

Ökosysteme & deren anthropogene Belastung

3 Organismus und Umwelt II

.....oder wo Organismen warum und wie leben

Mag.^a Katharina Zmelik

Übersicht

Organismus und Umwelt II

- **Ressource Wasser**
- **Ressource Nährstoffe für Pflanzen**
- **Ressource Kohlenstoffdioxid für Pflanzen**
- **Ressource Nahrung für heterotrophe Organismen**
- **Biotische Interaktionen:**
 - Konkurrenz: Formen & Auswirkungen, Ökologische Nische & Nischendifferenzierung, Konkurrenzausschlussprinzip
 - Mutualismus
 - Nahrungsbeziehungen : Prädation, Herbivorie, Parasitismus
- **Nahrungsketten und Nahrungsnetze:** trophische Ebenen, trophische Kaskaden, Bottom-up & Top-down-Effekte, Schlüsselarten und Schlussteinarten
- **Energieflüsse in Ökosystemen**

Ressource Wasser

Die Verfügbarkeit von Wasser für einen Organismus an einem terrestrischen Standort hängt im wesentlichen von **Niederschlägen (Regen, Nebel, Schnee, Hagel), Zuflüssen, Verdunstung (Temperatur!) & der Wasserspeicherkapazität des Bodens** ab.



© <https://www.ardalpha.de/wissen/natur/naturgewalten/wueste-welt-weltweit-erde-lebensraum-trocken-pflanzen-vegetation-kaktus-sukkulente-yucca-110.html>

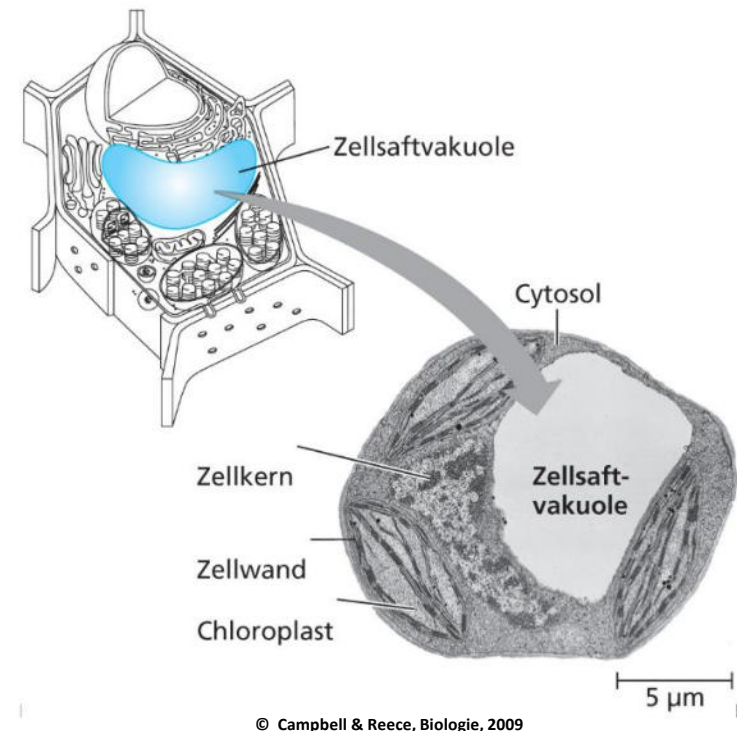
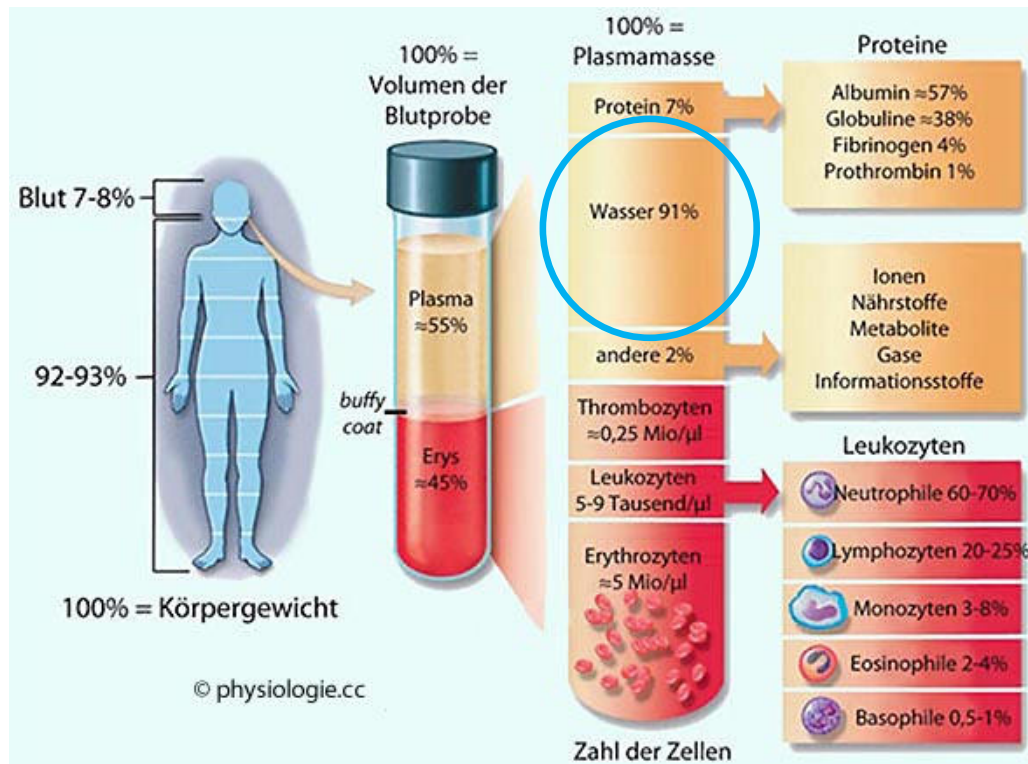
Warum ist Wasser so wichtig?

- Wasser wird von allen Lebewesen für die **zentralen Stoffwechselwege** gebraucht:
 - **Fotosynthese** (e-Donator, H in organ. Verbindungen eingebaut)
 - **Bei der Dissimilation: Kohlenhydrateabbau (Glykolyse & Citratzyklus) & Fett- & Eiweißabbau**; entsteht v.a. Wasser (im Citratzyklus wird auch Wasser benötigt)
- **Träger für Abfallprodukte**: Ausscheidung über Harnstoffzyklus (Säugetiere), Auffänger für Endprodukte, Abfallstoffe,.. in der Zellsaftvakuole der Pflanzen
- **Lösungsmittel**: Mineralien, Salze, Spurenelemente können von Pflanzen nur in gelöster Form aufgenommen werden
- **Transportmittel**: Nährstoffe, Gase, Hormone, Abfallprodukte etc. im Blut, Assimilate & Nährsalze bei Pflanzen in Leitungsbahnen
- Als Bestandteil von Zellen und Geweben **formt Wasser** den Körper
- **Temperaturhaushalt**: Kühlmittel → Verdunstungskälte kühlt den Körper
- **Wasser ist unabdingbar für die Primärproduktion** - ohne Wasser keine Primärproduktion, ohne Primärproduktion keine Nahrungskette

Aus humanökologischer Sicht: → Ökonomischer Faktor Fischerei, Wasserknappheit, Trinkwasser, Wassertransportwege, Landwirtschaft, usw...

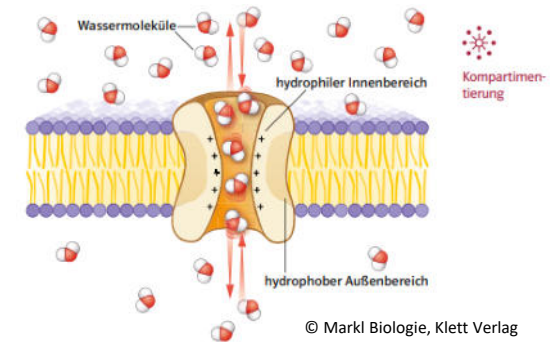
Wo finden wir Wasser im Organismus?

- in allen Organen, Zellen und Körperflüssigkeiten das bestimmende Element (im Detail: in chemischen Bindungen, in Zwischenräumen der Feinstrukturen des Cytoplasmas & der Zellwand (Pflanzen), in Zellsaftvakuole (Pflanzen), in interzellularen Zwischenräumen, im Xylem, Phloem, (Pflanzen), im Blut, Hämolymphe,..)
- **Hoher Wassergehalt der meisten Organismen: 60-90% (Mensch 50-60%)** (Ausnahmen: trockenresistente Arten, reife Samen,...)



Wasseraufnahme/-abgabe von Zellen & Pflanzen

Zellen: häufig über Aquaporine (Kanalproteine) in Plasmamembran von Zellen (Tieren, Pflanzen, Mikroorganismen) → passiver Transport (Diffusion) von Wassermolekülen durch die Membran (**Osmose**)



niedere Pflanzen, Samen & Pilze: Wasseraufnahme durch Quellung (physikalisch-chemischer Vorgang) über die gesamte Oberfläche - viele Algen, Flechten und einige Moose können auch Wasserdampf aus der Atmosphäre über ihre gesamte Körperoberfläche aufnehmen



© S. Hochfellner https://www.meinbezirk.at/leoben/c-lokales/das-moos-und-sein-know-how_a3355764#gallery=default&pid=18932322

Höheren Pflanzen: Wasseraufnahme vorwiegend über die Wurzelhaare der Wurzeln - die Triebkraft der Wasseraufnahme ist die Differenz des Wasserpotentials zwischen Wurzelraum und Xylemflüssigkeit (Xylem). Das in der Pflanze normalerweise niedrigere Wasserpotential wird v.a. durch die Transpiration verursacht.

Abgabe v.a. durch die stomatäre Transpiration



© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Pearson Verlag, S. 1046, 1050

Allgemeine Strategien des Wasserhaushalts bei Pflanzen

Wechselfeuchte (poikilohydre) Pflanzen: gleichen ihren Wassergehalt weitgehend dem **Feuchtigkeitszustand der Umgebung** an, oft an Standorten mit hoher Luftfeuchte, aber viele auch **trockenheitstolerant** (dann aber wenig produktiv); v.a. **Thallophyten** (Algen, Flechten), **Moose**, manche **Farne**



Eigenfeuchte (homoiohydre) Pflanzen: mit **gleichmäßig hohem, von der umgebenden Atmosphäre weitgehend unabhängigem innerem Wasserzustand.**

Stabilisierung des Wasserhaushalts durch Anlage eines **internen Wasservorrats** in **Zellsaftvakuole**, zusätzliche **Abdichtung nach außen** (Cuticula, Periderm, Borke); **leistungsfähiges Wasserversorgungssystem** über Wurzeln, Leitsysteme
→ produktiver - aber Probleme bei langfristigem Trockenstress
Kormophyten



Wasserbilanz einer Pflanze:

- **Ausgeglichene Wasserbilanz:** Wasserabgabe = Wasseraufnahme (etwas zeitversetzt - Wasserspeicher oft in der Nacht erst wieder aufgefüllt!)
- Bei **wachsenden Pflanzen** übersteigt die Aufnahme die Abgabe um die Wassermenge, die zur Füllung des neu hinzugekommenen Wasservolumens (wachsende Zellen & Zellsaftvakuolen) erforderlich ist
- Fällt die **Aufnahmerate unter die Abgaberate**, beginnt die Pflanze zu welken (Zellen verlieren Innendruck = Turgor)

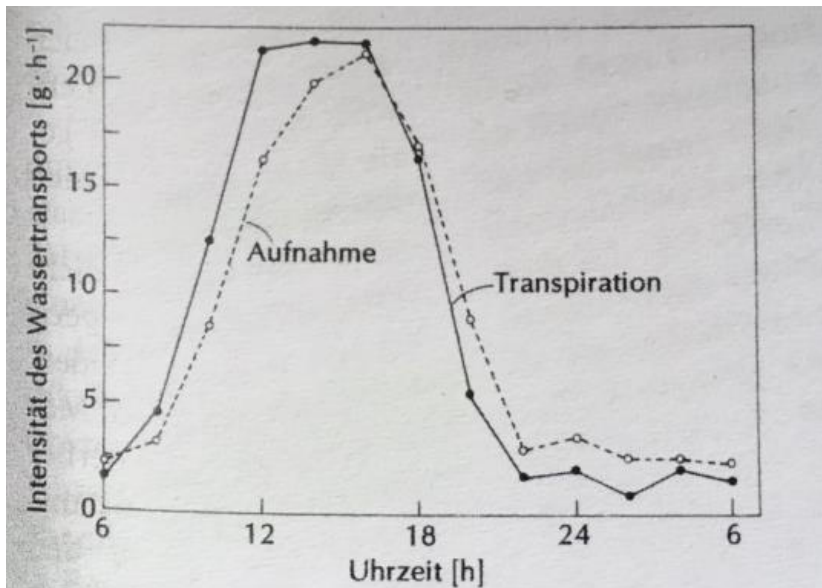


Abb. 13.16. Die Intensität von Wasseraufnahme und Transpiration bei einer Sonnenblume (*Helianthus annuus*) im Freiland im Verlauf eines Sommertages. (Nach Ray 1963)



Abbildung 36.10: Ein verwelktes Fleißiges Lieschen (*Impatiens* sp.) ist nach dem Gießen wieder turgeszent.

© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Pearson Verlag, S. 1041

Leben von Pflanzen bei Wasserdefiziten:

Strategien der Vermeidung:

- *Therophyten*: annuelle Wüstenpflanzen, einjährige Kräuter in ariden Gebieten
- *Laubwerfende Trockenwälder*: Blätter werden in Zeiten mit geringer Wasserverfügbarkeit abgeworfen

blühende Wüsten nach Regenfall



© Javier Rubilar

Trockenwald mit Baobab (*Adansonia grandidieri*) auf Madagaskar



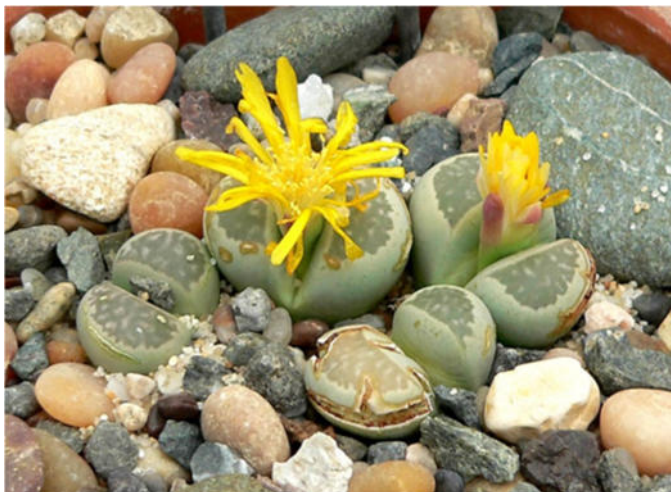
Von Meeusc - Eigenes Werk, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=17857438>

Strategien der Toleranz:

v.a. durch Vermeidung von Wasserverlusten durch **Reduktion der Transpiration!**

➤ **Morphologisch-anatomische Anpasstheit:**

- Xeromorphie: langlebige Blätter mit geringer Verdunstung durch mehrschichtige Epidermis, dicke Cuticula, vermehrt Festigungsgewebe, wenige und eingesenkte Spaltöffnungen, reduzierte Blattflächen, abgestorbene Haare
- Wasserspeichergewebe (Sukkulenz)

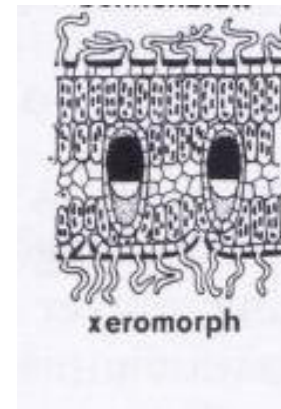


Wasserspeicherung: Sukkulenz bei *Lithops hallii*



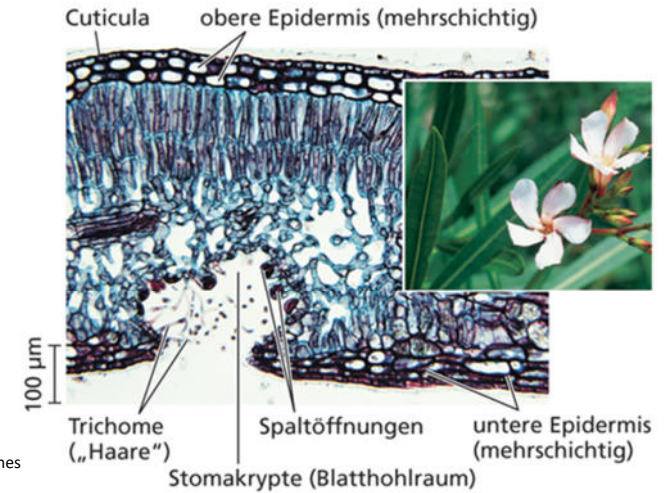
© Stan Shebs

Echtes Labkraut (*Galium verum*)



© Braune et al., Pflanzenanatomisches Praktikum I, 2007, S. 175

Oleander (*Nerium oleander*, kleines Bild) ist im trockenen Mittelmeerklima verbreitet. Die Blätter besitzen eine dicke Cuticula und mehrschichtiges Epidermisgewebe, die beide zur Verminderung des Wasserverlusts beitragen. Die Spaltöffnungen sind in Vertiefungen, so genannten Stomakrypten, eingesenkt. Durch diese Anpassung wird die Transpirationsrate herabgesetzt, da die Stomata vor heißen, austrocknenden Winden geschützt sind. Die Transpiration wird weiterhin durch Trichome vermindert, die den Luftstrom verwirbeln, so dass die Luftfeuchtigkeit in den Stomakrypten höher ist als in der Außenluft. (LM)



Hier eine Nahaufnahme des Greisenhaupt-Kaktus (*Cephalocereus senilis*), einer mexikanischen Wüstenpflanze. Die langen, weißlichen Haare tragen zur Reflektion des Sonnenlichts bei.

- *Kompromiss*: durch diese Anpassungen sind die **maximalen Photosyntheseraten geringer** als bei anderen Pflanzen, dadurch können Sie aber meist **das ganze Jahr bzw. auch bei Trockenstress** Photosynthese betreiben.
- Zu finden bei Pflanzen **arider Gebiete** (Wüsten, Steppe, Savannen), auf trockenen Standorten der gemäßigten Breiten, und auch heimische Nadelgehölze (Kiefern, Fichten)

Aquifaziale Coniferenblätter: durch runden Querschnitt verringerte Oberfläche & Xeromorphie → geringere Verdunstung (Anpassung an Trockenstress) und eine höhere Resistenz gegenüber Frost
 → Nadelbäume können dadurch auch trockenere Gebiete besiedeln, etwa solche, in denen eine lange Zeit im Jahr Frost herrscht (Trockenstress)
 → Außerdem ermöglicht diese Anpassung den Nadelbäumen, ihre Blätter auch im Winter zu behalten.



Abb. 12.4.2
 Lichtmikroskopische Aufnahme (HF) eines Nadelblattquerschnittes von *Pinus silvestris*. Die linke Hälfte ist ungefärbt; die rechte Hälfte nach Färbung mit Astrablau + Saffranin (= linke Hälfte gespiegelt).

© Mikroskopisch-Botanisches Praktikum. Stuttgart: Thieme Verlag, S. 157



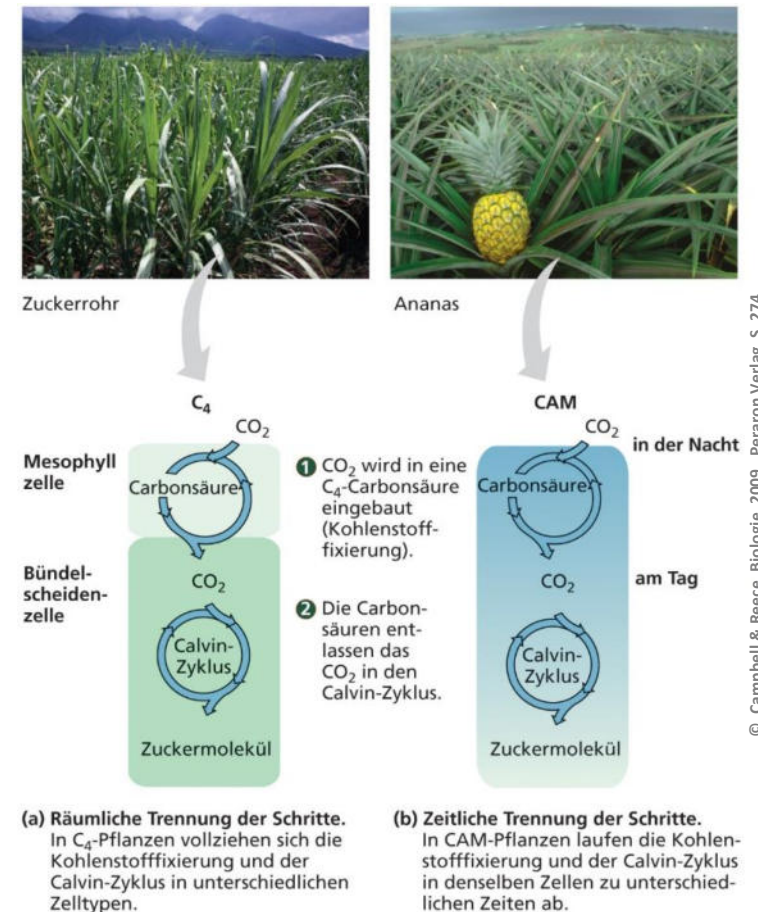
© <https://www.baysf.de/de/meldungen/pressemitteilungen/nachricht/detail/die-fichte-im-frankenwald.html>

➤ Physiologische Anpasstheit bei Trockenstress

Problem der Lichtatmung: wenn Spaltöffnungen an heißen Tagen nur tw. geöffnet sind (Wasserverlust!), sinkt CO_2 -Gehalt im Blattinneren – erzeugten Sauerstoffmoleküle konkurrieren mit CO_2 im aktiven Zentrum des Enzyms RubisCO während des Calvin-Zyklus → weniger Zuckermoleküle werden erzeugt → Verminderung der Nettoproduktion an Kohlenhydraten!

