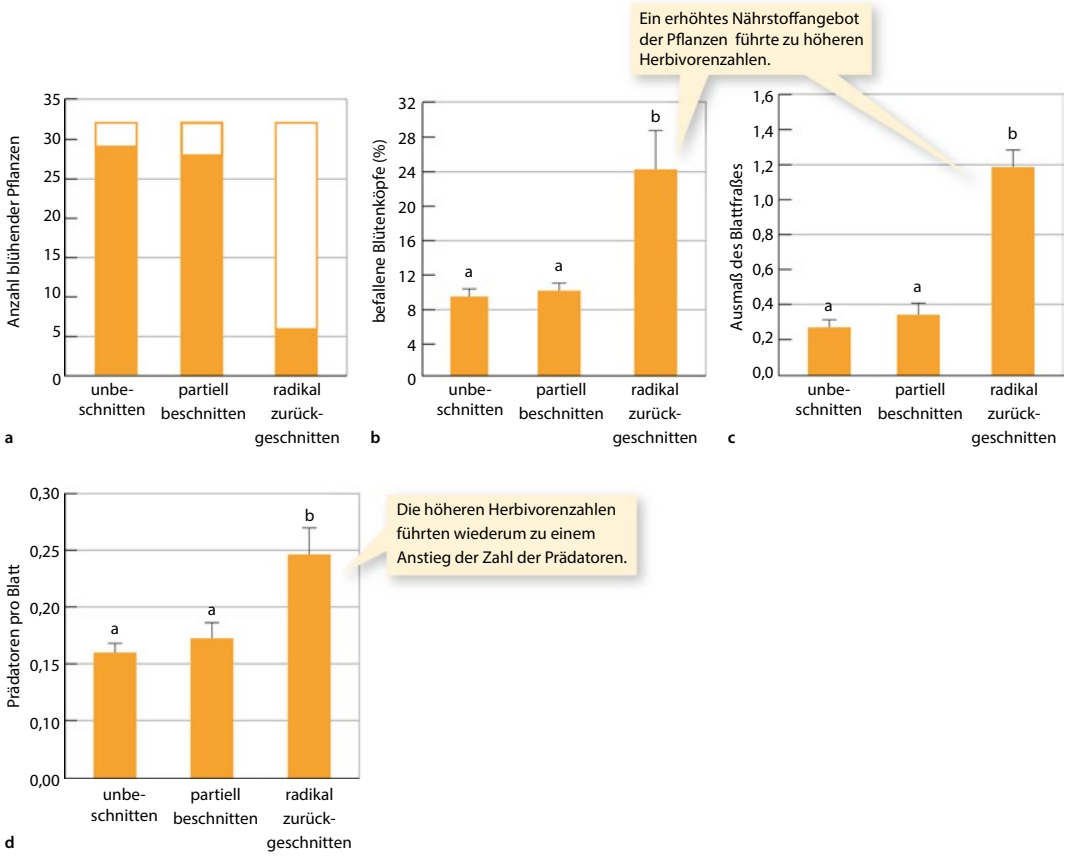


Abb. 9.23 Bottom-up-Reaktionen von Pflanzen, Herbivoren und Prädatoren an dem Korbblütler *Chromolaena pungens* nach partiellem Beschnitt oder radikalem Rückschnitt und Nachwachsen der Pflanzen verglichen mit unbeschnittenen Kontrollpflanzen. **a** Anteil der Pflanzen, die zur Blüte kamen (von insgesamt 32 Pflanzen). **b** Anteil der Blütenköpfe, die von Samenfressern befallen waren. **c** Mittleres Ausmaß des Blattfraßes, eingeteilt in sechs Klassen von 0 (0 % gefressen) bis 5 (76–99 % gefressen). **d** Mittlere Zahl der Prädatoren pro Blatt. Standardfehler sind angegeben. Verschiedene Buchstaben über den Balken kennzeichnen signifikante Unterschiede (nach Kersch-Becker und Lewinsohn 2012)

und die Prädatoren der beiden darüberliegenden trophischen Ebenen. Der partielle Beschnitt wirkte sich nur geringfügig aus, die stark zurückgeschnittenen P anzen wuchsen jedoch schneller, bildeten größere Blätter und gelangten mit sehr viel geringerer Wahrscheinlichkeit zur Blüte (Abb. 9.23a). Das führte dazu, dass mehr Samenfresser über die Blütenköpfe der beschnittenen P anzen her elen und auch eine größere Menge an Blättern konsumiert wurde (Abb. 9.23b, c). Diese erhöhte Verfügbarkeit von Nahrung führte wiederum zu einer viel größeren Zahl von Prädatoren auf den beschnittenen P anzen (Abb. 9.23d).

Warum ist die Welt grün?

Es gibt folglich sowohl Beispiele für Top-down- als auch für Bottom-up-Kontrolle. Aber dennoch stellt sich die Frage: Dominiert in Nahrungsnetzen oder bestimmten Typen von Nahrungsnetzen die eine oder die andere Form der Kontrolle? Die weitreichende Relevanz der Top-down-Kontrolle wurde erstmals in einer berühmten Arbeit von Hairston et al. (1960) hervorgehoben, in der sie die Frage stellten: Warum ist die Welt grün? Die Autoren kamen letztlich zu dem Schluss, die Welt sei grün, weil eine Top-down-Kontrolle dominiert: Die Biomasse der grünen Pflanzen würde deshalb anwachsen, weil Prädatoren die Herbivoren in Schach halten. Vor allem Murdoch (1966) hat diese Vorstellung infrage gestellt. Seine Argumentation, von Pimm (1991) mit

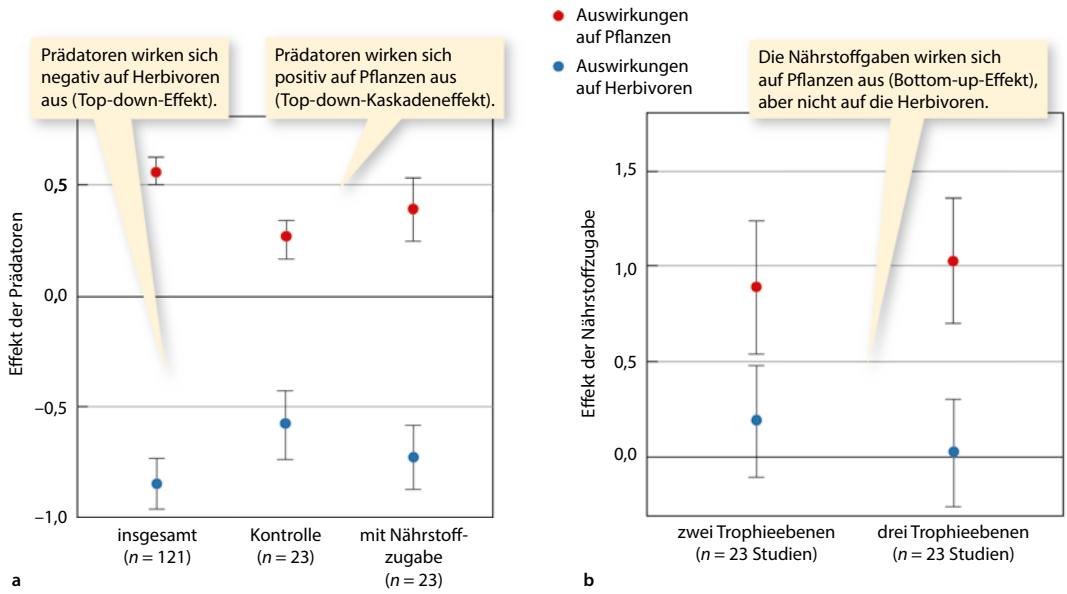


Abb. 9.24 Ergebnisse einer Metaanalyse von Untersuchungen zur Top-down- bzw. Bottom-up-Kontrolle von Lebensgemeinschaften. **a** Auswirkungen manipulativer Eingriffen auf Prädatorenebene in 121 Studien an terrestrischen, limnischen und marinen Lebensgemeinschaften – zum einen insgesamt gesehen, zum anderen nur für die Studien, bei denen neben den Eingriffen auf Prädatorenebene auch zusätzlich noch Nährstoffe zugeführt wurden (also ein Vergleich zwischen Kontrolle durch Prädatoren und Nährstoffgaben). Der Effekt der Prädatoren ist berechnet als Logarithmus des Biomasseverhältnisses mit oder ohne Prädatoren. **b** Auswirkungen von Nährstoffzugaben in An- und Abwesenheit von Prädatoren in den 23 Untersuchungen, bei denen mit Nährstoffen experimentiert wurde. Der Effekt der Nährstoffgaben ist berechnet als Logarithmus des Biomasseverhältnisses mit und ohne Nährstoffzufuhr. In beiden Fällen steht null für keinen Effekt. Standardfehler sind angegeben (nach Borer et al. 2006)

9

den Worten „die Welt ist stachelig und übelschmeckend" beschrieben, lautete: Angenommen, die Welt sei tatsächlich grün, so ließe sich daraus noch lange nicht schließen, dass die Herbivoren daraus kein Kapital schlagen könnten, weil sie von ihren Prädatoren, also top-down, daran gehindert würden. Viele P anzen haben physikalische oder chemische Abwehrmechanismen entwickelt, die den Herbivoren das Leben schwer machen. Daher entsteht zwischen den Herbivoren eine erbitterte Konkurrenz um die begrenzte Menge an genießbarem, ungeschütztem P anzenmaterial, und ihre Prädatoren konkurrieren wiederum um die knappen Herbivoren. Eine von unten her, also bottom-up, kontrollierte Welt könnte durchaus ebenfalls grün sein.

Verständlicherweise ist es reizvoll, allgemeingültige Regeln zu nden. Es bleibt aber eine Herausforderung für die Zukun , herauszu nden, ob in bestimmten Typen von Lebensgemeinscha en eine Top-down- oder eine Bottom-up-Kontrolle vorherrscht. Wahrscheinlich spielen in vielen Lebensgemeinschaften beide Kräfte eine Rolle. Trotzdem wurden an der großen Zahl von Untersuchungen einer möglichen Top-down- oder Bottom-up-Kontrolle mehrere **Metaanalysen** durchgeführt – darunter versteht man statistische Analysen einer großen Zahl von Datensätzen aus Einzelanalysen mit dem Ziel, dabei übereinstimmende Trends festzustellen. Die Ergebnisse einer dieser Metaanalysen sind in Abb. 9.24 dargestellt. In Untersuchungen, bei denen experimentelle Eingri e auf der Prädatorenebene vorgenommen werden, ergeben sich stets signi kant negative Auswirkungen der Prädatoren auf die Herbivoren sowie ein etwas weniger deutlicher, aber dennoch signi kant positiver Top-down-Kaskadene ekt der Prädatoren auf die P anzen (Abb. 9.24a). Dagegen zeigen sich bei Experimenten mit Nährstoffgaben zwar stets signifikant positive Bottom-up-E ekte auf die P anzen selbst, aber insgesamt keine Hinweise darauf, dass

Exkurs 9.4 Quantitative Aspekte

Was verstehen wir unter Stabilität

Um definieren zu können, was wir unter Stabilität verstehen, sollten wir zunächst zwei wichtige Kriterien dafür erläutern. Als Erstes sollten wir eine Unterscheidung zwischen der **Elastizität** oder **Resilienz** (engl. *resilience*) und der **Widerstandsfähigkeit** oder **Resistenz** (engl. *resistance*) einer Lebensgemeinschaft treffen. Eine elastische Lebensgemeinschaft kehrt nach einer strukturellen Veränderung rasch wieder in annähernd ihren ursprünglichen Zustand zurück. Bei einer widerstandsfähigen Lebensgemeinschaft treten dagegen infolge einer Störung kaum strukturelle Veränderungen auf.
Als Zweites müssen wir zwischen fragiler und robuster Stabilität unterscheiden. Eine Lebensgemeinschaft weist nur eine **fragile Stabilität** (engl. *fragile stability*) auf, wenn sie bei kleinen Störungen im Grunde unverändert bleibt, sich aber bei einer größeren Störung völlig verändert. Bleibt eine Lebensgemeinschaft hingegen auch bei einer weit stärkeren Störung annähernd unverändert, so ist sie durch eine dynamische, **robuste Stabilität** (engl. *robust stability*) gekennzeichnet.
Diese Unterscheidungen lassen sich durch Analogien veranschaulichen:

- eine Billardkugel, die vorsichtig auf der Spitze eines Billardqueues balanciert wird
- die gleiche Kugel auf dem Tisch liegend
- die gleiche Kugel eingebettet in ihrer Ecktasche

Die Kugel auf dem Queue ist in engem Sinn insofern stabil, als sie dort liegen bleiben wird, solange sie nicht gestört wird. Aber ihre Stabilität ist fragil und sowohl ihre Widerstandsfähigkeit als auch ihre Elastizität sind gering. Schon bei der leichtesten Berührung wird die Kugel herunterfallen und sich weit von ihrem vorherigen Zustand entfernen (geringe Widerstandsfähigkeit) und auch nicht die geringste Tendenz zeigen, in ihrer vorherige Position zurückzukehren (geringe Elastizität). Liegt die gleiche Kugel auf dem Tisch, ist ihre Elastizität ähnlich gering: Sie zeigt keine Tendenz, nach einer Störung genau an ihre vorherige Position zurückzukehren (vorausgesetzt, der Tisch ist eben). Ihre Widerstandsfähigkeit ist jedoch wesentlich größer: Durch einen Stoß wird sie nur relativ wenig bewegt. Auch ist ihre Stabilität relativ robust. Sie bleibt „eine Kugel auf einem Tisch", ganz gleich, in welcher Weise und wie stark sie mit dem Queue angestoßen wird.
Die Kugel in der Tasche schließlich zeichnet sich nicht nur durch Widerstandsfähigkeit, sondern auch Elastizität aus: Sie bewegt sich nur wenig und kehrt wieder in ihre Position zurück. Ihre Stabilität ist hochgradig robust: Sie wird bleiben, wo sie ist, solange man sie nicht mit der Hand aus der Tasche herausholt.

sich dieser E ekt weiter die Nahrungskette hinauf zu den Herbivoren fortsetzt, und zwar ungeachtet dessen, ob auch Prädatoren anwesend sind (◘ Abb. 9.24b). Eine Nährstoffzufuhr von unten wirkt sich zumeist auch nicht abschwächend auf die Top-down-E ekte von manipulativen Eingriffen auf Prädatorenebene aus (◘ Abb. 9.24a). Damit sieht es so aus, dass zwar beide E ekte von Bedeutung sind, dass sich aber die Top-down-E ekte im System insgesamt stärker bemerkbar machen als die Bottom-up-E ekte.

Die Stabilität von Populationen und Lebensgemeinschaften und die Struktur von Nahrungsnetzen

Gibt es unter all den vorstellbaren Nahrungsnetzen in der Natur möglicherweise spezielle Typen, die sich immer wieder beobachten lassen? Ist die Struktur mancher Nahrungsnetze stabiler als die anderer? Beobachten wir spezielle Typen von Nahrungsnetzen, weil diese stabil sind (und daher dauerhaft bestehen)? Sind Populationen, wenn sie in bestimmte Nahrungsnetze eingebunden sind, selbst stabiler als in anderen Nahrungsnetzen? Dies alles sind für die Praxis bedeutende Fragen. Antworten auf diese Fragen benötigen wir, wenn wir herausnden möchten, ob manche Lebensgemeinscha en fragiler und daher schutzbedür iger sind als andere; oder wenn wir wissen möchten, ob es gewisse Strukturen in der Natur gibt, nach denen wir uns richten sollten, wenn wir selbst Lebensgemeinschaften gestalten; oder wenn wir abschätzen möchten, ob restaurierte, also wiederhergestellte Lebensgemeinscha en dauerha aufrechterhalten bleiben. Bevor wir uns der Beantwortung dieser Fragen zuwenden, müssen wir jedoch kurz auf einige unterschiedliche Bedeutungen und Aspekte des Wortes „stabil" eingehen (▶ Exkurs 9.4).

Schlüsselarten

Ganz gleich, in welcher Bedeutung wir den Begri verwenden, bedeutet Stabilität stets Stabilität angesichts von Störungen oder Perturbationen. In der Praxis äußern sich die meisten Störungen als Verlust von einer oder mehreren Populationen aus einer Lebensgemeinscha . Welche weitergehenden Folgen hat ein solcher Verlust? Wie nachdrücklich wirken sich die Folgen des Verlusts dieser Population(en) auf die übrige Lebensgemeinscha aus? Hier kommt der Begri der **Schlüsselarten** (engl. *keystone species*) ins Spiel. Manche Arten sind über ihre Interaktionen enger und fester in die Struktur eines Nahrungsnetzes eingewoben als andere. Entfernt man eine solche Schlüsselart, dann führt dies zum Aussterben oder zu erheblichen Veränderungen der Abundanz mehrerer anderer Spezies, sodass die Lebensgemeinscha in der Folge eine ganz andere Artenzusammensetzung aufweist. Dazu gibt es eine Analogie aus dem Bauwesen: Hier ist der Schlussstein (engl. *keystone*) der keilförmige Stein am höchsten Punkt eines Rundbogens, der alle anderen Teile zusammenhält. Entfernt man den Schlussstein aus einem solchen Bogen, bricht die gesamte Struktur zusammen – ähnlich ist es bei den Schlüsselarten und der Lebensgemeinscha .

Wir können eine Schlüsselart aber auch noch präziser de nieren: als Art, die im Verhältnis zu ihrer Abundanz einen unverhältnismäßig großen Ein uss auf die Zusammensetzung der Lebensgemeinscha hat (Power et al. 1996). Diese Definition hat den Vorteil, dass sie eher triviale Beispiele von Vornherein ausschließt, insbesondere Arten aus unteren trophischen Ebenen, die die Lebensgrundlage für zahllose andere Arten bilden, wie etwa Korallen oder Eichen in einem Eichenwald.

Ursprünglich wurde der Begriff Schlüsselarten nur auf Prädatoren angewendet, inzwischen ist jedoch weithin anerkannt, dass Schlüsselarten auf allen trophischen Ebenen vorkommen können. Ein Beispiel hierfür bildet die Kleine Schneegans (*Chen caerulescens caerulescens*), ein Herbivore, der in großen Kolonien im Marschland an der Westküste der Hudson Bay in Kanada brütet. An ihren Brutplätzen graben die adulten Gänse im Frühjahr, bevor das oberirdische P anzenwachstum beginnt, in trockenen Bereichen nach Wurzeln und in feuchten nach Rhizomen. Durch diese Aktivitäten scha en sie 1–5 Quadratkilometer große Frei ächen, an denen der tor ge Boden zutage tritt. Diese Frei ächen können nur von wenigen Pionierp anzen besiedelt werden und der Wiederbewuchs geht sehr langsam vonstatten. Darüber hinaus haben sich auf Flächen, die im Sommer intensiv von den Gänsen beweidet werden, Rasen aus *Carex*- und *Puccinellia*-Arten (Seggen und Salzschwaden) entwickelt. Insgesamt gesehen ist eine hohe Dichte von Gänsen hier eine wesentliche Voraussetzung, um die Artenzusammensetzung der Vegetation und oberirdische Biomasseproduktion aufrechtzuerhalten (Kerbes et al. 1990). Die Kleine Schneegans ist somit eine Schlüsselart – die gesamte Struktur und Zusammensetzung dieser Lebensgemeinscha en werden in ihrer Anwesenheit drastisch verändert.

Komplexität führt zu Stabilität? Was Modelle nahelegen

Eine Schlüsselart kann entscheidend für die Stabilität einer Lebensgemeinscha sein, aber gibt es auch Merkmale einer Lebensgemeinscha insgesamt, die für Stabilität sorgen? Lange Zeit hielt sich die gängige, o enbar weitgehend auf logische Schlussfolgerung zurückgehende Meinung, dass sich durch höhere Komplexität einer Lebensgemeinscha deren Stabilität erhöhe (MacArthur 1955, Elton 1958). So ging man beispielsweise davon aus, es gäbe in komplexeren Lebensgemeinscha en mit mehr Arten und mehr Wechselbeziehungen auch mehr mögliche Wege für den Energie uss durch die Gemeinscha . Folglich würde bei einer Störung der Lebensgemeinscha – einer Dichteänderung bei einer der Arten – nur ein kleiner Teil des Energie usses betro en sein und sich nur geringfügig auf die Dichte anderer Spezies auswirken: Die komplexe Lebensgemeinscha wäre widerstandsfähig gegenüber Veränderungen (s. ▶ Exkurs 9.4). Als Ökologen jedoch ihre scheinbar logischen Argumente in mathematische Modelle für Nahrungsnetze umsetzen wollten, zeigte sich, dass die gängige Meinung keinesfalls immer Unterstützung fand (May 1981, Tilman 1999). Die Schlussfolgerungen unterscheiden sich abhängig davon, ob wir unser Augenmerk auf einzelne Populationen innerhalb einer Lebensgemeinscha legen oder auf die Gesamteigenscha en der Biozönose wie ihre Biomasse oder Produktivität.

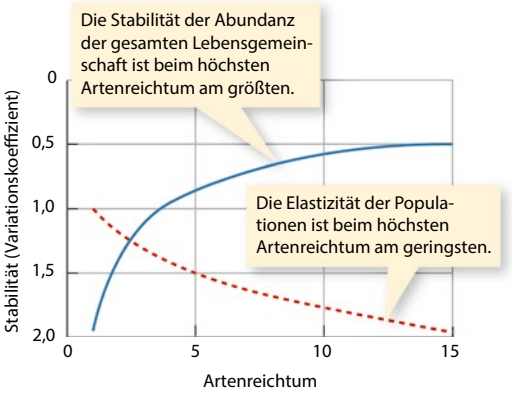


Abb. 9.25 Ein Beispiel für die Auswirkungen des Artenreichtums (der Anzahl der Arten) auf die Stabilität der Populationsgröße und der Abundanz der gesamten Lebensgemeinschaft in Modellen von Biozönosen. Die Stabilität wurde gemessen als zeitliche Variabilität (Variationskoeffizient; engl. *coefficient of variation*, CV). Hohe Werte für den CV entsprechen einem geringen Maß an Stabilität (nach Cottingham et al. 2001)

Kurz gesagt lassen sich die Modelle für Nahrungsnetze durch eine oder mehrere der folgenden Eigenscha en charakterisieren: (i) durch die Zahl der Arten, die sie umfassen, (ii) durch den **Verknüpfungs-** oder **Verflechtungsgrad** (engl. *connectance*) des Netzes, also den Anteil aller möglichen Artenpaare, die direkt miteinander interagieren, sowie (iii) durch die durchschnittliche Stärke der Wechselwirkungen innerhalb der Artenpaare. Auf der Ebene einzelner Populationen legten die Modelle insgesamt gesehen nahe, dass eine Zunahme der Artenzahl, des Verknüpfungsgrads und der Stärke der Wechselwirkungen – jeweils gleichbedeutend mit einem Anstieg der Komplexität – alle tendenziell zu einer Abnahme der Elastizität einzelner Populationen innerhalb der Lebensgemeinscha führen, also ihrer Tendenz, nach einer Störung wieder zum ursprünglichen Zustand zurückzukehren (Abb. 9.25). Wenn die Modelle überhaupt auf etwas hindeuten, dann darauf, dass die Komplexität einer Lebensgemeinscha zur Instabilität von Populationen führt.

Demgegenüber sind die Auswirkungen der Komplexität, speziell des Artenreichtums, auf die Stabilität von Gesamteigenschaften modellierter Lebensgemeinschaften konsistenter. Im Großen und Ganzen sind die Dynamiken dieser Gesamteigenschaften in artenreicheren Lebensgemeinscha en stabiler (Abb. 9.25). Das liegt zu einem großen Teil daran, dass es, solange Fluktuationen in einzelnen Populationen nicht perfekt synchronisiert sind, zwangsläu g einen E ekt der statistischen Mittelwertbildung gibt, wenn Populationen zusammengerechnet werden: Wenn eine zunimmt, nimmt die andere ab. Und dieser E ekt verstärkt sich tendenziell mit steigendem „Reichtum", also steigender Anzahl der Populationen.

Allerdings könnte unsere vorherrschende Ansicht über den Ein uss der gesamten Komplexität, der durchschnittlichen Stärke der Wechselwirkung usw. auf die Stabilität selbst irreführend sein. Modelle legen nahe, dass die Verteilung von Komplexität und Stärke der Wechselwirkungen innerhalb eines Nahrungsnetzes entscheidend für seine Stabilität sein könnte. Beispielsweise lassen sich überzeugende Argumente dafür nden, wie wichtig die **Kompartimentierung** (engl. *compartmentalization*) eines Nahrungsnetzes ist, also die Tendenz, dass Arten bestimmter Artengruppen untereinander stärker und häu ger interagieren als mit anderen Spezies der Lebensgemeinscha (Abb. 9.26a). Den Ergebnissen von Modellen zufolge zeichnen sich stärker kompartimentierte Nahrungsnetze durch eine höhere Elastizität gegenüber Störungen (wie dem Entfernen einer Art) aus. Tatsächlich ist der Beitrag der Kompartimentierung zu dieser Stabilität größer, je stärker kompartimentiert das Nahrungsnetz ist (Abb. 9.26b). Das ist deswegen der Fall, weil in der Folge die meisten Aussterbefälle im gleichen Kompartiment (bzw. der gleichen Artengruppe) au reten wie die vorausgegangene Störung und nicht gleichmäßig über das gesamte Netz verteilt (Abb. 9.26c).

Komplexität und Stabilität in der Praxis

Welche Belege liegen uns aus realen Lebensgemeinscha en vor? Die Vorhersage, dass Populationen in artenreicheren Lebensgemeinscha en bei Störungen weniger stabil sind, wurde von Tilman (1996) überprü . Er führte dazu Daten für 39 häu ge P anzenarten von 207 Graslandstandorten in der Cedar Creek Natural History Area im US-Bundesstaat Minnesota zusammen, die über einen Zeitraum von elf Jahren gesammelt worden waren. Wie er herausfand, stieg mit dem Artenreichtum der Standorte die Variabilität

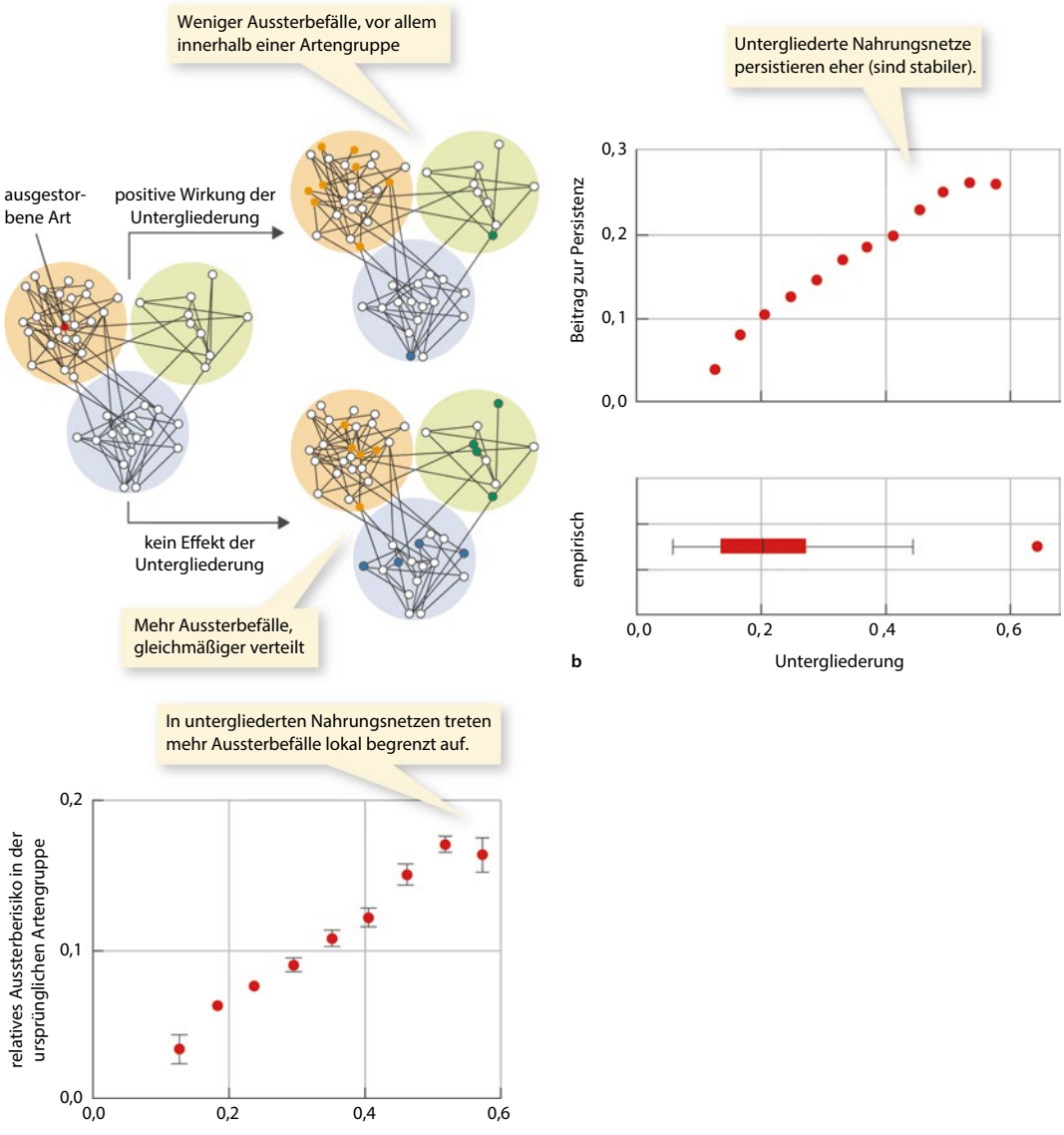


Abb. 9.26 **a** Potenzielle Auswirkungen der Kompartimentierung auf das Schicksal eines Nahrungsnetzes nach anfänglichem Aussterben einer einzelnen Art (roter Punkt). Die nachfolgenden Aussterbefälle sind ebenfalls in kräftigen Farben dargestellt. Wenn die Arten in einem solchen Nahrungsnetz eher zufällig miteinander verknüpft sind, gibt es keine Kompartimentierung (sie ist gleich null). Diese erhöht sich, je mehr Verknüpfungen nur innerhalb einer Artengruppe (eines Kompartiments) auftreten. „Persistenz" beschreibt den am Ende der Modellsimulation noch verbliebenen Anteil der ursprünglich vorhandenen Arten. **b** Oben: Beitrag der Kompartimentierung zur Persistenz der Arten in modellierten Nahrungsnetzen mit unterschiedlichem Kompartimentierungs- und Verknüpfungsgrad nach Entfernen einer Art. Der Beitrag wurde geschätzt anhand des Anteils der Persistenz ohne Berücksichtigung des Verknüpfungsgrads und der „grundlegenden" Persistenz. Unten: Box-Whisker-Plot für die geschätzte Kompartimentierung von 15 empirischen Nahrungsnetzen. Die Mittellinie ist der Median, die Box umfasst das erste bis dritte Quartil. Die Antennen umfassen das 1,5-Fache des Interquartilabstands, der Punkt ist ein Ausreißer. **c** Auswirkungen der Kompartimentierung auf das relative Aussterberisiko innerhalb der gleichen Artengruppe (des gleichen Kompartiments), in der zuerst eine Art ausstarb. Werte größer als null bedeuten, dass das Aussterben innerhalb des gleichen Kompartiments wahrscheinlicher ist. Die Balken geben Standardfehler an (nach Stouffer und Bascompte 2011)

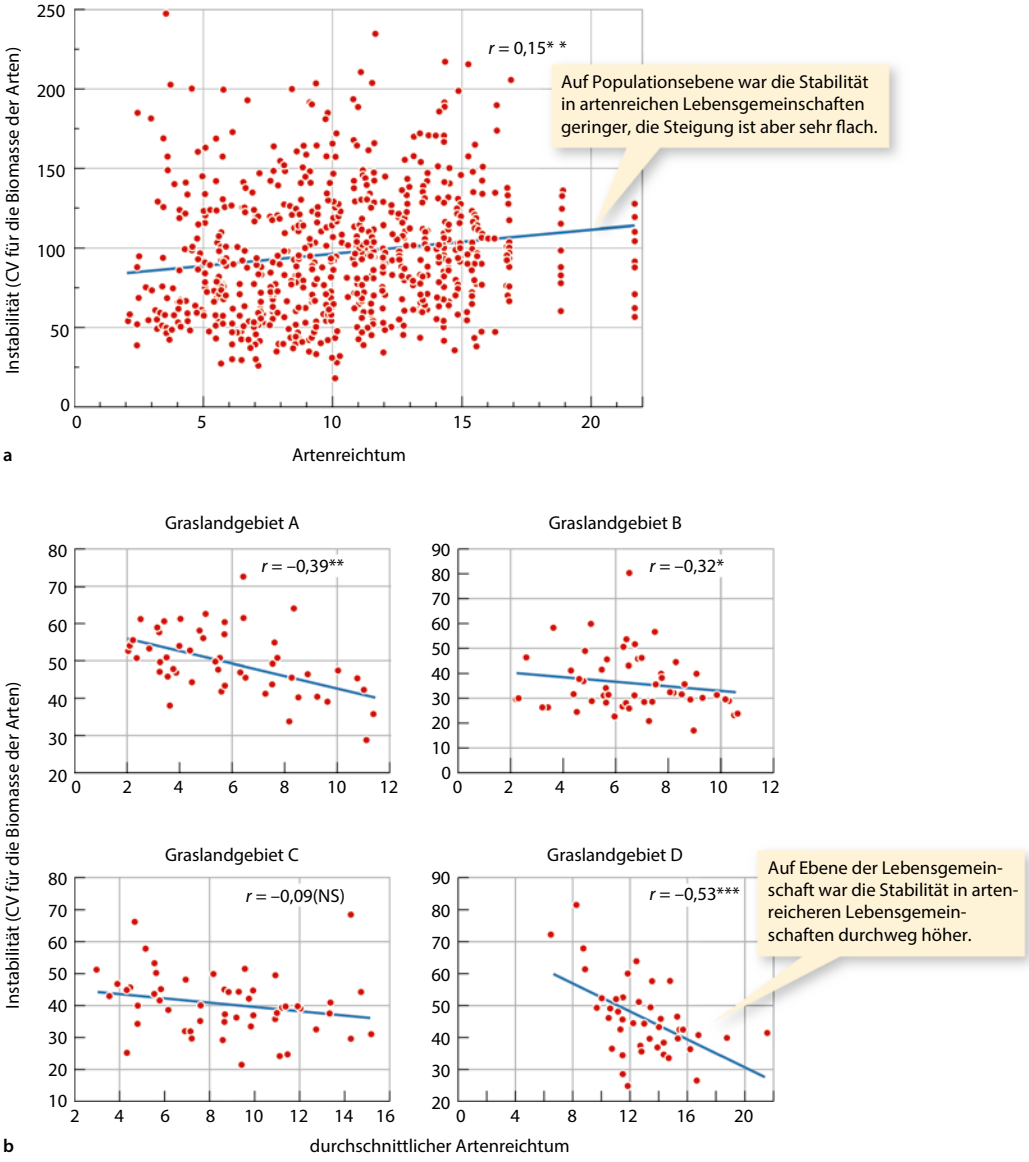


Abb. 9.27 **a** Variationskoeffizient (CV) der Populationsbiomasse von 39 Pflanzenarten von Standorten in vier Graslandgebieten in Minnesota, USA, über einen Zeitraum von elf Jahren (1984–1994), aufgetragen gegen den Artenreichtum auf diesen Flächen. **b** Der CV für die Biomasse der Lebensgemeinschaft auf jeder Untersuchungsfläche, aufgetragen gegen den Artenreichtum in jedem der vier Graslandgebiete (A–D). In beiden Fällen sind die Regressionsgerade und die Korrelationskoeffizienten angegeben (*$p < 0{,}05$; **$p < 0{,}01$; ***$p < 0{,}001$) (nach Tilman 1996)

der Biomasse einzelner Arten signi kant, aber nur sehr schwach an (Abb. 9.27a). Genau wie die theoretischen Untersuchungen deutet also auch diese empirische Studie darauf hin, dass in komplexeren Lebensgemeinscha en die Stabilität von Populationen abnimmt bzw. die Variabilität zunimmt, aber der E ekt scheint nur schwach und nicht konsistent zu sein.

Wenn wir die Ebene der gesamten Lebensgemeinschaft betrachten, stellen wir fest, dass die Belege weitgehend konsistent die Vorhersage stützen, dass ein höherer Artenreichtum in einer Lebensgemeinscha die Stabilität erhöht und die Variabilität verringert. So zeigte sich in Tilmans Untersuchung der Graslandstandorte in Minnesota im Gegensatz

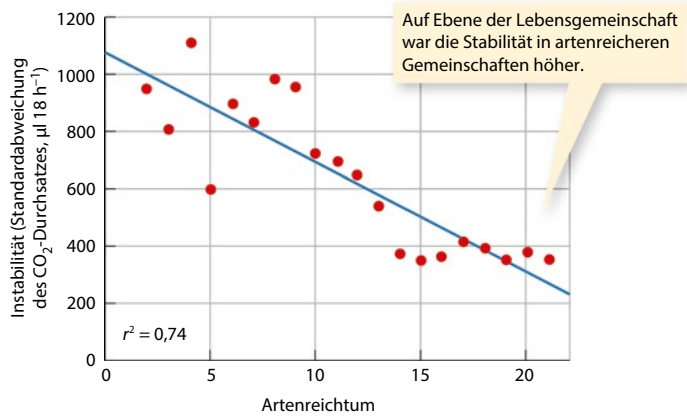


Abb. 9.28 Die Variabilität der Produktivität auf Ebene der Lebensgemeinschaft (Standardabweichung des Kohlendioxiddurchsatzes) ging in aquatischen Lebensgemeinschaften von Mikroorganismen über einen Beobachtungszeitraum von sechs Wochen mit zunehmendem Artenreichtum zurück (nach McGrady-Steed et al. 1997)

9

zu dem schwach negativen E ekt auf Populationsebene ein stark positiver E ekt des Artenreichtums auf die Stabilität der Biomasse der Lebensgemeinscha (Abb. 9.27b). Ebenso ergab sich bei einer experimentellen Manipulation des Artenreichtums von Lebensgemeinschaften aquatischer Mikroorganismen (Produzenten, Bakterivoren, Prädatoren), dass die Variabilität in einem anderen Faktor auf Ebene der Lebensgemeinscha , dem Durchsatz von Kohlendioxid (ein Maß für die Atmungsaktivität der Lebensgemeinscha), mit zunehmendem Artenreichtum ebenfalls zurückging (McGrady-Steed et al. (1997; Abb. 9.28).

Der Teufel steckt im Detail

Andererseits fanden Wardle et al. (2000) in einer experimentellen Untersuchung an kleinen Graslandgemeinschaften, bei denen sie als Störung eine künstliche Trockenheit induzierten, dass die detaillierte Zusammensetzung einen wesentlich höheren Vorhersagewert für die Stabilität hat als der Gesamtartenreichtum. Tatsächlich beruht das gesamte Konzept der Schlüsselarten (s. oben) auf der Erkenntnis, dass die Auswirkungen einer Störung auf die Struktur oder Funktion einer Lebensgemeinscha wahrscheinlich sehr stark von der genauen Natur dieser Störung abhängen sowie ganz besonders davon, welche Arten dadurch verloren gehen.

Dass feine Details von größerer Bedeutung sind als der Gesamtdurchschnitt, wiederholt sich auch im Fall der Kompartimentierung. Reale Nahrungsnetze sind sicherlich stärker kompartimentiert als zu erwarten, wenn man einfach zufällige Verbindungen zwischen Arten herstellt, die alle gleich miteinander verknüpft werden können (Abb. 9.26b). Es scheint allerdings, als würde die Kompartimentierung selbst auf natürliche Weise entstehen, quasi zwangsläu g. So konnte man bei einer Analyse eines marinen Nahrungsnetzes in der Karibik 3313 trophische Wechselwirkungen zwischen 249 Arten feststellen, das Nahrungsnetz erstreckte sich von der Wasserober äche bis in eine Tiefe von 100 m. Es macht jedoch den Anschein, dass die Unterteilung in die verknüp en Artengruppen bzw. Kompartimente des Netzes aufgrund verschiedener Umstände zustande kommt: etwa, weil die Mitglieder verschiedener Artengruppen einfach in unterschiedlichen Habitaten vorkommen (zum Beispiel küstennah oder küstenfern, Abb. 9.29a), weil jede Art aufgrund morphologischer Einschränkungen nur Beuteorganismen einer bestimmten Größenordnung fressen kann (Abb. 9.29b) oder weil die Kombinationen trophischer Ebenen, auf denen die jeweiligen Arten vorkommen, diese enger mit anderen Spezies in Verbindung bringen, welche ähnliche Ebenen einnehmen (Abb. 9.29c).

Die Fakten, dass reale Nahrungsnetze kompartimentiert sind und dass diese Kompartimentierung

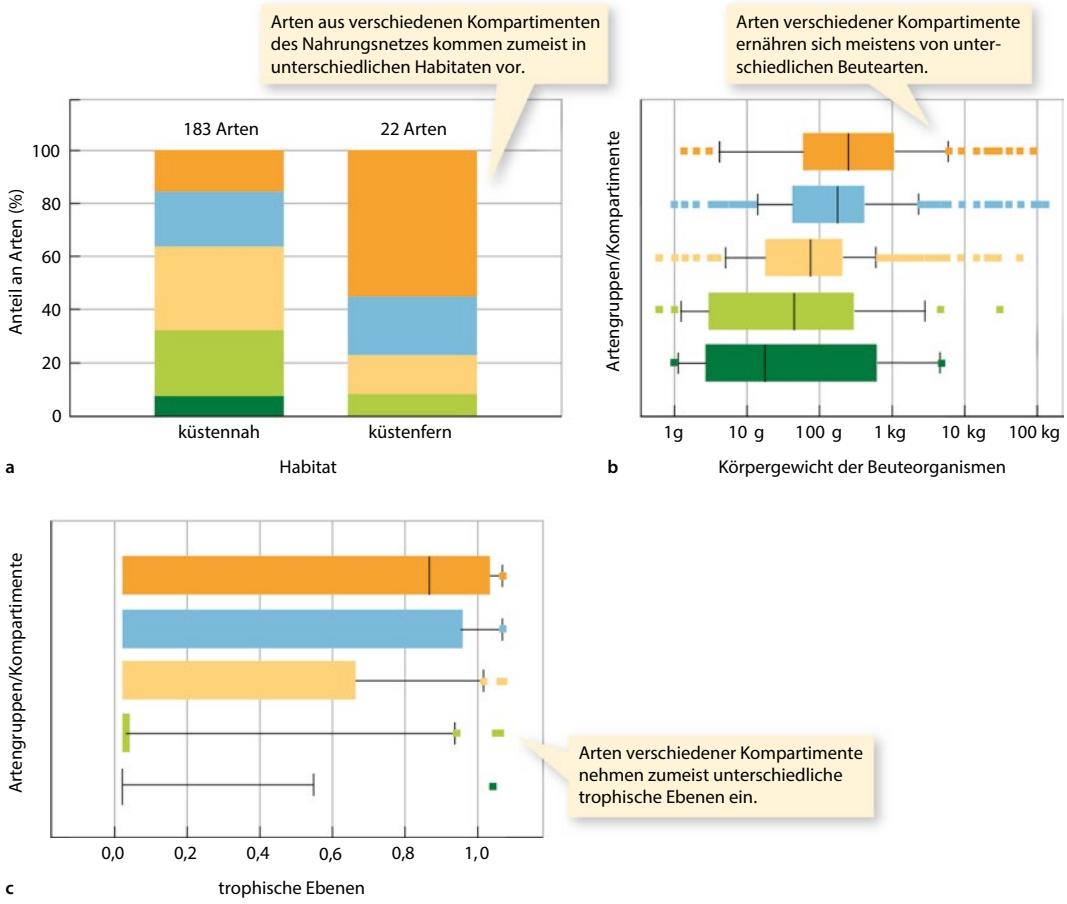


Abb. 9.29 **a** Die Verteilung der Arten auf verschiedene Artengruppen oder Kompartimente eines Nahrungsnetzes in der Karibik (kenntlich an den unterschiedlichen Farben) in zwei bedeutenden Habitattypen im Vergleich. **b** Box-Whisker-Plots der von den Arten der verschiedenen Kompartimente konsumierten Beuteorganismen. Die Mittellinie entspricht dem Median, die Kästen umfassen das erste bis dritte Quartil, die Antennen umfassen das zehnte bis 90. Perzentil, die Punkte geben Ausreißer an. **c** Die trophischen Ebenen von Fischarten des Nahrungsnetzes, aufgeteilt nach verschiedenen Artengruppen von 0 (fressen keine Fische) bis 1 (Spitzenprädatoren; werden von keinen anderen Fischen gefressen). Dazwischen rangieren Fischarten, die sowohl Prädatoren als auch Beute sind (nach Rezende et al. 2009)

förderlich für die Stabilität ist, implizieren aber nicht, dass Nahrungsnetze kompartimentiert sind, *weil* dies Stabilität verleiht. Es hil vielmehr zu erklären, warum wir in der Natur häu g komplexe Nahrungsnetze beobachten können, obwohl eine solche Komplexität bekanntlich tendenziell zu Instabilität führen kann. Zumindest einer der Gründe dafür ist, dass sie kompartimentiert sind.

Selbst wenn Komplexität und Instabilität in Modellen miteinander korreliert sind, bedeutet dies nicht unbedingt, dass wir auch in realen Lebensgemeinschaften einen Zusammenhang zwischen Komplexität und Instabilität erwarten sollten. In einem stabilen, vorhersagbaren Lebensraum kann vielleicht auch eine dynamisch fragile Lebensgemeinscha trotzdem dauerha Bestand haben. Dagegen wird in einer variablen, unvorhersehbaren Umwelt auf Dauer nur eine dynamisch robuste Lebensgemeinscha bestehen können. Also können wir vermutlich Folgendes erwarten: (i) komplexe und relativ fragile Lebensgemeinscha en in stabilen, vorhersagbaren Umwelten sowie einfache, robuste Lebensgemeinschaften in variablen, unvorhersehbaren Umwelten und (ii) ungefähr die gleiche beobachtbare

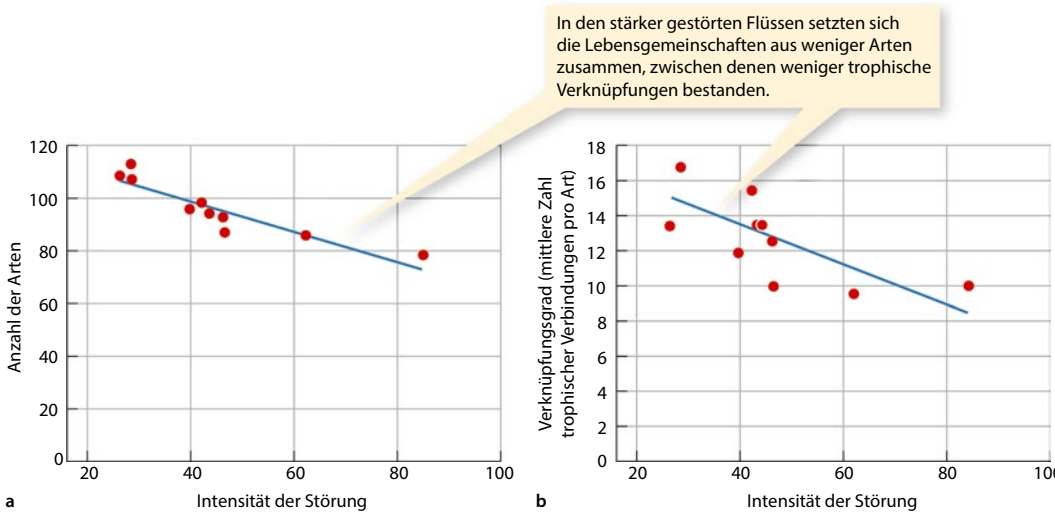


Abb. 9.30 Zusammenhang zwischen der Intensität von Störungen (Prozentsatz normaler Partikel aus dem Flussbett, die in einem definierten Zeitraum transportiert werden) und (**a**) der Artenzahl in der Lebensgemeinschaft sowie (**b**) dem Verknüpfungsgrad zwischen den Arten der Gemeinschaft in neuseeländischen Flüssen (nach Townsend et al. 1998)

9

Stabilität (im Hinblick auf Populations uktuationen usw.) in allen Lebensgemeinscha en, weil diese sowohl von der spezi schen Stabilität der Lebensgemeinscha selbst als auch von der Variabilität der Umwelt abhängt. Im Rahmen einer Untersuchung, die zumindest den ersten der genannten Punkte bestätigt, wurden zehn kleine Flüsse in Neuseeland erforscht, die sich in der Intensität und Häu gkeit strömungsbedingter Störungen in ihrem Flussbett unterschieden (Abb. 9.30). Die Nahrungsnetze in den stärker gestörten, instabilen Flüssen waren durch weniger komplexe Lebensgemeinscha en aus weniger Arten und einer geringen Zahl an trophischen Verknüpfungen untereinander charakterisiert.

Schließlich zieht diese Argumentationsführung bezüglich der wahrscheinlichen Auswirkungen unnatürlicher, anthropogener Störungen auf Lebensgemeinschaften noch eine weitere, sehr bedeutende Konsequenz nach sich. Wir würden vielleicht erwarten, dass sich diese am nachdrücklichsten auf die dynamisch fragilen, komplexen Lebensgemeinscha en in stabilen Umwelten auswirken, für die Störungen relativ ungewöhnlich sind, und dass sie den geringsten Ein uss auf die einfachen, robusten Lebensgemeinscha en in variablen Umwelten haben, die schon zuvor immer wieder Störungen, wenn auch natürlicher Art, ausgesetzt waren. Diese Frage der Bedrohung für die biologische Vielfalt werden wir in ▶ Kap. 13 wieder aufgreifen.

Zusammenfassung

Vielfältige Determinanten der Populationsdynamik

Welche Determinanten die Populationsdynamik selbst einer einzigen Art an einem einzigen Ort bestimmen, können wir nur dann verstehen, wenn wir Kenntnisse über eine Vielzahl von Faktoren haben: über die physikalisch-chemischen Bedingungen, die verfügbaren Ressourcen, den Lebenszyklus des Organismus sowie den Einfluss von Konkurrenten, Prädatoren und Parasiten auf die Geburten- und Sterberate, die Zu- und Abwanderung.

Zur Erklärung der Abundanz von Populationen gibt es gegensätzliche Hypothesen. Auf der einen Seite stellen Wissenschaftler die offensichtliche Stabilität von Populationen heraus und weisen auf die Bedeutung stabilisierender (dichteabhängiger) Faktoren hin.

Andere hingegen berücksichtigen verstärkt Fluktuationen der Dichte und ziehen eher externe (oftmals dichteunabhängige) Faktoren in Betracht, um die Veränderungen zu erklären. Indem wir die Daten von Lebenstafeln einer *k*-Wert-Analyse unterziehen, können wir aufdecken, wodurch die Abundanz determiniert und reguliert wird.

Ausbreitung, Habitatfragmente und die Dynamik von Metapopulationen

Wanderbewegungen können ein entscheidender Faktor für die Determinierung und/oder Regulation der Abundanz sein. Was Populationen betrifft, hat sich in der Denkweise von Ökologen ein radikaler Wandel vollzogen: Sie legen ihr Augenmerk weniger auf Prozesse, die innerhalb von Populationen ablaufen, als vielmehr auf die mosaikartige Verteilung von Teilpopulationen, auf deren Aussterben und die Wiederbesiedlung frei gewordener Habitatfragmente innerhalb einer Metapopulation.

Zeitliche Muster in der Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften

In allen Formen von Lebensgemeinschaften kommt es häufig zu Störungen, durch die Lücken – besiedelbare Habitatfragmente – entstehen. Als gründerkontrolliert bezeichnet man Lebensgemeinschaften, in denen alle Arten ungefähr gleich gut befähigt sind, in entstandene Lücken einzuwandern und sich dort anzusiedeln, und zudem gleich starke Konkurrenten darstellen, die einmal besiedelte Lücken ein Leben lang gegen Zuwanderer verteidigen können. Dagegen sind in dominanzkontrollierten Lebensgemeinschaften einige Arten konkurrenzstärker als andere, sodass ein Erstbesiedler einer frei gewordenen Lücke sich dort nicht unbedingt halten kann.

Das Phänomen der Dominanzkontrolle tritt in vielen Beispielen der Sukzession von Lebensgemeinschaften zutage. Primäre Sukzessionen erfolgen in Habitaten, in denen keine Samen oder Sporen von früheren Besiedlern verblieben sind, jegliche Besiedlung muss also von außen her erfolgen. Zu sekundären Sukzessionen kommt es, wenn existierende Lebensgemeinschaften einer Störung unterworfen waren, aber zumindest einige ihrer Samen usw. an dem Ort verblieben sind. Herauszufinden, wann eine Sukzession ein stabiles Klimaxstadium erreicht hat, kann bisweilen äußerst schwierig sein, da dies mitunter Jahrhunderte dauern kann und in der Zwischenzeit mit einiger Wahrscheinlichkeit weitere Störungen auftreten werden. Wie genau die Besiedlung eines frei gewordenen Habitatfragments abläuft, hängt von seiner Größe und der Lage ab. Viele Lebensgemeinschaften gleichen einem Mosaik aus Habitatfragmenten in unterschiedlichen Sukzessionsstadien.

Nahrungsnetze

Es gibt keine isolierten Beziehungen zwischen Räuber und Beute, Parasit und Wirt oder Weidegänger und Pflanze. All diese Beziehungen sind Bestandteil eines komplexen Nahrungsnetzes, an dem auch andere Prädatoren, Parasiten, Nahrungsquellen und Konkurrenten aus den verschiedenen trophischen Ebenen einer Lebensgemeinschaft beteiligt sind. Zu den am weitesten verbreiteten indirekten Effekten einer Art auf eine andere gehört die trophische Kaskade: Hierbei verringert beispielsweise ein Prädator die Abundanz eines Herbivoren, wodurch wiederum die Abundanz der Pflanzen zunimmt.

Eine Top-down-Kontrolle erfolgt in einem Nahrungsnetz in Situationen, in denen sich Konsumenten aus höheren trophischen Ebenen bestimmend auf strukturelle Eigenschaften wie die Abundanz und die Artenzahl von darunterliegenden Ebenen auswirken. Eine Bottom-up-Kontrolle liegt dagegen vor, wenn eine Lebensgemeinschaft von Faktoren wie dem Nährstoffgehalt oder der Verfügbarkeit von Beuteorganismen abhängt, die von unten her höhere trophische Ebenen beeinflussen.

Die relative Bedeutung dieser Kräfte variiert je nach betrachteter trophischer Ebene und der Zahl der vorhandenen Trophieebenen.
Manche Arten sind fester in das Nahrungsnetz verwoben als andere. Einer Art, deren Entnahme sich auf mindestens eine andere Spezies deutlich auswirkt – indem sie deren Aussterben verursacht oder große Dichteänderungen herbeiführt –, kommt in den Wechselbeziehungen eine Schlüsselfunktion zu. Entfernt man eine solche Schlüsselart, kann dies erhebliche Veränderungen nach sich ziehen, die sich durch das gesamte Nahrungsnetz ausbreiten.
Welcher Zusammenhang zwischen der Komplexität eines Nahrungsnetzes und seiner Stabilität besteht, ist noch nicht ausreichend geklärt. Außerdem sollte man dazu zunächst gewissenhaft den Begriff „Stabilität" definieren. Mathematische und empirische Studien haben übereinstimmend gezeigt, dass die Stabilität von Populationen – wenn überhaupt – mit der Komplexität der Lebensgemeinschaft abnimmt, während die Stabilität der Gesamteigenschaften ganzer Lebensgemeinschaften mit der Komplexität zunimmt, insbesondere mit dem Artenreichtum.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Anhand von Daten aus Erhebungen zur Populationsdichte lassen sich Korrelationen zwischen der Abundanz und äußeren Faktoren wie etwa dem Wetter herstellen. Warum können solche Korrelationen nicht als Nachweis für kausale Zusammenhänge verwendet werden, mit denen sich die Dynamik der Population erklären ließe?
2. Erläutern Sie den Unterschied zwischen der Determinierung und der Regulation der Abundanz einer Population.
3. Was versteht man unter einer Metapopulation und wie unterscheidet sich diese von einer einfachen Population?
4. Definieren Sie Gründer- und Dominanzkontrolle hinsichtlich ihrer Relevanz für die Organisation von Lebensgemeinschaften. Wie würden sich Ihrer Ansicht nach Lebensgemeinschaften in einem Mosaik aus Habitatfragmenten unterscheiden, wenn sie gründer- bzw. dominanzkontrolliert wären?
5. Welche Faktoren sind für Veränderungen der Artenzusammensetzung im Laufe einer Sukzession auf aufgelassenen Ackerflächen verantwortlich?
6. Was versteht man unter Bottom-up- bzw. Top-down-Kontrolle? Wie wird sich die Bedeutung dieser beiden Regulationsmechanismen vermutlich mit der Anzahl der trophischen Ebenen in einer Lebensgemeinschaft ändern?
7. Erörtern Sie, was wir über die Zusammenhänge von Komplexität und Stabilität in Nahrungsnetzen wissen.

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Konstruieren Sie mit Kästchen und Pfeilen ein Flussdiagramm mit einer bestimmten Population als Mittelpunkt und veranschaulichen Sie so das breite Spektrum an biotischen und abiotischen Faktoren, die das Abundanzmuster dieser Population beeinflussen.
2. Stellen Sie sich eine Reihe von Arten mit mosaikartiger Verteilung in ihrem Lebensraum vor, darunter eine Pflanze, ein Insekt und ein Säugetier – oder wählen Sie Beispielarten, die Ihnen vertraut sind. Wie würden Sie für diese Arten besiedelbare Habitatfragmente identifizieren, in denen sie gegenwärtig nicht vorkommen?
3. Zeichnen Sie ein Nahrungsnetz aus etwa sechs bis sieben Ihnen bekannten Arten, das mindestens drei trophische Ebenen umfasst. Überlegen Sie nacheinander für jede der Arten, wie die Lebensgemeinschaft jeweils organisiert sein müsste, damit die betreffende Art zur Schlüsselart wird.

Muster des Artenreichtums

10.1 Quantitative Erfassung von Artenreichtum und Diversität – 356

10.2 Räumlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen – 360

10.3 Zeitlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen – 372

10.4 Fläche und Abgelegenheit von Habitaten: Inselbiogeografie – 377

10.5 Gradienten des Artenreichtums – 382

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- erklären können, wie der Artenreichtum durch die verfügbaren Ressourcen begrenzt wird.
- beschreiben können, wie der Artenreichtum abhängig von der Produktivität, von der Intensität der Prädation, von der verfügbaren Energie, von der räumlichen Heterogenität und von extremen Umweltbedingungen variiert.
- darlegen können, wie sich der Artenreichtum mit dem Ausmaß an unvorhersehbaren Störungen, mit den sich wandelnden Bedingungen im Jahreslauf und im Verlauf der Evolution verändert.
- erläutern können, welche Bedeutung die Fläche und Abgelegenheit von Habitaten für den Artenreichtum haben.
- ausführen und erklären können, welchen Veränderungen der Artenreichtum mit dem Breitengrad, der Höhenlage, der Tiefe und während der Sukzession einer Lebensgemeinschaft unterworfen ist.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_10

Die biologische Vielfalt der Erde einigermaßen präzise einschätzen zu können, erlangt immer mehr an Bedeutung. Wenn Maßnahmen zum Schutz und zur Erhaltung dieser Vielfalt erfolgreich sein sollen, müssen wir uns im Klaren darüber sein, warum der Artenreichtum auf der Erde so stark variiert. Warum umfassen manche Lebensgemeinschaften mehr Arten als andere? Lassen sich bestimmte Muster oder Gradienten der Biodiversität erkennen? Und wenn ja, welche Ursachen gibt es dafür?

10.1 Quantitative Erfassung von Artenreichtum und Diversität

Warum variiert die Anzahl der Arten von Ort zu Ort? Und warum von Zeit zu Zeit? Diese Fragen stellen sich nicht nur Ökologen, sondern im Grunde jedem, der die Natur beobachtet und sich Gedanken über sie macht. Die Fragen an sich sind schon interessant, aber sie haben auch eine praktische Bedeutung. Wenn wir die biologische Vielfalt der Erde erhalten oder wieder herstellen möchten, ist es unabdingbar zu verstehen, wodurch die Anzahl der Arten bestimmt wird und wie es kommt, dass sie variiert. Wir werden sehen, dass es auf diese Fragen plausible Antworten gibt, aber nicht immer sind diese Antworten eindeutig. Das mag einerseits enttäuschend sein, ist andererseits aber auch eine Herausforderung für zukün ige Ökologen. Die Faszination der Ökologie liegt zum großen Teil in der Tatsache begründet, dass viele der Probleme auf der Hand liegen, die Lösungen dafür hingegen gar nicht. Damit ist klar: Um die Muster des Artenreichtums in vollem Umfang zu verstehen, müssen wir auf Erkenntnisse all der Bereiche der Ökologie zurückgreifen, die wir bislang in diesem Buch bereits behandelt haben.

Wie man den Artenreichtum ermittelt

Die Anzahl der Arten in einer Lebensgemeinscha wird als ihr **Artenreichtum** (engl. *species richness*) bezeichnet. Die Arten einer Lebensgemeinscha zu zählen oder aufzulisten mag relativ einfach erscheinen, erweist sich in der Praxis allerdings häu g als erstaunlich schwierig. Das liegt teils an taxonomischen Unzulänglichkeiten, aber auch daran, dass wir in einem Gebiet in der Regel nur stichprobenartig einen Teil der dort vorkommenden Organismen zählen können. Die Zahl der erfassten Arten hängt somit davon ab, wie viele Stichproben wir genommen haben oder wie groß das erforschte Habitat ist. Die häu gsten Arten sind sicherlich bereits in den ersten Stichproben vertreten. Je mehr Stichproben wir nehmen, desto eher werden auch seltenere Spezies auf unsere Liste au auchen.

Aber an welchem Punkt sollten wir aufhören, weitere Proben zu nehmen? Im Idealfall sollten wir die Probennahme so lange fortsetzten, bis die Zahl der Arten nicht mehr weiter ansteigt. Zumindest können wir den Artenreichtum verschiedener Lebensgemeinscha en im Grunde nur dann vergleichen, wenn in gleichem Umfang Proben genommen wurden, und zwar hinsichtlich der untersuchten Habitat äche, des Zeitaufwands für die Probennahme und im Optimalfall auch bezüglich der Anzahl der in den Stichproben erfassten Individuen.

Diversitätsindizes und Rang-Abundanz-Diagramme

Wenn wir eine Lebensgemeinscha aber einfach nur anhand der Zahl der vorhandenen Arten beschreiben, ignorieren wir dabei einen sehr wesentlichen Aspekt ihrer Struktur: nämlich, dass manche Arten selten sind und andere häu g. Bei intuitiver Betrachtung scheint eine Lebensgemeinschaft aus zehn Arten mit jeweils gleicher Individuenzahl vielfältiger zu sein als eine andere aus ebenfalls zehn Arten, in der aber 91 % der Individuen der häu gsten Art angehören und die anderen neun Spezies jeweils nur 1 % ausmachen. Dennoch weist jede dieser beiden Lebensgemeinscha en den gleichen Artenreichtum auf. Um sowohl den Artenreichtum als auch die **Äquität** (engl. *evenness*), also die gleichmäßige Verteilung der Individuen auf die vorhandenen Spezies, berücksichtigen zu können, wurden als Maß **Diversitätsindizes** (engl. *diversity indices*) entwickelt (► Exkurs 10.1). Trotzdem könnte man Versuche, die komplexe Struktur einer Lebensgemeinscha nur anhand einer einzigen Eigenscha wie dem Artenreichtum oder selbst der Artenvielfalt zu beschreiben, nach wie vor kritisieren, weil dabei so viele wertvolle Informationen verloren gehen. Ein vollständigeres Bild der Verteilung der Artenhäu gkeit

Exkurs 10.1 Quantitative Aspekte

Diversitätsindizes und Rang-Abundanz-Diagramme

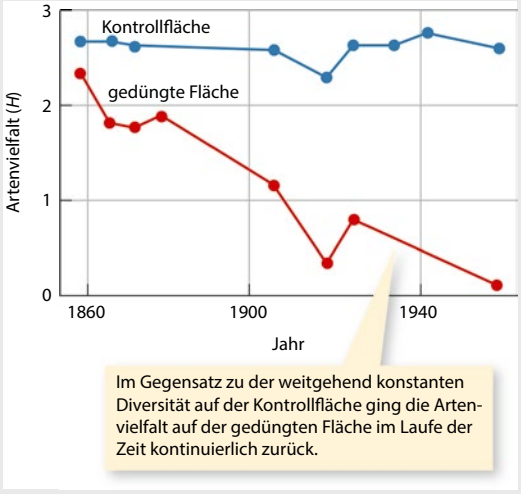
Das am häufigsten verwendete Maß, welches sowohl den Artenreichtum als auch die relative Abundanz dieser Arten in einer Lebensgemeinschaft berücksichtigt, ist der **Diversitätsindex nach Shannon** oder **Shannon-Weaver-Index** (abgekürzt mit *H*). Zu seiner Berechnung bestimmen wir für jede Art den Anteil an Individuen oder Biomasse (P_i der i-ten Art), den diese Art zur Gesamtheit der Probe beiträgt. Wenn *S* die Gesamtzahl der Arten in der Lebensgemeinschaft ist (der Artenreichtum), dann ist die Diversität (*H*):

$$H = \Sigma P_i \ln P_i$$

Hierbei bedeutet das Summenzeichen Σ, dass das Produkt ($P_i \ln P_i$) für jede der *S* Arten einzeln berechnet wird und diese Produkte anschließend aufsummiert werden. Wie gefordert, ist der Wert sowohl vom Artenreichtum abhängig als auch von der Äquität, mit der die Individuen auf die Arten verteilt sind. Für einen gegebenen Artenreichtum nimmt daher *H* mit der Äquität zu und für eine gegebene Äquität steigt *H* mit dem Artenreichtum an.

Ein Beispiel für eine Studie, bei der Diversitätsindizes verwendet wurden, liefert die 1856 begonnene und über einen ungewöhnlich langen Zeitraum fortgeführte Untersuchung auf einem Stück Weideland bei Rothamsted in England. Die Untersuchungsfläche wurde einmal im Jahr gedüngt, auf einer Kontrollfläche wurde kein Dünger ausgebracht. ◘ Abbildung 10.1 zeigt, wie sich die Artenvielfalt (*H*) der Grasarten zwischen 1856 und 1949 verändert hat. Während die ungedüngte Fläche weitgehend unverändert blieb, ging die Diversität auf der gedüngten Fläche nach und nach zurück. Dieses „Paradoxon der Anreicherung" wird in ▶ Abschn. 10.2 diskutiert.

Rang-Abundanz-Diagramme dagegen machen sich das gesamte Spektrum der P_i-Werte zunutze, indem P_i in Abhängigkeit von der Häufigkeit aufgetragen wird. Das bedeutet: Die häufigste Art nimmt Rang 1 ein, die zweithäufigste Rang 2 usw., bis die Reihe durch die seltenste Art komplettiert ist. Je steiler die Steigung in einem Rang-Abundanz-Diagramm ist, desto stärker dominieren in der Lebensgemeinschaft häufige gegenüber seltenen Arten (ein starker Abfall ist gleichbedeutend mit einem drastischen Rückgang der relativen Abundanz, P_i, innerhalb einer gegebenen Spanne von Rangstufen). Im Falle des Experiments von Rothamsted veranschaulicht ◘ Abb. 10.2, wie die Dominanz häufiger Arten kontinuierlich zunahm (steilerer Abfall), während der Artenreichtum mit der Zeit sank.



◘ **Abb. 10.1** Entwicklung der Artenvielfalt (*H*) über einen Zeitraum von fast 100 Jahren auf zwei Weideflächen im Laufe eines 1856 bei Rothamsted in England begonnenen Experiments. Eine der Flächen wurde regelmäßig gedüngt, auf der anderen, der Kontrollfläche, wurde kein Dünger ausgebracht (nach Tilman 1982)

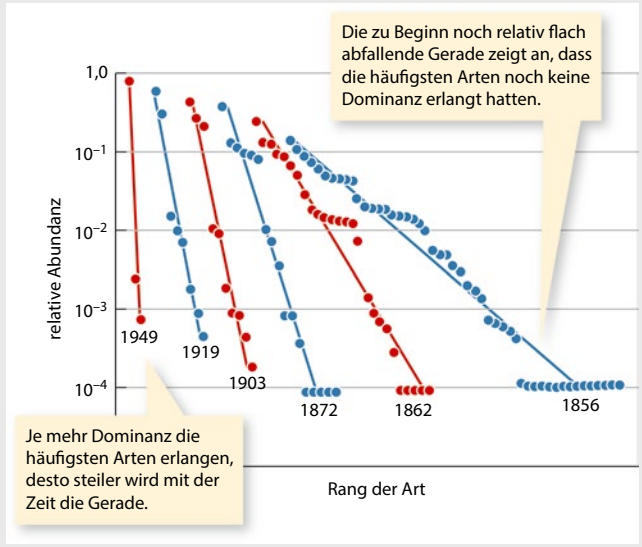


Abb. 10.2 Veränderungen im Rang-Abundanz-Muster von Pflanzenarten auf der gedüngten Fläche des Experiments von Rothamsted zwischen 1856 und 1949. Man beachte, wie die Steigung der Regressionsgeraden nach Beginn der regelmäßigen Düngung mit der Zeit immer steiler wird. Ein steilerer Abfall zeigt an, dass die häufigeren Arten einen größeren Anteil an der Gemeinschaft insgesamt ausmachen – mit anderen Worten: Diese Lebensgemeinschaft der Weidefläche wurde nach und nach von nur einigen wenigen Arten dominiert (nach Tokeshi 1993)

10

in einer Lebensgemeinscha liefern daher mitunter **Rang-Abundanz-Diagramme** (engl. *rank-abundance diagrams*) (▶ Exkurs 10.1).

Für viele Zwecke reicht dennoch das einfachste Maß, der Artenreichtum, aus. In den folgenden Abschnitten wollen wir daher die Zusammenhänge zwischen dem Artenreichtum und verschiedenen Faktoren erörtern, die theoretisch den Artenreichtum in ökologischen Lebensgemeinscha en beein ussen könnten. Dabei wird deutlich, dass es nicht immer einfach ist, eindeutige Vorhersagen zu treffen und einwandfreie Tests zur Überprüfung von Hypothesen zu entwickeln, wenn es sich um etwas so Komplexes wie eine Lebensgemeinscha handelt.

Unseren Versuch, die Determinanten des Artenreichtums zu verstehen, beginnen wir am besten mit einem einfachen Modell (Abb. 10.3). Nehmen wir der Einfachheit halber an, wir könnten die einer Lebensgemeinscha zur Verfügung stehenden Ressourcen als eindimensionales Kontinuum der Länge von R Einheiten darstellen. Jede Art nutzt nur einen Teil dieses Ressourcenkontinuums. Die Länge dieser Teile definiert die **Nischenbreite** (n, engl. *niche breadth*) der jeweiligen Art. Die durchschnittliche Nischenbreite innerhalb der Lebensgemeinscha beträgt dann $\bar{n}$. Einige dieser Nischen überlappen sich. Das Ausmaß der Überlappung zwischen benachbarten Arten kann mit dem Wert o angegeben werden. Die durchschnittliche **Nischenüberlappung** (engl. *niche overlap*) innerhalb der Lebensgemeinscha beträgt dann $\bar{o}$. Vor diesem einfachen Hintergrund können wir überlegen, warum manche Lebensgemeinscha en mehr Arten umfassen als andere.

Zum Ersten wird eine Lebensgemeinschaft bei gegebenen Werten von $\bar{n}$ und $\bar{o}$ umso mehr Arten umfassen, je größer der Wert von R ist, das heißt, je größer die Bandbreite der Ressourcen ist (Abb. 10.3a). Zum Zweiten werden bei einem gegebenen Spektrum an Ressourcen mehr Arten vorhanden sein, wenn $\bar{n}$ kleiner ist, wenn also die Spezies in ihrer Ressourcennutzung stärker spezialisiert sind (Abb. 10.3b). Wenn sich andererseits die Arten in ihrer Ressourcennutzung stärker überlappen (größerer Wert für $\bar{o}$), können mehr Arten das Ressourcenkontinuum unter sich aufteilen und coexistieren (Abb. 10.3c). Und schließlich

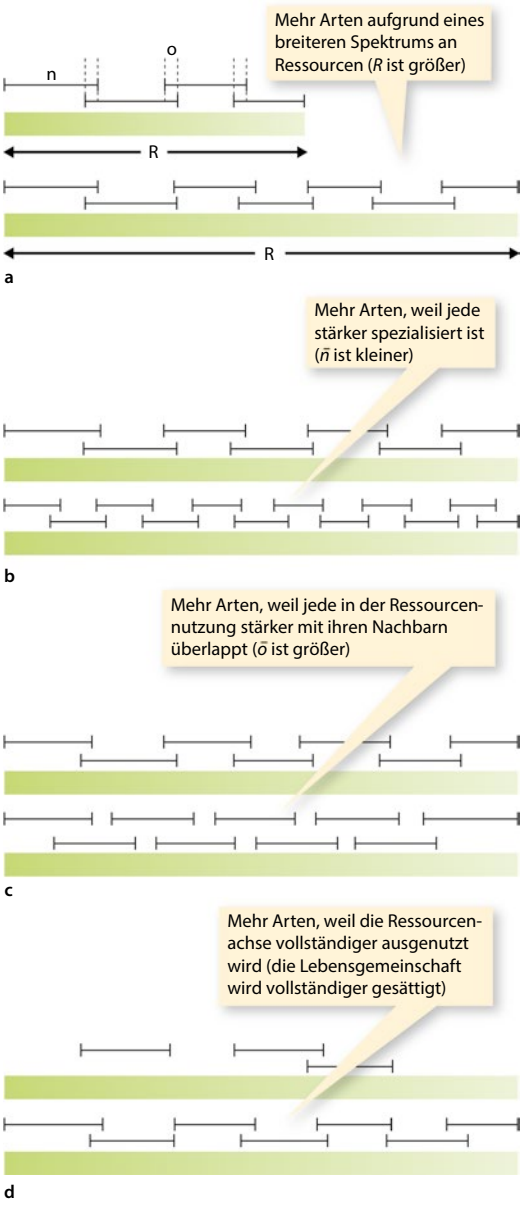


Abb. 10.3 Ein einfaches Modell des Artenreichtums. Jede Art nutzt einen Anteil *n* der verfügbaren Ressourcen (*R*), der sich mit dem benachbarter Arten um den Betrag *o* überlappt. Unter bestimmten Umständen kann die Artenzahl in einer Lebensgemeinschaft höher als in anderen sein: **a** wenn ein breiteres Spektrum an Ressourcen vorhanden ist (also *R* größer ist), **b** wenn jede Art stärker spezialisiert ist (geringerer durchschnittlicher Wert für *n*), **c** wenn sich jede Art in der Ressourcennutzung stärker mit den benachbarten Arten überlappt (größerer durchschnittlicher Wert für *o*), oder **d**, wenn die vorhandenen Ressourcen vollständiger ausgenutzt werden (nach MacArthur 1972)

wird eine Lebensgemeinscha auch dann mehr Arten umfassen, je stärker sie gesättigt ist. Umgekehrt werden es weniger Spezies sein, wenn ein größerer Teil des Ressourcenkontinuums ungenutzt bleibt (Abb. 10.3d).

Konkurrenz und Prädation können den Artenreichtum beeinflussen

Nun können wir den Zusammenhang zwischen diesem Modell und zwei bedeutenden Formen von Wechselbeziehungen zwischen Arten betrachten, auf die wir in vorangegangenen Kapiteln eingegangen sind: **interspezifische Konkurrenz** (engl. *interspeci c competition*) und **Prädation** (engl. *predation*). Sofern eine Lebensgemeinschaft von interspezifischer Konkurrenz dominiert wird (▶ Kap. 6), werden die verfügbaren Ressourcen wahrscheinlich vollständig ausgeschöp . Der Artenreichtum ist dann abhängig vom Spektrum der verfügbaren Ressourcen, vom Ausmaß der Spezialisierung der einzelnen Arten sowie davon, inwieweit eine Überlappung der Nischen zugelassen wird (Abb. 10.3a–c). Im Laufe dieses Kapitels werden wir eine ganze Reihe von Ein üssen auf jeden dieser drei Faktoren näher betrachten.

Prädation kann dagegen ganz gegensätzliche E ekte erzeugen (▶ Kap. 7). Erstens können Prädatoren bekanntlich zum völligen Ausschluss bestimmter Beutearten führen; in Abwesenheit dieser Arten kann die Lebensgemeinscha dann möglicherweise nicht vollständig gesättigt sein, und zwar dahingehend, dass manche verfügbaren Ressourcen vielleicht nicht ausgeschöp werden (Abb. 10.3d). Auf diese Weise kann Prädation folglich den Artenreichtum verringern. Andererseits kann Prädation auch dafür sorgen, dass Arten die meiste Zeit unterhalb ihrer **Umweltkapazität** (engl. *carrying capacity*) bleiben, und damit die Intensität und Bedeutung von direkter interspezi scher Konkurrenz um Ressourcen vermindern. Dies kann wiederum eine stärkere Nischenüberlappung und einen größeren Artenreichtum ermöglichen, als in einer von Konkurrenz dominierten Lebensgemeinscha erreichbar ist (Abb. 10.3c).

In den beiden folgenden Abschnitten werden wir eine ganze Reihe unterschiedlicher Ein ussfaktoren auf den Artenreichtum erörtern. Aus Gründen der Übersichtlichkeit konzentrieren wir uns in ▶ Abschn. 10.2 auf Faktoren, die häu g räumlich, also von Ort zu Ort, variieren, wie Produktivität, verfügbare

Energie, Intensität der Prädation, räumliche Heterogenität und extreme Umweltbedingungen. In ▶ Abschn. 10.3 geht es dann um zeitlich variierende Faktoren wie Klimaänderungen, Störungen und entwicklungsgeschichtliches Alter.

10.2 Räumlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen

Der Vorstellung, dass räumliche (geografische) Variationen des Klimas eine entscheidende Rolle als Determinanten des Artenreichtums spielen, liegen zwei unterschiedliche Hypothesen zugrunde. Die erste davon ist die **Produktivitätshypothese** (engl. *productivity hypothesis*). Sie unterstreicht die Bedeutung des Klimas für die Produktivität auf der untersten trophischen Ebene – also von P anzen und Mikroorganismen – und damit für die Ressourcen, die diese für die Herbivoren und Carnivoren auf höheren Ebenen des Nahrungsnetzes darstellen. Natürlich dürfen wir dabei nicht vergessen, dass die Produktivität an einem bestimmten Ort auch durch andere Faktoren bestimmt werden kann, die nicht mit dem Klima in Zusammenhang stehen.

Zunächst werden wir uns mit der Produktivitätshypothese befassen. Alternativ dazu betont die **Energiehypothese** (engl. *energy hypothesis*) den direkten Ein uss der Energie – häu g gemessen in Form der Umgebungstemperatur – auf Organismen der gesamten Lebensgemeinscha . Dieser Hypothese werden wir uns dann im Anschluss zuwenden.

Produktivität und Ressourcenreichtum

Bei P anzen kann die Produktivität des Lebensraums davon abhängen, welcher Nährstoff oder welcher Umweltfaktor ihr Wachstum am stärksten limitiert (▶ Kap. 11). Vereinfacht ausgedrückt folgt die Produktivität des Lebensraums bei Tieren den gleichen Trends wie bei P anzen, was vor allem auf die Veränderungen in der Verfügbarkeit von Ressourcen an der Basis der Nahrungskette zurückzuführen ist. Sofern eine höhere Produktivität mit einem breiten Spektrum an verfügbaren Ressourcen korreliert ist, wird dies wahrscheinlich zu einer Zunahme des Artenreichtums führen (◘ Abb. 10.3a). Allerdings mag ein produktiverer Lebensraum zwar vielleicht ein höheres Angebot an Ressourcen zur Verfügung stellen, aber nicht unbedingt auch eine größere Vielfalt an Ressourcen. Dies kann wiederum dazu führen, dass sich eher die Zahl der Individuen pro Art als die Zahl der Arten an sich erhöht.

Andererseits ist es aber selbst bei jeweils gleicher Vielfalt an Ressourcen möglich, dass Ressourcen, die in einem unproduktiven Lebensraum selten sind, in einem produktiven so reichlich verfügbar werden, dass hier zusätzliche Arten hinzukommen können, weil nun auch stärker spezialisierte Arten ausreichend versorgt werden (◘ Abb. 10.3b). Im Allgemeinen gibt es also recht eindeutige Gründe dafür, zu erwarten, dass der Artenreichtum mit der Produktivität zunimmt.

Durch reale Beispiele wird diese Behauptung augenscheinlich gestützt (◘ Abb. 10.4). So nimmt der Artenreichtum an Fischen in nordamerikanischen Seen mit steigender Produktivität des Phytoplanktons in den Seen zu (◘ Abb. 10.4a). Auch für samenfressende Ameisen und samenfressende Nagetiere in Wüstengebieten im Südwesten der USA fanden sich starke positive Korrelationen zwischen dem Artenreichtum und den Niederschlägen (◘ Abb. 10.4b). Für solche Trockengebiete ist stichhaltig nachgewiesen, dass die mittleren jährlichen Niederschläge eng mit der Produktivität der P anzen und damit mit der Menge an verfügbaren Samen als Nahrungsressource korreliert sind. In letzterem Fall ist besonders bemerkenswert, dass die Lebensgemeinscha en an artenreichen Standorten jeweils sowohl mehr Arten sehr großer Ameisen (die sich von großen Samen ernähren) als auch mehr Spezies ziemlich kleiner Ameisen (die kleine Samen fressen) umfassen. Folglich ist in den produktiveren Lebensräumen o enbar die Spanne der Samengröße breiter (◘ Abb. 10.3a) oder es sind einfach so reichlich Samen vorhanden, dass zusätzliche Konsumentenarten mit schmalerer Nischenbreite versorgt werden können (◘ Abb. 10.3b).

Andererseits ist eine Zunahme der Diversität mit der Produktivität keineswegs die Regel. Wie wir in ▶ Exkurs 10.1 an dem Langzeitexperiment in Rothamsted, England, gesehen haben, war auf der gedüngten Fläche ein stetiger Rückgang des Artenreichtums und der Diversität zu verzeichnen. Das

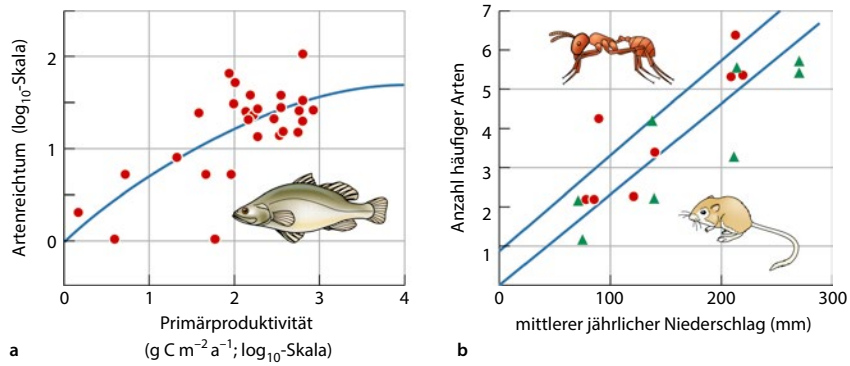


Abb. 10.4 Positive Korrelationen zwischen dem Artenreichtum und der Produktivität. Die Regressionsgeraden sind statistisch signifikant. **a** Der Artenreichtum der Fische in mehreren nordamerikanischen Seen stieg mit der Produktivität des Phytoplanktons an (nach Dodson et al. 2000). **b** Der Artenreichtum samenfressender Nagetiere (Dreiecke) und Ameisen (Kreise) auf sandigen Wüstenböden nahm entlang eines geografischen Gradienten steigender Niederschläge und damit steigender Produktivität zu (nach Brown und Davidson 1977)

gleiche Muster hatte sich auch auf Grasland ächen in Minnesota gezeigt (s. Abb. 1.6). Ähnlich ergaben sich bei einer Bestandsaufnahme der Pflanzen in kalkreichen, aber ansonsten nährsto armen Niedermooren in England und Wales (sogenannte *rich fens*, in denen der Wasserspiegel auf Höhe des Substrats oder etwas darunter liegt, mit einem hohen Anteil an kalkliebenden P anzen) eindeutige Hinweise darauf, dass der Artenreichtum an den Stellen mit der höchsten Produktivität am geringsten war (Abb. 10.5).

Tatsächlich hat man in P anzengesellscha en häu g einen Zusammenhang zwischen hoher Produktivität und geringem Artenreichtum feststellen können. Das zeigt sich auch an Orten, an denen durch anthropogene Aktivitäten erhöhte Mengen an Nährsto en wie Nitrate und Phosphate in Seen, Flüsse, Ästuare und die Küstenbereiche der Meere gelangen. Eine starke **Eutrophierung** (engl. *eutrophication*) durch die Landwirtscha führt durchweg zu einem Rückgang des Artenreichtums beim Phytoplankton – trotz der Zunahme der Produktivität. Rosenzweig (1971) sprach in diesem Zusammenhang bezüglich des Artenrückgangs vom **Paradoxon der Anreicherung** (engl. *paradox of enrichment*). Eine mögliche Erklärung für dieses Paradoxon könnte sein, dass die hohe Produktivität zu hohen Populationswachstumsraten führt und damit zum Aussterben einiger der vorhandenen Arten, weil es vermutlich schnell zu Konkurrenzausschluss kommt (► Abschn. 6.1). Bei geringerer Produktivität ist die

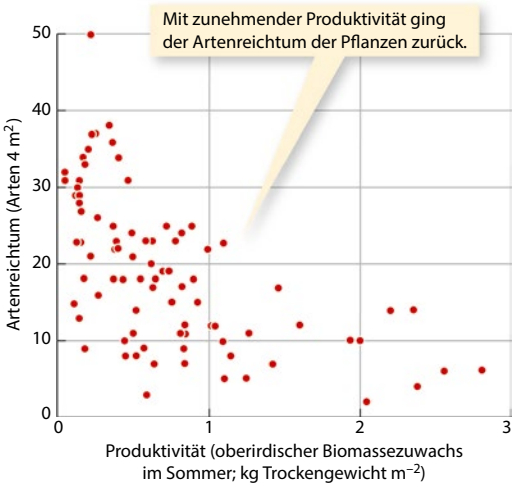


Abb. 10.5 Der Zusammenhang zwischen Artenreichtum und Produktivität in Pflanzengesellschaften von kalkreichen Niedermooren in England und Wales. Die Probennahme erfolgte auf jeweils 4 m^2 großen quadratischen Flächen (nach Wheeler und Shaw 1991)

Wahrscheinlichkeit größer, dass sich der Lebensraum verändert, bevor ein Konkurrenzausschluss eintritt.

Somit überrascht es eher nicht, dass sich in mehreren Untersuchungen sowohl eine Zunahme als auch eine Abnahme des Artenreichtums mit steigender Produktivität ergaben – das bedeutet, dass der Artenreichtum bei mittlerer Produktivität am höchsten war. Beim niedrigsten

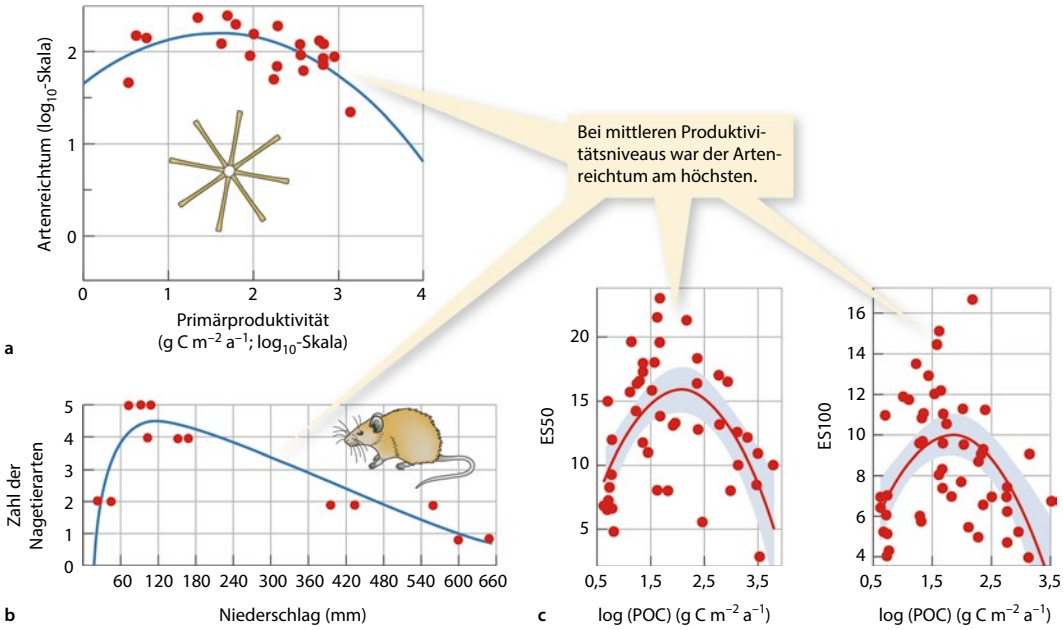


Abb. 10.6 Durch Optimumkurven dargestellte Zusammenhänge zwischen Artenreichtum und Produktivität. Die Regressionslinien sind statistisch signifikant. **a** Artenreichtum des Phytoplanktons in den gleichen Seen wie bei den Daten für die Fische in Abb. 10.4a bei einer Reihe unterschiedlicher Produktivitäten (nach Dodson et al. 2000). **b** Artenreichtum von Wüstennagern in israelischen Wüsten, aufgetragen in Abhängigkeit von den jährlichen Niederschlägen (nach Abramsky und Rosenzweig 1983). **c** Artenvielfalt (ES50/ES100, die erwartete Artenzahl, genormt auf eine Probengröße von 50 oder 100 Individuen) von Schnecken (links) und Muscheln (rechts) in Tiefseelebensgemeinschaften, aufgetragen in Abhängigkeit von der Zufuhr an partikulärem organischem Kohlenstoff (POC) durch Absinken von oben (nach Tittensor et al. 2011)

Produktivitätsniveau geht der Artenreichtum aufgrund der Verknappung der Ressourcen zurück, aber auch auf dem höchsten Produktivitätsniveau, wo es rasch zum Konkurrenzausschluss kommt. Die dadurch entstehenden Optimumkurven erhalten wir beispielsweise, wenn wir für die gleichen Seen wie in Abb. 10.4a die Zahl der Phytoplanktonarten in Abhängigkeit von der Gesamtproduktivität des Phytoplanktons auftragen (Abb. 10.6a) oder wenn wir den Artenreichtum von Wüstennagern abhängig vom Niederschlag (und somit der Produktivität) entlang eines geogra schen Gradienten in Israel au ragen (Abb. 10.6b) – im Gegensatz zur Beziehung in Abb. 10.4b – und schließlich, wenn wir die Diversität von Schnecken- und Muschelarten, die am Meeresgrund in Tiefseegemeinscha en leben, in Abhängigkeit von der Konzentration an **partikulärem organischem Kohlenstoff** (engl. *particulate organic carbon*, POC) au ragen. Unter POC versteht man den Niederschlag an chemischer Energie in Form von abgestorbenem organischem Material von der Meeresober äche (beschrieben in ▶ Abschn. 4.4).

Auf der Suche nach einer allgemeingültigen Regel wurden mehrere Metaanalysen eines breiten Spektrums an Studien zur Korrelation von Artenreichtum und Produktivität in terrestrischen und aquatischen Systemen durchgeführt. Diese wurden aber he ig dafür kritisiert, dass die Originaldatensätze dabei wohl auf unkritische Weise für bare Münze genommen und kombiniert wurden (Whittaker 2010) – ein Problem, das für alle derartigen Analysen gilt, trotz all ihrer Vorzüge. Eine Schlussfolgerung hat diese Kritik dennoch unbeschadet überstanden, nämlich dass ein breites Spektrum an Zusammenhängen festgestellt wurde – einige davon positiv, einige negativ, manche in Form einer Optimumkurve, in manchen Fällen gänzlich ohne feststellbare Korrelation und selbst einige U-förmige Kurvenverläufe, deren Ursache nicht bekannt ist (Abb. 10.7). Auf jeden Fall ist klar: Eine erhöhte Produktivität kann zu einem Anstieg oder einem

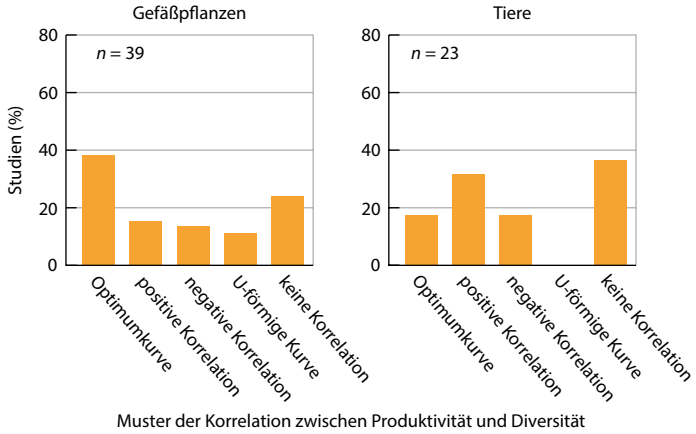


Abb. 10.7 Prozentsatz publizierter Untersuchungen an Pflanzen und Tieren, die verschiedene Korrelationsmuster von Artenreichtum und Produktivität zeigen (nach Mittelbach et al. 2001)

Rückgang des Artenreichtums führen oder auch zu beidem oder keinem davon.

α-, β- und γ-Diversität

Einige der Variationen zwischen den verschiedenen Untersuchungen lassen sich durch die Annahme erklären, dass in bestimmten Fällen bei der Probennahme nur ein Teil des Produktivitätsspektrums abgedeckt wurde. Dadurch wurde dann beispielsweise nur der auf- oder der absteigende Ast einer Optimumkurve beobachtet. Und wenn keine Korrelation zu beobachten war, könnte das natürlich an Unzulänglichkeiten bei der Erhebung der Daten gelegen haben. Wir können jedoch gute Argumente dafür liefern, dass sich das Wesen der Beziehung je nach räumlichem Betrachtungsmaßstab ändern kann. Um dieses allgemeingültige Muster deutlicher zu machen, unterscheiden Ökologen häufig zwischen α-, β- und γ-Diversität. Der Begriff **α-Diversität** bezieht sich auf die Vielfalt auf lokaler Ebene – innerhalb einer Lebensgemeinschaft. Sie ist hoch, wenn jede Lebensgemeinschaft jeweils viele Arten umfasst. Als **β-Diversität** beschreibt man die Unterschiede zwischen den Lebensgemeinschaften einer Region. Folglich ist die β-Diversität hoch, wenn die verschiedenen Lebensgemeinschaften eines Gebiets eine unterschiedliche Artenzusammensetzung aufweisen. Schließlich bezeichnet man als **γ-Diversität** die Vielfalt in größerem regionalem Maßstab, also in größeren Ansammlungen von Lebensgemeinschaften. Sie kombiniert die α- und die β-Diversität und ist am höchsten, wenn sowohl die einzelnen Lebensgemeinschaften vielfältig sind als auch die Lebensgemeinschaften einer Region sich unterscheiden.

Häufig wurde postuliert, dass in lokalem Maßstab entweder die α-Diversität mit der Produktivität zurückgeht oder die Korrelation eine Optimumkurve ergibt, während die γ-Diversität in größerem räumlichem Maßstab zumeist mit der Produktivität zunimmt (Whittaker 2010). Diese Vorstellung bestätigte sich bei einer Untersuchung von Weihern im Südwesten von Michigan und im Nordosten von Pennsylvania, USA. Hier konzentrierte sich die α-Diversität auf die Korrelation innerhalb der Weiher, die γ-Diversität auf ganze Wassereinzugsgebiete, die jeweils mehrere Weiher umfassten. Sowohl für Pflanzen als auch für Tiere ergaben sich jeweils Optimumkurven für die Beziehung zwischen α-Diversität und Produktivität der Weiher, die γ-Diversität stieg jedoch mit der Produktivität der gesamten Wassereinzugsgebiete an (Abb. 10.8a, b). Dies legt wiederum nahe, dass die Unterschiede zwischen den Lebensgemeinschaften einer Region – die β-Diversität – mit der Produktivität zunehmen müssen, und auch dies wurde durch die Daten belegt (Abb. 10.8c). Das impliziert zweifellos, dass die treibenden Kräfte des Zusammenhangs zwischen Artenreichtum und Produktivität je nach räumlichem Maßstab unterschiedlich sind – dies kann man als gesicherten Schluss ansehen.

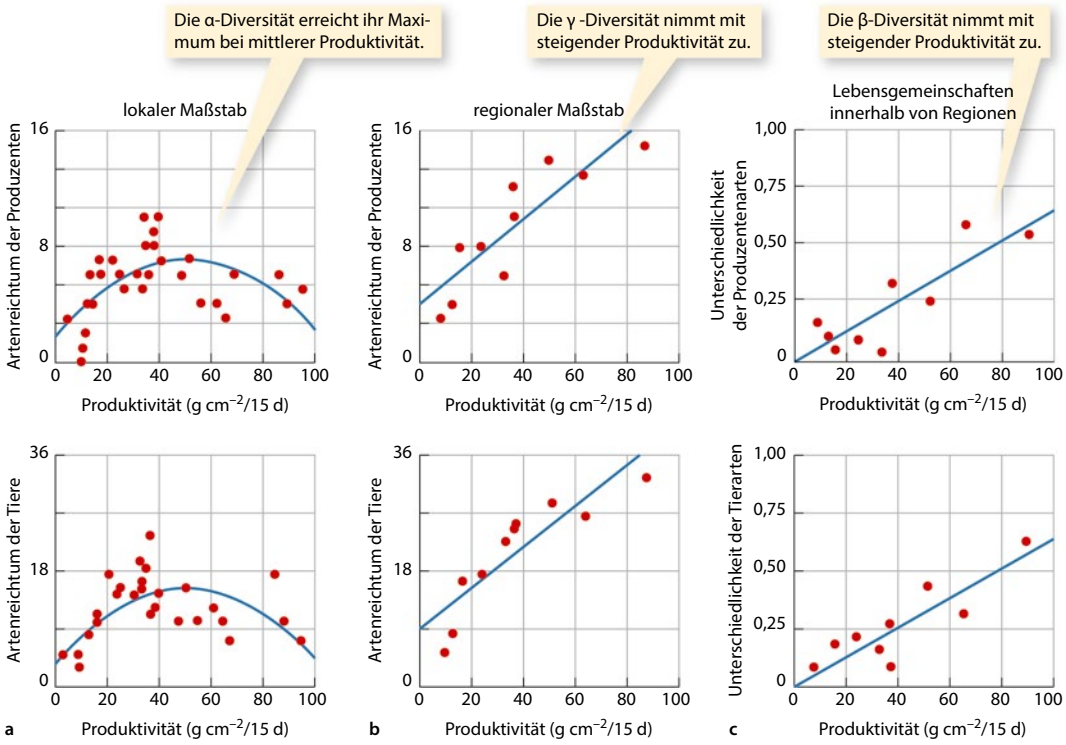


Abb. 10.8 Korrelation zwischen Diversität und Produktivität in Weihern im Südwesten von Michigan und im Nordosten von Pennsylvania, USA. Oben sind die Primärproduzenten dargestellt (Gefäßpflanzen und Makroalgen), unten Tiere (Insekten, Krebstiere, Amphibien usw.). Sämtliche Regressionslinien sind statistisch signifikant. **a** α-Diversität – die Diversität innerhalb einzelner Weiher. **b** γ-Diversität – die Diversität innerhalb einer Region, in diesem Fall der Wassereinzugsgebiete mit mehreren Weihern. **c** β-Diversität – die Unterschiedlichkeit zwischen den Weihern innerhalb eines Wassereinzugsgebiets. Jeder Punkt zeigt die durchschnittliche Unterschiedlichkeit an (1 – Jaccard-Koeffizient oder Ähnlichkeitsindex) zwischen den Weihern innerhalb eines Wassereinzugsgebiets (nach Chase und Leibold 2002)

Plausibel ist ein detaillierterer Vorschlag, demzufolge im kleinsten räumlichen Maßstab eine erhöhte Produktivität zu einem Rückgang des Artenreichtums führt, da seltene Arten, für die nicht genügend Platz ist (wie in den kleinen quadratischen Flächen in Abb. 10.5), durch Konkurrenzausschluss verdrängt werden. In etwas größerem Maßstab (die Weiher in Abb. 10.8) ist genügend Raum vorhanden, dass eine anfängliche Zunahme der Produktivität zu einem Ansteigen des Artenreichtums führen kann, bevor er später wieder zurückgeht, weshalb sich die Korrelation in einer vollständigen Optimumkurve darstellt. In noch größerem räumlichen Maßstab (den Wassereinzugsgebieten in Abb. 10.8) besteht die Wahrscheinlichkeit, dass Arten, die vollständig aus einer Lebensgemeinschaft der Region verdrängt wurden, in anderen, davon etwas abweichenden Lebensgemeinscha en überleben werden. Deshalb beobachten wir keinen Rückgang des Artenreichtums bei höheren Produktivitäten. Der Artenreichtum steigt einfach kontinuierlich weiter an, je mehr zu besetzende Nischen dem regionalen Artenpool zur Verfügung stehen. Es bleibt zu hoffen, dass aus kün igen Untersuchungen hervorgehen wird, ob dieser Vorschlag nicht nur plausibel ist, sondern sich auch als richtig erweist oder sogar das Gesamtbild erklären kann. Was auch immer sich als wahr herausstellen wird, die Di erenzierung zwischen kleinem, mittlerem und großem räumlichen Maßstab wird für verschiedene Lebensgemeinscha en sicherlich unterschiedlich ausfallen – auf Grasland werden die Maßstäbe beispielsweise kleiner sein als in einem Waldgebiet. Wie stets in der Ökologie dürfen wir nicht vergessen, das Ganze aus Sicht der Organismen zu betrachten.

Verfügbare Energie

Wenn wir uns nun von der Produktivität der verfügbaren Energie zuwenden, sind die Argumente für einen direkten Einfluss dieser Energie auf den Artenreichtum im Wesentlichen metabolisch begründet. Wenn über längere Zeiträume höhere Temperaturen herrschen, bedeutet dies, dass die Arten längere Zeit aktiv sein können, höhere Stoffwechselraten aufweisen – also mehr Wachstum, mehr Fortpflanzung, mehr Individuen – und dass ein geringeres Risiko für Schädigungen durch Kälte oder Frost besteht (Hawkins et al. 2003). Es gibt gewiss Beispiele dafür, dass der Artenreichtum ganzer Gruppen positiv mit Indikatoren für die verfügbare Energie korreliert ist, etwa mit der jährlichen **potenziellen Evapotranspiration** (**PET**, engl. *potential evapotranspiration*; das ist die Wassermenge, die von einer gesättigten Oberfläche verdunstet, und somit ein Maß für die atmosphärische Energie; s. zum Beispiel die amerikanischen Vögel und Schmetterlinge in ◘ Abb. 10.9a, b) oder einfach mit der mittleren jährlichen Temperatur selbst (wie bei den chinesischen Wirbeltieren in ◘ Abb. 10.9c, d).

Andererseits müssen wir wie immer sorgfältig darauf achten, dass wir nicht Korrelation und Kausalität verwechseln, speziell in Anbetracht der Tatsache, dass die Energie selbst sicherlich eine der treibenden Kräfte für die weiter oben diskutierten Variationen der Produktivität ist. Wir stellen beispielsweise fest, dass der Artenreichtum der Wirbeltiere in China ebenfalls mit den jährlichen Niederschlägen und mit einem Index der Produktivität der Vegetation korreliert ist (◘ Abb. 10.9e, f). Ist nur einer dieser Faktoren die wahre treibende Kraft für die Variationen des Artenreichtums oder spielen alle drei eine gewisse Rolle? Weiterhin stellen wir fest, dass der Zusammenhang zwischen Artenreichtum und PET für US-amerikanische Vögel und Schmetterlinge nur am unteren Ende der Skala galt – das Gesamtbild lässt sich damit sicher nicht erklären (◘ Abb. 10.9a, b).

Belmaker und Jetz (2011) trugen umfangreiche Datensätze über Amphibien, Vögel und Säugetiere zusammen und wollten damit versuchen, die voneinander unabhängigen Einflüsse von verfügbarer Energie und Produktivität zu entwirren. Dazu wendeten sie statistische Methoden an und bestimmten den Effekt der **Nettoprimärproduktivität** (**NPP**; engl. *net primary productivity*) unter Berücksichtigung von Variationen der Energie (mittlere Jahrestemperatur) (◘ Abb. 10.10a) und ermittelten umgekehrt den Effekt der Energie unter Berücksichtigung von Variationen der NPP (◘ Abb. 10.10b). Sie untersuchten diese Zusammenhänge auch in einer Reihe unterschiedlicher räumlicher Maßstäbe. Im größten Maßstab verglichen sie die Artenzusammensetzung auf kreisförmigen Flächen mit einem Durchmesser von 2000 km, im kleinsten lokale Gemeinschaften auf einer mittleren Fläche von 488 km², entsprechend einem Kreis von 22 km Durchmesser. Dazwischen lagen noch Gemeinschaften auf Kreisflächen von 200 km Durchmesser.

Als Erstes fällt auf, dass sowohl für die verfügbare Energie als auch für die Produktivität die Korrelation mit dem Artenreichtum selbst dann noch bestehen bleibt, wenn der jeweils andere Faktor berücksichtigt wurde. Ebenso offensichtlich ist allerdings, dass die Stärke dieser Zusammenhänge ganz erheblich davon abhängt, in welchem räumlichen Maßstab sie untersucht wurden. Speziell die Korrelationen für die Energie waren im größten räumlichen Maßstab am stärksten. Dort schien die verfügbare Energie womöglich noch bedeutender zu sein als die Produktivität, wohingegen in kleineren räumlichen Maßstäben Korrelationen mit der Energie weitaus schwächer und in manchen Fällen gar nicht nachweisbar waren (◘ Abb. 10.10b). Im Gegensatz dazu waren Veränderungen des räumlichen Betrachtungsmaßstabs für die Zusammenhänge des Artenreichtums mit der Produktivität von sehr viel geringerer Bedeutung. Im größten räumlichen Maßstab waren die Korrelationen zwar nicht so stark wie die mit der Energie, in kleinerem, lokalem Maßstab änderte sich an der Korrelation aber kaum etwas (◘ Abb. 10.10b).

Über diese Effekte auf die Produktivität hinaus kommt der verfügbaren Energie offenbar eine wichtige Rolle zu, wenn wir die Muster des Artenreichtums in globalem Maßstab verstehen möchten. Vielleicht setzt sie dem Artenreichtum eine Obergrenze, unabhängig von Variationen der anderen in diesem Kapitel diskutierten Faktoren. Aber wie schon an früherer Stelle erörtert, scheint auch die Produktivität, die noch viele weitere Aspekte als die verfügbare Energie widerspiegelt, bei einer ganzen Reihe unterschiedlicher räumlicher Maßstäbe eine bedeutende Rolle zu spielen. Erinnern wir uns beispielsweise daran, dass es am Boden der Tiefsee, wohin

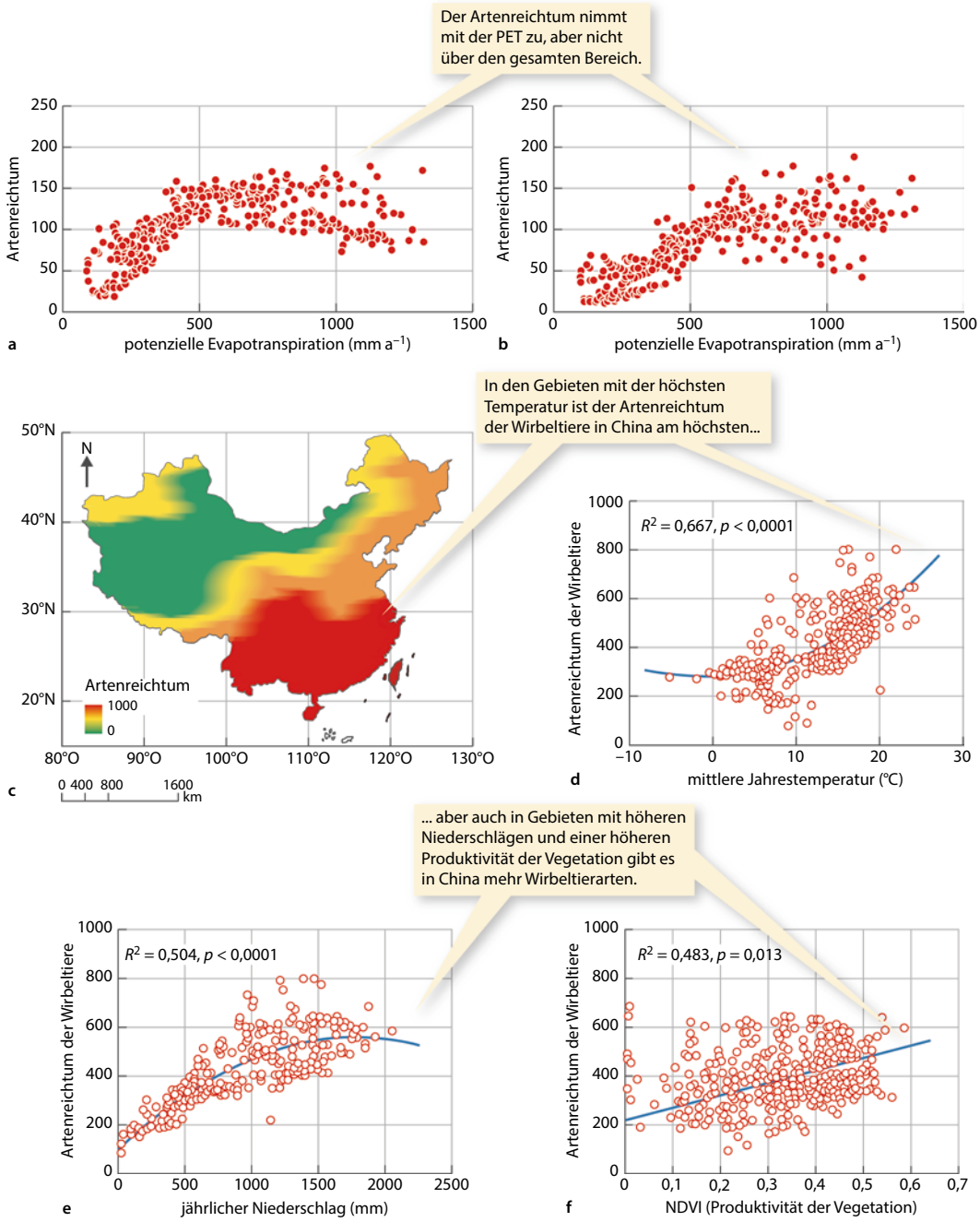


Abb. 10.9 Artenreichtum und im Lebensraum verfügbare Energie. **a** Die Beziehung zwischen dem Artenreichtum von Vögeln in Nordamerika und der potenziellen Evapotranspiration (PET), einem Maß für die im Lebensraum verfügbare Energie. **b** Eine ähnliche Korrelation für nordamerikanische Schmetterlinge. **c** Variationen des Artenreichtums der Wirbeltiere in ganz China. **d** Der Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum der Wirbeltiere in China und der mittleren jährlichen Temperatur. **e** Die Beziehung zwischen dem Artenreichtum der Wirbeltiere in China und den mittleren jährlichen Niederschlägen. **f** Die Korrelation zwischen dem Artenreichtum der Wirbeltiere in China und dem normalisierten differenzierten Vegetationsindex, NDVI – ein Maß für die Produktivität der Vegetation (**a** und **b** nach Hawkins et al. 2003, **c**–**f** nach Luo et al. 2012)

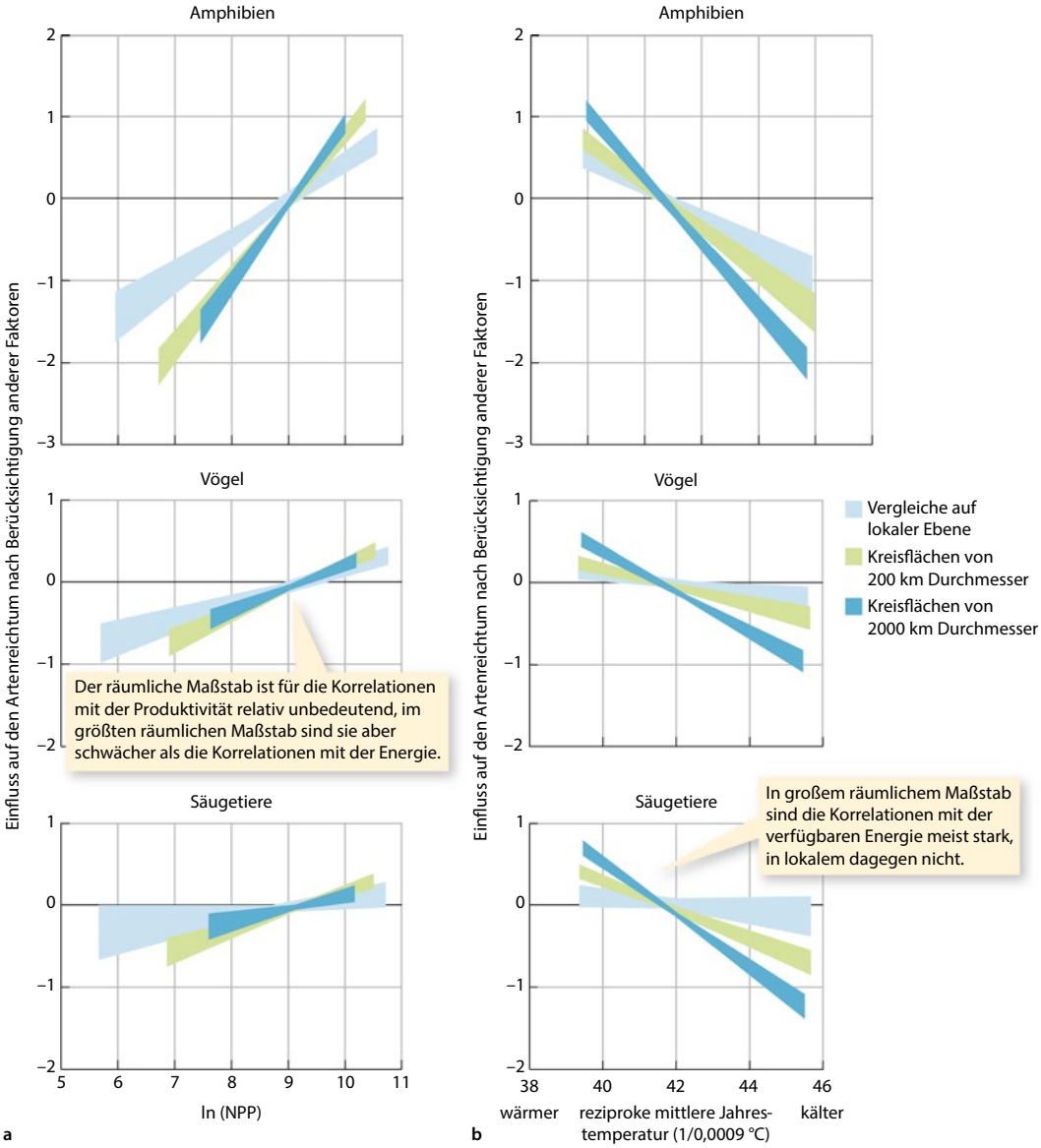
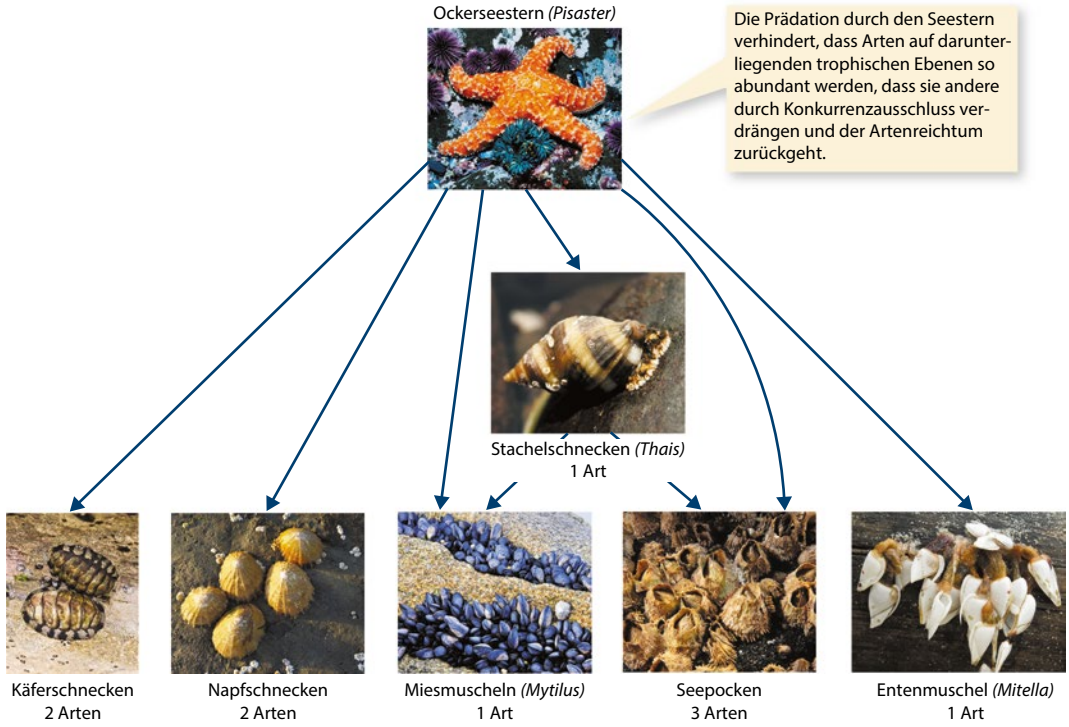


Abb. 10.10 **a** Korrelationen und 95 %-Konfidenzintervalle für die Regressionen des Artenreichtums von Amphibien, Vögeln und Säugetieren auf die Nettoprimärproduktivität, NPP (gemessen in kg C m^{-2} a^{-1} × 0,0001 [log-Skala]), nach Berücksichtigung anderer Faktoren. Die Daten wurden weltweit zusammengetragen und auf der Basis von Vergleichen in einer Reihe unterschiedlicher räumlicher Maßstäbe (wie angegeben) berechnet. **b** Ähnliche Vorgehensweise, aber für die verfügbare Energie, gemessen als reziproke mittlere Jahrestemperatur, sodass die Maßstäbe vergleichbar sind (nach Belmaker und Jetz 2011)

kein Licht vordringt und wo niedrige Temperaturen herrschen, ausgesprochen artenreiche Lebensgemeinscha en gibt (▶ Abschn. 4.4). Hier sind Energiezufuhr und Produktivität eindeutig weitgehend voneinander entkoppelt.

Intensität der Prädation

Die möglichen Auswirkungen der Prädation auf den Artenreichtum einer Lebensgemeinscha haben wir bereits in ▶ Kap. 7 beleuchtet: Prädation kann zu einer



10

Abb. 10.11 Die Lebensgemeinschaft an einer Felsküste entsprechend der Untersuchung von Paine. Der nachdrückliche Einfluss des prädatorischen Seesterns (*Pisaster*) auf die Gemeinschaft zeigte sich erst nach Entfernen dieser Räuber. In Abwesenheit von *Pisaster* wurden andere Arten dominant – zunächst Seepocken, dann Miesmuscheln –, sodass der Artenreichtum insgesamt zurückging. Damit haben wir es hier mit einem klassischen Beispiel für eine prädatorenvermittelte Coexistenz zu tun (nach Paine 1966, Fotos: oben: © Mark Conlin/SuperStock/Corbis, Mitte: © Darlyne A. Murawski/National Geographic Creative, unten von links nach rechts: © Steve Taylor ARPS/Alamy, © David Noton Photography/Alamy, © Arterra Picture Library/Alamy, © George Grall/National Geographic Creative, © Chris Hellier/Science Source)

Zunahme des Artenreichtums führen, indem sie es ansonsten konkurrenzschwächeren Arten ermöglicht, mit überlegenen Konkurrenten zu coexistieren (prädatorenvermittelte Coexistenz). Starke Prädation kann aber auch einen Rückgang des Artenreichtums bewirken, wenn Beutearten unabhängig davon, ob es sich um starke Konkurrenten handelt oder nicht, gänzlich ausgelöscht werden. Insgesamt gesehen kann daher die Beziehung zwischen der Intensität der Prädation und dem Artenreichtum in einer Lebensgemeinscha auch auf eine Optimumkurve hinauslaufen – das heißt, der größte Artenreichtum stellt sich bei mittlerer Prädationsintensität ein, wie sich beispielsweise bei der Beweidung durch Rinder in ▶ Abb. 7.23 zeigte. Ein klassisches Beispiel für eine prädatorenvermittelte Coexistenz liefert die Studie von Paine (1966), durch die dieses Konzept erstmals belegt wurde. Untersucht wurde dabei der Ein uss eines Spitzencarnivoren auf die Struktur einer Lebensgemeinscha an einer Felsküste (Abb. 10.11).

Der hier lebende Ockerseestern (*Pisaster ochraceus*) ernährt sich von sessilen Filtrierern wie Seepocken und Muscheln, von Weidegängern wie Napfschnecken und Käferschnecken sowie von einer kleinen carnivoren Stachelschnecke. Diese Arten bilden zusammen mit einem Schwamm und vier Makroalgenarten (Seetang) eine typische Lebensgemeinscha felsiger Bereiche der nordamerikanischen Pazi kküste. An einem Küstenabschnitt von 8 m Länge und 2 m Breite entfernte Paine sämtliche Seesterne und hielt diesen Streifen für mehrere Jahre frei von Seesternen. Die Struktur von Kontroll- ächen in der Nähe ließ er während des gesamten

Exkurs 10.2 Aktueller ÖKOnflikt

Gezieltes Ausnutzen von ausbeutervermittelter Coexistenz bei der Restauration von Wiesen

Artenreiche Wiesen sind in landwirtschaftlich geprägten Regionen Europas heute selten geworden. Jahrzehntelange intensive Düngung hat dazu geführt, dass einige wenige Arten alle anderen durch Konkurrenzausschluss verdrängt haben. Diese Situation entspricht den Ergebnissen des außergewöhnlichen, über fast ein Jahrhundert fortgeführten Experiments von Rothamsted in Südengland (Abb. 10.1). Inzwischen werden vielerorts Versuche unternommen, den verlorengegangenen Artenreichtum auf solchen Wiesen wiederherzustellen. Dabei macht man sich bei einem der Ansätze die Erkenntnisse über prädatorenvermittelte Coexistenz oder, allgemeiner ausgedrückt, **ausbeutervermittelter Coexistenz** (engl. *exploiter-mediated coexistence*) zunutze. Zu dieser kommt es, wenn eine Art eine Reihe anderer Spezies der Lebensgemeinschaft als Nahrungsquelle nutzt, dadurch die Dominanz der konkurrenzstärksten Art verringert und es konkurrenzschwächeren Arten somit ermöglicht, sich dort zu halten. Auch Parasiten können eine solche ausbeutervermittelte Coexistenz begünstigen. Eine solche Art ist der Kleine Klappertopf (*Rhinanthus minor*). Diese annuelle Pflanze vermag zwar in begrenztem Umfang selbst Photosynthese zu betreiben, ist aber als **Halbparasit** oder **Hemiparasit** (engl. *hemiparasite*) bekannt, weil sie normalerweise die Wurzeln anderer Pflanzen anzapft und von diesen Photosyntheseprodukte bezieht. Wissenschaftler gelangten zu dem Schluss, dass die Anwesenheit eines solchen Halbparasiten durch ausbeutervermittelte Coexistenz die Wiederherstellung einer landwirtschaftlich verarmten Grünlandfläche zu einer artenreichen Wiese ermöglichen kann (Pywell et al. 2004). Um diese Hypothese zu überprüfen, legten sie Versuchsflächen mit unterschiedlichen Dichten von *Rhinanthus minor* an und säten darauf eine Samenmischung aus zehn einheimischen Wildblumenarten aus, die infolge der intensiven Bewirtschaftung aus diesem Graslandgebiet verschwunden waren. Nach zwei Jahren hatte der Halbparasit das Wachstum der Pflanzen, an denen er parasitierte, so stark unterdrückt, dass sich im darauffolgenden Jahr der erwünschte Artenreichtum an Graslandspezies einstellte, weil der Konkurrenzausschluss nun umgangen worden war (Abb. 10.12).



Eine artenreichte Blumenwiese (© Holmes Garden Photos/ Alamy Limited)

Zu verstehen, wie eine ausbeutervermittelte Coexistenz funktioniert, erhöht die Erfolgsaussichten bei zukünftigen Restaurationsmaßnahmen auf Wiesenflächen. Könnten Ihrer Ansicht nach auch noch andere Aspekte von Hypothesen zum Artenreichtum bei der Wiederherstellung verarmter Graslandgebiete Anwendung finden? (Hinweis: Überprüfen Sie in diesem Zusammenhang die Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit, die in ▶ Abschn. 10.3 beschrieben ist. Diese intensiv landwirtschaftlich genutzten Flächen waren auch regelmäßig starken Störungen ausgesetzt, etwa durch häufiges Mähen oder durch Beweidung. Inwiefern könnte die Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit bei der Restauration des Artenreichtums von Wiesenflächen von Nutzen sein?)

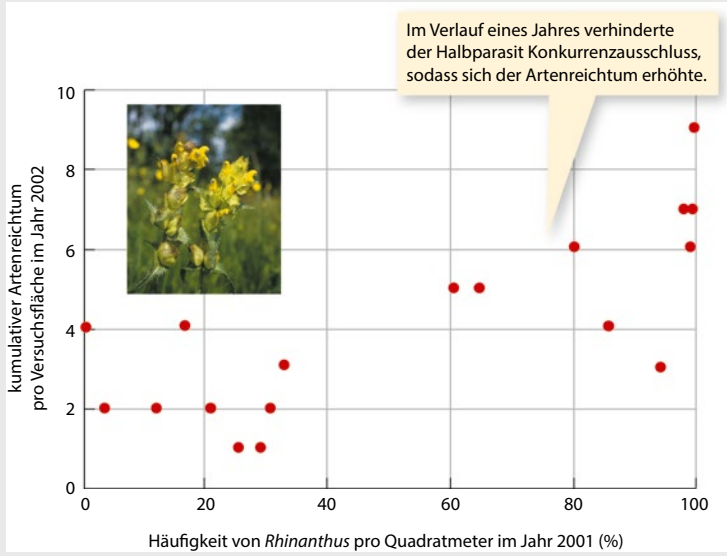


Abb. 10.12 Beziehung zwischen der Häufigkeit des Halbparasiten Kleiner Klappertopf (*Rhinanthus minor*, s. kleines Foto) und dem Artenreichtum der Pflanzen auf Versuchsflächen an einem Wiesenstandort in Oxfordshire, England (nach Pywell et al. 2004; Foto: © Nature Photographers Ltd./Alamy)

10

Versuchszeitraums unverändert. Die Entnahme von *Pisaster* hatte drastische Konsequenzen.

Innerhalb weniger Monate siedelte sich die Seepockenart *Balanus glandula* erfolgreich an. Später wurden diese Seepocken von Kalifornischen Miesmuscheln (*Mytilus californicus*) verdrängt, die diesen Standort schließlich dominierten. Bis auf eine einzige verschwanden alle Algenarten, o ensichtlich aufgrund von mangelndem Raum. Die Weidegänger wanderten teils wegen des begrenzten Platzes, teils aus Mangel an geeigneter Nahrung ab. Der Ockerseestern wirkt sich o enbar in erster Linie so aus, dass er Raum für konkurrenzschwächere Arten scha . Er befreit Flächen von Seepocken und, noch viel wichtiger, von den dominanten Miesmuscheln, die ansonsten andere Wirbellose und Algen in der Konkurrenz um Raum verdrängen. In der natürlichen Situation herrscht hier also eine prädatorenvermittelte Coexistenz (mit den Seesternen als Prädatoren) vor. Durch das Entfernen der Seesterne verringerte sich die Artenzahl von 15 auf acht.

Das Konzept der prädatorenvermittelten Coexistenz lässt sich erstaunlicherweise auch in der Restaurationsökologie anwenden (▶ Exkurs 10.2).

Räumliche Heterogenität

Räumlich heterogene Lebensräume werden erwartungsgemäß zusätzliche Arten beherbergen können, weil sie eine größere Vielfalt an Mikrohabitaten, eine größere Spanne von Mikroklimaten sowie mehr Versteckmöglichkeiten vor Prädatoren usw. bieten. Letztendlich ist hier also das Ressourcenspektrum erweitert (s. Abb. 10.3a). Diese Erwartung bestätigte sich beispielsweise bei einer Untersuchung der P anzenarten auf 51 Versuchs ächen entlang des Hood River in Kanada. Hier ergab sich eine positive Korrelation des Artenreichtums mit einem Index der **räumlichen Heterogenität** (engl. *spatial heterogenity*), der unter anderem anhand der Anzahl der Substratkategorien, der Hangneigung, des Drainageregimes und des pH-Wertes des Bodens erstellt wurde (Abb. 10.13a).

Bei den meisten Untersuchungen zur räumlichem Heterogenität wurde der Artenreichtum der Tiere mit der strukturellen Vielfalt der P anzen in ihrem Lebensraum in Beziehung gesetzt. Gelegentlich geschah dies auf der Grundlage experimenteller Eingri e in die Vegetation wie beim Beispiel der Spinnen

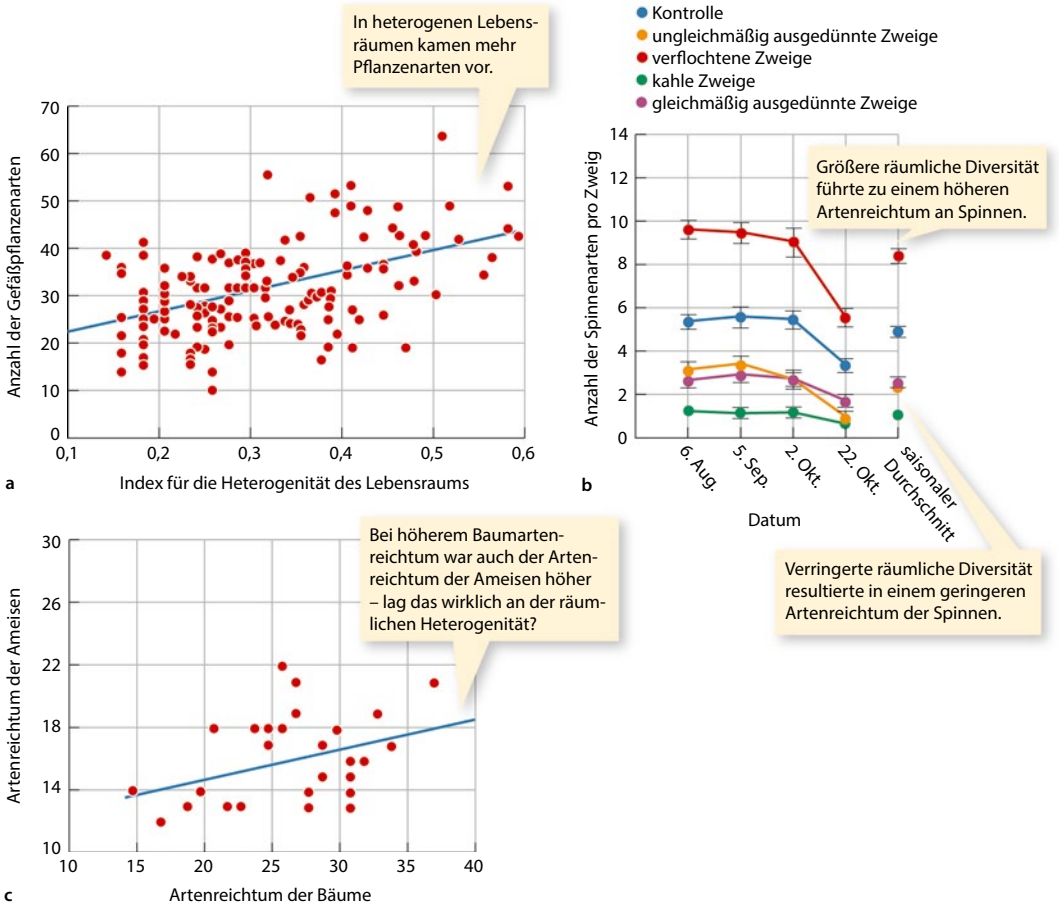


Abb. 10.13 **a** Beziehung zwischen der Anzahl der Pflanzenarten auf 300 m² großen Versuchsflächen am Ufer des Hood River (Northwest Territories, Kanada) und einem von 0–1 reichenden Index der räumlichen Heterogenität abiotischer Faktoren in Zusammenhang mit der Topografie und dem Boden (nach Gould und Walker 1997). **b** In einer experimentellen Untersuchung nahm die Anzahl der Spinnenarten, die auf den Zweigen von Douglasien leben, mit der strukturellen Vielfalt zu. Dazu entfernte man die Nadeln von den Zweigen. Auf ganz kahlen, ungleichmäßig oder gleichmäßig ausgedünnten Zweigen war die Diversität geringer als auf normalen Kontrollzweigen. Durch Verflechten miteinander verbundene Zweige wiesen eine höhere Diversität auf (nach Halaj et al. 2000). **c** Korrelation zwischen dem Artenreichtum baumlebender Ameisen in der brasilianischen Savanne und dem Artenreichtum der Bäume (stellvertretend für die räumliche Heterogenität) (nach Ribas et al. 2003)

in Abb. 10.13b. In anderen Fällen hat man dagegen den Artenreichtum der P anzen stellvertretend für die von ihnen gebildete räumliche Heterogenität verwendet (z. B. Abb. 10.13c), was aber die Frage aufwir , ob die treibende Kraft hier tatsächlich die räumliche Heterogenität ist oder einer der vielen anderen Faktoren, die mit einem Artenreichtum der P anzen assoziiert und damit auch mit der räumlichen Heterogenität korreliert sind. Räumliche Heterogenität kann jedoch sicherlich eine Zunahme des Artenreichtums begünstigen, unabhängig davon, ob sie durch die abiotische Umwelt verursacht wird oder durch die biologischen Komponenten der Lebensgemeinscha .

Extreme Umweltbedingungen

Werden Lebensräume von einem extremen abiotischen Faktor geprägt, so spricht man häu g von **Extremlebensräumen** (engl. *harsh environments*;

► Abschn. 3.1). Diese sind schwieriger zu erkennen, als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Aus unserer anthropozentrischen Sicht könnte man sowohl sehr kalte als auch sehr heiße Habitate, ungewöhnlich alkalische Seen (mit hohem pH-Wert) und stark verschmutzte Flüsse als extrem bezeichnen. In all solchen Lebensräumen haben sich jedoch im Laufe der Evolution Arten entwickelt und leben dort. Was uns sehr kalt und extrem erscheint, ist für einen Pinguin geradezu ideal und nicht weiter bemerkenswert.

Vielleicht lässt sich das Problem der De nition eines Extremlebensraums dadurch umgehen, dass wir diese Entscheidung den Organismen überlassen. Auf diese Weise können wir einen Lebensraum dann als extrem einstufen, wenn dort keine Organismen leben und somit zeigen, dass er extrem ist. Wenn aber Extremlebensräume – wie es häu g der Fall ist – so de niert werden, dass dort der Artenreichtum niedriger ist, dann entsteht ein Zirkelschluss, weil die Aussage, die überprü werden soll, schon feststeht.

Die vielleicht sinnvollste De nition extremer Umweltbedingungen erfordert, dass sich jedes Lebewesen, das diese toleriert, durch morphologische Strukturen oder biochemische Mechanismen auszeichnet, die man bei den meisten verwandten Arten nicht ndet und die für den betreffenden Organismus kostspielig sind, ob in energetischer Hinsicht oder bezüglich der kompensatorischen Veränderungen in den biologischen Prozessen, die für eine solche Anpassung nötig sind. Beispielsweise können P anzen, die auf stark sauren Böden (mit niedrigem pH-Wert) wachsen, direkt oder indirekt beeinträchtigt werden: direkt durch von Wassersto onen verursachte Schäden, indirekt, weil hier wichtige Ressourcen wie Phosphor, Magnesium und Calcium weniger gut verfügbar sind und aufgenommen werden können. Zusätzlich kann die Löslichkeit von Aluminium, Mangan und Schwermetallen hier auf ein toxisches Niveau erhöht sein. Außerdem kann hier die Aktivität von Mykorrhizapilzen, welche die Aufnahme gelöster Nährstoffe erleichtern (► Abschn. 8.3), oder von Bakterien, die atmosphärischen Sticksto xieren (► Abschn. 8.3), herabgesetzt sein. P anzen können nur dann einen niedrigen pH-Wert tolerieren, wenn sie über spezi sche Strukturen oder Mechanismen verfügen, die es ihnen ermöglichen, diese Effekte zu vermeiden oder ihnen entgegenzuwirken.

Lebensräume, in denen sehr niedrige pH-Werte herrschen, können somit als Extremlebensräume betrachtet werden. Tatsächlich fand man bei einer Studie in der arktischen Tundra in Alaska pro Untersuchungs äche auf Böden mit niedrigem pH-Wert die geringste mittlere Anzahl an Pflanzenarten (◘ Abb. 10.14a). Ganz ähnlich lag die Artenzahl benthischer (am Gewässergrund lebender) Wirbelloser in Fließgewässern in Südengland deutlich niedriger, je saurer die Flüsse waren (◘ Abb. 10.14b).

Weitere durch geringen Artenreichtum gekennzeichnete Extremlebensräume sind beispielsweise heiße Quellen, Höhlen und Gewässer mit besonders hohem Salzgehalt wie das Tote Meer. Bei diesen Beispielen besteht jedoch das Problem, dass jeder dieser Lebensräume auch noch durch andere Eigensch a en charakterisiert ist, die mit einem geringen Artenreichtum einhergehen, wie eine niedrige Produktivität und eine spärliche räumliche Heterogenität. Zudem sind manche auf sehr kleine Gebiete begrenzt (Höhlen, heiße Quellen) oder kommen im Vergleich zu anderen Lebensraumtypen nur selten vor (nur ein kleiner Teil der Flüsse in Südengland ist sauer). Daher können Extremlebensräume häu g als kleine isolierte Inseln betrachtet werden. Wie wir in ► Abschn. 10.4 sehen werden, sind auch diese Eigensch a en in der Regel mit einem geringen Artenreichtum verbunden. Aber obwohl es so plausibel erscheint, dass in wirklich extremen Lebensräumen nur wenige Arten vorkommen, hat es sich als ausgesprochen schwierig erwiesen, diese ese zu belegen.

10.3 Zeitlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen

Zeitliche Variationen von Umweltfaktoren und Ressourcen können vorhersagbar oder auch unvorhersehbar sein – das ist ein wesentlicher Unterschied. Vorhersagbare Variationen treten häu g in einem zeitlichen Maßstab auf, welcher der Generationszeit der Arten einer Lebensgemeinsch a selbst ähnelt.

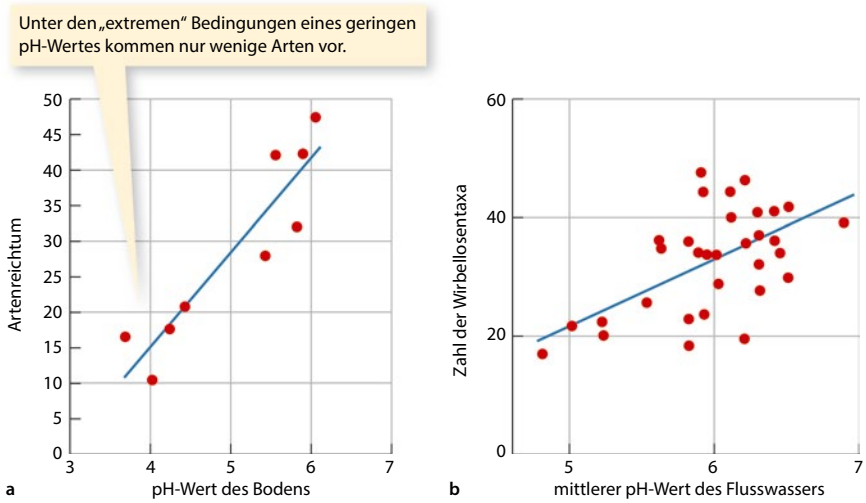


Abb. 10.14 **a** In der arktischen Tundra Alaskas nimmt die Anzahl der Pflanzenarten mit dem pH-Wert des Bodens zu (nach Gough et al. 2000). **b** In Flüssen in Südengland steigt die Zahl der Wirbellosentaxa mit dem pH-Wert des Flusswassers an (nach Townsend et al. 1983)

Dies gilt beispielsweise für jahreszeitliche klimatische Änderungen, die wir als Nächstes besprechen. Lebewesen können sich an solche Veränderungen anpassen – gewöhnlich, indem sie ihren Sto wechsel nach dem jahreszeitlichen Zyklus ausrichten. Aber auch das vorhersagbare Ausbleiben saisonaler Variationen kann spezialisierte Anpassungen ermöglichen, ohne dass lokales Aussterben droht, wozu es bei deutlich veränderten Bedingungen durchaus kommen könnte. Im Gegensatz dazu werden unvorhersehbare Veränderungen des Habitats von Natur aus als Störungen betrachtet, die sich auf die Zusammensetzung einer Lebensgemeinscha auswirken. Anschließend kann die Lebensgemeinscha dann nach und nach wieder in den Zustand vor der Störung zurückkehren. Damit werden wir uns weiter unten befassen.

Auftreten oder Ausbleiben von klimatischen Veränderungen

Nischendifferenzierung in saisonalen und nicht jahreszeitlich geprägten Lebensräumen

In einem Lebensraum mit vorhersagbaren jahreszeitlichen Veränderungen können verschiedene Arten zu unterschiedlichen Zeiten des Jahres an die jeweils herrschenden Umweltbedingungen angepasst sein. Daher würde man vielleicht erwarten, dass in einem jahreszeitlich geprägten Lebensraum mehr Arten miteinander coexistieren als in einem völlig konstanten Lebensraum (s. Abb. 10.3a). So unterscheiden sich beispielsweise verschiedene annuelle P anzen in gemäßigten Breiten darin, dass sie zu unterschiedlichen Zeiten während des Jahreslaufs keimen, wachsen, blühen und Samen bilden. Ähnlich durchlaufen Phytoplankton und Zooplankton in großen Seen gemäßigter Breiten eine jahreszeitliche Abfolge, wobei nacheinander jeweils unterschiedliche Arten dominieren, wenn die sich ändernden Umweltbedingungen und Ressourcen gerade für sie günstig sind.

Andererseits bieten nicht saisonal geprägte Lebensräume Gelegenheiten zur Spezialisierung, die in jahreszeitlich geprägten nicht in dieser Form vorhanden sind. So hätte es ein spezialisierter Fruchtfresser in einem saisonal geprägten Lebensraum schwer, sich zu behaupten, sofern dort nur für eine begrenzte Zeit des Jahres Früchte verfügbar sind. Solche Spezialisierungen finden sich aber immer wieder in nicht jahreszeitlich geprägten tropischen Lebensräumen, wo ständig Früchte der einen oder anderen Art zur Verfügung stehen.

Grob gesagt stützen Untersuchungen eher die zweite dieser beiden Hypothesen – dass der Artenreichtum mit abnehmenden klimatischen

Schwankungen ansteigt. So ist beispielsweise entlang der Westküste Nordamerikas von Panama im Süden bis nach Alaska im Norden eine signi kante Abnahme des Artenreichtums von Vögeln, Säugetieren und Schnecken zu verzeichnen, korreliert mit der kontinuierlich größer werdenden Spanne monatlicher Durchschnittstemperaturen (MacArthur 1975). Für diese Korrelation ist allerdings kein kausaler Zusammenhang belegt, da sich zwischen Panama und Alaska auch noch zahlreiche andere Dinge verändern. Es gibt also keine nachgewiesene Beziehung zwischen klimatischer Konstanz als solcher und dem Artenreichtum.

