Ökologie

Kapitel 1 Organismen und ihre Umwelt

1. Einleitung

- Ökologie:
- beschäftigt sich mit Organismen und der jeweiligen Umwelt
 - Wechselbeziehungen verstehen
 - verschiedenartige Organismen sind nicht zufällig in unterschiedlichen Umwelten verbreitet, Organismus und Umwelt sind aufeinander abgestimmt

1.1.1 Eigenschaften verschiedener Umwelten

- Das **Klima** wird durch Strahlung bestimmt, Strahlung hängt ab von Entfernung zur Sonne, Position auf der Erdumlaufbahn und dem Einfallswinkel
- Besonderheit der Erde: Temperatur an Erdoberfläche ermöglicht Wasser in allen Aggregatzuständen
- Erdoberfläche: z.T. **terrestrisch**, z.T. **aquatisches** System
- geographische Verhältnisse haben Einfluss auf Temperatur

1.1.2 Umweltbedingungen als Voraussetzung für das Leben

Energie für biologische Vorgänge stammen aus anorganischen Reaktionen (Oxidation von Methan, Ammoniak -> Archaeobakterien) oder aus der Photosynthese der Sonnenenergie (abhängig von einfallender Strahlung)

1.1.3 Diversität von Organismen und ihre ungleichmässige Verbreitung

Eine Vielzahl von verschiedenen Organismen besiedelt als nichthomogene Mischung die Erde.

Aufgabe der Ökologie ist es, die unterschiedlichen Verbreitungen verschiedener Arten und die Entstehung der Vielfalt von Organismen zu erklären.

1.1.4 Natürliche Auslese: Anpassung oder Angepasstheit?

Adaption: Angepasstheit im physiologischen Sinne

Adaptation: Anpassung im Verlauf der Evolution

"X ist für das Leben in Y angepasst":

1. X hat die nötigen Voraussetzungen
2. X ist in seinen Eigenschaften so eingeschränkt, dass er nur in Y leben kann
3. natürliche Selektion in Y hat die Vorfahren von X so beeinflusst, dass X sich angepasst hat
4. X hat Erfahrungen gemacht, die das Leben in Y ermöglichen (phänotypische Plastizität)
5. X hat bestimmte Eigenschaft, warum ihm das Leben in Y ermöglicht wird

natürliche Selektion:

- 1) Individuen einer Population sind nicht identisch, z.T. erhebliche Variabilität (genetisch)
- 2) alle Populationen haben das Potential, die ganze Erde zu besiedeln; alle wollen überleben und max. Nachkommen zeugen, aber: erhebliche Unterschiede in der Anzahl der Nachkommen
- 3) Zahl der Nachkommen hängt auch von Wechselbeziehungen mit der Umwelt ab

Wenn einige Individuen mehr Nachkommen hinterlassen und sich vererbare Merkmale einer Population von Generation zu Generation verändern, spricht man von natürlicher Selektion.

Selektion geschieht nicht zufällig. Die differentielle Reproduktion wird durch die unterschiedlich gute Wechselwirkung der variabel vorliegenden Merkmale verursacht.

Entstehung von spezialisierten Arten, die als Anpassung an Umwelten von einer Grundform ausgehen, heisst ökologische oder adaptive **Radiation**.

1.1.5 Fitness

Die fittesten Individuen sind diejenigen, welche am meisten Nachkommen hinterlassen und somit den grössten Einfluss auf die erblichen Merkmale dieser Population haben.

Natürliche Selektion bedeutet nicht streben nach Vollkommenheit; selektiert werden die "möglichst fitten" oder die "noch fitten", sie sind aber nicht die "denkbar besten".

2. Historische Faktoren

Frühere Ereignisse haben grundlegende Auswirkungen auf die Natur und die Verteilung von Organismen gehabt.

1.2.1 Bewegungen von Landmassen

Landmassen haben sich auseinanderbewegt und Populationen getrennt, die sich anschliessend weiter entwickelten. Geographisch isolierte Evolutionslinien konnten die Umwelt anderer Evolutionslinien nicht mehr erreichen

1.2.2 Veränderungen des Klimas

Vieles an der gegenwärtigen Verbreitung der Arten spiegelt Phasen früherer klimatischer Veränderungen wider. Besonders die Klimaänderungen in den pleistozänen Eiszeiten.

Mehrmals kam es zu Eiszeiten, die von kurzzeitigen Perioden wärmeren Temperaturen unterbrochen waren. Während des Pleistozäns hat es bis zu 16 glaziale Zyklen gegeben, die jeweils 125 000 Jahre dauerten.

Mit der **Pollenanalyse** konnte man untersuchen, wie sich die Vegetation änderte (räumlich und zeitlich).

Für die Ausbreitung der Tiere liegen keine so gute Belege vor; sie konnten sich jedoch nicht schneller ausbreiten, als die Pflanzen, von denen sie sich ernährten.

Die postglaziale **globale Erwärmung** um ungefähr 8°C benötigte über 20 000 Jahre, dennoch hielten die Veränderungen der Vegetation mit dieser Erwärmung nicht Schritt. Die treibhausbedingte Erwärmung ist fast 100mal schneller und wird deshalb zu einem Artensterben in grossem Ausmass führen.

Isolierte Vorkommen von Arten können **bizentrisch** (in zwei auffällig isolierten Gebiete) oder **polyzentrisch** (in mehreren isolierten Gebieten) sein.

Relikt-Theorie: gegenwärtige Vorkommen sind Relikte von einst weiter verbreiteten Populationen
Nunatakker: während sich Eisdecke nach Süden schob, blieben einige kalte, hochgelegene Gebiete eisfrei; dort überlebten Populationen, welche auch nach Eisschmelze in Isolation blieben.

Populationen, die sich nicht schnell genug zurückzogen, als das Eis vorrückte, wurden vermutlich mit wenigen Ausnahmen ausgerottet; die heute vorkommenden Arten konnten Schritt halten und überleben.

Auch in den Tropen fanden klimatische Veränderungen statt, welche die Ausbreitung tropischer Lebensgemeinschaften beeinflusste.

1.2.3 Inselmodelle

Flora und Fauna von Inseln weisen charakteristische Merkmale auf. Die Isolation auf Inseln fördert die Bildung neuer Arten; auf Inseln kommen viele endemische Arten vor.

Die Vorfahren mussten sich bis zur Insel ausbreiten; die Evolutionsrate ist wegen Isolation schneller.

Art: Organismus, der sich vermehren, genetisches Material austauschen und fortpflanzungsfähige Nachkommen zeugen kann

3. Konvergenzen und Parallelen

Wenn sich verschiedene phylogenetische Linien gleich entwickeln, spricht man von analogen Strukturen (nicht von homologen). Dies nennt man **konvergente Evolution** (z.B. Pinguin, Hai, Delphin).

analog: Organe dienen dem selben Zweck

homolog: Organe sind aus denselben Strukturen entstanden

Parallele Evolution: Radiation innerhalb zweier phylogenetisch verwandter, aber voneinander isolierten Gruppen

Wenn ein ähnliches Aussehen in verschiedene Habitats passt, muss nicht unbedingt parallele Evolution stattgefunden haben; Merkmale können sich gegenseitig bedingen.

Ökologisch ähnliche Arten können sich im Habitus unterscheiden.

Gilde: Gruppe von Arten, die dieselben Umweltressourcen in ähnlicher Weise nutzt (z.B. Schaf und Känguruh)

4. Strukturen von Lebensgemeinschaften

Biome: verschiedene Lebensgemeinschaften auf der Basis der charakteristischen Vegetation

Die Verbreitung der terrestrischen Biome ist abhängig von Temperatur und Niederschlag.

Bsp: **Tundra:** Dauerfrost, Flora: Flechten, Moose, Zwergsträucher, Fauna: saisonal

borealer Nadelwald/ Taiga: im Winter kein fl. Wasser, 1-2 Arten bedecken riesiges Gebiet

Wälder der gemäßigten Zone: Laub- und Nadelwälder, Perioden mit Wassermangel

Grasländer: (Steppe, Savanne, Pampa), saisonale Trockenzeit, weidende Tiere

Hartlaubzone:(Macchie, Chaparral), milde feuchte Winter, trockene Sommer, Holzgewächse

Wüsten: extremer Wassermangel, Niederschlag < 250mm/Jahr

Tropische Regenwälder: artenreich, Niederschlag über 2000mm/Jahr, Nähe Äquator

Meere: Salzgehalt ca. 3.4%; Strahlung wird im Wasser absorbiert; N,P limitierende Faktoren

Süßwasser: Polargebiete, **Salzpfannen**

Die Lebensformen in Lebensgemeinschaften

Vegetation in ähnlichem Klima sieht ähnlich aus, umfasst aber nicht dieselben Arten.

Nach dem dänischen Botaniker Raunkiaer werden die Pflanzen nach der Lage ihrer Meristeme klassifiziert; durch die relative Häufigkeit dieser unterschiedlichen **Wuchsformen** wird die Flora einer Region charakterisiert.

Die Säugetierfauna kann durch die Häufigkeit des Auftretens bestimmter Eigenschaften wie **Fortbewegungsweise** und **Nahrungsgewohnheiten** charakterisiert werden.

Bei der Beschreibung von Lebensgemeinschaften sollte die Phylogenie der betrachteten Arten einbezogen werden.

Diversität der Anpassungen in Lebensgemeinschaften

Ein bestimmter Typ von Organismus ist häufig für eine bestimmte ökologische Situation charakteristisch. Die Anpassung von Organismen an ihre Umwelt kann nicht nur die Ähnlichkeit von Organismen aufzeigen, sie muss auch erklären, warum sich Arten, die in der gleichen Umwelt leben, stark voneinander unterscheiden.

Gründe: 1) Umwelt ist mosaikartig

2) in allen Umwelten gibt es Gradienten von Bedingungen oder verfügbaren Ressourcen

3) Existenz eines bestimmten Organismus diversifiziert einen Lebensraum sofort für andere Organismen

Feststellungen: 1) Koexistierende Arten unterscheiden sich nur geringfügig, aber jede Art ist an ihre Umwelt angepasst und findet ihre Lebensform, weil die Umwelt selbst heterogen ist

2) Die Untersuchung der Unterschiede in der Ökologie darf sich nicht auf eine spezielle taxonomisch verwandte Gruppe beschränken, sondern muss ganze Gilden miteinbeziehen.

3) Verwandte Arten, die durch radiative Evolution entstanden sind, dürfen nicht als eigenständiges Produkt natürlicher Selektion betrachtet werden (entweder konvergente Evolution oder gemeinsame Vorfahren).

5. Spezialisierung innerhalb von Arten

Vorteilhafte Genotypen werden selektiert, wenn die Kräfte der natürlichen Selektion stärker sind als das homogenisierende Potential (genetischer Austausch und Rekombination). Wenn geographisch isoliert, können lokale Genotypen einen grossen Vorteil haben und nachteilige Kombinationen werden ständig eliminiert. Die Population bleibt Teil derselben Art, es entstehen aber spezialisierte **Rassen**. Austausch von genetischen Material hängt von der **Mobilität** des Organismus (oder seiner Gameten) ab.

Lokale, spezialisierte Populationen bilden sich besonders bei Organismen, die eine sessile Lebensform führen, da sie den Einfluss ihrer Umwelt besonders ausgeliefert sind. Sie sind auf passive Verbreitung angewiesen und unterliegen deshalb den natürlichen Selektionskräften besonders intensiv.

Mobile Organismen können diejenige Umwelt aufsuchen, die ihren Bedürfnissen optimal entspricht; sie können deshalb vielen natürlichen Selektionskräften ausweichen

Ökotypen

Lokale Anpassung von Organismen einer Population können zur Bildung von Ökotypen führen.

Ökotypen : stellen lokale Anpassung von Organismen an ihre Umwelt dar, somit kann eine Art verschiedene Ökotypen enthalten

Die Bildung von Ökotypen kann sehr differenziert und sehr schnell erfolgen.

Genetisch bedingter Polymorphismus

Polymorphismus: verschiedene Grade von Variation, die für die Selektion bedeutsam sind

vorübergehender Polymorphismus: eine Variation als Fehlanpassung

Die genetische Anpassung einer Population hinkt immer der Entwicklung hinterher.

Natürliche Selektion bewirkt die aktive Erhaltung von genetisch bedingtem Polymorphismus

- 1) Heterozygote können in ihrer Fitness überlegen sein, sie erzeugen jedoch fortlaufend auch weniger fitte Homozygoten innerhalb der Population.
- 2) Es kann bei Selektionskräften Gradienten geben.
- 3) Es kann eine häufigkeitsabhängige Selektion geben (seltene Morphe können am fittesten sein).
- 4) Die Selektionskräfte können an verschiedenen Orten in verschiedene Richtungen wirken.

6. Anpassung von Organismen an ein Umwelt im Wandel

Organismen müssen ihre Verhaltensweisen ständig in Abhängigkeit von ihrer Umwelt verändern. Es gibt keine unveränderlichen Umwelten, aber konstantere und variablere.

3 verschiedene Kategorien von Umweltveränderungen:

- 1) Zyklische Veränderungen (z.B. Jahreszeiten)

- 2) Gerichtete Veränderungen (z.B. Erosion, Eiszeiten)
- 3) Erratische Veränderungen, Veränderungen ohne Rhythmus oder Richtung (z.B. Gewitter)

Organismen können direkt auf eine Veränderung reagieren oder auf ein Signal hin, das eine Reaktion auslöst. Die Anpassung muss ein Kompromiss zwischen Anpassung an die Veränderung und Toleranz der Veränderung sein.

Je grösser die Lebensdauer eines Organismus ist, desto mehr ist er zyklischen Schwankungen ausgesetzt und muss sich an diese anpassen.