Adaptierte Formen der Photosynthese: v.a. in *heißen, trockenen Klimazonen*

- **C₄-Pflanzen:** Zuckerrohr, Mais, Hirsearten,.. Räumliche Trennung von CO_2 -Fixierung & Calvinzyklus – CO_2 wird in Form von Oxalacetat (C₄-Körper!) und dann als Malat (organ. Säure) in Mesophyllzellen vorfixiert, (mittels Enzym PEP-Carboxylase - bindet CO_2 effektiver als RubisCO) - in Bündelscheidenzellen transportiert - dort wird CO_2 wieder abgespalten & im Calvinzyklus in Zucker eingebaut – dort kann CO_2 -Konzentration hoch gehalten werden → **Lichtatmung minimiert**
- **CAM-Pflanzen:** v.a. bei *sukkulenten Pflanzen* (Kakteen, Ananas, Bromelien, Dickblattgewächse...) – zeitliche Trennung von CO_2 -Fixierung & Calvinzyklus: Spaltöffnungen nachts geöffnet → CO_2 -Aufnahme → CO_2 in Form von organischen Säuren gespeichert – tagsüber Spaltöffnungen geschlossen – CO_2 wieder freigesetzt u. in Calvinzyklus eingeschleust – dieser braucht ATP und NADPH aus Lichtreaktion – braucht daher Licht! – muss tagsüber ablaufen); Vorteile: **Wassereinsparungen + Verminderung der Lichtatmung!**



Wasserhaushalt bei Tieren

- die **lebenswichtige Regulierung der chemischen Zusammensetzung** der Körperflüssigkeiten hängt davon ab, **Aufnahme und Abgabe von Wasser und den darin gelösten Teilchen auszubalancieren**.
- Prozess der **Osmoregulation** basiert weitgehend auf kontrollierten Teilchenbewegungen zw. Körperflüssigkeiten und dem Außenmilieu

- **Osmoregulation bei Tieren:**

Wasseraufnahme:

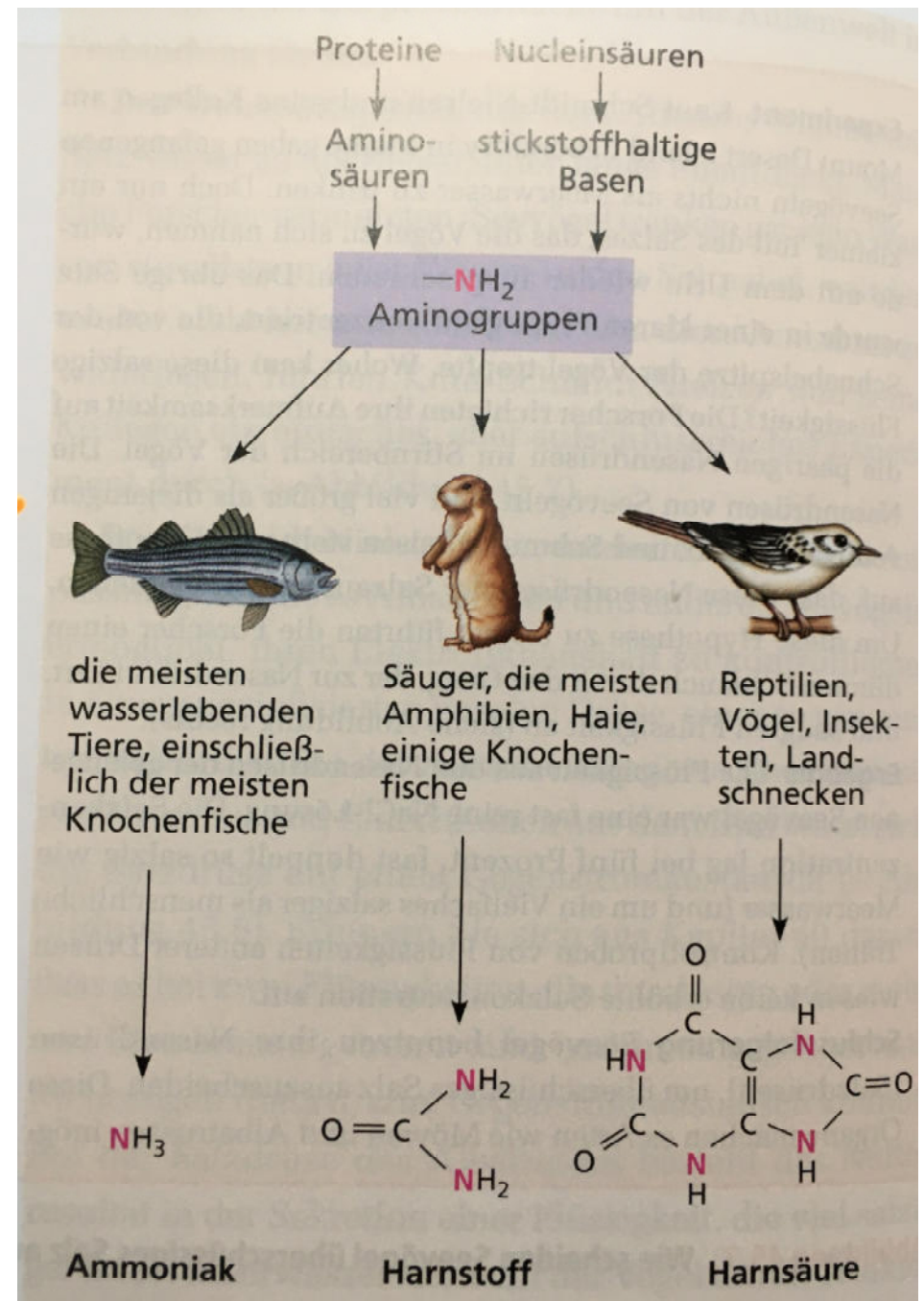
- zumeist durch Trinken (oder auch durch die Nahrung)
- z.T. über die Epidermis (z.B. Endoparasiten) oder über Kiemen (z.B. Fische)
- z.T. kann Wasserdampf aus der Luft über rektalen Teil des Enddarms & Mundregion aufgenommen werden (Asseln, manche Insekten wie z.B. Wüsten-Schaben & Spinnentiere wie Zecken)

Exkretion: die Form der stickstoffhaltigen Exkretionsprodukte hängt im allgemeinen von der **Stammesgeschichte und dem Lebensraum eines Tieres** ab, v.a. vom Wasserangebot

Ammoniak: nur in geringen Mengen tolerierbar (toxisch), aber gut wasserlöslich – wasserlebende Tiere: z.B. bei Fischen über Kiemenepithel; wirbellose Tiere → Diffusion über die Körperoberfläche,

Harnstoff: geringe Toxizität, Herstellung benötigt viel Energie; bei Säugetieren, adulten Amphibien, Hai, Wasserschildkröten (auch Ammoniak)

Harnsäure: ungiftig, aber schlecht wasserlöslich, lässt sich als halb feste Paste bei geringem Wasserverlust ausscheiden → Wassereinsparung



© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Pearson Verlag, S. 1046, 1050

• Osmoregulation bei wasserbewohnenden Tieren

der Wasserhaushalt ist gekoppelt mit der Regelung des Mineralgehaltes in den Geweben → zwei unterschiedliche Strategien:

Osmokonforme Tiere sind isotonisch zum umgebenden Meerwasser, z.B. marine Einzeller, viele wirbellose Tiere, wie z. B. Schnecken.

Osmoregulierer: haben dagegen Körperflüssigkeiten, die nicht isotonisch zum umgebenden Wasser sind → aktive Beeinflussung der Osmolarität - an das Vorhandensein von Ausscheidungsorganen wie Nieren (Fische) und Nephridien (z.B. Ringelwürmer, Krebse) gebunden

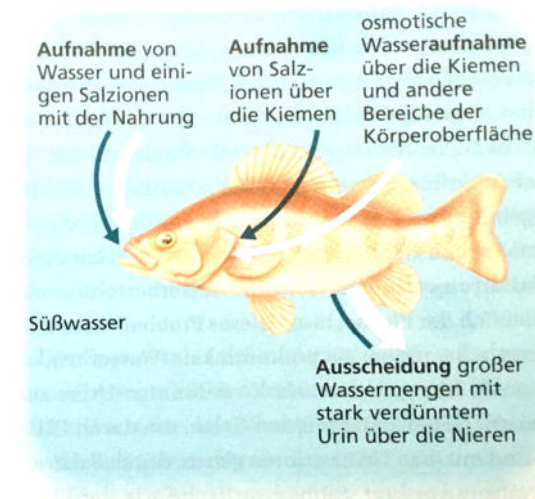
Osmoregulation bei Knochenfischen im Meer und Süßwasser:

Wenn ein Tier einen Osmolaritätsunterschied zwischen seinem Körper und der Außenwelt aufrechterhält, fallen Energiekosten an!

z. B. bei vielen Knochenfischen im Süß-/Salzwasser: 5% oder mehr des Ruhestoffwechsels - Salinenkrebse (*Artemia gracilis*) bis zu 30%!



(a) Osmoregulation bei einem Meerwasserfisch.



(b) Osmoregulation bei einem Süßwasserfisch.

© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Pearson Verlag, S. 1046, 1050

Angepasstheit von landlebenden Tieren an Wasserverlust bzw. Wassermangel:

→ das Verhindern der Austrocknung ist für terrestrische Tiere eine der größten **homöostatischen Herausforderungen**

- Anpassungen gegen Wasserverlust durch Beschaffenheit der **Körperoberfläche**: Wachsschichten auf dem Exoskelett von Insekten, Gehäuse von Landschnecken, Schichten abgestorbener keratinhaltiger Hautzellen bei den meisten terrestr. Wirbeltieren, Schuppen, Haare, Federn
- **Wasserrückgewinnungssysteme**: bei Harn und Kot, z.B. Exkretion von Harnsäure → enthält wenig Wasser (Vögel, Reptilien)
- **Diapausen**: z.B. viele gehäusetragende Landschnecken machen in der trockenen Jahreszeit eine **Sommerpause** & verschließen das Gehäuse
- **Nachtaktivität & tiefe Erdbauten in ariden Gebieten** reduzieren Wasserverlust
- Nutzung des bei der **Zellatmung entstehenden Oxidationswassers** (v.a. bei Fettverbrennung)



© Böhlinger Friedrich/wikimedia



© https://www.meriangärten.ch/de/news/21082_9_heideschnecke.html



© www.20min.ch

Ressource Nährsalze für Pflanzen

- Wurzeln entziehen dem Boden **Wasser** und wichtige Nährstoffe wie **Stickstoff (N)**, **Phosphor (P)**, **Schwefel (S)**, **Kalium (K)**, **Calcium (Ca)**, **Magnesium (Mg)** und **Eisen (Fe)**, sowie **Spurenelemente** wie Mangan (Mn), Zink (Zn), Kupfer (Cu), und Bor (B)
- Nur **2% der Bodenionen für Pflanze verfügbar** (Rest: in Mineralien, schwerlöslichen Verbindungen oder organischem Material gebunden)
- Von den verfügbaren Ionen: nur 10% frei in der **Bodenlösung** - Rest ist an **Bodenkolloide** adsorbiert/angelagert (Vorteil: keine Auswaschung; Pufferwirkung → Bildung toxischer Konzentrationen verhindert).

Wichtige Ionen in Pflanzenernährung:

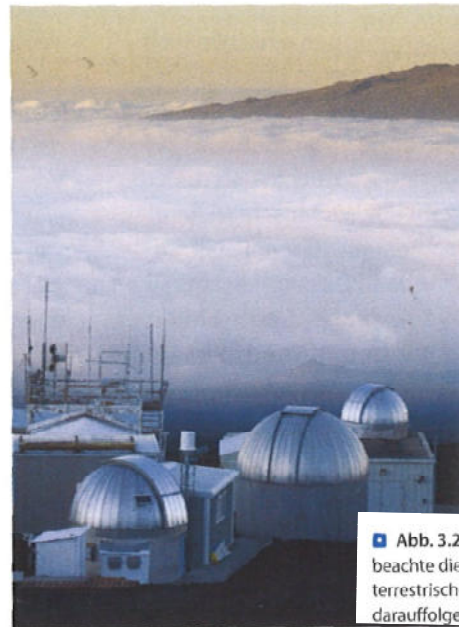
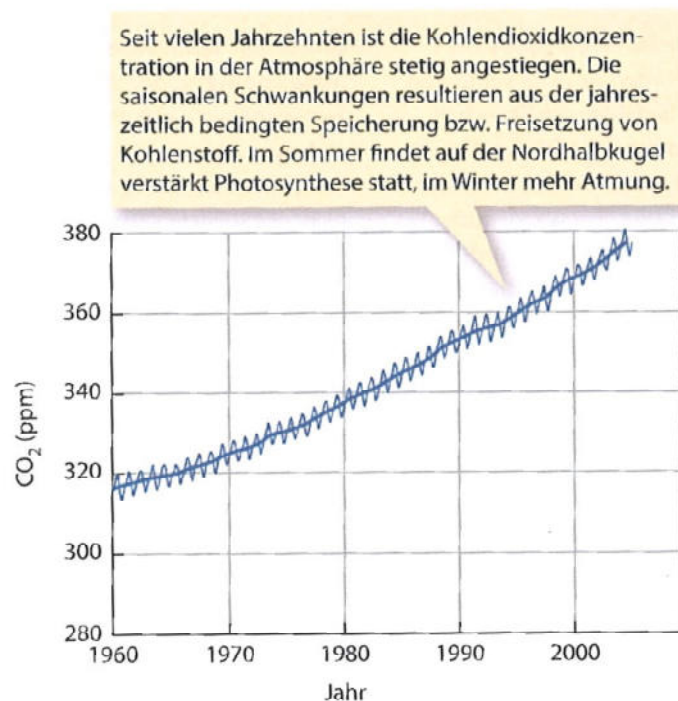
- Kationen: K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{2+} , NH_4^+
- Anionen: Nitrat NO_3^- , Sulfat $[SO_4]^{2-}$, Phosphat $[PO_4]^{3-}$

Bodenkolloide = Bodenbestandteile kleiner als 2 mm (kolloid); Tonminerale, mineralische Oxide & Hydroxide sowie Huminstoffe (v.a. Huminsäuren)
(Quelle: <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/bodenkolloide/9825>)

→ Frei schwimmende aquatische Pflanzen, Algen und Cyanobakterien nehmen die Nährstoffe direkt aus dem Wasser auf

Ressource Kohlenstoffdioxid für Pflanzen

- **Landpflanzen:** Aufnahme über **Spaltöffnungen**
 - **Wasserpflanzen und Algen:** Aufnahme durch Diffusion über **Zelloberfläche**
- **Aufbau von C3-Zucker** in Photosynthese mithilfe der Sonnenenergie
- **Kohlenstoffdioxid-Gehalt** in Erdgeschichte **langfristigen Schwankungen** unterworfen- die gegenwärtigen, **anthropogen bedingten Werte** entsprechen allerdings Werten wie vor 14 Mio Jahren
 - **Variation** auch **räumlich und über kürzere Zeiträume:** saisonale Schwankungen



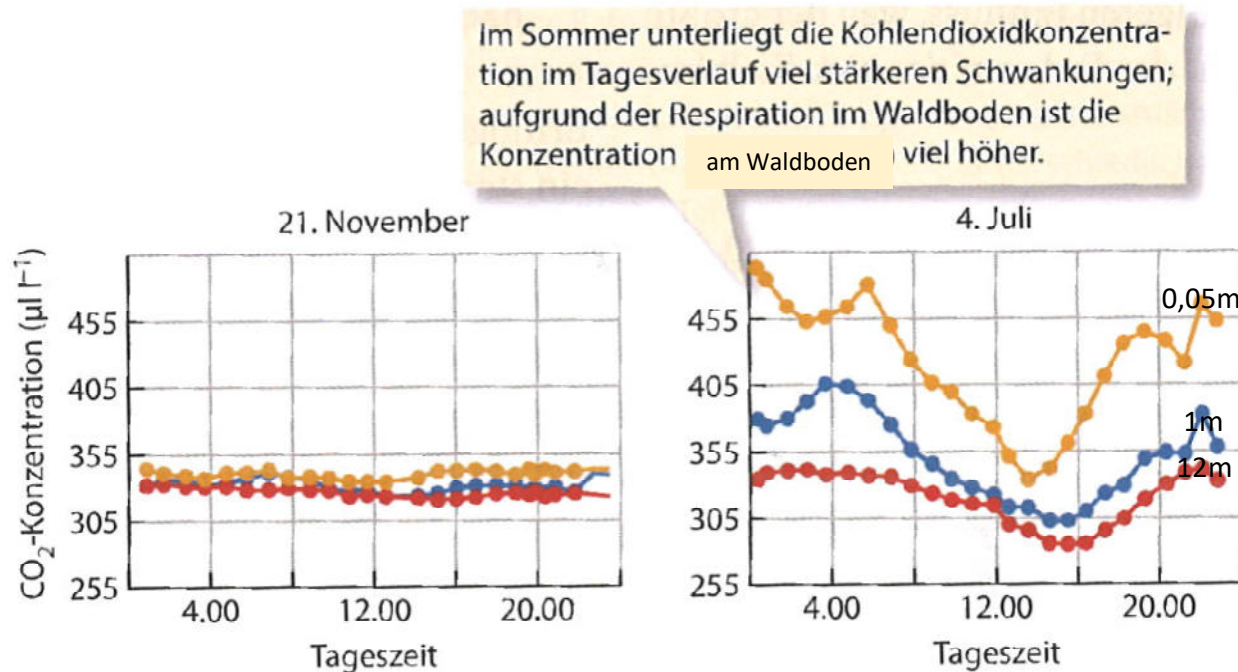
© Begon, Howarth, Townsend (2014). Ökologie. 3. Auflage

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

- **Kleinräumige Variationen** der Kohlenstoffdioxidkonzentration durch **Stoffwechselprozesse von Organismen** in einem Wald:

Am höchsten im Sommer am Boden durch die Zersetzung von organischem Material im Boden (Zellatmung) – durch die Photosynthese sinkt der Gehalt dann tagsüber (mit der Sonneneinstrahlung) – gegen Ende des Herbstes nehmen durch niedrige Temperaturen Photosynthese, Atmung und Zersetzung ab – CO₂-Konzentrationen konstant niedrig

→ Die in den unterschiedlichen Schichten des Waldes vorkommende Pflanzen sind untersch. CO₂-Konzentrationen ausgesetzt