Aussagekrä iger sind möglicherweise Belege aus artenreichen Biomen in besonders wenig variablen Lebensräumen, in denen weder eine hohe Produktivität noch eine hohe Energiezufuhr oder irgendein anderer der normalerweise ins Spiel gebrachten Faktoren eine schlüssige Erklärung für den Artenreichtum liefern. Zwei Beispiele hierfür haben wir bereits in ▶ Abschn. 4.4 beschrieben. Lebensgemeinschaften am Grund der Tiefsee, 3000–6000 m unter dem Meeresspiegel, sind gekennzeichnet durch einen Mangel an Licht und niedrige Temperaturen (–0,5 bis 3,0 °C). Als Lebensgrundlage sind sie auf Detritus angewiesen, der als Nahrungsressource aus Lebensgemeinscha en der ober ächlichen Wasserschichten absinkt. Dennoch konnte in verschiedenen Untersuchungen nachgewiesen werden, dass manche Organismen in den Sedimenten der Tiefsee in erstaunlicher Artenzahl vorkommen: Bei den Polychäten (Vielborster) verteilten sich 150 gesammelte Individuen auf rund 50 verschiedene Arten, pro 0,25 m² Sediment fanden sich ungefähr 100 Nicht-Mikrobenarten und häu g stieß man auf eine umfangreiche β-Diversität – in verschiedenen lokalen Lebensgemeinschaften fanden sich jeweils unterschiedliche Arten (Smith et al. 2008). Die unveränderliche Natur dieser Lebensgemeinscha en, abgeschirmt von den Fluktuationen in den darüber be ndlichen Habitaten, hat vermutlich sowohl eine enge als auch eine lokale Spezialisierung begünstigt.

Ähnlich sind die subtropischen Meereswirbel oder Meeresdri ströme durch eine geringe Produktivität, aber einen hohen Artenreichtum gekennzeichnet. Ein einzelner Schleppnetzfang im o enen Wasser kann bis zu 50 verschiedene Fischarten umfassen (Barnett 1983). Das Biom ist allerdings durch eine bemerkenswerte räumliche und zeitliche Beständigkeit gekennzeichnet. Zudem handelt es sich zumeist um entwicklungsgeschichtlich alte Arten, die wahrscheinlich schon seit Dutzenden von Millionen Jahren an den gleichen Stellen der Meere vorkommen.

Störungen

Welchen Ein uss Störungen auf die Struktur einer Lebensgemeinschaft haben können, haben wir bereits in ▶ Abschn. 9.3 erörtert und dabei aufgezeigt: Wenn in einer dominanzkontrollierten Lebensgemeinscha (in der konkurrenzstarke Arten bereits ansässige verdrängen können) durch eine Störung eine Lücke entsteht, kommt es zumeist zu einer Sukzession, bei der der Artenreichtum zunächst durch Neubesiedlung zunimmt, aber dann infolge von Konkurrenzausschluss wieder zurückgeht.

Die Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit

Wenn wir in diese Vorstellung nun die Häu gkeit von Störungen mit einbeziehen, ist Folgendes zu erwarten: Bei häu gen Störungen sollten die meisten Habitatfragmente in den frühen Stadien der Sukzession mit nur wenigen Arten verbleiben. Ebenso sollten jedoch bei nur seltenem Au reten von Störungen in den meisten Habitatfragmenten die konkurrenzstärksten Spezies dominieren, wobei es ebenfalls nur wenige Arten gibt. Daraus wurde die **Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit** (engl. *intermediate disturbance hypothesis*) abgeleitet, der zufolge in Lebensgemeinscha en dann die meisten Arten zu erwarten sind, wenn die Störungshäu gkeit weder zu hoch noch zu gering ist (Connell 1978). Aufgestellt wurde diese Hypothese ursprünglich, um die Muster des Artenreichtums in tropischen Regenwäldern und Korallenri en zu erklären. Wie sich jedoch gezeigt hat, sind sehr viele – wahrscheinlich sogar alle – Lebensgemeinscha en Störungen ausgesetzt, die Unterschiede liegen lediglich in der Häu gkeit und Intensität der Störungen sowie in der Größe der dadurch entstehenden Lücken. Deshalb hat diese Hypothese ziemliche Bedeutung erlangt, wenn es darum geht, die Muster des Artenreichtums besser zu verstehen.

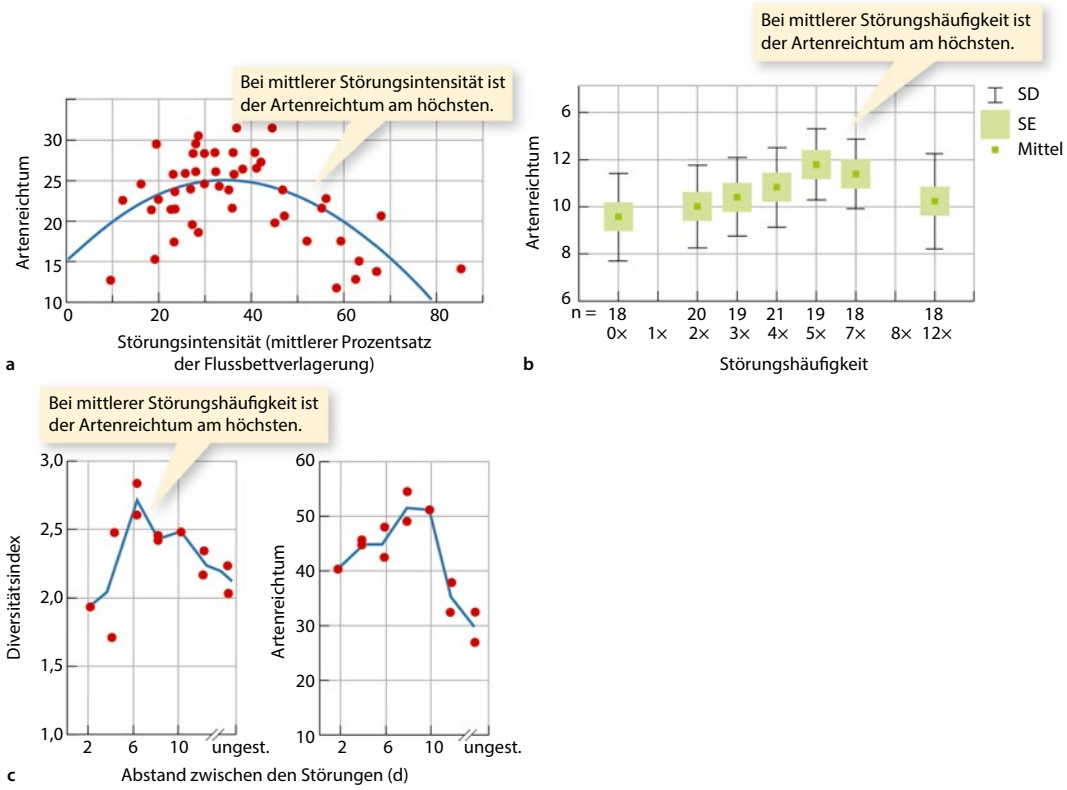


Abb. 10.15 **a** Beziehung zwischen dem Artenreichtum der Insekten und der Störungsintensität, gemessen als durchschnittlicher Prozentsatz der Verlagerung des Flussbetts während eines Zeitraums von zwei Monaten an 54 Stellen im Taieri River in Neuseeland (nach Townsend et al. 1977). **b** Artenreichtum in benthischen Lebensgemeinschaften an der Küste von Chile, die unterschiedlich häufig Störungen unterworfen wurden: Auf jeweils 20 % des Substrats der Versuchsflächen wurden sämtliche Organismen entfernt (nach Valdivia et al. 2005). **c** Artenvielfalt (Shannon-Index) und Artenreichtum von Phytoplanktongemeinschaften im Rahmen von kontrollierten Freilandversuchen am Plußsee in Schleswig-Holstein; „ungest." steht für den Artenreichtum in ungestörtem Zustand (nach Flödder und Sommer 1999)

Gestützt wurde diese Hypothese durch eine ganze Reihe von Untersuchungen. In kleinen Flüssen treten Störungen beispielsweise häufig in Form von Verlagerungen des Flussbetts in Zeiten hoher Abflussmengen auf. Aufgrund der unterschiedlichen Zusammensetzung der Flussbetten und des unterschiedlichen Abflussverhaltens unterliegen manche Lebensgemeinscha en in Flüssen häu ger Störungen als andere. Diese Unterschiede wurden an 54 Stellen im Taieri River auf Neuseeland erfasst. Die Verteilung des Artenreichtums an Makroinvertebraten stimmte mit der Hypothese der mittleren Störungshäu gkeit überein (Abb. 10.15a).

Eine weitere Untersuchung, welche die Hypothese stützt, wurde an den Lebensgemeinscha en der Felsküste im Norden von Zentralchile durchgeführt. Diese wurden experimentell sieben unterschiedlichen störenden Eingri en ausgesetzt. Dabei wurden im Laufe des Experiments von Teilen der Versuchs ächen null- bis zwölfmal sämtliche Organismen entfernt (Abb. 10.15b). Schließlich wurden bei einem kontrollierten Freilandversuch am Plußsee in Schleswig-Holstein natürliche Phytoplanktongemeinscha en Störungen unterworfen. Dazu brachten die Wissenscha ler in Abständen von zwei bis zwölf Tagen durch Druckluftblasen die normale Schichtung (Strati kation) der Wassersäule durcheinander. Auch hier waren sowohl der Artenreichtum als auch der Shannon-Diversitätsindex bei mittleren Störungshäu gkeiten am größten (Abb. 10.15c).

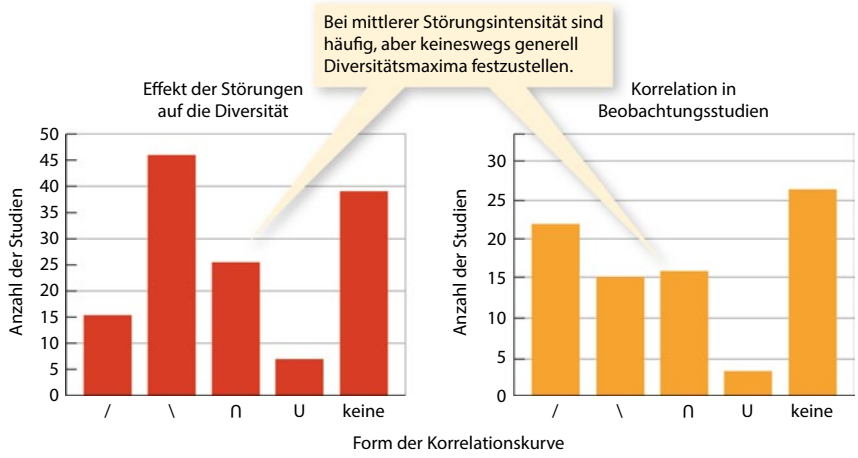


Abb. 10.16 Ergebnisse einer Überprüfung der Resultate von Untersuchungen zur Korrelation von Diversität und Störungen. Die Studien umfassten zum einen experimentell erzeugte Störungen (links) und zum anderen direkte Beobachtungen der Zusammenhänge zwischen den beiden (rechts) (nach Hughes et al. 2006)

10

Erneut müssen wir jedoch aufpassen, dass wir nicht aus einigen stützenden Beispielen eine allgemeingültige Regel ableiten. Wie eine Überprüfung von direkten Beobachtungen und experimentellen Untersuchungen ergab, sind Maxima des Artenreichtums bei mittlerer Störungsintensität in den Ergebnissen keinesfalls die Regel (Abb. 10.16). Ähnlich wie bei den Korrelationen zwischen Produktivität und Artenreichtum könnten sich die Resultate zumindest teilweise dadurch erklären lassen, dass die erhobenen Daten jeweils nur einen Ast einer Optimumkurve repräsentieren. Aber auch hier ist ebenso wahrscheinlich, dass die Realität zu komplex ist, um sie mit einer universellen Erklärung zu erfassen. Insbesondere ein Aspekt könnte für Komplikationen sorgen: Genau wie Störungen die Diversität einer Lebensgemeinscha beein ussen können, könnte auch umgekehrt gelten, dass sich Diversität auf die Natur und das Ausmaß von Störungen auswirken könnte. Unter Berücksichtigung dieser gegenseitigen Beein ussung können wir eine viel größere Bandbreite von Zusammenhängen zwischen Artenreichtum und Störungen vorhersagen (Hughes et al. 2006).

Das Alter des Lebensraums: entwicklungsgeschichtliche Zeiträume

Es gibt auch Störungen, die über sehr viel längere Zeiträume auf Lebensgemeinscha en einwirken. Für solche Fälle wurde häu g postuliert, diese Lebensgemeinscha en würden sich deswegen im Artenreichtum unterscheiden, weil einige dem Gleichgewicht schon näher gekommen und deshalb stärker mit Arten „gesättigt" seien als andere (s. Abb. 10.3d). Beispielsweise wurde der größere Artenreichtum in den Tropen gegenüber den gemäßigten Breiten vielfach zumindest teilweise damit begründet, dass die Tropen schon über lange, ununterbrochene entwicklungsgeschichtliche Zeiträume hinweg in ihrer jetzigen Form existierten, während sich die gemäßigten Breiten immer noch in einer Phase der Erholung von den pleistozänen Vergletscherungen befänden, als ihre Biome in Richtung der Tropen abgedrängt wurden.

Inzwischen wird jedoch vermutet, dass tropische Regionen während der Eiszeit ebenfalls Störungen unterworfen waren, zwar nicht direkt durch Vereisung, aber durch die damit einhergehenden Klimaänderungen. Als Folge davon zogen sich die tropischen Wälder auf eine begrenzte Zahl kleiner Refugien zurück, die von Grasland umgeben waren. Wie wir in ▶ Abschn. 2.4 (▶ Abb. 2.18) gesehen haben, waren die Lebensgemeinscha en der Tiere im Nordosten Australiens in denjenigen Regionen am artenreichsten, die im Laufe der vergangenen 18.000 Jahre durchgehend von Wald bedeckt waren. Somit erscheint wahrscheinlich, dass manche Lebensgemeinschaften aufgrund von Störungen in ferner

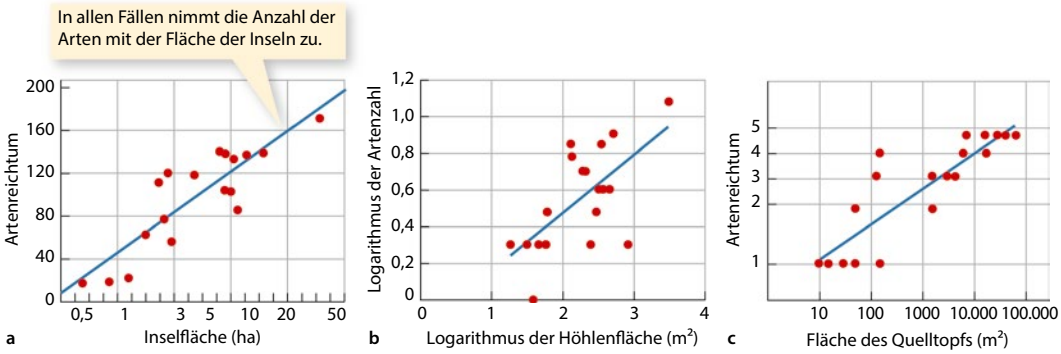


Abb. 10.17 Arten-Areal-Beziehungen: **a** für Pflanzen auf kleinen Schäreninseln vor der Ostküste Schwedens im Jahr 1999 (nach Lofgren und Jerling 2002); **b** für Fledermäuse, die Höhlen verschiedener Größe in Mexiko bewohnen (nach Brunet und Medellín 2001); **c** für Fische in australischen Wüstenquellen, die zu Quelltöpfen unterschiedlicher Größe miteinander verbunden sind (nach Kodric-Brown und Brown 1993). Sämtliche Regressionsgeraden sind signifikant ($p < 0{,}05$)

Vergangenheit weniger mit Arten gesättigt sind als andere. Allerdings lässt sich nur selten zuverlässig feststellen, um welche Lebensgemeinscha en es sich dabei handelt.

10.4 Fläche und Abgelegenheit von Habitaten: Inselbiogeografie

Arten-Areal-Beziehungen auf ozeanischen und in Habitatinseln

Auf Inseln sinkt die Anzahl der Arten mit abnehmender Fläche der Insel, das ist stichhaltig belegt. Eine solche **Arten-Areal-Beziehung** (engl. *species-area relationship*) ist in Abb. 10.17a für P anzen auf kleinen Inseln in Schweden, den Schären östlich von Stockholm, dargestellt. In diesem Zusammenhang müssen „Inseln" aber nicht unbedingt Inseln aus Land in einem Meer aus Wasser sein. So sind Seen beispielsweise Inseln aus Wasser in einem Meer aus Land, Berggipfel sind Höheninseln in einem Meer aus niedrigeren Lagen, Lücken im Kronendach eines Waldes, die durch einen umgestürzten Baum entstehen, sind Inseln in einem Meer aus Bäumen. Außerdem kann es Inseln mit bestimmten Gesteins-, Boden- oder Vegetationstypen geben, die von einem Meer aus anderen Gesteins-, Boden- bzw. Vegetationstypen umgeben sind. Auch derartige Inseln lassen vergleichbare Arten-Areal-Beziehungen erkennen (Abb. 10.17b, c).

Die Beziehung zwischen Artenreichtum und Insel äche gehört zu den beständigsten Mustern in der Ökologie. Aber ist die Artenarmut auf Inseln ausgeprägter, als man in vergleichbar kleinen Arealen auf dem Festland erwarten würde? Oder andersherum betrachtet: Trägt die charakteristische Isolation von Inseln zu ihrer Artenarmut bei? Diese Fragen sind wesentlich für das Verständnis der Struktur einer Lebensgemeinscha , denn es gibt eine Vielzahl von ozeanischen Inseln, Seen, Berggipfeln, von Feldern umgebenen Waldstücken, Einzelbäumen usw.

Der am nächsten liegende Grund dafür, dass größere Flächen eine höhere Zahl von Arten beherbergen, könnte sein, dass diese Flächen normalerweise mehr unterschiedliche Habitattypen umfassen. Allerdings haben Robert H. MacArthur und Edward O. Wilson (1967) in ihrer **Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeografie** (engl. *equilibrium theory of island biogeography*; ▶ Exkurs 10.3) argumentiert, diese Erklärung sei zu einfach, auch die Größe der Insel und ihre Abgelegenheit oder Isolation spielten eine entscheidende Rolle. Die Zahl der Arten auf einer Insel, so postulierten sie, werde durch ein Gleichgewicht zwischen Zuwanderung bzw. Besiedlung und Aussterben bestimmt. Dieses Gleichgewicht sei dynamisch, weil ständig Arten aussterben und durch Zuwanderung von Individuen der gleichen Art oder anderer Spezies ersetzt werden. Zudem könnten die Zuwanderungs- bzw. Besiedlungs- und die Aussterberate mit der Größe und Abgelegenheit von Inseln variieren.

Exkurs 10.3 Historische Meilensteine

Die Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeografie von MacArthur und Wilson

Als Robert H. MacArthur und Edward O. Wilson im Jahr 1967 ihr Werk *The theory of island biogeography* veröffentlichten, erklärten sie in Ihrem Vorwort: „Wir glauben nicht im Ernst, dass die in den folgenden Kapiteln verfassten speziellen Formulierungen angesichts der genauen Ergebnisse künftiger empirischer Untersuchungen lange Zeit Bestand haben werden." Für ein Buch, das seither so offenkundig allen Überprüfungen standgehalten hat, welche mit der Zeit zwangsläufig erfolgen, ist dies eine bemerkenswert bescheidene und in gewissem Sinn auch auffallend falsche Aussage. Ebenfalls im Vorwort betonen die beiden Autoren, dass sie zwar aus unterschiedlichen Fachrichtungen kämen – MacArthur war Ökologe, Wilson Taxonom und Zoogeograf –, aber beide letztlich als Gemeinsamkeit an die Populationsbiologie glaubten. Ebenso vertrauten sie auf die Macht von Theorien generell. Dabei geht es ihrer Meinung nach nicht darum, richtig zu liegen – die Wahrheit zu kennen, die ganze Wahrheit und nichts als die Wahrheit –, denn das ist nicht der Sinn von Theorien (und ihre „speziellen Formulierungen" stimmten nachweislich nicht immer exakt mit den Daten überein). Vielmehr geht es darum, zu neuen Überlegungen, Beobachtungen und Experimenten anzuregen und auf diese Weise zu weiteren Theorien zu animieren, da dieses Zusammenspiel von Daten und Theorien die Wissenschaft vorwärts bringt. MacArthur, Professor an der Princeton University, starb tragischerweise bereits fünf Jahre später im noch jungen Alter von 42 Jahren an Krebs. Bis dahin hatte er wahrscheinlich mehr als jeder andere dazu beigetragen, die moderne Ökologie als Synergie zwischen Theorie und Empirismus zu etablieren. E. O. Wilson, seit 1953 an der Havard University, führte die Arbeit fort, wurde unter anderem nach Publikation seines Werkes *Sociobiology: the new synthesis* 1975 als „Begründer der Soziobiologie" tituliert (allerdings auch dafür kritisiert) und erhielt weithin Anerkennung als weltweit größte Kapazität auf dem Gebiet sozialer Insekten, insbesondere Ameisen.

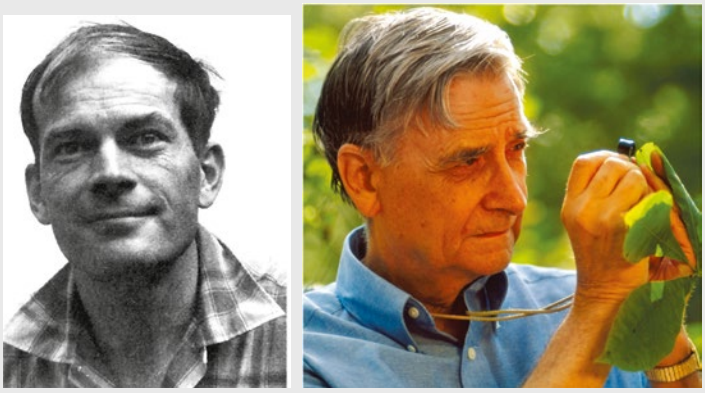
Ihre grundlegende Theorie der Inselbiogeografie fassen wir im Folgenden kurz zusammen. Betrachten wir zunächst die Zuwanderung und stellen uns eine Insel vor, die bislang noch gar keine Arten beherbergt. In diesem Fall wird die Zuwanderungs- bzw. Besiedlungsrate von Arten hoch sein, weil wahrscheinlich jedes neu ankommende Individuum für die Insel eine neue Art darstellt. Mit steigender Zahl der ansässigen Arten geht dann die Zuwanderungsrate an neuen, bislang noch nicht vertretenen Arten zurück. Sie erreicht null, sobald sämtliche Arten aus dem zur Verfügung stehenden **Artenpool** (etwa vom Festland oder von anderen nahe gelegenen Inseln) auf der betreffenden Insel vorhanden sind (Abb. 10.18a).

Die grafische Darstellung der Zuwanderung bzw. Besiedlung ergibt eine Kurve, denn bei einer geringen Zahl ansässiger Arten wird die Zuwanderungsrate wahrscheinlich besonders hoch sein und viele der Arten mit der größten Ausbreitungsfähigkeit werden erst noch eintreffen. Tatsächlich sollte der Graph eher ein Punkteschwarm sein als eine einzelne Linie, weil die exakten Daten davon abhängen, in welcher Reihenfolge genau die Arten eintreffen, was wiederum auf Zufall beruht. In diesem Sinn können wir die Zuwanderungskurve als Kurve der größten Wahrscheinlichkeit ansehen. Der exakte Kurvenverlauf hängt auch von der Entfernung bzw. Abgelegenheit der Insel vom Herkunftsort oder dem Pool der potenziellen Besiedler ab (Abb. 10.18a). Die Kurve wird stets dann null erreichen, wenn alle Mitglieder des Artenpools auf der Insel ansässig sind. Für Inseln, die nahe dem Herkunftsort von Zuwanderern liegen, wird die Kurve höhere Werte aufweisen als für entlegenere Inseln, denn potenzielle Besiedler haben eine umso größere Chance, eine Insel zu erreichen, je näher diese am Herkunftsort der Besiedler liegt. Ebenso wahrscheinlich werden die Zuwanderungsraten auf einer großen Insel im Allgemeinen höher sein als auf einer kleinen Insel, da die größere Insel auch ein größeres Ziel für die Besiedler darstellt (Abb. 10.18a).

Die Aussterberate der Arten auf einer Insel (Abb. 10.18b) ist dann null, wenn dort keine Arten vorkommen, und wird generell niedrig sein, solange nur wenige Arten anwesend sind. Mit zunehmender Zahl der ansässigen Arten wird der Theorie zufolge jedoch die Aussterberate ansteigen. Dies wird sich sogar beschleunigen, weil mit zunehmender Artenzahl die Wahrscheinlichkeit für einen Konkurrenzausschluss steigt und die Arten jeweils im Durchschnitt eine geringere Populationsgröße aufweisen. Dadurch werden sie anfälliger dafür, durch Zufall auszusterben. Dementsprechend sollten die Aussterberaten auf kleineren Inseln höher sein als auf größeren, denn im Normalfall werden die Populationen auf kleineren Inseln ebenfalls kleiner sein (Abb. 10.18b). Ähnlich wie bei der Zuwanderung sollte man auch die Aussterbekurven als „Kurven der größten Wahrscheinlichkeit" betrachten.

Um deutlich zu machen, wie sich Zuwanderung bzw. Besiedlung und Aussterben insgesamt in der Bilanz auswirken, können wir die beiden Kurven übereinanderlegen

(Abb. 10.18c). Die Zahl der Arten am Schnittpunkt der Kurven (*S**) stellt ein dynamisches Gleichgewicht dar und sollte den charakteristischen Artenreichtum der betreffenden Insel repräsentieren. Unterhalb von *S** nimmt der Artenreichtum zu (die Zuwanderungsrate übersteigt die Aussterberate), oberhalb von *S** nimmt er ab (die Aussterberate übersteigt die Zuwanderungsrate). Somit lassen sich anhand der Theorie eine Reihe von Vorhersagen treffen, auf die im Text näher eingegangen wird.



Robert MacArthur (links) (mit freundlicher Genehmigung aus dem Nachlass von Dr. Robert L. Burgess) und Edward O. Wilson (rechts) (© Frans Lanting/Corbis)

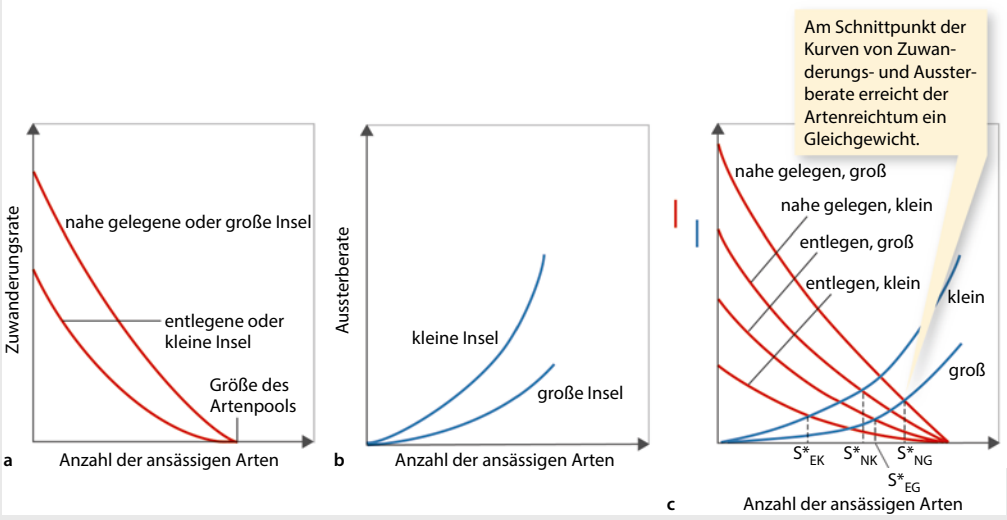


Abb. 10.18 Die Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeografie von MacArthur und Wilson (1967). **a** Die Zuwanderungsrate der Arten auf einer Insel, aufgetragen in Abhängigkeit von der Anzahl der dort ansässigen Spezies, jeweils für große und kleine sowie nahe gelegene und entlegene Inseln. **b** Die Aussterberate von Arten auf einer Insel aufgetragen in Abhängigkeit von der Anzahl der dort ansässigen Arten für große und kleine Inseln. **c** Das Gleichgewicht zwischen Zuwanderung bzw. Besiedlung und Aussterben auf kleinen und großen sowie nahe gelegenen und entlegenen Inseln. In allen Fällen repräsentiert *S** den Artenreichtum im Gleichgewichtszustand. Bedeutung der Indizes: G, groß; K, klein; N, nahe gelegen; E, entlegen

Die eorie von MacArthur und Wilson tri verschiedene Vorhersagen:

- Die Zahl der Arten auf einer Insel sollte im Laufe der Zeit mehr oder weniger konstant bleiben.
- Dies ist die Folge eines ständigen **Umsatzes** (engl. *turnover*) an Arten, weil einige Arten lokal aussterben und andere neu zuwandern.
- Große Inseln sollten mehr Arten beherbergen als kleine.
- Mit zunehmender Abgelegenheit einer Insel sollte die Artenzahl abnehmen.

Welchen Anteil haben Habitatdiversität und Fläche an den Variationen von Arten-Areal-Beziehungen?

Andererseits könnte man auf größeren Inseln auch schon deswegen einen höheren Artenreichtum erwarten, weil es auf ihnen ganz einfach mehr verschiedene Habitattypen gibt. Ist die Rate, mit der der Artenreichtum mit zunehmender Fläche bzw. Arealgröße steigt, höher, als sich alleine durch die Zunahme der Habitatdiversität erklären ließe? Bei einigen Studien versuchte man festzustellen, welchen Anteil jeweils Habitatdiversität und Insel äche an den Variationen von Arten-Areal-Beziehungen auf Inseln haben. Für Käfer auf den Kanarischen Inseln ist die Beziehung zwischen Artenreichtum und Habitatdiversität (gemessen anhand des Reichtums an P anzenarten) viel stärker als zwischen Artenreichtum und Insel äche. Die gilt vor allem für die herbivoren Käfer, was vermutlich an ihren besonderen Anforderungen an ihre Nahrungsp anzen liegt (Abb. 10.19a).

Im Gegensatz dazu konnten bei einer Untersuchung der Vielfalt an Tiergruppen auf den Kleinen Antillen in der Karibik die Variationen des Artenreichtums von Insel zu Insel jeweils anteilig danach zugeordnet werden, worauf dieser zurückzuführen war: allein auf die Fläche der Insel, allein auf die Diversität an Habitaten, auf die korrelierte Variation von Fläche und Habitatdiversität (also nicht einem dieser Faktoren alleine zuzuordnen) oder auf keinen der beiden Faktoren (Abb. 10.19b). Für Reptilien und Amphibien erwies sich wie für die Käfer auf den Kanarischen Inseln die Habitatdiversität als weitaus bedeutender als die Größe der Insel. Für Fledermäuse galt jedoch das Umgekehrte und für Vögel und Schmetterlinge spielten sowohl die Größe der Fläche selbst als auch die Habitatdiversität eine wesentliche Rolle. Alles in allem deuten derartige Untersuchungen darauf hin, dass es einen separaten Areale ekt über die einfache Korrelation zwischen Fläche und Habitatdiversität hinaus gibt: Größere Inseln stellen größere Ziele für eine Besiedlung dar und Populationen auf größeren Inseln haben ein geringeres Aussterberisiko.

Artenreichtum und Abgelegenheit von Inseln

Der Artenreichtum auf Inseln kann sicherlich abnehmen, je weiter die Inseln vom Herkun sort der potenziellen Zuwanderer auf dem Festland entfernt liegen. Das veranschaulichen die Beispiele der Pilze und Fische in Abb. 10.20a, b. Es gibt jedoch auch zahlreiche Beispiele, bei denen die Korrelation zwischen Artenreichtum und Abgelegenheit nur schwach ausgeprägt ist oder überhaupt nicht existiert. Für die Bäume und Flechten auf Inseln in der Boundary Waters Canoe Area Wilderness in Minnesota, USA (Abb. 10.20c), gibt es zwar einige Anzeichen dafür, dass die entlegensten Inseln die wenigsten Arten beherbergen, aber es ist kein eindeutiger allgemeiner Trend zu erkennen. In diesem und ähnlichen Fällen lassen sich die Ergebnisse wahrscheinlich zumindest teilweise dadurch erklären, dass die E ekte der vielen anderen Faktoren, die den Artenreichtum an einem Standort bestimmen, so stark ausgeprägt sind, dass wir keine Auswirkungen der Abgelegenheit erkennen können.

Das Fehlen von Arten aufgrund unzureichender Zeit für die Besiedlung

Als eher vorübergehende, aber dennoch wichtige Ursache für die Artenarmut auf Inseln, speziell entlegenen Inseln, kommt noch folgende Tatsache hinzu: Auf vielen dieser Inseln fehlen Arten, die potenziell dort leben könnten, ganz einfach deshalb, weil die Zeitspanne für eine Besiedlung zu kurz war. Ein Beispiel hierfür bildet die 40 km vor der Südwestküste Islands gelegene Insel Surtsey. Diese 1963 infolge eines Vulkanausbruchs neu entstandene Insel wurde in den ersten sechs Monaten nach Beginn des Ausbruchs von Bakterien und Pilzen, einigen Seevögeln, einer Fliegenart sowie von den Samen mehrerer

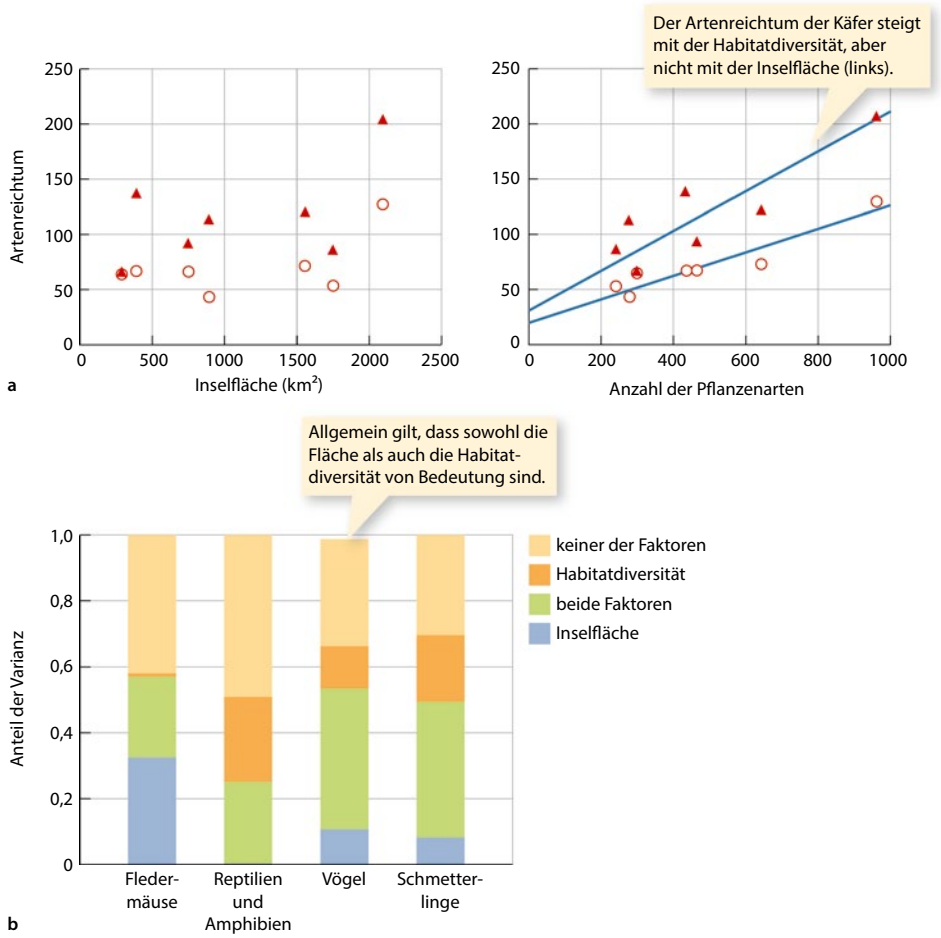


Abb. 10.19 **a** Die Beziehungen zwischen dem Artenreichtum herbivorer Käfer (Kreise) bzw. carnivorer Käfer (Dreiecke) und der Inselfläche (links) sowie dem Reichtum an Pflanzenarten (rechts) auf den Kanarischen Inseln. Die Regressionsgeraden sind signifikant ($p < 0{,}05$). In der linken Grafik sind keine Regressionsgeraden eingezeichnet, weil die Regression nicht signifikant ist (nach Becker 1992). **b** Anteile der Varianz des Artenreichtums von vier Tiergruppen auf einzelnen Inseln der Kleinen Antillen, die jeweils auf folgende Faktoren zurückzuführen sind: ausschließlich auf die Inselfläche (blau), ausschließlich auf die Habitatdiversität (orange), auf die korrelierte Variation von Fläche und Habitatdiversität (grün). Manche Varianzanteile ließen sich durch keinen dieser Faktoren eindeutig erklären (blass orange) (nach Ricklefs und Lovette 1999)

Strandp anzenarten besiedelt. Die Ansiedlung der ersten Gefäßp anzenart wurde 1965 registriert, die erste Mooskolonie 1967 und der erste Zwergstrauch, die Krautweide (*Salix herbacea*), 1998. Im Jahr 1993 fand man den ersten Regenwurm und 1998 Nacktschnecken, beide gelangten wahrscheinlich durch Vögel hierher (Hermannsson 2000). Bis zum Jahr 2004 hatte man mehr als 50 Arten von Gefäßp anzen erfasst, 53 Moosarten, 45 Flechtenarten und über 300 Wirbellosenarten, die sich aber nicht alle dauerha halten konnten (Surtsey Research Society, www.surtsey.is) Die Besiedlung durch neue Arten erfolgte sowohl oberhalb als auch unterhalb des Meeresspiegels. Zahlreiche marine Invertebraten breiten sich im Larvenstadium durch das Meer aus und können dadurch schneller Fuß fassen als Landpflanzen (Abb. 10.21).

Auf Inseln können die Evolutionsraten höher sein als die Besiedlungsraten

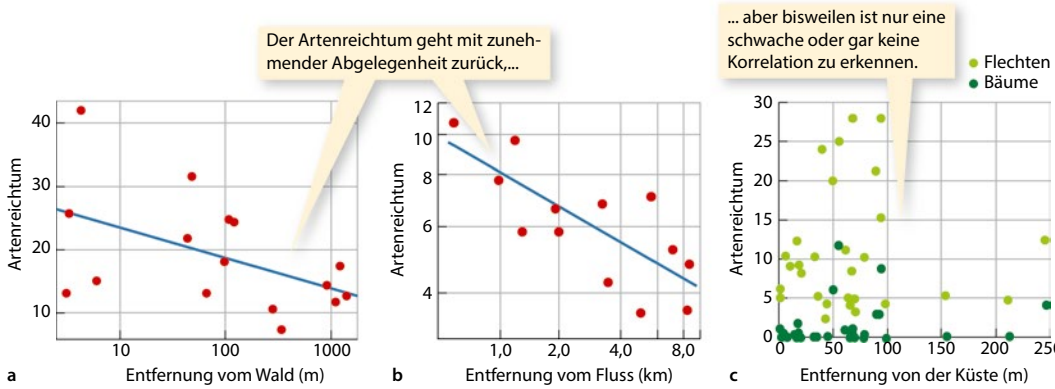


Abb. 10.20 Beziehungen zwischen dem Artenreichtum und der Entfernung von Inseln von einem Artenpool auf dem Festland. **a** Ektomykorrhizapilze an den Wurzeln einzelner Bäume von Baumgruppen, die vom zusammenhängenden Wald im Gebiet von Point Reyes National Seashore in Kalifornien, USA, isoliert sind; $p = 0{,}048$ (nach Peay et al. 2010). **b** Fische in von Quellen gespeisten Teichen, die mit dem Shigenobu-Fluss in Japan verbunden sind; $p = 0{,}012$ (nach Uchida und Inoue 2010). **c** Bäume und Flechten auf Inseln in Seen der Boundary Waters Canoe Area Wilderness in Minnesota, USA; keine signifikant lineare Beziehung (nach Ames et al. 2012)

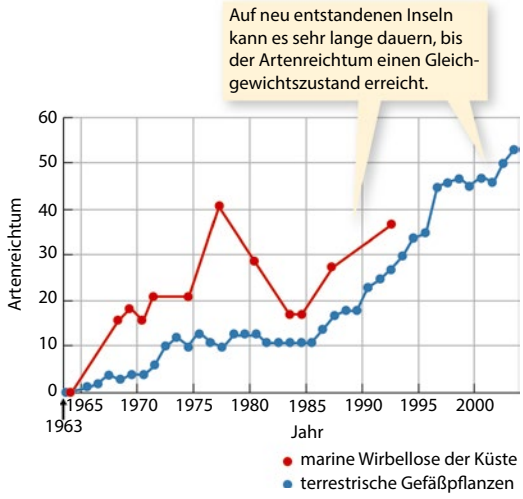


Abb. 10.21 Seit der Entstehung der Vulkaninsel Surtsey vor der Küste Islands im Jahr 1963 wurden regelmäßig Erhebungen des Artenreichtums an Tieren und Pflanzen durchgeführt. Dargestellt sind die Ergebnisse für marine Wirbellose der Küste (Rankenfüßer, Asseln, Zehnfußkrebse, Mollusken, See- und Schlangensterne, Seeigel und Seescheiden; rote Kreise) bis zum Jahr 1992 sowie für terrestrische Gefäßpflanzenarten (blaue Kreise) bis zum Jahr 2004 (nach Hermannsson 2000, Surtsey Research Society, www.surtsey.is)

Schlussendlich tri auch hier zu: Ohne Berücksichtigung von Evolutionsprozessen werden wir keinen Aspekt der Ökologie wirklich in vollem Umfang verstehen können (► Kap. 2 und 8). Das gilt in besonderem Maß für ein Verständnis der Lebensgemeinscha en auf Inseln. Auf entlegenen Inseln kann die Evolutionsrate neuer Arten vergleichbar oder sogar höher sein als die Zuwanderungsrate von Arten, die sich neu ansiedeln. Solange wir ausschließlich ökologische Prozesse betrachten, werden wir also die Lebensgemeinscha en solcher Inseln auf jeden Fall nur unvollständig verstehen können. Nehmen wir als Beispiel die bemerkenswert hohe Zahl an Taufliegenarten (*Drosophila* sp.) auf den abgelegenen Vulkaninseln Hawaiis. Von den weltweit ungefähr 1500 *Drosophila*-Arten kommen mindestens 500 auf Hawaii vor und haben sich fast ausschließlich auf diesen Inseln selbst entwickelt. Die Lebensgemeinscha en, denen sie angehören, sind demnach eindeutig weitaus stärker durch lokale Evolution und Artbildung beein usst als durch die Prozesse von Zuwanderung und Aussterben.

10.5 Gradienten des Artenreichtums

In den vorangegangenen Abschnitten haben wir uns mit den möglichen Auswirkungen verschiedener Faktoren wie Produktivität, Abgelegenheit von Inseln usw. auf den Artenreichtum und die Biodiversität generell befasst. Nun wollen wir uns räumlichen und zeitlichen Mustern des Artenreichtums

zuwenden. Dabei wollen wir versuchen, die beobachteten Muster mithilfe unserer Erkenntnisse über die Ein üsse verschiedener Faktoren zu erklären. Selbst bei den am stärksten ausgeprägten Mustern erkennen wir jedoch auch Variationen eines allgemeinen Trends. Wie bei jeder statistischen Beziehung können wir diese Variationen zum Teil Fehlern bei der Probennahme oder Beobachtung zuschreiben. Im Freiland gesammelte Daten spiegeln die zugrundeliegende Realität wahrscheinlich nie perfekt wider. Variationen werden aber auch ganz einfach deshalb entstehen, weil der beobachtete Artenreichtum durch mehrere der bereits diskutierten Faktoren gemeinsam bestimmt wird und diese Faktoren nicht alle parallel zu dem Gradienten variieren, dem wir folgen. Wenn wir uns nun als Nächstes breitengradabhängigen Gradienten zuwenden, wird unsere Frage somit nicht lauten „Wie ist jeder einzelne Wert eines Trends zu erklären?“, sondern „Wie lässt sich der generelle Trend erklären?“.

Breitengradabhängige Gradienten

Eines der au älligsten Muster des Artenreichtums ist dessen Zunahme von den Polen zu den Tropen hin. Dieses Muster zeigt sich bei vielen verschiedenen Organismengruppen, zum Beispiel bei Bäumen, marinen Wirbellosen, Schmetterlingen und Echsen (◘ Abb. 10.22). Zudem ist diese Verteilung in terrestrischen, marinen und limnischen Habitaten zu beobachten.

Als Erklärung für diese breitengradabhängigen Muster wurden zweifellos am häu gsten Variationen der Produktivität und der verfügbaren Energie vorgeschlagen, deren Ein üsse – wie bereits in ▶ Abschn. 10.2 erörtert – o nur schwer auseinanderzuhalten sind. Wie sich jedoch gezeigt hat (s. ◘ Abb. 10.10), sind Variationen der Energiezufuhr für sich gesehen besonders in globalem Maßstab von Bedeutung – und die breitengradabhängigen Trends fallen eindeutig in diese Kategorie. Angesichts unserer Erkenntnisse über die globalen Klimamuster (▶ Kap. 4) kann man sich kaum vorstellen, warum durchgängige breitengradabhängige Trends in der Produktivität nicht mit der Energiezufuhr korreliert sein sollten. Es sei jedoch auch daran erinnert (s. ebenfalls ▶ Abschn. 10.2), dass der Artenreichtum zwar bei mittlerer Produktivität häu g ein Maximum erreicht, dass dieses Muster aber mit der geringsten Wahrscheinlichkeit in größeren räumlichen Maßstäben zu beobachten ist, was ebenfalls sicherlich wieder für die globalen breitengradabhängigen Trends gilt.

Daher können wir mit einiger Bestimmtheit sagen: Der breitengradabhängige Gradient des Artenreichtums lässt sich im Wesentlichen anhand der grundlegenden Variationen der Energiezufuhr erklären, welche sich direkt auf den Sto wechsel auswirken und dadurch auf allen trophischen Ebenen zum Tragen kommen, aber ebenfalls anhand von Gradienten der Primärproduktivität. Andererseits – diesen generellen Aspekt haben wir weiter oben bereits angesprochen – sollte dies uns nicht blind machen für offenkundige Ausnahmen von diesem Trend, bei denen der Artenreichtum zweifellos stärker von anderen Faktoren als der Energiezufuhr abhängt. Ein hervorragendes Beispiel dafür ist die hohe Diversität, die mit der geringen Produktivität in den subtropischen Meereswirbeln einhergeht.

Für den allgemeinen breitengradabhängigen Trend wurden aber auch noch zahlreiche weitere Erklärungen vorgebracht. Unter anderem wurde beispielsweise betont, dass Regionen im Bereich des Äquators generell weniger jahreszeitlich geprägt sind als gemäßigte Breiten und Arten damit eine stärkere Spezialisierung ermöglichen könnten (das heißt, sie weisen weniger breite Nischen auf, s. ◘ Abb. 10.3b). Auch das höhere entwicklungsgeschichtliche Alter der Tropen wurde als Ursache für den größeren Artenreichtum dort ins Spiel gebracht. Einer anderen Argumentation zufolge könnte die wiederholte Fragmentierung der Tropenwälder in einzelne Waldfragmente, aus denen sich anschließend wieder zusammenhängende Wälder entwickelten, eine genetische Differenzierung und Artbildung begünstigt haben und damit den hohen Artenreichtum in den Tropen zu großen Teilen erklären. Jede dieser Erklärungen könnte für den größeren Artenreichtum der Tropen eine Rolle gespielt haben. Wir dürfen nicht davon ausgehen, dass nur ein einzelner Faktor dazu beigetragen hat.

Der Artenreichtum tropischer Lebensgemeinscha en wurde auch auf eine höhere Intensität der Prädation und stärker spezialisierte Prädatoren zurückgeführt. Durch erhöhte Prädation könnte Konkurrenz an Bedeutung verlieren, was eine

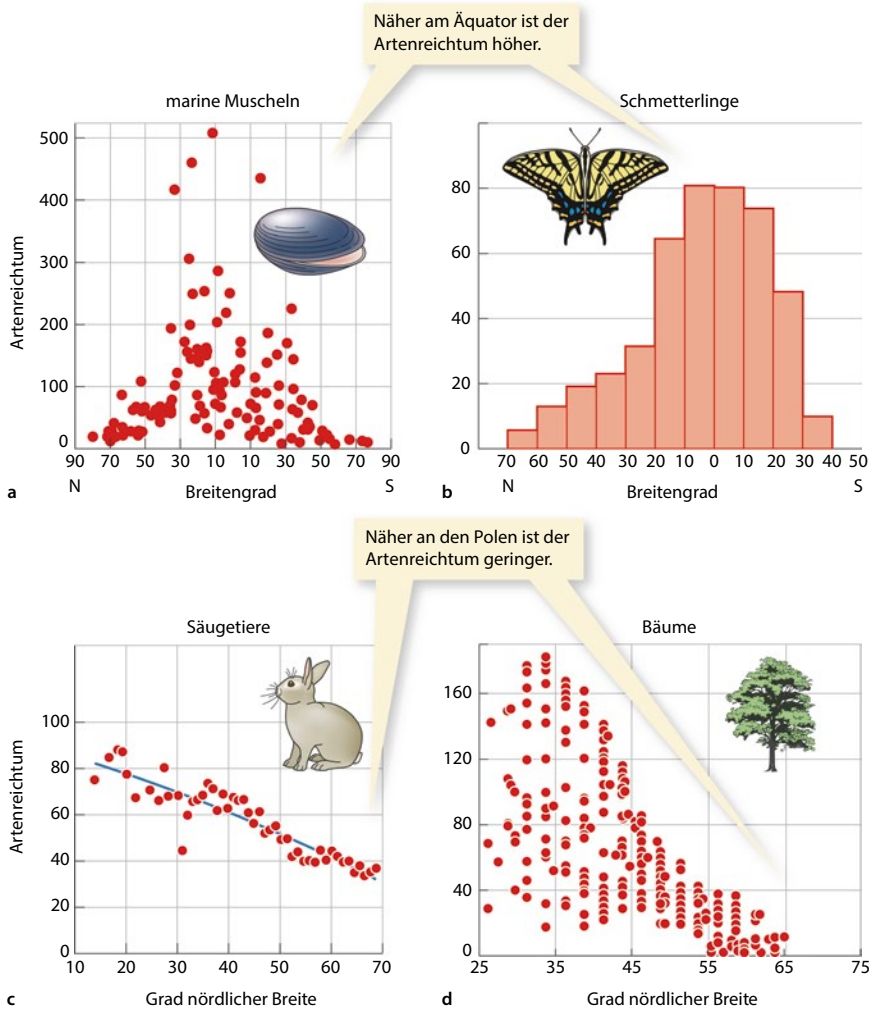


Abb. 10.22 Breitengradabhängige Muster des Artenreichtums: **a** marine Muscheln (nach Flessa und Jablonski 1995), **b** Schwalbenschwänze (nach Sutton und Collins 1991), **c** Säugetiere in Nordamerika (nach Rosenzweig und Sandlin 1997), **d** Bäume in Nordamerika (nach Currie und Paquin 1987). In allen Fällen nimmt der Artenreichtum von niedrigen Breitengraden (der Äquator liegt auf dem nullten Breitengrad) zu hohen Breitengraden (die Pole liegen bei 90°) ab

stärkere Überlappung der Nischen ermöglicht und dadurch einen höheren Artenreichtum begünstigt (s. Abb. 10.3c). Natürlich kann Prädation nicht die eigentliche Ursache des Artenreichtums in den Tropen sein, denn diese Annahme würde die Frage aufwerfen, wodurch der Artenreichtum an Prädatoren selbst entstand. Der Fokus auf die Prädation bringt jedoch einen anderen Aspekt ins Spiel, auf den wir später noch einmal zurückkommen werden: Die verschiedenen, auf einen Trend einwirkenden Faktoren können untereinander wechselwirken und sich sogar gegenseitig verstärken. So kann beispielsweise eine größere Menge an verfügbarer Energie zu einem höheren Artenreichtum, zu verstärkter Prädation und damit zu einem noch höheren Artenreichtum führen.

Gradienten in Abhängigkeit von der Höhenlage oder der Wassertiefe

In terrestrischen Lebensräumen wurde häufig ein Rückgang des Artenreichtums mit zunehmender

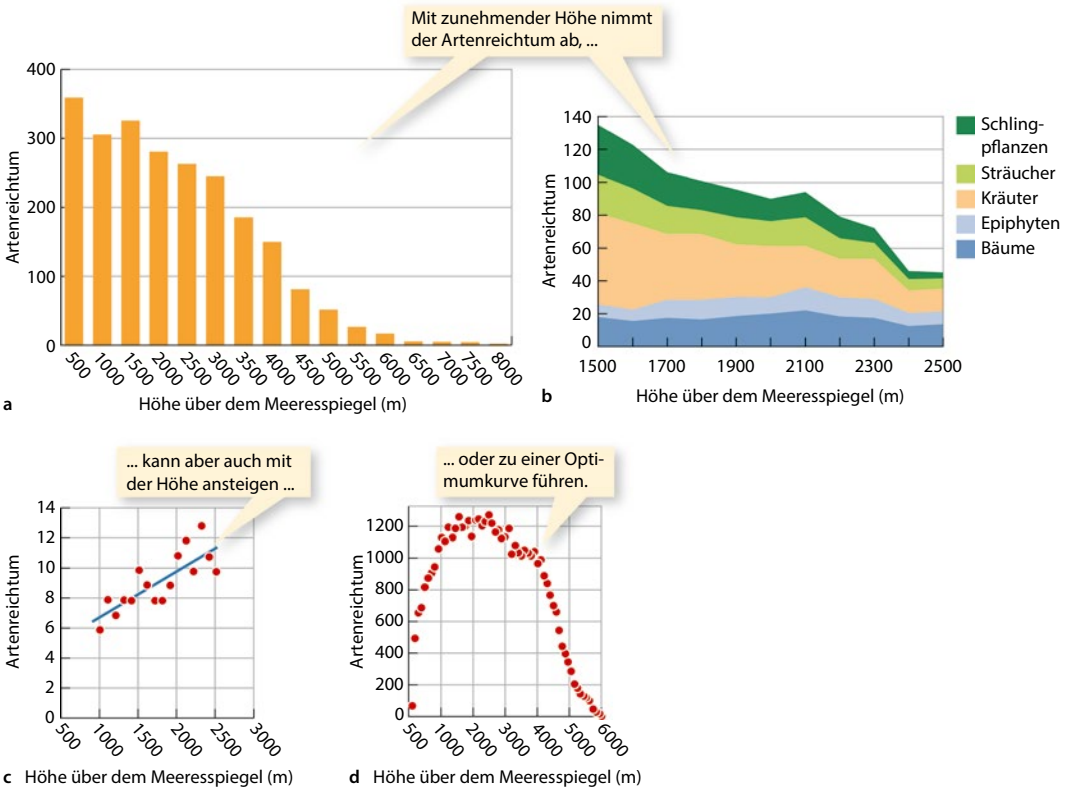


Abb. 10.23 Beziehungen zwischen Artenreichtum und Höhenlage. **a** Brutvogelarten im nepalesischen Teil des Himalaja (nach Hunter und Yanzon 1992). **b** Pflanzen in der Sierra Manantán in Mexiko (nach Vázquez und Givnish 1998). **c** Ameisen im Lee Canyon in den Spring Mountains von Nevada, USA (nach Sanders et al. 2003). **d** Blütenpflanzen im nepalesischen Teil des Himalaja (nach Grytnes und Vetaas 2002)

Höhe über dem Meeresspiegel beobachtet, der an den breitengradabhängigen Trend erinnert (Abb. 10.23a, b). Allerdings wurde in einigen Studien auch von einem Anstieg des Artenreichtums mit zunehmender Höhe berichtet, speziell für bestimmte Artengruppen (Abb. 10.23c), während bei etwa der Häl e aller Untersuchungen zum Artenreichtum verschiedener Höhenlagen Optimumkurven herauskamen (Abb. 10.23d) (Rahbek 1995).

Zumindest einige der Faktoren, die beim breitengradabhängigen Trend des Artenreichtums von Bedeutung sind, spielen wahrscheinlich auch als Erklärung für Trends mit der Höhenlage eine Rolle. Häu g wurde die Abnahme des Artenreichtums beispielsweise mit verringerter Produktivität aufgrund von niedrigeren Temperaturen und einer kürzeren Wachstumsperiode in größeren Höhen erklärt oder auch mit physiologischen Stress im Zusammenhang mit klimatischen Extremen im Bereich der Berggipfel. Tatsächlich lässt sich die in Abb. 10.23c dargestellte unerwartete positive Beziehung zwischen der Diversität der Ameisenarten und der Höhenlage dadurch erklären, dass in diesem Fall die Niederschläge mit der Höhe zunahmen und dadurch zu einer gesteigerten Produktivität in höheren Lagen führten. Zusätzlich bewohnen Lebensgemeinschaften in großen Höhen zwangsläu g kleinere Areale als diejenigen im Tie and vergleichbarer Breiten und sie sind normalerweise stärker von ähnlichen Lebensgemeinscha en isoliert als solche in tieferen Lagen. Die E ekte von Arealgröße und Isolation tragen somit wahrscheinlich ebenfalls zur Abnahme des Artenreichtums mit zunehmender Höhe bei.

In aquatischen Lebensräumen lässt die Veränderung des Artenreichtums mit zunehmender Wassertiefe erhebliche Ähnlichkeiten mit den terrestrischen

Gradienten über die Höhenstufen erkennen, zeigt aber auch grundlegende Unterschiede. Mit zunehmender Tiefe verändern sich die Bedingungen in der Wassersäule, während die strukturellen Verhältnisse des Habitats weitgehend gleich bleiben. Gänzlich anders ist die Struktur des Lebensraums jedoch am Gewässergrund. Der Boden fungiert als Senke für Detritus, der aus den Lebensgemeinscha en der darüber liegenden Wassersäule absinkt. In größeren Seen nden sich in den kalten, dunklen, sauersto armen Tiefen weniger Arten als in den achen oberächlichen Wasserschichten. Ganz ähnlich sind P anzen und Algen in marinen Lebensräumen auf die euphotische Zone beschränkt, in die Licht vordringt und Photosynthese ermöglicht. Diese reicht nur selten tiefer als 30 m.

Im o enen Meer nimmt der Artenreichtum mit der Tiefe rasch ab. Nur am Meeresgrund erfolgt eine Umkehr: Hier kann die Diversität, wie bereits erwähnt, ausgesprochen hoch sein. Interessanterweise entsteht in Küstenregionen durch zunehmende Tiefe kein einfacher Gradient des Artenreichtums an bodenbewohnenden Tieren. Stattdessen erreicht der Artenreichtum in etwa 1000 m Tiefe ein Maximum, möglicherweise zurückzuführen auf die stärkere Vorhersagbarkeit der Umweltbedingungen in diesem Bereich (Abb. 10.24).

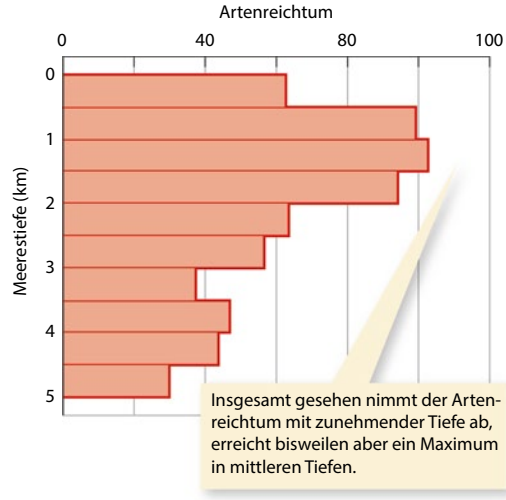


Abb. 10.24 Tiefengradient des Artenreichtums bodenbewohnender Wirbeltiere und Wirbelloser (Fische, Zehnfußkrebse, Seegurken, Seesterne) im Meer südwestlich von Irland (nach Angel 1994)

Gradienten im Verlauf der Sukzession von Lebensgemeinschaften

Wie in ▶ Abschn. 9.3 beschrieben, nimmt bei vollständig ablaufenden Sukzessionen von Lebensgemeinscha en die Artenzahl aufgrund von Besiedlung zunächst zu, schließlich aber aufgrund von Konkurrenz wieder ab. Am sichersten belegt ist dies für P anzen, aber auch die wenigen bislang durchgeführten Untersuchungen zur Sukzession von Tierarten deuten zumindest auf einen parallel dazu verlaufenden Anstieg des Artenreichtums und der Biodiversität in den frühen Sukzessionsstadien hin. Abb. 10.25 veranschaulicht dies für Vögel nach der Rekultivierung ehemaliger Tagebau ächen in der Tschechischen Republik, für benthische Wirbellose an unterseeischen Felsen vor der Küste von Griechenland und für Ameisen, die neu angelegte Siedlungen in Puerto Rico besiedelten.

Bis zu einem gewissen Grad ist ein Gradient des Artenreichtums im Verlauf einer Sukzession eine unvermeidliche Folge der schrittweise ablaufenden Besiedlung eines Areals durch Arten aus Lebensgemeinscha en der Umgebung, die sich in späteren Stadien der Sukzession befinden. Lebensgemeinschaften späterer Stadien sind demnach stärker mit Arten gesättigt (s. Abb. 10.3d). Dies ist jedoch nur ein kleiner Teil des Gesamtbildes, da im Laufe einer Sukzession auch immer wieder Arten durch andere ersetzt werden und nicht nur neue Spezies hinzukommen.

Ein Dominoeffekt?

Wie bei anderen Gradienten des Artenreichtums gibt es auch bei der Sukzession so etwas wie einen Domino- oder Kaskadene ekt: Ein Prozess, durch den der Artenreichtum steigt, löst einen zweiten aus, der wiederum einen dritten verursacht usw. Die ersten Arten sind die besten Besiedler und die überlegensten Konkurrenten um freien Raum. Sie liefern unmittelbar Ressourcen, die vorher nicht vorhanden waren, und sorgen für Heterogenität. Beispielsweise scha en die ersten P anzen Ressourcenverarmungszonen (▶ Abschn. 3.2) im Boden, die zwangsläu g die räumliche Heterogenität der Verteilung von

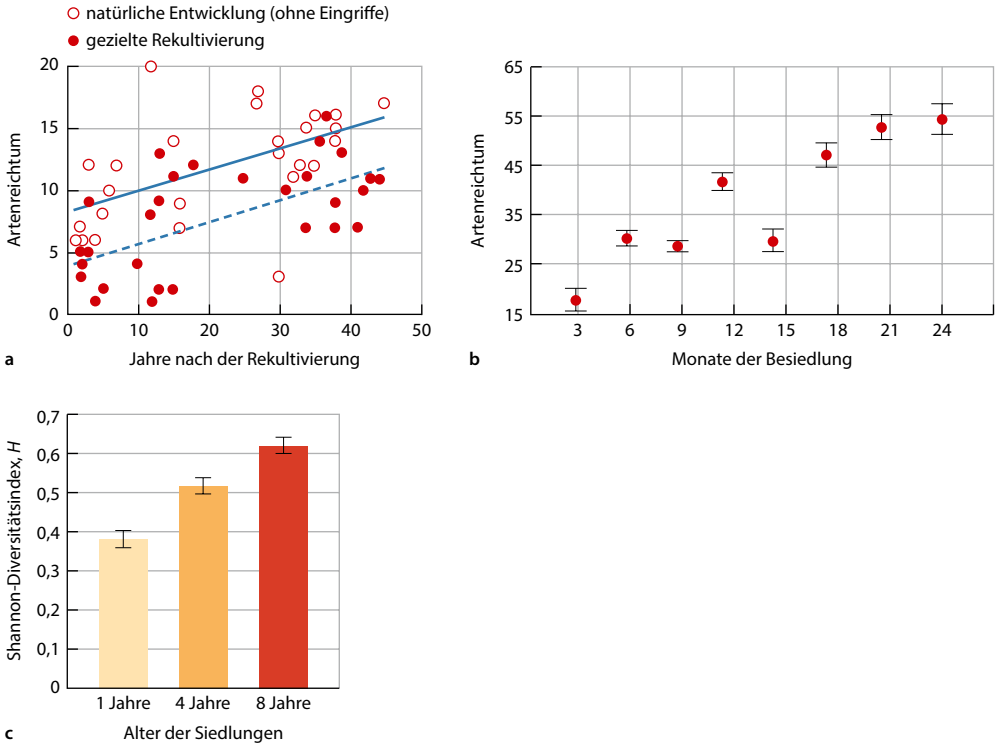


Abb. 10.25 Zunahme der Biodiversität von Tieren im Verlauf einer Sukzession. **a** Reichtum der Vogelarten infolge der Rekultivierung aufgegebener Tagebauflächen in der Tschechischen Republik (nach Salekt 2012). **b** Artenreichtum mariner Invertebraten im Laufe der Besiedlung künstlich ausgebrachter Ziegelsteine an der Felsküste vor der Küste von Nordgriechenland. Die Balken geben Standardfehler an (nach Antoniadou et al. 2010). **c** Diversitätsindex nach Shannon (▶ Exkurs 10.1) für Ameisen in neu angelegten Siedlungen in Puerto Rico, jeweils ein, vier und acht Jahre nach dem Bau (nach Brown et al. 2012)

P anzennährsto en erhöhen. Die P anzen selbst scha en eine Reihe neuer Mikrohabitate und bieten eine viel größere Spannbreite an Nahrungsressourcen für die Tiere, die sich von ihnen ernähren können (s. Abb. 10.3a). Die Zunahme von Herbivorie und Prädation kann dann in Rückkopplung einen weiteren Anstieg des Artenreichtums begünstigen (prädatorenvermittelte Coexistenz, Abb. 10.3c). Das sorgt wiederum für weitere Ressourcen und mehr Heterogenität und so fort.

Darüber hinaus sind Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Windgeschwindigkeit beispielsweise in einem Wald zeitlich viel weniger variabel als auf exponierten Flächen früher Sukzessionsstadien. Die erhöhte Konstanz des Lebensraums kann zu mehr Stabilität in den Umweltbedingungen und Ressourcen führen, die es spezialisierten Arten ermöglicht, hier Populationen aufzubauen und dauerha aufrechtzuerhalten (Abb. 10.3b). Bei sämtlichen Gradienten des Artenreichtums erschweren es Wechselwirkungen vieler Faktoren, zwischen Ursache und Wirkung zu unterscheiden. Beim Gradienten des Artenreichtums im Verlauf einer Sukzession scheint dieses ver ochtene Netz aus Ursache und Wirkung jedoch gerade der Kernpunkt zu sein.

Zusammenfassung

Quantitative Erfassung von Artenreichtum und Diversität

Die Zahl der Arten in einer Lebensgemeinschaft bezeichnet man als ihren Artenreichtum. Mithilfe von Diversitätsindizes kann man

neben dem Artenreichtum auch die Äquität, also die gleichmäßige Verteilung der Individuen einer Lebensgemeinschaft auf diese Arten, mit berücksichtigen. Ein noch vollständigeres Bild erhält man durch ein Rang-Abundanz-Diagramm. Mithilfe eines einfachen Modells lassen sich die Determinanten des Artenreichtums besser verstehen. Demnach wird eine Lebensgemeinschaft mehr Arten umfassen, je größer die Spannbreite an verfügbaren Ressourcen ist, wenn die Arten in der Nutzung der Ressourcen stärker spezialisiert sind, wenn die Spezies sich in ihrer Ressourcennutzung stärker überlappen oder wenn die Lebensgemeinschaft stärker mit Arten gesättigt ist.

Räumlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen

Der Artenreichtum steigt häufig mit der Spannbreite an verfügbaren Ressourcen und mit der Produktivität. Allerdings wurde in vielen Fällen auch das Gegenteil beobachtet – man spricht dann vom Paradoxon der Anreicherung. Bei wieder anderen Studien erreichte der Artenreichtum bei mittlerer Produktivität ein Maximum. Auch mit erhöhter Energiezufuhr in eine Lebensgemeinschaft nimmt der Artenreichtum tendenziell zu. Entweder wirkt sich das direkt auf den Stoffwechsel der Organismen aus oder als einer der Faktoren, die Variationen der Produktivität bestimmen. Prädation kann dazu führen, dass bestimmte Beutearten ganz ausgelöscht werden, und damit den Artenreichtum verringern, oder sie kann eine stärkere Überlappung der Nischen und somit einen größeren Artenreichtum ermöglichen (prädatorenvermittelte Coexistenz). Alles in allem kann sich der größte Artenreichtum daher bei einer mittleren Prädationsintensität einstellen.

Lebensräume mit größerer räumlicher Heterogenität beherbergen häufig zusätzliche Arten, weil sie eine höhere Vielfalt an Mikrohabitaten bieten, eine breitere Spanne von Mikroklimaten, mehr Versteckmöglichkeiten vor Prädatoren usw. Das Ressourcenspektrum ist also erweitert. Von einem extremen abiotischen Faktor dominierte Lebensräume sind schwieriger zu erkennen, als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Manche dieser mutmaßlichen Extremlebensräume beherbergen nur wenige Arten, aber ein allgemeiner Zusammenhang mit den extremen Bedingungen ließ sich bislang nur äußerst schwer nachweisen.

Zeitlich variierende Faktoren, die den Artenreichtum beeinflussen

Lebensräume mit jahreszeitlich wechselnden Bedingungen können eine saisonale Spezialisierung ermöglichen und so zu einem Anstieg des Artenreichtums führen. Aber auch in nicht jahreszeitlich geprägten Lebensräumen gibt es Gelegenheiten zu einer Spezialisierung, die bei ausgeprägten Jahreszeiten nicht vorhanden sind. Insgesamt gesehen ist der Artenreichtum offenbar in nicht saisonal geprägten Lebensräumen höher. Nach der Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit sollte sich der maximale Artenreichtum bei einer mittleren Häufigkeit von Störungen einstellen, weil die meisten Habitatfragmente aufgrund sehr häufig auftretender Störungen in frühen Sukzessionsstadien mit wenigen Arten verbleiben. Treten hingegen nur sehr selten Störungen auf, so können in den meisten Habitatfragmenten die konkurrenzstärksten Arten Dominanz erlangen, sodass hier ebenfalls nur wenige Spezies vorkommen. Diese Hypothese wird durch einige Studien gestützt.

Lebensgemeinschaften können sich auch deshalb in ihrem Artenreichtum unterscheiden, weil manche sich näher am Gleichgewichtszustand befinden und deshalb stärker mit Arten gesättigt sind als andere. So könnten die Tropen beispielsweise unter anderem deswegen so artenreich sein, weil sie ohne Unterbrechung schon über lange entwicklungsgeschichtliche Zeiträume hinweg in ihrer jetzigen Form bestehen.

Fläche und Abgelegenheit von Habitaten: Inselbiogeografie

Der Begriff „Insel" muss sich nicht unbedingt auf Inseln aus Land in einem Meer aus Wasser beschränken, es können damit auch Habitatinseln gemeint sein. Die Zahl der Arten auf einer Insel geht mit abnehmender Fläche der Insel zurück. Das liegt unter anderem daran, dass größere Flächen normalerweise eine größere Vielfalt unterschiedlicher Habitattypen umfassen. Nach der Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeografie von MacArthur und Wilson gibt es jedoch einen separaten Inseleffekt, beruhend auf einem Gleichgewicht zwischen Zuwanderung bzw. Besiedlung und Aussterben. Diese Theorie wurde durch zahlreiche Untersuchungen untermauert. Speziell auf abgelegenen Inseln kann die Evolutionsrate neuer Arten vergleichbar oder sogar höher sein als die Besiedlungsrate durch neue Besiedler.

Gradienten des Artenreichtums

Mit einigen bemerkenswerten Ausnahmen nimmt der Artenreichtum insgesamt von den Polen zu den Tropen hin zu. Als Erklärung dafür angeführt wurden unter anderem Prädation, Variationen des Klimas und das größere entwicklungsgeschichtliche Alter der Tropen wurden. Die entscheidenden Faktoren sind aber die Produktivität und vor allem die Zufuhr von Energie. In terrestrischen Lebensräumen geht der Artenreichtum häufig (aber nicht immer) mit zunehmender Höhe zurück. Dafür sind Faktoren wichtig, die auch für den breitengradabhängigen Trend im Artenreichtum eine Rolle spielen, aber auch die Arealgröße und Isolation. In aquatischen Lebensräumen nimmt der Artenreichtum in der Wassersäule gewöhnlich aus ähnlichen Gründen mit der Tiefe ab. Allerdings können Lebensgemeinschaften am Meeresgrund ausgesprochen divers sein. Im Verlauf von Sukzessionen steigt der Artenreichtum zunächst aufgrund von Besiedlung an, geht schließlich aber aufgrund von Konkurrenz wieder zurück.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Erläutern Sie die Begriffe Artenreichtum, Diversitätsindex und Rang-Abundanz-Diagramm und legen Sie vergleichend dar, was mit ihnen gemessen wird.
2. Was ist mit dem Paradoxon der Anreicherung gemeint und wie lässt es sich lösen?
3. Erklären Sie die vielfältigen Mechanismen, durch welche die Zufuhr von Energie den Artenreichtum beeinflussen kann.
4. Erklären Sie anhand von Beispielen, welche gegensätzlichen Effekte Prädation auf den Artenreichtum haben kann.
5. Warum ist es so schwierig, Extremlebensräume zu identifizieren?
6. Erläutern Sie die Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit.
7. Inseln müssen nicht Inseln aus Land in einem Meer aus Wasser sein. Erstellen Sie eine Liste anderer Typen von Habitatinseln in einer möglichst breiten Spanne von räumlichen Maßstäben.

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Wissenschaftler haben vielfach berichtet, dass der Artenreichtum einer Optimumkurve folgt, mit einem Maximum bei einem mittleren Niveau von Produktivität, Prädationsdruck, Störungen oder Meerestiefen. Schauen Sie sich die Nachweise dafür nochmals an und überlegen Sie, ob diesen Mustern möglicherweise gemeinsame Mechanismen zugrunde liegen.
2. Um unterscheiden zu können, welche Auswirkungen jeweils die Habitatdiversität und die Arealgröße auf den Artenreichtum von Arthropoden haben, wurde auf einigen kleinen Mangroveinseln in der Bucht von Florida, USA, ein Experiment durchgeführt. Gebildet werden die Inseln von Reinbeständen der Roten Mangrove (*Rhizophora mangle*), die als Habitat für Lebensgemeinschaften aus Insekten, Spinnen, Skorpionen und Asseln dienen. Nach einer Bestandserhebung der Tierwelt zu Versuchsbeginn wurden einige der Mangroveinseln mit einer Motorsäge gewaltsam verkleinert. Die Habitatdiversität

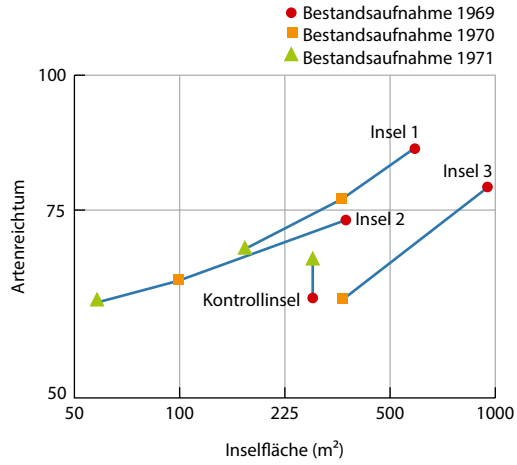


Abb. 10.26 Auswirkungen der künstlichen Verkleinerung von drei Mangroveinseln auf die Anzahl der Arthropodenarten. Die Inseln 1 und 2 wurden jeweils nach den Bestandsaufnahmen von 1969 und 1970 verkleinert, Insel 3 nur nach der ersten Bestandsaufnahme 1969. Die Kontrollinsel wurde nicht verkleinert. Die Veränderungen des Artenreichtums auf dieser Insel ließen sich zufälligen Fluktuationen zuschreiben (nach Simberloff 1976)

war davon nicht betroffen, aber trotzdem ging der Artenreichtum der Arthropoden auf drei Inseln im Laufe von zwei Jahren zurück (Abb. 10.26). Auf einer anderen, als Kontrolle dienenden Insel, deren Größe unverändert blieb, war im gleichen Zeitraum ein leichter Anstieg des Artenreichtums zu verzeichnen. Welche Vorhersagen der Theorie der Inselbiogeografie werden durch die in der Abbildung dargestellten Ergebnisse gestützt? Welche zusätzlichen Daten würde man benötigen, um die anderen Vorhersagen zu überprüfen? Wie würden Sie den leichten Anstieg des Artenreichtums auf der Kontrollinsel erklären?

3. Die Zunahme des Artenreichtums im Laufe einer Sukzession von Lebensgemeinschaften wird bisweilen durch einen Domino- oder Kaskadeneffekt erklärt. Inwiefern könnte ein ähnliches Konzept für den allgemein zu beobachtenden breitengradabhängigen Gradienten des Artenreichtums gelten?

Energie- und Stoffffluss durch Ökosysteme

11.1 Die Rolle der Energie in der Ökologie – 393

11.2 Geografische Muster der Primärproduktivität – 394

11.3 Limitierende Faktoren für die terrestrische Primärproduktivität – 397

11.4 Limitierende Faktoren für die aquatische Primärproduktivität – 403

11.5 Das Schicksal der Primärproduktion – 413

11.6 Der Prozess der Zersetzung – 420

11.7 Stoffffluss durch Ökosysteme – 423

11.8 Nährstoffbudgets und Kreisläufe in der Größenordnung von Ökosystemen – 425

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- erklären können, wie Lebensgemeinschaften durch den Fluss von Energie und Stoffen mit der abiotischen Umwelt ihres Ökosystems in Verbindung stehen.
- die Unterschiede in der Nettoprimärproduktivität an Land und in den Meeren der Erde beschreiben können.
- erläutern können, inwiefern die Primärproduktivität in terrestrischen Ökosystemen größtenteils durch Wasser und Temperatur gesteuert wird.
- darlegen können, warum der Limitierung der Nährstoffe in aquatischen Ökosystemen eine weitaus wichtigere Kontrollfunktion für die Nettoprimärproduktivität zukommt, weil hier die Produktivität weitgehend durch ein Gleichgewicht zwischen der Verfügbarkeit von Licht und Nährstoffen gesteuert wird.
- erläutern können, wie der Energiefluss durch Nahrungsnetze, die von Weidegängern geprägt sind, mit der Effizienz des Energietransfers zwischen den einzelnen trophischen Ebenen korreliert ist.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_11

- ausführen können, wie groß speziell in terrestrischen Ökosystemen der Anteil an Energie und Stoffen eines Ökosystems ist, der durch das Zersetzersystem verarbeitet wird.
- die Unterschiede zwischen Kreisläufen von stärker geologisch geprägten Nährstoffen wie Phosphor und dem Stickstoffkreislauf aufzeigen können, der eng durch Bakterien kontrolliert wird.
- beschreiben können, wie Nährstoffe aus unterschiedlichsten Quellen in Ökosysteme gelangen – zum Beispiel durch Verwitterung von Böden und anstehendem Gestein, durch Ablagerung aus der Atmosphäre, durch Stickstofffixierung und durch fließendes Wasser.

Wie alle biologischen Einheiten benötigen Ökosysteme mit ihren Lebensgemeinschaften Stoffe für ihren Aufbau und Energie für ihre Aktivitäten. Daher ist es unabdingbar, sich klar zu machen, auf welchen Wegen Stoffe und Energie in Ökosysteme gelangen und diese wieder verlassen, wie sie in die Biomasse der Primärproduzenten umgewandelt werden und wie diese als Brennstoff für die übrige Lebensgemeinschaft dient, für Herbivoren, Detritivoren, Destruenten und deren Konsumenten.

11.1 Die Rolle der Energie in der Ökologie

Die Gesetze der ermodynamik lehren uns, dass das Universum stets auf einen Zustand größerer Entropie und geringerer Ordnung hinstrebt. Biologische Systeme sind jedoch Orte lokalisierter Ordnung: Sie werden durch eine kontinuierliche Zufuhr an Energie aufrechterhalten und wirken damit dem allgemeinen Trend entgegen. Sämtliche biologischen Einheiten benötigen diese ständige Energiezufuhr, um ihre Aktivitäten und ihre Struktur zu erhalten. Weiterhin ist für ihren Au au eine Zufuhr an Sto en notwendig. Dies gilt nicht nur für einzelne Individuen, sondern auch für Populationen, Lebensgemeinschaften und ganze Ökosysteme. In diesem Kapitel beschä igen wir uns mit den komplizierten Wechselwirkungen des Energie- und Sto usses in Ökosystemen und beleuchten, wie diese Flüsse und ihre Wechselwirkungen in verschiedenen Biomen variieren.

Verfügbare Biomasse, Primär- und Sekundärproduktivität

Bevor wir uns den in Ökosystemen ablaufenden Prozessen zuwenden, sollen hier zunächst einige wichtige Begri e erläutert werden.

- **verfügbare Biomasse** (engl. *standing crop*): Die Körper aller lebenden Organismen innerhalb einer bestimmten Fläche zu einem bestimmten Zeitpunkt bilden die verfügbare Biomasse (häu g wird dafür auch im Deutschen die englische Bezeichnung *standing crop* verwendet).
- **Biomasse** (engl. *biomass*): Unter der Biomasse verstehen wir die Masse der Organismen pro Flächeneinheit Boden- oder Wasser äche. Ausgedrückt wird sie normalerweise in Einheiten der Energie (wie Joule pro Quadratmeter; $J\,m^{-2}$), der organischen Trockenmasse (Gramm pro Quadratmeter) oder des Kohlensto gehalts (Gramm C pro Quadratmeter; $g\,C\,m^{-2}$).
- **Primärproduktivität** (engl. *primary productivity*): Die Primärproduktivität ist die Rate, mit der pro Flächen- oder Volumeneinheit durch Photosynthese Biomasse produziert wird. Wie die Biomasse kann sie in vielen verschiedenen Einheiten ausgedrückt werden, darunter Energie (wie Joule pro Quadratmeter und Tag oder Jahr; $J\,m^{-2}\,d^{-1}$ oder $J\,m^{-2}\,a^{-1}$), organische Trockenmasse (Gramm pro Quadratmeter und Tag; $g\,m^{-2}\,d^{-1}$) oder Kohlensto gehalt (Gramm C pro Quadratmeter und Tag; $g\,C\,m^{-2}\,d^{-1}$). Ökologen bemessen sowohl die Brutto- als auch die Nettoprimärproduktivität.
- **Bruttoprimärproduktivität** (**BPP**; engl. *gross primary productivity*, GPP): Als Bruttoprimärproduktivität bezeichnet man die gesamte Fixierung von Energie durch Photosynthese. Ein Teil davon wird jedoch von den Primärproduzenten – den autotrophen Organismen – selbst veratmet und geht als **respiratorische Wärme** ($\mathbf{R_{auto}}$; engl. *respiratory heat*) aus dem Ökosystem verloren.
- **Nettoprimärproduktivität** (**NPP**; engl. *net primary productivity*): Das ist die Di erenz zwischen der BPP und R_{auto}. Sie repräsentiert die tatsächliche Produktionsrate neuer Biomasse, die von heterotrophen Organismen – also Bakterien, Pilzen und Tieren – konsumiert werden kann.
- **Sekundärproduktivität** (engl. *secondary productivity*): Darunter verstehen wir die Produktionsrate von Biomasse durch heterotrophe Organismen.
- **Nettoökosystemproduktivität** (engl. *net ecosystem productivity*, NEP): So bezeichnet man die Di erenz zwischen der BPP und der Atmung sämtlicher Organismen eines Ökosystems ($\mathbf{R_{gesamt}}$). Sie bemisst die Nettorate

der Akkumulation oder des Verlusts an organischen Sto en, Energie oder organischem Kohlensto aus einem Ökosystem und entspricht der Nettoprimärproduktivität minus der Atmung sämtlicher heterotropher Organismen (R_{het}).

Konsumenten- und Destruentensystem

Ein Teil der Primärproduktion wird von Herbivoren konsumiert, die wiederum Carnivoren als Nahrung dienen. Diese beiden Gruppen bilden zusammen das **Konsumentensystem** (engl. *live consumer system*). Der Anteil der Nettoprimärproduktion, der nicht von Herbivoren konsumiert wird, durchläu das **Destruenten-** oder **Zersetzersystem** (engl. *decomposer system*). Am Abbau von toter organischer Substanz (Detritus) sind zwei verschiedene Organismengruppen beteiligt: Bakterien und Pilze sind **Destruenten** oder **Mineralisierer** (engl. *decomposers*), dagegen bezeichnet man Tiere, die sich von totem organischem Material ernähren, als **Detritivoren** oder **Detritusfresser** (engl. *detritivores*).

11

11.2 Geografische Muster der Primärproduktivität

Die Lebensgemeinschaften und Ökosysteme der Erde hängen hinsichtlich ihrer Versorgung mit Energie entscheidend davon ab, wie hoch die von Pflanzen, Algen und anderen Primärproduzenten erzielte Nettoprimärproduktivität (NPP) ist. Ebenso bedeutsam ist die NPP für den globalen Kohlenstoffkreislauf, denn sie beseitigt Kohlendioxid aus der Atmosphäre und hat damit einen starken Einfluss auf die globalen Klimaveränderungen. Darauf werden wir in ▶ Kap. 12 näher eingehen. Natürlich ist die Freisetzung von Kohlendioxid zurück in die Atmosphäre durch die Atmung der heterotrophen Organismen (R_{het}) ebenso von Bedeutung. Letztendlich wird der Austausch von Kohlensto zwischen einem Ökosystem und der Atmosphäre durch die Nettoökosystemproduktivität (NEP) – oder das Gleichgewicht zwischen NPP und R_{het} – bestimmt.

Die Nettoprimärproduktivität variiert auf der Erde erheblich, das gilt genauso für terrestrische Ökosysteme wie für Meere (◘ Abb. 11.1). Wie aus der Abbildung zu ersehen, werden die höchsten Werte (annähernd 800 mg C m^{-2} a^{-1} und mehr) in den tropischen Regenwäldern erreicht. Ähnlich hohe Werte erreicht die NPP ansonsten nur in Feuchtgebieten, Ästuaren und Kelpwäldern (▶ Kap. 4), aber die räumliche Ausdehnung all dieser Ökosysteme ist so gering, dass sie in ◘ Abb. 11.1 gar nicht au auchen. Eine etwas niedrigere, aber immer noch hohe NPP (300–600 g C m^{-2} a^{-1}) ist typisch für Wälder und Grasländer der gemäßigten Breiten, tropische Savannen, Au riebszonen im Meer und weite Teile des Nordatlantiks nördlich des 40. nördlichen Breitengrads. Die geringste NPP auf der Erde (50–150 g C m^{-2} a^{-1}) ndet sich in Wüsten und in den subtropischen Meereswirbeln oder Meeresdri strömen der Weltmeere.

Bei den in ◘ Abb. 11.1 dargestellten Raten handelt es sich um Schätzungen der potenziellen NPP in natürlichen Ökosystemen ohne störende Eingri e des Menschen. Wie wir in ▶ Exkurs 11.1 und ▶ Kap. 14 noch weiter erörtern werden, wirkt sich der Mensch durch seine Landnutzung dramatisch auf die NPP auf den Landmassen der Erde aus. Etwa ein Drittel der eisfreien Land äche der Erde ist heute landwirtscha lich genutzt (Ramankutty et al. 2008).

Die potenzielle Gesamt-Nettoprimärproduktivität in den natürlichen Ökosystemen der Erde (also ohne störende Eingri e durch den Menschen, folglich ein theoretischer Wert) wird auf etwa 100 Petragramm Kohlensto im Jahr geschätzt (1 Pg = 10^{15} g). Davon werden etwas mehr als die Hälfte in terrestrischen Ökosystemen produziert, etwas weniger als die Häl e in den Meeren (◘ Tab. 11.1). Natürlich bedecken die Meere 70 % der Erdober äche – somit ist die durchschnittliche Nettoprimärproduktivität pro Flächeneinheit an Land höher. Das bedeutendste Biom der Erde hinsichtlich der Gesamt-NPP sind die tropischen Regenwälder: Sie steuern mehr als 15 % der gesamten globalen NPP bei und mehr als 30 % der terrestrischen NPP. Dicht auf die Regenwälder folgen die tropischen Savannen, die fast ebenso viel zur globalen NPP beitragen (◘ Tab. 11.1). Der Beitrag der Regenwälder und

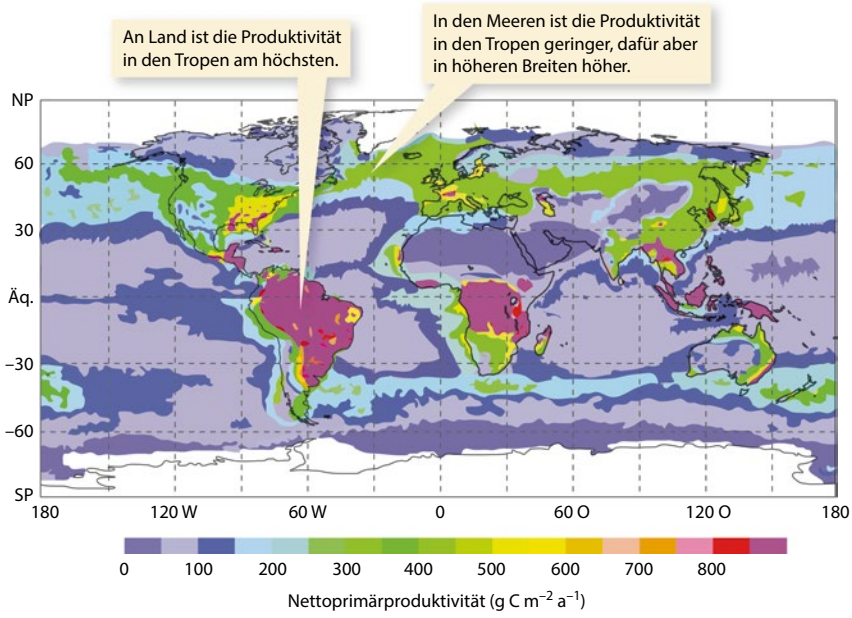


Abb. 11.1 Durchschnittliche jährliche Nettoprimärproduktivität auf der Erde in den Meeren und in terrestrischen Ökosystemen (in Gramm Kohlenstoff pro Quadratmeter und Jahr; g C m^{-2} a^{-1}) (Nachdruck aus Field et al. 1998)

Exkurs 11.1 Aktueller ÖKOnflikt

Anteil der vom Menschen genutzten Nettoprimärproduktion

Der Mensch hat durch seine Eingriffe und Aktivitäten, insbesondere durch die Landwirtschaft, bemerkenswerten Einfluss auf die Nettoprimärproduktivität (NPP) genommen. Ein Maß für diesen Einfluss ist der **Anteil der vom Menschen genutzten Nettoprimärproduktion (HANPP**, engl. *human appropriation of NPP*; Haberl et al. 2007).
Ein Teil der Nettoprimärproduktion wird direkt abgeerntet, etwa bei der Ernte landwirtschaftlicher Erzeugnisse oder beim Holzeinschlag in Wäldern. Ein Teil der potenziellen NPP natürlicher Ökosysteme geht durch die Verarmung der Böden und sonstige mit der Landnutzung einhergehende Veränderungen verloren, darunter auch die Erschließung für Siedlungsraum. Ein weiterer Teil fällt vom Menschen verursachten Feuern zum Opfer. Zusammengenommen geht fast ein Viertel der potenziellen NPP der terrestrischen Biome der Erde durch diese anthropogenen Einflüsse verloren. Davon entfallen 53 % auf die Ernte von Nutzpflanzen und Holz, 40 % auf Verluste infolge der Landnutzung und 7 % auf Feuer. Haberl et al. (2007) sprechen daher auch von einem „bemerkenswerten Einfluss einer einzigen Art auf die gesamte Biosphäre".
Die vom Menschen genutzten Anteile der Primärproduktion (HANPP) sind keineswegs gleichförmig über die Erde verteilt (Abb. 11.2). Ein großer Prozentsatz der potenziellen Nettoprimärproduktivität natürlicher Ökosysteme wird heute in Indien, weiten Teilen Europas, in der Osthälfte der Vereinigten Staaten, im östlichen Drittel von China, in Südostasien sowie in den saisonalen tropischen Wäldern in Westafrika direkt vom Menschen genutzt oder durch menschliche Aktivitäten dezimiert. Wo die NPP von Natur aus niedrig ist, wie in den Tundren und in vielen der großen Wüsten der Erde, wirkt sich der Mensch nur geringfügig aus. Andererseits hat sich der Mensch in einigen großen Gebieten der Erde mit sehr hoher Nettoprimärproduktivität – speziell in den Regenwäldern Amazoniens in Lateinamerika und im Kongobecken in Afrika, aber auch in vielen Savannenregionen Afrikas – bis heute weniger als 20 % der Nettoprimärproduktion angeeignet.

Gibt es irgendeine vernünftige Begründung dafür, ob es gut oder schlecht ist, dass der Mensch ein Viertel der Nettoprimärproduktion der terrestrischen Ökosysteme der Erde nutzt? Wäre es besser, ein konkretes Ziel zu setzen, etwa 10 %? Gibt es Gründe zu befürchten, dass der vom Menschen genutzte Anteil der Nettoprimärproduktion auf 50 % und mehr steigen wird? Welche Konsequenzen könnte dies haben?

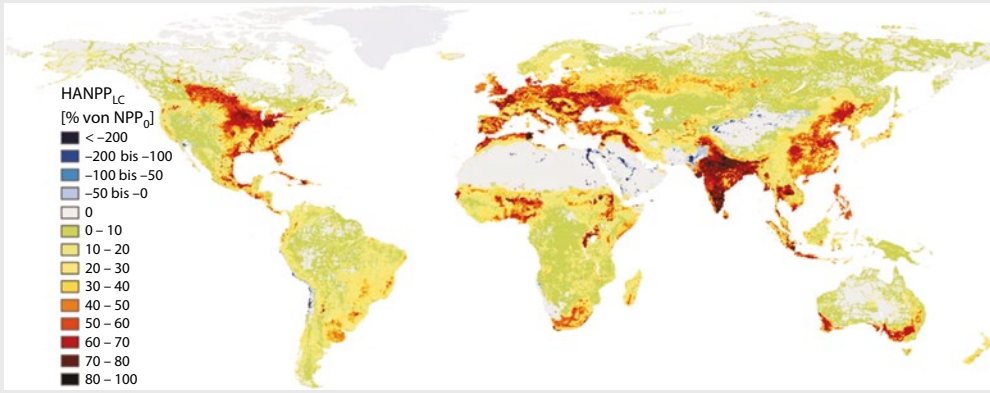


Abb. 11.2 Ausmaß der vom Menschen genutzten Anteile an der Nettoprimärproduktion (HANPP), angegeben als Prozentsatz der potenziellen natürlichen Nettoprimärproduktivität in den terrestrischen Gebieten der Erde (Nachdruck aus Haberl et al. 2007)

Tab. 11.1 Die jährliche Nettoprimärproduktion, global summiert für die großen Biome der Erde (in Petagramm Kohlenstoff) (aus Geider et al. 2001)

marine Biome	Nettoprimärproduktion	terrestrische Biome	Nettoprimärproduktion
tropische und subtropische Meere	13,0	tropische Regenwälder	17,8
Meere der gemäßigten Breiten	16,3	sommergrüne Laubwälder	1,5
Polarmeere	6,4	Laub-Nadel-Mischwälder	3,1
Küstenbereiche	10,7	immergrüne Nadelwälder	3,1
Salzmarschen/Ästuare/ Seetangbetten	1,2	sommergrüne Nadelwälder	1,4
Korallenriffe	0,7	Savannen	16,8
		mehrjähriges Grasland	2,4
		Sträucher auf kahlem Boden	1,0
		Tundra	0,8
		Wüste	0,5
		Kulturland	8,0
Summe	48,3	Summe	56,4

Savannen zur globalen Produktivität spiegelt sowohl die hohe NPP pro Flächeneinheit in diesen Biomen wider als auch die großen Flächen, die sie bedecken. Zu beachten ist allerdings, dass die in Abb. 11.1 verwendete Mercator-Projektion der Weltkarte ein verzerrtes Bild ergibt, weil sie Regionen mit zunehmender Entfernung vom Äquator flächenmäßig größer wirken lässt, als sie tatsächlich sind.

11.3 Limitierende Faktoren für die terrestrische Primärproduktivität

Wodurch wird die Primärproduktivität reguliert? In terrestrischen Lebensgemeinschaften werden für die Primärproduktion Ressourcen wie Sonneneinstrahlung, Kohlendioxid, Wasser und mineralische Bodennährsto e benötigt, daneben hat der Umweltfaktor Temperatur ebenfalls einen starken Einfluss auf die Nettoprimärproduktivität. Der Anteil von Kohlendioxid an der Gaszusammensetzung der Atmosphäre beträgt normalerweise ungefähr 0,03–0,04 % (300–400 ppm). Somit spielt Kohlendioxid vermutlich keine wesentliche Rolle für die unterschiedliche Produktivität verschiedener Lebensgemeinscha en (obwohl der globale Anstieg der Kohlendioxidkonzentration weitreichende Veränderungen nach sich ziehen kann; ▶ Kap. 12). Andererseits variieren die Intensität der Sonneneinstrahlung, die Verfügbarkeit von Wasser und Nährsto en sowie die Temperatur von Ort zu Ort erheblich. Damit kommen sie alle als limitierende Faktoren infrage. Aber welcher Faktor begrenzt die Primärproduktivität tatsächlich?

Terrestrische Lebensgemeinschaften nutzen die Sonneneinstrahlung nur ineffizient

Je nach Ort tre en auf 1 m² Erdober äche pro Minute 0–50 kJ Sonnenenergie. Würde diese gesamte einstrahlende Energie durch Photosynthese in p anzliche Biomasse umgewandelt – also bei einer **Effizienz der Photosynthese** (engl. *photosynthetic e ciency*; Prozentsatz der einfallenden, photosynthetisch aktiven Strahlung, der in oberirdische Nettoprimärproduktion umgewandelt wird) von 100 % –, würde dadurch eine gewaltige Menge an P anzenmaterial erzeugt: zehn- bis hundertmal mehr als die ermittelten Mengen. Die tatsächliche photosynthetische E zienz liegt in der Regel nur bei wenigen Prozent, o sogar noch weit darunter. Zum Beispiel weisen die in Abb. 11.3 dargestellten Nadelwaldgesellschaften die höchste Nettoe zienz der Photosynthese auf, doch liegt diese nur bei 1–3 %. Bei ähnlichen Mengen eintre ender Sonnenstrahlung beträgt die E zienz von Laubwäldern 0,5–1 %, Wüsten erreichen trotz ihrer höheren Energiezufuhr lediglich 0,01–0,2 %. Dem stehen Spitzenwerte landwirtschaftlicher Nutzp anzen gegenüber, die unter idealen Bedingungen kurzzeitig eine E zienz von 3–10 % erreichen können.

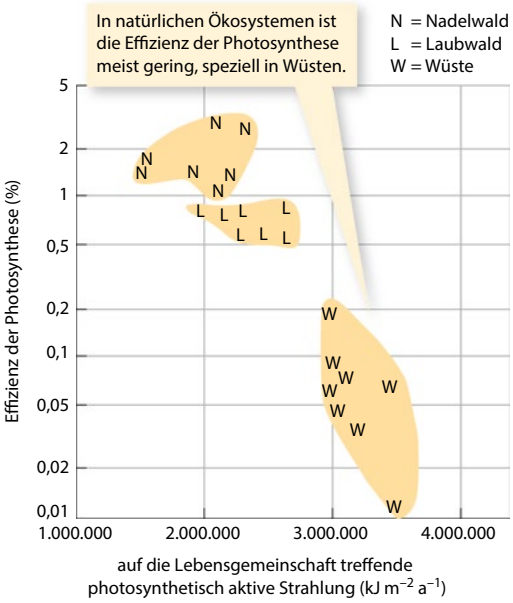


Abb. 11.3 Effizienz der Photosynthese in drei Gruppen terrestrischer Lebensgemeinschaften in den Vereinigten Staaten. Wüstenökosysteme erhalten die größte Strahlungsmenge, doch wird diese in Wüsten weitaus weniger effizient in Biomasse umgewandelt als in Wäldern. Man beachte, dass die Effizienz in einer logarithmischen Skala dargestellt ist (nach Webb et al. 1983)

Wasser und Temperatur sind entscheidende Faktoren

Ohne Zweifel würde die verfügbare Sonneneinstrahlung e zienter ausgenutzt, wären alle anderen Ressourcen in ausreichendem Maße vorhanden. Davon zeugen die sehr viel höheren Werte für die E zienz der Primärproduktivität in der Landwirtschaft. Oftmals ist ein Mangel an Wasser der entscheidende Faktor, denn Wasser ist eine essenzielle Ressource, sowohl als Bestandteil der Zellen als auch für die Photosynthese. Daher sollte es nicht überraschen, dass die Niederschläge einer Region recht eng mit deren Produktivität korreliert sind, wie in Abb. 11.4 für tropische Savannenökosysteme dargestellt. Wie in ▶ Kap. 3 erörtert, steht die Verfügbarkeit von Wasser in Wechselwirkung mit der

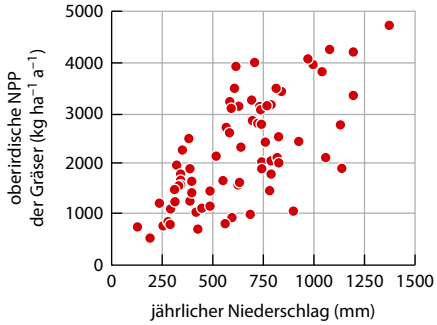


Abb. 11.4 Oberirdische Nettoprimärproduktivität (NPP) von Gräsern in Savannengebieten der Erde in Beziehung zum jährlichen Niederschlag (nach Higgins et al. 2000)

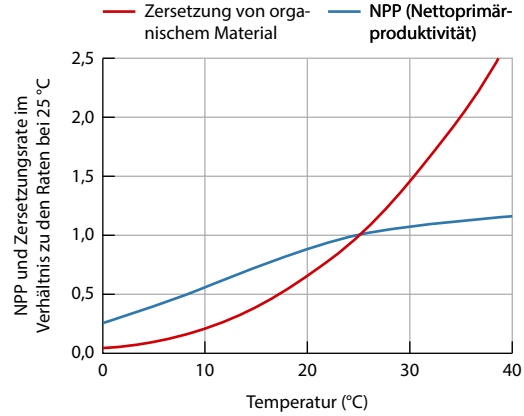


Abb. 11.5 Der Effekt der Temperatur auf die Nettoprimärproduktivität (NPP) und die Zersetzung von totem organischem Material in einem typischen Waldökosystem im Verhältnis zu den Werten bei 25 °C. Mit steigender Temperatur nimmt die Zersetzung exponentiell zu. Der Einfluss der Temperatur auf die NPP ist dagegen geringer, vor allem, wenn sie über 20 °C ansteigt (nach Kirschbaum 2000)

Fähigkeit der P anzen, Kohlendioxid zu assimilieren: Bei großem Wasserstress schließen die P anzen ihre Spaltö nungen. Dadurch wird aber die Aufnahme von Kohlendioxid in die Blätter verhindert. Das globale Muster der NPP in terrestrischen Ökosystemen wird zu großen Teilen durch die Niederschlagsverteilung und die Verfügbarkeit von Wasser gesteuert, welche wiederum durch das Gleichgewicht zwischen Niederschlägen und Verdunstung kontrolliert wird.

Niederschlag und Temperatur wirken zusammen und strukturieren die Verteilung der terrestrischen Biomasse auf der Erde (▶ Kap. 4). Die Temperatur hat auch Ein uss auf die NPP, und zwar durch drei verschiedene Mechanismen. Erstens wirkt sich die Temperatur direkt auf die physiologischen Vorgänge der Photosynthese aus – mit zunehmender Temperatur steigt zumeist die NPP. Die ökologischen Auswirkungen dieses Anstiegs sind aber relativ gering und gegenüber den beiden anderen Faktoren vernachlässigbar. Zweitens besteht eine Beziehung zwischen Temperatur und Verdunstung: Die Verdunstung steigt mit zunehmender Temperatur enorm an. Das kann dazu führen, dass den P anzen weniger Wasser zur Verfügung steht und die NPP daher deutlich abnimmt. Drittens erhöht sich mit steigender Temperatur die Zersetzungsrate von totem organischem Material. Bei der Zersetzung werden anorganische Nährsto e freigesetzt. Bei höheren Zersetzungsraten werden demnach auch mehr Nährstoffe frei und stehen damit in größeren Mengen für Pflanzen zur Verfügung. Dadurch kann sich wieder deren NPP erhöhen. Im Allgemeinen ist der E ekt der Temperatur auf die Zersetzung von organischem Material größer als ihr Ein uss auf die NPP (Abb. 11.5). Die höchste NPP in terrestrischen Ökosystemen ist in tropischen Regenwäldern zu verzeichnen (s. Abb. 11.1 und ▶ Kap. 4), wo sowohl die Niederschläge als auch die Temperatur gleichförmig hoch ausfallen und zudem das ganze Jahr über eine hohe Sonneneinstrahlung herrscht.

Die NPP nimmt mit der Länge der Vegetationsperiode zu

Ein Ökosystem kann seine Produktivität nur für den Zeitraum eines Jahres aufrechterhalten, in dem die P anzen Blätter tragen und somit Photosynthese betreiben können. Laubwerfende Bäume sind nicht das ganze Jahr über belaubt, die Kronen immergrüner Bäume hingegen schon. Dennoch kann es vorkommen, dass Nadelwälder über weite Teile des Jahres kaum Photosynthese betreiben. Das ist insbesondere in den kälteren borealen Zonen der Fall, wo im Winter nur eine sehr geringe Sonneneinstrahlung ankommt und durch die gefrorenen Böden kaum Wasser verfügbar ist (Abb. 11.6)

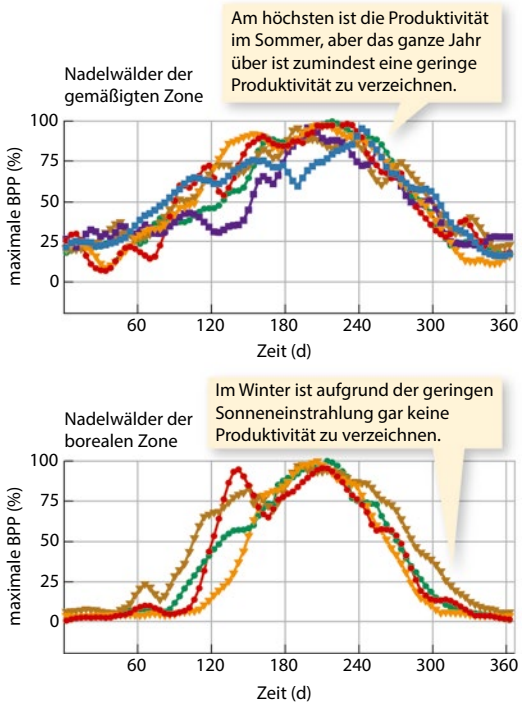


Abb. 11.6 Die jahreszeitliche Entwicklung des Tagesmaximums der Bruttoprimärproduktivität (BPP) von Nadelwäldern in gemäßigten Breiten von Europa und Nordamerika sowie in der borealen Zone (Kanada, Skandinavien und Island). Die verschiedenen Symbole in den Grafiken repräsentieren unterschiedliche Wälder. Die tägliche BPP ist ausgedrückt als Prozentsatz des Maximums, das in jedem der Wälder während der 365 Tage eines Jahres erreicht wurde. Auffällig sind die längeren Perioden ohne Photosynthese an den kälteren borealen Standorten (nach Falge et al. 2002)

Die Verfügbarkeit von Nährstoffen kann sich auf die Nettoprimärproduktivität auswirken

P anzen benötigen zahlreiche mineralische Nährstoffe, darunter Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen (► Kap. 3). In der überwiegenden Zahl terrestrischer Ökosysteme sind die meisten dieser Nährsto e in mehr als ausreichendem Maß vorhanden, um die Bedürfnisse der P anzen zu befriedigen. Häu g herrscht jedoch ein relativer Mangel an Stickstoff, Phosphor oder beiden Nährstoffen, sodass sich diese limitierend auf die NPP auswirken. Die Tatsache, dass ein einzelnes Element – gewöhnlich ist das entweder Sticksto oder Phosphor – die Produktivität limitieren kann, wurde erstmals im 19. Jahrhundert von dem deutschen Chemiker Justus von Liebig erkannt und ist heute noch als das Liebig'sches Minimumgesetz bekannt (► Exkurs 11.2). In einigen Systemen wirken sowohl Sticksto als auch Phosphor limitierend auf die Produktion, weshalb man von einer **Colimitierung** (engl. *colimitation*)spricht. Da viele landwirtschaftliche Systeme stark stickstofflimitiert sind, bildete die Düngung mit Sticksto die Basis für die „grüne Revolution", durch welche die globale Nahrungsmittelproduktion in der zweiten Häl e des 20. Jahrhunderts so rasant zugenommen hat (► Kap. 14).

Ein neueres globales Modell (Wang et al. 2010) tri eine Vorhersage für das räumliche Verteilungsmuster der Limitierung durch Sticksto bzw. Phosphor in der terrestrischen Biosphäre. Dazu werden für beide Nährsto e das jeweilige Angebot und der

Exkurs 11.2 Historische Meilensteine

Justus von Liebig und sein Minimumgesetz

Justus von Liebig gehörte zu den führenden Chemikern des 19. Jahrhunderts. Bereits im Alter von 21 Jahren wurde er Professor an der Universität Gießen (Abb. 11.7). Dort verbrachte er die Hälfte seiner 50-jährigen Laufbahn, bevor er nach München wechselte. Er war Herausgeber der führenden deutschen wissenschaftlichen Zeitschrift für Chemie jener Zeit – *Liebigs Annalen der Chemie* – und hatte großen Anteil an der Entwicklung der modernen Methoden mit Anleitungen für Analysen, die heute noch weithin in der Chemie angewandt werden. Obwohl Liebig Chemiker war, hatte er auch einen bleibenden Einfluss auf die Ökologie. Im Jahr 1816 – damals war Liebig erst 13 Jahre alt – führte ein massiver Vulkanausbruch in Indonesien zum „Jahr ohne Sommer". Die folgende globale Hungersnot traf Deutschland besonders hart und förderte zweifellos Liebigs lebenslanges Interesse, das Wachstum von Pflanzen besser verstehen zu wollen und auf diese Weise mithilfe der Wissenschaft Verbesserungen in der Landwirtschaft herbeizuführen. Aus ökologischer Sicht zählt zu seinen wichtigsten Entdeckungen, dass sich Pflanzen von anorganischen

Stickstoffverbindungen im Boden und Kohlendioxid aus der Atmosphäre „ernähren" und damit neue organische Gewebe aufbauen. Seine Arbeiten mündeten schließlich in der Anwendung anorganischer Stickstoffdünger in der Landwirtschaft, denn er hatte erkannt, dass Stickstoff für das Wachstum der angebauten Pflanzen wichtiger war als sämtliche anderen Nährstoffe. Überwiegend aus dieser Erkenntnis resultierte der explosionsartige Anstieg der landwirtschaftlichen Produktivität in den letzten 150 Jahren – der auch absolut notwendig ist, um die gegenwärtige menschliche Bevölkerung zu ernähren.

Nach dem **Liebig'schen Minimumgesetz** ist das Wachstum einer Pflanze vor allem durch den Nährstoff limitiert, an dem ein relativer Mangel herrscht – das bedeutet, relativ hinsichtlich der Bedürfnisse der Pflanze. Dieses Konzept hat auch in ökologischen Überlegungen des 21. Jahrhunderts nichts an Bedeutung eingebüßt.



Abb. 11.7 Dieses Gemälde von 1821 zeigt Justus von Liebig im Alter von 18 Jahren als Student an der Universität Erlangen. Liebig konnte als Erster nachweisen, dass Pflanzen Kohlendioxid und Stickstoff aus der Umwelt aufnehmen und daraus ihre organische Biomasse aufbauen. Von ihm stammt auch das Postulat, dass das Wachstum von Pflanzen am stärksten durch einen einzelnen Nährstoff wie beispielsweise Stickstoff limitiert wird. Heute nennen wir dieses Konzept das Liebig'sche Minimumgesetz (Quelle: http://en.wikipedia.org/wiki/Justus_von_Liebig, Bild: © INTERFOTO/alamy)

potenzielle Bedarf zur Aufrechterhaltung der NPP in Abhängigkeit von Klima, Vegetationstyp und Bodentyp berechnet (Abb. 11.8). Diesem Modell zufolge kommt es wahrscheinlich in den meisten Grasländern der gemäßigten Breiten entweder zu einer Limitierung durch Sticksto oder einer Colimitierung durch Sticksto und Phosphor. In vielen tropischen Wäldern und Savannen ist hingegen Phosphor alleine entscheidender, und Stickstoff allein wirkt sich in Wüsten, Tundren und borealen Wäldern stärker begrenzend aus. Diese Einschränkung durch Nährsto e senkt die Nettoprimärproduktivität in den phosphorlimitierten Ökosystemen um bis zu 20 % und in den sticksto imitierten Ökosystemen um bis zu 40 %.

Phosphor wirkt sich in tropischen Wäldern oft limitierend aus …

Die Modellvorhersagen von Wang et al. (2010) decken sich mit einer großen Zahl von Daten, die weltweit zur Limitierung durch Nährsto e in terrestrischen Ökosystemen gesammelt wurden – tatsächlich kommt es in tropischen Wäldern sehr häu g zu einer Begrenzung durch Phosphor. Diese Limitierung resultiert zumindest teilweise aus einer sehr

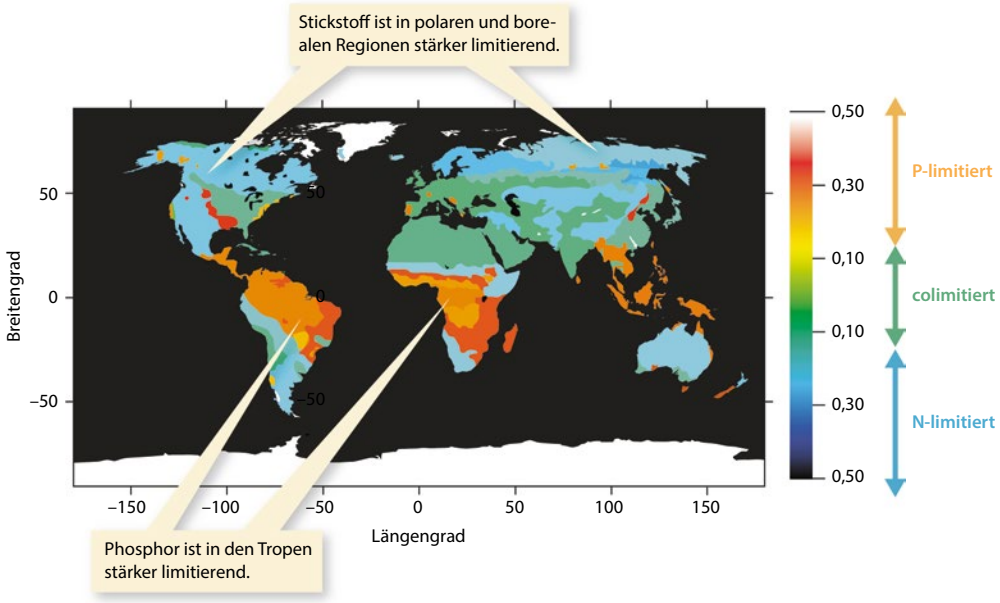


Abb. 11.8 Vorhersagen eines Modells, in welchen Gebieten die Nettoprimärproduktivität alleine durch Stickstoff, alleine durch Phosphor oder durch beide Nährstoffe gemeinsam limitiert wird. Im Allgemeinen wirkt Stickstoff in größeren Höhenlagen und in Wüsten stärker begrenzend, während Phosphor eher in tropischen Regenwäldern und Savannen der limitierende Nährstoff ist (nach Wang et al. 2010)

geringen Verfügbarkeit von Phosphor in den alten, stark verwitterten Böden, die in weiten Gebieten der Tropen vorherrschen. Relativ junge Böden, die in jüngerer Zeit durch Verwitterung von anstehendem Gestein entstanden sind, enthalten relativ große Mengen an verfügbaren Phosphor. Über geologische Zeiträume führt die Verwitterung jedoch dazu, dass Phosphor weniger gut verfügbar ist, weil er ausgewaschen wurde oder in nicht verfügbaren mineralischen Formen gebunden ist. In den Tropen überwiegen bei Weitem die älteren Böden, die seit Millionen von Jahren keine glazialen Aktivitäten erlebt haben.

Wie wichtig das Alter der Böden für die Limitierung von Nährsto en in tropischen Wäldern ist, konnte anschaulich in Experimenten mit künstlicher Düngung von Wäldern an drei verschiedenen Standorten auf Hawaii nachgewiesen werden (Abb. 11.9). Sämtliche Inseln Hawaiis entstanden durch Vulkane aus dem gleichen Magma, sodass das anstehende Gestein bei allen Inseln gleich ist. Die ältesten Inseln sind mehr als 4 Mio. Jahre alt, die jüngsten Inselvulkane sind auch heute noch aktiv, sodass nach wie vor ständig neues Gestein gebildet wird. Da auf allen Inseln das gleiche Klima herrscht, bilden sie einen idealen Standort, um ausschließlich die Auswirkungen des Bodenalters zu untersuchen. Ökosysteme auf jungen, erst 300 Jahre alten Böden waren durch Sticksto limitiert, diejenigen auf 4,1 Mio Jahre alten Böden dagegen durch Phosphor. In den tropischen Waldökosystemen auf Böden mittleren Alters von etwa 20.000 Jahren erfolgte eine Colimitierung durch Sticksto und Phosphor.

… während in borealen Wäldern und Tundraökosystemen häufig Stickstoff der limitierende Nährstoff ist

Eine Limitierung durch Sticksto ndet sich überwiegend in Ökosystemen hoher Breiten, etwa in borealen Wäldern und in der Tundra. Aufgrund der noch nicht allzu lang zurückliegenden Vergletscherung sind die Böden in diesen Regionen sehr jung. Häu g haben sich die Gletscher erst in den letzten paar Tausend Jahren zurückgezogen und das darunterliegende anstehende Gestein freigelegt, das dar- au in langsam verwittern und eine Bodenschicht

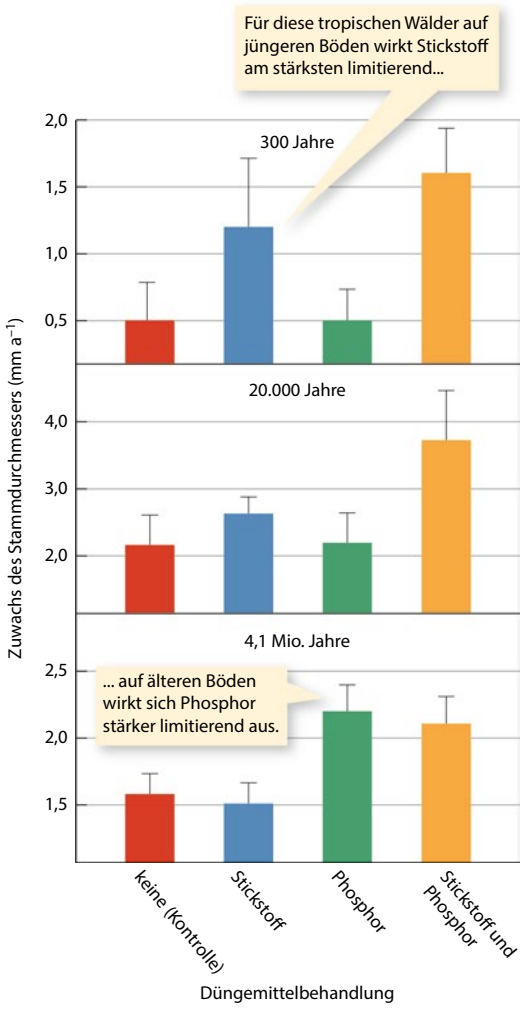


Abb. 11.9 Das zunehmende Wachstum des Stammdurchmessers von Bäumen infolge einer Düngung auf Böden unterschiedlichen Alters – 300 Jahre (oben), 20.000 Jahre (Mitte) und 4,1 Mio. Jahre (unten) – an drei Standorten auf den Hawaii-Inseln. Im Vergleich zu ungedüngten Kontrollflächen reagierten die Bäume auf den jungen Böden auf eine Düngung nur mit Stickstoff oder mit Stickstoff und Phosphor, aber nicht mit Phosphor allein. Dagegen zeigten die Bäume auf den ältesten Böden eine Reaktion auf eine Düngung nur mit Phosphor, mit Stickstoff und Phosphor, aber nicht mit Stickstoff allein. Bei den Bäumen auf Böden mittleren Alters war kaum eine Reaktion auf eine Düngung mit jeweils nur einem der Nährstoffe (Stickstoff bzw. Phosphor) festzustellen, bei einer Düngung mit beiden gemeinsam zeigten sie jedoch deutlich erhöhte Wachstumsraten (nach Vitousek und Farrington 1997)

bilden konnte. Diese neuen Böden enthalten reichlich für P anzen verfügbaren Phosphor, was unter anderem die Limitierung durch Sticksto erklärt.

Warum aber bleibt diese Sticksto imitierung bestehen, wo doch stickstofffixierende Bakterien in der Lage sind, molekularen Stickstoff (N_2) aus der Atmosphäre zu binden und in eine für Pflanzen verfügbare Form umzuwandeln (▶ Kap. 8)? In vielen Ökosystemen erfolgt eine solche Sticksto - xierung tatsächlich in hohen Raten und trägt dazu bei, die Limitierung durch diesen Nährsto abzumildern. Dies kann dann in eine Limitierung durch Phosphor übergehen, wenn Phosphor zur selteneren Ressource wird. Hohe Raten der Sticksto xierung sind aber weitaus häu ger in tropischen Regionen als in anderen Gebieten der Erde zu verzeichnen, in den borealen und Tundraökosystemen sind die Raten dagegen recht niedrig (Abb. 11.10). Nach wie vor sind Ökologen auf der Suche nach einer Erklärung für die geringen Raten der Sticksto xierung in hohen Breiten. Klar ist lediglich, dass die relativ spärliche Sticksto xierung dafür sorgt, dass Sticksto in diesen Regionen weiterhin der limitierende Nährsto bleibt.

In den Wäldern und Grasländern der gemäßigten Zone ist das Gleichgewicht zwischen Sticksto - limitierung und einer Colimitierung durch Sticksto und Phosphor deutlich erkennbar vom Alter der Böden und dem Ausmaß der Sticksto xierung abhängig. Das Alter der Böden in gemäßigten Breiten liegt im Bereich einer Spanne von ungefähr 10.000 Jahren in jenen Gebieten, die während der letzten Eiszeit vergletschert waren, und bis zu 1 Mio. Jahren oder mehr in Regionen, in denen in jüngerer Zeit keine Vereisung stattfand. Entsprechend nden sich hier große Unterschiede in der Verfügbarkeit von Phosphor. Auch die Raten der Stickstofffixierung sind in der gemäßigten Zone sehr variabel, aber in der Regel niedriger als in den Tropen und höher als in borealen und Tundraökosystemen (Abb. 11.10).

Im Verlauf eines Jahres kann die Produktivität durch eine ganze Reihe von Faktoren eingeschränkt sein

In Biomen mit einer ausgeprägten Saisonalität der Niederschläge, der Temperatur oder von beidem können die Faktoren, welche die NPP steuern, im

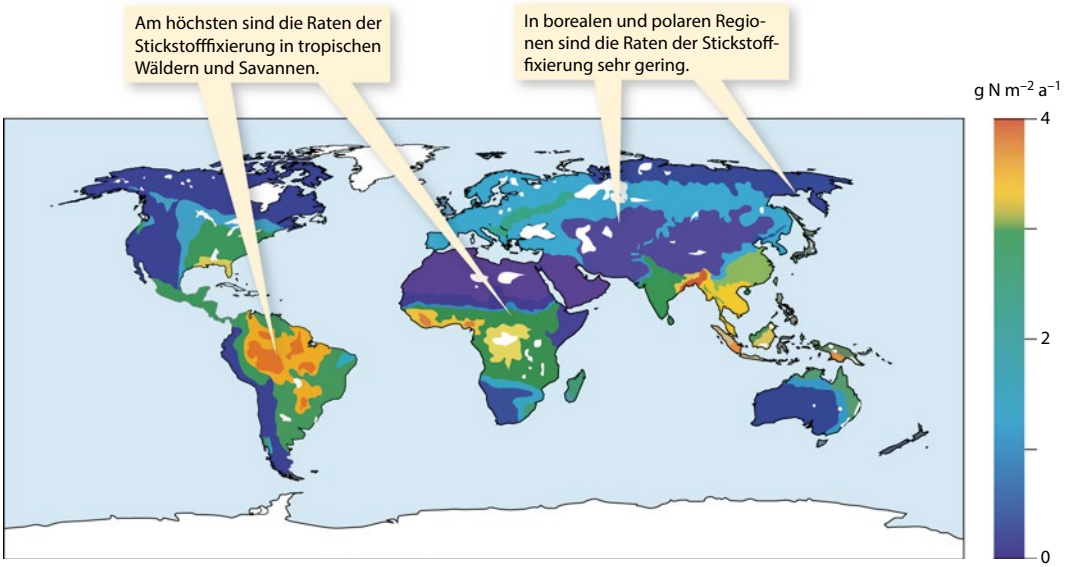


Abb. 11.10 Die Raten der Stickstofffixierung in natürlichen Ökosystemen in terrestrischen Gebieten der Erde. Auffällig sind die generell hohen Raten in tropischen Regionen, die mittleren Raten in vielen Gebieten der gemäßigten Zone und die sehr geringen Raten in Wüstenökosystemen sowie in nördlichen Breiten, in denen boreale Nadelwälder und Tundren dominieren (nach Cleveland et al. 1999)

Laufe eines Jahres erheblich variieren. So kann die NPP in Grasland der gemäßigten Breiten beispielsweise weit unter dem theoretischen Maximum liegen. Die Ursachen dafür können vielfältig sein: zu kalte Winter mit gefrorenen Böden und geringer Sonneneinstrahlung, zu trockene Sommer, zu geringes Sticksto angebot oder eine Verringerung der verfügbaren Biomasse photosynthetisch aktiver Blätter durch starke Beweidung, sodass ein großer Teil der einfallenden Sonnenstrahlung auf den kahlen Boden tri .

11.4 Limitierende Faktoren für die aquatische Primärproduktivität

Aquatische Lebensräume sind vor allem durch die Wechselwirkung von verfügbaren Nährsto en und einfallendem Licht strukturiert (► Kap. 4). Daher erstaunt es nicht, dass die Wechselwirkung zwischen diesen beiden Faktoren auch die Nettoprimärproduktivität reguliert. Besondere Bedeutung kommt der Limitierung durch Nährsto e zu, sie ist hier sogar noch bedeutsamer als in terrestrischen Ökosystemen. Während ein relativer Mangel an Sticksto oder Phosphor die NPP in terrestrischen Ökosystemen um etwa das 1,2- oder 1,4-Fache – also um 20–40 % – absenken kann, fallen die Reaktionen aquatischer Ökosysteme auf den limitierenden Nährsto noch viel deutlicher aus. Wie anhand der Beispiele in Abb. 11.11 zu erkennen ist, steigt die Primärproduktion in Seen mit zunehmender Phosphorkonzentration um mehr als das 20-Fache. In marinen Ökosystemen nimmt die Primärproduktivität mit steigender Rate der Sticksto zufuhr um das Zehnfache zu.

Wie bereits in ► Kap. 4 erwähnt, wird die NPP in marinen Biomen wie auch in vielen Seen durch ein Gleichgewicht zwischen der Verfügbarkeit von Licht und Nährsto en gesteuert. Das eine Extrem bilden die subtropischen Meereswirbel mit einer extrem niedrigen NPP, obwohl hier viel Licht in die Wassersäule vordringt, weil die Nährsto onzentration und die Rate der Nährsto zufuhr hier sehr gering sind. In den Ökosystemen der Au riebszonen wird dagegen eine hohe NPP erreicht, denn das aufsteigende Wasser liefert große Mengen an Nährsto en und sorgt zudem dafür, dass das Phytoplankton in den oberen Wasserschichten mit hoher Lichtintensität verbleibt.

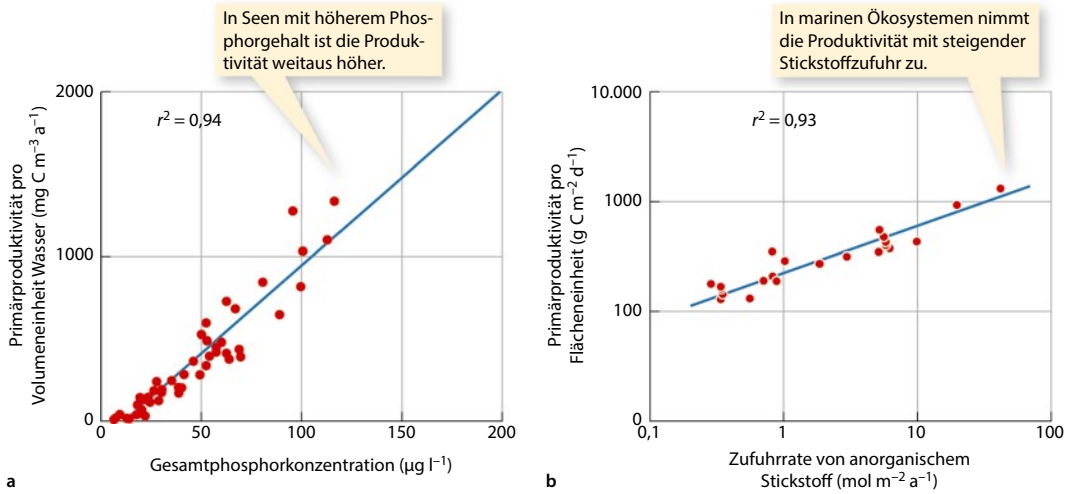


Abb. 11.11 **a** Die Beziehung zwischen der Primärproduktivität des Phytoplanktons und der Phosphorkonzentration in einer großen Zahl von Süßwasserseen der gemäßigten Zone (nach Smith 1979). **b** Die Korrelation zwischen der Primärproduktivität und der Zufuhr an gelöstem anorganischem Stickstoff (DIN, engl. *dissolved inorganic nitrogen*) in einem breiten Spektrum mariner Ökosysteme und Ästuare. Sowohl die *x*- als auch die *y*-Achse haben logarithmische Skalen (nach Nixon et al. 1996)

In aquatischen Ökosystemen sind Nährstoffe ein wichtigerer Kontrollfaktor der NPP als an Land

11

Warum spielen Nährsto e bei der Regulation der NPP in aquatischen Systemen eine wichtigere Rolle als in terrestrischen? Das liegt an den gewaltigen Unterschieden in den relativen Anteilen von Sticksto und Phosphor gegenüber den anderen wichtigen Elementen – Kohlensto , Wassersto und Sauersto – in der Biomasse der Primärproduzenten. Der Anteil dieser letzten drei Elemente an der Biomasse ist relativ konstant, größtenteils zurückzuführen auf das für Kohlenhydrate charakteristische molare Verhältnis von jeweils einem Kohlensto atom auf zwei Wassersto atome und ein Sauersto atom. Ökologen konzentrieren sich dabei fast ausschließlich auf Kohlensto . Die relativen Mengen von Sticksto und Phosphor variieren hingegen ganz beträchtlich.

Während beispielsweise das Verhältnis von Kohlensto zu Sticksto bei den meisten marinen Phytoplanktonorganismen ungefähr bei 7:1 liegt, beträgt es bei Gräsern 35:1 oder mehr, bei Bäumen sogar 600:1 oder mehr (Abb. 11.12). Diesen Unterschieden liegt die Tatsache zugrunde, dass dem Strukturmaterial bei Landpflanzen große

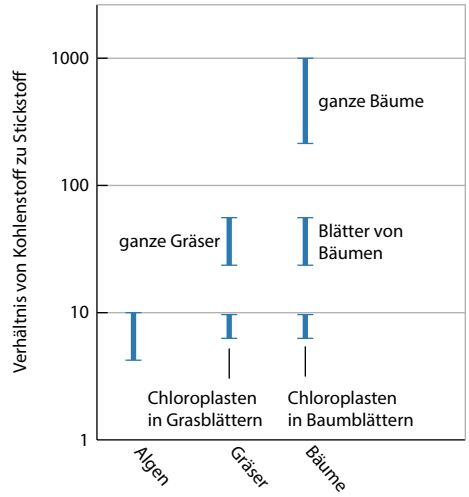


Abb. 11.12 Algen und die Chloroplasten von Gräsern und Bäumen weisen ein ähnlich geringes Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff auf. In ganzen Graspflanzen ist das Verhältnis höher, weil das stützende Strukturmaterial der Gräser größtenteils nur wenig oder gar keinen Stickstoff enthält. Das Verhältnis in den Blättern von Bäumen entspricht in etwa dem ganzer Gräser, bei ganzen Bäumen liegt es jedoch erheblich höher. Grund dafür sind die großen Mengen an Cellulose und anderen Verbindungen der Strukturmaterialien, die jeweils keinen Stickstoff enthalten. Man beachte die logarithmische Skala

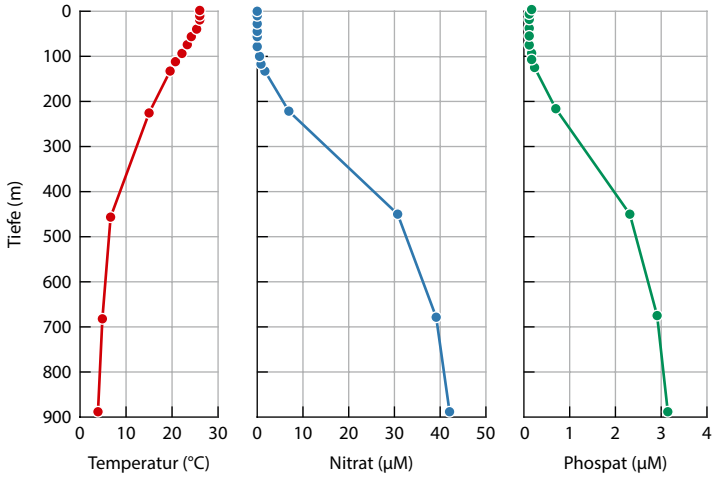


Abb. 11.13 In den oberflächlichen Wasserschichten der subtropischen Meereswirbel sind die Konzentrationen von Nitrat und Phosphat sehr gering, wie hier für den Wirbel im Nordpazifik dargestellt ist. Mit zunehmender Tiefe steigen die Konzentrationen rapide an, weil die Nährstoffe durch sich zersetzendes Material, das von der Meeresoberfläche absinkt, freigesetzt werden. Das Verhältnis von gelöstem anorganischem Stickstoff (Nitrat) zu gelöstem anorganischem Phosphor (Phosphat) liegt in diesem Tiefenwasser nahe bei 15:1. Da nur eine sehr geringe Vermischung dieses Tiefenwassers mit dem Oberflächenwasser der subtropischen Meereswirbel erfolgt, bleibt das Verhältnis der Nährstoffe ziemlich konstant (nach Smith 1984)

Bedeutung zukommt, bei Algen und Cyanobakterien dagegen nicht. Die Organismen des marinen Phytoplanktons bestehen größtenteils aus den essenziellen Materialien für Leben und Photosynthese, darunter Chlorophyll und Enzymsysteme, und diese Materialien sind reich an Sticksto (und Phosphor). Die Chloroplasten der Blätter von Bäumen und Gräsern ähneln in ihrer Zusammensetzung dem Phytoplankton, ganze Bäume bestehen dagegen überwiegend aus Holz – das ist auch erforderlich, da sie in der Konkurrenz mit ihren Nachbarn um Licht weit in den Himmel ragen müssen. Die Cellulose und das Lignin des Holzes enthalten nur sehr wenig Sticksto . Und selbst die Blätter von Bäumen und Gräsern enthalten größere Mengen an Strukturkohlensto als das marine Phytoplankton, weil die Umgebungslu nicht die Stützfunktion für die Gewebe erfüllt, wie es beim Wasser von Seen und Meeren der Fall ist. Das Mengenverhältnis der Elemente bei Organismen berechnet man mithilfe der **Stöchiometrie** (engl. *stoichiometry*). Darauf werden wir weiter unten noch detaillierter zurückkommen, wenn es um die relative Bedeutung von Nährsto en in verschiedenen aquatischen Ökosystemen geht.

Colimitierung in subtropischen Meereswirbeln

Als Nächstes wenden wir uns nun der relativen Bedeutung von Sticksto und Phosphor als limitierende Faktoren in drei verschiedenen Typen aquatischer Ökosysteme zu: in tropischen Meereswirbeln, Süßwasserseen und Ästuaren. In den subtropischen Meereswirbeln oder Meeresdri strömen ist die NPP sehr gering und durch Sticksto und Phosphor colimitiert. Beide Nährsto e sind nur in geringer Konzentration im Wasser vorhanden (Abb. 11.13), der Gehalt an anorganischem Phosphor ist sogar noch niedriger als der anorganischer Formen von Sticksto . Phytoplankton enthält aber ebenfalls weniger Phosphor als Sticksto . Die relativen Anteile der Konzentrationen der gelösten Nährsto e im Wasser und in der Biomasse dieser Organismen sind in weiten Bereichen der Weltmeere praktisch identisch: Das molare Verhältnis von N zu P beträgt 15:1 und wird häu g als Red eld-Verhältnis bezeichnet (► Exkurs 11.3).

Zu bestimmten Zeiten kann an bestimmten Orten entweder Sticksto oder Phosphor in etwas geringeren Konzentrationen verfügbar sein, als zur Befriedigung der Bedürfnisse des Phytoplanktons

Exkurs 11.3 Historische Meilensteine

Alfred Redfield und die Stöchiometrie der Weltmeere

Als langjähriger Professor an der Harvard University und einer der ersten Forscher am ozeanografischen Forschungsinstitut Woods Hole Oceanographic Institution an der Küste von Massachussetts, USA, gehörte Alfred Redfield zu den großen Meeresökologen und Biogeochemikern des 20. Jahrhunderts (Abb. 11.14). Von seiner Ausbildung her eigentlich Tierphysiologe war er fasziniert von den großräumigen Mustern der Chemie der Meere und deren Zusammenhang mit der Regulation der Primärproduktion in den Ozeanen. Anfang des 20. Jahrhunderts hatten Meereschemiker nachgewiesen, dass das molare Verhältnis von gelöstem Stickstoff zu gelöstem Phosphor in weiten Teilen der Meere relativ konstant bei 15:1 liegt. Da dieses Verhältnis von Stickstoff zu Phosphor in den Geweben des marinen Phytoplanktons ebenfalls etwa 15:1 beträgt, suchte Redfield als kreativer Kopf nach einem Zusammenhang. Seine Hypothese entwickelte er in einer Reihe von Publikationen während der 1930er- und 1950er-Jahre (in den 1940er-Jahren betrieb er Forschungen zur Unterstützung der Alliierten im Zweiten Weltkrieg). Das stöchiometrische Verhältnis der Elemente bei den Phytoplanktonorganismen werde durch die grundlegenden chemischen Bestandteile der für eine Phytoplanktonzelle lebensnotwendigen Maschinerie bestimmt, so seine Hypothese, also durch die relative Menge von Stickstoff und Phosphor in den Zellmembranen, im Chlorophyll, in den Enzymen, der DNA usw. Im Laufe geologischer Zeiträume habe sich das Verhältnis gelöster Nährstoffe in den Meeren aufgrund biogeochemischer Rückkopplungen diesem Verhältnis angeglichen. Das Phytoplankton müsse die gelösten Nährstoffe Stickstoff und Phosphor, so Redfields Ansicht, im gleichen Verhältnis von 15:1 aufnehmen, wie es in seiner Zellchemie vorliegt. Sofern ein Mangel an Stickstoff herrsche – Stickstoff also nur in einem geringeren Verhältnis als 15:1 verfügbar sei –, würden die stickstofffixierenden Cyanobakterien darauf reagieren und dafür sorgen, dass mehr von dem riesigen Vorrat an molekularem Stickstoff (N_2), der im Meerwasser gelöst ist, biologisch



Abb. 11.14 Der Meeresökologe Alfred Redfield leistete Pionierarbeit hinsichtlich der Erkenntnisse über die stöchiometrischen Verhältnisse von Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor in den Meeren (Quelle: © Woods Hole Oceanographic Institution, http://www.whoi.edu/75th/gallery/week10.html, Foto: © John Hahn)

verfügbar werde. Nach Absterben des Phytoplanktons würden die Nährstoffe recycelt. Dadurch würden sich die Mengen an „fixiertem" anorganischem Stickstoff in Form von Nitrat, Nitrit und Ammonium in den Meeren wieder aufbauen. Wenn hingegen das Verhältnis von anorganischem Stickstoff zu Phosphor in den Meeren für einen (geologisch gesprochen) umfangreichen Zeitraum größer sei als 15:1, so folgerte Redfield, würden sogenannte denitrifizierende Bakterien, die Nitrat in molekularen N_2 umwandeln, nach und nach den überschüssigen biologisch verfügbaren Stickstoff konsumieren. Aus Sicht dieses Modells der Weltmeere ist Phosphor der Nährstoff, der letztlich die Primärproduktivität limitiert. Die Verfügbarkeit von Phosphor wird wiederum durch seine Zufuhr vom Land her und seine Wechselwirkung mit den Sedimenten in der Tiefsee reguliert. Die Menge an biologisch verfügbarem anorganischem Stickstoff entspricht in etwa den Bedürfnissen des Phytoplanktons – relativ zu Phosphor – und wird durch das Gleichgewicht zwischen Stickstofffixierung und dem Wirken der denitrifizierenden Bakterien reguliert. Pauschal könnte man sagen, dass Meeresforscher die Ökologie und Biogeochemie der Meere bis zum heutige Tag nach den Vorstellungen Redfields Modell sehen, und auch für die Überlegungen von Ökologen, die sich mit limnischen und terrestrischen Systemen befassen, hat es eine herausragende Rolle gespielt.

erforderlich ist, und sich daher stärker limitierend auf die NPP auswirken. Das ist jedoch nur ein vorübergehender Zustand. Insgesamt gesehen sind Sticksto und Phosphor als limitierende Faktoren für die Produktivität in den subtropischen Meereswirbeln über lange Zeiträume – jahrelang, jahrzehntelang oder sogar länger – gleich bedeutend. Bei der sehr geringen Zufuhr von Nährsto en aus dem Tiefenwasser in das Ober ächenwasser der subtropischen Meereswirbel liegt das N:P-Verhältnis ebenfalls sehr nahe dem Red eld-Verhältnis von 15:1. Das erklärt weitgehend die Colimitierung durch Sticksto und Phosphor.

In vielen Seen ist Phosphor der limitierende Nährstoff

In einer großen Zahl von Seen speziell der gemäßigten Zone wird die NPP streng durch die Verfügbarkeit von Phosphor kontrolliert. Bei einer höheren Phosphorzufuhr sind auch die Phosphorkonzentration und die NPP höher (s. ◘ Abb. 11.11). Eine übermäßige Zufuhr von Phosphor kann jedoch gravierende ökologische Schäden verursachen, etwa eine Erschöpfung des Sauersto s im Wasser durch eine „Blüte" der Primärproduzenten. In derart sauersto armem Wasser können keine Tiere leben – das gilt insbesondere für die tiefen Wasserschichten in geschichteten Seen – und es kommt zu einem Verlust an Biodiversität. Diese überschüssige Anreicherung von Nährsto en bezeichnet man als **Eutrophierung** (engl. *eutrophication*). Sie hat in den 1950er- und 1960er-Jahren in weiten Teilen Nordamerikas und Europas rasch zugenommen. Bei den Freilandversuchen von Wissencha lern an gesamten See-Ökosystemen in der Experimental Lakes Area (ELA) in Kanada, die wir in ▶ Kap. 1 beschrieben haben, wurde Phosphor als Hauptschuldiger an der Eutrophierung der Seen nachgewiesen. Seit Anfang der 1970er-Jahre werden in den Industrieländern große Anstrengungen unternommen, die übermäßige Zufuhr von Phosphor einzudämmen. Dies bleibt jedoch eine ziemliche Herausforderung und ist inzwischen auch in Entwicklungsländern zu einem Problem geworden.