Reaktionen auf Jahreszeiten: **Winterruhe (=Hibernation)**: reduzierter Stoffwechsel
Fellwechsel
Wanderungen zwischen verschiedenen Lebensräumen
Änderung der Gestalt

Wasserpflanzen: jahreszeitliche Änderung der Wassertiefe: Ausbildung von mehreren Blatttypen gleichzeitig (=somatischer Polymorphismus) ist von Vorteil; kann auch in Wüsten ein Vorteil sein

7. Artenpaare

Zwei Arten können zusammen evolvieren, was zur totalen Abhängigkeit der einen von der andern Art führen kann (z.B. Nahrung und Konsument, Grosser Panda und Bambus; Parasiten und Wirte).

Mutualistische Abhängigkeit: Anpassung noch intensiver (z.B. blütenbestäubende Insekten und die bestäubten Blüten); immer dort, wo der entscheidende Faktor im Leben einer Art die Existenz einer andern Art ist.

Wenn Organismen zweier Arten miteinander in Wechselbeziehung stehen, führt eine Änderung bei der einen Art zu Änderungen im Leben der andern Art. Jede Art kann selektive Kräfte ausüben, welche die Evolution der andern beeinflusst. Bei solcher **Koevolution** drängen sich die Artenpaare gegenseitig in eine immer grösser werdende Spezialisierung.

Kapitel 2 Die Umweltfaktoren

1. Einleitung

Einflussfaktoren auf die Verbreitung und Häufigkeit einer Art:

- Geschichte der Art
- benötigte Ressourcen
- Geburts-, Sterbe- und Wanderungsrate
- inter- und intraspezifischen Wechselbeziehungen von Organismen dieser Art
- Auswirkungen der Umweltbedingungen auf die Entwicklung dieser Art

Umweltbedingung: abiotischer Umweltfaktor, der zeitlich und räumlich variiert (z.B. Temperatur)

Umweltfaktoren können durch Organismen beeinflusst, aber nicht konsumiert oder verbraucht werden.

Optimales Niveau oder optimale Konzentration eines Umweltfaktors: wenn eine Art am meisten Nachkommen produziert/am fittesten ist (muss über Generationen hinweg gelten -> schwierig zu messen).

Für jeden Faktor kann eine andere **Reaktionskurve** gezeichnet werden.

2. Beziehungen zwischen Temp. und Verbreitung von Organismen

Gründe für Temperaturunterschiede:

- geographische Breite, Höhe über Meer (pro 100m nimmt die Temperatur in trockener Luft 1° ab)
- Auswirkungen der Kontinentalität (Meer wirkt ausgleichend auf Temp.)
- Jahres- und Tageszeiten
- Mikroklima (Tal: bis 30° kälter durch nächtliches Absinken kalter Luft, als 100m weiter oben)
- Tiefe im Boden und im Wasser

die höchsten Temperaturen kommen in den mittleren Breiten und nicht am Äquator vor. Auf Temperaturzonenkarten können grosse lokale Schwankungen nicht berücksichtigt werden.

Bei vielen Arten kann die Verbreitungsgrenze mit Isothermen definiert werden. Dies ist aber ein Beweis dafür, dass die Temperatur für die Verbreitungsgrenze verantwortlich ist (Nahrung).

Die von einem Organismus empfundenen Temperaturen entsprechen selten denjenigen auf einer Klimakarte.

Günstige und ungünstige Lebensbedingungen können sich im Laufe des Jahres und während eines Tages abwechseln. Klimakarten können nur einen Rahmen geben, in dem geeignete Mikroumwelten auftreten.

Temperaturkoeffizient Q_{10} : gibt die Reaktion auf eine Erhöhung der Temperatur um 10° an

Die Raten der meisten Stoffwechselprozesse nehmen mit steigender Temperatur exponentiell zu.

Die **physiologische Zeit** wird bestimmt durch die Faktoren Zeit und Temperatur -> **Tag-Grade**.

Verbreitung und Extrembedingungen

Extremwerten kann eine grössere Bedeutung zukommen als Durchschnittswerten (da diese selten vorkommen). Frost ist der wichtigste limitierende Einzelfaktor für die Verbreitung von Pflanzen.

Die Länge der frostfreien Zeit bestimmt die potentielle Wachstumsperiode (diejenige Zeit, welche für aktives Wachstum zur Verfügung steht).

A) Faktor, der die natürliche Verbreitung von Organismen limitiert, dadurch bestimmen, dass sie in einem Gebiet ausserhalb der natürlichen Verbreitung angesiedelt und beobachtet wird, welcher Faktor stört.

B) Die entscheidenden limitierenden Faktoren sind nur selten vorhanden, ev. Lange Wartezeit, bis man die Risikofaktoren messen kann.

C) Durchschnittswerte nützen wenig, wenn Standardabweichung und Extremwerte entscheidend sind.

Verbreitung und der Einfluss der Temperatur auf andere Faktoren

Die Temperatur kann durch ihren Einfluss auf andere Faktoren für die Verbreitung einer Art entscheidend sein.

Temperatur wirkt sich auf das Verhalten aller Organismen aus, die mit ihr in Wechselbeziehung stehen (Konkurrenten, Parasiten, Symbionten..).

Die Temperatur kann das Nahrungsangebot und die Entwicklung von Krankheiten beeinflussen. Steigende Temperatur fördert die Entstehung von Krankheiten (Lebenszyklen verschnellern sich).

Die Temperatur hat Einfluss auf den **Sauerstoffgehalt des Wassers** (Löslichkeit von O₂ nimmt mit steigender Temperatur ab).

Erhöhung der Temperatur führt zu einer erhöhten Evaporationsrate. Die relative Luftfeuchtigkeit entscheidet über die Höhe des Wasserverlustes. Mikroklimatische Veränderungen der Luftfeuchtigkeit können sogar noch ausgeprägter sein als bei der Temperatur. Terrestrische Organismen, deren Wasserhaushalt aquatisch (Mollusken, Amphibien,..) ist, benötigen ein Mikroklima mit nahezu 100%-iger Luftfeuchtigkeit.

Umweltfaktoren als Stimuli

Kälte, Frost oder eine besondere **Photoperiode** können die Samenruhe brechen oder auch Akklimatisation auslösen.

3. Leben bei tiefen Temperatur

80% der Biosphäre sind kalt < 5°

Die Folgen können reversibel oder tödlich sein.

Kälteschäden

Kälteschäden entstehen bei tiefe Temperaturen, die noch über dem Gefrierpunkt liegen und unterscheiden sich von Frostschäden.

Frostschäden

Eisbildung beginnt gewöhnlich im extrazellulären Bereich und hat Auswirkungen auf die Regulation der Osmose: Die Wasserbilanz der Zellen ist gekippt und Zellmembranen werden destabilisiert. Extremes Wasserentzug zerstört die Semipermeabilität der Plasmamembranen und kann sogar zu einem physischen Abreißen des Cytoplasmas von den Zellwänden führen.

Mechanismen, welche die Eisbildung extrazellulär unmittelbar unter 0° fördern, schützen einen Organismus vor Frostschäden. Dies gilt auch für intrazelluläre "Frostschutzmittel"(Substanzen, welche Bakterien synthetisieren), die den Gefrierpunkt herabsetzen.

Akklimatisation an tiefe Temperaturen

Akklimatisation ist eine Anpassung an tiefe Temperaturen (in der Natur, im Labor = **Akklimation**). Ist ein Individuum mehrere Tage lang einer relativ tiefen Temperatur ausgesetzt, verschiebt sich seine

Reaktion auf der Temperaturskala nach unten (bis zu 100°C), bei hohen Temperaturen nach oben. Die Kältetoleranz wird durch Umweltsignale ausgelöst.

Organische Verbindungen (freie Aminosäuren, Polyhydroxide=Zucker) in der Zelle schützen vor Folgen der Dehydratation, ob dieses nun durch Frost oder Hitze entsteht.

Einige Insekten sind in der Lage, durch Verminderung intrazellulärer beziehungsweise Förderung extrazellulärer Eisbildung durch Polyhydroxyalkoholen (polyole) Frostschäden zu vermeiden. Der extremste Zustand ist eine Ruhephase (geringer Grundumsatz, hohe Kältetoleranz, Dehydratation).

Genetische Variation und Evolution der Kältetoleranz

Gewisse Temperaturtoleranzen sind vererbbar und können innerhalb einer Art variieren (in der Zucht durch gezielte Selektion).

4. Leben bei hohen Temperaturen

Hohe Temperaturen können bereits wenige Grade über dem Optimum gefährlich werden, da hohe Temperaturen zur Inaktivierung oder zur Denaturierung von Enzymen führen. Durch Evaporation wird die Körpertemperatur gesenkt, was auch Dehydratation verursacht.

Bei hohen Temperaturen herrscht häufig Wassermangel -> **Sukkulenten** (tiefes Oberflächen/Volumen-Verhältnis, wenige Stomata, Dornen/Haare beschatten Oberfläche, Wachse), dennoch im Kaktus bis zu 60°C.

Cysten (Nematoden), Sporen (Dauersporen im **Ruhestadium**) und Samen sind in der Regel hitzetolerant, da sie wenig Wasser enthalten.

Feuer ist eine wichtige ökologische Gefährdung und kann die Entstehung einer besonderen **Brandflora** bewirken. Für gewisse Arten ist Feuer sogar eine Bedingung für die natürliche Regeneration.

Heisse Lebensräume (Komposthaufen, feuchtes Heu) sind in der Natur viel seltener als kalte. Pilzarten der Gattungen *Mucor*, *Rhizopus*, *Humicola* ertragen Temperaturen zwischen 50° und 60°, Bakterien und Actinomyceten noch etwas mehr. Bei 100°C hört die biologische Aktivität auf.

Organismen mit der höchsten Hitzetoleranz sind Prokaryoten (z.B. in heißen Quellen). Eukaryoten sind Hitze gegenüber am empfindlichsten, gefolgt von Pilzen, Bakterien, Actinomyceten und Archaeobakterien (bis 105°C). Hitzetolerante Prokaryoten sind häufig phototroph und können Eisen, Methan oder Schwefel oxidieren. Oft weisen diese Organismen auch eine grosse Toleranz an andern Extrembedingungen auf (tiefer pH-Wert, hoher Salzgehalt, metallische Toxizität, Austrocknung).

In der Umgebung **hydrothermaler Schlote** (Oberfläche des Meeresbodens, bis 4000m unter Wasser und 400 bar, Wasser ist flüssig) leben artenreiche Lebensgemeinschaften aus thermophilen Bakterien und Wirbellosen.

5. Ektotherme und endotherme Organismen

Terrestrische Organismen können durch Absorption der Sonneneinstrahlung Wärme aufnehmen und durch Transpiration abkühlen.

Man kann Organismen in **Homoiotherme** (haben immer die gleiche Temperatur) und **Poikilotherme** (haben eine veränderliche Temperatur) einteilen, was aber auch Nachteile hat, deshalb zieht man die Einteilung in **Endotherme** (regulieren Körpertemperatur durch Wärmeproduktion im eigenen Körper) und **Ektotherme** (sind auf äussere Wärmequellen angewiesen) vor.

Endotherme Organismen

Die Regulation der Körpertemperatur erfolgt bei Endothermen unter hohem Aufwand an Energie. Die Wärmeproduktion endothermer Arten wird durch einen Thermostaten im Gehirn gesteuert. Da die Körpertemperatur zwischen 35° und 40°C liegt, verlieren sie immer Wärme an die Umgebung (trotz Federn, Fett, Fell). Dies führt zu konstanter Leistungsfähigkeit zum Preis eines hohen Energieverlustes und eines entsprechend grossen Nahrungsbedarfes.

Die **Allensche Regel** (natürliche Selektion erwirkt Senkung der Kosten der Endothermie) und die **Bergmannsche Regel** (Säugetiere sind in kalten Gebieten häufig grösser) erklären den Habitus von Endothermen in Zusammenhang mit ihrer geographischen Verbreitung.

Winterruhe spart Energie, ist aber mit Kosten verbunden (um wieder aufzuwärmen).

Grundumsatz W eines Tieres = $3.34 \times (\text{Körpermasse (kg)})^{0.75}$

Bei kleinen Tieren ist der Grundumsatz hoch, da wenig Volumen und viel Oberfläche. In zahlreichen Biotopen gibt es gemischte Lebensgemeinschaften von Endothermen und Ektothermen.

6. der pH-Wert von Boden und Wasser

Extreme pH-Werte können letale Wirkungen haben, auch wenn die Folgen oft nicht unmittelbar sichtbar sind - zum Beispiel bei der Mobilisierung von Schwermetallen oder der Verfügbarkeit von Spurenelementen.

Das Protoplasma der Wurzelzellen wird bei einem pH unter 3 und über 9 geschädigt (pH-Toleranz, ebenso bei Organismen im Wasser). Unterhalb von pH 4.5 enthalten viele Böden eine hohe Konzentration von Al^{3+} (ist extrem toxisch), ev. Auch Eisen und Mangan.

Auswirkungen durch den sauren Boden:

- a) Störung der Osmoregulation, der Enzymaktivitäten oder des Gasaustausches
- b) indirekt durch erhöhte Konzentration an Schwermetallen
- c) indirekt durch Verringerung der Qualität und des Angebots an Nahrung für Tiere

Allgemein beherbergen Böden und Gewässer mit einem pH von über 7 mehr Arten als saure Habitate. Archaeobakterien wachsen auch noch bei einem pH von 0, bei einem pH von 9-11 wachsen noch Cyanobakterien.

7. Salinität

Der Salzgehalt kann Probleme bei der **Osmoregulation** verursachen. Die Salzkonzentration im Bodenwasser bewirkt bei Pflanzen einen osmotischen Widerstand gegenüber der Wasseraufnahme.

Halophyten: Pflanzen, die eine grosse Salztoleranz haben; akkumulieren Elektrolyte in ihren Vakuolen und halten einen grossen osmotischen Druck aufrecht

Folgen der Salinität für die Ökologie aquatischer Organismen

Wasserorganismen kann man in Hypertonie- und Hypotonieregler (verlieren Wasser an die Umgebung) sowie solche unterteilen, deren Binnenmedium isotonisch (Vorteil: Wasser dringt nicht ein) zur Umgebung ist.