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

Heterotrophe und die Ressource Nahrung

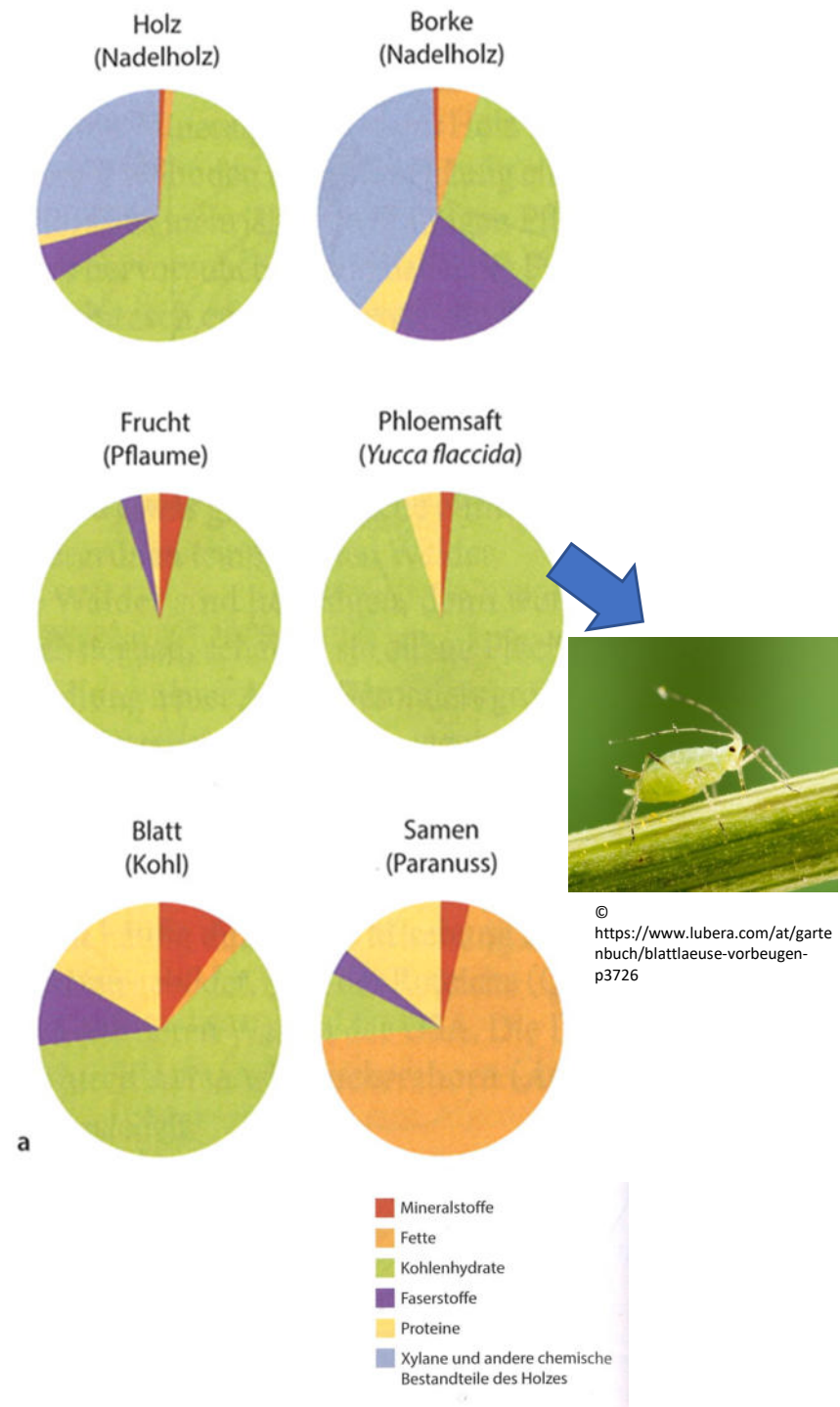
→ Tiere, Pilze, Archaea, Vielzahl an Bakterien

Einteilung:

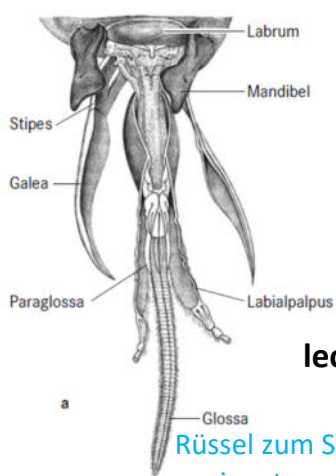
- **Zersetzer / Destruenten i.w.S. (*decomposers*):** ernähren sich von abgestorbenen Organismen bzw. deren Teilen:
 - zerkleinern organische Substanzen - *Detritivoren/Saprophage*: Tiere, die totes organisches Material (Gewebe) fressen (Regenwürmer, Asseln,..) bzw.
 - zersetzen organische Verbindungen in ihre anorganischen Bestandteile - *Destruenten i.e.S./Mineralisierer*: Pilze, Bakterien
- **Parasiten (*parasites*):** ernähren sich von einem oder nur wenigen lebenden pflanzlichen oder tierischen Wirtsorganismen, töten ihre Wirte (in der Regel) aber nicht, oder zumindest nicht sofort
- **Prädatoren (Räuber, *predators*):** konsumieren zahlreiche Beuteorganismen, die sie normalerweise töten; carnivore Tiere, aber auch samenfressende Vögel z.B.
- **Weidegänger (*grazers*):** konsumieren im Laufe ihres Lebens Teile vieler Beuteorganismen, töten diese aber (in der Regel nicht), zumindest nicht sofort; v.a. Herbivore

Pflanzen als Nahrungsquellen & Verwertung:

- Verschiedenen Teile der Pflanze **sehr unterschiedliche Zusammensetzungen**
- **Hoher Gehalt an Kohlenhydraten** + Pflanzenzellen mit **Zellwänden aus Cellulose, Lignin** u.a. anderen Strukturkohlenhydraten, tw. auch **Faserstoffe**
- **Hohes C-/N-Verhältnis** (zumeist über 40:1) → Herbivore verbrennen in hohem Maß daher C → Faserstoffe (Kot!) und CO₂ sind Hauptabfallprodukte
- **Grundsätzlich reichhaltige Energiequellen** – allerdings **Verwertung oft schwierig**, da die Mehrzahl der Tierarten keine cellulolytischen u.a. abbauende Enzyme besitzen → im Verdauungstrakt häufig **mutualistische Beziehungen mit Cellulose-abbauenden Bakterien und Protozoen**
- Herbivore Säugetiere oftmals einen **temperaturregulierten Pansen** (oder auch Blinddarm), in welchem die entsprechenden **Mikroorganismen kultiviert** werden
- Um Vielfalt versch. Nahrungsressourcen von Pflanzen nutzen zu können haben sich zahlreiche **unterschiedlich spezialisierte Mundwerkzeuge und Verdauungstrakte** gebildet

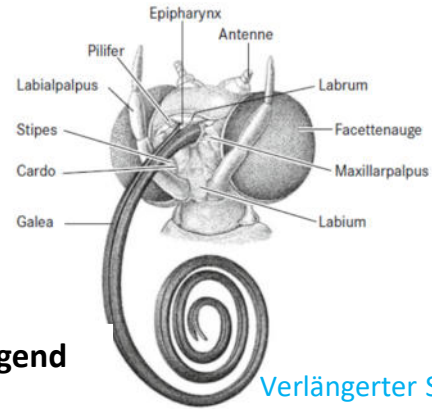


Vielfalt an Mundwerkzeugen von Insekten abhängig von pflanzlicher Nahrungsquelle



leckend-saugend

Rüssel zum Saugen geeignet



Verlängerter Saugrüssel

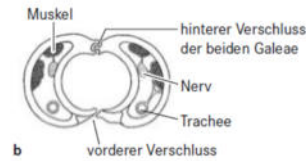


Abb. 142 Kopf und Mundwerkzeuge eines Schmetterlings. **a** Totalansicht. **b** Querschnitt durch den Saugrüssel. (a Nach WEBER, b nach EIDMANN)

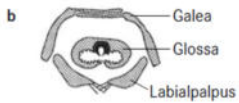


Abb. 141 Mundwerkzeuge einer Honigbiene. **a** Totalansicht von vorn, **b** Querschnitt durch den Rüssel

stechend-saugend

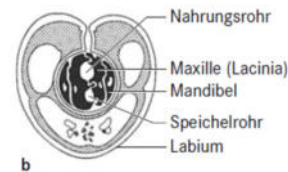
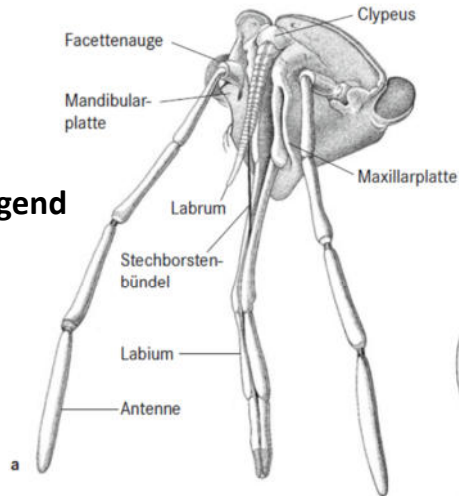
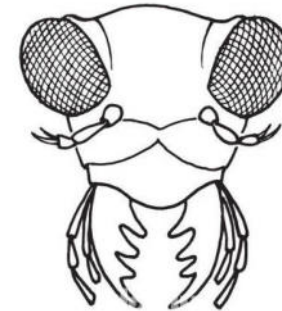


Abb. 144 Kopf und Mundwerkzeuge einer Wanze. **a** Gesamtansicht. **b** Querschnitt durch den Rüssel

Beißend-kauend



**beetle
(front view)**



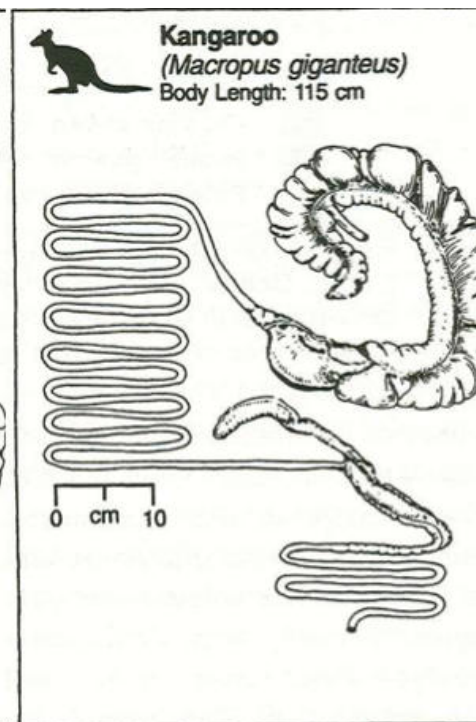
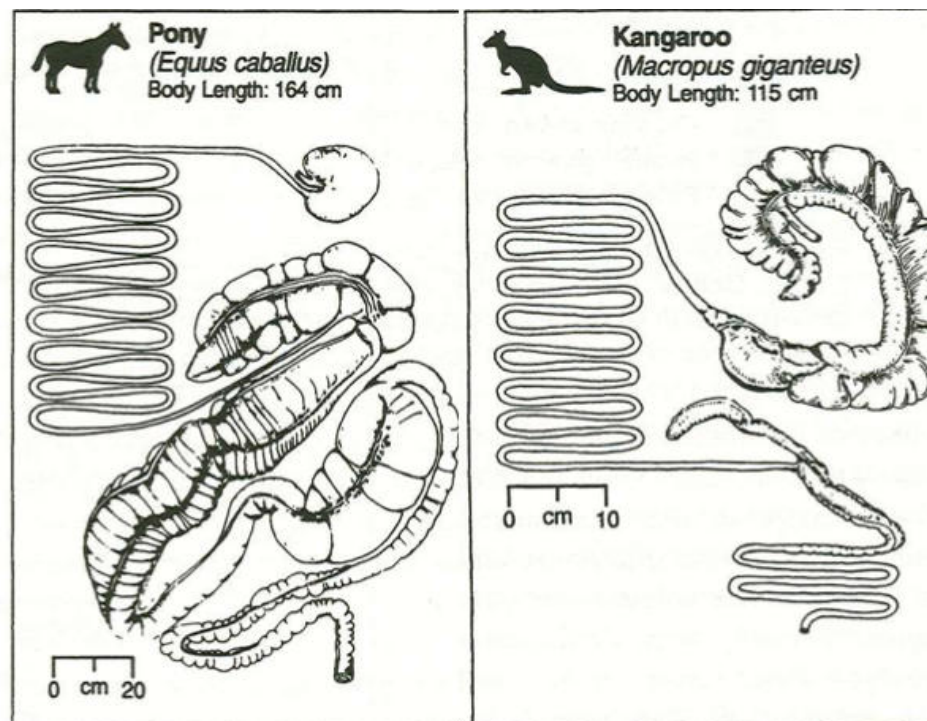
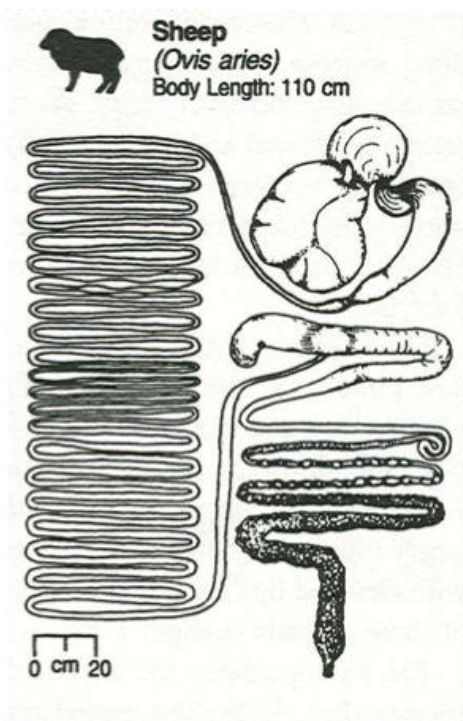
**grasshopper
(side view)**

© 2011 Encyclopædia Britannica, Inc.

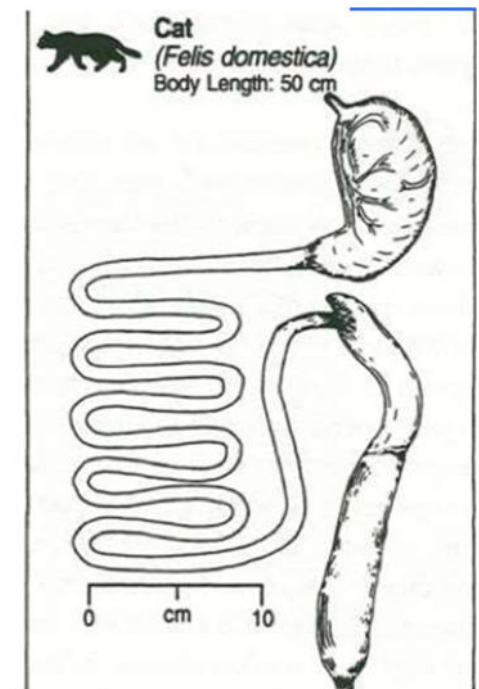
Darmlängen sind je nach Nahrung unterschiedlich –

aus **pflanzlicher Nahrung** können die Nährstoffe **nicht so schnell entzogen** werden wie aus tierischer Nahrung. Die Verdauung dauert länger. Da die Nährstoffe der Nahrung im Darm entzogen werden, haben viele Pflanzenfresser einen wesentlich **längeren Darm** als die Fleischfresser.

Wiederkäuer → höhere Verwertungsraten der Nahrung



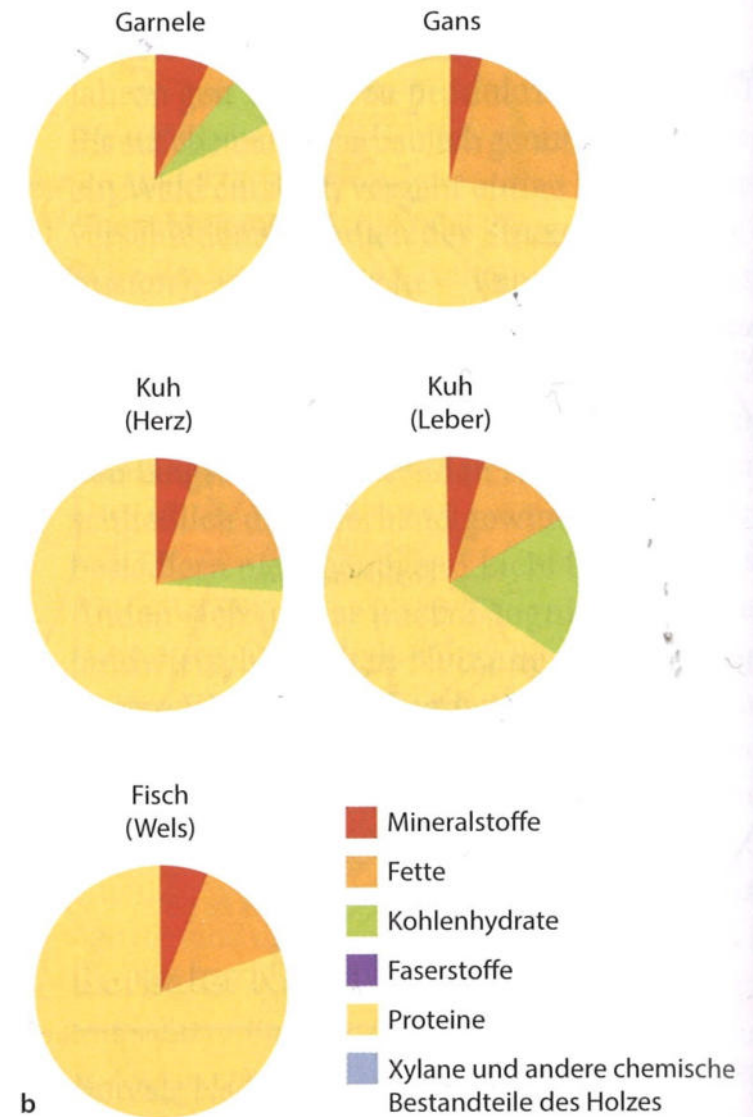
Im Vergleich dazu
Fleischfresser:



© Stevens & Hume (1995) Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System

Verwertung tierischen Gewebes als Nahrung:

- Körper versch. Tierarten eine ähnliche Zusammensetzung
- **reich an Fetten und Proteinen** - keine Strukturkohlenhydrate & Faserstoffe
- **Niedrigeres C/N-Verhältnis:** meist 8:1
- Carnivore: Hauptausscheidungsprodukte N-haltig
- **Verdauung einfacher** als bei Herbivoren



Biotische Interaktionen

Organismen stehen innerhalb von Lebensgemeinschaften immer in Beziehungen mit Individuen gleicher Art (**intraspezifische Beziehungen**) und Individuen anderer Organismenarten (**interspezifische Beziehungen**) – auch diese wirken auf den Organismus

- **Konkurrenz:** durch Ressourcenknappheit oder Interferenz (+/-) oder (-/-)
- **Mutualismus (+/+)**
- **Nahrungsbeziehungen:**
 - Prädation: Räuber – Beute (+/-)
 - Herbivorie: Weidegänger – Pflanzen (+/-)
 - Parasitismus (+/-)
- **Parabiose (+/0)**, kann eine Nahrungsbeziehung sein (**Kommensalismus**, z. B. Hautflora, Aasfresser folgen großen Räubern), muss aber nicht (z.B. Nutzung von Höhlen anderer)
- In Vergangenheit konzentrierte man sich in der ökologischen Forschung v.a. auf negative Interaktionen innerhalb von Biozöosen, heutiger Stand: **positiven Wechselbeziehungen** sind in fast allen **Lebensgemeinschaften sehr häufig!**

Prädation, Herbivorie und Parasitismus etc...sind keine Konkurrenz!!

Konkurrenz

- Wenn **Ressourcen nur begrenzt** vorhanden sind, kann es zu Konkurrenz zwischen Individuen kommen, **wenn beide die Ressource nutzen**
- Konkurrenz entsteht infolge der **Ausnutzung von Ressourcen** oder der **Interferenz** durch andere Organismen → die unterlegenen Individuen leiden unter **verringertem Fruchtbarkeit, geringerer Überlebenswahrscheinlichkeit oder eingeschränktem Wachstum.**

Unterscheidungen:

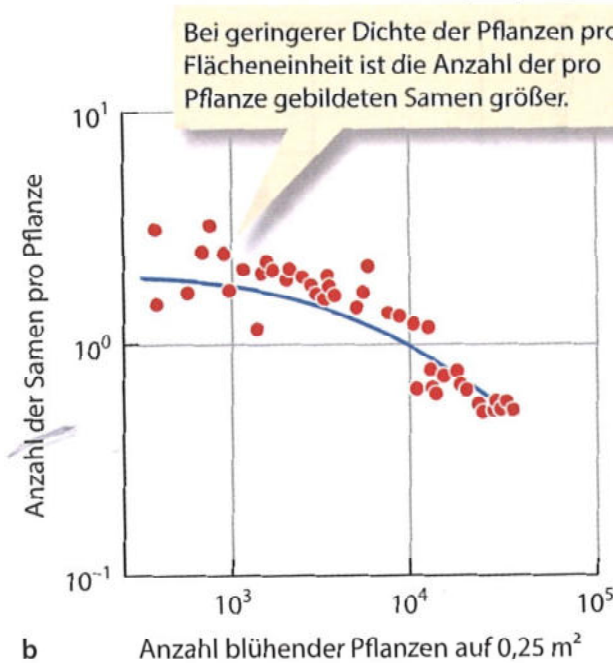
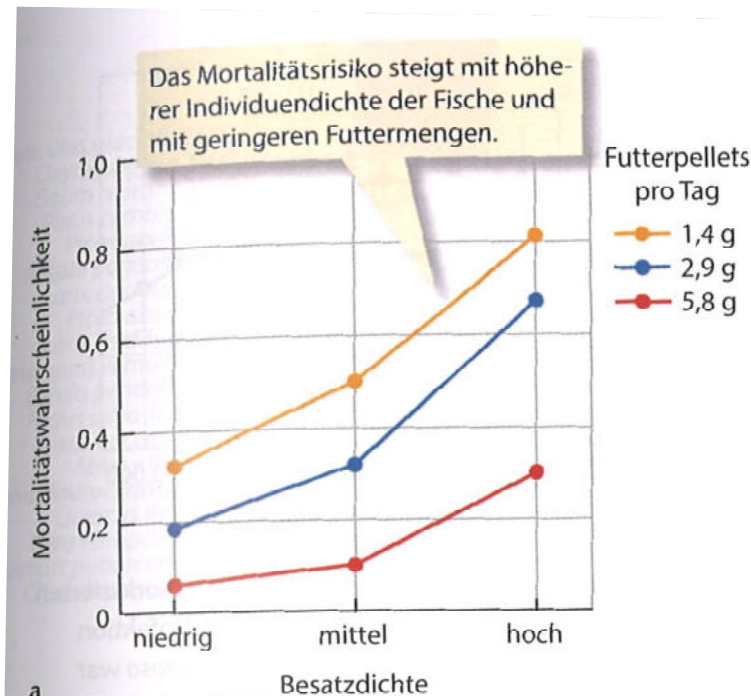
- **Ausbeutungskonkurrenz:** treten nur indirekt über ihre gemeinsamen Ressourcen und deren Verfügbarkeit miteinander in Wechselwirkung
- **Interferenz:** direkte Interaktionen – Behinderung bei der Nutzung der Ressource, z.B. aggressive Auseinandersetzungen um Nahrungsressource, Territorium
- **Intraspezifische Konkurrenz:** zw. Individuen der gleichen Art
- **Interspezifische Konkurrenz:** zw. verschiedenen Arten
- Inter- und intraspezifische Konkurrenz treten **meist zeitgleich in einer Lebensgemeinschaft** auf!