Bei den Versuchen in der ELA fand gezielt Redfields Meeresmodell (▶ Exkurs 11.3) Anwendung, um ein besseres Verständnis der Ökologie der Seen zu erlangen. Wenn man den Seen Phosphordünger zusetzte und ausreichend Sticksto vorhanden war, war die NPP eindeutig mit der Phosphorzufuhr gekoppelt. Die ELA-Wissencha ler wollten jedoch heraus nden, was bei einer relativ spärlichen Versorgung mit Sticksto passiert. Bei reichlicher Verfügbarkeit von Sticksto wurden in den Seen der ELA keine sticksto xierenden Cyanobakterien beobachtet. Sobald man jedoch die Sticksto düngung verringerte, gleichzeitig aber die Düngung mit Phosphor auf einem hohen Niveau hielt, sodass die Zufuhr von Sticksto und Phosphor unter das Red eld-Verhältnis von 15:1 el, tauchten innerhalb weniger Wochen Cyanobakterien auf (◘ Tab. 11.2). Diese erlangten in der Lebensgemeinschaft des Phytoplanktons die Oberhand und xierten ausreichend Sticksto , dass

Tab. 11.2 Reaktion von See 227 der Experimental Lakes Area in Kanada auf Düngung mit Stickstoff und Phosphor in relativen Anteilen ober- und unterhalb des Redfield-Verhältnisses (nach Flett et al. 1980)

Jahr	Stickstoffzufuhr aus dem Wassereinzugsgebiet und durch Düngung (mol a^{-1})	N:P-Verhältnis der Zufuhr aus dem Wassereinzugsgebiet und durch Düngung	Stickstofffixierung (mol a^{-1})	N:P-Verhältnis aller Formen der Zufuhr einschließlich der N-Fixierung
1972	27	32:1	0	32:1
1973	26	31:1	0	32:1
1974	27	32:1	0	32:1
1975	12	14:1	1,9	17:1

sein relatives De zit im Vergleich zu Phosphor ausgeglichen wurde. Damit hielten sie die Limitierung durch Phosphor in dem See aufrecht. Bei diesen Experimenten an den Seen traten die Reaktionen, die zu einer erhöhten Sticksto xierung führten, in Zeiträumen von wenigen Wochen auf – und damit viel schneller als für einen Ausgleich von Sticksto und Phosphor in den Meeren erforderlich ist.

11

In vielen Ästuaren und marinen Küstenökosystemen ist Stickstoff der limitierende Nährstoff

Die Bemühungen der Regierungen, den Eintrag von Phosphor in Seen zu vermindern, zeigten sofortige Auswirkungen: So verbesserte sich in den 1970er-Jahren die Wasserqualität in den Großen Seen Nordamerikas sowie in vielen kleineren Seen in den Vereinigten Staaten, in Kanada und Europa. Damit wurde dies zu einer größten Erfolgssgeschichten der ökologischen Forschung mit unmittelbarem Nutzen für eine bessere Umwelt. In Ästuaren und Küstengewässern verschlimmerte sich die Eutrophierung aber weiterhin noch einige Jahrzehnte lang (▶ Exkurs 1.4). Warum war das so? Wie sich zeigte, wird die Primärproduktion – und damit die Eutrophierung – in Ästuaren und marinen Küstenökosystemen stärker durch Sticksto limitiert als durch Phosphor. Die Eutrophierung verschlimmerte sich in diesen Ökosystemen, weil die Sticksto zufuhr und die daraus resultierende NPP anstiegen (Abb. 11.15).

Zahlreiche Faktoren machen eine Limitierung durch Sticksto in Ästuaren wahrscheinlicher als in Seen. Einer davon ist die Wechselwirkung der Ästuare mit Küstengewässern. Während fast die gesamte Nährsto zufuhr in Seen aus Quellen stromaufwärts im Wassereinzugsgebiet stammt, gelangen in Ästuare auch Nährsto e aus den Küstengewässern (darauf werden wir unten in ▶ Abschn. 11.5 näher eingehen). In diesen Küstengewässern herrscht häu g ein relativer Mangel an Sticksto im Vergleich zu Phosphor, sodass sie für die Ästuare eine reichhaltige Quelle für Phosphor darstellen können. Dadurch sinkt hier die Wahrscheinlichkeit einer Limitierung durch Phosphor. Ein weiterer wesentlicher Unterschied besteht darin, dass in den meisten Ästuaren keine Sticksto xierung durch planktonische Cyanobakterien erfolgt. Sobald es in Seen zu einem Stickstoffdefizit kommt, beginnen stickstofffixierende Cyanobakterien damit, dieses De zit wieder auszugleichen. Eine solche Reaktion erfolgt in Ästuaren nicht, höchstens bei einem sehr geringen (und damit seeähnlichen) Salzgehalt.

Warum findet in Ästuaren kaum Stickstofffixierung durch Phytoplankton statt?

Seit Jahrzehnten sind Mikrobiologen und Ökologen von dieser Zweiteilung fasziniert und haben zahlreiche Hypothesen erstellt und überprü , um das Muster zu erklären. Einfache physiologische Erklärungen haben sich als unzureichend erwiesen. Wie sich herausstellte, rührt das Fehlen von Sticksto - xierern in Ästuaren von der Wechselwirkung einer physiologischen Einschränkung und der Beweidung durch Zooplankton her. Die physiologische

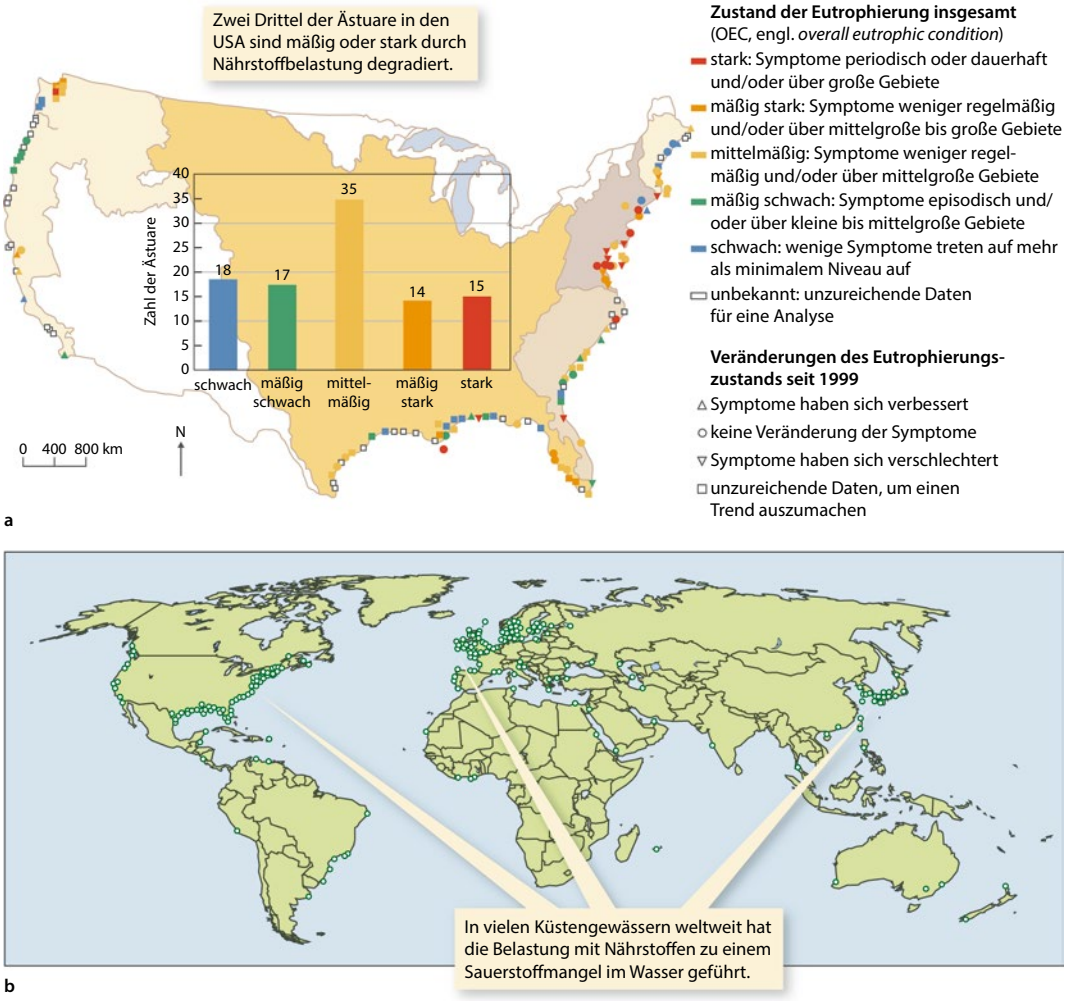


Abb. 11.15 **a** Eine Beurteilung der Wasserqualität in den Ästuaren und Küstengewässern der Vereinigten Staaten unter Berücksichtigung der Eutrophierung durch übermäßigen Eintrag von Nährstoffen. Jedes Symbol repräsentiert ein anderes Ökosystem. Die Farben der Symbole zeigen das Ausmaß der Degradation durch Nährstoffbelastung an, die Form gibt an, wie sich der Zustand in den letzten zehn Jahren verändert hat. Zwei Drittel der Ästuare und marinen Küstenökosysteme sind mäßig bis stark degradiert. Bei den meisten davon blieb die Situation in den vergangenen zehn Jahren entweder unverändert oder hat sich verschlimmert (nach Bricker et al. 2008). **b** Globale Zustandsbeurteilung von Sauerstoffmangelbedingungen in marinen Küstenökosystemen und Ästuaren durch Nährstoffbelastung. Jeder Kreis steht für einen Ort mit so unzureichendem Sauerstoffgehalt, dass dort keine Tiere leben können (nach UNEP 2008)

Einschränkung beruht auf den sehr hohen Konzentrationen an Sulfat im Meerwasser. Das Sulfat beeinträchtigt und verlangsamt die Aufnahme von Molybdän, eines für die Sticksto xierung essenziellen Elements. Dadurch wachsen die sticksto xierenden Cyanobakterien sehr langsam und werden somit sehr anfällig für eine Beweidung.

Diese Wechselwirkung wurde erstmals Ende der 1990er-Jahre anhand eines Modells überprü (Abb. 11.16). In dem Modell ist die Sticksto xierung abhängig von der Populationsgröße der planktonischen Cyanobakterien unter Bedingungen eines niedrigen Verhältnisses von verfügbarem Sticksto zu verfügbarem Phosphor. Die Populationsgröße

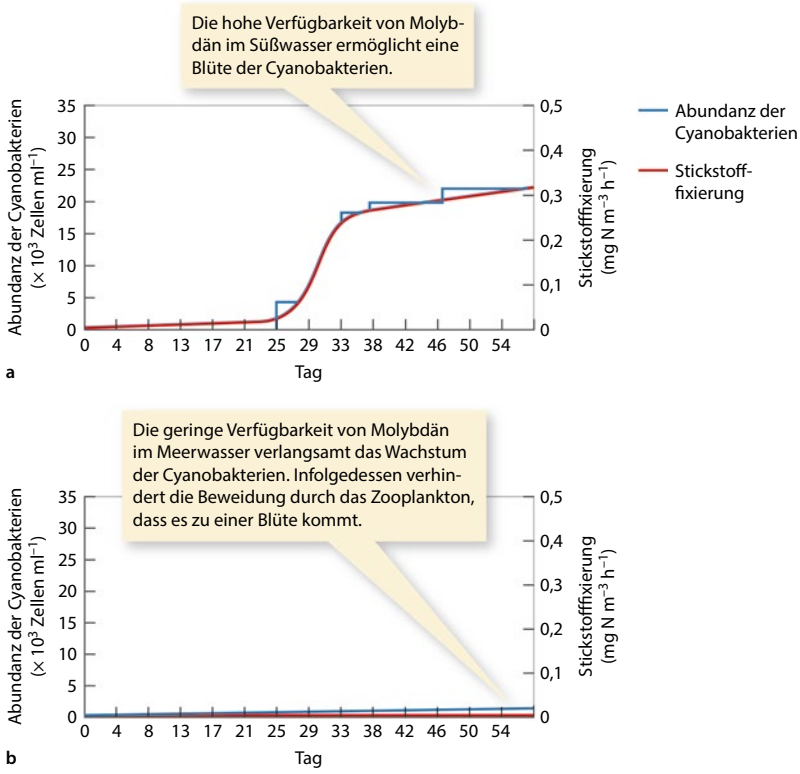


Abb. 11.16 Mittels eines Modells erhaltene Vorhersagen zur Veränderung der Abundanz von Cyanobakterien (linke Ordinaten) und der Raten der Stickstofffixierung (rechte Ordinaten) im Laufe der Zeit in aquatischen Ökosystemen. Die obere Grafik (**a**) repräsentiert für einen Süßwassersee typische Bedingungen der Beweidung durch Zooplankton und der Verfügbarkeit von Molybdän. Bei der unteren Grafik (**b**) sind alle Modellbedingungen die gleichen wie für den Süßwassersee mit Ausnahme der Verfügbarkeit von Molybdän: Sie ist verringert und entspricht somit den Bedingungen in Ästuaren. Das Modell prognostiziert korrekt die Dynamiken des Populationswachstums der Cyanobakterien und der Stickstofffixierung in Süßwasserseen und veranschaulicht, dass eine Verlangsamung des Wachstums in Ästuaren aufgrund der geringen Verfügbarkeit von Molybdän in Wechselwirkung mit der Beweidung durch Zooplankton eine Fixierung von Stickstoff verhindern kann (nach Howarth et al. 1999)

wird durch das Gleichgewicht zwischen der Wachstums- und der Sterberate der Cyanobakterien gesteuert. Die Cyanobakterien sterben durch die Beweidung durch das Zooplankton, ihr Wachstum wird von der Verfügbarkeit von Phosphor und Sticksto gesteuert. Das Angebot an Sticksto ist wiederum abhängig von der Verfügbarkeit in der Umwelt und der Rate der Sticksto xierung. Das führt zu einer positiven Rückkopplung: Ein hohes Wachstum resultiert in einer großen Population der Cyanobakterien, wodurch wiederum die Wachstumsrate zunimmt. Letztendlich wird die Wachstumsrate durch Phosphor eingeschränkt.

Unter den Bedingungen einer normalen Beweidung durch das Zooplankton und einer normalen Sulfatkonzentration, wie man sie in Süßwasser vorndet, sagt das Modell korrekt vorher, dass die Populationen der Cyanobakterien und die Raten der Sticksto xierung innerhalb von 30 Tagen zunehmen und ein hohes Niveau erreichen werden (Abb. 11.16a). Bei der gleichen Beweidungsintensität, aber unter Sulfatkonzentrationen von Meerwasser (bei denen die Aufnahme von Molybdän verlangsamt ist), deutet das Modell nicht auf einen signi kanten Anstieg der Cyanobakterienpopulation oder der Raten der Sticksto xierung hin (Abb. 11.16b).

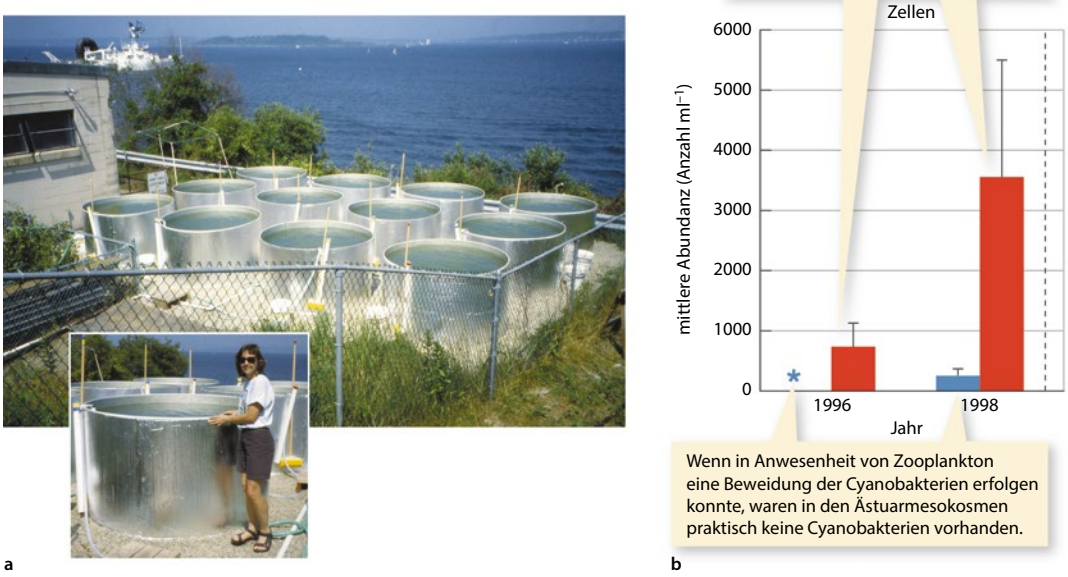


Abb. 11.17 **a** Mesokosmos-Becken zur Überprüfung des Einflusses der Beweidung durch Zooplankton auf die potenziellen Raten der Stickstofffixierung durch planktonische Cyanobakterien in Ästuaren. Das kleine Foto zeigt als Größenvergleich eine der Wissenschaftlerinnen mit einem Becken. **b** Die mittlere Abundanz planktonischer Cyanobakterienzellen in Mesokosmen von (**a**), die den Bedingungen von Ästuaren nachempfundenen waren, im Laufe mehrerer Monate im Sommer. Dargestellt sind die Ergebnisse von zwei verschiedenen Experimenten von 1996 bzw. 1998. In beiden Jahren wuchsen die Cyanobakterien und waren vorhanden, wenn die Beweidung durch Zooplankton in den Mesokosmen unterbunden war (rote Säulen). Bei Beweidung durch das Zooplankton in für Ästuarökosysteme normaler Intensität waren 1996 keine Cyanobakterien vorhanden, 1998 in nur ganz geringer Zahl (blaue Säule) (nach Marino et al. 2006, Fotos: © R. Howarth)

Ein Mesokosmos-Experiment zur Überprüfung, welche Bedeutung die Beweidung in Ästuaren hat

Auch wenn wir außer bei geringem Salzgehalt kaum einmal – wenn überhaupt – sticksto xierende Cyanobakterien in Ästuaren beobachten, so kommen sie dort tatsächlich vor und können wachsen, sofern die Beweidung durch das Zooplankton unterdrückt wird. Dies konnte im Rahmen eines Mesokosmos-Experiments mit Wasser aus der Narragansett Bay im US-Bundesstaat Rhode Island gezeigt werden. Hierbei hielten die Wissenscha ler die Zooplanktonpopulationen auf sehr niedrigem Niveau, indem sie zooplanktonfressende Fische einsetzten (Abb. 11.17a). In einem Experiment (1996) wuchsen in den Mesokosmen dann sticksto xierende Cyanobakterien, wenn das Zooplankton weitgehend ausgeschlossen war, aber nicht, wenn die Zooplanktonpopulationen das normale Niveau von Ästuaren aufwiesen (Abb. 11.17b). In einem anschließenden zweiten Experiment (1998) wuchs selbst in Anwesenheit des Zooplanktons eine sehr kleine Cyanobakterienpopulation, die Population war jedoch signi kant größer, wenn das Zooplankton ausgeschlossen wurde. Doch selbst die Größe dieser Populationen war ungefähr um das Zehnfache kleiner als die bei den Experimenten an den Süßwasserseen der ELA beobachteten. Dabei handelt es sich aber nicht einfach um ein Artefakt der Mesokosmos-Becken. Bei einem Süßwasserexperiment in den gleichen Becken erreichten die sticksto xierenden Cyanobakterien ohne Beweidung durch Zooplankton etwa 30-mal größere Populationen als in dem Ästuarexperiment und dreibis fünfmal größere als in dem ELA-Experiment (Marino et al. 2006).

Wie steht es um die Stickstofffixierung in den subtropischen Meereswirbeln?

Wie lassen sich in Anbetracht der Tatsache, dass die Beweidung durch Zooplankton in Ästuaren in Wechselwirkung mit der sulfatinduzierten, geringen Wachstumsrate planktonischer Cyanobakterien eine signi kante Sticksto xierungsrate unterbinden kann, die recht hohen Raten planktonischer Stickstofffixierung in den subtropischen Meereswirbeln erklären? Vermutlich hat Sulfat hier ebenfalls eine niedrige Wachstumsrate der Cyanobakterien zur Folge. Die plausibelste Hypothese lautet: Zwar wachsen diese Cyanobakterien tatsächlich langsam, das langsame Wachstum per se verhindert aber nicht, dass sich letztendlich dennoch eine signi kante Population von Cyanobakterien etabliert und es infolgedessen zu einer Fixierung von Sticksto kommt. Die Beweidung macht in den Ästuaren das langsame Wachstum zu einem Problem. Sie erfolgt durch nicht spezialisierte Zooplanktonarten, die sich vor allem von anderen Spezies des Phytoplanktons ernähren, die ähnlich groß, aber weitaus häu ger sind als die Cyanobakterien. In den subtropischen Meereswirbeln sind die meisten Phytoplanktonarten deutlich kleiner als die Cyanobakterien (► Abschn. 4.4) und es gibt unter den Zooplanktonarten keine Generalisten, die sich von so großen Phytoplanktonorganismen ernähren, wie es die Cyanobakterien sind.

In einigen Bereichen des Meeres kann Eisen limitierend sein

Während sich in weiten Teilen der Weltmeere Sticksto und Phosphor als die am stärksten limitierenden Nährsto e für die NPP erwiesen haben, wirkt in mehr als 20 % dieser Gewässer Eisen am stärksten begrenzend. In diesen Bereichen, zu denen große Teile des Südlichen Ozeans oder Südpolarmeers rund um die Antarktis gehören, aber auch die äquatorialen Regionen des Pazi ks, ist reichlich anorganischer Sticksto und Phosphor verfügbar, aber dennoch sind die NPP und die Populationsgröße des Phytoplanktons niedrig (Lalli und Parson 2004). Viele Jahrzehnte lang dachten Meeresökologen, die geringe Biomasse des Phytoplanktons sei eine Folge der starken Beweidung. Erst Ende der 1980er-Jahre kam ans Licht, dass in diesen Bereichen die Eisenkonzentration ungewöhnlich niedrig ist (Martin und Fitzwater 1988). Diese Vorstellung war sehr umstritten – und wurde dies umso mehr, als Martin vorschlug, die Meere künstlich mit Eisen zu düngen, um dadurch die Produktivität zu erhöhen und zudem der Atmosphäre Kohlendioxid zu entziehen und auf diese Weise dazu beizutragen, die globale Erwärmung abzumildern (► Exkurs 11.4). Trotzdem konnte in einer Reihe von Experimenten mit zugeführtem Eisen im Südpolarmeer wie auch im äquatorialen Bereich des Pazi ks in der Folge nachgewiesen werden, dass in diesen Gewässern eine Limitierung durch Eisen vorliegt.

Exkurs 11.4 Aktueller ÖKOnflikt

Sollten wir die Meere mit Eisen düngen?

Die Meere nehmen eine erhebliche Menge des Kohlendioxids auf, das durch die Industrie und andere Aktivitäten des Menschen in die Atmosphäre gelangt (► Kap. 12). Gibt es eine Möglichkeit, durch gezieltes Eingreifen zu bewirken, dass die Meere noch mehr Kohlendioxid aufnehmen – und damit die globale Erwärmung abzumildern? Ende der 1980er-Jahre schlugen der Meereschemiker John Martin und andere Wissenschaftler erstmals vor, Teile der Meere – zum Beispiel das Südpolarmeer und den Pazifik im Bereich des Äquators – mit Eisen zu düngen. Dadurch würde die NPP ansteigen und somit auch die Aufnahme von atmosphärischem Kohlendioxid durch die Meere. Diese Idee hat von Beginn an heftige Reaktionen hervorgerufen. Einige Umweltorganisationen sind entsetzt von der Vorstellung, dass in solch großem Maßstab Eingriffe in ansonsten unberührte Gewässer erfolgen sollen. Zahlreiche Wissenschaftler warnten davor, dass dies auch unvorhersehbare Konsequenzen haben könnte, wie schädliche Algenblüten, eine Verarmung des Sauerstoffs im Wasser der Tiefsee und die Freisetzung schwefelhaltiger Gase in die Atmosphäre. Handelsgesellschaften haben die Idee jedoch aufgegriffen und überprüft, ob es möglich sein könnte, in der Europäischen Union und anderen Ländern mit entsprechenden Märkten vermarktbare **CO_2-Zertifikate** (engl. *carbon credits*) einzuführen: Firmen, die ihren CO_2-Ausstoß reduzieren, nehmen weniger dieser Zertifikate in Anspruch und könnten diese dann an andere verkaufen.
Die Kontroverse brach 2012 aus, nachdem ein Geschäftsmann aus

den USA in Kooperation mit den Bewohnern eines kleinen Dorfes ungefähr 300 km westlich der Pazifikküste Kanadas das Meer mit 100 t Eisensulfat gedüngt hatte (Abb. 11.18). Die Schlagzeile des ersten Presseberichts darüber in der britischen Zeitung *The Guardian* (Manchester, England) lautete „Weltgrößtes Geoengineering-Experiment‚verletzt' die Regelungen der Vereinten Nationen" (Artikel von Martin Lukacs vom 15. Oktober 2012; www.theguardian.com/environment/2012/oct/15/pacific-iron-fertilisation-geoengineering). Trotz dieser Überschrift war der rechtliche Status des Experiments unklar. Im Meer Abfälle zu entsorgen, war schon lange durch internationale Gesetzgebung verboten. Aber handelte es sich hierbei um Abfälle?

Bei neueren Übereinkommen gibt es freiwillige Restriktionen gegen ein solches Geoengineering – wobei „freiwillig" hier das entscheidende Wort ist. Diese Übereinkommen sind wirkungslos. Sie erlauben wissenschaftliche Experimente, geben aber kaum Richtlinien vor, was legitimes wissenschaftliches Vorgehen darstellt.
Im erwähnten Fall hatte die Düngung Presseberichten zufolge augenscheinlich zum Ziel, die NPP anzukurbeln, um erstens den Ertrag an Lachsen zu steigern und zweitens CO_2-Zertifikate zu verkaufen. Es wurde fünfmal mehr Eisen ausgebracht als bei sämtlichen vorherigen Eisendüngungen zu wissenschaftlichen Zwecken und in diesem Fall waren keine Wissenschaftler involviert. Der Geschäftsmann behauptete, die Düngung hätte in einem Gebiet von 10.000 km² zu einer Algenblüte geführt, aber dafür gab es keinerlei Belege, die Behauptung konnte nicht durch andere verifiziert werden.

Sollte die Gesellschaft Experimente zur Düngung der Meere als mögliche Gegenmaßnahme zur globalen Erwärmung zulassen oder sollten sämtliche Experimente schon aus dem Grund verboten werden, weil wir die Meere schützen müssen? Sofern Experimente in gewissem Umfang erlaubt wären, wie könnte man es dann bewerkstelligen, zwischen sorgsam durchgeführten wissenschaftlichen Experimenten und kommerziellen Interessen unter dem Deckmantel der Wissenschaft zu unterscheiden?

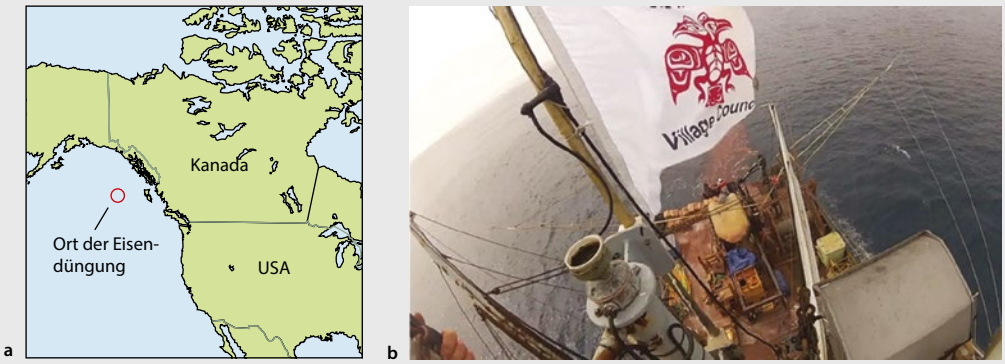


Abb. 11.18 **a** Die Karte zeigt den Ort der umstrittenen Eisendüngung im Jahr 2012 im Pazifik. **b** Der Kutter, von dem aus das Eisensulfat ausgebracht wurde (Quelle: Tollefson 2012)

11.5 Das Schicksal der Primärproduktion

Tiere, Pilze und die meisten Bakterien sind heterotrophe Organismen: Sie beziehen ihre organischen Sto e und ihre Energie entweder direkt aus dem Konsum von p anzlichem Material oder indirekt aus P anzen, indem sie andere Heterotrophe fressen (► Kap. 3). P anzen, Algen und andere autotrophe Primärproduzenten bilden die erste trophische Ebene eines Ökosystems, Primärkonsumenten (Herbivoren) stehen auf der zweiten trophischen Ebene, Sekundärkonsumenten (Carnivoren) auf der dritten usw.

Zwischen Primär- und Sekundärproduktivität besteht im Allgemeinen eine positive Beziehung

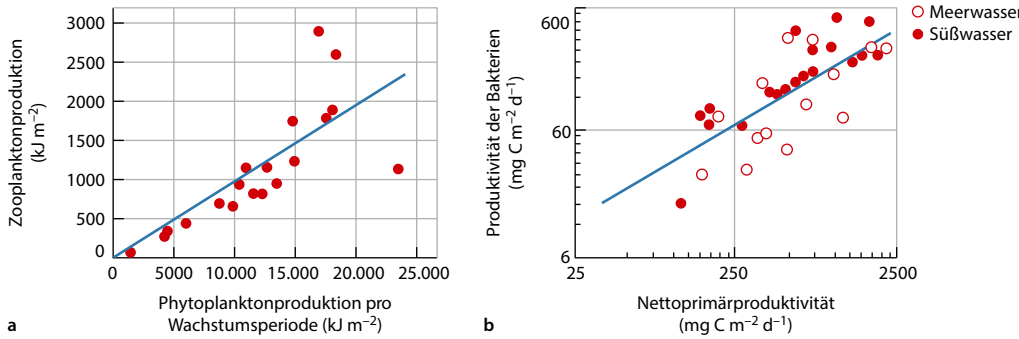


Abb. 11.19 Die Beziehung zwischen Primär- und Sekundärproduktivität für **a** Zooplankton in Seen (nach Brylinski und Mann 1973) und **b** Bakterien in Süß- und Meerwasser (nach Cole et al. 1988)

Da die Sekundärproduktivität von der Primärproduktivität abhängt, sollte man eine positive Beziehung zwischen diesen beiden Variablen erwarten. Abbildung 11.19 veranschaulicht diese allgemeine Beziehung für das Zooplankton und die Produktion von Bakterien in aquatischen Ökosystemen. Die Sekundärproduktivität durch das Zooplankton, dessen Hauptnahrung einzellige Phytoplanktonorganismen bilden, ist in einer Reihe von Seen in verschiedenen Regionen der Erde positiv mit der Produktivität des Phytoplanktons korreliert (Abb. 11.19a). Die Produktivität heterotropher Bakterien in Seen und Meeren verhält sich ebenso wie die des Phytoplanktons (Abb. 11.19b). Die Bakterien versto wechseln gelöstes organisches Material, das aus intakten Phytoplanktonzellen freigesetzt wird oder das weidende Tiere bei ihrer Fraßtätigkeit freisetzen.

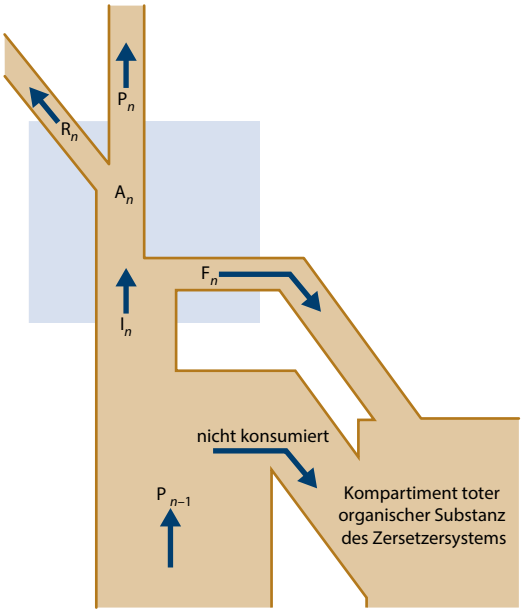
11

Der größte Teil der Primärproduktion durchläuft nicht das System der Weidegänger

Die Sekundärproduktivität durch Herbivoren ist stets geringer, häu g sogar weitaus geringer als die Primärproduktivität, auf der sie beruht. Wo verbleibt die restliche Energie? Zum Ersten wird nicht die gesamte von Primärproduzenten erzeugte Biomasse (P anzen, Algen usw.) im lebenden Zustand von Herbivoren konsumiert. Ein großer Teil stirbt ab, ohne dass er gefressen wird, und dient der Gemeinscha der Destruenten und Detritivoren – also Bakterien, Pilzen und detritivoren Tieren – als Nahrung. Zum Zweiten wird nicht die gesamte von Herbivoren aufgenommene Biomasse – und ebenso wenig die gesamte von Carnivoren konsumierte Biomasse der Herbivoren – tatsächlich verdaut und steht somit zum Au au der Biomasse der Konsumenten zur Verfügung. Ein Teil davon wird durch die Fäzes wieder ausgeschieden und geht damit ebenfalls an die Zersetzer über. Und zum Dritten wird auch nicht die gesamte assimilierte Energie tatsächlich in Biomasse umgesetzt, ein Teil geht in Form respiratorischer Wärme verloren. Die Gründe dafür sind, dass kein Energieumwandlungsprozess eine E zienz von 100 % aufweist – ein Teil der Energie geht entsprechend dem zweiten Hauptsatz der ermodynamik in Form nicht nutzbarer Wärme verloren – und dass Organismen Arbeit verrichten, wofür Energie erforderlich ist, die ebenfalls als Wärme freigesetzt wird. Diese drei Wege der Energieumwandlung treten auf allen trophischen Ebenen auf und sind in Abb. 11.20 dargestellt.

Mögliche Wege einer Energieeinheit durch ein Ökosystem … auf die Effizienz kommt es an!

Eine Energieeinheit (ein Joule) kann von einem herbivoren Wirbellosen konsumiert und assimiliert werden, der einen Teil davon zum Verrichten von Arbeit nutzt und einen Teil als respiratorische Wärme verliert. Oder sie kann durch ein herbivores Wirbeltier konsumiert und später durch einen Carnivoren assimiliert werden, der schließlich stirbt und in das Kompartiment der toten organischen Substanz übergeht. Hier kann der restliche Teil des Joules von einem Pilz assimiliert und schließlich von einer Bodenmilbe konsumiert werden; diese verrichtet damit Arbeit und gibt einen weiteren Teil des



P_n = auf der *n*-ten trophischen Ebene zur Konsumption verfügbare Biomasse
R_n = Verlust respiratorischer Wärme auf der *n*-ten trophischen Ebene
F_n = Energieverlust durch Fäzes auf der *n*-ten trophischen Ebene
I_n = Energieaufnahme auf der *n*-ten trophischen Ebene
A_n = auf der *n*-ten trophischen Ebene assimilierte Energie
P_{n-1} = auf der *n*–1-ten trophischen Ebene zur Konsumption verfügbare Biomasse

Abb. 11.20 Das Muster des Energieflusses durch ein trophisches Kompartiment (dargestellt als blaues Rechteck)

Joules in Form von Wärme ab. Bei jedem Konsumptionsschritt kann es sein, dass der restliche Teil des Joules nicht assimiliert wird, sondern in Form von Fäzes in totes organisches Material übergeht, oder er kann assimiliert und veratmet werden oder assimiliert und in die Bildung von Körpergewebe (oder auch die Produktion von Nachkommen) eingehen. Wenn der Organismus letztlich stirbt, gelangen die Überreste des Joules in das Kompartiment der toten organischen Substanz. Er kann aber auch von einem Konsumenten der nächsthöheren trophischen Ebene lebend erbeutet werden und dann wieder eine Reihe möglicher Wege einschlagen. Letzen Endes wird jedes Joule bei einem oder mehreren Übergängen auf seinem Weg entlang der Nahrungskette als respiratorische Wärme abgegeben und auf diese Weise aus dem Ökosystem hinausgelangen. Während ein Element wie Sticksto oder Eisen endlos durch das Nahrungsnetz einer Lebensgemeinschaft kreisen kann, durchläu die Energie dieses nur ein einziges Mal.

Die möglichen Wege im Herbivoren-Carnivoren-System (bzw. Konsumentensystem) und im Zersetzersystem sind die gleichen, allerdings mit einer entscheidenden Ausnahme: Fäzes und tote Körper gehen aus dem ersten System verloren und direkt in das Zersetzersystem über, während Fäzes und tote Körper aus dem Zersetzersystem einfach zurück in das Kompartiment des toten organischen Materials an seiner Basis gelangen. Auf diese Weise kann die in Form toten organischen Materials verfügbare Energie schließlich vollständig versto wechselt und die gesamte darin enthaltene Energie als respiratorische Wärme abgegeben werden – selbst wenn dazu mehrere Durchläufe durch das Zersetzersystem erforderlich sind. Ausnahmen davon bilden Situationen, in denen erstens Material aus der lokalen Umgebung wegtransportiert und anderswo verstoffwechselt wird – zum Beispiel wenn Detritus von einem Fließgewässer fortgespült wird oder vom Ober ächenwasser in das Tiefenwasser absinkt, oder wenn zweitens die lokalen abiotischen Umweltbedingungen eine Zersetzung verhindert haben und Einschlüsse aus unvollständig metabolisiertem, energiereichem organischen Material zurückbleiben, aus denen im Laufe geologischer Zeit Kohle oder Erdöl entstehen können.

Die Effizienz von Konsumption, Assimilation und Produktion bestimmt die relative Bedeutung der Wege der Energie

Welche Anteile der Nettoprimärproduktion jeweils entlang von welchem der möglichen Wege der Energie fließen, hängt von der **Transfereffizienz** (engl. *transfer efficiency*) von einem Schritt zum nächsten ab. Um ein Muster des Energie usses vorhersagen zu können, müssen wir nur drei Kategorien der Transfere zienz kennen (Abb. 11.21): Die Konsumptionse zienz, die Assimilationse zienz und die Produktionse zienz.

Als **Konsumptionseffizienz** (**KE**; engl. *consumption e ciency*) bezeichnet man den Anteil der gesamten, auf einer trophischen Ebene verfügbaren Produktivität, der von der nächsthöheren trophischen Ebene konsumiert (aufgenommen) wird.

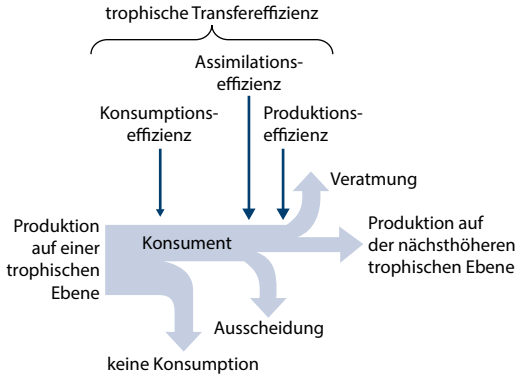


Abb. 11.21 Die Beziehung der trophischen Transfereffizienz zu ihren drei Bestandteilen Konsumptionseffizienz, Assimilationseffizienz und Produktionseffizienz

Bei Primärkonsumenten entspricht die KE dem pro Fläche und Zeiteinheit als NNP produzierten Anteil an Joule (oder an organischem Kohlensto , der Quelle der potenziellen Energie), der den Weg in den Verdauungstrakt von Herbivoren ndet. Im Falle der Sekundärkonsumenten ist es der Prozentsatz der Produktivität der Herbivoren, der von Carnivoren gefressen wird. Der Rest stirbt, ohne gefressen zu werden, und gelangt in das Zersetzersystem. Realistische Durchschnittswerte für die KE von Herbivoren liegen bei ungefähr 5 % in Wäldern, 25 % im Grasland und 50 % in von Phytoplankton dominierten Lebensgemeinscha en. Bei Carnivoren variiert die KE von 25 % bis fast 100 %.

Die **Assimilationseffizienz** (**AE**; engl. *assimilation e ciency*) ist der in den Verdauungstrakt von Konsumenten einer trophischen Ebene aufgenommene Anteil der Nahrungsenergie, der durch die Darmwand assimiliert und für das Wachstum oder das Verrichten von Arbeit verfügbar wird. Der Rest wird in Form von Fäzes ausgeschieden und gelangt in das Zersetzersystem. Für Mikroorganismen eine AE anzugeben ist sehr viel schwieriger, weil bei ihnen die Nahrung keinen Darm passiert und keine Fäzes produziert und ausgeschieden werden. Bakterien und Pilze verdauen totes organisches Material äußerlich und absorbieren im Normalfall fast das gesamte Produkt: O wird ihnen eine AE von 100 % zugeschrieben. Bei terrestrischen Herbivoren, Detritivoren und Mikrobivoren ist die AE im typischen Fall niedrig und beträgt 20–50 %. Etwas höher liegt sie bei aquatischen Herbivoren und hoch bei Carnivoren – rund 80 % und höher. Die Art und Weise, wie P anzen ihre Produktion auf Wurzeln, Holz, Blätter, Samen und Früchte verlagern, beein usst auch ihren Nutzen für Herbivoren. Samen und Früchte können mit einer E zienz von nicht weniger als 60–70 %, Blätter mit etwa 50 % assimiliert werden, während die AE von Holz mitunter nicht mehr als 15 % beträgt.

Die **Produktionseffizienz** (**PE**; engl. *production efficiency*) ist jener Prozentsatz der assimilierten Energie, der in neue Biomasse eingebaut wird. Der Rest geht der Lebensgemeinscha in Form respiratorischer Wärme vollständig verloren. Die PE variiert abhängig davon, welcher taxonomischen Gruppe der betre ende Organismus angehört. Wirbellose verzeichnen generell eine hohe E zienz von 30–50 %, sie verlieren relativ wenig Energie als respiratorische Wärme. Unter den Wirbeltieren haben Ektotherme, deren Körpertemperatur mit der Umgebungstemperatur variiert (► Kap. 3), mittlere Werte der PE (rund 10 %), Endotherme hingegen, die erheblich mehr Energie dafür aufwenden, ihre Körpertemperatur konstant zu halten, wandeln bestenfalls 1–5 % der assimilierten Energie in Biomasse um. Mikroorganismen einschließlich der Protozoen zeichnen sich zumeist durch eine sehr hohe PE von 50 % oder mehr aus.

Die gesamte **trophische Transfereffizienz** (engl. *trophic transfer efficiency*) von einer trophischen Ebene zur nächsten berechnet sich ganz einfach aus KE × AE × PE und repräsentiert den Prozentsatz an Energie oder organischem Material, der von einer trophischen Ebene auf die nächste übertragen wird. Das Konzept geht zurück auf die Pionierarbeit von Raymond Lindemann 1942. Danach ging man viele Jahrzehnte lang davon aus, dass die trophische Transfereffizienz ungefähr 10 % beträgt. Manche Ökologen sprachen sogar von einem „10 %-Gesetz". Es gibt jedoch mit Sicherheit kein Naturgesetz, das dafür sorgt, dass genau ein Zehntel der Energie, die in eine trophische Ebene eingeht, auf die nächsthöhere Ebene übertragen wird. Betrachten wir als Beispiel ein Zebra, das sich in einem Savannenökosystem von Gräsern ernährt. Wie weiter oben erwähnt, beträgt die KE für Herbivoren in Grasland gewöhnlich 25 %. Die AE für Herbivoren, die sich von Gras

ernähren, liegt relativ niedrig, vielleicht im Bereich von 20 %, und die PE eines endothermen Tieres, wie es ein Zebra ist, erreicht ungefähr 3 %. Damit ergibt sich eine trophische Transfere zienz von KE × AE × PE = 0,15 %, die die 10 % um zwei Größenordnungen unterschreitet. Etwas größer ist die Transfereff- zienz von Zebras auf Löwen, sie beträgt aber aufgrund der niedrigen PE von Wirbeltieren ebenfalls weit weniger als 10 %. Selbst bei hohen Werten für die KE (80 %) und die AE (80 %) liegt die Transfere zienz von Zebras auf Löwen nur im Bereich von etwa 1 %.

In aquatischen Ökosystemen ist die trophische Transfereffizienz in der Regel höher

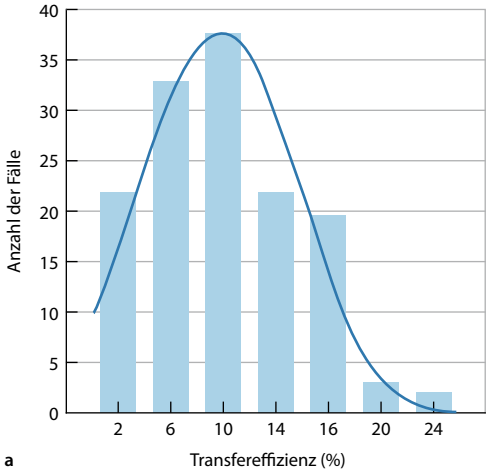
Wie die Analyse von 48 verschiedenen detaillierten trophischen Untersuchungen der unterschiedlichsten aquatischen Ökosysteme, sowohl limnischer als auch mariner, ergab, lag hier die trophische Transfere zienz tatsächlich im Schnitt bei 10 % (präzise bei 10,13 % mit einem Standardfehler von 0,49). Allerdings reichte die Spanne von etwa 2 % bis zu 24 % (Abb. 11.22). Logisch ist dieses Ergebnis für den Schritt vom Phytoplankton als Primärproduzenten zum Zooplankton als Herbivoren, wenn wir die einzelnen E zienzen betrachten: Die KE liegt für Herbivoren, die sich von Phytoplankton ernähren, häu g bei 50 %, die AE im Bereich von 50 % und die PE für einen durchschnittlichen Wirbellosen beträgt 40 %. Damit ergibt sich KE × AE × PE = 10 %.

Die Analyse umfasste allerdings auch zahlreiche Studien an höheren trophischen Ebenen und auch hier lagen die E zienzen im Schnitt bei 10 %, ließen also keinen Unterschied zum Übergang zwischen Primärproduzenten und Herbivoren erkennen (Pauly und Christensen 1995). Zu den Übergängen auf höheren Ebenen zählten beispielsweise carnivore Wirbellose (carnivores Zooplankton), die sich von anderen Wirbellosen (herbivorem Zooplankton) ernähren, oder carnivore Wirbeltiere (Fische), die andere Wirbeltiere (andere Fische) fressen. Angenommen, die AE für diese Carnivoren läge im Bereich von 80 % und die PE im Bereich von 40 % für die Wirbellosen und 10 % für die Fische, dann müsste die KE für die Wirbellosen ungefähr 25 % und für die Fische annähernd 100 % betragen – das wären jeweils Extremwerte für Carnivoren, verglichen mit den oben für diese angegebenen Werten. Wie sich zeigt, haben aquatische Carnivoren tatsächlich eine recht hohe KE.

Vergleich der Produktionsraten für Energie und Proteine bei Primärproduzenten

Ökologen drücken die Nettoprimärproduktivität in der Regel in Form von Einheiten für die Energie, für organisches Material oder organischen Kohlensto (jeweils pro Fläche und Zeiteinheit) aus. Daran haben auch wir uns bisher in diesem Buch gehalten. Der organische Kohlensto und das organische Material selbst repräsentieren ebenfalls Energie, da bei deren Oxidation zu Kohlendioxid Energie freigesetzt wird. Wir können die NPP jedoch auch hinsichtlich der Produktion von Proteinen pro Flächen- und Zeiteinheit betrachten oder von Sticksto pro Flächen- und Zeiteinheit, da der größte Teil des Sticksto s von Primärproduzenten in Proteinen enthalten ist. In Tab. 11.3 ist die NPP, ausgedrückt in Form von organischem Kohlenstoff bzw. von Stickstoff, für vier verschiedene Ökosysteme einander gegenübergestellt, wobei jeweils typische Werte angegeben sind, wie man sie in diesen Ökosystemen fand.

Betrachten wir diese Ökosysteme hinsichtlich des Kohlensto s (also der Energie), so erweisen sich der tropische Wald und die Ästuare als am produktivsten, die subtropischen Meereswirbel ähneln dagegen eher einer Wüste. Legen wir unser Augenmerk hingegen auf den Sticksto (also Proteine), so stoßen wir in den Tropenwäldern, im Grasland und in den subtropischen Meereswirbeln auf sehr ähnliche Produktionsraten, während die Rate in den Ästuaren erheblich höher ist. Dies spiegelt das hohe Verhältnis von C zu N der Bäume im Wald wider, wo ein Großteil der Produktion in die Strukturbiomasse des Holzes ießt, das mittlere C:N-Verhältnis bei Gräsern und das geringe für das Phytoplankton in den subtropischen Meereswirbeln und den Ästuaren (s. Abb. 11.12). Hinsichtlich der Proteinproduktion liegt die Ursache für die höhere trophische Transfere zienz in den aquatischen Ökosystemen auf der Hand: Ein Herbivore kann viel leichter selbst neue Proteine produzieren, wenn er eine proteinreiche Nahrung zu sich nimmt. Damit lässt sich auch leichter verstehen, warum die Produktivität der Spitzenprädatoren



a



b

Abb. 11.22 **a** Häufigkeitsverteilung der trophischen Transfereffizienzen für 48 verschiedene aquatische Ökosysteme, darunter Seen und marine Lebensgemeinschaften. Die Studien umfassen Übergänge zwischen mehreren verschiedenen trophischen Ebenen, wie Phytoplankton zu Herbivoren, Herbivoren zu Carnivoren erster Ordnung usw. Insgesamt ergaben sich 140 unterschiedliche Beobachtungen. Die mittlere trophische Transfereffizienz liegt knapp über 10 % (nach Pauly und Christensen 1995). **b** Daniel Pauly, der Erstautor der in (**a**) dargestellten Grafik (Quelle: http://en.wikipedia.org/wiki/Daniel_Pauly, Foto: © Srlai02/Wikimedia Commons)

Tab. 11.3 Vergleich der Nettoprimärproduktivität (NPP), ausgedrückt in Einheiten für organischen Kohlenstoff und Stickstoff, in vier repräsentativen Ökosystemen

	$g\ C\ m^{-2}\ a^{-1}$	$g\ N\ m^{-2}\ a^{-1}$
Tropenwald	800	10
Grasland der gemäßigten Breiten	250	5
subtropische Meereswirbel	50	7
produktive Ästuare	800	115

so hoch sein kann, wie sie es in den subtropischen Meereswirbeln ist, auch wenn diese hinsichtlich der NPP an Kohlenstoff eher Wüsten gleichen. Diese subtropischen Meereswirbel sind hocheffiziente Proteinmaschinerien.

Die relative Bedeutung des Konsumenten- und Zersetzersystems

Wenn wir die Werte für die NPP an einem Standort kennen (wobei wir wieder zu den Einheiten für Energie bzw. Kohlensto zurückkehren) sowie die Werte der KE, AE und PE für alle vorhandenen trophischen Gruppen – Herbivoren, Carnivoren, Destruenten, Detritivoren –, können wir die relative Bedeutung der verschiedenen Wege der Energie gra sch darstellen. Abbildung 11.23 zeigt dies in verallgemeinerter Form für einen Wald, ein Grasland, eine planktonische Lebensgemeinscha eines großen Sees oder Meeres sowie die Lebensgemeinscha eines kleinen Fließ- oder Stillgewässers. In vielen Ökosystemen der Erde ist das Zersetzersystem für den überwiegenden Teil der Sekundärproduktion und damit auch des Verlusts an respiratorischer Wärme verantwortlich (Abb. 11.24). Die Konsumenten spielen die größte Rolle in aquatischen Lebensgemeinschaften im o enen Wasser, deren Grundlage das Phytoplankton bildet, oder in den Algenmatten, die häu g im Flachwasser vorherrschen. In allen Fällen wird ein großer Teil der Nettorpimärproduktion in Form lebender Organismen konsumiert und mit einer recht hohen E zienz assimiliert (Abb. 11.23a). Im Gegensatz dazu spielt das Zersetzersystem dort die wichtigste Rolle, wo die Vegetation stark verholzt ist – in Wäldern, Strauchvegetation und Mangroven (Abb. 11.23b). Grasland und aquatische Systeme, die auf großen Primärproduzenten beruhen

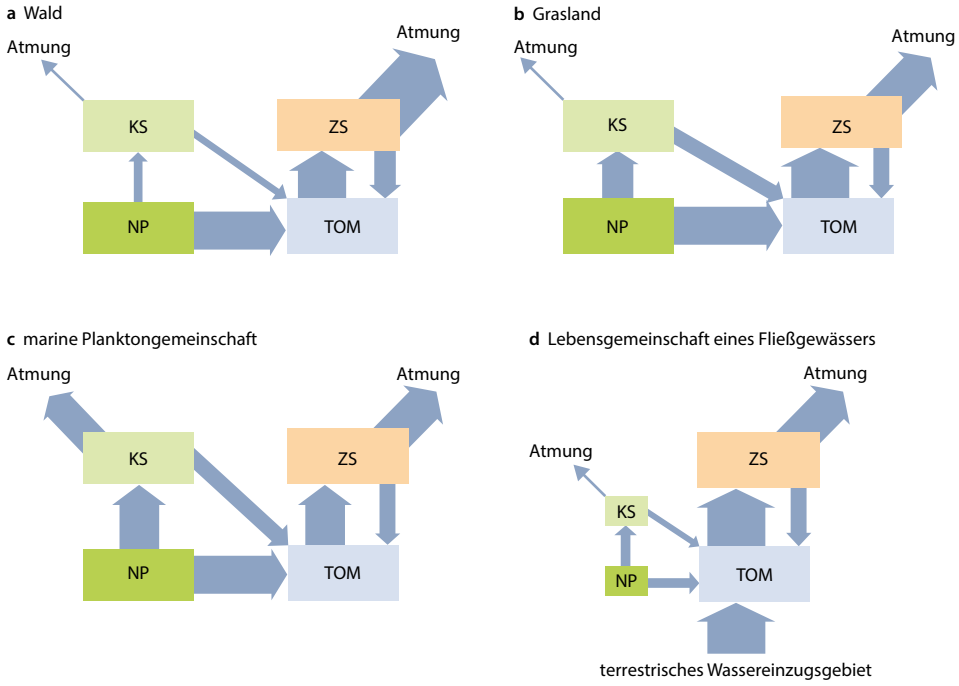


Abb. 11.23 Allgemeine Muster des Energieflusses in **a** einem Wald, **b** einem Grasland, **c** einer planktonischen Lebensgemeinschaft im Meer und **d** der Lebensgemeinschaft eines Fließgewässers. Die Größe der Kästen und Pfeile ist jeweils proportional zur relativen Größenordnung der Kompartimente und Flüsse (KS, Konsumentensystem; NP, Nettoprimärproduktion; TOM, totes organisches Material; ZS, Zersetzersystem)

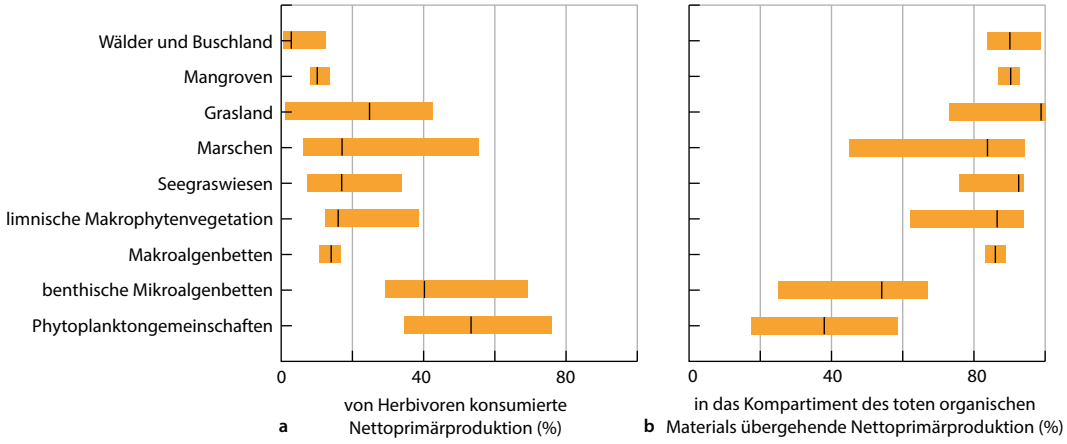


Abb. 11.24 Boxplots für eine Reihe von Ökosystemtypen. **a** Prozentsatz der Nettoprimärproduktion, der von Herbivoren konsumiert wird. **b** Prozentsatz der Nettoprimärproduktion, der in das Kompartiment des toten organischen Materials übergeht. Die Boxen umfassen die 25 %- und die 75 %-Perzentile der veröffentlichten Werte, die vertikalen Linien stellen die Mediane dar. Im Vergleich gehen von den Lebensgemeinschaften des Phytoplanktons und der benthischen Mikroalgen die größten Anteile der Nettoprimärproduktion an die Herbivoren über und die kleinsten Anteile an das Kompartiment der toten organischen Substanz (nach Cebrian 1999)

– Seegras, krautige Süßwasserp anzen und Makroalgen –, nehmen mittlere Positionen ein.

Aufgrund der niedrigen Konsumptions- und Assimilationse zienz der Herbivoren kommt dem Konsumentensystem in terrestrischen Lebensgemeinscha en nur relativ geringe Bedeutung zu, in vielen kleinen Fließgewässern ist es fast gar nicht existent, weil die Nettoprimärproduktion dort so gering ist (◘ Abb. 11.23d). Die Energiegrundlage kleiner Bäche bildet häu g totes organisches Material aus den umliegenden terrestrischen Lebensräumen, das ins Wasser fällt, hineingespült oder hineingeweht wird. Die Energie üsse im Biom der Tiefsee sind völlig auf den Eintrag von organischem Material aus anderen Bereichen angewiesen, in diesem Fall auf den absinkenden Detritus aus dem Ober ächenwasser, denn in der Dunkelheit der Tiefe kann aufgrund von Lichtmangel keine Nettoprimärproduktion erfolgen (► Kap. 4). In gewisser Weise gleicht der Meeresgrund einem Waldboden unter einem undurchdringlichen Kronendach.

11.6 Der Prozess der Zersetzung

Angesichts der außerordentlichen Bedeutung des Zersetzersystems und somit der Destruenten oder Mineralisierer (Bakterien und Pilze) und Detritivoren oder Detritusfresser wird uns zunehmend bewusst, welche Spannbreite an Organismen und Prozesse aktiv an der Zersetzung beteiligt sind.

Definitionen von Zersetzung

Wenn ein anorganisches Element in eine organische Verbindung eingebaut wird, wie es beispielsweise bei der Primärproduktion beim Einbau von Kohlendioxid in die Kohlenhydrate von P anzen der Fall ist, spricht man von **Immobilisierung** (engl. *immobilization*). Dazu ist Energie erforderlich, die im Falle der P anzen von der Sonne stammt. Bei der Zersetzung passiert das Gegenteil: Es kommt zur **Mineralisierung** (engl. *mineralization*) chemischer Nährsto e – also der Umwandlung von Elementen aus der organischen zurück in anorganische Form – und dabei wird Energie freigesetzt. Unter **Zersetzung** (engl. *decomposition*) versteht man den schrittweisen Abbau von totem organischem Material wie toter Körper, abgestoßener Körperteile oder Fäzes, an dem physikalische und biologische Faktoren beteiligt sind.

Beachtenswert ist, dass auch bei der Zersetzung in gewissem Umfang eine Immobilisierung erfolgen kann, beispielsweise wenn ein Mikroorganismus, der auf einem abgestorbenen Blatt mit einem hohen C:N-Verhältnis wächst, anorganischen Sticksto aus der Umwelt in sein Gewebe einbaut, sodass dieser dann Bestandteil des organischen Sticksto s des Blatt-Mikroorganismus-Detritus wird. Letztendlich kulminiert die Zersetzung jedoch darin, dass Konsumenten – Destruenten und Detritivoren – komplexe, energiereiche Moleküle in Kohlendioxid, Wasser und anorganische Nährsto e aufbrechen. Bei der Mineralisierung des organischen Materials wird also im Ende ekt ein Gleichgewicht hergestellt zwischen der Aufnahme von Sonnenenergie bei der Photosynthese und der Immobilisierung anorganischer Nährsto e in Biomasse einerseits und dem Verlust an Wärmeenergie und organischen Nährsto en andererseits.

Bakterien, Archaea und Pilze sind die ersten Besiedler von frisch abgestorbenem Material

Sofern ein totes Tier nicht unmittelbar von einem aasfressenden Tier wie einem Geier oder einem Aaskäfer konsumiert wird, beginnt der Prozess der Zersetzung in der Regel mit der Besiedlung durch Bakterien, Archaea und Pilze. Sporen dieser Organismen sind stets in der Lu und im Wasser enthalten und be nden sich gewöhnlich sogar schon vor dem Absterben auf oder in dem organischen Material. Die frühen Besiedler nutzen zumeist lösliche Substanzen, vor allem Aminosäuren und Zucker, die frei diffundieren können. Die übrigen Ressourcen können jedoch nicht frei di undieren und können nicht so leicht abgebaut werden. Daher läu die weitere Zersetzung deutlich langsamer ab, unter Mithilfe von spezialisierten Mikroorganismen, die Strukturkohlenhydrate wie Cellulose, Lignin und komplexe Proteine wie Suberin (Kork) und die Cuticula von Insekten abbauen können.

Spezialisierte Mikrobivoren ernähren sich von Bakterien und Pilzen, die meisten Detritivoren konsumieren zusätzlich auch Detritus

Die **Mikrobivoren** (engl. *microbivores*) bilden eine Gruppe von Tieren, die ihre Tätigkeit zusammen mit den Detritivoren verrichten und bisweilen schwer von diesen zu unterscheiden sind. Die Bezeichnung ist winzigen Tieren vorbehalten, die sich auf eine Ernährung von Bakterien oder Pilzen spezialisiert haben, aber keinen Detritus aufnehmen. Bei der Mehrzahl der detritivoren Tiere handelt es sich um Generalisten, die sowohl den Detritus selbst als auch die damit assoziierten Bakterien- und Pilzpopulationen konsumieren. Die an der Zersetzung von totem p anzlichem und tierischem Material beteiligten Wirbellosen gehören ganz unterschiedlichen taxonomischen Gruppen an. In terrestrischen Lebensräumen werden sie gewöhnlich nach ihrer Körpergröße eingeteilt (Abb. 11.25). Das ist keine willkürliche Form der Einteilung, denn die Größe ist ein wesentliches Merkmal von Organismen, die grabend oder kriechend zwischen Spalten und Rissen im Boden oder in der Streuschicht zu ihren Ressourcen gelangen müssen.

Aquatische Detritivoren werden in der Regel nach ihrer Ernährungsweise eingeteilt

In der Limnologie dagegen steht bei der Untersuchung von Detritivoren weniger die Größe der Organismen im Mittelpunkt des Interesses als vielmehr die Art und Weise, wie sie ihre Nahrung erlangen. So sind **Zerkleinerer** (engl. *shredders*) Detritivoren, die grobe Partikel organischen Materials fressen, zum Beispiel in ein Fließgewässer gefallene Blätter, und dieses Material in feinere Fragmente zerkleinern. Auch gibt es **Filtrierer** (engl. *lter feeders*) wie die Larven von Kriebelmücken in Flüssen. Sie konsumieren im Wasser schwebende kleine organische Partikel, die ansonsten stromabwärts getrieben würden. Aufgrund ihrer hohen Populationsdichten – bei Kriebelmückenlarven kommen bisweilen 600.000 Larven auf 1 m² Flussbett – setzen diese ltrierenden Larven gewaltige Mengen feiner organischer Partikel in Fäzeskügelchen um, die auf den Grund sinken und dort anderen Detritivoren als Nahrung dienen.

Das Problem, Holz und abgestorbene Blätter zu zersetzen

Zwei wesentliche Bestandteile von abgestorbenen Blättern und totem Holz bilden Cellulose und Lignin. Beide stellen tierische Konsumenten vor beträchtliche Verdauungsprobleme. Für die Verdauung von Cellulose werden bestimmte Enzyme benötigt, die Cellulasen. Allerdings hat man bislang nur bei einer oder zwei Arten diese Enzyme identi zieren können, die de nitiv tierischen Ursprungs sind. Die Mehrzahl der Detritivoren besitzt keine eigenen Cellulasen und ist daher auf Cellulasen angewiesen, die mit ihnen assoziierte Bakterien oder Pilze und in einigen Fällen auch Protozoen produzieren. Dabei kommen unterschiedliche Formen von Wechselbeziehungen vor:

- **obligater Mutualismus** (engl. *obligate mutualism*; ▶ Kap. 8): Dieser erfolgt zwischen einem Detritivoren und einer spezi schen, permanent vorhandenen Darmmikro ora, zum Beispiel Bakterien.
- **fakultativer Mutualismus** (engl. *facultative-mutualism*): Hierbei machen sich Tiere mit nicht spezialisiertem Darm (z. B. Asseln) bei der Darmpassage ihrer Nahrung Cellulasen zunutze, die von einer zusammen mit dem Detritus aufgenommenen Mikro ora produziert werden.
- eine Art **externer Pansen** (engl. *external rumen*): Hierbei nehmen die Tiere (z. B. Springschwänze, Collembola) zusammen mit in Zersetzung be ndlichen p anzlichen Überresten oder Fäzes lediglich die Zersetzungsprodukte einer cellulaseproduzierenden Mikro ora auf.

Fäzes und Aas werden rasch beseitigt

Der Dung carnivorer Wirbeltiere ist hinsichtlich des Nährwerts von relativ schlechter Qualität, denn Carnivoren assimilieren ihre Nahrung mit hoher E zienz (gewöhnlich werden 80 % oder mehr verdaut), sodass ihre Fäzes nur die am schwersten verdaulichen Bestandteile enthalten. Deren Zersetzung erfolgt wahrscheinlich fast ausschließlich durch Bakterien und Pilze. Im Gegensatz dazu enthält der Dung von Herbivoren noch große Mengen organisches Material und wird so reichlich in der Umwelt verteilt, dass davon eine eigene charakteristische Fauna leben kann. Dazu gehören zahlreiche Gelegenheitsbesucher ebenso wie einige spezialisierte Kotfresser. Ein anschauliches Beispiel bildet der Dung von

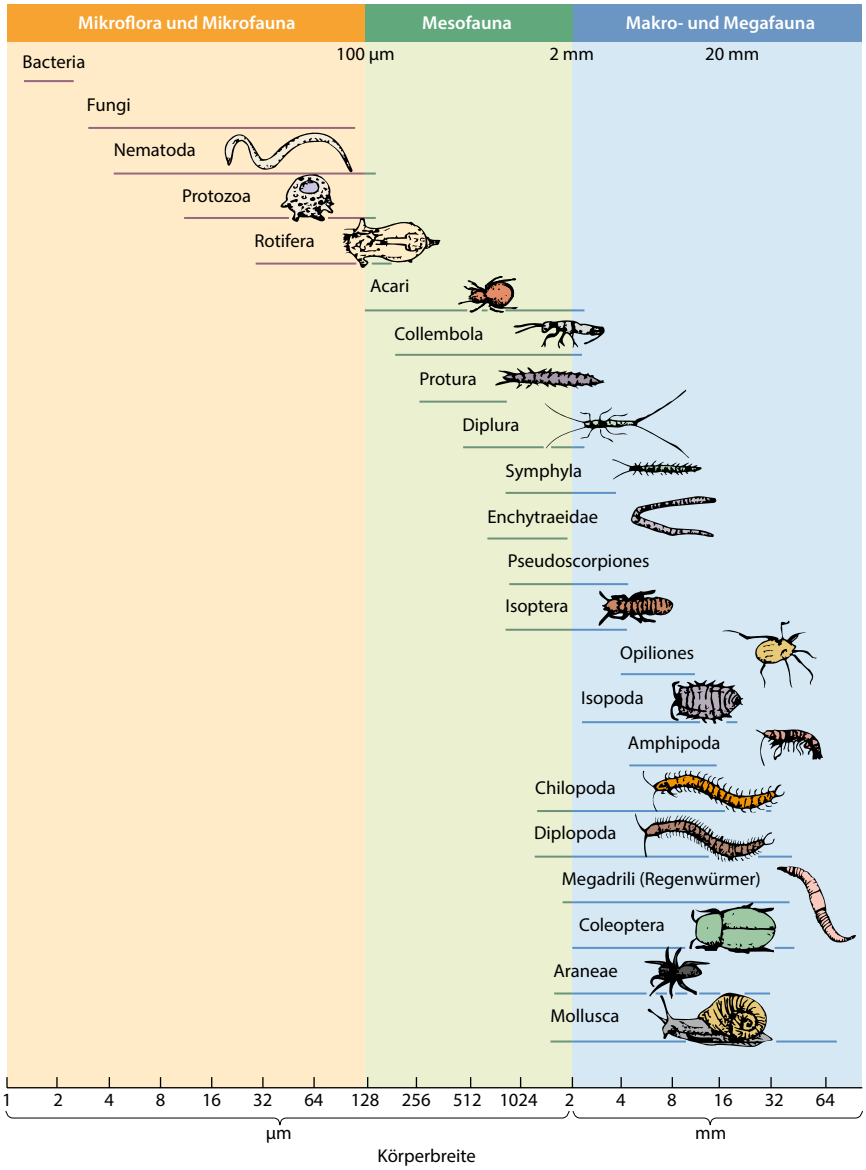


Abb. 11.25 Einteilung der Zersetzer in terrestrischen Nahrungsnetzen nach ihrer Körpergröße. Bakterien und Pilze sind Destruenten bzw. Mineralisierer. Tiere, die sich von totem organischem Material (sowie den damit assoziierten Bakterien und Pilzen) ernähren, nennt man Detritivoren oder Detritusfresser. Von den Detritivoren ernähren sich wiederum Carnivoren wie Weberknechte (Opiliones), Hundertfüßer (Chilopoda) und Webspinnen (Araneae) (nach Swift et al. 1979)

Elefanten: Innerhalb von Minuten nach Absetzen des Kots wimmelt es in der Umgebung von Käfern. Die adulten Dungkäfer fressen selbst von dem Dung, vergraben aber auch große Mengen davon zusammen mit ihren Eiern als Nahrungsvorrat für die sich entwickelnden Larven.

Alle Tiere geben Kot ab und sterben letztlich, aber trotzdem sind Fäzes und Kadaver im Allgemeinen nicht gegenwärtig in der Umwelt. Das liegt an der E - zienz der spezialisierten Konsumenten dieser toten organischen Produkte. Wo allerdings Konsumenten von Fäzes fehlen, kann sich der Dung anhäufen.

Als drastisches Beispiel kann die Anhäufung von Rinderdung an Orten gelten, an die diese Nutztiere eingeführt wurden, an denen aber keine entsprechenden Dungkäfer vorkommen. Beispielsweise ist die Population der Kühe in Australien in den letzten 200 Jahren von lediglich sieben Individuen, die 1788 von den ersten englischen Siedlern mitgebracht wurden, auf ungefähr 30 Mio. angestiegen. Diese produzieren etwa 300 Mio. Kuh aden am Tag. Da es in Australien keine heimischen Dungkäfer gibt, gingen jährlich bis zu 2,5 Mio. ha Land durch die Belastung mit dem Rinderdung verloren. Daher beschloss man 1963, in Australien aus Afrika stammende Käfer anzusiedeln, die in den Gebieten mit Viehzucht den Rinderdung beseitigen sollten. Insgesamt wurden dafür mehr als 20 Arten eingeführt (Double et al. 1991).

11.7 Stofffluss durch Ökosysteme

Chemische Elemente und Verbindungen sind für die Prozesse des Lebens unabdingbar. Wenn lebende Organismen Energie verbrauchen – was sie alle kontinuierlich tun –, dann geschieht das im Wesentlichen, um ihrer Umwelt chemische Bestandteile zu entziehen, diese aufzunehmen, eine Zeitlang für sich zu nutzen und anschließend wieder abzugeben. Somit haben die Aktivitäten der Organismen einen tiefgreifenden Ein uss auf die Muster der chemischen Sto üsse. In diesem Abschnitt konzentrieren wir uns auf die Flüsse einiger weniger Elemente – von Kohlensto , Sticksto und Phosphor – in der Größenordnung von Ökosystemen. Auf Kohlensto legen wir unser Augenmerk, weil es ein so bedeutender Bestandteil sämtlicher Biomasse ist, auf Sticksto und Phosphor, weil ihre Verfügbarkeit in weiten Teilen der Erde so wichtig für die Regulation der Nettoprimärproduktion ist. Die Kreisläufe dieser Nährsto elemente innerhalb von Ökosystemen und durch sie hindurch bestimmen ihre biologische Verfügbarkeit. Auf die globalen Zyklen dieser Elemente werden wir dann in ► Kap. 12 eingehen.

Lebende Materie besteht zum allergrößten Teil aus Wasser. Der Rest setzt sich überwiegend aus Kohlensto verbindungen zusammen. Dies ist die Form, in der Energie angereichert und gespeichert wird. In das Nahrungsnetz einer Lebensgemeinscha gelangt Kohlensto , wenn bei der Photosynthese ein einfach gebautes Molekül, das Kohlendioxid, aufgenommen wird. Ist der Kohlensto erst einmal in die Nettoprimärproduktion einge ossen, steht er als Bestandteil von Zuckern, Fetten, Proteinen oder häu g auch Cellulosemolekülen zur Konsumption zur Verfügung. Dabei folgt er genau dem gleichen Weg wie die Energie: Er wird konsumiert und danach entweder mit den Fäzes abgegeben, assimiliert oder im Sto wechsel umgesetzt, wobei die Energie des kohlensto altigen Moleküls als Wärme freigesetzt wird, während der Kohlensto selbst in Form von Kohlendioxid wieder in die Atmosphäre abgegeben wird. Damit endet dann allerdings die enge Verbindung zwischen Energie und Kohlensto .

Energie kann im Gegensatz zu Stoffen nicht recycelt und wiederverwendet werden

Ist Energie erst einmal in Wärme umgewandelt worden, kann sie von lebenden Organismen nicht mehr zum Verrichten von Arbeit oder zur Synthese von Biomasse genutzt werden. Die Wärme geht schließlich an die Atmosphäre verloren und kann somit nicht recycelt werden. Leben ist auf der Erde nur möglich, weil tagtäglich eine neue Zufuhr an Sonnenenergie verfügbar ist. Im Gegensatz dazu kann der im Kohlendioxid enthaltene Kohlensto wieder bei der Photosynthese genutzt werden. Kohlensto und Nährsto elemente wie Sticksto , Phosphor und andere stehen den Primärproduzenten in Form einfacher anorganischer Moleküle und Ionen – wie Kohlendioxid, Ammonium, Nitrat, Phosphat – in der Atmosphäre, im Boden oder im Wasser zur Verfügung. Sie alle werden im Rahmen der Primärproduktion assimiliert und in komplexe organische Verbindungen der Biomasse eingebaut. Wenn diese organischen Verbindungen aber letztendlich wieder zu Kohlendioxid metabolisiert werden, werden auch Sticksto , Phosphor und die anderen Nährsto e in einfacher anorganischer Form in die Umwelt freigesetzt und können anschließend wieder von einem anderen Primärproduzenten assimiliert werden. Auf diese Weise kann ein einzelnes Atom eines Nährsto elements eine Nahrungskette mehrere Male nacheinander durchlaufen. Diese kontinuierliche Aufnahme und Abgabe bezeichnet man als **Recycling**.

Anders als die Energie der Sonneneinstrahlung liegen Nährsto e und Kohlendioxid auf der Erde in

endlicher Menge vor. Wenn sie in das organische Material der Biomasse eingebaut sind, stehen sie anderen Primärproduzenten nicht mehr zur Verfügung – bis die Nährsto e durch die Zersetzung dieser Biomasse schließlich mineralisiert werden. Bei vielen dieser Elemente, etwa bei Natrium, Kalium, Chlor und Schwefel, ist der in lebender Biomasse und organischem Detritus gebundene Anteil recht klein im Verhältnis zu den Vorräten in praktisch allen Ökosystemen der Erde. Dagegen ist die Menge an Phosphor in der lebenden Biomasse und im Detritus im Vergleich zu den anorganischen Vorräten in vielen Ökosystemen relativ groß. Das ist der Grund dafür, dass sich Phosphor im Allgemeinen limitierend auf die Nettoprimärproduktion auswirken kann. Das Recycling von Phosphor ist von großer Bedeutung für eine kontinuierliche Primärproduktion in solchen Ökosystemen.

Stickstoff ist einzigartig unter den Nährstoffen

Sticksto ist insofern einzigartig, als zwar stets riesige Mengen in Form von molekularem N_2 in der Atmosphäre oder gelöst im Wasser vorhanden sind, er in der Regel aber dennoch in vielen verschiedenen Ökosystemtypen limitierend sein kann. Tatsächlich liegen mehr als 99 % des Sticksto s der Erde in Form von molekularem N_2 vor und nur ein äußerst geringer Anteil ist in der Biomasse und in organischem Detritus gebunden. Der Anteil in Form von problemlos biologisch verfügbaren Ionen wie Ammonium und Nitrat ist sogar noch verschwindender. Wie bereits an mehreren Stellen in diesem Buch erwähnt, sind viele Formen von Bakterien, darunter Cyanobakterien in Seen und subtropischen Meereswirbeln (▶ Kap. 1 und ▶ Abschn. 11.4), sowie die symbiontischen Rhizobien oder Knöllchenbakterien an den Wurzeln von P anzen (▶ Kap. 8) in der Lage, molekularen N_2 zu xieren und in Ammonium umzuwandeln. Global gesehen ist die Sticksto xierung eine Grundvoraussetzung für alles Leben auf der Erde, denn ohne diesen Vorgang würden die Vorräte an biologisch verfügbarem Stickstoff allmählich aufgebraucht: Andere Bakterien wandeln in einem als **Denitrifikation** (engl. *deniti cation*) bezeichneten Prozess ständig Nitrat (NO_3^-) – das zusammen mit Ammoniumionen (NH_4^+) den größten Teil des biologisch verfügbaren Sticksto s auf der Erde ausmacht – in molekularen N_2 um. Eine Denitri kation erfolgt in Lebensräumen, in denen ein Mangel an Sauersto herrscht. Es handelt sich dabei um eine Form anaerober Atmung, bei der die Bakterien Nitrat anstelle von Sauersto als Elektronenakzeptor nutzen.

Die Sticksto xierung und die Denitri kation sind zwei der vielen von Bakterien gesteuerten Prozesse des **Stickstoffkreislaufs** (engl. *nitrogen cycle*), der kontinuierlichen Umwandlung von Stickstoff einschließlich der Assimilation in Biomasse und der Mineralisierung zurück zu Ammonium (◘ Abb. 11.26). Ein weiterer entscheidender Vorgang des Sticksto reislaufs ist die **Nitrifikation** (engl. *nitri cation*), bei der Bakterien Ammoniumionen bzw. Ammoniak (NH_3) in Nitrat überführen. Die an der Nitri kation beteiligten Bakterien sind autotroph und verwenden die bei der Umwandlung entstehende Energie dazu, Kohlendioxid in organischer Biomasse zu xieren (▶ Kap. 3). Sowohl bei der Nitrifikation als auch bei der Denitrifikation kommt es zu einem gewissen Schwund einiger Zwischenstufen wie N_2O, NO und NO_2 (Disticksto monoxid, Stickstoffmonoxid und Stickstoffdioxid) aus der enzymatischen Maschinerie. Bei allen handelt es sich um Gase, von denen sich zwangsläu g gewisse Mengen in die Atmosphäre ver üchtigen. Besonders bedeutend ist der Fluss von N_2O (Disticksto monoxid), denn dieses ist ein wirkungsvolles Treibhausgas (▶ Kap. 12).

Logischerweise können wir N_2 als Ausgangspunkt des Sticksto reislaufs betrachten, denn es macht die überwiegende Masse des Sticksto s auf der Erde aus. Durch die Sticksto xierung wird der molekulare in den organischen Sticksto in der Biomasse der Primärproduzenten überführt. Von dieser Biomasse ernähren sich dann Tiere oder sie wird von Bakterien zersetzt, sodass der organische Sticksto nun auf diese Heterotrophen übergeht (◘ Abb. 11.26). Die Heterotrophen mineralisieren den Sticksto zu Ammoniumionen, die dann entweder erneut von Primärproduzenten assimiliert oder zu Nitrat nitri ziert werden. Dabei gehen wieder einige Sticksto gase wie N_2O verloren. Das Nitrat wiederum wird entweder von Primärproduzenten assimiliert oder zurück zu N_2 denitri ziert, wodurch sich der Kreis schließt. Vor der industriellen und landwirtscha lichen Revolution befand sich die Menge an biologisch

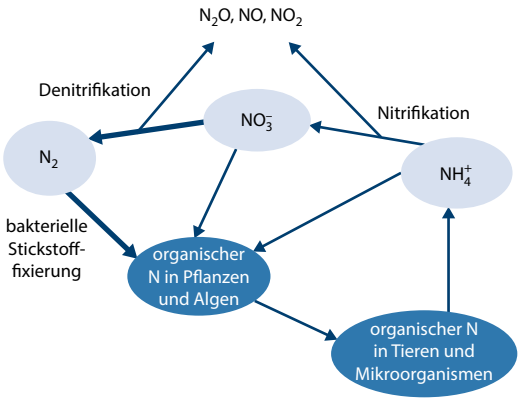


Abb. 11.26 Eine vereinfachte Darstellung des Stickstoffkreislaufs (nach Howarth et al. 2002)

verfügbarem Sticksto auf der Erde im Gleichgewicht – einerseits wurde er durch die Sticksto xierung gebildet, andererseits ging er durch Denitri kation verloren. Der Mensch hat diesen natürlichen Kreislauf nun auf dramatische Weise verändert, wie wir in ▶ Kap. 12 und 14 noch näher erläutern werden.

Der Phosphorkreislauf ist stärker geologisch gesteuert

Im Sticksto reislauf dominieren verschiedene von Bakterien vermittelte Prozesse – tatsächlich sind es sogar noch mehr als die wichtigsten, oben beschriebenen. Zu geologischen Wechselwirkungen kommt es im Stickstoffkreislauf nur sehr begrenzt, denn als Bestandteile von Gesteinen kommt Stickstoff lediglich in Sedimentgesteinen vor, die aus alten, an organischem Detritus reichen Sedimenten gebildet wurden. Der Phosphorkreislauf dagegen ist stärker geologisch bestimmt, während bakterielle Prozesse eine weit geringere Rolle spielen. Viele Gesteinsformen enthalten Phosphor, obgleich in der Regel nur in Spuren. Durch die Verwitterung des Gesteins – die allmähliche Umwandlung im Laufe geologischer Zeiträume zu Böden – wird dieser Phosphor freigesetzt und bildet den Ausgangspunkt für den biologischen Phosphorkreislauf. Die einzige biologisch verfügbare Form von Phosphor bilden anorganische Phosphationen. In dieser Form assimilieren die Primärproduzenten den Phosphor in ihre Biomasse. Bei der Konsumption oder Zersetzung des organischen Materials wird der organische Phosphor dann wieder zurückmineralisiert zu anorganischen Phosphationen. Das Phosphat kann stark an Boden- und Sedimentpartikel gebunden sein und zu neuen Mineralien wie Apatit (ein Mineral, das neben Phosphor auch Calcium und andere Elemente enthält) ausgefällt werden, die sich in einigen Sedimenten und Böden bilden. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass die Knochen und Zähne von Wirbeltiere ebenfalls phosphorreichen Apatit enthalten.

11.8 Nährstoffbudgets und Kreisläufe in der Größenordnung von Ökosystemen

Wir können die Kreisläufe von Nährsto en und Kohlensto in vielen verschiedenen Größenmaßstäben betrachten, bis hin zum globalen Maßstab in ▶ Kap. 12. Die Größenordnung von Ökosystemen eignet sich besonders gut, um zu beurteilen, welche Faktoren die Verfügbarkeit von Nährsto en für Primärproduzenten regulieren, und die Wechselwirkungen zwischen den Kreisläufen verschiedener Elemente besser zu verstehen. Nährsto e unterliegen einem Kreislauf innerhalb eines Ökosystems, überschreiten die Grenzen des Ökosystems aber auch, in erster Linie durch den Austausch mit der Atmosphäre und den Austrag in Fließgewässern. Durch Verwitterung von Gestein und Böden können Nährsto e aber auch in das Ökosystem Eingang nden.

Geschlossene versus offene Ökosysteme

Wir können ein Ökosystem als eher o en oder eher geschlossen charakterisieren. Dazu müssen wir den Austausch limitierender Nährsto e über die Grenzen eines Ökosystems mit der Recyclingrate dieser Nährstoffe innerhalb des Systems vergleichen (Abb. 11.27). Die subtropischen Meereswirbel oder Meeresdriftströme repräsentieren dicht geschlossene Ökosysteme: Für jedes neue Sticksto - oder Phosphoratom, das durch die geringe Vermischung von nährsto reichem Tiefenwasser von unten her oder aus der Atmosphäre in das Ober ächenwasser des Wirbels gelangt, werden vielleicht 50–100 Sticksto - oder Phosphoratome innerhalb des Meereswirbels recycelt und im Rahmen der Nettoprimärproduktion

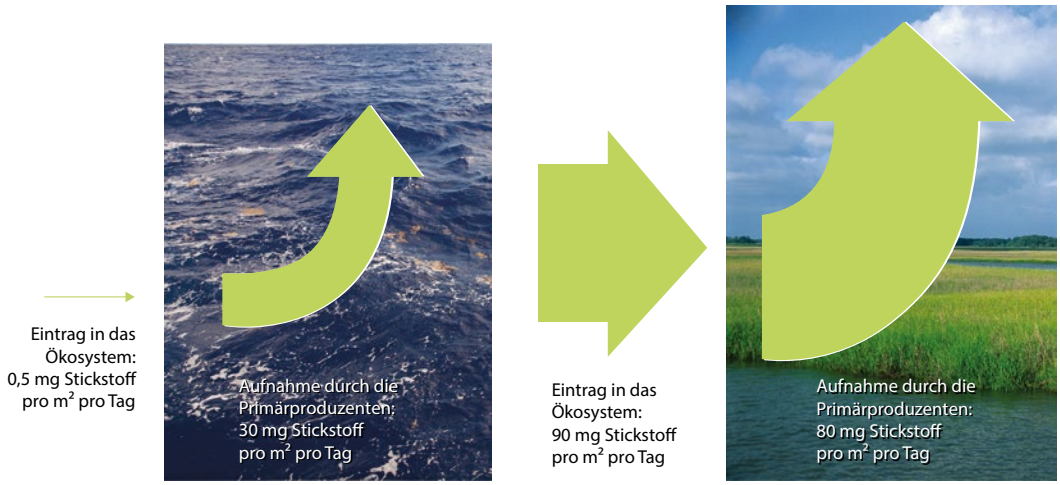


Abb. 11.27 **a** Subtropische Meereswirbel wie die Sargassosee repräsentieren die vielleicht am stärksten in sich geschlossenen Ökosysteme der Erde. Hier ist die Rate der Stickstoffaufnahme durch Primärproduzenten weitaus höher als der Stickstoffeintrag von außen her in das Ökosystem (Foto: © Julian J. Schanze). **b** Salzmarschen an der Küste gehören hinsichtlich der Nährstoffkreisläufe zu den offensten Ökosystemen der Erde. Es kann sogar vorkommen, dass hier mehr Stickstoff von außen her eingetragen wird, als die Primärproduzenten aufnehmen (Foto: © Macduff Everton/Corbis)

11

vom Phytoplankton assimiliert. Das andere Extrem bilden stark gedüngte landwirtscha liche Ökosysteme oder Salzmarschen an der Küste, in denen infolge der Gezeiten ein umfangreicher Austausch von Wasser mit benachbarten Ästuaren erfolgt. In diesen Systemen kann die externe Versorgung mit Sticksto der Recyclingrate innerhalb des Ökosystems gleichkommen oder diese sogar übersteigen und reicht häu g alleine als Grundlage für die Nettoprimärproduktion aus.

Eine Colimitierung der Nettoprimärproduktion durch Sticksto und Phosphor liegt eher in relativ geschlossenen Ökosystemen vor, in denen das Recycling der beiden Nährstoffe zumeist parallel zum Bedarf für die Nettoprimärproduktion verläu . In einem o enen Ökosystem ist es viel unwahrscheinlicher, dass die Bedürfnisse der Primärproduzenten an Stickstoff und Phosphor gleichermaßen durch Einträge von außen her befriedigt werden, viel eher kommt es zur Limitierung durch eines der beiden Elemente allein, abhängig davon, wie hoch die Einträge von Sticksto und Phosphor relativ gesehen sind.

Quellen für den Eintrag von Nährstoffen in terrestrische Ökosysteme

Die Verwitterung von Ausgangsgestein und Böden durch physikalische und chemische Prozesse bildet in vielen terrestrischen Ökosystemen die Hauptquelle für Nährsto elemente wie Calcium, Eisen, Magnesium, Phosphor und Kalium, welche die P anzen dann über ihre Wurzeln aufnehmen können. Die P anzen können diesen Vorgang selbst ankurbeln, indem beispielsweise im Extremfall ihre Wurzeln in kleine Risse im Gestein einwachsen und dadurch die Spalten vergrößern (Abb. 11.28). Aber auch auf subtilere Weise können P anzen die Verwitterung begünstigen, zum Beispiel durch die Freisetzung von organischen Säuren, die dazu beitragen, Minerale in Lösung zu bringen. Die Anreicherung von Kohlendioxid aus der Atmung im Boden trägt ebenfalls zur Azidität der Böden bei und beschleunigt häu g die Verwitterung. Besondere Bedeutung kommt der Verwitterung von jungen Böden zu, wie sie beispielsweise durch vulkanische Aktivitäten in den letzten Zehntausenden von Jahren oder durch Vergletscherung während der letzten Eiszeit entstanden. Ältere Böden, die schon seit Millionen von Jahren der Verwitterung ausgesetzt sind, sind dagegen kaum noch in der Lage, durch weitere Verwitterung etwas zum Nährsto eintrag beizusteuern.



Abb. 11.28 Die Wurzeln eines Baumes wachsen in die Risse in einem Felsen hinein und kurbeln auf diese Weise die Verwitterung des Gesteins an (© Susan Dykstra/Design Pics/Corbis)

Die zweite wichtige Quelle für den Eintrag der meisten Nährsto elemente in terrestrische Ökosysteme bildet die **atmosphärische Deposition** (engl. *atmospheric deposition*), also der Nettoeintrag durch Ablagerung von Sto en aus der Atmosphäre in das Ökosystem. Man unterscheidet zwei Formen dieser Deposition: erstens die **trockene Deposition** (engl. *dryfall*), also die Ablagerung von Partikeln in Perioden ohne Niederschläge, und zweitens die **feuchte Deposition** (engl. *wetfall*), den Eintrag von gelösten Sto en durch Regen oder Schneefall. Die Sto einträge durch Deposition können recht umfangreich sein und in manchen Ökosystemen – vor allem jenen auf sehr alten, stark verwitterten Böden – zur vorherrschenden Form des Eintrags von Nährsto en werden. So stammen zum Beispiel die Einträge von Phosphor und Eisen in das Amazonasbecken größtenteils aus der Atmosphäre. Durch Winderosion gelangen Staubpartikel, die diese Elemente enthalten, aus der Sahelzone und der Sahara in Afrika in die Atmosphäre. Ein Teil dieses Staubes wird durch die hier vorherrschenden östlichen Passatwinde mehr als 5000 km über den Atlantik transportiert und schließlich im Amazonasbecken abgelagert (Abb. 11.29).

Die meisten anstehenden Gesteine enthalten, wenn überhaupt, nur wenig Sticksto , sodass Verwitterung in terrestrischen Systemen nur selten eine wesentliche Quelle für Sticksto darstellt. Viel wichtiger sind dagegen die Sticksto xierung und der Eintrag aus der Atmosphäre durch trockene und nasse Deposition. Für Sticksto umfasst die trockene Deposition nicht nur den Sticksto , der sich mit Partikeln auf der Erde absetzt, sondern auch die Aufnahme von reaktiven Sticksto gasen wie Ammoniak und Salpetersäuredampf durch die Vegetation und andere feuchte Ober ächen. Besonders bedeutend sind diese Einträge auf der windabgewandten Seite größerer Quellen für Lu verschmutzung.

In vielen Ökosystemen erfolgt in sehr niedriger Rate eine Sticksto xierung durch frei lebende Cyanobakterien, aber diese trägt nur selten in nennenswertem Maß zum Eintrag von Sticksto in das System bei. In Lebensräumen wie den tropischen Regenwäldern kann die Sticksto xierung hingegen eine recht große Bedeutung erlangen und erfolgt sowohl durch heterotrophe Bakterien, die eine Symbiose mit den Wurzeln von Bäumen bilden, als auch durch Cyanobakterien, die mit Flechten in der Kronenregion assoziiert sind. Ebenfalls ein recht hoher Eintrag durch Sticksto xierung ist in Feuchtgebieten zu verzeichnen, in diesem Fall durch frei lebende Bakterien und durch Symbionten einiger Baumarten wie Erlen (*Alnus* sp.), wie in ▶ Kap. 8 erörtert.

Der Austrag von Nährstoffen aus terrestrischen Ökosystemen

Nährsto e können in einem Ökosystem viele Jahre zirkulieren. Allerdings kann ein Nährsto atom das System auch innerhalb von wenigen Minuten durchlaufen, bisweilen sogar, ohne überhaupt mit den Lebewesen in Wechselwirkung zu treten. Wie auch immer, auf jeden Fall wird das Atom letztlich durch einen von vielen möglichen Prozessen, die Nährsto e aus dem System schleusen, aus dem System entweichen. Diese Prozesse bilden die Sollseite der Gleichung für die Nährsto ilanz. In eher o enen Ökosystemen ist die Verlustrate größer.

Einer der möglichen Wege des Nährsto verlusts ist die Freisetzung in die Atmosphäre. In Ökosystemen, in denen eine niedrige Sauersto onzentration die Denitri kation begünstigt, kann Sticksto in Form von N_2 entweichen. Ein Teil kann auch als N_2O verloren gehen, und zwar durch Denitri kation wie auch durch Nitri kation. Darüber hinaus wird beim Abbau der Exkremente von Wirbeltieren gasförmiges Ammoniak freigesetzt. In bestimmten Fällen sind auch noch andere Wege des Sticksto verlusts von Bedeutung. So können sich beispielsweise durch

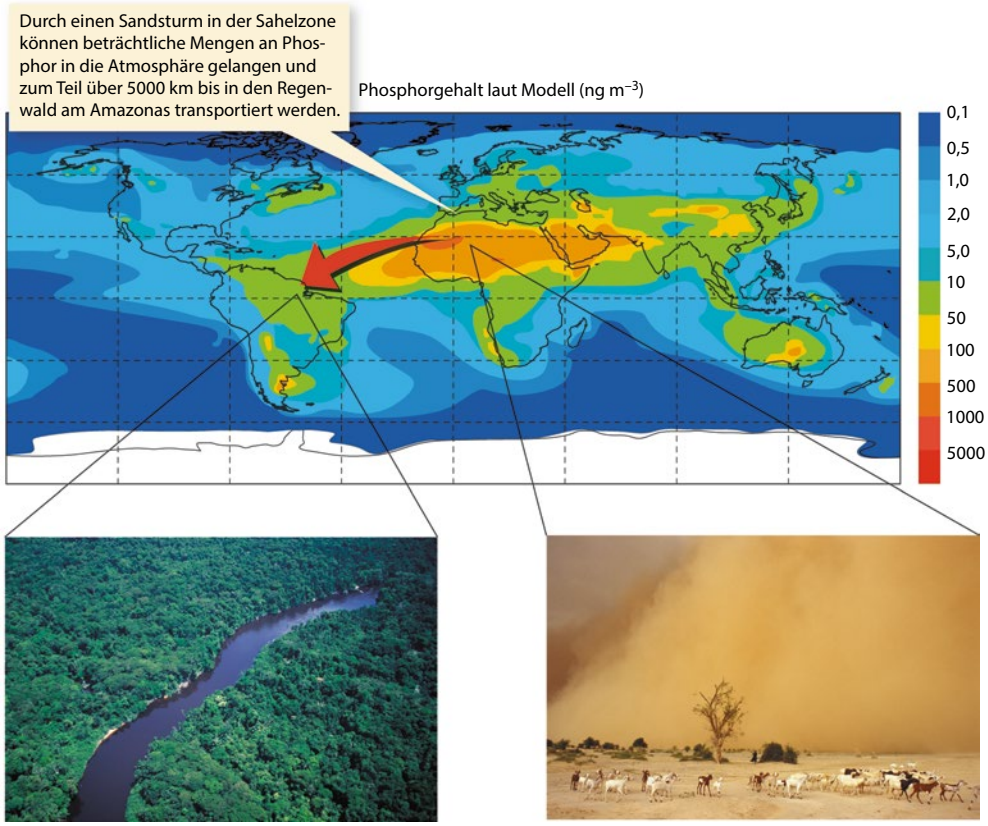


Abb. 11.29 Staub in der Atmosphäre kann bedeutende Mengen an Phosphor enthalten, hier veranschaulicht anhand eines Modells für den Phosphorgehalt der Atmosphäre in globalem Maßstab. Mit diesem Staub kann der Phosphor über weite Entfernungen transportiert werden. Wenn sich dieser Staub auf der Erdoberfläche ablagert oder durch Regen ausgewaschen wird, kann dies in erheblichem Umfang zum Eintrag von Phosphor in Ökosysteme beitragen (nach Mahowald et al. 2008, Fotos: unten links: © Felipe Goifman/SambaPhoto/Getty Images, unten rechts: © Remi Benali/Corbis)

Feuer – ob natürlicher Entstehung oder im Zuge landwirtscha licher Praktiken wie dem Abbrennen von Stoppelfeldern – große Mengen an Sticksto - und Schwefelgasen in die Atmosphäre ver üchtigen.

In zahlreichen Ökosystemen gehen viele Nährstoffelemente vor allem durch den Austrag über Fließgewässer verloren. Das Wasser, das im Boden eines terrestrischen Ökosystems versickert und schließlich in einen Wasserlauf gelangt, trägt große Mengen teils gelöster, teils partikulärer Nährsto e mit sich. Phosphor und Eisen werden zumeist an Bodenpartikel gebunden transportiert, sodass die Verluste dieser Elemente mit der Erosionsrate der Böden insgesamt korreliert sind. Der Austrag von Sticksto erfolgt hingegen normalerweise überwiegend über ießendes Wasser in gelöster Form wie Nitrat oder gelösten organischen Sticksto verbindungen.

Die Vegetation kann sich erheblich darauf auswirken, ob die Nährsto e in einem terrestrischen System eher zurückgehalten werden oder eher verloren gehen, darauf haben wir bereits in ▶ Kap. 1 hingewiesen (Abb. 1.11). Als man in einem Wassereinzugsgebiet im Hubbard Brook Experimental Forest den Wald rodete, erhöhte sich der Austrag an Nitrat im Vergleich zu nicht gerodeten Kontrollgebieten um mehr als das Hundertfache (Abb. 1.12). Auch die Verluste von Kalium und Calcium nahmen zu, allerdings nicht ganz so dramatisch. Durch zwei Mechanismen tragen Bäume und die übrige Vegetation dazu bei, Nährsto e in einem Ökosystem zurückzuhalten.

Erstens geben sie durch Verdunstung Wasser ab. Dadurch verringert sich der Ab uss von Wasser, der zur Erosion des Bodens führt und gelöste Substanzen wegtransportiert. Zweitens nehmen die P anzen die von Bakterien und anderen Heterotrophen rasch mineralisierten Nährsto e auf, sodass diese erst gar nicht in die Fließgewässer gelangen können. Ohne Störungen sind Waldökosysteme hinsichtlich ihrer Nährsto reisläufe zumeist geschlossene Systeme. Das kann sich aber durch Rodungen oder anderweitige Störungen wie Feuer oder Windwurf ändern, dann können sie zu sehr o enen Systemen werden.

Ein- und Austrag von Nährstoffen in Fließgewässern und kleineren stehenden Gewässern

Der Austrag von Nährsto en aus terrestrischen Ökosystemen durch den Ab uss in Wasserläufen wird zum Nährsto eintrag in Fließgewässer und kleinere stehende Gewässer. In welchem Umfang Nährsto e in diese aquatischen Ökosysteme gelangen, hängt zum einen von den hydrologischen Verlusten aus terrestrischen Ökosystemen stromaufwärts ab und zum anderen davon, ob es sich bei diesen um eher geschlossene oder um o ene Ökosysteme handelt. In Bäche und Weiher stromabwärts von o enen terrestrischen Ökosystemen werden sehr große Mengen an Nährsto en eingetragen, aus ungestörten Wäldern fällt der Eintrag dagegen weit geringer aus. In wenig beschatteten Wasserläufen, etwa in Wüstenregionen, gedeihen Cyanobakterien und so kann hier die Fixierung von Sticksto eine bedeutende Quelle für den Eintrag darstellen.

Wie sich am Beispiel von Lachsen zeigt (Abb. 11.30 und Tab. 11.4), können in manchen Fließgewässern biologische Kreisläufe nicht unerheblich zum Nährsto eintrag beitragen. Der Silberlachs oder Coho-Lachs (*Oncorhynchus kisutch*) wandert wie viele Lachsarten zum Laichen zurück in kleine Flüsschen und stirbt dann innerhalb weniger Wochen nach dem Ablaichen. Die Biomasse dieser großen Fische enthält beträchtliche Mengen an Sticksto , Phosphor und anderen Elementen, die sich während des Wachstums der Lachse im Pazi k im Laufe vieler Jahre angereichert haben. Durch den Tod der Fische werden diese Elemente freigesetzt und bilden eine bedeutende Quelle für den Nährsto eintrag in diese Flüsse.



Abb. 11.30 Lachse wie der hier dargestellte Silberlachs (*Oncorhynchus kisutch*) wandern zum Laichen die Flüsse hinauf. Mit ihrer Biomasse bringen sie auch große Mengen an Stickstoff, Phosphor und anderen Elementen mit. Da sie schon bald nach dem Ablaichen sterben, düngen die sich zersetzenden Kadaver sozusagen die Flüsse (© Dan Bennett)

Die wesentlichen Nährsto verluste aus Fließgewässern und kleinen stehenden Gewässern sind praktisch ein Spiegelbild des Eintrags: Sie erfolgen durch hydrologische Flüsse stromabwärts in andere Ökosysteme. Auch die Verluste in Form von N_2 und N_2O an die Atmosphäre durch Denitri kation können bei hohem Eintrag an Nitrat in diese Ökosysteme beträchtlich sein, weil deren Sedimente in der Regel kaum Sauersto enthalten und damit ein ideales Habitat für denitri zierende Bakterien bilden.

In größeren Seen erlangt der Nährstoffeintrag aus der Atmosphäre größere Bedeutung

In Seen spielen Nährstoffeinträge durch Zuflüsse ebenfalls eine wichtige Rolle, vor allem, wenn das dazugehörige Wassereinzugsgebiet groß ist oder die Ökosysteme darin durch Störungen beeinträchtigt und durch o ene Nährsto reisläufe gekennzeichnet sind, sodass viele Nährsto e in Richtung des See gelangen. Je größer die Wasserober äche eines Sees ist, desto mehr steigt die Bedeutung des direkten Eintrags von Nährsto en aus der Atmosphäre durch trockene und nasse Deposition. In manchen Seen, bei denen das Wassereinzugsgebiet im Verhältnis zur See äche relativ klein ist und die terrestrischen Ökosysteme des Einzugsgebiets relativ ungestört sind, kann die atmosphärische Deposition für den Nährsto eintrag sogar an erster Stelle stehen.

Tab. 11.4 Anteil des Stickstoffs mariner Herkunft in verschiedenen Komponenten der Lebensgemeinschaften zweier Bäche im US-Bundesstaat Washington. Der Stickstoff gelangte durch wandernde Lachse, die nach dem Ablaichen starben, in die Bäche. Bei der Zersetzung ihrer Kadaver sorgte der mineralisierte Stickstoff für einen Nährstoffeintrag. Die Daten stammen von Messungen stabiler Stickstoffisotope. Zu beachten ist, dass nicht an allen Komponenten in beiden Bächen Messungen erfolgten (nach Bilby et al. 1996)

	Grizzly Creek	East Fork Creek
Algen und organisches Material auf Steinen	20–30 %	
herbivore Insekten	25–30 %	33 %
prädatorische Wirbellose	11–19 %	19 %
Cutthroat-Forelle	19–45 %	45 %
junge Silberlachse	31 %	30 %

Der Nährstoffeintrag in Ästuare erfolgt von stromauf- und stromabwärts

Ästuare, in denen Flüsse auf marine Küstengewässer tre en, ähneln in vieler Hinsicht Seen: Sie beziehen Nährstoffe von stromaufwärts und aus der Atmosphäre. Anders als in Seen stammt ein Teil der Nährsto e jedoch auch von stromabwärts aus dem Meerwasser der Küste. In Ästuaren gibt es einen ießenden Übergang von reinem Süßwasser am einen Ende bis hin zum vollen Salzgehalt des Meerwassers am anderen. Aufgrund der Durchmischung, durch die dieser Gradient entsteht, gelangt das salzhaltige Meerwasser vor allem entlang des Grundes durch Rück uss in das Ästuar hinein. Dieses Salzwasser bringt Nährsto e aus dem Küstenbereich des Meeres mit sich, bisweilen in erheblichen Mengen. Das gilt speziell für Phosphor. Besonders anfällig für eine Nährsto elastung ist beispielsweise die Chesapeake Bay, das größte Ästuar der Vereinigten Staaten. Hier stammen 25 % des Phosphoreintrags aus den marinen Küstengewässern, aber weniger als 1 % des Sticksto eintrags.

In Küstengewässern wetteifern terrestrische Quellen und die Tiefsee um den Spitzenplatz beim Nährstoffeintrag

Ökosysteme im Bereich der Kontinentalschelfe beziehen ihre Nährsto e aus Flüssen und Ästuaren, durch atmosphärische Deposition sowie durch Vermischung mit nährsto reichem Tiefenwasser (Tab. 11.5, ▶ Kap. 4). Welche Bedeutung den verschiedenen Quellen jeweils zukommt, hängt von den physikalischen Bedingungen des Kontinentalschelfs in dem betre enden Gebiet ab, von der Menge an Sticksto , der in diesem Bereich durch Flüsse eingetragen wird, sowie durch die Intensität der Lu verschmutzung an Land oberhalb des Gebiets. Sowohl an der Nordostküste der Vereinigten Staaten (im Kontinentalschelfbereich von Maine bis hinunter nach Virginia) als auch in der Nordsee zwischen den Britischen Inseln und dem europäischen Festland stammt ein beträchtlicher Anteil des Stickstoffs aus dem Tiefenwasser. Dagegen ist der Golf von Mexiko stärker vor den Ein üssen der Tiefsee abgeschirmt. Allerdings gelangen in den Golf von Mexiko große Mengen an Stickstoff aus terrestrischen Quellen, insbesondere über den Mississippi. Dessen Wassereinzugsgebiet umfasst mehr als 40 % des zusammenhängenden Staatsgebiets der USA einschließlich des Maisgürtels im Mittleren Westen. Auch in die Nordsee gelangen erhebliche Mengen an Sticksto vom Land her. Ihr Wassereinzugsgebiet ist zwar deutlich kleiner als das des Golfs von Mexiko, aber sehr stark durch anthropogene Eingri e geprägt. In die Schelfmeere vor der Nordostküste der Vereinigten Staaten ist der terrestrische Eintrag trotz der umfassenden Ein üsse des Menschen weniger bedeutend, weil das Wassereinzugsgebiet dort sehr viel kleiner ist als am Golf von Mexiko. Berechnet man die Einträge aus den Wassereinzugsgebieten nach deren Fläche, dann liegen sie im Nordosten

Tab. 11.5 Herkunft des Stickstoffs in drei unterschiedlichen Ökosystemen der Schelfmeere (in Tg Stickstoff pro Jahr) und die prozentuale Zunahme des Stickstoffeintrags infolge anthropogener Aktivitäten. Die Werte für die atmosphärische Deposition beziehen sich ausschließlich auf die direkte Ablagerung auf der Wasseroberfläche dieser Ökosysteme. Gelangte der Stickstoff durch atmosphärische Deposition auf das Land und wurde erst danach in die Schelfmeere gespült, so ist er in die Werte für die terrestrischen Wassereinzugsgebiete einberechnet (nach Boyer und Howarth 2008)

	terrestrische Wassereinzugsgebiete	atmosphärische Deposition	Tiefsee	Anteil des anthropogen verursachten Anstiegs
Golf von Mexiko	2,1	0,3	0,15	275 %
Nordostküste der USA	0,3	0,2	1,5	28 %
Nordsee	1,0	0,3	1,3	98 %

der Vereinigten Staaten sogar höher als im Mississippibecken (► Kap. 12).

In allen drei Kontinentalschelfökosystemen ist ein beträchtlicher Stickstoffeintrag durch direkte atmosphärische Deposition auf die Wasser äche zu verzeichnen, aber in keinem steht er an erster Stelle. Die Einträge von Land und von der Atmosphäre entstammen größtenteils der Verschmutzung durch anthropogene Aktivitäten, diejenigen aus dem Tiefenwasser sind natürlicher Entstehung.

In küstenfernen marinen Biomen dominieren nährstoffreiches Tiefenwasser und atmosphärische Deposition als Nährstoffquellen

In den übrigen Meeren außerhalb der Kontinentalschelfe stammen die Nährstoffeinträge vor allem aus dem Tiefenwasser und von atmosphärischer Deposition. Welchen Anteil diese beiden Quellen jeweils haben, wird von den physikalischen Verhältnissen in den ober ächlichen Wasserschichten sowie von den windwärts gelegenen Quellen der Atmosphäre bestimmt (► Kap. 12). In den subtropischen Meereswirbeln ist das nährsto reiche Tiefenwasser weitgehend unerreichbar, obwohl es sich nur wenige Hundert Meter unter dem Ober ächenwasser be ndet (► Kap. 4). Nur wenige Nährsto e gelangen durch eine leichte Durchmischung in das Ober ächenwasser der Meereswirbel. Die Einträge aus der Atmosphäre sind aber häu g genauso groß oder größer. Zudem leistet, wie bereits weiter vorne in diesem Kapitel erwähnt, die Sticksto xierung einen bedeutenden Beitrag zum Eintrag von Sticksto in die subtropischen Meereswirbel, und zwar in einem Ausmaß, das sonst nirgendwo in den Meeren erreicht wird. Wahrscheinlich entspricht die Menge ungefähr der Häl e des gesamten Sticksto eintrags natürlicher Herkun in der gesamten Biosphäre (► Kap. 12). Allerdings erreicht der Nährsto eintrag aus der Tiefsee in Au riebszonen gewaltige Dimensionen und stellt sämtliche anderen Einträge in den Schatten.

Zusammenfassung

Die Rolle der Energie in der Ökologie

Sämtliche biologischen Systeme sind für ihre Aktivitäten und ihre Struktur auf eine ständige Zufuhr von Energie angewiesen. Das gilt für Populationen, Lebensgemeinscha en und Ökosysteme ebenso wie für einzelne Organismen.

Geografische Muster der Primärproduktivität

Das Muster der Nettoprimärproduktivität (NPP) in terrestrischen Ökosystemen und in den Meeren ist auf der Erde äußerst unterschiedlich. Etwas mehr als die Häl e der gesamten NPP der Erde entfällt auf terrestrische Ökosysteme, etwas weniger als die Hälfte auf die Ozeane. Bezogen auf die Fläche ist die NPP in tropischen Regenwäldern, einigen Feuchtgebieten, einigen Ästuaren und in den Kelpwäldern am höchsten. Geringfügig niedrigere, aber

immer noch hohe Raten sind in den Wäldern und Grasländern der gemäßigten Zone, in tropischen Savannen, in Au riebszonen der Meere und in weiten Teilen des Nordatlantiks nördlich von 40 °N zu verzeichnen. Die geringsten Raten erreicht die NPP in Wüsten und in den subtropischen Wirbeln der Weltmeere.

Limitierende Faktoren für die terrestrische Primärproduktivität

Die Primärproduktivität an Land ist vor allem durch die Temperatur und die Verfügbarkeit von Wasser limitiert. Die höchste Nettoprimärproduktivität ergibt sich in tropischen Regenwäldern, wo reichlich Wasser verfügbar ist und günstige Temperaturen herrschen, die geringste in Wüsten, wo Wasser stets Mangelware ist. Die Verfügbarkeit von Nährstoffen spielt ebenfalls eine wesentliche Rolle. In tropischen Regenwäldern erweist sich häufig Phosphor als limitierender Nährstoff, in terrestrischen Ökosystem höherer Breiten und in Wüsten ist es dagegen häufig Stickstoff.

Limitierende Faktoren für die aquatische Primärproduktivität

In aquatischen Ökosystemen kommt der Limitierung durch Nährstoffe eine wichtigere Kontrollfunktion für die NPP zu als an Land. Gesteuert werden die Muster der NPP durch Wechselwirkungen zwischen der Verfügbarkeit von Nährstoffen und dem Vordringen von Licht in die Wassersäule. Die höchste Produktivität ist in den Ökosystemen der Auftriebszonen und in den nährstoffreichen Ästuaren zu verzeichnen, die geringsten nden sich in den subtropischen Meereswirbeln mit ihrer geringen Nährsto - verfügbarkeit. In diesen Meereswirbeln oder Meeresdriftströmen wirken sich Stickstoff und Phosphor zumeist gleichermaßen limitierend aus, in Ästuaren und Ökosystemen der Küstenzone ist häu g Sticksto alleine stärker begrenzend, in Süßwasserseen meist nur Phosphor.

Das Schicksal der Primärproduktion

In Meeren und Seen ist die Sekundärproduktivität durch Herbivoren ungefähr zehnmal geringer als die Primärproduktivität, auf der sie beruht. Die trophische Transfereffizienz liegt somit bei etwa 10 %. Bei jedem Schritt der Nahrungskette geht Energie verloren, weil die Konsumptions-, die Assimilations- und die Produktionseffizienz alle weniger als 100 % betragen. In terrestrischen Ökosystemen liegt die trophische Transfere zienz von Primärproduzenten zu Herbivoren sogar noch unter der von Ökosystemen, die auf Phytoplankton basieren, denn Bäume und Gräser enthalten viel weniger Protein, aber weitaus mehr schwer verdauliche Strukturmaterialien mit niedrigem Sticksto gehalt als Phytoplankton.

Der Prozess der Zersetzung

Das Zersetzersystem in einem terrestrischen Ökosystem verarbeitet sehr viel mehr Energie und Sto e als das Konsumentensystem. Die Wege der Energie sind in beiden Systemen gleich – mit einer entscheidenden Ausnahme: Fäzes und Kadaver stehen dem Konsumentensystem nicht mehr zur Verfügung und gehen ins Zersetzersystem über. Aus diesem gelangen sie schließlich zurück an die Basis in das Kompartiment des toten organischen Materials.

Stoffffluss durch Ökosysteme

Während die Energie durch ein Ökosystem hindurch ießt, werden Nährsto e und andere Sto e recycelt. Für Nährsto e wie Phosphor, Eisen, Kalium und Calcium spielen vor allem geologische Vorgänge eine Rolle, während bakterielle Prozesse von relativ geringer Bedeutung sind – sie beschränken sich weitgehend auf die Mineralisierung der Nährsto e im Laufe der Zersetzung. Im Sticksto reislauf ist die Geologie dagegen eher unbedeutend. Hier dominiert neben der Mineralisierung eine Reihe bakteriell gesteuerter Prozesse wie Sticksto - xierung, Nitri kation und Denitri kation.

In allen Ökosystemen liegen die Nährsto e während ihres Kreislaufs im Wechsel

in anorganischer und organischer Form vor. Primärproduzenten wie P anzen, Algen und Cyanobakterien assimilieren beispielsweise im Rahmen der Primärproduktion anorganische Formen von Sticksto und Phosphor und nutzen sie zum Au au eigener Gewebe. Die Biomasse der Primärproduzenten wird dann von heterotrophen Organismen konsumiert und zersetzt. Bei der Zersetzung werden Sticksto und Phosphor mineralisiert und gelangen in anorganischer Form wieder in die Umwelt. In Ökosystemen, die bezüglich der Nährsto zufuhr relativ geschlossen sind, kann die Recyclingrate eines limitierenden Nährsto s zwischen der anorganischen und der organischen Form mitunter 50- bis 100-mal größer sein als die Rate des Neueintrags dieses Nährsto s über die Grenzen des Ökosystems hinweg. In offenen Systemen kann der Eintrag limitierender Nährstoffe von außen der Recyclingrate entsprechen oder diese sogar übersteigen.

Nährstoffbudgets und Kreisläufe in der Größenordnung von Ökosystemen

In Ökosystemen erfolgt ein ständiger Ein- und Austrag von Nährstoffen. Diese Nährstoffe stammen aus unterschiedlichen Quellen. In terrestrischen Ökosystemen steht beim Eintrag von Nährstoffen wie Phosphor, Eisen und Calcium häu g die Verwitterung von Böden und anstehendem Gestein an erster Stelle, speziell in Regionen, in denen die Böden weniger als einige Zehntausend Jahre alt sind. Wo die Böden älter und stärker verwittert sind, verringert sich der Eintrag durch Verwitterung und der Nährsto eintrag durch atmosphärische Deposition gewinnt an Bedeutung. Als Quelle für Sticksto spielt Verwitterung nur selten eine Rolle. Er stammt größtenteils aus der atmosphärischen Deposition und der Stickstofffixierung. Der Austrag der Nährsto e aus terrestrischen Ökosystemen erfolgt über ießendes Wasser, in Wasser gelöst oder gebunden an erodierten Partikeln. Außerdem geht Sticksto in Form von N_2 und N_2O, den gasförmigen Produkten der Denitrifikation und Nitri kation, verloren.

Der Nährstoffaustrag aus terrestrischen Ökosystemen über fließendes Wasser wird zum Nährsto eintrag in aquatische Ökosysteme wie Bäche, Flüsse und Seen. In Ästuare gelangen Nährsto e nicht nur durch die Flüsse, sondern auch von den marinen Küstengewässern. Neben den Einträgen durch Flüsse in Küstengebieten versorgt die Durchmischung mit Tiefenwasser viele marine Ökosysteme mit Nährsto en. Außerdem erhalten aquatische Ökosysteme Nährsto e durch atmosphärische Deposition. In einigen eher geschlossenen Ökosystemen wie den subtropischen Meereswirbeln kann diese eine wesentliche Quelle für Nährsto e darstellen. Sticksto xierung ist in diesen Meereswirbeln ebenfalls von Bedeutung, ebenso in vielen Seen, in anderen Bereichen der Meere hingegen nur selten.

Aufgaben zur Wiederholung

1. In terrestrischen Ökosystemen nimmt die Primärproduktivität ausgehend vom Äquator zu höheren oder niedrigeren Breiten hin zumeist ab. Warum ist dieses Muster in den Meeren nicht zu beobachten?
2. Stellen Sie vergleichend gegenüber, welche Rolle Stickstoff und Phosphor als limitierende Nährstoffe in Seen, Ästuaren und subtropischen Meereswirbeln spielen.
3. Warum ist der Energietransfer von Primärproduzenten zu Herbivoren in terrestrischen Ökosystemen weniger effizient als in Ökosystemen, die auf Phytoplankton basieren?
4. Geben Sie eine Erklärung für die Beobachtung, dass in den meisten terrestrischen Lebensgemeinschaften sehr viel mehr Energie durch das Zersetzersystem verarbeitet wird als durch das Konsumentensystem.
5. Warum ist die Produktionseffizienz von endothermen (warmblütigen) Tieren geringer als von Insekten?

6. Energie kann im Gegensatz zu Stoffen nicht recycelt und wiederverwendet werden. Diskutieren Sie diese Aussage und zeigen Sie auf, welche Bedeutung diese Tatsache für das Funktionieren von Ökosystemen hat.
7. Der Phosphorkreislauf wird häufig eher als geologischer Kreislauf betrachtet, der Stickstoffkreislauf hingegen als eher biologisch gesteuert. Was liegt dieser Unterscheidung zugrunde?

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Warum stellt die Limitierung durch Nährstoffe in aquatischen Ökosystemen mit Phytoplankton als Grundlage eine stärkere Einschränkung für die Primärproduktivität dar als in terrestrischen Ökosystemen?
2. Warum ist eine Colimitierung durch Stickstoff und Phosphor in einem geschlossenen Ökosystem wahrscheinlicher als in einem offenen?
3. Stellen Sie sich vor, es gäbe auf der Erde keine Denitrifikation mehr. Welche Konsequenzen hätte dies für die globale Nettoprimärproduktivität sowie für die Regulation dieser Produktivität?

Angewandte Aspekte der Ökologie

Kapitel 12 Globale biogeochemische Kreisläufe und ihre Veränderung durch den Menschen – 437

Kapitel 13 Naturschutzbiologie – 473

Kapitel 14 Die Ökologie des Menschen: Bevölkerungswachstum, Krankheiten und Versorgung mit Nahrung – 521

Eröffnungsfoto: © Andreas Held/www.naturfoto-held.de

Globale biogeochemische Kreisläufe und ihre Veränderung durch den Menschen

12.1 Was ist Biogeochemie? – 438

12.2 Der globale Kohlendioxidkreislauf – 440

12.3 Der globale Methankreislauf – 452

12.4 Der Stickstoffkreislauf in globalem und regionalem Maßstab – 460

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- darlegen können, wie der Mensch durch seine Aktivitäten viele biogeochemische Kreisläufe weltweit beschleunigt hat.
- erklären können, dass die Aufnahme von Kohlendioxid durch Meere und terrestrische Biome den Anstieg der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre, der durch die Nutzung fossiler Brennstoffe und die Entwaldung verursacht wird, nur vorübergehend abschwächen kann.
- beschreiben können, aus welchen natürlichen und anthropogenen Quellen das Methan in der Atmosphäre stammt und warum seine Konzentration prozentual stärker angestiegen ist als die von Kohlendioxid.
- beurteilen können, welche Ursachen und Konsequenzen die globale Beschleunigung des Stickstoffkreislaufs hat und welche regionalen Unterschiede bestehen.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_12

Die Aktivitäten des Menschen haben heute ein so großes Ausmaß erreicht, das sich einige der globalen Elementkreisläufe wie der Kohlenstoff- und der Stickstoffkreislauf radikal verändert haben, insbesondere in den letzten Jahrzehnten. Um die globalen Veränderungen dieser Kreisläufe besser verstehen zu können, kommt Ökologen eine wichtige Funktion zu.

12.1 Was ist Biogeochemie?

In diesem Kapitel liefern wir eine formale De nition für den Begri Biogeochemie und zeigen auf, wie einige besonders bedeutende biogeochemische Kreisläufe durch anthropogene Einflüsse in globalem Maßstab verändert wurden. Laut Howarth (1984) befasst sich die **Biogeochemie** (engl. *biogeochemisty*) als Wissenscha mit dem Ein uss der Biota auf die chemischen Umweltbedingungen wie auch mit dem Ein uss der geochemischen Verhältnisse auf die Struktur und Funktion von Ökosystemen. Ein Beispiel für eine geochemische Beein ussung einer Ökosystemfunktion ist, wie bereits in ▶ Kap. 11 erörtert, die Art und Weise, wie die Verfügbarkeit von Phosphor die Nettoprimärproduktivität in Seen reguliert. Ein exzellentes Beispiel für eine biotische Ein ussnahme auf chemische Umweltbedingungen stellt die Wechselwirkung von zwei biologischen Prozessen – Beweidung und die physiologische Aufnahme des metallischen Spurenelements Molybdän – dar, die die Sticksto xierung modi zieren, bei der biologisch verfügbarer, reaktiver Sticksto erzeugt wird. Als Wissenscha überschneidet sich die Biogeochemie zwar in vielen Bereichen mit der Ökologie, und zwar sowohl in der Größenordnung von Ökosystemen als auch in globalem Maßstab (▶ Abb. 1.2), aber sie stellt nicht einfach eine Teildisziplin der Ökologie dar, weil es zahlreiche Überschneidungen mit der Umweltchemie und der Geochemie gibt.

Biogeochemie und die „lebenserhaltenden Systeme" der Erde

In einer provokanten Publikation postulierten Rockström et al. (2009), es gebe auf der Erde zehn „lebenserhaltende biophysikalische Systeme", die ihrer Ansicht nach ausschlaggebend für das Leben auf unserem Planeten seien. Sie lieferten Einschätzungen, wie jedes dieser Systeme durch anthropogene Ein üsse verändert wurde, und gaben an, in welchem Ausmaß diese Veränderungen noch als vergleichsweise unbedenklich gelten können (◘ Abb. 12.1). Ihre Analyse kann man bestenfalls als Herausforderung an Wissenscha ler ansehen, die Unbedenklichkeit der anthropogenen Veränderungen globaler Systeme zu überdenken, und nicht als letztes Wort zu dieser ematik. Die bedenklichste Veränderung ist nach Einschätzung der Autoren der Verlust an Biodiversität (▶ Kap. 13), dicht gefolgt von der Beschleunigung des globalen Sticksto reislaufs. Auch drei der anderen von ihnen angeführten lebenserhaltenden Systeme stehen in Zusammenhang mit biogeochemischen Kreisläufen: der globale Phosphorkreislauf, Klimaänderungen und die Versauerung der Meere, wobei die beiden Letzteren eng mit dem globalen Kohlensto reislauf verknüp sind.

Wir werden in diesem Kapitel kurz den Phosphorkreislauf besprechen, auf den Schwefelkreislauf und seine Rolle für den sauren Regen eingehen und uns anschließend ausführlich mit den globalen Kreisläufen von Kohlensto und Sticksto befassen, weil an diesen sehr viel mehr ökologische Rückkopplungsmechanismen beteiligt sind. Den Kohlensto reislauf unterteilen wir in zwei Kompartimente – Kohlendioxid und Methan –, da diese auf sehr unterschiedliche Art und Weise durch ökologische Faktoren kontrolliert werden und beide ausgesprochen wichtig sind, um globale Veränderungen besser zu verstehen. Für all diese Kreisläufe stellen wir jeweils vor, wie der natürliche Kreislauf vor der industriellen Revolution ausgesehen und wie sich die Situation heute aufgrund anthropogener Ein üsse gewandelt hat.

Die Durchflussrate von Phosphor durch das globale Ökosystem ist heute etwa dreimal höher als vor der industriellen und landwirtscha lichen Revolution, weil der Mensch Phosphatdünger und Phosphorverbindungen als Waschmittel verwendet und weil aufgrund der Wüstenbildung (engl. *deserti cation*) zunehmend phosphorhaltiger Staub in die Atmosphäre gelangt. Diese Beschleunigung des **Phosphorkreislaufs** (engl. *phosphorous cycle*) ist besonders deswegen von ökologischer Bedeutung, weil sie zur Eutrophierung von Süßwasserseen führt (▶ Kap. 1 und 11). Analysen des globalen Phosphorkreislaufs

Die grüne Linie repräsentiert das höchste, noch als unbedenklich anzusehende Ausmaß an Veränderungen mehrerer entscheidender Faktoren, die als lebenserhaltend für die Erde angesehen werden.

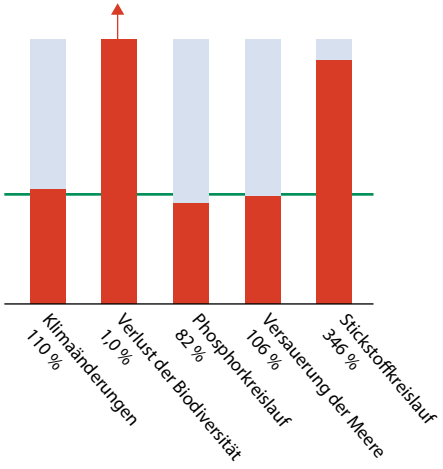


Abb. 12.1 Die Grundlage für das Leben auf der Erde bilden mehrere grundlegende lebenserhaltende Systeme, zu denen auch die großen biogeochemischen Kreisläufe und die Biodiversität gehören. Die Abbildung zeigt in Auszügen, inwiefern der Mensch nach Einschätzung von Rockström et al. (2009) störend in diese wichtigen Systeme eingegriffen hat. Die grüne Linie repräsentiert das höchste noch unbedenkliche Ausmaß an Veränderungen von verschiedenen Faktoren, die für die Erhaltung des Lebens auf der Erde entscheidend sind (verändert nach Rockström et al. 2009, aus einem Bericht auf www.grist.org)

beschränken sich aber weitgehend auf Einschätzungen, wie viel Phosphor mit dem Sediment von Fließgewässern und durch Staubpartikel in die Atmosphäre ausgetragen wird, denn hierbei handelt es sich um die bedeutendsten Phosphor üsse (Abb. 12.2, s. a. ▶ Abb. 11.29). Die ökologischen Wechselwirkungen und Rückkopplungen innerhalb des Phosphorkreislaufs sind nicht so komplex wie bei den Kreisläufen von Kohlendioxid, Methan und Sticksto , mit denen wir uns im Anschluss befassen werden.

Der **Schwefelkreislauf** (engl. *sulfur cycle*) ist ziemlich komplex und durch zahlreiche Wechselwirkungen mit ökologischen Prozessen gekennzeichnet. Dies haben wir schon kurz gestreift, als wir beschrieben haben, wie Sulfat die Assimilation von Molybdän durch sticksto xierende Cyanobakterien beein ussen kann (▶ Abschn. 11.4). Sulfat ist auch von entscheidender Bedeutung für den Zersetzungsprozess in den Sedimenten vieler mariner Küstenökosysteme. Schwefel ist als Bestandteil mehrerer Aminosäuren und anderer biologisch wichtiger Verbindungen lebensnotwendig und durchläu viele verschiedene geochemische und mikrobiell vermittelte Reaktionen. Obwohl Schwefel ein essenzielles Element darstellt, wirkt er sich dennoch nur selten – wenn überhaupt – limitierend auf die Primärproduktivität aus. Das liegt an seiner hohen Verfügbarkeit in fast alles Ökosystemen relativ zu den Bedürfnissen von P anzen und Algen. Durch anthropogene Ein üsse haben sich die Emissionen von Schwefelgasen in der Atmosphäre global gesehen im Laufe des letzten Jahrhunderts verdoppelt, in einigen Regionen haben sich die Ablagerungen von Schwefel in terrestrischen Ökosystemen sogar verdreißigfacht. Dieser Schwefel stammt zum größten Teil aus der Nutzung fossiler Brennsto e wie Steinkohle und ist in Form von gelöster Schwefelsäure (engl. *sulfuric acid*) ein wesentlicher Bestandteil von saurem Regen (engl. *acid rain*; ▶ Abb. 1.4).

In den Vereinigten Staaten und vielen Regionen Europas konnte der Schwefelausstoß seit den 1970er-Jahren durch strenge Reglementierungen so stark reduziert werden, dass saurer Regen kein so großes Problem mehr darstellt. So halbierte sich beispielsweise im Gebiet des Howard Brook Experimental Forest in den White Mountains im US-Bundesstaat New Hampshire, wo man in den 1960er-Jahren erstmals den sauren Regen festgestellt hatte, die Azidität des Regens von den 1960er-Jahren bis zum Jahr 2000 (▶ Abb. 1.4). Die Lu verschmutzung mit Schwefelverbindungen war in weiten Teilen Nordamerikas und Europas einst die Hauptursache für den sauren Regen. Inzwischen spielt die Belastung mit Sticksto in Form von gelöster Salpetersäure eine größere Rolle. In anderen Regionen der Welt, speziell in China, erweisen sich Schwefelausstoß und saurer Regen allerdings zunehmend als problematisch. Saurer Regen kann zahlreiche gravierende Probleme mit sich bringen, darunter Fischsterben in Seen (▶ Abb. 1.8), Waldsterben und ein allgemeiner Rückgang des p anzlichen Artenreichtums (▶ Abb. 13.11). In vielen Seen der Adirondack Mountains im Bundesstaat New York (USA) und in Ontario (Kanada) hat die Versauerung dazu geführt, dass im Laufe der 1970er-Jahre sämtliche darin lebenden Fische starben. Die meisten dieser Seen sind auch heute nach wie vor frei von Fischen, obwohl die Azidität des Regens mit der Zeit deutlich zurückgegangen ist.

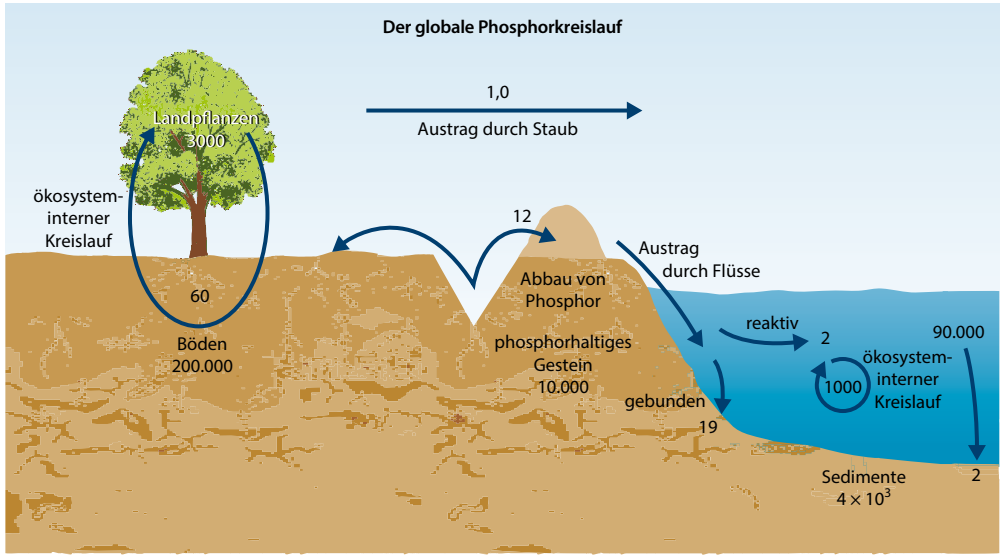


Abb. 12.2 Darstellung des globalen Phosphorkreislaufs (in Einheiten von Teragramm, Tg, pro Jahr; 1 Tg entspricht einer Megatonne, Mt). Beim Kreislauf innerhalb von Ökosystemen wird Phosphor durch Fließgewässer aus terrestrischen Systemen ausgetragen – überwiegend gebunden an erodierte Sedimentpartikel, aber auch in Form von gelöstem anorganischem Phosphor – und gelangt ins Meer. Zum größten Teil wird dieser Phosphor in den Sedimenten der Meere gespeichert. Außerdem gelangt Phosphor mit Staubpartikeln in die Atmosphäre. Der Mensch hat den Phosphorkreislauf vor allem durch den Abbau von Phosphor zur Düngemittelproduktion beschleunigt (nach Schlesinger 1997)

12.2 Der globale Kohlendioxidkreislauf

Vor Beginn der industriellen Revolution blieb die Kohlensto onzentration in der Atmosphäre mindestens 400.000 Jahre lang unter 265 ppm (*parts per million*). In den letzten 200 Jahren ist die Konzentration jedoch auf einen sehr viel höheren Wert angestiegen (Abb. 12.3) und 2014 überstieg der jährliche Durchschnittswert zum ersten Mal seit mehreren Millionen Jahren 398 ppm (http://co2now.org/Current-CO2/CO2-Now/annual-co2.html). Zur besseren Einordnung: Der Mensch existiert erst seit ungefähr 30.000 Jahren. Diese Zunahme des Kohlendioxidgehalts – sowie anderer **Treibhausgase** (engl. *greenhouse gases*), auf die wir später in diesem Kapitel noch zu sprechen kommen – hat zu einer signi kanten globalen Erwärmung in den letzten 50 Jahren geführt (► Exkurs 3.2). Die globale Durchschnittstemperatur lag im Jahr 2011 um 0,7 °C über dem Langzeitmittel zu Beginn des 20. Jahrhunderts (► Abb. 3.20 in ► Exkurs 3.2) – gleichbedeutend mit der höchsten Temperatur auf der Erde seit mindestens 100.000 Jahren.

Wie wir mittlerweile wissen, ist Kohlendioxid die Hauptursache für die globale Erwärmung – erstmals postuliert hatte den Zusammenhang der schwedische Chemiker Svante Arrhenius vor weit über 100 Jahren (► Exkurs 12.1). Aber woher wissen Wissenscha ler, wie die Atmosphäre vor Hunderten oder Tausenden von Jahren ausgesehen hat? Als sich die dicke Eisschicht der Antarktis bildete, wurden darin Blasen atmosphärischer Gase eingeschlossen. Diese blieben erhalten und dienen heute als historischer Nachweis. Durch sorgfältige Entnahme und Analyse der Gase in diesen Blasen mithilfe verschiedenster Techniken können wir heute nachvollziehen, wann sich das Eis gebildet hat – ganz ähnlich wie wir anhand der Schichten von Vulkanasche oder der chemischen Besonderheiten der Asche die Historie entsprechender Vulkanausbrüche in der Vergangenheit zurückverfolgen können.

Seit 1958 wurden die Kohlendioxidkonzentrationen in einer Messstation in einer Höhe von 3400 m am Mauna Loa auf Hawaii kontinuierlich gemessen (► Exkurs 12.1, s. a. ► Abb. 3.21 in ► Exkurs 3.2).

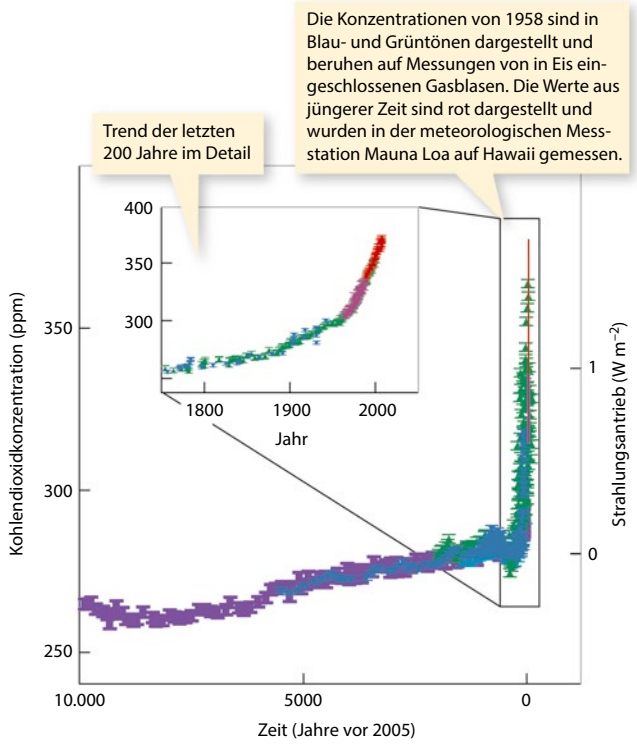


Abb. 12.3 Die Kohlendioxidkonzentration in der Erdatmosphäre war während der letzten 10.000 Jahre die meiste Zeit stabil, in den vergangenen 200 Jahren begann sie jedoch exponentiell anzusteigen (Nachdruck aus IPCC 2007)

Exkurs 12.1 Historische Meilensteine

Arrhenius und Keeling: Pioniere auf der Suche nach Erkenntnissen über die anthropogenen Veränderungen des Kohlendioxidkreislaufs

Durch seine bahnbrechenden Forschungen erkannte der große schwedische Chemiker Svante Arrhenius (Abb. 12.4a) 1896 als Erster, dass der Mensch durch seine Aktivitäten eine globale Erwärmung herbeiführen kann, weil die Konzentration an Kohlendioxid in der Atmosphäre ansteigt. Arrhenius schätzte ab, in welchem Ausmaß Kohlendioxid und Wasserdampf die Infrarotstrahlung absorbieren, und berechnete daraufhin, dass eine Verdopplung des Kohlendioxidgehalts der Atmosphäre zu einem durchschnittlichen Anstieg der globalen Temperatur von 1,6–6 °C führen würde. In den folgenden 120 Jahren haben Wissenschaftler diese Erkenntnisse weiter ausgebaut und dabei noch weitere Faktoren berücksichtigt, aber Arrhenius' Vorhersage erwies sich als bemerkenswert zutreffend: Nach einer Schätzung des Weltklimarats der Vereinten Nationen (IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change) in seinem fünften Sachstandsbericht von 2013 wird bei einer Verdopplung der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre die globale Temperatur um 2–4, 5 °C ansteigen. Arrhenius lieferte auch eine Einschätzung dafür, wie lange es seiner Ansicht nach dauern wird, bis der Mensch eine Verdopplung des atmosphärischen Kohlendioxidgehalts herbeigeführt hat, nämlich 3000 Jahre. Damit lag er allerdings ziemlich daneben. Den meisten heutigen Szenarien zufolge wird es wohl eher nur 100 Jahre dauern. Arrhenius hatte mit einer längeren Zeit gerechnet, weil er erheblich überschätzt hatte, mit welcher Rate die Weltmeere Kohlendioxid absorbieren können. Einen noch größeren Fehler beging er jedoch bei seiner Einschätzung, wie stark der Mensch fossile Brennstoffe in der Zukunft nutzen würde. Er nahm an, Kohlendioxid werde durch den Einsatz dieser

Energieträger auch künftig nur in dem Ausmaß freigesetzt, wie es um 1900 der Fall war. Tatsächlich sind die Emissionen aber bereits um das 20-Fache angestiegen.
Zur damaligen Zeit fanden Arrhenius' Forschungen keine breite Akzeptanz. Knut Ångström, ein weiterer berühmter Chemiker, kritisierte seine Schlussfolgerungen und behauptete, der Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre habe keinen Einfluss auf die globale Erwärmung. Andere Wissenschaftler waren der Ansicht, die Meere würden das Kohlendioxid stets so rasch aufnehmen, wie es durch Aktivitäten des Menschen produziert werde. Schon in den 1950er-Jahren war der Verbrauch an Brennstoffen jedoch drastisch angestiegen und viele Wissenschaftler äußerten nun die Vermutung, der Gehalt an Kohlendioxid in der Atmosphäre würde ansteigen. Einer dieser Forscher war Charles Keeling (Abb. 12.4b) von der Scripps Institution of Oceanography in Kalifornien, USA. Er entwickelte eine empfindliche Methode zur Messung der atmosphärischen Kohlendioxidkonzentration und begann 1958, im Alter von 30 Jahren, die Zusammensetzung der Luft an einem entlegenen Ort auf Hawaii regelmäßig zu analysieren. Diese Messungen wurden ununterbrochen bis zum heutigen Tag fortgesetzt. Dadurch konnte Keeling als erster Wissenschaftler den Nachweis liefern, dass der Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre tatsächlich ansteigt.

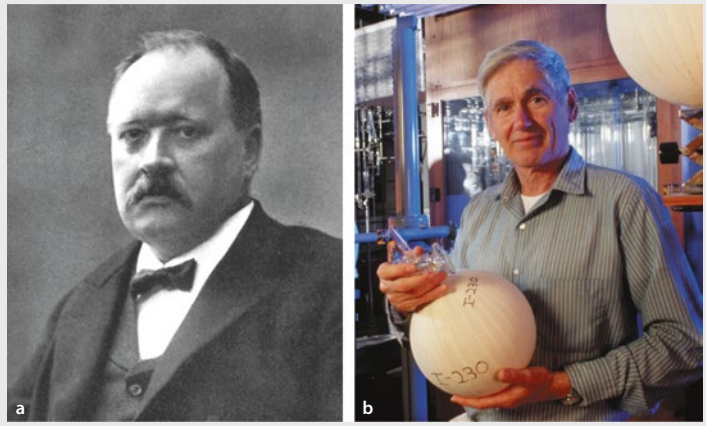


Abb. 12.4 **a** Der brillante schwedische Chemiker Svante Arrhenius (1859–1927) sagte schon vor mehr als einem Jahrhundert unter anderem vorher, welch entscheidende Rolle Kohlendioxid bei den anthropogen beschleunigten globalen Klimaveränderungen spielt. **b** Der Ozeanograf und Klimaforscher Charles Keeling (1928–2005) richtete 1958 auf Hawaii die erste Messstation für atmosphärisches Kohlendioxid ein, die bis heute noch in Betrieb ist (Mauna Loa Observatory) (a) © united archives/picture alliance, (b) © Jim Sugar/Corbis, Scripps Institution of Oceanography)

Ausgewählt wurde dafür dieser abgelegene Ort, um kurzzeitige Variationen des Kohlendioxidgehalts durch Metabolismus, wie wir sie beispielsweise in der Kronenregion eines Waldes feststellen (► Abb. 3.22), auf ein Minimum zu beschränken und Daten zu erhalten, die mit höherer Wahrscheinlichkeit globale, langfristige Trends wiedergeben. Dennoch treten die Einflüsse des Metabolismus in der sogenannten Keeling-Kurve zutage, gesteuert durch die jahreszeitliche Bilanz der Bruttoprimärproduktivität (BPP) und der Atmung in den Ökosystemen der gemäßigten Breiten der Nordhalbkugel, wie in ► Abschn. 3.3 erwähnt. In der nördlichen Hemisphäre sind die Kohlendioxidkonzentrationen im Jahreslauf immer am Ende des Winters am höchsten, weil die Atmung hier im Winter die BPP übersteigt. Messstationen in Nordamerika ermitteln jedes Jahr viel au älligere Schwankungen der Kohlendioxidkonzentration, während sie am Südpol mit weniger als 1 ppm deutlich geringer ausfallen. An allen Messstationen zeigen die Trends jedoch einen stetigen und sich beschleunigenden Anstieg der Kohlendioxidkonzentration von Jahr zu Jahr: Im globalen Mittel stieg sie zwischen 1993 und 2002 jährlich um 1,7 ppm an, zwischen 2003 und 2013 sogar um 2,1 ppm.