8. Umweltbedingungen am Übergang zwischen Meer und Land

In Gezeitenzonen haben sowohl der Salzgehalt als auch die Exposition bezüglich Luft, Temperaturunterschieden und Licht und die Art des Substrates Einfluss auf das Vorkommen von Organismen.

Das Vorkommen von wurzelnden Organismen ist abhängig von einem geeigneten Substrat. Wellen und Stürme schränken die Besiedlung von Felsküsten (vertikale Zonierung) ein. Die Zonierung ist nicht das alleinige Ergebnis der Exposition - auch Konkurrenz und Prädation spielen eine Rolle.

9. Die physikalischen Kräfte von Wind, Wellen und Strömung

Die Strömung von Gewässern beeinflusst den Habitus von Organismen (Gefahr durch Strömung weggeschwemmt zu werden). Geschwindigkeit nimmt nach unten hin zu. Den grössten Einfluss hat die Strömung auf die **benthische** (bodenbewohnende) **Lebensgemeinschaft** im Oberlauf. Die Tiere an der Meeresküste machen entweder die Wellenbewegung mit oder setzen sich auf dem Untergrund fest. Ähnliche **morphologische Spezialisierung** bei Wirbellosen in turbulente Oberläufen von Bächen (flacher Körperbau, Saugnäpfe, Haken).

Die Ökologie der Extremereignisse

Alltägliche Risiken, seltenere "Unglücksfälle" und Katastrophen (wirken auch als natürliche Selektion) beeinflussen das Vorkommen von Organismen -oder können zur Ausbildung von Toleranzen (z.B. gegenüber Feuer) führen.

Nach Extremereignissen -zum Beispiel Wirbelstürmen oder Vulkanausbrüchen- lassen sich typische Stufen der Sukzession (1. **Sukzessionsstufe**: Arten die gegenüber Konkurrenz oder Schatten intolerant sind) nachvollziehen.

Es gibt auch Unglücksfälle, die so selten vorkommen, dass sie keinen Einfluss auf die natürliche Selektion haben (z.B. Vulkanausbruch).

Die **ökologische Risikoanalyse** zielt darauf ab, die Risikoabhängigkeit zu bestimmen, um auf die Ökologie von Organismen zurückschliessen zu können, wobei Extremwerte häufig aussagekräftiger sind, das Durchschnitte.

10. Umweltverschmutzung

Toxische (letale) Nebenprodukte anthropogener Aktivitäten schränken die Verbreitung von Arten ein. Diese Produkte kommen in der Natur häufig nur in sehr geringen Konzentrationen vor, werden aber auch als Nährstoffe gebraucht.

Als Folge davon verschwinden Arten, was als **Bioindikator** eines Sees oder eines Stück Landes das Ausmass der Umweltverschmutzung anzeigt.

Genetische Variation kann zur Evolution von schadstofftoleranten Formen führen. In verseuchtem Gebiet überleben nur die toleranteren Organismen, welche ihre **Toleranzgene** weitergeben und eine tolerantere Population bilden, was zur Folge hat, dass die Dichte der Individuen sich vergrößert, die aber zu einer geringeren Anzahl von Arten gehören.

Einige anthropogene Schadstoffe können fern der Emissionsquellen wirksam werden, Beispiele sind **saure Niederschläge**, Abwässer, Niederschlag von radioaktiven Substanzen.

Anhand der Veränderungen der Populationen von Bioindikatoren -zum Beispiel Kieselalgen- kann die Geschichte der Umweltverschmutzung rekonstruiert werden.

11. Global Change - globale Klimaänderungen

Industrieabgase und Treibhauseffekt

Die Zunahme von Kohlendioxid in der Atmosphäre ist die Folge vermehrter Verbrennung fossiler Brennstoffe (seit der industriellen Revolution) und von Waldrodung; die zunehmende Methan-Konzentration ist auf die Massentierhaltung in der industriellen Landwirtschaft zurückzuführen. Der erhöhte Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre führt zur Erwärmung der Umwelt im globalen Massstab.

Auf die Erdatmosphäre auftreffende Sonnenstrahlung wird teilweise reflektiert, teilweise absorbiert und gelangt zum Teil auf die Erdoberfläche, die dadurch erwärmt wird. Teil eil dieser Energie wird wieder an die Atmosphäre abgestrahlt, wo sie etwa zu 70% vom Wasserdampf, Kohlendioxid und andern Gasen absorbiert wird. Diese eingeschlossene zurückgestrahlte Energie heizt die Atmosphäre auf und führt somit zum **Treibhauseffekt**.

Spurengase wie **FCKW** (und Lachgas N_2O , Dichlordifluormethan CCl_2F_2 , Ozon) tragen zusammen gleich viel zur Verstärkung des Treibhauseffekt bei, wie der Anstieg der CO_2 -Konzentration.

Die grösste Unsicherheit bei der Prognose stellt die Abpufferung durch die Ozeane dar. Die Ozeane speichern etwa 50x mehr Kohlendioxid als die Atmosphäre.

Die globale Erwärmung

Prognosen entstehen entweder aus umfangreichen Modellen oder aus Tendenzen, die aus Messreihen resultieren.

Eine Vielzahl von Indikatoren weist darauf hin, dass die globalen Temperaturen tatsächlich ansteigen (in den nächsten 100 Jahren um $3^\circ C$).

Die globale Erwärmung erfolgt vermutlich 30mal schneller als am Ende der letzten Eiszeit. Da grosse Teile des Landes durch unsere Zivilisation zerstückelt sind, werden viele Arten bei den Wanderungen (ausgelöst durch die Erwärmung) verlorengehen.

12. Die Ökologische Nische

Die ökologische Nische (z.B. ein bestimmter Temperaturbereich kann eine Dimension sein) wird durch die verschiedenen Umweltfaktoren bestimmt und ist deshalb in Wirklichkeit mehrdimensional (führt in der Darstellung zu einem **n-dimensionalen Hyperraum**).

Nach Hutchinson berücksichtigt man auch die natürliche Ressourcen (Wasser, Brutplätze, Sonnenstrahlung,...) zur Beschreibung einer ökologischen Nische.

Man bezeichnet die Gesamtheit der Möglichkeiten einer Art als die **Fundamentalnische** und die eingeschränkte Nische in der die Existenz einer dauerhaften Population möglich ist, als **Realnische**. Die Ausbreitung hängt noch von weiteren Faktoren ab: die Art muss fähig sein, den Raum zu erreichen.

Kapitel 3

Ressourcen

1. Einleitung

Eine Ressource wird im Gegensatz zu einem Umweltfaktor konsumiert (= Vorrat nimmt ab). Ressourcen sind lebensnotwendige Faktoren wie Nahrung, Energie, Raum.

2. Die Strahlung als Ressource

Sonnenstrahlung ist die Energieressource für die Photosynthese. Die **Strahlungsenergie** erreicht die Pflanzen entweder direkt (in niederen Breiten am grössten) oder indirekt. Die **latente Evaporationswärme** hält die Verdunstung in Gang. Strahlung, die nicht sofort fixiert wird, ist für die **Photosynthese** verloren.

Die **photosynthetisch aktive Strahlung (PAS)**, welche durch die pflanzlichen Chlorophyllpigmente absorbiert wird, umfasst Wellenlängen im sichtbaren Bereich (380nm -710nm). 56% der auftreffenden Strahlung liegt ausserhalb dieses Bereiches. Einen Teil dieser Strahlung können z.B. Bakteriochlorophylle absorbieren (bei 800, 850 und 870-890nm).

Strahlung - eine im Tages- und Jahresverlauf variable Ressource

Die Verfügbarkeit von Strahlung verändert sich qualitativ und quantitativ durch systematische (z.B. Tageszeit) und unsystematische (z.B. von andern Blättern bedeckt) Einflüsse.

In der **Ressourcen-Erschöpfungszone (REZ)** besteht für einen Organismus Mangel an einer Ressource. **Licht- und Schattenpflanzen** (geringere Intensitäten, Blatt nahezu horizontal) sind an unterschiedliche Strahlungsintensitäten angepasst.

Licht- und Schattenblätter (an der selben Pflanze) unterscheiden sich in ihrer Morphologie und Physiologie - Schattenblätter zeichnet ein niedriger **Kompensationspunkt** aus. Lichtblätter sind kleiner, dicker und dichter. Schattenblätter sind oft lichtdurchlässig, tragen nur 20% zur Photosyntheseaktivität der Pflanze bei. Pflanze muss Umgebung registrieren können, um zu wissen, wo sie welche Blätter ausbilden muss.

Durch die Veränderung der **Photosyntheserate** ist der Pflanze eine kurzzeitige Anpassung an veränderte Strahlungsverhältnisse (z.B. Lichtfleck) möglich.

Der Wert der Strahlung als Ressource in Abhängigkeit vom Wasserangebot

Eine Pflanze befindet sich im Konflikt zwischen maximaler Photosyntheserate und Wasserverlust durch geöffnete Spaltöffnungen. Soll die Pflanze Wasser auf Kosten der Photosynthese zurückhalten oder die Photosynthese mit dem Risiko der Austrocknung maximieren?

Strategische Lösungen im Konflikt zwischen photosynthetischer Aktivität und Regulation des Wasserverlustes

Durch Anpassung des Lebenszyklus der Morphologie und der Physiologie reduzieren Pflanzen den Wasserverlust.

- 1) durch eine **Ruhephase** (z.B. Same), sonst kurzlebig in Phase mit reichlich Wasser
- 2) langlebige Pflanzen werfen Blätter in Trockenperiode ab, Blattwechsel: dicke/dünne Cuticula
- 3) Diffusionsgefälle reduzieren durch eingesenkte Spaltöffnungen, Haare; Aufnahme­rate wird gesenkt
- 4) C₄- und CAM-Pflanzen brauchen zur Photosynthese weniger Wasser als C₃-Pflanzen

Taktische Lösungen im Konflikt zwischen photosynthetischer Aktivität und Regulation des Wasserverlustes

Spaltöffnungen können sich schnell öffnen und wieder schliessen, bedingt durch die Tageszeit oder als Reaktion auf die Wasserverhältnisse. Lichtblätter haben eine höhere Dichte an Spaltöffnungen und eine dickere Cuticula als Schattenblätter derselben Pflanze.

Vermutung: Wasserleitfähigkeit passt sich der Photosynthesekapazität an

Nettophotosynthese

Als **Nettophotosynthese** bezeichnet man die Veränderung der Trockensubstanz resultierend aus der Bruttophotosynthese abzüglich der Verluste durch Atmung und Absterben. Bei Dunkelheit ist sie negativ, da die Atmung überwiegt. In vielen Blättern und Wurzeln gibt es Atmungs­metabolismen, die kein ATP produzieren, dabei werden überschüssige Photosyntheseprodukte verbrannt.

Die **Photosynthesekapazität** gibt diejenige Photosyntheserate an, die ohne Limitierung der Ressourcen (Strahlung, optimaler Temperatur, hohe Luftfeuchtigkeit und normalen CO₂- und O₂-Konz.) vorhanden wäre. Die Photosynthesekapazität ist bei Schattenpflanzen, mehrjährigen Wüstenpflanzen, Heidearten geringer.

Zusammenfassung zum Thema Strahlung

limitierende Rahmenbedingungen:

- 1) nur wenig Strahlung fällt auf die Blätter, der Grossteil auf kahle Zweige oder nackten Boden
- 2) Photosyntheserate wird durch Umweltfaktoren limitiert; Konflikt zwischen Zurückhalten von Wasser und Aufrechterhalten der Photosynthese wird nur durch Morphologie und Verhalten nur schlecht gelöst.
- 3) 56% der einfallenden Strahlung liegt ausserhalb der PAS
- 4) Blätter erreichen nur dann ihre maximale Photosyntheserate, wenn die Produkte abgeleitet werden
- 5) Die Photosyntheserate steigt mit der Intensität der einfallenden PAS
- 6) keine immer optimale Blattmorphologie, -physiologie, -orientierung, da Tages- & Jahreszeiten
- 7) Blattstickstoffgehalt limitiert Photosynthesekapazität
- 8) Der höchste Wirkungsgrad der Strahlungsnutzung durch grüne Pflanzen liegt bei 3-4.5%

3. Kohlendioxid als Ressource

Die Synthese energiereicher Kohlenstoffverbindungen durch die Photosynthese ist durch den örtlich und zeitlich variierenden CO₂-Gehalt der Atmosphäre beeinflusst. In der Luft ist das CO₂ gleichmässig verteilt, nicht so unter und innerhalb des Blattwerks. Tiefere Blätter haben mehr CO₂ um sich.

Der C₃-Pfad

Beim C₃-Syntheseweg wird CO₂ im **Calvin-Benson-Zyklus** durch RubisCo als C₃-Säure (Phosphoglycerinsäure) gebunden. RubisCo kann in der **Lichtatmung** als Oxigenase wirken, wobei rund ein Drittel der fixierten Menge CO₂ wieder freigesetzt wird.