Intraspezifische Konkurrenz

- **Auswirkungen** z.B. auf verringerte individuelle Wachstums- und Entwicklungsrate, geringere Reproduktionsrate, geringere Überlebensrate (z.B. Reduktion gespeicherter/notwendiger Reserven)
- **Untersch. Konkurrenzstärke von Individuen innerhalb der Art:** durch genetische Unterschiede, z.T. zufällige Ereignisse (Keimung auf günstigem/ungünstigem Standort), z.T. durch günstiges Timing (z.B. früher gekeimter Sämling) → Konkurrenz wirkt sich auf die **natürliche Selektion** aus
- Intraspezifische Konkurrenz wirkt sich für ein Individuum umso **stärker** aus, **je dichter** es von seinen Artgenossen umgeben ist

→ reguliert Bestandesdichten (Abwanderung, Tod,...)

Mortalitätsraten von Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) bei Anzucht in unterschiedlichen Bestandesdichten (32, 63, 127 Indiv./m²) und versch. Futtermengen (nach Keeley 2001)



Durchschnittl. Zahl von Samen pro Pflanze des Büschel-Federschwingels (*Vulpa fasciculata*) bei untersch. Wuchsdichten (nach Watkinson & Harper 1978)

Interspezifische Konkurrenz

interspecific competition, zwischenartliche Konkurrenz

- Entsteht infolge der **Ausnutzung von Ressourcen** oder der **Interferenz** durch eine andere Art → die Individuen der konkurrenzschwächeren Spezies leiden unter **verringertem Fruchtbarkeit, geringerer Überlebenswahrscheinlichkeit oder eingeschränktem Wachstum**.
- **Effekte auf die Populationsdynamik und die Verbreitung der konkurrierenden Arten** → Einfluss auf die Zusammensetzung/Struktur der Lebensgemeinschaften, indem sie auf **Gilden wirkt** (=Gruppen von Arten, die Ressourcen derselben Klasse auf ähnliche Weise nutzen)
- **Effekte auf Evolution der Arten**

Eines der **grundlegenden Phänomene** in der Ökologie, aber Vorhandensein und Auswirkungen sind **schwierig festzustellen!**

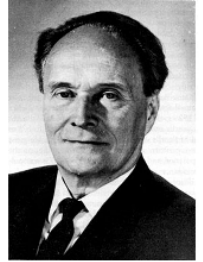
Ein kritischer Blick: die möglichen und die tatsächlichen Auswirkungen von Konkurrenz → ein wichtiger Unterschied!

- Herauszufinden, was interspezifische K. **bewirken kann**, ist relativ einfach: z.B. Arten in Experimenten zu Konkurrenz zwingen oder in der Natur speziell 2 Artenpaare (-gruppen) zur Untersuchung auswählen
- **Schwieriger** ist es herauszufinden, **wie bedeutend** i.K. in Lebensgemeinschaften **tatsächlich ist**:
Wie realistisch sind die Experimente? Wie typisch sind die gewählten Artenpaare? Welche andere Wechselbeziehungen nehmen noch Einfluss in realen Situationen?,..

Beobachtungen durch Experimente: Interspezifische Konkurrenz im Detail

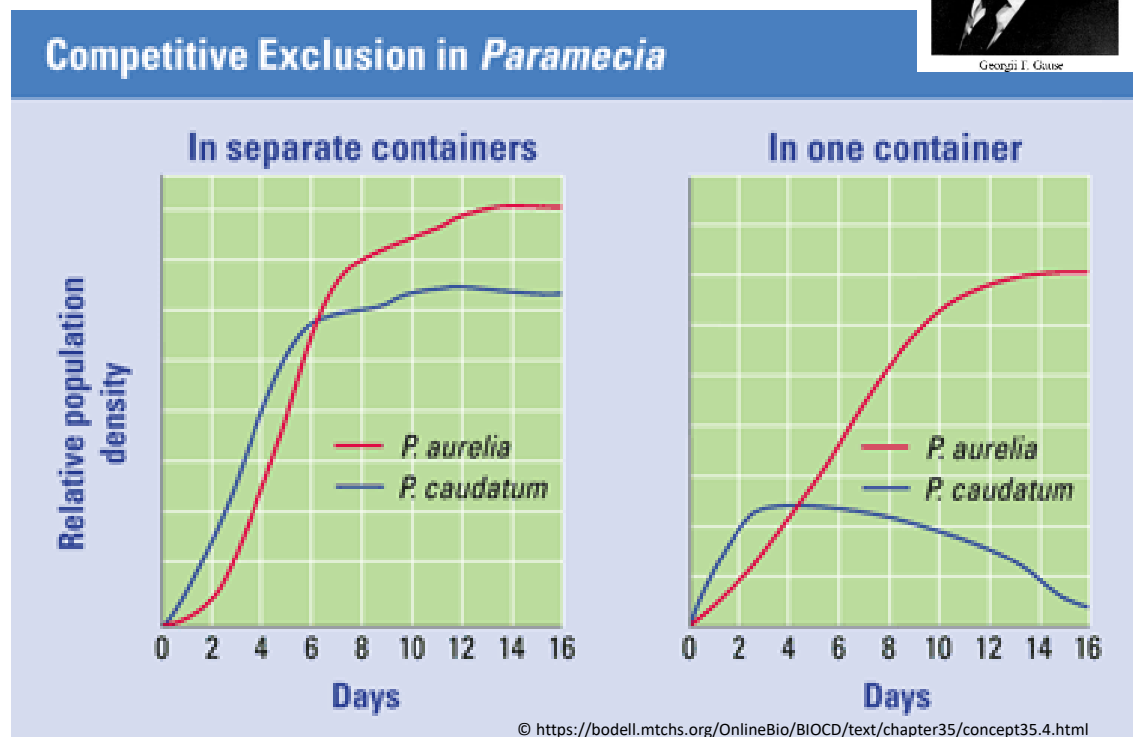
Was geschieht in einer Lebensgemeinschaft über längere Zeiträume, wenn zwei Arten direkt miteinander konkurrieren?

- Laborexperimente des russischen Ökologen Georgii F. Gause 1934: mit 2 nah verwandten Pantoffeltierarten *Paramecium aurelia* und *Paramecium caudatum*



Georgii F. Gause

- **Getrennte Zucht:** Größe der Populationen nahm rasch zu, mit steigender Individuendichte nähert sich die Population ihrer Kapazität und Wachstum flacht ab (intrasp. K.!)
- **Gemeinsam:** *P. caudatum* starb nach einer gewissen Zeitspanne
- **Schluss:** *P. aurelia* verfügt über einen **Konkurrenzvorteil** bei der **Nahrungsbeschaffung** → 2 Arten, die um die gleichen begrenzten Ressourcen konkurrieren, können nicht an einem Ort nebeneinander und zum selben Zeitpunkt auf Dauer existieren → **Konkurrenzausschlussprinzip**



Paramecium aurelia



Paramecium caudatum

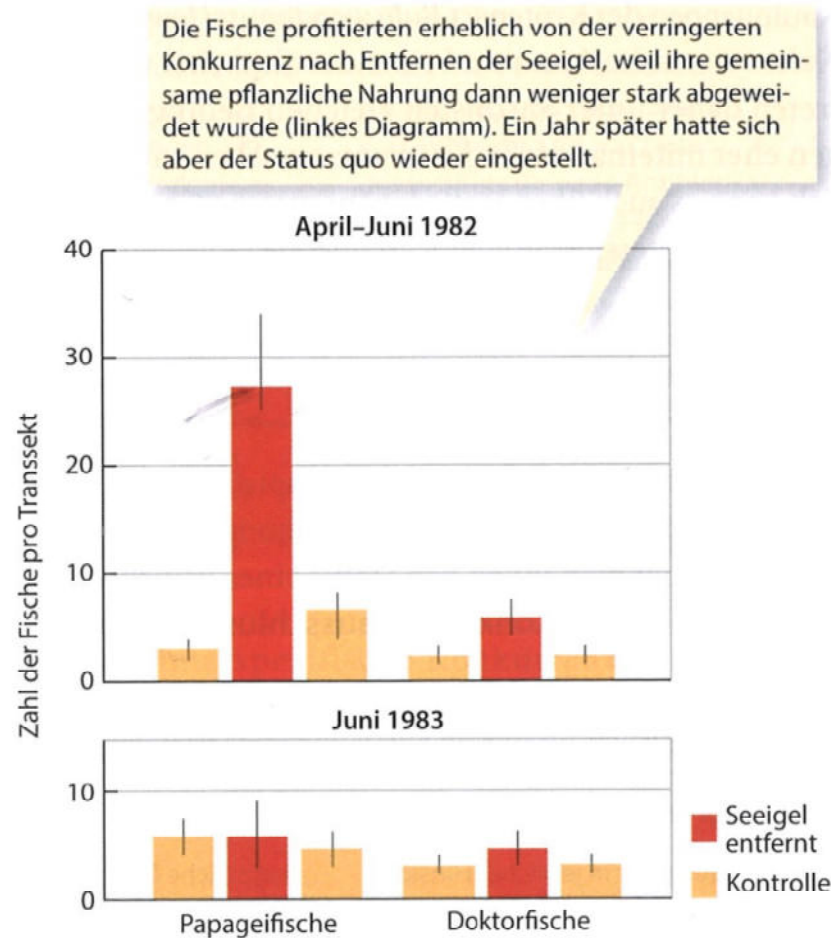
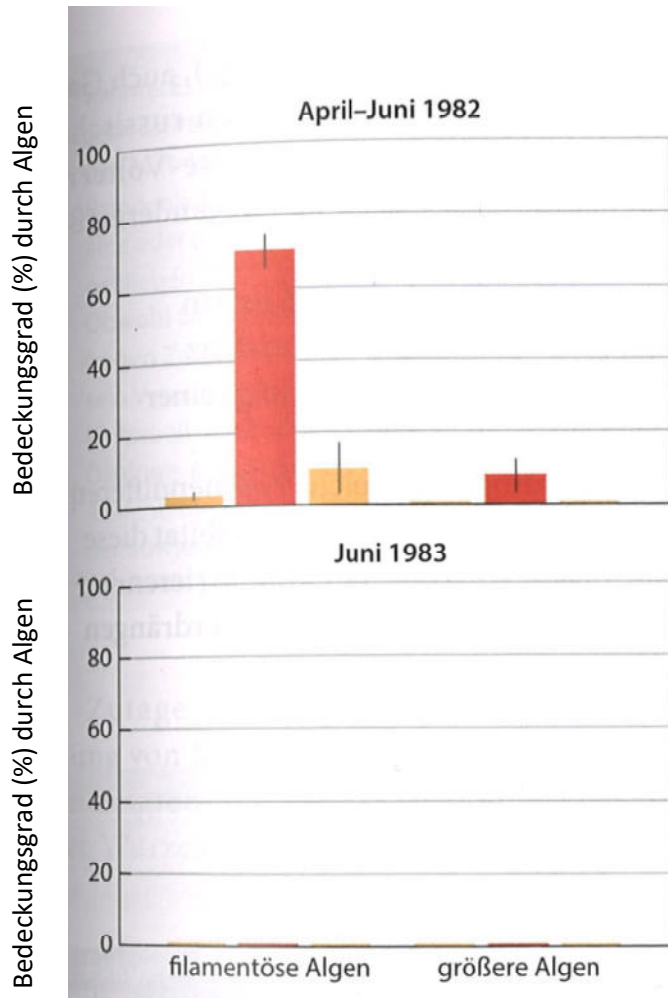


By Deuterostome - Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=25530266>

➤ Konkurrenz kann auch zwischen nicht miteinander verwandten Arten auftreten

Bsp. Ausbeutungskonkurrenz zwischen Seeigeln und Fischen (Papagei- und Doktorfischen) auf Amerik. Jungferninseln 1982

© Begon, Howarth, Townsend (2014). Ökologie. 3. Auflage

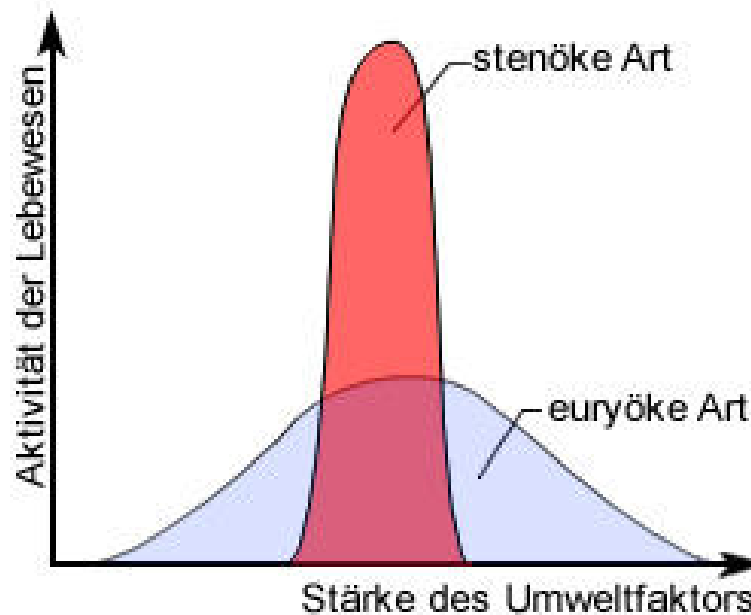


Die Fische profitierten erheblich von der verringerten Konkurrenz nach Entfernen der Seeigel, weil ihre gemeinsame pflanzliche Nahrung dann weniger stark abgeweidet wurde (linkes Diagramm). Ein Jahr später hatte sich aber der Status quo wieder eingestellt.

Der Diademseeigel (*Diadema antillarum*) wurde entfernt → 2 Monate später hatte die Menge der Tange (Algen) signifikant zugenommen (links) – ebenfalls angestiegen war die Zahl der Papagei- und Doktorfische (rechts), welche die Tange gemeinsam mit den Seeigeln als Nahrung nutzen. Ein Jahr danach waren die Seeigel zurückgekehrt u. hatten wieder 70% ihrer ursprünglichen Abundanz erreicht – auch die Tange & Fische hatten sich wieder auf dem Niveau der Kontrolle eingependelt

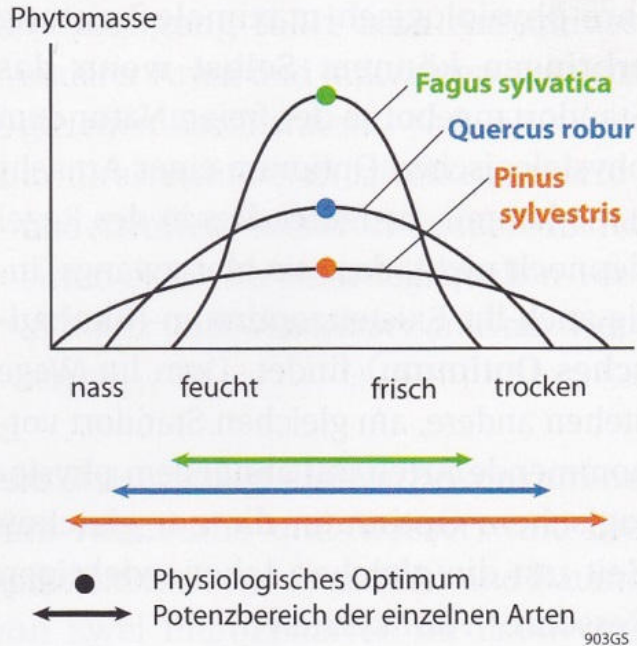
- **Großräumig gesehen leben konkurrierende Arten häufig in Koexistenz, erst auf niedriger räumlichen Ebene zeigen sich unterschiedliche Verbreitungen (bzw. Einnischungen)**
- **Arten werden häufig durch interspezifische Konkurrenz von Orten ausgeschlossen, an denen sie ohne diese Konkurrenz gut leben könnten!**
- *Nähere Betrachtung notwendig:* Physiologische und ökologische Potenz – fundamentale und realisierte ökologische Nischen...

- **Stenöke Arten:** besitzen einem oder mehreren ökologischen Faktoren gegenüber eine **enge physiologische Potenz (physiologische Toleranz)**
→ tolerieren **keine große Schwankungen** der Umweltbedingungen
= **Spezialisten**
- **Euryöke Arten:** besitzen einem oder mehreren ökologischen Faktoren gegenüber eine **weite physiologische Potenz (physiologische Toleranz)**
→ tolerieren **sehr unterschiedliche Umweltbedingungen**
= **Generalisten**



© <http://www.lukopolis.de>

Alleine kultiviert:

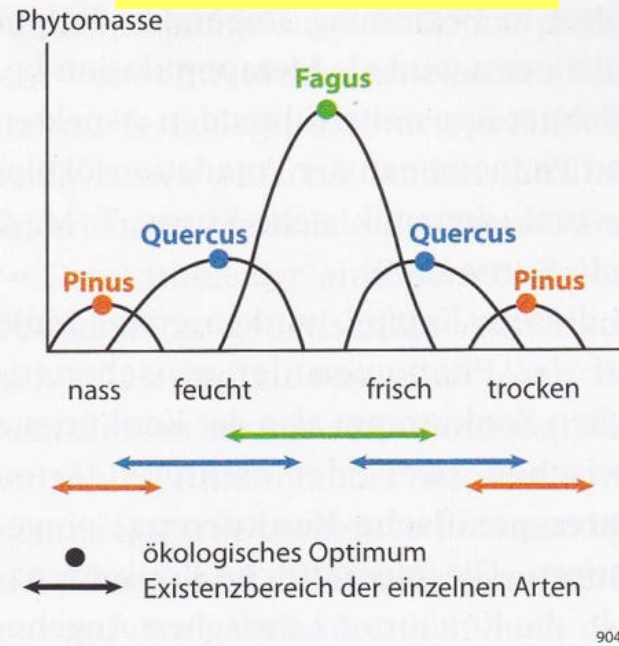


Punkte markieren das physiologische Optimum, Pfeile den Potenzbereich der einzelnen Arten.

Abb. 3.3.1/2 Physiologisches Optimum und **Potenzbereich** von Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Stieleiche (*Quercus robur*) und Waldkiefer (*Pinus sylvestris*)

(verändert nach PFADENHAUER, J. 1997)

In der Realität:



Punkte markieren das ökologische Optimum, Pfeile den Existenzbereich der einzelnen Arten.