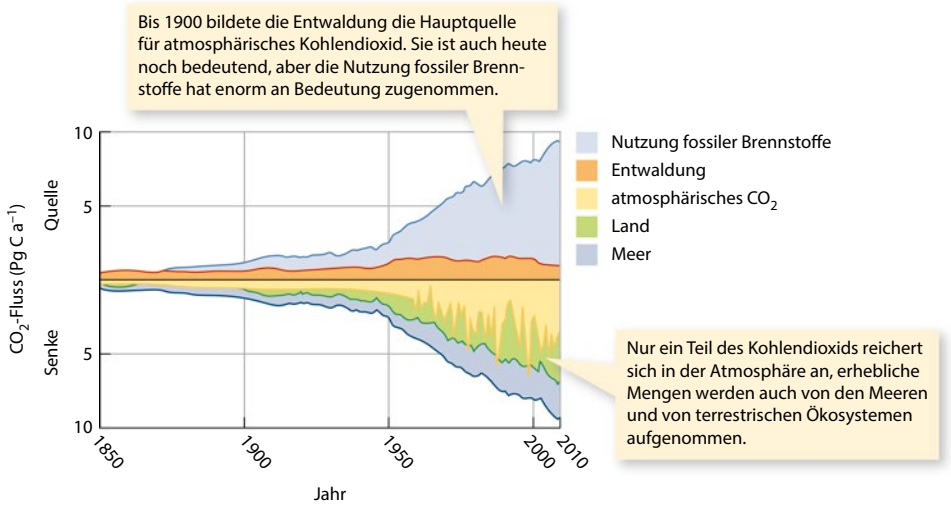


Abb. 12.5 Der globale Eintrag von Kohlendioxid in die Atmosphäre (Kohlendioxidquellen) und der Austrag aus der Atmosphäre (Kohlendioxidsenken) von 1850–2010. Zu den Quellen gehören der Einsatz fossiler Brennstoffe und die Entwaldung, zu den Senken die Anreicherung von Kohlendioxid in der Atmosphäre sowie die Aufnahme durch terrestrische Ökosysteme (Land) und durch die Meere (Global Carbon Project 2010, aktualisiert durch Le Quéré et al 2009, Canadell et al. 2007)

Das atmosphärische Kohlendioxid stammt heute überwiegend aus der Nutzung fossiler Brennstoffe, aber auch die Entwaldung trägt dazu bei

Seit 1960 hat die Nutzung fossiler Brennsto e (engl. *fossil fuel combustion*) eine zunehmend dominantere Rolle beim Eintrag von Kohlendioxid in die Atmosphäre eingenommen, heute ist sie für mehr als 90 % der gesamten Kohlendioxidemissionen verantwortlich (Abb. 12.5). Dies zeigt deutlich, mit welch unglaublicher Rate der Verbrauch von Steinkohle, Erdöl und Erdgas durch den Menschen zugenommen hat (Abb. 12.6). Fossile Brennsto e stellen jedoch nicht die einzige Quelle für das atmosphärische Kohlendioxid dar. Die Abholzung von Wäldern trägt ebenfalls ihren Teil dazu bei, vor 1900 war dies sogar die Hauptquelle. Bei der Entwaldung erfolgt die Freisetzung von Kohlendioxid bei der Verbrennung von Holz, aber auch bei der Atmung und der Zersetzung von toter Biomasse und organischem Material in den Waldböden. Mindestens seit Mitte des 19. Jahrhunderts stellt die Rodung von Wäldern in der gemäßigten Zone wie auch in den Tropen eine bedeutende Kohlendioxidquelle dar, seit 1960 steigt die Bedeutung der Tropen, während die der gemäßigten Breiten sinkt (Abb. 12.7). Ökologen messen diesen Eintrag von Kohlendioxid aus entwaldeten Gebieten nicht direkt, sondern leiten ihn indirekt von Erkenntnissen über Veränderungen des Gehalts an organischem Kohlenstoff in Waldböden nach einer Entwaldung sowie aus dem Wissen über das weitere Schicksal der Holzbiomasse ab.

Weniger als die Hälfte des emittierten Kohlendioxids verbleibt in der Atmosphäre

Nicht das ganze durch Aktivitäten des Menschen emittierte Kohlendioxid reichert sich in der Atmosphäre an. Der im ersten Jahrzehnt nach 2000 beobachtete Anstieg von 2,1 ppm jährlich entspricht zum Beispiel einer Akkumulationsrate der Masse an Kohlendioxid in der Atmosphäre von 4,1 Pg C pro Jahr (1 Petagramm entspricht 10^{15} g). Durch anthropogene Aktivitäten gelangte Kohlendioxid im gleichen Zeitraum mit einer Rate von 8,8 Pg C jährlich in die Atmosphäre, wovon 7,7 Pg auf die Nutzung fossiler Brennstoffe und 1,1 Pg auf die Entwaldung ent elen. Weniger als die Häl e dieses Kohlendioxids verblieb in der Atmosphäre. Was ist mit dem Rest passiert? Ökologen, Ozeanografen

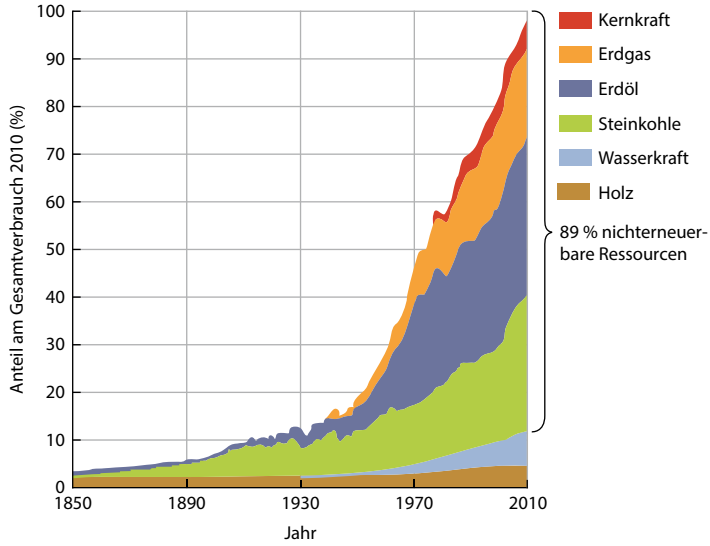


Abb. 12.6 Globaler Energieverbrauch von 1850–2010. Holz bildet nach wie vor eine wichtige Energiequelle und hat seit 1970 sogar noch etwas an Bedeutung zugenommen. Bei Wasserkraft und in geringerem Ausmaß Kernkraft ist seit den 1960er-Jahren eine Zunahme zu verzeichnen. Deutlich in den Schatten gestellt werden diese Quellen allerdings durch den Zuwachs bei der Nutzung fossiler Brennstoffe – Steinkohle, Erdöl und Erdgas – im Laufe der letzten 150 Jahre (Vortrag von David Hughes bei der Goldschmidt-Konferenz für Geochemie 2012)

12

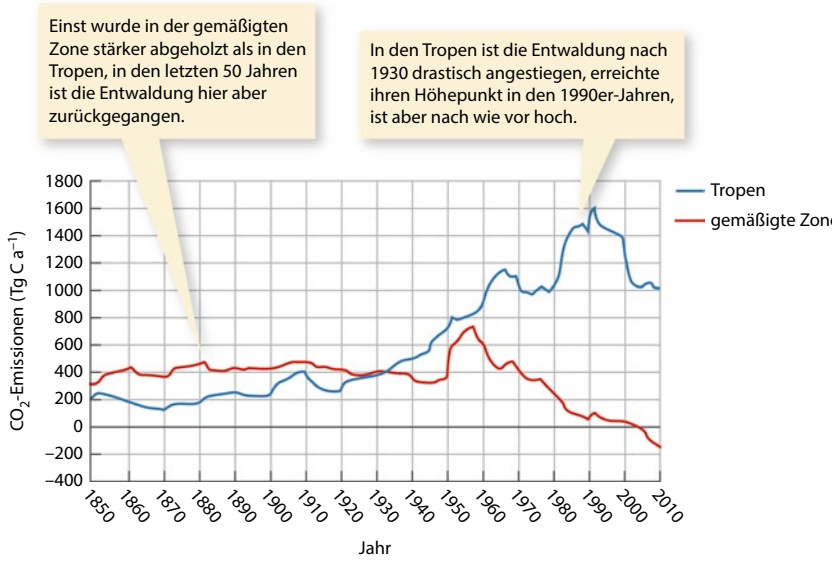


Abb. 12.7 Freisetzung von Kohlendioxid in die Atmosphäre durch Abholzung in tropischen Wäldern und Wäldern der gemäßigten Breiten von 1850–2010. Bis in die 1960er-Jahre spielte die Entwaldung sowohl in den Tropen als auch in der gemäßigten Zone eine wichtige Rolle. Seither ist sie in der gemäßigten Zone zurückgegangen, während sie sich in den Tropen in den 1990er-Jahren stark beschleunigt hat. In den letzten zehn Jahren ist der Trend wieder rückläufig (Richard Houghton)

und andere Wissenschaftler, die sich in den letzten Jahrzehnten mit dieser Frage auseinandergesetzt haben, sind sich darüber einig, dass Meere und terrestrische Ökosysteme jeweils etwa gleiche Anteile des fehlenden Kohlenstoffs aufgenommen und gespeichert haben. Die Orte der Speicherung eines Elements oder die Mechanismen für den Verlust eines Stoffes – in diesem Fall von atmosphärischem Kohlendioxid –, bezeichnen sie als **Senken** (engl. *sinks*). Im Schnitt sind die Senken für atmosphärisches Kohlendioxid im Meer und an Land mit 2,3–2,4 Pg C pro Jahr zu Beginn der 2000er-Jahre ungefähr gleich wichtig. Von entscheidender Bedeutung sind diese Senken deshalb, weil sie die Auswirkungen durch die Nutzung fossiler Brennstoffe verringern. Ohne diese Senken würde die Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre noch viel schneller ansteigen und die Erde würde sich noch rascher erwärmen.

Wie die Kohlendioxidsenken funktionieren

Werden die Senken für atmosphärisches Kohlendioxid weiterhin auf die gleiche Weise funktionieren wie in der Vergangenheit? Oder wird eine der beiden Senken, das Meer oder terrestrische Ökosysteme, künftig mehr oder weniger effektiv Kohlendioxid aus der Atmosphäre aufnehmen? Die künftige Entwicklung der globalen Erwärmung ist eng mit diesen Senken verknüpft und ihr Verlauf wird sich dann ändern, wenn sich die Effektivität der Senken verändert. Im Folgenden werden wir detaillierter darauf eingehen, welche Mechanismen diesen Senken zugrunde liegen, und darlegen, was wir genau über diese Senken wissen und wie sich diese in Zukunft verändern könnten.

Die terrestrische Kohlendioxidsenke ist ganz einfach die Bilanz von der Nettoprimärproduktivität (NPP) und heterotropher Atmung oder **Nettoökosystemproduktion** (NEP, engl. *net ecosystem production*), summiert für alle terrestrischen Ökosysteme der Erde. Schätzungen zufolge beträgt die terrestrische NPP global 56,4 Pg C pro Jahr (▶ Tab. 11.1). Die durchschnittliche Nettoakkumulation von Kohlenstoff in terrestrischen Biomen – die globale Rate der terrestrischen NEP – liegt bei 2,4 Pg C pro Jahr (nach Daten von Anfang der 2000er-Jahre) und macht somit 4 % der NPP aus. Das bedeutet, dass die Rate der heterotrophen Respiration in der terrestrischen Biosphäre global 54,0 Pg C pro Jahr beträgt (◘ Abb. 12.8). Natürlich kennen wir die globalen Raten der Nettoprimärproduktion und Respiration nicht exakt. Die Nettoprimärproduktivität eines bestimmten Ökosystems abzuschätzen ist an sich schon mit Fehlern behaftet, noch schwieriger ist es, all die Raten für sämtliche terrestrischen Ökosysteme auf den globalen Maßstab hochzurechnen. Daher sollte es nicht erstaunen, dass die Schwankungsbreite bei den globalen Werten bei 30 % oder sogar mehr liegen kann. Die Akkumulation von Kohlenstoff in der terrestrischen NEP wird jedoch nicht anhand der Differenz zwischen den Schätzungen für die globale NPP und die Atmung berechnet, sondern abgeleitet von der Differenz der bekannten Rate des Eintrags von Kohlendioxid in die Atmosphäre (8,8 Pg C pro Jahr zu Beginn der 2000er-Jahre) und der Summe der relativ gut bekannten Akkumulationsrate in der Atmosphäre (4,1 Pg C pro Jahr zu Beginn der 2000er-Jahre) sowie der Schätzung für die Aufnahme durch die Meere (2,3 Pg C pro Jahr), mit der wir uns als Nächstes befassen werden.

Die Nettoaufnahme von Kohlendioxid durch die Meere ist einigermaßen genau bekannt

Für die Kohlendioxidsenke der Meere liegen uns relativ präzise Werte vor. Das ist unter anderem der Tatsache zu verdanken, dass es Ozeanografen gelang, über mehrere Jahrzehnte das Schicksal von Kohlendioxid mit dem radioaktiven Isotop ^{14}C zu verfolgen, das im Zuge von Atombombentests in den 1960er-Jahren in der Atmosphäre entstanden war. Die Durchmischung des Wassers macht es in den Meeren viel leichter, repräsentative Proben zu entnehmen, als in terrestrischen Ökosystemen. Kohlendioxid ist in Meerwasser relativ gut löslich, allerdings hängt die Löslichkeit von der Wassertemperatur ab. Warmes Meerwasser gibt Kohlendioxid in die Atmosphäre ab, kaltes Wasser nimmt Kohlendioxid auf. Insgesamt gesehen nehmen die Meere ungefähr 90 Pg C pro Jahr auf und geben etwa 87,7 Pg C pro Jahr ab. Das entspricht einer Nettoaufnahme von 2,3 Pg C pro Jahr (◘ Abb. 12.8).

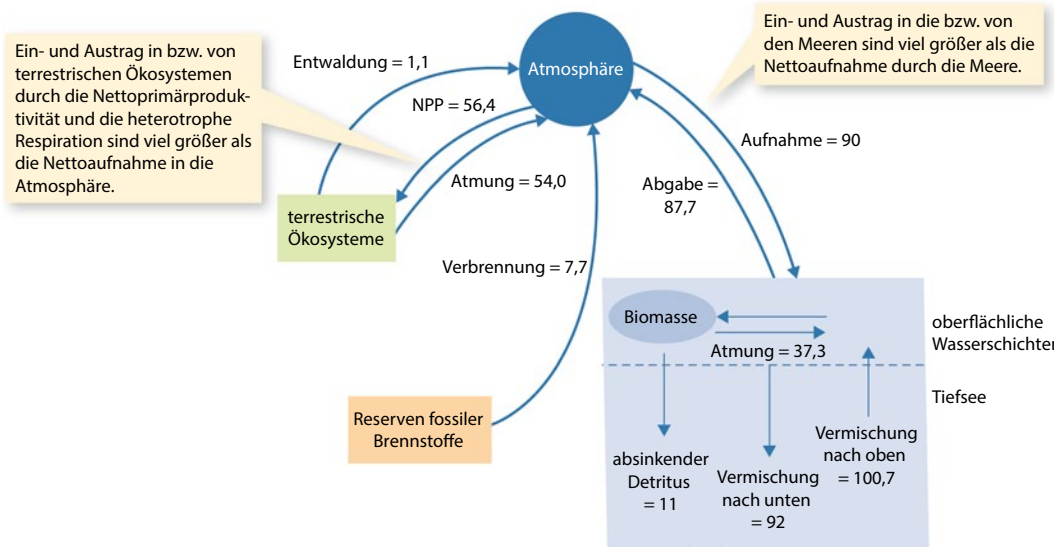


Abb. 12.8 Die wichtigsten Flüsse des globalen Kohlendioxidkreislaufs zu Beginn der 2000er-Jahre, angegeben in Petagramm C pro Jahr

Der Kohlenstoffkreislauf in den oberflächlichen Wasserschichten der Meere ist dynamisch, mit hohen Raten der Kohlendioxidaufnahme bei der NPP (48,3 Pg C pro Jahr, ▶ Tab. 11.1) und einer etwas geringeren Rate der Bildung von Kohlendioxid durch heterotrophe Respiration im Oberflächenwasser. Die Differenz von 11 Pg C pro Jahr zwischen der NPP und Respiration entfällt auf den organischen Kohlenstoff, der in die Tiefsee absinkt oder durch Vermischung dorthin gelangt und dort dann größtenteils zu Kohlendioxid veratmet wird. Zwischen dem Oberflächenwasser und dem Tiefenwasser erfolgt ein beträchtlicher Austausch von gelöstem Kohlendioxid. Grund dafür sind die Vermischung und die Strömungen von Wassermassen, die wir in ▶ Kap. 4 erörtert haben. Im Schnitt gelangen pro Jahr schätzungsweise 100,7 Pg C über Durchmischung nach oben ins Oberflächenwasser und 92,0 Pg C nach unten ins Tiefenwasser (Abb. 12.8). Diese Flüsse ergeben zusammen mit dem Kohlenstoff in absinkendem organischem Material in die Tiefsee einen Nettofluss ins Tiefenwasser von 2,3 Pg C pro Jahr – also den gleichen Wert wie für den Nettofluss von der Atmosphäre in das Oberflächenwasser. Die Tiefsee stellt also die bedeutende Kohlendioxidsenke dar, während die oberflächlichen Wasserschichten der Meere lediglich als Überträger fungieren.

Die Tiefsee bildet nur eine temporäre Senke

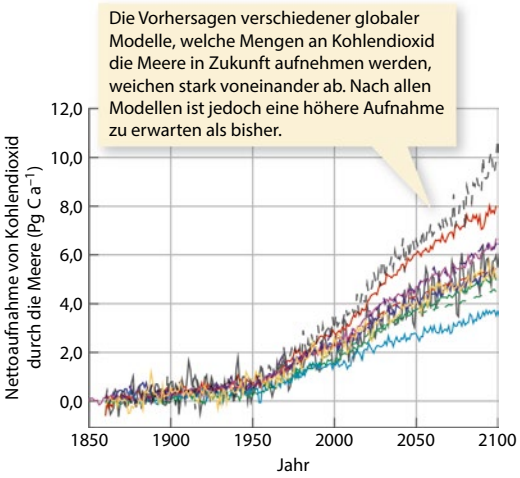
Für einen erheblichen Teil des Flusses von Kohlendioxid und von Kohlenstoff in Form von organischem Detritus in das Tiefenwasser der Meere ist die thermohaline Zirkulation verantwortlich, auch als „globales Förderband“ (engl. *great oceanic conveyor belt*) bekannt geworden. Dies geschieht vor allem durch das Absinken von kaltem Wasser, das reich an Kohlendioxid und organischem Kohlensto ist, im Nordatlantik. Es sei jedoch daran erinnert, dass die Tiefsee nur eine temporäre Senke für Kohlendioxid darstellt, die im Schnitt nur wenige Jahrhunderte als solche fungiert. Das Tiefenwasser gelangt durch die Zirkulation allmählich ins Südpolarmeer sowie in den Indischen und Pazi schen Ozean, wo es dann wieder an die Ober äche aufsteigt und einen Großteil des Kohlendioxids wieder an die Atmosphäre abgibt. In einigen Jahrhunderten wird sich das wieder ändern: Statt es aufzunehmen werden die Weltmeere Kohlendioxid an die Atmosphäre abgeben. Selbst wenn die Emissionen durch den Einsatz fossiler Brennstoffe reduziert

werden, wird dies dazu führen, dass irgendwann in der Zukun viele Jahrhunderte lang eine kontinuierlich hohe Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre herrschen wird.

Die Zukunft der Meere als Kohlendioxidsenke ist höchst ungewiss

Wie bereits diskutiert, reagiert die Absinkrate auf Klimaänderungen und verringert sich möglicherweise bereits, weil der Salzgehalt des Wassers im Nordatlantik aufgrund des schmelzenden arktischen Meereises und des Rückgangs der grönländischen Eisdecke allmählich abnimmt (▶ Exkurs 4.1). Die Verlangsamung der thermohalinen Zirkulation wird dazu führen, dass die Weltmeere weniger Kohlendioxid aufnehmen. Das wird wiederum eine stärkere globale Erwärmung nach sich ziehen. Diese Rückkopplung, dass die Klimaveränderungen die globale Erwärmung weiter ansteigen lassen, ist nur einer der zahlreichen Prozesse, die Klimaforschern große Sorgen bereiten.

Würden sich die physikalischen Bedingungen und die Zirkulation der Meere nicht ändern, so wäre im Allgemeinen zu erwarten, dass die Meere umso mehr Kohlendioxid aufnehmen, je stärker die Konzentration in der Atmosphäre ansteigt – schon einfach deswegen, weil bei höherer Konzentration die Di usion dieses Gases zunimmt. Andererseits steigen mit der globalen Erwärmung auch die Temperaturen in den ober ächlichen Wasserschichten der Meere, was wiederum die Löslichkeit von Kohlendioxid und somit die Nettoaufnahmerate durch die Meere verringert. Dieser Nettoe ekt des Anstiegs der Kohlendioxidkonzentration und der höheren Temperaturen ist aber höchst ungewiss. Das verdeutlichen die weit voneinander abweichenden Vorhersagen der elf Klimamodelle in ◘ Abb. 12.9 (Friedlingstein et al. 2006). Alle sagen einen Anstieg der Nettoaufnahme von Kohlendioxid über den gegenwärtigen Wert von 2,3 Pg C pro Jahr voraus, aber die Spannbreite für das Jahr 2100 reicht von 3,7–10 Pg C im Jahr. Keines der Modelle berücksichtigt die Auswirkungen der oben erwähnten Verlangsamung der thermohalinen Zirkulation. Wie wir weiter unten noch sehen werden, besteht bezüglich der kün igen Aufnahme von Kohlendioxid durch terrestrische Ökosysteme sogar noch größere Ungewissheit



◘ **Abb. 12.9** Ein Vergleich der Schätzwerte verschiedener globaler Modelle für die Aufnahme von Kohlendioxid durch die Meere zwischen 1850 und 2010. Einige der Modelle lagen mit ihren Vorhersagen für die Kohlendioxidaufnahme bis 2010 ziemlich richtig, beim Ausblick in die Zukunft weichen die Modelle jedoch immer weiter voneinander ab (Friedlingstein et al. 2006)

– und genau diese Ungewissheit macht es so ausgesprochen schwierig, kün ige globale Klimaveränderungen korrekt vorherzusagen.

Auswirkungen der Versauerung der Meere

Durch die Aufnahme von Kohlendioxid erhöht sich die Azidität des Meerwassers, denn in Wasser gelöst wird aus Kohlendioxid Kohlensäure. Seit Beginn der industriellen Revolution sind die Meere schätzungsweise um 30 % saurer geworden (Jacobson 2005). Allein von 1990–2006 ist der durchschnittliche pH-Wert der Weltmeere um 0,04 gesunken. Das entspricht einer weiteren **Versauerung** (engl. *acidi cation*) der Meere durch zusätzliche Aufnahme von Kohlendioxid um mehr als 10 % (die pH-Wert-Skala ist logarithmisch; ◘ Abb. 12.10). Viele marine Organismen wie Muscheln, Korallen und einige Phytoplanktonformen wie Coccolithophoriden (Kalkalgen) besitzen Schalen oder Skelettstrukturen aus Carbonaten (◘ Abb. 12.11). Mit sinkendem pH-Wert wird es für diese Organismen schwieriger oder sogar

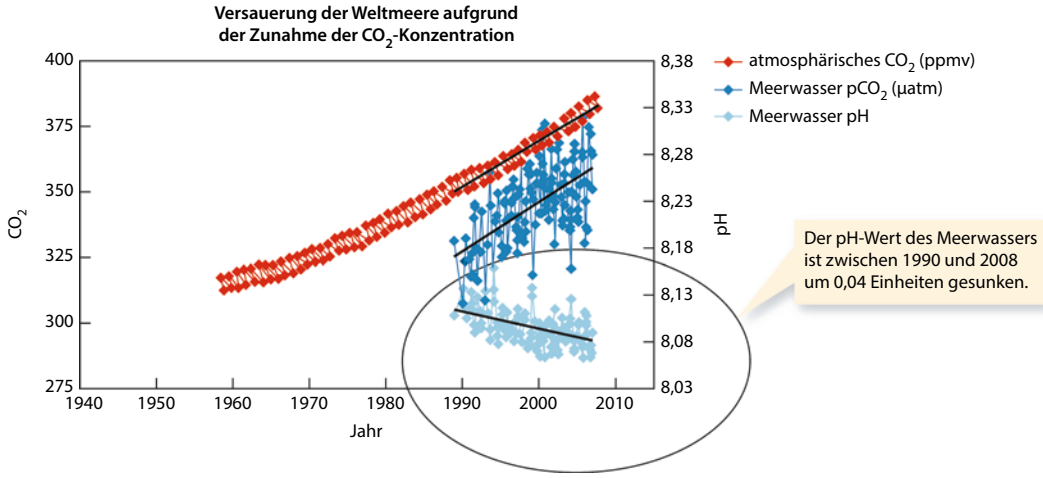


Abb. 12.10 Die globale Zunahme der Kohlendioxidgehalts der Atmosphäre hat dazu geführt, dass auch in den Meeren die Konzentration an gelöstem Kohlendioxid angestiegen ist. Das hat eine Versauerung der Meere verursacht, denn wenn Kohlendioxid in Meerwasser gelöst wird, entsteht Kohlensäure (Intergovernmental Panel on Climate Change, nach Feely et al. 2009)

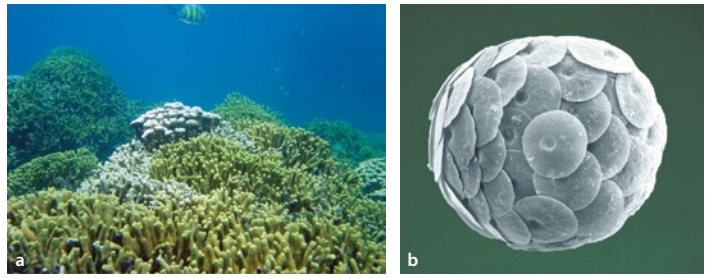


Abb. 12.11 Höhere Kohlendioxidkonzentrationen führen zu einer Versauerung der Meere. Das erschwert es vielen marinen Organismen, ihre Kalkschalen und -skelette zu bilden. **a** Korallen reagieren besonders empfindlich auf die Auswirkungen der Versauerung. (© NOAA) **b** Coccolithophoriden sind mikroskopisch kleine Kalkalgen und zählen zu den wichtigsten Primärproduzenten in den subtropischen Meereswirbeln. Sie besitzen eine Kalkschale, wie auf diesem elektronenmikroskopischen Bild gut zu erkennen ist. Die Versauerung der Meere könnte dazu führen, dass diese Organismen durch andere Phytoplanktonformen verdrängt werden, sofern die Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre weiter ansteigt (© Clouds Hill Imaging Ltd./Science Source)

unmöglich, Kalk abzusondern. Das könnte gravierende Auswirkungen auf zahlreiche marine Ökosysteme haben.

Wird sich die terrestrische Kohlendioxidsenke für in der Zukunft ändern?

Kommen wir noch einmal auf die Nettoaufnahme von Kohlendioxid in terrestrischen Ökosystemen zurück. Sie lag Schätzungen zufolge in den letzten Jahren bei 2,4 Pg C jährlich, war aber von Jahr zu Jahr hohen Schwankungen unterworfen (Abb. 12.5). Zumindest teilweise kommt diese Senke dadurch zustande, dass sich im Laufe der Sukzession von Wäldern auf aufgegebenen landwirtschaftlichen Flächen in den gemäßigten Breiten ab Ende des 19. und im 20. Jahrhundert (▶ Abschn. 4.3) letztendlich organisches Material in der Biomasse der Bäume und in den Waldböden ansammelte. Wenn sich diese Wälder ausdehnen, übersteigt die BPP die Atmung in diesen Ökosystemen für viele Jahrzehnte bei Weitem und führt zu einer hohen Produktionsrate in diesen

Ökosystemen und einer raschen Akkumulation von organischem Material (Abb. 12.12). Die Variationen der BPP und der Atmung von Jahr zu Jahr ergeben sich durch unterschiedliche Niederschläge und Temperaturen und könnten zumindest teilweise als Erklärung für die stark abweichenden Schätzungen der Kohlendioxidaufnahme durch terrestrische Ökosysteme dienen. Nach 80–100 oder mehr Jahren Waldsukzession pendelt sich die BPP schließlich ein oder kann sogar wieder zurückgehen. Die Atmung steigt jedoch weiterhin an und kann in einem vollentwickelten Wald ungefähr der BPP gleichkommen. An diesem Punkt liegt die Nettoproduktion des Ökosystems bei null und es kommt nicht mehr zu einer Nettoaufnahme von Kohlendioxid aus der Atmosphäre. Die Menge an organischem Material in der Biomasse und in den Böden bleibt hoch, nimmt aber nicht mehr weiter zu. Somit ist zu erwarten, dass sich die Nettoaufnahmerate für Kohlendioxid – die Nettoökosystemproduktion – in diesen Wäldern der gemäßigten Zone in den kommenden Jahrzehnten verringern wird.

Der Düngeeffekt durch atmosphärisches Kohlendioxid …

Wie bereits in ► Abschn. 3.2 diskutiert, deutet eine zunehmende Zahl von Ergebnissen aus Untersuchungen an ganzen Ökosystemen darauf hin, dass bei einer Zufuhr von Kohlendioxid in Wälder die höhere Kohlendioxidkonzentration zu einem Anstieg der Nettoprimärproduktivität (NPP) und der Nettoökosystemproduktion (NEP) der Ökosysteme führt. Das bedeutet, dass sich die terrestrische Senke für Kohlensto vergrößern wird, wenn der Kohlendioxidgehalt in der Atmosphäre weiter ansteigt, und das Problem somit teilweise etwas abmildern könnte. Noch ist allerdings nicht klar, wie sich diese Reaktion in globalem Maßstab auswirken wird. Auch die elf weiter oben angeführten Modelle zur erwarteten Aufnahme von Kohlendioxid durch die Meere führten zu ausgesprochen unterschiedlichen Vorhersagen über die zukün ige terrestrische NPP bei weiter ansteigenden Kohlendioxidkonzentrationen (Abb. 12.13).

… und der Einfluss der Temperatur

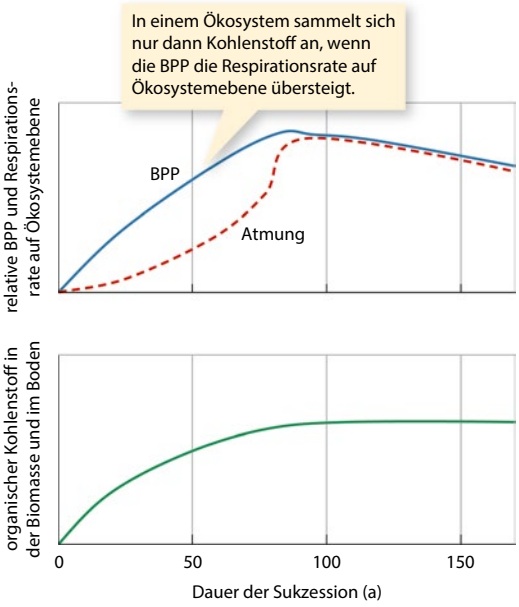


Abb. 12.12 Veränderungen der Bruttoprimärproduktivität (BPP) und der Atmung auf Ökosystemebene (oben) und der Menge an organischem Kohlenstoff in der Biomasse und in den Böden (unten) im Verlauf einer Waldsukzession. In den ersten Jahrzehnten nimmt die BPP rasch zu und es sammelt sich schnell organischer Kohlenstoff an. Die Atmung steigt im Laufe der Zeit an, weil die Biomasse im Wald zunimmt und mehr organisches Material zur Zersetzung zur Verfügung steht; die Rate der Kohlenstoffspeicherung im Ökosystem verringert sich. Nach vielen Jahrzehnten – wie lange es genau dauert, ist je nach Ökosystem, Klima und dominierenden Arten unterschiedlich – reduziert sich dann allmählich auch die BPP und kann sich schließlich sogar ins Negative umkehren. Da die Respirationsrate weiter steigt, entspricht sie irgendwann der BPP und das Ökosystem nimmt keinen zusätzlichen Kohlenstoff zur Speicherung mehr auf. Die Skalen der Ordinaten sind relativ und geben nur das generelle Muster wider

Auch die Temperatur wirkt sich auf die Nettoökosystemproduktion aus: durch ihren Ein uss auf die NPP, viel mehr aber noch durch ihren Ein uss auf die Atmung in den Ökosystemen (► Kap. 3 und 11). Da sich die Temperatur auf die Respiration stärker auswirkt als auf die NPP, ist zu erwarten, dass höhere Temperaturen eine geringere Nettoökosystemproduktivität nach sich ziehen, dass also weniger Kohlensto gespeichert wird. Demnach ist auch damit zu rechnen, dass die Aufnahme von Kohlensto in der Zukun sowohl durch die erhöhte Kohlendioxidkonzentration als auch durch die höheren Temperaturen beein usst wird. Unter Berücksichtigung dieser

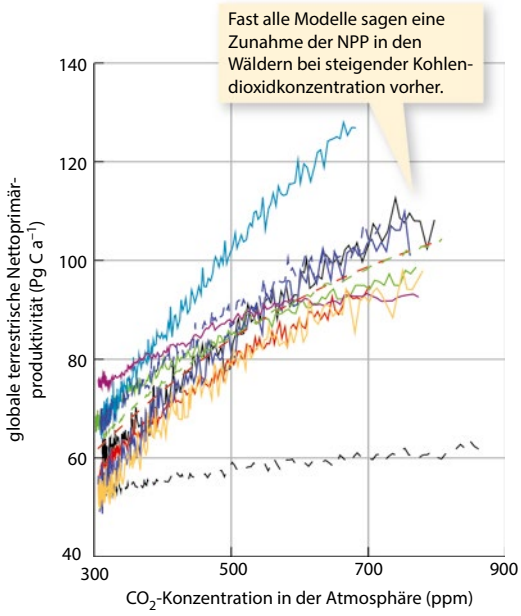


Abb. 12.13 Ein Vergleich von Modellvorhersagen für die globale Nettoprimärproduktivität in terrestrischen Biomen in Abhängigkeit von der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre. Nach allen Modellen ist eine Zunahme bei steigender Kohlendioxidkonzentration zu erwarten, allerdings fallen die Vorhersagen hinsichtlich der Stärke dieser Reaktion sehr unterschiedlich aus (nach Friedlingstein et al. 2006)

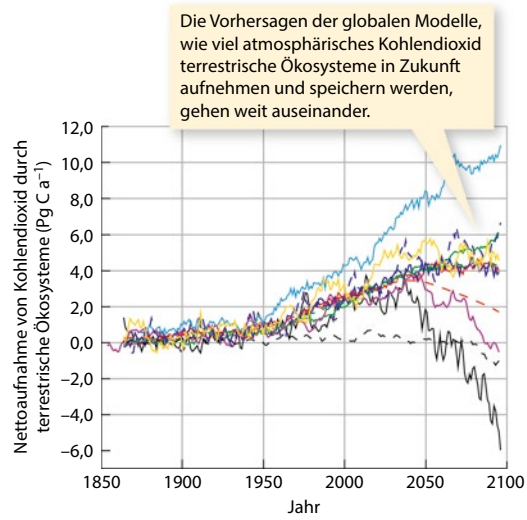


Abb. 12.14 Ein Vergleich der Modellvorhersagen für die globale Nettoaufnahme von Kohlenstoff aus der Atmosphäre durch terrestrische Biome zwischen 1850 und 2100. Auffällig sind die sehr unterschiedlichen Vorhersagen der Modelle für die Zukunft: Nach manchen Modellen ist eine hohe Nettoaufnahme zu erwarten, anderen zufolge eine hohe Nettoabgabe an die Atmosphäre (nach Friedlingstein et al. 2006)

beiden Faktoren liefern die elf globalen Klimamodelle jedoch erneut ausgesprochen unterschiedliche Vorhersagen für die zukün ige Nettoaufnahme von Kohlendioxid durch terrestrische Ökosysteme. Verglichen mit der gegenwärtigen Aufnahmerate von 2,4 Pg C pro Jahr, reicht die Spannweite der Prognosen für das Jahr 2100 von einer Nettoaufnahme von 10,8 Pg C pro Jahr bis zu einer Nettoabgabe in die Atmosphäre von 6 Pg pro Jahr (Abb. 12.14).

Weitere Unbekannte für die Zukunft des globalen Kohlenstoffkreislaufs

Keines dieser globalen Modelle berücksichtigt andere Einflüsse auf die NPP und die Akkumulation von Kohlenstoff in terrestrischen Ökosystemen, etwa den düngenden Effekt von Stickstoff auf die NPP und die Atmung der Ökosysteme. Wie wir später in diesem Kapitel noch erörtern werden, verändert der Mensch durch seine Aktivitäten den Stickstoffkreislauf sogar noch stärker als den Kohlendioxidkreislauf. Angesichts der Bedeutung der Nährsto imitierung (► Kap. 11) überrascht es kaum, dass sich der veränderte Sticksto reislauf ebenfalls gravierend auf die Senken für atmosphärisches Kohlendioxid auswirken kann. Wahrscheinlich kommen noch weitere Rückkopplungen klimatischer Veränderungen mit der Speicherung von Kohlensto hinzu. Ein Beispiel ist die zunehmende Zahl der durch Blitzeinschlag entfachten Feuer im Tundrabiom, denen große Mengen an organischem Material in den Böden zum Opfer fallen. Aufgrund der globalen Erwärmung treten Wärmegewitter mit Blitzeinschlägen (Näheres dazu in ► Abschn. 4.2; s.a. ► Abb. 4.19) – einst in der Tundra ausgesprochen selten – in den letzten zehn Jahren in der Arktis rund 20-mal häu ger auf. Noch sind Blitzeinschläge hier aber weitaus seltener als in der gemäßigten Zone oder in den Tropen (Abb. 12.15).

Welche Schlüsse können wir angesichts all dieser Ungewissheiten hinsichtlich der Zukun des globalen Kohlensto reislaufs ziehen? Der Anstieg der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre – in erster Linie bedingt durch die Nutzung fossiler

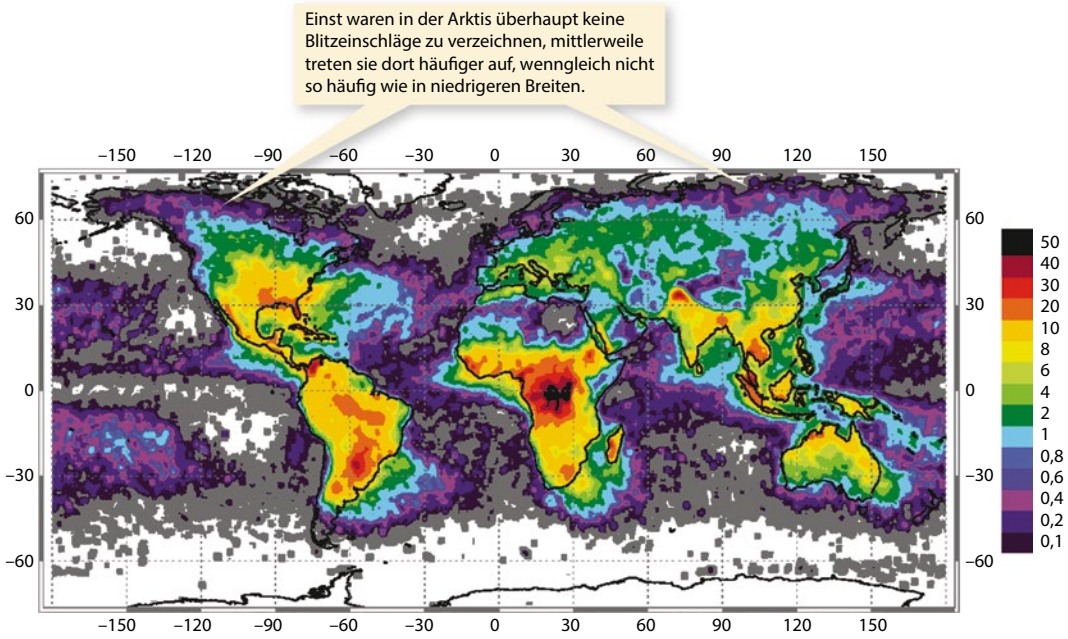


Abb. 12.15 Die Häufigkeit von Blitzeinschlägen auf der Erde, angegeben in Einschlägen pro Quadratkilometer und Jahr, Stand Ende 2001. In den Tropen treten am häufigsten Blitzeinschläge auf, in den Tundragebieten kamen sie einst gar nicht vor, werden aber inzwischen häufiger – mit der Folge, dass es hier öfter zu Feuern kommt (http://science.nasa.gov/science-news/science-at-nasa/2001/ast05dec_1)

Brennsto e – bildet die bedeutendste Ursache für die beobachtete Rate der globalen Erwärmung. Dieser Trend wird sich so lange fortsetzen, wie wir weiterhin derartige Energieträger verwenden. Die derzeitige Dynamik des globalen Kohlensto reislaufs ist den Wissenscha lern mit hinreichender Gewissheit bekannt. Was die Zukun anbelangt, liegt jedoch noch vieles im Ungewissen. Mit zunehmender Kohlendioxidkonzentration und steigenden Temperaturen werden sich die Senken für Kohlendioxid – sowohl im Meer als auch in terrestrischen Ökosystemen – ändern, aber noch können wir nicht auch nur einigermaßen exakt vorhersagen, welchen Verlauf diese Änderungen nehmen werden. Manche Modellvorhersagen geben Anlass zur Ho nung, dass die Kohlensto senken noch mehr Kohlendioxid aufnehmen und somit dazu beitragen werden, die globalen Klimaänderungen abzuschwächen. Andere deuten hingegen darauf hin, dass sich die Senken nicht genügend ausdehnen und sich die terrestrischen Biome stattdessen zu Kohlendioxidquellen für die Atmosphäre wandeln werden – wodurch sich die globale Erwärmung noch weiter beschleunigen wird.

Können wir die Emissionen von Kohlendioxid eindämmen?

Wie schon mehrfach erwähnt, ist die Nutzung fossiler Brennsto e die Hauptursache für den Anstieg der atmosphärischen Kohlendioxidkonzentration. Das Problem der globalen Erwärmung lässt sich somit nur dann lösen, wenn diese Emissionen aus dem Einsatz dieser Energieträger deutlich verringert werden. Ein wichtiger Schritt in diese Richtung wäre eine effizientere Nutzung der Energie. Pro Kopf betrachtet sind die Einwohner der Vereinigten Staaten weltweit die größten Emittenten von Kohlendioxid – in der Gesamthöhe der Emissionen hat China mit seiner enormen Bevölkerungszahl die Vereinigten Staaten allerdings seit 2005 überflügelt. In den USA wird die Energie zudem sehr viel ine zienter genutzt als in Europa. Neue Technologien können allerdings dazu beitragen, die E zienz der Energienutzung zu steigern. Beispielsweise sind Elektroautos e zienter als benzinbetriebene Fahrzeuge: Die Gesamtemissionen beim Fahren eines Elektroautos sind sogar dann geringer, wenn die

Elektrizität durch die Nutzung fossiler Brennsto e erzeugt wurde (Jacobson und Delucchi 2011).

Als weitere Maßnahme wäre es möglich, das beim Einsatz fossiler Brennsto e frei werdende Kohlendioxid zu binden, etwa in Wasser in tiefen Kavernen. Allerdings ist zu bedenken, dass dieses Wasser sehr sauer wäre, Korrosion verursachen und so vielleicht wieder an die Oberfläche gelangen könnte. Weiterhin könnte man bei der fortgesetzten Nutzung fossiler Brennsto e verstärkt auf Erdgas und weniger auf Steinkohle setzen, da zum Gewinn der gleichen Energiemenge aus Erdgas viel weniger Kohlendioxid emittiert wird. Dieses Konzept berücksichtigt allerdings nicht die Rolle von Methan als Treibhausgas, die wir in ▶ Abschn. 12.3 erörtern werden. Am wirkungsvollsten wäre es wahrscheinlich, so rasch wie möglich auf wirklich erneuerbare Energiequellen wie Wind- und Solarenergie umzustellen. Nach Ansicht von Jacobson und Delucchi (2009) könnte eine derart radikale Umstellung der Energienutzung unter Verwendung der gegenwärtig verfügbaren Techniken innerhalb von 20 Jahren vollzogen werden.

12.3 Der globale Methankreislauf

Kohlendioxid zeichnet nicht als einziges Treibhausgas für die derzeitige Geschwindigkeit der globalen Erwärmung verantwortlich, auch einige andere Gase spielen hierbei eine Rolle, allen voran Methan und Disticksto monoxid. Disticksto monoxid werden wir im Zusammenhang mit dem globalen Sticksto reislauf in ▶ Abschn. 12.4 besprechen, im vorliegenden Abschnitt beschränken wir uns zunächst auf Methan und den **Methankreislauf** (engl. *methane cycle*).

Methan absorbiert Infrarotstrahlung anderer Wellenlängen wie Kohlendioxid, Wasserdampf und die meisten Treibhausgase. Infolgedessen stellt es pro Molekül ein sehr viel wirksameres Treibhausgas dar als Kohlendioxid. Andererseits ist die Methankonzentration in der Atmosphäre weitaus geringer als der Kohlendioxidgehalt und ihre absolute Zunahme über das natürliche Niveau fällt deutlich niedriger aus als bei Kohlendioxid – obgleich die proportionale Veränderung größer ist, wie wir weiter unten in diesem Abschnitt noch sehen werden. Das hat letztendlich zur Folge, dass die direkt durch Methan verursachte globale Erwärmung heute ungefähr 30 % der von Kohlendioxid hervorgerufenen Erwärmung entspricht, wenn wir dazu einfach die Konzentration von Methan in der Atmosphäre betrachten – ein Strahlungsantrieb von 0,48 W m^{-2} a^{-1} für die Zunahme von Methan verglichen mit 1,66 W m^{-2} a^{-1} für Kohlendioxid. Unter dem **Strahlungsantrieb** (engl. *radiative forcing*), gemessen in Watt pro Quadratmeter (W m^{-2}), versteht man das „Ungleichgewicht zwischen eintreffender Sonnenstrahlung und der Abgabe von Infrarotstrahlung", das zu einer globalen Erwärmung führt (IPCC 2007). Dieser Strahlungsantrieb erhöht sich auf 60 % der von Kohlendioxid verursachten Erwärmung, wenn wir dabei auch die indirekten E ekte von Methan auf andere strahlungsaktive Substanzen in der Atmosphäre – welche den Strahlungsantrieb für Methan auf 1,0 W m^{-2} a^{-1} erhöhen – einrechnen (IPCC 2013). Als Beispiel für einen solchen indirekten E ekt kann die katalytische Rolle von Methan bei der Bildung von Ozon, eines weiteren Treibhausgases, an der Erdober äche gelten.

Der Mensch verändert den Methankreislauf stärker als den Kohlendioxidkreislauf

Ähnlich wie für Kohlendioxid kann man auch für Methan im Laufe von Jahrmillionen im Eis eingeschlossene Gasblasen auf ihren Methangehalt analysieren und anhand dessen nachvollziehen, wie sich die Methankonzentration über einen längeren Zeitraum verändert hat. In den 10.000 Jahren vor etwa 1800 war die Methankonzentration recht niedrig und blieb einigermaßen konstant (◘ Abb. 12.16). Durch den Ein uss des Menschen hat sich die atmosphärische Methankonzentration seit Beginn der industriellen Revolution jedoch mehr als verdoppelt – von 0,68 auf 1,74 ppm –, das entspricht einer weitaus größeren Veränderung als die 40 % Zunahme des Kohlendioxidgehalts im gleichen Zeitraum (s. ◘ Abb. 12.3).

Wie wir gesehen haben, speichern die Senken für atmosphärisches Kohlendioxid in terrestrischen Ökosystemen organischen Kohlensto – in Form von Biomasse und in Böden – und in den Meeren gelöstes Kohlendioxid. Die Senke für das atmosphärische Methan bildet die chemische Umwandlung in andere Verbindungen. Die bei Weitem größte Senke für Methan bildet die Photooxidation in der

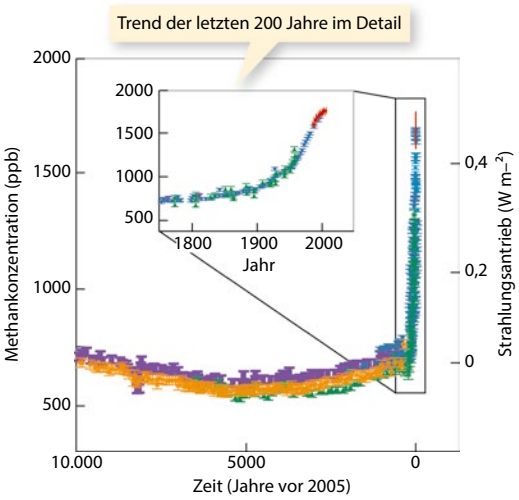


Abb. 12.16 Die Methankonzentration in der Erdatmosphäre war in den letzten 10.000 Jahren weitgehend stabil und begann erst in den letzten 200 Jahren exponentiell anzusteigen. Die kleine Grafik zeigt diesen Trend in jüngerer Zeit im Detail. Im Vergleich dazu zeigt Abb. 12.3 ähnliche Daten für Kohlendioxid (Nachdruck aus IPCC 2007)

Atmosphäre, bei der das Gas zu Kohlendioxid und Wasser oxidiert wird. Da die chemischen Grundlagen für diese Reaktion recht gut bekannt sind, können wir mit ziemlicher Präzision schließen, dass die globale Senke für Methan ungefähr 570 Tg C (1 Tg = 10^{12}g) pro Jahr aufnimmt (IPCC 2007).

Bei Kohlendioxid entspricht die Zunahme in der Atmosphäre einem signi kanten Anteil des Flusses in die Atmosphäre. Methan reichert sich weniger stark an, denn es hat eine kürzere Verweildauer in der Atmosphäre von rund zwölf Jahren gegenüber einem Jahrhundert für Kohlendioxid. Die der Atmosphäre zugeführte Menge an Methan entspricht in etwa der Menge, die die Senke für Methan aufnimmt, also annähernd 570 Tg C aus Methan in den letzten Jahren. Da die Veränderung der Konzentration in der Atmosphäre im Laufe der Zeit direkt proportional zur Zufuhr ist, können wir für die Zeit vor der industriellen Revolution schließen, dass die natürliche Zufuhr damals bei ungefähr 220 Tg C aus Methan pro Jahr lag. Nehmen wir an, dieser natürliche Fluss sei in den letzten paar Jahrhunderten konstant geblieben. Dann können wir die Zufuhr aufgrund anthropogener Ein üsse berechnen – sie entspricht der Di erenz zwischen dem gegenwärtigen Gesamtfluss und dem natürlichen Fluss (570 Tg – 220 Tg), beträgt also etwa 350 Tg C aus Methan jährlich. Siehe hierzu Tab. 12.1.

Natürliche Methanquellen

Zwar können wir den Gesamtumfang des natürlichen Methan usses einigermaßen präzise einschätzen, die einzelnen Komponenten zu identi zieren erweist sich jedoch als nicht so einfach. Methan wird biologisch in vielen verschiedenen Ökosystemen produziert, ein Teil davon tritt aber auch aus alten geologischen Formationen in die Atmosphäre aus. Im Zuge einer globalen Übersichtsuntersuchung dieser natürlichen geologischen Quellen gelangte man zu dem Schluss, dass diese einem Fluss von 53 Tg C aus Methan pro Jahr ± 20 % entsprechen (Etiope et al. 2008). Sofern wir davon ausgehen, dass diese Einschätzung richtig ist, bleibt noch festzustellen, aus welchen anderen natürlichen Quellen die restlichen 167 Tg C aus Methan pro Jahr stammen (220 Tg – 53 Tg).

Der überwiegende Anteil des natürlichen Methanflusses stammt aus der anaeroben Zersetzung

Unter den natürlichen biologischen Quellen steht an erster Stelle die **Methanogenese** (engl. *methanogenesis*), die Produktion von Methan durch Bakterien in Abwesenheit von Sauerstoff. Solange in der Umgebung Sauerstoff vorhanden ist, nutzen Bakterien diesen für ihre Atmung, für die Zersetzung von organischem Material und für die Oxidation von organischem Kohlensto zu Kohlendioxid. Unter anaeroben Bedingungen, also ohne Sauersto , greifen sie für die Atmung und Zersetzung auf andere Strategien zurück – eine davon ist die Methanogenese. Bei der Methanogenese erlangen die Bakterien lediglich 100 kJ Energie pro Mol Kohlensto , das sie zersetzen – im Gegensatz zu 500 kJ pro Mol Kohlensto bei der aeroben Atmung durch Bakterien. In Anwesenheit von Sauersto gelingt es daher Bakterien, deren Lebensgrundlage die Methanogenese bildet, niemals, aerob atmende Bakterien in der Konkurrenz um organische Substrate ausschließen. Ist jedoch kein Sauersto vorhanden, stellt die

Tab. 12.1 Weltweite Zufuhr von Methan in die Atmosphäre, aufgeschlüsselt nach Quellen (angepasst aus IPCC 2007, Howarth et al. 2011, Kirschke et al. 2013)

Quellen	Tg C aus Methan pro Jahr
natürliche Quellen	**220**
geologische Quellen	53
biologische Quellen	157
anthropogene Quellen	**350**
Emissionen durch Nutzung fossiler Brennstoffe	115
Viehhaltung	90
Reisanbau	60
Mülldeponien und Abwasser	55
Verbrennen von Biomasse	30
Gesamtsumme	**570**

Methanogenese hervorragende Grundlage für das Leben von Bakterien dar und die Zersetzung läu weiter, wenn auch mit geringerem Energiegewinn. In limnischen Feuchtgebieten und in den Sedimenten von Süßwasserseen bildet die Methanogenese häu g die wichtigste Form der Zersetzung. In diesen Lebensräumen ist nur wenig oder gar kein Sauersto vorhanden, da die Di usion von Sauersto in wassergesättigten Böden und Sedimenten 10.000 Mal langsamer erfolgt als in Böden mit lu gefüllten Poren und sämtlicher in die Böden und Sedimente hinein di undierender Sauersto rasch aufgebraucht wird.

Ein Großteil des in diesen Feuchtgebieten und Seesedimenten gebildeten Methans entweicht in die Atmosphäre. Um welche Mengen Methan es sich dabei handelt, ist nicht bekannt, da dieser Fluss sowohl räumlich als auch zeitlich äußerst variabel ist und Messungen schwierig macht. Die plausibelste Schätzung für den globalen Fluss aus Feuchtgebieten – erstellt anhand von Messungen in einzelnen Feuchtgebieten, multipliziert mit der Fläche der Feuchtgebiete der Erde – schwankt zwischen 80 und 280 Tg C aus Methan pro Jahr. Ähnliche Schätzwerte für Seen liegen zwischen 10 und 73 Tg C aus Methan pro Jahr (IPCC 2007). Im oberen Bereich dieser Spannbreiten übersteigen die Schätzungen die Menge von 167 Tg C aus Methan pro Jahr, die aller Wahrscheinlichkeit nach von sämtlichen natürlichen biologischen Quellen zusammengenommen produziert wird.

Ein Teil des Methans entsteht auch im Darm von Tieren, unter anderem Termiten, mittels Methanogenese durch Darmbakterien in dieser anaeroben Umgebung (▶ Abb. 1.3). Die Schätzungen für den Methanausstoß von Termiten in die Atmosphäre reichen bis zu 150 Tg C aus Methan pro Jahr, basierend auf der Methanproduktion einzelner Termiten und der globalen Termitenpopulation. In jüngster Zeit haben Studien jedoch dokumentiert, dass der überwiegende Teil des in Termitenhügeln produzierten Methans von Bakterien innerhalb des Hügels oxidiert wird und gar nicht in die Atmosphäre gelangt (Jamali et al. 2011). Wahrscheinlich liegt die Quelle für atmosphärisches Methan aus Termiten im Bereich von 1 Tg C aus Methan und Jahr. Produktiver sind in dieser Hinsicht die Verdauungstrakte von Kühen und anderen Wiederkäuern, darauf werden wir im nächsten Abschnitt über die anthropogenen Methanquellen noch zu sprechen kommen.

Die Meere produzieren nur wenig Methan

Die Meere stellen ebenfalls eine Quelle für atmosphärisches Methan dar, allerdings eine überraschend kleine, wenn man bedenkt, wie groß die von Meeren eingenommene Fläche der Erde ist. Der Methanausstoß von den Meeren beträgt nur ungefähr 10 Tg C aus Methan pro Jahr (IPCC 2007). Die Methankonzentration in den Meeren liegt oberhalb des Sättigungsniveaus relativ zur Atmosphäre. Daher ist eindeutig,

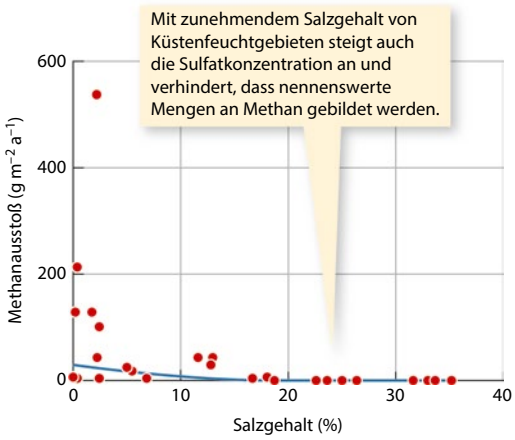


Abb. 12.17 Der Methanausstoß von Küstenmarschen in die Atmosphäre in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Wassers, das die Marschen überflutet (nach Poffenbarger et al. 2011)

dass ein Netto uss von Methan aus den Meeren in die Atmosphäre statt ndet. Die Mengen sind allerdings gering. Außerdem geht der Methanausstoß in die Atmosphäre drastisch zurück, wenn der Salzgehalt von Feuchtgebieten ansteigt (Abb. 12.17). Im Vergleich zu den limnischen Feuchtgebieten stammt somit nur ein sehr geringer Anteil des atmosphärischen Methans aus marinen Feuchtgebieten der Küste.

Warum ist der Methan uss aus den Meeren so viel niedriger als aus Seen? Und warum gelangt aus Küstenfeuchtgebieten so viel weniger Methan in die Atmosphäre als aus limnischen Feuchtgebieten? Das hat einen einfachen Grund: Der Sulfatgehalt von Meerwasser ist deutlich höher als der von Süßwasser. Wie weiter oben diskutiert, dominiert bei der Zersetzung in Abwesenheit von Sauersto in vielen limnischen Feuchtgebieten und Seesedimenten die Methanogenese. Bakterien, die bei der Zersetzung von organischem Material Sulfat zur Atmung nutzen, gewinnen jedoch 130 kJ Energie pro Mol Kohlensto – das ist weitaus weniger, als Bakterien erhalten können, die Sauersto nutzen, aber dennoch erheblich mehr, als bei den methanbildenden Bakterien. Daher werden Schwefelbakterien, die bei der Oxidation von organischem Material zu Kohlendioxid Sulfat zu Sul den reduzieren, in Anwesenheit von Sulfat methanbildende Bakterien in der Konkurrenz um zersetzbares organisches Material stets ausschließen. Somit ist die Sulfatreduktion der dominierende Zersetzungsprozess in marinen Küstenfeuchtgebieten, sofern der Salzgehalt für die Bereitstellung von genügend Sulfat ausreicht (Abb. 12.17), sowie in den meisten Sedimenten der Meeresküsten.

Anthropogene Methanquellen

Emissionen aus der Erschließung und dem Verbrauch fossiler Brennsto e gehören zu den größten anthropogenen Quellen für atmosphärisches Methan und machen etwa ein Drittel dieser Quellen aus (Tab. 12.1). Von dem geschätzten Gesamtausstoß aus fossilen Brennstoffen von 115 Tg C pro Jahr stammt mehr als die Häl e aus der Erdgasindustrie (Howarth et al. 2011). Der Anteil von Erdgas bei der Nutzung fossiler Brennsto e liegt global gesehen nur bei 20 % (Abb. 12.6). Das verdeutlicht, dass die Methanemissionen pro Produktionseinheit Erdgas weit höher sind als für Steinkohle und Erdöl. Das ist einleuchtend, weil Erdgas zum größten Teil aus Methan besteht und selbst das Entweichen geringer Mengen Erdgas zu den umfangreichen Methanemissionen beiträgt. Im Gegensatz dazu ist Methan nur ein unbedeutender Schadsto bei der Nutzung von Erdöl und Steinkohle.

Genau wie bei allen derartigen globalen Sto flüssen sind unsere Schätzungen für die Emissionen durch fossile Brennsto e ungewiss: Die Werte in Tab. 12.1 könnten ebenso gut 20–30 % niedriger oder höher liegen, womöglich sogar noch höher (Howarth et al. 2011, Kirschke et al. 2013). Die Menge an radioaktivem ^{14}C im Methan der Atmosphäre bietet jedoch eine Möglichkeit, diese Schätzungen zu überprüfen. In den letzten Jahren durch biologische Prozesse wie die Zersetzung von organischem Material entstandenes Methan enthält ^{14}C, weil dieses in der Atmosphäre ständig durch kosmische Strahlung produziert wird und weil durch Atombombentests in den 1960er-Jahren noch mehr davon in die Atmosphäre gelangte. Andererseits enthält Methan aus alten geologischen Formationen kein ^{14}C, da dieses radioaktive Isotop eine Halbwertszeit von 5730 Jahren hat und damit über einen Zeitraum von Jahrmillionen völlig zerfallen ist. Wie wir von Messungen des ^{14}C-Gehalts im Methan der heutigen Atmosphäre wissen, stammen nur ungefähr 30 % des Methans aus alten, der Rest aus heutigen

biologischen Quellen (Lassey et al. 2007, Etiope et al. 2008). Unsere Schätzungen für den natürlichen geologischen Austritt (53 Tg C aus Methan pro Jahr) plus die anthropogenen Emissionen durch die Nutzung fossiler Brennsto e (115 TG C aus Methan pro Jahr) addieren sich zu einer Gesamtschätzung von 168 Tg C aus Methan pro Jahr aus alten Quellen. Auch dies entspricht den 30 % des globalen Gesamt usses und erhöht somit unser Vertrauen in beide Schätzungen.

Auch landwirtschaftliche Quellen sind von Bedeutung

Bei den zahlreichen anderen anthropogenen Quellen herrscht allgemein Ungewissheit, allerdings können wir mit einiger Sicherheit sagen, dass sie in der Summe ungefähr 235 Tg C aus Methan pro Jahr ausmachen (350 Tg C für sämtliche anthropogene Quellen minus 115 Tg C für die Emissionen durch fossile Brennsto e). Der überwiegende Teil davon wird durch Bakterien mittels Methanogenese in wasserge uteten Reisfeldern gebildet – bei diesen handelt es sich quasi um anthropogene Feuchtgebiete, die eine ähnliche Rolle einnehmen wie natürliche limnische Feuchtgebiete – außerdem im Darm von Kühen und anderem Vieh sowie bei der Zersetzung von organischem Material in Mülldeponien, in Abwasserkläranlagen und im Dung von Nutztieren, alle meistens ebenfalls frei von Sauersto . Durch anthropogene Aktivitäten entstehen ganz einfach in gewaltigem Ausmaß neue geeignete Umgebungen für den natürlichen Prozess der Methanogenese. Die zweitgrößte Quelle nach den fossilen Brennsto en bildet vermutlich die Viehhaltung. Die Emissionen aus der Viehzucht sind in den letzten 50 Jahren enorm angestiegen, weil sich die Fleischproduktion weltweit verfün acht hat und weiter zunimmt. Ursache für den steigenden Fleischkonsum sind zum einen das Anwachsen der menschlichen Bevölkerung, zum anderen der Pro-Kopf-Verbrauch an Fleisch, der sich seit 1960 fast verdoppelt hat (▶ Kap. 14).

Methan und das globale Klimasystem

Ein entscheidender Unterschied zwischen den E ekten von Kohlendioxid und Methan auf die globale Erwärmung ist der zeitliche Maßstab, in dem sie wirksam werden. Das Klimasystem reagiert viel stärker auf Methan, weil dieses erstens eine kürzere Verweildauer in der Atmosphäre hat und zweitens Molekül für Molekül ein wirksameres Treibhausgas darstellt. In Abb. 12.18 ist dieser Unterschied veranschaulicht. Im Jahr 2011 war die Durchschnittstemperatur auf der Erde gegenüber der Ausgangstemperatur zu Beginn des 20. Jahrhunderts um 0,7 °C angestiegen. Sämtliche Klimamodelle sagen eine weitere Erwärmung vorher, sofern sich der Ausstoß an Treibhausgasen unvermindert fortsetzt. Ohne massive Anstrengungen zu dessen Eindämmung wird sich die Erde bis 2030 um 1,5 °C über die Grundtemperatur erwärmen und bis 2045 um 2 °C. Wie Abb. 12.18 zeigt, würden sofortige Maßnahmen zur Reduktion der Kohlendioxidemissionen (ab 2012) zunächst kaum eine oder gar keine Wirkung zeigen – dadurch ließe sich das für 2040 vorhergesagte Niveau der globalen Erwärmung nicht verhindern, weil das ausgestoßene Kohlendioxid relativ lange in der Atmosphäre verbleibt. Erst später würde sich die Erwärmung allmählich verlangsamen. Dagegen würden sich Maßnahmen zur Eindämmung des Methanausstoßes schneller bemerkbar machen und den Trend der globalen Erwärmung selbst ohne Reduktion der Kohlendioxidemissionen deutlich verlangsamen. Am besten wäre es allerdings, den Ausstoß beider Gase zu verringern: Das würde nicht nur gleich die Erwärmung abschwächen, sondern auch dafür sorgen, dass sie nach 2040 noch weiter aufgehalten wird.

Tipping-Points im globalen Klimasystem

Mit zunehmender Beschleunigung der globalen Klimaänderungen steigt das Risiko, dass das Klimasystem sogenannte **Tipping-Points** (Umkehrpunkte) erreicht, an denen es zu unkontrollierbaren Rückkopplungen kommt, welche die globale Erwärmung noch weiter verstärken. Einige der Mechanismen hierfür haben wir bereits angesprochen, etwa die zunehmende Zahl von Feuern im Tundrabiom und eine Verlangsamung der thermohalinen Zirkulation. Daneben herrscht große Besorgnis darüber, dass infolge der globalen Erwärmung mehr Methan aus natürlichen Ökosystemen in die Atmosphäre gelangen wird, möglicherweise bereits bei Temperaturen von nur 1,8 °C über der langfristigen

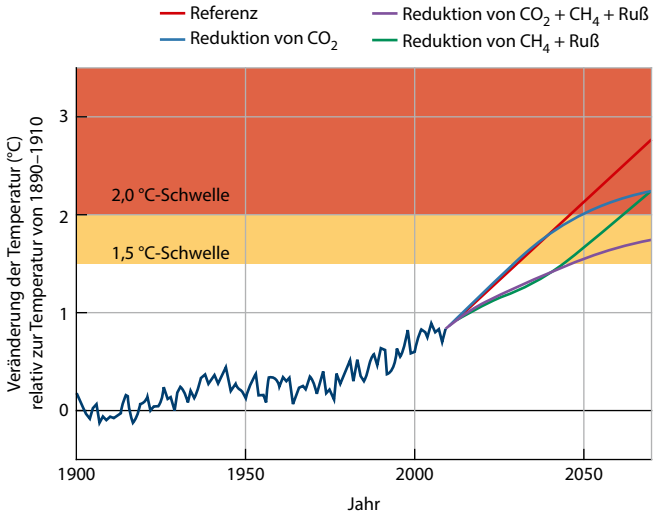


Abb. 12.18 Die durchschnittliche Rate der Erwärmung der Erdatmosphäre von 1900–2010 und Vorhersagen für eine zukünftige Erwärmung unter vier verschiedenen Szenarien. Beim „Referenzszenario" wird angenommen, dass keine intensiven Bemühungen zur Eindämmung der Treibhausgasemissionen erfolgen. Das „CO_2-Szenario" geht davon aus, dass einschneidende Maßnahmen zur Reduktion der Kohlendioxidemissionen, aber nicht zur Verringerung der anderen Treibhausgase unternommen werden. Das „CH_4- + Ruß-Szenario" nimmt eine Reduktion des Ausstoßes von Methan und Ruß an, während die Kohlendioxidemissionen weiterhin unvermindert bleiben. Nach dem letzten Szenario, „CO_2 + CH_4 + Ruß", müssten die Emissionen aller drei Komponenten eingedämmt werden. Weil das Klimasystem erst mit Verzögerung auf solche Veränderungen reagiert, würde sich die Rate der globalen Erwärmung durch eine ausschließliche Reduktion des Kohlendioxidausstoßes für mehrere Jahrzehnte kaum reduzieren lassen. Lediglich das Eindämmen der Methan- und Rußemissionen würde sich in der kritischen Phase der nächsten Jahrzehnte bemerkbar machen und die globale Erwärmung ein wenig aufhalten (verändert aus Shindell et al. 2012)

Grundtemperatur (Zimov et al. 2006, Hansen et al. 2007). Einer der möglichen Mechanismen ist die Entstehung von Feuchtgebieten, wenn der Permafrostboden der Tundra au aut. Dann werden bei der Zersetzung in den Böden, die reich an organischem Kohlensto sind, aber keinen Sauersto enthalten, große Mengen Methan entstehen (▶ Kap. 4). Ebenfalls Sorgen bereitet, dass Methanhydrat oder -clathrat, auch als Methaneis bezeichnet – eine Form von gefrorenem Methan oder Methankristallen, die häufig in den Sedimenten vieler Meeresküsten in mittlerer Tiefe vorkommen – schmelzen wird und dabei gewaltige Mengen an gasförmigem Methan freigesetzt werden. Die Reduktion des anthropogenen Methanausstoßes in die Atmosphäre ist auf jeden Fall eine der erfolgversprechendsten Möglichkeiten, um die globale Erwärmung in den kommenden Jahrzehnten zu verlangsamen und das Risiko zu vermindern, dass solche Umkehrpunkte erreicht werden.

Hohe Methanemissionen sind auch bei der Erschließung und Nutzung von Erdgasressourcen zu verzeichnen – insbesondere von Schiefergas (▶ Exkurs 12.2).

Wie können wir den Methanausstoß verringern?

Ähnlich wie die Kohlendioxidemissionen lässt sich auch der Methanausstoß durch einen Umstieg von fossilen Brennsto en auf nachhaltigere Energiequellen wie Windkra und Solarenergie stark reduzieren. Sofern dieser Umstieg rasch erfolgt, könnte das Klimasystem der Erde dadurch etwas an dringend benötigter Zeit gewinnen (Abb. 12.18). Außerdem ließen sich die Methanemissionen durch verbesserte Entsorgung von Abwasser und Müll verringern (Tab. 12.1), indem man diese an organischem Material reichen Sto e beispielsweise nicht in sauersto -freie Umgebungen entsorgt. Auch hinsichtlich der anderen wesentlichen Quellen für Methan weltweit, Reisanbau und Viehhaltung, arbeiten Ökologen und

Exkurs 12.2 Aktueller ÖKOnflikt

Die Gewinnung von Erdgas aus Tonsteinen durch Fracking

Weltweit werden die herkömmlichen Quellen für Erdgas rasch erschöpft. Trotzdem zeigen sich manche optimistisch, dass weiterhin eine reichliche Versorgung mit Erdgas möglich sein wird. In Tonsteinen sind häufig große Mengen von Erdgas enthalten, allerdings ist es darin fest eingeschlossen und konnte erst durch die Entwicklung zweier Technologien Ende der 1990er-Jahre kommerziell erschlossen werden: durch **hydraulische Hochvolumen-Frakturierung** (engl. *high-volume hydraulic fracturing*) von Gestein, auch Hochvolumen-Hydrofrakturierung, Hydrofracking oder kurz **Fracking** genannt, kombiniert mit Richtbohrungen entlang einer Strecke von 1 oder 2 km in die oft nur 50 m dicken Tonsteinformationen. Führungskräfte aus der Industrie und viele Politiker haben sich für dieses sogenannte **Schiefergas** (engl. *shale gas*) als „Übergangsbrennstoff" für die Zukunft ausgesprochen. Dadurch könne die Gesellschaft in den kommenden Jahrzehnten weiterhin fossile Brennstoffe nutzen, wobei die Emissionen von Treibhausgasen aber reduziert würden. Diese Ansicht beruht auf der Tatsache, dass bei der Verbrennung von Erdgas sehr viel weniger Kohlendioxid freigesetzt wird als bei der Verwendung von Erdöl oder Steinkohle zur Gewinnung der gleichen Energiemenge.

Neue Forschungen im Jahr 2011 stellten das Vertrauen auf Schiefergas infrage, zusammengefasst in einem Kommentar in der Zeitschrift *Nature* von Howarth und Ingraffea (2011). Mit dem Hinweis darauf, dass Kohlendioxid nicht das einzige Treibhausgas sei, über das man sich Gedanken machen sollte, und dass Erdgas zum überwiegenden

Ein beängstigender ökologischer Fußabdruck:
Über die gesamte Lebensspanne gesehen erzeugt Schiefergas wahrscheinlich einen größeren ökologischen Fußabdruck als herkömmliches Erdgas oder andere fossile Brennstoffe.

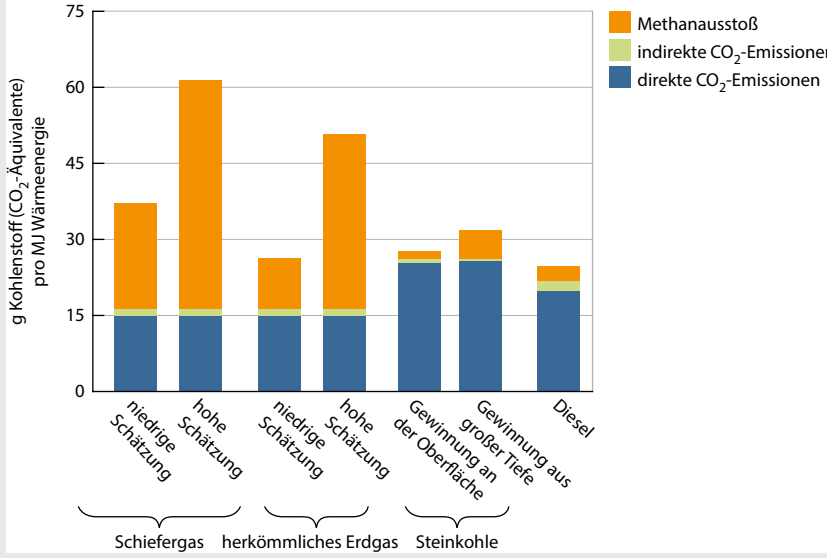


Abb. 12.19 Vergleich des ökologischen Fußabdrucks durch Treibhausgasemissionen für verschiedene fossile Brennstoffe, basierend auf dem Ausstoß an Kohlendioxid bei der Verbrennung dieser Stoffe, auf den indirekt bei der Erschließung und beim Transport dieser Brennstoffe entstehenden Kohlendioxidemissionen sowie auf dem Methanausstoß, vereinheitlicht auf Kohlendioxidäquivalente mittels einer integrierten Folgenabschätzung für einen Zeitraum von 20 Jahren nach der Emission. Sowohl für Schiefergas als auch für herkömmliches Erdgas sind jeweils hohe und niedrige Schätzungen für die Methanemissionen angegeben. Betrachtet man lediglich Kohlendioxid, so sind die Treibhausgasemissionen bei normalem Erdgas am geringsten. Unter Berücksichtigung des Methanausstoßes ändert sich dieses Bild. Dann könnte Erdgas sogar einen sehr großen ökologischen Fußabdruck durch Treibhausgasemissionen hinterlassen (Howarth und Ingraffea 2011)

Teil aus Methan besteht, schrieben sie:„Methan ist ein so wirksames Treibhausgas, dass selbst geringe Emissionen von Bedeutung sind. Über einen Zeitraum von 20 Jahren ist der durch Treibhausgasemissionen von Schiefergas hinterlassene ökologische Fußabdruck bereits schlimmer als der für Steinkohle oder Erdöl. Auf lange Sicht schwächt sich der Einfluss von Methan ab, weil es nicht so lange in der Atmosphäre verbleibt wie Kohlendioxid. Dennoch bleibt der Fußabdruck auch auf 100 Jahre gesehen dem von Erdöl oder Steinkohle vergleichbar“ (Abb. 12.19).
Grundlage für diese Behauptung bilden weitaus höhere angenommene Methanemissionen durch die Erschließung und Nutzung von Erdgasressourcen – insbesondere von Schiefergas, aber auch von Erdgas aus herkömmlichen Quellen – als von Erdöl oder Steinkohle.
Wie viel Methan tatsächlich bei der Erschließung von Erdgas emittiert wird, ist nicht mit Sicherheit bekannt, und so lautete eine der Empfehlungen des Kommentars, dazu stichhaltigere Daten zu erheben. Als wir dies schrieben, erschienen zahlreiche neue Untersuchungen,

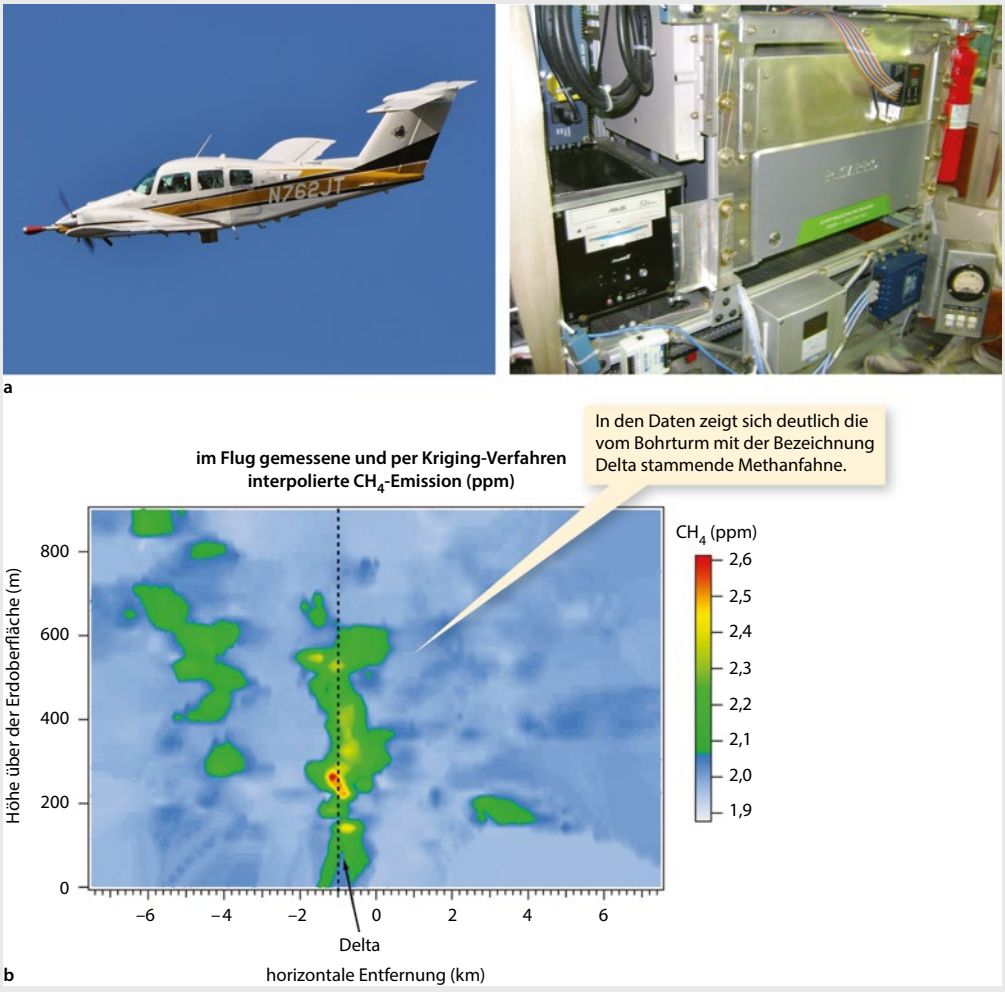


Abb. 12.20 **a** Das Flugzeug und seine Messgeräte zur Messung der Methanemissionen von einem Schiefergasfeld im Südwesten von Pennsylvania, USA, im Juni 2012 (Fotos: © Paul Shepson). **b** Die mit dem Flugzeug gemessene Methankonzentration in der Atmosphäre, dargestellt in Abhängigkeit von der Höhe in der Atmosphäre und der Entfernung von der Gasbohrung (Caulton et al. 2014)

zum Teil mit überraschenden Ergebnissen (Abb. 12.20). Beispielsweise wurden bei Bohrungen zur Erschließung von Schiefergas schon sehr große Mengen an Methan in die Atmosphäre freigesetzt, bevor die Tonsteinformation überhaupt erreicht war und bevor man durch Fracking an das Gas gelangte – möglicherweise, weil man während der Bohrung in flacheren Schichten bereits auf kleinere eingeschlossene Gasmengen stieß (Caulton et al. 2014).
Als Gegenargument könnte man vorbringen, dass man die Situation auf lange Sicht betrachten sollte. Das Zeit unseres Lebens in die Atmosphäre ausgestoßene Kohlendioxid wird dort verbleiben und das Klima noch auf Jahrhunderte hinaus beeinflussen. Dagegen ist der zeitliche Rahmen für die Auswirkungen des Methanausstoßes relativ kurz. Nach dieser alternativen Ansicht ist die Reduktion der Kohlendioxidemissionen vorrangig vor allen anderen Überlegungen. Viele Ansätze zur Eindämmung von Treibhausgasen sind mehr auf Kohlendioxid als auf Methan ausgerichtet und haben unglücklicherweise das Potenzial, die Methanemissionen zu erhöhen und damit die globale Erwärmung in den kommenden Jahrzehnten zu verschlimmern. Zum Beispiel könnte eine CO_2-Steuer oder Kohlenstoffsteuer auf die Emissionen von Kohlendioxid Erdgas gegenüber Steinkohle oder Erdöl als Brennstoff begünstigen, weil der Kohlendioxidausstoß zur Gewinnung der gleichen Menge an Energie geringer ist, obgleich der Gesamtausstoß an Treibhausgasen höher ist, wenn wir dabei auch noch Methan berücksichtigen. Wirtschaftsmärkte für den Handel mit Emissionszertifikaten (engl. *emission credits*) könnten in ähnlicher Weise handeln, sofern sie sich ausschließlich auf Kohlendioxid fokussieren und andere Treibhausgase außer Acht lassen. Auch der zeitliche Maßstab ist von wesentlicher Bedeutung. Wenn wir das Potenzial von Methan und Kohlendioxid, eine globale Erwärmung zu bewirken, nur für einen Zeitraum von 100 Jahren miteinander vergleichen statt für die kommenden Jahrzehnte, dann wird die unbedingte Notwendigkeit, die Methanemissionen zu reduzieren, nicht zwangsläufig offensichtlich.

Wie sollten wir die langfristigen Folgen der Kohlendioxidemissionen gegenüber den kurzfristigeren Bedenken gegenüber Methan gewichten? Gegenwärtig betrachten Wirtschaftsmärkte für die Freisetzung von Methan und deren Begrenzung nur den Zeitraum von 100 Jahren. Ist dieser Ansatz ausreichend, um die globale Erwärmung zu verringern, wenn Methan zu einer exzessiven Erwärmung führt, die kritische Umkehrpunkte im globalen Klimasystem überschreitet? Ist es sinnvoll, Erdgas aus Tonsteinen zu gewinnen, um dem globalen Wandel entgegenzuwirken, oder sollte die Gesellschaft lieber nachdrücklicher darauf hinarbeiten, den Verbrauch aller fossilen Brennstoffe zu reduzieren?

andere Biologen mit Nachdruck an der Entwicklung von Maßnahmen, um die Emissionen aus diesen Quellen zu verringern. Der Methanausstoß von Reisfeldern lässt sich beispielsweise durch bessere zeitliche Abstimmung der Über utung oder den Zusatz von Sto en wie Eisen reduzieren. Die Emissionen durch Vieh könnte man über eine Umstellung der Ernährung in den Gri bekommen.

12.4 Der Stickstoffkreislauf in globalem und regionalem Maßstab

Wie bereits in früheren Kapiteln diskutiert, ist Sticksto ein essenzielles Element für sämtliches Leben: Er limitiert häu g die Primärproduktivität in terrestrischen wie in aquatischen Ökosystemen und hat Ein uss auf die Diversität von Lebensgemeinschaften. Der Mensch hat sich erheblich auf den globalen **Stickstoffkreislauf** (eng. *nitrogen cycle*) ausgewirkt, vor allem durch die Verwendung künstlicher Sticksto dünger in der Landwirtscha . Der globale Sticksto reislauf hat sich durch anthropogene Ein üsse in atemberaubender Weise beschleunigt, wobei die starke Zunahme des Einsatzes synthetischer Sticksto dünger in nur wenigen Jahrzehnten erfolgte – verglichen mit einem oder mehreren Jahrhunderten bei den Kohlendioxidemissionen durch fossile Brennstoffe, Entwaldung und das Bevölkerungswachstum (Abb. 12.21). Bevor wir diese Beschleunigung einer detaillierteren Betrachtung unterziehen, wollen wir uns zunächst mit dem Sticksto reislauf vor Beginn der landwirtscha lichen und industriellen Revolution befassen.

Molekularer N_2 dominiert

Der bei Weitem größte Teil des Sticksto s auf der Erde liegt in Form von molekularem, gasförmigem

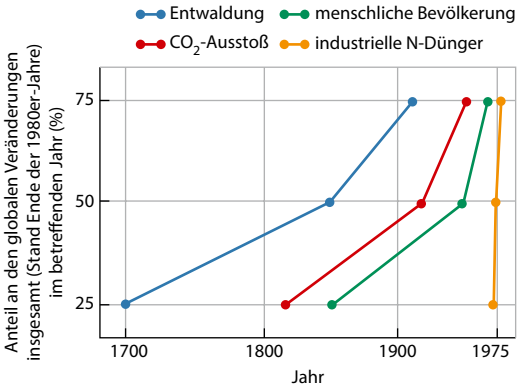


Abb. 12.21 Vergleichende Darstellung der Rate globaler Veränderungen. Dargestellt ist diese für die Entwaldung, die Kohlendioxidemissionen, das Wachstum der Weltbevölkerung und die Produktion synthetischer Stickstoffdünger seit 1700 im Verhältnis zu den jeweiligen Raten Ende des 20. Jahrhunderts (Vitousek et al. 1997)

N_2 vor, vor allem in der Atmosphäre, aber auch gelöst in den Meeren. Die Menge des als N_2 vorkommenden Stickstoffs ist mindestens 10.000 Mal größer als die anderer Stickstoffformen in der gesamten Biomasse, in sämtlichem organischen Material in Böden und Sedimenten und all den pflanzenverfügbaren Nitraten und Ammoniumionen weltweit zusammengenommen. Die selteneren Formen von Stickstoff werden ständig zu N_2 denitrifiziert, entweder direkt, wie bei Nitrat, oder indirekt, wie im Fall von Ammoniumionen, die zunächst zu Nitrat oxidiert werden, oder im Fall von organischem Stickstoff, der zu Ammoniumionen mineralisiert und dann weiter zu Nitrat oxidiert und denitrifiziert wird (► Abb. 11.26). Die biologische **Stickstofffixierung** (engl. *nitrogen fixation*) wirkt diesem Verlust an biologisch verfügbarem Stickstoff entgegen und erzeugt neuen für Pflanzen und andere Primärproduzenten zugänglichen Stickstoff. In globalem Maßstab und über geologische Zeiträume hinweg – sowie vor der landwirtschaftlichen und industriellen Revolution – wurde der Verlust aufgrund von Denitrifikation durch die Stickstofffixierung ausgeglichen.

Die Stickstofffixierung erfolgt zum größten Teil in den tropischen und subtropischen Biomen

Stickstoff wird in einer Vielzahl verschiedener Ökosysteme fixiert (► Kap. 9 und 11), in Bezug auf den globalen Gesamtumfang findet dieser Prozess jedoch überwiegend in tropischen und subtropischen Regionen statt. In terrestrischen Ökosystemen wird am meisten Stickstoff in tropischen Wäldern und Savannen auf diese Weise gebunden (► Abb. 11.10), in den Meeren stellen die subtropischen Meereswirbel und tropische Gewässer die Orte dar, in denen fast die gesamte Stickstofffixierung erfolgt. Bevor der Mensch in den globalen Stickstoffkreislauf eingriff, lag die Rate der Fixierung weltweit wahrscheinlich im Bereich von 240 Tg Stickstoff pro Jahr, die sich jeweils zur Hälfte auf terrestrische Biome und die Meere verteilten (Galloway et al. 2004).

In den Meeren dominiert die Denitrifikation

Ein Großteil des in terrestrischen Biomen fixierten Stickstoffs wurde auch in diesen Biomen denitrifiziert, vor allem in Feuchtgebieten und in Böden, die saisonal mit Wasser gesättigt und daher diesem Prozess förderlich sind (► Kap. 11), sowie in den Bächen und Flüssen, welche die Landflächen entwässern. Ein beträchtlicher Anteil dieses Stickstoffs – nämlich geschätzte 30 % der an Land fixierten Menge – wurde in die Meere transportiert (Galloway et al. 2004) und dort zusammen mit dem in den Meeren selbst fixierten Stickstoff weitgehend denitrifiziert. Wenn wir davon ausgehen, dass die globale Rate der Denitrifikation (engl. *denitrification*) ungefähr der Menge von 240 Tg Stickstoff entsprach, die jährlich fixiert wurden, dann wurden davon Schätzungen zufolge wahrscheinlich 160 Tg in den Meeren denitrifiziert und nur 80 Tg in terrestrischen und limnischen Ökosystemen. Damit waren die Meere also global gesehen ungefähr doppelt so wichtig für die Umwandlung von biologisch verfügbarem Stickstoff zu N_2.

Molekularer N_2 ist das Hauptprodukt der Denitrifikation, es entsteht aber auch eine kleinere Menge **Distickstoffmonoxid** (N_2O; engl. *nitrous oxide*). Wie wir aus der Analyse von Gasbläschen in Eiskernen wissen, blieben die Konzentrationen von Distickstoffmonoxid während der letzten 10.000 Jahre bis etwa 1900 relativ konstant (Abb. 12.22). Daraus können wir mit einiger Gewissheit schließen, dass die globale Rate der Denitrifikation während dieses Zeitraums ebenfalls weitgehend konstant blieb.

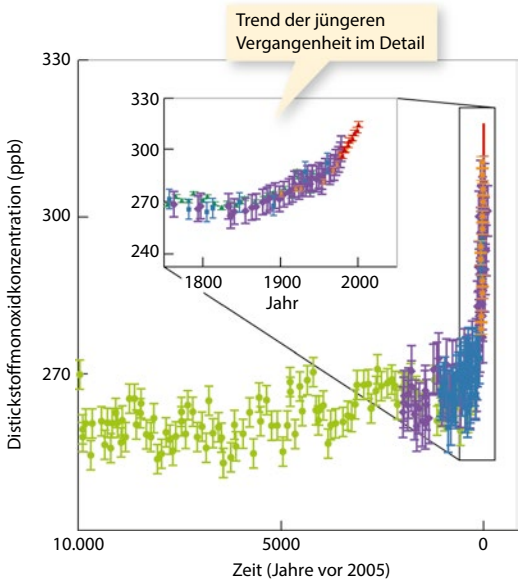


Abb. 12.22 Die Konzentration von Distickstoffmonoxid in der Erdatmosphäre war in den letzten 10.000 Jahren überwiegend stabil, begann jedoch in den vergangenen 200 Jahren exponentiell anzusteigen. Im Vergleich dazu zeigen Abb. 12.3 und 12.16 ähnliche Daten für Kohlendioxid beziehungsweise Methan (Nachdruck aus IPCC 2007)

Denitrifikation in der geologischen Vergangenheit

In den Meeren findet die Denitrifikation zum größten Teil in den Sedimenten der Kontinentalschelfe statt – das ist heute so und war auch vor Jahrhunderten der Fall. Die Sedimente der Tiefsee bedecken zwar eine weitaus größere Fläche, erhalten aber eine sehr viel geringere Zufuhr an organischem Material. Deshalb bieten die Sedimente der Kontinentalschelfe, die reich an organischem Material sind, günstigere Bedingungen für die Denitri kation. Wie Falkowski (1997) anmerkt, variierte die Fläche der Kontinentalschelfe in geologischen Zeiträumen. Auf dem Höhepunkt der letzten Vergletscherung vor 22.000 Jahren lag der Meeresspiegel weitaus niedriger, weil große Mengen des Wassers auf der Erde im Gletschereis gebunden waren. Als Folge davon nahmen die Schelfmeere eine erheblich geringere Fläche ein und die Denitri kation erfolgte während dieser Zeit der Vergletscherung mit niedrigerer Rate als in den letzten 10.000 Jahren. Im Laufe der letzten 100 Jahre ist die Rate eindeutig angestiegen, denn durch anthropogene Ein üsse wurde sehr viel mehr biologisch verfügbarer Stickstoff produziert, von dem ein Großteil in die Meere an der Küste gespült wurde.

Die Beschleunigung des Stickstoffkreislaufs durch den Menschen

Im März 1909 wurde der globale Stickstoffkreislauf für immer verändert: Damals entwickelte der deutsche Chemiker Fritz Haber ein Verfahren zur Umwandlung von molekularem Stickstoff (N_2) in gasförmiges Ammoniak, mit dem man dann **synthetische Stickstoffdünger** herstellen konnte (Abb. 12.23). Haber erhielt für seine Entwicklung – das Haber-Bosch-Verfahren – den Nobelpreis. Der Kunstdünger ebnete den Weg für die „grüne Revolution" – den massiven Anstieg der weltweiten Nahrungsmittelproduktion in letzten halben Jahrhundert (► Kap. 14), durch den Hunger und Unterernährung deutlich reduziert werden konnten. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, dass Agrarökosysteme in der Regel meist durch Sticksto limitiert sind (► Exkurs 11.2). Vor der Entwicklung der synthetischen Sticksto dünger stammte der für eine orierende Landwirtscha benötigte Sticksto ausschließlich aus der Sticksto xierung durch die bakteriellen Symbionten der angebauten P anzen. Auch dabei handelte es sich bereits um eine Stickstoffquelle von globaler Bedeutung: Im Jahr 1900 wurden auf diese Weise über 10 Tg Sticksto pro Jahr xiert. Anschließend nahm die Sticksto xierung in Agrarökosystemen in der ersten Häl e des 20. Jahrhunderts ab, allerdings nur allmählich.

Danach, speziell ab den 1970er-Jahren (Abb. 12.23), entwickelten sich synthetische Sticksto dünger zur wichtigsten Sticksto quelle in der Landwirtscha . Ihr Einsatz nahm über viele Jahrzehnte stetig zu – einen kleinen Knick gab es lediglich Ende der 1980er-Jahre, als die ehemalige Sowjetunion auseinanderbrach und darau in die Produktion und Verwendung von Kunstdünger in Osteuropa ebenfalls einen dramatischen Einbruch erlebte. Global gesehen kam es jedoch rasch wieder zu einem Aufschwung in der Produktion und Verwendung der Düngemittel. Das war vor allem den Entwicklungsländern geschuldet,

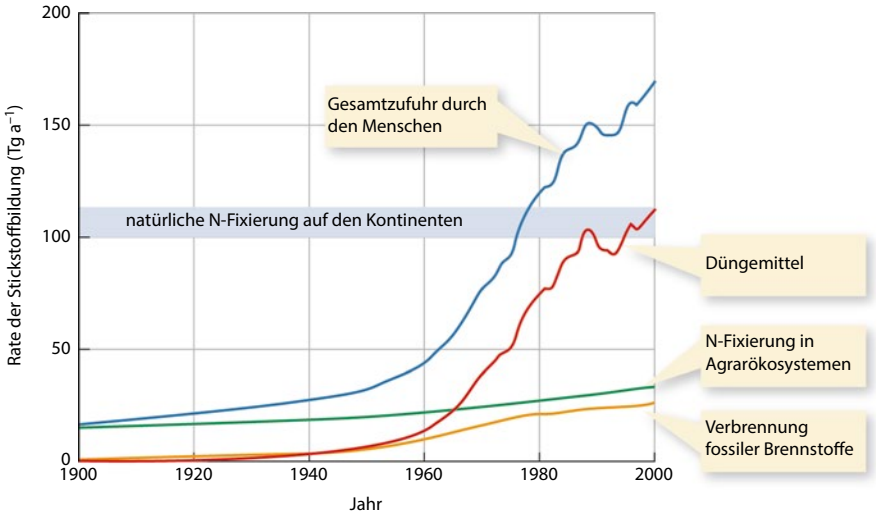


Abb. 12.23 Die Bildungsrate von neuem biologisch verfügbarem Stickstoff auf der Erde seit 1900, verursacht durch die Nutzung fossiler Brennstoffe, durch die Fixierung von Stickstoff durch Bakterien, die mit den angebauten Pflanzen assoziiert sind, sowie durch die Herstellung von Kunstdünger. Ebenfalls dargestellt ist die Summe aus diesen drei Quellen. Als Vergleich ist zudem die natürliche Rate der Stickstofffixierung in terrestrischen Biomen angegeben (Howarth et al. 2005)

in denen 2007 mehr synthetische Stickstoffdünger verwendet wurden als in den Industrieländern (Abb. 12.24). Besonders viel Kunstdünger wurde in den letzten zehn Jahren in China, Indien und Brasilien verwendet, in den Vereinigten Staaten war nur ein leichter Anstieg zu verzeichnen, in Europa ging die Verwendung sogar zurück. Heute stammen 80 % der globalen Sticksto zufuhr in der Landwirtscha von synthetischen Düngemitteln – das lässt darauf schließen, dass im Schnitt 80 % des Sticksto s in den Proteinen eines durchschnittlichen Menschen ursprünglich von diesem industriellen Prozess herrühren.

Bei der Verwendung fossiler Brennstoffe wird unabsichtlich auch Stickstoff fixiert

Bei der Nutzung fossiler Brennsto e wird ebenfalls Sticksto von der molekularen Form N_2 in biologisch verfügbare Formen umgewandelt, allerdings ist dieser Prozess in globalem Maßstab weniger bedeutend. Zu dieser Umwandlung kommt es, weil N_2 und Sauersto , die in der Atmosphäre scheinbar so friedlich nebeneinander existieren, in Wirklichkeit zusammen chemisch nicht stabil sind. Kinetische Barrieren verhindern, dass sie bei den normalerweise auf der Erdober äche herrschenden Drücken und Temperaturen miteinander reagieren. Allerdings sorgen die Wärme und Energie von Blitzeinschlägen und Vulkanausbrüchen dafür, dass sich durch die Reaktion von Sauersto und N_2 in gewissem Umfang oxidierte Sticksto gase bilden. Bei der Verbrennung entstehen jedoch Temperaturen und Drücke, welche die Reaktion katalysieren. Die dabei gebildeten gasförmigen Sticksto oxide (auch als Stickoxide bezeichnet) werden beispielsweise durch die Abgase von Fahrzeugen freigesetzt. Die Erzeugung von biologisch verfügbarem Sticksto durch die Verwendung fossiler Brennsto e hat in den letzten 70 Jahren kontinuierlich zugenommen. Dennoch wird er nach wie vor in niedrigerer Rate produziert als bei der Sticksto xierung durch bakterielle Symbionten landwirtscha licher Nutzp anzen und in weitaus geringerer Rate als durch synthetische Düngemittel. Die bei der Verbrennung entstehenden Sticksto gase tragen erheblich zum sauren Regen und zur atmosphärischen Deposition bei, die wir in ▶ Kap. 1 und 11 besprochen haben.

Die anthropogene Stickstoffproduktion übersteigt heute die natürliche Rate der Stickstofffixierung an Land

In den 1970er-Jahren erreichte die Bildungsrate von biologisch verfügbarem Sticksto durch Aktivitäten des Menschen 120 Tg Sticksto pro Jahr – und damit

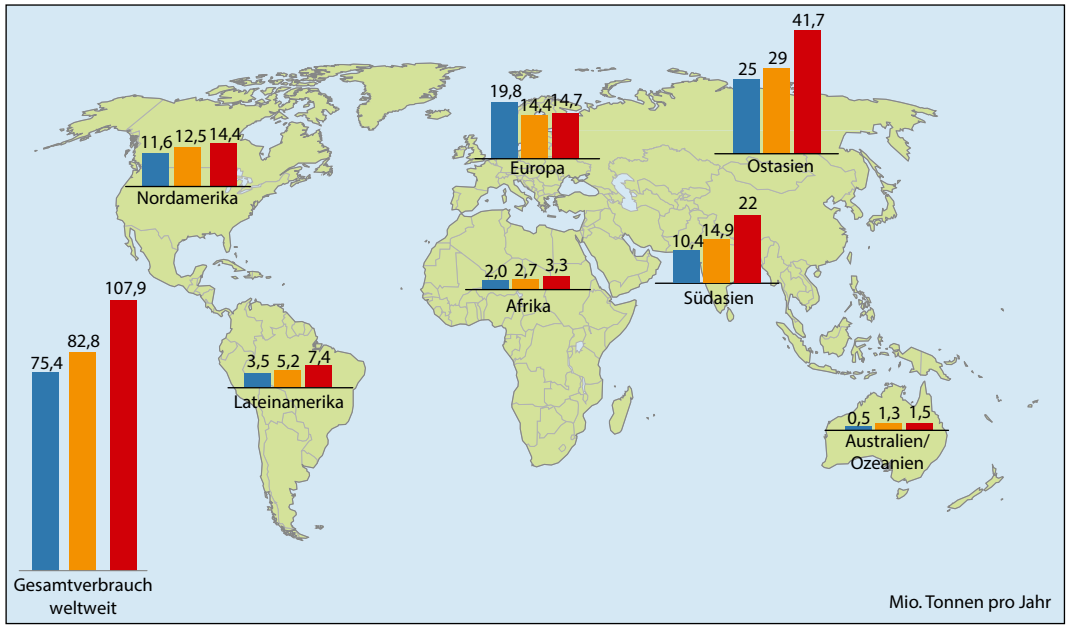


Abb. 12.24 Verwendung von synthetischen Stickstoffdüngern in den Jahren 1991, 2001 und 2011, aufgeschlüsselt nach Kontinenten in Millionen Tonnen pro Jahr (nach Daten der Food and Agricultural Organization, FAO)

die gleiche Menge wie durch die gesamte natürliche Sticksto xierung in terrestrischen Biomen. Sofern sich die gegenwärtigen Trends fortsetzen, wird sich die Gesamtrate der natürlichen Sticksto xierung auf der Erde insgesamt, also an Land und im Meer, Anfang der 2020er-Jahre auf 240 Tg Sticksto pro Jahr belaufen. Der Mensch bestimmt heute den Sticksto reislauf. Die Verwendung von Düngemitteln hat zwar maßgeblich dazu beigetragen, Gesundheit und Wohlbe nden des Menschen immens zu verbessern, weil Hunger und Unterernährung eingedämmt wurden, aber die Kosten für die Umwelt – und somit auch für die menschliche Gesundheit – könnten hoch sein (Abb. 12.25).

Ökologische und gesundheitliche Kosten der Stickstoffverwendung

Der gewaltige Anstieg der Bildungsrate von biologisch verfügbarem Sticksto in den letzten 50 Jahren hat zahlreiche unterschiedliche Umweltprobleme hervorgerufen, etwa die Eutrophierung von Küstengewässern, die Entstehung sogenannter Todeszonen (► Exkurs 1.4) sowie den Verlust an Biodiversität in terrestrischen und limnischen Ökosystemen (► Abb. 1.5). Wie schon in ► Abschn. 12.1 erwähnt, entwickelt sich Sticksto in vielen Regionen zunehmend zur wichtigsten Ursache für sauren Regen, weil in den meisten Industrieländern zum einen die Sticksto elastung zunimmt und zum anderen die Verunreinigung durch Schwefel zurückgeht. Die Beschleunigung des Stickstoffkreislaufs hat auch zu erhöhten Emissionen des wirksamen Treibhausgases **Distickstoffmonoxid** geführt (Abb. 12.22). Tatsächlich steht Disticksto monoxid bei den beobachteten Trends der globalen Erwärmung durch Treibhausgase an dritter Stelle hinter Kohlendioxid und Methan. Bezüglich seines Potenzials, zur globalen Erwärmung beizutragen, ist es pro Molekül sogar noch wirkungsvoller als die beiden anderen Gase. Zusätzlich wirkt sich die Sticksto elastung auch noch direkt auf die Gesundheit des Menschen aus, nämlich auf Krankheiten wie Krebs und Herzerkrankungen, denn Stickstoff katalysiert neben Methan und anderen gasförmigen Kohlenwassersto en die Bildung des toxischen Ozons in der unteren Atmosphäre, welches sich auch schädigend

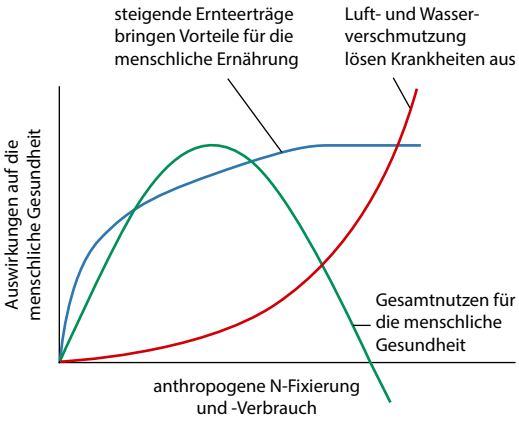


Abb. 12.25 Veranschaulichung, wie sich die Verwendung von Stickstoff auf die menschliche Gesundheit auswirken kann. Die blaue Kurve zeigt den vorteilhaften Effekt durch den Einsatz von Düngemitteln: Durch zunehmende Produktivität in der Landwirtschaft geht die Unterernährung zurück. Die rote Kurve repräsentiert einen raschen Anstieg gesundheitsrelevanter Probleme mit zunehmendem Stickstoffverbrauch. Die grüne Kurve zeigt schließlich den Gesamteffekt auf die menschliche Gesundheit, also die Summe der beiden anderen Kurven. Bei mittleren Raten der Stickstoffverwendung sind die Auswirkungen auf die menschliche Gesundheit optimal (Townsend et al. 2003)

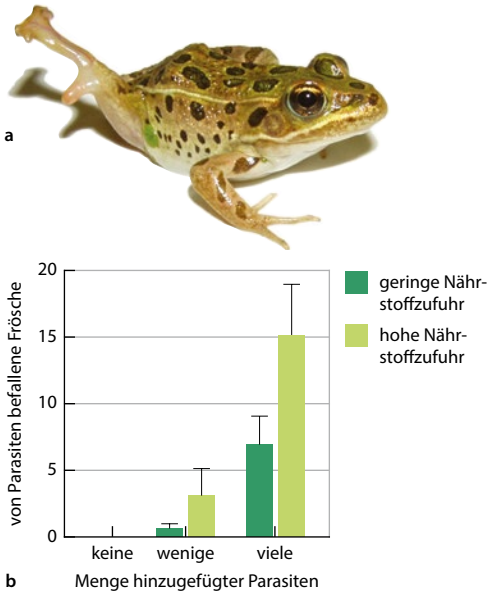


Abb. 12.26 **a** Bei Fröschen und anderen Amphibien treten weltweit zunehmend Missbildungen auf (Foto: © Pieter Johnson, University of Colorado). **b** In experimentellen Mesokosmen stieg die Zahl der Missbildungen bei Fröschen, je mehr Parasiten und je mehr Nährstoffe hinzugefügt wurden. Infolge der erhöhten Nährstoffzufuhr nahm sowohl die Abundanz der Schnecken zu – der Zwischenwirte des Parasiten, der die Missbildungen hervorruft –, als auch die Zahl der pro Schnecke freigesetzten Parasiten (Johnson et al. 2010)

auf die Produktivität von Wäldern und der Landwirtscha auswirkt. Weitere nachteilige Wirkungen sind die Bildung sehr feiner Partikel und die Reaktion von Nitrat mit organischen Sto en im menschlichen Darm, wodurch stark karzinogene Verbindungen, die Nitrosamine, entstehen. Während die Produktion von mehr Ozon in der unteren Atmosphäre schädlich für den Menschen ist, trägt Distickso monoxid auch zur Zerstörung der Ozonschicht in der oberen Atmosphäre, der Stratosphäre, bei, wodurch das **Ozonloch** entsteht, durch das im Übermaß ultraviolette Strahlung die Erdoberfläche erreicht. Diese weiteren Auswirkungen auf die menschliche Gesundheit werden wir in ► Abschn. 14.3 noch einmal aufgreifen.

Zudem hat die Belastung mit Stickstoff auch durch indirekte, ökologisch gesteuerte Mechanismen Ein uss auf die Gesundheit von Mensch und Tier. Beispielsweise führt eine erhöhte Sticksto deposition dazu, dass viele P anzen vermehrt Pollen bilden, wodurch Allergien zunehmen. Zu den am besten untersuchten Auswirkungen der Sticksto belastung gehören Krankheiten bei Amphibien. Weltweit gehen die Amphibienpopulationen zurück, zum Teil zurückzuführen auf Missbildungen, die sich negativ auf die biologische Fitness und das Überleben der Tiere auswirken (Abb. 12.26a). Viele dieser Missbildungen werden von einem Parasiten verursacht, von dem Trematoden (Saugwurm) *Ribeiroia ondatrae*, dem eine Schnecke als Zwischenwirt dient. Das bedeutet, einen Teil seines Lebenszyklus parasitiert dieser Saugwurm an Schnecken, später dann an Fröschen und anderen Amphibien. Bei gemeinsamer Aufzucht der Schnecken und Frösche in Mesokosmen entwickeln die Frösche keine Missbildungen, solange keine Parasiten vorhanden sind. Sobald diese Parasiten hinzukommen, treten aber Missbildungen auf – und zwar umso mehr, je mehr Parasiten vorhanden sind. Die Zahl der Deformationen steigt noch weiter an, wenn zusätzlich Sticksto und Phosphor hinzugefügt werden (Abb. 12.26b). Das Ganze läu nach folgendem Mechanismus ab: In den gedüngten Mesokosmen steigt die Algenproduktion,

dadurch sind auch die Schnecken hier produktiver und stärker mit Parasiten belastet. *Ribeiroia ondatrae* ist nahe verwandt mit dem Pärchenegel, dem Parasiten, der beim Menschen Bilharziose (Schistosomiasis) hervorru , eine tödliche Krankheit. Auch diesem Erreger dient eine Schnecke als Zwischenwirt. Also ist es durchaus plausibel zu vermuten, dass durch die Sticksto elastung auch die Fälle von Bilharziose zunehmen könnten.

Regionale Unterschiede in der Stickstoffbelastung

Die Beschleunigung des Sticksto reislaufs ist ein weltweites Phänomen, verursacht durch globale Veränderungen der landwirtscha lichen Praktiken (wie die Intensivierung der Fleischproduktion und deren räumliche Trennung von Standorten des Anbaus der Futterp anzen; ▶ Kap. 14), des Energieverbrauchs, der Nahrungsmittelproduktion und anderer anthropogener Aktivitäten. Auf die globalen Auswirkungen von Disticksto monoxid auf die globale Erwärmung und die schützende Ozonschicht in der Stratosphäre sind wir bereits eingegangen. Die anderen E ekte durch die Veränderungen des Stickstoffkreislaufs verteilen sich jedoch alles andere als gleichförmig über die Erde.

Manche Regionen sind viel stärker mit Sticksto belastet als andere. Zu den Hotspots der Sticksto elastung zählen weite Teile Europas, Indien, Ostchina, der Osten der Vereinigten Staaten und Südbrasilien (◘ Abb. 12.27a). Diese stimmen mit den wichtigsten landwirtscha lich erschlossenen Gebieten der Erde überein, in denen auch im größten Umfang Sticksto dünger eingesetzt werden (◘ Abb. 12.24) und in denen die atmosphärische Sticksto deposition die höchsten Raten erreicht (◘ Abb. 12.27b). Diese Gebiete, in denen der Mensch große Mengen Sticksto nutzt, entsprechen im Allgemeinen nicht den Regionen mit der höchsten Rate natürlicher Stickstofffixierung. Während der Mensch also durch seine Aktivitäten die Rate der Sticksto produktion auf der Erde ungefähr verdoppelt hat, hielten sich die Veränderungen in manchen Gebieten wie dem Amazonasbecken stark in Grenzen. In Regionen wie Europa, wo der Mensch sehr viel Sticksto verwendet und nur wenig Sticksto auf natürliche Weise xiert wird, kam es hingegen zu massiven Veränderungen. Gut veranschaulicht werden die regionalen Unterschiede des Sticksto usses und der Sticksto elastung durch die Menge an Sticksto , die vom Land wegtransportiert wird, in Ästuare und Küstenmeere gelangt und dort Todeszonen und andere Nachwirkungen der Eutrophierung zur Folge hat (▶ Exkurs 12.3). Bezogen auf die Fläche von Wassereinzugsgebieten gibt es große Unterschiede im Sticksto uss auf der Erde, von weniger als 100 kg bis zu mehr als 5000 kg pro Quadratmeter und Jahr. Der Sticksto uss ist jeweils eng korreliert mit der Rate der Sticksto zufuhr in die Landscha aufgrund anthropogener Aktivitäten.

Wie lässt sich die Stickstoffbelastung verringern?

Es gibt viele technische Lösungen, um die Sticksto elastung einzudämmen. Tatsächlich ist die Verschmutzung der Atmosphäre durch Sticksto in den vergangenen 20 Jahren sowohl in Europa als auch in den Vereinigten Staaten zurückgegangen, da es für Kra werke und Kra fahrzeuge Vorgaben zur Verwendung von Technologien gibt, mit denen sich die Emissionen oxidierter Sticksto gase reduzieren lassen. Andererseits hat die Verschmutzung in den Entwicklungsländern durch gestiegenen Energieverbrauch zugenommen. In vielen Großstädten der westlichen Welt kommen in Kläranlagen Technologien zur Anwendung, die Sticksto zurückhalten, wodurch die Sticksto elastung des Wassers erheblich verringert werden konnte. Weniger erfolgreich waren bislang die Bemühungen, die Stickstoffbelastung durch die großen Landwirtschaftsbetriebe zu reduzieren, obgleich es zahlreiche Möglichkeiten gibt, mit denen sich dies nachweislich bewerkstelligen lässt. Darauf werden wir in ▶ Kap. 14 noch näher eingehen. Das legt nahe, dass hier eine andere politische Herangehensweise gefordert ist, die dazu anspornt, die Sticksto elastung durch die Landwirtscha tatsächlich zu verringern.

Ein gewisser Grund zur Hoffnung besteht, die Sticksto elastung durch eine Anpassung des Lebensstils vermindern zu können. Sofern beispielsweise ein durchschnittlicher Erwachsener in

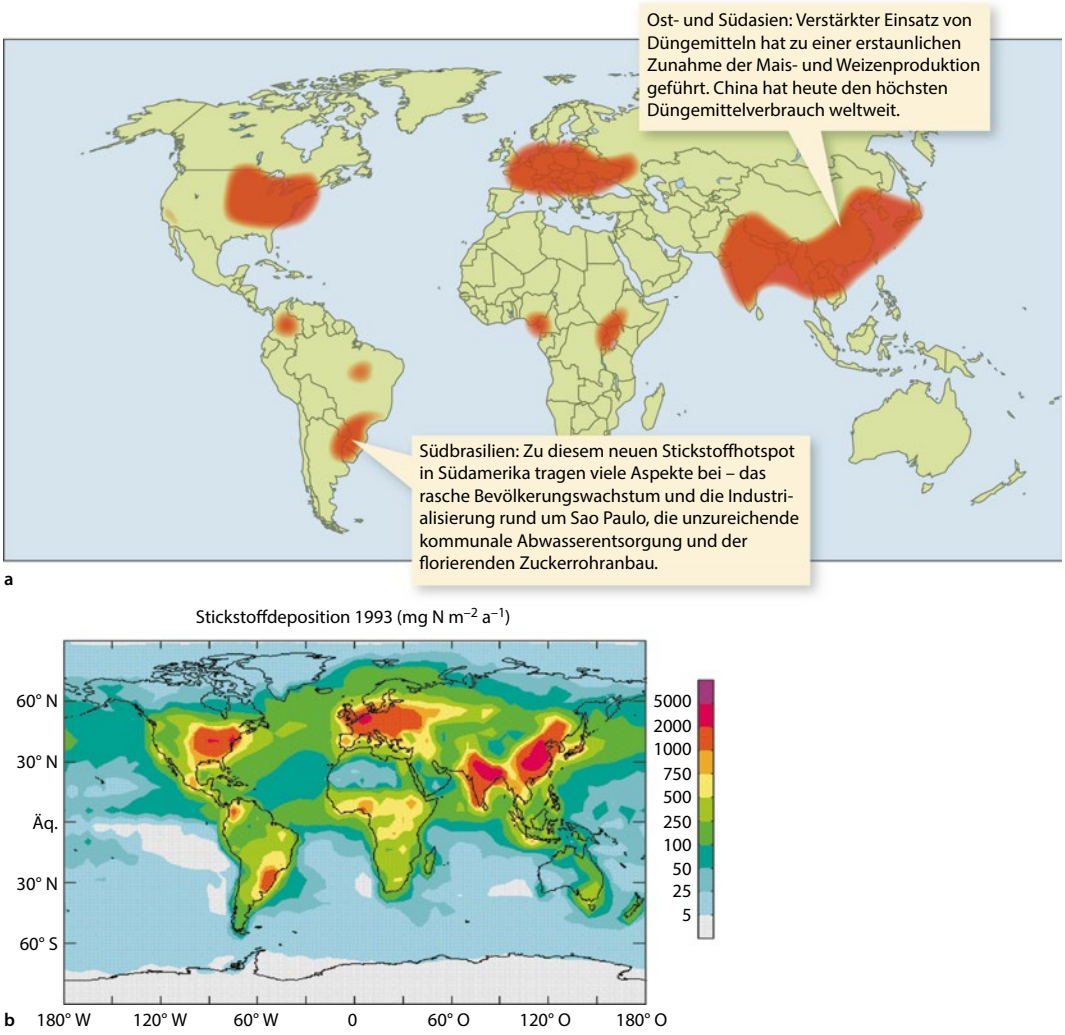


Abb. 12.27 **a** Die globale Verbreitung von Hotspots der Stickstoffbelastung aus allen Quellen (Townsend und Howarth 2010). Einst waren die Regionen mit dem höchsten Stickstoffverbrauch (rot) vor allem auf Europa und Nordamerika beschränkt. Mit der Entwicklung neuer Wirtschaftsformen und dem Wandel der Trends in der Landwirtschaft änderte sich das Muster der Stickstoffverbreitung jedoch rasch. In jüngster Zeit nahm der Stickstoffverbrauch vor allem in Asien und in Lateinamerika zu, während andere Regionen, darunter weite Teile Afrikas, unter Düngemittelknappheit leiden. **b** Das globale Muster der Stickstoffdeposition aus der Atmosphäre auf den Meeren und auf dem Land Mitte der 1990er-Jahre (Galloway et al. 2004)

den Vereinigten Staaten seinen Fleischkonsum so reduzierte, dass er dem eines durchschnittlichen Einwohners von Südeuropa in den 1980er-Jahren entspräche, könnte dies den Verbrauch von Düngemitteln drastisch senken. Dann müssten nämlich sehr viel weniger Fleisch produziert und entsprechend weniger Nahrungsp anzen für die Fleischlieferanten angebaut werden (Abb. 12.29). In vielen Industrieländern wird zunehmend erkannt, dass der übermäßige Konsum von Lebensmitteln, speziell von Fleisch, einer der Hauptgründe für gesundheitliche Probleme darstellt. Eine gesündere Ernährung wäre für jeden Einzelnen von uns von Vorteil, könnte aber auch dazu beitragen, die Stickstoffbelastung durch die Landwirtschaft zu verringern.

Exkurs 12.3 Quantitative Aspekte

Der Stickstoffeintrag in die Landschaft steuert den Stickstoffaustrag durch Flüsse

In den letzten Jahrzehnten hat der Eintrag von Stickstoff in marine Küstenökosysteme durch anthropogene Aktivitäten dramatisch zugenommen – mit oft verheerenden Konsequenzen (▶ Exkurs 1.4). Die Stickstoffbelastung stammt aus unterschiedlichen Quellen. Wir möchten hier ein relativ einfaches Hilfsmittel vorstellen, um diese Quellen zu bewerten und festzustellen, inwiefern sie mit dem Stickstoffaustrag an die Küste durch Fließgewässer in Zusammenhang stehen. Die Methode beruht auf einem Vergleich der Gesamtmenge des Stickstoffeintrags aus sämtlichen anthropogenen Quellen in große Wassereinzugsgebiete mit dem gemessenen Stickstofffluss in Fließgewässern, beide jeweils genormt auf die Fläche des Wassereinzugsgebiets. Was vielleicht überrascht: Solide Datenquellen zum Stickstoffeintrag durch Düngemitteleinsatz oder atmosphärische Deposition (▶ Abschn. 11.8) sind in größerem räumlichem Maßstab wie einem großen Flussbecken verlässlicher als im kleineren Maßstab eines kleinen bewaldeten Wassereinzugsgebiets oder einem landwirtschaftlich genutzten Feld.

Trotz all der ökologischen Prozesse, die in terrestrischen Ökosystemen und in Fließgewässern ablaufen – und trotz der Vielfalt an Böden und geologischen Verhältnissen, an Klimatypen und der unterschiedlichsten anthropogenen Eingriffe in die Landschaft in verschiedenen Regionen –, ist ein ziemlich deutlicher Zusammenhang zu erkennen zwischen der Menge des anthropogenen Stickstoffeintrags in die Landschaft und der Menge an Stickstoff, die durch Fließgewässer in die Küstengewässer gelangt. Das spricht eindeutig dafür, dass der Mensch den Stickstoffkreislauf auf regionaler Ebene stark beeinflusst.

Im Maßstab großer Flussbecken tragen folgende anthropogene Aktivitäten zur Stickstoffzufuhr bei: die Verwendung von Kunstdünger, die Stickstofffixierung durch bakterielle Symbionten von Nutzpflanzen, die atmosphärische Deposition aufgrund der Nutzung fossiler Brennstoffe sowie der Nettoein- oder -austrag von Stickstoff in die Flussbecken bzw. aus ihnen heraus in Form von Nahrung für die Menschen und Futter für Tiere. Daten für diese Stickstoffzufuhr erhalten wir beispielsweise von Regierungen, von Modellen des Stickstoffflusses durch die Atmosphäre sowie von Informationen darüber, wovon sich die Menschen und Tiere ernähren und wie viel Stickstoff durch Symbiose mit bestimmten Nutzpflanzen fixiert wird. Durch Summieren der Stickstoffeinträge erhalten wir einen Schätzwert für den gesamten Nettoeintrag an Stickstoff durch den Menschen (engl. *net anthropogenic nitrogen inputs*, NANI) in ein Flussbecken oder eine Region. In vielen Fällen kommt es zu einem Nettoexport von Nahrungs- und Futtermitteln, den wir als negativen Eintrag behandeln.

In ◘ Abb. 12.28a sind diese Nettoeinträge im Gebiet der Vereinigten Staaten veranschaulicht. Wenn man die Summe für den anthropogenen Nettostickstoffeintrag gegen den durchschnittlichen Stickstofffluss an die Küste in Fließgewässern für 150 Wassereinzugsgebiete in Europa und die Vereinigten Staaten aufträgt, erhält man eine stark lineare Beziehung (◘ Abb. 12.28b). Dieser Zusammenhang ist hoch signifikant und alleine mit dem anthropogenen Nettostickstoffeintrag lässt sich ein Großteil der Unterschiede im Stickstofffluss in den Fließgewässern in diesen Regionen erklären. Man beachte, dass sowohl der Eintrag als auch der Transport in den Fließgewässern bezogen auf die Fläche des Wassereinzugsgebiets dargestellt sind. Der Gesamtstickstofffluss an die Küste ist sowohl von diesem flächenspezifischen Fluss als auch von der Fläche des Wassereinzugsgebiets abhängig. Der Mississippi transportiert beispielsweise gewaltige Mengen Stickstoff in den nördlichen Golf von Mexiko, sodass dort eine Todeszone entstanden ist. Dazu kommt es bei einem mäßig hohen Stickstofffluss pro Fläche kombiniert mit einem sehr großen Flussbecken, das in diesem Fall mehr als 40 % der Gesamtfläche der zusammenhängenden 48 Staaten der USA ausmacht.

In vielen Ästuaren stellen Abwässer die Hauptquelle für Stickstoff dar. Warum sind Abwässer dann nicht in dieser Analyse auf der Basis des anthropogenen Nettostickstoffeintrags enthalten? Im Grunde sind sie das. Abwässer sind Teil der Berechnungen dieses Eintrags, denn der Stickstoff im Abwasser stammt aus der Nahrung, die der Mensch zu sich nimmt, und diese stammt wieder von den Nahrungspflanzen, die im Flussbecken angebaut (und abhängig vom Einsatz von Düngemitteln oder der landwirtschaftlichen Stickstofffixierung sind) oder in die Region importiert werden. Man könnte Abwässer demnach als ein Recycling von Stickstoff betrachten. Würden wir die Abwässer als separaten Stickstoffeintrag in das Flussbecken betrachten, würde er somit doppelt zu Buche schlagen. Im Schnitt werden in den 150 in ◘ Abb. 12.28b dargestellten Wassereinzugsgebieten 25 % der anthropogenen Stickstoffeinträge (NANI) durch die Fließgewässer an die Küste exportiert. Der Rest reichert sich zum Teil in der Biomasse und in Böden der

terrestrischen Ökosysteme der Flussbecken an, der überwiegende Teil wird aber wahrscheinlich denitrifiziert. Die Variation der Regression in dieser Abbildung ist weitgehend auf klimatische Unterschiede zurückzuführen. In Flussbecken, aus denen aufgrund höherer Niederschläge mehr Süßwasser abfließt, wird ein höherer Prozentsatz des eingetragenen Stickstoffs ins Meer ausgetragen. Das legt nahe, dass in diesen feuchteren Flussbecken Denitrifikation eine geringere Rolle spielt. In Anbetracht der Tatsache, dass Denitrifikation an feuchten Standorten wie Feuchtgebieten, saisonal überschwemmten Böden und in Bächen stattfindet, mag diese Feststellung erstaunen. Der Grund dafür ist vermutlich, dass in diesen Regionen mit höheren Niederschlägen und stärkerem Abfluss das Wasser mit dem darin enthaltenen Stickstoff die Bäche und Feuchtgebiete womöglich so rasch passiert, dass die Bakterien gar nicht so viel davon auf einmal denitrifizieren können.

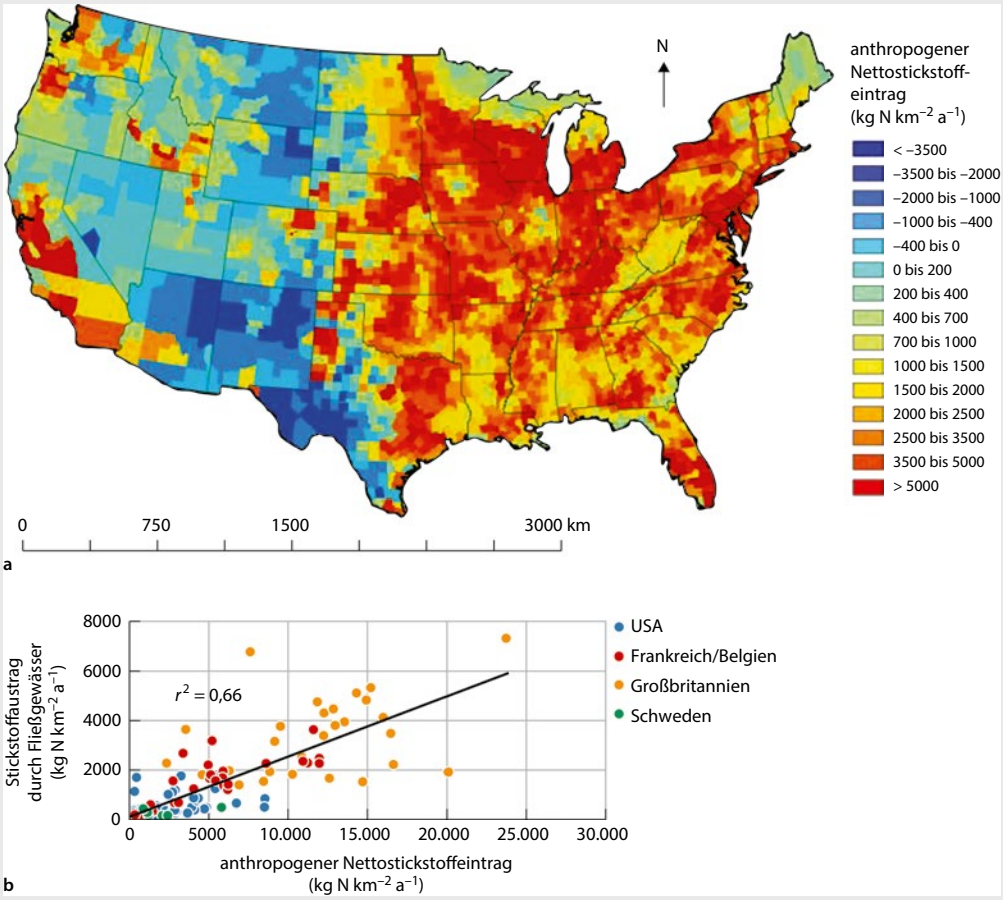


Abb. 12.28 **a** Der gesamte anthropogene Nettostickstoffeintrag (NANI, engl. *net anthropogenic nitrogen inputs*) für sämtliche Bezirke der Vereinigten Staaten (Hong et al. 2011). **b** Der Stickstoffaustrag aus großen Flussbecken in die Küstenmeere nimmt mit steigendem anthropogenem Nettostickstoffeintrag in die Becken zu, hier dargestellt für 150 Wassereinzugsgebiete in Europa und Nordamerika (Howarth et al. 2012)

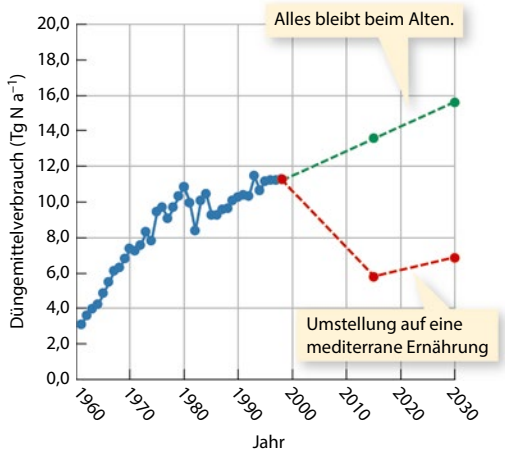


Abb. 12.29 Die Gesamtmenge an Kunstdünger, der von 1960–2000 in den Vereinigten Staaten verwendet wurde, sowie zwei mögliche Szenarien für die zukünftige Entwicklung aus dem Jahr 2002. Das obere Szenario zeigt die Vorhersagen, wenn alles beim Alten bleibt: Ohne Veränderungen der Anbaumethoden, bei den Getreideexporten aus den Vereinigten Staaten, im Bevölkerungswachstum und in der Ernährung wird der Düngemittelverbrauch weiterhin stark zunehmen, um die wachsende Bevölkerung ernähren zu können. Beim unteren Szenario bleibt mit einer Ausnahme alles gleich: Es wird angenommen, dass der durchschnittliche Erwachsene in den Vereinigten Staaten seine Ernährung radikal umstellt auf die Ernährung eines durchschnittlichen Südeuropäers in den 1980er-Jahren („mediterrane Ernährung"). In diesem Fall würde wegen der geringeren Produktion von Fleisch und Futterpflanzen für die Fleischlieferanten weitaus weniger Dünger gebraucht (verändert aus Howarth et al. 2002)

Zusammenfassung

Die Beschleunigung biogeochemischer Kreisläufe durch den Menschen

Viele globale biogeochemische Kreisläufe – etwa der Phosphor-, der Kohlendioxid-, der Methan- und der Stickstoffkreislauf – waren durch den Einfluss des Menschen enormen Veränderungen unterworfen. Da sich die Kreisläufe von Kohlendioxid, Methan und Stickstoff stärker ökologisch auswirken als der Phosphorkreislauf, stehen diese im Mittelpunkt des Kapitels.

Der globale Kohlendioxidkreislauf

Aktivitäten des Menschen führen durch den Ausstoß von Treibhausgasen zu einer globalen Erwärmung. Das für diese Erwärmung bedeutendste Treibhausgas ist Kohlendioxid, dessen Konzentrationen heute den höchsten Stand seit mindestens 400.000 Jahren erreicht haben. Die Hauptursache für den Anstieg des Kohlendioxidgehalts der Atmosphäre bildet die Nutzung fossiler Brennstoffe, die im letzten Jahrhundert exponentiell zugenommen hat. Auch die Entwaldung trägt zur Zunahme der Kohlendioxidkonzentration bei. Terrestrische Biome und die Meere fungieren als Senken für einen Teil des atmosphärischen Kohlendioxids und schaffen somit eine Art Puffer gegen die Zunahme durch anthropogene Einflüsse. Diese Senken könnten aber nur temporär sein.

Der globale Methankreislauf

Methan trägt ebenfalls erheblich zur globalen Erwärmung bei. Bis zu Beginn der industriellen Revolution war die Methankonzentration in der Atmosphäre relativ niedrig, ist im letzten Jahrhundert aber exponentiell angestiegen. Betrachtet man die prozentuale Veränderung, so hat die Methankonzentration sogar noch stärker zugenommen als der Kohlendioxidgehalt. Das Klimasystem reagiert auf Methan schneller als auf Kohlendioxid. Daher würde eine sofortige Kontrolle des Methanausstoßes eine der besten Möglichkeiten darstellen, um die globale Erwärmung aufzuhalten und zu vermeiden, dass es in den nächsten Jahrzehnten möglicherweise zu Umkehrpunkten im Klima kommt. Gebildet wird Methan durch bakterielle Zersetzung von organischem Material in Abwesenheit von Sauerstoff, also unter anaeroben Bedingungen. Vor allem in Feuchtgebieten und Seen werden auf diesem Weg große Mengen Methan gebildet – diese Lebensräume stellen eine wichtige natürliche Quelle für Methan dar. Durch den Menschen hat der Eintrag von Methan in die Atmosphäre zugenommen,

weil durch ihn viele Orte der bakteriellen Methanbildung hinzugekommen sind. Beispiele hierfür sind der Verdauungstrakt von Vieh, Reisfelder oder Mülldeponien. Durch die Erschließung von fossilen Brennstoffen wie Erdgas, Erdöl und Steinkohle hat der Mensch zudem den Eintrag von Methan aus fossilen Quellen in die Atmosphäre erhöht.

Der Stickstoffkreislauf in globalem und regionalem Maßstab

Der globale Stickstoffkreislauf wird durch anthropogene Aktivitäten sogar noch stärker beschleunigt als die globalen Kreisläufe von Kohlendioxid und Methan. Vor der industriellen Revolution herrschte beim globalen Stickstoffkreislauf ein Gleichgewicht zwischen der bakteriellen Stickstofffixierung in den Meeren und in terrestrischen Ökosystemen einerseits und der bakteriellen Umwandlung von Stickstoffverbindungen zurück zu molekularem Stickstoff (N_2) durch Denitrifikation andererseits. Hauptursache für die Beschleunigung des Stickstoffkreislaufs ist die Intensivierung der Landwirtschaft aufgrund des Einsatzes von synthetischen Stickstoffdüngern, der in den letzten 50 Jahren exponentiell angestiegen ist. Auch die Nutzung fossiler Brennstoffe trägt zur Stickstoffbelastung bei. In den 1970er-Jahren erreichte die Menge an anthropogenem biologisch verfügbarem Stickstoff die natürliche Rate der Stickstofffixierung in terrestrischen Biomen, inzwischen nähert sie sich einer Rate, die der gesamten natürlichen Stickstofffixierung auf der Erde einschließlich der Meere entspricht. Durch den erhöhten Stickstoffverbrauch hat auch die atmosphärische Konzentration an Distickstoffmonoxid zugenommen, einem Treibhausgas, das hinsichtlich seiner Bedeutung für die derzeitige globale Erwärmung an dritter Stelle steht. Hinzu kommen noch zahlreiche weitere Auswirkungen der Stickstoffbelastung – sowohl ökologischer Art als auch in Bezug auf die menschliche Gesundheit –, aber diese spielen eher in lokalem oder regionalem Maßstab eine Rolle.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Inwiefern führt die Entwaldung zu einer Zunahme der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre?
2. Warum könnten sich die Aufnahme und Speicherung von Kohlendioxid in den Wäldern in Zukunft ändern?
3. Warum spricht man davon, dass die Meere lediglich eine temporäre Senke für atmosphärisches Kohlendioxid bilden?
4. Warum werden aus Feuchtgebieten so große Mengen Methan in die Atmosphäre freigesetzt, von den erheblich größeren Meeren jedoch viel weniger?
5. Wie können Wissenschaftler Methan fossiler Herkunft von Methan unterscheiden, das in jüngerer Zeit von Bakterien gebildet wurde?
6. Inwiefern ähneln sich Methan und Kohlendioxid als Treibhausgase? Und inwiefern unterscheiden sie sich?
7. Erläutern Sie, wie sich das globale Gleichgewicht von Stickstofffixierung und Denitrifikation in den letzten 50.000 Jahren vermutlich geändert hat.
8. Vergleichen Sie das globale räumliche Muster des Stickstoffverbrauchs durch den Menschen mit dem der natürlichen Stickstofffixierung und zeigen Sie die Unterschiede auf.
9. Erklären Sie, wie die Belastung mit Nährstoffen dazu führen könnte, dass Krankheiten wie Bilharziose zunehmen.

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Warum werden die saisonalen Schwankungen der Kohlendioxidkonzentration stärker durch ökologische Prozesse in terrestrischen Biomen gesteuert als durch die Aufnahme und Abgabe von Kohlendioxid durch die Meere?
2. Ist es plausibel anzunehmen, dass der natürliche Eintrag von Methan in die Atmosphäre über Hunderte oder gar Tausende von Jahren konstant geblieben ist? Warum oder warum nicht?
3. Sollte man die Entwicklung synthetischer Düngemittel letztendlich als etwas Positives oder als etwas Negatives betrachten?

Naturschutzbiologie

13.1 Warum Naturschutz wichtig ist – 474

13.2 Kleine Populationen – 476

13.3 Bedrohungen der Biodiversität – 483

13.4 Naturschutz in der Praxis – 497

13.5 Ökosystemdienstleistungen – 513

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- erklären können, was Biodiversität ist und warum wir sie erhalten möchten.
- darlegen können, mit welchen demografischen und genetischen Problemen seltene Arten aufgrund ihrer geringen Populationsgröße konfrontiert sind.
- aufzählen können, durch welche Bedrohungen die Biodiversität heute am meisten gefährdet ist.
- einige der Maßnahmen beschreiben können, die man zur Erhaltung einzelner Arten, von Lebensgemeinschaften und Habitaten ergreifen kann.
- die Bedeutung und den Wert von Ökosystemdienstleistungen als Ziel für den Naturschutz erläutern können.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_13

Die Wissenschaft der Naturschutzbiologie befasst sich damit, wie sich die Wahrscheinlichkeit erhöhen lässt, dass die Arten und Lebensgemeinschaften der Erde – oder genauer, ihre Biodiversität – auch in Zukunft erhalten bleiben. Dazu müssen wir die Größenordnung von Problemen erkennen, verstehen, welche Gefährdungen von Aktivitäten des Menschen ausgehen, und überlegen, wie wir unser Wissen in der Ökologie nutzen können, um entsprechende Lösungen zu finden.

13.1 Warum Naturschutz wichtig ist

Wir haben diskutiert, durch welche Prozesse neue Arten entstehen (▶ Abschn. 2.3) und in neue Gebiete einwandern (▶ Abschn. 5.4 und 10.4). Und wir wissen, dass Arten lokal oder auch global aussterben können. Gegenwärtig übersteigen die Aussterberaten sicherlich global gesehen, sehr häufig aber auch in lokalem Maßstab die Raten, mit denen neue Arten entstehen oder zuwandern (◘ Abb. 13.1). Ständig verschwinden Arten und wir werden Zeuge eines Rückgangs der Biodiversität. All die verschiedenen Maßnahmen, die man ergreifen kann, um diesen Verlust an Arten und Biodiversität aufzuhalten oder sogar umzukehren, kann man unter dem Überbegriff **Natur- und Artenschutz** (engl. *conservation*) zusammenfassen.

Was ist Biodiversität?

Den Begriff **Biodiversität** oder **biologische Vielfalt** (engl. *biodiversity*) haben wir in diesem Buch immer wieder verwendet und er taucht auch häufig in den Medien sowie in der wissenschaftlichen Literatur auf. Aber was versteht man eigentlich genau darunter? Am einfachsten lässt sich Biodiversität als die Zahl der Arten in einem bestimmten geographischen Gebiet definieren, also gleichbedeutend mit **Artenreichtum** (engl. *species richness*; ▶ Kap. 10). Biodiversität kann aber auch auf biologischen Ebenen unter- und oberhalb von Arten betrachtet werden. Wir können beispielsweise auch die genetische Vielfalt innerhalb einer Spezies einbeziehen, wenn es darum geht, genetisch unterschiedliche Teilpopulationen und Unterarten zu erhalten (▶ Kap. 8). Oberhalb der Artebene könnte das Ziel lauten, Arten ohne nähere Verwandte besonderen Schutz zukommen zu lassen, damit die gesamte Spannbreite der evolutionären Vielfalt der Biota der Erde so umfassend wie möglich erhalten bleibt. Auf noch höherer Ebene könnten wir auch die Vielfalt an Lebensraumtypen einer Region – etwa Feuchtgebiete, Wüsten, frühe und späte Sukzessionsstadien eines Waldes – in die Biodiversität mit einbeziehen. Biodiversität kann also an sich schon ganz unterschiedliche Bedeutungen haben. Wenn der Begriff von Nutzen sein soll, muss er aber genauer spezifiziert werden. Wenn es um Naturschutz geht, müssen Ökologen präzise definieren, was sie in der jeweiligen Situation schützen und erhalten wollen und wie sich ermessen lässt, ob dieses Ziel erreicht wurde.

Was ist Naturschutz?

Wie wir in diesem Kapitel sehen werden, sind Schutzbemühungen in manchen Fällen auf einzelne Arten ausgerichtet und damit nur indirekt auf die Biodiversität, während bei anderen der Fokus explizit auf ganzen Habitaten liegt und damit tatsächlich auf der biologischen Vielfalt im eigentlichen Sinne. Im ersten Fall spricht man eher von **Artenschutz**, im zweiten allgemein von **Naturschutz**. Doch welche Optionen haben wir ungeachtet dieser Unterscheidung? Allgemein gesprochen geht es entweder um **Schutz** bzw. **Erhaltung** (engl. *protection*) oder um **Wiederherstellung** bzw. **Renaturierung** (engl. *restoration*). Als Schutzmaßnahmen können wir beispielsweise ein Gebiet einfach einzäunen und auf diese Weise die potenzielle Bedrohung fernhalten oder wir können in einem Gebiet gezielte Managementmaßnahmen ergreifen – etwa eine Nahrungspflanze schützen, Bejagung oder Störungen unterbinden – und damit die Bedrohung verringern oder sogar ganz beseitigen. Auf jeden Fall müssen wir die wichtige Entscheidung treffen, an welcher Stelle ein wie großes Gebiet eingezäunt oder mit geeigneten Schutzmaßnahmen bedacht werden sollte.