Der C₄-Syntheseweg

Pflanzen mit C₄-Syntheseweg (**Hatch-Slack-Zyklus**), bei denen CO₂ in einer C₄-Säure gebunden wird, haben unter Bedingungen von Wassermangel und Nährstoffarmut ökologische Vorteile. Der C₃-Zyklus ist trotzdem in den Blattscheiden vorhanden. CO₂, das durch die Spaltöffnungen in die Blätter eintritt, trifft auf Mesophyllzellen, die das Enzym Phosphoenolpyruvat (PEP)-Carboxylase enthalten. Das Enzym verbindet atmosphärisches CO₂ mit PEP und produziert eine C₄-Säure. Diese diffundiert und gibt CO₂ an die inneren Zellen ab, wo sie in den gewöhnlichen C₃-Syntheseweg eintritt. PEP-Carboxylase hat weit grössere Affinität zu CO₂ als RubisCo, woraus sich tiefgreifende Folgen ergeben:

- 1) C₄-Pflanzen können atmosphärisches CO₂ viel effektiver absorbieren als C₃-Pflanzen, so dass der Gradient von CO₂ ins Blatt bei C₄-Pflanzen viel steiler ist als bei C₃-Pflanzen, während der Gradient von Wasser aus dem Blatt heraus unverändert bleibt.
- 2) Daraus resultiert, dass C₄-Pflanzen viel weniger Wasser pro Einheit fixierten Kohlenstoffs verlieren.
- 3) Die kostspielige Freisetzung von CO₂ durch Lichtatmung ist fast vollständig unterbunden.
- 4) Folglich gibt es keine Änderung in der Effizienz der Kohlenstoffbindung bei zunehmender Temperatur.
- 5) Die Konzentration von RubisCo in den Blättern beträgt ein Drittel bis ein Sechstel derjenigen in C₃-Pflanzen und entsprechend ist der Gehalt an Blattstickstoff geringer.
- 6) Deshalb sind C₄-Pflanzen als Nahrung für Herbivore -aber nicht für alle- viel weniger attraktiv. Ausserdem erreichen sie eine höhere Photosyntheseleistung pro Einheit absorbierten Stickstoffs.

Nachteile:

- hoher Lichtkompensationspunkt, System ist bei geringer Lichtintensität ineffizient -> keine Schattenpflanzen
- C₄-Pflanzen haben höhere Temperaturoptima für das Wachstum -> aride Gegend oder in Tropen, in tieferen Lagen und bei trockenheissen Jahreszeiten
- C₄-Pflanzen in gemässigten Zonen kommen in marinen oder salinen Lebensräumen vor, hier fördern die osmotische Bedingungen eine effektive Wassernutzung
- bemerkenswert: C₄-Pflanzen verwenden effektive Wassernutzung nicht für schnelles Triebwachstum, sondern für die Bildung eines grossen Wurzelwerkes.

Hinweis darauf, dass die Rate der Kohlenstoffassimilation nicht die grösste Begrenzung für ihr Wachstum darstellt, sondern der Mangel an Wasser und/oder an Nährstoffen.

Der CAM-Stoffwechselweg

Der diurnale Rhythmus von CO₂-Fixierung und Synthese von Kohlenhydraten bietet CAM-Pflanzen ökologische Vorteile in ariden Gebieten und bei CO₂-Mangel.

- CAM-Weg:**
- ebenfalls mit PEP-Carboxylase mit dem hohen Potential zur Konzentrierung von CO₂
 - Stomata nur nachts geöffnet, Fixierung von CO₂ (als Maleinsäure) nur nachts

- tagsüber sind Stomata geschlossen, CO₂ wird innerhalb des Blatts freigesetzt und von RubisCo fixiert
- durch hohen CO₂-Partialdruck im Blattinnern wird die Photorespiration unterdrückt

Vorteile: bei Wassermangel, da Verdunstung gering, weil Stomata bei Hitze geschlossen

Vorkommen: Carassulaceae und vielen andern Familien, v.a. Sukkulente in ariden Lebensräumen und dort wo CO₂ tagsüber nur in geringen Mengen vorhanden ist (unter Wasser)

Nachteile: Problem der Speicherung der Maleinsäure

Die Reaktion von Pflanzen auf Veränderungen des atmosphärischen CO₂-Gehalts

Höhere CO₂-Konzentration in der Atmosphäre steigern die Photosyntheserate bei C₃-Pflanzen (kann im Gewächshaus ausgenutzt werden), diejenige von C₄-Pflanzen allerdings kaum.

In der Kreidezeit war die Konzentration an CO₂ vier bis achtmal so gross, wie heute. Als die Konzentration abnahm, entwickelten sich die C₄-Pflanzen, weil die Lichtatmung C₃-Pflanzen bei niedrigen CO₂-Konzentrationen in einen besonderen Nachteil versetzt.

Eine höhere CO₂-Konzentration setzt in der Regel die Stickstoffkonzentration in den Blättern herab. Deshalb müssen Herbivore bis zu 80% mehr fressen, um gleich viel Stickstoff zu sich zu nehmen.

4. Wasser

Die Ressource Wasser wird über das **Wurzelsystem** aufgenommen und als **Transpirationsstrom** durch die Pflanze geleitet. Wasser ist eine kritische Ressource: Seine Quantität nimmt durch die Aktivitäten des Organismus selbst und durch diejenige seiner Nachbarn ab.

Die Verfügbarkeit von Wasser für eine Pflanze wird durch die Feldkapazität (Wassermenge, die durch die Bodenporen gegen die Schwerkraft gehalten wird) des Bodens und den artenspezifischen **permanenten Welkepunkt** (Pflanzen welken und können sich nicht mehr erholen) bestimmt.

Im Boden gelöste Stoffe **verursachen osmotische Kräfte (osmotische Saugspannung)**, die zusätzlich zu den **Kapillarkräften** wirken. Wenn die Pflanze dem Boden Wasser entzieht, muss sie diese überwinden.

In der Wasserschöpfungszone fließt Wasser aus den engen Bodenporen nur gegen einen hohen Widerstand nach.

Je nach Sichtweise wird die Transpiration eher auf klimatische Verhältnisse oder eher auf das Verhalten der Spaltöffnungen zurückgeführt.

5. Mineralische Nährstoffe

Pflanzen können Makronährstoffe (N, P, S, K, Ca, Mg, Fe) und Spurenelemente (Mn, Zn, Cu, B, Mo) als anorganische Verbindungen selektiv über die **Wurzelmembran** aus der Bodenlösung aufnehmen.

Die Wurzelentwicklung trägt entscheidend zur Effektivität der Ressourcennutzung bei. Wurzeln können den Boden "auskundschaften", in ressourcenreiche Zonen hineinwachsen oder andere Zonen meiden. Die Entwicklung von Wurzelsystemen ist weniger starr programmiert als bei Trieben.

Die Verfügbarkeit der Ressourcen Wasser und Nährstoffe für die Pflanze beeinflussen sich gegenseitig. Die Mobilität des Bodenwassers bestimmt die Breite der Ressourcen-Erschöpfungszone und damit den Grad der Verzweigung des Wurzelsystems. Was das Wasser eine grosse Mobilität hat und alle gelösten Nährstoffe transportiert, ist ein weitreichendes, aber nicht fein verzweigtes Wurzelsystem von Vorteil. Je weniger frei das Wasser, desto fein verzweigter sollten die Wurzeln sein.

Verschiedene Prinzipien vergrössern die Wurzeloberfläche: Grad der Verzweigung, Wurzelhaare, Mykorrhiza (Verbindungen von Pilz- & Wurzelgewebe).

6. Sauerstoff als Ressource

Sauerstoff wird in aquatischen Umwelten schnell zur begrenzenden Ressource. Der **biochemische Sauerstoffbedarf (BSB)** ist ein Mass für den Sauerstoffverbrauch durch mikrobielle aerobe Abbauprozesse.

Verschiedene Prinzipien (z.B. Kiemen, langsamen Atmungsfrequenz) ermöglichen Tieren das Atmen im Wasser trotz der langsamen Diffusion von Sauerstoff.

Die Wurzeln vieler Pflanzen sterben im wassergesättigten Boden ab (z.B. durch O₂-Mangel).

7. Organismen als Nahrungsressourcen

Nahrungsketten bestehen aus verschiedenen Trophiestufen (autotrophe, heterotrophe Organismen). Jeweils 3 Wege:

- 1) Dekomposition oder Zersetzung durch Destruenten (totes Material)
- 2) Parasitismus: Parasit nutzt lebender Org. (oder einen Teil davon), schadet ihm nur, tötet ihn nicht
- 3) Prädation: Prädator tötet Organismus (oder einen Teil davon) und frisst ihn

Konsumenten unterscheiden sich bezüglich der Breite ihrer Nahrungsressourcen; sie können polyphag oder monophag (erfordert häufig spezielle Mundwerkzeuge) sein.

Eine einzelne Pflanze kann von verschiedenen Konsumenten genutzt werden und kann verschiedene Ressourcen anbieten.

Die höchste Konzentration von Stickstoff und Mineralstoffen befindet sich in Triebspitzen, Knospen und Samen.

Ein hohes Kohlenstoff:Stickstoffverhältnis (über 40:1) ist charakteristisch für pflanzliche Biomasse (da Cellulose, Lignin).

Bei Carnivoren ist das Verhältnis etwa 10:1, da sie mehr Fette und Eiweiss enthalten. Beim Übergang von der Pflanze zum Konsumenten erfolgt eine massive Verbrennung von Kohlenstoff, wodurch sich das Verhältnis verringert.

Für die Nutzung der energiereichen Kohlenstoffverbindungen Cellulose und Lignin sind spezielle Enzyme (Cellulasen) notwendig. Cellulolytische Bakterien leben z.B. im Verdauungstrakt von Herbivoren.

Die Verdauung von Herbivoren ist auf die Verwertung pflanzlicher Nahrung spezialisiert (gut durchmischte Vorkammer für mikrobiologische Fermentation, Verbindungstrakt zur Verdauung, Nachfermentationskammer).

Tierische Biomasse ist homogener zusammengesetzt, weshalb Carnivore einheitlichere Verdauungsorgane besitzen (ihre Probleme: Finden und Fangen der Beute).

Organismen entwickeln Schutzmechanismen, um nicht als Nahrungsressource verwertet zu werden - die **Koevolution** ihrer Konsumenten ist die Folge.

Beispiele: **Dornen, Stacheln, Epidermishaare (Trichome)**

Jede Eigenschaft in der Lebensform eines Organismus, die den Energieaufwand (Zeit & Energie) eines Konsumenten für seine Entdeckung oder Bearbeitung erhöht, ist ein Schutz.

Eine harte Umhüllung kann andere Schutzvorkehrungen wie z.B. Flucht überflüssig machen.

Pflanzen haben die Möglichkeit, sich durch toxische oder verdauungshemmende **sekundäre Pflanzenstoffe** (Cyanid, Glykoside, Oxalsäure,...) vor Frassfeinden zu schützen.

Manche Tiere können chemische Schutzstoffe bilden, andere speichern diejenigen ihrer Futterpflanzen zum eigenen Schutz.

Tiere schützen sich durch Anpassung von Morphologie und Färbung als **Tarnung, Warnfärbung** (=Aposematismus) oder durch Batesche Mimikry.

Verschiedene Verhaltensweisen bei Tieren, wie Verstecken oder Flucht (kostet aber Energie), verringern die Gefahr gefressen zu werden.

8. Eine Klassifikation von Ressourcen

Das Verhältnis der verfügbaren Ressourcen beeinflusst die Wachstumsrate von Organismen; die Kombinationen, die gleiche Wachstumsraten ermöglichen, werden als Isoklinen dargestellt.

Essentielle Ressourcen können nicht durch andere ersetzt werden; im Gegensatz zu vollkommen **austauschbaren**.

Komplementäre Ressourcen beeinflussen sich gegenseitig und können sich gegenseitig ergänzen.

Austauschbare Ressourcen werden als komplementär bezeichnet, wenn sich ihre Isoklinen zum Koordinatenschnittpunkt hin einbiegen (= eine Art benötigt weniger von beiden, wenn sie zusammen konsumiert werden).

Von **Antagonistischen** Ressourcen sind bei gleichzeitiger Konsumierung grössere Mengen erforderlich (Isoklinen buchten sich am Koordinatenschnittpunkt aus).

Viele essentielle Ressourcen können auf hohem Niveau schädigende oder letale Wirkung haben ->

Hemmung (Ressourcen sind gegenseitig der limitierende Faktor).

9. Ressourcendimensionen der ökologischen Nische

Das Konzept der **ökologischen Nische** umfasst auch die **Dimension der Ressourcen** (untere und obere Grenzwerte geben den Bereich an, in dem eine Art gedeihen kann).

10. Raum als Ressource

"Raum" wird häufig als Ersatzbegriff zur Umschreibung der in diesem befindlichen Umweltbedingungen verwendet.

Raum wird zu einer begrenzenden Ressource, wenn Raummangel die Aktivität von Organismen einschränkt, obwohl genügend Nahrung vorhanden ist. Verschiedene Formen der Konkurrenz können zu deren Erschöpfung führen (**Konkurrenz durch Störung, Ausbeutung**).

Kapitel 4

Leben und Tod unitarer und modularer Organismen

1. Einleitung

$$N \text{ (jetzt, bzw. zukünftig)} = N \text{ (vorher, bzw. jetzt)} + G - T + E - A$$

N= Zahl der Organismen, G= Geburten, T= Todesfälle, E= Einwanderer, A= Auswanderer

2. Was ist ein Individuum?

Individuen unterscheiden sich durch ihr **Entwicklungsstadium** und ihre **Kondition**.

Der Habitus **unitarer** Organismen (Mensch) ist genetisch festgelegt (die Abfolge der Phasen als auch die Form sind voraussagbar).

Modulare Organismen (Waldbäume, Korallen) bestehen aus einer variierenden Anzahl gleichartiger, aber funktionsabhängiger Einheiten (Module). Modulare Organismen können lateral durch **Rhizome** und **Stolonen** wachsen oder vertikal durch die Bildung eines tragenden Stammes. In der Entwicklung eines modularen Organismus folgen unterschiedliche Module aufeinander (z.B. Erdbeere, Knospe, Rosette, neue Blätter, Ausläufer..)

Genet bezeichnet das genetische Individuum als das Produkt einer **Zygote**; für modulare Organismen ist es oft nützlicher die Verbreitung und Häufigkeit von Modulen zu untersuchen. Modularer Aufbau kann zu extremer Variabilität beim Individuum führen.

Modulare Individuen haben eine Altersstruktur; der Organismus altert nicht als Ganzes, sondern nur die einzelnen Module.