Abb. 3.3.1/3 Ökologisches Optimum und **Existenzbereich** von Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Stieleiche (*Quercus robur*) und Waldkiefer (*Pinus sylvestris*)

(verändert nach PFADENHAUER, J. 1997)

➤ **Konkurrenz zwischen Arten** drängt Arten in Bereiche, die nicht ihrem physiologischen Optimum bzw. nicht der gesamten physiologischen Potenz entsprechen → **ökologisches Optimum & Existenzbereich**

ökologischer Existenzbereich: tatsächlicher Existenzbereich unter Einfluss von Konkurrenz

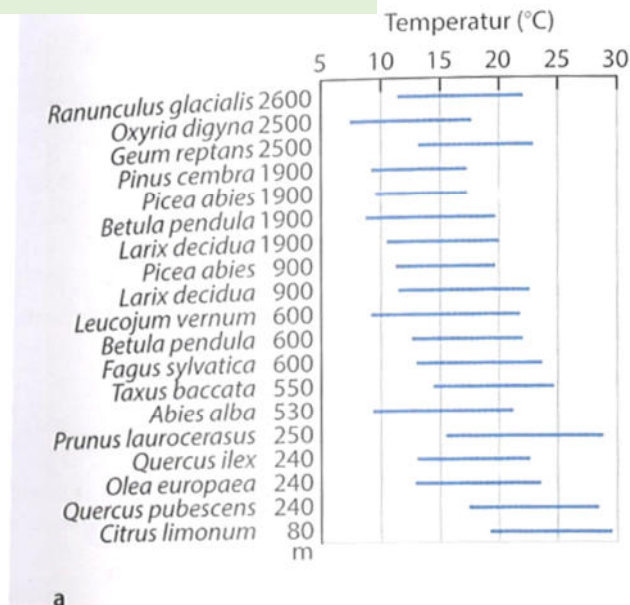
Ökologisches Optimum = optimaler Lebensraum einer Art hinsichtlich eines bestimmten Standortfaktors/Ressource unter Einfluss von **Konkurrenz**. Wachstum & Fortpflanzung erreichen hier ihren **Höchstwert**.

Konzept der ökologischen Nische

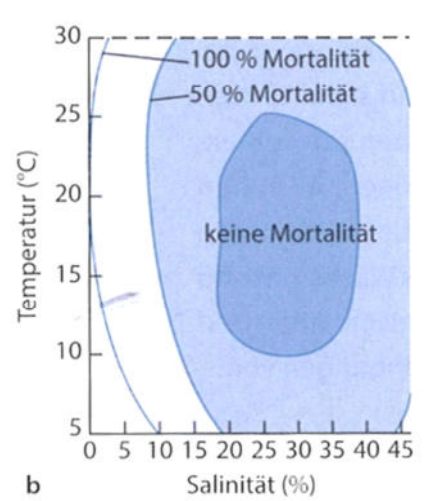
Nicht alleine ein geografischer Ort/Lebensraum!

- Moderne Konzept der ökologischen Nische von Hutchinson 1957 geprägt
- Ist eine **Gesamtheit aller Umweltfaktoren & Ressourcen (bzw. deren Toleranzbereiche)**, welche für **Überleben, Wachstum und Fortpflanzung der Art** notwendig sind
- **grafische Darstellung:** jeder Umweltfaktor/Ressource (Temperatur, Nahrung,...) entspricht einer Dimension → Nische als ein **mehrdimensionaler „Raum“**
- **Fundamentale Nische:** Kombination aus allen *physiologischen Toleranzbereichen* im Hinblick auf die Umweltbedingungen & Ressourcen (aufgrund ihrer morphologischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Anpasstheiten) – wenn die Art isoliert betrachtet wird

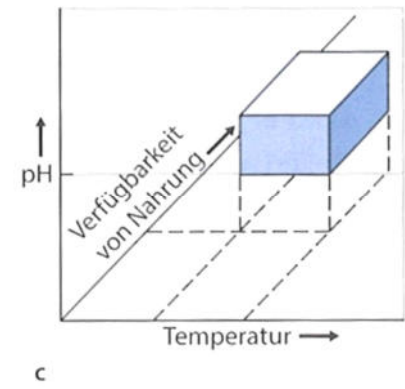
Einzelne Dimension einer Nische –
Temperaturbereiche v. Alpenpflanzen, wo noch Nettphotosynthese möglich ist



2 Dimensionen einer Nische einer Garnele – Temperatur & Salzgehalt



Schematische Darstellung von 3 Dimensionen einer Nische – Temperatur, Salzgehalt & Verfügbarkeit v. Nahrung

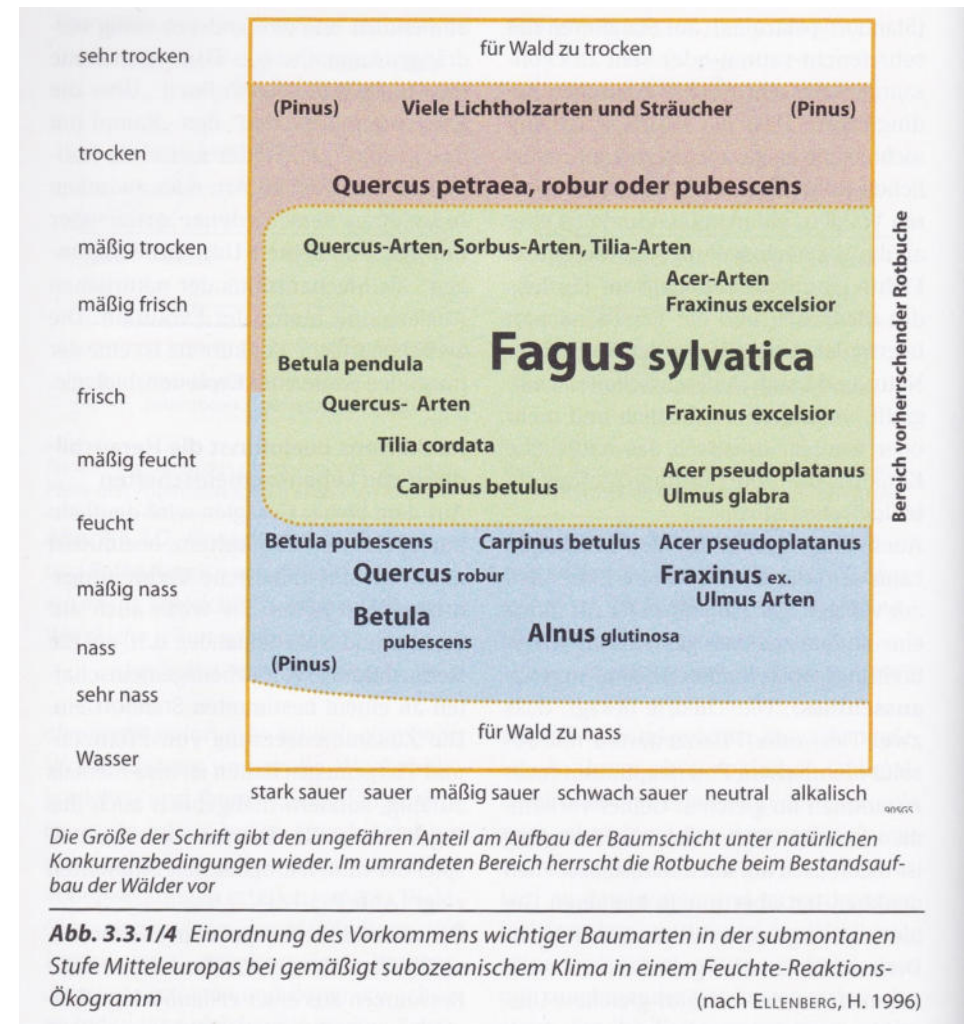


© Begon, Howarth, Townsend (2014), Ökologie, 3. Auflage

➤ **Realisierte Nische:** Kombination aus allen **tatsächlichen Existenzbereichen** im Hinblick auf die Umweltbedingungen & Ressourcen – **unter Anwesenheit anderer Spezies** (v.a. interspezifische Konkurrenten) - d.h. **Nische, die tatsächlich verwirklicht werden kann**

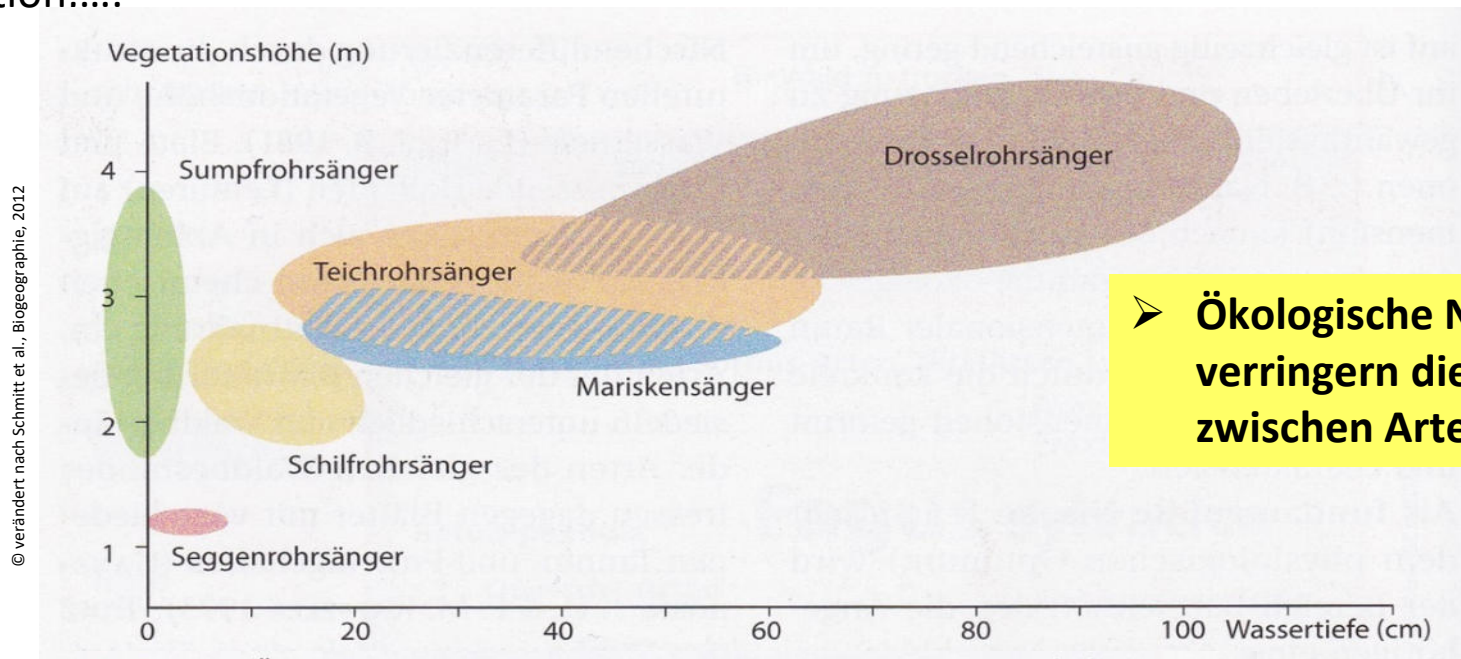
➤ Jede Art besetzt so ihren eigenen Bereich in dem **viele Dimensionen umfassenden Standort- und Umweltgefüge**

Ökogramm unter Berücksichtigung von 2 ökologischen Umweltfaktoren (Feuchte, pH-Wert) und Konkurrenz:



Nischendifferenzierung ermöglicht Coexistenz:

- Die **gegenwärtige Nischenaufteilung** zwischen Arten kann das Resultat vergangener, inzwischen nicht mehr wirksamer interspezifischer Konkurrenz sein
→ **Konkurrenzvermeidung** durch **evolutive Prozesse** führt zu einer **Nischtrennung**
- Nischtrennung im Hinblick auf unterschiedliche **abiotische Umweltfaktoren & unterschiedliche Ressourcennutzung** → unterschiedliche Nutzung von Mikrohabitaten (siehe unten), unterschiedlichen Nahrungserwerb, abweichende geografische Verbreitung, zeitliche Separation.....



➤ **Ökologische Nischen verringern die Konkurrenz zwischen Arten!**

Abb. 3.3.1/5 Ökologische Nische verschiedener Rohrsängerarten (*Acrocephalus*) in Abhängigkeit von Wassertiefe und Höhe der Vegetation

(nach KRATOCHWIL, A. & A. SCHWABE 2001)

Konkurrenzausschlussprinzip (auch Gause-Prinzip oder Gause/Volterra-Gesetz):

- Wenn **zwei konkurrierende Arten in einer stabilen Umwelt leben**, dann geschieht dies infolge einer **Nischendifferenzierung**
- Sofern eine solche Nischendifferenzierung **nicht vorliegt** oder das Habitat diese nicht zulässt, wird eine **konkurrierende Art die andere nach und nach verdrängen** und letztlich ganz ausschließen (eine Art nutzt die Ressource(n) effizienter – hat einen Reproduktionsvorteil – unterlegene konkurrierende Art stirbt aus)

Mit Einschränkungen:

- **nicht jede Nischendifferenzierung** ist ein Beleg dafür, dass hier **konkurrierende Arten in Coexistenz leben** (aber dies kann z.B. durch Experimente überprüft werden)
- Die **meisten natürliche Umwelten** sind jedoch **nicht über längere Zeiträume stabil** (→ **räumliche & zeitliche Heterogenität**) → Konkurrenz kann **selten den erwarteten Verlauf** entsprechend des Konkurrenzausschlussprinzips nehmen,
z.B. können durch Ereignisse wie Feuer oder Huftritt in einem Habitat eine grundsätzlich (in einer stabilen Umwelt) konkurrenzschwache Art immer wieder Lücken für die Wachstum & Entwicklung finden

Mutualistische Wechselbeziehungen (*mutualism*)

= Wechselbeziehungen zwischen Arten, die **beiden Arten einen Vorteil bringt** (+/+)

- **Kein enger physischer Kontakt** notwendig, z.B. Verbreitung von Früchten (inkl. Samen) durch Vögel oder Säugetiere, Bestäubung von Pflanzen durch Insekten
- Aus Sicht der heute stark evolutionär geprägten Denkweise → **eher gegenseitige Ausbeutung?**, die beiden etwas bringt, aber auch auf Kosten jedes Partners geht

Typische Bsp. für Mutualismus: Putzerfische und Fisch-“Kundschaft“, Haltung von Nutztieren und Nutzpflanzen, Verbreitung von Samen und Pollen,...

→ **Enge physische Beziehungen = Symbiosen** (z.B. Habitat für den Symbiont wird vom anderen Organismus bereitgestellt)

Typische Symbiosen: Darmflora, Mykorrhizen, Fixierung von atmosphärischen Stickstoff (Leguminosen & Knöllchenbakterien)



© Hans Gert Broeder?/ shutterstock.com

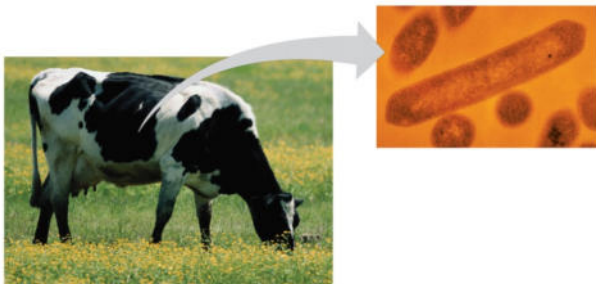


Abbildung 5.9: Cellulose verdauende Prokaryonten finden sich in weidenden Tieren wie dieser Kuh.

© Campbell & Reece, Biologie, 2009



Blattschneiderameisen-Pilz

© Campbell & Reece, Biologie, 2009

Nahrungsbeziehungen



<https://www.lbv.de/ratgeber/naturwissen/artenportraits/detail/fischotter/>

Prädatoren (i.e.S.) / Räuber (predators)

töten die Beute (+/-) und **verringern damit die Überlebenswahrscheinlichkeit** einzelner Beuteorganismen

➤ Auswirkungen auf die Gesamtabundanz der Beuteorganismen (Populationsgröße) komplexer:

- Es kann die Abundanz der Beuteorganismen reduziert werden
- Prädation kann kompensiert werden, da durch Dichteverringering auch die intraspezifische Konkurrenz verringert werden kann
- häufig werden die schwächsten (alte, kranke oder junge und unerfahrene Individuen) entnommen → oftmals wenig Auswirkung auf die Gesamtpopulation (z.B. Untersuchungen bei Geparden und Thomson-Gazellen)



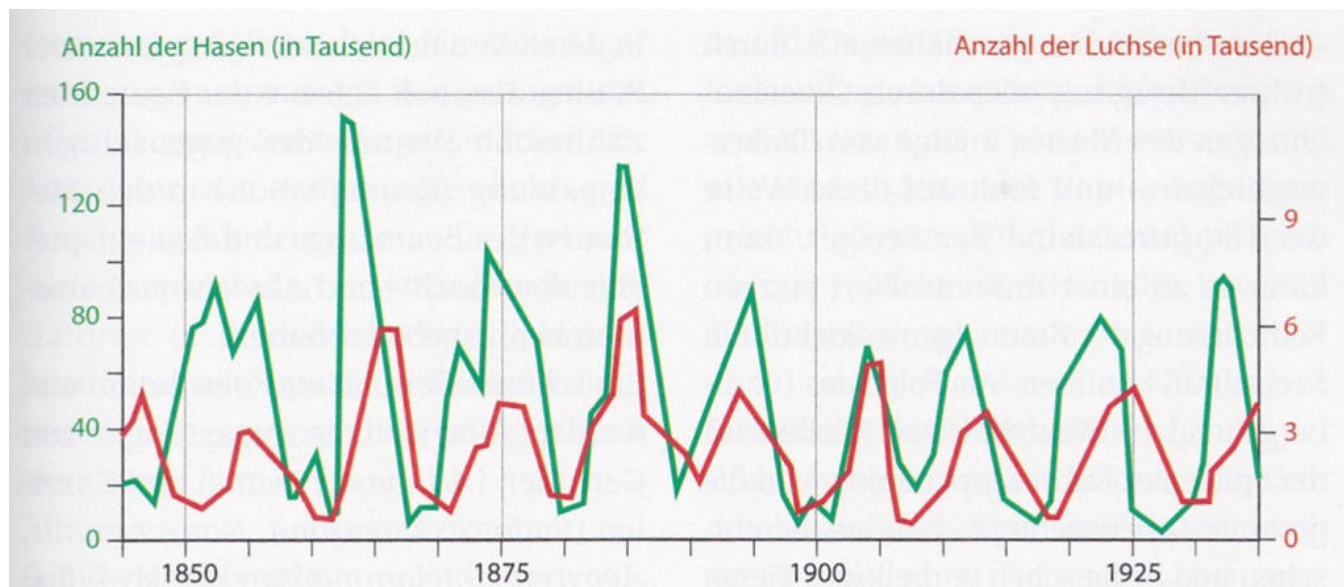
<https://www.wissenschaft.de/erde-umwelt/gepard-geschwindigkeit-ist-nicht-alles/>

- ### ➤ Prädation und Auswirkungen auf Lebensgemeinschaften: Prädation kann Konkurrenzausschluss verhindern & ermöglicht Coexistenz (**prädatorenvermittelte Coexistenz**) – Populationsdichte von Konkurrenten werden durch Prädation niedrig gehalten → Ressourcen nicht limitierend – interspez. Konkurrenz vermindert

Prädation und die Populationsdynamik: Räuber-Beute-Zyklen

- **Grundlegende Tendenz**, dass die Abundanzen von Prädatoren und ihrer Beute **gekoppelte Oszillationen** durchlaufen – die Populationszyklen
- Im wesentlichen aufgrund der **zeitverzögerten Reaktion** der Abundanz der Prädatoren auf die erhöhte/verringerte Abundanzen der Beute und umgekehrt.
- In der Praxis gibt es *wenige eindeutige Beispiele* dafür (z.B. Laborexperimente mit Grünalgen & Rädertierchen), da oftmals noch eine *Reihe andere Faktoren* in realen Biozönosen die erwarteten Zyklen modifizieren können.