Alternativ können wir auch Individuen aus einem Gebiet, in dem die Art – relativ gesehen – noch nicht bedroht ist, in ein anderes umsiedeln, in dem die Art inzwischen ausgestorben ist. Oder wir können Arten in einer Ersatzumgebung nachzüchten und die Nachkommen dann wieder im natürlichen Habitat ansiedeln oder sogar ganze Ökosysteme wiederherstellen,

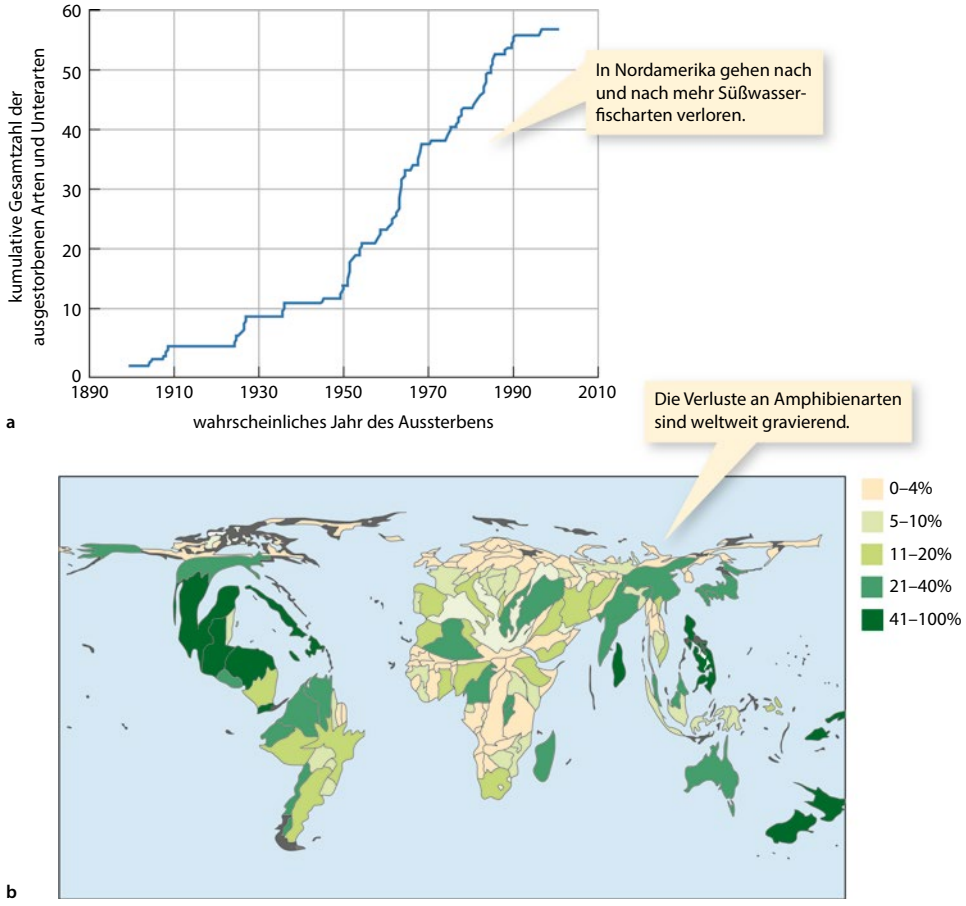


Abb. 13.1 **a** Kumulativer Gesamtverlust an Arten (39) und Unterarten (18) von Süßwasserfischen in Nordamerika seit 1900 (nach Burkhead 2012). **b** Weltkarte mit verzerrter Darstellung der einzelnen Länder proportional zur Anzahl der dort vorkommenden Amphibienarten im Verhältnis zur Größe des jeweiligen Landes. Die Farbcodierung gibt an, welcher Prozentsatz an Amphibienarten in den Ländern gefährdet oder vom Aussterben bedroht ist (entsprechend der Gefährdungskategorien aus Abb. 13.4: „gefährdet", „stark gefährdet" oder „vom Aussterben bedroht") (nach Wake und Vredenburg 2008)

speziell in Gebieten, in denen der Lebensraum ganz oder weitgehend zerstört wurde, beispielsweise durch Holzeinschlag oder Bergbau. Solche Renaturierungsmaßnahmen können wir als Naturschutz im weiteren Sinn au assen, denn damit sollen Fehler aus der Vergangenheit, nämlich unterbliebener Schutz, wiedergutgemacht werden. Im Laufe dieses Kapitels werden wir Beispielen zu all diesen Maßnahmen begegnen.

Wie viele Arten gibt es auf der Erde?

Naturschutzbiologen befassen sich auch speziell mit dem Verlust von Arten durch anthropogene Einflüsse. Das ganze Ausmaß dieses Problems können wir aber erst dann beurteilen, wenn wir wissen, wie viele Arten derzeit insgesamt auf der Erde leben, mit welcher Rate diese aussterben und wie sich diese Aussterberate von jener vor Ein uss-nahme des Menschen unterscheidet. Leider sind die Schätzwerte für alle drei Parameter mit erheblichen Unsicherheiten beha et. Bislang wurden ungefähr 1,8 Mio. Arten beschrieben (Abb. 13.2), doch die tatsächliche Zahl liegt mit Sicherheit weitaus höher. Man hat auf unterschiedlichste Weise versucht, entsprechende Hochrechnungen zu erstellen. Als Möglichkeit kommt beispielsweise infrage, dazu

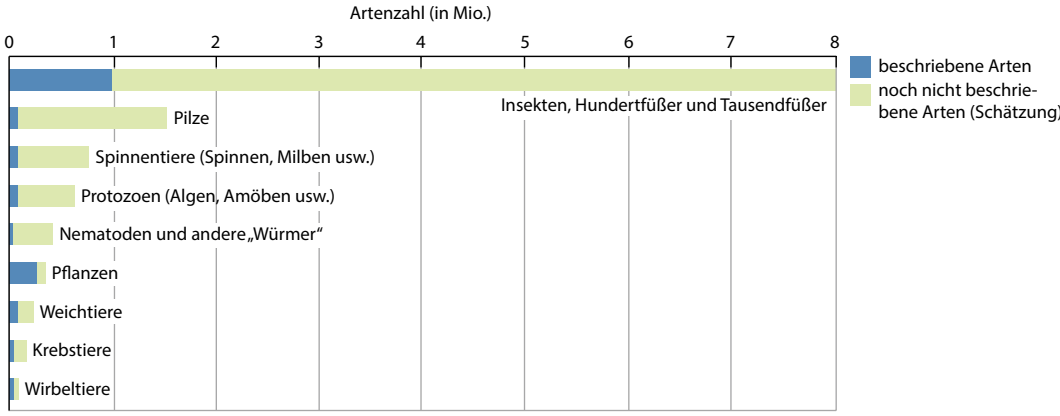


Abb. 13.2 Die Anzahl der identifizierten und beschriebenen Arten (blaue Balken) sowie Schätzungen der darüber hinaus existierenden, bislang noch nicht beschriebenen Spezies (grüne Balken) (verändert aus Millenium Ecosystem Assessment 2005)

Informationen darüber zu nutzen, mit welcher Rate neue Arten entdeckt werden. Wenn man dies für alle taxonomischen Gruppen macht, kommt man auf eine Gesamtzahl von 6–7 Mio. Arten weltweit. Allerdings bleiben hinsichtlich der Abschätzung der globalen Artenzahl erhebliche Ungewissheiten und die Zahlen reichen von 5–10 Mio. Eukaryotenarten zuzüglich der Bakterien und Viren, wodurch sich vertretbare Gesamtzahlen von 3–100 Mio. Arten ergeben (May 2010).

Heutige und historische Aussterberaten im Vergleich

Aus den Fossilbelegen lässt sich eine wichtige Lehre ziehen, nämlich dass die überwiegende Zahl der Arten irgendwann ausstirbt: Mehr als 99 % der Arten, die je auf der Erde gelebt haben, gibt es heute nicht mehr. Wenn man jedoch davon ausgeht, dass einzelne Arten im Schnitt etwa 1–10 Mio. Jahre überdauern und dass die Gesamtzahl der Spezies auf der Erde bei einer konservativen Schätzung 10 Mio. beträgt, dann ließe sich daraus schließen, dass in jedem Jahrhundert durchschnittlich nur 100–1000 Arten aussterben (0,001–0,01 %). Die gegenwärtig zu beobachtende Aussterberate von Vögeln und Säugetieren liegt bei ungefähr 1 % pro Jahrhundert und ist damit 100- bis 1000-mal höher als diese „natürliche“ Hintergrundaussterberate (Abb. 13.1).

Auch wenn diese Zahlen nur auf Schätzungen beruhen, so deutet doch alles darauf hin, dass unsere Kinder und Enkel in einer Zeit leben werden, in der das Artensterben mit den geologisch belegten „natürlich bedingten“ Massenaussterben vergleichbar ist. Beispielsweise starben gegen Ende des Perm vor rund 250 Mio. Jahren zahlreiche Familien limnischer Wirbelloser gänzlich aus – Schätzungen zufolge waren von diesem Massenaussterben ungefähr 96 % der damals lebenden Arten betroffen. Sollten wir dennoch besorgt sein? Die meisten von uns werden diese Frage ohne zu zögern mit „Ja“ beantworten. Trotzdem ist es wichtig festzuhalten, warum wir uns Gedanken über die Abnahme der Biodiversität machen sollten, das heißt, warum die Biodiversität so wertvoll ist (▶ Exkurs 13.1), bevor wir näher darauf eingehen, welche Bedrohungen bestehen und wie wir diesen begegnen können.

13.2 Kleine Populationen

Die Stufen der Gefährdung

Wenn sich Naturschutzbiologen auf einzelne Arten konzentrieren, handelt es sich fast immer um seltene Spezies, denn diese haben ein höheres Aussterberisiko. Wie aber können wir das Aussterberisiko für eine Art de nieren? Dazu gibt es eine Reihe von **Gefährdungskategorien** (Rodrigues et al. 2006):

- **vom Aussterben bedroht** (engl. *critically endangered*; Gefährdungsstufe 1): Die

Exkurs 13.1 Aktueller ÖKOnflikt

Welchen Wert hat die Biodiversität?

Für die meisten Menschen ist der Wert der biologischen Vielfalt unumstritten. Aus rein ökonomischer Sicht ist es jedoch im Allgemeinen nicht gelungen, ökologischen Ressourcen einen konkreten Wert beizumessen. Daher wurden die Kosten, die durch Schäden an der Umwelt oder durch den Raubbau an lebenden Ressourcen entstehen, häufig nicht berücksichtigt. Eine der größten Herausforderungen für die Zukunft stellt die Entwicklung einer neuen **ökologischen Ökonomie** (engl. *ecological economics*) dar (Daly und Farley 2011), die den Wert von Arten, Lebensgemeinschaften und Ökosystemen einem finanziellen Wert gleichsetzt. Dieser könnte dann gegen die Gewinne aufgerechnet werden, die sich durch Industrieprojekte oder andere menschliche Eingriffe erzielen lassen, welche diese ökologischen Ressourcen schädigen können.
Wie wir in ▶ Abschn. 13.5 sehen werden, lässt sich der Wert der Biodiversität beispielsweise anhand von **Ökosystemdienstleistungen** (engl. *ecosystem services*) bemessen, die Ökosysteme quasi kostenlos zur Verfügung stellen. Als Anreiz dafür, diese auch weiterhin aufrechtzuerhalten, könnte man Landbesitzern einen entsprechenden Ausgleich zahlen (◘ Abb. 13.3).
Viele Arten haben einen direkten Wert. Zahlreiche weitere haben wahrscheinlich einen potenziellen Wert, der bislang lediglich noch nicht erkannt ist. Beispielsweise stellen Fleisch von Wildtieren, Fisch und Wildpflanzen in vielen Teilen der Welt nach wie vor lebenswichtige Nahrungsressourcen dar. Trotzdem stammt der Großteil der heute weltweit konsumierten Nahrung von Pflanzen, die ursprünglich in tropischen und semiariden Regionen aus Wildpflanzen kultiviert wurden. In der Zukunft könnte man sich die genetische Vielfalt von nicht domestizierten Varietäten dieser Arten zunutze machen, um die Nahrungspflanzen in vielerlei Hinsicht zu verbessern. Oder man könnte vielleicht auf noch ganz andere Pflanzen- und Tierarten stoßen, die sich für eine Domestizierung oder Kultivierung eignen.
Darüber hinaus können sich natürliche Feinde bestimmter Organismen potenziell als außerordentlich nützlich erweisen, sofern man sie zur biologischen Bekämpfung von Schädlingsarten einsetzen kann, darauf werden wir in ▶ Abschn. 14.5 noch zurückkommen. Die überwiegende Zahl der natürlichen Feinde der meisten Schädlingsarten wurde bislang noch gar nicht erforscht oder ist noch nicht einmal bekannt. Nicht zuletzt enthalten rund 40 % aller weltweit verwendeten Arzneimittel aktive Bestandteile, die von Pflanzen oder Tieren stammen. Das vermutlich am weitesten verbreitete Arzneimittel der Welt, Aspirin, wurde ursprünglich aus den Blättern der tropischen Silberweide (*Salix alba*) gewonnen. Mithilfe des Neunbinden-Gürteltiers (*Dasypus novemcinctus*) hat man Lepra erforscht und einen Impfstoff gegen diese Krankheit entwickelt. Der Nagel-Manati (*Trichechus manatus*), eine gefährdete Seekuhart, lieferte Erkenntnisse über die Bluterkrankheit (Hämophilie). Und aus dem Madagaskar-Immergrün (*Catharanthus roseus*), einem Hundsgiftgewächs aus Madagaskar, hat man zwei bedeutende Wirkstoffe für die Behandlung von Blutkrebs gewinnen können. Über all diese Arten kann man sagen, dass sie Ökosystemdienstleistungen bereitstellen (▶ Abschn. 13.5).
Andere Arten haben einen indirekten wirtschaftlichen Wert. Um diesen Wert zu bemessen, ist noch mehr Einfallsreichtum erforderlich. Beispielsweise zeichnen zahlreiche wilde Insektenarten für die Bestäubung von Nutzpflanzen verantwortlich – ebenfalls eine solche bereitstellende Dienstleistung (engl. *provisioning ecosystem service*), und zudem noch eine, von der wir immer weniger profitieren, weil aus vielen Ländern von einem katastrophalen Rückgang der Bienenpopulationen berichtet wird. Aber auch in einem anderen Kontext zeigt sich die Bedeutung der Biodiversität: Durch Ökotourismus, dessen Grundlage die Biodiversität bildet, werden immer beträchtlichere Gewinne erzielt. Alleine in den Vereinigten Staaten suchen jedes Jahr rund 200 Mio. Menschen Erholung in der Natur und geben etwa 4 Mrd. Dollar für Eintrittsgelder, Reisekosten, Übernachtungen, Verpflegung und Ausrüstung aus. Ökotouristen, die ein Land ausschließlich oder zumindest teilweise deswegen besuchen, weil sie seine biologische Vielfalt erleben möchten, gaben schon Anfang der 1990er-Jahre weltweit etwa 12 Mrd. Dollar dafür aus, die Natur genießen zu können (Primack 1993).
Ebenfalls nicht unbedeutend ist, dass jährlich eine Fülle von Naturfilmen, Naturbüchern oder Fernsehdokumentationen über die Natur konsumiert wird, ohne der Natur zu schaden, auf denen diese Produkte basieren. In dieser Hinsicht liefert die Biodiversität kulturelle Ökosystemdienstleistungen (engl. *cultural ecosystem services*).
Darüber hinaus kann natürlichen Lebensgemeinschaften eine grundlegende Bedeutung zukommen, weil sie die chemische Qualität natürlicher Gewässer aufrechterhalten, Ökosysteme vor Überschwemmungen oder Austrocknung schützen, für den Schutz und die Erhaltung von Böden sorgen, lokal oder sogar global regulierend auf das Klima einwirken sowie organische

und anorganische Schadstoffe abbauen oder immobilisieren. All dies sind regulierende Ökosystemdienstleistungen (engl. *regulating ecosystem services*). Für viele Menschen sprechen auch allein schon ethische Gründe dafür, die Natur zu schützen, weil jede Art an sich schon eine Daseinsberechtigung hat – selbst dann, wenn es keine Menschen gäbe, die sich an der Natur erfreuen oder sie für ihre Zwecke ausnutzen. Aus dieser Sicht sind auch Arten ohne feststellbaren wirtschaftlichen Wert schützenswert. Allerdings wäre es falsch, alles nur aus der Perspektive des Naturschutzes zu sehen. Es gibt zwar eigentlich keine Argumente gegen Naturschutz als solchen, aber es gibt Argumente zugunsten von Aktivitäten des Menschen, die mit dem Naturschutz kollidieren: die Landwirtschaft, das Fällen von Bäumen, die Ausbeutung von Wildtierpopulationen, der Abbau von Mineralien, die Nutzung fossiler Brennstoffe, Bewässerung, das Entsorgen von Müll usw. Wenn die Argumente von Naturschützern Erfolg haben sollen, müssen sie letztendlich auf Kosten-Nutzen-Rechnungen basieren, da Regierungen ihre politischen Entscheidungen stets vor dem Hintergrund treffen werden, wie viel Geld ihnen zur Verfügung steht und welche Prioritäten ihre Wähler akzeptieren.

Eine staatliche Naturschutzbehörde stellt Überlegungen an, an einer landschaftlich ausgesprochen schönen Landzunge einer Felsküste ein marines Schutzgebiet auszuweisen. An dieser Stelle kommen viele verschiedene Arten vor, darunter auch einige sehr seltene. Berufsfischer und Hobbyangler möchten an diesem außergewöhnlich ergiebigen Ort gerne weiterhin Fische fangen und die Einheimischen sind hinsichtlich des zu erwartenden Zustroms an Touristen zwiegespalten. Nach Auffassung der Naturschützer (die meist weit entfernt von der betreffenden Stelle leben) ist dieser Ort jedoch so schützenswert, dass man dort keinen Fischfang erlauben und die Zahl der Besucher streng regulieren sollte. Stellen Sie sich vor, Sie leiteten als Schlichter eine Versammlung aller interessierten Parteien. Welche Argumente werden diese ihrer Meinung nach wohl vorbringen? Welche Entscheidung würden Sie treffen und warum?

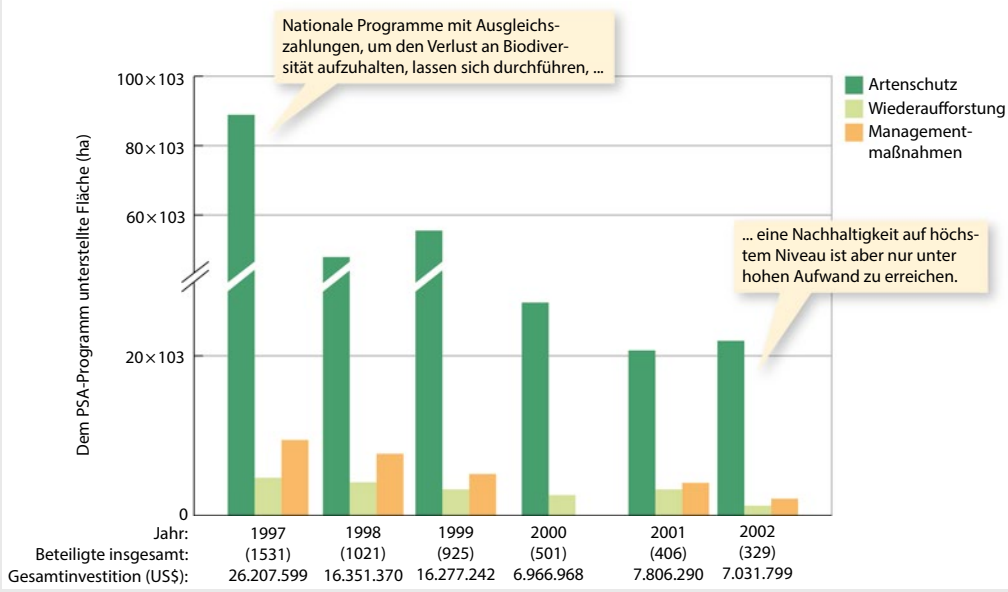


Abb. 13.3 Die wirtschaftliche Entwicklung eines Programms für Ausgleichszahlungen für Umweltdienstleistungen in Costa Rica (*pagos por servicios ambientales*, PSA) in den Jahren nach seiner Einführung (nach Sanchez-Azofeifa et al. 2007)

Aussterbewahrscheinlichkeit innerhalb von zehn Jahren oder drei Generationen – je nachdem, was länger dauert – beträgt mindestens 50 % (Abb. 13.4).

- **stark gefährdet** (engl. *endangered*; Gefährdungsstufe 2): Die Aussterbewahrscheinlichkeit innerhalb von 20 Jahren oder fünf Generationen beträgt mindestens 20 %.

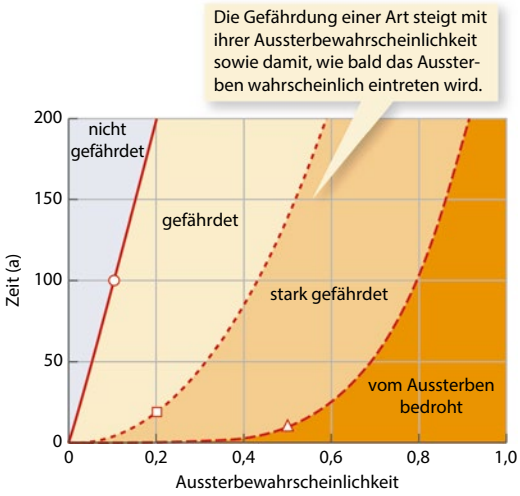


Abb. 13.4 Gefährdungsgrad in Abhängigkeit von der Zeit und der Aussterbewahrscheinlichkeit. Der Kreis steht für eine 10 %ige Wahrscheinlichkeit (0,1), innerhalb von 100 Jahren auszusterben – das Minimalkriterium für die Einstufung einer Population als „gefährdet". Das Quadrat steht für eine 20 %ige Wahrscheinlichkeit, innerhalb von 20 Jahren auszusterben – das Minimalkriterium für eine Einstufung als „stark gefährdet". Das Dreieck steht für eine 50 %ige Wahrscheinlichkeit, innerhalb von zehn Jahren auszusterben – das Minimalkriterium für eine Einstufung als „vom Aussterben bedroht" (nach Akçakaya 1992)

- **gefährdet** (engl. *vulnerable*; Gefährdungsstufe 3): Die Aussterbewahrscheinlichkeit innerhalb von 100 Jahren beträgt mindestens 10 %.
- **potenziell gefährdet** (engl. *near threatened*; Vorwarnliste): Die Art steht kurz vor der Einstufung in einer der Gefährdungsstufen oder wird in Zukun wahrscheinlich dort eingestu werden.
- **nicht gefährdet** (engl. *least concern*): Die Art fällt unter keine der genannten Gefährdungsstufen.

Nach diesen Kriterien sind beispielsweise 12 % der Vogelarten, 20 % der Säugetierarten und 32 % der Amphibienarten als gefährdet eingestuft – vom Aussterben bedroht, stark gefährdet oder gefährdet (Rodrigues et al. 2006). Auf einige der gravierendsten Gefährdungen werden wir im Folgenden näher eingehen.

Demografische Risiken kleiner Populationen

In der Naturschutzbiologie geht es vor allem um Krisenbewältigung. So sind zum Beispiel die noch verbliebenen Populationen des Großen Pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) in China – oder auch des Gelbaugenpinguins (*Megadyptes antipodes*) in Neuseeland oder des Fleckenkauzes (*Strix occidentalis*) in Nordamerika – inzwischen so klein geworden, dass diese Arten innerhalb von wenigen Jahren oder Jahrzehnten aussterben werden, sofern nichts dagegen unternommen wird. Daher ist es unabdingbar zu verstehen, welcher Populationsdynamik kleine Populationen unterliegen. Im Gegensatz zur Populationsdynamik von großen Populationen, die eher dem „Gesetz der Wahrscheinlichkeit" folgt (Caughley 1994), wird die kleiner Populationen durch ein hohes Maß an Ungewissheit bestimmt. Zwei verschiedene Formen von Unwägbarkeiten sind dabei besonders bedeutend:

- **demografische Unwägbarkeiten**: Zufällige Variationen in der Anzahl neugeborener männlicher oder weiblicher Individuen, in der Zahl der Individuen, die in einem bestimmten Jahr sterben oder sich fortp anzen, oder zufällige Variationen in der Qualität der genetischen Ausstattung von Individuen bezüglich ihrer Überlebens- bzw. Fortp anzungsfähigkeit können für das Schicksal kleiner Populationen eine große Rolle spielen. Angenommen, aus dem Gelege eines Brutpaars würden ausschließlich weibliche Junge schlüpfen. In einer großen Population würde sich ein solches Ereignis nicht bemerkbar machen, für eine Art, von der es nur noch ein einziges Paar gibt, könnte es hingegen das Ende bedeuten.
- **Unwägbarkeiten der Umwelt**: Unvorhersehbare Veränderungen von Umweltfaktoren können das Schicksal kleinerer Populationen ebenfalls besiegeln, seien es größere Katastrophen – wie Über utungen, Stürme oder Dürren in einer Größenordnung, wie sie nur sehr selten vorkommen – oder relativ geringfügige Veränderungen – wie Variationen der Durchschnittstemperatur oder der Niederschläge von Jahr zu Jahr. Bei einer kleinen Population besteht eher die Gefahr, dass sie durch widrige Bedingungen ganz ausgelöscht oder auf eine so geringe Individuenzahl reduziert wird, dass sie sich

davon nicht mehr erholen kann. Die globalen Klimaänderungen werden diese Auswirkungen sicherlich erheblich verschlimmern.

Um einige dieser Vorstellungen zu veranschaulichen, wollen wir den Niedergang des Heidehuhns (*Tympanuchus cupido cupido*) in Nordamerika betrachten. Diese Unterart des Präriehuhns (*T. cupido*) war einst im Osten der USA von Maine bis Virginia außerordentlich häufig, als Delikatesse beliebt, leicht zu erlegen und oft verwilderten Katzen zum Opfer. Zudem wurde ihr Wiesenhabitat in Ackerland umgewandelt. Die Konsequenz davon dürfte kaum überraschen: 1830 war das Heidehuhn auf dem Festland ausgerottet und kam nur noch auf der Insel Martha's Vineyard vor der Küste von Massachussetts vor. Nachdem im Jahr 1908 ein Schutzgebiet für die noch verbliebenen 50 Vögel eingerichtet worden war, wuchs die die Population bis 1915 wieder auf mehrere Tausend Individuen an. Aber 1916 war ein schlechtes Jahr. Ein Feuer (eine Katastrophe) zerstörte einen großen Teil des Brutgebiets und es folgte ein ungewöhnlich harter Winter, verbunden mit einer Zuwanderung von Habichten (Unwägbarkeiten der Umwelt). Schließlich kam es noch zum Ausbruch einer Geflügelkrankheit (eine weitere Katastrophe). Zu diesem Zeitpunkt wurde die noch verbliebene Population wahrscheinlich das Opfer von demografischen Unwägbarkeiten. Beispielsweise befanden sich unter den 13 Vögeln, die 1928 noch lebten, nur zwei Weibchen. 1930 war nur noch ein einziger Vogel übrig und 1932 starb diese Unterart endgültig aus.



Das Heidehuhn (© Tom McHugh/Science Source)

Genetische Probleme in kleinen Populationen

Weitere Probleme können in kleinen Populationen durch den Verlust an **genetischer Variabilität** entstehen (▶ Exkurs 13.2). Die Erhaltung der genetischen Vielfalt ist vor allem deswegen von Bedeutung, weil diese langfristig eine breite Basis für evolutionäre Entwicklungen bietet. Möglicherweise bringen seltene Formen eines Gens – Allele – oder seltene Allelkombinationen zwar aktuell keine Vorteile, könnten sich aber bei veränderten Umweltbedingungen in der Zukunft als nützlich erweisen. Kleine Population weisen zumeist weniger Variabilität auf und somit auch ein geringeres Potenzial für evolutionäre Anpassungen.

Ein potenzielles Problem, das auch schon aktuell eine Rolle spielt, entsteht in kleinen Populationen, weil es in diesen häufiger zu Paarungen verwandter Individuen kommt. In allen Populationen kommen rezessive Allele vor, die sich normalerweise nicht bemerkbar machen. Liegen diese jedoch homozygot vor, ist also das von der Mutter und vom Vater geerbte Allel rezessiv, kann dies für das betreffende Individuum nachteilig oder sogar tödlich sein. Wenn sich Individuen mit nahen Verwandten paaren, ist die Gefahr groß, dass die Nachkommen nachteilige Allele von beiden Elternteilen erhalten. Die daraus resultierenden negativen Folgen bezeichnet man als **Inzuchtdepression** (engl. *inbreeding depression*). Für die negativen Auswirkungen von Inzucht gibt es zahlreiche Beispiele. Züchtern von Nutztieren und Nutzpflanzen sind die damit einhergehende verringerte Fruchtbarkeit, geringere Überlebenswahrscheinlichkeit, niedrigere Wachstumsrate und verminderte Krankheitsresistenz schon seit Langem bekannt. Deshalb versuchen sie in der Regel, Kreuzungen nahe verwandter Individuen zu verhindern.

Welche Bedeutung genetischen Effekten für den Fortbestand von Populationen seltener Arten zukommt, konnte im Rahmen einer Studie an 23 lokalen Populationen des seltenen Deutschen Fransenenzians (*Gentianella germanica*) in Wiesen im Jura an der deutsch-schweizerischen Grenze veranschaulicht werden. Hier zeigte sich eine negative Korrelation zwischen dem Fortpflanzungserfolg und der Populationsgröße (◘ Abb. 13.5a–c). Unter identischen Aufzuchtbedingungen in einem Common-Garden-Experiment produzierten aus Samen

Exkurs 13.2 Quantitative Aspekte

Wodurch wird die genetische Variabilität bestimmt?

Die genetische Variabilität wird in erster Linie durch die kombinierte Wirkung von natürlicher Selektion und genetischer Drift bestimmt. Von **genetischer Drift** (engl. *genetic drift*) spricht man, wenn die Häufigkeit von Allelen in einer Population eher auf Zufall beruht als auf evolutionären Vorteilen. In kleinen, isolierten Populationen steigt die relative Bedeutung von genetischer Drift und führt vermutlich dazu, dass diese an genetischer Variabilität einbüßen. Mit welcher Rate dies geschieht, hängt von der **effektiven Populationsgröße** (N_e; engl. *effective population size*) ab und nicht einfach nur von der Zahl der vorhandenen Individuen (N). Die effektive Populationsgröße ist die Größe der idealisierten Population, das heißt, das genetische Äquivalent zur tatsächlichen Population. „Idealisiert" bedeutet in diesem Fall ein Geschlechterverhältnis von 1:1, eine zufällige Verteilung der Zahl der Nachkommen unter den Eltern und eine konstant bleibende Populationsgröße. Gewöhnlich ist N_e aus mehreren Gründen kleiner als N, häufig sogar viel kleiner (detaillierte Formeln hierzu finden sich bei Lande und Barrowclough 1987), z. B.:

- wenn das Geschlechterverhältnis nicht 1:1 beträgt; sofern sich beispielsweise nur 100 Männchen fortpflanzen, aber 400 Weibchen, ist zwar $N = 500$, aber $N_e = 320$
- wenn sich die Nachkommen nicht zufällig auf die Individuen verteilen; falls zum Beispiel 500 Individuen im Schnitt jeweils ein Individuum zur Nachkommenschaft der nächsten Generation beisteuern ($N = 500$), die Varianz der Produktion von Nachkommen aber 5 beträgt (zufallsbedingte Varianz wäre 1), dann ist $N_e = 100$
- wenn die Populationsgröße von Generation zu Generation variiert; bei einer Abfolge der Populationsgröße von 500, 100, 200, 900, 800 liegt das Mittel zwar bei 500 ($N = 500$), aber $N_e = 258$

Ein gutes Beispiel dafür, wie die genetische Variabilität mit der Populationsgröße korreliert sein kann, liefert das Große Präriehuhn (*Tympanuchus cupido pinnatus*), ebenfalls eine Unterart des Präriehuhns und damit eng verwandt mit dem in ▶ Abschn. 13.2 beschriebenen Heidehuhn. Einst waren diese Vögel in den Prärien Nordamerikas weit verbreitet, aber durch den Verlust und die Fragmentierung ihres Lebensraums entstanden viele kleine, isolierte Populationen. Früher waren die Präriehuhnpopulationen durch Genfluss über zu- und abwandernde Individuen miteinander verbunden, wodurch die genetische Variabilität hoch gehalten wurde. Die gegenwärtigen Populationen sind aber nicht nur klein, sondern zudem noch in ihren Habitatfragmenten isoliert. Johnson et al. (2003) haben mithilfe molekularbiologischer Methoden (▶ Abschn. 8.1) die genetische Diversität in Präriehuhnpopulationen ermittelt, und zwar vergleichend in großen Populationen (mit 1000 bis mehr als 100.000 Individuen) und in kleinen (mit weniger als 1000 Individuen). Die mittlere Zahl der Allele pro Gen lag in großen Populationen bei 7,7–10,3, in den kleinen dagegen nur bei 5,1–7,0. Zuvor hatten Franklin und Frankham (1998) die Vermutung geäußert, dass eine effektive Populationsgröße von 500–1000 Individuen erforderlich sein könnte, um auch langfristig eine ausreichende Basis für evolutionäre Entwicklungen zu haben.

von kleinen Populationen hervorgegangene P anzen weniger Blüten als P anzen, die aus Samen von großen Populationen stammten. Darüber hinaus ging die Populationsgröße in den meisten der untersuchten Populationen zwischen 1993 und 1995 zurück, aber in den kleinsten Populationen vollzog sich dieser Rückgang schneller (◘ Abb. 13.5d).

Die Bestandserholung der Rosentaube

Es kann allerdings durchaus gelingen, die genetischen Probleme kleiner Populationen zu vermindern oder sogar ganz zu lösen. Ein gutes Beispiel dafür bietet die Rosen- oder Mauritiustaube (*Nesoenas* [*Columba*] *mayeri*). Im Jahr 1990 war die Population dieser einst auf der Insel Mauritius häu gen Taubenart auf nur neun oder zehn Vögel geschrumpft. Weitere Tiere wurden in Menschenobhut gehalten, aber diese Population ging ursprünglich auf nur elf Gründerindividuen zurück, zwischen 1989 und 1994 wurde sie aufgestockt um zwölf weitere Tiere – Nachkommen der noch verbliebenen wildlebenden Tauben. Das Ziel musste somit lauten, Verpaarungen in Menschenobhut gezielt so zusammenzustellen, dass Inzucht nach Möglichkeit vermieden wird und eine möglichst hohe genetische Vielfalt erhalten bleibt. Die Nachkommen sollten schließlich wieder in die Natur entlassen werden. Zwischen 1987 und 1997 siedelten die Wissenscha ler wieder 256 Rosentauben auf Mauritius an und wählten dazu soweit möglich Tiere mit dem geringsten Grad an Inzucht aus (basierend auf den Aufzeichnungen in speziellen Zuchtbüchern).

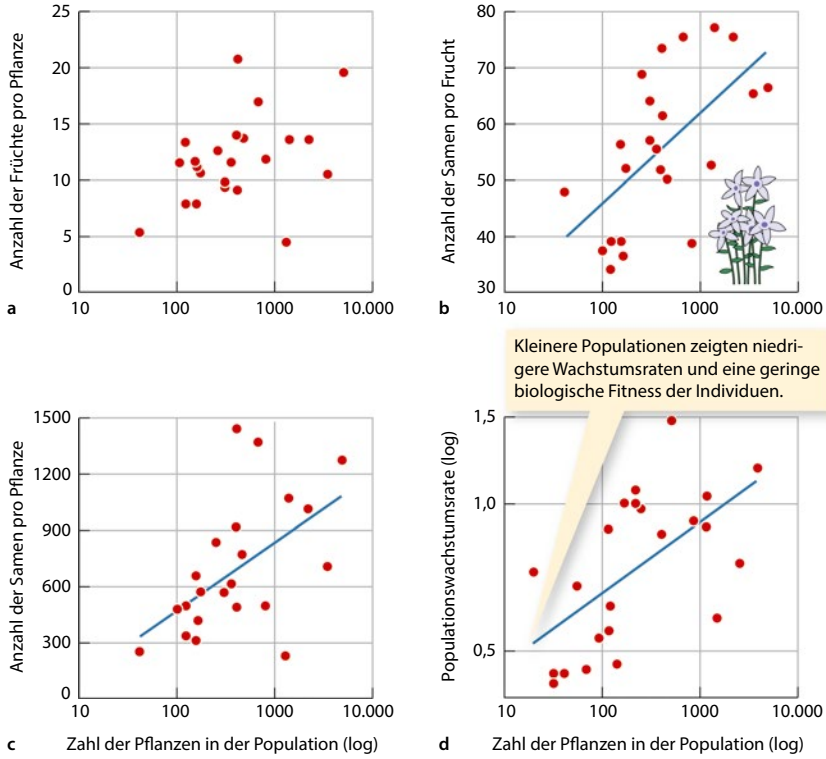


Abb. 13.5 Untersuchung an 23 Populationen des Deutschen Fransenenzians (*Gentianella germanica*) zum Zusammenhang zwischen Populationsgröße und der mittleren Zahl der Früchte pro Pflanze (**a**), der durchschnittlichen Anzahl der Samen pro Frucht (**b**) und der mittleren Zahl der Samen pro Pflanze (**c**). **d** Die Beziehung zwischen der Wachstumsrate verschiedener Populationen zwischen 1993 und 1995 (Verhältnis der Populationsgrößen) und ihrer Populationsgröße im Jahr 1994. Alle Regressionsgeraden sind signifikant ($p < 0{,}05$). In (**a**) ist keine Regressionsgerade eingezeichnet, da die Regression hier nicht signifikant ist (aus Fischer und Matthies 1998)

13

Die Freilassung erfolgte in Gruppen, in denen die verschiedenen Gründerlinien möglichst gut repräsentiert waren. Mit Erfolg: Im Jahr 2003 war die Population der freilebenden Individuen wieder auf 355 Tauben angewachsen – nicht eingerechnet die weiteren Tiere in Menschenobhut – und hat sich seither auf diesem Niveau oder sogar darüber halten können.

Dass man so akribisch darauf achtete, Inzucht zu vermeiden, legten Studien nahe, bei denen man die genetischen Verhältnisse und den ökologischen Erfolg von Taubenpopulationen in Menschenobhut und in der Natur sorgfältig überwachte. Durch Inzucht verringerten sich die Fruchtbarkeit der Eier und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nestlinge (Abb. 13.6), allerdings waren diese E ekte nur bei Vögeln aus starker Inzucht deutlich ausgeprägt.

Verkleinerung des Habitats

Sowohl demogra sche als auch genetische Faktoren können folglich dazu führen, dass Populationen kleinere Habitatfragmente bewohnen und in größerer Gefahr sind auszusterben. Abbildung 13.7 zeigt die negative Beziehung zwischen der jährlichen Aussterberate und der Arealgröße für eine Reihe verschiedener Taxa. Die Hauptursache für das höhere Aussterberisiko von Populationen in kleinen Arealen ist zweifellos die Tatsache, dass diese Populationen selbst klein sind. Dies veranschaulicht Abb. 13.8 für Vogelarten auf Inseln und für Dickhornschafe (*Ovis canadensis*) in verschiedenen Wüstengebieten im Südwesten der Vereinigten Staaten.

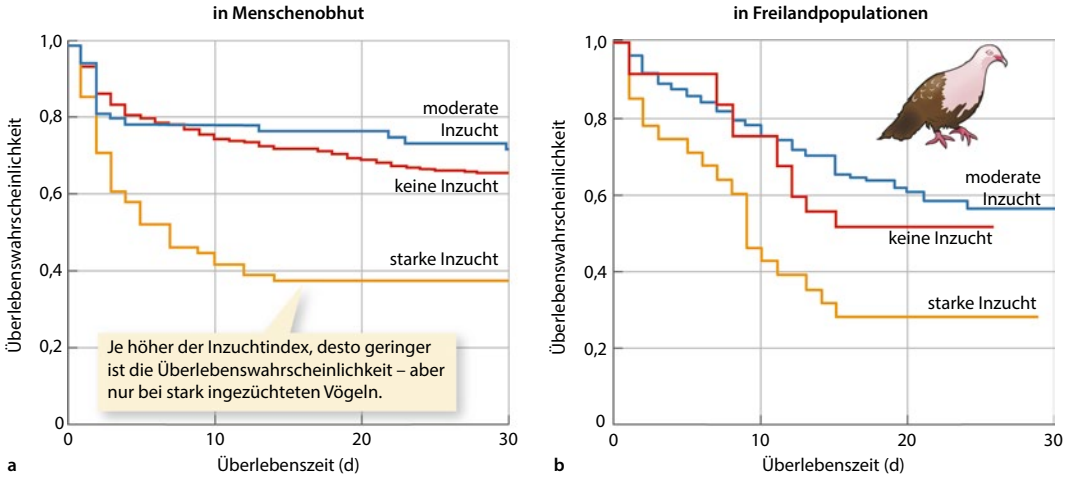


Abb. 13.6 Die Auswirkungen von Inzucht auf die Wahrscheinlichkeit, dass Nestlinge der Rosen- oder Mauritiustaube (*Nesoenas mayeri*) die ersten 30 Tage nach dem Schlüpfen überleben: **a** in Menschenobhut, **b** in Freilandpopulationen. Die Inzucht ist als Index angegeben, abgeleitet aus der bekannten Abstammung und Verwandtschaft zu 23 Gründerindividuen (nach Swinnerton et al. 2004)

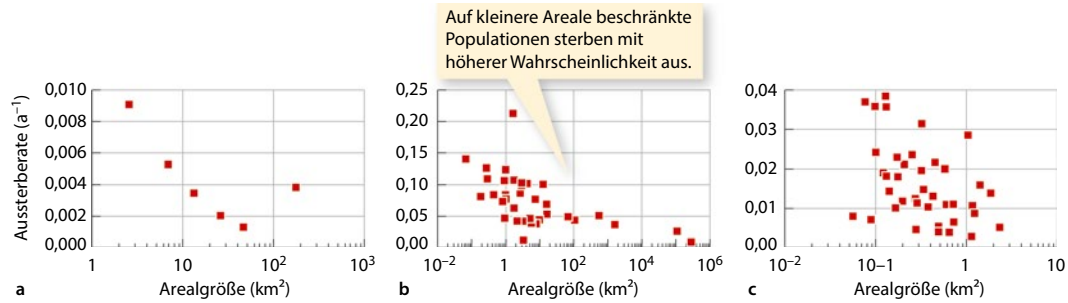


Abb. 13.7 Prozentuale Aussterberate in Abhängigkeit von der Arealgröße für **a** Zooplankton in Seen im Nordosten der USA, **b** Vögel auf nordeuropäischen Inseln und **c** Gefäßpflanzen in Südschweden (nach Daten aus Pimm 1991)

13.3 Bedrohungen der Biodiversität

Kurz vor dem Aussterben stehende Populationen sind natürlich zwangsläufig klein; manche davon erlöschen in absehbarer Zeit ganz, andere können ihre Größe halten oder erleben sogar wieder einen Aufschwung. Wie aber kommt es, dass Populationen in diese Situation gelangen? Im Folgenden wollen wir einige der wichtigsten Faktoren betrachten, die die Zukunft von Populationen oder Arten und damit die Biodiversität generell bedrohen.

Übernutzung

Eine **Übernutzung** (engl. *overexploitation*) liegt im Grunde dann vor, wenn Populationen so stark ausgebeutet werden, dass sie ihre Populationsgröße angesichts ihrer natürlichen Sterbe- und Reproduktionsrate nicht mehr aufrechterhalten können. In ▶ Abschn. 14.7 werden wir auf dieses Phänomen noch detaillierter eingehen, aber das grundlegende Konzept ist leicht zu begreifen. Schon in prähistorischer Zeit war beispielsweise für das Aussterben vieler Großtiere, der Megaherbivoren, vermutlich

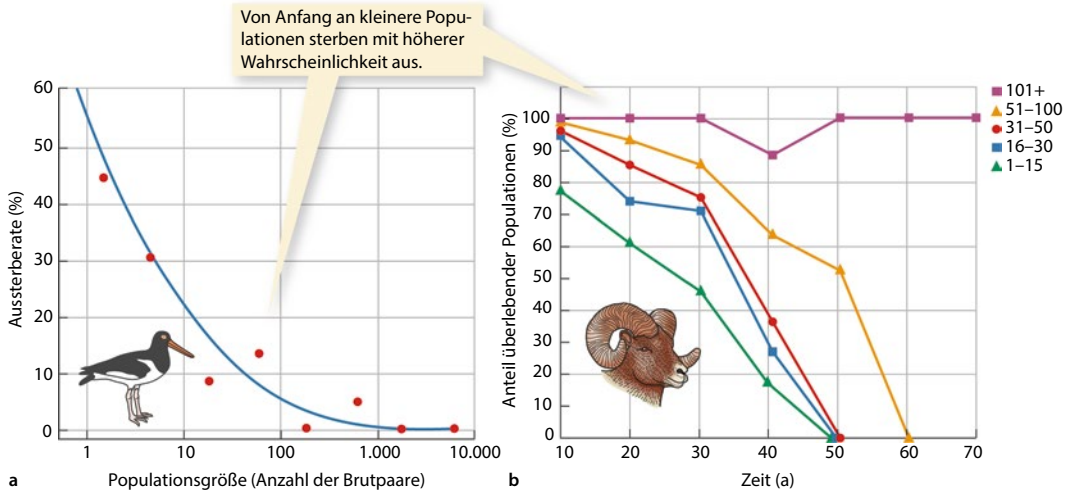


Abb. 13.8 **a** Die Aussterberate von Vogelarten auf Inseln ist in kleinen Populationen höher. Die Regressionslinie ist statistisch signifikant. **b** Prozentualer Anteil der Populationen von Dickhornschafen (*Ovis canadensis*) in Nordamerika, die einen Zeitraum von 70 Jahren überleben, angegeben für eine Reihe unterschiedlich großer Ausgangspopulationen (nach Berger 1990)

der Mensch verantwortlich – durch zu starke Bejagung wurden diese Tiere schneller dezimiert, als sie sich fortp anzen konnten. In vergleichbarer Weise laufen in jüngerer Zeit Populationen der großen Walarten und zahlreicher Speise scharten Gefahr, dass es ihnen ähnlich ergehen wird.

Vielfach werden solche gefährdeten Arten zu Ernährungszwecken ausgebeutet, oft sogar als Grundnahrungsmittel. Häu g ist die Bedeutung als Lebens- oder Nahrungsergänzungsmittel aber weit hergeholt oder frei erfunden – man denke nur an die angebliche medizinische Wirkung des Horns von Nashörnern in einigen asiatischen Kulturen – oder der Raubbau an den Arten erfolgt aus „ästhetischen" Gründen wegen bestimmter Körperteile oder als exotische Haustiere. In diesen Fällen steigt ihr Wert für Sammler sogar noch, je seltener sie werden. Anstelle der normalen Absicherung durch eine dichteabhängige Verringerung der Konsumptionsrate bei geringen Populationsdichten (▶ Abschn. 7.5) kann es in solchen Fällen dazu kommen, dass die Ausbeutungsrate mit zunehmender Seltenheit sogar noch ansteigt, solange Bejagung, Fang oder andere Formen der Dezimierung nicht streng reglementiert werden.

Ein gutes Beispiel hierfür bildet das Elfenbein von Elefanten. Viele Jahre lang wurden afrikanische Elefanten wegen ihres Elfenbeins ausgebeutet. Je seltener sie wurden, desto mehr stieg der Wert dieser Ressource. Schätzungen zufolge betrug die Zahl der Elefanten in Afrika zum Beispiel 1979 1,3 Mio. Tiere. Zehn Jahre später war sie bereits auf 600.000 Individuen dezimiert. Der Wert für Elfenbein im Rohzustand lag in Kenia 1969 bei 2,5 Dollar pro Pfund, 1978 waren es 34 Dollar und 1989 schon mehr als 90 Dollar pro Pfund (Lemieux und Clarke 2009). Die größten Verluste an Elefanten waren zwischen 1979 und 1989 in Zaire (heute Demokratische Republik Kongo) und in Tansania zu verzeichnen (◘ Abb. 13.9a). Durch die zunehmende Seltenheit stieg der Wert der noch verbliebenen Elefanten. Ein Schutz dieser Tiere war somit nur mit einer ausreichend nanzierten und gut organisierten Bekämpfung der Wilderei möglich.

Von den 1990er-Jahren bis 2007 war Zaire bzw. die Demokratische Republik Kongo mehr oder weniger von Bürgerkriegen erschüttert und verzeichnete mit den höchsten Korruptionswahrnehmungsindex oder kurz Korruptionsindex (engl. *corruption perception index*) in ganz Afrika. Infolgedessen etablierte sich hier ein unkontrollierter Markt für Elfenbein. Da keine Möglichkeit bestand, die Elefantenwilderei zu bekämpfen, sank die Zahl der Elefanten durch den steigenden Wert ihres Elfenbeins noch weiter (◘ Abb. 13.9b). Im Gegensatz

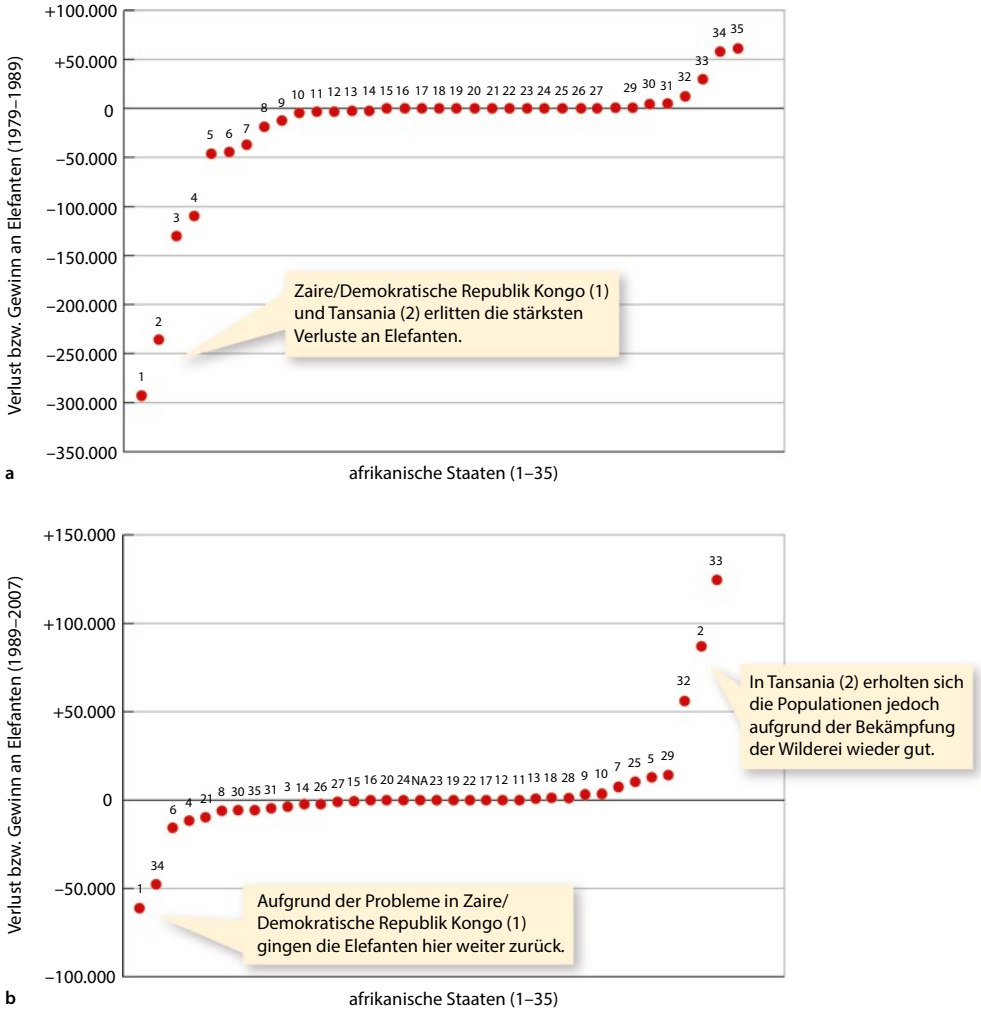


Abb. 13.9 Veränderung der Elefantenpopulation in einzelnen afrikanischen Staaten, für die Daten verfügbar waren (nummeriert mit 1–35), vom Staat mit der stärksten Verringerung (links) bis zum Land mit der größten Zunahme (rechts). **a** Veränderungen der Abundanz von Elefanten von 1979–1989. Den stärksten Rückgang verzeichnete Zaire/Demokratische Republik Kongo, den zweitstärksten Tansania. **b** Entsprechende Veränderungen für den Zeitraum von 1987–2007, die Zahlen der Rangfolge wurden aus (**a**) übernommen (nach Lemieux und Clarke 2009)

dazu herrschten in Tansania kein Bürgerkrieg, nur wenig Korruption und kein unkontrollierter Elfenbeinhandel. Dadurch schaffte dieses Land den Spagat vom zweitstärksten Rückgang zum zweitgrößten Anstieg der Zahl an Elefanten im Zeitraum bis 2007 (Abb. 13.9b). Dies zeigt: Der Teufelskreis von Seltenheit und Wertsteigerung stellt sicherlich ein Problem dar, aber eines, das sich offensichtlich überwinden lässt.

Schädigung von Habitaten

Habitate können durch den Menschen auf drei unterschiedliche Arten geschädigt werden. Erstens kann ein Teil des Habitats einer bestimmten Art einfach zerstört werden, etwa durch Erschließung für urbane Siedlungen, für die Ansiedlung von Industrie oder für die Produktion von Nahrungsmitteln oder anderen natürlichen Ressourcen wie Holz. Zu den

schlimmsten Formen der Habitatzerstörung gehörte und gehört nach wie vor die Rodung von Wäldern (◘ Abb. 13.10a, b). Die ursprünglichen temperierten Wälder in den Industrieländern wurden größtenteils schon vor langer Zeit zerstört, aber auch heute ist die Entwaldungsrate in allen Waldbiomen weiterhin hoch (◘ Abb. 13.10c). Allerdings ist wahrscheinlich ein größerer Anteil dieses gegenwärtigen Verlusts an Wäldern in der gemäßigten Zone auf natürliche Ursachen wie Waldbrände zurückzuführen, während in den Tropen vor allem der Mensch dafür verantwortlich ist. Häu g führt der Prozess der Habitatzerstörung dazu, dass die für bestimmte Arten verfügbaren Lebensräume mittlerweile stärker fragmentiert sind als in der Vergangenheit – mit potenziell ernsthaften Folgen für die betroffenen Populationen (▶ Abschn. 13.4).

Zweitens können Habitate durch Verschmutzung so stark geschädigt werden, dass die Bedingungen für bestimmte Arten nicht mehr geeignet sind. Eine solche Degradation durch Verschmutzung kann durch ganz unterschiedliche Formen der Verunreinigung erfolgen. Sie reichen von der Schädigung von Organismen, die eigentlich gar nicht Ziel der Bekämpfung sind, durch Pestizide (näher erläutert in ▶ Abschn. 14.5) über die negativen Auswirkungen des sauren Regens (▶ Abschn. 1.3 und 12.4) auf so unterschiedliche Organismen wie Gräser (◘ Abb. 13.11), Waldbäume, Amphibien in Weihern oder Fischen in Seen bis hin zum Eintrag von Düngemitteln aus der Landwirtscha in Gewässer und der daraus möglicherweise resultierenden Eutrophierung (▶ Abschn. 11.4).

Drittens können menschliche Aktivitäten Störungen von Habitaten hervorrufen, die sich nachteilig auf einige der Bewohner auswirken. Solche Störungen haben keinen so tiefgreifenden Ein uss auf Habitate wie eine Zerstörung oder Degradation durch Verschmutzung, aber manche Arten sind auch für Störungen sehr anfällig. So kann es beispielsweise beim Tauchen und Schnorcheln in Korallenri en, selbst in marinen Schutzgebieten (▶ Abschn. 13.4), zu Beschädigungen kommen, etwa durch direkten physischen Kontakt mit den Händen, mit dem Körper, mit der Ausrüstung oder den Flossen. Vereinzelte Störungen wirken sich meist nur geringfügig aus, in der Summe können sie aber zu erheblichen Schäden führen. Im Zuge einer Studie an 214 Tauchern in einem Tauchrevier am Great Barrier Reef vor Australien zeigte sich, dass 15 % der Taucher Korallen beschädigten oder abbrachen, größtenteils durch Flossenschlag (Rouphael und Inglies 2001). Spezialisierte Unterwasserfotografen verursachten im Schnitt mehr Schäden (1,6 Korallenabbrüche pro Minute) als Taucher ohne Kameras (0,3 Abbrüche pro Minute). Außerdem hinterließen männliche Taucher mehr Schäden als weibliche. Erholungssuche in der Natur, Ökotourismus und sogar ökologische Forschungen beinhalten immer ein gewisses Risiko von Störungen, die zu einem Rückgang der betre enden Populationen führen können.

Globale Umweltveränderungen

Veränderungen der Umwelt bzw. des Lebensraums können für Arten vieles bedeuten: Diese können plötzlich keine Heimat mehr haben oder das verfügbare Habitat ist nicht mehr groß genug für sie. Oder durch eine Verschiebung haben sich geeignete Habitate zu weit oder zu schnell entfernt, sodass die Arten ihnen nicht mehr folgen können. Das Aussterberisiko von Arten durch globale Klimaveränderungen lässt sich unter anderem dadurch einschätzen, dass man anhand der vorhergesagten Veränderungen der Temperaturen und Niederschläge errechnet, in welchem Ausmaß entscheidende Habitate ächenmäßig zurückgehen. Nach einer solchen Berechnung werden beispielsweise die charakteristischen Biota des Florenreichs der Capensis in der südafrikanischen Kapregion, mit denen wir uns noch in ▶ Abschn. 13.4 befassen werden, bis 2050 ungefähr 65 % der bewohnbaren Fläche einbüßen. Unter Berücksichtigung des allgemeinen Korrelationsmusters von Artenreichtum und Arealgröße (▶ Abschn. 10.4) entspricht dies einem Rückgang der Artenzahl von 24 % (omas et al. 2004). Diese Schlussfolgerung basiert allerdings auf der optimistischen Annahme, dass sich die Arten in alle derzeit unbewohnten Habitate ausbreiten können, die bewohnbar werden. Gehen wir hingegen davon aus, dass keine Ausbreitung erfolgt und dass die zukün igen Areale einfach nur Überbleibsel der gegenwärtigen Gebiete sind, dann sind 30–40 % der Arten vom Aussterben bedroht.

In ähnlicher Weise haben Beaumont und Hughes (2002) auf der Grundlage der vorhergesagten

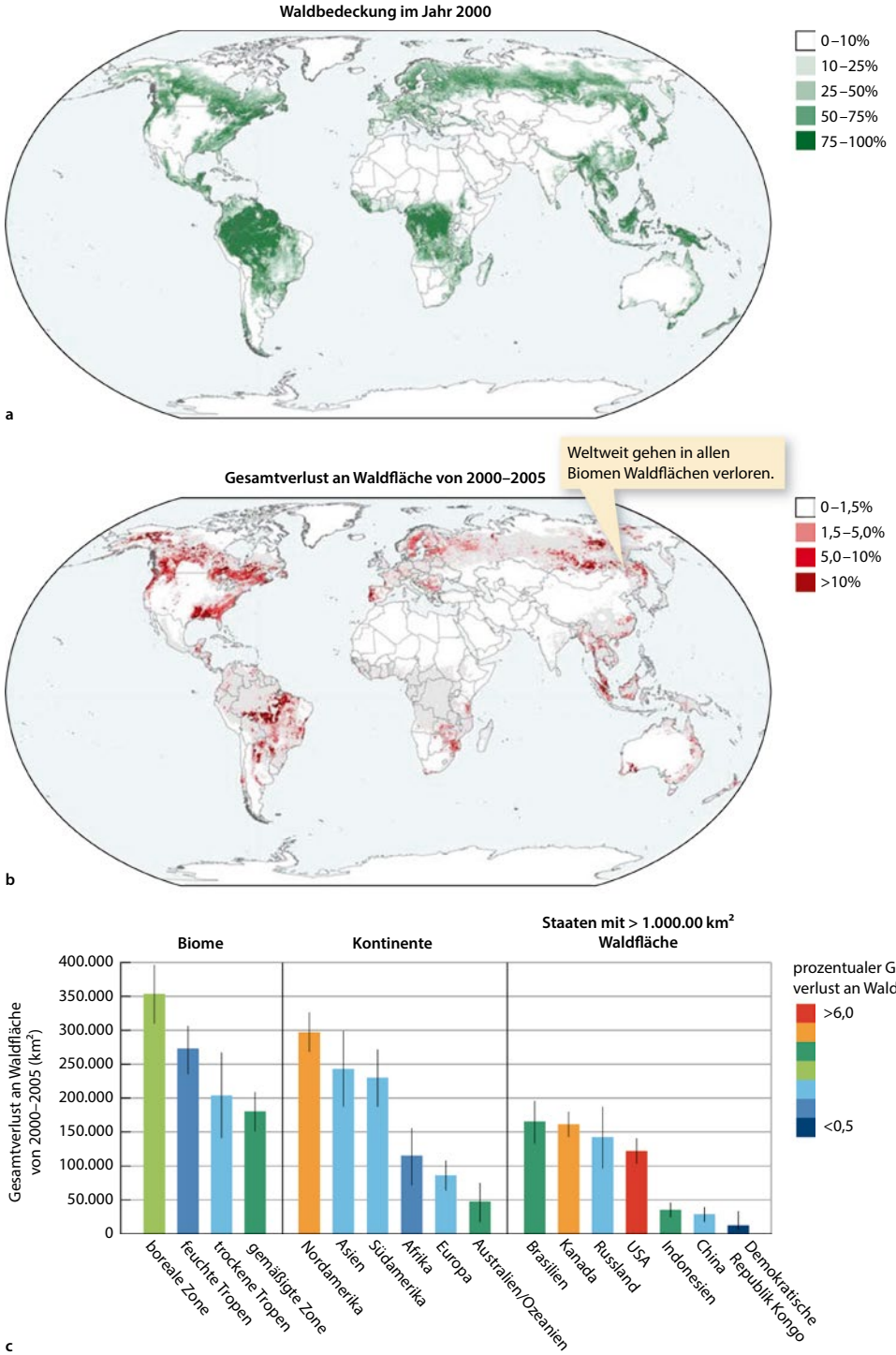


Abb. 13.10 **a** Geschätzter prozentualer Anteil der Waldbedeckung auf der Erde im Jahr 2000. **b** Geschätzter prozentualer Gesamtverlust an Waldflächen (engl. *gross forest cover loss*, GFCL) weltweit zwischen 2000 und 2005. **c** Der Gesamtverlust an Waldflächen von 2000–2005 in absoluten Zahlen für verschiedene Biome, Kontinente und Staaten mit den größten Waldflächen. Die Balken geben das 95 %-Konfidenzintervall an (nach Hansen et al. 2010)

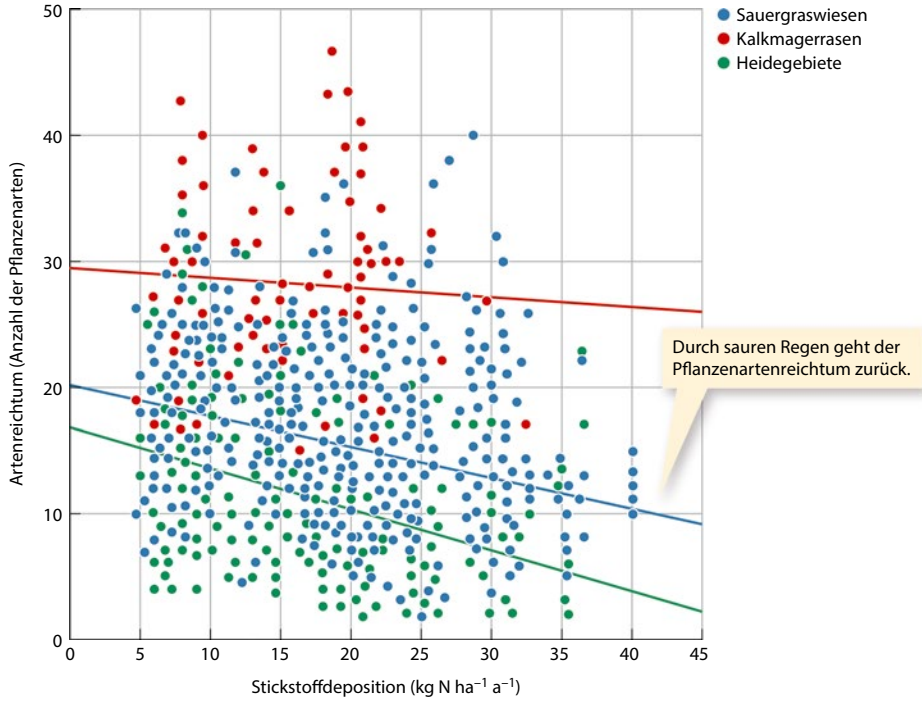


Abb. 13.11 Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum der Pflanzen und der Rate der Stickstoffdeposition in drei verschiedenen Habitaten in Großbritannien. Bei Sauergraswiesen und Heidegebieten auf sauren Böden war ein signifikanter Rückgang der Artenzahl zu verzeichnen ($p < 0{,}001$). In diesen Pflanzengesellschaften führte die Ablagerung von Stickstoff dazu, dass sich der pH-Wert noch weiter verringerte. Daher können die veränderten Lebensgemeinschaften eher als Indikatoren für eine erhöhte Azidität als für eine erhöhte Fruchtbarkeit angesehen werden. Bei den Kalkmagerrasen auf Böden mit relativ neutralem pH-Wert ergab sich keine signifikante Korrelation (nach Maskell et al. 2010)

13

Klimaänderungen ein Modell für die zukünftige Verbreitung von 24 australischen Schmetterlingsarten erstellt. Selbst wenn sich die Bedingungen in Zukun nur sehr moderat ändern sollten – etwa bei einem Temperaturanstieg von 0,8–1,4 °C bis 2050 –, wird das Verbreitungsgebiet von 13 dieser Arten um mehr als 20 % zurückgehen (Abb. 13.12). Am stärksten gefährdet sind Schmetterlingsarten wie der Bläuling *Hypochrysops halyaetus*, der nicht nur ganz bestimmte Pflanzenarten als Nahrung für seine Raupen benötigt, sondern auch noch von der Anwesenheit von Ameisen abhängig ist, mit der diese Art eine mutualistische Beziehung (► Abschn. 8.3) verbindet. Diese Bläulingsart wird dem Modell zufolge 58–99 % ihres gegenwärtigen Verbreitungsgebiets einbüßen. Darüber hinaus befindet sich lediglich ein Viertel des vorhergesagten zukün igen Areals in Gebieten, in denen diese Art derzeit schon vorkommt. Das verdeutlicht ein wesentliches generelles Problem: In einer sich verändernden Welt könnte sich herausstellen, dass regionale Schutzmaßnahmen und heutige Schutzgebiete an der falschen Stelle ergri en bzw. eingerichtet wurden.

Téllez-Valdés und Dávila-Aranda (2003) untersuchten dieses Problem an Kakteen, der dominierenden Pflanzenform im Biosphärenreservat Tehuacán-Cuicatlán in Mexiko. Anhand der Erkenntnisse über die biophysikalischen Grundlagen der gegenwärtigen Verbreitung der Arten trafen sie Vorhersagen über die zukün ige Verbreitung der Spezies in Bezug auf die Lage des Reservats für drei verschiedene klimatische Szenarien. Aus Tab. 13.1 ist zu entnehmen, wie sich das potenzielle Verbreitungsgebiet der Arten unter den verschiedenen Szenarien verkleinerte oder ausdehnte. Beim extremsten Szenario – mit einem

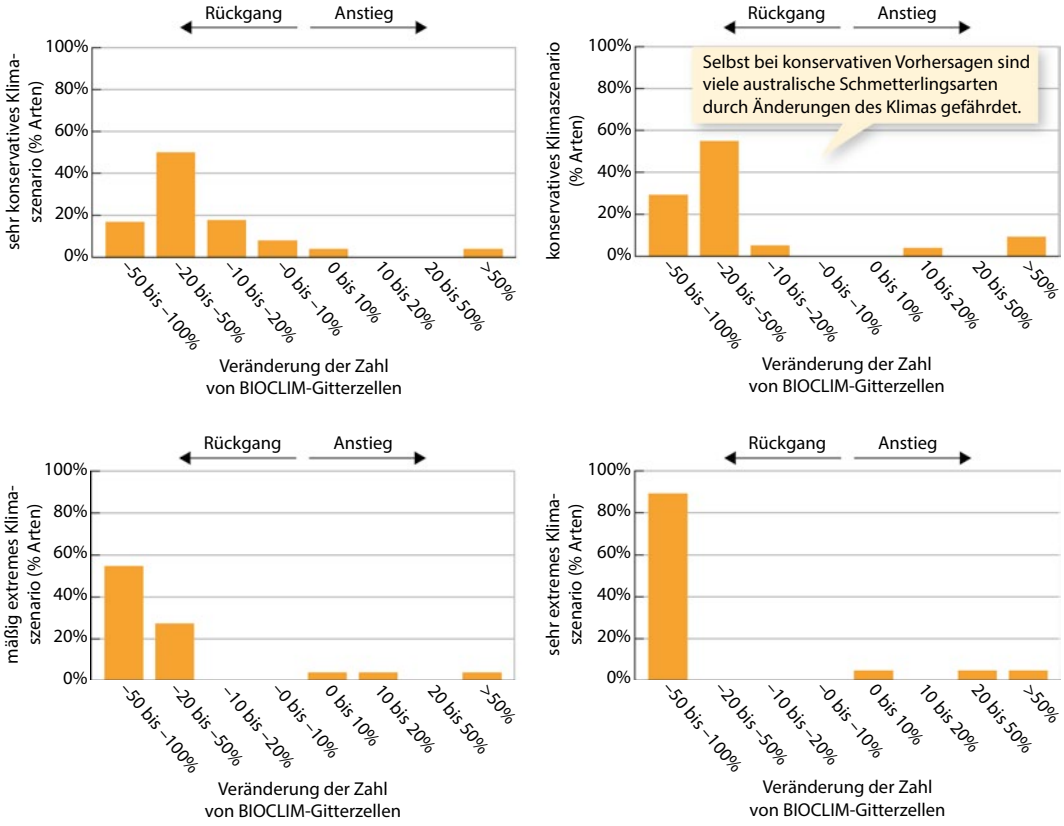


Abb. 13.12 Die Auswirkungen klimatischer Veränderungen bis 2050, dargestellt für 24 australische Schmetterlingsarten nach Vorhersagen des Computerprogramms BIOCLIM zum Bioklima. Die Vorhersagen wurden für vier unterschiedliche klimatische Szenarien erstellt: von „sehr konservativ" (Anstieg der CO_2-Konzentration auf 479 ppm, Anstieg der mittleren jährlichen Temperatur in Australien um 0,8–1,4 °C, Zunahme der mittleren jährlichen Niederschläge in Australien um 0–18 %) bis zu „äußerst extrem" (CO_2-Anstieg auf 559 ppm, Temperaturanstieg um 2,1–3,9 °C, Zunahme der Niederschläge um 0–59 %) (nach Beaumont und Hughes 2002)

Anstieg der Durchschnittstemperatur um 2,0 °C und einer Abnahme der Niederschläge um 15 % – würde dem Modell zufolge mehr als die Häl e der gegenwärtig auf das Reservat beschränkten Arten aussterben. Das Areal einer zweiten Kategorie von Kakteen, deren derzeitiges Verbreitungsgebiet zu etwa gleichen Teilen innerhalb und außerhalb des Reservats liegt, wird so stark schrumpfen, dass das Vorkommen dieser Arten fast gänzlich auf das Reservat beschränkt sein wird. Im Falle dieser Kakteen hat es den Anschein, als sei die Lage des Reservats in adäquater Weise auf die potenziellen Arealveränderungen dieser Arten ausgerichtet. Bei wie vielen anderen Schutzgebieten wird sich jedoch womöglich herausstellen, dass sie an der falschen Stelle ausgewiesen wurden?

Eingeführte und invasive Arten

Bisweilen wandern exotische oder gebietsfremde Arten natürlicherweise ohne Zutun des Menschen in neue geogra sche Gebiete ein. Allerdings haben anthropogene Eingriffe dieses Tröpfeln zu einer Flut anschwellen lassen. Bei der Einführung neuer Arten durch den Menschen kann man verschiedene Kategorien unterscheiden: Manchmal werden Organismen unabsichtlich über Transportwege

Tab. 13.1 Gegenwärtige Größe des Verbreitungsgebiets von Kakteenarten in Mexiko unter den heutigen Bedingungen und die künftige Größe nach Modellvorhersagen für drei unterschiedliche Szenarien klimatischer Veränderungen. Das gegenwärtige Areal von Kakteen der ersten Kategorie ist gänzlich auf das 10.000 km² große Biosphärenreservat Tehuacán-Cuicatlán beschränkt, das der zweiten Kategorie liegt mehr oder weniger zu gleichen Teilen innerhalb und außerhalb des Reservats

Art, Vorkommen	gegenwärtiges Areal (km²)	+1,0 °C–10 % Niederschlag	+ 2,0 °C–10 % Niederschlag	+ 1,0 °C–15 % Niederschlag
Areal auf das Reservat beschränkt				
Cephalocereus columna-trajani	138	27	0	0
Ferocactus flavovirens	317	532	100	55
Mammilaria huitzilopochtli	68	21	0	0
Mammilaria pectinifera	5130	1124	486	69
Pachycereus hollianus	175	87	0	0
Polaskia chende	157	83	76	41
Polaskia chichipe	387	106	10	0
Areal teils innerhalb, teils außerhalb des Reservats				
Coryphantha pycnantha	1367	2881	1008	807
Echinocactus platyacanthus f. *grandis*	1285	1046	230	1148
Ferocactus haematacanthus	340	1979	1220	170
Pachycereus weberi	2709	3492	1468	1012

des Menschen eingeschleppt, sie werden absichtlich, aber illegal aus irgendwelchen persönlichen Interessen eingeführt oder die Einführung erfolgt beabsichtigt und legal, weil man sich dadurch einen Nutzen für die Allgemeinheit erho , etwa zur Bekämpfung eines Schädlings, zur Produktion neuer landwirtscha licher Erzeugnisse oder, um neue Möglichkeiten zur Freizeitbeschä igung zu scha en. Viele der eingeführten Arten werden ohne nennenswerte Folgen in die vorhandenen Lebensgemeinschaften integriert. In einigen Fällen hat die Einführung von **Fremdarten** allerdings dramatische Konsequenzen für heimische Spezies und Lebensgemeinscha en.

Ein Beispiel hierfür ist die unabsichtlich auf die Pazifikinsel Guam eingeschleppte Braune Nachtbaumnatter (*Boiga irregularis*). Als Nesträuber hat diese Schlange die Populationen von zehn endemischen Waldvogelarten so stark dezimiert, dass diese schließlich ausstarben. Parallel zur allmählichen Ausbreitung der Schlange vom Ort der Einschleppung im Zentrum der Insel starben nördlich und südlich davon Vogelarten aus (Abb. 13.13). Ähnliche Folgen hatte das Einsetzen des Nilbarsches (*Lates nilotica*) in den außerordentlich artenreichen Victoriasee in Ostafrika als Nahrungsquelle für die menschliche Bevölkerung. Die meisten der 350 endemischen Fischarten des Sees wurden durch den räuberischen Nilbarsch ganz oder fast ganz ausgerottet (Kaufman 1992).

Besondere Sorgen bereiten Naturschutzbiologen die Auswirkungen eingeführter Arten an Orten, an denen die Lebensgemeinschaften heimischer Organismen größtenteils aus endemischen Spezies bestehen – also aus Arten, die nirgendwo sonst auf der Erde vorkommen. Tatsächlich ist die Existenz sogenannter Endemismuszentren (engl. *centers of endemism*) eine der Hauptursachen für den großen Artenreichtum der Erde. In diesen Zentren leben in ähnlichen Habitaten in unterschiedlichen Gebieten der Erde völlig andere Gruppen von Arten, die hier ihre Evolution durchlaufen haben (▶ Abschn. 2.5). Wenn jede Art von Natur aus an jeden Ort der Erde gelangen könnte, gäbe es in jedem Biom wahrscheinlich nur eine relativ kleine Zahl erfolgreicher Arten, die dieses Biom dominieren.

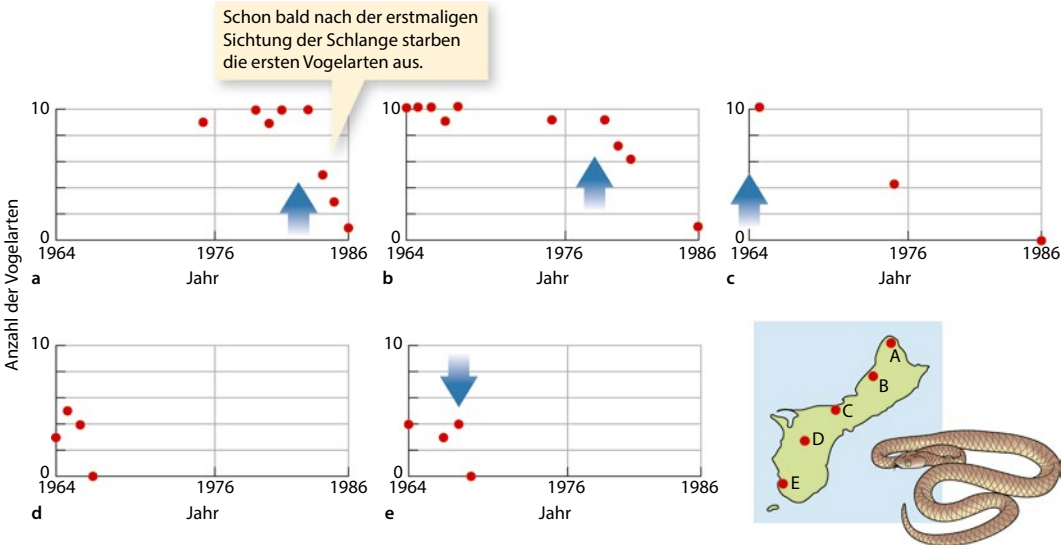


Abb. 13.13 Rückgang der Zahl der Waldvogelarten an fünf Stellen der Insel Guam im Pazifik. Die Pfeile zeigen an, wann an dem jeweiligen Ort zum ersten Mal die Braune Nachtbaumnatter (*Boiga irregularis*) gesichtet wurde. An Ort D wurde die Schlange erstmals zu Beginn der 1950er-Jahre nachgewiesen (nach Savidge 1987)

Von Natur aus kann es nur eingeschränkt zu einer solchen Vereinheitlichung kommen, weil die meisten Arten nicht in der Lage sind, die physikalischen Ausbreitungsbarrieren zu überwinden. Durch die vom Menschen geschaffenen Transportmöglichkeiten bieten sich allerdings mittlerweile immer mehr Arten Gelegenheiten, diese Grenzen zu überschreiten. Die resultierende Vereinheitlichung ist zum einen darauf zurückzuführen, dass immer wieder die gleichen Arten eingeschleppt werden, und zum anderen, dass auf kleine Gebiete beschränkte endemische Arten verschwinden. Zumindest für Süßwasser scharten in den Vereinigten Staaten scheint Ersteres bedeutender zu sein als Letzteres (Abb. 13.14a). In stärker isolierten Lebensgemeinscha en mit einem sehr viel höheren Anteil an Endemiten spielt wahrscheinlich der Verlust von Arten eine wichtige Rolle. Beispiele von Hawaii zeigt Abb. 13.14b.

Welches Ausmaß das Problem eingeschleppter oder eingeführter Arten mittlerweile erreicht hat, kann man sich besser anhand der Tatsache vorstellen, dass invasive Arten unter den Faktoren, welche die Artenvielfalt von Vögeln bedrohen, bereits an zweiter Stelle nach der Zerstörung von Lebensräumen folgen (Abb. 13.15). Von den 958 Vogelarten, die in den Vereinigten Staaten in eine hohe Gefährdungsstufe eingestu wurden (Wilcove et al. 1998, Abb. 13.14b), sind 42 % vor allem aufgrund eingeführter oder eingeschleppter Arten gefährdet.

Infektionskrankheiten

Wie bereits weiter vorne gesehen, als wir uns mit den letzten Jahren des Heidehuhns befasst haben, können Infektionskrankheiten beim Rückgang einer Art bis zum völligen Aussterben ebenfalls eine Rolle spielen. Wahrscheinlich ist es sogar typisch für die Rolle von Infektionskrankheiten, dass sie in eine Reihe weiterer Faktoren mit eingebunden sind. In jüngerer Zeit hat sich allerdings gezeigt, dass Infektionskrankheiten durchaus auch für sich alleine zum Aussterben von Arten führen können, wie die missliche Lage von Amphibienarten weltweit bezeugt (Abb. 13.1).

Schätzungsweise sind gegenwärtig etwa 50 % aller Amphibienarten mit dem Aussterben konfrontiert, wobei schon mehr als 100 als ausgestorben oder wahrscheinlich ausgestorben klassi ziert werden. Eine Ursache hierfür bilden die Infektionen mit Saugwürmern, die wir in ▶ Abschn. 12.4 diskutiert haben. Hinzu kommt noch eine Pilzerkrankung,

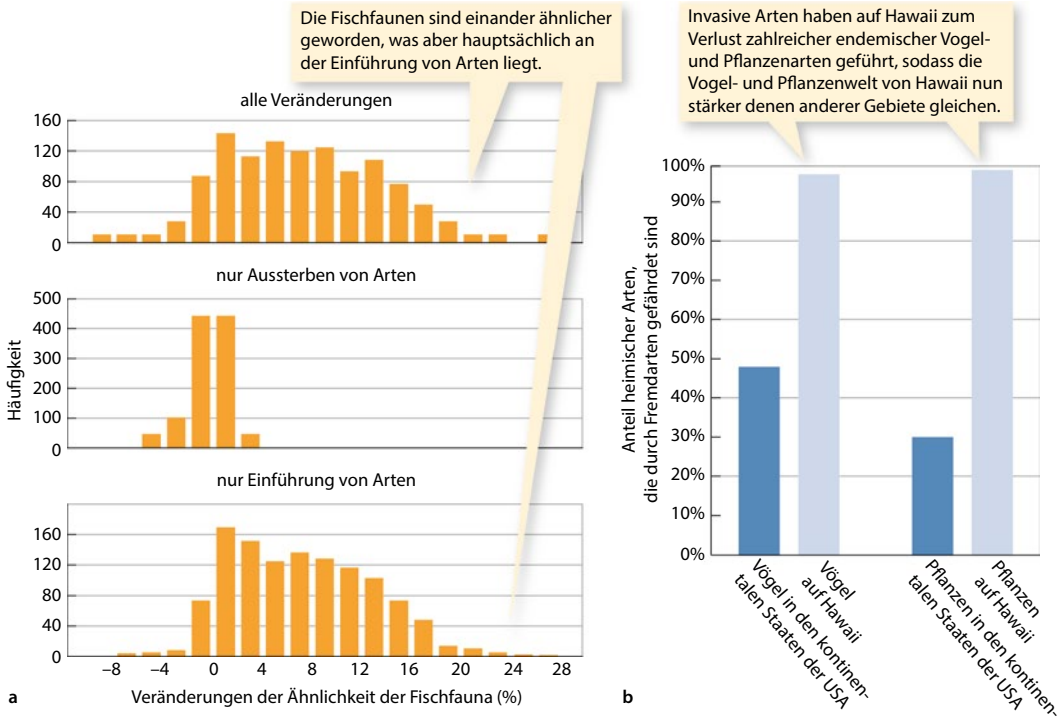


Abb. 13.14 Vereinheitlichung der Biota. **a** Veränderungen in der Ähnlichkeit der Fischfaunen für die 1128 möglichen Kombinationen benachbarter Bundesstaaten der Vereinigten Staaten. Dargestellt sind jeweils sämtliche Veränderungen (oben), nur das lokale Aussterben von Arten (Mitte) und nur die Einführung von Arten (unten). Dementsprechend wurden die Fischfaunen der Bundesstaaten um 1985 in verschiedene Kategorien eingeteilt, und zwar auf Grundlage des Status der in dem Bundesstaat nachgewiesenen Arten: (i) heimisch und dort vorkommend, (ii) heimisch, aber ausgestorben, oder (iii) eingeführt und dort vorkommend (nach Rahel 2002). **b** Die Auswirkungen invasiver Arten auf den prozentualen Anteil der Vogel- und Pflanzenarten mit hohem Gefährdungsgrad (möglicherweise ausgestorben, vom Aussterben bedroht oder stark gefährdet) in den kontinentalen Bundesstaaten der USA und auf Hawaii (nach Wilcove et al. 1998)

eine Chytridiomykose, deren Erreger der Chytridpilz *Batrachochytrium dendrobatidis* ist. Diese Erkrankung wird seit einiger Zeit als unmittelbare Ursache für den katastrophalen Rückgang von mehr als 200 der 350 Amphibienarten verantwortlich gemacht, die der Pilz nachweislich in ziert (Fisher et al. 2009). Zwar wurde dieser Pilz erst 1997 erstmals identi - ziert, aber seine Auswirkungen reichen ohne Zweifel weiter zurück.

Ein Beispiel dafür ist in Abb. 13.16a dargestellt. Sie zeigt die sich ausbreitende Welle des Amphibienrückgangs in Mittelamerika von 1987–2004. Im Rahmen einer Untersuchung an der, wie sich zeigte, vordersten Front der Welle im Jahr 2004 wurde die Abundanz von Fröschen bis zurück ins Jahr 1998 überprü . Den dramatischen Rückgang der Abundanz der Amphibien im Jahr 2004 zeigt Abb. 13.16b. Vor dem verheerenden Sterben zeigten keine der über 1500 untersuchten Frösche aus 43 Arten irgendwelche Anzeichen einer Infektion. Im Jahr 2004 lag die Prävalenz der Infektion bei 879 untersuchten Fröschen aus 48 Arten bei rund 50 % (Lips et al. 2006).

Offenbar steht die Ausbreitung der Krankheit selbst mit globalen Umweltveränderungen in Zusammenhang. Zumindest in Costa Rica ist der Verlust an Arten eindeutig eng verknüp mit ungewöhnlich hohen Temperaturen, welche die Ausbreitung des Pilzes begünstigen (Abb. 13.16c). Insgesamt gesehen stellt diese Krankheit eine besorgniserregende Bedrohung für Amphibien dar. Mittlerweile tritt die Infektion bereits weltweit

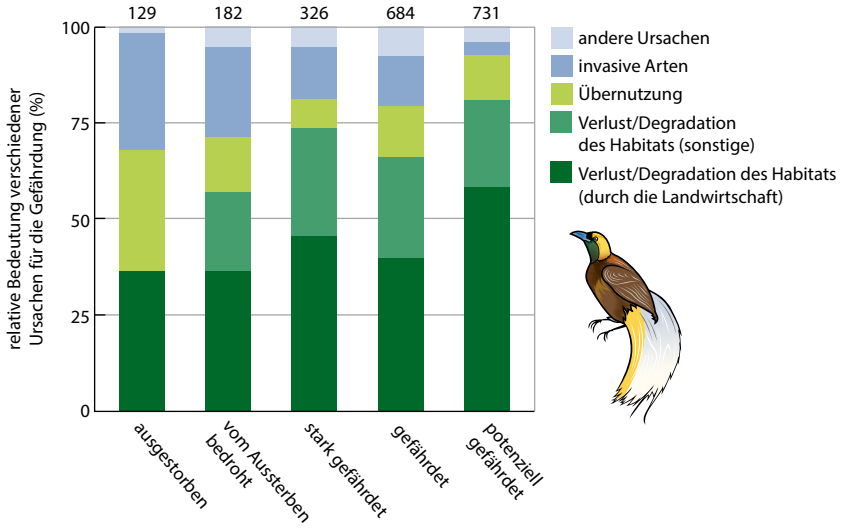


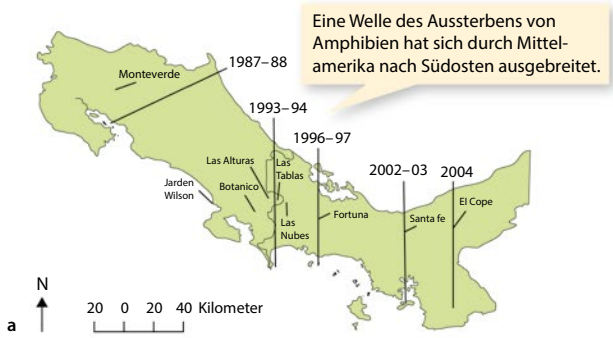
Abb. 13.15 Die relative Bedeutung verschiedener Ursachen für den Verlust oder die Gefährdung der Artenvielfalt von Vögeln, aufgeschlüsselt nach fünf Gefährdungsstufen (▶ Abschn. 13.2). Die Zahlen oberhalb der Balken stehen für die Anzahl der weltweit in diese Kategorie eingestuften Arten. Verlust und Degradation des Habitats stellen heute viel stärkere Gefährdungen dar als in der Vergangenheit (man vergleiche hierzu die Angaben für stark gefährdete und gefährdete Vogelarten mit denen für bereits ausgestorbene). Diese Bedrohung wird in Zukunft sogar noch weiter zunehmen (Balken für potenziell gefährdete Arten), vor allem aufgrund der Ausweitung der Landwirtschaft (verändert nach Balmford und Bond 2005)

auf (Abb. 13.16d) und wird sich vermutlich noch weiter ausbreiten.

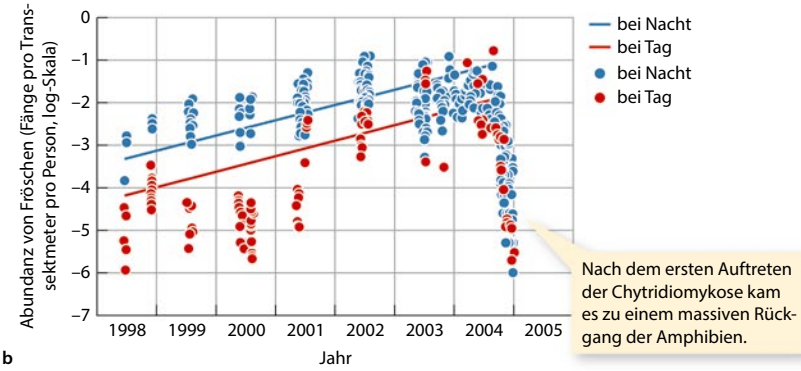
Kombination mehrerer Risikofaktoren und Aussterbestrudel

Manche Arten sind aufgrund einer einzigen Ursache gefährdet. Häu g wirken jedoch, wie im Fall des weiter vorne diskutierten Heidehuhns, mehrere Faktoren zusammen, unter Umständen wirken diese auch nacheinander ein. Darunter können beispielsweise die bereits beschriebenen genetischen E ekte sein, wenngleich bislang kein eindeutiges Beispiel für ein Aussterben aufgrund von genetischen Problemen bekannt geworden ist. Andererseits könnte es durchaus sein, dass bei einigen schwindenden Populationen in den letzten Zügen eine Inzuchtdepression au rat, aber nicht bemerkt wurde (Caughley 1994). Es ist denkbar, dass eine Population durch einen oder mehrere der oben beschriebenen Prozesse bereits auf eine sehr geringe Größe reduziert wurde. Das könnte dann dazu geführt haben, dass es vermehrt zu Paarungen zwischen verwandten Individuen kam und nachteilige rezessive Allele bei den Nachkommen exprimiert wurden – mit der Folge, dass diese eine geringe Überlebenswahrscheinlichkeit und Fruchtbarkeit aufwiesen, sodass die Population noch weiter zurückging. Man spricht in einem solchen Fall von einem **Aussterbestrudel** oder einer **Aussterbespirale** (engl. *extinction vortex*; Abb. 13.17a).

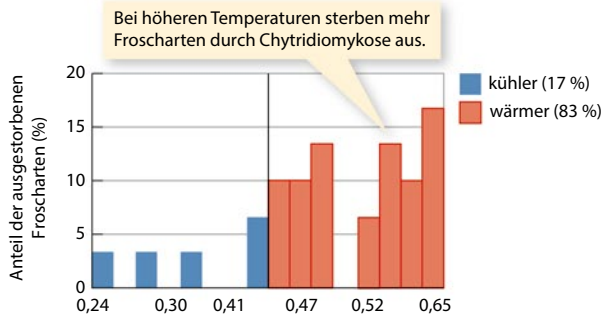
In einen solchen Aussterbestrudel ist o enbar die rückläu ge Population eines Küstenvogels in Schweden, des Kleinen Alpenstrandläufers (*Calidris alpina schinzii*), geraten. Während des Untersuchungszeitraums von 1993–2004 ging die Population kontinuierlich zurück (Abb. 13.17b). Zuvor hatte der Habitatverlust diese Unterart in Gefahr gebracht und die Populationen schrumpfen lassen, aber zu diesem Zeitpunkt hatte man den Habitatverlust unterbunden, sodass er nicht als Ursache für den Rückgang infrage kam. Es gibt aber eindeutige Belege dafür, dass sich zunehmend nahe verwandte Individuen miteinander verpaarten (Abb. 13.17c) und dass die verringerte



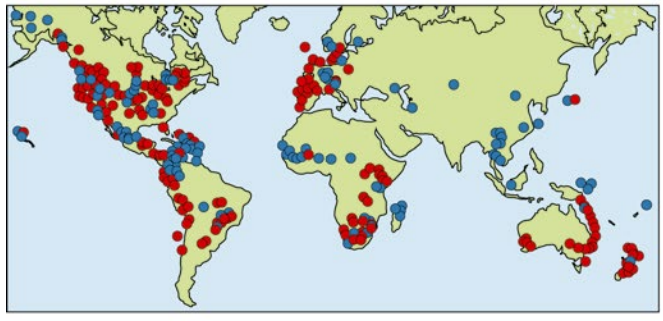
a



b



c



d Chytridiomykose ● nachgewiesenes Auftreten ● nicht nachgewiesenes Auftreten

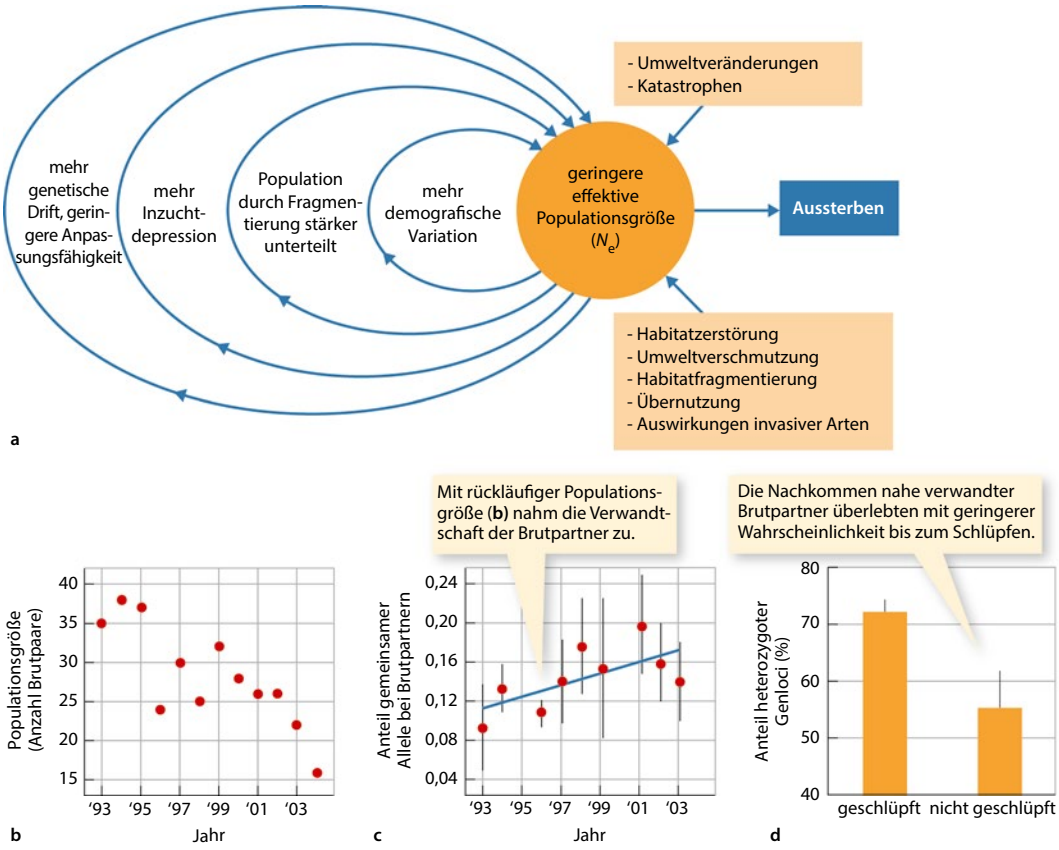


Abb. 13.17 Der Aussterbestrudel. **a** Ein Aussterbestrudel führt nach und nach zu immer kleiner werdenden Populationen und schließlich unvermeidlich zum Aussterben. **b** Die rückläufige Populationsgröße des Kleinen Alpenstrandläufers (*Calidris alpina schinzii*) in Südwestschweden zwischen 1993 und 2004. **c** Die zunehmende genetische Ähnlichkeit zwischen Brutpartnern des Kleinen Alpenstrandläufers im gleichen Zeitraum, gemessen anhand des Anteils an Allelen, die bei beiden Partnern vorhanden waren (die Balken geben Standardfehler wieder, $p < 0{,}05$). **d** Der Prozentsatz heterozygoter Genloci bei geschlüpften oder nicht geschlüpften Küken des Kleinen Alpenstrandläufers (Balken sind SE) (**a** aus Primack 1993, **b**–**d** nach Blomqvist et al. 2010)

Heterozygotie als unvermeidliche Folge von Inzucht dazu führte, dass keine jungen Alpenstrandläufer schlüp en (Abb. 13.17d). Obwohl spezielle Maßnahmen ergriffen wurden, um den Bruterfolg zu erhöhen – so schützte man die Nester beispielsweise vor dem Zertrampeln durch Vieh –, ging die Population weiterhin zurück. Vermutlich hat der frühere Habitatverlust die Alpenstrandläufer in den Aussterbestrudel gestürzt, aus dem sie nun aufgrund der Inzucht nur schwer wieder entkommen können.

Abb. 13.16 Zusammenhang zwischen dem Aussterben von Amphibien und der Pilzerkrankung Chytridiomykose. **a** Karte von Mittelamerika, in der die Orte mit nachweislich starkem Rückgang der Amphibienpopulationen eingezeichnet sind. Die Linien zeigen die ungefähre Front der Rückgangswelle bei ihrer Ausbreitung nach Südosten. **b** Zwischen 1998 und 2005 in El Copé (s. Karte in [**a**]) bei Tag und bei Nacht gesammelte und untersuchte Frösche. Statistische Auswertungen deuten auf eine signifikante Verschiebung der Korrelation ($p < 0{,}001$) am 4. September 2004 hin. **c** Der prozentuale Anteil an Arten von Stummelfuß- oder Harlekinfröschen (*Atelopus* sp.), die in Costa Rica bei verschiedenen Abweichungen der tropischen Lufttemperaturen vom Mittel der Jahre 1950–1979 ausstarben. **d** Die gegenwärtige globale Verbreitung der Chytridiomykose (**a** und **b** nach Lips et al. 2006, **c** nach Pounds et al. 2006, **d** nach Fisher et al. 2009)

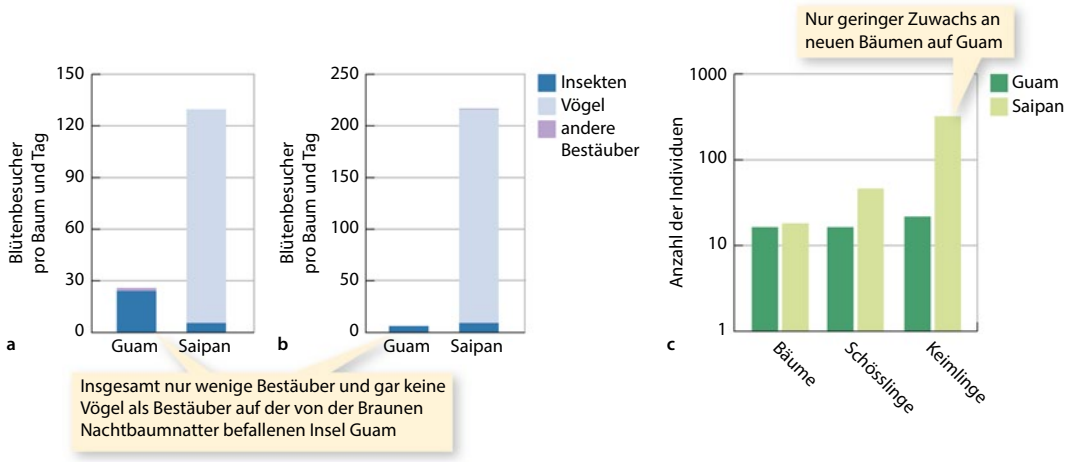


Abb. 13.18 **a** Durchschnittliche Zahl der Blütenbesuche durch Bestäuber pro Tag und Baum für *Bruguiera gymnorrhiza* – ein Mangrovebaum, der von Insekten, Vögeln und anderen Bestäubern besucht wird – auf den benachbarten Inseln Guam und Saipan. **b** Entsprechende Ergebnisse für den Indischen Korallenbaum (*Erythrina variegata*), ein Waldbaum. **c** Ausgewachsene Bäume, Schösslinge und Keimlinge von *B. gymnorrhiza* in Untersuchungsgebieten auf Guam und Saipan (nach Mortensen et al. 2008)

Aussterbeketten?

Bisher haben wir einzelne Arten für sich alleine betrachtet und so behandelt, als seien sie weitgehend unabhängige Einheiten. Für die Erhaltung der Biodiversität ist jedoch eine umfassendere Perspektive erforderlich. Dazu müssen wir auf unsere Erkenntnisse über ganze Lebensgemeinscha en und Ökosysteme zurückgreifen. So lässt sich beispielsweise aus Untersuchungen von Nahrungsnetzen und Schlüsselarten (▶ Abschn. 9.4) ableiten, dass das Aussterben einer bestimmten Art unweigerlich das Aussterben weiterer Spezies nach sich ziehen wird, sodass diese Art daher besonderer Aufmerksamkeit bedarf. Man spricht in diesem Fall von **Folgeaussterben** oder **Aussterbeketten** (engl. *extinction chains*). Anschauliche Beispiele hierfür liefert die Insel Guam im Pazi k.

Hier sind Flughunde der Gattung *Pteropus* – das sind große, fruchtfressende Fledertiere, die auf vielen Inseln im Südpazi k vorkommen – für Hunderte von einheimischen P anzenarten die wichtigsten, bisweilen sogar die einzigen Bestäuber und Samenverbreiter. Viele dieser P anzen sind von erheblicher wirtscha licher Bedeutung und liefern Arzneisto e, Fasern, Farbsto e, hochwertiges Holz und Nahrungsmittel. Die Flughunde fallen sehr leicht Jägern zum Opfer, vielerorts sind ihre Bestände besorgniserregend dezimiert worden (Cox et al. 1991). Die beiden auf Guam heimischen Flughundarten sind bereits nahezu oder schon ganz ausgerottet. Inzwischen machen sich bei den P anzen schon eine verringerte Fruchtbildung und Samenausbreitung bemerkbar. Wie bereits erwähnt, kommt auf Guam mittlerweile zudem die eingeschleppte Braune Nachtbaumnatter (*Boiga irregularis*) vor (s. Abb. 13.13). Auch diese Schlange könnte zum Rückgang der Flughunde beigetragen haben. Am verheerendsten hat sie sich jedoch auf heimische Vogelarten ausgewirkt. Viele dieser Vogelarten sind ebenfalls wichtige Bestäuber, und auch hier ist schon ein Dominoe ekt von der Schlange über die blütenbesuchenden Vögel zu den P anzen erkennbar.

Bei einem Vergleich mit der nahegelegenen, aber weitgehend schlangenfreien Insel Saipan für zwei bedeutende Baumarten kamen zwei Dinge ans Licht: Erstens wurden die Blüten dieser Bäume auf Guam überhaupt nicht mehr von Vögeln besucht und auch insgesamt waren die Besuche von Bestäubern signi kant zurückgegangen (Abb. 13.18a, b). Und zweitens blieb auch der jährliche Zuwachs (engl. *recruitment*) an neuen Bäumen, also von Keimlingen und Schösslingen, aus (Abb. 13.18c). Bei den untersuchten Baumarten handelt es sich lediglich um Beispiele für Baumspezies, die auf Guam überwiegend von Vögeln bestäubt werden. Sofern nicht schleunigst

entsprechende Maßnahmen zur Erhaltung dieser P anzen ergri en werden, könnte sich der verringerte Zuwachs für die Zukun als fatal herausstellen.

13.4 Naturschutz in der Praxis

Zu Beginn dieses Kapitels haben wir darauf hingewiesen, dass Maßnahmen im Naturschutz grob in zwei Kategorien eingeteilt werden können – in Schutzmaßnahmen zur Erhaltung eines Zustands und in Renaturierungsmaßnahmen, um einen ehemaligen Zustand wiederherzustellen – und dass die wichtigste Entscheidung häu g darin besteht, an welcher Stelle und auf welche Weise diese Maßnahmen erfolgen sollten – etwa das Einzäunen eines Gebiets, P ege- oder Renaturierungsmaßnahmen. Nun wollen wir uns näher mit solchen Aktivitäten und der Entscheidung befassen, wo und wann diese zu ergreifen sind. Die breite Masse der Ökologen hat sich in Fragen des Naturschutzes nicht unbedingt auf grundlegende ökologische Prinzipien gestützt. Einige wenige besonders weitsichtige Ökologen haben auf diesem Gebiet für andere den Weg gebahnt. Einblicke in das Leben und Werk eines dieser Ökologen nden sich in ▶ Exkurs 13.3.

Populationsgefährdungsanalysen

Für die Population einer seltenen Art stellt sich zwangsläu g die Frage: Wie stark ist diese tatsächlich gefährdet? Das heißt: Wie groß ist die Wahrscheinlichkeit, dass diese Art innerhalb eines bestimmten Zeitraums aussterben wird, wenn man die Umweltbedingungen, unter denen sie lebt, und ihre besonderen Eigenscha en berücksichtigt? Wie groß muss ihre Population sein, damit das Aussterberisiko auf ein akzeptables Niveau sinkt? Diese Fragen lassen sich recht einfach beantworten, indem man die Größe der **kleinsten überlebensfähigen Population** (engl. *minimum viable population*, MVP) ermittelt. Wie diese MVP de niert wird, obliegt der individuellen Beurteilung, man könnte jedoch beispielsweise festlegen, dass die kleinste überlebensfähige Population mit mindestens 95 %iger Wahrscheinlichkeit die nächsten 100 Jahre überleben wird. Darau in kann man dann Datensätze wie die für die Dickhornschafe (*Ovis canadensis*) in Abb. 13.8b dargestellten analysieren und erhält so einen annähernden Schätzwert für die MVP.

Sämtliche Dickhornschafpopulationen mit weniger als 50 Individuen starben innerhalb von 50 Jahren aus, während nur 50 % der Populationen mit 51–100 Schafen länger als 50 Jahre überlebten. Damit ist klar, dass die kleinste überlebensfähige Population hier mehr als 100 Individuen umfassen muss. Tatsächlich zeigte sich für diese Schafe, dass solche Populationen den gesamten Untersuchungszeitraum von 70 Jahren zu nahezu 100 % überlebten. Allerdings ist der Wert solcher Studien für den Artenschutz begrenzt, weil sie auf Daten beruhen, die über einen langen Zeitraum erhoben wurden und damit in der Regel Arten betre en, die gar nicht gefährdet sind.

Eine alternative, spezi schere Möglichkeit, die Überlebensfähigkeit von Populationen zu beurteilen, bieten Simulationsmodelle, sogenannte **Populationsgefährdungsanalysen** (engl. *population viability analyses*, PVA). Üblicherweise werden dazu zu Beginn die Überlebens- und Reproduktionsraten in Populationen einer bestimmten Altersstruktur ermittelt (▶ Kap. 5). Anhand von zufälligen Variationen dieser Parameter und der Umweltkapazität K (engl. *carrying capacity*) lassen sich dann die Auswirkungen sich verändernder Umweltfaktoren einschließlich von Katastrophen bestimmter Häu gkeit und Intensität simulieren. Dann lässt man das Programm viele Male hintereinander neu berechnen und gelangt aufgrund der eingebauten Zufallselemente jedes Mal zu einem etwas anderen Verlauf der Populationsentwicklung. Auf diese Weise erhält man für jede Kombination der Modellparameter als Ergebnis Einschätzungen der jährlichen Populationsgrößen und der Aussterbewahrscheinlichkeit – also des Anteils an simulierten Populationen, die aussterben – während des im Modell simulierten Zeitraums.

Erkennen besonders gefährdeter Populationen – Koalas

Sehen wir uns dazu ein Beispiel an. Koalas (*Phascolarctos cinereus*) gelten in Australien als potenziell gefährdet, wobei Populationen aus verschiedenen Teilen des Landes recht unterschiedlich einzustufen sind, von nicht gefährdet über gefährdet bis hin zu

Exkurs 13.3 Historische Meilensteine

Tony Bradshaw: Evolutionsbiologe und Restaurationsökologe

Von Alastair Fitter, *The Guardian* vom 11. September 2008[1]

Im Jahr 2006 veröffentlichte die Environment Agency [britische Umweltagentur] eine Abstimmung zu den 100 bedeutendsten „Helden der Ökologie" aller Zeiten. Gleich nach Charles Darwin tauchte der Name von Tony Bradshaw auf, ein Pionier der Restaurationsökologie, der im Alter von 82 Jahren gestorben war. Eine verblüffend passende Nebeneinanderstellung, denn Tony hatte sich einen Namen als Evolutionsbiologe gemacht. Seine Arbeit über die Evolution von Toleranzen gegenüber Schwermetallen bei Pflanzen auf kontaminierten Böden ist nach wie vor eines der eindeutigsten und besten Beispiele für Evolution in Aktion und hätte sicher Darwins Zustimmung gefunden.
Tony stellte seine Wissenschaftlerkollegen insofern in den Schatten, als er die Ergebnisse der brillanten Grundlagenforschungen anwendete, um Flächen zu renaturieren, also die natürliche Vegetation sowie funktionierende Ökosysteme wiederherzustellen. Dies tat er zunächst auf ehemaligen Bergbauflächen in Wales, später auch in seiner Wahlheimat Liverpool und sogar weltweit. Inzwischen mag seine Fähigkeit, geschmeidig zwischen Grundlagenforschung und angewandter Wissenschaft zu wechseln, stärker verbreitet sein, aber in den 1960er- und 1970er-Jahren war dies eher ungewöhnlich und wurde teilweise sogar mit Verachtung gestraft.
Tony wurde als Sohn eines Architekten in Kew in der Grafschaft Surrey [in Südengland] geboren und interessierte sich schon von Kind auf für Pflanzen. Im Alter von 13 Jahren ließ er sich zu Beginn des Zweiten Weltkriegs von der Kampagne *Dig for victory* anstecken. Er wandelte den gesamten Vorgarten des elterlichen Hauses trotz des schweren Lehmbodens in einen Gemüsegarten um und pflegte ihn. Vielleicht erweckte diese Erfahrung sein lebenslanges Interesse daran, an unwirtlichen Orten Böden zu verbessern. Nach seinem Abschluss in Botanik am Jesus College in Cambridge im Jahr 1947 wechselte er an das University College of Wales, zunächst als Forschungsstudent in Aberysthwyth, später als Dozent in Bangor. Seine Forschungen zur Schwermetalltoleranz waren einzigartig. Er zeigte, wie die natürliche Selektion dazu in der Lage ist, bei Gräsern im Freiland rasche evolutionäre Veränderungen zu bewirken, selbst wenn die Populationen nur kurze Distanzen voneinander entfernt waren.
Das wurde nach der zu jener Zeit verbreiteten Sichtweise als unmöglich angesehen, weil man davon ausging, dass Genfluss zwischen den Populationen die disruptiven Effekte der Selektion zunichtemachen würde. Folglich konnten sich ohne Weiteres lokal angepasste Varietäten entwickeln.
Tony erkannte schnell das Potenzial seiner Entdeckung für die Wiederherstellung von kontaminierten Böden. 1968 übernahm er den Lehrstuhl für Botanik an der Universität Liverpool. Rasch nahm die Zahl der degradierten Lebensräume, mit denen sich sein Labor befasste, zu. Unter seine Aufsicht fielen beispielsweise Abraumhalden aus dem Steinkohle-, Schiefer- und Kaolinbergbau, Kalksteinbrüche, Schwermetallrückstände sowie die kahlen Ufer von Wasserreservoiren und verfallene Siedlungen.
Das Entscheidende an seiner Arbeit war, dass er an diesen geschädigten Standorten Böden schuf, ohne dafür unter hohen Kosten (und unter großen Schäden



Tony Bradshaw (© Trinity Mirror Publishing Limited)

1 Der Text entstammt einem Nachruf für Tony Bradshaw, ergänzt durch einige Anmerkungen als Hinweise für eine internationale Leserschaft.

am Herkunftsort) Mutterboden herbeizutransportieren, was damals gang und gäbe war. Das hatte zur Folge, dass große Flächen wieder in einen gesunden Zustand überführt werden konnten, weil die Kosten für diese Wiederherstellung so gering ausfielen.
1982 wurde er zum Fellow of the Royal Society gewählt und es folgten weitere Auszeichnungen, darunter der Vorsitz der British Ethological Society, zu deren Ehrenmitglied er 1988 ernannt wurde. Tony engagierte sich in vielen Umweltorganisationen, darunter auch der erste Groundwork Trust in St. Helens, Merseyside, im Jahr 1981, als Partnerschaft zwischen der damaligen Countryside Commission und lokalen Behörden. Ziel war es, in Zusammenarbeit mit den Gemeinden die Umwelt zu verändern und auf diese Weise auch die soziale und ökonomische Situation der Bevölkerung zu verbessern.
Das Modell war so erfolgreich, dass es inzwischen mehr als 50 Groundwork Trusts in Großbritannien gibt. Diese konzentrieren sich auf Gemeinden, in denen ein Verfall der Umwelt Hand in Hand geht mit sozialen und wirtschaftlichen Problemen. Mittlerweile hat das Modell weltweit Nachahmer gefunden. In Großbritannien ist durch diese Bewegung der Land Restoration Trust entstanden.
Tony veröffentlichte mehr als 250 Publikationen, nicht nur in den gängigen Wissenschaftszeitschriften. Sein zusammen mit Mike Chadwick verfasstes Buch *The restoration of land* (1980) gilt als Standardwerk zu diesem Thema, eine gelungene Mischung aus Wissenschaft und Praxis.
Im Jahr 1955 heiratete Tony Betty Alliston, aus der Ehe gingen die drei Töchter Jane, Penny und Sarah hervor. Als Betty im Jahr 2000 starb, blieb Tony in Liverpool, stellte der Stadt weiterhin sein Wissen und seine Erfahrung zur Verfügung und half mit, den ältesten öffentlichen Park der Stadt, den St. James Garden, umzuwandeln. Kurz vor seinem Tod wurde er zum ersten Ehrenbürger Liverpools ernannt.

ausgestorben. Mithilfe des weit verbreiteten PVA-Programms VORTEX (Lacy 1993) erstellten Penn et al. (2000) ein Modell für zwei Koalapopulationen in Queensland, von denen die eine (Oakey) als rückläu g galt, die andere (Springsure) als ungefährdet. Weibliche Koalas erreichen mit zwei Jahren die Geschlechtsreife, männliche mit drei Jahren. Alle weiteren demogra schen Parameter waren durch intensive Erforschung der beiden Populationen bekannt und sind in ◘ Tab. 13.2 zusammengestellt. Für die Population von Oakey begann die Berechnung ab 1971, für die von Springsure ab 1976, da ab diesen Zeitpunkten die ersten Daten zur Populationsdichte verfügbar waren.

Wie zu erkennen ist, ging die Oakey-Population im Modell tatsächlich zurück, während die Springsure-Population stabil blieb (◘ Abb. 13.19). Für den Modellzeitraum lag die Aussterbewahrscheinlichkeit für die Oakey-Population bei 0,380 – das heißt, in 380 von 1000 Simulationsdurchläufen starb die Population aus –, für die Springsure-Population betrug sie lediglich 0,063. Potenzielle Schutzmaßnahmen sollten also eindeutig vor allem auf die Population von Oakey ausgerichtet sein.

Normalerweise sind Naturschutzbiologen, die sich mit vom Aussterben bedrohten Arten befassen, kaum einmal in der luxuriösen Lage, die Genauigkeit ihrer Vorhersagen anhand von Daten aus echten Population überprüfen zu können. Dagegen konnten Penn et al. (2000) die Vorhersagen ihrer Populationsgefährdungsanalyse mit der Entwicklung echter Populationen vergleichen, weil diese Koalapopulationen schon seit den 1970er-Jahren kontinuierlich überwacht worden waren (◘ Abb. 13.19). Die vom Modell vorhergesagten Populationsentwicklungen kamen den tatsächlich beobachteten Trends sehr nahe, speziell für die Population von Oakey. Dies erhöht natürlich das Vertrauen hinsichtlich der Verlässlichkeit der Vorhersagen solcher Modelle.

Ähnliche Modelle beruhen auf einer Matrix zur Populationsentwicklung (Leslie-Matrix; engl. *population trajection matrix*). Diese erweist sich insofern als besonders nützlich, weil sie berücksichtigt, dass es in den meisten Lebenszyklen eine Abfolge verschiedener Altersklassen gibt mit jeweils unterschiedlichen Reproduktions- und Überlebensraten. Dieses Modell wurde beispielsweise auf die Königslichtnelke (*Silene regia*) angewandt, eine langlebige Prärie staude, deren Verbreitungsgebiet dramatisch geschrump ist. Menges und Dolan (1998) sammelten über einen Zeitraum von bis zu sieben Jahren demogra sche Daten von 16 Populationen im Mittleren Westen der Vereinigten Staaten. Die Gesamtzahl adulter P anzen der Populationen, die jeweils unterschiedlichen P egemaßnahmen erfuhren, lag zwischen 45 und 1302 Individuen. ◘ Tabelle 13.3 zeigt

Tab. 13.2 Daten, die als Grundlage für Simulationen der beiden Koalapopulationen von Oakey (rückläufig) und Springsure (nicht gefährdet) mithilfe des PVA-Programms VORTEX dienten. Werte in Klammern sind Standardabweichungen aufgrund von Umweltschwankungen. Für das Modell werden aus der gesamten Datenspanne nach dem Zufallsprinzip einzelne Werte ausgewählt. Das Auftreten von Katastrophen wird mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit angenommen. In den Jahren, in denen das Modell eine Katastrophe einberechnet, sind Reproduktions- und Überlebensrate um den angegebenen Faktor verringert (z.B. ist die Fortpflanzung in Jahren mit einer Katastrophe um 55 % gegenüber dem sonstigen Wert vermindert)

Variable	Oakey	Springsure
maximales Alter	12	12
Geschlechterverhältnis (Anteil an Männchen)	0,575	0,533
Weibchen ohne Nachkommen (%)	57,00 (±17,85)	31,00 (±15,61)
Weibchen mit einem Nachkommen (%)	43,00 (±17,85)	69,00 (±15,61)
Mortalität der Weibchen im 1. Lebensjahr	32,50 (±3,25)	30,00 (±3,00)
Mortalität der Weibchen im 2. Lebensjahr	17,27 (±1,73)	15,94 (±1,59)
Mortalität geschlechtsreifer Weibchen	9,17 (±0,92)	8,47 (±0,85)
Mortalität der Männchen im 1. Lebensjahr	20,00 (±2,00)	20,00 (±2,00)
Mortalität der Männchen im 2. Lebensjahr	22,96 (±2,30)	22,96 (±2,30)
Mortalität der Männchen im 3. Lebensjahr	22,96 (±2,30)	22,96 (±2,30)
Mortalität geschlechtsreifer Männchen	26,36 (±2,64)	26,36 (±2,64)
Wahrscheinlichkeit einer Katastrophe	0,05	0,05
Multiplikationsfaktor für die Reproduktion bei einer Katastrophe	0,55	0,55
Multiplikationsfaktor für das Überleben bei einer Katastrophe	0,63	0,63
Anteil der Männchen unter den sich fortpflanzenden Tieren (%)	50	50
Populationsgröße zu Beginn	46	20
Umweltkapazität *K*	70 (±7)	60 (±6)

beispielha eine Matrix zur Populationsentwicklung für eine der Populationen von *S. regia*. Solche Matrizes wurden jedes Jahr für jede der Populationen erstellt. Danach erfolgten für jede Matrix zahlreiche Simulationsdurchläufe über jeweils 1000 Jahre, um die Aussterbewahrscheinlichkeit und die zu erwartende Populationswachstumsrate zu ermitteln (ein Wert größer 1 bedeutet Populationszuwachs, ein Wert kleiner 1 einen Populationsrückgang und ein Wert von 1 eine unveränderte Populationsgröße).

Abbildung 13.20 zeigt die mittlere Populationswachstumsrate für die 16 Populationen, gruppiert nach den jeweils erfolgenden P egemaßnahmen, und zwar sowohl für Jahre, in denen es zu einem Zuwachs an Keimlingen kam, als auch für Jahre, in denen keine Samen keimten. An allen Standorten mit Wachstumsraten von mehr als 1,35 bei erfolgreicher Keimung wurden Pflegemaßnahmen wie Abbrennen und bisweilen zusätzlich eine Mahd durchgeführt. Für keine dieser Populationen wurde für den Modellzeitraum ein Aussterben vorhergesagt. Populationen an Standorten, an denen keine Pflegemaßnahmen durchgeführt wurden oder diese kein Abbrennen beinhalteten, wiesen geringere Wachstumsraten auf. Mit Ausnahme von zwei Populationen wurde für sie eine Aussterbewahrscheinlichkeit von 0,10–1,00 über einen Zeitraum von 1000 Jahren vorhergesagt. Welche P egemaßnahmen in diesem Fall zu empfehlen sind, ist klar: regelmäßiges Abbrennen, um den Samen die Möglichkeit zu geben auszukeimen. Niedrige Keimungsraten können auf Nagetiere oder Ameisen zurückzuführen sein, welche die Früchte der P anzen fressen, oder auf Konkurrenz um Licht durch

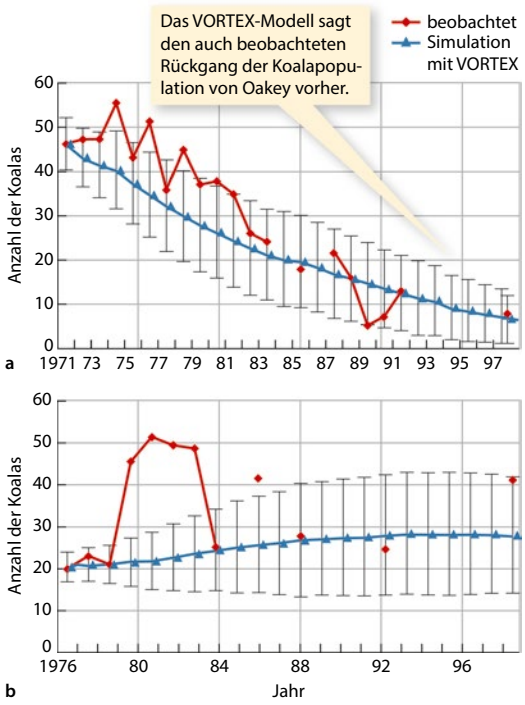


Abb. 13.19 Ein Vergleich von tatsächlich beobachteten (rote Rauten) und vorhergesagten (blaue Dreiecke, ±1 SE) Trends der Populationsentwicklung von Koalas (*Phascolarctos cinereus*), beruhend auf 1000 Rechendurchläufen des PVA-Programms VORTEX für die Populationen von Oakey (**a**) und Springsure (**b**). Der tatsächliche Bestand wurde nicht jedes Jahr erhoben (nach Penn et al. 2000)

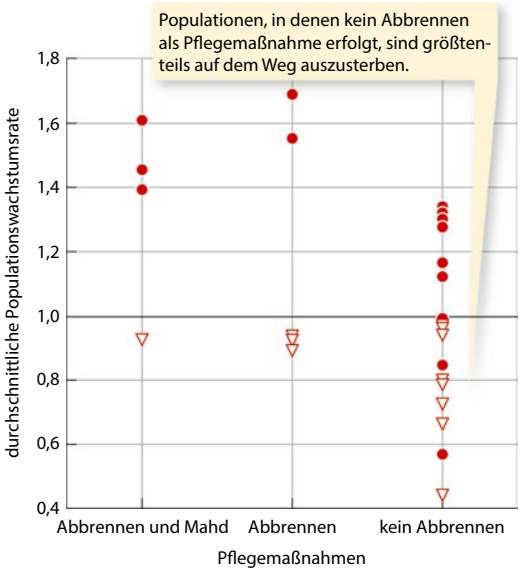


Abb. 13.20 Mittlere Populationswachstumsrate für Populationen der Königslichtnelke (*Silene regia*) abhängig von durchgeführten Pflegemaßnahmen, für Jahre mit (Kreise) und ohne (Dreiecke) Keimung der Samen. An Standorten, an denen kein Abbrennen erfolgte, bestanden die Pflegemaßnahmen aus einer Mahd, dem Einsatz von Herbiziden oder es fanden keine Pflegemaßnahmen statt. Alle Standorte oberhalb der durchgezogenen Linie haben einen Wert größer 1, das heißt, diese Populationen haben die Kapazität, weiter anzuwachsen. Die Populationen unterhalb der Linie sind auf dem Weg auszusterben (nach Menges und Dolan 1998)

andere Pflanzen. Durch Abbrennen wird wahrscheinlich eine dieser beiden negativen Auswirkungen eingedämmt, vielleicht sogar beide.

Schutzgebiete

Speziell auf einzelne Arten zugeschnittene Schutzprogramme zu entwerfen, stellt vermutlich die beste Möglichkeit dar, um Arten zu helfen, die in großen Schwierigkeiten sind oder besondere Bedeutung haben – zum Beispiel Schlüsselarten (► Abschn. 9.4), evolutionär einzigartige Spezies oder charismatische Großtierarten, deren Schutz sich der Öffentlichkeit gut „verkaufen“ lässt. Allerdings ist es unmöglich, sich gleichzeitig um sämtliche gefährdeten Arten zu kümmern. Dafür reichen die für den Artenschutz zur Verfügung stehenden Gelder einfach nicht aus. Die größtmögliche Biodiversität können wir allerdings vermutlich bewahren, indem wir Schutzgebiete ausweisen und dadurch ganze Lebensgemeinschaften unter Schutz stellen. Im Laufe des 20. Jahrhunderts haben die verschiedenen Formen von Reservaten – Nationalparks, Naturschutzgebiete usw. – sowohl zahlenmäßig als auch an Fläche deutlich zugenommen. Gegenwärtig stehen ungefähr 13 % der Landfläche der Erde unter Schutz sowie rund 1 % der Fläche der Meere (Mora und Sale 2011).

Ein **Schutzgebiet** (engl. *proteced area*) ist laut De nition der International Union for the Conservation of Nature (IUCN 2008) „ein eindeutig de - nierter geografischer Raum, der durch rechtliche oder andere e ektive Mittel als solches anerkannt ist, entsprechenden Managementmaßnahmen unterliegt und dazu dienen soll, die Natur und die mit ihr verbundenen Ökosystemdienstleistungen und

Tab. 13.3 Beispiel für eine Matrix zur Populationsentwicklung (erstellt mithilfe des Simulationsprogramms RAMAS-STAGE) für eine bestimmte Population der Königslichtnelke (*Silene regia*) für den Zeitraum von 1990–1991 unter der Annahme einer erfolgreichen Keimung der Samen. Die Zahlen geben jeweils an, welcher Anteil von dem Stadium in der linken Spalte in eines der Stadien in der oberen Zeile übergeht. Zahlen in Fettdruck besagen, wie viele Pflanzen im gleichen Stadium verblieben sind. Die Bezeichnung „am Leben, keine weiteren Angaben" steht für Individuen, für die keine Angaben zur Größe oder zum Blühzustand vorlagen, in der Regel aufgrund von Herbivorie oder Mahd. Die Zahlen in der zweiten Zeile beziehen sich auf Keimlinge, die aus Samen blühender Pflanzen hervorgegangen sind. Die vorhergesagte Wachstumsrate für diese Population liegt bei 1,67. Dieser Standort wird durch regelmäßiges Abbrennen gepflegt

	Keimlinge	vegetativ	klein, blühend	mittelgroß, blühend	groß, blühend	am Leben, keine weiteren Angaben
Keimlinge	–	–	5,32	12,74	30,88	–
vegetativ	0,308	**0,1110**	0	0	0	0
klein, blühend	0	0,566	**0,506**	0,137	0,167	0,367
mittelgroß, blühend	0	0,111	0,210	**0,608**	0,167	0,300
groß, blühend	0	0	0,012	0,039	**0,667**	0,167
am Leben, keine weiteren Angaben	0	0,222	0,198	0,196	0	**0,133**

kulturellen Werte auf lange Sicht zu schützen und zu erhalten". Um deutlicher zu machen, was damit im Einzelnen gemeint ist, hat die IUCN darüber hinaus verschiedene Kategorien von Schutzgebieten näher de niert, einen Überblick dazu gibt ▶ Exkurs 13.4.

Die Problematik widersprüchlicher Anforderungen

Natürlich können Gebiete geschützt werden, ohne dass sie in die o zielle Kategorisierung der IUCN passen, aber wie sich bei der Betrachtung der Kategorien in ▶ Exkurs 13.4 zeigt, müssen bei jeder Form von Schutzgebiet verschiedene Kriterien erfüllt sein, die häu g zueinander in Widerspruch stehen. Diese Kriterien sind bei den verschiedenen Schutzgebietsformen unterschiedlich gegeneinander abzuwägen. Besonders beachtenswert sind dabei folgende Kriterien: der Schutz an sich, der Zugang durch den Menschen zu Bildungs- oder Erholungszwecken, die Möglichkeit, dass der Mensch natürliche Ressourcen aus dem Gebiet nutzen kann, sei es direkt für die Ernährung oder allgemeiner für den Lebensunterhalt und das Wohlergehen.

Die Entscheidung, wie sich diese Problematik der widersprüchlichen Anforderungen am besten lösen lässt, gehört selbst zu den wichtigsten Fragen im Naturschutz. Das zeigt ein Beispiel aus England: Hier sollten einerseits Schmetterlinge unter Schutz gestellt werden, andererseits wollten Landwirte auf den gleichen Flächen Nahrungsmittel anbauen. Nahrungsmittel können auf konventionelle Weise angebaut werden, also unter Einsatz von Pestiziden und Kunstdünger, oder biologisch ohne diese Zusätze. Bei biologischem Anbau fallen die Erträge in der Regel geringer aus – allerdings nicht so viel geringer, wie bisweilen vermutet (▶ Abschn. 14.4) –, sodass größere Flächen erforderlich sind, um den gleichen Ertrag zu erzielen. Biologische Anbau ächen eignen sich besser als Lebensraum für Schmetterlinge, sind aber natürlich nicht so gut für deren Erhaltung wie Naturschutzgebiete (Abb. 13.21a).

Damit stand man vor der Wahl: entweder die vorhandenen Flächen zum beiderseitigen Nutzen zu bewirtschaften – also Nahrungsmittel biologisch anzubauen und auf denselben Flächen auch die Schmetterlinge zu erhalten – oder beides voneinander zu trennen – also auf manchen Flächen intensiven Anbau zur Nahrungsmittelproduktion zu betreiben und dafür andere Flächen als Schutzgebiete auszuweisen und auf diese Weise gänzlich zu bewahren. Wie die richtige Entscheidung aussieht, hängt nicht nur vom relativen Wert verschiedener Landnutzungsformen für den Naturschutz ab, wie

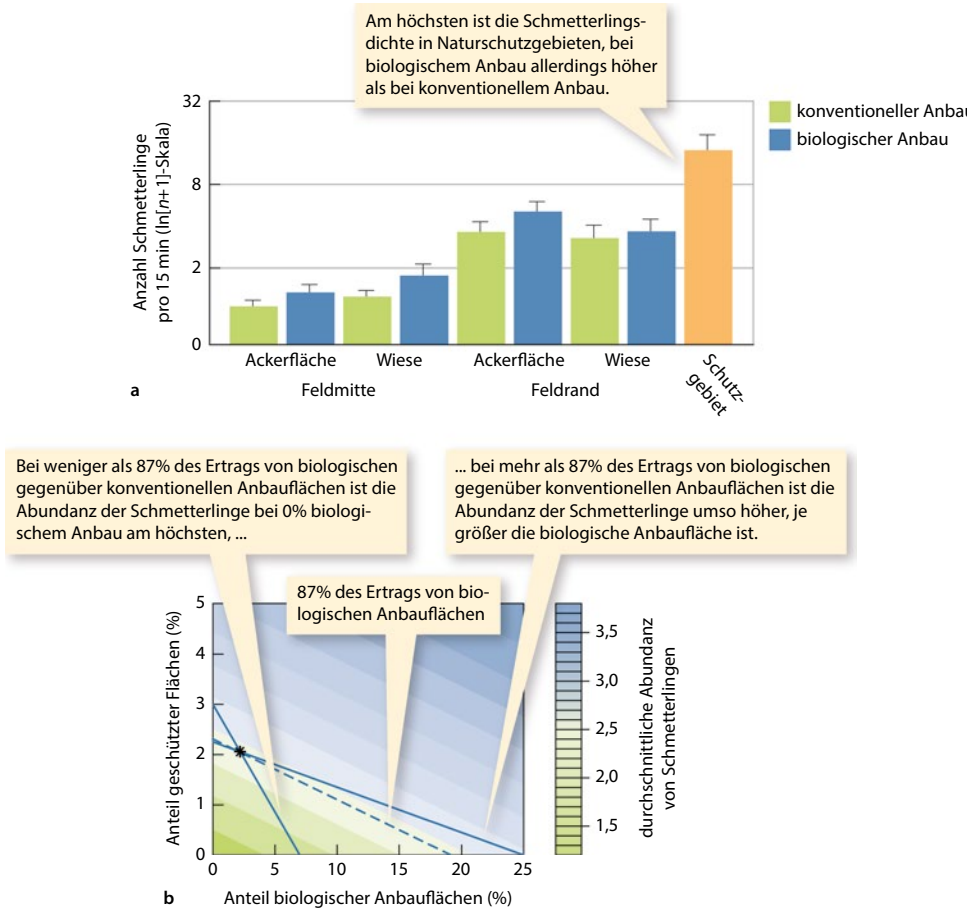
Exkurs 13.4 Aktueller ÖKOnflikt

Kategorien von Schutzgebieten laut IUCN-Definition

Die IUCN – im Deutschen auch als Weltnaturschutzunion bekannt – hat durch eine ihrer Kommissionen, die World Commission on Protected Areas, eine Klassifizierung der verschiedenen Formen von Schutzgebieten vorgenommen, die im Folgenden zusammengefasst ist. Bei den ersten beiden Kategorien handelt es sich um sogenannte Totalreservate, die weitestgehend vor menschlichen Eingriffen geschützt sind (www.iucn.org/theme/protected-areas/about/categories).

- **Strenge Naturreservate** (engl. *strict nature reserves*; Kategorie Ia) sind „streng geschützte Gebiete zur Erhaltung der Biodiversität und gegebenenfalls auch geologischer oder geomorphologischer Besonderheiten, in denen Besuche, Nutzung und Eingriffe durch den Menschen streng überwacht und eingeschränkt sind, um einen umfassenden Schutz der unbeeinflussten Natur zu gewährleisten". Im Allgemeinen sind hier nur wissenschaftliche Feldforschungen erlaubt.
- **Wildnisgebiete** (engl. *wilderness areas*; Kategorie Ib) sind „große, mehr oder weniger naturbelassene Gebiete ohne dauerhafte anthropogene Beeinflussung oder nennenswerte Besiedlung, deren natürlicher Charakter durch Schutz- und Managementmaßnahmen bewahrt bleiben soll".
- **Nationalparks** (engl. *national parks*; Kategorie II) ähneln den Wildnisgebieten, berücksichtigen allerdings zusätzlich Belange des Menschen, denn sie sollen „umweltverträglich und in Einklang mit der örtlichen Bevölkerung als Orte für das Seelenwohl, für wissenschaftliche Forschung und Bildung, zu Erholungszwecken und zur Besichtigung dienen".
- **Naturdenkmäler** oder **flächenhafte Naturdenkmäler** (engl. *natural monuments or features*; Kategorie III) sind ebenfalls „stärker besucherorientiert und meist recht klein und sollen besondere Naturerscheinungen schützen, etwa eine bestimmte Landschaftsform, einen Tiefseeberg, eine unterseeische Grotte, geologische Besonderheiten wie eine Höhle, oder auch lebendige Formen wie ein altes Wäldchen".
- **Biotop-/Artenschutzgebiete mit Management** (engl. *habitat/species management areas*; Kategorie IV) – hier liegt der Fokus stärker auf bestimmten Arten oder Biotopen. Hierfür sind in der Regel „regelmäßige aktive Eingriffe erforderlich, um den speziellen Anforderungen der betreffenden Art gerecht zu werden oder den Zustand von Biotopen aufrechtzuerhalten".
- **Landschaftsschutzgebiete/Meeresschutzgebiete** (engl. *protected landscapes/seascapes*; Kategorie V) – in diesem Fall steht mehr der Mensch und auch die Ästhetik im Vordergrund, denn es handelt sich um Gebiete, in denen durch die Interaktion von Mensch und Natur im Laufe der Zeit ein charakteristisches Landschaftsbild „mit erheblichem ökologischem, biologischem, kulturellem und ästhetischem Wert" entstanden ist und in denen „die Bewahrung dieser Interaktion von grundlegender Bedeutung ist, um das Gebiet zu erhalten und den damit verbundenen Schutz der Natur und anderer Werte zu gewährleisten".
- **Ressourcenschutzgebiete mit Management** (engl. *protected areas with sustainable use of natural resources*; Kategorie VI) – in dieser Kategorie liegt der Fokus stärker auf der Nutzung durch den Menschen. Diese Gebiete dienen der Erhaltung von „Ökosystemen und Biotopen zusammen mit den damit verbundenen kulturellen Werten und der traditionellen Nutzung natürlicher Ressourcen. In der Regel sind diese Gebiete groß und überwiegend in einem ursprünglichen Zustand, ihre Ressourcen werden teilweise aber nachhaltig genutzt. Diese Nutzung erfolgt in geringem Umfang in nicht-industriellem Maßstab, ist vereinbar mit dem Schutz der Natur und gilt als eines der wesentlichen Ziele dieser Gebiete".

Auf der Webseite der IUCN sind für jede der Kategorien die Ziele, charakteristischen Kennzeichen, die Rolle in der Landschaft, die Einzigartigkeit und zu berücksichtigende Aspekte noch detaillierter dargestellt. Wie würden Sie den relativen Wert folgender Aspekte gewichten: Erhaltung von einzelnen Arten, Erhaltung von ganzen Lebensgemeinschaften, Respektieren ästhetischer Gesichtspunkte, Respektieren der Nutzung durch den Menschen? Wie stark wird sich Ihrer Ansicht nach die Perspektive vermutlich wandeln, wenn das Schutzgebiet in einem reichen oder einem armen Teil der Welt liegt oder wenn die zuständige Person, die dies abwägt, aus einem reichen oder einem armen Teil der Welt kommt? Wie nützlich sind die IUCN-Kategorien Ihrer Meinung nach, um die möglicherweise miteinander in Konflikt stehenden Schutzziele solcher Gebiete abzuwägen, und warum?



13

Abb. 13.21 **a** Die Auswirkungen der Landnutzung auf die Schmetterlingsdichte an verschiedenen Standorten in England (die Balken geben Standardfehler an). Die Standorte sind nach folgenden Kriterien klassifiziert: Ackerfläche oder Wiese, in der Mitte oder am Rand von Feldern, konventioneller oder biologischer Anbau oder Naturschutzgebiet. **b** Welches Vorgehen ist besser: biologischer Anbau und Erhaltung der Schmetterlinge auf den gleichen Flächen oder intensiver Anbau und separate Schutzgebiete? Die verschiedenen Schattierungen repräsentieren Abstufungen in der zu erwartenden Populationsdichte von Schmetterlingen (Anzahl der pro 15 min. beobachteten Individuen) bei unterschiedlichen Anteilen von Naturschutzgebieten und biologischen Anbauflächen in deren Lebensraum. Der Stern kennzeichnet die gegenwärtige Situation. Die Geraden geben Flächenkombinationen an, die jeweils den gleichen Gesamtertrag liefern, wobei man von einer Korrelation der Erträge bei biologischem und konventionellem Anbau ausgeht. Die beste Lösung für jede der Geraden ist jeweils am höchsten Punkt der Dichteabstufung (nach Hodgson et al. 2010)

Abb. 13.21a zeigt, sondern auch vom relativen Ertrag aus biologischem und konventionellem Anbau.

Die Suche nach der besten Lösung ist in Abb. 13.21b dargestellt, in der die beiden miteinander in Konflikt stehenden Bedürfnisse kombiniert sind. Die Farbabstufungen repräsentieren die zu erwartende Populationsdichte der Schmetterlinge bei unterschiedlichen Flächenanteilen von Naturschutzgebieten und biologischen Anbau ächen in deren Lebensraum. Die drei Geraden sind Linien gleichen Ertrags und geben an, bei welchen Anteilen an biologischen und konventionellen Anbauflächen insgesamt ein gleich hoher Ertrag erzielt wird. Dabei ist der Beitrag der beiden Flächenkategorien zum Ertrag unterschiedlich: Einmal hat man einen Ertrag von biologischen Anbau ächen von weniger als 87 % des Ertrags von konventionellen

Anbauflächen angenommen, einmal ist er genau 87 % und einmal beläu er sich auf über 87 %. Den Ausgangspunkt bildet die gegenwärtige Situation der jeweiligen Anteile von Schutzgebieten, biologischen und konventionellen Anbau ächen, in ◘ Abb. 13.21b durch einen Stern markiert. Die Frage lautet nun: Wie lässt sich unter Aufrechterhaltung der gegenwärtigen Erträge die höchste Populationsdichte an Schmetterlingen erhalten? Das Ziel lautet somit, die Gerade auszuwählen, die hinsichtlich der Erträge am genauesten das Gleichgewicht zwischen biologischen und konventionellen Anbau ächen wiedergibt, und darauf dann den Punkt zu nden, der so hoch wie möglich auf dem Gradienten der Populationsdichte liegt, an dem also die meisten Schmetterlinge erhalten bleiben.

Bei genauerer Betrachtung von ◘ Abb. 13.21 deutet sich Folgendes an: Sofern die aus dem biologischen Anbau erzielten Erträge weniger als 87 % der Erträge bei konventionellem Anbau betragen, ist es eine bessere Option, beim konventionellen Anbau zu bleiben und separate Naturschutzgebiete auszuweisen. Falls sich jedoch durch den biologischen Anbau Erträge von mehr als 87 % der Erträge aus konventionellem Anbau erzielen lassen, ist es am besten, Artenschutz und biologischen Anbau auf denselben Flächen zu betreiben. Entscheidungen darüber, ob und wo man Schutzgebiete ausweisen sollte, hängen allerdings von mehr Aspekten ab als einfach nur davon, was man auf diesen Flächen bewahren kann. Und auch in die Entscheidung, ob es besser ist, biologischen oder konventionellen Anbau zu betreiben, spielt mehr hinein, als nur Erträge und Aspekte des Artenschutzes. Darauf werden wir in ▶ Kap. 14 noch weiter eingehen.

Der Anteil der als Schutzgebiete ausgewiesenen Flächen auf Erde hat in den letzten 60 Jahren ständig zugenommen (◘ Abb. 13.22). Die Fläche der Meeresschutzgebiete hinkte aber gegenüber terrestrischen Schutzgebieten in diesem Zeitraum weit hinterher. Dennoch lassen sich auch an marinen Schutzgebieten einige wichtige allgemeine Aspekte veranschaulichen.

Wie der Name schon nahe legt, umfassen **Meeresschutzgebiete** ganz oder zum überwiegenden Teil Meeresflächen, sie können jedoch auch die angrenzenden Küstengebiete beinhalten, vor allem, wenn diese Land ächen funktionell oder kulturell eng mit dem marinen Ökosystem verbunden sind. So kann beispielsweise ein tropisches Meeresschutzgebiet ein Atoll sowie die umgebenden Korallenri e und marinen Gewässer umfassen. Die ersten Meeresschutzgebiete wurden in den 1960er-Jahren zum besseren Schutz der marinen Biodiversität und Fischereiressourcen eingerichtet. Als Vorbild dienten dabei die Nationalparks an Land, die dazu beigetragen hatten, die ökologischen Funktionen terrestrischer Ökosysteme aufrechtzuerhalten. Im Jahr 2010 gab es weltweit fast 6000 Meeresschutzgebiete, die zusammen etwas mehr als 1 % der Meere unter Schutz stellten (IUCN 2010).