3. Das Zählen von Individuen

Die **Population** einer Art kann durch die **Dichte** der Individuen (Anzahl pro Flächeneinheit) charakterisiert werden. Die Populationsgröße wird durch eine direkte **Vollerhebung** oder -als häufigste Alternative- nach dem **Stichprobenverfahren** (von versch. kleinen Teilen einer Population nimmt man kleine Proben) ermittelt. Die **Fang- und Wiederfangmethode** kann ebenfalls zur Abschätzung der Populationsgröße bei Tieren verwendet werden. Mittels des **Häufigkeitsindex** lässt sich die relative Größe einer Population bestimmen.

4. Lebenszyklen und die Quantifizierung von Tod und Geburt

Während **semelpare** Arten nur eine einzige Fortpflanzungsphase haben, ist der Lebenszyklus von **iteroparen** Arten durch mehrere Fortpflanzungsphasen charakterisiert. Bei einjährigen Pflanzen ist **Semelparität** häufiger, während bei Tieren **Iteroparität** verbreiteter ist.

Die momentane oder zukünftige Anzahl an Individuen einer Art lässt sich mittels **Lebenstafeln** bestimmen, mit denen **Überlebenskurven** und **Fekunditätstafeln** (Gesamtzahl der Eier pro Stadium (F_x) und die individuelle Fekunditätsrate (m_x) bestimmt) aufgestellt werden können.

5. Annuelle Arten

Das Jahreszeitenklima begünstigt die Ausbildung einjähriger Lebenszyklen (die verschiedenen Generationen lassen sich gut unterscheiden).

Bei annuellen Arten entspricht eine Generation einer **Kohorte** (= Gruppe von Individuen, die während des gleichen, kurze Zeitintervalls geboren wurden) - es werden deshalb **Kohortenlebensstafeln** aufgestellt.

In den Lebensstafeln werden Faktoren wie die Gesamtzahl an Individuen einer Population pro Stadium (a_x), die Überlebensrate innerhalb der einzelnen Stadien (l_x) und die stadiumsspezifische **Mortalität** (oder **Sterberate**, wird in logarithmisch aufgetragenen **Überlebenskurven** dargestellt) (q_x) angegeben. Die Abtötungsintensität (k_x) gibt den Verlust von Individuen eines bestimmten Stadiums eines Lebenszyklus an.

Die **Reproduktionsrate** (R_0) gibt die durchschnittliche Anzahl der Nachkommen eines Individuums einer Kohorte bezogen auf die Anzahl der Individuen im ersten Stadium des Lebenszyklus an.

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

Lebensstafeln lassen sich auch nach **Altersklassen** gliedern, wobei Schwierigkeiten bei Arten auftreten, deren Entwicklungsstadien nicht synchron verlaufen.

Ein wirklichkeitsnahes Bild einer Population erfordert Erhebungen über mehrere Jahre.

Bei den meisten einjährigen Pflanzen sammeln sich Samen verschiedener Kohorten (Generationen) im Boden in sogenannten **Samenbanken** an. Dies ist häufiger bei einjährigen und kurzlebigen Pflanzen zu finden (also sind sie eigentlich dann mehrjährig).

Wenn sich aus grossen Samenbanken unter günstigen Bedingungen (z.B. Regen in der Wüste) Pflanzen entwickeln, die einen sehr schnellen Entwicklungszyklus haben, spricht man von semelparen **Ephemeren**.

Bei fakultativ einjährigen Arten reproduziert sich ein gewisser Prozentsatz erst im zweiten Jahr. D.h. der Übergang von einjährigen zu komplexeren Zyklen ist fließend.

6. Individuen mit wiederholten Fortpflanzungsphasen

Manche Populationen sind durch **überlappende Iteroparität** geprägt - diese Arten reproduzieren sich des öftern, so dass sich die Generationen überschneiden -> es ist also noch schwieriger eine Lebensstafel zu erstellen.

Es ist einfacher, eine **stationäre Lebensstafel** zu erstellen.

Stationäre Fekunditätstafeln - das heisst altersspezifische Variationen in der Fekundität im gleichen Jahr- können nützliche Informationen liefern, wenn sie für aufeinanderfolgende Brutzeiten erstellt werden. Damit können Mastjahre (= es wird überdurchschnittlich reproduziert) festgestellt werden. Bei

modularen Organismen werden zumeist die verschiedenen Entwicklungsstadien anstelle von Altersklassen erfasst.

7. Reproduktionsrate, Generationsdauer und Wachstumsraten

Auch bei überlappenden Generationen bezieht sich die Reproduktionsrate auf die durchschnittliche Zahl von Nachkommen eines Individuums.

$$N_1 = N_0 R$$

R = Nettozuwachsrate pro Kopf

Sie berücksichtigt den Zuwachs durch Geburten bei gleichzeitigem Überleben anderer Individuen in einem bestimmten Zeitintervall.

Bezieht man die Pro-Kopf-Nettozuwachsrate R auf die Generationsdauer T , so erhält man die **Nettoreproduktionsrate R_0** .

$$R_0 = R^T \rightarrow \ln R_0 = T \ln R \rightarrow r = \ln R_0 / T$$

r = spezifische Zuwachsrate

Sie bezieht sich auf die Änderung der Populationsgröße pro Zeiteinheit und Individuum.

T kann durch T_c ersetzt werden, der Generationszeit der Kohorte:

$$T_c = \sum l_x m_x / R_0$$

8. Zweijährige und verwandte Lebenszyklen

Die einfachste Form von überlappender Semelparität findet sich bei Organismen mit strikt zweijährigem Lebenszyklus.

9. Kontinuierliche Iteroparität: Demographie des Menschen

Arten mit kontinuierlicher Iteroparität pflanzen sich mehrmals und unabhängig von der Jahreszeit fort (besonders in künstlichen Habitaten immer gleicher Bedingungen und den Tropen).

In einer **Bevölkerungspyramide** lässt sich die Altersstruktur der Menschenpopulation darstellen. Daraus ist ersichtlich, dass wir uns in einer **Bevölkerungsexplosion** befinden.

10. Ausblick

Die Entwicklung verschiedener Lebenszyklen durch einzelne Arten ist eine Anpassung an die Umwelt, wobei andere Lebewesen meist die wichtigsten Umweltfaktoren darstellen.

Kapitel 6 Intraspezifische Konkurrenz

1. Einleitung: Wesen und Merkmale intraspezifischer Konkurrenz

Konkurrenz entsteht aus einem gemeinsamen Bedarf an einer begrenzten Ressource und führt zu Beeinträchtigungen. Je höher die intraspezifische Konkurrenz um Nahrung ist, desto geringer ist der Beitrag der Individuen zur nächsten Generation. Bei Konkurrenz durch **Ausbeutung** einer bestimmten Ressource besteht keine direkte Wechselbeziehung. Bei Konkurrenz durch **Interferenz** kommt es zu einer direkten Wechselbeziehung um eine direkte oder indirekte Ressource. Meist beinhaltet Konkurrenz sowohl Ausbeutung als auch Interferenz.

Bei einseitigem Konkurrenzverlauf erhöht sich die Fitness einzelner Individuen. Die Auswirkungen intraspezifischer Konkurrenz sind dichteabhängig.

2. Intraspez. Konkurrenz, dichteabhängige Mortalität und Fekundität

Bei allen Populationsdichten tritt dichteunabhängige **Mortalität** auf. Die ab einer bestimmten Dichte auftretende dichteabhängige Mortalität kann **unterkompensierend**, **überkompensierend** oder **exakt kompensierend** sein. Die Fekundität sinkt mit zunehmender Dichte und intraspezifischer Konkurrenz.

3. Dichte- oder Gedrängeeffekt?

Es gibt 3 Formen von Dichte: nach Ressourcen, nach Organismen und nach Ausbeutungsdruck gewichtet. Sessile, modular aufgebaute Organismen verdeutlichen, wie schwierig es ist, die Stärke intraspezifischer Konkurrenz durch die Dichte zu beschreiben.

4. Intraspezifische Konkurrenz und die Regulation der Populationsgrösse

Intraspezifische Konkurrenz kann zu einer stabilen Populationsdichte führen, die man als Kapazität (K) bezeichnet (Schnittpunkt der Kurve der Geburtsrate mit der Sterberate).

Natürliche Populationen zeigen statt einer bestimmten Kapazität eher die Tendenz zu einer relativ konstanten Enddichte innerhalb eines gewissen Rahmens (K=Dichtebereich). Bei mittlerer Dichte nehmen Populationen am schnellsten zu. Der Populationsanstieg folgt bei geringer Anfangsdichte einer S-förmigen Kurve. Die Wirkung intraspezifischer Konkurrenz kann durch zahlreiche andere Faktoren (Parasiten, chemische Bedingungen, Beute,...) beeinflusst werden.

5. Intraspezifische Konkurrenz und dichteabhängiges Wachstum

Intraspezifische Konkurrenz wirkt sich auf die Wachstums- und Entwicklungsrate der Individuen aus. Nach dem **Gesetz des konstanten Endertrags** ist der Ertrag über einen weiten Bereich unabhängig von der Aussaatdichte gleich. Bei modularen Organismen sind die verschiedenen Teile unterschiedlich stark von Konkurrenz betroffen.

6. Die quantitative Erfassung intraspezifischer Konkurrenz

k-Wert = $\log(\text{Anfangsdichte}) - \log(\text{Enddichte})$, dazwischen liegt das Wirken der intraspezifischen Konkurrenz

Wenn man k gegen den Logarithmus der Dichte aufträgt, zeigt die Steigung die Stärke der Konkurrenz an. Je nach exakter oder Überkompensation unterscheidet man **zwischen Konkurrenz durch Wettbewerb** (ein paar gewinnen) und **Konkurrenz durch "Drängelei"** (alle werden beschädigt) beziehungsweise **geordneter und ungeordneter Konkurrenz**. Mit k-Werten kann man auch die Auswirkungen intraspezifischer Konkurrenz auf Fekundität und Wachstum quantitativ beschreiben.

8. Ein Modell für diskrete Fortpflanzungszeiten

Grundgleichungen: $N_{t+1} = N_t R$, $N_t = N_0 R^t$

N_t = Populationsgrösse zum Zeitpunkt t, R = Nettoerproduktionsrate, K = Kapazität

Ohne Konkurrenz **wächst eine Population exponentiell**, weshalb Konkurrenz in den Modellen berücksichtigt werden muss:

$$N_{t+1} = N_t R / (1 + a N_t) \quad a = (R-1)/K$$

Das Verhalten einer Population wird vor allem durch die Zunahme pro Individuum und deren Abhängigkeit von der Dichte bestimmt. Je grösser der **Gedrängeeffekt a** ist, desto grösser ist der Einfluss der Dichte auf das Populationswachstum.

$$\text{Kapazität } K = (R-1) / a$$

Bei der Kapazität ist eine Population in einem stabilen Gleichgewicht.

$k = \log(\text{Anzahl produzierter Nachkommen}) - (\text{Anzahl überlebender Nachkommen})$

$k = \log(1 + a N_t)$

Zeitverzögerte Reaktionen auf die Dichte führen zu Populationsschwankungen.

$N_{t+1} = N_t \times \text{Fortpflanzungsrate}$

$$N_{t+1} = \frac{N_t \cdot R}{1 + a N_t}$$

$R < \text{direkte Annäherung an ein stabiles Gleichgewicht}$

$R > \text{gedämpfte Oszillationen um das Gleichgewicht}$

Durch Einbeziehung verschiedener Formen der Dichteabhängigkeit werden die Modelle allgemeingültiger und damit aussagekräftiger.

$$N_{t+1} = \frac{N_t \cdot R}{1 + (a N_t)^b}$$

$b > 1$, Überkompensation durch Drängelei

$b = 1$, exakte Kompensation

$b < 1$, Unterkompensation

$b = 0$, Dichteunabhängigkeit

Wie das Modell zeigt, kann intraspezifische Konkurrenz zu sehr unterschiedlichen Populationsdynamiken führen.

9. Chaos

Selbst in stabilen Umwelten können chaotische Fluktuationen auftreten. Selbst einfache ökologische Systeme weisen Elemente von Chaos auf. Chaotische Populationsdynamiken weisen eine Reihe bestimmter Eigenschaften auf, lassen aber keine langfristigen Vorhersagen zu. Es ist nicht einfach, Chaos in ökologischen Dynamiken aufzuzeigen.

10. Kontinuierliche Fortpflanzung: Die logistische Gleichung

Die **spezifische Zuwachsrates** (r) gibt den durchschnittlichen Zuwachs pro Individuum in Populationen mit kontinuierlichem Wachstum wieder.

$$\frac{dN}{dt} = r N \frac{(K-N)}{K} \quad q = \frac{r}{K} \quad N = \text{Populationsgrösse, } K = \text{Kapazität}$$

$q = \text{Empfindlichkeit der Individuen gegenüber dem Gedrängeeffekt}$

Die logistische Gleichung beschreibt eine S-förmige Wachstumskurve bei exakt kompensierender Dichteabhängigkeit.

11. Individuelle Unterschiede: Asymmetrische Konkurrenz

Konkurrenz kann zu asymmetrischer Biomassenverteilung in einer Population führen. Je stärker die Konkurrenz um so grösser die Unterschiede zwischen den Individuen.

Durch Konkurrenz infolge **Erstbesetzung des Raumes** können individuelle Unterschiede bei den Pflanzen verstärkt werden.

Verschiedene Stadien oder Altersklassen einer Population zeigen häufig asymmetrische Konkurrenz. Asymmetrie verstärkt die regulativen Kräfte der intraspezifischen Konkurrenz. Asymmetrie kann einseitige Verteilung aufheben, wenn sie zum Absterben der Schwächeren führt.

12. Territorialität

Territorialität ist eine besonders wichtige und weit verbreitete Form asymmetrischer intraspezifischer Konkurrenz. Durch Territorialität werden Populationen reguliert, Populationsregulation ist aber nicht die Ursache der Territorialität (müsste durch die natürliche Selektion erklärbar sein).