„Gutes“ Bsp.: Zyklen von Schneeschuhhase (*Lepus americanus*) und Kanadischem Luchs (*Lynx canadensis*) in borealen Nadelwäldern N-Amerikas



© verändert nach Schmitt et al., Biogeographie, 2012

Abwehrmechanismen gegen Prädation bei Tieren

= jedes **Merkmal**, welches bei **seinem Fressfeind** zu einem **höheren Energieverbrauch** führt, um es aufzuspüren und es zu überwältigen

- **chemische** (z.B. Monarchfalter-Raupen, Wanzen) oder **mechanische Abwehr** (z.B. Schildkröten),
- **Tarnung** (Krypsis), z.B. grüne Färbung vieler Heuschrecken & Raupen, Farben von Nachtfaltern
- **Warnfärbung**, weisen auf Giftigkeit oder Gefährlichkeit hin
- **Batessche Mimikry** = struktur-, form- oder farbbedingte täuschende Ähnlichkeit einer Art mit einer anderen Tier- oder Pflanzenart - täuschende Nachahmung von Signalen → Abwehren (oder auch Anlocken) von anderen Organismen
- **Verhalten**: räumliches oder zeitliches Ausweichen (Leben unter der Erde, Nachtaktivität, Wanderung des marinen Zooplanktons im Tagesverlauf)



Europ. Sumpfschildkröte

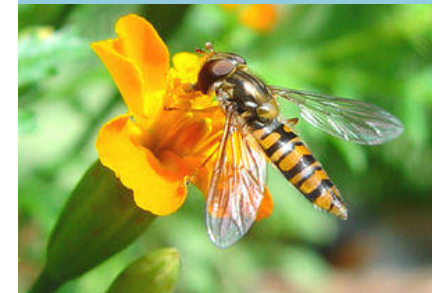


Nachtfalter *Colostygia aqueata* auf hellem Carbonatgestein

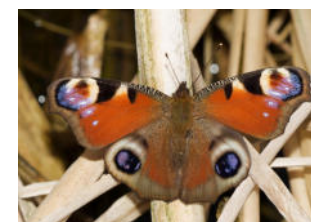


Warnfärbung: Kreiselwespen & Jakobskrautbär

Vortäuschen von Giftigkeit



Schwebfliegen



Tagpfauenauge



Siebenschläfer

Herbivorie durch Weidegänger (*grazers*)

Interaktion Weidegänger – Pflanzen (+/-) – meist werden nur Teile des Organismus gefressen, Regeneration in den meisten Fällen möglich – tw. sogar mit vermehrtem Wachstum die Blütenbildung oder Seitentriebe betreffend

Strukturen wie Stacheln oder Dornen

Reaktionen von Pflanzen:

- Kompensationsreaktionen: greifen für Neuaustrieb auf gespeicherte Reserven zurück, dormante Knospen werden zur Entwicklung angeregt,..
- Abwehrreaktionen: Bildung/verstärkte Produktion von Abwehrstrukturen oder chemischen Abwehrstoffen (vorhanden oder fraßinduziert)



© Manfred Heyde



© Rainer Burkard

Giftige Inhaltsstoffe:
Einige Arten von *Astragalus* & *Oxytropis* enthalten für Wildtiere & Weidevieh giftige Stoffe

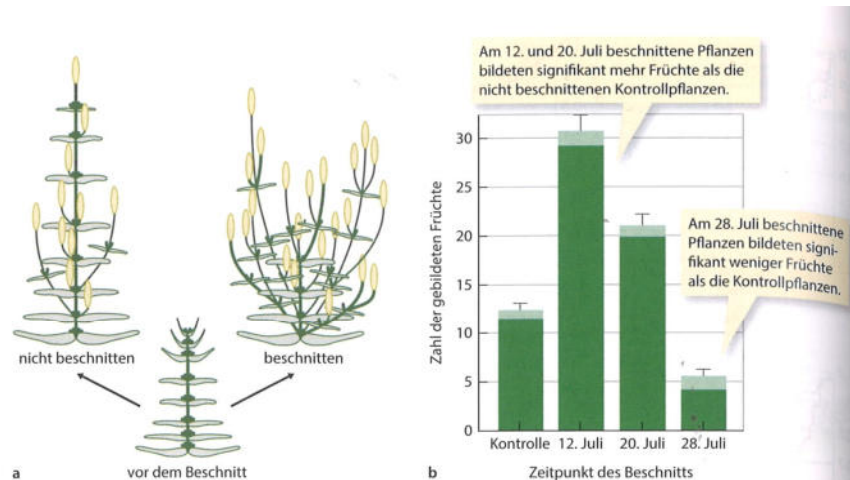


Abb. 7.6 a Durch Beschnitt von Pflanzen des Feld-Kranzengians (*Gentianella campestris*) wurden Fraßschäden durch Herbivoren simuliert. Nach dem Beschnitt veränderten sich die Wuchsform und die Zahl der gebildeten Blüten. b Bildung von reifen (dunkelgrüne Balken) und unreifen Früchten (hellgrüne Balken) nicht beschnittener Kontrollpflanzen und von Pflanzen, die zu verschiedenen Zeitpunkten zwischen dem 12. und 28. Juli 1992 beschnitten worden waren. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehlern. Alle Mittelwerte unterscheiden sich signifikant voneinander ($p < 0,05$) (nach Lennartsson et al. 1998)

Parasitismus

- Parasiten konsumieren nur Teile ihrer Beuteorganismen, die gewöhnlich als Wirte bezeichnet werden (und schädigen ihn so) (+/-)
- Töten ihre Wirte in der Regel nicht, zumindest nicht gleich – im Lauf des Lebens nur wenige Wirtsindividuen und rel. enge Verbindung
- Viren, Bakterien, Protisten, Pilze, Tiere & Pflanzen



Wurzelparasit *Orobanche amethystea*



1) Der Gemeine Holzbock (*Ixodes ricinus*) ist eine Zecke, die nicht nur Wild- und Haustiere, sondern auch den Menschen befällt.



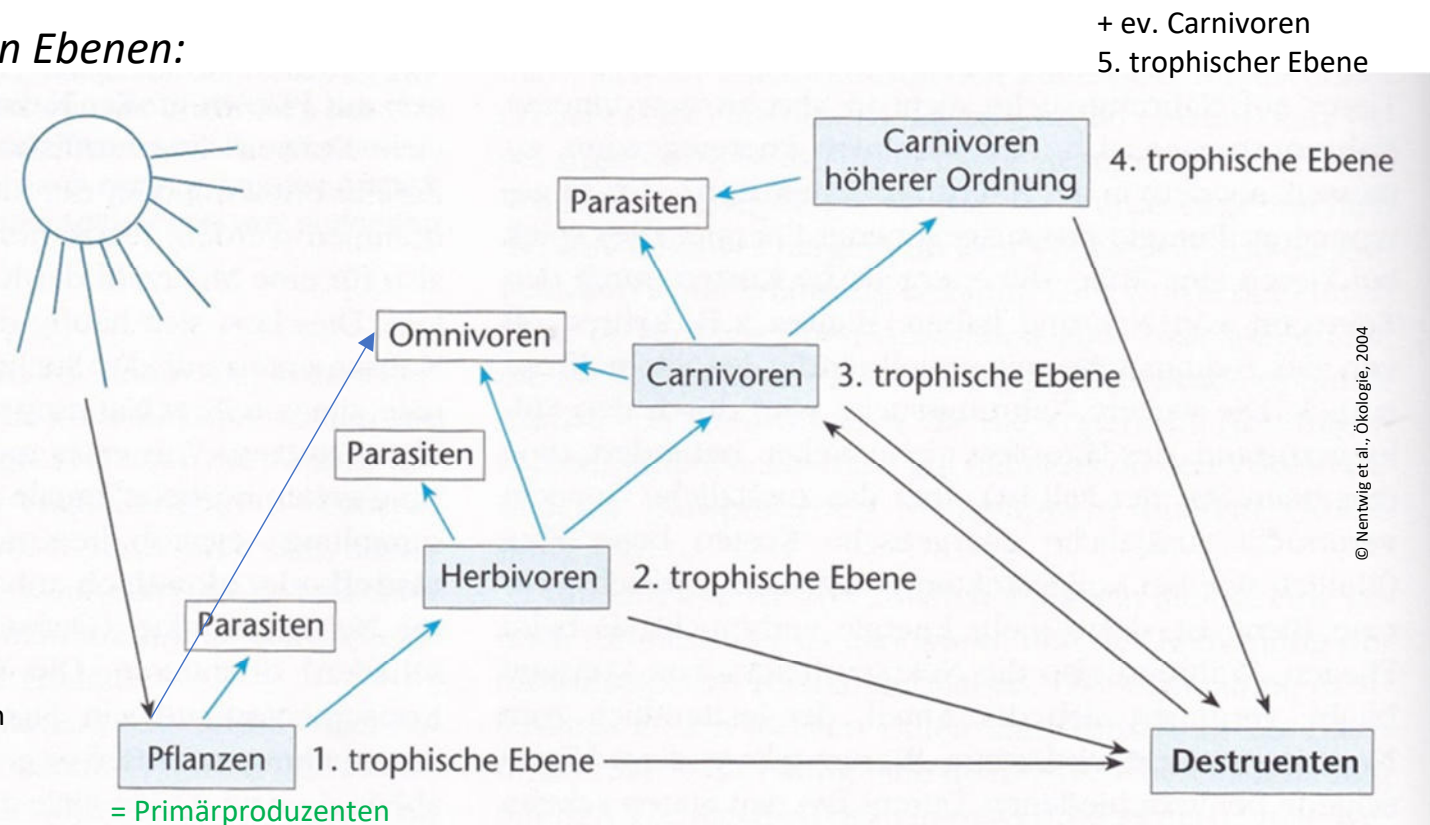
Halbschmarotzer Klappertöpfe (*Rhinanthus* sp.)

Nahrungsketten und Nahrungsnetze

In realen Ökosystemen existieren keine isolierten Prädator-Beute-, Parasit-Wirt- oder Weidegänger-Pflanze-Beziehungen → alle sind **Teil eines komplexen Netzwerks aus Interaktionen** innerhalb der Lebensgemeinschaft

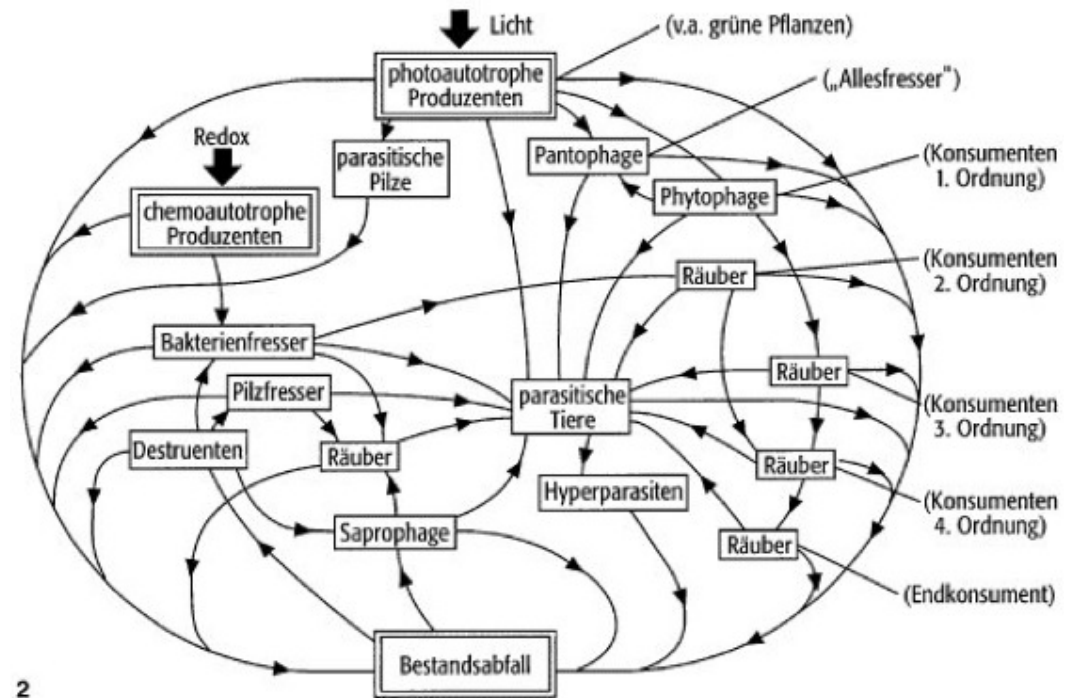
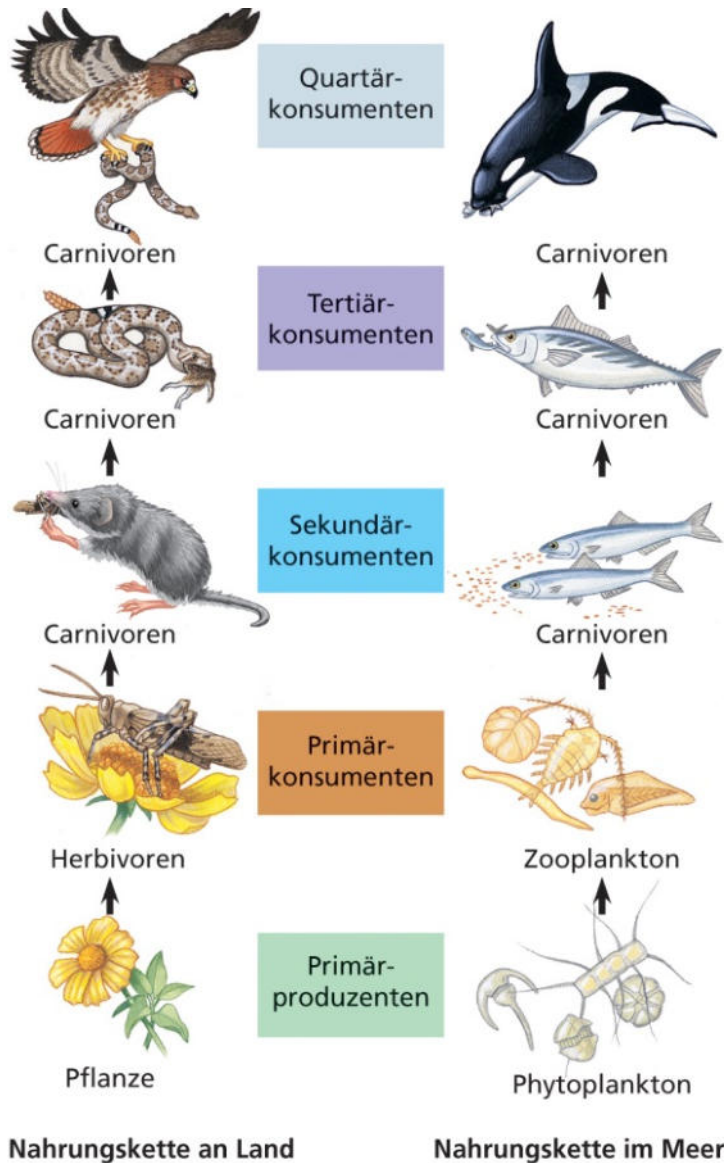
Grundschemata der trophischen Ebenen:

Abb. 4.10: Schematische Einteilung von Organismen nach trophischen Ebenen. Pfeile bedeuten Energiefluss.



trophische Ebenen =
 „Ernährungsstufen; **Gesamtheit der Organismen mit gleicher Position in der Nahrungskette.** Sie wird durch die Zahl der Energie-Transferschritte bis zu dieser Position definiert...“ (Lexikon der Geowissenschaften, 2000 Spektrum Akademischer Verlag)

Herbivoren + Carnivoren + Destruenten = Konsumenten



© Verlag Spektrum 1999 <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/nahrungskette/45147>

Nahrungsketten: Darstellung von Nahrungsbeziehungen in Form einer linearen Aufreihung der beteiligten Produzenten, Konsumenten und Destruenten

Nahrungsnetze: Systemw aus zahlreichen miteinander verbundenen Nahrungsketten

Trophische Kaskaden: darunter versteht man eine über die **Nahrungskette** vermittelte **Veränderung der Produktion eines Ökosystems** durch den Einfluss von **Räubern (Prädatoren)** auf **Pflanzenfresser**.

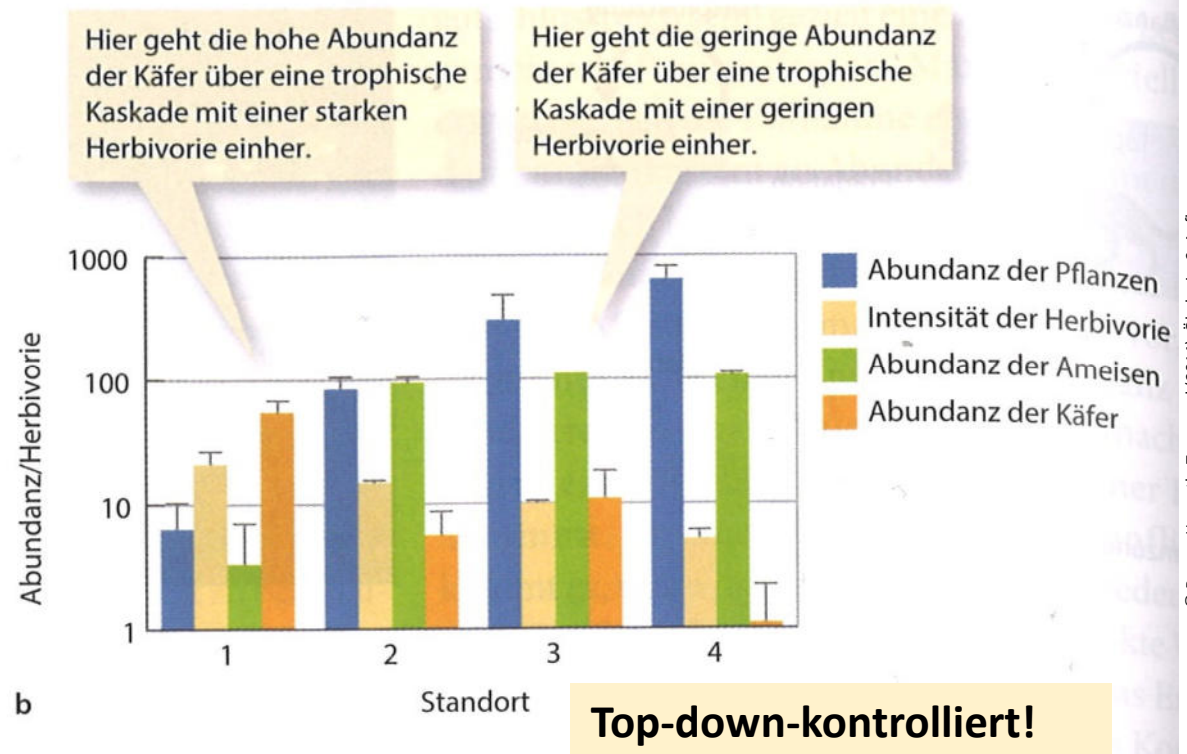
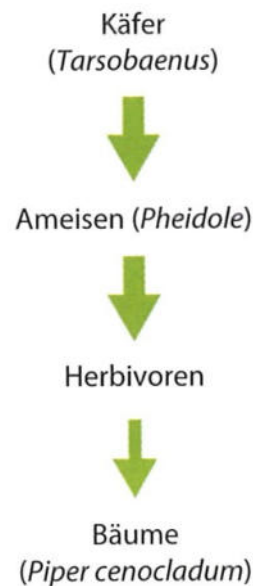
→ hier werden die häufigen **indirekten Effekte bei Zusammenhängen in Nahrungsnetzen** sichtbar

Prädator verringert die Abundanz der Beute → Effekt setzt sich in den darunterliegenden trophischen Ebenen kaskadenartig fort → Abundanz der Nahrungsressourcen der Beute (z.B. Pflanzen, Phytoplankton) nimmt zu (bei zusätzlichen trophischen Ebenen kommt es so zu einer abwechselnden Zu- bzw. Abnahme in den versch. trophischen Ebenen → alternierende Abundanzen!)

Bsp. Tieflandregenwäldern in Costa Rica

Buntkäfer (Fam. Cleridae) erbeuten Knotenameisen (Gattung *Pheidole*), die sich wiederum von mehreren Herbivorenarten ernähren, deren Nahrung die Ameisenpflanzen *Piper cenocladum*

Richtung der Pfeile zeigt den Beitrag zur Mortalität der Nahrungsressource an, die Breite der Pfeile die relative Bedeutung



Top-down-kontrolliert!

© Begon, Howarth, Townsend (2014), Ökologie, 3. Auflage

Top-down- und Bottom-up-Kontrolle in Nahrungsnetzen:

- **Top-Down-Modell:** Organisation der Lebensgemeinschaft wird v.a. durch Prädation bestimmt , z.B. Prädator vermindert Abundanz der Herbivoren → dies bewirkt vermehrtes Pflanzenwachstum
- **Bottom-up-Modell:** Einfluss der unteren auf die jeweils höhere Trophieebene, z.B. Vorkommen eines essentiellen mineralischen Nährstoffs hat Auswirkung auf Anzahl & Biomasse der Pflanzen → Einfluss auf Anzahl der Herbivoren → Einfluss auf Anzahl der Prädatoren
- Häufig treten **Top-down- und Bottom-up-Effekte in Ökosystemen in Kombination** auf!

Kritischer Blick:

Großes Forschungsinteresse seit den 60er Jahren an den **Top-down-Effekten durch Prädatoren**, v.a. auch die Rolle der Spitzen-Prädatoren:

- Studien zu den Wölfen im NP Yellowstone – die 1990 wieder eingebrachten Wölfe reduzierten oder verscheuchten die Wapiti-Hirsche - Amerikanische Zitterpappel konnten zeitgleich wieder ihre vollen Höhen erreichen

Allerdings sind die Wechselwirkungen nicht immer so einfach....