Die meisten Meeresschutzgebiete be nden sich in Küstenbereichen. Da Küstenökosysteme aber nur einen relativ geringen Anteil der Weltmeere ausmachen (▶ Kap. 4), ist der durch Schutzgebiete abgedeckte Anteil dieser Küstenökosysteme prozentual höher: fast 3 % der Gewässer innerhalb eines Bereichs von 320 km von der Küstenlinie – das entspricht in etwa der 200-(See)Meilen-Zone, welche die meisten Staaten der Welt als Bestandteil ihres Hoheitsgebiets beanspruchen – und über 6 % innerhalb von 20 km vor der Küstenlinie – entsprechend der Zwölf-Meilen-Zone, die viele Nationen intensiver nutzen.

Wie wirkungsvoll sind Meeresschutzgebiete zur Erhaltung der Biodiversität und der Fischereiressourcen? Dies variiert ganz erheblich. Bei vielen Meeresschutzgebieten stehen Korallenri e besonders im Fokus, aber nur in relativ wenigen dieser Schutzgebiete gelingt es nachweislich wirklich e ektiv, die Diversität und Intaktheit der Korallen zu erhalten (◘ Abb. 13.23).

In manchen Meeresschutzgebieten ist keinerlei Form von Fischfang erlaubt, man spricht von **No-Take-Zonen** (engl. *no-take zones*). Diese Gebiete sind zudem gut vor einer Verschmutzung vom Land her und anderen anthropogenen Störungen geschützt. In den No-Take-Zonen gelingt es häu g, die Biodiversität zu erhalten, und die Fischereiressourcen wachsen wieder an und tragen dazu bei, die Fischbestände in den benachbarten Gewässern, in denen Fischfang gestattet ist, wieder aufzufüllen. Damit erweisen sich diese Fischereischutzgebiete letztendlich auch als nützlich für den kommerziellen Fischfang, obwohl ein Fang in diesen Zonen verboten ist. Beispielha für eine solche Erfolgsgeschichte ist

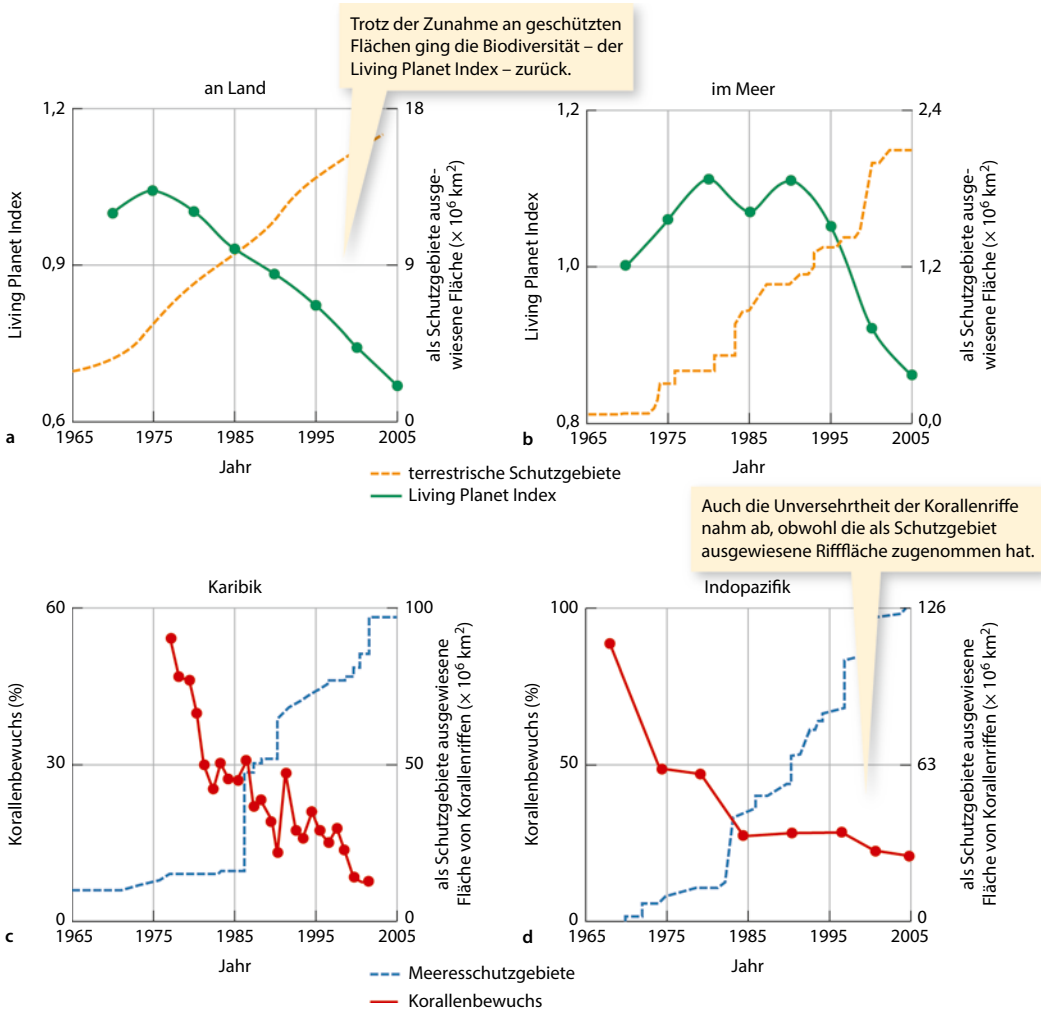


Abb. 13.22 **a** Entwicklung der weltweit als Schutzgebiete ausgewiesenen Landfläche seit 1965 (orangefarbene gestrichelte Linie) und des sogenannten Living Planet Index (LPI; grüne durchgezogene Linie), das ist ein Indikator für den globalen Zustand der Biodiversität, basierend auf Veränderungen der Populationsgrößen von 1686 Wirbeltierarten weltweit. **b** Die entsprechenden Kurven für Meeresschutzgebiete. **c** Entwicklung der durch Meeresschutzgebiete unter Schutz gestellten Flächen von Korallenriffen in der Karibik (blaue gestrichelte Linie) seit 1965 und Prozentsatz der von Korallen eingenommenen Flächen als Indikator für die Intaktheit der Korallen (rote durchgezogene Linie). **d** Die entsprechenden Kurven für die Region des Indopazifik (nach Mora und Sale 2011)

das 1975 eingerichtete Goat Island Marine Reserve – auch bekannt unter dem Namen Cape Rodney-Okakari Point Marine Reserve – im Norden von Neuseeland. Bei zahlreichen später eingerichteten Meeresschutzgebieten hat man versucht, diesem Erfolg nachzueifern. Die durch Über schung dezimierten Populationen der Meerbrasse *Pagrus auratus* und von Langusten erholten sich hier innerhalb von zehn Jahren wieder und mittlerweile ermöglicht das nahezu unberührte Küstenökosystem sowohl wissenscha liche Forschungen als auch umfangreichen Ökotourismus.

Allerdings lassen sich solche Ziele nicht immer so erfolgreich mit No-Take-Zonen erreichen. In manchen Fällen nehmen die Populationen von Raubschen stark zu und setzen eine trophische Kaskade

(► Abschn. 9.4) in Gang mit einem Rückgang von Herbivoren, einer Zunahme der Makroalgen und einer Abnahme der Biodiversität. Das passiert eher in Gebieten, die aus anderen Gründen belastet sind, etwa durch Nährstoffeintrag, und in denen die geringe Zahl an Raub schen und die daraus folgende hohe Abundanz herbivorer Arten einige der Symptome der Nährsto elastung verschleiern können. Auf jeden Fall kommt es auf die ökologischen Details an. Die meisten Meeresschutzgebiete sind allerdings keine No-Take-Zonen, das heißt, Fischerei und andere Nutzungen sind hier gemeinhin gestattet. In den Vereinigten Staaten beträgt der Anteil der No-Take-Zonen an Meeresschutzgebieten beispielsweise weniger als 1 %.

Um effektiv zu sein, müssen Meeresschutzgebiete eine ausreichende Größe haben

Ganz wesentlich ist die Größe von Meeresschutzgebieten. Natürlich schwimmen Fische ungehindert über die festgelegten Grenzen eines solchen Schutzgebiets hinein oder hinaus. Um eine Fischpopulation effektiv zu schützen, muss ein Meeresschutzgebiet folglich relativ groß sein im Verhältnis zum normalen **Aktionsraum** (engl. *home range*) der Fischart, die geschützt werden soll. Einer Berechnung zufolge sollte ein Meeresschutzgebiet rund 12,5-mal so groß sein wie der Aktionsraum der Fischart, damit der durch die Fischerei ausgeübte Druck auf diese Spezies höchstens 2 % des Druckes außerhalb des Reservats beträgt (Kramer und Chapman 1999). Da der Aktionsraum von Fischen mit der Körpergröße ansteigt, bedeutet dies, dass ein Schutzgebiet für eine typische, 20 cm lange Fischart eine Fläche von 1,8 km² aufweisen sollte. Allerdings sind 30 % der Meeresschutzgebiete der Erde kleiner und bieten damit keinen adäquaten Schutz für typische Fischarten, die 20 cm oder länger werden.

Grenzen der Effektivität von Meeresschutzgebieten

Auch wenn Meeresschutzgebiete für die Bemühungen, marine Ökosysteme zu schützen und zu erhalten, einen wichtigen Fortschritt darstellen, reichen sie alleine dafür nicht aus. Sie sind auf die lokale Erhaltung der Ressourcen ausgerichtet und bieten kaum Schutz vor globalen und regionalen Bedrohungen. Globale Veränderungen bedeuten aber ein hohes Risiko für viele Küstenökosysteme. So sind beispielsweise Korallenri e durch die zunehmende Versauerung der Weltmeere gefährdet, weil die Kohlendioxidkonzentration der Atmosphäre kontinuierlich ansteigt (► Kap. 12). Auch die steigenden Temperaturen der ober ächlichen Wasserschichten setzen den Korallen zu: Sie können die Korallenbleiche (engl. *coral bleaching*) auslösen, den Verlust der symbiontischen Algen, wodurch die Korallen ihre Farbe verlieren und ganz weiß aussehen.

Noch allgemeiner kann eine regionale Sticksto belastung zur Eutrophierung, zur Bildung von Todeszonen und folglich zum Verlust von Biodiversität und Fischereiressourcen in viel größerem Maßstab als dem der meisten Meeresschutzgebiete führen. Trotz anwachsender Fläche der Meeresschutzgebiete geht demnach die Biodiversität weltweit weiterhin zurück und immer weniger Korallen sind noch in intaktem Zustand (◘ Abb. 13.23). Die globale Entwicklung der Meeresschutzgebiete ähnelt derjenigen der Schutzgebiete an Land: Beide haben zwar zahlenmäßig und an Fläche zugenommen, machen aber nach wie vor nur einen geringen Prozentsatz der Gesamt äche aus und reichen eindeutig nicht aus, um die Biodiversität zu schützten.

Die Auswahl schutzwürdiger Gebiete

Konzentriert sich der Artenschutz auf Biodiversitätshotspots?

Da nur in begrenzter Zahl neue Schutzgebiete eingerichtet werden können, ob an Land oder im Meer, müssen zwangsläufig Prioritäten gesetzt werden, um systematisch und mit gegebener Sorgfalt die richtigen Orte dafür auszuwählen. Bekanntlich unterscheiden sich die Lebensgemeinscha en verschiedener Standorte in verschiedenen Aspekten: (i) in ihrem Artenreichtum – es gibt bestimmte Zentren besonders hoher Biodiversität – (ii) in ihrer Einzigartigkeit – also wie viele endemische Arten sie beherbergen bzw. ob es sich um Endemismuszentren handelt – und schließlich (iii) auch noch im Ausmaß

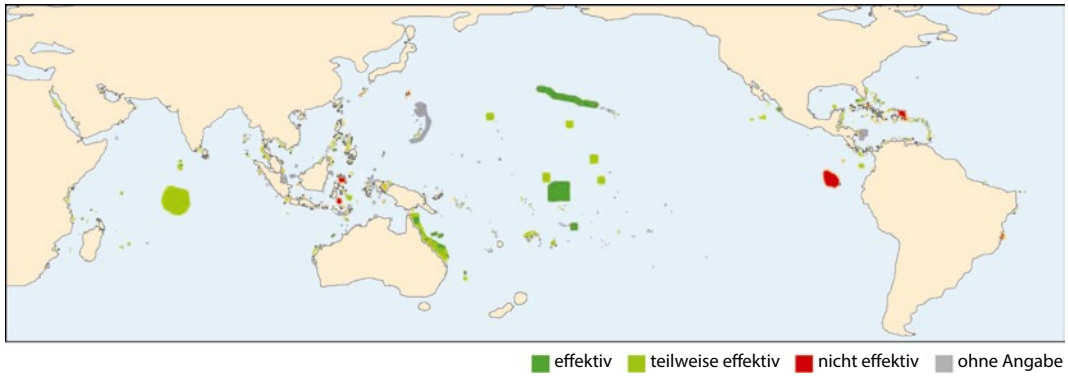


Abb. 13.23 In vielen Korallenriffregionen wurden Meeresschutzgebiete ausgewiesen, aber nur relativ wenige davon werden als wirklich effektiv für die Erhaltung der Korallen eingeschätzt (nach World Resources Institute 2011)

ihrer Gefährdung – ob sie beispielsweise Hotspots des Artensterbens sind, etwa aufgrund drohender Zerstörung des Lebensraums. Lokal betrachtet sind dies zweifellos wichtige Überlegungen, wenn es um die Auswahl von Gebieten geht, die unter Schutz gestellt werden sollen. Global gesehen ist es allerdings nicht selbstverständlich, dass sich Schutzgebiete vor allem auf die Gebiete konzentrieren, wo sie am meisten benötigt werden.

Vergleichen wir zum Beispiel die globale Verteilung von **Biodiversitätshotspots** – als Indikator dient in diesem Fall die Zahl der weltweit gefährdeten Vogel- und Amphibienarten im jeweiligen Gebiet – mit der Verteilung der Schutzgebiete auf der Erde (Abb. 13.24): In diesem Fall erkennen wir, dass den Bedürfnissen des Natur- und Artenschutzes in den wohlhabenderen Teilen der Welt deutlich mehr Rechnung getragen wird als in den ärmeren Gebieten. In der Realität werden Schutzgebiete also nicht unbedingt an den Orten ausgewiesen, an denen sie am meisten benötigt werden, sondern einfach dort, wo die Möglichkeit dazu besteht.

Planung und Gestaltung von Schutzgebieten

Im Laufe dieses Buches wurden immer wieder Vorschläge unterbreitet, wie Populationen gefährdeter Arten oder die Biodiversität allgemein am besten zu schützen seien. Besonders problematisch sind, wie wir gesehen haben, kleine Populationen (▶ Abschn. 13.2). Größere Gebiete, vor allem größere Habitatinseln, beherbergen nicht nur größere Populationen, sondern auch mehr Arten (▶ Abschn. 10.4). Außerdem können Populationen bisweilen, so hat sich gezeigt, durch Zuwanderung von außen her aufrechterhalten werden (▶ Abschn. 5.4). Aus diesem Grund – und auch, weil sich das Aussterberisiko verteilt – werden miteinander verbundene Metapopulationen mit größerer Wahrscheinlichkeit überdauern als ihre einzelnen Teilpopulationen (▶ Abschn. 9.2).

Auch haben wir in den bisherigen Kapiteln erfahren, dass Arten in Lebensräumen vorkommen, die ihre fundamentale ökologische Nische bereithalten (▶ Abschn. 6.1), und dass ein hoher Artenreichtum bzw. eine hohe Biodiversität durch eine ganze Reihe von Faktoren begünstigt werden (▶ Kap. 10). Kombiniert man diese ganzen Erkenntnisse, so erhält man eine Art Grundrezept für einen erfolgreichen Natur- bzw. Artenschutz (Abb. 13.25) mit drei zentralen Bestandteilen: Habitatqualität, Habitat äche und Konnektivität. Unter **Konnektivität** (engl. *connectivity*) versteht man eine Kombination aus der räumlichen Anordnung geeigneter Habitate und den vorhandenen Verbindungen zwischen diesen. Zahlreiche Beispiele zeigen, wie wichtig all diese Faktoren sind (Abb. 13.26). Allerdings wurde auch darauf verwiesen, dass im Idealfall zwar alle diese Aspekte bei der Ortswahl und Planung von Naturschutzgebieten berücksichtigt werden sollten, in der Praxis aber die nanziellen Mittel und Ressourcen für den Naturschutz meist begrenzt sind. In diesem Fall ist es dann wahrscheinlich besser, das Hauptaugenmerk auf die Qualität und Fläche des Habitats zu legen, deren Vorteile vorhersagbar sind und vermutlich für eine ganze Reihe verschiedener Arten gelten, statt der

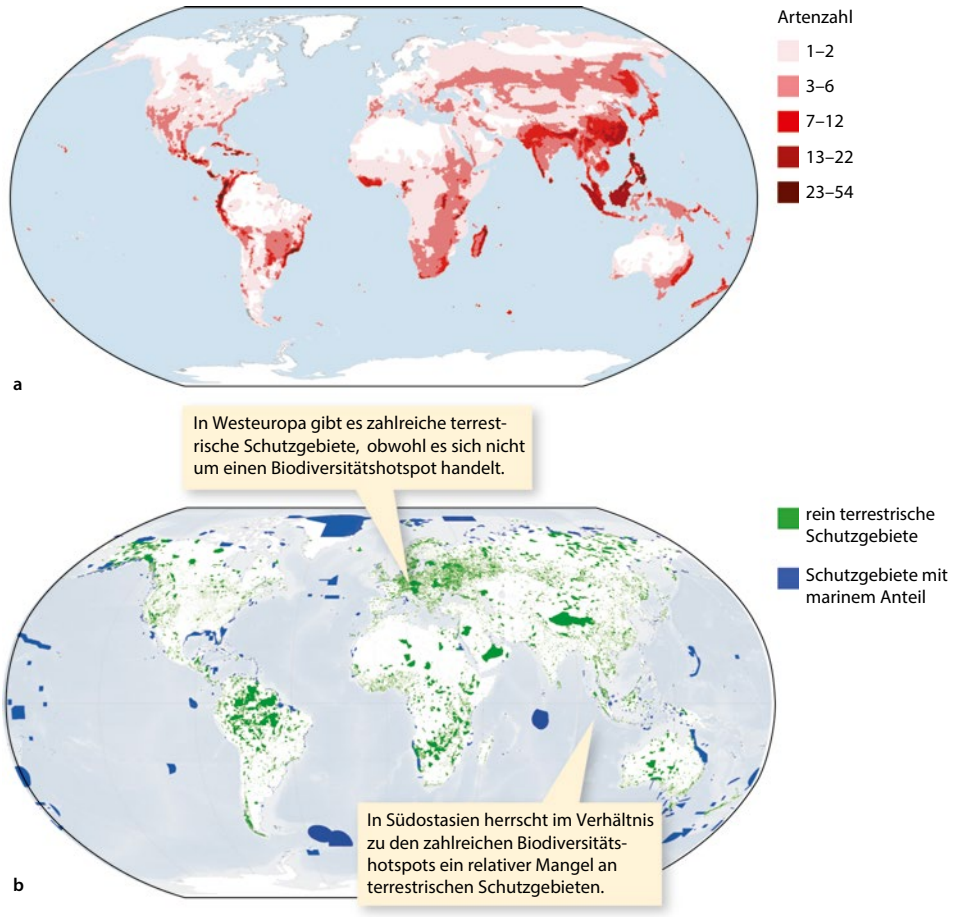


Abb. 13.24 **a** Globale Verteilung der Biodiversitätshotspots. Als Maß dafür diente die Zahl der dort vorkommenden weltweit gefährdeten Vogel- und Amphibienarten, kartiert auf der Grundlage gleichgroßer Flächen (jede Zelle des Rasters hat eine Fläche von 3113 km^2) (nach Rodrigues et al. 2006). **b** Globale Verteilung der 177.547 staatlich ausgewiesenen Schutzgebiete. Ausschließlich terrestrische Gebiete sind grün dargestellt, solche mit zumindest einem marinen Anteil blau (nach Bertzky et al. 2012)

Konnektivität die größte Bedeutung beizumessen, die unter Umständen weniger vorhersehbar und artspezi scher ist (Hodgson et al. 2011).

Weiterhin könnte sich speziell noch die Frage stellen, ob es besser ist, ein einzelnes großes Schutzgebiet einzurichten oder mehrere kleine mit zusammen der gleichen Gesamt äche. Sofern die Region bezüglich der Umweltbedingungen und Ressourcenverteilung homogen ist, werden kleinere Areale mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit nur einen Teil, vielleicht sogar einen ähnlichen Teil der Arten beherbergen, die in einem größeren Gebiet vorkommen. Arten-Areal-Beziehungen (► Abschn. 10.4) legen in diesem Fall nahe, dass man bevorzugt ein größeres Reservat ausweisen sollte, weil zu erwarten ist, dass dadurch mehr Arten geschützt werden. Falls die Region dagegen insgesamt eher heterogen ist, könnte bei mehreren kleinen Schutzgebieten jedes eine andere Gruppe von Arten beherbergen. In diesem Fall könnte die Zahl der dadurch geschützten Arten also insgesamt diejenige in einem großen Reservat der gleichen Gesamt äche übersteigen. Tatsächlich kommen auf mehreren kleinen Inseln meist mehr Arten vor als auf einer vergleichbaren Fläche einer einzigen großen oder weniger großer Inseln. Ein ähnliches Muster ergibt sich

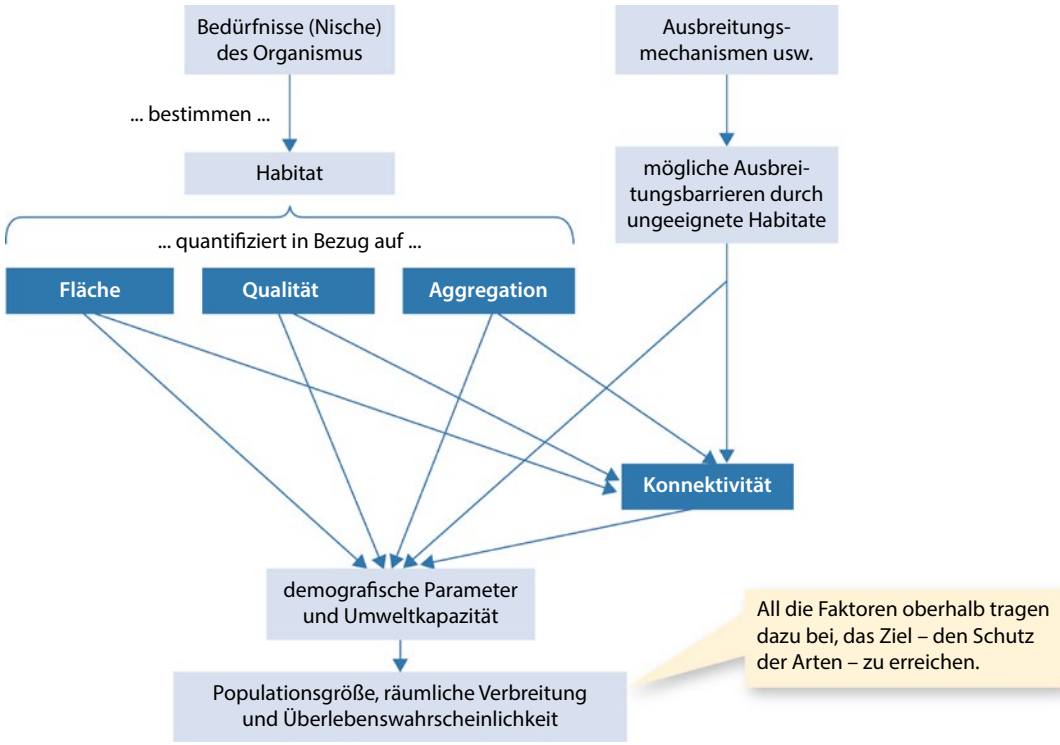


Abb. 13.25 Ein einfaches Rezept für den Artenschutz. Pfeile von A nach B bedeuten „A determiniert B" (nach Hodgson et al. 2009)

13

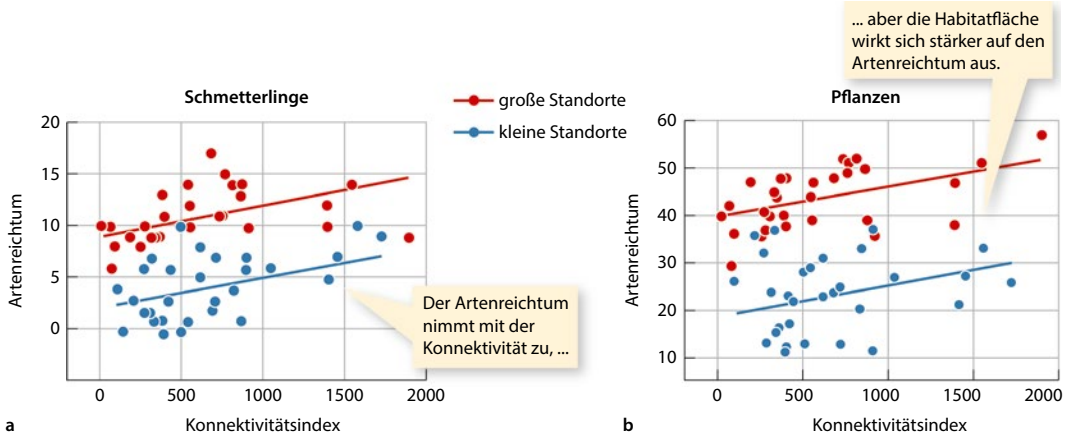


Abb. 13.26 Fortsetzung

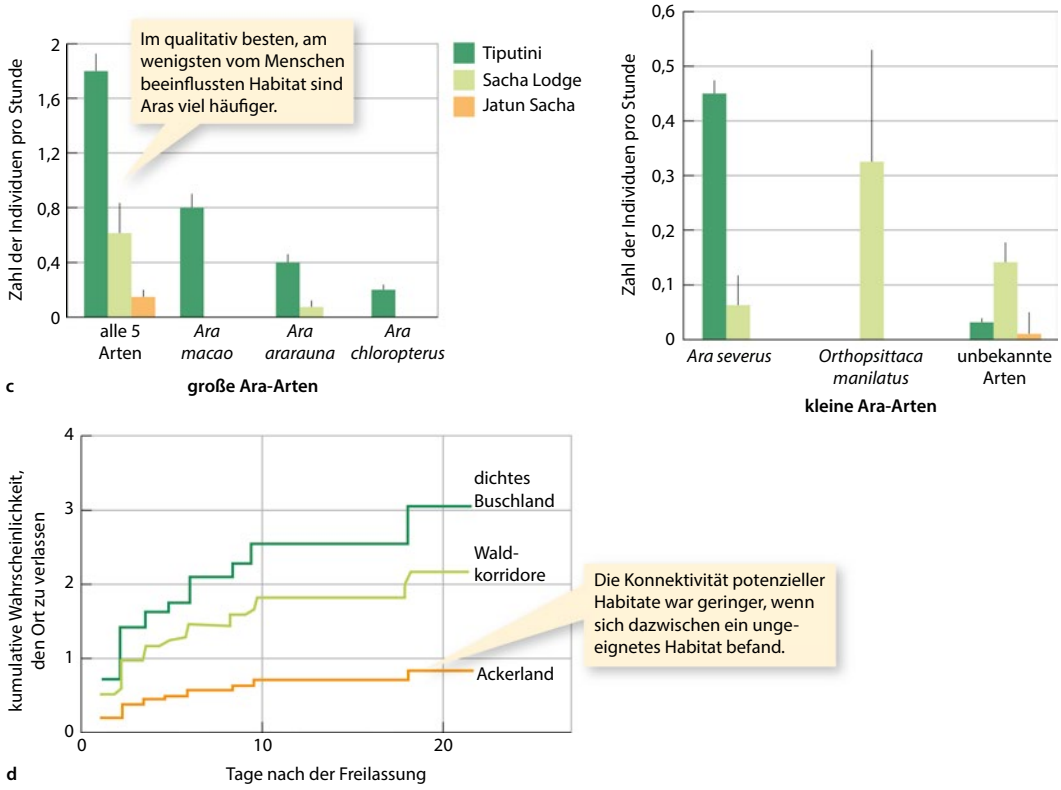


Abb. 13.26 **a** Der Artenreichtum von Schmetterlingen in verschiedenen Graslandinseln in Süddeutschland in Bezug zu einem Konnektivitätsindex. Dieser berücksichtigt die Entfernung vom Rand eines Standorts zu den Rändern aller anderen Standorte innerhalb eines Radius von 2 km kombiniert mit der Ausbreitungsfähigkeit der Arten. Die Korrelationen für große Standorte (ca. 2,4 ha, rot) und kleine Standorte (ca. 12 ha, blau) sind getrennt dargestellt. Beide Beziehungen sind signifikant ($p < 0{,}05$). **b** Ähnliche Korrelationen für Pflanzen an denselben Standorten. **c** Die Abundanz verschiedener Ara-Arten – links große Arten, rechts kleine – in der Amazonasregion von Ecuador. Die Balken geben Standardfehler an. Von den drei Standorten ist Tiputini weitgehend unbeeinflusst von anthropogenen Einflüssen, Sacha Lodge ein von Touristen besuchter Ort mit der doppelten Anzahl an Besuchern wie in Tiputini und umgeben von Militär- und Erdölcamps, und Jatun Sacha ein ebenfalls von Touristen besuchter Ort nahe einer großen Autobahn und mit noch höherer Besucherzahl. **d** Experiment zur Ausbreitungsfähigkeit von Sperlingsvögeln in Chile. Wildgefangene Individuen der Art Rotkehltapaculo (*Scelorchilus rubecula*) wurden in kleinen Fragmenten ihres bevorzugten Waldhabitats freigelassen, anschließend wurde dann ihre Ausbreitung in die Umgebung überwacht. Die Orte der Freilassung waren umgeben von Ackerflächen, Waldkorridoren oder dichtem Buschland. In die landwirtschaftlich genutzten Flächen breiteten sich die Vögel signifikant weniger stark aus als in die anderen beiden Landschaften ($p > 0.05$), zwischen denen keine signifikanten Unterschiede festzustellen waren (**a** und **b** nach Bruckmann et al. 2010, **c** nach Karubian et al. 2005, **d** nach Castellon und Sieving 2006)

für Habitatinseln und ganz besonders für Nationalparks. Bei entsprechenden Studien stellte man zumeist fest, dass mehrere kleine Gebiete zu bevorzugen sind (Abb. 13.27). Dass in mehreren kleineren Nationalparks mehr Arten vorkommen als in größeren mit gleicher Fläche bestätigten Untersuchungen an Säugetieren und Vögeln in ostafrikanischen Nationalparks, an Säugetieren und Echsen in Reservaten in Australien sowie an Großsäugern in Nationalparks der Vereinigten Staaten.

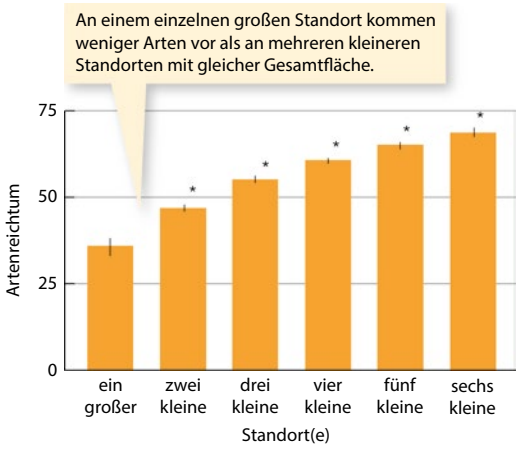


Abb. 13.27 Pflanzenartenreichtum in von Rotfichten (*Picea abies*) dominierten Moorgebieten in Finnland. Von insgesamt 24 Standorten wurden sämtliche Kombinationen untersucht, bei denen man einen einzelnen großen Standort flächenmäßig mit jeweils zwei bis sechs kleineren Standorten mit zusammen gleicher Gesamtfläche vergleichen konnte. Die Balken geben Standardfehler an. Gruppen kleiner Standorte, die sich signifikant von dem großen unterschieden ($p < 0{,}05$), sind durch ein Sternchen (*) gekennzeichnet (nach Virolainen et al. 1998)

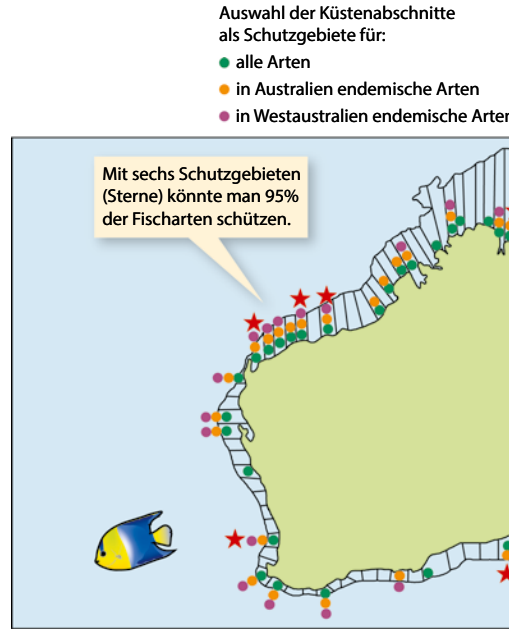


Abb. 13.28 Um den besten Schutz für die Fischarten an der Küste Westaustraliens zu gewährleisten, unterteilte man die Küstenlinie in jeweils 100 km lange Abschnitte und untersuchte dann, welche Abschnitte sich bezüglich der vorkommenden Arten am besten ergänzen. Auf diese Weise konnte man ermitteln, wie viele Schutzgebiete mindestens erforderlich sind, um die gesamte Diversität der Fische der Region abzudecken. Bei der Analyse berücksichtigte man zunächst alle Fischarten und dann noch einmal separat für Australien sowie für Westaustralien endemische Spezies (die also nirgendwo sonst vorkommen). Um die gesamte Vielfalt der Fische, insgesamt 1855 Arten (grüne Kreise), zu schützen, wären 26 Schutzgebiete erforderlich. Um 95 % der vorkommenden Fischarten abzudecken, würden jedoch sechs Schutzgebiete (markiert durch Sterne) ausreichen (nach Fox und Beckley 2005)

Mehrere sich ergänzende Schutzgebiete

Die Suche nach den besten Standorten für Schutzgebiete muss sich nicht darauf beschränken, einzelne geeignete Orte zu nden. In der Regel wird bei Artenschutzprogrammen darauf geachtet, mehrere Gebiete aus ndig zu machen, mit denen zusammengenommen sich die Schutzziele am besten erreichen lassen. Man kann die Gebiete beispielsweise so auswählen, dass sie sich möglichst gut ergänzen („komplementäre Auswahl", engl. *complementary selection*). Dabei geht man schrittweise vor. Zunächst wählt man die am besten geeignete Stelle für ein Schutzgebiet aus und anschließend dann in jedem Schritt jeweils einen Ort, der den bereits ausgewählten am besten ergänzt, an dem beispielsweise die meisten Arten vorkommen, die in den bisherigen Schutzgebieten fehlen. Ein Beispiel hierfür bilden Schutzgebiete für Meeres sche an der Küste von Westaustralien. Hier ergab sich im Zuge einer solchen Analyse, dass man mit dem Schutz von nur sechs jeweils 100 km langen Küstenabschnitten mehr als 95 % der insgesamt dort vorkommenden 1855 Fischarten abdecken konnte (Abb. 13.28).

Ebenso könnte man auch überlegen, bei der Auswahl schützenswerter Gebiete die Einzigartigkeit oder **Unersetzlichkeit** (engl. *irreplaceability*) eines potenziellen Standorts zu berücksichtigen. Definieren könnte man dies als die Wahrscheinlichkeit, dass sich bestimmte Schutzziele nur in diesem Gebiet erreichen lassen, oder umgekehrt als die Wahrscheinlichkeit, dass sich eines oder mehrere Schutzziele nicht erreichen lassen, sofern dieses Gebiet nicht unter Schutz gestellt wird. Bei der Entwicklung eines Schutzprogramms für das Florenreich der Capensis

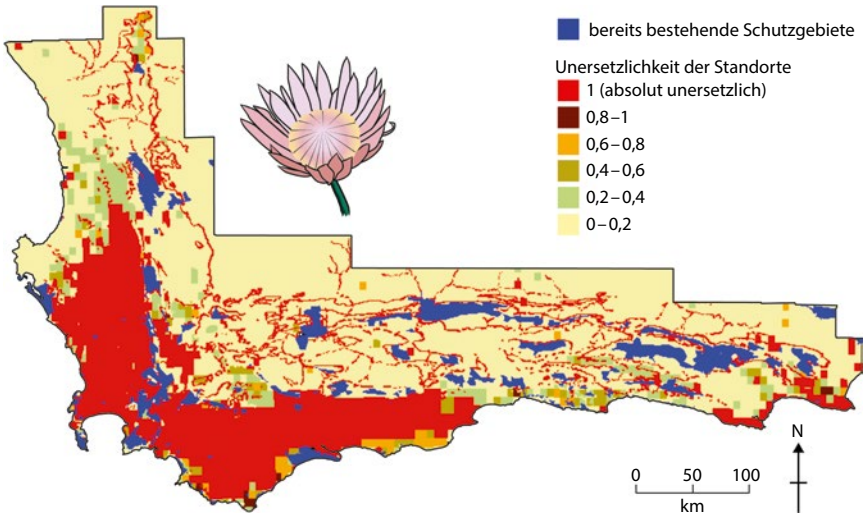


Abb. 13.29 Karte des Florenreichs in der südafrikanischen Kapprovinz mit Angaben zu Standorten mit unersetzlichem Wert, um im Rahmen eines auf 20 Jahre angelegten Schutzprogramms für diese Region eine Reihe von Schutzzielen zu erreichen. Der Unersetzlichkeitswert als Maß hierfür liegt zwischen 0 und 1 und zeigt die relative Bedeutung eines Gebiets für das Erreichen regionaler Schutzziele an. Bereits existierende Schutzgebiete sind blau dargestellt (nach Cowling et al. 2003)

in der südafrikanischen Kapprovinz – einer der globalen Biodiversitätshotspots mit mehr als 9000 P anzenarten – analysierten Cowling et al. (2003) das Gebiet unter dem Aspekt der Unersetzlichkeit. Zunächst stellten sie eine Reihe von Schutzzielen auf, darunter die Mindestanzahl an Arten der Gattung *Protea* (Zuckerbusch, Kaprose oder auch Silberbaum), für die die Kapprovinz berühmt ist und für die dieses Programm ausreichenden Schutz gewährleisten sollte, außerdem noch die Mindestanzahl an verschiedenen Ökosystemtypen und sogar die Mindestanzahl an Individuen großer Säugetierarten.

Mit ihrer Analyse unter dem Aspekt der Unersetzlichkeit wollten die Wissenscha ler dazu beitragen, dass zusätzlich zu den vorhandenen Reservaten nach Möglichkeit die zum Erreichen dieser Schutzziele am besten geeigneten Standorte für die Einrichtung neuer Schutzgebiete ausgewählt werden (Abb. 13.29). Dabei gelangten sie zu dem Schluss, dass dafür zusätzlich zu den bereits gesetzlich geschützten Gebieten weitere 42 % der Fläche des Florenreichs der Kapprovinz, insgesamt etwa 40.000 km², irgendeine Form von Schutz benötigen. Dazu gehören sämtliche Standorte mit hohem Unersetzlichkeitswert (>0,8). Darunter befinden sich beispielsweise auch einige Gebiete, die zwar für die Erhaltung von *Protea*-Arten und Ökosystemtypen unbedeutend sind, aber ganz wesentlich, um die Bedürfnisse großer Säugetierarten in Regionen im Tie and zu erfüllen.

13.5 Ökosystemdienstleistungen

Im Laufe dieses Kapitels haben wir immer wieder Beispiele für Schutzbemühungen angeführt, die sich auf einzelne Arten konzentrieren, auf ganze Lebensgemeinscha en oder auf Habitate wegen der darin vorkommenden Arten. In diesen Fällen liegt das Hauptaugenmerk auf der Biodiversität, die ihren ganz spezifischen Wert hat. Man kann die Natur aber auch unter Nützlichkeitserwägungen betrachten, also unter dem Aspekt, was Ökosysteme dem Menschen zur Nutzung oder Erbauung bieten. Umschreiben lässt sich dies durch das Konzept der Ökosystemdienstleistungen, das wir bereits in ▶ Exkurs 13.1 kurz gestrei haben. In diesem letzten Abschnitt dieses Kapitels werden wir uns noch etwas näher mit diesem Konzept befassen.

Unter dem Begriff **Ökosystemdienstleistungen** (engl. *ecosystem services*) versteht man Funktionen und Eigenschaften von Ökosystemen, aus

denen der Mensch einen Nutzen oder Vorteile zieht und die ihm in der Regel ansonsten au ommende Kosten einsparen. Dabei ist es unerheblich, ob die Ökosysteme naturbelassen sind oder P egemaßnahmen unterliegen. Im Mittelpunkt des Konzepts der Ökosystemdienstleistungen steht, inwiefern Ökosysteme zum Wohlergehen des Menschen beitragen. Damit setzt es einen Kontrapunkt zu den rein marktorientieren ökonomischen Gründen, die o herangezogen werden, um die Schädigung der Natur durch Umweltverschmutzung, Landnutzung oder Lebensraumzerstörung zu rechtfertigen. Ökosystemdienstleistungen lassen sich in mehrere Komponenten unterteilen:

- **bereitstellende Dienstleistungen**(engl. *provisioning services*): Hierzu zählen beispielsweise Nahrungsmittel aus der Natur wie Fisch aus den Meeren, Beeren aus Wäldern, Heilkräuter, Fasersto e, Brennsto e und Trinkwasser, die Bestäubung von Nutzp anzen durch Bienen, aber auch die Produkte des Anbaus in Agrarökosystemen (engl. *agro-ecosystems*).
- **kulturelle Dienstleistungen** (engl. *cultural services*): Die Natur bietet zum Beispiel Gelegenheiten, sich an ihrer Schönheit zu erfreuen, sich weiterzubilden und sich zu erholen.
- **regulierende Dienstleistungen** (engl. *regulating services*): Dazu gehören unter anderem folgende Fähigkeiten von Ökosystemen: Abbau und Heraus ltern von Schadsto en, Abschwächung von Störungen wie Überschwemmungen durch Wälder und Feuchtgebiete oder Regulation des Klimas, etwa durch die Aufnahme des Treibhausgases Kohlendioxid durch P anzen.
- **unterstützende Dienstleistungen** (engl. *supporting services*): Diese liegen allen anderen Dienstleistungen zugrunde und umfassen beispielsweise die Primärproduktion, die Nährsto reisläufe, auf denen die Produktivität beruht, und die Bodenbildung.

13

Welchen Wert hat die Natur?

Ökonomen können der Natur auf unterschiedliche Weise einen Wert beimessen. Eindeutig ist dies bei bereitstellenden Dienstleistungen der Natur, für die es einen Markt gibt: Sauberem Wasser als Trinkwasser oder zur Bewässerung, Fisch aus dem Meer und pharmazeutischen Produkten aus Wäldern ist leicht ein Wert zuzuschreiben. In anderen Situationen ist mehr Vorstellungsvermögen gefragt. So stellen die Reisekosten, die Touristen zu zahlen bereit sind, um ein Naturgebiet zu besuchen, zumindest den Mindestwert für diese kulturelle Dienstleistung dar. Es lässt sich auch abschätzen, wie viel man ausgeben müsste, um eine Ökosystemdienstleistung durch eine anthropogene Alternative zu ersetzen, zum Beispiel die natürliche Fähigkeit von Feuchtgebieten zur Abwasserreinigung durch den Bau einer Kläranlage. Spätestens wenn eine Ökosystemdienstleistung verloren gegangen ist, kommen die wahren Kosten dafür ans Licht.

Nehmen wir beispielsweise das weitgehend vorsätzliche Abbrennen von 50.000 km² Vegetation in Indonesien im Jahr 1997. Die wirtschaftlichen Kosten hierfür betrugen rund 4,5 Mrd. US-Dollar – durch den Verlust von forstwirtschaftlichen Produkten und Acker ächen, durch die erhöhten Treibhausgasemissionen, den Rückgang des Tourismus sowie die Ausgaben für das Gesundheitswesen, weil 12 Mio. Menschen durch die Rauchentwicklung erkrankt waren (Balmford und Bond 2005). Bereits 1997, als das Konzept der Ökosystemdienstleistungen gerade erst Fuß fasste, gelangte man zu der Einschätzung, dass all diese Dienstleistungen weltweit insgesamt gesehen pro Jahr rund 38 Billionen US-Dollar wert seien – das ist mehr als das Bruttoinlandsprodukt aller Nationen der Erde zusammengenommen (Costanza et al. 1997). Die Au assung, dass die Natur für den Menschen einen Nutzwert hat, liefert überzeugende Gründe dafür, mit Ökosystemen und der in ihnen enthaltene Biodiversität sorgfältiger umzugehen.

Positive und negative Auswirkungen des Menschen auf Ökosystemdienstleistungen

Bei drei wichtigen bereitstellenden Dienstleistungen – bei der Produktion von Nutzpflanzen und Nutztieren sowie bei der Aquakultur – zeigten Aktivitäten des Menschen positive Auswirkungen. Ähnlich wirkte sich auch die Aufgabe von Ackerflächen und das Wiederanpflanzen von Wäldern in vielen Regionen der gemäßigten Zone im Laufe

des letzten Jahrhunderts positiv auf die terrestrische Senke für atmosphärisches Kohlendioxid aus (▶ Kap. 12). Die meisten anderen Ökosystemdienstleistungen wurden jedoch durch den Menschen beeinträchtigt (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Wie wir in ▶ Kap. 14 noch diskutieren werden, sind zahlreiche Fischgründe inzwischen über scht – ein negativer Einfluss auf diese bereitstellende Dienstleistung – und die intensiv betriebene Landwirtscha hat sich beeinträchtigend auf die Fähigkeit des Ökosystems ausgewirkt, durch Erosion verloren gegangene Boden wieder zu ersetzen – eine regulierende Dienstleistung. Der fortwährende Verlust von Wäldern in tropischen Regionen wirkt sich negativ auf die Fähigkeit dieser terrestrischen Ökosysteme aus, den Ablauf von Flüssen zu regulieren. Die Entwaldung erhöht den Ab uss bei Überschwemmungen und verringert ihn in Trockenperioden. Wie schon in ▶ Kap. 1 und 11 gesehen, kann die Entwaldung – oder auch nur der Verlust der Ufervegetation – zudem die Kapazität von terrestrischen Ökosystemen einschränken, Nährsto e zurückzuhalten und zu recyceln – ebenfalls eine regulierende Dienstleistung. Dadurch gelangen große Mengen an Nitrat und anderen P anzennährsto en in Wasserläufe.

Wird ein Ökosystem verändert, um die E ekte einer solchen Dienstleistung zu erhöhen, so geschieht dies in der Regel zu Lasten anderer Dienstleistungen, die zuvor bereitgestellt wurden. Beispielsweise zieht eine Intensivierung der Landwirtscha zur Steigerung der Produktion an Feldfrüchten pro Hektar – eine bereitstellende Dienstleistung – den Verlust von regulierenden Dienstleistungen nach sich wie die Speicherung von Nährsto en sowie von kulturellen Dienstleistungen, wie Kultstätten, schönen Landschaften und wertgeschätzter Biodiversität (Townsend 2007).

Landwirtschaft und Ökosystemdienstleistungen

Der Mensch hat von einem Großteil der weltweiten Nettoprimärproduktion für sich selbst Besitz ergri en, insbesondere in Form der **Landwirtschaft**. Wir haben bereits gesehen, wie Landwirtschaft und Artenschutz miteinander in Kon ikt geraten können und wie sich dieser Kon ikt unter Umständen lösen lässt (◘ Abb. 13.21). An dieser Stelle wollen wir nun betrachten, wie sich die Landwirtscha auf Ökosystemdienstleistungen auswirkt.

Bei einer zu starken Ausweitung von intensiv betriebener Landwirtschaft geht zwangsläufig Biodiversität verloren, weil immer mehr artenreiche Resthabitate verschwinden und sich die hohen Konzentrationen der eingesetzten Pestizide negativ auswirken. Gleichzeitig können aber auch Ökosystemdienstleistungen negativ beeinflusst werden, etwa hinsichtlich der Bereitstellung von qualitativ hochwertigem Wasser als Trinkwasser und der Nutzbarkeit für Freizeitvergnügen. Normalerweise wird solches Wasser in einer intakten Landschaft umsonst bereitgestellt. Das ist jedoch nicht mehr der Fall, wenn hohe Mengen an Sticksto und Phosphor, feine Sedimente von erodierenden Flächen oder durch Nutztiere Pathogene ins Wasser gelangen. Wie stark sich die Landwirtscha in dieser Hinsicht auswirkt, hängt davon ab, wie groß der Flächenanteil einer Landscha für die landwirtscha liche Produktion ist. Ein kleiner Landwirtscha sbetrieb wird sich kaum auf die Biodiversität und Wasserqualität der Landscha insgesamt auswirken – nicht einmal bei exzessivem Einsatz von P ug, Düngemitteln und Pestiziden. Was die Biodiversität einer Region tatsächlich verarmen lässt und die Qualität des Wassers verringert, das auch für andere Aktivitäten des Menschen benötigt wird, sind die kumulativen E ekte der immer größer werdenden Flächen mit intensiver Bewirtscha ung. Das legt nahe, dass entsprechende Maßnahmen für Landscha en mit landwirtscha licher Nutzung stets unter Berücksichtigung der regionalen Verhältnisse ergri en werden müssen.

Santelmann et al. (2004) gri en auf das Fachwissen von Experten aus den Bereichen Umweltschutz, Ökonomie und Soziologie zurück und entwarfen auf diese Weise eine alternative Zukun svision für eine bestimmte Landscha , das Einzugsgebiet des Flusses Walnut Creek in einer intensiv bewirtschafteten Region des US-Bundesstaats Iowa. Sie kartierten das Muster der gegenwärtigen Landnutzung und entwickelten darau in drei verschiedene Szenarien für eine kün ige Bewirtscha ung. Dabei evaluierten sie, wie sich das Einkommen durch die Landwirtscha , die Wasserqualität und die Biodiversität unter dem jeweiligen Szenario wahrscheinlich verändern werden. Für das „Produktionsszenario“ ermittelten sie, wie das Einzugsgebiet dieses Flusses in 25 Jahren

aussehen wird, wenn weiterhin der Produktion von Mais und Sojabohnen in Reihenkulturen (engl. *row crops*) Priorität eingeräumt wird – mit der Folge, dass der Anbau auf sämtliche in dem Wassereinzugsgebiet verfügbaren äußerst produktiven Böden ausgedehnt würde. Für das „Wasserqualitätsszenario" wäre eine Änderung der Gesetzgebung erforderlich. Für das Fluss- und Grundwasser müssten chemische Richtlinien festgesetzt werden und es müssten landwirtscha liche Praktiken gefördert werden, die eine Bodenerosion verringern. Für das „Biodiversitätsszenario" wurde schließlich ebenfalls eine neue Gesetzgebung angenommen, um die Abundanz und den Artenreichtum heimischer P anzen und Tiere zu erhöhen – in diesem Fall würde ein Netzwerk von Biodiversitätsschutzgebieten eingerichtet, die durch Biotopkorridore miteinander verbunden werden.

In Abb. 13.30 ist die Verteilung von landwirtscha lich genutzten Flächen und natürlichen Lebensräumen nach 25 Jahren für die drei Szenarien vergleichend dargestellt. Verglichen mit der gegenwärtigen Situation entsteht beim Produktionsszenario die homogenste Landscha , mit einer Zunahme an Reihenkulturen und einer Abnahme der weniger pro tablen Weide ächen und des Anbaus von Futterp anzen. Beim Wasserqualitätszenario entstehen breitere Streifen mit natürlicher Vegetation entlang von Flussufern und es werden vermehrt mehrjährige Nutzp anzen angebaut – mehr Futterp anzen und mehr Weideland. Diese sind förderlicher für eine bessere Wasserqualität und eine höhere Biodiversität. Beim Biodiversitätsszenario schließlich sind die Streifen der Ufervegetation noch breiter, hinzu kommen noch Prärie-, Wald- und Feuchtgebietsreservate sowie eine zunehmende Streifenkultur, die eine Erosion des Bodens reduziert.

Die prozentualen Veränderungen nach 25 Jahren in ökonomischer Hinsicht, in der Wasserqualität und in Bezug auf die Biodiversität sind in Abb. 13.31 für jedes der drei Szenarien dargestellt. Dass das Biodiversitätsszenario die meisten Verbesserungen hinsichtlich der p anzlichen und tierischen Artenvielfalt mit sich bringt, ist keine Überraschung. Eher unerwartet ist dagegen das Ergebnis, dass die für das Biodiversitätsszenario erforderlichen Landnutzungs- und Bewirtschaftungsformen für die Landwirte nahezu ebenso pro tabel sind wie die gegenwärtigen Praktiken. Das Biodiversitätsszenario erzielt auch die

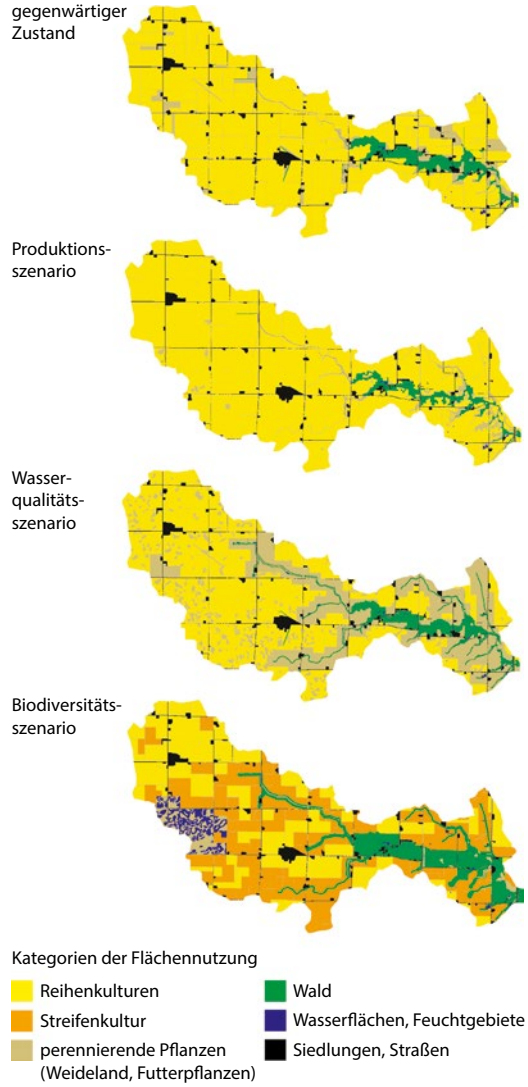


Abb. 13.30 Die heutige Landschaft (oben) und alternative zukünftige Szenarien für das Wassereinzugsgebiet des Flusses Walnut Creek in Iowa, USA. Im Vergleich zur gegenwärtigen Situation nehmen beim Produktionsszenario Reihenkulturen auf Kosten des Bewuchses mit perennierenden Pflanzen zu. Beim Wasserqualitätsszenario erkennen wir eine Zunahme der Flächen mit perennierenden Pflanzen (Weideland und Futterpflanzen) und breitere Vegetationsstreifen entlang des Flusses. Beim Biodiversitätsszenario kommt es zu einer Zunahme der Streifenkultur, noch breiteren Vegetationsstreifen entlang des Flusses und es entstehen ausgedehnte Renaturierungsflächen für Prärien, Wälder und Feuchtgebiete (aus Santelmann et al. 2004)

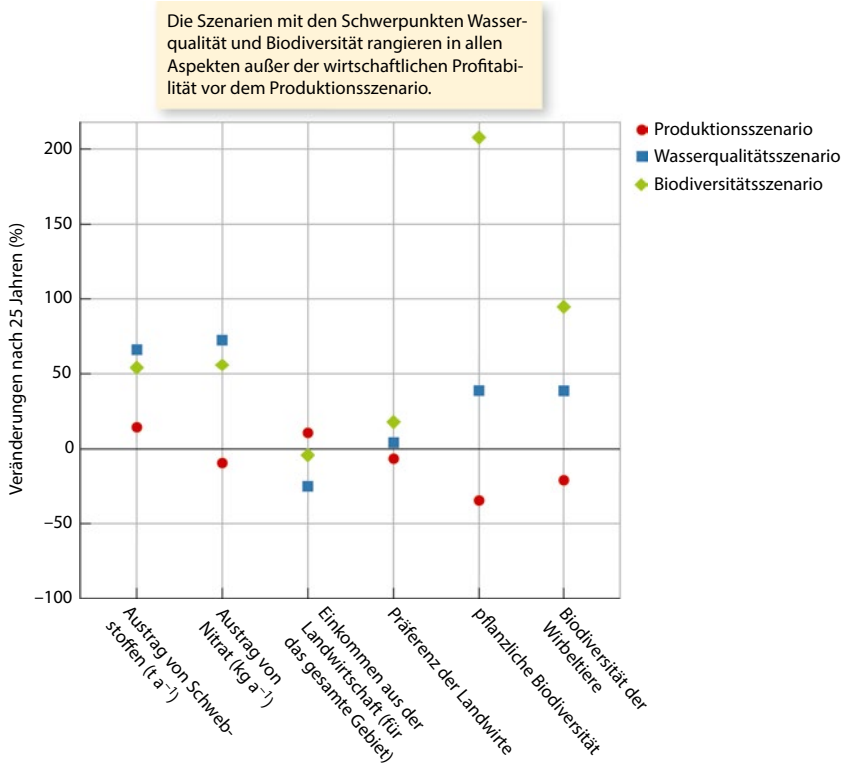


Abb. 13.31 Prozentuale Veränderungen im Vergleich zur gegenwärtigen Situation im Wassereinzugsgebiet des Flusses Walnut Creek in Iowa, USA, bei jedem der drei entworfenen Szenarien mit den Schwerpunkten Produktion, Wasserqualität und Biodiversität. Angegeben sind Veränderungen in Messwerten für die Wasserqualität (Schwebstoffe, Nitratkonzentration), für den wirtschaftlichen Profit (Einkommen aus der Landwirtschaft im Wassereinzugsgebiet insgesamt), für die Präferenz eines der Szenarien durch die Landwirte (beruhend auf einer Bewertung von Bildern, wie die Landnutzung bei dem jeweiligen Szenario aussähe) sowie für zwei Parameter der Biodiversität (Pflanzen und Wirbeltiere) (nach Santelmann et al. 2004)

höchste Akzeptanz unter den Landwirten – beruhend auf einer Bewertung von Bildern der Landnutzung bei jedem der Szenarien durch die Landwirte – und es verbessert die Wasserqualität in ähnlichem Ausmaß wie das speziell auf die Wasserqualität ausgerichtete Szenario. Trotz der etwas höheren Pro tabilität des Produktionsszenarios hat es den Anschein, als könnten die Landwirte auch recht zufrieden mit der Biodiversitätsstrategie sein, die der Gemeinscha insgesamt den größten Nutzen im Hinblick auf die Biodiversität und Ökosystemdienstleistungen bringt.

Mit diesem optimistischen – wie wir hoffen, nicht zu optimistischen – Ausblick beschließen wir dieses Kapitel. Die Probleme des Natur- und Artenschutzes stellen eine große Herausforderung dar, das gilt umso mehr, wenn diese Interessen noch mit anderen, damit in Kon ikt stehenden, aber ebenfalls gerechtfertigten Ansprüchen an Land oder Wasser in Einklang gebracht werden müssen. Aber Beispiele wie das gerade erläuterte geben uns Grund zur Ho nung, dass wir mithilfe von wohlüberlegten wissenscha lichen Untersuchungen, entsprechender Ö entlichkeitsarbeit und gezielter Beratung dieser Herausforderung gewachsen sind.

Zusammenfassung

Warum Naturschutz wichtig ist

Die Wissenschaft der Naturschutzbiologie befasst sich damit, wie sich die Wahrscheinlichkeit erhöhen lässt, dass die Arten und

Lebensgemeinschaften der Erde – genauer, ihre Biodiversität – auch in Zukunft weiter erhalten bleiben. In ihrer grundlegendsten Form ist Biodiversität gleichbedeutend mit dem Artenreichtum, also der Zahl der vorhandenen Arten. Man kann Biodiversität jedoch in kleinerem Maßstab betrachten – etwa auf der Ebene der genetischen Variabilität innerhalb von Populationen – oder in größerem Maßstab – beispielsweise hinsichtlich der Vielfalt verschiedener Typen von Lebensgemeinschaften in einer Region. Bislang sind ungefähr 1,8 Mio. Arten bekannt, die tatsächliche Zahl liegt jedoch wahrscheinlich zwischen 3 und 100 Mio. Spezies. Die gegenwärtig zu beobachtende Aussterberate dürfte etwa 100- bis 1000-mal höher liegen als die Grundrate, die durch Fossilfunde belegt ist.

Kleine Populationen

Das Aussterberisiko einer Population kann nach Gefährdungsgraden eingestuft werden. Diese berücksichtigen die Wahrscheinlichkeit auszusterben sowie den Zeitraum, in dem dies vermutlich passieren wird. Kleine Populationen haben an sich schon ein hohes Aussterberisiko. Hierzu tragen sowohl genetische als auch demografische Faktoren bei. Die Verkleinerung ihres Lebensraums lässt Populationen normalerweise schrumpfen und erhöht ihr Risiko auszusterben.

Bedrohungen der Biodiversität

Übernutzung, Lebensraumzerstörung, zum Beispiel durch Verschmutzungen oder Ausdehnung von Siedlungen, globale Umweltveränderungen, die Einführung invasiver Arten und Infektionskrankheiten können für einzelne Arten, aber auch für die Biodiversität generell ernsthafte Bedrohungen darstellen. Wenn diese Faktoren in Kombination auftreten und zudem noch genetische Probleme hinzukommen, kann es passieren, dass eine gefährdete Art in einen Aussterbestrudel gerät. Das Aussterben einer Art kann selbst wiederum weitere Arten gefährden, wenn Aussterbeketten entstehen.

Naturschutz in der Praxis

Populationsgefährdungsanalysen können ein wertvolles Hilfsmittel darstellen, um festzustellen, welche Arten besonders gefährdet sind, und um deren Aussterberisiko zu quantifizieren. In den meisten Fällen ist es erforderlich, spezielle Schutzgebiete einzurichten, um Ziele des Natur- und Artenschutzes zu erreichen. Diese Schutzgebiete müssen allerdings eine ganze Reihe von Kriterien erfüllen, die durchaus miteinander in Konflikt stehen können. Hierzu gehören beispielsweise der Artenschutz selbst, Erholungsmöglichkeiten für den Menschen sowie die Nutzung natürlicher Ressourcen. Deshalb ist es keinesfalls einfach, die richtigen Standorte für Schutzgebiete finden. Selbst die Ziele des Artenschutzes lassen sich nur dann erreichen, wenn wir Aspekte wie Qualität eines Standorts, Größe des Schutzgebiets und Konnektivität der geschützten Gebiete berücksichtigen und die einzelnen Gebiete nicht isoliert sehen, sondern als gegenseitige Ergänzung.

Ökosystemdienstleistungen

Die Natur bietet der menschlichen Gesellschaft eine Reihe von Ökosystemdienstleistungen. Dazu gehören beispielsweise die Verfügbarkeit von Nahrung wie Fisch, von sauberem Trinkwasser, die Beseitigung von Schadstoffen, die Verminderung von Schäden durch Unwetter oder Senken für atmosphärisches Kohlendioxid. Oft erkennt der Mensch den wirklichen Wert dieser „kostenlosen“ Dienstleistungen erst dann, wenn sie verloren gegangen sind. Im Rahmen einer Untersuchung wurde der globale Gesamtwert der Ökosystemdienstleistungen höher eingeschätzt als das Bruttoinlandsprodukt sämtlicher ökonomischen Aktivitäten aller Nationen.

Aufgaben zur Wiederholung

1. Erklären Sie die verschiedenen Bedeutungen des Begriffs Biodiversität und beschreiben Sie den jeweiligen Nutzen im Kontext des Natur- und Artenschutzes.
2. Welche genetischen Probleme treten speziell in kleinen Populationen auf und wie äußern sie sich?
3. Erläutern Sie den Unterschied zwischen Störungen, Zerstörung und Degradation von Ökosystemen. Wie kann man diesen entgegenwirken?
4. Erklären Sie anhand von Beispielen, wie sich der Verlust oder die Ansiedlung einer einzelnen Art auf den Artenschutz in einer ganzen Lebensgemeinschaft auswirken kann.
5. Was versteht man unter einer Populationsgefährdungsanalyse und wie wird diese durchgeführt?
6. Die IUCN hat Schutzgebiete in eine Reihe von Kategorien unterteilt. Legen Sie die jeweiligen Gründe dafür dar.
7. Beschreiben Sie, inwiefern Ökosysteme der Gesellschaft quasi als Dienstleistung sauberes Trinkwasser zur Verfügung stellen.

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Von den schätzungsweise 3–30 Mio. Arten auf der Erde wurden bislang lediglich etwa 1,8 Mio. beschrieben. Erläutern Sie, wie wichtig es für die Erhaltung der Biodiversität ist, dass wir die betreffenden Arten benennen können.
2. Der bekannte Ökologe Arthur G. Tansley (1871–1955) antwortete einmal auf die Frage, was für ihn Naturschutz bedeute, die Welt in einem Zustand zu bewahren, wie er ihn als Kind kennengelernt habe. Wie würden Sie aus Ihrer heutigen Sicht die Ziele der Naturschutzbiologie definieren?
3. Sollten alle Meeresschutzgebiete sogenannte No-Take-Zonen sein, in denen keinerlei Fischfang gestattet ist? Begründen Sie Ihre Antwort.

Die Ökologie des Menschen: Bevölkerungswachstum, Krankheiten und Versorgung mit Nahrung

14.1 Der Verbrauch ökologischer Ressourcen durch den Menschen – 522

14.2 Das Problem des Bevölkerungswachstums – 523

14.3 Ökologie und Gesundheit des Menschen – 530

14.4 Kunstdünger und die Intensivierung der Landwirtschaft – 535

14.5 Monokulturen, Schädlinge und Pestizide in der Landwirtschaft – 539

14.6 Globaler Flächenverbrauch und andere Einschränkungen für eine weitere Intensivierung der Landwirtschaft – 549

14.7 Nahrungsversorgung durch Fischerei und Aquakultur – 556

Schlüsselkonzepte

Nach Lesen dieses Kapitels werden Sie:

- erklären können, auf welche Weise die wachsende menschliche Bevölkerung mit ihrem erhöhten Ressourcenverbrauch Druck auf die Umwelt ausübt.
- die Ursachen und Probleme der globalen Überbevölkerung benennen können.
- darlegen können, wie die menschliche Gesundheit durch Wechselwirkungen mit dem lokalen und dem globalen Ökosystem beeinflusst wird.
- rückschauend erläutern können, wie sich der zunehmende Einsatz von synthetischen Stickstoffdüngern in den letzten 50 Jahren bemerkbar gemacht hat.
- aufzeigen können, welche Vor- und Nachteile eine chemische bzw. biologische Schädlingsbekämpfung hat und warum landwirtschaftliche Monokulturen die Vermehrung von Schädlingen begünstigen.
- darlegen können, welchen Einschränkungen die Produktion von Nahrung für die Weltbevölkerung unterliegt.
- beschreiben können, wie die Fischereiressourcen der Erde durch Überfischung erschöpft wurden und welche Folgen Aquakulturen für die Umwelt haben.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1_14

Durch das Anwachsen der menschlichen Bevölkerung, die Entwicklung neuer Technologien und den Anstieg des Pro-Kopf-Verbrauchs hat der Mensch immer stärkeren Einfluss auf die Landschaft und die Erde insgesamt genommen. Physische Degradation und Belastung durch Chemikalien aus der Landwirtschaft, Ressourcenverbrauch, Verstädterung und Industrie haben sich nachteilig auf die Gesundheit des Menschen und auch auf zahlreiche Ökosystemdienstleistungen ausgewirkt, die in hohem Maße zum Wohlergehen des Menschen beitragen. Unsere Umweltprobleme haben eine ökologische, ökonomische und sozialpolitische Dimension. Um Lösungen dafür zu finden, ist daher ein multidisziplinärer Ansatz erforderlich.

14.1 Der Verbrauch ökologischer Ressourcen durch den Menschen

In diesem Kapitel werden wir erörtern, wie wir mithilfe der Ökologie besser verstehen können, welche Probleme das menschliche Bevölkerungswachstum, Krankheiten, die Landwirtschaft und der Ressourcenverbrauch mit sich bringen. Selbstverständlich hat alleine schon das Wachstum der menschlichen Bevölkerung Auswirkungen auf die Umwelt und die natürlichen Ökosystemfunktionen, genauso wesentlich sind aber der beträchtliche Anstieg des Pro-Kopf-Verbrauchs und der diesem zugrunde liegende stetige Ausbau neuer Technologien (◘ Abb. 14.1). In der ersten Häl e des 20. Jahrhunderts ist die Weltbevölkerung um 40 % angewachsen – von 1,8 auf 2,5 Mrd. Menschen. Seither hat sich Bevölkerung beinahe verdreifacht auf über 7 Mrd. Menschen. Das globale Bruttoinlandsprodukt (engl. *gross domestic production*) ist in der ersten Häl e des 20. Jahrhunderts um 75 % angestiegen – von 3 auf 5,3 Bio. US-Dollar – und seitdem sogar um mehr als das Zehnfache auf 55 Bio. US-Dollar. Welche Konsequenzen hat dieser Wohlstand? Der Verbrauch von Nahrung, Energie und materiellen Gütern hat erheblich zugenommen – mit entsprechend gravierenden Folgen auf lokaler und globaler Ebene. Die Ökologie kann als Wissenscha dazu beitragen, diese Folgen besser zu verstehen und Möglichkeiten für einen nachhaltigeren Fortschritt zu nden.

Aber nicht nur die Weltbevölkerung ist angewachsen, auch der Anteil der Menschen, die in Städten leben, ist ständig gestiegen (◘ Abb. 14.2). Im Jahr 2010 lebten erstmals in der Menschheitsgeschichte ebenso viele Menschen in Städten wie in ländlichen Regionen. Nach Prognosen der Vereinten Nationen wird sich dieser Trend noch weiter fortsetzen, sodass 2050 rund zwei Drittel der Weltbevölkerung in Städten leben werden. In gewisser Weise entlastet dieser Trend aber die Umwelt: Beispielsweise sind die Pro-Kopf-Emissionen an Treibhausgasen für Stadtbewohner in der Regel weitaus niedriger als in der Bevölkerung insgesamt. Allerdings benötigen die Städte selbst Raum und ersetzen ländlich geprägte Landstriche mit landwirtscha lichen und natürlichen Ökosystemen. Außerdem sind sie Orte erhöhter Lu - und Wasserverschmutzung, weil hier auf engem Raum große Mengen an Energie und Ressourcen verbraucht und Abwässer produziert werden. Ermöglicht wurde die wachsende Urbanisierung durch die zunehmende Intensivierung der Landwirtscha . Mit dem Anstieg der Produktivität pro Fläche durch den Einsatz von Düngemitteln und fossilen Brennsto en – etwa zum Antrieb von Traktoren, Bewässerungssystemen usw. – mussten immer weniger Menschen auf den Feldern arbeiten.

Wie schon in ▶ Kap. 11 erwähnt, nutzt der Mensch bereits einen hohen Anteil der globalen Nettoprimärproduktivitität (NPP) für seine Zwecke (▶ Abb. 11.2). In Zukun werden die Menschen sogar noch einen höheren Prozentsatz der NPP nutzen, weil der Nahrungsverbrauch steigen wird und mehr Nutzp anzen zur Produktion von Biotreibsto en angebaut werden. Der durchschnittliche Pro-Kopf-Verbrauch an Nahrungsmitteln ist in den letzten Jahren kontinuierlich angestiegen, von täglich 2360 kcal Mitte der 1960er-Jahre auf heute 2940 kcal (World Health Organization 2013b). Nach Angaben der U. S. National Institutes of Health reichen für einen Erwachsenen bei moderater Aktivität 2250 kcal am Tag aus. Natürlich stellen Hunger und Unterernährung in vielen Regionen der Erde nach wie vor ein großes Problem dar – rund 1 Mrd. Menschen ist nicht ausreichend ernährt. Doch selbst in den Entwicklungsländern hat der Verbrauch von täglich 2054 kcal in den 1960er-Jahren auf heute 2850 kcal zugenommen. Warum müssen dennoch viele Menschen hungern? Das liegt aktuell nicht daran, dass weltweit nicht genügend Nahrungsmittel produziert werden, sondern an der ungleichen

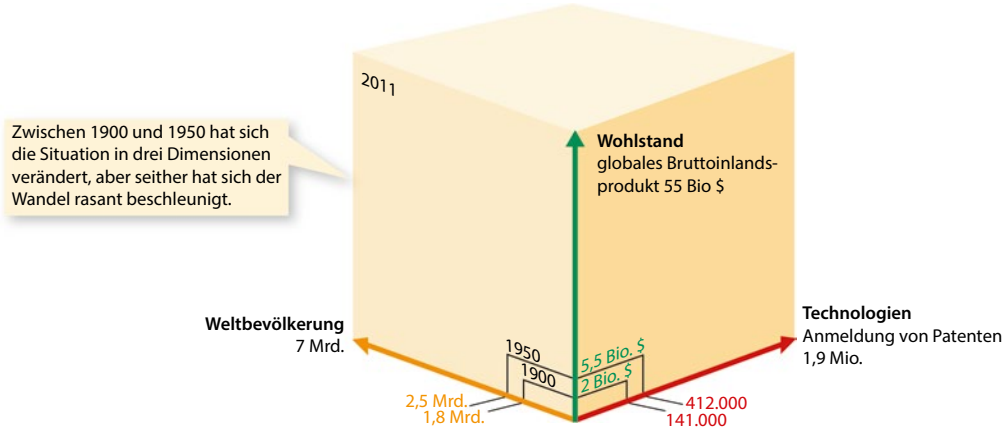


Abb. 14.1 Der Mensch belastet die globale Umwelt zunehmend, beispielsweise durch die Auswirkungen seines Bevölkerungswachstums, durch zunehmenden Wohlstand und einen höheren Pro-Kopf-Verbrauch sowie die Entwicklung neuer Technologien (aus Kolbert 2011)

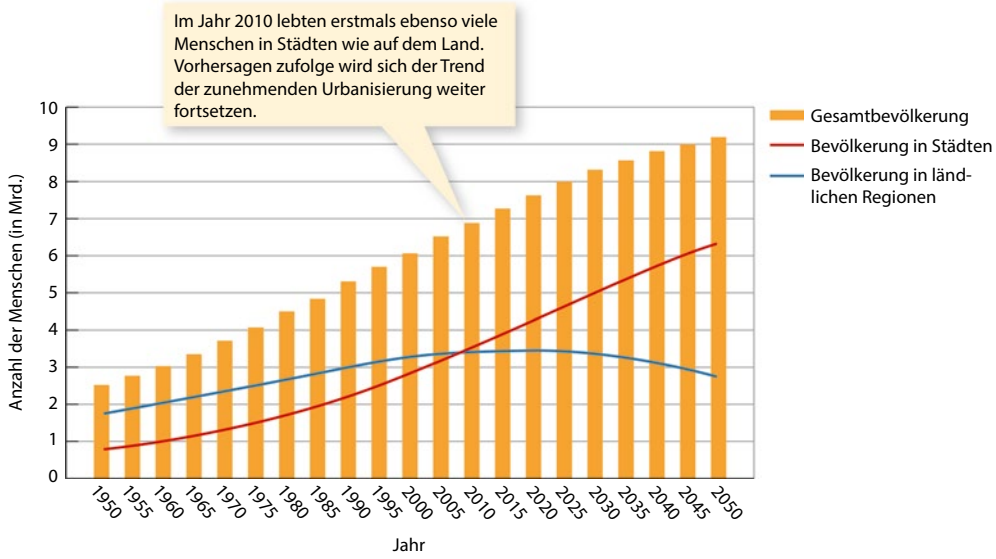


Abb. 14.2 Die Weltbevölkerung insgesamt sowie die in ländlichen Regionen und in Städten lebende Bevölkerung von 1950 bis 2010, ergänzt durch Prognosen der Vereinten Nationen für die zukünftige Entwicklung bis 2050 (aus UNEP 2014)

Verteilung dieser Nahrungsmittel. Tatsächlich sind Gesundheitsbehörden zunehmend besorgt über den übermäßigen Verbrauch von Nahrungsmitteln: Die Zahl Fettleibiger hat sich in den vergangenen 30 Jahren verdoppelt und mehr als ein Drittel der Erwachsenen weltweit leiden unter Übergewicht (World Health Organization 2013b). Nichtsdestotrotz ist zu erwarten, dass die Nahrungsproduktion global gesehen weiterhin zunehmen wird.

14.2 Das Problem des Bevölkerungswachstums

Die Ursache der meisten – wenn nicht sogar aller – Umweltprobleme, mit denen wir konfrontiert sind, ist die große und immer weiter anwachsende menschliche Bevölkerung. Mehr Menschen bedeuten einen größeren Bedarf an Energie, an nichterneuerbaren Ressourcen wie Erdöl und Mineralien,

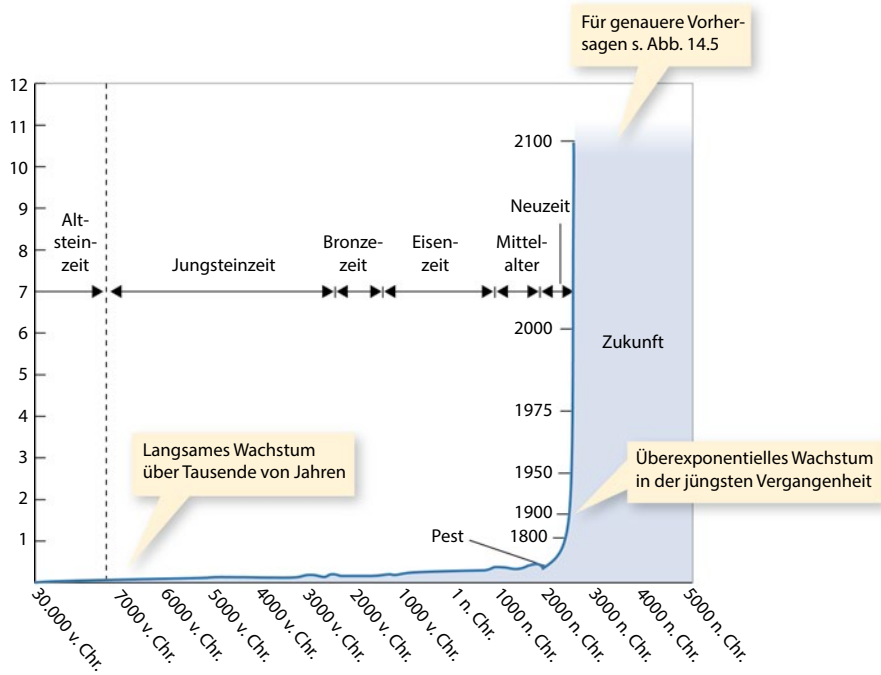


Abb. 14.3 Die geschätzte Größe der Weltbevölkerung in den letzten 30.000 Jahren, ergänzt durch einen Ausblick in die Zukunft (nach Population Reference Bureau 2006)

an erneuerbaren Ressourcen wie Fisch und Wäldern und an Nahrungsmitteln, die durch die Landwirtschaft produziert werden müssen. So wie bisher, kann es zweifellos nicht weitergehen. Obgleich immer noch nicht so ganz klar ist, worin das Problem tatsächlich liegt (► Exkurs 14.1). Zunächst werden wir uns mit der Größe und Wachstumsrate der Weltbevölkerung befassen und darauf eingehen, wie der gegenwärtige Zustand erreicht wurde und wie genau die Vorhersagen für die Zukun sind. Schließlich stellen wir uns noch die Frage: „Wie viele Menschen kann die Erde verkra en?“

Das Bevölkerungswachstum bis heute

Bei einem exponentiellen Wachstum (► Kap. 5) nimmt die Population als Ganzes mit zunehmender Rate zu (bei der Au ragung der Anzahl in Abhängigkeit von der Zeit zeigt die Kurve nach oben). Das liegt einfach daran, dass die Wachstumsrate ein Produkt der individuellen Rate (die konstant ist) und der zunehmenden Zahl von Individuen ist. Wie Abb. 14.3 zeigt, verlief das Wachstum zwar über Tausende von Jahren hinweg durchaus exponentiell, aber sehr langsam. Nur vor 10.000 Jahren machte es mit Beginn der Landwirtschaft einen Sprung. Während kurzer Zeiträume, etwa zur Zeit der Pest in Europa vor rund 700 Jahren, ging die Weltbevölkerung sogar zurück. Mit der zunehmenden Urbanisierung und Industrialisierung beschleunigte sich das Wachstum dann und verlief mehrere Jahrhunderte lang überexponentiell. Vor Kurzem hat es sich jedoch wieder verlangsamt, wie wir weiter unten sehen werden.

Vorhersagen für die Zukunft

Anhand der Entwicklung der menschlichen Bevölkerung in der Vergangenheit können wir Vorhersagen für zukünftige Populationsgrößen und Wachstumsraten tre en. Einfach die Vergangenheit auf die Zukun zu projizieren würde jedoch bedeuten, von der mit Sicherheit falschen Annahme auszugehen, dass die Bedingungen in der Zukun genauso

Exkurs 14.1 Aktueller ÖKOnflikt

Worin genau besteht das Bevölkerungsproblem?

Worin besteht eigentlich das Bevölkerungsproblem? Diese Frage ist nicht so einfach zu beantworten, im Folgenden sind dennoch einige mögliche Antworten darauf aufgeführt (Cohen 1995, 2003, 2005). Das tatsächliche Problem könnte durchaus eine Kombination aus diesen Aspekten sein. Es bestehen jedoch kaum Zweifel, dass ein Problem besteht und dass dieses Problem uns alle gemeinsam angeht.

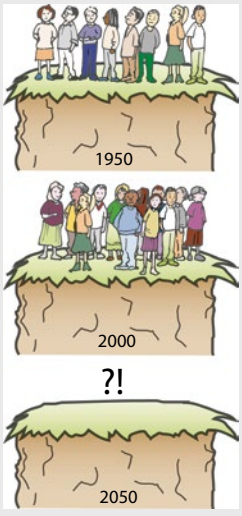
- Die gegenwärtige Größe der Weltbevölkerung ist nicht auf Dauer tragbar: Im Jahr 200 n. Chr. gab es auf der Erde etwa 2,5 Mio. Menschen. Damals schrieb Quintus Septimus Florens Tertullianus: „Wir sind eine Belastung für die Erde, ihre Ressourcen werden kaum ausreichen für uns." Bis zum Jahr 2013 war die Weltbevölkerung auf schätzungsweise 7 Mrd. Menschen angewachsen.



- Es ist nicht die Größe der Weltbevölkerung, sondern ihre Verteilung auf der Erde, die nicht auf Dauer tragbar ist: Der Anteil der Bevölkerung in Städten ist von rund 3 % um 1800 auf heute mehr als 50 % angestiegen. Jeder in der Landwirtschaft Beschäftigte muss heute sich selbst und zusätzlich einen Stadtbewohner ernähren, im Jahr 2050 werden es sogar zwei Stadtbewohner sein (Cohen 2005).



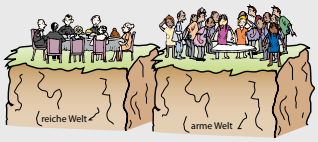
- Die gegenwärtige Wachstumsrate der Weltbevölkerung ist untragbar hoch: Vor der landwirtschaftlichen Revolution im 18. Jahrhundert hatte die Weltbevölkerung ungefähr 1000 Jahre gebraucht, um sich zu verdoppeln. Die jüngste Verdopplung vollzog sich in nur 39 Jahren (Cohen 2001).



- Es ist nicht die Größe, sondern die Altersstruktur der Weltbevölkerung, die nicht auf Dauer tragbar ist: In den industrialisierten Regionen der Erde stieg der Anteil der älteren Bevölkerung über 65 Jahre von 7,6 % im Jahr 1950 auf 12,1 % 1990. Mittlerweile nimmt dieser Anteil noch schneller zu, weil die große Gruppe der nach dem Zweiten Weltkrieg geborenen Menschen nun das 65. Lebensjahr überschritten hat.



- Es ist nicht die Begrenzung der Ressourcen, sondern ihre ungleiche Verteilung unter der Weltbevölkerung, die nicht auf Dauer tragbar ist: Im Jahr 1992 lag das Jahreseinkommen der rund 830 Mio. Menschen in den reichsten Ländern der Erde im Schnitt umgerechnet bei 22.000 US-Dollar. Die 2,6 Mrd. Menschen in den Ländern mit mittlerem Einkommen verdienten im Schnitt jährlich 1600 US-Dollar. Hingegen mussten die 2 Mrd. Menschen in den ärmsten Ländern mit nur 400 US-Dollar auskommen. Und auch hinter diesen Mittelwerten verbergen sich noch enorme Ungleichheiten.



- *Welche Rolle oder Verantwortung kommt dem Einzelnen im Gegensatz zum Staat bei der Lösung des Bevölkerungsproblems zu?*
- *Welche der fünf oben aufgelisteten Varianten des Bevölkerungsproblems betreffen ganz besonders die Beziehung zwischen Industrie- und Entwicklungsländern bzw. zwischen Reich und Arm?*

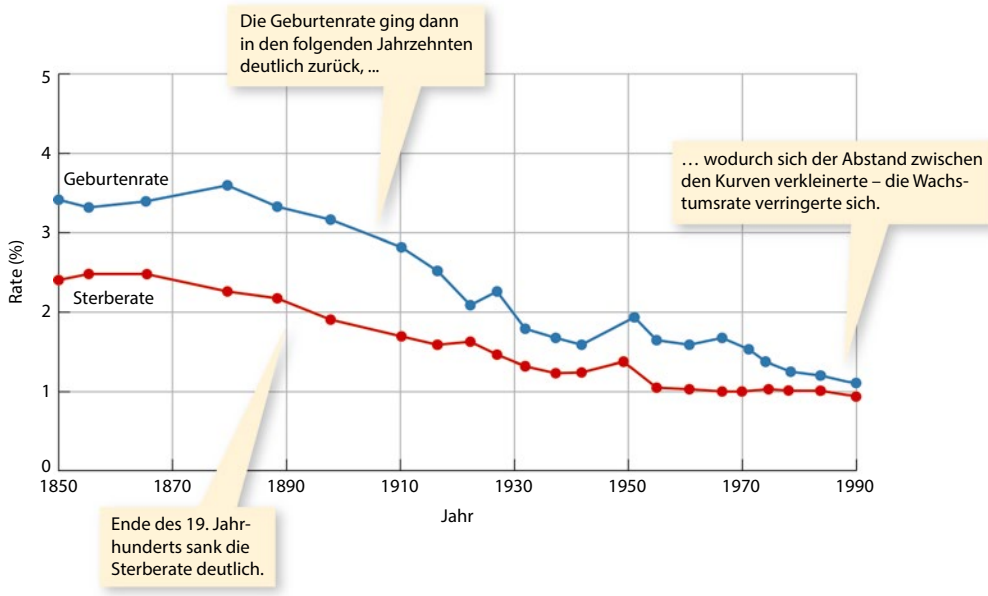


Abb. 14.4 Geburten- und Sterberaten in Europa seit 1850. Die jährliche Nettowachstumsrate entspricht dem Abstand zwischen den beiden Kurven (nach Cohen 1995)

sein werden wie in der Vergangenheit. Um wirklich eine Vorhersage tre en zu können, müssen wir zunächst verstehen, was in der Vergangenheit passiert ist, wie sich die Gegenwart davon unterscheidet und wie sich diese Unterschiede in zukün igen Mustern des Bevölkerungswachstums niederschlagen könnten. Insbesondere müssen wir uns klar machen, dass die menschliche Bevölkerung wie alle ökologischen Populationen heterogen ist.

14

Als **demografischen Übergang** (engl. *demographic transition*) bezeichnet man eine Verschiebung von hohen zu niedrigen Geburten- und Sterberaten. Auf dieser Basis können wir drei Teilpopulationen der menschlichen Bevölkerung unterscheiden: Bei der ersten hat der demogra sche Übergang schon sehr früh – vor 1945 – stattgefunden (Abb. 14.4), bei der zweiten spät – nach 1945 – und bei der dritten ist er noch gar nicht erfolgt. Der Verlauf sieht folgendermaßen aus: Zu Beginn sind sowohl die Geburten- als auch die Sterberate hoch, aber Erstere liegt nur etwas höher als Letztere, sodass die Wachstumsrate der Bevölkerung insgesamt nur gering ausfällt. Es ist davon auszugehen, dass dies in allen menschlichen Populationen in weiten Teilen der Vergangenheit der Fall war. Als Nächstes geht die Sterberate zurück, während die Geburtenrate gleich hoch bleibt. Dadurch steigt die Wachstumsrate an. Anschließend nimmt jedoch auch die Geburtenrate ab, bis sie ähnlich hoch oder sogar niedriger ist als die Sterberate. Folglich geht die Wachstumsrate der Bevölkerung wieder zurück – oder wird mitunter sogar negativ, sofern die Sterberate die Geburtenrate übersteigt –, allerdings ist die Bevölkerung dann schon viel größer als zum Zeitpunkt vor Beginn des Übergangs.

Als Erklärung für diesen demogra schen Übergang wird häu g darauf verwiesen, er sei eine unausweichliche Folge von Industrialisierung, Bildung und genereller Modernisierung. Diese Faktoren führten zunächst aufgrund von medizinischen Fortschritten zu einer Abnahme der Sterberaten. Anschließend komme es durch bewusste Entscheidungen der Menschen – etwa, erst spät Kinder zu bekommen – zu einem Rückgang der Geburtenraten. Wenn wir die Bevölkerungen der verschiedenen Regionen der Erde alle zusammen betrachten, erkennen wir einen dramatischen Rückgang von der höchsten jährlichen Wachstumsrate von etwa 2,1 % in den Jahren 1965–1970 auf rund 1,1–2,1 % heute (Abb. 14.5a). Zwar nahm die Wachstumsrate auch in der Vergangenheit bisweilen ab, beispielsweise bedingt durch die Pest

oder Kriege, aber nie zuvor, so Cohen (2005), erfolgte dieser Rückgang „aus freiem Entschluss".

Zwei unvermeidliche Entwicklungen

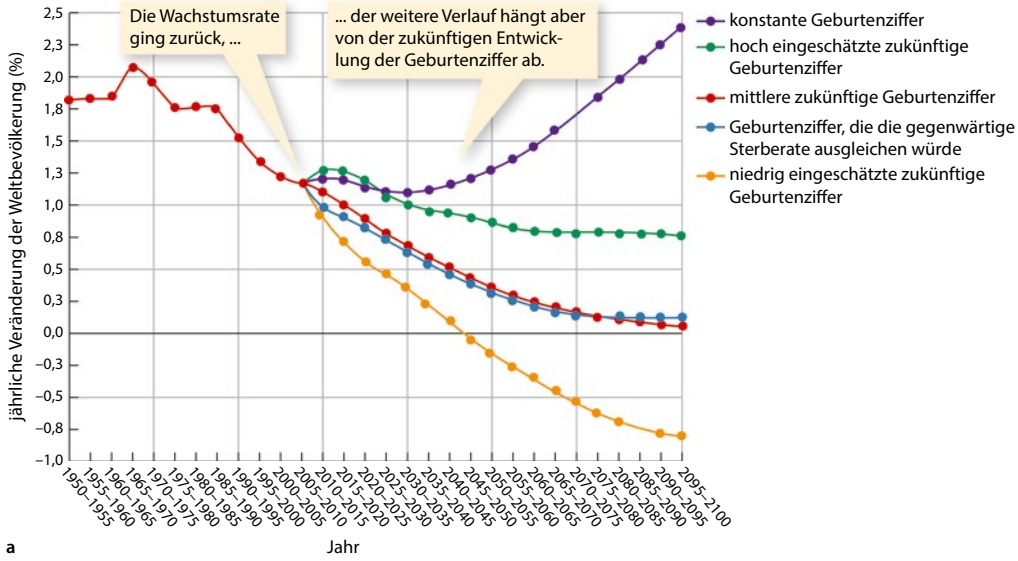
Wäre das Bevölkerungsproblem gelöst, wenn es gelänge, in allen Ländern der Erde einen demografischen Wandel herbeizuführen, sodass die Geburtenraten gleich den Sterberaten wären und damit ein Nullwachstum vorläge? Sicherlich nicht, und zwar aus mindestens zwei wesentlichen Gründen. Der erste Grund lautet: Es besteht ein großer Unterschied in der Altersstruktur von Populationen mit gleicher Geburten- und Sterberate, je nachdem, ob diese hoch oder niedrig sind. Wie wir in ▶ Kap. 5 gesehen haben, spiegelt die Nettoreproduktionsrate einer Population das altersabhängige Muster von Überleben und Geburten wider. Eine bestimmte Nettoreproduktionsrate kann jedoch durch eine praktisch unendliche Zahl unterschiedlicher Kombinationen von Geburten- und Sterberaten erzielt werden. Diese Kombinationen selbst führen zu unterschiedlichen Altersstrukturen innerhalb der jeweiligen Population. Bei hoher Geburten-, aber niedriger Überlebensrate – also der Situation vor dem demografischen Übergang – umfasst eine Population viele junge und relativ wenige alte Individuen. Ist hingegen die Geburtenrate niedrig und die Überlebensrate hoch – also beim angestrebten Idealfall nach dem demografischen Übergang –, so sind zwangsläufig relativ wenige, produktive junge Individuen für die Versorgung vieler alter, unproduktiver, abhängiger Individuen zuständig. Größe und Wachstumsrate der menschlichen Bevölkerung stellen also nicht die einzigen Probleme dar: Ein weiteres bildet die Altersstruktur der Bevölkerung (◘ Abb. 14.6).

Angenommen, wir verfügten über so fortschrittliche Erkenntnisse und eine so umfassende Macht, dass wir schon morgen für gleiche Geburten- und Sterberaten sorgen könnten. Würde das Bevölkerungswachstum dann zum Stillstand kommen? Auch in diesem Fall lautet die Antwort „Nein" – und zwar aus dem zweiten Grund: Das Bevölkerungswachstum hat seine eigene Dynamik und selbst bei angeglichener Geburten- und Sterberate würde es noch viele Jahre dauern, bis sich eine stabile Altersstruktur einstellt. Unterdessen würde sich das Bevölkerungswachstum jedoch weiterhin fortsetzen. Laut Vorhersagen der Vereinten Nationen wird die Weltbevölkerung selbst bei geringen Geburtenziffern bis 2050 weiterhin leicht anwachsen, von derzeit etwas mehr als 7 Mrd. Menschen auf mehr als 8 Mrd. (◘ Abb. 14.5b). Heute leben auf der Erde beispielsweise sehr viel mehr Säuglinge als noch vor 25 Jahren. Selbst wenn jetzt die Geburtenrate pro Kopf beträchtlich sinkt, wird es in 25 Jahren erheblich mehr Geburten geben als heute. Und auch durch diese Kinder wird sich wiederum die Dynamik fortsetzen, bevor schließlich irgendwann eine stabile Altersstruktur erreicht ist. Wie ◘ Abb. 14.5c zeigt, wird die von jungen Menschen dominierte Bevölkerung in den Entwicklungsländern der Erde am meisten zur Dynamik des weiteren Bevölkerungswachstums beitragen.

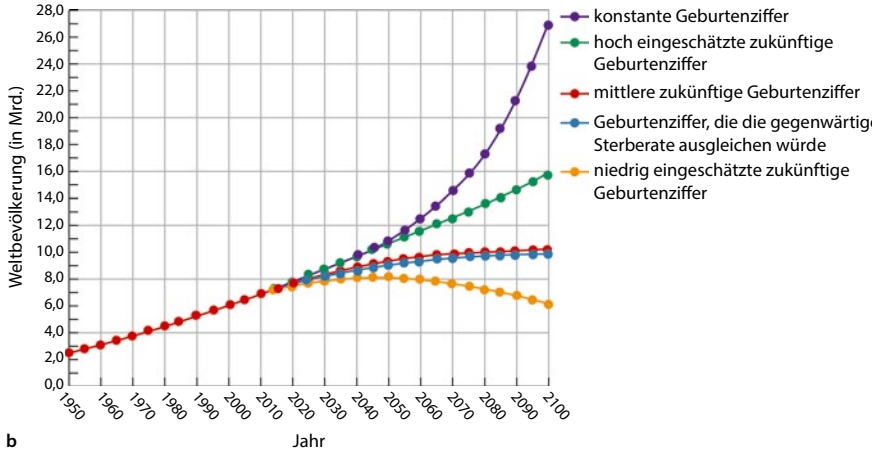
Wie groß ist die globale Umweltkapazität?

Die gegenwärtige Wachstumsrate der Weltbevölkerung ist nicht auf Dauer tragbar, obschon sie heute geringer ist als früher. In einem endlichen Raum mit endlichen Ressourcen kann keine Population ständig weiter anwachsen. Um eine geeignete Lösung für das Problem vorschlagen zu können, benötigen wir eine Art Zielvorgabe, wie viele Menschen die Erde verkraften kann. Die im Laufe der letzten 300 Jahre vorgeschlagenen Schätzungen hatten eine erstaunliche Schwankungsbreite und selbst die Schätzwerte seit den 1970er-Jahren unterscheiden sich um drei Zehnerpotenzen und reichen von 1 bis zu 1000 Mrd. Betrachten wir einige Beispiele, um zu veranschaulichen, welche Schwierigkeiten es bereitet, eine vernünftige Einschätzung der Umweltkapazität zu erhalten (für weitere Einzelheiten zu den unten genannten Autoren s. Cohen 1995, 2005).

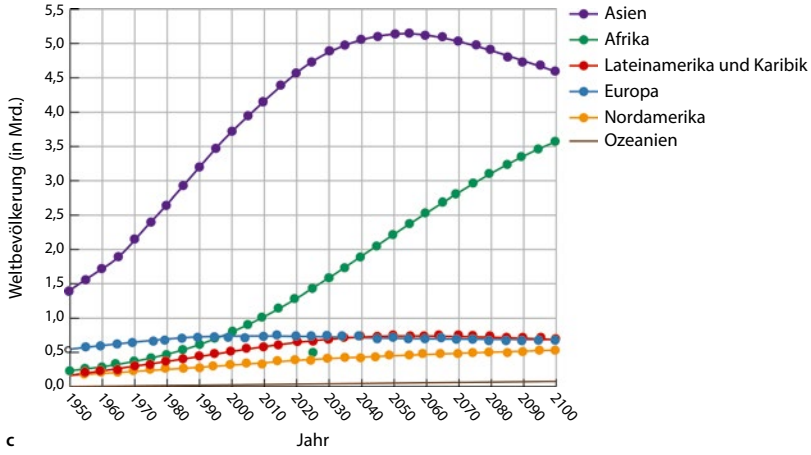
Der niederländische Naturforscher Antoni van Leeuwenhoek schätzte im Jahr 1679 die besiedelte Fläche der Erde 13.385-mal größer ein als seine Heimat Holland, das damals rund 1 Mio. Einwohner hatte. Unter der Annahme, die gesamte Fläche könne so dicht besiedelt sein wie Holland, kam er auf eine Obergrenze von ungefähr 13,4 Mrd. Menschen. Im Jahr 1967 fragte sich der Pflanzenpopulationsökologe C. T. de Wit, wie viele Menschen auf


Die Wachstumsrate ging zurück, ...
... der weitere Verlauf hängt aber von der zukünftigen Entwicklung der Geburtenziffer ab.
jährliche Veränderung der Weltbevölkerung (%)
2,5
2,3
2,0
1,8
1,5
1,3
1,0
0,8
0,5
0,3
0,0
−0,3
−0,5
−0,8
−1,0
1950–1955
1955–1960
1960–1965
1965–1970
1970–1975
1975–1980
1980–1985
1985–1990
1990–1995
1995–2000
2000–2005
2005–2010
2010–2015
2015–2020
2020–2025
2025–2030
2030–2035
2035–2040
2040–2045
2045–2050
2050–2055
2055–2060
2060–2065
2065–2070
2070–2075
2075–2080
2080–2085
2085–2090
2090–2095
2095–2100
Jahr
konstante Geburtenziffer
hoch eingeschätzte zukünftige Geburtenziffer
mittlere zukünftige Geburtenziffer
Geburtenziffer, die die gegenwärtige Sterberate ausgleichen würde
niedrig eingeschätzte zukünftige Geburtenziffer

a


Weltbevölkerung (in Mrd.)
28,0
26,0
24,0
22,0
20,0
18,0
16,0
14,0
12,0
10,0
8,0
6,0
4,0
2,0
0,0
1950
1960
1970
1980
1990
2000
2010
2020
2030
2040
2050
2060
2070
2080
2090
2100
Jahr
konstante Geburtenziffer
hoch eingeschätzte zukünftige Geburtenziffer
mittlere zukünftige Geburtenziffer
Geburtenziffer, die die gegenwärtige Sterberate ausgleichen würde
niedrig eingeschätzte zukünftige Geburtenziffer

b


Weltbevölkerung (in Mrd.)
5,5
5,0
4,5
4,0
3,5
3,0
2,5
2,0
1,5
1,0
0,5
0,0
1950
1960
1970
1980
1990
2000
2010
2020
2030
2040
2050
2060
2070
2080
2090
2100
Jahr
Asien
Afrika
Lateinamerika und Karibik
Europa
Nordamerika
Ozeanien

c

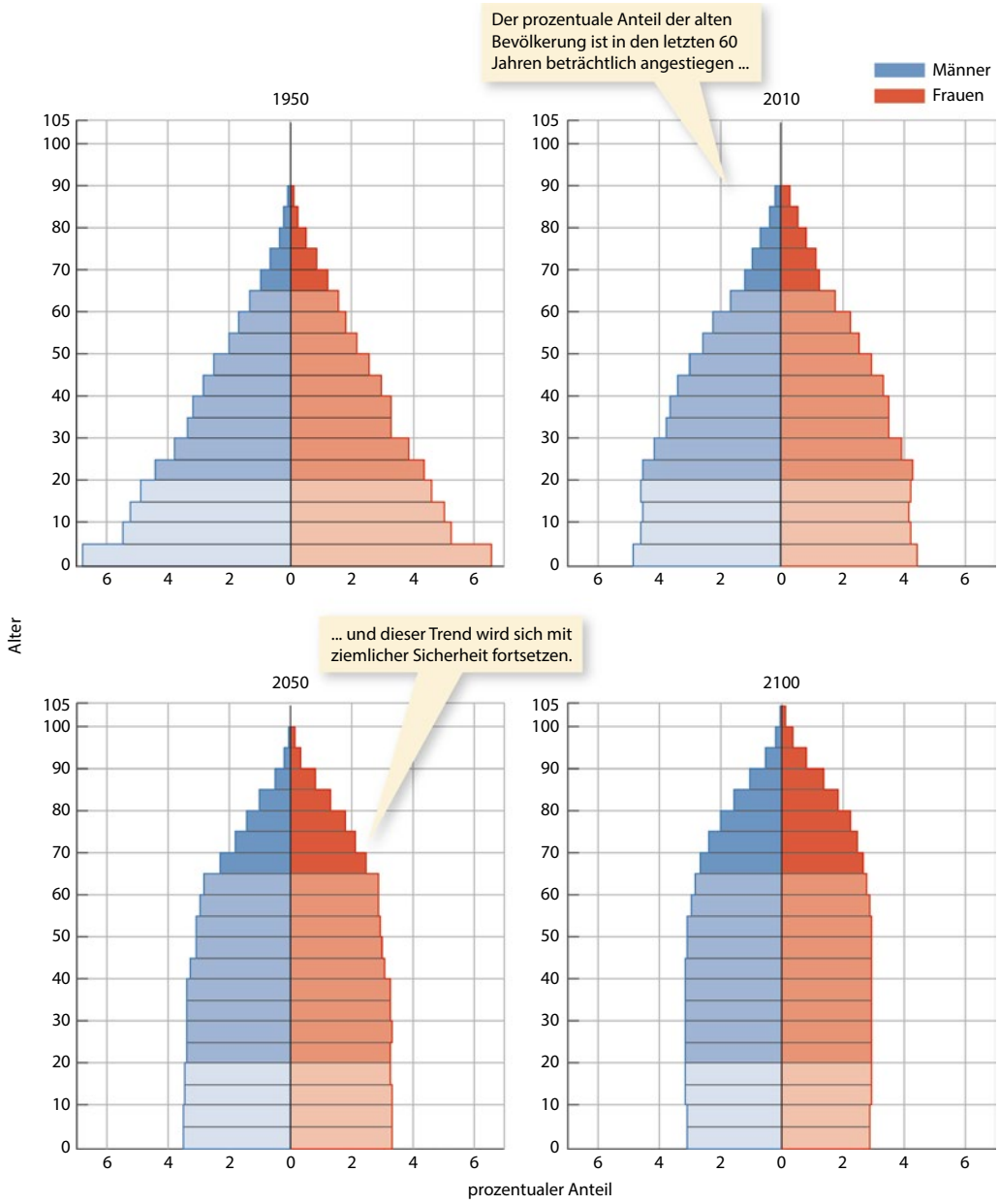


Abb. 14.6 Alterspyramiden der Weltbevölkerung, dargestellt als prozentuale Anteile an den verschiedenen Altersklassen für beide Geschlechter im Zeitraum von 1950–2010, ergänzt um Vorhersagen bis 2050 und 2100 unter der Annahme einer mittleren Geburtenziffer (Abb. 14.5) (nach United Nations 2011)

Abb. 14.5 **a** Die durchschnittliche jährliche prozentuale Veränderung der Weltbevölkerung von 1950–2010, ergänzt durch Vorhersagen bis 2100 auf der Basis verschiedener Annahmen zu künftigen Geburtenziffern (engl. *fertility rate*). **b** Die geschätzte Größe der Weltbevölkerung von 1950–2010, ergänzt durch Vorhersagen bis 2100 auf der Basis verschiedener Annahmen hinsichtlich der Geburtenziffern. **c** Die geschätzte Größe der Bevölkerungen der Kontinente der Erde von 1950–2010, ergänzt um Vorhersagen bis 2100 unter der Annahme einer mittleren Geburtenziffer (nach United Nations 2011)

der Erde leben können, wenn die Photosynthese der limitierende Prozess ist. Er kam auf eine Zahl von 1000 Mrd. – unter der Annahme, dass die Wachstumsperiode mit dem Breitengrad variiert, dass aber weder Wasser noch Mineralsto e limitierende Faktoren darstellen. Sofern die Menschen Fleisch essen oder eine angemessene Fläche als Lebensraum haben möchten, gelangte de Wit zu einem niedrigeren Wert.

Im Gegensatz dazu steht die Annahme von H. R. Hulett von 1970, das Niveau von Wohlstand und Verbrauch in den Vereinigten Staaten sei optimal für die gesamte Erde, wobei er nicht nur den Bedarf an Nahrung, sondern auch an erneuerbaren Ressourcen wie Holz und nichterneuerbaren Ressourcen wie Stahl und Aluminium berücksichtigte. Er errechnete eine Obergrenze von maximal 1 Mrd. Menschen. In einer Reihe von Publikationen aus dem Jahr 1988 gelangten Kates et al. zu ähnlichen Annahmen, wobei sie globale Durchschnittswerte zugrunde legten und nicht solche für die Vereinigten Staaten. Nach ihrer Berechnung liegt die Umweltkapazität der Erde bei einer einfachen, überwiegend vegetarischen Ernährung bei 5,9 Mrd. Menschen, bei einer „aufgebesserten" Ernährung mit rund 15 % der aufgenommenen Kalorien aus tierischen Produkten bei 3,9 Mrd. und bei einer Deckung von 25 % des Kalorienbedarfs aus tierischen Produkten bei 2,9 Mrd. Menschen.

In jüngerer Zeit versuchten Wackernagel et al. (2002) zu quanti zieren, welche Fläche an Land die Menschheit für ihre Versorgung mit Ressourcen und die Entsorgung ihrer Abfälle benötigt – verkörpert durch ihr Konzept des **ökologischen Fußabdrucks** (engl. *ecological footprint*). Sie gelangten zu der vorläu gen Einschätzung, dass der Mensch 1961 70 % und 1999 120 % der Kapazität der Biosphäre nutzte – mit anderen Worten, die globale Umweltkapazität sei bereits vor der Jahrtausendwende, bei einer Weltbevölkerung von rund 6 Mrd., überschritten gewesen.

Cohen (2005) hat darauf hingewiesen, dass viele Schätzungen ganz oder weitgehend auf nur einem einzigen Parameter beruhen – etwa auf der biologisch produktiven Landfläche, der Versorgung mit Wasser, Energie, Nahrung usw. In der Realität hängt der Ein uss eines dieser Parameter allerdings vom Wert der anderen ab. Sofern beispielsweise Wasser knapp, Energie jedoch im Über uss vorhanden ist, kann man Wasser entsalzen und dorthin transportieren, wo Wassermangel herrscht. Bei hohen Energiekosten kommt diese Lösung nicht infrage. Wie die oben genannten Beispiele verdeutlichen, besteht ein Unterschied zwischen der Zahl der Menschen, die die Erde grundsätzlich ernähren kann, und der Zahl, die sie bei einem akzeptablen Lebensstandard ernähren kann. Die höheren Schätzwerte kommen dem Konzept der Umweltkapazität nahe, wie wir es in der Regel auf andere Organismen anwenden (▶ Kap. 5) – einer Zahl, die durch die begrenzten Ressourcen der Umwelt determiniert wird. Es ist jedoch unwahrscheinlich, dass sich die meisten Menschen mit einem Leben an der Kapazitätsgrenze zufrieden geben oder dies ihren Nachfahren wünschen.

Auf jeden Fall gehen wir schon weit mit unserer Annahme, dass die menschliche Bevölkerung von unten her (Bottom-up) durch ihre Ressourcen begrenzt ist und nicht von oben her (Top-down) durch ihre natürlichen Feinde. Allerdings werden Infektionskrankheiten – vor nicht allzu langer Zeit noch als weitgehend besiegt betrachtet – inzwischen wieder als große Bedrohung für das Wohlergehen der Menschheit wahrgenommen. Wie wir in ▶ Kap. 7 gesehen haben, entwickeln sich zahlreiche Infektionskrankheiten am besten bei hohen Populationsdichten. Im folgenden Abschnitt werden wir uns etwas näher mit der menschlichen Gesundheit befassen.

14.3 Ökologie und Gesundheit des Menschen

Wie wir in ▶ Kap. 13 gesehen haben, ist der Verlust von Biodiversität und einzelnen Arten an sich schon bedauernswert, vor allem aber auch aufgrund seiner indirekten Auswirkungen auf Wohlergehen und Lebensqualität des Menschen. Die menschliche Gesundheit ist jedoch auch noch direkter von den ökologischen Veränderungen betro en, die um uns herum ablaufen.

Schwinden der Ozonschicht

Ein Beispiel dafür bildet das Schwinden der **Ozonschicht** in der Stratosphäre (▶ Abschn. 12.4). Das stratosphärische Ozon absorbiert ultraviolette Strahlung

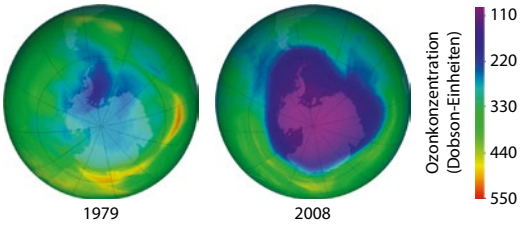


Abb. 14.7 Darstellung des Ozonlochs über der Antarktis kurz nach seiner Entdeckung im Jahr 1979 und im Jahr 2008 (nach Shanklin 2010, NASA-Bilder mit freundlicher Genehmigung des Goddard Space Flight Center Ozone Processing Team)

(UV-Strahlung). Dadurch gelangt nur eine geringere Menge an UV-Strahlung bis auf die Erdober äche, wo sie beträchtliche Auswirkungen auf die Umwelt und die menschliche Gesundheit haben kann. Die Abnahme des Ozons in der Stratosphäre begann in den 1970er-Jahren mit einer Rate von 4 % pro Jahrzehnt. Als dramatischster E ekt bildete sich über der Antarktis ein immer größer werdendes Ozonloch (Shanklin 2010, Abb. 14.7), aber die Ozonkonzentration ging weltweit zurück. Zu diesem Rückgang tragen unter anderem natürlich vorkommende chemische Verbindungen wie das auch als Lachgas bekannte Disticksto monoxid (N_2O, engl. *nitrous oxide*; ▶ Abschn. 12.4) bei. Eine bahnbrechende Entdeckung offenbarte jedoch als Hauptursache die Anreicherung von Fluorchlorkohlenwassersto en (FCKW, engl. *chlorofluorocarbons*) in der Atmosphäre. Diese werden als Kühlmittel hergestellt und erwiesen sich als besonders wirkungsvolle Katalysatoren bei der Zerstörung der Ozonschicht. Als Reaktion darauf wurde 1987 das Montrealer Protokoll verabschiedet, das die Unterzeichner verp ichtete, die Verwendung von FCKW weltweit zunächst zu reduzieren und schließlich ganz einzustellen. Dieses Abkommen stellte sich als außerordentlich hilfreich heraus: Die Rate der Ozonabbaus konnte dadurch deutlich verringert werden. Das Disticksto monoxid kann allerdings eine ähnliche Rolle bei der Zerstörung der Ozonschicht spielen wie die FCKW. Sein E ekt auf die Ozonschicht nahm zu, weil seine Konzentrationen weiterhin ansteigen – eine der zahlreichen Konsequenzen der Beschleunigung des globalen Sticksto reislaufs durch den Menschen. Dadurch stellt das Schwinden der Ozonschicht nach wie vor ein bedenkliches Problem dar.

Die erhöhte UV-Strahlung aufgrund der verminderten Ozonschicht hatte auch gesundheitliche Folgen, unter anderem eine steigende Hautkrebsrate. Abbildung 14.8 zeigt hierzu Daten aus Nordirland. Diesen zunehmenden Bedrohungen stehen wir jedoch keineswegs hilflos gegenüber. So hat zum Beispiel in Australien Wirkung gezeigt, dass man die Bedrohung hier besonders ernst nahm und umfassende Informationskampagnen durchführte: Trotz des erhöhten Risikos hat sich die Inzidenz des auch als schwarzer Hautkrebs bezeichneten malignen Melanoms bei Männern stabilisiert und ist bei Frauen sogar zurückgegangen.

Klimatische Extreme

Verschiedene Veränderungen der Atmosphäre haben zu einem Wandel der globalen Klimamuster geführt (▶ Kap. 12). Die Durchschnittswerte ändern sich – beispielsweise steigt die durchschnittliche globale Temperatur an –, es kommt aber auch häu ger zu extremen Klimaereignissen. Dazu gehören laut Definition eines internationalen Expertenteams (Expert Team on Climate Change Detection Monitoring und Indices, ETCCDMI) Hitzewellen, Über utungen, Dürren, starke Stürme usw. In Abb. 14.9 sind die Verhältnisse in der Vergangenheit sowie Vorhersagen für die Zukun für ein solches Klimaextrem dargestellt: die jährliche Zahl von Tropennächten in Europa – Nächte mit Temperaturen über 20 °C – als Hinweis auf eine Hitzewelle. Zur Validierung der Vorhersagen verglich man die Ergebnisse des dafür ausgewählten Klimamodells (Abb. 14.9) zunächst mit den bis heute tatsächlich beobachteten Werten. Dabei zeigte sich eine recht gute Übereinstimmung. Anschließend erstellte man mithilfe dieses Modells Vorhersagen auf der Basis zweier unterschiedlicher Szenarien, die vom Weltklimarat (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) vorgeschlagen wurden. Modell B1 geht von einer raschen Umstellung auf eine weniger produktionsintensive Wirtscha und von der Einführung sauberer Technologien mit e zienter Ressourcennutzung aus; Modell A1B bleibt deutlich näher am gegenwärtigen Zustand. Aber nach den Vorhersagen beider Szenarien wird die Zahl der Tropennächte in Süd- und Mitteleuropa

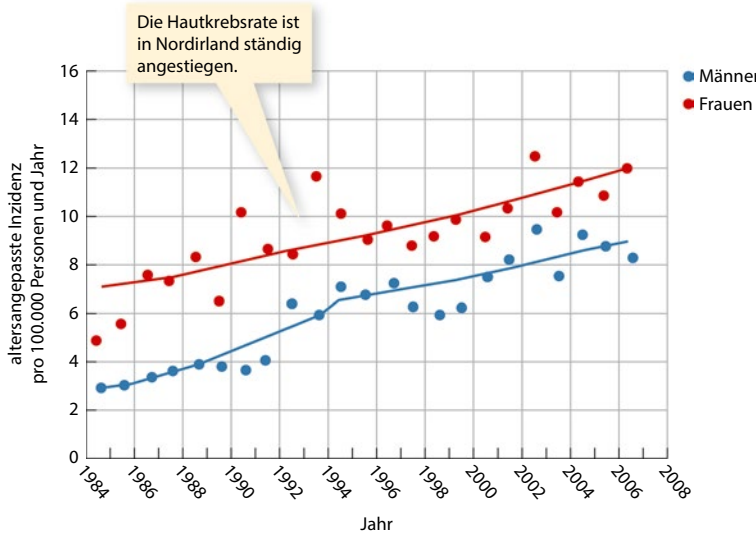


Abb. 14.8 Inzidenz des malignen Melanoms (schwarzer Hautkrebs) in Nordirland seit 1984. Die Kurven der Trends sind signifikant ($p < 0{,}05$). Für Männer verlangsamte sich die Zunahme nach 1995, Ähnliches gilt auch für Frauen (nach Montella et al. 2009)

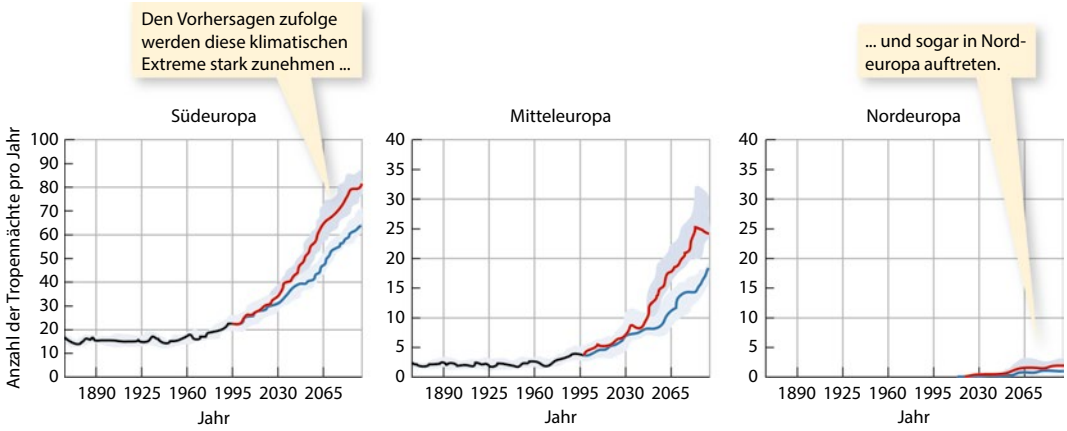


Abb. 14.9 Die Anzahl der Tropennächte mit Temperaturen über 20 °C in Europa in der Vergangenheit und Prognosen für die Zukunft. Die schwarze Kurve beruht auf Zahlen eines Klimasimulationsmodells, die durch direkte Beobachtungen validiert wurden. Die rote und blaue Kurve repräsentieren Vorhersagen des Modells für die Zukunft auf der Basis von zwei Szenarien. Modell B1 (blau): optimistisch – bessere Regulation der Treibhausgasemissionen. Modell A1B (rot): weniger optimistisch – Emissionen eher wie gegenwärtig. Die Kurven geben die durchschnittlichen Ergebnisse von mehreren Modelldurchläufen wieder. Die gesamte Bandbreite der erhaltenen Ergebnisse ist durch den grau schattierten Bereich dargestellt (nach Sillmann und Roekner 2008)

und selbst in Nordeuropa bis Ende des Jahrhunderts noch weiter zunehmen.

Wie ernst die Auswirkungen auf das menschliche Wohlergehen sein können, veranschaulicht Tab. 14.1. Nach Schätzungen der Weltgesundheitsorganisation (World Health Organization, WHO) kamen beispielsweise in den 1990er-Jahren mehr als 600.000 Menschen weltweit infolge extremer Klimaereignisse

Tab. 14.1 Die Anzahl extremer Klimaereignisse sowie die Zahlen der dadurch ums Leben gekommenen und stark betroffenen Menschen für verschiedene Regionen der Erde in den 1980er- und 1990er-Jahren (nach World Health Organization 2013a)

	1980er-Jahre			1990er-Jahre		
	Ereignisse	Todesfälle (in 1000)	Betroffene (in Mio.)	Ereignisse	Todesfälle (in 1000)	Betroffene (in Mio.)
Afrika	243	417	137,8	247	10	104,3
Osteuropa	66	2	0,1	150	5	12,4
östliches Mittelmeergebiet	94	162	17,8	139	14	36,1
Lateinamerika und Karibik	265	12	54,1	298	59	30,7
Südostasien	242	54	850,5	286	458	427,4
Westpazifik	375	36	273,1	381	48	1199,8
Industrieländer	563	10	2,8	577	6	40,8
Summe	1884	692	1336	2078	601	1851

ums Leben und mehr als dreimal so viele leiden seither unter schweren gesundheitlichen Problemen. Bei einer Hitzewelle in Chicago im Jahr 1995 waren 514 hitzebedingte Todesfälle und 3300 Aufnahmen in die Notfallambulanzen zu verzeichnen. Für New York wird erwartet, dass die Zahl der zusätzlichen Sterbefälle im Sommer aufgrund des Klimawandels im Jahr 2050 zwischen 500 und 1000 jährlich liegen wird – sofern sich die Bevölkerung an diese Veränderungen anpasst, indem sie zum Beispiel ihr Verhalten oder die städtische Infrastruktur ändert –, und sogar noch höher – sofern eine solche Anpassung ausbleibt (Kalkstein und Greene 1997)

Globale Infektionsmuster im Wandel

Auch auf Infektionskrankheiten wirken sich die klimatischen Veränderungen aus, und zwar sowohl auf die lokale und globale Verbreitung beim Menschen als auch in ihrer Intensität und Prävalenz. Selbst in wohlhabenden Ländern mit fortschrittlichen hygienischen Verhältnissen wie den Vereinigten Staaten gehen die Todesfälle aufgrund von Lebensmittelvergi ungen jährlich in die Tausende und Klinikaufenthalte in die Hunderttausende. Die Inzidenz nimmt mit der Temperatur erheblich zu, insbesondere oberhalb eines bestimmten Schwellenwerts (Abb. 14.10) – ein Muster, das wahrscheinlich immer häu ger zu beobachten sein wird, wenn die Zahl extremer Klimaereignisse ebenfalls ansteigt.

Mit größter Wahrscheinlichkeit sind davon Krankheiten wie Malaria betro en, die von Vektoren übertragen werden, weil diese Vektoren selbst – häufig handelt es sich um Insekten – als ektotherme Organismen (▶ Abschn. 3.1) besonders von der Umgebungstemperatur abhängig sind. Auf diese Organismen wirkt sich nicht nur die Durchschnittstemperatur aus, sondern auch die noch viel unsteteren täglichen und jährlichen Schwankungen. Die Ein üsse des Klimas auf solche Krankheitsüberträger sind sehr komplex – selbst für die wichtigsten sind unsere Kenntnisse der genauen Zusammenhänge noch viel zu rudimentär. Zweifelsohne sollten wir mit Prognosen vorsichtig sein, vor allem, weil frühere Annahmen einer massiven Ausdehnung des Verbreitungsgebiets vielfach durch gemäßigtere Vorhersagen abgelöst wurden, wie beispielsweise für die Malaria in Abb. 14.11. Auf jeden Fall benötigen wir präzisere Vorhersagen, wofür wiederum bessere ökologische Kenntnisse die Voraussetzung bilden.

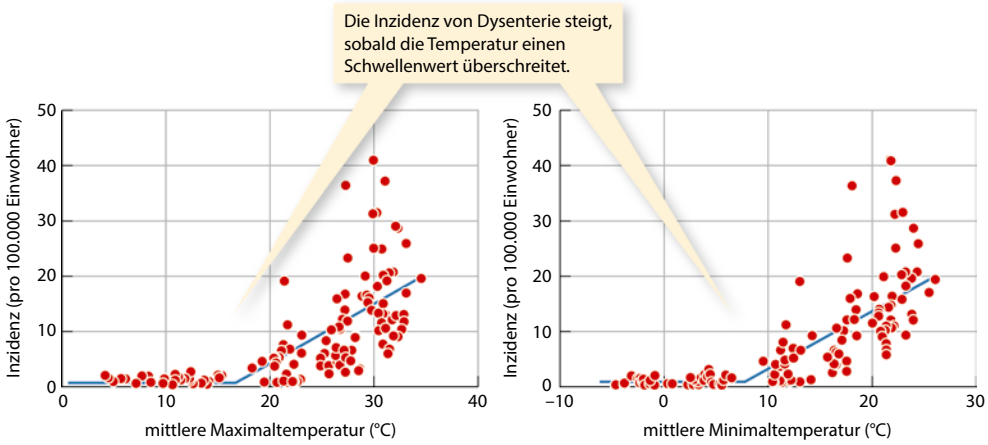


Abb. 14.10 Die Korrelation zwischen der mittleren monatlichen Maximal- und Minimaltemperatur sowie den Fällen von Dysenterie (Ruhr), verursacht durch Bakterien der Gattung *Shigella*, in der Stadt Jinan im Nordosten Chinas zwischen 1996 und 2003. Die angepassten Modelle sind signifikant ($p < 0{,}01$) (nach Zhang et al. 2007)

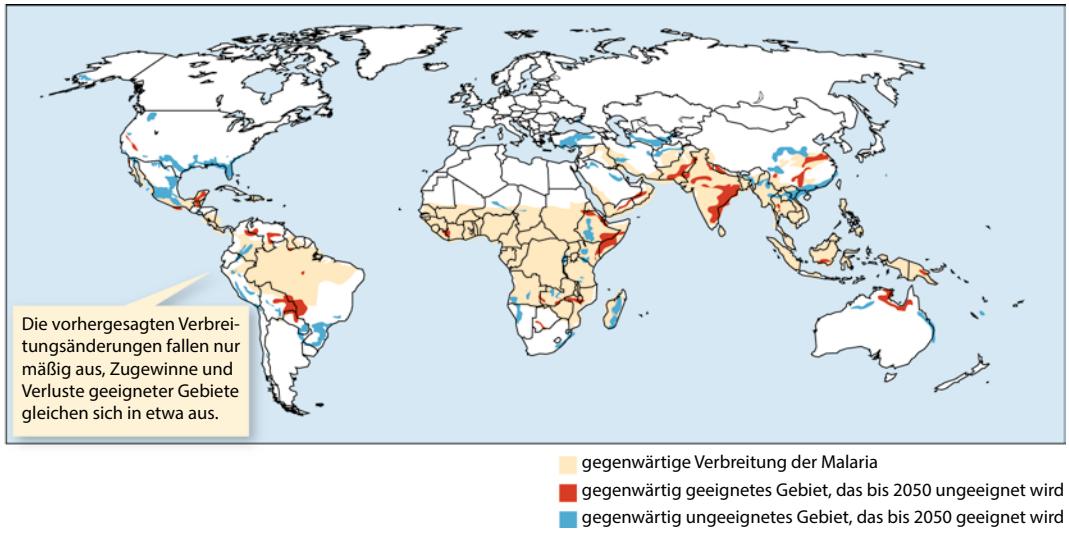


Abb. 14.11 Die gegenwärtige Verbreitung der durch *Plasmodium falciparum* verursachten Malaria tropica – der schlimmsten Form der Malaria, die durch *Anopheles*-Mücken übertragen wird – sowie für das Jahr 2050 vorhergesagte Veränderungen in Regionen der Erde, die für diese Form der Malaria geeignet sind. (Malaria kommt nicht zwangsläufig überall dort vor, wo geeignete Bedingungen herrschen.) Die Vorhersagen beruhen auf einem weit verbreiteten Klimaszenario mit einem 1 %igen jährlichen Anstieg der Treibhausgaskonzentrationen insgesamt und einer relativ empfindlichen Reaktion des Klimas auf diese Konzentrationen (nach Rogers und Randolph 2000)

Neu auftretende Infektionskrankheiten

In den letzten Jahren stieg die Zahl neuer **Infektionskrankheiten** (engl. *emerging infectious diseases*), die zum ersten Mal in der menschlichen Bevölkerung au raten oder deren Inzidenz oder Verbreitungsgebiet sich rasch ausdehnte – und zwar weitaus schneller als die Rate der Umweltveränderungen. Am bekanntesten ist sicherlich HIV bzw. Aids, aber auch andere haben hohe ö entliche Aufmerksamkeit erlangt, zum Beispiel das Ebola-Virus, SARS

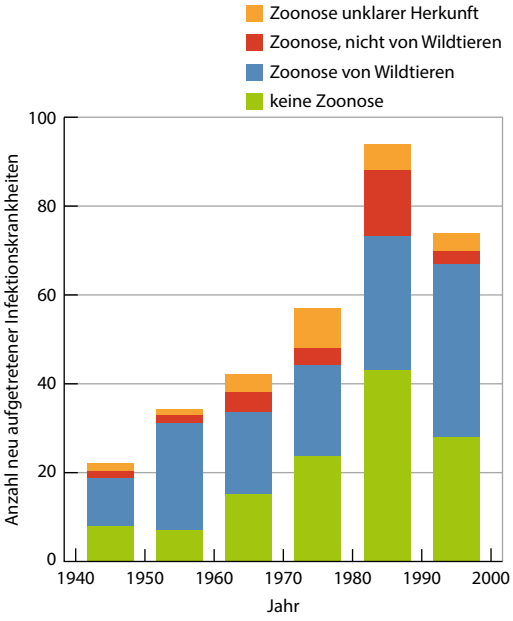


Abb. 14.12 Die Zahl der seit den 1940er-Jahren neu aufgetretenen Infektionskrankheiten, danach klassifiziert, ob es sich um Zoonosen handelt oder nicht (nach Jones et al. 2008)

(schweres akutes respiratorisches Syndrom) und Lyme-Borreliose. Die steigende Zahl neu hinzukommender Infektionskrankheiten seit den 1940er-Jahren sowie ihren wahrscheinlichen Ursprung zeigt Abb. 14.12. Bei rund 60 % dieser Krankheiten handelt es sich um **Zoonosen** (engl. *zoonoses*), also um Infektionen, die von Natur aus bei nicht menschlichen Wirbeltieren vorkommen und von diesen auf den Menschen übertragen werden können. Ungefähr 70 % dieser Zoonosen stammen von Wildtieren (im Gegensatz zu Haustieren). In manchen Fällen – etwa bei HIV – können sie sich so etablieren, dass sie zu menschlichen Infektionskrankheiten werden. Bei den meisten kommt es allerdings nur selten oder gar nicht zu Übertragungen von Mensch zu Mensch.

Als Ökologe könnte man sich fragen, wodurch dieser plötzliche Erfolg biologischer Invasionen bedingt ist. Kommt es vermehrt zu Wanderungen? Steigt die Überlebensrate nach einer Wanderung? Handelt es sich um einen neuen Evolutionsschritt? Für all diese Aspekte gibt es Beispiele. Ursache für den Höchststand der neuen Krankheiten in den 1980er-Jahren war die zunehmende Anfälligkeit für Infektionen in Zusammenhang mit der HIV-/Aids-Pandemie. Das Au auchen der Lyme-Borreliose in den 1960er-Jahren war zurückzuführen auf die verstärkte Wanderung des Pathogens *Borrelia burgdorferi* infolge veränderter Landnutzung, durch die die Menschen häu ger mit Zecken in Kontakt kamen, welche zuvor bei ihren natürlichen Wirten, Hirschen und Hörnchen, Blut gesaugt hatten. Viele der neu auftretenden und sich ausbreitenden Infektionskrankheiten wurden durch den Einsatz antimikrobieller Wirksto e begünstigt, in der Regel Antibiotika, wodurch in der Folge Resistenzen evolvierten. Darauf gehen wir in ► Exkurs 14.2 noch näher ein.

14.4 Kunstdünger und die Intensivierung der Landwirtschaft

Das gewaltige Anwachsen der Weltbevölkerung wäre ohne eine ebenso umfangreiche Intensivierung der landwirtscha lichen Produktion nicht möglich gewesen. Die längste Zeit in der Menschheitsgeschichte – der Mensch evolvierte vor rund 300.000 Jahren – lebten die Menschen als Jäger und Sammler und bezogen ihre Nahrung aus den natürlichen Populationen von Tieren und P anzen. Der erste globale Anstieg der menschlichen Bevölkerung erfolgte erst mit der Entwicklung der Landwirtschaft, die vor ungefähr 10.000 Jahren unabhängig voneinander in mehreren Regionen der Erde ihren Ursprung nahm. Der Mensch kultivierte und domestizierte P anzen und Tiere und erhöhte durch ständiges Experimentieren über Jahrhunderte und Jahrtausende hinweg deren Produktivität. Dies ermöglichte die Zunahme der menschlichen Bevölkerung.

In den letzten 10.000 Jahren wurde die Weltbevölkerung überwiegend durch die Versorgung mit Nahrung, durch Krankheiten und durch Kriege reguliert. Eine zentrale Rolle nahm dabei die Produktion von Nahrungsmitteln ein, denn Nahrungsknappheit trägt wiederum in hohem Maße zu Krankheiten und Kriegen bei. Eine umfangreichere und verlässlichere Versorgung mit Nahrungsmitteln zu gewährleisten war für alle Zivilisationen von entscheidender Bedeutung und bildete in der Neuzeit einen wichtigen Schwerpunkt wissenscha licher Untersuchungen. Nachdem der deutsche Chemiker Justus von Liebig (► Exkurs 11.2) im 19. Jahrhundert entdeckt

Exkurs 14.2 Aktueller ÖKOnflikt

Wissenschaftler meinen: Die übermäßige Verwendung von Antibiotika in der Nutztierhaltung stellt eine Gefahr für den Menschen dar

Von Karen McVeigh, *The Guardian* vom 19. September 2012

Nach Aussage einer Gruppe von Wissenschaftlern, der auch der frühere Leiter der Food and Drug Administration (FDA) [die Lebensmittel- und Arzneimittelzulassungsbehörde der Vereinigten Staaten] angehört, setzt die übermäßige Verwendung von Antibiotika in der Nutztierhaltung und Medizin Menschen einem unnötigen Risiko aus und treibt die Behandlungskosten in die Höhe. Zusammen mit 50 US-amerikanischen Landwirten und Viehzüchtern, die sich dafür entschieden haben, dem Futter ihrer Nutztiere keine nicht therapeutischen Antibiotika mehr zuzusetzen, rufen die Wissenschaftler die FDA und den amerikanischen Kongress dazu auf, gemeinsam den überflüssigen Einsatz von Antibiotika in der Nutztierhaltung zu regulieren.
In am Mittwoch parallel veröffentlichten Stellungnahmen erklärten die Wissenschaftler und Landwirte, eine wachsende Zahl von Untersuchungen habe die Auffassung untermauert, dass die übermäßige Verwendung von Antibiotika in der Nutztierhaltung eine Gesundheitskrise heraufbeschwöre. In einer der Stellungnahmen wurde die Einschätzung einer Studie zitiert, der zufolge alleine Infektionen mit antibiotikaresistenten Keimen Krankenhäusern jährlich Kosten von 20 Mrd. US-Dollar verursachen.
Der frühere FDA-Bevollmächtigte Donald Kennedy, emeritierter Professor der Stanford University, meinte hierzu: „Die routinemäßige nicht therapeutische Beigabe von Antibiotika zu Tierfutter trägt fraglos zur Entwicklung von Antibiotikaresistenzen bei." Nicht ausreichend sei, so Kennedy, der derzeitige Ansatz der FDA, die Arzneimittelindustrie solle freiwillig darauf verzichten, für den Menschen medizinisch wichtige Antibiotika als wachstumsfördernde Beigaben zu Tierfutter zu verkaufen. Weiterhin ergänzte Kennedy, der auch acht Jahre lang Chefredakteur der Wissenschaftszeitschrift *Science* war: „Solange dies nicht gesetzlich geregelt ist, wird es von der Industrie nicht ernstgenommen." Drei Jahrzehnte, nachdem sich die FDA darauf festgelegt hatte, dass der Einsatz von Penicillin und Tetracyclin als wachstumsfördernde Beigaben in der Nutztierhaltung eine Gefahr für die menschliche Gesundheit darstellt, belegten ihre eigenen Daten, dass 80 % aller in den USA verkauften antimikrobiellen Arzneimittel in der Nutztierhaltung verwendet werden.
Die Mikrobiologin Louise Slaughter, Abgeordnete der Demokraten für New York, schloss sich den Wissenschaftlern und anderen an und plädierte ebenfalls dafür, den Einsatz von nicht therapeutischen Antibiotika in der Nutztierhaltung gesetzlich zu regulieren. Auf einer Pressekonferenz, organisiert von der Union of Concerned Scientists [einer Vereinigung von Wissenschaftlern, die sich für Abrüstung und Umweltschutz einsetzen] zur Veröffentlichung der Stellungnahme, zog sie folgenden Vergleich: Die Verwendung der Antibiotika als Zusatz für Tierfutter sei vergleichbar damit, als würden Mütter jeden Morgen Antibiotika über das Müsli ihrer Kinder träufeln. Durch antibiotikaresistente Keime ausgelösten Krankheiten würden heute schon mehr Amerikaner zum Opfer fallen als HIV/Aids, so Slaughter. „Jedes Jahr sterben mehr als 100.000 Amerikaner an bakteriellen Infektionen, die sie sich in Kliniken zuziehen. Die Erreger von 70 % dieser Infektionen sind resistent gegen die Arzneimittel, die normalerweise zu ihrer Behandlung eingesetzt werden. Die unnötige und übermäßige Verwendung muss gestoppt werden."
Nach Aussagen der Wissenschaftler habe sich zwar die Medizin der Herausforderung gestellt, Ärzte entsprechend ausgebildet und dafür gesorgt, dass weniger Antibiotika verschrieben werden, die Landwirtschaftsindustrie hinke aber noch hinterher. So sei der prinzipielle Zusammenhang von Antibiotikaresistenzen und der Verwendung von Antibiotika zu nicht therapeutischen Zwecken zwar weithin anerkannt, aber dennoch würden Tierfutter routinemäßig große Mengen Antibiotika zugesetzt. Dies geschehe jedoch nicht zur Behandlung von Krankheiten, sondern, um ein schnelleres Wachstum zu fördern und Erkrankungen abzuwenden, die durch mangelhafte Ernährung und die Aufzucht von Tieren unter gedrängten, unhygienischen Bedingungen hervorgerufen werden.

In Wissenschaftskreisen ist schon seit weit über 40 Jahren bekannt, welches Risiko das Verfüttern von Futter mit zugesetzten Antibiotika an Vieh darstellt. Warum wird trotzdem an dieser Praxis festgehalten? Wie könnten Wissenschaftler ihre Besorgtheit effektiver gegenüber der Öffentlichkeit und der Politik kommunizieren?

hatte, dass Sticksto häu g die landwirtscha liche Produktivität einschränkt, begann die Suche nach neuen Stickstoffquellen, um eine Steigerung der Produktion zu ermöglichen. Bis ins 20. Jahrhundert stammte der Sticksto größtenteils aus der Sticksto xierung durch die bakteriellen Symbionten von Nutzp anzen wie Luzerne, Klee, Sojabohnen und Erdnüssen, die alle zu den Leguminosen gehören. Durch den Abbau von Guano – in dicken Schichten angehäu e Exkremente von Seevögeln – auf Inseln, etwa vor der Küste von Peru und Chile, erhielt man ebenfalls einen sticksto reichen Dünger, der vom 18. Jahrhundert bis weit ins 20. Jahrhundert weithin in Gebrauch war.

Die industrielle Produktion von Stickstoffdünger …

Im Jahr 1909 entwickelte der deutsche Chemiker Fritz Haber zusammen mit Carl Bosch, der die Technik zur industriellen Produktion beisteuerte, ein Verfahren zur Herstellung von synthetischem Stickstoffdünger aus dem molekularen Stickstoff (N_2) der Lu (▶ Abschn. 12.4). Dieser Kunstdünger macht heute den größten Teil des in der Landwirtscha verwendeten Sticksto s aus (▶ Abb. 12.24). Für das Haber-Bosch-Verfahren erhielt Haber 1919 den Nobelpreis für Chemie.

… führte zur Intensivierung der Nutztierhaltung weitab vom Ort des Nutzpflanzenanbaus

Bevor synthetische Sticksto dünger überall erhältlich waren, war es unabdingbar, den sticksto reichen Dung aus der Viehhaltung auf die Felder auszubringen. Dieser Dung ist feucht und schwer und daher nur schwierig und unter hohen Kosten zu transportieren. Aus diesem Grund wurde Viehzucht in der Nähe der Felder betrieben oder das Vieh dur e direkt dort auf Weiden grasen. Durch den relativ preisgünstigen Kunstdünger benötigten die Landwirte den tierischen Dung schließlich nicht mehr. Folglich erwies es sich nun als ökonomisch e zienter, die Tiere auf engem Raum in speziellen Mastparzellen, sogenannten Feedlots, zu halten, häu g weit entfernt von den Feldern, und den Dung einfach als Abfall zu entsorgen. Damit wurden die Mastbetriebe zu einer zusätzlichen Quelle der **Stickstoffbelastung** von Wasser und Lu – gasförmiges Ammoniak verüchtigt sich in die Atmosphäre –, neben der Sticksto elastung durch die Felder, auf denen nun die Futterp anzen für die Nutztiere angebaut wurden.

In den Vereinigten Staaten begann der Trend zu einer räumlichen Trennung der Nutzp anzen- und Nutztierproduktion nach dem Zweiten Weltkrieg und beschleunigte sich in den 1950er- und 1960er-Jahren rapide. Das ermöglichte eine Intensivierung der Nutztierhaltung, die wiederum einen enormen Anstieg des Fleischkonsums nach sich zog. In den USA stieg der Fleischkonsum pro Kopf zwischen 1950 und 1970 um 60 % auf etwas über 70 kg im Jahr. Seither ist er ziemlich konstant. Natürlich nahm der Gesamtkonsum aufgrund der wachsenden Bevölkerung weiterhin zu.

Die Intensivierung der Nutztierhaltung dehnte sich weltweit aus

In den letzten Jahrzehnten wurde die Nutztierhaltung in vielen Regionen der Erde intensiviert und es kam zu einer Trennung von P anzen- und Tierzucht. Der Pro-Kopf-Fleischkonsum ist weltweit angestiegen, in Lateinamerika sogar so schnell, dass er fast das Niveau der Vereinigten Staaten erreichte (◘ Abb. 14.13a). Wegen der zunehmenden Produktion von Nutztieren müssen natürlich auch mehr Futterp anzen angebaut werden – unter entsprechendem Einsatz von Düngemitteln. Außerdem brachte die Intensivierung der Nutztierproduktion auch noch Konsequenzen für die menschliche Gesundheit mit sich, beispielsweise die zunehmende Resistenz gegenüber Antibiotika (▶ Exkurs 14.2). Der prozentuale Anteil des Eiweißkonsums in Form von Fleisch steht in engem Zusammenhang mit dem Wohlstand eines Landes (◘ Abb. 14.13b). Wenn der Wohlstand in den Entwicklungsländern weiterhin ansteigt, ist damit zu rechnen, dass auch der Fleischkonsum und die Intensivierung der Nutztierhaltung weiter ansteigen werden.