Territorialität bietet Schutz und lässt die Aufnahme von mehr Energie zu (da Territorium grösser), als zur Verteidigung des Territoriums gebraucht wird.

13. Selbstauflichtung

Die Auswirkungen der Konkurrenz nehmen in wachsenden Kohorten zu. Bei Prozess des **Selbstauflichtung** (= **Selbstverlichtung**, **Selbstaudünnung**, self-thinning; eine fortschreitende Abnahme der Dichte in einer Population wachsender Individuen) nähern sich wachsende Kohorten der **dynamischen Auflichtungslinie** (Steigung $3/2$ = **Yodasche Regel**) und folgen ihr dann.

Die Auflichtungssteigung von $-3/2$ ändert sich auf -1 , wodurch das Wachstum des Überlebenden die Verluste durch Mortalität ausgleicht.

Dichte d , Durchschnittsgewicht w , $c = \text{const.}$

$$\log w = \log c - 3/2 \log d \quad w = c d^{-3/2}$$

Die dynamische Auflichtungslinie entspricht nicht unbedingt der **Grenzlinie** (jenseits dieser Linie ist für diese Spezies keine Kombination aus Dichte und durchschnittlichem Gewicht möglich) einer Art.

Die Auflichtungslinien verschiedener Pflanzen weisen alle eine Steigung von ungefähr $-3/2$ auf. Asymmetrische Konkurrenz kann für Unterschiede in den Auflichtungslinien verantwortlich ist. Auflichtungs- und Grenzlinien lassen sich nach Pflanzengruppen mit gleichen Wachstumsmuster klassifizieren.

Auch Tiere zeigen Selbstauflichtung, häufig mit einer Steigung von etwa $-4/3$.

Kapitel 7

Interspezifische Konkurrenz

1. Einleitung

Interspezifische Konkurrenz wirkt sich auf der Individuen- und der Populationsebene aus. Die Quintessenz der interspezifischen Konkurrenz ist, dass Individuen einer Art unter Abnahme der Fekundität, der Überlebenswahrscheinlichkeit oder des Wachstums leiden, weil durch Individuen einer andern Art entweder ihre Ressourcen ausgebeutet wurden oder direkte Beeinträchtigungen entstehen.

2. Beispiele

Konkurrenz bei Labkrautarten: *Galium harcynium* wächst auf sauren Böden, *Galium pumilum* auf kalkhaltigen Standorten. Wenn jede für sich alleine wächst, können beide auf saurem oder kalkhaltigen Boden wachsen. Am gleichen Standort wachsend, setzt sich eine durch.

Konkurrent bei Seepocken: *Chthamalus stellatus* und *Balanus balanoides* besiedeln beide gemeinsam die atlantischen Felsküsten in Schottland. Die adulten *Chthamalus*-Individuen sitzen aber meist höher in der Geleitzzone als diejenigen der *Balanusart*, während sich junge *Chthamalus* durchaus noch zahlreich in der *Balanuszone* ansiedeln. Die Junge werden aber von den *Balanusarten* überwuchert, unterhöhlt oder zerdrückt, was die Zonierung ergibt.

Konkurrenz bei Pantoffeltierchen: Drei *Paramecium*-Arten können alleine (im Labor) sehr gut wachsen und erreichen im Reagenzglas mit Flüssigmedium jeweils eine stabile Kapazität. In einer gemeinsamen Kultur von *P.aurelia* und *P.caudatum* nahm *P.caudatum* stark ab und starb schliesslich aus. Im Gegensatz dazu erlitten weder *P.caudatum* noch *P.bursaria* in einer gemeinsamen Kultur einen Populationsverlust, jedoch war ihre Populationsdichte viel geringer als in separaten Kulturen. *P.bursaria* lebte am Boden des Reagenzglases, *P.caudatum* hielt sich im flüssigen Medium auf.

Koexistenz bei Meisen: In englischen Laubwäldern wurden 5 Meisenarten untersucht. Obwohl alle kurze Schnäbel besitzen, vorwiegend Insekten fressen und in Höhlen nisten, koexistieren sie. Eine genauere Untersuchung ergab jedoch, dass sie die geringfügig unterschiedlichen Ressourcen auf eine andere Art und Weise nutzten.

3. Allgemeine Merkmale interspezifischen Konkurrenz

Interspezifische Konkurrenz kann die Abundanz von Arten sowie die Fekundität und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Individuen reduzieren, zu Konkurrenzausschluss führen oder Koexistenz erlauben.

Koexistenz von Konkurrenten könnte eine evolutionäre Antwort auf interspezifische Konkurrenz sein - der "**Geist vergangener Konkurrenz**". D.h. zwei Arten entwickeln sich durch eine unterschiedliche Ressourcennutzung auseinander, konkurrieren weniger und können daher koexistieren. Da man dies nicht beweisen kann, lässt sich nur sagen, dass der Geist als ökologische Kraft wirkte (Eliminierung von Arten) und nicht als evolutionäre (Veränderung von Arten). Es ist wichtig, zwischen diesen zwei Auswirkungen zu differenzieren.

Wie bei der intraspezifischen Konkurrenz kann man auch zwischenartlich zwischen **Interferenz-** (z.B. Seepocken) und **Ausbeutungskonkurrenz** (kämpfen um dieselbe Ressource) unterscheiden. Auch **Allelopathie** (Produktion von für andere giftigen Substanzen) könnte eine Form von Interferenz sein.

Interspezifische Konkurrenz ist oft hochgradig asymmetrisch (d.h. die Folgen sind für die beteiligten Arten unterschiedlich).

Konkurrenz um eine Ressource beeinflusst die Konkurrenz um eine andere Ressource. Die Konkurrenz um Raum kann z.B. auch eine Konkurrenz um Nahrung ergeben.

4. Konkurrenzausschluss oder Koexistenz?

Welche Bedingungen führen zu Koexistenz von Konkurrenten und welche zum Konkurrenzausschluss? Das Lotka-Volterra-Modell ist eine Erweiterung der logistischen Gleichung aus Kapitel 6, welche neben der intraspezifischen Konkurrenz auch die interspezifische berücksichtigt.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{(K_1 - (N_1 + a_{12} N_2))}{K_1} \quad a_{12} = \text{Konkurrenzkoefizient}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{(K_2 - (N_2 + a_{21} N_1))}{K_2}$$

Das Verhalten des Lotka-Volterra-Modells wird mit Hilfe von **Nullisoklinen** analysiert, entlang derer für die Arten weder einen Zuwachs, noch eine Abnahme zu verzeichnen ist.

Auf einer Nullisoklinen gilt: $\frac{dN}{dt} = 0$ daher: $r_1 N_1 (K_1 - (N_1 + a_{12} N_2)) = 0$

dt

also wenn die Zuwachsrates r oder die Populationsgrösse N Null ist. Es gilt aber auch:

$$N_1 = K_1 - a_{12}N_2$$

Es gibt vier Möglichkeiten für die Anordnung der beiden Nullisoklinen, und die jeweiligen Schnittpunkte bestimmen das Ergebnis der Konkurrenz.

Interspezifisch starke Konkurrenten verdrängen interspezifisch schwache Konkurrenten.

Ist die interspezifische Konkurrenz schärfer als die intraspezifische, so entscheidet die Populationsdichte der beiden Arten über das Endergebnis.

Ist die interspezifische Konkurrenz weniger scharf als die intraspezifische, koexistieren die Arten.

In Anwesenheit konkurrierender Spezies können Arten auf ihre **Realnische** (enthält weniger als eine **Fundamentalnische**) beschränkt werden oder sogar -bei Verdrängung - gar keine Realnische aufweisen. Koexistierende Arten zeigen oft eine Differenzierung ihrer Realnischen, z.B. eine **Ressourcenaufteilung**.

Nach dem Konkurrenzausschlussprinzip kommt es zur Verdrängung, weil die Realnische der überlegenen Art vollständig die Fundamentalnische der unterlegenen Art ausfüllt. Dies ist schwer nachzuweisen, aber noch schwerer zu widerlegen.

Nischendifferenzierung und interspezifische Konkurrenz sind nicht immer miteinander verbunden.

Als **wechselseitigen Antagonismus** bezeichnet man eine Situation, in der interspezifische Konkurrenz für beteiligte Arten schärfer ist als intraspezifische.

Der Ausgang eines wechselseitigen Antagonismus hängt von den relativen Abundanzen der konkurrierenden Arten ab.

5. Heterogenität, Kolonisation und Erstbesetzungskonkurrenz

Konkurrenz wird häufig durch eine heterogene, variable und unvorhersagbare Umwelt beeinflusst.

Opportunistische Arten besiedeln Lücken meist als erste, werden aber später oft von überlegenen Konkurrenten verdrängt.

Bei der Erstbesetzung von Lücken kann sich das Konkurrenzgewicht leicht zugunsten der ersten Art verschieben, auch wenn diese ansonsten konkurrenzschwächer ist - **präventive Konkurrenz**.

Umweltveränderungen können Konkurrenzverhältnisse vor Erreichen eines Gleichgewichtes verschieben.

Bei **geklumpeter Verteilung** beeinträchtigt ein überlegener Konkurrenz vor allem seine Artgenossen und lässt Patches für unterlegene Spezies frei.

Heterogenität - ob räumlich, zeitlich oder als individuelle Variabilität auftretend - wirkt im allgemeinen stabilisierend auf die Koexistenz von Konkurrenten.

6. Apparente Konkurrenz: Feindfreier Raum

Die apparente Konkurrenz um feindfreien Raum entspricht letztlich der Ausbeutungskonkurrenz um eine limitierte Ressource. Apparente Konkurrenz wurde vereinzelt in der Natur nachgewiesen, kommt aber auch als Erklärung für frühere Konkurrenzunternehmungen in Frage.

Es ist sehr wichtig, bei interspezifischer Konkurrenz zwischen Phänomenen und Mechanismus zu unterscheiden.

7. Ökologische Auswirkungen interspezifischer Konkurrenz: Experimentelle Ansätze

Experimentelle Ansätze (im Freiland und Labor) liefern Aufschlüsse über die ökologischen Auswirkungen von Konkurrenz.

Langzeitexperimente: Zwei Arten unter kontrollierten Bedingungen zusammenbringen und sich selbst überlassen. Geht nur mit Insekten, Mikroorganismen. Kann den Eindruck über die Eigenschaften interspezifischer Konkurrenz verzerren.

Experimente mit nur einer Generation: Vergleich von Input und Output. **Ersetzungsserien** geben Einblick in die Effekte veränderter Anteile konkurrierender Arten bei gleicher Gesamtdichte.

Bei additiven Versuchsansätzen wird die Dichte einer Art variiert.

Bei **Reaktionsoberflächenanalysen** sind Dichten und relative Häufigkeit in Mischkulturen unterschiedlich und erlauben Vorhersagen über viele Generationen.

8. Evolutionäre Effekte von interspezifischer Konkurrenz

Experimente der Natur

Sympatrische (konkurrierende Arten kommen gemeinsam vor) und **allopatrische** (kommen alleine vor) Arten sind gleichermaßen "natürliche Experimente", die Informationen über die evolutionären Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz liefern.

Nachteil: keine Kontrollpopulation

Konkurrenzentlastung und **Kontrastbetonung** (= **Merkmalsverschiebung**) sind Nachweise für Konkurrenz in natürlichen Experimenten.

Experimentieren mit Experimenten der Natur

An zwei Standorten mit unterschiedlichen Verteilungsverhältnissen werden Pflanzen entfernt und umgepflanzt und wieder zurückgepflanzt.

Selektionsexperimente

Direkte Belege für evolutionäre Effekte von Konkurrenz sind selten.

9. Nischendifferenzierung und Ähnlichkeit zwischen koexistierenden Konkurrenten

Zur Beantwortung der Frage, ob es eine **begrenzende Ähnlichkeit** für konkurrierende Arten gibt, wurde eine Modell entwickelt, das aber kritisch zu beurteilen ist.

10. Nischendifferenzierung und Mechanismen der Ausbeutung

Ressourcenaufteilung und **unterschiedliche Ressourcennutzung** sind Möglichkeiten zur Nischendifferenzierung, die bei Tieren leichter vorstellbar sind als bei Pflanzen. Umweltbedingungen sind eine weitere Möglichkeit zur Nischendifferenzierung, aber in manchen Fällen nicht leicht von Ressourcen zu unterscheiden (z.B. Wasser).

Einer zeitlichen oder räumlichen Separation konkurrierender Arten kommt oft grosse Bedeutung zu. Neben der Populationsdynamik der konkurrierenden Arten muss auch die Dynamik der Ressourcen berücksichtigt werden.

Die erfolgreichsten Konkurrenten um eine begrenzte Ressource erreichen eine optimale Balance zwischen effizienter Nutzung, geringen Verlust- und hohen Wachstumsraten und reduzieren die Ressource bis zur unteren Gleichgewichtskonzentration.

Bei intraspezifischer Konkurrenz um zwei Ressourcen beschreibt die Netto-Nullwachstumsisokline die Nischengrenze, und es stellt sich ein Gleichgewicht zwischen Konsumption und Ressourcenerneuerung ein.

Für interspezifische Konkurrenz muss man die Isoklinen der Arten überlagern; die Lage des **Angebotspunktes** (= bei Abwesenheit des Konsumenten würde die Ressourcenerneuerung die Konzentration bis zu diesem Punkt steigern) bestimmt dann das Ergebnis der Konkurrenz.

Wenn jede Art mehr von jener Ressource konsumiert, die ihr eigenes Wachstum stärker limitiert, kommt es zu Koexistenz - eine Nischendifferenzierung.

Kapitel 13 Symbiose und Mutualismus

1. Einleitung

Bei einem engen Zusammenleben zweier Arten spricht man -mit Ausnahme von Parasiten- von einer **Symbiose**.