Die Größe der Hirschpopulation scheint einen großen Einfluss auf die Bäume zu haben, das hängt nicht aber nur mit dem Vorhandensein von Wölfen zusammen – hier spielen noch *andere Faktoren eine Rolle*, die sich auf die Hirschpopulationen auswirken: Grizzlybären töten zunehmend Hirsche; Dürren dezimieren die Hirschpopulation; und Menschen jagen Hirsche, die im Winter aus dem Park abwandern

→ In Ökosystemen und in den Beziehungen der Biozöosen wirken viele verschiedene Faktoren



© U.S. National Park Service (NPS)

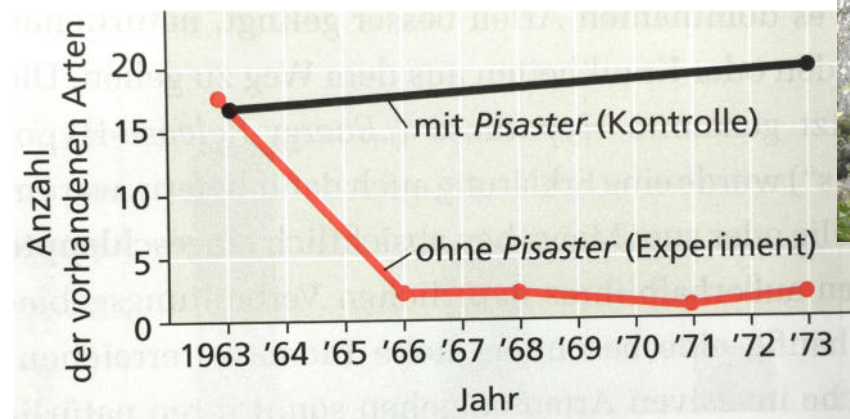
(Quelle z.B.
<https://www.spektrum.de/news/raubtiere-sind-wohl-doch-nicht-wichtigstes-glied-der-nahrungskette/1281663>)

Bedeutung von Schlüsselarten und Schlussteinarten in Nahrungsnetzen

Schlüsselarten (*key species*): Arten, die in ihrer Biozönose eine wichtige Funktion einnehmen - ihr Wegfallen würde das Ökosystem stark verändern (Artenzusammensetzung, Funktionen) nochmalige Einteilung möglich:

- **Schlüsseldominante (*key dominants*):** kommen in hoher Anzahl und Biomasse vor → Schlüsselrolle, z.B. Rotbuche in Wäldern Mitteleuropas
- **Schlussteinart (*keystone species*)** oder **Schlüsselarten i. e. S.:** Art, die nicht in gr. Individuenzahl oder Biomasse am Aufbau einer Artengemeinschaft beteiligt ist, aber dennoch Schlüsselrolle hat

Experiment von R. Paine (1966) in felsigen Gezeitenzone an nordamerik. Westküste: Entfernung des Ockersterns (*Pisaster ochraceus*) → dessen bevorzugte Beute Kaliforn. Miesmuschel (*Mytilus californianus*) besiedelte gesamte Felssubstrat u. andere Felsbewohner wurden verdrängt (wirbellose Tieren, Algen) → Veränderung der Lebensgemeinschaft



© D. Gordon E. Robertson - Eigenes Werk, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=6434467>
© Campbell & Reece, Biologie, 2009

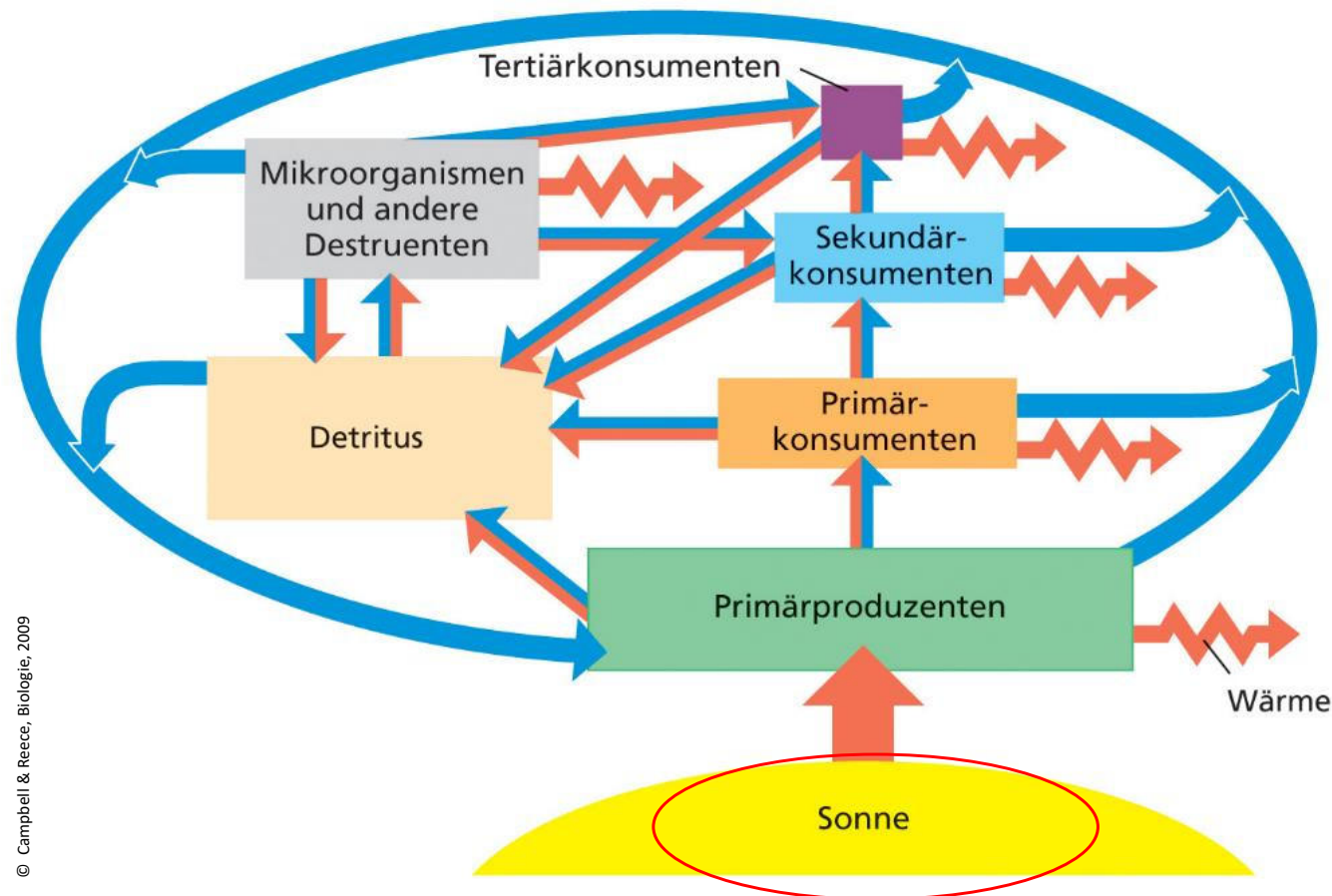
- Schlüsselarten sind über ihre **Interaktionen** enger in die **Struktur eines Nahrungsnetzes eingewoben als andere** - bei Entfernung → Aussterben oder starke Veränderung der Abundanzen mehrerer anderer Spezies → oftmals Lebensgemeinschaft mit anderer Artenzusammensetzung
- Schlüsselarten kommen auf **allen trophischen Ebenen** vor!

Führt höhere Komplexität zu mehr Stabilität ?

- Lange Zeit glaubte man, dass sich durch höhere Komplexität einer Biozönose auch deren Stabilität erhöht (z.B. Elton 1958)
- Dies konnte allerdings mittels **mathematischer Modelle für Nahrungsnetze nicht immer bestätigt** werden
- **Modelle für Nahrungsnetze** lassen sich durch eine oder mehrere der folgenden Eigenschaften charakterisieren:
 - durch die Zahl der Arten, die sie umfassen
 - durch den Verflechtungsgrad des Netzes (Anteil aller Artenpaare, die direkt miteinander interagieren)
 - durch die durchschnittliche Stärke der Wechselwirkungen innerhalb der Artenpaare
- *Modelle zeigen, dass zwischen **Stabilität einzelner Populationen einer Lebensgemeinschaft** und der **Stabilität von Gesamteigenschaften einer Lebensgemeinschaft** unterschieden werden muss:*
 - ✓ *Auf Populationsebene: Anstieg der Komplexität → tendenziell eher zu Abnahme der Elastizität einzelner Populationen einer Lebensgemeinschaft (Tendenz nach Störung wieder zum ursprünglichen Zustand zurückzukehren (Resilienz) ist vermindert)*
 - ✓ *Auf Ebene des Gesamtsystems: Anstieg der Komplexität (v.a. Artenreichtums) → Dynamiken der Gesamteigenschaften stabiler*

Energieflüsse in Ökosystemen

= „...die an den Stoffstrom in den Nahrungsketten bzw. Nahrungsnetzen gekoppelte Weitergabe von Energie in einem Ökosystem. Als offene Systeme sind Ökosysteme grundsätzlich auf eine Energiezufuhr von außen angewiesen...“ (Spektrum Verlag, 1999, <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie-kompakt/energiefluss/3648>)



➡ biogeochemischer Kreislauf
➡ Energiefluss

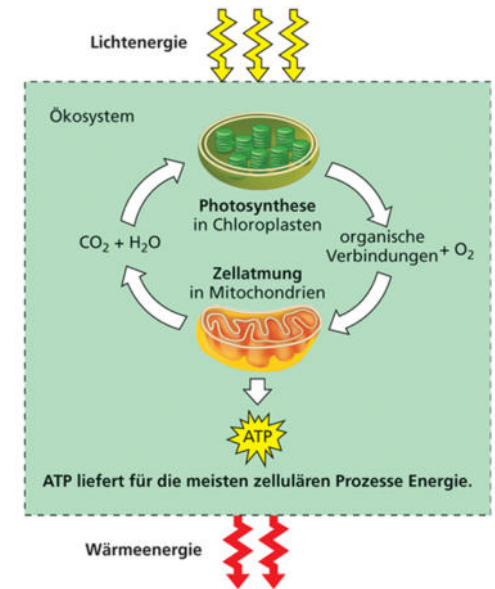


Abbildung 9.2: Energiefluss und Recycling in Ökosystemen. Energie fließt in Form von Sonnenlicht in die meisten Ökosysteme ein und verlässt sie letztlich als Wärme. Die für das Leben wesentlichen chemischen Elemente werden recycelt.

© Campbell & Reece, Biologie, 2009

© Campbell & Reece, Biologie, 2009

➤ Es gibt **keinen Kreislauf** – sondern **einen Energiefluss!**

Typen des Energie- und Stoffhaushalts

→ **autotroph:** ausschließlich anorganische Moleküle aus der Umgebung für den Bau- und Energiestoffwechsel + Kohlenstoffquelle = CO_2 → **Primärproduzenten**

- **foto-autotroph:**

Energie liefert Sonnenstrahlung

(z.B. Cyanobakterien, Pflanzen, Algen)

(betreiben Fotosynthese & Zellatmung!)



- **chemo-autotroph:** Energiegewinn aus Umwandlung energiereicher, anorganischer Verbindungen, manche Prokaryonten, z.B. Archaea der Gattung Sulfolobus (Schwefelbakterien)

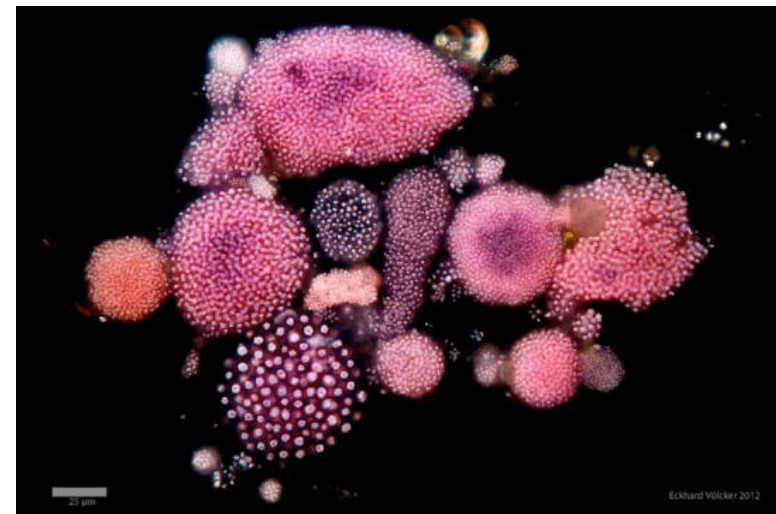


→ **heterotroph**: Aufnahme von organischen Molekülen (=Kohlenstoffquelle) aus toter Substanz (**Destruenten**), von autotrophen Pflanzen (Herbivoren) oder von anderen heterotrophen Organismen (Carnivoren) für Baustoffwechsel (Herbivore + Carnivore + Omnivore = **Konsumenten**)

- **chemo-heterotroph**: Energiegewinn aus der **Umwandlung energiereicher, organischer Verbindungen** (meisten Prokaryonten & Protisten, Pilze, Tiere, manche parasitische Pflanzen)

Zellatmung!!

- **foto-heterotroph**: Licht ist Energiequelle (manche Prokaryonten, z.B. Purpurbakterien)



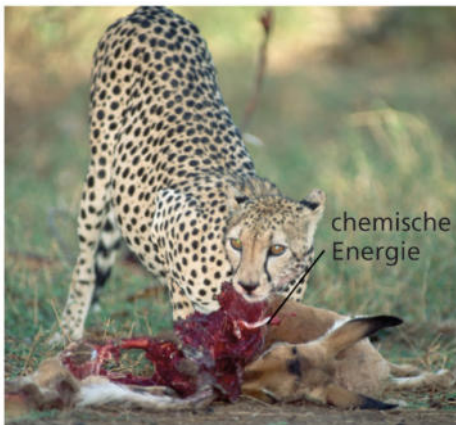
© <https://www.mikroskopie-forum.de/index.php?topic=14098.0>

Energieflüsse in Ökosystemen

- **Sämtliche biologische Einheiten** benötigen **ständige Energiezufuhr**, um ihre **Aktivitäten** und ihre **Struktur zu erhalten**, weiters ist eine **Zufuhr von Stoffen** für den **Aufbau** notwendig – dies gilt für Individuen, Populationen, Biozönosen und Ökosysteme

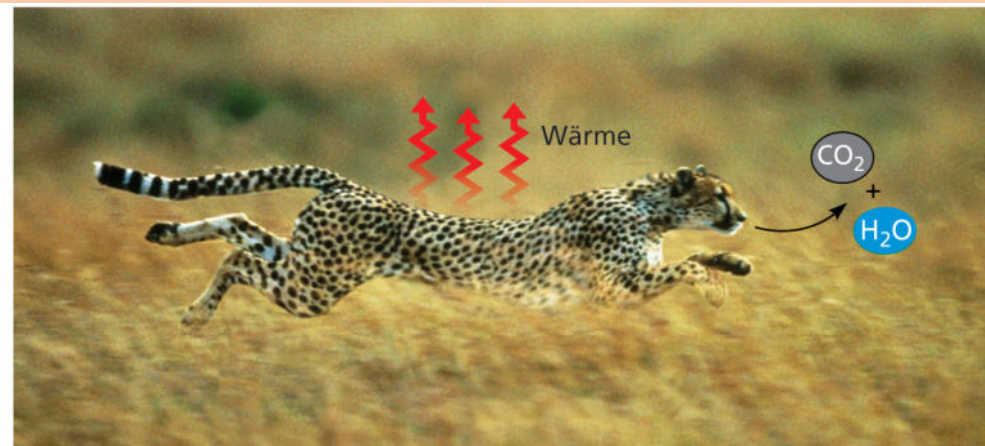
1. Hauptsatz der Thermodynamik:

Gesamtenergie des Universums ist konstant – **Energie kann nur übertragen oder in eine andere Form umgewandelt werden**



(a) **Der erste Hauptsatz der Thermodynamik:** Energie kann übertragen oder von einer Form in eine andere umgewandelt, aber weder erschaffen noch vernichtet werden. So wird beispielsweise ein Teil der chemischen Energie der Nahrung in die kinetische Energie der Bewegungen des Geparden umgewandelt.

Bei jeder Energieumwandlung wird ein Teil der Energie in **Wärme umgewandelt und geht nach außen verloren**



(b) **Der zweite Hauptsatz der Thermodynamik:** Jede nicht reversible Energieübertragung oder Energieumwandlung führt zu einer Vergrößerung der Entropie (Verminderung des Ordnungsgrades) im Universum. So wird beispielsweise der Ordnungsgrad in der Umgebung des Geparden durch abgestrahlte Wärme oder niedermolekulare Substanzen, die als Abfallprodukte des Stoffwechsels anfallen, vermindert.

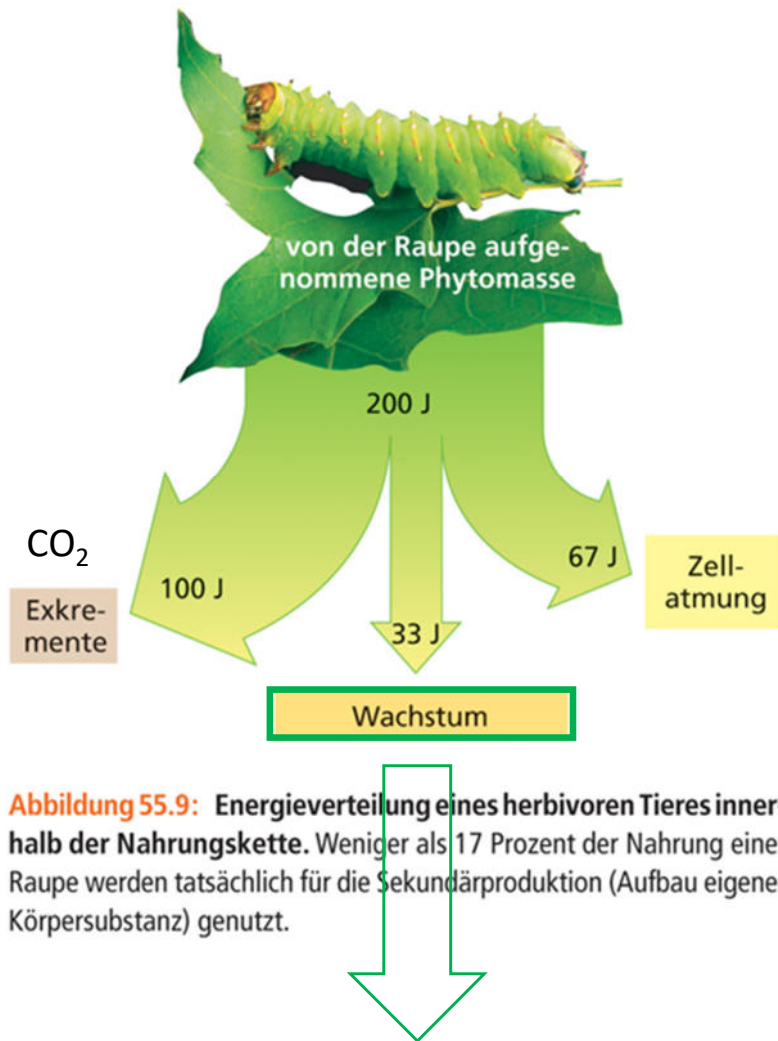


Abbildung 55.9: Energieverteilung eines herbivoren Tieres innerhalb der Nahrungskette. Weniger als 17 Prozent der Nahrung einer Raupe werden tatsächlich für die Sekundärproduktion (Aufbau eigener Körpersubstanz) genutzt.

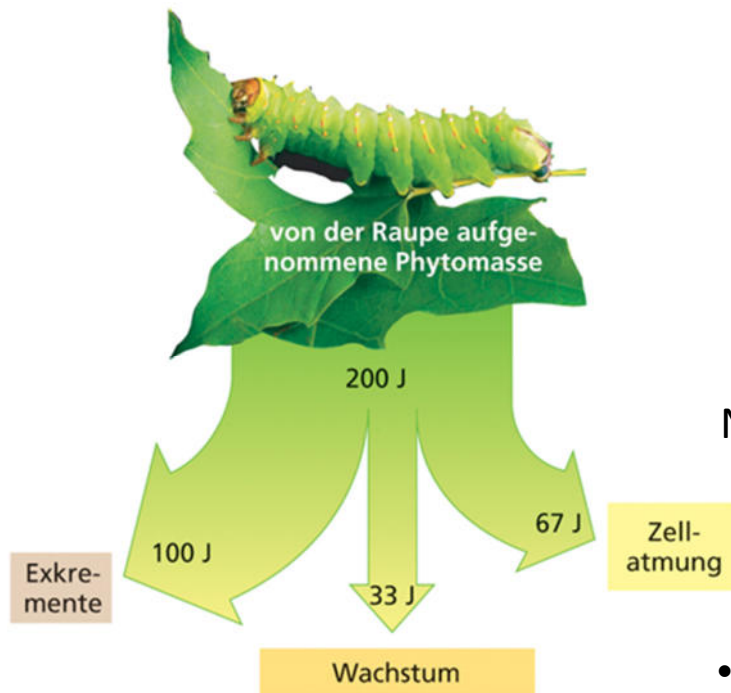
Nur diese Netto-Sekundärproduktion steht der nächsthöheren Trophiestufe zur Verfügung !