Auf die Ernährung kommt es an

Aufgrund der Erkenntnis, dass der Fleischkonsum und die Intensivierung der Nutztierhaltung die

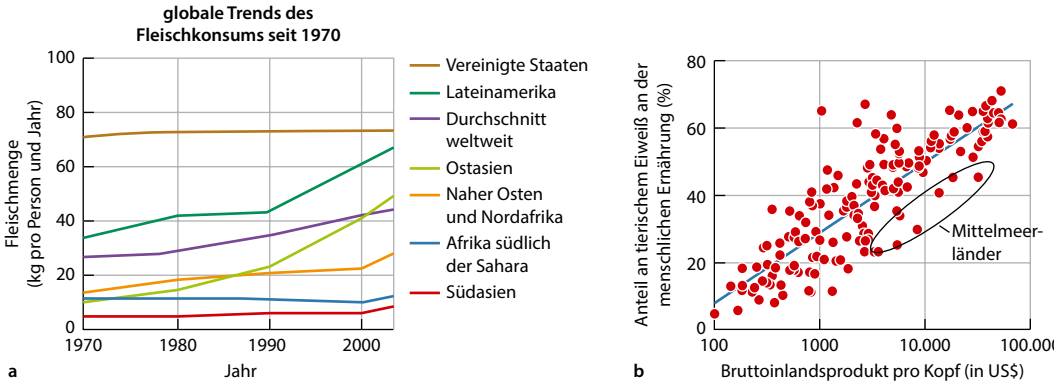


Abb. 14.13 **a** Der Pro-Kopf-Fleischkonsum ist in den letzten Jahrzehnten weltweit und in vielen Regionen der Erde angestiegen. In den Vereinigten Staaten blieb er jedoch beständig auf einem hohen, in Südasien und in Afrika südlich der Sahara auf einem niedrigen Niveau. Der weltweite Durchschnitt des Fleischkonsums von heute 43 kg pro Person und Jahr entspricht der Rate in den Vereinigten Staaten im Jahr 1952. **b** Anteile tierischer Produkte am gesamten Eiweißkonsum des Menschen in den Ländern der Welt im Jahr 2003 in Abhängigkeit vom Bruttoinlandsprodukt (BIP) (**a** verändert nach http://www.scopenvironment.org/unesco/USUPB06_LIVESTOCK.pdf, ergänzt um zusätzlichen Daten aus UNEP 2014, **b** nach Billen et al. 2012)

Umwelt erheblich schädigen, verabschiedete eine Gruppe von Ökologen und Biogeochemikern 2009 die sogenannte Barsac Declaration. Diese ermahnt alle Menschen auf der Erde dazu, nicht mehr als 35–40 % ihres Eiweißbedarfs über den Konsum von Fleisch zu decken (Billen et al. 2012). Diese „demitarische" Ernährung (engl. *demitarian diet*) würde den Fleischkonsum der Bewohner der Vereinigten Staaten und Westeuropas um die Häl e reduzieren und steht in Einklang damit, was Ärzte als Obergrenze empfehlen. Die Menge entspricht in etwa dem globalen Durchschnitt, wobei es allerdings regionale Unterschiede gibt (Abb. 14.13a). Als Beispiel dafür, wie sich dadurch die Sticksto - belastung verringern ließe, betrachten wir den Fall von Paris: Wenn sich jeder Einwohner der Stadt auf eine demitarische Ernährung umstellen und überwiegend biologisch erzeugte Nahrung zu sich nehmen würde, könnte die Sticksto elastung der Seine um mehr als die Hälfte reduziert werden. Zwar spielt die Einschränkung des Fleischkonsums hierfür eine wesentliche Rolle, es würde jedoch auch schon helfen, anstelle von Nahrungsmitteln, die unter Einsatz von synthetischem Stickstoffdünger angebaut wurden, biologisch erzeugte Produkte zu sich zu nehmen, weil aus biologischem Anbau pro Einheit geernteter Erzeugnisse weniger Stickstoff in Gewässer eingetragen wird (Billen et al. 2012).

Andere Möglichkeiten zur Reduktion der Stickstoffbelastung

Die Sticksto elastung aus konventionellem Anbau ließe sich auch schon dadurch erheblich verringern, dass einfach weniger Düngemittel verwendet werden. Im Maisgürtel im oberen Mittleren Westen der Vereinigten Staaten – von wo der überwiegende Teil des in den USA angebauten Maises stammt, die größten Mengen an Stickstoff in den Mississippi gelangen und dadurch die ausgedehnte hypoxische Todeszone im nördlichen Golf von Mexiko entstehen ließen – verwenden die Landwirte regelmäßig mehr Dünger, als ökonomisch sinnvoll ist. Sie würden Geld sparen, wenn sie weniger Dünger kauften und verwendeten, denn ihre Erträge und Bruttoumsätze würden trotzdem gleich hoch bleiben (Abb. 14.14), aber die Belastung des Ober ächenwassers durch Sticksto ginge zurück. Überschüssiger Sticksto wird nämlich gar nicht von den P anzen aufgenommen und daher leicht ausgewaschen. Warum verschwenden die Landwirte ihr Geld für diese Überdüngung? Der Grund ist o ensichtlich, dass die ökonomischen Kosten dafür – sofern man die Schäden an der Umwelt durch die Sticksto e- lastung nicht mit einberechnet – relativ gering sind. Folglich verwenden die Landwirte mehr Dünger in der Ho nung, dass sie dadurch in einem klimatisch überdurchschnittlich guten Jahr mit optimalen

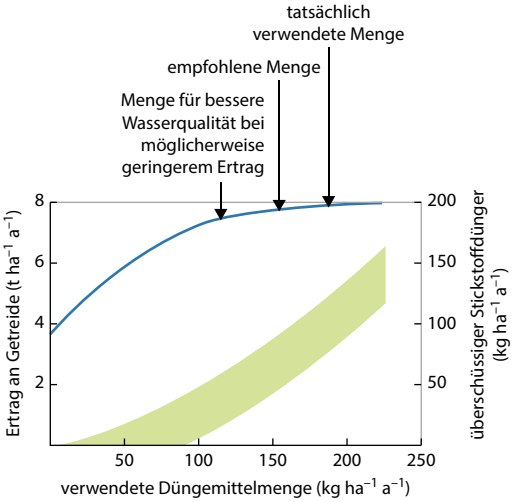


Abb. 14.14 Die Erträge an Mais und Sojabohnen aus einem durchschnittlichen Landwirtschaftsbetrieb im Maisgürtel der Vereinigten Staaten (blaue Kurve) in Abhängigkeit vom Einsatz von Stickstoffdünger sowie der überschüssige, nicht von den angebauten Pflanzen aufgenommene Dünger, der im Boden verbleibt und ins Oberflächen- und Grundwasser gelangt (breite grüne Kurve). Die Pfeile zeigen an, wie viel Dünger die Landwirte tatsächlich verwenden, wie viel Dünger sie nach Empfehlungen von landwirtschaftlichen Beratungsdiensten für einen maximalen Ertrag verwenden sollten und bei welchen Düngermengen zwar der landwirtschaftliche Ertrag und Profit geringfügig zurückgehen würden, aber auch die Stickstoffbelastung erheblich reduziert würde (nach Howarth et al. 2005)

Temperaturen und Niederschlägen vielleicht eine außerordentlich üppige Ernte erzielen können. Sofern die Landwirte auch nur geringfügig weniger synthetische Sticksto dünger verwenden würden, als für einen maximalen wirtscha lichen Ertrag empfohlen wird, ließe sich die Sticksto elastung unter nur geringen Ernteeinbußen erheblich verringern (Abb. 14.14). Für ihre Ernteverluste zugunsten einer besseren Wasserqualität könnte man den Landwirten eine Entschädigung zahlen.

Agrarwissenschaftler haben noch zahlreiche weitere Möglichkeiten entwickelt, um die Sticksto -belastung von Gewässern durch die Landwirtscha zu verringern. Ein Beispiel hierfür ist der Anbau von Wintergetreide wie etwa Roggen als Nebenfrucht im Herbst. Dieses wird dann im Frühjahr geerntet, bevor wieder die ökonomisch wertvolle Hauptfrucht, beispielsweise Mais, angebaut wird. In der gemäßigten Zone sind die Nitratkonzentrationen im Boden im Frühjahr aufgrund der geringen bakteriellen Mineralisierung und der ausbleibenden Assimilation durch P anzen über Winter häu g sehr hoch. Dieses Nitrat kann jedoch durch Zwischenfrüchte (engl. *cover crops*) im zeitigen Frühjahr aufgenommen werden. Ansonsten werden die Nitrate durch die Schneeschmelze und Niederschläge im Frühjahr ausgewaschen und gelangen in die Flüsse. Eine andere Möglichkeit besteht darin, den Boden mit Substanzen zu behandeln, die eine Nitri kation verhindern (▶ Abb. 11.26). Ammoniumionen binden leichter an Bodenpartikel und werden daher mit erheblich geringerer Wahrscheinlichkeit in Flüsse ausgewaschen als Nitrat. Indem man eine Umwandlung zu Nitrat verhindert, lässt sich die Sticksto elastung also ebenfalls reduzieren.

14.5 Monokulturen, Schädlinge und Pestizide in der Landwirtschaft

Was ist ein Schädling?

Einfach ausgedrückt bezeichnet man als **Schädling** (engl. *pest*) eine Art, die der Mensch als unerwünscht betrachtet, weil sie ihm entweder direkt Schaden zufügt oder in Konkurrenz mit angebauten Nutzp anzen tritt. Die Landwirtscha ist ein auf wirtscha lichen Gewinn ausgerichteter Industriezweig. Somit kann jede Art als Schädling gelten, die ökonomische Schäden verursacht.

Lautet das Ziel der **Schädlingsbekämpfung** (engl. *pest control*) somit, die Schädlinge völlig auszumerzen? In der Regel eigentlich nicht. Vielmehr geht es darum, die Schädlingspopulation auf eine Dichte zu reduzieren, unter der eine weitere Verringerung mehr kosten würde, als man durch erhöhte Erträge an Gewinn erzielen könnte. Man spricht von der **ökonomischen** bzw. **wirtschaftlichen Schadschwelle** (engl. *economic injury level*, EIL). In Abb. 14.15a ist die wirtscha liche Schadschwelle für einen hypothetischen Schädling veranschaulicht. Sie liegt bei einer Abundanz größer als null, weil eine totale Ausrottung nicht pro tabel ist. Aber sie liegt auch unterhalb der durchschnittlichen Abundanz der Art – genau wegen ihrer durchschnittlichen Abundanz wird diese ja zum Schädling. Wäre die Art schon von Natur aus auf eine Dichte unterhalb der wirtscha lichen

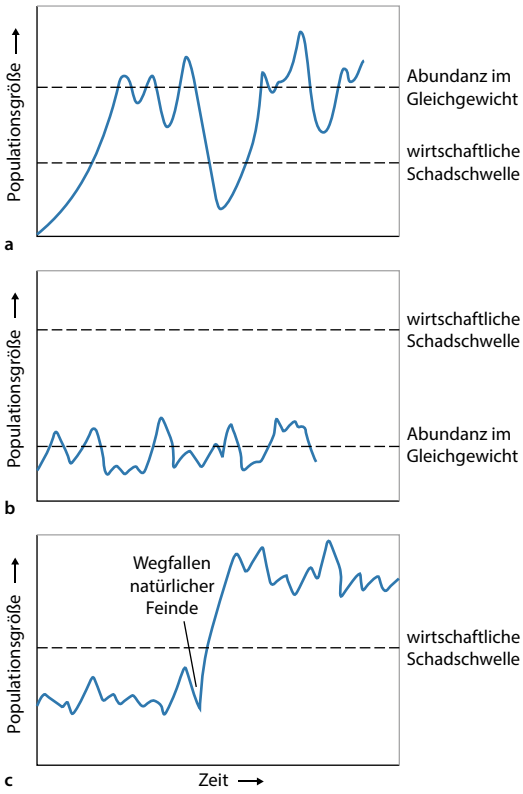


Abb. 14.15 **a** Populationsschwankungen einer hypothetischen Schädlingsart. Die Abundanz schwankt um eine Populationsgröße im Gleichgewichtszustand, herbeigeführt durch die Wechselwirkungen des Schädlings mit seiner Nahrung, seinen Feinden usw. Sobald die Abundanz die wirtschaftliche Schadschwelle überschreitet, ist eine Bekämpfung ökonomisch sinnvoll. Um einen Schädling handelt es sich, wenn die Abundanz der Art die meiste Zeit oberhalb der wirtschaftlichen Schadschwelle liegt (sofern sie nicht bekämpft wird). **b** Dagegen kann eine Art, deren Abundanz stets unterhalb der wirtschaftlichen Schadschwelle schwankt, kein Schädling sein. **c** Bei potenziellen Schädlingen schwankt die Abundanz normalerweise unterhalb der wirtschaftlichen Schadschwelle, kann diese jedoch überschreiten, wenn einer oder mehrere ihrer natürlichen Feinde wegfallen

Schadschwelle limitiert, wären Bekämpfungsmaßnahmen ökonomisch nicht sinnvoll und die Spezies wäre definitionsgemäß kein Schädling (Abb. 14.15b). Bei manchen Arten liegt zwar die Umweltkapazität (▶ Abschn. 5.5) oberhalb der wirtscha lichen Schadschwelle, ihre Abundanz wird aber durch ihre natürlichen Feinde in der Regel unterhalb dieser Schwelle gehalten (Abb. 14.15c). Bei diesen Arten handelt es sich dann um potenzielle Schädlinge. Wie wir weiter unten noch sehen werden, können sich diese zu Schädlingen entwickeln, wenn ihre natürlichen Feinde wegfallen.

Monokulturen verschärfen Probleme durch Schädlinge

Landwirte mussten sich schon immer mit Schädlingen auseinandersetzen, durch die Intensivierung der Landwirtscha hat sich dieses Problem jedoch verschär , weil der überwiegende Anteil der P anzen für die menschliche Ernährung mittlerweile in **Monokulturen** (engl. *monocultures*) angebaut wird – in dichten Populationen aus nur einer Art. Diese ermöglichen es, die Anbaubedingungen für Nahrungspflanzen und Futterpflanzen für Nutztiere so optimal auszurichten, dass sich eine maximale Produktivität erzielen lässt.

Monokulturen begünstigen die Ausbreitung von Krankheiten

Inwieweit sind Monokulturen nachhaltig? Es gibt unzählige Belege dafür, dass sie mit einem hohen Preis einhergehen. So bieten Monokulturen beispielsweise ideale Bedingungen für die epidemische Ausbreitung von Krankheiten wie Schweinepest bei Nutzvieh und Kokzidiose bei Ge ügel. Zusätzlich kommt es zu einer hohen Übertragungsrate von Krankheiten zwischen verschiedenen Herden, wenn Tiere von einem Betrieb an einen anderen verkau werden. Ein anschauliches Beispiel hierfür bildet die dramatische Ausbreitung der Maul- und KIauenseuche bei Vieh in Großbritannien in den Jahren 2001 und 2007.

Auch an Nutzp anzen lässt sich verdeutlichen, wie fragil die Abhängigkeit des Menschen von Monokulturen ist. Die aus Amerika stammende Karto el wurde erst in der zweiten Häl e des 16. Jahrhunderts nach Europa eingeführt. Drei Jahrhunderte später hatte sie sich bereits zur fast einzigen Nahrung der armen Bevölkerung Irlands entwickelt. Die dichten Monokulturen boten jedoch ideale Bedingungen für die verheerende Ausbreitung der Kraut- und Knollenfäule (engl. *late blight*) in den 1840er-Jahren, hervorgerufen durch den damals eingeschleppten pathogenen Pilz *Phytophthora infestans*. Die

Ernteerträge gingen dramatisch zurück und die gelagerten Karto eln verfaulten. Etwa 1,1 Mio. Menschen der damaligen irischen Bevölkerung von rund 8 Mio. starben in der dadurch entstandenen Hungersnot und weitere 1,5 Mio. wanderten nach Großbritannien oder in die Vereinigten Staaten aus.

Ende der 1960er-Jahre kam es im Südosten der Vereinigten Staaten zu einem Ausbruch der ebenfalls durch einen Pilz, den Schlauchpilz *Helminthosporium maydis* (syn. *Cochliobolus heterostrophus*), hervorgerufenen Maisbleiche (engl. *southern corn leaf blight*), die sich nach 1970 rasch ausbreitete. Der in diesem Gebiet angebaute Mais stammte überwiegend aus demselben Bestand und war genetisch nahezu einheitlich. Diese extreme Form der Monokultur ermöglichte es einer spezialisierten Rasse des Pathogens, verheerende Schäden anzurichten. Die Verluste durch die Schäden wurden auf mindestens 1 Mrd. Dollar geschätzt und wirkten sich weltweit auf die Getreidepreise aus. Eine der beliebtesten Früchte, die Banane, ist ebenfalls von einer wirtscha lichen Katastrophe bedroht (▶ Exkurs 14.3).

Den besten verfügbaren Informationen zufolge muss man davon ausgehen, dass die landwirtscha - liche Produktion weltweit schwere Verluste durch Schädlinge erleidet: Bei Sojabohnen und Weizen belaufen sich die Verluste auf mehr als 25 %, bei Mais auf über 30 %, bei Reis auf 37 % und bei Karto eln auf 40 % (Oerke 2006). Zu diesen Verlusten tragen Unkräuter, Schadinsekten und Pathogene bei, wobei Unkräuter für etwa doppelt so hohe Verluste verantwortlich sind wie Schadinsekten und Pathogene zusammen. Auch durch einen erheblich stärkeren Einsatz von Pestiziden in den letzten 40 Jahren konnten – vielleicht überraschenderweise – die Schäden nicht nennenswert eingedämmt werden. Mehr dazu im Folgenden.

Chemische Methoden der Schädlingsbekämpfung

Zum verstärkten Einsatz von **Pestiziden** (engl. *pesticides*) – chemischen Substanzen zur Bekämpfung von Schädlingen – kam es in etwa zeitgleich mit der zunehmenden Verwendung von synthetischen Stickstoffdüngern nach dem Zweiten Weltkrieg. Pestizide werden unter anderem unterteilt in Insektizide gegen Insekten, Herbizide gegen Unkräuter und Fungizide gegen Pilze. Als Beispiel dafür, welche Probleme die chemische Schädlingsbekämpfung nach sich ziehen kann, wollen wir hier die Nachhaltigkeit der Bekämpfung von Schadinsekten in der Landwirtscha betrachten. Ebenso gut hätten wir dazu die Bekämpfung von Unkräutern oder Pilzen als Beispiel heranziehen können.

Mit chemischen Insektiziden sollen an bestimmten Orten zu einem bestimmten Zeitpunkt bestimmte Schädlingsarten bekämp werden. Probleme können auftreten, wenn die Insektizide für andere als die Zielarten gi ig sind, und vor allem dann, wenn sie sich über die Zielregion hinaus ausbreiten und über den beabsichtigten Zeitraum hinaus in der Umwelt persistieren. Viele Pestizide haben sich zu Umweltschadsto en entwickelt. Welches Potenzial sie haben, verheerende Katastrophen auszulösen, wurde spätestens beim massiven Einsatz des Insektizids Dieldrin deutlich. Von 1954–1958 wurde Dieldrin groß ächig auf Ackerland im US-Bundesstaat Illinois angewendet, um den dort eingeschleppten Japankäfer (*Popillia japonica*) auszumerzen. Damals wurden Rinder und Schafe vergi et, 90 % der Katzen auf den Farmen und etliche Hunde wurden getötet und auch zwölf wildlebende Säugetierarten und 19 Vogelarten erlitten erhebliche Verluste (Luckman und Decker 1960).

Pestizide belasten die Umwelt am stärksten, wenn sie unspezifisch wirken, persistieren und sich in Nahrungsketten anreichern

Besondere Probleme haben Insektizide bereitet, die chlororganische Verbindungen (Chlorkohlenwassersto e) enthalten, weil diese über die aufgenommene Nahrung biologisch akkumulieren, ein Phänomen, das man als **Biomagnifikation** (engl. *biomagni cation*) bezeichnet (Abb. 14.16). Dazu kommt es, wenn ein Lebewesen, das ein Pestizid aufgenommen hat, von einem anderen erbeutet wird, dieser Prädator das Pestizid aber nicht metabolisch abbauen oder ausscheiden kann. Dann reichert sich das Pestizid im Körper des Prädators an. Dieser kann dann selbst wieder von einem anderen Prädator gefressen werden und das Insektizid reichert sich bei der Passage durch die Nahrungskette in immer höheren Konzentrationen an. In Spitzenprädatoren, die eigentlich nie als Zielarten vorgesehen waren,

Exkurs 14.3 Aktueller ÖKOnflikt

Ist diese Frucht noch zu retten? Die Banane, wie wir sie kennen, befindet sich auf direktem Weg auszusterben

Im Juni 2005 veröffentlichte Dan Koeppel den folgenden Bericht.[1]

Für nahezu jeden in den USA, in Kanada und in Europa ist Banane gleich Banane: gelb und süß, alle etwa gleich groß, immer bissfest und stets kernlos.
Die Bananensorte Cavendish bildet – laut einem Slogan von Chiquita, dem weltweit größten Bananenproduzenten – „vermutlich die perfekte Nahrung für die Welt" … Wie sich herausstellte, sind die ca. 1000 Mrd. Cavendish-Bananen, die jährlich weltweit verzehrt werden, auch in genetischer Hinsicht perfekt. Jede einzelne ist eine exakte Kopie der anderen. Ganz gleich, ob sie aus Honduras, Jamaika oder von den Kanarischen Inseln kommt – jede Cavendish-Bananenstaude gleicht einem eineiigen Zwilling der ersten, aus Südostasien stammenden, die zu Beginn des 20. Jahrhunderts in einen botanischen Garten in der Karibik gebracht wurde und seit etwa 50 Jahren kommerziell angebaut wird. Diese Gleichförmigkeit ist das Paradoxe an der Banane. Nach 15.000 Jahren Kultivierung durch den Menschen ist die Banane einfach zu perfekt, sie weist nicht mehr die genetische Variabilität auf, die entscheidend für die Gesundheit einer Art ist. Was eine Bananenstaude krank macht, kann also auch alle anderen krank machen. Wird eine Plantage von einem Pilz befallen oder von einer bakteriellen Erkrankung infiziert, könnten diese ihren Weg um die Welt antreten, Millionen von Stauden zerstören und dafür sorgen, dass die Regale in den Supermärkten leer bleiben.
Ein übertriebenes Szenario?
Nicht, wenn man berücksichtigt, dass es bereits einmal eine Bananenapokalypse gegeben hat. Bis Anfang der 1960er-Jahre war die Sorte Gros Michel die Banane in amerikanischen Müslischalen und Eiscremes – eine größere und allen Berichten zufolge besser schmeckende Banane als die, die wir heute verzehren. Wie heute der Cavendish gehörten damals fast alle in Amerika und Europa verkauften Bananen der Sorte Gros Michel – oder Big Mike – an.
Aber Anfang des letzten Jahrhunderts begann sich eine als Panamakrankheit bezeichnete Pilzerkrankung [hervorgerufen durch einen Schlauchpilz der Gattung *Fusarium*] auszubreiten und die Ernte von Big Mike zu infizieren. Sie tauchte erstmals in Surinam auf, bahnte sich dann ihren Weg durch die Karibik und erreichte schließlich in den 1920er-Jahren Honduras. Im Jahr 1960 waren die Hauptimporteure nahezu bankrott und die Zukunft der Frucht schien in Gefahr.
Nachdem Milliarden von Dollar in die Anpassung der Infrastruktur an die anderen Anforderungen hinsichtlich Wachstum und Reifung geflossen waren, wurde letztendlich die Sorte Cavendish als Ersatz für Big Mike akzeptiert. Sie hatte den Vorteil, gegen die Panamakrankheit resistent zu sein. Allerdings wurde 1992 in Asien eine neue Rasse des Pilzes (Tropical Race 4, TR4) entdeckt, der auch Cavendish befallen kann. Seither hat die von TR4 verursachte Panamakrankheit ganze Plantagen in Indonesien, Malaysia, Australien und Taiwan vernichtet und breitet sich inzwischen in fast ganz Südostasien aus. Noch ist sie nicht nach Afrika oder Lateinamerika übergesprungen, aber die meisten Experten sind sich einig, dass dies irgendwann passieren wird.
Inzwischen sind weltweit Bemühungen im Gang, die Frucht zu retten – charakterisiert durch zwei gegensätzliche Vorstellungen, wie die sich anbahnende Krise am besten bewältigt werden könnte. Die eine Seite verkörpern die traditionellen Bananenzüchter. Sie experimentieren im Anbau mit neuen Züchtungen und versuchen, einen Ersatz zu erschaffen, der so ähnlich aussieht und schmeckt wie die Cavendish, dass die Verbraucher den Unterschied gar nicht bemerken. Die andere Seite bilden Biotechnologen. Ausgerüstet mit dem weitgehend entschlüsselten Bananengenom manipulieren sie die Chromosomen der Pflanzen und kreuzen mitunter DNA anderer Arten ein, mit dem Ziel, einen Abkömmling der Cavendish zu entwickeln, der resistent gegen die Panamakrankheit und andere Krankheiten ist.
Gegenwärtig ist weder eine Möglichkeit in Sicht, die Panamakrankheit effektiv zu bekämpfen, noch ein Ersatz für die Cavendish. So befinden sich die traditionellen Wissenschaftler und die Genetiker in einem Wettlauf – natürlich gegeneinander, aber vor allem gegen die Zeit.

Suchen Sie im Internet nach Optionen, mit denen sich die Bananenindustrie absichern könnte. Wie weit hergeholt erscheint Ihrer Ansicht nach die Gefahr, dass weltweit operierende Wirtschaftsterroristen absichtlich eine Bananenkrankheit in Umlauf bringen könnten?

1 Alle Inhalte © 2005 Popular Science. A Time4 Media Company. Alle Rechte vorbehalten. Reproduktion, im Ganzen oder auszugsweise, nur mit Genehmigung gestattet.

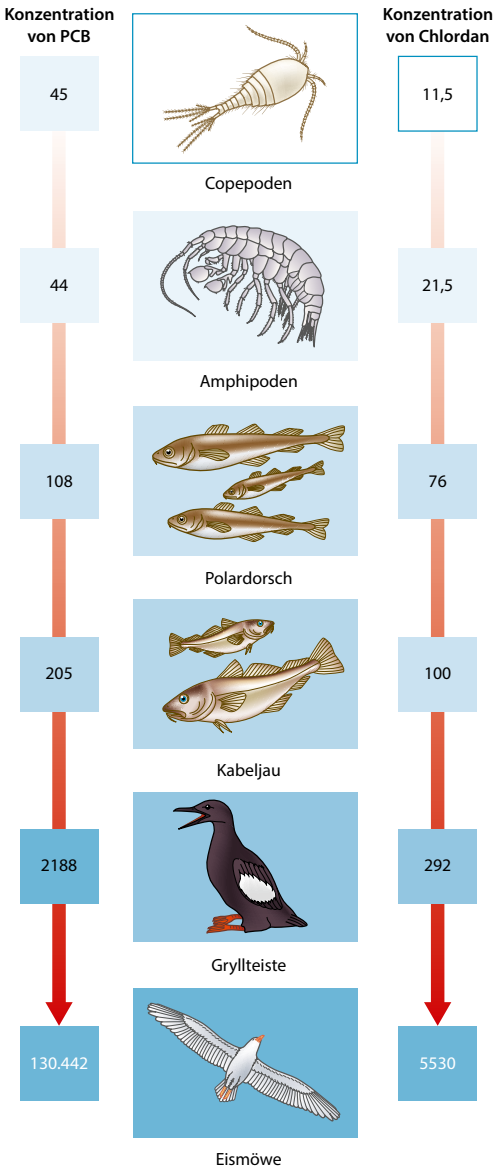
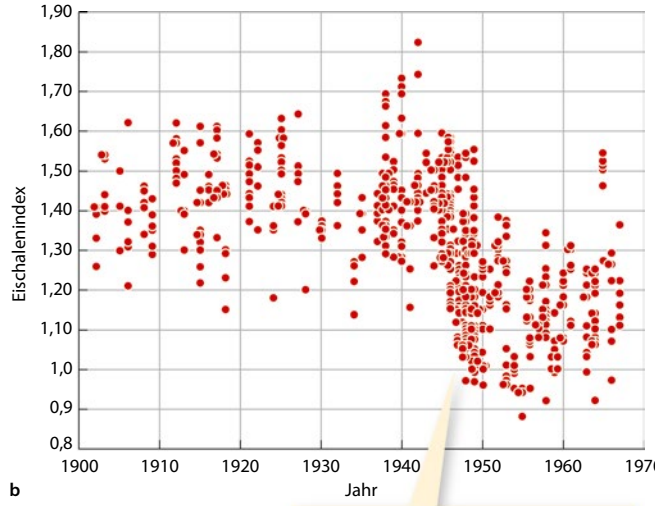


Abb. 14.16 An Land als Pestizide angewendete chlororganische Verbindungen (Chlorkohlenwasserstoffe) gelangen über die Flüsse ins Meer und werden durch die Meeresströmungen und die atmosphärische Zirkulation bis in die Arktis transportiert. Im Rahmen einer Untersuchung in der Barentssee wurde nachgewiesen, wie sich zwei Klassen von Pestiziden während der Passage durch die marine Nahrungskette durch Biomagnifikation anreichern. Im Meerwasser liegen die Pestizide in sehr geringer Konzentration vor. Herbivore Copepoden (Ruderfußkrebse), die sich von Phytoplankton ernähren, enthalten sie in höheren Konzentrationen – gemessen in Nanogramm pro Gramm Fett der Organismen –, prädatorische Amphipoden (Flohkrebse) in noch höheren. Beim Polardorsch (*Boreogadus saida*), der sich von den Wirbellosen ernährt, und beim Kabeljau (*Gadus morhua*), der unter anderem auch Polardorsche erbeutet, sind weitere Anzeichen für eine Biomagnifikation erkennbar. Am ausgeprägtesten ist sie allerdings auf den höchsten Stufen der Nahrungskette, denn die Seevögel, die sich von den Fischen ernähren (Grylleisten, *Cepphus grylle*) oder von Fischen und anderen Seevögeln (Eismöwen, *Larus hyperboreus*), können diese Substanzen weitaus weniger gut ausscheiden als Fische oder Wirbellose. Wie zu ersehen, reichert sich Chlordan in geringerem Ausmaß an als polychlorierte Biphenyle (PCB). Das rührt daher, dass Vögel Chlordan besser verstoffwechseln und ausscheiden können (nach Daten aus Borga et al. 2001)



a



b

Abb. 14.17 **a** Ein Wanderfalke an seinem Brutplatz mit einem Ei und einem frisch geschlüpften Küken (© MIKE READ/naturepl.com/NaturePL). **b** Die Grafik zeigt die Veränderungen der Eischalendicke von Sperbern (*Accipiter nisus*) in Großbritannien, gemessen an Museumsexemplaren (nach Ratcliffe 1970)

können sich die Pestizide auf diese Weise in außerordentlich hoher, bisweilen sogar tödlicher Konzentration ansammeln.

Der Wanderfalke (*Falco peregrinus*) ist ein sehr markanter, wunderschöner Greifvogel mit nahezu weltweiter Verbreitung. Bis in die 1940er-Jahre brüteten im Osten der Vereinigten Staaten regelmäßig etwa 500 Brutpaare und im Westen und in Mexiko etwa 1000 Paare. Ende der 1940er-Jahre ging ihre Zahl plötzlich rapide zurück. Bis Mitte der 1970er-Jahre war diese Vogelart aus fast allen östlichen US-Bundesstaaten völlig verschwunden und im Westen hatten die Bestände um 80–90 % abgenommen. Ein ähnlich dramatischer Rückgang war auch in Europa zu verzeichnen und der Wanderfalke wurde auf die Rote Liste gefährdeter Arten aufgenommen. Der Bestandsrückgang, der auch viele andere Greifvogelarten betraf, wurde darauf zurückgeführt, dass viele Eier in den Nestern zerbrachen und daher keine normalen Bruten aufgezogen werden konnten.

Als Ursache dafür wurde schließlich die Anreicherung von DDT (Dichlordiphenyltrichlorethan) bei den Elternvögeln erkannt. Dieses Pestizid hatte o enbar Samen und Insekten kontaminiert, welche dann von Kleinvögeln gefressen wurden. In deren Gewebe reicherte sich das DDT an. Die Kleinvögel wurden wiederum von Greifvögeln erbeutet. Bei diesen wirkte sich das Pestizid beeinträchtigend auf die Reproduktion aus: Die Eier der Vögel hatten eine deutlich dünnere Schale und zerbrachen daher viel leichter (Abb. 14.17a).

In den Vereinigten Staaten wurde der Einsatz von DDT 1972 verboten – nicht ganz unschuldig daran war unter anderem Rachel Carsons ein Jahrzehnt zuvor verö entlichtes Buch *Silent spring* (► Exkurs 14.4). Es wurden Zuchtprogramme für Wanderfalken in Menschenobhut eingerichtet – mit dem Ergebnis, dass mindestens 4000 Wanderfalken wieder ausgewildert werden konnten. Heute brüten Wanderfalken erfolgreich in weiten Teilen der Vereinigten Staaten und gelten nicht mehr als gefährdet. In Großbritannien erholten sich die Bestände sogar so erfolgreich, dass der Wanderfalke von Taubenzüchtern und Liebhabern kleiner Singvögel inzwischen als Schädling betrachtet wird. In einigen Entwicklungsländern fand DDT auch weiterhin als Pestizid in der Landwirtscha Verwendung, bis es schließlich 2001 durch das Stockholmer

Exkurs 14.4 Historische Meilensteine

Rachel Carson und *Der stumme Frühling*

Rachel Carson (1907–1964) war eine US-amerikanische Ökologin und Buchautorin (Abb. 14.18). Nach ihrem Masterabschluss in Zoologie war sie gezwungen, ihre Promotion 1935 abzubrechen, um nach dem Tod ihres Vaters ihre Mutter zu unterstützen. Sie nahm eine befristete Stelle im U. S. Bureau of Fisheries an und schrieb das Skript für eine wöchentliche Radiosendung über Meeresökologie. Aufgrund des durchschlagenden Erfolgs dieser Serie erhielt sie 1936 eine unbefristete Anstellung als Meeresbiologin bei der Fischereibehörde – damit war sie erst die zweite Frau, die dort eine derartige Stelle besetzte. Carson behielt ihre Stelle auch nach der Umstrukturierung der Behörde zum U. S. Fish and Wildlife Service nach dem Zweiten Weltkrieg und begann sich 1945 im Rahmen ihrer dortigen Aufgaben, mit den ökologischen Auswirkungen des damals neu freigegebenen Insektizids DDT zu befassen.

Ab 1949 stieg sie zur Chefredakteurin der Publikationen des U. S. Fish and Wildlife Service auf und hatte bis dahin schon mehrere populärwissenschaftliche Artikel über die Natur und Ökologie geschrieben. Da sie ihre Arbeit für die Regierung als langweilig empfand, gab sie ihre Stelle schließlich auf, arbeitete fortan als freie Autorin und veröffentlichte in den folgenden zehn Jahren mehrere Werke, darunter die viel gepriesenen Bücher *The sea around us* (1950) und *The edge of the sea* (1955). Diese sind auch heute noch außerordentlich lesenswert. Carson engagierte sich zunehmend in der Naturschutzbewegung und war ziemlich beunruhigt über den Einsatz von synthetischen chemischen Verbindungen wie DDT in der Natur. Im Jahr 1962 veröffentlichte sie ihr Buch *Silent spring* – 1963 auf Deutsch unter dem Titel *Der stumme Frühling* erschienen –, in dem sie das zerstörerische Potenzial der fahrlässigen Verwendung von Pestiziden für natürliche Ökosysteme und die menschliche Gesundheit dokumentierte. Vor der Publikation ersuchte Carson Experten, ihre Kapitel durchzusehen. Von Umweltwissenschaftlern wurde das Werk sehr wohlwollend aufgenommen. Von der chemischen Industrie und mit dieser verbundenen Wissenschaftlern wurden sie und ihr Buch jedoch heftig attackiert. *Silent spring* war wirklich bahnbrechend. Es rüttelte die Öffentlichkeit auf, lenkte ihre Aufmerksamkeit auf den Einsatz synthetischer Pestizide und führte letztlich zum Verbot von DDT, zunächst in den Vereinigten Staaten Anfang der 1970er-Jahre und schließlich weltweit im Jahr 2001. Das Buch trug auch zur Entstehung der modernen Umweltbewegung Ende der 1960er-, Anfang der 1970er-Jahre bei. Mehr als ein Jahrzehnt nach ihrem Tod wurde Carson von Präsident Jimmy Carter posthum die Presidential Medal of Freedom verliehen.



Abb. 14.18 Rachel Carson im Jahr 1940 im Alter von 33 Jahren (© Rachel Carson Collection. Chatham University Archives, Pittsburgh, PA)

Übereinkommen – auch als POP-Konvention bekannt (POP für engl. *persistent organic pollutants*) – weltweit verboten wurde. Zur Bekämpfung von Insekten, die Krankheiten wie Malaria übertragen, darf es aber nach wie vor angewendet werden.

Die Belastung mit DDT konnte als Ursache für die dünnen Eischalen identi ziert werden, weil in Museen und privaten Sammlungen Exemplare mit genauen Datumsangaben vorlagen. Bei Messungen der Eischalendicke in Sammlungen von Eiern des Sperbers (*Accipiter nisus*) zeigte sich ein plötzlicher stufenartiger Rückgang um 17 % im Jahr 1947 – also in dem Jahr, in dem erstmals in größerem Umfang DDT in der Landwirtscha eingesetzt wurde. Nach dem Verbot von DDT nahm die Eischalendicke wieder kontinuierlich zu (Abb. 14.17b).

Wiederanstieg der Schädlingspopulation von Zielarten und Ausbruch von Sekundärschädlingen

In Verruf kommt ein Pestizid, wenn es mehr Arten tötet als diejenige, auf die es eigentlich abzielt – und das ist recht häu g der Fall. Das gilt insbesondere dann, wenn ihm auch die natürlichen Feinde des Schädlings zum Opfer fallen und es somit das Gegenteil dessen bewirkt, was es eigentlich erreichen soll. Sofern ein Pestizid neben der Schädlingsart auch

deren natürliche Feinde in großer Zahl abtötet, kann es zu einem Wiederanstieg der Schädlingspopulation (engl. *pest resurgence*) kommen. In diesem Fall finden Individuen der Schädlingsart, welche die Pestizidbehandlung überlebt haben oder erst anschließend in das Gebiet zugewandert sind, hier eine Fülle an Nahrung vor – und nur wenige natürliche Feinde. Das kann zu einem explosionsartigen Anstieg der Schädlingspopulation führen.

Die Nachwirkungen einer Pestizidbehandlung können aber auch subtiler sein, indem durch das Pestizid beispielsweise die Feinde einer potenziellen Schädlingsart getötet werden, die ansonsten unterhalb ihrer wirtschaftlichen Schadschwelle gehalten wurde. Ihrer natürlichen Regulation beraubt können sich solche Arten nun zu echten, sogenannten **Sekundärschädlingen** entwickeln (◘ Abb. 14.15c). Zu Beginn der massenhaften Anwendung von organischen Insektiziden im Jahr 1950 gab es an Baumwollpflanzen in Mittelamerika zwei Arten von Primärschädlingen: die Raupe des Eulenfalters *Alabama argillacea* und den Baumwollkapselkäfer (*Anthonomus grandis*) (Smith 1998). Weniger als fünfmal im Jahr wurden Insektizide mit chlororganischen Verbindungen (Chlorkohlenwasserstoffe) und Organophosphaten (Phosphorsäureester) angewendet – mit anfangs scheinbar wundersamem Erfolg: Die Erträge schnellten in die Höhe. Bis 1955 waren jedoch drei neue Schädlinge aufgetreten: die Raupe des Baumwollkapselbohrers (*Helicoverpa zea*), die Gurkenblattlaus (*Aphis gossypii*) und die Raupe des Eulenfalters *Sacadodes pyralis*. Darauf in erhöhten die Farmer die Zahl der Pestizidanwendungen auf acht- bis zehnmal pro Jahr. Zwar konnten dadurch die Blattläuse und die *Sacadodes*-Raupen eingedämmt werden, aber es traten fünf weitere Sekundärschädlinge auf. In den 1960er-Jahren waren aus den ursprünglich zwei Schädlingsarten acht geworden und es wurden im Schnitt 28 Mal im Jahr Pestizide gespritzt.

Chemische Pestizide verlieren auch dann ihren Wert, wenn die Schädlingsarten, auf die sie abzielen, eine **Resistenz** entwickeln. Diese Form der natürlichen Selektion in Aktion (▶ Kap. 2) tritt mit ziemlicher Sicherheit dann auf, wenn eine große Zahl von Individuen einer genetisch variablen Population getötet wird. Eines oder wenige Individuen sind möglicherweise ungewöhnlich resistent – weil sie vielleicht ein Enzym besitzen, das in der Lage ist, das Pestizid zu entgiften. Bei wiederholter Anwendung des Pestizids wird jede nachfolgende Schädlingsgeneration einen größeren Anteil resistenter Individuen umfassen. Schädlinge sind in der Regel durch eine hohe potenzielle Reproduktionsrate gekennzeichnet: Aus wenigen Individuen einer Generation können in der nächsten Generation Hunderte oder Tausende Individuen hervorgehen. Auf diese Weise kann sich eine Resistenz sehr rasch in einer Population ausbreiten. Die gleichen Prozesse sind auch am Werk, wenn Bakterien eine Resistenz gegenüber Antibiotika entwickeln – ein Phänomen, dass stark begünstigt wird durch die regelmäßige Beigabe von Antibiotika zu Tierfutter für gesunde Tiere in Massentierhaltungen (▶ Exkurs 14.2).

Evolution von Resistenzen

Über den ersten Fall einer Resistenz gegenüber Insektiziden wurde bereits 1946 berichtet – die Stubenfliege hatte in Schweden eine Resistenz gegen DDT entwickelt. Welches Ausmaß dieses Problem heute angenommen hat, veranschaulicht ◘ Abb. 14.19. Resistenzen sind für sämtliche Gruppen von Arthropoden (Gliederfüßer) nachgewiesen, die Schädlinge umfassen, beispielsweise für Fliegen, Käfer, Nachtfalter, Wespen, Flöhe, Läuse und Milben, aber auch für Unkräuter und Pflanzenpathogene. Beispielsweise hat die Raupe des Eulenfalters *Alabama argillacea* (s.o.), ein Schädling an Baumwolle, in einer oder mehreren Regionen der Erde Resistenzen gegen Aldrin, DDT, Dieldrin, Endrin, Lindan und Toxaphen entwickelt.

Pestizide funktionieren trotz Resistenzen

Falls chemische Pestizide nur Probleme verursachten, würden sie nicht so weit verbreitet angewendet. Ihre Produktionsrate hat sogar rapide zugenommen. Nach wie vor wiegen für die Landwirte die Kosten für den Kauf und das Spritzen der Pestizide die dadurch verhinderten Ernteverluste auf. Zudem sind in vielen ärmeren Ländern die Aussichten auf eine Hungersnot oder die epidemische Ausbreitung von Krankheiten so beängstigend, dass die Kosten der Pestizidanwendung für die Gesellschaft und die menschliche Gesundheit im Vergleich dazu vernachlässigbar sind. Allein schon

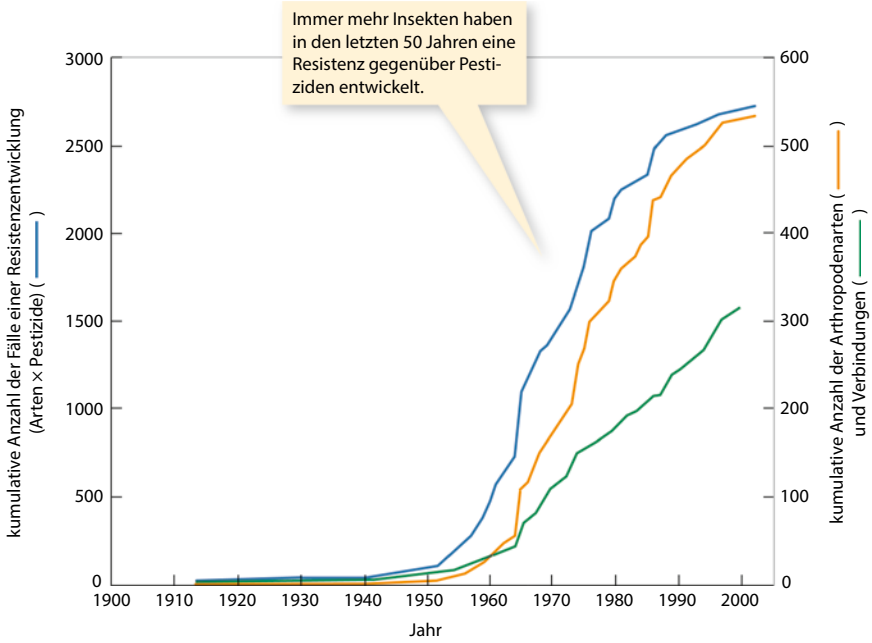


Abb. 14.19 Die weltweite Zunahme von Schädlingsarten unter den Arthropoden, die eine Pestizidresistenz entwickelt haben, sowie die Zahl der Pestizidverbindungen, gegen die Resistenzen evolviert sind. Im Schnitt hat jeder Schädling eine Resistenz gegen mehr als ein Pestizid entwickelt, sodass es gegenwärtig mehr als 2500 Fälle einer Resistenzentwicklung gibt (Schädlinge × Verbindungen) (aus der Datenbank für die Pestizidresistenz der Michigan State University, www.pesticideresistance.org/DB/, © Patrick Bills, David Mota-Sanchez und Mark Whalon)

objektive Kriterien wie dadurch gerettete Menschenleben, ökonomische E zienz der Nahrungsmittelproduktion und Gesamtmenge der produzierten Nahrung rechtfertigen in der Regel den Einsatz von Pestiziden. In diesem sehr grundlegenden Sinn kann man ihre Verwendung als nachhaltig bezeichnen. In der Praxis hängt die Nachhaltigkeit davon ab, ob es gelingt, ständig neue Pestizide zu entwickeln, die den Schädlingen immer mindestens einen Schritt voraus sind, die weniger lange in der Umwelt persistieren, biologisch abbaubar sind und spezi scher auf den Zielorganismus wirken.

Biologische Schädlingsbekämpfung

In manchen Fällen ist es Biologen gelungen, die chemischen Verbindungen durch andere Bekämpfungsmethoden zu ersetzen, die die gleiche Aufgabe erfüllen, aber weitaus weniger Kosten verursachen – und zwar sowohl ökonomisch gesehen als auch für die Umwelt. Bei der **biologischen Schädlingsbekämpfung** (engl. *biological pest control*) werden die natürlichen Feinde eines Schädlings eingesetzt, um ihn zu bekämpfen. Man unterscheidet drei verschiedene Formen biologischer Schädlingsbekämpfung: Die Einbürgerung natürlicher Feinde, die Förderung der vorhandenen natürlichen Feinde und die integrierte Schädlingsbekämpfung.

Bei der klassischen Form der biologischen Schädlingsbekämpfung wird ein bekannter natürlicher Feind des Schädlings aus einer anderen geografischen Region eingeführt (engl. *importation biological control*). Zumeist stammt dieser Feind aus dem Herkun sgebiet der Schädlingsart. Ziel ist es, dass sich der natürliche Feind etabliert und die Schädlingspopulation unterhalb der Schadschwelle hält. Damit liegt hier also eine absichtliche Ansiedlung einer exotischen Art vor – anders ausgedrückt möchte man damit die natürliche Situation zwischen den beiden Arten wiederherstellen.

Ein klassisches Beispiel für diese Form der Schädlingsbekämpfung bildet die Australische Wollschildlaus (*Icerya purchasi*), die im Jahr 1868 erstmals als

Schädling in Zitrusplantagen in Kalifornien entdeckt wurde. Bis 1886 hatte sie es gescha , die Zitrusindustrie völlig lahmzulegen. Auf der Suche nach natürlichen Feinden der Wollschildlaus stieß man auf zwei Kandidaten, die man aus Australien und Neuseeland einführte. Bei der einen Art handelt es sich um einen Parasitoiden, die Fliege *Cryptochaetum iceryae*. Diese legt ihre Eier auf den Schildläusen ab und die sich daraus entwickelnden Larven ernähren sich von den Schädlingen. Die zweite Art ist der räuberische Marienkäfer *Rodolia cardinalis*. Anfangs hatte es den Anschein, als seien die parasitoiden Fliegen nach der Freisetzung völlig verschwunden, während der räuberische Marienkäfer eine explosionsartige Populationsentwicklung durchlief. Erstaunlicherweise hatte man bereits Ende 1890 den gesamten Schildlausbefall in Kalifornien unter Kontrolle. In der Regel wird dieser Erfolg der Einführung des Käfers zugeschrieben. Auf lange Sicht hat sich jedoch gezeigt, dass die Käfer die Schildläuse vor allem im Inland in Schach halten, an der Küste dagegen die Fliege das wichtigste Kontrollelement darstellt (Flint und van den Bosch 1981). In Kalifornien hat sich diese Investition in die biologische Schädlingsbekämpfung wirtscha lich sehr stark ausgezahlt. Seither wurden diese Marienkäfer in 50 weitere Länder eingeführt.

Biologische Schädlingsbekämpfung durch Förderung natürlicher Feinde

Im Gegensatz dazu steht die zweite Form der biologischen Schädlingsbekämpfung, die darauf abzielt, die Populationsdichte eines von Natur aus bereits in dem Gebiet vorkommenden natürlichen Feindes zu erhöhen (engl. *conservation biological control*). Zu den natürlichen Feinden der Blattläuse, die als Schädlinge an Weizen gelten, gehören beispielsweise auf Blattläuse spezialisierte Marienkäfer und andere Käfer, räuberische Wanzen, Flor iegen, Schweb iegenlarven und Spinnen. Viele von ihnen überwintern in den grasbewachsenen Ackerrandstreifen von Weizenfeldern, breiten sich dann von hier in die randnahen Bereiche der Felder aus und dezimieren dort die Blattlauspopulationen. Folglich können Landwirte die Populationen dieser natürlichen Feinde fördern und somit deren Auswirkungen auf die Schädlinge erhöhen, indem sie grasbewachsene Habitate an den Feldrändern erhalten oder sogar innerhalb der Felder Grasstreifen anlegen. Zur biologischen Bekämpfung von Schadinsekten und Unkräutern werden vor allem Insekten eingesetzt.

Bisweilen sind auch Nichtzielorganismen von der Bekämpfung betroffen

Biologische Schädlingsbekämpfung mag auf den ersten Blick als besonders umweltfreundliche Methode erscheinen. Aber selbst bei sorgfältiger Auswahl und scheinbar erfolgreichem Einsatz der verwendeten Feinde kommt es vor, dass auch Nichtzielarten dadurch geschädigt werden (Pearson und Callaway 2003). So wurde beispielsweise in Australien zur Bekämpfung von eingeschleppten Feigenkakteen (Opuntien) die aus Südamerika stammende Kaktusmotte (*Cactoblastis cactorum*), ein Schmetterling aus der Familie der Zünsler, eingeführt – mit durchschlagendem Erfolg. Als die Kaktusmotte sich jedoch unbeabsichtigt nach Florida ausbreitete, machte sie sich dort über mehrere einheimische Opuntienarten her (Cory und Myers 2000). Der in Nordamerika zur Bekämpfung exotischer Ringdisteln (*Carduus* sp.) eingeführte, samenfressende Rüsselkäfer *Rhinocyllus conicus* befällt auch die Samen einiger einheimischer Distelarten und hat zudem negativen Einfluss auf die Populationen der einheimischen Frucht iegenart *Paracantha culta*, die sich ebenfalls von Distelsamen ernährt (Louda et al. 1997). Solche möglichen ökologischen Auswirkungen sollten zukün ig bei der Auswahl potenzieller Nützlinge für eine biologische Schädlingsbekämpfung stärker berücksichtigt werden.

Kombination von chemischer und biologischer Schädlingsbekämpfung

Als **integrierte Schädlingsbekämpfung** oder auch **integrierten Pflanzenschutz** (IPS; engl. *integrated pest management*) bezeichnet man ein Konzept, bei dem verschiedene Formen der Bekämpfung von Schädlingen kombiniert werden: beispielsweise physische Bekämpfung – die Schädlinge einfach von den Nutzp anzen fernzuhalten –, Bekämpfung durch gezielte Anbaumethoden – etwa durch Fruchtwechsel auf Feldern, sodass die Schädlinge nicht über Jahre hinweg größere Populationen au auen können –, biologische und chemische Methoden

sowie die Verwendung resistenter Sorten der angebauten Pflanzen. Bei diesem Verfahren muss die wirtschaftliche Schadschwelle genau überwacht werden. Außerdem beruht es großenteils darauf, natürliche Mortalitätsfaktoren wie natürliche Feinde oder das Wetter einzubeziehen und diese so wenig wie möglich zu beeinträchtigen. Breitbandpestizide werden zwar nicht gänzlich abgelehnt, sie werden aber nur sehr sparsam und unter Minimierung der Kosten und verwendeten Mengen eingesetzt. Kein Schädlingsproblem gleicht dem anderen, selbst auf benachbarten Feldern nicht. Deshalb ist es ganz wesentlich für eine integrierte Schädlingsbekämpfung, die Bekämpfungsmaßnahmen spezi sch auf das Problem abzustimmen.

Integrierte Bekämpfung der Kartoffelmotte

Die Raupen der Karto elmotte (*Phthorimaea operculella*) sind ein häu ger Schädling im Karto elanbau in Neuseeland. Als Zuwanderer aus warmen, subtropischen Regionen verursacht die Karto elmotte bei warmem, trockenem Wetter die verheerendsten Schäden. Pro Jahr können sechs bis acht Generationen au reten. Die Raupen der verschiedenen Generationen minieren in unterschiedlichen Pflanzenteilen wie Blättern, Sprossen und Knollen. Da die Raupen in den Knollen sowohl vor ihren natürlichen Feinden als auch vor Insektiziden sicher sind, muss die Bekämpfung bei den Generationen ansetzen, die an Blättern minieren. Die integrierte Bekämpfungsmethode für die Karto elmotte umfasst die Bestandsüberwachung mittels Pheromonfallen, durch gezielte Bodenbearbeitung sowie den Einsatz von Insektiziden – dies allerdings nur, wenn es absolut erforderlich ist (Herman 2000). Die Kartoffelbauern orientieren sich dabei an dem in Abb. 14.20 dargestellten Entscheidungsbaum.

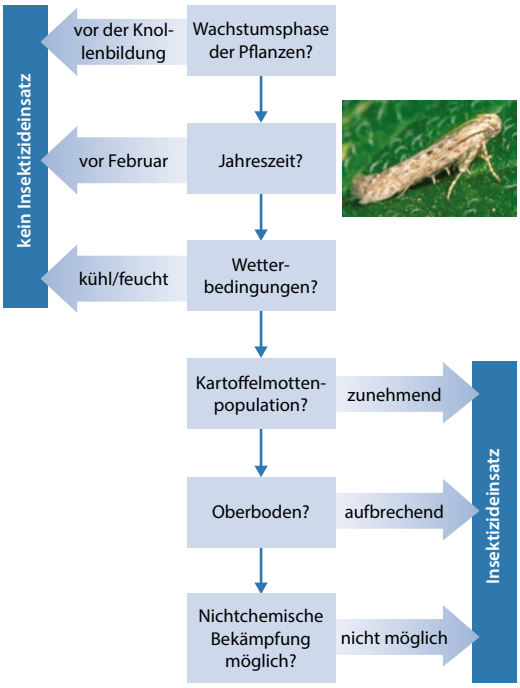


Abb. 14.20 Entscheidungsbaum für die integrierte Bekämpfung der Kartoffelmotte (*Phthorimaea operculella*) in Neuseeland. Die Fragen in den Kästen (beispielsweise „Wachstumsphase der Pflanzen?“) müssen die Kartoffelbauern beantworten und entsprechend der Antworten in den Pfeilen (beispielsweise „vor der Knollenbildung“) ist in den vertikalen Kästen die empfohlene Vorgehensweise angegeben (z.B. „kein Insektizideinsatz“). Man beachte, dass in Neuseeland im Februar Spätsommer herrscht (nach Herman 2000; Foto: © Graphic Science/Alamy)

14.6 Globaler Flächenverbrauch und andere Einschränkungen für eine weitere Intensivierung der Landwirtschaft

In den Jahrzehnten zwischen 1961 und 2008 hat sich die landwirtscha liche Produktion von Nutzpflanzen weltweit verdreifacht, allerdings haben die Anbau ächen in diesem Zeitraum nur um 10 % zugenommen (Abb. 14.21a). Diese Statistik verschleiert einige wesentliche regionale Unterschiede: In Osteuropa und Russland sind die Anbau ächen weniger geworden, in geringerem Umfang auch in den Vereinigten Staaten, während in Lateinamerika, Asien, Ozeanien und Afrika die ackerbaulich genutzten Flächen jeweils zugenommen haben. Dank des hohen Bevölkerungswachstums ist die ackerbaulich genutzte Fläche pro Kopf global gesehen um 50 % zurückgegangen (Abb. 14.21b). Auslöser für die Zunahme der Nahrungsmittelproduktion war die Intensivierung der Landwirtschaft, vor allem der Einsatz von Stickstoffdüngern. Hinzu kamen weitere Faktoren wie die zunehmende Nutzung fossiler Treibsto e für den Betrieb von Traktoren und

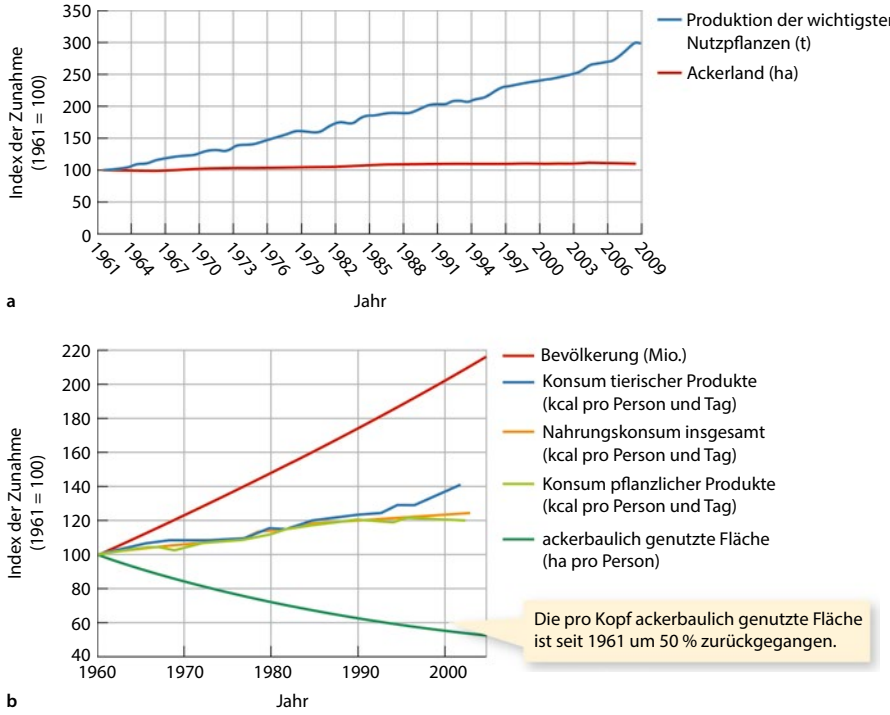


Abb. 14.21 **a** Zunahme der globalen Produktion von Nutzpflanzen und der ackerbaulich genutzten Fläche seit 1961, dargestellt im Verhältnis zu den Werten von 1961 (nach UNEP 2014). **b** Veränderungen der Weltbevölkerung, des Pro-Kopf-Konsums von Fleisch, des Pro-Kopf-Konsums an Nahrung insgesamt, des Pro-Kopf-Konsums pflanzlicher Lebensmittel und der pro Kopf ackerbaulich genutzten Fläche seit 1961, ebenfalls dargestellt im Verhältnis zu den Werten von 1961 (nach Bringezu et al. 2009)

Mähdreschern, erweiterte Maßnahmen zur Schädlingsbekämpfung, eine umfassende Bewässerung sowie die Züchtung ertragreicherer Sorten der angebauten Pflanzen. Lässt sich die Produktion noch weiter steigern?

14

Wasser ist eine endliche globale Ressource

Eine Einschränkung stellt die Verfügbarkeit von Wasser dar. Global betrachtet ist die Landwirtschaft der größte Verbraucher von Trinkwasser: Sie verbraucht 70 % der verfügbaren Menge. Eine Bewässerung ist vor allem in Entwicklungsländern unabdingbar. So kommt es, dass in manchen Regionen Südamerikas, Zentralasiens und Afrikas mehr als 90 % des verfügbaren Süßwassers in der Landwirtscha verbraucht werden. Schon heute trocknen der Nil in Afrika, der Gelbe Fluss (Huang He) in China und der Colorado River in Nordamerika zumindest zu bestimmten Zeiten des Jahres aus – mit verheerenden Folgen für die stromabwärts gelegenen Küstengewässer. Es gibt eindeutig Grenzen, wie viel Wasser wir über die derzeitige Menge hinaus zur Bewässerung verwenden können. Mit ziemlicher Sicherheit wird der globale Klimawandel die Probleme der Wasserversorgung und des Wasserverbrauchs noch weiter verschärfen, weil kün ig viele Regionen der Erde nicht nur wärmer, sondern auch trockener werden (Abb. 14.22).

Die Degradation von Böden stellt eine weitere Einschränkung für die Landwirtschaft dar

Rund 300 Mio. ha Boden sind heute so stark degradiert, dass auf ihnen aufgrund der Erschöpfung der Nährsto e, der Anreicherung von Salzen oder anderer Probleme keine produktive Landwirtscha mehr erfolgen kann. Weitere 1,2 Mrd. ha – das entspricht 10 % der von P anzen bewachsenen

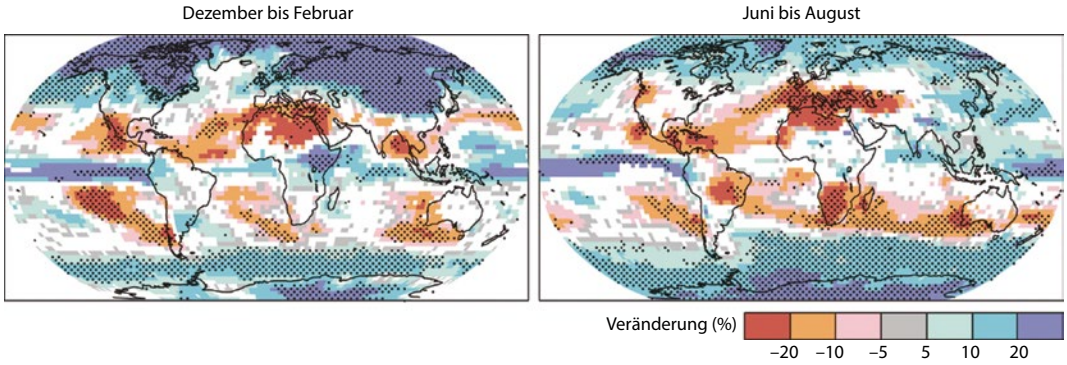


Abb. 14.22 Vorhersagen zu den Veränderungen der Niederschläge im Zeitraum von 2090–2099 im Vergleich zur Situation Ende des 20. Jahrhunderts, beruhend auf Ergebnissen zahlreicher globaler Modelle. Bei den weißen Flächen bestand weniger als 66 % Übereinstimmung zwischen den Modellen, bei den gepunktete Regionen mehr als 90 % (aus IPCC 2007)

Erdoberfläche – sind als leicht degradiert einzustufen. Auf Flächen ohne Boden können nur sehr kleine, primitive Organismen wie Flechten und Moose leben, denen nackter Fels als Untergrund ausreicht. Die übrige terrestrische Vegetation der Erde benötigt Boden für ihre Wurzeln. Er gibt den P anzen physischen Halt und versorgt sie während des Wachstums über die Wurzeln mit essenziellen mineralischen Nährsto en und Wasser. Böden entwickeln sich durch Akkumulation kleinster mineralischer Partikel, die bei der Verwitterung von Gestein entstehen, und aus organischen Abbauprodukten früherer Vegetation. Boden kann durch Erosion abgetragen werden – weggewaschen durch Regen oder weggeweht durch den Wind. Er kann aber auch an anderen Stellen in Form von fein strukturiertem Löß wieder abgelagert werden. Am besten vor Abtragung geschützt sind Böden, wenn sie organisches Material enthalten, stets ganz von Vegetation bedeckt sind, feinmaschig von Wurzeln und Wurzelhärchen durchzogen sind und wenn sie sich auf horizontalem Untergrund be nden. Die Umwandlung von natürlichen Ökosystemen in Ackerland bringt in der Regel immer eine gewisse Degradation der Böden mit sich. Dramatische Belege für eine nicht nachhaltige Landnutzung sind verheerende Ereignisse wie die sogenannte Staubschüssel (engl. *dust bowl*) in den Great Plains in den Vereinigten Staaten und eine ähnliche Katastrophe, die sich gerade in China abspielt (► Exkurs 14.5).

Wüstenbildung und Versalzung

Besonders anfällig für eine Degradation sind landwirtscha lich genutzte Flächen in ariden und semiariden Regionen. Durch Überweidung und intensiven Anbau ist der Boden direkt der Erosion durch Wind und die seltenen, aber he igen Regenfälle ausgesetzt. Von **Desertifikation** oder **Wüstenbildung** (engl. *deserti cation*) spricht man, wenn Flächen in ariden oder semiariden Regionen mit ehemals natürlichen Ökosystemen für Subsistenzwirtscha oder von Nomaden landwirtscha lich genutzt werden und sich nach und nach in Wüste verwandeln. Durch Bewässerungsmaßnahmen lässt sich dieser Prozess vorübergehend verlangsamen. Allerdings sinkt dadurch auch der Grundwasserspiegel und in der oberen Bodenschicht können sich Salze anreichern. Diese **Versalzung** (engl. *salinization*) erschwert eine dauerha e Nutzung der Böden für die Landwirtscha massiv. In den meisten Fällen breitet sich eine solche Versalzung aus und führt dazu, dass sich sterile weiße Salzwüsten ausdehnen. Besondere Versalzungsgefahr bestand in den bewässerten Gegenden Pakistans und einigen weiteren asiatischen Ländern, die ehemals der Sowjetunion angehörten.

Der Trend zu einer erhöhten landwirtschaftlichen Produktivität verringert sich

Obwohl die Produktivität pro Flächeneinheit bei vielen wichtigen angebauten Nutzpflanzen global gesehen weiter zunimmt, verringert sich der Produktivitätsanstieg für alle Nutzpflanzen,

Exkurs 14.5 Historische Meilensteine

Bodenerosion: die historische Staubschüssel in den Vereinigten Staaten und die Probleme im heutigen China

Einst wurden weite Teile der USA, etwa im Südwesten von Colorado, im Südwesten von Kansas, Teile von Texas und Oklahoma sowie der Nordosten von New Mexico, als Weideland für Viehherden genutzt. Die natürliche Vegetation bestand hier weitgehend aus mehrjährigen einheimischen Gräsern und die Flächen waren zuvor noch nie ackerbaulich genutzt worden. Während des Ersten Weltkriegs wurde jedoch ein Großteil dieser Flächen landwirtschaftlich erschlossen und für den Anbau von einjährigem Weizen umgepflügt. Aufgrund heftiger Dürren fielen die Erträge Anfang der 1930er-Jahre nur spärlich aus und der exponierte Oberboden wurde vom Wind abgetragen. Die dabei entstandenen Staubstürme verdunkelten die Sonne und führten zu beträchtlichen Verwehungen (Abb. 14.23a). Bisweilen fegten die Staubstürme durch das ganze Land bis an die Ostküste. Auf dem Höhepunkt der als Great Depression bezeichneten Wirtschaftskrise zu Beginn und Mitte der 1930er-Jahre mussten Tausende von Familien gezwungenermaßen die Region verlassen. Mithilfe staatlicher Unterstützung konnte die Winderosion nach und nach aufgehalten werden. Es wurden Grüngürtel als Windschutz gepflanzt und das ursprüngliche Grasland in weiten Teilen wiederhergestellt. Anfang der 1940er-Jahre hatte sich die Region wieder weitgehend erholt.

Diese Geschichte wiederholt sich derzeit gerade im Nordwesten von China. Hier hat die Notwendigkeit, 1,3 Mrd. Menschen ernähren zu müssen, dazu geführt, dass zu viele Rinder und Schafe gehalten werden und der Boden zu stark umgepflügt wird. Infolgedessen wandeln sich alljährlich rund 2300 km^2 Fläche in Wüsten um. Im Jahr 2011 hüllte ein gewaltiger Staubsturm (Abb. 14.23) nicht nur den Osten Chinas ein, sondern auch weite Teile im Westen Nordamerikas.



Abb. 14.23 **a** Ein Staubsturm während der „Staubschüsseljahre" in den 1930er-Jahren im Südwesten der Vereinigten Staaten (© Bettmann/CORBIS). **b** Ein Staubsturm in China (© Li mingh Qh/Imagechina/ dpa/picture alliance)

bei manchen bleibt er auch gleich (Abb. 14.24a). Sofern die gegenwärtigen Trends anhalten, könnte es innerhalb der nächsten Jahrzehnte dazu kommen, dass auf der gleichen Fläche Land nicht mehr noch größere Mengen an Nutzp anzen angebaut werden können – zumindest global betrachtet. Für einige Nutzp anzen besteht in manchen Regionen noch Raum für eine höhere Produktivität, etwa für Mais in Brasilien, Mexiko und Indien oder für Ölpalmen in vielen Ländern, vor allem Nigeria (Abb. 14.24b). Global gesehen haben wir jedoch offenbar die Grenzen des Möglichen erreicht, was unter anderem an den Einschränkungen hinsichtlich der Verfügbarkeit von Wasser sowie Klimaschwankungen liegt. Tatsächlich sind Wissenscha ler besorgt darüber, dass die landwirtscha liche Produktivität aufgrund des globalen Klimawandels zurückgehen wird. Es gibt bereits Belege dafür, dass die Lu verschmutzung jetzt schon die Produktion von Nutzp anzen einschränkt. Neueren Modellen zufolge

Tab. 14.2 Schätzungen für die weltweit bis 2050 erforderlichen Flächen an neuem Ackerland für zwei Szenarien: bei nach gegenwärtigem Stand geringer und starker Expansion (nach UNEP 2014)

	Schätzung bei geringer Expansion (Mio. ha)	Schätzung bei starker Expansion (Mio. ha)
Nahrungsversorgung	71	300
nachwachsende Rohstoffe für Biokraftstoffe	48	80
nachwachsende Rohstoffe für biologisch abbaubare Materialien	4	115
Expansion netto	**123**	**495**
Kompensation für Ausdehnung von Siedlungen	107	129
Kompensation für Bodendegradation	90	225
Expansion brutto	**320**	**859**

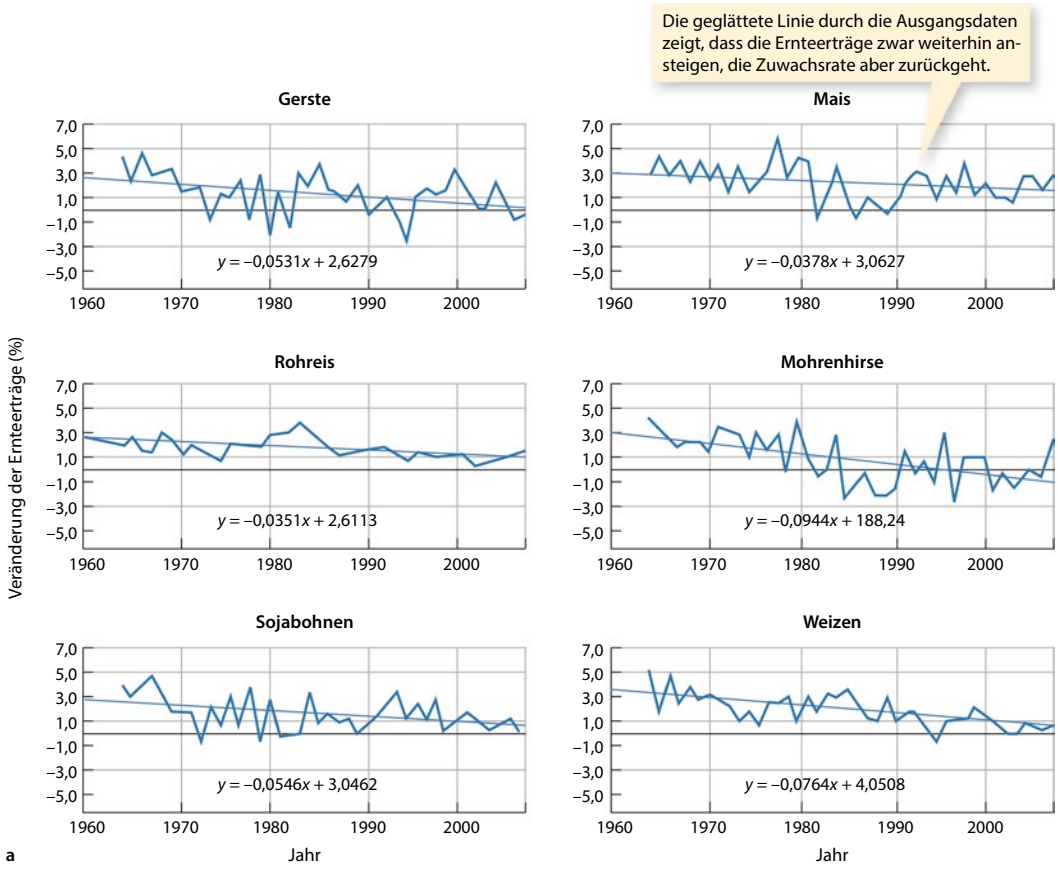
senkt das gegenwärtige Ausmaß der Ozonbelastung – überwiegend durch Emissionen von Stickstoff, Methan und Kohlenwasserstoffen bei der Erzeugung und Verwendung fossiler Brennsto e (▶ Abschn. 12.4) – schon aktuell die globale Produktion von Grundnahrungsmitteln wie Weizen (um 3,9–15 %), Sojabohnen (um 8,4–14 %) und Mais (um 2,2–5,5 %). Sollte die gegenwärtige Entwicklung der Lu verschmutzung anhalten, könnte dieser negative E ekt die Nutzp anzenproduktion in den kommenden Jahrzehnten noch erheblich weiter verringern (Avnerya et al. 2011).

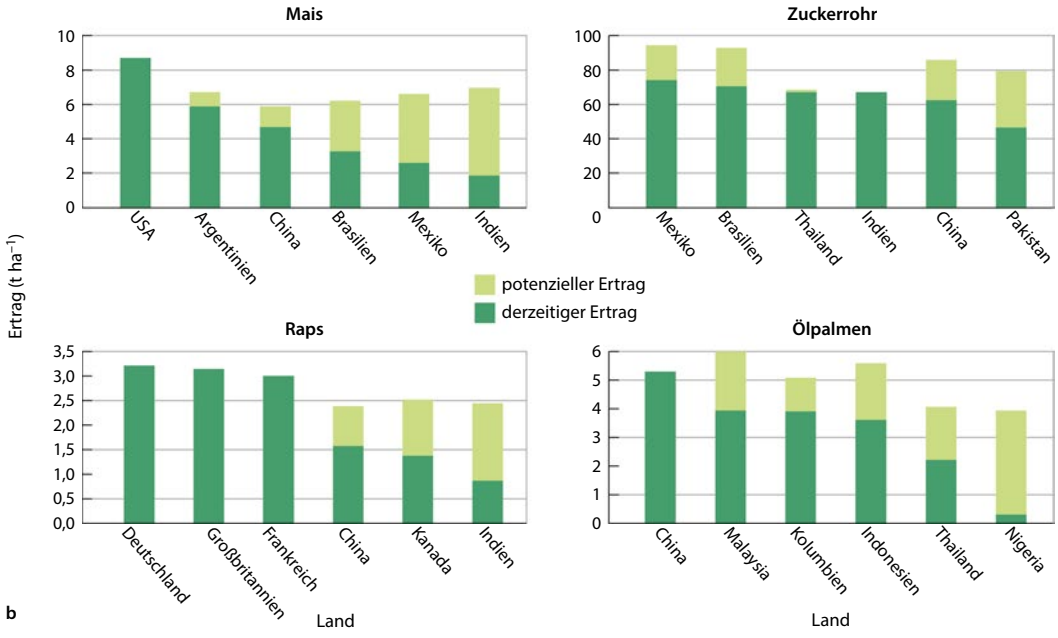
Für einen weiteren Anstieg der globalen Nutzpflanzenproduktion ist wahrscheinlich mehr Land erforderlich

Für einen weiteren Anstieg der globalen Nutzp anzenproduktion ist demnach wahrscheinlich mehr Land erforderlich. Aber wie viel mehr? Als wir dies schrieben, brachten die Vereinten Nationen gerade neue Schätzungen heraus: Diesen zufolge werden bis zum Jahr 2050 weitere 70–300 Mio. ha Land benötigt werden (Tab. 14.2) – das entspricht einer Zunahme von bis zu 20 % gegenüber den derzeit ackerbaulich genutzten 1530 Mio. ha (UNEP 2014). Durch das Wachstum der Städte und ihrer Randbezirke werden jedoch107–129 Mio. ha verloren gehen, so die Vorhersagen, und aufgrund der fortschreitenden Bodendegradation müssen vermutlich bis 2050 zwischen 90 und 225 Mio. ha an Acker ächen aufgegeben werden. Darüber hinaus verfolgen zahlreiche Länder eine aggressive Politik zum Anbau von nachwachsenden Rohsto en für die Herstellung von Biokra sto en als Energiequelle. Um die gesetzten Ziele zu erreichen und weil die Landwirtscha auch für die Industrie nachwachsende Rohsto e produzieren muss – beispielsweise für biologisch abbaubare Teller und Gabeln aus Maismehl –, werden schätzungsweise weitere 52–195 Mio. ha Land erforderlich sein (UNEP 2014). Addiert man diesen potenziellen Bedarf, so ergibt sich, dass bis 2050 bis zu 859 Mio. ha neuer Anbau ächen nötig sein könnten (Tab. 14.2). Das entspricht einer Zunahme der gegenwärtig weltweit ackerbaulich genutzten Fläche von mehr als 50 %.

Die Herstellung flüssiger Biokraftstoffe ist vielleicht keine so gute Idee

Biokraftstoffe (engl. *biofuels*) sind Energiequellen aus Biomasse, die entweder in der Landwirtscha produziert oder aus natürlichen Ökosystemen entnommen wird. Bei **flüssigen Biokraftstoffen** (engl. *liquid biofuels*) handelt es sich Substanzen, die Benzin oder Diesel ersetzen können, wie beispielsweise Ethanol oder Kohlenwassersto e. Vielen erschien der Anbau von P anzen für die Herstellung von üssigen Biokra sto en eine Win-win-Situation zu sein. Folglich ist die Produktion üssiger Biokra sto e im letzten Jahrzehnt global explosionsartig angestiegen, insbesondere die Herstellung von Ethanol (Abb. 14.25). Den größten Anteil an diesem Produktionsanstieg hatten die Vereinigten Staaten, vor


Die geglättete Linie durch die Ausgangsdaten zeigt, dass die Ernteerträge zwar weiterhin ansteigen, die Zuwachsrate aber zurückgeht.
Gerste
y = –0,0531x + 2,6279
Mais
y = –0,0378x + 3,0627
Rohreis
y = –0,0351x + 2,6113
Mohrenhirse
y = –0,0944x + 188,24
Sojabohnen
y = –0,0546x + 3,0462
Weizen
y = –0,0764x + 4,0508
Veränderung der Ernteerträge (%)
7,0
5,0
3,0
1,0
–1,0
–3,0
–5,0
1960
1970
1980
1990
2000
Jahr
a


Mais
Zuckerrohr
Raps
Ölpalmen
USA
Argentinien
China
Brasilien
Mexiko
Indien
Thailand
Pakistan
Deutschland
Großbritannien
Frankreich
Kanada
Malaysia
Kolumbien
Indonesien
Nigeria
potenzieller Ertrag
derzeitiger Ertrag
Ertrag (t ha⁻¹)
Land
b

14

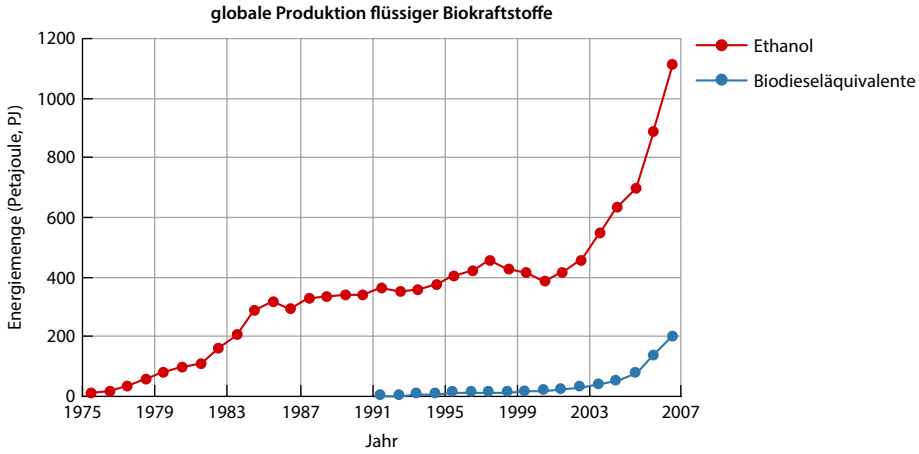


Abb. 14.25 Globale Produktion von Ethanol und Biodiesel von 1975–2007 (aus Howarth und Bringezu 2009)

allem durch die gewaltige Zunahme der Ethanolherstellung aus Mais.

Vielleicht war diese Vision zu schön, um wahr zu sein. Im Jahr 2010 wandte sich der Council of Scientific Society Presidents, ein Dachverband der 1,4 Mio. Wissenschaftler in den Vereinigten Staaten, in einem Brief an den amerikanischen Präsidenten. Darin erklärte der Verband, es sei zwar äußerst dringlich, das Problem der globalen Erwärmung in Angriff zu nehmen, aber einige der vermeintlichen Lösungen hierfür seien nicht eingehend genug wissenschaftlich überprüft worden. Hingewiesen wurde speziell auf die Produktion flüssiger Biokraftstoffe aus Mais und die Erschließung von Erdgas aus Schiefergestein durch Fracking (► Exkurs 12.2). Beide Lösungen erscheinen oberflächlich betrachtet sinnvoll und könnten politisch gesehen funktionieren – aber mit möglicherweise gravierenden Folgen für die Umwelt, welche die globale Erwärmung eher noch verschlimmern als reduzieren.

Ethanol näher betrachtet

Biokraftstoffe machen 13 % der weltweiten Energieversorgung aus, aber nur weniger als 1 % davon entfallen auf flüssige Biokraftstoffe. Beim globalen Verbrauch an Biomasse dominiert die Verbrennung fester Formen wie Holz und tierische Abfälle – durch getrockneten Dung werden bis zu 5 % des globalen Energieverbrauchs gedeckt. Praktisch das gesamte Ethanol weltweit wird heute aus Nutzpflanzen hergestellt, die auch der Ernährung dienen können. Die global gesehen größte Quelle stellt Mais aus den Vereinigten Staaten, gefolgt von Zuckerrohr aus Brasilien. Im Jahr 2007 wurden in den USA 24 % der Maisernte für die Herstellung von 1,3 % der gesamten Versorgung des Landes mit Flüssigkraftstoffen verwendet (der Rest verteilt sich auf Benzin, Diesel und andere Produkte aus Erdöl). Seither ist die Ethanolproduktion noch weiter angestiegen. 2012 wurden dafür 40 % der Maisernte in den USA verbraucht, aber nach wie vor wird daraus nur ein sehr kleiner Prozentsatz der im Land benötigten Energie produziert.

Der Prozess zur Herstellung von Ethanol aus solchen Nutzpflanzen ist grundsätzlich ineffizient, das gilt insbesondere für Mais. Der Anbau von Mais ist selbst sehr energieaufwendig. Die Hälfte des Energiegehalts der Ernte geht während der Fermentation (Gärung) zu Ethanol verloren. Für die

Abb. 14.24 **a** Globale Entwicklung der Ernteerträge verschiedener wichtiger Nutzpflanzen seit 1960. Ein Wert von 0 % zeigt keine Änderung der Erträge an. **b** Tatsächliche Erträge und potenzielle Maximalerträge vier wichtiger Nutzpflanzen. Für jede dieser Pflanzen sind jeweils sechs der wichtigsten Anbauländer dargestellt (aus UNEP 2014)



Zunehmende Verwendung von Biokraftstoffen in den USA

Zunehmende Produktion von Sojabohnen in der Cerrado-Region von Brasilien

Verdrängung der wenig intensiven Weidewirtschaft mit Rindern ins Amazonasgebiet

Abb. 14.26 Ein Beispiel für die indirekten Folgen der Herstellung von Ethanol aus Mais hinsichtlich des Flächenverbrauchs. Je mehr Mais in den Vereinigten Staaten für die Ethanolherstellung verwendet wird, desto stärker nimmt der Anbau von Sojabohnen in der Cerrado-Region in Brasilien für die Produktion von Tierfutter zu, das ursprünglich aus Mais erzeugt wurde. Der expandierende Sojabohnenanbau verdrängte die wenig intensive Weidewirtschaft mit Rindern. Diese hat sich nun stattdessen ins Amazonasgebiet verlagert, wo zur Schaffung von neuem Weideland Wälder abgeholzt werden (links: © Purdue9394/istockphoto.com, Mitte: © Andre Penner/ASSOCIATED PRESS/picture alliance, rechts: © Ron Haviv/VII/Corbis)

Destillation des Ethanols zu einer wasserfreien Form, die mit Benzin gemischt werden kann, werden große Mengen an Energie aus Steinkohle oder Erdgas benötigt. Pro Flächeneinheit Land ließe sich neunmal mehr Energie erzeugen, wenn man darauf stattdessen mehrjährige Gräser anbauen und diese dann zur gleichzeitigen Produktion von Wärme und Elektrizität verbrennen würde. Angesichts des weltweit drohenden Mangels an Flächen für die Landwirtscha ist der Bedarf an Land allerdings ein ganz entscheidender Punkt.

Die Lu verschmutzung durch die Nutzung von Ethanol ist stärker als die durch Benzin und bringt auch einer stärkere Verschmutzung der Gewässer mit sich – in Brasilien sind Abwässer aus der Fermentation dafür verantwortlich, in den Vereinigten Staaten der Anbau von Mais. Die nationale Politik in den USA sieht vor, den Austrag von Sticksto über den Mississippi um 45 % zu reduzieren und dadurch die Todeszone im nördlichen Golf von Mexiko zu verkleinern (▶ Exkurs 1.4 und ▶ Kap. 11). Allerdings gelangen mehrere Untersuchungen zu dem Schluss, dass durch die nationale Politik, mehr Ethanol aus Mais herzustellen, diese Sticksto elastung sogar noch um mindestens 30 % zunehmen wird.

Als Kra sto verwendet könnte Ethanol auch die Emissionen von Treibhausgasen stärker verschlimmern als fossile Brennsto e. Auf jeden Fall hinterlässt es bezüglich der Treibhausgasemissionen einen größeren ökologischen Fußabdruck als erneuerbare Energiequellen wie Wind und Sonnenenergie. Hinzu kommen noch umfangreiche indirekte Folgen hinsichtlich des Flächenverbrauchs, die zu einem deutlichen Anstieg der Treibhausgasemissionen führen könnten (Searchinger et al. 2008). Je größer der Anteil der Maisernte in den USA, der zur Herstellung von Ethanol verwendet wird, desto weniger Mais steht als Nahrung für den Menschen oder Viehfutter zur Verfügung. Infolgedessen ist der Bedarf gestiegen, Tierfutter andernorts anzubauen. Betroffen davon ist vor allem der Anbau von Sojabohnen in der Cerrado-Region, einem ausgedehnten tropischen Savannengebiet in Brasilien (▶ Kap. 4). Das hat wiederum zur Folge, dass die wenig intensive Weidewirtscha mit Fleischrindern der Cerrado-Region zum Teil in das Amazonasgebiet verlagert wurde, wo für das Anlegen des Weidelands Regenwald abgeholzt wird (Abb. 14.26). Weideland für Rinder zu scha en, ist eine der Hauptursachen für die Entwaldung im Amazonasgebiet und die Abholzung tropischer Wälder ist eine der bedeutendsten Quellen für den Eintrag von Kohlendioxid in die Atmosphäre (▶ Abb. 12.8). Um nachvollziehen zu können, welche Folgen lokales Handeln für die Umwelt hat, bedarf es mehr denn je einer globalen Betrachtung.

14.7 Nahrungsversorgung durch Fischerei und Aquakultur

Es besteht ein wesentlicher Unterschied darin, ob die Nahrungsversorgung durch Viehzucht oder durch Fischerei erfolgt. Landwirtscha sbetriebe und Viehherden sind zumeist im Besitz eines

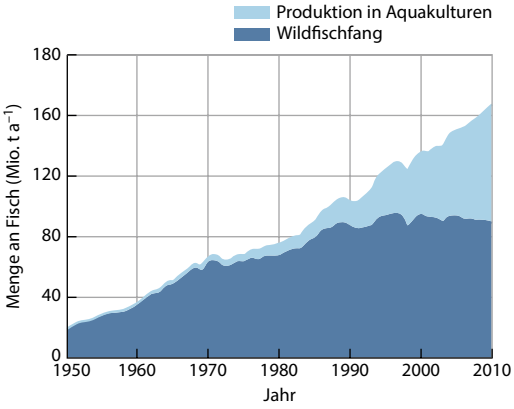


Abb. 14.27 Globale Entwicklung des Wildfischfangs und von Aquakulturen seit 1950 (nach FAOSTAT-Daten der Food and Agriculture Organization, Download aus Wikipedia)

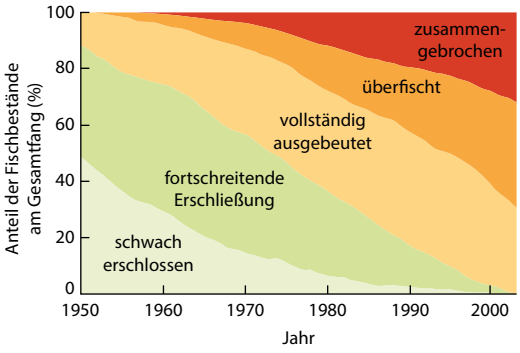


Abb. 14.28 Veränderungen der Anteile an der globalen Meeresfischproduktion von Fischbeständen in unterschiedlichen Phasen der Ausbeutung. In den 1950er-Jahren entfielen die meisten Fänge auf nur schwach erschlossene Fischbestände, im Jahr 2000 wurden die meisten schon in vollem Umfang genutzt (nahe am höchstmöglichen Dauerertrag), bereits übernutzt oder waren sogar schon zusammengebrochen (nach Khan et al. 2006)

Landwirts oder einer Organisation und werden von diesen verwaltet. Im Gegensatz dazu waren die meisten marinen Gewässer, in denen Fischfang betrieben wird, einst Allgemeinbesitz. Das hat quasi jedem Tür und Tor geö net, sie auf potenziell nicht nachhaltige Weise zu plündern. Im Laufe der letzten 50 Jahre wurde der Fischfang die durch nationale und internationale Gesetzgebung zunehmend reguliert und es wurden nationale Besitzansprüche geltend gemacht. Das hat jedoch nicht zwangsläu- g zu einem angemessenen Umgang mit diesen Ressourcen geführt, wie wir noch sehen werden. Die weltweit gefangene Menge an Wild sch ist in den letzten 25 Jahren die meiste Zeit konstant geblieben und im letzten Jahrzehnt vielleicht sogar etwas zurückgegangen (Abb. 14.27). Gleichzeitig haben Aquakulturen zur kontrollieren Aufzucht von Speise schen zugenommen.

Der schmale Grat zwischen Über- und Unternutzung

Immer wenn eine natürliche Population vom Menschen ausgebeutet wird, besteht die Gefahr der **Übernutzung** (engl. *overexploitation*): Durch die Entnahme zu vieler Individuen gerät die Population biologisch in Gefahr oder in wirtschaftliche Bedeutungslosigkeit – bisweilen kann das sogar bis zur völligen Ausrottung gehen. Die Fangmenge an Meeresfischen stieg von 1950–1989 weltweit um das Fün ache an. Bei vielen Speise schbeständen ist die Schwelle zur Übernutzung bzw. Überfischung mittlerweile überschritten (Abb. 14.28). Den Nutzern ist aber auch daran gelegen, eine **Unternutzung** (engl. *underexpoloitation*) zu vermeiden – wenn weniger Individuen entnommen werden, als für den Erhalt der Population erforderlich ist, fallen die Erträge unnötigerweise geringer aus. Es bleibt weniger für potenzielle Konsumenten und die Nutzer sind unterbeschä igt. Auf dem schmalen Grat zwischen Unter- und Übernutzung zu wandeln, ist nicht einfach. Es ist großes Geschick gefragt, um allem gerecht zu werden: dem Wohlergehen der Bestände der genutzten Arten, der Pro tabilität der Unternehmen, der dauerha en Erhaltung von Arbeitsplätzen, der Aufrechterhaltung traditioneller Lebensweisen, gesellscha lichen Gep ogenheiten und der natürlichen Biodiversität.

Populationsdynamik ohne Ausbeutung – Optimumkurven der Nettowachstumsrate

Um herauszu nden, welche Form der Nutzung für eine Population am besten geeignet ist, müssen wir die Konsequenzen der verschiedenen Ausbeutungsstrategien kennen. Dazu ist es jedoch erforderlich, die Populationsdynamik ohne bzw. vor der Ausbeutung zu verstehen. Zunächst wird angenommen, dass eine zum Fang vorgesehene Population vor Beginn der Nutzung eine hohe Populationsdichte aufweist und

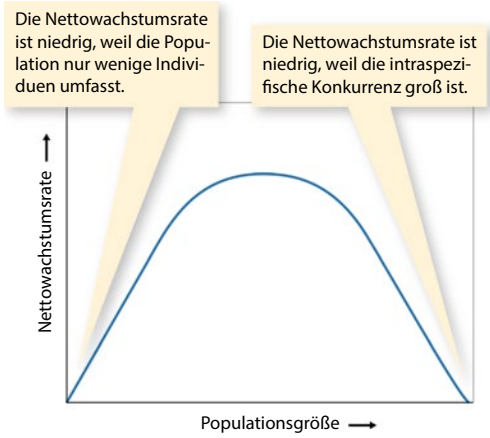


Abb. 14.29 Die Korrelation zwischen der Nettowachstumsrate einer Population (Geburten minus Sterbefälle) und der Größe der Population ergibt infolge der Effekte intraspezifischer Konkurrenz eine Optimumkurve (▶ Kap. 5). Die Populationsgröße nimmt von links nach rechts zu, bei zunehmender Ausbeutung verschiebt sich das Verhältnis dagegen von rechts nach links

eine starke intraspezi sche Konkurrenz herrscht. Diese sehr verallgemeinernde Annahme beruht auf Erkenntnissen aus ▶ Abschn. 5.5:

- Es ist zu erwarten, dass sich Populationen, die nicht ausgebeutet werden, im Bereich ihrer Umweltkapazität einpendeln; durch eine Nutzung geht die Individuenzahl unter diese Kapazität zurück.
- Durch Ausbeutung einer Population verringert sich die Intensität der intraspezi schen Konkurrenz. Dadurch verschiebt sich die Populationsgröße entlang der buckelförmigen Optimumkurve für die Nettowachstumsrate nach links – die Nettowachstumsrate der Population pro Zeiteinheit erhöht sich also (Abb. 14.29).

Der höchstmögliche Dauerertrag – der richtige Weg?

Wir können sogar noch einen Schritt weiter gehen, denn anhand des Verlaufs der Kurve in Abb. 14.29 wird deutlich, dass es eine mittlere Populationsgröße geben muss, bei der die Nettowachstumsrate der Population am höchsten ist. Nehmen wir als zeitliche Skala Jahre an. Der Gipfel der Kurve könnte bei einer Nettowachstumsrate von 10 Mio. neuen Fischen pro Jahr liegen. Dies entspricht der höchsten Zahl an Fischen, die der Population regelmäßig jedes Jahr auf unbegrenzte Zeit entnommen und von dieser selbst wieder ersetzt werden könnten. Dies bezeichnet man als den **höchstmöglichen Dauerertrag** oder auch **maximalen nachhaltigen Ertrag** (engl. *maximum sustainable yield*, MSY). Wenn es gelänge, beim Fischfang genau diesen maximalen Dauerertrag zu erzielen, könnte der schmale Grat zwischen Unter- und Übernutzung wahrscheinlich beschritten werden.

Das Konzept des höchstmöglichen Dauerertrags weist Mängel auf

Das Konzept des maximalen Dauerertrags diente viele Jahre lang für das Ressourcenmanagement im Fischereiwesen und auch in der Forstwirtscha sowie bei der Nutzung von Wildbeständen durch Bejagung als Leitprinzip. Aus mehreren Gründen stellt es allerdings alles andere als eine perfekte Lösung dar.

- Da eine Population ganz einfach als Anzahl ähnlicher Individuen betrachtet wird, bleiben sämtliche Aspekte der Populationsstruktur wie Größen- oder Altersklassen und deren unterschiedliche Wachstums-, Überlebens- und Reproduktionsraten unberücksichtigt.
- Da das Konzept auf nur einer einzigen Wachstumskurve beruht, wird die Variabilität der Umwelt ausgeklammert.
- In der Praxis ist es mitunter unmöglich, verlässliche Schätzungen für den höchstmöglichen Dauerertrag zu erhalten.
- Das Erzielen des höchstmöglichen Dauerertrags stellt keinesfalls das einzige und auch nicht zwangsläu g das beste Kriterium für ein erfolgreiches Ressourcenmanagement bei der Nutzung von Populationen dar. Beispielsweise könnte es wichtiger sein, langfristig stabile Arbeitsplätze für die Fischer zu erhalten oder die Biodiversität einer Region zu bewahren.

Die Fragilität festgesetzter Fangquoten, …

Um regelmäßig den höchstmöglichen Dauerertrag zu erzielen, gibt es zwei einfache Wege: durch festgesetzte Fangquoten und durch einen festgelegten

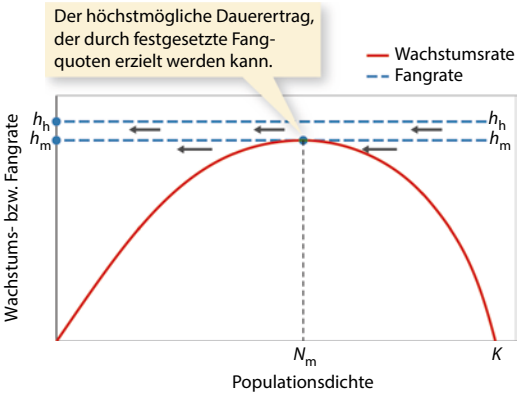


Abb. 14.30 Entnahme nach festgesetzten Fangquoten. Die Grafik zeigt eine einzelne Wachstumskurve (die durchgezogene Linie; Populationszuwachs im Verhältnis zur Populationsdichte, *N*) sowie zwei Linien für festgesetzte Fangquoten (gestrichelte Linien): eine für eine hohe Fangquote (h_h) und eine für eine Fangquote in Höhe des höchstmöglichen Dauerertrags (h_m). Die Pfeile geben zu erwartende Veränderungen der Abundanz unter dem Einfluss der Fangquote wieder, der die Pfeile am nächsten stehen. Die blauen Punkte repräsentieren Gleichgewichtszustände. Bei hoher Fangquote (h_h) stellt sich erst dann ein Gleichgewicht ein, wenn die Population ausgestorben ist. Der höchstmögliche Dauerertrag wird mit der Fangquote h_m erzielt, weil sie die Wachstumskurve am Scheitelpunkt berührt (bei der Dichte N_m). Populationen, die größer sind als N_m, werden durch diese Fangquote auf N_m reduziert, Populationen, die kleiner sind als N_m, werden ganz ausgerottet. *K* steht für die Umweltkapazität, also jene Populationsdichte, bei der sich die Population einpendeln wird, sofern keine Ausbeutung erfolgt

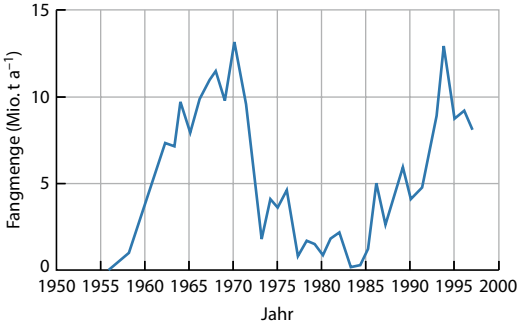


Abb. 14.31 Fangmengen der Peruanischen Sardelle (*Engraulis ringens*) seit 1950. Auffällig ist der dramatische Zusammenbruch, der überwiegend auf Überfischung zurückzuführen war. Bis sich die Bestände wieder erholt hatten, vergingen 20 Jahre (nach Jennings et al. 2001)

Aufwand. Bei festgesetzten Fangquoten (engl. *xed quota*; Abb. 14.30) wird einer Population jedes Jahr die gleiche Menge an Fischen entnommen – der maximale Dauerertrag. Das könnte dann funktionieren, wenn die Population dabei genau auf dem Gipfel ihrer Nettowachstumskurve bliebe – ob das tatsächlich so ist, ist die große Frage. Wenn ja, dann würde die Population nämlich durch Zuwanderung und Reproduktion jedes Jahr um genau so viele Individuen anwachsen, wie durch Fang entnommen werden. Würde die Zahl der Fische allerdings zufällig auch nur geringfügig unter diesen Wert sinken, bei der die Kurve den Gipfel erreicht – beispielsweise weil aufgrund ungünstiger Wetterbedingungen weniger Individuen hinzukommen –, dann würde die Fangmenge den Populationszuwachs übersteigen. Folglich ginge die Populationsgröße unter den Wert am Scheitelpunkt der Kurve zurück. Hielte man weiterhin an der festgesetzten Fangquote in Höhe des höchstmöglichen Dauerertrags fest, ginge die Population immer weiter zurück, bis sie schließlich ganz erlischt. Ähnlich wäre es, wenn der höchstmögliche Dauertrag auch nur ein wenig zu hoch eingeschätzt würde – und verlässliche Schätzungen erweisen sich als äußerst schwierig. Auch in diesem Fall würde die Zahl der entnommenen Individuen stets die Zuwachsrate übersteigen und die Population würde ebenfalls aussterben. Kurzum: Eine festgesetzte Fangquote in Höhe des höchstmöglichen Dauerertrags könnte in einer vollständig vorhersagbaren Umwelt, deren Ein üsse alle genauestens bekannt sind, durchaus eine wünschenswerte und vernün ige Lösung darstellen. In der Realität mit schwankenden Umweltbedingungen und unzureichenden Daten als Grundlage sind solche festgesetzten Fangquoten eine o ene Einladung zum Schritt ins Verderben.

… bestätigt durch die Praxis

Trotzdem wird die Strategie festgesetzter Fangquoten häu g angewendet. Ein typisches Beispiel dafür bildet der Fang der Peruanischen Sardelle (*Engraulis ringens*; Abb. 14.31) in dem durch nährsto reiches Au riebswasser gespeisten Biom entlang der Westküste Südamerikas. Von 1960–1972 war dies die weltweit größte Fischereiwirtscha und ein wichtiger Sektor der peruanischen Ökonomie. Auf den Rat von Fischereiexperten wurde der Fang auf die als höchstmöglichen Dauerertrag errechneten rund

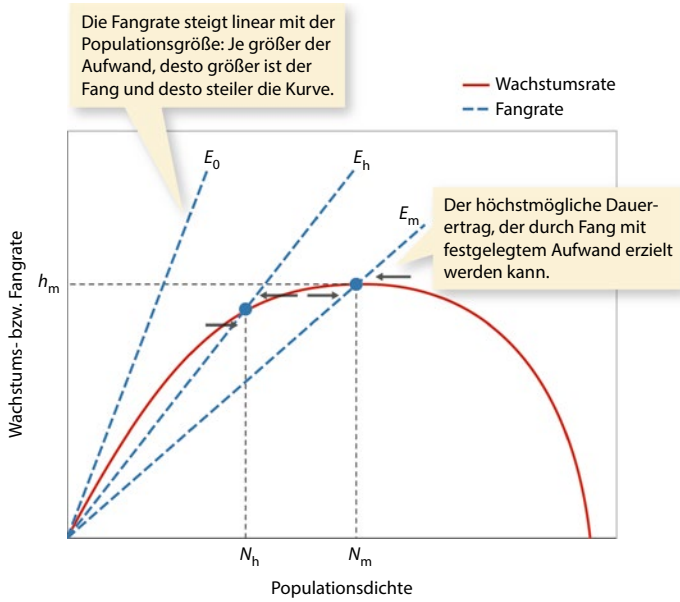


Abb. 14.32 Fang mit festgelegten Aufwand. Kurven, Pfeile und Punkte wie in Abb. 14.30. Der höchstmögliche Dauerertrag wird bei einem Aufwand E_m erreicht, der bei der Dichte N_m und dem Ertrag h_m zu einem stabilen Gleichgewicht führt. Bei etwas höherem Aufwand (E_h) sind sowohl die Gleichgewichtsdichte als auch der Ertrag geringer als bei E_m, aber das Gleichgewicht ist dennoch stabil. Nur bei einem sehr viel höheren Aufwand (E_0) kommt es zum Aussterben der Population

10 Mio. t pro Jahr begrenzt. Trotzdem wurden die Kapazitäten der Fang otte weiter ausgebaut, mit dem Ergebnis, dass der Fang 1972 einbrach. Wahrscheinlich war Über schung zumindest eine der Hauptursachen für den Zusammenbruch, allerdings wurde der E ekt noch durch beträchtliche Schwankungen der Umweltbedingungen verstärkt. Darauf gehen wir weiter unten noch ein. Ein sofortiger Fangstopp wäre aus ökologischer Sicht sinnvoll gewesen, war aber politisch nicht durchsetzbar, denn zum damaligen Zeitpunkt hingen 20.000 Arbeitsplätze von der Sardellenindustrie ab. Daher gestattete die peruanische Regierung, den Fischfang fortzusetzen. Die Bestände benötigten allerdings 20 Jahre, um sich wieder zu erholen.

Die relative Stabilität des Fangs durch Festlegung des Aufwands

Die zweite Möglichkeit, den höchstmöglichen Dauerertrag zu erzielen, ist den Aufwand festzulegen (engl. *fixed effort*). Das kann beispielsweise die Zahl der Trawler-Fangtage sein, wobei die Fangmenge mit der Größe der Population zunimmt (Abb. 14.32). Fällt in diesem Fall die Populationsdichte unter den Wert am Scheitelpunkt der Kurve, übersteigt die Zuwachsrate die entnommene Menge und die Population erholt sich wieder. Dadurch wird das Aussterberisiko erheblich reduziert. Nachteilig ist an dieser Strategie, dass die Erträge mit der Populationsgröße variieren – das heißt, es gibt gute, aber auch schlechte Jahre. Außerdem darf niemand einen höheren Aufwand betreiben, als vorgesehen. Der Fang des Pazi schen Heilbutts (*Hippoglossus stenolepis*) wird zum Beispiel durch saisonale Schonzeiten und durch Schutzzonen mit striktem Fangverbot, sogenannte No-Take-Zonen (▶ Kap. 13), begrenzt. Allerding sind erhebliche Investitionen in Patrouillen erforderlich, um kontrollieren zu können, ob die Regelungen eingehalten werden.

Umweltschwankungen – die Sardelle und El Niño

Die Fischerei übt zweifellos häufig einen starken Druck auf die Fischpopulationen aus. Oft ist der Zusammenbruch der Fischbestände in einem bestimmten Jahr allerdings auch auf außergewöhnlich ungünstige Umweltbedingungen

zurückzuführen und nicht einfach nur auf Überfischung. Die Fangerträge der Peruanischen Sardelle (*Engraulis ringens*) brachen von 1972 auf 1973 zusammen (Abb. 14.31), aber bereits Mitte der 1960er-Jahre hatte es infolge eines El-Niño-Ereignisses einen kleinen Einbruch bei dem ansonsten stetigen Anstieg der Fangmengen gegeben. Bei einem El Niño strömt warmes tropisches Wasser von Norden an die Küste und bewirkt, dass hier nicht so viel nährsto reiches Tiefenwasser aufsteigen kann wie sonst üblich. Dadurch verringert sich die Produktivität des Ökosystems an der peruanischen Küste. Bis zu diesem Zeitpunkt, 1973, hatte die kommerzielle Fischerei aber schon so stark zugenommen, dass das nächste El-Niño-Ereignis noch schwerwiegendere Folgen hatte. Zwischen 1973 und 1982 zeigten sich zwar Anzeichen einer Erholung der Fischbestände, aber mit dem nächsten El Niño 1983 folgte ein weiterer Zusammenbruch. Mit ziemlicher Sicherheit hätten sich diese El-Niño-Ereignisse nicht so gravierend ausgewirkt, wenn die Sardellen nur in geringem Ausmaß gefangen worden wären. Ebenso klar ist aber auch, dass sich die Geschichte der peruanischen Sardellen scherei nicht einfach nur mit den Folgen der Über schung erklären lässt.

Die Populationsstruktur und der Atlantische Kabeljau

Die Populationsstruktur der gefangenen Arten haben wir bislang noch gar nicht berücksichtigt. In den meisten Fällen ist für den Fang aber nur ein Teil der Population interessant – beispielsweise Fische einer bestimmten Größe, die sich für den Verkauf eignen. Auch der Populationszuwachs (engl. *recruitment*) ist in der Praxis ein komplexer Prozess, an dem viele Faktoren beteiligt sind: die Überlebensrate und Fruchtbarkeit der adulten Fische, die Überlebensrate und das Wachstum der Jung sche usw. Jeder dieser Parameter kann auf andere Weise auf Veränderungen der Populationsdichte und der Fangstrategie reagieren. Für die norwegische Kabeljau scherei in arktischen Gewässern wurde ein Modell entwickelt, das einige dieser Variablen berücksichtigt. Die Populationen des Atlantischen Kabeljaus (*Gadus morhua*) bilden die am weitesten nördlich vorkommenden nutzbaren Fischbestände im Atlantik. Für Ende der 1960er-Jahre lagen Daten zu der Anzahl der Fische verschiedener Altersklassen vor. Anhand dieser Informationen wurden Vorhersagen zu den voraussichtlichen Fangmengen bei unterschiedlicher Fangintensität und Maschenweite der Schleppnetze getro en. Dem Modell zufolge seien die langfristigen Aussichten für die Fischerei bei einer geringen Fangintensität von weniger als 30 % und großer Maschenweite der Netze am besten. Das gebe den Fischen die Gelegenheit zu wachsen und sich fortzupflanzen, bevor sie gefangen werden (Abb. 14.33). Die Empfehlungen des Modells wurden aber ignoriert und wie vorhergesagt brachen die Kabeljaubestände verheerend zusammen.

Aquakultur – ein immer stärker aufkommender Trend

Nachdem die Fischereiwirtschaft weltweit ins Stocken geriet, konnten die Verluste in der Versorgung mit Speise schen zum Teil durch den immer stärker au ommenden Trend zur Aquakultur aufgefangen werden (Abb. 14.27). Als **Aquakultur** (engl. *aquaculture*) bezeichnet man die kontrollierte Aufzucht von Speisefischen, Schalentieren und Algen in marinen Küstengewässern und im Süßwasser. Die Ursprünge der Aquakultur reichen weit zurück. Schon im Jahr 475 v. Chr. brachte Fan Lai ein Buch über die Grundlagen der Fischzucht heraus, in dem es auch um die Zucht von domestizierten Karpfen in Fischteichen in China geht. Den Beschreibungen zufolge begannen solche Fischzuchten wahrscheinlich bereits vor mindestens 4000 Jahren (FAO 2012). Die Aquakultur in dem Umfang, wie sie heute praktiziert wird, begann in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts, also im Grunde etwa zur gleichen Zeit wie die Intensivierung der Landwirtscha . Zu den wichtigsten Produkten der Aquakultur gehören Süßwasser sche wie Karpfen und Buntbarsche (Tilapien), aber auch Meeres sche wie Lachse (Abb. 14.34a). Die Produktion von Algen, die in zahlreichen Lebensmittelprodukten, in Form von Agar als Geliermittel in Desserts oder auch zur Herstellung der Algenröllchen bei Sushi Verwendung nden, von Muscheln wie Miesmuscheln oder Austern sowie von Krebstieren (Garnelen – „Shrimps“) nimmt ebenfalls zu. Die meisten Aquakulturen gibt es in Asien, insbesondere in China (Abb. 14.34b).

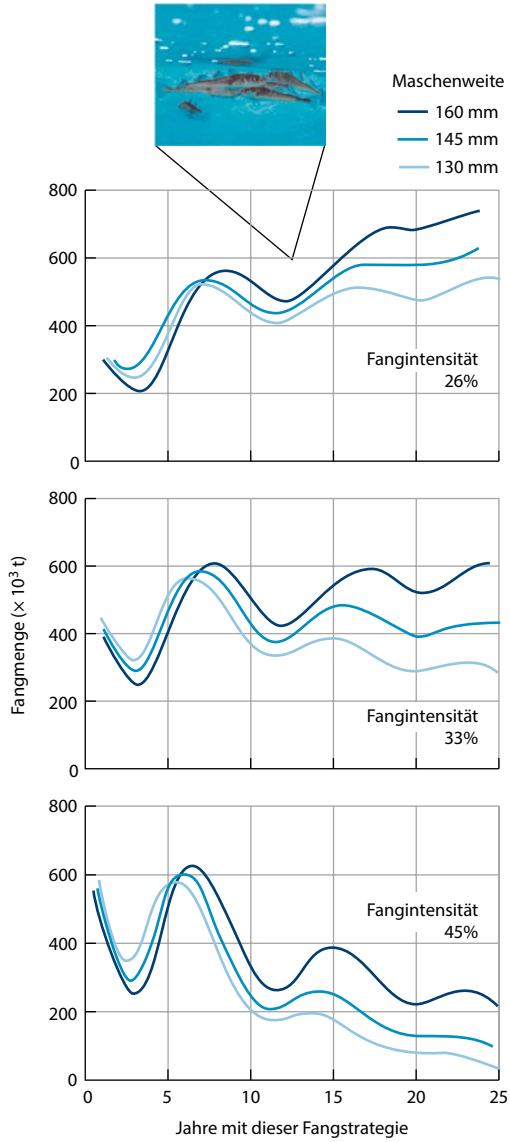


Abb. 14.33 Vorhersagen zur Bestandsentwicklung des Atlantischen Kabeljaus (*Gadus morhua*) bei drei verschiedenen Fangintensitäten und drei unterschiedlichen Maschenweiten der Fangnetze. Bei weitmaschigen Netzen können mehr und größere Fische dem Fang entgehen. Beim höchsten Fangaufwand (45 %, untere Grafik) ist der Fang eindeutig nicht nachhaltig, und zwar unabhängig von der verwendeten Maschenweite. Die größten nachhaltigen Fangmengen sind bei geringem Aufwand (26 %, obere Grafik) und großer Maschenweite zu erzielen (nach Pitcher und Hart 1982, Foto: © Paul Nicklen/National Geographic Creative)

Heute stellen Aquakulturen eine Nahrungs- und Proteinquelle von weltweiter Bedeutung dar. Aufmerksamkeit haben sie aber auch aufgrund ihrer nachteiligen Auswirkungen auf die Umwelt erregt. Eines der damit einhergehenden Probleme ist die Zerstörung von Mangrovensümpfen an der Küste. Die Mangroven werden meist abgeholzt und die Wasser ächen zu Teichen für die Aquakultur umgewandelt, vor allem für die Garnelenzucht. Damit bilden sie weltweit die Hauptursache für den Verlust von Feuchtgebieten. Für die Betreiber sind die Garnelenteiche zwar rentabel, die externen Kosten in Form des Schwindens von Feuchtgebieten sind jedoch weitaus größer und müssen von der Gesellschaft getragen werden. Sie äußern sich beispielsweise im Verlust heimischer Fischarten (Gunawardena und Rowan 2005). Manche der in Aquakulturen gezüchteten Arten, das gilt vor allem für Lachse, werden in der Regel überwiegend mit wildgefangenen Futtertieren gefüttert. Das ist eine wichtige Voraussetzung dafür, dass sie gesundheitlich unbedenklich zum Verzehr durch den Menschen sind (► Exkurs 14.6). Letztendlich führt dies aber in der Summe zu einem Nettoverlust an Fischprotein, da die Biomasse der produzierten Lachse geringer ist als die Biomasse der an sie verfütterten Fische. Das ergibt sich ganz zwangsläu g aus der Transfere zienz zwischen den Ebenen der Nahrungskette (► Abschn. 11.5). Weil Fische und Krebstiere in Aquakulturbetrieben in hoher Dichte gehalten werden, führt dies zudem häu g zu einer starken Nährsto elastung. Außerdem werden dem Futter für die Fische und Krebse in Aquakulturen ähnlich wie bei der Intensivtierhaltung (► Exkurs 14.2) Antibiotika beigemengt, um das Wachstum zu beschleunigen und bakterielle Infektionen zu verhindern.

Wir erkennen also auch hier, was wir bereits im Laufe der letzten Kapitel dieses Buches immer wieder gesehen haben: Unsere Umwelt stellt uns vor dringliche und komplexe Probleme. Ein besseres Verständnis der Ökologie wird uns dabei helfen, diese Probleme zu lösen, darauf beruht unsere ganze Ho nung. Keines dieser Probleme kann jedoch für sich alleine betrachtet werden, isoliert vom gesellscha lichen und ökonomischen Kontext oder von weiteren Prozessen an anderen Stellen irgendwo im globalen Ökosystem.

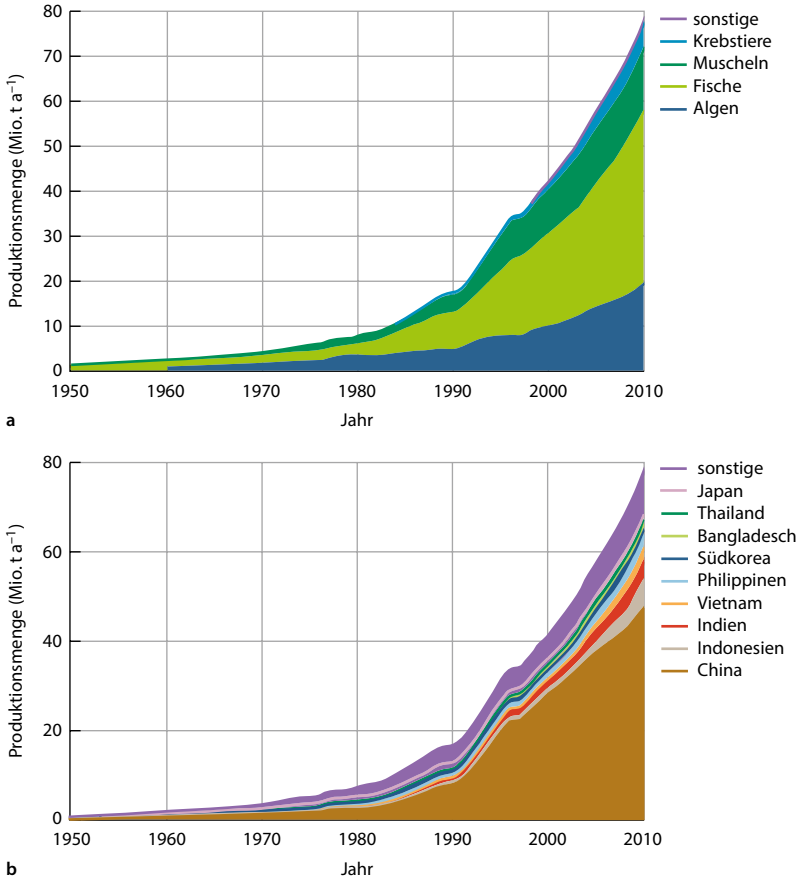


Abb. 14.34 **a** Weltweite Zunahme verschiedener Produkte, die in Aquakulturen gezüchtet werden, seit 1950. **b** Zunahme der Zucht in Aquakulturen in den wichtigsten Produktionsländern der Erde seit 1950 (nach FAOSTAT-Daten der Food and Agriculture Organization)

Exkurs 14.6 Aktueller ÖKOnflikt

Aquakultur, Fettsäuren und die menschliche Gesundheit

Im Jahr 2008 erschien auf der Webseite ScienceDaily (www.sciencedaily.com) ein Artikel mit der Schlagzeile „Der beliebte Speisefisch Tilapia enthält potenziell gefährliche Fettsäurekombinationen" (Wake Forest University 2008).
Im Text des Artikels hieß es: „Aus Zuchtbetrieben stammende Tilapien, die zu den beliebtesten Speisefischen in Amerika gehören, enthalten nur sehr geringe Mengen der wertvollen Omega-3-Fettsäuren und, was vielleicht noch schlimmer ist, sehr hohe Konzentrationen an Omega-6-Fettsäuren, das ergaben neue Forschungen an der Wake Forest University School of Medicine. Nach Aussage der Forscher könnten die Fische durch diese Kombination eine potenziell gefährliche Nahrungsquelle für manche Patienten sein, die unter Herzerkrankungen, Arthritis, Asthma oder anderen allergischen oder Autoimmunerkrankungen leiden und besonders anfällig für eine ‚übersteigerte Entzündungsreaktion' sind. Solche Entzündungen verursachen nachweislich Schäden an Blutgefäßen, an Herz und Lunge, an den Geweben der Gelenke, an der Haut und am Verdauungstrakt."
Der Artikel erregte weithin Aufmerksamkeit, denn viele Menschen essen vor allem deswegen

Fisch, weil sie damit zum Wohle ihrer Gesundheit Omega-3-Fettsäuren aufnehmen möchten.
Warum enthalten die Tilapien mehr nachteilige Omega-6- und weniger wertvolle Omega-3-Fettsäuren? Fische synthetisieren ihre Fettsäuren nicht selbst, sondern reichern die in ihrer Nahrung enthaltenen Fettsäuren an – genau wie in manchen Tieren durch Biomagnifikation Pestizide und andere Giftstoffe akkumulieren (► Abschn. 14.5). Algen haben einen hohen Gehalt an Omega-3-Fettsäuren. Das gilt auch für Tilapien, die sich von Algen ernähren – was sie in der Natur auch tun. Problematisch wird es, wenn die Tilapien mit Mais oder Sojabohnen gefüttert werden, denn diese enthalten kaum Omega-3-Fettsäuren, dafür aber große Mengen Omega-6-Fettsäuren. Ähnliche Probleme entstehen, wenn Lachse Futter mit den „falschen" Fettsäuren erhalten. Das ist auch einer der Gründe dafür, warum Zuchtlachse zusätzlich zu dem Futter, das Mais und Sojabohnen enthält, in der Regel mit wildgefangenen Fischen gefüttert werden. Darüber hinaus wird mehr als die Hälfte der Weltproduktion an Fischöl aus wildgefangenen Fischen an Lachse in Aquakulturen verfüttert.

Tilapien können sich praktisch von allen Pflanzen- oder Algenarten ernähren. Sollten Aquakulturbetriebe, die Tilapien züchten, dazu angehalten werden, den Fischen Algen als Futter anzubieten, damit diese mehr wertvolle und weniger unerwünschte Fettsäuren enthalten? Sollte Fischfutter aus Mais und Sojabohnen mit Fischöl angereichert werden, um den Gehalt an erwünschten Fettsäuren zu erhöhen? Welche Vorteile und Probleme brächte dieser Ansatz mit sich?

Zusammenfassung

Der Verbrauch ökologischer Ressourcen durch den Menschen

In den letzten 50 Jahren erlebte die Welt einen explosionsartigen Anstieg von Wohlstand und Verbrauch und eine zunehmende Verstädterung. Im Jahr 2010 lebten weltweit erstmals genauso viele Menschen in Städten wie auf dem Land. Diese Trends belasten die Umwelt in einem noch nie dagewesenen Ausmaß.

Das Problem des Bevölkerungswachstums

Die Problematik der Überbevölkerung ist vielgestaltig: Die Gesamtzahl an Individuen, die Wachstumsraten und die Verteilung der Menschen, insbesondere im Verhältnis zu den Ressourcen, sind alle nicht auf Dauer tragbar. Vorhersagen zufolge werden sich die Wachstumsraten kontinuierlich verringern, aber die Dynamik des Wachstums in der Vergangenheit und die zunehmend überalterte Bevölkerung werden zwangsläufig weitere Probleme nach sich ziehen. Herauszufinden, wie groß die akzeptable Umweltkapazität der Erde für den Menschen ist, stellt eine nicht leicht zu bewältigende Herausforderung dar.

Ökologie und Gesundheit des Menschen

Biogeochemische Veränderungen des globalen Ökosystems bringen eine Reihe unterschiedlicher Probleme für die menschliche Gesundheit mit sich. Das Schwinden der schützenden Ozonschicht in der Stratosphäre, verursacht durch anthropogene chemische Verbindungen wie Fluorchlorkohlenwasserstoffe (FCKW) oder steigende Konzentrationen natürlicher Produkte wie Distickstoffmonoxid, hat dazu geführt, dass mehr UV-Strahlung die Erdoberfläche erreicht, einhergehend mit einer höheren Hautkrebsrate. Aufgrund der globalen Erwärmung treten zunehmend häufiger extreme Klimaereignisse auf und sind dafür verantwortlich, dass die Zahl der Todesfälle und Krankenhausaufenthalte pro Jahr angestiegen ist. Durch die globalen Klimaveränderungen steigen auch die Inzidenz und Verbreitung von Infektionskrankheiten des Menschen. Diese und andere Einflüsse führen zu einer zunehmenden Zahl an Neuinfektionen, vielfach durch Übertragung von Tieren.

Kunstdünger und die Intensivierung der Landwirtschaft

Die zunehmende Verwendung synthetischer Stickstoffdünger hat eine Intensivierung der

Landwirtschaft ermöglicht, einhergehend mit einer räumlichen Trennung der Tierhaltung in Massenbetrieben von den Feldern, auf denen die Futterpflanzen für diese Tiere angebaut werden. Da der Fleischkonsum global gesehen und in vielen Ländern angestiegen ist, müssen mehr Futterpflanzen angebaut werden. Es entstehen aber auch große Mengen tierischer Exkremente. Durch eine Ernährung mit geringerem Fleischanteil ließe sich die Belastung der Umwelt durch die Landwirtschaft verringern. In vielen westlichen Ländern, in denen sich der gegenwärtige Fleischkonsum negativ auf die Gesundheit auswirkt, wird eine solche Ernährung bereits empfohlen. Die übermäßige Düngung von Ackerflächen trägt ebenfalls erheblich zur Stickstoffbelastung bei.

Monokulturen, Schädlinge und Pestizide in der Landwirtschaft

Die Intensivierung der Landwirtschaft ging mit Monokulturen von Nutzpflanzen einher, die besonders anfällig für Schädlingsbefall sind. Durch den ungezügelten Einsatz chemischer Pestizide nach dem Zweiten Weltkrieg wurden häufig auch Prädatoren getötet, was zu einem raschen Populationswachstum neuer Schädlingsarten führte. Manche Pestizide wie DDT können sich biologisch anreichern. Diese Biomagnifikation kann sich auf Nichtzielorganismen wie Vögel schädigend auswirken. Ein weiteres Problem entsteht dadurch, dass Schädlinge rasch Resistenzen gegen chemische Pestizide entwickeln können. Biologische Methoden der Schädlingsbekämpfung bieten zahlreiche Vorteile, ebenso die integrierte Schädlingsbekämpfung, ein pragmatischer Ansatz, bei dem die eingeschränkte Verwendung von chemischen Substanzen mit biologischen Formen der Bekämpfung kombiniert wird.

Globaler Flächenverbrauch und andere Einschränkungen für eine weitere Intensivierung der Landwirtschaft

Der enorme Anstieg der landwirtschaftlichen Produktion in den letzten 50 Jahren beruhte darauf, dass der pro ackerbaulich genutzter Flächeneinheit erzielte Ertrag kontinuierlich zunahm. Eine weitere Zunahme wird jedoch durch Einschränkungen limitiert wie eine unzureichende Wasserversorgung zur Bewässerung sowie nachteilige Auswirkungen des globalen Klimawandels und der Luftverschmutzung. Zudem degradiert Ackerland zum Teil durch Versalzung oder geht durch die Ausbreitung städtischer Siedlungen verloren. Für die zunehmende Produktion flüssiger Biokraftstoffe werden ebenfalls Anbauflächen für nachwachsende Rohstoffe benötigt. Vermutlich steht global gesehen nicht genügend Land zur Verfügung, um den zukünftigen Bedarf an Nahrungsmitteln und Biokraftstoffen durch die landwirtschaftliche Produktion zu decken.

Nahrungsversorgung durch Fischerei und Aquakultur

Die meisten Fischereiressourcen unterlagen jahrzehntelang einem mangelhaften Management, denn oftmals orientierte man sich am Konzept des höchstmöglichen Ertrags, das schwankende Umweltbedingungen und komplexe ökologische Wechselwirkungen unberücksichtigt lässt. Besser geeignete Modelle wurden häufig aus politischen Gründen ignoriert.

Global gesehen stagniert der Fischfang schon seit mehreren Jahrzehnten. Dagegen haben sich in den letzten 20 Jahren zunehmend Aquakulturen ausgebreitet und sich weltweit zu einer immer wichtigeren Proteinquelle entwickelt. Ähnlich wie die Landwirtschaft bringen Aquakulturen aber auch bedeutende Probleme für die Umwelt mit sich.

Aufgaben zur Wiederholung

1. In welchem Umfang werden globale Umweltprobleme durch das Bevölkerungswachstum verursacht? Stellen Sie dieses Wachstum vergleichend anderen Ursachen des Wandels gegenüber.
2. Erklären Sie, welche Auswirkungen die Altersstruktur einer Population auf das Bevölkerungswachstum in verschiedenen Regionen der Erde hat.
3. Wie wirkt sich der globale Klimawandel auf Krankheiten und die Gesundheit des Menschen aus?
4. Erläutern Sie, wie die Verwendung von synthetischen Stickstoffdüngern eine intensive Massentierhaltung weitab vom Ort der Produktion der Futterpflanzen für das Nutzvieh ermöglicht hat und warum dies Probleme der Umweltverschmutzung nach sich zieht.
5. Inwiefern wirkt sich die menschliche Ernährung auf die Stickstoffbelastung aus?
6. Was versteht man unter Biomagnifikation und warum gibt dieser Prozess Anlass zur Besorgnis?
7. Warum verschärfen landwirtschaftliche Monokulturen die Schädlingsproblematik?
8. Wie kommt es, dass die globale Nutzpflanzenproduktion in den letzten Jahrzehnten so erheblich zunehmen konnte, ohne dass dafür mehr Ackerflächen benötigt wurden? Warum könnte das Ende dieses Trends bevorstehen?
9. Inwieweit untergraben klimatische Veränderungen die Effektivität der von der Fischereiwirtschaft verfolgten Fangstrategie des höchstmöglichen Dauerertrags von Fischbeständen?

Anspruchsvolle Aufgaben

1. Warum ist die Stickstoffbelastung bei biologischem Anbau in der Regel geringer als bei konventionellen Anbaumethoden?
2. Zu welchem Zweck – wenn überhaupt – ist eine Verwendung von Antibiotika in der Landwirtschaft und Aquakultur angebracht und warum? Aus welchen Gründen werden gegenwärtig in diesen Industriezweigen so große Mengen an Antibiotika eingesetzt?
3. Nach dem Vorsorgeprinzip sollten jegliche Maßnahmen mit größter Vorsicht in Angriff genommen werden, sofern der Ausgang ungewiss ist, die potenziellen Risiken jedoch ausgesprochen hoch. Wie würden Sie dieses Prinzip anwenden, wenn Sie den zukünftigen Bedarf an Flächen für die Landwirtschaft ermitteln müssten?

Serviceteil

Literatur – 568

Stichwortverzeichnis – 587

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017
M. Begon, R.W. Howarth, C.R. Townsend, *Ökologie*,
DOI 10.1007/978-3-662-49906-1

Literatur

Abramsky, Z. & Rosenzweig, M.L. (1983) Tilman's predicted productivity–diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*, 309, 150–151

Agrawal, A.A. (1998) Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279, 1201–1202

Ainsworth, E.A. & Long, S.P. (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)?: A meta-analytical review of the responses of photosynthesis, canopy properties, and plant production to rising CO_2. *New Phytologist*, 165, 351–372

Akçakaya, H.R. (1992) Population viability analysis and risk assessment. In: *Proceedings of Wildlife 2001: Populations* (D.R. McCullough, ed.), pp. 148–157. Elsevier, Amsterdam

Al-Hiyaly, S.A., McNeilly, T. & Bradshaw, A.D. (1988) The effects of zinc contamination from electricity pylons—evolution in a replicated situation. *New Phytologist*, 110, 571–580

Allan, J.D. & Flecker, A.S. (1993) Biodiversity conservation in running waters. *Bioscience*, 43, 32–43

Alliende, M.C. & Harper, J.L. (1989) Demographic studies of a dioecious tree. I. Colonization, sex and age-structure of a population of *Salix cinerea*. *Journal of Ecology*, 77, 1029–1047

Ames, S., Pischke, K., Schoenfuss, N., Snobl, Z., Soine, J., Weiher, E. & Wellnitz, T. (2012) Biogeographic patterns of lichens and trees on islands of the Boundary Waters Canoe Area Wilderness. *BIOS*, 83, 145–154

Anderson, R.M. & May, R.M. (1991) *Infectious Diseases of Humans: Dynamics and Control*. Oxford University Press, Oxford

Anderson, R.M. (1982) Epidemiology. In: *Modern Parasitology* (F.E.G. Cox, ed.), pp. 205–251. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Andrewartha, H.G. (1961) *Introduction to the Study of Animal Populations*. Methuen, London

Angel, M.V. (1994) Spatial distribution of marine organisms: patterns and processes. In: *Large Scale Ecology and Conservation Biology* (P.J. Edwards, R.M. May & N.R. Webb, eds), pp. 59–109. Blackwell Science, Oxford

Antoniadou, C., Voultsiadou, E. & Chintiroglou, C. (2010) Benthic colonization and succession on temperate sublittoral rocky cliffs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 382, 145–153

Antonovics, J. & Bradshaw, A.D. (1970) Evolution in closely adjacent plant populations. VIII. Clinical patterns at a mine boundary. *Heredity*, 25, 349–362

Antonovics, J. (2006) Evolution in closely adjacent plant populations. X. Long term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. *Heredity*, 97, 33–37

Arendt, J.D. & Reznick, D.N. (2005) Evolution of juvenile growth rates in female guppies (Poecilia reticulata): predator regime or resource level? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 272, 333–337

Arheimer, B. & Wittgren, H.B. (2002) Modelling nitrogen retention in potential wetlands at the catchment scale. *Ecological Engineering*, 19, 63–80

Aston, J.L. & Bradshaw, A.D. (1966) Evolution in closely adjacent plant populations. II. *Agrostis stolonifera* in maritime habitats. *Heredity*, 21, 649–664

Atkinson, D., Ciotti, B.J. & Montagnes, D.J.S. (2003) Protists decrease in size linearly with temperature: *ca*. 2.5%°C^{-1}. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 270, 2605–2611

Audesirk, T. & Audesirk, G. (1996) *Biology: Life on Earth*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ

Avnerya, S., Mauzella, D.L., Liu, J. & Horowitz, L.W. (2011) Global crop yield reductions due to surface ozone exposure: 2. Year 2030 potential crop production losses and economic damage under two scenarios of O_3 pollution. *Atmospheric Environment*, 45, 2297–2309

Ayre, D.J. (1985) Localized adaptation of clones of the sea anemone *Actinia tenebrosa*. *Evolution*, 39, 1250–1260

Ayre, D.J. (1995) Localized adaptation of sea anemone clones: evidence from transplantation over two spatial scales. *Journal of Animal Ecology*, 64, 186–196

Bach, C.E. (1994) Effects of herbivory and genotype on growth and survivorship of sand-dune willow (*Salix cordata*). *Ecological Entomology*, 19, 303–309

Baker, A.J.M. (2002) The use of tolerant plants and hyperaccumulators. In: *The Restoration and Management of Derelict Land: Modern Approaches* (M.H. Wong & A.D. Bradshaw, eds), pp. 138–148. World Scientific Publishing, Singapore

Balmford, A. & Bond, W. (2005) Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters*, 8, 1218–1234

Balmford, A., Bruner, A., Cooper, P. et al. (2002) Economic reasons for conserving wild nature. *Science*, 297, 950–953

Barluenga, M., Stolting, K.N., Salzburger, W., Muschick, M. & Meyer, A. (2006) Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439, 719–723

Barnett, M.A. (1983) Species structure and temporal stability of mesopelagic fish assemblages in the Central Gyres of the North and South Pacific Ocean. *Marine Biology*, 74, 245–256

Barrios, L. & Rodriguez, A. (2004) Behavioural and environmental correlates of soaring-bird mortality at on-shore wind turbines. *Journal of Applied Ecology*, 41, 72–81

Bauerfeind, S.S., Theisen, A. & Fischer, K. (2009) Patch occupancy in the endangered butterfly Lycaena helle in a fragmented landscape: effects of habitat quality, patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation*, 13, 271–277

Bayliss, P. (1987) Kangaroo dynamics. In: *Kangaroos, their Ecology and Management in the Sheep Rangelands of Australia* (G. Caughley, N. Shepherd & J. Short, eds), pp. 119–134. Cambridge University Press, Cambridge

Bazzaz, F.A. & Williams, W.E. (1991) Atmospheric CO_2 concentrations within a mixed forest: implications for seedling growth. *Ecology*, 72, 12–16

Bazzaz, F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 351–371

Bazzaz, F.A. (1996) *Plants in Changing Environments*. Cambridge University Press, Cambridge

Bazzaz, F.A., Miao, S.L. & Wayne, P.M. (1993) CO_2-induced growth enhancements of co-occurring tree species decline at different rates. *Oecologia*, 96, 478–482

Beaumont, L.J. & Hughes, L. (2002) Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Global Change Biology*, 8, 954–971

Becker, P. (1992) Colonization of islands by carnivorous and herbivorous Heteroptera and Coleoptera: effects of island area, plant species richness, and 'extinction' rates. *Journal of Biogeography*, 19, 163–171

Begon, M., Sait, S.M. & Thompson, D.J. (1995) Persistence of a predator–prey system: refuges and generation cycles? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 260, 131–137

Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4th edn. Blackwell Publishing, Oxford

Belmaker, J. & Jetz, W. (2011) Cross-scale variation in species richness–environment associations. *Global Ecology & Biogeography*, 20, 464–474

Belt, T. (1874) *The Naturalist in Nicaragua*. J.M. Dent, London

Berger, J. (1990) Persistence of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep. *Conservation Biology*, 4, 91–98

Berner, E.K. & Berner, R.A. (1987) *The Global Water Cycle: Geochemistry and Environment*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ

Bertzky, B., Corrigan, C., Kemsey, J., Kenney, S., Ravilious, C., Besançon, C. & Burgess, N. (2012) Protected Planet Report 2012: Tracking progress towards global targets for protected areas. IUCN, Gland, Switzerland and UNEP-WCMC, Cambridge, UK

Berven, K.A. (1995) Population regulation in the wood frog, *Rana sylvatica*, from three diverse geographic localities. *Australian Journal of Ecology*, 20, 385–392

Bilby, R.E., Fransen, B.R. & Bisson, P.A. (1996) Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 164–173

Billen, G., Garnier, J., Thieu, V., Silvetre, M., Barles, S. & Chatzimpiros, P. (2012) Localising the nitrogen imprint of the Paris food supply: potential of organic farming and change in human diet. *Biogeosciences*, 9, 607–616

Blaustein, A.R., Wake, D.B. & Sousa, W.P. (1994) Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*, 8, 60–71

Blomqvist, D., Pauliny, A., Larsson, M. & Flodin, L.-A. (2010) Trapped in the extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 33

Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J.W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L. & De Vries, W. (2010) Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30–59

Bobko, S.J. & Berkeley, S.A. (2004) Maturity, ovarian cycle, fecundity, and age-specific parturition of black rockfish (*Sebastes melanops*). *Fisheries Bulletin*, 102, 418–429

Bodmer, R.E., Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. (1997) Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11, 460–466

Bonnet, X., Lourdais, O., Shine, R. & Naulleau, G. (2002) Reproduction in a typical capital breeder: costs, currencies and complications in the aspic viper. *Ecology*, 83, 2124–2135

Bonsall, M.B., French, D.R. & Hassell, M.P. (2002) Metapopulation structure affects persistence of predator–prey interactions. *Journal of Animal Ecology*, 71, 1075–1084

Borer, E.T., Halpern, B.S. & Seabloom, E.W. (2006) Asymmetry in community regulation: effects of predators and productivity. *Ecology*, 87, 2813–2820

Borga, K., Gabrielsen, G.W. & Skaare, J.U. (2001) Biomagnification of organochlorines along a Barents Sea food chain. *Environmental Pollution*, 113, 187–198

Bouzille, J.B., Bonis, A., Clement, B. & Godeau, M. (1997) Growth patterns of *Juncus gerardi* clonal populations in a coastal habitat. *Plant Ecology*, 132, 39–48

Bowles, K.C., Apte, S.C., Maher, W.A., Kawei, M. & Smith, R. (2001) Bioaccumulation and biomagnification of mercury in Lake Murray, Papua New Guinea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 58, 888–897

Bradshaw, A.D. (2002) Introduction—an ecological perspective. In: *The Restoration and Management of Derelict Land: Modern Approaches* (M.H. Wong & A.D. Bradshaw, eds), pp. 1–6. World Scientific Publishing, Singapore

Breznak, J.A. (1975) Symbiotic relationships between termites and their intestinal biota. In: *Symbiosis* (D.H. Jennings & D.L. Lee, eds.), pp. 559–580. Symposium 29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge

Briand, F. (1983) Environmental control of food web structure. *Ecology*, 64, 253–263

Bringezu, S., Schutz, H., O'Brien, M., Kauppi, L., Howarth, R. & McNeely, J. (2009) Towards Sustainable Production and Use of Resources: Assessing Biofuels. International Panel for Sustainable Resource Management, United Nations Environment Program, Paris, France (http://www.unep.fr/scp/rpanel/biofuels.htm)

Brockhurst, M., Morgan, A.D., Rainey, P.B. & Buckling, A. (2003) Population mixing accelerates coevolution. *Ecology Letters*, 6, 975–979

Brook, B.W., O'Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R. & Frankham, R. (2000) Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature*, 404, 385–387

Brookes, M. (1998) The species enigma. *New Scientist*, June 13, 1998

Brown, J.H. & Davidson, D.W. (1977) Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196, 880–882

Brown, P.H., Miller, D.M., Brewster, C.C. & Fell, R.D. (2013) Biodiversity of ant species along a disturbance gradient in Puerto Rico ref – Urban Ecosystems, 16, 175–192

Brown, V.K. & Southwood, T.R.E. (1983) Trophic diversity, niche breadth, and generation times of exopterygote insects in a secondary succession. *Oecologia*, 56, 220–225

Brown, W.P. & Roth, R.R. (2009) Age-specific reproduction and survival of individually marked Wood Thrushes, Hylocichla mustelina. *Ecology*, 90, 218–229

Bruckmann, S.V., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2010) Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47, 799–809

Brunet, A.K. & Medellín, R.A. (2001) The species–area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*, 82, 1114–1122

Bryden, H.L., Hannah, R., Longworth, H.R. & Cunningham, S.A. (2005) Slowing of the Atlantic meridional overturning circulation at 25° N. *Nature*, 438: 655–657

Brylinski, M. & Mann, K.H. (1973) An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography*, 18, 1–14

Buckling, A. & Rainey, P.B. (2002) Antagonistic coevolution between a bacterium and a bacteriophage. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 269, 931–936

Buckling, A., McLean, R.C., Brockhurst, M.A & Colgrave, N. (2009) The *Beagle* in a bottle. *Nature*, 457, 824–829

Bullock, J.M., Moy, I.L., Pywell, R.F., Coulson, S.J., Nolan, A.M. & Caswell, H. (2002) Plant dispersal and colonization processes at local and landscape scales. In: *Dispersal Ecology* (J.M. Bullock, R.E. Kenward & R.S. Hails, eds.), pp. 279–302. Blackwell Publishing, Oxford

Burdon, J.J. (1987) *Diseases and Plant Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge

Burdon-Sanderson, J.S. (1893) Inaugural address. *Nature*, 48, 464–472

Burg, T.M. & Croxall, J.P. (2001) Global relationships amongst black-browed and grey-headed albatrosses: analysis of population structure using mitochondrial DNA and microsatellites. *Molecular Ecology*, 10, 2647–2660

Burgman, M.A., Ferson, S. & Akçakaya, H.R. (1993) *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman & Hall, London

Burkhead, N.M. (2012) Extinction rates of North American freshwater fishes, 1900–2010. *BioScience*, 62, 798–808

Buscot, F., Munch, J.C., Charcosset, J.Y., Gardes, M., Nehls, U. & Hampp, R. (2000) Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of these symbioses in ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews*, 24, 601–614

Butet, A. & Leroux, A.B.A. (2001) Effects of agricultural development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biological Conservation*, 100, 289–295

Cain, M.L., Pacala, S.W., Silander, J.A. & Fortin, M.-J. (1995) Neighbourhood models of clonal growth in the white clover *Trifolium repens*. *American Naturalist*, 145, 888–917

Canadell, J.G., Le Quéré, C., Raupach, M.R., Field, C.B., Buitenhuis, E.T., Ciais, P., Conway, T.J., Gillet, N.P., Houghton, R.A. & Marland. G. (2007) Contributions to accelerating atmospheric CO_2 growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 18866–18870

Carignan, R., Planas, D. & Vis, C. (2000) Planktonic production and respiration in oligotrophic shield lakes. *Limnology and Oceanography*, 45, 189–199

Carpenter, S.R., Christensen, D.L., Cole, J.J., Kottingham, K.L., He, X., Hodgson, J.R., Hitchell, J.F., Knight, S.E., Pace, M.L., Post, D.M., Schindler, D.E. & Voichick, N. (1995) Biological control of eutrophication in lakes. *Environmental Science and Technology*, 29, 784–786

Carruthers, R.I., Larkin, T.S., Firstencel, H. & Feng, Z. (1992) Influence of thermal ecology on the mycosis of a rangeland grasshopper. *Ecology*, 73, 190–204

Castellon, T.D. & Sieving, K.E. (2006) An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology*, 20, 135–145

Caughley, G. (1994) Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 63, 215–244

Caulton, D.R., Shepson, P. B., Santoro, R.L., Sparks, J.P., Howarth, R.W., Ingraffea, A., Cambaliza, M.O., Sweeney, C., Karion, A., Davis, K.J., Lauvaux, T., Stirm, B., Belmecheri, S. & Sarmiento D. (2014) Quantifying methane emissions from an area of shale gas development in Pennsylvania. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 6237–6242

Cebrian, J. (1999) Patterns in the fate of production in plant communities. *American Naturalist*, 154, 449–468

Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *American Naturalist*, 110, 141–151

Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427–430

Chase, J.M. (2003) Experimental evidence for alternative stable equilibria in a benthic pond food web. *Ecology Letters*, 6, 733–741

Choquenot, D. (1998) Testing the relative influence of intrinsic and extrinsic variation in food availability on feral pig populations in Australia's rangelands. *Journal of Animal Ecology*, 67, 887–907

Clements, F.L. (1905) *Research Methods in Ecology*. University of Nevada Press, Lincoln, NV

Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Schimel, D.S., Fisher, H., Howarth, R.W., Hedin, L.O., Perakis, S.S., Latty, E.F., von Fischer, J., Elseroad, C.A. & Wasson, M.F. (1999) Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N_2) fixation in natural systems. *Global Biogeochemical Cycles*, 13, 623–645

Cohen, J.E. (1995) *How Many People Can the Earth Support?*. WW. Norton & Co., New York

Cohen, J.E. (2001) World population in 2050: assessing the projections. In: *Seismic Shifts: The Economic Impact of Demographic Change* (J.S. Little & R.K. Triest, eds.), pp. 83–113. Conference Series No. 48. Federal Reserve Bank of Boston, Boston

Cohen, J.E. (2003) Human population: the next half century. *Science*, 302, 1172–1175

Cohen, J.E. (2005) Human population grows up. *Scientific American*, 293(3), 48–55

Cole, J.J., Findlay, S. & Pace, M.L. (1988) Bacterial production in fresh and salt water ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series*, 4, 1–10

Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310

Connell, J.H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131–138

Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, 122, 661–696

Cook, L.M., Dennis, R.L.H. & Mani, G.S. (1999) Melanic morph frequency in the peppered moth in the Manchester area. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266, 293–297

Coomes, D.A., Rees, M., Turnbull, L. & Ratcliffe, S. (2002) On the mechanisms of coexistence among annual-plant species, using neighbourhood techniques and simulation models. *Plant Ecology*, 163, 23–38

Cornell, H.V. & Hawkins, B.A. (2003) Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. *American Naturalist*, 161, 507–522

Cortes, E. (2002) Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology*, 16, 1048–1062

Cory, J.S. & Myers, J.H. (2000) Direct and indirect ecological effects of biological control. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 137–139

Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R. et al. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260

Cotrufo, M.F., Ineson, P., Scott, A. et al. (1998) Elevated CO_2 reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology*, 4, 43–54

Cottingham, K.L., Brown, B.L. & Lennon, J.T. (2001) Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters*, 4, 72–85

Coulson, T., Gaillard, J-M. & Festa-Bianchet, M. (2005) Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *Journal of Animal Ecology*, 74, 789–901

Courant, S. & Fortin, D. (2011) Time allocation of bison in meadow patches driven by potential energy gains and group size dynamics. *Oikos*, 121, 1163–1173

Courchamp, F., Clutton-Brock, T. & Grenfell, B. (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 405–410

Cowling, R.M., Pressey, R.L., Rouget, M. & Lombard, A.T. (2003) A conservation plan for a global biodiversity hotspot—the Cape Floristic Region, South Africa. *Biological Conservation*, 112, 191–216

Cox, P.A., Elmquist, T., Pierson, E.D. & Rainey, W.E. (1991) Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology*, 5, 448–454

Crisp, M.D. & Lange, R.T. (1976) Age structure distribution and survival under grazing of the arid zone shrub *Acacia burkitii*. *Oikos*, 27, 86–92

Currie, D.J. & Paquin, V. (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees. *Nature*, 39, 326–327

Currie, D.J. (1991) Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist*, 137, 27–49

Dabbagh, A., Gacic-Dobo, M., Simons, E., Featherstone, D., Strebel, P., Okwo-Bele, J. M., Hoekstra, E., Chopra, M., Uzicanin, A. & Cochi, S. (2009) Global measles mortality, 2000–2009. *Morbidity and Mortality Weekly Report 2009*, 58, 1321–1326

Daly, H.E. & Farley, J. (2011) *Ecological Economics: Principles and Applications*, 2nd edn. Island Press, Washington, D.C

Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, 1st edn. John Murray, London

Davidson, D.W. (1977) Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58, 711–724

Davidson, J. & Andrewartha, H.G. (1948) The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *Journal of Animal Ecology*, 17, 200–222

Davies, S.J., Palmiotto, P.A., Ashton, P.S., Lee, H.S. & Lafrankie, J.V. (1998) Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology*, 86, 662–673

Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001) Range shifts and adaptive responses to quarternary climate change. *Science*, 292, 673–679

Davis, M.B. (1976) Pleistocene biogeography of temperate deciduous forest. *Geoscience and Management*, 13, 13–26

De Barro, P.J., Liu, S-S., Boykin, L.M. & Dinsdale, A.B. (2011) *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annual Review of Entomology*, 56, 1–19

de Wit, C.T. (1965) Photosynthesis of leaf canopies. *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen*, 663, 1–57

de Wit, C.T., Tow, P.G. & Ennik, G.C. (1966) Competition between legumes and grasses. *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen*, 112, 1017–1045

Deevey, E.S. (1947) Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology*, 22, 283–314

Denno, R.F., McClure, M.S. & Ott, J.R. (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, 40, 297–331

Descamps, S., Boutin, S., McAdam, A.G., Berteaux, D. & Gaillard, J.-M. (2009) Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. *Proceedings of the Royal*

Society of London, Series B, 276, 1129–1135
Detwiler, R.P. & Hall, C.A.S. (1988) Tropical forests and the global carbon cycle. *Science*, 239, 42–47
Diamond, J.M. (1972) Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of south-west Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 69, 3199–3203
Dickie, I.A., Xu, B. & Koide, R.T. (2002) Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist*, 156, 527–535
Dinsdale, A., Cook, L., Riginos, C., Buckley, Y.M. & De Barro, P. (2010) Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodoidea: Aleyrodidae) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Annals of the Entomological Society of America*, 103, 196–208
Disma, G., Sokolowski, M.B.C. & Tonneau, F. (2011) Children's competition in a natural setting: evidence for the ideal free distribution. *Evolution and Human Behaviour*, 32,373–379
Dobson, A.P. & Carper, E.R. (1996) Infectious diseases and human population history. *Bioscience*, 46, 115–126
Dodson, S.I., Arnott, S.E. & Cottingham, K.L. (2000) The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology*, 81, 2662–2679
Dölle, M., Bernhardt-Römmermann, M., Parth, A. & Schmidt, W. (2008) Changes in life history trait composition during undisturbed old-field succession. *Flora*, 203, 508–522
Doube, B.M., Macqueen, A., Ridsdill-Smith, T.J. & Weir, T.A. (1991) Native and introduced dung beetles in Australia. In: *Dung Beetle Ecology* (I. Hanski & Y. Cambefort, eds.), pp. 255–278. Princeton University Press, Princeton, NJ
Drès, M. & Mallet, J. (2001) Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 357, 471–492
Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.J. (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5, 558–567
Eamus, D. (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 11–16
Eberhardt, L.L. & Breiwick, J.M. (2010) Trend of the Yellowstone grizzly bear population. International *Journal of Ecology*, 2010, 924197
Ebert, D., Zschokke-Rohringer, C.D. & Carius, H.J. (2000) Dose effects and density-dependent regulation in two microparasites of *Daphnia magna*. *Oecologia*, 122, 200–209
Ehleringer, J.R. & Cerling, T.E. (2002) C3 and C4 photosynthesis. In: Volume 3, The Earth System: Biological and Ecological Dimensions of Global Environmental Change. *Encyclopedia of Global Environmental Change*. (H.A., Mooney & J.C. Canadell, eds.), pp. 186–190. Wiley, Chichester
Ehrlen, J. (2003) Fitness components versus total demographic effects: evaluating herbivore impacts on a perennial herb. *American Naturalist*, 162, 796–810
Ehrlich, P. & Raven, P.H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608
Eis, S., Garman, E.H. & Ebel, L.F. (1965) Relation between cone production and diameter increment of douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb). Franco), grand fir (*Abies grandis* Dougl.) and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Canadian Journal of Botany*, 43, 1553–1559
Elliott, J.K. & Mariscal, R.N. (2001) Coexistence of nine anemonefish species: differential host and habitat utilization, size and recruitment. *Marine Biology*, 138, 23–36
Elliott, J.M. (1994) *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford University Press, Oxford
Elton, C. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London
Elton, C.S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London
Endler, J.A. (1980) Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34, 76–91
Erickson, G.M., Makovicky, P.J., Inouye, B.D., Zhou, C.-F. & Gao, K.-Q. (2009) A life table for Psittacosaurus lujiatunensis: initial insights into Ornithischian dinosaur population biology. *The Anatomical Record*, 292, 1514–1521
Erwin, T.L. (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin*, 36, 74–75
Etiope, G., Lassey, K.R., Klusman, R.W. & Boschi, E. (2008) Reappraisal of the fossil methane budget and related emission from geologic sources, *Geophysical Research Letters*, 35, L09307
European Environment Agency (2002) Europe's environment: The third assessment. *Environmental assessment report No 10*. 242pp. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg
Falge, E., Baldocchi, D., Tenhunen, J. et al. (2002) Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 53–74
Falkowski, P.G. (1997) Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO_2 in the oceans. *Nature*, 387, 272–275
FAO (2012) Milestones in Aquaculture Development. Food and Agricultural Organization, United Nations, Rome, Italy. (http://www.fao.org/docrep/field/009/ag158e/AG158E02.htm).
Fasham, M.J.R., Balino, B.M. & Bowles, M.C. (2001) A new vision of ocean biogeochemistry after a decade of the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS). *Ambio Special Report*, 10, 4–31
Feely, R.A., Doney, S.C. & Cooley S.R. (2009) Ocean acidification: present conditions and future changes in a high CO_2 world. *Oceanography*, 22, 36–47
Fenner, F. (1983) Biological control, as exemplified by smallpox eradication and myxomatosis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 218, 259–285
Ferguson, R.G. (1933) The Indian tuberculosis problem and some preventative measures. *National Tuberculosis Association Transactions*, 29, 93–106
Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. & Falkowski. P. (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281, 237–240

Fischer, M. & Matthies, D. (1998) Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology*, 86, 195–204

Fisher, M.C., Garner, T.W.J. & Walker, S.F. (2009) Global emergence of *Batrochochytrium dendrobatidis* and amphibian chytridiomycosis is space, time and host. *Annual Review of Microbiology*, 63, 291–310

FitzGibbon, C.D. & Fanshawe, J. (1989) The condition and age of Thomson's gazelles killed by cheetahs and wild dogs. *Journal of Zoology*, 218, 99–107

FitzGibbon, C.D. (1990) Anti-predator strategies of immature Thomson's gazelles: hiding and the prone response. *Animal Behaviour*, 40, 846–855

Flecker, A.S. & Townsend, C.R. (1994) Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecological Applications*, 4, 798–807

Fleischer, R.C., Perry, E.A., Muralidharan, K., Stevens, E.E. & Wemmer, C.M. (2001) Phylogeography of the Asian elephant (*Elephus maximus*) based on mitochondrial DNA. *Evolution*, 55, 1882–1892.