Mutualismus ist eine Form der Assoziation, bei der die beteiligten Arten wechselseitig voneinander profitieren (zeigt sich als höhere Geburtsrate, geringere Sterberate oder höhere Umweltkapazität) ; die Mutualisten brauchen aber keine Symbionten zu sein.

Die Biomasse der Erde besteht grösstenteils aus Mutualisten, und das Spektrum der mutualistischen (Wechsel-)beziehungen ist sehr breit.

2. Auf Verhaltensmustern basierende Mutualismen

Ameisen und Pflanzen:

Die Büffelhornakazie besitzt hohle Dornen, die von den Ameisen als Nester genutzt werden, die Fiederblättchen tragen an der Spitze proteinreiche Beltsche Körperchen, welche die Ameisen essen und an den Blattstielen besitzt die Akazie extraflorale Nektarien.

Die Ameisen schützen die Akazie vor Konkurrenten, indem sie Triebe anderer Pflanzen, die in die Akazienkronen hineinragen, abbeißen; außerdem verteidigen sie die Pflanzen gegen Herbivore.

Putzerfische und ihre Kunden:

Putzerfische ernähren sich von Ektoparasiten, Bakterien und nekrotischem Gewebe von der Körperoberfläche der Kunden, diese sind dann vor Hautkrankheiten geschützt.

Honiganzeiger und Honigdachs:

Hat der Honiganzeiger (Vogel) ein Bienennest entdeckt, führt er den Honigdachs dorthin. Dieser bricht das Nest auf und frisst den Honig und Larven. Anschliessend frisst der Vogel Bienenwachs und Larven.

Garnelen und Grundeln:

Die Garnele gräbt eine Höhle in den Meeresboden, die Grundel nützt diese als sicheren Aufenthaltsort. Wenn die fast blinde Garnele die Höhle verlässt (um das Sediment abzuweiden), hält sie mit einer Antenne Kontakt zum Fisch und wird so vor Störungen gewarnt.

Anemonefisch und Seeanemonen:

Der Anemonefisch zieht sich bei Gefahr zwischen die Tentakel der Seeanemone zurück (dabei erhält er zum Schutz vor den Nesselkapseln eine anemoneneigene Schleimschicht). Die Anemone profitiert dadurch, dass der Fisch Fische frisst, die sonst die Anemone fressen würden.

3. Mutualismen in der Landwirtschaft, Beispiele

Der Mensch hat eine mutualistische Beziehung zu Nutzpflanzen und -tieren (natürlicherweise gäbe es nicht so viele davon).

Bläulinge der Gattung *Maculnea* gehen artspezifische Mutualismen mit Ameisen ein: Ihre Raupen werden von Ameisen aufgezogen -ein Beispiel für "Tierhaltung". In dritten Larvenstadium lassen sich die Raupen zu Boden fallen und werden von einer bestimmten Ameisenart ins Nest getragen und dort gefüttert, wenn sie das Verhalten von Ameisenlarven imitieren. Die meisten Larven besitzen Honigdrüsen, die von den Ameisen gemolken werden. Zwischen manchen Bläulings- und Ameisenarten kommt es aber auch zu Kommensalismus, Parasitismus oder Prädation.

Bei manchen Arten besteht aufgrund der engen Spezialisierung eine sehr starke Abhängigkeit (kann in eine verengende Spur der Spezialisierung führen -> hohes Aussterberisiko).

Borkenkäfer bohren tiefe Gänge ins Holz toter und absterbender Bäume, in den Gängen wachsen jeweils spezifische Pilzarten, die von den Käferlarven dauernd abgefressen werden. Manche Käferarten tragen auf dem Kopf spezielle Haarbürsten, die dem Sporentransport dienen.

Blattschneiderameisen legen im Boden Kammern (bis 3 Liter) an, in denen sie auf Blattmaterial einen Basidiomyceten züchten. Dieser produziert verdickte Hyphen, mit denen die Ameisen ihre Larven füttern. Die weiblichen Geschlechtstiere nehmen in einer speziellen Schlundtasche etwas Pilzmycel mit, wenn sie das Nest verlassen, um neue Kolonien zu gründen. In den tropischen Regenwäldern ernten Ameisen 17% der Gesamtproduktion an Blattsubstanz.

4. Mutualismen bei der Verbreitung von Samen und Pollen

Bei der Verbreitung hakentragender oder klebriger Samen durch Tiere handelt es sich nicht um einen Mutualismus -im Gegensatz zur Verbreitung durch Fruchtfresser.

Die meisten tierbestäubten Blüten bieten ihren Besuchern als Belohnung Nektar, Pollen oder auch beides (deren Produktion sehr aufwändig ist).

Von Insekten bestäubte Blüten können Generalisten oder Spezialisten sein, was am Bau der Blüten zu erkennen ist.

Wenn Spezialisten den Pollen transportieren, ist die Chance höher, dass der Pollen auf einer Blüte der gleichen Art landet. Gleichzeitig können aber sexuell übertragene Krankheiten weiterverbreitet werden.

Die Koevolution von Blüte und Bestäuber kann zu extremen Spezialisierungen und obligatorischen Mutualismen führen. Z.B. Sporn einer Orchidee verlängert sich im Laufe der Evolution immer mehr. Deshalb muss auch der Saugrüssel des Schwärmers mitwachsen.

Zwischen vielen Feigenarten und ihren Bestäubern bestehen für beide Seiten obligatorische Mutualismen, wobei zusätzlich noch Parasiten (=Bestäuber) und Brutparasiten hinzukommen.

5. Mutualismen mit Bewohnern des Verdauungstraktes

Viele Herbivore sind zur Verdauung (z.B. von Cellulose) auf Mikroorganismen angewiesen; Teile ihres Verdauungstraktes funktionieren wie eine Gärkammer. Bei Kleinsäugetern und bei herbivoren Grosssäugern (ohne Wiederkäuer) ist dies der Blinddarm.

Bei Wiederkäuern besteht der Magen aus 4 Kammern. Zuerst kommt der **Pansen (Rumen)** und **Netzmagen (Reticulum)**, die eine Gärkammer bilden. Als nächstes folgt der **Blättermagen (Omasus)** und der Labmagen. Die grösseren Teile werden wieder hochgewürgt und nochmals gekaut.

Die Bakteriengemeinschaft des Pansen bestehen fast ausschliesslich aus **obligatorischen Anaerobiern**, die Cellulose und Stärke verwerten können.

Der Vorteil für die Bakterien besteht durch die stetige Nahrungszufuhr und einer relativ stabilen Umwelt, die Wiederkäuer gewinnen verdaubare Ressourcen aus einer Nahrung, die ihre eigene Enzyme nicht aufschliessen können.

Manche Termiten besitzen Cellulasen und können selbst Cellulose verdauen, andere sind dafür auf Mutualisten angewiesen. Der Celluloseabbau im Enddarmsack von Termiten erfolgt vor allem durch Protozoen (Flagellaten).

Spirochaeten sind wichtige Mitglieder der Bakterienflora im Termitendarm und erhalten von den Protozoen Nährstoffe, und der Protozoe gewinnt durch die *Spirochaeten* Mobilität (die S. treiben die P. durch synchroner Bewegung vorwärts).

6. Symbiose & Mutualismus innerhalb v. tierischem Gewebe/Tierzellen

In den Mycetocyten (Zelltyp) von Insekten leben Bakterien in einer mutualistischen Beziehung.

Bei Blattläusen können die Mycetocytenbakterien 2-5% der Gesamtbiomasse ausmachen. Blattläuse saugen Pflanzensaft werden von den Bakterien mit essentiellen Aminosäuren versorgt, die im Phloemsaft nicht enthalten sind. Das Alter dieser Symbiose wird auf ca. 160 -280 Mio. Jahre geschätzt.

7. Mutualisten zwischen höheren Pflanzen und Pilzen

Bei vielen der Symbiosen zwischen höheren Pflanzen und Pilzen handelt es sich um echte Mutualismen. Viele symbiontische Pilze produzieren stark toxische Alkaloide, die für einen gewissen Schutz vor Pflanzenfressern sorgen und Samenfresser abschrecken.

An den Wurzeln der meisten höheren Pflanzen besteht ein Mutualismus mit Pilzen: die **Mykorrhiza**. Die Eroberung des Festlandes war den Pflanzen möglicherweise nur durch die Pilze möglich, die den notwendigen Kontakt zwischen Pflanze und Substrat herstellen.

Ektomykorrhiza: Das Pilzmycel bildet dichte Mäntel um die Pflanzenwurzel. Die Pflanze liefert dem Pilz lösliche Kohlenhydrate, der Pilz liefert der Pflanze mineralische Nährstoffe aus dem Boden.

Endomykorrhiza: Die vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza (VA-M) ist eine Form der Endomykorrhiza, bei der die Hyphen in die Wirtszellen eindringen und Vesikel (Bläschen) und Arbuskel (Bäumchen) bilden; VA-M steigern den Phosphatgehalt der Pflanzen und somit deren Wachstumsrate. Die VA-M lassen sich nicht ausserhalb der Wirte kultivieren.

Andere Mykorrhiza:

Bei Ericaceae übertragen andere Mykorrhiza Stickstoff auf den Wirt. Orchideen keimen nur mit Hilfe von Mykorrhiza. Pflanzen ohne Chlorophyll (z.B. *Neottia*, Gametophyten der Farne) sind wahrscheinlich als Parasiten der Mykorrhizapilze anzusehen.

8. Photosynthetisch und chemosynthetisch aktive Symbionten von Wirbellosen

Viele Tiere, z.B. *Hydra*, beherbergen in ihrem Gewebe Algen (z.B. *Chlorella*). Beide Partner lassen sich ohne ihren Symbionten züchten, sind also **aposymbiontisch**.

Injiziert man eine Algensuspension in den Gastralraum einer aposymbiotischen *Hydra*, so wird ein Teil der Algen verdaut. An diesem Vorgang ist ein Erkennungsprozess beteiligt. Freilebende *Chlorella*-Zellen behandelt der Polyp wie Nahrungspartikel -nur Algen, die aus symbiotischen Hydren isoliert wurden, werden einzeln in Vakuolen eingeschlossen und wandern zu speziellen Stellen an der Basis der Entodermzellen, wo sie sich vermehren.

Regulatorische Prozesse müssen die Vermehrung von **Endosymbionten** und das Wachstum ihrer Wirte aufeinander abstimmen.

Hydra viridis kann sich sowohl autotroph als auch heterotroph (Kohlenstoff von den Algen) ernähren. Manche Protozoen bilden mit ihren mutualistischen Algen dichte Populationen, sogenannte **Blüten**. Manche Wirbellosen nehmen Algen auf und verdauen sie, speichern aber die Chloroplasten in photosynthetisch aktiver Form.

Viele Tiere aus der Umgebung von Hydrothermalschloten (hohe Temperaturen und Sulfidkonzentrationen) leben in Symbiose mit chemosynthetisch aktiven Bakterien.

9. Mutualismen zwischen Pilzen und Algen: Flechten

Flechten, eine mutualistische Beziehung aus Pilzen und Algen oder Cyanobakterien, scheinen in der Evolution mehrmals entstanden zu sein. Der Thallus dieser **lichenisierten** Pilze -die Flechte- enthält nahe der Oberfläche eine dünne Algenschicht, die nur wenige Prozent des Gesamtgewichts ausmacht. Durch die Lichenisierung werden die potentielle Lebensräume enorm ausgeweitet (z.B. Wüsten, arktische und alpine Gebiete).

Die Pilze erhalten Photosyntheseprodukte (ev. auch fixierten Stickstoff), die Vorteile für die Alge sind schwer nachzuweisen (sie kommen aber selten freilebend vor).

Durch den Mutualismus von Pilz und Alge entstehen neue "Arten". Durch die Lichenisierung erhalten die Pilze eine völlig andere Wuchsform.

Flechten wachsen langsam und sind empfindliche **Indikatoren** für Umweltverschmutzung, da sie sehr stark mineralische Kationen akkumulieren und deshalb besonders empfindlich gegen erhöhte Schwermetall- und Fluoridkonzentrationen reagieren.

10. Stickstofffixierung durch Mutualisten

Stickstofffixierung ist von grosser Bedeutung, da Stickstoff oft ein limitierender Faktor für das Pflanzenwachstum ist. Sie ist bei Bakterien und Archaeobakterien weit verbreitet.

Die mutualistische Beziehung von Knöllchenbakterien (Rhizobien) und Leguminosen entsteht über eine Reihe von Schritten: Die Bakterien leben frei im Boden und werden durch Wurzelausscheidungen zur Vermehrung angeregt, ebenfalls wird eine Gengruppe aktiviert. Die sogenannten nod-Gene kontrollieren die Prozesse, die in den Wirtswurzeln die Knöllchenbildung induzieren. Die Wurzelhaarzelle beginnt die Bakterienkolonie auf ihr einzurollen und die Bakterien dringen in sie ein. Der Wirt reagiert durch die Abscheidung eines Infektionsschlauches, der die sich vermehrenden Bakterien umschliesst. Der Infektionsschlauch kann dann in der Wurzelrinde von Zelle zu Zelle vordringen, und schon bevor er sie erreicht, beginnen die Rindenzellen, sich zu teilen und ein Knöllchen zu bilden. In den Wurzelknöllchen verändern die Bakterien ihre Form und werden zu **Bakterioiden**, die sich nicht teilen. Das Knöllchengewebe mit Photosyntheseprodukten versorgt und Produkte der Stickstofffixierung transportiert. Bis zu 40% des Proteingehaltes der Knöllchen stellt das Enzym Nitrogenase dar, welches nur ohne Sauerstoff aktiv ist.

Kosten und Nutzen dieses Mutualismus sind schwierig zu ermitteln.

Knöllchenbildende Leguminosen entgehen durch ihre Stickstoffquelle der Konkurrenz mit anderen Pflanzen um fixierten Stickstoff. Bei Stickstoffmangel zahlt sich der Mutualismus am meisten aus.