Flessa, K.W. & Jablonski, D. (1995) Biogeography of recent marine bivalve mollusks and its implications of paleobiogeography and the geography of extinction: a progress report. *Historical Biology*, 10, 25–47

Flett, R.J., Schinder, D.W., Hamilton, R.D. & Campbell, E.R. (1980) Nitrogen fixation in Canadian Precambrian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 494–505

Flint, M.L. & van den Bosch, R. (1981) *Introduction to Integrated Pest Management*. Plenum Press, New York

Flower, R.J., Rippey, B., Rose, N.L., Appleby, P.G. & Battarbee, R.W. (1994) Palaeolimnological evidence for the acidification and contamination of lakes by atmospheric pollution in western Ireland. *Journal of Ecology*, 82, 581–596

Fonseca, C.R. (1994) Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology*, 82, 833–842

Fonseca, D.M. & Hart, D.D. (1996) Density-dependent dispersal of black fly neonates is mediated by flow. *Oikos*, 75, 49–58

Ford, E.B. (1975) *Ecological Genetics*, 4th edn. Chapman & Hall, London

Ford, M.J. (1982) *The Changing Climate: Responses of the Natural Fauna and Flora*. George Allen & Unwin, London

Fowler, S.V. (2004) Biological control of an exotic scale, *Orthezia insignis* Browne (Homoptera: Orthexiidae), saves the endemic gumwood tree, *Commidendrum robustum* (Roxb.) DC (Asteraceae) on the island of St Helena. *Biological Control*, 29, 367–374

Fox, C.J. (2001) Recent trends in stock-recruitment of blackwater herring (*Clupea harengus* L.) in relation to larval production. *ICES Journal of Marine Science*, 58, 750–762

Fox, N.J. & Beckley, L.E. (2005) Priority areas for conservation of Western Australian coastal fishes: a comparison of hotspot, biogeographical and complementarity approaches. *Biological Conservation*, 125, 399–410

Frank, K.T., Petrie, B., Choi, J.S. & Leggett, W.C. (2005) Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, 308, 1621–1623

Franklin, I.R. & Frankham, R. (1998) How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation*, 1, 69–73

Franzen, M. & Nilsson, M. (2010) Both population size and patch quality affect local extinctions and colonizations. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 277, 79–85

Fredrickson, M.E. (2005) Ant species confer different partner benefits on two neotropical myrmecophytes. *Oecologia*, 143, 387–395

Fredrickson, M.E., Greene, M.J. & Gordon, D.M. (2005) 'Devil's gardens' bedevilled by ants. *Nature*, 437, 495–496

Fredrickson, R.J. & Hedrick, P.W. (2006) Dynamics of hybridization and introgression in red wolves and coyotes. *Conservation Biology*, 20, 1272–1283

Friedlingstein, P. et al. (2006) Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the C4 MIP model intercomparison. *Journal of Climate*, 19, 3337–3353

Gadgil, M. (1971) Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*, 52, 253–261

Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C., Green, P.A., Holland, E., Karl, D.M., Michaels, A., Porter, J.H., Townsend A. & Vorosmarty, C. (2004) Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153–226

Galloway, L.F. & Fenster, C.B. (2000) Population differentiation in an annual legume: local adaptation. *Evolution*, 54, 1173–1181

Garthe, S. & Huppop, O. (2004) Scaling possible adverse effects of marine wind farms on seabirds: developing and applying a vulnerability index. *Journal of Applied Ecology*, 41, 724–734

Gaston, K.J. (1998) *Biodiversity*. Blackwell Science, Oxford

Geange, S.W. & Stier, A.C. (2009) Order of arrival affects competition in two reef fishes. *Ecology*, 90, 2868–2878

Geider, R.J., Delucia, E.H., Falkowski, P.G. et al. (2001) Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Global Change Biology*, 7, 849–882

Gende, S.M., Quinn, T.P. & Willson, M.F. (2001) Consumption choice by bears feeding on salmon. *Oecologia*, 127, 372–382

Gilman, M.P. & Crawley, M.J. (1990) The cost of sexual reproduction in ragwort (*Senecio jacobaea* L.). *Functional Ecology*, 4, 585–589

Godfray, H.C.J. & Crawley, M.J. (1998) Introductions. In: *Conservation Science and Action* (W.J. Sutherland, ed.), pp. 39–65. Blackwell Science, Oxford

Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096

Gotthard, K., Nylin, S. & Wiklund, C. (1999) Seasonal plasticity in two satyrine butterflies: state-dependent decision making in relation to daylength. *Oikos*, 84, 453–462

Gould, W.A. & Walker, M.D. (1997) Landscape-scale patterns in plant species richness along an arctic river. *Canadian Journal of Botany*, 75, 1748–1765

Graham, C.H., Moritz, C. & Williams, S.E. (2006) Habitat history

improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103, 632–636

Grant, B.S., Cook, A.D., Clarke, C.A. & Owen, D.F. (1998) Geographic and temporal variation in the incidence of melanism in peppered moth populations in America and Britain. *Journal of Heredity*, 89, 465–471

Grant, P.R., Grant, B.R., Keller, L.F. & Petren, K. (2000) Effects of El Niño events on Darwin's finch productivity. *Ecology*, 81, 2442–2457

Grant, P.R. & Grant, B.R. (2010) Conspecific versus heterospecific gene exchange between populations of Darwin's finches. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 365, 1065–1076

Gray, M.E., Sappington, T.W., Miller, N.J., Moeser, J. & Bohn, M.O. (2009) Adaptation and invasiveness of western corn rootworm: intensifying research on a worsening pest. *Annual Review of Entomology*, 54, 303–321

Gray, S.M. & Robinson, B.W. (2001) Experimental evidence that competition between stickleback species favours adaptive character divergence. *Ecology Letters*, 5, 264–272

Green, R.E. (1998) Long-term decline in the thickness of eggshells of thrushes, *Turdus* spp., in Britain. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265, 679–684

Green, R.E., Newton, I., Shultz, S., Cunningham, A.A., Gilbert, M., Pain, D.J. & Prakash, V. (2004) Diclofenac poisoning as a cause of vulture population declines across the Indian subcontinent. *Journal of Applied Ecology*, 41, 793–800

Greenwood, P.J., Harvey, P.H. & Perrins, C.M. (1978) Inbreeding and dispersal in the great tit. *Nature*, 271, 52–54

Grutter, A.S. (1999) Cleaner fish really do clean. *Nature*, 398, 672–673

Grytnes, J.A. & Vetaas, O.R. (2002) Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist*, 159, 294–304

Gunawardena, M. & Rowan, J.D. (2005) Economic valuation of a mangrove ecosystem threatened by shrimp aquaculture in Sri Lanka. *Journal of Environmental Management*, 36, 535–550

Gurevitch, J., Morrow, L.L., Wallace, A. & Walsh, J.S. (1992) A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist*, 140, 539–572

Haberl, H. et al. (2007). Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in Earth's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 12942–12947

Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960) Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 44, 421–425

Halaj, J., Ross, D.W. & Moldenke, A.R. (2000) Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos*, 90, 139–152

Hall, S.J. & Raffaelli, D.G. (1993) Food webs: theory and reality. *Advances in Ecological Research*, 24, 187–239

Hall, S.J. (1998) Closed areas for fisheries management—the case consolidates. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 297–298

Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.-M. & Festa-Bianchet, M. (2009) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, 78, 143–151

Hansen, J., Sato, M., Kharecha, P., Russell, G., Lea, D.W. & Siddall, M. (2007) Climate change and trace gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series A*, 365, 1925–1954.

Hansen, M.C., Stehman, S.V. & Potapov, P.V. (2010) Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107, 8650–8655

Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford

Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M. & Lei, G. (1995) Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 72, 21–28

Harcourt, D.G. (1971) Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario. III. Major population processes. *Canadian Entomologist*, 103, 1049–1061

Harper, J.L. & White, J. (1974) The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 419–463

Harper, J.L. (1977) *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London

Hart, A.J., Bale, J.S., Tullett, A.G., Worland, M.R. & Walters, K.F.A. (2002) Effects of temperature on the establishment potential of the predatory mite *Amblyseius californicus* McGregor (Acari: Phytoseiidae) in the UK. *Journal of Insect Physiology*, 48, 593–599

Hassell, M.P., Latto, J. & May, R.M. (1989) Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. *Journal of Animal Ecology*, 58, 883–892

Hautier, Y., Niklaus, P.A. & Hector A. (2009) Competition for light causes plant biodiversity loss following eutrophication. *Science*, 324, 636–638

Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117

Hay, M.E. & Taylor, P.R (1985) Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. *Oecologia*, 65, 591–598

Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H. & Hallwachs, W. (2004) Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 101, 14812–14817

Hereford, J. (2009). A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *American Naturalist*, 173, 579–588

Herman, T.J.B. (2000) Developing IPM for potato tuber moth. *Commercial Grower*, 55, 26–28

Hermannsson, S. (2000) *Surtsey Research Report No. XI*. Museum of Natural History, Reykjavik, Iceland

Hermoyian, C.S., Leighton, L.R. & Kaplan, P. (2002) Testing the role of competition in fossil communities using limiting similarity. *Geology*, 30, 15–18

Herre, E.A. & West, S.A. (1997) Conflict of interest in a mutualism: documenting the elusive fig wasp–seed trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 264, 1501–1507

Hilborn, R. & Walters, C.J. (1992) *Quantitative Fisheries Stock Assessment*. Chapman & Hall, New York

Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Wintle, B.A. & Moilanen, A. (2009) Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology*, 46, 964–969

Hodgson, J.A., Kunin, W.E., Thomas, C.D., Benton, T.G. & Gabriel, D. (2010) Comparing organic farming and land sparing: optimizing yield and butterfly populations at a landscape scale. *Ecology Letters*, 13, 1358–1367

Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A. & Thomas, C.D. (2011) Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology*, 48, 148–152

Holloway, J.D. (1977) *The Lepidoptera of Norfolk Island, their Biogeography and Ecology*. Junk, The Hague

Holloway, J.M., Dahlgren, R.A., Hansen, B. & Casey, W.H. (1998) Contribution of bedrock nitrogen to high nitrate concentrations in stream water. *Nature*, 395, 785–788

Holyoak, M. & Lawler, S.P. (1996) Persistence of an extinction-prone predator–prey interaction through metapopulation dynamics. *Ecology*, 77, 1867–1879.

Hong, B., Swaney, D. & Howarth, R.W. (2011) A toolbox for calculating net anthropogenic nitrogen inputs (NANI). *Environmental Modeling and Software*, 26, 623–33

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J. et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35

Howarth, R.W. & S. Bringezu (eds.). (2009) Biofuels: Environmental Consequences and Interactions with Changing Land Use. Proceedings of the International SCOPE Biofuels Project Rapid Assessment, 22–25 September 2008, Gummersbach Germany. (http://cip.cornell.edu/biofuels/)

Howarth, R.W., Swaney, D., Billen, G., Garnier, J., Hong, B., Humborg, C., Johnes, P., Morth C. & Marino, R. (2012) Nitrogen fluxes from large watershed to coastal ecosystems controlled by net anthropogenic nitrogen inputs and climate. *Frontiers in Ecology & Environment*, 10, 37–43

Howarth, R.W., Boyer, E.W., Pabich, W.J. & Galloway, J.N. (2002) Nitrogen use in the United States from 1961–200 and potential future trends. *Ambio*, 31, 88–96

Howarth, R.W., Billen, G., Chan, F., Conley, D., Doney, S.C., Garnier, J. & Marino, R. (2011) Coupled biogeochemical cycles: eutrophication and hypoxia in coastal marine ecosystems. *Frontiers in Ecology & Environment*, 9, 18–26

Howarth, R.W., Ramakrishna, K., Choi, E., Elmgren, R., Martinelli, L., Mendoza, A., Moomaw, W., Palm, C., Boy, R., Scholes, M. & Zhu Zhao-Liang (2005) Chapter 9: Nutrient management, responses assessment. In *Ecosystems and Human Well-being, Volume 3, Policy Responses, the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, Washington, DC

Howarth, R.W. & Ingraffea, A. (2011) Should fracking stop? Yes, it is too high risk. *Nature*, 477, 271–273

Howarth, R.W., Santoro, R. & Ingraffea, A. (2011) Methane and the greenhouse gas footprint of natural gas from shale formations. *Climatic Change Letters*, 106, 679–690

Hoyer, M.V. & Canfield, D.E. (1994) Bird abundance and species richness on Florida lakes: influence of trophic status, lake morphology and aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 297, 107–119

Hudson, P.J., Dobson, A.P. & Newborn, D. (1992) Do parasites make prey vulnerable to predation? Red grouse and parasites. *Journal of Animal Ecology*, 61, 681–692

Hudson, P.J., Dobson, A.P. & Newborn, D. (1998) Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, 282, 2256–2258

Huffaker, C.B. (1958) Experimental studies on predation: dispersion factors and predator–prey oscillations. *Hilgardia*, 27, 343–383

Hughes, A.R., Byrnes, J.E., Kimbro, D.L. & Stachowicz, J.J. (2007) Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance. *Ecology Letters*, 10, 849–864

Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 56–61

Hunter, M.L. & Yonzon, P. (1992) Altitudinal distributions of birds, mammals, people, forests, and parks in Nepal. *Conservation Biology*, 7, 420–423

Hurd, L.E. & Eisenberg, R.M. (1990) Experimentally synchronized phenology and interspecific competition in mantids. *American Midland Naturalist*, 124, 390–394

Huryn, A.D. (1998) Ecosystem-level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. *Oecologia*, 115, 173–183

Husband, B.C. & Barrett, S.C.H. (1996) A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology*, 84, 461–469

Huston, M.A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460

Hut, R.A., Barnes, B.M. & Daan, S. (2002) Body temperature patterns before, during and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel. *Journal of Comparative Physiology B*, 172, 47–58

Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–427

Inouye, R.S. & Tilman, D. (1995) Convergence and divergence of old-field vegetation after 11 yr of nitrogen addition. *Ecology*, 76, 1872–1877.

Inouye, R.S., Huntly, N.J., Tilman, D., Tester, J.R., Stillwell, M. & Zinnel, K.C. (1987) Old-field succession on a Minnesota sand plain. *Ecology*, 68, 12–26

Intergovernmental Panel on Climate Change, (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of*

Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, U.K

Intergovernmental Panel on Climate Change, (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.

Interlandi, S.J. & Kilham, S.S. (2001) Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology*, 82, 1270–1282

International Organisation for Biological Control, (1989) *Current Status of Integrated Farming Systems Research in Western Europe* (P. Vereijken & D.J. Royle, eds.). IOBC West Palaearctic Regional Service Bulletin No. 12(5). IOBC, Zurich

Irvine, R.J., Stien, A., Dallas, J.F., Halvorsen, O., Langvatn, R. & Albon, S.D. (2001) Contrasting regulation of fecundity in two abomasal nematodes of Svarlbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrynchus*). *Parasitology*, 122, 673–681

Irwin, D.E., Irwin, J.H. & Price, T.D. (2001) Ring species as bridges between microevolution and speciation. *Genetica*, 112–113, 223–243

IUCN/UNEP/WWF (1991) *Caring for the Earth. A Strategy for Sustainable Living*. World Conservation Union/United Nations Environmental Program/World Wide Fund, Gland, Switzerland

Jackson, S.T. & Weng, C. (1999) Late quaternary extinction of a tree species in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 96, 13847–13852

Jacobson, M.A. (2005) Studying ocean acidification with conservative, stable numerical schemes for nonequilibrium air-ocean exchange and ocean equilibrium chemistry. *Journal of Geophysical Research*, 110, D07302

Jacobson, M.Z. & Delucchi, M.A. (2011) Providing all global energy with wind, water, and solar power, Part I: technologies, energy resources, quantities and areas of infrastructure, and materials. *Energy Policy*, 39, 1154–1169

Jacobson, M.Z. & Delucchi, M.A. (2009) A path to sustainable energy by 2030. *Scientific American*. November 2009, 58–65

Jain, S.K. & Bradshaw, A.D. (1966) Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity*, 21, 407–411

Jamali, H., Livesley, S.J., Dawes, T.Z. et al. (2011) Termite mound emissions of CH_4 and CO_2 are primarily determined by seasonal changes in termite biomass and behaviour. *Oecologia*, 167, 525–534

Janis, C.M. (1993) Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 467–500

Janssen, A., van Gool, E., Lingeman, R., Jacas, J. & van de Klashorst, G. (1997) Metapopulation dynamics of a persisting predator-prey system in the laboratory: time series analysis. *Experimental and Applied Acarology*, 21, 415–430

Jedrzejewska, B., Sidorovich, V., Greco, C., Randi, E., Musiani, M., Kays, R., Bustamante, C.D., Ostrander, E.A., Novembre, J. & Wayne, R.K. (2011) A genome-wide perspective on the evolutionary history of the enigmatic wolf-like canids. *Genome Research*, 21, 1294–1305

Jennings, S., Kaiser, M.J. & Reynolds, J.D. (2001) *Marine Fisheries Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford

Jeppesen, E., Sondergaard, M., Jensen, J.P. et al. (2005) Lake responses to reduced nutrient loading—an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50, 1747–1771

Johannes, R.E. (1998) Government-supported village-based management of marine resources in Vanuatu. *Ocean Coastal Management*, 40, 165–186

Johnson, C.G. (1967) International dispersal of insects and insect-borne viruses. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 73 (Suppl. 1), 21–43

Johnson, J.A., Toepfer, J.E. & Dunn, P.O. (2003) Contrasting patterns of mitochondrial and microsatellite population structure in fragmented populations of greater prairie-chickens. *Molecular Ecology*, 12, 3335–3347

Johnson, P.T.J., Townsend, A.R., Cleveland, C.C., Glibert, P.M., Howarth, R.W., McKenzie, V.J., Rejmankova, E., & Ward, M.H. (2010) Linking environmental nutrient enrichment and disease emergence in humans and wildlife. *Ecological Applications*, 20, 16–29

Jones, K.E., Patel, N.G., Levy, M.A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J.L. & Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451, 990–994

Jones, M. & Harper, J.L. (1987) The influence of neighbours on the growth of trees. I. The demography of buds in *Betula pendula*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 232, 1–18

Jonsson, M. & Malmqvist, B. (2000) Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos*, 89, 519–523

Jutila, H.M. (2003) Germination in Baltic coastal wetland meadows: similarities and differences between vegetation and seed bank. *Plant Ecology*, 166, 275–293

Kaiser, J. (2000) Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, 89, 1282–1283

Kalkstein, L.S. & Greene, J.S. (1997) An evaluation of climate/mortality relationships in large US cities and the possible impacts of climate change. *Environmental Health Perspectives*, 105, 84–93

Kamijo, T., Kitayama, K., Sugawara, A., Urushimichi, S. & Sasai, K. (2002) Primary succession of the warm-temperate broad-leaved forest on a volcanic island, Miyake-jima, Japan. *Folia Geobotanica*, 37, 71–91

Kaplan, I. & Denno, R.F. (2007) Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10, 977–994

Karban, R., Agrawal, A.A., Thaler, J.S. & Adler, L.S. (1999) Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 443–447

Karels, T.J. & Boonstra, R. (2000) Concurrent density dependence and independence in populations of arctic ground squirrels. *Nature*, 408, 460–463

Karl, B.J. & Best, H.A. (1982) Feral cats on Stewart Island: their foods, and their effects on kakapo. *New Zealand Journal of Zoology*, 9, 287–294

Karlsson, P.S. & Jacobson, A. (2001) Onset of reproduction in *Rhododendron lapponicum* shoots: the effect of shoot size, age, and nutrient status at two subarctic sites. *Oikos*, 94, 279–286

Karubian, J., Fabara, J., Yunes, D., Jorgeson, J.P., Romo, D. & Smith, T.B. (2005) Temporal and spatial patterns of macaw abundance in the Ecuadorian Amazon. *The Condor*, 107, 617–626

Keeling, M.J., Rohani, P. & Grenfell, B.T. (2001) Seasonally-forced disease dynamics explored as switching between attractors. *Physica D*, 148, 317–335

Kennedy, P.G., Peay, K.G. & Bruns, T.D. (2009) Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: are priority effects a rule or an exception? *Ecology*, 90, 2098–2107

Kerbes, R.H., Kotanen, P.M. & Jefferies, R.L. (1990) Destruction of wetland habitats by lesser snow geese: a keystone species on the west coast of Hudson Bay. *Journal of Applied Ecology*, 27, 242–258

Kersch-Becker, M.F. & Lewinsohn, T.M. (2012) Bottom-up multitrophic effects in resprouting plants. *Ecology*, 93, 9–16

Kettlewell, H.B.D. (1955) Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 9, 323–342

Khan, A.S., Sumaila, U.R., Watson, R., Munro, G. & Pauly, D. (2006) The nature and magnitude of global non-fuel fisheries subsidies. In: *Catching More Bait: a Bottom-up Re-estimation of Global Fisheries Subsidies* (U.R. Sumaila & D. Pauly, eds.), pp. 5–37. Fisheries Centre Research Reports Vol. 14, No. 6. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver

Kicklighter, D.W., Bruno, M., Donges, S. et al. (1999) A first-order analysis of the potential role of CO_2 fertilization to affect the global carbon budget: a comparison of four terrestrial biosphere models. *Tellus*, 51B, 343–366

Kirschke, S., Bousquet, P., Ciais, P., Saunois, M., Canadell, J.G., Dlugokencky, E.J., Bergamaschi, P., Bergmann, D., Blake, D.R., Bruhwiler, L., Cameron-Smith, P., Castaldi, S., Chevallier, F., Feng, L., Fraser, A., Heimann, M., Hodson, E.L., Houweling, S., Josse, B., Fraser, P.J., Krummel, P.B., Lamarque, J.-F., Langenfelds, R.L., Le Quéré, C., Naik, V., O'Doherty, S., Palmer, P.I., Pison, I., Plummer, D., Poulter, B., Prinn, R.G., Rigby, M., Ringeval, B., Santini, M., Schmidt, M., Shindell, D.T., Simpson, I.J., Spahni, R., Steele, L.P., Strode, S.A., Sudo, K., Szopa, S., van der Werf, G.R., Voulgarakis, A., van Weele, M., Weiss, R.F., Williams, J.E. and Zeng, G. (2013) Three decades of global methane sources and sinks. *Nature Geoscience*, 6, 813–823

Kingsland, S.E. (1985) *Modeling Nature*. The University of Chicago Press, Chicago

Kirk, J.T.O. (1994) *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK

Klemola, T., Koivula, M., Korpimaki, E. & Norrdahl, K. (2000) Experimental tests of predation and food hypotheses for population cycles of voles. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267, 351–356

Koch, H. & Schmid-Hempel, P. (2012) Gut microbiota instead of host genotype drive the specificity in the interaction of a natural host-parasite system. *Ecology Letters*, 15, 1095–1103

Kodric-Brown, A. & Brown, J.M. (1993) Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology*, 74, 1847–1855.

Kolbert, E. (2011) Enter the anthropocene: Age of man. *National Geographic*, 219, 60–85

Koop, J.A.H., Huber, S.K., Laverty, S.M. & Clayton, D.H. (2011) Experimental demonstration of the fitness consequences of an introduced parasite of Darwin's finches. *PLoS ONE*, 6, e19706

Kramer, D.L. & Chapman, M.R. (1999) Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. *Environmental Biology of Fishes*, 55, 65–79

Krebs, C.J. (1972) *Ecology*. Harper & Row, New York

Krebs, C.J., Boonstra, R., Boutin, S. & Sinclair, A.R.E. (2001) What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *Bioscience*, 51, 25–35

Krebs, C.J., Sinclair, A.R.E., Boonstra, R., Boutin, S., Martin, K. & Smith, J.N.M. (1999) Community dynamics of vertebrate herbivores: how can we untangle the web? In: *Herbivores: between Plants and Predators* (H. Olff, V.K. Brown & R.H. Drent, eds.), pp. 447–473. Blackwell Science, Oxford

Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P. & Thorp, R.W. (2004) The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, 7, 1109–1119

Kullberg, C. & Ekman, J. (2000) Does predation maintain tit community diversity? *Oikos*, 89, 41–45

Lacy, R.C. (1993) VORTEX: a computer simulation for use in population viability analysis. *Wildlife Research*, 20, 45–65

Lalli, C.M. & Parsons, T.R. (2004) *Biological Oceanography: An Introduction*, 2nd Ed., Elsevier Butterworth Heinemann, Burlington, MA

Lande, R. & Barrowclough, G.F. (1987) Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: *Viable Populations for Conservation* (M.E. Soulé, ed.), pp. 87–123. Cambridge University Press, Cambridge

Larcher, W. (1980) *Physiological Plant Ecology*, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin

Lassey, K. R., Lowe, D.C. & Smith, A.M. (2007) The atmospheric cycling of radiomethane and the "fossil fraction" of the methane source, *Atmospheric Chemistry and Physics*, 7, 2141–2149

Lathrop, R.C., Johnson, B.M., Johnson, T.B. et al. (2002) Stocking piscivores to improve fishing and water clarity: a synthesis of the Lake Mendota biomanipulation project. *Freshwater Biology*, 47, 2410–2424

Laugen, A.T., Laurila, A., Rasanen, K. & Merila, J. (2003) Latitudinal countergradient variation in the common frog (Rana temporaria) development rates—evidence for local adaptation. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 996–1005

Laurance, W.F. (2001) Future shock: forecasting a grim fate for the Earth. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 531–533

Law, B.E., Thornton, P.E., Irvine, J., Anthoni, P.M. & van Tuyl,

S. (2001) Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Climate Change*, 7, 755–777

Lawlor, L.R. (1980) Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *American Naturalist*, 116, 394–408

Lawrence, W.H. & Rediske, J.H. (1962) Fate of sown douglas-fir seed. *Forest Science*, 8, 211–218

Lawton, J.H. & May, R.M. (1984) The birds of Selborne. *Nature*, 306, 732–733

Le Cren, E.D. (1973) Some examples of the mechanisms that control the population dynamics of salmonid fish. In: *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations* (M.S. Bartlett & R.W. Hiorns, eds.), pp. 125–135. Academic Press, London

Le Quéré, C. et. al. (2009) Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nature Geoscience*, 2, 831–836

Lehmann, N., Eisenhawer, A., Hansen, K., Mech, L.D., Peterson, R.O., Gogan, P.J.P. & Wayne, R.K. (1991) Introgression of mitochondrial DNA into sympatric North American grey wolf population. *Evolution*, 45, 104–119

Lemieux, A.M. & Clarke, R.V. (2009) The international ban on ivory sales and its effects on elephant poaching in Africa. *British Journal of Criminology*, 49, 451–471

Lennartsson, T., Nilsson, P. & Tuomi, J. (1998) Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology*, 79, 1061–1072

Leroy, F. & de Vuyst, L. (2001) Growth of the bacteriocin-producing *Lactobacillus sakei* strain CTC 494 in MRS broth is strongly reduced due to nutrient exhaustion: a nutrient depletion model for the growth of lactic acid bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 67, 4407–4413

Letourneau, D.K. & Dyer, L.A. (1998a) Density patterns of *Piper* ant-plants and associated arthropods: top-predator trophic cascades in a terrestrial system? *Biotropica*, 30, 162–169

Letourneau, D.K. & Dyer, L.A. (1998b) Experimental test in a lowland tropical forest shows top-down effects through four trophic levels. *Ecology*, 79, 1678–1687

Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237–240

Lichter, J. (2000) Colonization constraints during primary succession on coastal Lake Michigan sand dunes. *Journal of Ecology*, 88, 825–839

Likens, G.E. & Bormann, F.G. (1975) An experimental approach to New England landscapes. In: *Coupling of Land and Water Systems* (A.D. Hasler, ed.), pp. 7–30. Springer-Verlag, New York

Likens, G.E. & Bormann, F.H. (1994) *Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York

Likens, G.E. (1989) Some aspects of air pollutant effects on terrestrial ecosystems and prospects for the future. *Ambio*, 18, 172–178

Likens, G.E. (1992) *The Ecosystem Approach: its Use and Abuse. Excellence in Ecology*, Book 3. Ecology Institute, Oldendorf-Luhe, Germany

Likens, G.E. (2004) Some perspectives on long-term biogeochemical research from the Hubbard Brook Ecosystem Study. *Ecology*, 85, 2355–2362

Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S. & Fisher, D.W. (1971) Nutrient–hydrologic cycle interaction in small forested watershed ecosystems. In: *Productivity of Forest Ecosystems* (P. Duvogneaud, ed.), pp. 553–563. UNESCO, Paris

Likens, G.E., Driscoll, C.T. & Buso, D.C. (1996) Long-term effects of acid rain: response and recovery of a forest ecosystem. *Science*, 272, 244–245

Lindeman, R.L. (1942) The trophic–dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399–418

Lipowsky, A., Roscher, C., Schumacher, J. & Schmid, B. (2012) Density-independent mortality and increasing plant diversity are associated with differentiation of Taraxacum officinale into r- and K-strategists. *PLoS ONE 7*, e28121

Lips, K.R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J.D., Alford, R.A., Voyles, J., Carey, C., Livo, L., Pessier, A.P. & Collins, J.P. (2006) Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103, 3165–3170

Lofgren, A. & Jerling, L. (2002) Species richness, extinction and immigration rates of vascular plants on islands in the Stockholm Archipelago, Sweden, during a century of ceasing management. *Folia Geobotanica*, 37, 297–308

Lotka, A.J. (1932) The growth of mixed population: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 22, 461–469

Louda, S.M. (1982) Distributional ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs*, 52, 25–41

Louda, S.M. (1983) Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology*, 64, 511–521

Louda, S.M., Kendall, D., Connor, J. & Simberloff, D. (1997) Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science*, 277, 1088–1090

Lövei, G.L. (1997) Global change through invasion. *Nature*, 388, 627–628

Lubchenco, J. (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*, 112, 23–39

Lubchenco, J., Olson, A.M., Brubaker, L.B. et al. (1991) The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. *Ecology*, 72, 371–412

Luckman, W.H. & Decker, G.C. (1960) A 5-year report on observations in the Japanese beetle control area of Sheldon, Illinois. *Journal of Economic Entomology*, 53, 821–827

Luo, Z., Tang, S., Li, C., Fang, H., Hu. H., Yang, J., Ding. J. & Jiang, Z. (2012) Environmental effects on vertebrate species richness: testing the energy, environmental stability and habitat heterogeneity hypotheses. *PLoS ONE*, 7, e35514

Lussenhop, J. (1992) Mechanisms of microarthropod–microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research*, 23, 1–33

MacArthur, J.W. (1975) Environmental fluctuations and species diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond, eds.), pp. 74–80. Belknap, Cambridge, MA

MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100, 603–609

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ

MacArthur, R.H. (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 533–536

MacArthur, R.H. (1972) *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York

MacLulick, D.A. (1937) Fluctuations in numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). *University of Toronto Studies, Biology Series*, 43, 1–136

Mahowald, N., Jickells, T.D., Baker, A.R., Artaxo, P., Benitez-Nelson, C., Bergametti, R.G., Bond, T. Chen, C.Y., Cohen, D.D., Herut, B., Kubilay, N., Losno, R., Luo, C., Maenhaut, W., McGee, K.S., Okin, G.S., Siefert, R.L. & Tsukuda, S. (2008) Global distribution of atmospheric phosphorus sources, concentrations and deposition rates, and anthropogenic impacts. *Global Biogeochemical Cycles*, 22, GB4026

Malmqvist, B., Wotton, R.S. & Zhang, Y. (2001) Suspension feeders transform massive amounts of seston in large northern rivers. *Oikos*, 92, 35–43

Malthus, T. (1798) *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson, London

Marino, R., Chan, F., Howarth, R.W., Pace, M.L. & Likens, G.E. (2006) Experimental tests of ecological constraints on planktonic nitrogen fixation in saline estuaries: 1. Nutrient and trophic controls. *Marine Ecology Progress Series*, 309, 25–39

Marino, R., Chan, F., Howarth, R., Pace M. & Likens, G. (2002) Ecological and biogeochemical interactions constrain planktonic nitrogen fixation in estuaries. *Ecosystems*, 5, 719–725

Maron, J.L. & Kauffman, M.J. (2006) Habitat-specific impacts of multiple consumers on plant population dynamics. *Ecology*, 8, 113–124

Martin, J.H. & Fitzwater, S.E. (1988) Iron deficiency limits phytoplankton growth in the Northeast Pacific Subarctic. *Nature*, 331, 341–343

Martin, J-L. & Thibault, J-C. (1996) Coexistence in Mediterranean warblers: ecological differences or interspecific territoriality? *Journal of Biogeography*, 13, 169–178

Martin, P.R. & Martin, T.E. (2001) Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology*, 82, 189–206

Martin, P.S. (1984) Prehistoric overkill: the global model. In: *Quaternary Extinctions: a Prehistoric Revolution* (P.S. Martin & R.G. Klein, eds.), pp. 354–403. University of Arizona Press, Tuscon, AZ

Marzusch, K. (1952) Untersuchungen über di Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung winter-schlantender Kartoffelkäfer. *Zeitschrift für vergleicherde Physiologie*, 34, 75–92

Maskell, L.C., Smart, S.M., Bullock, J.M., Thomson. K. & Stevens, C. (2010) Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. *Global Change Biology*, 16, 671–679

May, R.M. (1981) Patterns in multi-species communities. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn (R.M. May, ed.), pp. 197–227. Blackwell Scientific Publications, Oxford

May, R.M. (2010) Tropical arthropod species, more or less? *Science*, 329, 41–42

McGrady-Steed, J., Harris, P.M. & Morin, P.J. (1997) Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 390, 162–165

McIntosh, A.R. & Townsend, C.R. (1994) Interpopulation variation in mayfly antipredator tactics: differential effects of contrasting predatory fish. *Ecology*, 75, 2078–2090

McIntosh, A.R. & Townsend, C.R. (1996) Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behavior. *Oecologia*, 108, 174–181

McKane, R.B., Johnson, L.C., Shaver, G.R. et al. (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415, 68–71

McKay, J.K., Bishop, J.G., Lin, J.-Z., Richards, J.H., Sala, A. & Mitchell-Olds, T. (2001) Local adaptation across a climatic gradient despite small effective population size in the rare sapphire rockcress. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268, 1715–1721

McKey, D. (1979) The distribution of secondary compounds within plants. In: *Herbivores: their Interaction with Secondary Plant Metabolites* (G.A. Rosenthal & D.H. Janzen, eds.), pp. 56–134. Academic Press, New York

Mduma, S.A.R., Sinclair, A.R.E. & Hilborn, R. (1999) Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40 year record. *Journal of Animal Ecology*, 68, 1101–1122

Menges, E.S. & Dolan, R.W. (1998) Demographic viability of populations of *Silene regia* in midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology*, 86, 63–78

Menges, E.S. (2000) Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 51–56

Merryweather, J.W. & Fitter, A.H. (1995) Phosphorus and carbon budgets: mycorrhizal contribution in *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. under natural conditions. *New Phytologist*, 129, 619–627

Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC

Miller, D.D. & Mariani, S. (2010) Smoke, mirrors, and mislabeled cod: poor transparency in the European seafood industry. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 517–521

Milner-Gulland, E.J. & Mace, R. (1998) *Conservation of Biological Resources*. Blackwell Science, Oxford

Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M. et al. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396

Moilanen, A., Smith, A.T. & Hanski, I. (1998) Long-term dynamics in a metapopulation of the American pika. *American Naturalist*, 152, 530–542

Monks, A. & Kelly, D. (2006) Testing the resource-matching hypothesis in the mast seeding tree Nothofagus truncata (Fagaceae). *Austral Ecology*, 31, 366–375

Montagnes, D.J.S., Kimmance, S.A. & Atkinson, D. (2003) Using Q_{10}: can growth rates increase linearly with temperature? *Aquatic Microbial Ecology*, 32, 307–313

Montella, A., Gavin, A., Middleton, R., Autier, P. & Boniol. M. (2009) Cutaneous melanoma mortality starting to change: a study of trends in Northern Ireland. *European Journal of Cancer*, 45, 2360–2366

Mora, C. & Sale, P.F. (2011) Ongoing global biodiversity loss and the need to move beyond protected areas: a review of the technical and practical shortcomings of protected areas on land and sea. *Marine Ecology Progress Series*, 434, 251–266

Morin, P.J., Lawler, S.P. & Johnson, E.A (1988) Competition between aquatic insects and vertebrates: interaction strength and higher order interactions. *Ecology*, 69, 1401–1409

Mortensen, H.K., Dupont, Y.L. & Olesen, J.M. (2008) A snake in paradise: disturbance of plant reproduction following extirpation of bird flower-visitors on Guam. *Biological Conservation*, 141, 2146–2154

Mosier, A.R., Bleken, M.A., Chaiwanakupt, P. et al. (2002) Policy implications of human-accelerated nitrogen cycling. *Biogeochemistry*, 57/58, 477–516

Mueller, N.D., J.S. Berber, M. Johnston, D.K. Ray, N. Ramankutty, & J.A. Foley (2012) Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature*, 490, 254–257

Murdoch, W.W. & Stewart-Oaten, A. (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research*, 9, 1–131

Murdoch, W.W. (1966) Community structure, population control and competition—a critique. *American Naturalist*, 100, 219–226

Murray, D.L., Cary, J.R. & Keith, L.B. (1997) Interactive effects of sublethal nematodes and nutritional status on snowshoe hare vulnerability to predation. *Journal of Animal Ecology*, 66, 250–264

Mwendera, E.J., Saleem, M.A.M. & Woldu, Z. (1997) Vegetation response to cattle grazing in the Ethiopian Highlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 64, 43–51

Myers, R.A. (2001) Stock and recruitment: generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. *ICES Journal of Marine Science*, 58, 937–951

Nagy, E.S. & Rice, K.J. (1997) Local adaptation in two subspecies of an annual plant: implications for migration and gene flow. *Evolution*, 51, 1079–1089

National Research Council (1990) *Alternative Agriculture*. National Academy of Sciences, Academy Press, Washington, DC

Navas, M.-L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G. & Garnier, E. (2010) Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, 12, 183–196

Neilson, R.P., Prentice, I.C., Smith, B., Kittel, T. & Viner, D. (1998) Simulated changes in vegetation distribution under global warming. Available as Annex C at www.epa.gov/globalwarming/reports/pubs/ipcc/annex/index.html.

NERC (1990) *Our Changing Environment*. Natural Environment Research Council, London

Newsham, K.K., Fitter, A.H. & Watkinson, A.R. (1994) Root pathogenic and arbuscular mycorrhizal fungi determine fecundity of asymptomatic plants in the field. *Journal of Ecology*, 82, 805–814

Newsham, K.K., Fitter, A.H. & Watkinson, A.R. (1995) Multifunctionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 407–411

Niklas, K.J., Tiffney, B.H. & Knoll, A.H. (1983) Patterns in vascular land plant diversification. *Nature*, 303, 614–616

Nilsson, L.A. (1988) The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, 334, 147–149

Nixon, S.W. et al. (1996) The fate of nitrogen and phosphorus at the land-sea margin of the North Atlantic Ocean. *Biogeochemistry*, 35, 141–180

Norton, I.O. & Sclater, J.G. (1979) A model for the evolution of the Indian Ocean and the breakup of Gondwanaland. *Journal of Geophysical Research*, 84, 6803–6830

Nowak, R.M. (1979) *North American Quaternary Canis*. Monograph No. 6, Museum of Natural History. University of Kansas, Lawrence, KS

O'Brien, E.M. (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, 20, 181–198

Oaks, J.L., Gilbert, M., Virani, M.Z. et al. (2004) Diclofenac residues as the cause of vulture population decline in Pakistan. *Nature*, 427, 629–633

Odum, E.P. (1953) *Fundamentals of Ecology*, 1st ed. Saunders, Philadelphia

Oedekoven, M.A. & Joern, A. (2000) Plant quality and spider predation affects grasshoppers (Acrididae): food-quality-dependent compensatory mortality. *Ecology*, 81, 66–77

Oerke, E.C. (2006) Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science*, 144, 31–43

Ogden, J. (1968) *Studies on reproductive strategy with particular reference to selected composites*. PhD thesis, University of Wales, Bangor

Osborne, C.P. & Beerling, D.J. (2006) Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C4 plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 361, 173–194

Osmundson, D.B., Ryel, R.J., Lamarra, V.L. & Pitlick, J. (2002) Flow–sediment–biota relations: implications for river regulation effects on native fish abundance. *Ecological Applications*, 12, 1719–1739

Oviatt, C.A., Doering, P., Nowicki, B., Reed, L., Cole, J. & Frithsen, J. (1995) An ecosystem level experiment on nutrient limi-

tation in temperate coastal marine environments. *Marine Ecology Progress Series*, 116, 171–179
Owen-Smith, N. (1987) Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology*, 13, 351–362
Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 483–488
Paine, R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100, 65–75
Paine, R.T. (1979) Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *Science*, 205, 685–687
Palmer, T.M., Young, T.P., Stanton, M.L. & Wenk, E. (2000) Short term dynamics of an acacia ant community in Laikipia, Kenya. *Oecologia*, 123, 425–435
Passarge, J., Hol, S., Escher, M. & Huisman, J. (2006) Competition for nutrients and light: stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion? *Ecological Monographs*, 76, 57–72
Paterson, S. & Viney, M.E. (2002) Host immune responses are necessary for density dependence in nematode infections. *Parasitology*, 125, 283–292
Pauly, D. & Christensen, V. (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374, 255–257
Pavia, H. & Toth, G.B. (2000) Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Ecology*, 81, 3212–3225
Pearl, R. (1927) The growth of populations. *Quarterly Review of Biology*, 2, 532–548
Pearl, R. (1928) *The Rate of Living*. Knopf, New York
Pearson, D.E. & Callaway, R.M. (2003) Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 456–461
Peay, K.G., Garbelotto, M. & Bruns, T.D. (2010) Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands. *Ecology*, 91, 3631–3640
Penn, A.M., Sherwin, W.B., Gordon, G., Lunney, D., Melzer, A. & Lacy, R.C. (2000) Demographic forecasting in koala conservation. *Conservation Biology*, 14, 629–638
Pennings, S.C. & Callaway, R.M. (2002) Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia*, 131, 479–489
Perrins, C.M. (1965) Population fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology*, 34, 601–647
Petren, K. & Case, T.J. (1996) An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology*, 77, 118–132
Petren, K., Grant, B.R. & Grant, P.R. (1999) A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA variation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266, 321–329
Pimentel, D. (1993) Cultural controls for insect pest management. In: *Pest Control and Sustainable Agriculture* (S. Corey, D. Dall & W. Milne, eds.), pp. 35–38. Commonwealth Scientific and Research Organisation, East Melbourne, New South Wales
Pimentel, D., Krummel, J., Gallahan, D. et al. (1978) Benefits and costs of pesticide use in U.S. food production. *Bioscience*, 28, 777–784
Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50, 53–65
Pimm, S.L. (1991) *The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago
Pitcher, T.J. & Hart, P.J.B. (1982) *Fisheries Ecology*. Croom Helm, London
Poffenbarger, H.J., Needelman, B.A. & Megonical, J.P. (2011) Salinity influences on methane emissions from tidal marshes. *Wetlands*, 31, 831–842
Pope, S.E., Fahrig, L. & Merriam, H.G. (2000) Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology*, 81, 2498–2508
Population Reference Bureau (2006) http://www.prb.org/Publications/GraphicsBank/PopulationTrends.aspx.
Pounds, A.P., Bustamante, M.R., Coloma, L.A., Consuegra, J.A., Fogden, M.P.L., Foster, P.N., Marca, E., Masters, K.L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S.R., Sanchez-Azofeifa, G.A., Still, C.J. & Young, B.E. (2006) Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439, 161–167
Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A. et al. (1996) Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, 46, 609–620
Primack, R.B. (1993) *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA
Pywell, R.F., Bullock, J.M., Walker, K.J., Coulson, S.J., Gregory, S.J. & Stevenson, M.J. (2004) Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *Journal of Applied Ecology*, 41, 880–887
Raffaelli, D. & Hawkins, S. (1996) *Intertidal Ecology*. Kluwer, Dordrecht
Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18, 200–205
Rahel, F.J. (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 291–315
Rainey, P.B. & Trevisano, M. (1998) Adaptive radiation in a heterogeneous environment. *Nature*, 394, 69–72
Ramankutty, N., Evan, A.T., Monfreda, C. & Foley, J.A. (2008) Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, **22**, GB1003
Randall, M.G.M. (1982) The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology*, 51, 993–1016
Ratcliffe, D.A. (1970) Changes attributable to pesticides in egg breakage frequency and eggshell thickness in some British birds. *Journal of Applied Ecology*, 7, 67–107
Rätti, O., Dufva, R. & Alatalo, R.V. (1993) Blood parasites and male fitness in the pied flycatcher. *Oecologia*, 96, 410–414
Reganold, J.P., Glover, J.D., Andrews, P.K. & Hinman, H.R. (2001) Sustainability of three apple production systems. *Nature*,

410, 926–929
Rezende, E.L., Albert, E.M., Fortuna, M.A. & Bascompte, J. (2009) Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12, 779–788
Reznick, D. & Endler, J.A. (1982) The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 36, 160–177
Ribas, C.R., Schoereder, J.H., Pic, M. & Soares, S.M. (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology*, 28, 305–314
Ricklefs, R.E. & Lovette, I.J. (1999) The role of island area *per se* and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68, 1142–1160
Ricklefs, R.E. (1973) *Ecology*. Nelson, London
Ridley, M. (1993) *Evolution*. Blackwell Science, Boston
Riis, T. & Sand-Jensen, K. (1997) Growth reconstruction and photosynthesis of aquatic mosses: influence of light, temperature and carbon dioxide at depth. *Journal of Ecology*, 85, 359–372
Risebrough, R. (2004) Fatal medicine for vultures. *Nature*, 427, 596–598
Rockström, J. *et al*. (2009) A safe operating space for humanity. *Nature*, 461, 472–475
Rodrigues, A.S.L., Pilgrim, J.D., Lamoreux, J.F., Hoffmann, M. & Brooks, T.M. (2006) The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 71–76
Rogers, D.J. & Randolph, S.E. (2000) The global spread of malaria in a future, warmer world. *Science*, 489, 1763–1766
Rohr, D.H. (2001) Reproductive trade-offs in the elapid snakes *Austrelap superbus* and *Austrelap ramsayi*. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 1030–1037
Root, R. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37, 317–350
Rosenthal, G.A., Dahlman, D.L. & Janzen, D.H. (1976) A novel means for dealing with l-canavanine, a toxic metabolite. *Science*, 192, 256–258
Rosenthal, G.A., Hughes, C.G. & Janzen, D.H. (1982) L-Canavanine, a dietary nitrogen source for the seed predator *Caryedes brasiliensis* (Bruchidae). Science, 217, 353–355
Rosenzweig, M.L. & Sandlin, E.A. (1997) Species diversity and latitudes: listening to area's signal. *Oikos*, 80, 172–176
Rosenzweig, M.L. (1971) Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171, 385–387
Rouphael, A.B. & Inglis, G.J. (2001) 'Take only photographs and leave only footprints'? An experimental study of the impacts of underwater photographers on coral reef dive sites. *Biological Conservation*, 100, 281–287
Roura-Pascual, N., Suarez, A.V., Gomez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A.L. & Townsend Peterson, A. (2004) Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 271, 2527–2534
Rowe, C.L. (2002) Differences in maintenance energy expenditure by two estuarine shrimp (*Palaemonetes pugio* and *P. vulgaris*) that may permit partitioning of habitats by salinity. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 132, 341–351
Roy, M.S., Geffen, E., Smith, D., Ostrander, E.A. & Wayne, R.K. (1994) Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Molecular Biology and Evolution*, 11, 553–570
Ruiters, C. & McKenzie, B. (1994) Seasonal allocation and efficiency patterns of biomass and resources in the perennial geophyte *Sparaxis grandiflora* subspecies *fimbriata* (Iridaceae) in lowland coastal Fynbos, South Africa. *Annals of Botany*, 74, 633–646
Rundle, H.D. & Nosil, P. (2005). Ecological speciation, *Ecology Letters*, 8, 336–352
Saccheri, I.J., Rousset, F., Watts, P.C., Brakefield, P.M. & Cook, L.M. (2008). Selection and gene flow on a diminishing cline of melanic peppered moths. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105, 16212–16217
Sale, P.F. & Douglas, W.A. (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*, 65, 409–422
Sale, P.F. (1979) Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia*, 42, 159–177
Salek, M. (2012) Spontaneous succession on opencast mining sites: implications for bird biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 49, 1417–1425
Salisbury, E.J. (1942) *The Reproductive Capacity of Plants*. Bell, London
Sanchez-Azofeifa, G.A., Pfaff, A., Robalino, J.A. & Boomhower, J. (2007) Costa Rica's Payment for Environmental Services program: intention, implementation and impact. *Conservation Biology*, 21, 1165–1173
Sanders, N.J., Moss, J. & Wagner, D. (2003) Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 93–102
Santelmann, M.V., White, D., Freemark, K. et al. (2004) Assessing alternative futures for agriculture in Iowa, USA. *Landscape Ecology*, 19, 357–374
Savidge, J.A. (1987) Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology*, 68, 660–668
Sax, D.F. & Gaines, S.D. (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 561–566
Schindler, D.W. (1971) Carbon, nitrogen, and phosphorus and the eutrophication of freshwater lakes. *Journal of Phycology*, 7, 321–329
Schindler, D.W. (1974) Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. *Science*, 184, 897–899
Schindler, D.W. (1977) Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 195(4275), 260–262
Schindler, D.W. (2009) A personal history of the Experimental Lakes Area project. *Canadian Journal of Fisheries an Aquatic Sciences*, 66, 1837–1847.
Schindler, D.W. (1998) Replication versus realism: The need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1, 323–334

Schindler, D.W., Mills, K.H., Malley, D.F., Findlay, D.L., Shearer, J.A., Davies, I.J., Turner, M.A., Linsey, G.A. & Cruikshank, D.R. (1985) Long-term ecosystem stress: the effects of years of experimental acidification on a small lake. *Science*, 228, 1395–401

Schlesinger, W.H. (1997) Biogeochemistry: An Analysis of Global Change, *2nd ed*n. Academic Press.

Schluter, D. (2001) Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 372–380

Schoener, T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122, 240–285

Schoenly, K., Beaver, R.A. & Heumier, T.A. (1991) On the trophic relations of insects: a food-web approach. *American Naturalist*, 137, 597–638

Schroeder, M.S. & Janos, D.P. (2004) Phosphorus and intraspecific density alter plant responses to arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*, 264, 335–348

Schulze, E.D. (1970) Dre CO_2-Gaswechsel de Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhäbgigkeit von den Klimafaktoren in Freiland. *Flora, Jena*, 159, 177–232

Schulze, E.D., Fuchs, M.I. & Fuchs, M. (1977a) Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest in northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO_2 uptake in different crown layers. *Oecologia*, 29, 43–61

Schulze, E.D., Fuchs, M.I. & Fuchs, M. (1977b) Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest in northern Germany. III. The significance of the evergreen habit. *Oecologia*, 30, 239–249

Schwartz, O.A., Armitage, K.B. & Van Vuren, D. (1998) A 32-year demography of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Journal of Zoology*, 246, 337–346

Searchinger et al. (2008) Use of U.S. croplands for biofuels increases greenhouse gases through emissions from land use change. *Science*, 5867, 1238–1240

Shankar Raman, T., Rawat, G.S. & Johnsingh, A.J.T. (1998) Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *Journal of Applied Ecology*, 35, 214–231

Shanklin, J. (2010) Reflections on the ozone hole. *Nature*, 465, 34–35

Sherman, C.D.H & Ayre, D.L (2008). Fine-scale adaptation in a clonal sea anemone. *Evolution*, 62, 1373–1380

Shindell, D., Kuylenstierna, J.C.I., Vignati, E., van Dingenen, R., Armann, M., Klimont, Z., Anenberg, S.C., Muller, N., Janssents-Maenhout, G., Rase, F., Schwartsz, J., Faluvegi, G., Pozzoli, L, Kupiainen, K., Hoglund-Isaksson, L, Emberson, L, Streets, D., Ramanathan, V., Hicks, K., Kim Oanh, N.T., Milly, G., Wiklliams, M., Demkine, V. & Fowler, D. (2012) Simultaneously mitigating near-term climate change and improving human health and food security. *Science*, 335, 183–189

Shindell, D.T., Faluvegi, G., Koch, D.M., Schmidt, G.A., Unger, N. & Bauer, S.E. (2009) Improved attribution of climate forcing to emissions. *Science*, 326, 716–718

Sibly, R.M. & Hone, J. (2002) Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 357, 1153–1170

Sieman, E., Haarstad, J. & Tilman, D. (1999) Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography*, 22, 406–414

Sillmann, J. & Roekner E. (2008) Indices for extreme events in projections of anthropogenic climate change. *Climatic Change*, 86, 83–104

Simberloff, D.S. (1976) Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, 57, 629–648

Simberloff, D.S., Dayan T., Jones, C. & Ogura, G. (2000) Character displacement and release in the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus*. *Ecology*, 91, 2086–2099

Simon, K.S., Townsend, C.R., Biggs, B.J.F., Bowden, W.B. & Frew, R.D. (2004) Habitat-specific nitrogen dynamics in New Zealand streams containing native or invasive fish. *Ecosystems*, 7, 777–792

Sinclair, B.J. & Sjursen, H. (2001) Cold tolerance of the Antarctic springtail *Gomphiocephalus hodgsoni* (Collembola, Hypogastruridae). *Antarctic Science*, 13, 277–279

Singleton, G., Krebs, C.J., Davis, S., Chambers, L. & Brown, P. (2001) Reproductive changes in fluctuating house mouse populations in southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268, 1741–1748

Slobodkin, L.B., Smith, F.E. & Hairston, N.G. (1967) Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *American Naturalist*, 101, 109–124

Smith, C.R., De Leo, F.C., Bernardino, A.F., Sweetman, A.K. & Martinez Arbizu, P. (2008) Abyssal food limitation, ecosystem structure and climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 518–528

Smith, J.W. (1998) Boll weevil eradication: area-wide pest management. *Annals of the Entomological Society of America*, 91, 239–247

Smith, S.V. (1984) Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnology and Oceanography*, 29, 1149–1160

Sousa, M.E. (1979a) Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, 49, 227–254

Sousa, M.E. (1979b) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, 60, 1225–1239

Spiller, D.A. & Schoener, T.W. (1990) A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating predators on foliage damage. *Nature*, 347, 469–472

Stanton, M.L., Palmer, T.M. & Young, T.P. (2002) Competition-colonization trade-offs in a guild of African acacia ants. *Ecological Monographs*, 72, 347–363

Stenseth, N.C., Falck, W., Bjornstad, O.N. & Krebs, C.J. (1997) Population regulation in snowshoe hare and lynx populations: asymmetric food web configurations between the snowshoe hare and the lynx. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 94, 5147–5152

Stevens, C. J., Dupre, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D.J.G., Bleeker, A., Diekmann, M., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D., Corcket, D., Mountford, J.O., Vandvick, V., Aarrestad, P.A., Muller, S. & Dise, N.B. (2011) The impact of nitrogen deposition on acid grasslands in the Atlantic region of Europe. *Environmental Pollution*, 159, 2243–2250

Stevens, C.E. & Hume, I.D. (1998) Contributions of microbes in vertebrate gastrointestinal tract to production and conservation of nutrients. *Physiological Reviews*, 78, 393–426

Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, 82, 319–327

Stouffer, D.B. & Bascompte, J. (2011) Compartmentalization increases food web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108, 3648–3652

Strauss, S.Y. & Agrawal, A.A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 179–185

Strauss, S.Y., Irwin, R.E. & Lambrix, V.M. (2004) Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish. *Journal of Ecology*, 92, 132–141

Strong, D.R. Jr., Lawton, J.H. & Southwood, T.R.E. (1984) *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Susarla, S., Medina, V.F. & McCutcheon, S.C. (2002) Phytoremediation: an ecological solution to organic chemical contamination. *Ecological Engineering*, 18, 647–658

Sutherland, W.J., Gill, J.A. & Norris, K. (2002) Density-dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences. In: *Dispersal Ecology* (J.M. Bullock, R.E. Kenward & R.S. Hails, eds.), pp. 134–151. Blackwell Publishing, Oxford

Sutton, S.L. & Collins, N.M. (1991) Insects and tropical forest conservation. In: *The Conservation of Insects and their Habitats* (N.M. Collins & J.A. Thomas, eds.), pp. 405–424. Academic Press, London

Swan, G., Naidoo, V., Cuthbert, R. et al. (2006) Removing the threat of diclofenac to critically endangered Asian vultures. *Public Library of Science Biology*, 4(3), e66. doi: 10.1371/journal.pbio.0040066.

Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M. (1979) *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Swinnerton, K.J., Groombridge, J.J., Jones, C.G., Burn, R.W. & Mungroo, Y. (2004) Inbreeding depression and founder diversity among captive and free-living populations of the endangered pink pigeon *Columba mayeri*. *Animal Conservation*, 7, 353–364

Symonides, E. (1979) The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations. *Ekologia Polska*, 27, 191–234

Symonides, E. (1983) Population size regulation as a result of intra-population interactions. I. The effect of density on the survival and development of individuals of *Erophila verna* (L.). *Ekologia Polska*, 31, 839–881

Tanaka, M.O. & Magalhaes, C.A. (2002) Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 151–158

Taniguchi, Y. & Nakano, S. (2000) Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology*, 81, 2027–2039

Tansley, A.G. (1904) The problems of ecology. *New Phytologist*, 3, 191–200

Taylor, I. (1994) *Barn Owls. Predator–Prey Relationships and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge

Téllez-Valdés, O. & Dávila-Aranda, P. (2003) Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Conservation Biology*, 17, 846–853

terHorst, C.P. (2011) Experimental evolution of protozoan traits in response to interspecific competition. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 36–46

Thomas, C.D. & Harrison, S. (1992) Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *Journal of Applied Ecology*, 61, 437–446

Thomas, C.D. & Jones, T.M. (1993) Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 62, 472–481

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E. et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148

Thomas, C.D., Thomas, J.A. & Warren, M.S. (1992) Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia*, 92, 563–567

Thompson, R.M., Townsend, C.R., Craw, D., Frew, R. & Riley, R. (2001) (Further) links from rocks to plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 543

Tilman, D. (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ

Tilman, D. (1986) Resources, competition and the dynamics of plant communities. In: *Plant Ecology* (M.J. Crawley, ed.), pp. 51–74. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Tilman, D. (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350–363

Tilman, D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B. D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R.W., Schindler, D., Schlesinger, W., Simberloff D. & Swackhamer, D. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292, 281–284

Tilman, D., Mattson, M. & Langer, S. (1981) Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography*, 26, 1020–1033

Tittensor, D.P., Rex, M.A., Stuart, C.T., McClain, C.R. & Smith, C.R. (2011) Species-energy relationships in deep-sea molluscs. *Biology Letters*, 7, 718–722

Tokeshi, M. (1993) Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research*, 24, 112–186

Tonn, W.M. & Magnuson, J.J. (1982) Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, 63, 137–154

Townsend, A. & Howarth, R.W. (2010) Human acceleration of the global nitrogen cycle. *Scientific American*, 302, 32–39

Townsend, A.R., Howarth, R., Bazzaz, F.A., Booth, M.S., Cleveland, C.C., Collinge, S.K., Dobson, A.P., Epstein, P.R., Holland, E.A., Keeney, D.R., Mallin, M.A., Rogers, C.A., Wayne P. & Wolfe, A.H. (2003) Human health effects of a changing global nitrogen cycle. *Frontiers in Ecology & Environment*, 1, 240–246

Townsend, C.R. & Crowl, T.A. (1991) Fragmented population structure in a native New Zealand fish: an effect of introduced brown trout? *Oikos*, 61, 348–354

Townsend, C.R. (2007) *Ecological Applications: Toward a Sustainable World*. Blackwell Publishing, Oxford

Townsend, C.R., Hildrew, A.G. & Francis, J.E. (1983) Community structure in some southern English streams: the influence of physiochemical factors. *Freshwater Biology*, 13, 521–544

Townsend, C.R., Scarsbrook, M.R. & Dolédec, S. (1997) The intermediate disturbance hypothesis, refugia and bio-diversity in streams. *Limnology and Oceanography*, 42, 938–949

Townsend, C.R., Thompson, R.M., McIntosh, A.R. et al. (1998) Disturbance, resource supply, and food-web architecture in streams. *Ecology Letters*, 1, 200–209

Turkington, R. & Harper, J.L. (1979) The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine scale biotic differentiation. *Journal of Ecology*, 67, 245–254

Turner, J.R.G., Lennon, J.J. & Greenwood, J.J.D. (1996) Does climate cause the global biodiversity gradient? In: *Aspects of the Genesis and Maintenance of Biological Diversity* (M. Hochberg, J. Claubert & R. Barbault, eds.), pp. 199–220. Oxford University Press, London

Uchida, Y. & Inoue, M. (2010) Fish species richness in spring-fed ponds: effects of habitat size versus isolation in temporally variable environments. *Freshwater Biology*, 55, 983–994

UNEP (2003) *Global Environmental Outlook Year Book 2003*. United Nations Environmental Program (UNEP), GEO Section, Nairobi, Kenya

UNEP (2014) *Assessing global land use: Balancing consumption with sustainable supply*. United Nations Environment Programme, Paris, France

United Nations (1998) *Global Change and Sustainable Development: Critical Trends*. Report of the Secretary General, United Nations, New York. (Also available on the world wide web at www.un.org/esa/sustdev/trends.html.)

United Nations (2002) *Global Environmental Outlook 3*. Report of the United Nations Environmental Program (UNEP). UNEP, www.unep.org/GEO/geo3.

United Nations (2005) *The World Population Prospects: the 2004 Revision*. Analytical Report Vol. III. Department of Economic and Social Affairs, Population Division, United Nations. United Nations, New York

United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division (2011) *World Population Prospects: The 2010 Revision*. United Nations, New York

Valdivia, N., Hiedemann, A., Thiel, M., Molis, M. & Wahl, M. (2005) Effects of disturbance on the diversity of hard-bottom macrobenthic communities on the coast of Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 299, 45–54

Valeix, M., Loveridge, A.J., Chamaille-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H. & McDonald, D.W. (2009) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*, 90, 23–30

Valentine, J.W. (1970) How many marine invertebrate fossil species? A new approximation. *Journal of Paleontology*, 44, 410–415

Valladares, V.F. & Pearcy, R.W. (1998) The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia*, 114, 1–10

van der Jeugd, H.P. (1999) *Life history decisions in a changing environment: a long-term study of a temperate barnacle goose population*. PhD thesis, Uppsala University, Uppsala

Vannotte, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137

Vázquez, G.J.A. & Givnish, T.J. (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86, 999–1020

Verhoeven, J.T.A., Arheimer, B., Yin, C. & Hefting, M.M. (2006) Regional and global concerns over wetlands and water quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 96–103

Virolainen, K.M., Suomi, T., Suhonen, J. & Kuitunen, M. (1998) Conservation of vascular plants in single large and several small mires: species richness, rarity and taxonomic diversity. *Journal of Applied Ecology*, 35, 700–707

Vitousek, P.M. & Farrington, H. (1997) Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 37, 63–75

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494–499

Volterra, V. (1926) Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. (Reprinted in 1931. In: *Animal Ecology* (R.N. Chapman, ed.), pp. 409–448. McGraw Hill, New York.)

vonHoldt, B.M., Pollinger, J.P., Earl, D.A., Knowles, J.C., Boyko, A.R., Parker, H., Geffen, E., Pilot, M., Jedrzejewski W., Jedrzejewska, B., Sidorovich, V., Greco, C., Randi, E., Musiani, M., Kays, R., Bustamante, C.D., Ostrander, E.A., Novembre, J. & Wayne, R.K. (2011) A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids. *Genome Research*, 21, 1294–305

Waage, J.K. & Greathead, D.J. (1988) Biological control: challeges and opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 318, 111–128

Wackernagel, M., Schulz, N.B., Deumling, D., Callejas Linares, A., Jenkins, M., Kapos, V., Monfreda, C., Loh, J., Myers, M., Norgaard, R. & Randers, J. (2002) Tracking the ecological overshoot of the human economy. *Proceedings of the National Academy of the USA*, 99, 9266–9271

Wake, D.B. & Vredenburg, V.T. (2008) Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105, 11466–11473

Walsh, J.A. (1983) Selective primary health care: strategies for control of disease in the developing world. IV. Measles. *Reviews of Infectious Diseases*, 5, 330–340

Wang, G.-H. (2002) Plant traits and soil chemical variables during a secondary vegetation succession in abandoned fields on the Loess Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 44, 990–998

Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Barker, G.M. (2000) Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*, 89, 11–23

Warren, P.H. (1989) Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web. *Oikos*, 55, 299–311

Watkinson, A.R. & Harper, J.L. (1978) The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *Journal of Ecology*, 66, 15–33

Wayne, R.K. & Jenks, S.M. (1991) Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. *Nature*, 351, 565–568

Wayne, R.K. (1996) Conservation genetics in the Canidae. In: *Conservation Genetics* (J.C. Avise & J.L. Hamrick, eds.), pp. 75–118. Chapman & Hall, New York

Webb, S.D. (1987) Community patterns in extinct terrestrial invertebrates. In: *Organization of Communities: Past and Present* (J.H.R. Gee & P.S. Giller, eds.), pp. 439–468. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Webb, W.L., Lauenroth, W.K., Szarek, S.R. & Kinerson, R.S. (1983) Primary production and abiotic controls in forests, grasslands and desert ecosystems in the United States. *Ecology*, 64, 134–151

Wegener, A. (1915) *Entstehung der Kontinenter und Ozeaner*. Samml. Viewig, Braunschweig. (English translation 1924. *The Origins of Continents and Oceans*, translated by J.G.A. Skerl. Methuen, London

Wheeler, B.D. & Shaw, S.C. (1991) Above-ground crop mass and species richness of the principle types of rich-fen vegetation of lowland England and Wales. *Journal of Ecology*, 79, 285–301

White, G. (1789) *The Natural History and Antiquities of Selborne*. (Reprinted in 1977 as *The Natural History of Selborne* (G. White and R. Mabey). Penguin, London.)

Whitehead, A.N. (1953) *Science and the Modern World*. Cambridge University Press, Cambridge

Whittaker, R.J. (2010) Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, 91, 2522–2533

Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2003) Climatic–energetic explanations of diversity: a macroscopic perspective. In: *Macroecology: Concepts and Consequences* (T.M. Blackburn & K.J. Gaston, eds), pp. 107–129. Blackwell Publishing, Oxford

Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. & Losos, E. (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*, 48, 607–615

Williams, W.D. (1988) Limnological imbalances: an antipodean viewpoint. *Freshwater Biology*, 20, 407–420

Winemiller, K.O. (1990) Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, 60, 331–367

Withler, R.E., Candy, J.R., Beacham, T.D. & Miller, K.M. (2004) Forensic DNA analysis of Pacific salmonid samples for species and stock identification. *Environmental Biology of Fishes*, 69, 275–285

Woiwod, I.P. & Hanski, I. (1992) Patterns of density dependence in moths and aphids. *Journal of Animal Ecology*, 61, 619–629

Wolff, J.O., Schauber, E.M. & Edge, W.D. (1997) Effects of habitat loss and fragmentation on the behavior and demography of gray-tailed voles. *Conservation Biology*, 11, 945–956

Wootton, J.T. (1992) Indirect effects, prey susceptibility, and habitat selection: impacts of birds on limpets and algae. *Ecology*, 73, 981–991

Worland, M.R. & Convey, P. (2001) Rapid cold hardening in Antarctic microarthropods. *Functional Ecology*, 15, 515–524

World Health Organization (2013a) http://www.who.int/globalchange/summary/en/index4.html.

World Health Organization (2013b) Obesity and overweight, fact sheet #311. United Nations, Geneva, Switzerland. http://www.who.int/nutrition/topics/3_foodconsumption/en/

World Resources Institute (2011) Reefs at Risk Revisited. The World Resources Institute.

Wright, S., Keeling, J. & Gillman, L. (2006) The road from Santa Rosalia: a faster tempo of evolution in tropical climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103, 7718–7722

Yao, I., Shibao, H. & Akimoto, S. (2000) Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oikos*, 89, 3–10

Yodzis, P. (1986) Competiton, mortality and community structure. In: *Community Ecology* (J. Diamond & T.J. Case, eds.), pp. 480–491. Harper & Row, New York

Yoshida, T., Jones, L.E., Ellner, S.P., Fussmann, G.F. & Hairston, N.G., Jr. (2003) Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator–prey system. *Nature*, 424, 303–306

Zhang, Y., Bi, P., Hiller, J.E., Sun, Y. & Ryan, P. (2007) Climate variations and bacillary dysentery in northern and southern cities of China. *Journal of Infection*, 55, 194–200

Zimmer, M. & Topp, W. (2002) The role of coprophagy in nutrient release from feces of phytophagous insects. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1093–1099

Zimov, S.A., Schuur, E.A.G. & Chapin, F.S. (2006) Permafrost and the global carbon budget. *Science*, 312, 1612–1613

Stichwortverzeichnis

A

Abschreckung 107
Abundanz 159f, 308
– Determinierung und Regulation 311–314
– Korrelation 309f
– von Beuteorganismen 235–239, 269
Abundanzzyklus 256–260
– Mikroparasit 260
Abwehr 104–107, 283
– bei Schmetterlingsraupen 107
– chemische 104, 106, 133
  – induzierbare 105
– konstitutive 105
– Verhaltensmaßnahme 107
  – von Beuteindividuen 239–244, 270
Abwehrstoff, chemischer 241, 285
Abwehrstruktur 241
Acidophile 85
Ackerschnecke (*Agriolimax reticulatus*) 105
Ackerschöterich (*Erysimum cheiranthoides*) 325f
Acker-Witwenblume (*Knautia arvensis*) 322
adaptive Variation 276
Afrikanischer Elefant (*Loxodonta africana*) 484f
Afrikanischer Wildhund (*Lycaon pictus*) 245
Aids 534f
Akelei (*Aquilegia* sp.) 297
Akklimatisation 77–79
Albatros 278–180
Algen 103, 139f, 148
– Nährstoffaufnahme 95
– Produktion 561
Algenblüte 27f, 412f
Algenwachstum 26–28
allgemeine Gasgleichung 118
allopatrische Artbildung 53–56
allopatrische Phase 51
Alpatow, W. 204
Alterspyramide, Weltbevölkerung 529
Altersstruktur 172, 527
– Ameise (*Myrmelachia schumanni*) 294f
Ameise (*Pseudomyrmex ferruginea*) 293
Ameisenpflanze (*Piper cenocladum*) 339f
Amerikanischer Pfeifhase (*Ochotona princeps*) 322f
Amerikanischer Strandhafer (*Ammophila breviligulata*) 330f
Ammoniak 462
Ammonium 299, 301
Amphibien 491–494
Analogie 65
Anemonenfische 218–220
Ångström, K. 442
Anheftungsmechanismus 296
Annuelle 21f, 161, 373
– ephemere 163
– Lebenstafel 168f
annueller Lebenszyklus 161–163
Anopheles-Mücke 534
Anoxie 150
Anpassung 274
– an die Umwelt 65f
– lokale 42–47, 59
Anteil der vom Menschen genutzten Nettoprimärproduktion (HANPP) 395f
Antibiotika 562
– in der Nutztierhaltung 536
Antibiotikaresistenz 536f
Apatit 425
Äpfelsäure (Malat) 93
aphotische Zone 143
Aposematismus 106
Aquakultur 561–563, 565
aquatisches Biom, kontinentales 136–142, 151
Äquator 116–118, 383
Äquität 356f
Ara-Arten (*Ara* sp.) 511
Arbuskel 300
arbuskuläre Mykorrhiza 299f
Archaea 420–422
Arealgröße 486
Arrhenius, S. 440–442
Art 50
– endemische 54, 57
– Gesamtzahl an Arten 476
– Verbreitung von Arten 59–61, 64
– Verlust von Arten 475f
Arten-Areal-Beziehung 377–382, 509
Artenarmut 133, 372
Artbildung 50
– allopatrische 53–56
– auf Inseln 53f, 56
– Ökologie 66
– sympatrische 56–58
Artenpool 378
Artenreichtum 128, 326f, 334, 350, 356, 358, 474, 486
– auf abgelegenen Inseln 378–380, 382
– bei Sukzession 386f, 389
– Determinanten 360–371
– Einfluss der Prädation 359f
– Entwicklung 357 Gefährdung 493
– Gradient 382–389
– in unterschiedlicher Höhenlage 384–386
– in unterschiedlicher Wassertiefe 384–386
– Korrelationsmuster 363
– Modell 359
– quantitative Erfassung 356–360, 387f
– Regression 367
– tropische Lebensgemeinschaften 383f
– Zeitfaktor 372–377, 380–382, 388
– Artenschutz 335, 474, 510
– Artenschutzgebiet 503
Artenzusammensetzung 346
Asiatischer Elefant (*Elephus maximus*) 274f
Asiatischer Hausgecko (*Hemidactylus frenatus*) 198
Aspirin 477
Aspisviper (*Vipera aspis*) 187
Assimilationseffizienz (AE) 416
Ästuar 150, 394, 408–411, 426, 430, 466, 468
– Beweidung 411
Atlantischer Kabeljau (*Gadus morhua*) 281f, 561f
atmosphärische Deposition 468
Atmung 97, 442, 453
Auftriebszone 403
– im Meer 394
– küstennahe 146f
ausbeutervermittelte Coexistenz 369
Ausbeutungskonkurrenz 108
Ausbreitung 174–179, 191, 318–325, 353
– alters- und geschlechtsabhängige 176f, 179
– dichteabhängige 176f
– invasive 176
– postglaziale 59

Ausbreitungsentfernung 319f
Ausrottung 557
Aussterbekette 496f
Aussterben 61, 321, 325, 361, 377
Aussterberate 321, 378, 476, 484
Aussterberisiko 476, 478f, 560
Aussterbespirale, siehe Aussterbestrudel
Aussterbestrudel 493, 495
Aussterbewahrscheinlichkeit 497, 499f
Australische Wollschildlaus (*Icerya purchasi*) 547f
Austrocknung 148
Autotrophe 99, 101
autotrophe Primärproduzenten 413

B

Bachling (*Rivulus hartii*) 47
Bakterien 291, 414, 420–422
– chemiautotrophe 144f
Bakteriophagen 291
Bakteroid 300
Bambus 165
Banane 542
Barsac Declaration 538
Bartgras (*Bothriochloa insculpta*) 267f
Baumwollkapselbohrer (*Helicoverpa zea*) 546
Baumwollkapselkäfer (*Anthonomus grandis*) 546
Beeinträchtigung, gegenseitige 261
Behaartes Schaumkraut (*Cardamine hirsuta*) 209, 211
Belt`sches Körperchen 293f
Bengalgeier (*Gyps bengalensis*) 31f
Besiedlung 386
Besiedlungsrate 321
Bestäubung 296
Beute 234
Beuteltiere 64f
Bevölkerungsproblem, Ursachen 525
Bevölkerungswachstum 523–530, 564
– Auswirkung 523
Bewässerung 550f
Beweidungsintensität 267f
bienne Pflanzen 161
Bilharziose 466
Biodiesel 555
Biodiversität 474, 501
– Bedrohung 483–497, 518
– marine 505
– Wert 477f
Biodiversitätshotspot 507f
– globale Verteilung 509
Biodiversitätsschutzgebiet 516
Biodiversitätsszenario 516f
Biogeochemie 438–440, 470
biogeografisches Modell 137f
bioklimatische Regel 81
Biokraftstoff 553, 555f
biologische Anbaufläche 504f
biologische Fitness 235–239, 243f, 269, 290
biologische Schädlingsbekämpfung 6, 289, 477, 547–549
biologische Vielfalt, siehe Biodiversität
biologischer Anbau 502
biologischer Artbegriff 50
Biom 122
– globale Verteilung 124
Biomagnifikation 541–545, 564
Biomasse 29f, 393, 404
– Biospezies 50, 54
Biosphäre 9
Biotopgebiet 503
Biotopkorridor 516
Biozönose 9
Birkenspanner (*Biston betularia*) 48
Bischofskiefer (*Pinus muricata*) 329
Bison (*Bison bison*) 249
Blattlaus (Tuberculatus quercicola) 295f
Blauhäher (*Cyanocitta cristata*) 106
Bläuling (*Hypochrysops halyaetus*) 488
Blauschillernder Feuerfalter (*Lycaena helle*) 320
Blinddarm 297
Blitzeinschlag 450f, 463
Blühzeitpunkt 76f
Blutbär (*Tyria jacobeae*) 100
Bodenaktivität 130
Bodenerosion 552
Boechera (Arabis) fecunda 40f
borealer Nadelwald
siehe Taiga
Borke 100
Bormann, H. 22
Borrelia burgdorferi 535
Bosch, C. 537
Bottom-up-Kontrolle 342–345, 530
Bottom-up-Reaktion 343
Boyle´sches Gesetz 9
Brachiopoda 230
Brackwasser 150
Bradshaw, T. 498f
Brasilien-Waldkaninchen (*Sylvilagus brasiliensis*) 287, 289f
Braunbär (*Ursus arctos*) 251f
Braune Nachtbaumnatter (*Boiga irregularis*) 490f
Brauner Grashüpfer (*Chorthippus brunneus*) 162
breitengradabhängiger Gradient 383–385
Brutortstreue 279
Bruttoprimärproduktivität (BPP) 393, 442, 449
– Tagesmaximum 399
Büffelhornakazie (*Acacia* [*Vachellia*] *cornigera*) 293
Buntbarsch (*Amphilophus zaliosus*) 56–58
Buntkäfer (*Tarsobaenus* sp.) 339f
Burkholder, J. 100

C

Campbell-Albatros (*Thalassarche impavida*) 278–280
CAM-Photosynthese 93
CAM-Stoffwechsel 133
Capensis 512f
Carnivore 413f, 416f
Carson, R. 544f
Cedar Creek Natural History Area 20–22, 330, 334, 347, 349
Cellulose 421
Chamaecrista fasciculata 42, 44
Chambers, R. 37
Chaparralvegetation 125
chemoautotrophe Bakterien 99
Chlordan 543
Chlorkohlenwasserstoff 541, 543, 546
Chronosequenz 330
Chytridpilz (*Batrachochytrium dendrobatidis*) 492–494
Clements, F. E. 5
C/N-Verhältnis 102f
Coevolution 49f, 283–291, 303
– Parasit/Wirt 287, 289–291
coevolutionäres Wettrüsten 283–291, 303
Coexistenz 51, 198–202, 204, 206, 208, 213
– durch aggregierte Verteilung 209–212
– prädatorenvermittelte 266, 338
Colimitierung 399–402, 405, 407
– der Nettoprimärproduktion 426
Colpoda sp. 215–217
Common-Garden-Experiment 40, 42f, 189, 480
Connell, J. 213, 225
Copley, J. 55
Corioliskraft 118, 120f, 146
countergradient variation 40–42
Covarianz 45
C_3-Pflanzen 92, 97

C_3-Photosynthese 92f
C_4-Pflanzen 92, 97
C_4-Photosynthese 92f
Crowding-Effekt 176, 179, 188, 260–263, 270
Cryptochaetum iceryae 548
Cyanobakterien 28, 424, 427, 429
Abundanz 410
– stickstofffixierende 406–412
Cyanwasserstoff (Blausäure) 104f
Cytochrom-*c*-Oxidase (*mtCO1*) 286–288

D

Darmbakterien 297f, 454
Darmparasit (*Crithidia bombi*) 298
Darmtang (*Enteromorpha* [*Ulva*] *intestinalis*) 268f
Darwin, C. 37–39, 66
Darwinfinken 52–54
Dauerertrag, höchstmöglicher 558f
Dauerspore 85
DDT (Dichlordiphenyltrichlorethan) 156, 544–546
Death Valley (Tal des Todes) 119, 133
Degradation von Böden 550f
demografischer Übergang 526f
Denitrifikation 424f, 427, 429, 461f, 469
denitrifizierende Bakterien 407, 429
Deposition
– atmosphärische 427, 430f
– feuchte 427
– nasse 429
– trockene 427, 429
Desertifikation 551
Destruenten (Zersetzer) 100f, 134, 394, 414, 420–422
Destruentensystem 394
Determinierung 311–314
Detritivore 394, 414, 416, 420–422
Detritus 386, 421
Detritusfresser, siehe Destruenten
Deutscher Fransenenzian (*Gentianella germanica*) 480
Diapause 77
Dichte, durchschnittliche 175
Dichteabhängigkeit 109, 180, 262, 312f
– inverse 176
Dichteunabhängigkeit 109
Dickdarm 298
Dickhornschaf (*Ovis canadensis*) 497
Dickkopffalter (*Astraptes fulgerator*) 286–288)
Diclofenac 31f
Dieldrin 541
Dienstleistungen
– bereitstellende 514
– kulturelle 514
– regulierende 514
– unterstützende 514
Differenzierung, morphologische 227
Diffusion 95, 97
n-dimensionaler Hyperraum 111
Dioclea megacarpa (Leguminose) 285
Dispersion, siehe Ausbreitung
Distickstoffmonoxid (N_2O) 424, 452, 461f, 464, 466, 531
Divergenz, geografische 123
divergierende Selektion 50
Diversität 36, 129f, 146
– α-Diversität 363f
– β-Diversität 363f, 374
– γ-Diversität 363f
– bei Störung 376
– geringe 134–136
– Regulation 217f
Diversitätsindex 356–359
DNA
– -Barcode 281
– -Barcoding 278
– Mikrosatelliten- 57
– mitochondriale 57, 275, 277, 279
Dobzhansky, T. 50
Dominanz 357
dominanzkontrollierte Lebensgemeinschaft 374
Dominoeffekt 386f
Dormanz 76f, 235f
Dornen 104
Dörrobstmotte (*Plodia interpunctella*) 237f
Dreh- oder Küstenkiefer (*Pinus contorta*) 77
Drohverhalten 107
Düngemittel 515
Düngung 26, 369, 399, 401f
Durchschnittstemperatur
– Anstieg 96
– globale 440
Duroia hirsuta 294f
Dürre 531

E

Ebene
– des Individuums, Auswirkung 28f
– räumliche 9f
– trophische 30
– zeitliche 10
Ebola-Virus 534
Effizienz der Photosynthese 397
Einbürgerung natürlicher Feinde 547
eingeführte Arten 22, 28–30, 423, 489–491
einjährige Pflanzenarten, siehe Annuelle
Einjähriges Rispengras (*Poa annua*) 209, 211
Eintagsfliegenlarve 28f
Einzelnucleotidpolymorphismus 278
Eisdecke 138
Eisen 427
Eisendüngung 412f
Eisenkonzentration 412
Eisvogelfalter (*Limenitis archhippus*) 107
Eiszeit 59f, 135, 376
Ektomykorrhiza 299
Ektothermie 80, 82–84, 416
Elastizität 345
Elfenbein 484f
El-Niño 561
Elton, C. 4f
Emigration 319
endemische Arten 54, 57
– Hotspot 60
Endemismuszentrum 490, 507
Endothermie 82–84, 416
Energie
– erneuerbare 452, 457
– verfügbare 365–367
Energieeinheit 414f
Energiefluss 415, 419
Energiehypothese 360
Energienutzung, Effizienz 451f
Energieumwandlung 414
Energieverbrauch, globaler 444
Entwaldung 443, 486f, 515, 556
Enzian 240–242
ephemere Pflanzen 105
Epilimnion 141
Epiphyt 125
Erdachse, Neigung 119
Erdgas 452, 455
– Gewinnung 458–460
Erdhummel (*Bombus terrestris*) 298
Erdöl 455
Erdrotation 118
Ernährung, demitarische 538
Ernteertrag, Zuwachsrate 554
Erosion 428f, 515, 551
Ertrag, maximaler nachhaltiger 558
Erwärmung
– globale 61
– postglaziale 61

Erzwespe (*Anisopteromalus calandrae*) 265f
Estes, J. A. 182
Ethanol 553, 555
Ethanolproduktion 555f
Eukalyptusbaum 123f
Eulenfalter (*Alabama argillacea*) 546
Eulenfalter (*Sacadodes pyralis*) 546
Eulenpapagei (*Strigops habroptilus*) 338f
euphotische Zone 143–145, 147, 386
Europäische Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*) 221
Europäisches Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) 287, 289f
Europäisches Ziesel (*Spermophilus citellus*) 83f
Eutrophierung 24–28, 407, 409, 466, 486, 507
Evapotranspiration 136, 139
Evolution
– Definition 39
– durch natürliche Selektion 36–39
– in Aktion 215–217
– innerhalb von Arten 39–50, 66
– konvergente 65, 67, 123–125
– parallele 64f, 67
evolutionäre Veränderung, Geschwindigkeit 46
Evolutionsökologie 274
Evolutionstheorie 38
Experimental Lakes Area (ELA) 24–26
Extremlebensraum 371f

F

fakultativer Mutualismus 421
Fangquote, festgesetzte 558f
Fang-Wiederfang-Methode 159
Fasergehalt 101
Fäzes 415f, 420–423
FCKW 531
Fekundität 110
Feldheuschrecke (*Ageneotettix deorum*) 244
Feldheuschrecke (*Camnula pellucida*) 79f
Feld-Kranzenzian (*Gentianella campestris*) 240–242
Fellwechsel 83f
Ferrel-Zelle 117f, 134
Fett 102f
Feuchtgebiet 142, 394
– limnisches 454
Feuer 131, 224, 428, 450
– periodisches 135
Fichte (*Picea critchfeldii*) 61
Fichtentriebwickler (*Choristoneura fumiferana*) 135
Filtrierer 421
Fischerei 146f, 341, 556–561, 565
– Fang mit festgelegtem Aufwand 560, 562
Fischereiressource 505
Fischzucht 561
Fitness
– biologische 39
– individuelle 188
Flache Strandschnecke (*Littorina obtusata*) 241f
Fleischkonsum 537f
Fleischproduktion 467
Fließgewässer 138–140, 420, 428, 468
Florenreich der Capensis 512f
Flughund (*Pteropus* sp.) 496
Fluktuation 311
Fluorchlorkohlenwasserstoffe (FCKW) 531
Förderung natürlicher Feinde 548
Forelle (*Salmo trutta*) 28–30
Forellenbarsch (*Micropterus salmoides*) 341f
forensische Analyse 281
Fortpflanzung 160
– kontinuierliche 163f
– Kosten 186f
Fortpflanzungsbarriere 51
fossiler Brennstoff 441–443, 451f, 455, 458–460, 463, 553
– Verbrennung 95
Fracking 458–460, 555
Fransenflügler (*Thrips imaginis*) 313
Freilandbeobachtung, vergleichende 12
Freilandexperiment 11f, 24
– manipulatives 12
– kontrolliertes 44–47
Frosch 465f
Frosttoleranz 133
Fruchtbarkeit 169
Fruchtbarkeitstabelle 168f
– altersspezifische 167
Fruchtfresser 296
Fructose 299
Frühe Haferschmiele (*Aira praecox*) 210
Frühlingsblatterbse (*Lathyrus vernus*) 235f
fundamentale Nische 200
Fünfstachliger Stichling (*Culaea inconstans*) 214
Fungizid 541

G

Galapagos- oder Darwinfink, Entwicklungsgeschichte 52
Galapagosinseln 52–54
Galaxias (Galaxien) 28–30
Garnele (*Crangon septemspinosa*) 111
Garnelenzucht 562
Gartenrettich (*Raphanus sativus*) 105, 243
Gause, G. F. 204
Gauses Prinzip 204
Geburt 156, 160, 191
Geburtenrate 156, 180, 253, 313, 526f
Gefährdungsstufe 476, 478f, 493
Gefrierschutzmittel 78
Geißkleebläuling (*Plebejus argus*) 322f
Gelbbauchmurmeltier (*Marmota flaviventris*) 168, 170f
Gelbstreifige Wegschnecke (*Arion fasciatus*) 235f
gemäßigte Breiten 376, 383
Gemeine Spinnmilbe (*Tetranychis urticae*) 263ff
Gemeiner Putzerfisch (*Labroides dimidiatus*) 293
Gemeiner Wacholder (*Juniperus communis*) 330f
Gemeines Rothörnchen (*Tamiasciurus hudsonicus*) 187
Generalisten 100, 251, 283, 286
Generationszeit 372
Genet 157
genetische Drift 276, 481
genetische Variabilität 480f
genetischer Fingerabdruck 277
Genfluss 50, 53f
Geoengineering 413
Gepard (*Acinoyx jubatus*) 245
Gesamtniederschlagsmenge 23
Gesamtphotosynthese 143
Gesamtzahl an Überlebenden 109f
Getreideanbau 132
Gewöhnliche Vogelmiere (*Stellaria media*) 209, 211
Gewöhnlicher Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) 189
Gewöhnlicher Reiherschnabel (*Erodium cicutarium*) 210
Gewöhnliches Ruchgras (*Anthoxanthum odoratum*) 42f, 47
Gezeiten 148f
Gezeitenzone 148f, 268
Gilde 220, 226
Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeografie 377–380, 389

Gleichgewichtszustand 324
Gletscher 138
globale Erwärmung 61, 96, 121, 136f, 412, 440, 447, 450–452, 456f, 464, 466, 552, 555
globales Klimamuster 383
globales Ökosystem 10
Glucose 299
Glucosinolat 105f
Golfstrom 120f
Grasfrosch (*Rana temporaria*) 41
Grasland 130, 418
– der gemäßigten Breiten 132, 394, 400, 402
Graslandgemeinschaft 12–14
Graukopfalbatros (*Thalassarche chrysostoma*) 279f
Great Barrier Reef 326f
Green, R. 31
Große Grannensegge (*Carex atherodes*) 249
Große Strandschnecke (*Littorina littorea*) 268f
Großer Chinesenmantis (*Tenodera sinensis*) 22
Großer Wasserfloh (*Daphnia magna*) 110
Großes Präriehuhn (*Tympanuchus cupido pinnatus*) 481
Grünalge (*Chlorella vulgaris*) 257
gründerkontrollierte Lebensgemeinschaft 325–327, 353
Grundwasser 138f
grüne Revolution 462
Guano 537
Guppy (*Poecilia reticulata*) 44–47, 190
Gurkenblattlaus (*Aphis gossypii*) 546

H

Haber, F. 537
Haber-Bosch-Verfahren 462, 537
Habitat 110, 175
Habitatdegradation 485f, 493
Habitatdiversität 380f
Habitatfläche 508f
Habitatfragment 208, 263–265, 270, 318–325, 336f, 353, 374, 481f
Habitatqualität 508f
Habitatstruktur, mosaikartige 321
Hadley-Zelle 117–119, 130
Haeckel, E. 4
Halbparasit 369f
Hanfgewächs (*Parasponia*) 300
Hängebirke (*Betula pendula*) 179f
Hanski, I. 321
Haplotyp 58
Haubenmeise (*Parus cristatus*) 266f
Häufigkeitsindex 159
Hautkrebs 531
Hechtbuntbarsch (*Crenicichla alta*) 47
Heidehuhn (*Tympanuchus cupido cupido*) 480
Heilbutt 148
Hemiparasit 369f
Herbivore 100, 102, 129–132, 240, 246, 338, 342f, 413f, 416f
– Abwehr 294
Herbivorie, Kompensation 240–242
Herbizid 541
Heterogenität
– der Umwelt 208–212
– räumliche 252, 370f
Heteromeles arbutifolia 88f
Heterotrophe 99–107, 112, 413
Heuschrecken 132
Hirtentäschelkraut (*Capsella bursa-pastoris*) 209, 211
Hitzewelle 531, 533
Hitzewüste 132
HIV-Virus 534f
Hochland-Kupferkopf (*Austrelaps ramsayi*) 188
Hochmoor 142
Holzeinschlag, Auswirkung 24f
Homologie 65
Hubbard Brook Experimental Forest 22–24
Hulett, H. R. 530
Hundszahngras (*Cynodon dactylon*) 267f
Hutchinson, G. 110
Hybrid 282f
Hybridisierung 42f
Hydrogencarbonat 24–26
hydrothermale Quelle 55, 144f
Hypolimnion 141
Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit 374

I

ideale freie Verteilung 249
Immobilisierung 420
Immunität 260, 287
Immunreaktion 261f
– dichteabhängige 262
Indien 30–32
Indiengeier (*Gyps indicus*) 31f
Indische Rotmanguste (*Herpestes smithii*) 213f
Indischer Mungo (*Herpestes edwardsii*) 213f
Indischer Ozean 55
Industrialisierung 524, 526
industrielle Revolution 452f
industrielle Umweltverschmutzung 47–49
Industriemelanismus 47–49
Infektionskrankheit 491–494, 530, 533–535
Infektionsrate 260
Insektenbestäubung 297
Insektizid 541
Inselbiogeografie 377389
Inselfläche 380f
integrierte Schädlingsbekämpfung 548f
integrierter Pflanzenschutz 548f
Interferenzkonkurrenz 108
interspezifische Konkurrenz 107–110, 112, 184f, 196–231, 359
– evolutionäre Auswirkung 212–217, 231
– phytophage Insekten 226
intestinale Mikrobiota 297f, 454
intraspezifische Konkurrenz 108–110, 179–181, 191, 558
invasive Arten 28–30, 198, 224f, 489–492
Insektizid 545
Inzucht 176, 179, 481f, 495
Inzuchtdepression 480, 493
IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 96
Isolation 377
– genetische 129
– geografische 51, 65, 123
– postzygotische 51
– präzygotische 51
– reproduktive 42, 51, 53f, 57
iteropare Arten 161f, 164

J

Jahreszeit, ausgeprägte 133
jahreszeitliche Veränderung 373f
Japankäfer (*Popillia japonica*) 541
Jha, A. 55
Joule 414f
Jungferngecko (*Lepidodactylus lugubris*) 198

K

Kabeljau (*Gadus morhua*) 148
– kommerzieller Fang 341

Kaktus 93, 133
Kalifornien 56
Kalifornische Miesmuschel (*Mytilus californicus*) 368, 370
Kälteschaden 76
Kältewüste 133
Kanadischer Luchs (*Lynx canadensis*) 256, 258
Kaninchenfloh (*Spilopsyllus cuniculi*) 291
Kartoffel 540f, 549
Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) 74, 314–317
Kartoffelmotte (*Phthorimaea operculella*) 549
Kates, R. W. 530
Katze 338f
Keeling, C. 442
Keeling-Kurve 442
Kelp (*Macrocystis pyrifera*) 149
Kelpwald 183, 394
Kennedy, D. 536
Kern-DNA 277, 282
Keuchhusten 260f
Kieselalge (*Asterionella formosa*) 108, 200f
Kieselalge (*Cyclotella meneghiniana*) 200f
Kieselalgen (Diatomeen) 85
Klade 274f
kleine Population
– demografische Risiken 479f
– genetische Probleme 480
Kleine Schneegans (*Chen caerulescens caerulescens*) 346
Kleiner Alpenstrandläufer (*Calidris alpina schinzii*) 493, 495
Kleiner Klappertopf (*Rhinanthus minor*) 369f
Kleiner Kohlweißling (*Pieris rapae*) 105, 243
Kleiner Mungo (*Herpestes javanicus*) 213f
Kleinstbiotop 320
Klima 116–123
Klimamodell 447, 450
klimatisches Extrem 531–533
Klimaveränderung 59–61, 66, 136f, 373f, 394, 533
– globale 486–489
Klimaxgesellschaft 334, 336
Klimaxstadium 327
Kloakentiere 64f
Knautien-Sandbiene (*Andrena hattorfiana*) 322
Knöllchenbakterien 424
Knolliger Hahnenfuß (*Ranunculus bulbosus*) 297
Knorpeltang (*Chondrus crispus*) 268f
Knotenameise (*Pheidole* sp.) 339f
Knotentang (*Ascophyllum nodosum*) 241f
Koala (*Phascolarctos cinereus*) 497, 599–501
Kohlendioxid 26, 90, 92, 95, 121, 135–137, 144, 394, 412, 423, 426, 440–452
– Düngeeffekt 449
– Freisetzung durch Entwaldung 444
Kohlendioxidemission 460, 556
Kohlendioxidkonzentration 507
– Anstieg 95f, 150
– Auswirkung 97–99
– in der Erdatmosphäre 441
– saisonale 98
– Variationen 97
Kohlendioxidkreislauf 440–452, 470
Kohlendioxidquelle 443
Kohlendioxidsenke 443–448–451, 515
Kohlensäure 447f
Kohlenstoff 299, 404, 423
– organischer 418
– partikulärer organischer 362
Kohlenstoffkreislauf 394
Kohlenwasserstoff 553
Kohorte 166–172
Kohortenlebenstafel 166–172, 191
– Murmeltiere 168, 170f
Kojote (*Canis latrans*) 282, 284
Komma-Dickkopffalter (*Hesperia comma*) 324
Kompartimentierung 347f, 350f
Kompromiss 209
Konfidenzintervall 17
Königslichtnelke (*Silene regia*) 499–502
Konkurrenz 66, 72, 79, 188, 386
– bei Ameisen 209f
– coexistierende 217
– demografische Parameter 108
– in Aktion 224
– interspezifische 196-231
– interspezifische, ökologische Auswirkung 196–212
– intraspezifische 179–181, 191, 244, 261f
– Seeigel und Fische 203
Konkurrenzausschluss 265–267, 361f, 364, 369f, 374, 378
Konkurrenzausschlussprinzip 204–208
Konkurrenzdruck 244
Konkurrenzeffekt 225
Konkurrenzentlastung 213f
Konkurrenzkoeffizient 205
Konkurrenzlotterie 326f
Konnektivität 508f
Konsument 283, 420
Konsumentensystem 394, 415, 418–420
Konsumptionseffizienz (KE) 415
Konsumptions- oder Verbrauchsrate 246, 261
Kontinentaldrift 61–65, 67
Kontinentalschelf 430f, 462
– breiter 147f
konventionelle Anbaufläche 504f
konvergente Evolution 65, 67, 123–125
Konvergenz 65, 124f
Korallenbleiche 507
Korallenriff 149f, 374, 507f
Korbblütler (*Chromolaena pungens*) 342f
Koriander (*Coriandrum sativum*) 300f
Körpertemperatur, Regulation 82–84
Kotfresser, spezialisierte 421–423
Kraut- und Knollenfäule 540f
Krebs 4
Kreidezeit 64
Kreosotbusch (*Larrea tridentata*) 133
Kronenschicht 125, 134
Kröte (*Bufo woodhousei fowleri*) 203f
Krypsis 106
K-Stratege 187f
Kundekäfer (*Callosobruchus chinensis*) 265f
Kunstdünger 468, 535–549
Küstengewässer 408
Küstenmeer 466
Küstenökosystem 505
k-Wert-Analyse 314–319

L

Laborexperiment 13f
Landschaftsschutzgebiet 503
Landwirtschaft 515–517
– Intensivierung 522, 535–556
landwirtschaftliche Nutzung 124
landwirtschaftliche Produktivität 400, 551–553
Langzeitstudie 10f
Laubfrosch (*Hyla andersonii*) 202f
Laubwaldgesellschaft 397
Lebensgemeinschaft
– Artenzahl 352
– dominanzkontrollierte 325, 327, 353

– Felsküste 368
– Folgeeffekt 29
– gründerkontrollierte 325–327, 353
– komplexe 346f
– Matrix 309
– Stabilität 345–352
– Tiefsee 374
– Variabilität der Produktivität 350
– zeitliche Muster 325–338, 353
– Zusammensetzung 346
Lebensmittelvergiftung 533
Lebensraum, Alter 376f
Lebenstafel 315f
– stationäre 166f, 191
Lebenszyklus 160–166
– Mortalität 316
Lebenszyklusstrategie 185–191
Leeuwenhoek, A. van 527
Leguminosen 285, 300–303, 537
Lemming (*Lemmus* sp.) 136
Lemur 123
Levins, R. 320f
Lichtpflanze 88
Liebig, J. von 399, 535, 537
Liebig`sches Minimumgesetz 399f
Lignin 421
Liken, G. 11, 22
Lindemann, R. 416
Linné, C. von 39
Litoral 148f, 268
Lotka, A. J. 235–255
Lotka-Volterra-Gleichung 204
Lotka-Volterra-Modell 205–207, 253
Lücke 325f, 336f, 374
Luftverschmutzung 552f, 556
Luftzirkulation 116–118
Lyme-Borreliose 535

M

MacArthur, R. 320f, 377–380
Madagaskar-Immergrün (*Catharanthus roseus*) 477
Mais 92, 555
Maisbleiche 541
Maisgürtel 538f
Malaria 533f
Malthus, T. 37
Manchester 48
Mangrove 418, 562
Marienkäfer (*Rodolia cardinalis*) 548
marines Biom 143–151
– Nährstoffverfügbarkeit 143f
marines Küstenökosystem 148–150
Marker, molekularer 276
Marschgebiet 142, 149
Marsham, R. 81f
Masern 260f
Massenaussterben 476
mathematisches Modell 13f
Matrix zur Populationsentwicklung 499f, 502
Mauersegler (*Micropus apus*, heute *Apus apus*) 311
Maul- und Klauenseuche 540
Mayr, E. 50
Mayr-Dobzhansky-Test 50
Meerbrasse (*Pagrus auratus*) 506
Meeresdriftstrom 145f, 374, 394, 425
Meeresgrund 386
Meeresküste 27
Meeresschutzgebiet 503, 505–507
Meeresströmung 116, 120–122
Meereswirbel, subtropischer 143, 145f, 374, 383, 394, 403, 405, 407, 412, 418, 425f, 431, 461
Meertraubenbaum (*Coccoloba uvifera*) 340
Meerwasser, Salzgehalt 121
mehrjährige Pflanzenarten, siehe Perennierende
Meristem 100
Merkmalsverschiebung 213–215
– morphologische 229
Mesokosmos-Experiment 27, 411
Mesoprädator 339
Metaanalyse 226, 286, 344, 362
Metapopulation 263–265, 320–325, 508
– Dynamik 318–325, 353
Metapopulationstheorie 320f
Methan 452–460, 470, 553
– Emission aus der Landwirtschaft 456
– Quelle 453f
Methanausstoß 457–460
Methanhydrat 457
Methankonzentration 453
Methankreislauf 452–460, 470
Methanogenese 453, 456
Methanquelle, anthropogene 455f
Methansenke 452f
Miconia 125, 128
Miesmuschel 265, 368, 370
– (*Brachiodontes darwinianus*) 336f
– (*Brachiodontes solisianus*) 336f
– (*Mytilus edulis*) 76
Migration 76f; 156, 174–179
Mikrobivore 416, 421
Mikrohabitat 220, 370, 387
Mikroklima 370
Mikroparasit 257, 259f
Mikrosatellit 277, 279, 282
Mikrosatelliten-DNA 57
– Variation 53f
Mimikry 107
Mineralisierer, siehe Destruenten
Mineralisierung 420
Missbildungsrate 465
mitochondriale DNA 57, 275, 277, 279, 281f
Mittelgrundfink (*Geospiza fortis*) 237
Modell des optimalen Nahrungsspektrums 251
Modellstudie, Bedeutung 30–33
Modul 157
modularer Organismus 157–159, 179
Mohrenhirse 92
Mojavefransenfuß (*Uma scoparia*) 228
molekulare Ökologie 274–283, 303
molekularer Marker 276
Molybdän 409f, 438f
Monarchfalter (*Danaus plexippus*) 106
Monokultur 540f
monophyletische Gruppe 274f
Montrealer Protokoll 531
Moorbirke (*Betula pubescens*) 77
Morphe 278
Mortalität 289
– Gesamtmortalität 317
Mortalitätsrate 108f, 168, 173, 253, 286
mosaikartiger Lebensraum 336f
mtDNA, siehe mitochondriale DNA
Mundwerkzeuge, spezialisierte 103
Muschelbank 336
Mutation 276
Mutationsrate 276
Mutualismus 102, 291–303
– fakultativer 421
– Mensch/Landwirtschaft 294f
– obligater 421
– Pflanzen/Ameisen 293f
Mutualist 49
mutualistische Beziehung 10
mutualistische Pflanzen, Stickstofffixierung 300–303
mutualistischer Beschützer 292–294
MVP, siehe Population, kleinste überlebensfähige
Mykorrhiza 292, 298–300
Mykorrhizapilze 220–222, 372
Myxomatose 287, 289–291, 324

N

Nadelwaldgesellschaft 397
Nährstoff
– Austrag in terrestrische Ökosysteme 427f

– Verfügbarkeit 399f
Nährstoffbelastung 147, 562
Nährstoffbilanz 427
Nährstoffbudget 425–431, 433
Nährstoffeintrag 140–142, 146f
– Eintrag in Ästuaren 429
– Eintrag in Küstengewässern 430f
– Eintrag in marinen Biomen 431
– Eintrag in Seen 429f
– Eintrag in terrestrische Ökosysteme 426–428
– Ein- und Austrag in Fließgewässern 429
Nährstoffkreislauf 425–431, 433
Nährstofflimitierung 450
Nährstoffverlust 427
Nahrung
– Abfallprodukte 102f
– Pflanzen als Nahrungsquelle 100–103
– pflanzliche Verwertung 101–103
– Tiere als Nahrungsquelle 103f
Nahrungsbedarf 100
Nahrungsbeschaffung 100
Nahrungserwerb, optimaler 249–252
Nahrungskette 340, 543
Nahrungsmittel, Pro-Kopf-Verbrauch 522f
Nahrungsmittelproduktion, ökonomische Effizienz 547
Nahrungsnetz 334, 338–354
– Struktur 345–352
– Wechselwirkung 347f
– Zersetzer 422
Nahrungsressource 477
– Abundanz 339
Nahrungsspektrum, Breite 251
Nahrungssuche 246, 248–250
Napfschnecke (*Collisella subrugosa*) 336f
Nasentierchen (*Didinium nasutum*) 266
Nationalpark 503
Naturdenkmal 503
natürliche Selektion 37–40, 50f, 59, 65f
– durch Prädation 44–47
– durch Umweltverschmutzung 47–49
Naturreservat 503
Naturschutz 474
– Bedeutung 474–476, 517f
– in der Praxis 497–513, 518
Naturschutzgebiet 504
Neighbour-Joining-Verfahren 288
Nektarium 294, 297
Nematode (Fadenwurm) 239, 241
Nematode (*Strongyloides ratti*) 262
Nettoökosystemproduktion (NEP) 445, 449
Nettoökosystemproduktivität 393f
Nettophotosyntheseproduktion 299
Nettoprimärproduktion 146, 410, 415, 424f
– große Biome 396
– konsumierte 419
Nettoprimärproduktivität (NPP) 365–367, 393–413, 418, 438, 522
– der Erde, jährliche 395
Nettoproduktionsrate 169–171, 257, 259, 527
Nettorate der Energieaufnahme 249
Nettostickstoffeintrag 468f
Nettowachstumsrate 183–185, 526
– Optimumkurve 557
Neunbinden-Gürteltier (*Dasypus novemcinctus*) 477
Neunstachliger Stichling (*Pungitius pungitius*) 214
Neuseeland 26, 28–30
New South Wales 43–45
Nicaragua 56–58
Niedermoor 142
Niederschlag 122f, 397
– saisonaler 131
– Veränderung 551
Niederschlagsgradient 116
Niederschlagsmenge, jährliche 122f
Niederschlagsverteilung 118f
Nierentierchen (*Colpidium striatum*) 266
Nilbarsch (*Lates nilotica*) 490
Nische
– fundamentale 200
– ökologische 110–112
– realisierte 200
Nischenbreite 358f
Nischendifferenzierung 201f, 204, 208, 227
Nischendimension 222
Nischengradient 220
Nischenkomplementarität 218–220, 222
Nischenüberlappung 358f
Nitrat 142, 301, 341, 424, 539
Nitrifikation 424, 427, 539
Nitrosamin 465
Nördliches Mannsschild (*Androsace septentrionalis*) 318f
Norfolkinsel 54, 56
No-Take-Zone 505–507, 560
Nucleotidbase 276f
Nullhypothese 16
Nullisokline 206f, 253
Nullmodell 227–230
Nullwachstum 527
Nutzpflanzenproduktion, globale 553
Nutztierhaltung, Intensivierung 537

O

Oberflächenabfluss 138f
Oberflächenwasser 145
obligater Mutualismus 421
Ockerseestern (*Pisaster ochraceus*) 368, 370
Odum, E. P. 4
Ökologie
– Beweisführung 11–14
– biologische Ebene 7
– Definition 4
– der Evolution 46
– Energiehaushalt 392f, 431
– Forschungsansatz 6
– Grundlagenforschung 5f
– hierarchische Ebene 8
ökologische Artbildung 50f
ökologische Entlastung 214
ökologische Nische 110–112
– mehrdimensionale 111
ökologische Ökonomie 477
ökologische Ressource, Verbrauch 522f, 564
ökologische Sukzession 10, 20–22
ökologischer Fußabdruck 458, 530, 536
Ökosystem 9, 116
– Energiefluss 29f
– globales 10
Ökosystemdienstleistung 477, 513–518
– kulturelle 477
– regulierende 478
– und Landwirtschaft 515–517
Ökosystemforschung 9
Ökotourismus 477
Oligophage 286
Omega-3-Fettsäure 563f
Omega-6-Fettsäure 563f
On the origin of species 37, 50
opportunistische Arten 188
Optimumkurve 362
Orangefleckwaldsänger (*Vermivora celato*) 202
Organismus, sessiler, Ressourcenbedarf 85
Ostsibirischer Saibling (*Salvelinus leucomaenis*) 198–200
Oszillation, gekoppelte 256f
Ozon 452, 464f, 530f

Ozonbelastung 553
Ozonloch 465, 530f
Ozonschicht 466

P

Pakistan 30–32
Palaemonetes pugio 83f
Palaemonetes vulgaris 83f
Pampa 132
Panamakrankheit 542
Pandemie 287
Pansen 102
– externer 421
Paradoxon der Anreicherung 357, 361
parallele Evolution 64f, 67
Parasit (Schmarotzer) 100f, 234, 239, 248, 257–260, 465f
Parasitenbefall 293
– Beeinträchtigung 239, 241
parasitische Fliege (*Philornis downsii*) 236f
Parasitismus 237
Parasitoid 235, 238, 548
parasitoide Schlupfwespe (*Venturia canescens*) 235, 237f
Partnerwahlexperiment 57
Pathogen 248, 257–260
– spezialisiertes 129
– Übertragung 287
Pazifik 412
Pazifischer Heilbutt (*Hippoglossus stenolepis*) 560
Pazifischer Lachs (*Oncorhynchus* sp.) 164
Pazifischer Saibling (*Salvelinus malma*) 198–200
Penicillin 536
Perennierende 21f, 161, 163
Permafrostboden 135, 457
Peruanische Sardelle (*Engraulis ringens*) 559–561
Pestizide 486, 515, 541, 543–545
– Resistenz 546f
Pfiesteria 100f
Phänologie 81f
Philopatrie 279
Phloem 103
Phosphatdünger 438
Phosphor 25f, 196f, 300, 399–402, 403–413, 424, 426f, 429f, 438, 515
Phosphorkreislauf 425, 438–440
Phosphorsäureester 546
Photoinhibition 86, 88
Photooxidation 452
Photoperiode 76f, 163
Photosynthese 72, 386, 398, 423, 530
– Effizienz 397
– Sonneneinstrahlung 85–89
– Verfügbarkeit von Nährstoffen 95–99
– Verfügbarkeit von Wasser 88–95
Photosyntheserate 85
pH-Wert, niedriger 372
physiologischer Stress 385
Phytophthora infestans 540
Phytoplankton 140, 143, 145f, 196f, 341f, 373, 404–408, 414, 417f, 426
– Gesamtproduktivität 362
– Primärproduktivität 404
Phytoplanktongemeinschaft 217f, 375
Pilze 420–422
Pilzbefall 79f
Plasmodium falciparum 534
Plazentatiere 64f
Pleistozän 59f, 63
Polarzelle 117f, 134
Pollen, Verbreitung 295–297
Pollenanalyse 59
polychloriertes Biphenyl (PCB) 543
Polymerasekettenreaktion (PCR) 276
Polymorphismus 278
POP-Konvention 545
Population 9, 156
– Instabilität 347
– kleine 476–483
– kleinste überlebensfähige 497
– Stabilität 345–352
– Wachstumsrate 310
Populationsdichte, Regulation 180f
Populationsdynamik 196, 238, 257–260, 262, 479
– Determinante 308–318, 352
– Kartoffelkäfer 314–317
– Räuber-Beute-Beziehung 252
Populationsentwicklung 497
– Simulationsmodell 31
Populationsgefährdungsanalyse 497, 499
Populationsgröße 156–160
– effektive 481
– Ermittlung 157–160
– exponentieller Anstieg 183
– Fluktuation/Stabilität 311, 347
– sigmoidaler Anstieg 183
Populationsökologie 9, 38
Populationsregulation 311–314
Populationsrückgang 31f, 206, 500
Populationsschwankung 319
Populationswachstum 206, 236
– exponentielles 188
– Nahrungsverfügbarkeit 310
Populationswachstumsrate 500
Populationszyklus 136, 253
potenzielle Evapotranspiration (PET) 365f
Prädation 359, 383f
– Abundanz der Beute 246f, 270
– Definition 234f, 269
– Einfluss auf die Struktur von Lebensgemeinschaften 265–270
– Intensität 367–370
– Kompensationsreaktion 239–246, 270
– selektive 267–269
– Übertragung von Parasiten 248, 270
– und Populationsdynamik 252–265, 270
– Wechselwirkung 239, 252–265
Prädationsdruck 190, 268
Prädationsrate, Verringerung 260f
Prädator (Räuber) 100f, 234, 252–265, 338, 342f, 541
Prädatorendichte 261
prädatorenvermittelte Coexistenz 266, 338, 368, 387
Prärie 132
Prärie-Besengras (Schizachyrium scoparium) 330f
primäre Sukzession 329
– Dünenlandschaft 330
Primärkonsument 413
Primärproduktion 30, 125, 143, 145–147, 149, 403, 413–420, 423, 432
Primärproduktivität 393, 414
– aquatischer limitierender Faktor 403–413, 432
– geografisches Muster 394–397, 431f
– Gradient 383
– Phytoplankton 404
– terrestrischer limitierender Faktor 397–403, 432
Primärproduzent 99, 334, 338, 404, 417
– Produktionsrate 417
Prioritätseffekt 327f
Probennahme 356
Produktionseffizienz (PE) 416
Produktionsszenario 515–517
Produktivität 144, 360–364, 383, 388
– spezifische 249
– verringerte 385
Produktivitätshypothese 360
Pro-Kopf-Konsum 550
Pro-Kopf-Wachstumsrate 184
Protein 102f
Proteingehalt 101

Provencegrasmücke (*Sylvia undata*) 201
proximate Erklärung 6
Pseudocyrtolophosis alpestris 215–217
Pseudomonas fluorescens 216, 291f
Psittacosaurus lujiatunensins 172
p-Wert 16
Pyridictium occultum 75

Q

Quelle, terrestrische 430
Queller (*Salicornia* sp.) 239f

R

Radiation 53, 65
Rang-Abundanz-Diagramm 357–359
Rassenkreis 56
Ratte 262
Räuber 234
Räuber-Beute-Beziehung 309
Räuber-Beute-Dynamik 263–265
Räuber-Beute-Zyklus 252–265, 270
Raubmilbe (*Amblyseius californicus*) 74
Raubmilbe (*Phytoseiulus persimilis*) 263ff
räumliche Heterogenität 370f
Reaktionskurve 73f
realisierte Nische 200
Recycling 423
Recyclingsrate 425f
Redfield, A. 406
Redfield-Verhältnis 407f
Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*) 108f
Regeneration 330
Regenschatten 119, 123
Regenwaldfragment 128f
Regressionsgerade 22
Regressionskoeffizient 317
Regulation 311–314
Renaturierung 474
Resilienz 345
Resistenz 287, 289, 345
– Evolution 546
Respiration 446
respiratorische Wärme 413f, 416, 418
Ressource 72
– effiziente Nutzung 197f
– begrenzte 530
– für photosynthesebetreibende Organismen 85–99, 112
– interspezifische Konkurrenz 107–110, 112
– limitierende 217f
– Schutz 104
– Verfügbarkeit 372
– Verteidigung 104f
Ressourcenaufteilung 220
– räumliche 220–222
Ressourcenkontinuum 358f
Ressourcenmanagement 558
Ressourcennutzung
– unterschiedliche 201
Ressourcenreichtum 360–364, 388
Ressourcenschutzgebiet 503
Ressourcenüberlappung 227, 229
Ressourcenverarmungszone 93f, 108, 386
Restauration 369
Restaurationsökologie 368, 498
reziprokes Transplantationsexperiment 42–44
Rhizobium 300–303, 424
– Kosten und Nutzen 301–303
Rhizopogon evadens 328
Rhizopogon occidentalis 328
Rhizopogon salebrosus 328
Rhizopogon vulgaris 328
Rhododendron lapponicum 166
Ricklefs, R. 4
Riesenweta (*Deinacrida mahoenuiensies*) 335
Ringspezies 56
r/K-Konzept 189–191
Rockström, J. 438f
Rosentaube (*Nesoenas* [*Columba*] *mayeri*) 481–483
Rote Schlauchpflanze (*Sarracenia purpurea*) 215–217
Rotfichte (*Picea abies*) 512
Rotstreifen-Junker (*Thalassoma quinquevittatum*) 328
Rotwolf (*Canis rufus*) 279–281, 284
r-Stratege 187f
Rückfangmethode 159f
Ruhestadium 162f
Ruhr (Dysenterie) 534
Rüsselkäfer (*Cyrtobagous salviniae*) 238

S

Sackträgermotte (*Coleophora alticolella*) 79
Saguarokaktus (*Cereus giganteus*) 76
Saibling 79, 81
saisonaler Lebensrhythmus 163
Saisonalität 402
Salamander, kalifornischer (*Ensatina eschscholtzii*) 56
Salinität 83f
Salinitätsgradient 150
Salpetersäure 439
Salzgehalt, hoher 372
Salzkonzentration, variable 150
Salzmarsch 426, 455
Salzsee 142
Samen 101, 104
– Verbreitung 295–297
Samenbank 162f, 324f
Samenkäfer (*Caryedes brasiliensis*) 285
Samtkopfgrasmücke (*Sylvia melanocephala*) 201
Sardengrasmücke (*Sylvia sarda*) 201
Sargassosee 145
SARS (schweres akutes respiratorisches Syndrom) 535
Sauerstoff, gelöster 139–141
Saumfingerechse (*Anolis* spec.) 54
saurer Regen 11f, 18, 24, 439, 486
Savanne 130f, 397f, 400
– saisonales Nahrungsangebot 131
SBW 25ϕ2 291f
Schädlinge 539, 541
– Massenvermehrung 135
– Populationsschwankung 540
Schädlingsbekämpfung 539
– biologische 547–549
– chemische Methode 541
– integrierte 547–549
Schädlingspopulation, Wiederanstieg 545f
Schadschwelle, wirtschaftliche 539
Scharbockskraut (*Ranunculus ficaria*) 297
Schattenblatt 86, 88
Schattenpflanze 88
Schätzwert 19
Schindler, D. 15, 24–26
Schlangenknöterich (*Bistorta officinalis*) 320
Schlauchpilz (*Helminthosporium maydis* syn. *Cochliobolus heterostrophus*) 541
Schlüsselart 346, 350, 501
Schlüsselfaktorenanalyse 314–319
Schmetterlinge 504f
Schneeschuhhase (*Lepus americanus*) 239, 241, 256, 258
Schneeziege (*Oreamnos americanus*) 187
Schoener, T. 225
Schutzgebiet 501–507
– Definition 501f
– Flächenentwicklung 506
– Kategorien laut IUCN 503
– Planung und Gestaltung 508–512
– Problematik 502, 504–507
Schwarzbär (*Ursus americanus*) 251f

Schwarzbrauenalbatros (*Thalassarche melanophris*) 278–280
Schwefel 439
Schwefeldioxidbelastung 49
Schwefelkreislauf 439
Schwelle der Populationsgröße 260
Schwemmebene 140
Schwermetalltoleranz 498
Schwimmfarn (*Salvinia molesta*) 238
Sechsstreifen-Junker (*Thalassoma hardwicke*) 328
– See 140, 407fvertikale Schichtung 141
Seeanemone (*Actinia tenebrosa*) 43–45, 218–220
Seegraswiese 149
Seeotter 182f
Seepocke (*Balanus glandula*) 368, 370
Seestern 265
sekundäre Sukzession 329
– aufgelassene Äcker 330
sekundärer Pflanzenstoff 104
Sekundärkonsument 413
Sekundärproduktion 418
Sekundärproduktivität 393, 414
Sekundärschädling 545f
Selektion
– bei Mikroorganismen 215–217
– divergierende 50, 57f
– gerichtete 291
– natürliche 37–40, 50f, 59, 65f, 274
– natürliche, durch Prädation 44–47
– natürliche, durch Umweltverschmutzung 47–49
Selektionsdruck 46, 283, 287
– anthropogener 47–49
semelpare Arten 161f, 164f
Senke 445
Sequenzierung 277f
– der nächsten Generation 278
Shannon-Diversitätsindex 375
Shannon-Weaver-Index 357
Signifikanztest 16
Silberlachs (*Oncorhynchus kisutch*) 429
Silberweide (*Salix alba*) 477
Skandinavien 40–42
SNP-Array 282
SNP 278
Sojabohne (*Glycine soja*) 302, 556
Sonnenblatt 86, 88
Sonneneinstrahlung 85–89, 116f, 397
– Tagessumme 87
Sonnenenergie 423
Spaltöffnung (Stoma) 90, 92, 95
Spanische Grippe 287
Spartina alterniflora 92f
Sperber (*Accipiter nisus*) 544
Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*) 266f
Spezialisierung 374
– lokale 42–47
Spezialist 100, 251, 283, 285, 297
Speziation 50
Spezies, siehe Art Spitzenprädator 339
Spreizungszone 144
Springschwanz (*Cryptopygus antarcticus*) 78
Springschwanz (*Gomphiocephalus hodgsoni*) 78
Stabilität 311
– fragile 345
– robuste 345
Stachel 104
Standardfehler 16f
Statistik 14f
statistische Präzision 19
Staubschüssel 551f
Stechginster (*Ulex europaeus*) 335
stehendes Gewässer 140–142
Steinkohle 452, 455
Steppe 132
Sterberate 156, 180, 313, 526f
Stichprobe 356
– repräsentative 18–20, 159
Stichprobenahme 19
Stickstoff (N_2) 142, 299, 399–413, 418, 424, 426f, 429f, 515, 537, 553, 556
Stickstoffaustrag 468f
Stickstoffbelastung 12f, 27, 466–468, 471, 537–539, 556
– Hotspot 466f
– Verringerung 466f, 538f
Stickstoffdünger 302, 400, 460, 462f, 466, 537f, 549
Stickstoffeintrag 12–14, 23, 468f, 488
Stickstofffixierung 27f, 274, 402f, 408, 424, 427, 431, 461, 463f, 468, 537
– mutualistische Pflanzen 300–303
– subtropischer Meereswirbel412
Stickstoffkreislauf 424f, 460–471
– Beschleunigung 462–464
– globaler 531
Stickstofflimitierung 401f
Stickstoffmangel 221ff
Stickstoffoxid 463
Stickstoffproduktion, anthropogene 463f
Stöchiometrie 405
– der Weltmeere 406f
Stoffaustrag 24
Stofffluss 423–425, 432
Störung 374–376
Störungsintensität 375
Strahlungsantrieb 452
Stratifizierung 141
Strauchlupine (*Lupinus arboreus*) 246
Strombidinopsis multiauris 74
Strukturkohlenhydrat 101
Sublitoral 149
subtropischer Meereswirbel 143, 145f, 374, 383, 394, 403, 405, 407, 412, 418, 425f, 431, 461Südpolarmeer 412
Sukkulent 92, 133
Sukzession 134f, 374, 449
– Eingriff 335
– Hubbard Brook 22
– hypothetische 329
– idealisierte 329, 331
– pflanzliche Wechselwirkung 333f
– Studie in Minnesota 20–22
– von Lebensgemeinschaften 327, 329–337
Sukzessionsdynamik 332, 336
Sukzessionsgradient 333
Sukzessionsstadium 386
– Artenzusammensetzung 332
Sulfat 439, 455
Sulfatkonzentration 410
Sulfatreduktion 455
Sumpf 142, 149
survival of the fittest 39
Symbiont 49, 145, 291
Symbiose 218, 291
sympatrisch lebende Arten 214f
sympatrische Artbildung 56–58
sympatrische Phase 51

T

Tabakmottenschildlaus (*Bemisia tabaci*) 287
Tag-und-Nacht-Gleiche 119
Taiga 134f, 258, 400–403Tang 149, 268f
Tannenmeise (*Parus ater*) 266f
Tansley, E. G. 4f
Tarnung 106
Taufliege (*Drosophila* sp.) 382
tektonische Platte 62
Temperatur 122f, 397f
– Auswirkung 74–76
– Auswirkung auf die Körpergröße 75
– Extrembedingung 76
– Höhenabhängigkeit 123
– saisonaler Zyklus 83f
Temperaturerhöhung 449f
Termiten 298, 454
– Verdauungstrakt 10
terrestrisches Biom 122–136, 151
– künftige Verbreitung 136–138
– Stickstofffixierung 403

Tetracyclin 536
Teufelszwirn (*Cuscuta salina*) 239f
Thermodynamik, zweiter Hauptsatz 414
thermohaline Zirkulation 446f
Thermokline 141, 144
Thermophile 75, 85
Thomson-Gazelle (*Gazella* [syn. *Eudorcas*] *thomsoni*) 245
Tidestromia oblongifolia 92
Tiefsee 144f, 420, 446f
Tiefseeschlot 55, 144f
Tilapia 563f
Tilman, D. 21
Tipping-Point 456
Tod 156, 160, 191
Todeszone 466, 507, 538, 556
Toleranz 90
– Entwicklung 42f
Top-down-Kontrolle 342–345, 530
– Dominanz 343f
Torf 134
Toxin 285
Transfereffizienz 415, 562
– trophische 416f
– trophische, in aquatischem Ökosystem 417f
Transpiration 91–93
Treibhauseffekt 61
Treibhausgas 96f, 137, 440, 452, 456, 464
– Emission 458–460, 556
– Pro-Kopf-Emission 522
Trematode (*Ribeiroia ondatrae*) 465f
Trichome 104
Trinidad 44f
Trockenheit, saisonale 132
Tropen 376
Tropennacht 531f
Trophieebene 338
trophische Kaskade 339–342
tropische Savanne 394
tropischer Regenwald 125, 127–130, 374, 394f, 398, 427
tropischer Wald 59f, 400–402, 461
Tuberkulose 287, 289
Tundra 135, 221–223, 372, 395, 400–403, 450, 457

U

Überfischung 148, 341, 515
Überhitzung 86, 88, 91f
Überlebenskurve
– Klassifizierung 173f
– logarithmische 171f
Überlebensrate 168
Übernutzung 483–485, 557
Überschwemmung 515, 531
Übertragung 248
Übertragungsschwelle 257, 259f
Ufervegetation 139
ultimate Erklärung 6
Umsatz 380
Umweltbedingungen
– abiotische 72–85, 111
– Auswirkung 73, 76
– extreme 371f
Umweltfaktoren 72
– als Stimuli 76
– Auswirkung auf Krankheit 79
– Auswirkung auf Konkurrenz 79
– Auswirkung auf Ressource 79
– Auswirkung auf sessile Organismen 80, 85
siehe auch Umweltbedingungen
Umweltkapazität 180, 205, 207, 359
– globale 527–530
Umweltschwankung 560f
Umweltveränderungen, globale 486–489
Unersetzlichkeit 512f
unitärer Organismus 157–159
– Lebenszyklus 161
Unterart 274
Unterkühlung 76
Unternutzung 557
Unwägbarkeit
– demografische 479
– der Umwelt 479
Urbanisierung 522, 524
UV-Strahlung 531

V

vagabundierende Arten 332
Variabilität
– der Umwelt 40
– genetische 46
– innerartliche 40
Vegetationsgürtel 63
Vegetationsperiode 398f
Vegetationstyp 125
siehe auch Biom
Verarmung der Böden 395
Verbreitung
– negativ assoziierte 227
– von Arten 59–61, 66
Verdauung 297f
Verdrängung 198f, 204
Verdrängungsserie 302
Verdunstung 142, 365, 429
Verdunstungskälte 75
Vereisung 59
verfügbare Energie 383
Vermeidung 90
Versalzung 551
Versauerung 447f, 507
Verteilung
– aggregierte 174, 209–212
– regelmäßige 174
– zufällige 174
Vertrauensbereich 16f, 20
Verwandtschaftsgrad 275
Verwitterung 425–427
Virginiawaldsänger (*Vermivora virginiae*) 202
Virulenz 287, 289
Virulenzgrad 289f
Volterra, V. 253–255
Vorhersage 7
Vulkanausbruch 463

W

Wachstum 161
– exponentielles 181, 184
– logistisches 181, 184f
Wachstumskurve 183–185
Wachstumsrate
– Bevölkerung 526
– spezifische natürliche 181, 205
Wackernagel, M. 530
Wahrscheinlichkeit, Interpretation 16
Wald 394, 418
– Artenreichtum 60
– der gemäßigten Breiten 133f
Waldameise (*Formica yessensis*) 295f
Walddrossel (*Hylocichla mustelina*) 163, 165
Waldfrosch (*Rana sylvatica*) 317f
Waldsängerfink (*Certhidea olivacea*) 53
Wallace, A. R. 37f, 66
Wanderfalke (*Falco peregrinus*) 544
Wanderung 76f, 156, 174–179
– Bedeutung 179
Wappenrädertier (*Bracionus calyciflorus*) 257
Wärme, Ausbreitung 116–118, 150
Warmzeit 59
Wasseraufnahme aus dem Boden 93–95
Wasserdefizit 90
– alternative Strategie 90f
Wassereinzugsgebiet 23f, 138–140, 363f, 430, 466, 468
– Ionenaustrag 25

– Ionenhaushalt 23, 25
Wassernutzungseffizienz 88
– Steigerung 92
Wasserqualitätsszenario 516f
Wassersäule 386
Wasserstoffionenkonzentration 11
Wasserstress 398
Wasserverbrauch 550
Wasserverfügbarkeit 397f
Wechselbeziehung, coevolutionäre 274
Wegener, A. 61
Weidegänger 100, 234, 239
Weidenmeise (*Parus montanus*) 266f
Weiher 140
Weißbartgrasmücke (*Sylvia cantillans*) 201
Weißfisch (*Notemigonus crysoleucas*) 341f
Weißklee (*Trifolium repens*) 104f
Welken 90
Weltbevölkerung 522
– Alterspyramide 529
– Altersstruktur 525
– Historie 524
– prozentuale Veränderung 528f
– Vorhersage 524, 526–528
– Wachstumsrate 525
Westliche Hausmaus (*Mus musculus domesticus*) 311f
Westlicher Maiswurzelbohrer (*Diabrotica virgifera virgifera*) 177
White, G. 311
Widerstandsfähigkeit 345
Wiederbesiedlung 321, 325
Wiederherstellung 474
– kontaminierter Böden 498f
Wilderei 484f
Wildnisgebiet 503
Wilson, E. O. 320f, 377–380
Wind 116
Winderosion 427, 552
Winterschlaf 83
Wirkstoff
– qualitativer 105, 285
– quantitativer 105, 285
Wirt 234
Wit, C. T. de 527, 530
Wolf (*Canis lupus*) 284
Wollraupenspinner (*Malacosoma disstria*) 258f
Wurzel, Effizienz der Nährstoffaufnahme 95
Wurzelknöllchen 300
Wurzelsystem in unterschiedlichen Lebensräumen 94
Wüste 132f, 224, 394f, 397, 400
Wüstenbildung 438, 551
Wüstengebiet 118f

Y

Yeti-Krabbe 55

Z

Zebu 267f
Zellwand 101
Zerkleinerer 421
Zersetzersystem 415f, 418–420
siehe auch Destruentensystem
Zersetzung 398, 420–423, 425, 432, 457
– anaerobe 453f
Zink 42f
Zirkulation, globale thermohaline 121
Zitronenbuntbarsch (*Amphilophus citrinellus*) 57
Zoonose 535
Zooplankton 140, 146, 341f, 373, 408–411, 414, 417
Zuckerrohr 92, 555
Zugvogel 131, 134, 136, 179
Zuwanderung 377f
Zweifarben-Bannerlippfisch (*Hemigymnus melapterus*) 293
Zyklus, gekoppelter 254