Stickstofffixierende Mutualisten können "selbstmörderisch" sein, dadurch dass sie durch den gesteigerten Gehalt an fixiertem Stickstoff die Lebensbedingungen der Konkurrenten verbessern. Leguminosen bilden selten dominierende Bestände. Bei der Zersetzung abgestorbener Leguminosen steigt die lokale Konzentration des Bodenstickstoffs.

Auch andere Pflanzen leben in Symbiosen mit Stickstofffixierern, etwa Cyanobakterien (Lebermoose, ein Farn, vielen Cycadeen und allen Arten der Gattung *Gunnera*) oder Actinomyceten (Sträucher & Bäume).

Stickstofffixierer sind wichtige Pioniere, die meisten höheren Pflanzen mit stickstofffixierenden Symbionten hingegen nicht.

11. Die Evolution subzellulärer Strukturen aus Symbiosen

Das Spektrum an Assoziationen im Pflanzen- und Tierreich ist ausgesprochen vielfältig. Möglicherweise haben Mutualisten (Endosymbiose) zur Evolution der Eukaryoten geführt. Ein zur Gärung befähigter Anaerobier hat ein Eubakterium aufgenommen, das die Enzyme des Citratzyklus enthielt. Auf diese Weise entstanden die mit Mitochondrien ausgestatteten Amöboiden, von denen alle Eukaryoten abstammen. Aufgenommene Cyanobakterien wurden zu Chloroplasten.

12. Modelle für Mutualismen

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(\frac{1-N}{K} \right) + \frac{f a' M}{1+a' T M}$$

Mit $x = \frac{1}{a' T}$ und $b = \frac{f}{T}$

ergibt sich

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(\frac{1-N}{K} \right) + \frac{b M}{x+M}$$

N und M sind die Dichten der Mutualisten, K ist die Umweltkapazität des Mutualisten N, r die spezifische Zuwachsrates von N, a' die Angriffsrate von N auf M, T die Handhabungszeit und f ein Koeffizient, der Begegnungen mit M in neue Einheiten von N überführt.

Wenn der Mutualismus für beide Partner fakultativ ist, ist r positiv.

Wenn der Mutualismus obligatorisch ist, ist r negativ.

Modelle für Mutualisten sollten wahrscheinlich mehr als zwei Arten einbeziehen.

13. Einige generelle Charakteristika im Leben von Mutualisten

Mutualisten zeichnen sich durch einige Eigenschaften aus, die sie von anderen Organismen unterscheiden:

- einfache Lebenszyklusstrategie
- kaum sexuelle Vorgänge
- gemeinsame Ausbreitungsstrategien (Flechten)
- Mutualistenpopulationen sind sehr stabil (keine Parasitenpopulationen)

- die Anzahl der Endosymbionten pro Wirt scheint konstant zu sein
- die ökologische Amplitude von Organismen in mutualistischer Symbiose scheint meist grösser zu sein als diejenige, welche die beteiligten Arten für sich allein haben
- Mutualisten sind im Hinblick auf potentielle Partner oft recht flexibel

Kapitel 14 **Verschiedene Lebenszyklusstrategien**

1. Einleitung

Die **Lebenszyklusstrategie** eines Organismus ist charakterisiert durch die Muster von Wachstum, Differenzierung, Speichervorgängen und Fortpflanzung.

Die Analyse der Lebenszyklusstrategie gilt der Suche nach Gesetzmässigkeiten, durch die ein "allgemeingültiges" System erstellt werden sollen.

Lebenszyklusstrategien sind ein Spiegel des Genotyps, der Umwelt und der Wechselbeziehungen zwischen beiden.

2. Komponenten von Lebenszyklusstrategien

Entgegengesetzt wirkende Selektionskräfte begünstigen häufig eine mittlere Individuengrösse.

Die Dauer der Entwicklung (= fortlaufende Differenzierung von Teilen des Organismus) ein Kompromiss zwischen hohen Zuwachsraten und geeigneten Umweltbedingungen.

Die Länge der **präproduktiven Phase** bestimmt den Zeitpunkt der Erlangung der Geschlechtsreife; die Extreme sind Frühreife oder Entwicklungsverzögerung.

Die Produktion von Nachkommen kann in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Fortpflanzungsereignisse und in der Anzahl der Nachkommen variieren.

Wachstum und Entwicklung der Nachkommen werden durch die elterliche Fürsorge im frühen Entwicklungsstadium wesentlich beeinflusst.

Art und Ausmass der Ressourcen, die in einem Zeitraum in die Fortpflanzung investiert werden, bestimmen den **Reproduktionsaufwand (=Allokation von Ressourcen)**.

3. Reproduktionswert

Als Mass für die Fitness kann neben der spezifischen Zuwachsrate r und der Nettofortpflanzungsrate R_0 der **Reproduktionswert** dienen.

Der Reproduktionswert bezieht sich auf die gegenwärtige und zukünftige Fortpflanzungsleistung (= **residualer Reproduktionswert RRW**) eines Individuums. Berücksichtigt wird zudem der relative Beitrag eines Individuums an zukünftige Generationen gegenüber dem Betrag anderer und dass die von der natürlichen Selektion begünstigte Lebenszyklusstrategie in der Population diejenige sein wird, für die die Summe der gegenwärtigen Fortpflanzungsleistung und des residualen Reproduktionswertes am höchsten ist.

4. Trade-offs: Abwägen von Lebenszyklusstrategien

Als **Trade-off** bezeichnet man negative Korrelationen zwischen bestimmten Merkmalen von Lebenszyklusstrategien.

Durch einen Vergleich der Genotypen- beispielsweise durch Züchtungs- (= Vergleich von genetisch identischen Individuen) und Selektionsexperimente- (= Beobachtung von Veränderungen von Merkmalen auf bestimmten Selektionsdruck) lassen sich Trade-off-Kurven erstellen.

Mittels experimenteller Manipulationen lassen sich **phänotypische** Trade-offs auffinden. Die gegenwärtige Reproduktion (**Reproduktionskosten**) verringert oft die Überlebensfähigkeit, das Wachstum oder die Zukunftsaussichten des sich reproduzierenden Organismus. Die natürliche Selektion begünstigt Lebenszyklusstrategien mit der grössten Summe von gegenwärtiger Reproduktionsleistung und zukünftiger Fortpflanzungsrate. Die Divergenz zwischen der Anzahl der Nachkommen und deren Fitness ist ein typischer Trade-off.

5. Optionen-Sets und Fitnesslinien

Das Optionen-Set gibt das Spektrum der Merkmalskombinationsmöglichkeiten (z.B. das gegenwärtige Wachstum kann nur erhöht werden, wenn die gegenwärtige Reproduktionsrate verringert wird) wider; seine graphische äussere Grenze bildet die Trade-off-Kurve (konkav oder konvex).

Fitnesslinien geben der Merkmalskombinationen an, bei denen die Fitness konstant ist (je weiter weg vom Ursprung, um so höher ist die Fitness).

Derjenige Punkt auf der Trade-off-Kurve, der die höchste Fitnesslinie berührt, gibt diejenige Merkmalskombination mit der höchsten Fitness an- diese wird dementsprechend durch natürliche Selektion begünstigt.

6. Klassifizierung von Habitaten

Habitate müssen aus der Perspektive ihrer Bewohner klassifiziert werden.

Man unterscheidet für etablierte Organismen (= "Erwachsene") zwei Habitattypen - einen mit **vergleichsweise** hohen (= high-CR, z.B. durch hohe Konkurrenz) und einen mit niedrigen (= low-CR, z.B. Grossteil der Sterblichkeit ist unvermeidlich) Reproduktionskosten.

7. Der Reproduktionsaufwand und seine zeitliche Abstimmung

Entsprechend der Trade-off-Kurven begünstige low-CR-Habitate einen höheren, high-CR-Habitate einen geringeren Reproduktionsaufwand.

High-CR-Habitate begünstigen eine lange, low-CR-Habitate eine kurze präproduktive Phase. Bei **polygenen Paarungssystemen** (eine begrenzte Zahl von Männchen paart sich mit allen Weibchen) sollten Männchen am meisten von einer verzögerten Geschlechtsreife profitieren. Bei **Promiskuität** (häufig wechselnde Geschlechtspartner) hingegen und bei **äusserer Befruchtung**, haben die Männchen keine Kontrolle über den Zugang zu den Weibchen.

Das Eintreten in die Geschlechtsreife wird durch einen Trade-off zwischen der Überlebensfähigkeit der Juvenilen und dem Reproduktionswert bei der Geschlechtsreife gesteuert.

In low-CR-Habitaten wird Semelparität begünstigt. Semelparität verläuft parallel mit **synchroner Fortpflanzung**; Räubersättigung scheint der Evolutionsdruck dafür zu sein.

8. Grösse und Anzahl der Nachkommen

1) Tiere, die ihre Eier frei in stehenden Gewässern ablegen, produzieren die grösste Anzahl der kleinsten Eier.

2) Tiere, die ihre Eier in Nester unter Objekten an Land ablegen und sich um ihre Brut kümmern, produzieren die kleinste Zahl der grössten Eier.

3) Tiere, die ihre Eier in relativ einfache Nester ablegen und deren Jungen sich nach dem Schlüpfen von relativ kleiner Beute ernähren können, produzieren mittelgrosse Eier und Gelege.

Die umstrittene **Lack-Gelegegrösse** spiegelt den angeblich produktivsten Kompromiss zwischen der Zahl der Nachkommen und deren Überlebenswahrscheinlichkeit wider (aber: die Reproduktionskosten werden nicht berücksichtigt).

9. r- und K-Selektion

r-selektierte Individuen vermehren sich schnell; K-selektierte Individuen leisten einen grossen Beitrag zu einer Population.

K-selektierte Populationen leben in einer konstanten Umwelt mit hoher Populationsdichte. Merkmale der K-Selektionierten: Grosse Grösse, verzögerte Fortpflanzung, Iteroparität (= verlängerte Reproduktion), ein geringerer Reproduktionsaufwand und grössere (und damit weniger) Nachkommen, um die sich die Eltern mehr kümmern.

r-selektierte Populationen leben in schwankenden Umwelten mit variablem Populationswachstum und variablen Mortalitätsraten. Die Merkmale der r-selektierten Individuen sind: geringe Grösse, frühe Geschlechtsreife, möglicherweise Semelparität, ein höherer Reproduktionsaufwand sowie kleinere (und somit mehr) Nachkommen.

r-Arten besiedeln relativ unbewohnte Habitate; K-Arten Habitate mit vielen Bewohnern.

Eine Besonderheit bei modularen Organismen ist, dass diese trotz geringer Reproduktionsrate durch das starke Wachstum ein grosses Populationswachstum erreichen können; modulare Organismen sind deshalb verstärkt in r-selektierenden Habitaten zu finden.

10. Weiter Habitatsklassifikationen

Zwei unterschiedliche Dreiecksklassifikationen:

Den Lebenszyklus von Pflanzen kann man in sechs Übergangsstadien einteilen, wovon jeweils zwei die Fekundität (F), das Wachstum (W) und die Überlebensfähigkeit (Ü) charakterisieren; aus diesen Faktoren wird das **Silvertownsche Dreieck** (Dreieck mit F-, W-, Ü-Achsen erstellt).

Stadien:

- 1) Rekrutierung von Samen zum Samenpool (F)
- 2) Rekrutierung von Sämlingen aus der gegenwärtigen Samenproduktion (F)
- 3) klonales Wachstum (W)
- 4) Rückbildung (beispielsweise von einem blühenden zu einem vegetativen Stadium) (Ü)
- 5) Stasis (= Überleben von einem Jahr zum nächsten im selben Stadium) (Ü)
- 6) Fortschreiten zu späteren Stadien (W)

Grimes Dreieck (C-, R-, S-Achsen) besteht aus Stresstoleranzstrategie (**S-Strategie**: Stress ist stark, aber Störungen sind selten), ruderaler Strategie (**R-Strategie**: viele Störungen, aber günstige Bedingungen und reichliche Ressourcen) und Konkurrenzstrategie (**C-Strategie**: seltene Störungen und reichliche Ressourcen).

11. Phänotypische Plastizität

Als **phänotypische Plastizität** bezeichnet man die Änderung der Lebenszyklusstrategie eines Genotyps als Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen.

Findet man in unterschiedlichen Umwelten verschiedene Phänotypen in unterschiedlichem Anteil, so bezeichnet man dies als **Polyphänismus**.

Äussert sich die phänotypische Variation als zeitliche Abfolge, so bezeichnet man die Beziehung zwischen dem Merkmal der Lebenszyklusstrategie und der Umweltvariablen als **Reaktionsnorm**.

12. Phylogenetische und allometrische Einschränkungen

Beim Vergleich der Lebenszyklusstrategien verschiedener Arten muss man zwischen den Einschränkungen durch die Umweltbedingungen und denjenigen durch die Phylogenie unterscheiden.

Ein Element phylogenetischer Einschränkungen ist die begrenzte Grösse (weist eine Korrelation mit vielen anderen Komponenten von Lebenszyklusstrategien auf).

Bei einer **allometrischen Beziehung** ändert sich eine körperliche oder physiologische Eigenschaft eines Organismus im Verhältnis zu seiner Grösse. Allometrische Beziehungen können ontogenetisch (= wenn die Veränderungen bei der Entwicklung des Organismus auftreten) oder phylogenetisch (= wenn man Veränderungen, die offensichtlich sind, bei verwandten Taxa unterschiedlicher Grösse vergleicht) bedingt sein.

Um Taxa aus ökologischer Sicht zu vergleichen, müssen die gemeinsamen allometrischen Beziehungen der übergeordneten taxonomischen Ebene betrachtet werden (falls sie bekannt sind).

Blendet man den Einfluss der Körpergrösse auf Lebenszyklusstrategien aus, werden die phylogenetischen Einflüsse ersichtlich.