- Ein **großer Teil der chemischen Bindungsenergie** der aufgenommenen/aufgebauten organischen Verbindungen wird für die **Lebensprozesse** benötigt (Zellatmung! -ATP) und geht als **Atmungswärme** dem Ökosystem verloren
- Ein Teil der Energie der Nahrung wird in **Wachstum** investiert → **Aufbau von Biomasse (Primärproduktion oder bei Konsumenten: Sekundärproduktion)**
- Die Energie unverdaulicher Bestandteile und **Stoffwechselendprodukte** werden als **Exkremente** ausgeschieden und von Destruenten konsumiert.

Nettoproduktionseffizienz: wie effizient heterotrophe Organismen (hier Herbivore) ihre Nahrung nutzen, errechnet sich aus folgender Gleichung

$$\text{Nettoproduktionseffizienz} = \frac{\text{Nettosekundärproduktion} \times 100}{\text{Assimilierte Primärproduktion}}$$

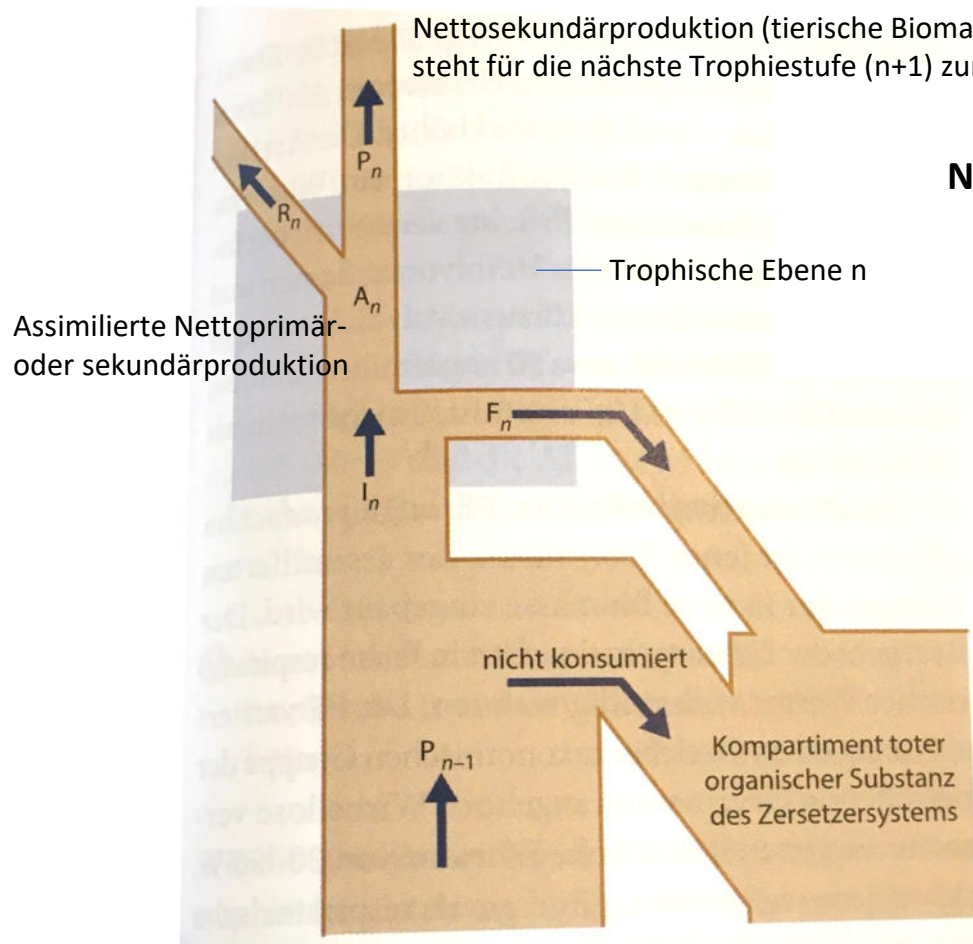
Nettosekundärproduktion: Aufbau eigener Körpermasse
Assimilierte Primärproduktion: Energie, die insgesamt für Wachstum, Entwicklung & Atmung aufgenommen wird (**ohne Exkremete**)



$$\text{Nettoproduktionseffizienz Raupe} = \frac{33 \times 100}{100} = 33\%$$

- Bei **Vögeln und Säugetieren zw. 1 und 3 %** → viel Energie für das Aufrechterhalten der konstanten Körpertemperatur
- **Fische ca. 10%** (ektotherm!)
- **Insekten und Mikroorganismen häufig bei 40%** oder höher

Muster des Energieflusses durch ein trophisches System: Flussdiagramme



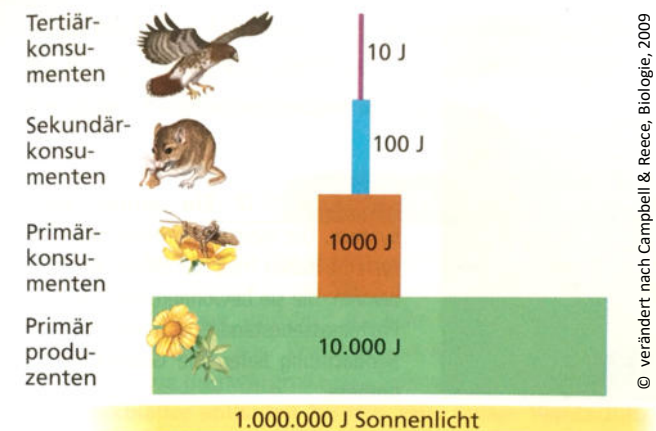
$$\text{Nettoproduktionseffizienz} = \frac{P_n \text{ Nettosekundärproduktion} \times 100}{A_n \text{ Assimilierte Primärproduktion}}$$

- P_n = auf der n -ten trophischen Ebene zur Konsumption verfügbare Biomasse
- R_n = Verlust respiratorischer Wärme auf der n -ten trophischen Ebene
- F_n = Energieverlust durch Fäzes auf der n -ten trophischen Ebene
- I_n = Energieaufnahme auf der n -ten trophischen Ebene
- A_n = auf der n -ten trophischen Ebene assimilierte Energie
- P_{n-1} = auf der $n-1$ -ten trophischen Ebene zur Konsumption verfügbare Biomasse

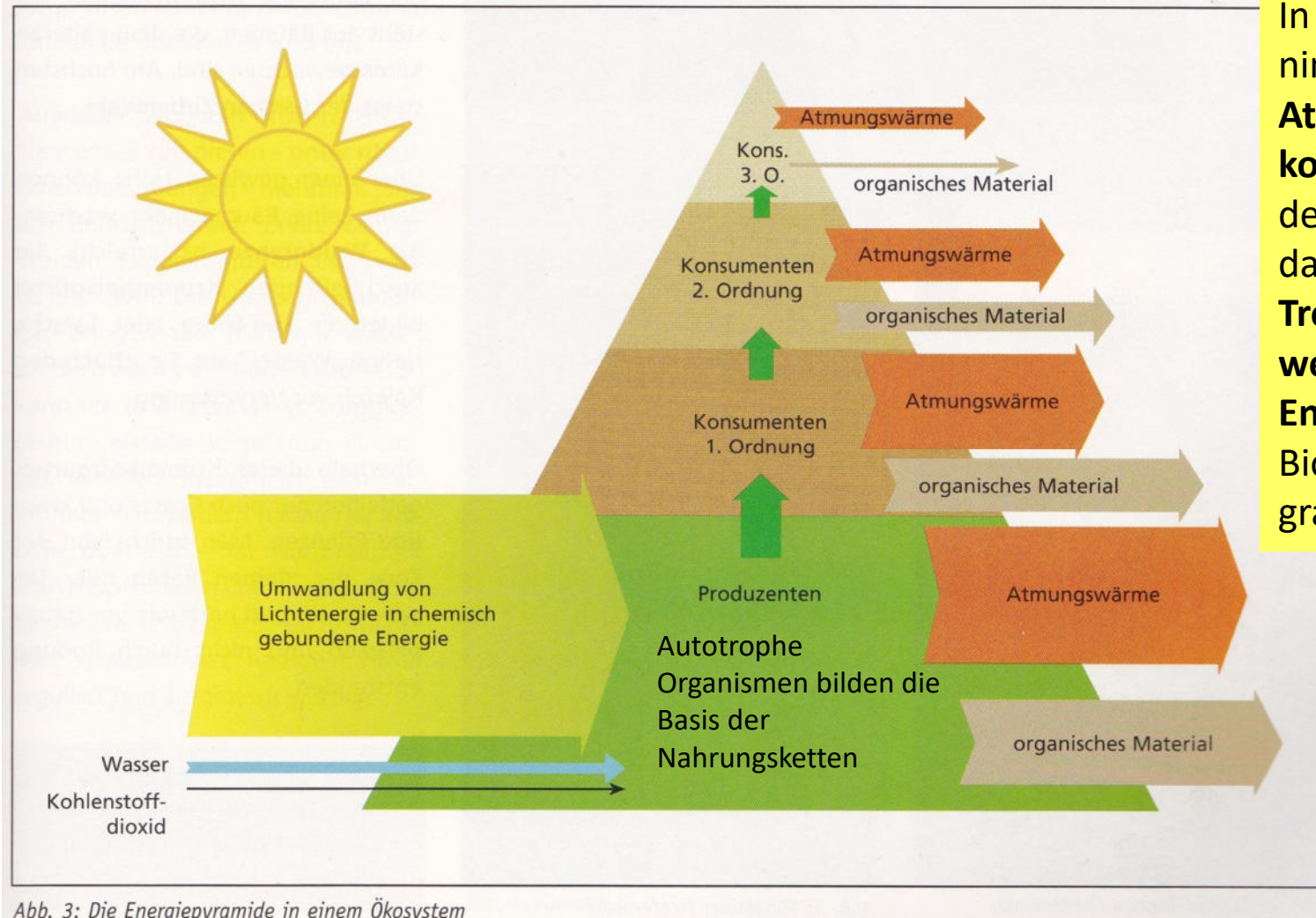
Trophische Effizienz:

= Anteil der Produktion, der von einer Trophieebene in die nächste übergeht – in einem Ökosystem oder auf größerem Maßstab betrachtet (z.B. global)!

- Muss *stets geringer sein als die Nettoproduktionseffizienz*, den sie berücksichtigt nicht nur die Energie, die durch Atmung verloren geht, sondern auch den Anteil der Energie des organischen Materials, der auf der nächsthöheren Ebene nicht verbraucht wird (nicht alle Organismen einer Ebene werden erbeutet, Rest stirbt und wird abgebaut - Zersetzer!)
- **Trophische Effizienz ca. 10%** (je nach Ökosystemtyp 5-20%) → etwa 90% der Energie, die auf einer Trophieebene zur Verfügung stehen, werden NICHT auf die nächsthöhere weitergegeben! → Nahrungspyramiden (trophische Pyramiden)
- Dieser fortschreitende Verlust an Energie **setzt der Anzahl der Carnivoren**, die ein Ökosystem auf oberster Ebene ernähren kann (=Top-Prädatoren), enge Grenzen – Warum?
- Z.B. fließt nur 0,1% der Energiemenge, die durch Fotosynthese fixiert wird, durch das gesamte Nahrungsnetz bis zu einem Tertiärkonsumenten (z.B. Hai, Schlange) → daher weisen **die meisten Nahrungsnetze nicht mehr als 4 oder 5 trophische Ebenen** auf



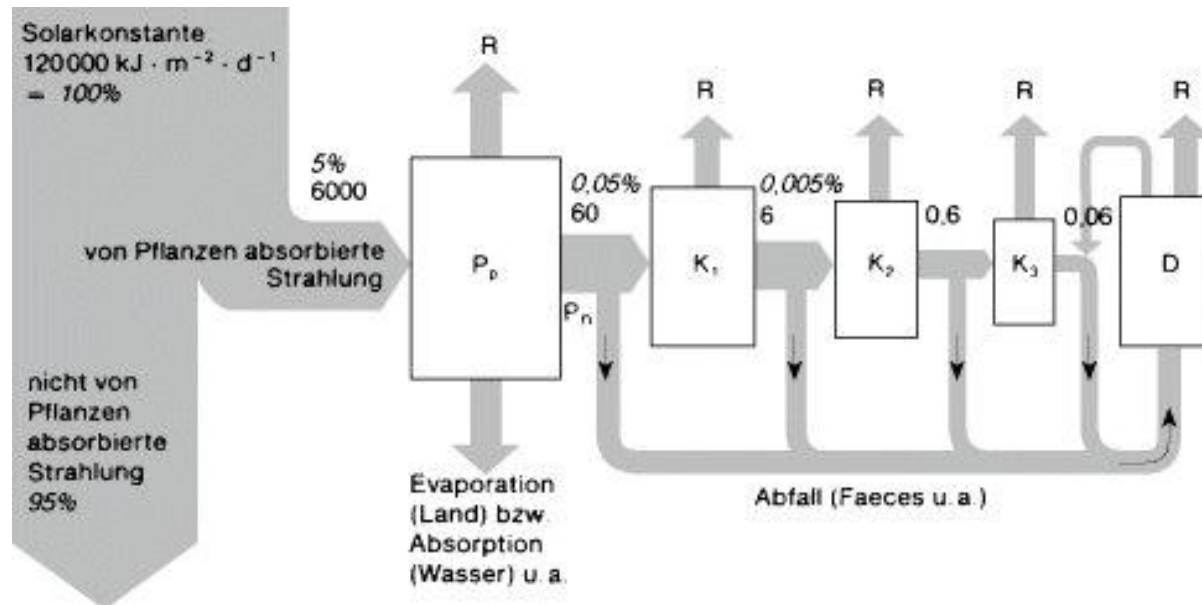
Darstellung z.B. in Schulbüchern:



In den Nahrungsketten nimmt die **Summe der Atmungsverluste kontinuierlich zu** & geht dem System verloren* – daher werden die von einer **Trophiestufe zur nächsten weitergegebenen Energiemengen** in einer Biozönose immer geringer – grafisch → **Pyramide**

*weitere wird nicht alles konsumiert – ein Teil stirbt ab (bzw. wird als Kot abgegeben) und wird von Zersetzern abgebaut (hier: „organisches Material“)

Energieflussdiagramm: Darstellung des Transfers der von der Sonne gelieferten Energie in einem Ökosystem bis zu ihrer völligen Umwandlung in Wärmeenergie

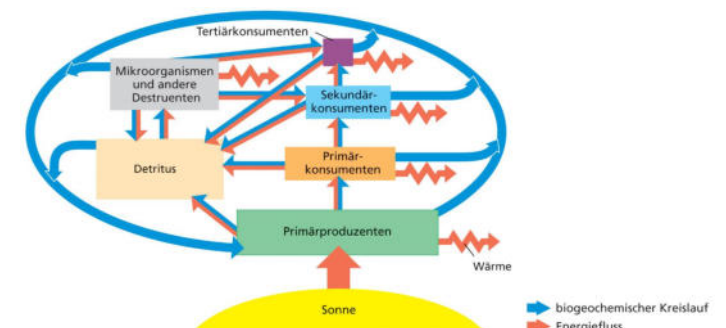


Ökosysteme sind aber grundsätzlich offen!

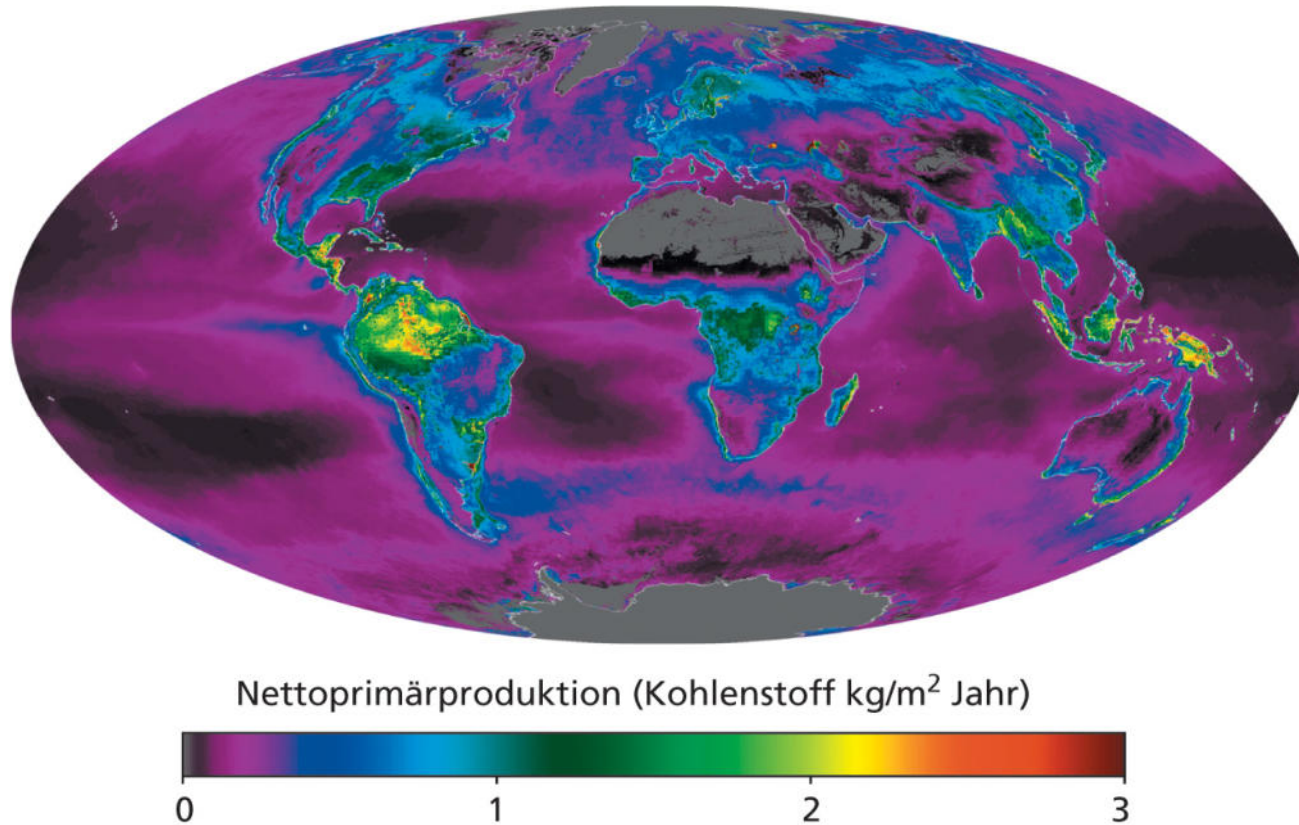
Stark schematisiertes Energieflussdiagramm eines **autochthonen Ökosystems gemäßigter Breiten**, durchschnittlich produktiv und **ohne Wechselwirkungen zu benachbarten Systemen**. Die Zahlen geben Werte des Energiestroms in $\text{kJ m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ($\text{d} = \text{Tag}$) an. Die Nettoproduktion (P_n) der Primärproduzenten P_p steht einer Kette von Primär-, Sekundär- und Tertiärkonsumenten (K_1, K_2, K_3), Detritivoren und Destruenten (D) zur Verfügung, ($R = \text{Respiration}$).

© 1999 Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/energieflussdiagramm/21356>

Gesamtheitlich betrachtet muss aber die **Summe aller Energiemengen**, die in **organischen Molekülen gespeichert** oder als **Wärme abgegeben** wird, **genauso groß** sein, wie die **Gesamtmenge an Solarenergie**, die von den **Primärproduzenten aufgenommen** wird.



Unterschiede in der Produktivität von Ökosystemen



Gründe:

- Global unterschiedliche Einstrahlung (und damit Temperaturen)
- Lokal verschiedene Verfügbarkeit von Wasser und Nährstoffen

© Campbell & Reece, Biologie, 2009

Abbildung 55.6: Die globale Nettoprimärproduktion im Jahr 2002. Grundlage der Karte sind Daten, zum Beispiel der Chlorophyllaktivität, die von Satelliten aufgenommen wurden. Die höchste Nettoprimärproduktion findet man in den tropischen terrestrischen Regionen (gelb und rot gefärbt).

- **Biomasse** = die Masse (Gewicht) der lebenden Organismen in jeder Ernährungsstufe zu einem bestimmten Zeitpunkt. Angabe in z. B. kg/m² oder z. B. kg/m³(Gewässern)
- **Nettoprimärproduktion** = Produktion organischer Substanz durch Photosynthese, abzüglich des Verlustes durch Tages- und Nachtatmung aller grünen und nicht-grünen Pflanzenteile
→ **Biomasseaufbau** – variiert auf der Erde erheblich
- Die Nettoprimärproduktion bildet die **Basis der Nahrungspyramide** (Nahrungskette) und entscheidet wesentlich über Umsetzung und Akkumulation von Biomasse in einem Ökosystem und über das **Ausmaß der Energie- und Stoffflüsse**

Tab. 5.4: Durchschnittswerte für die jährliche Nettoprimärproduktion (NPP) und die globale Biomasse verschiedener Ökosysteme. Nach Whittaker (1975).

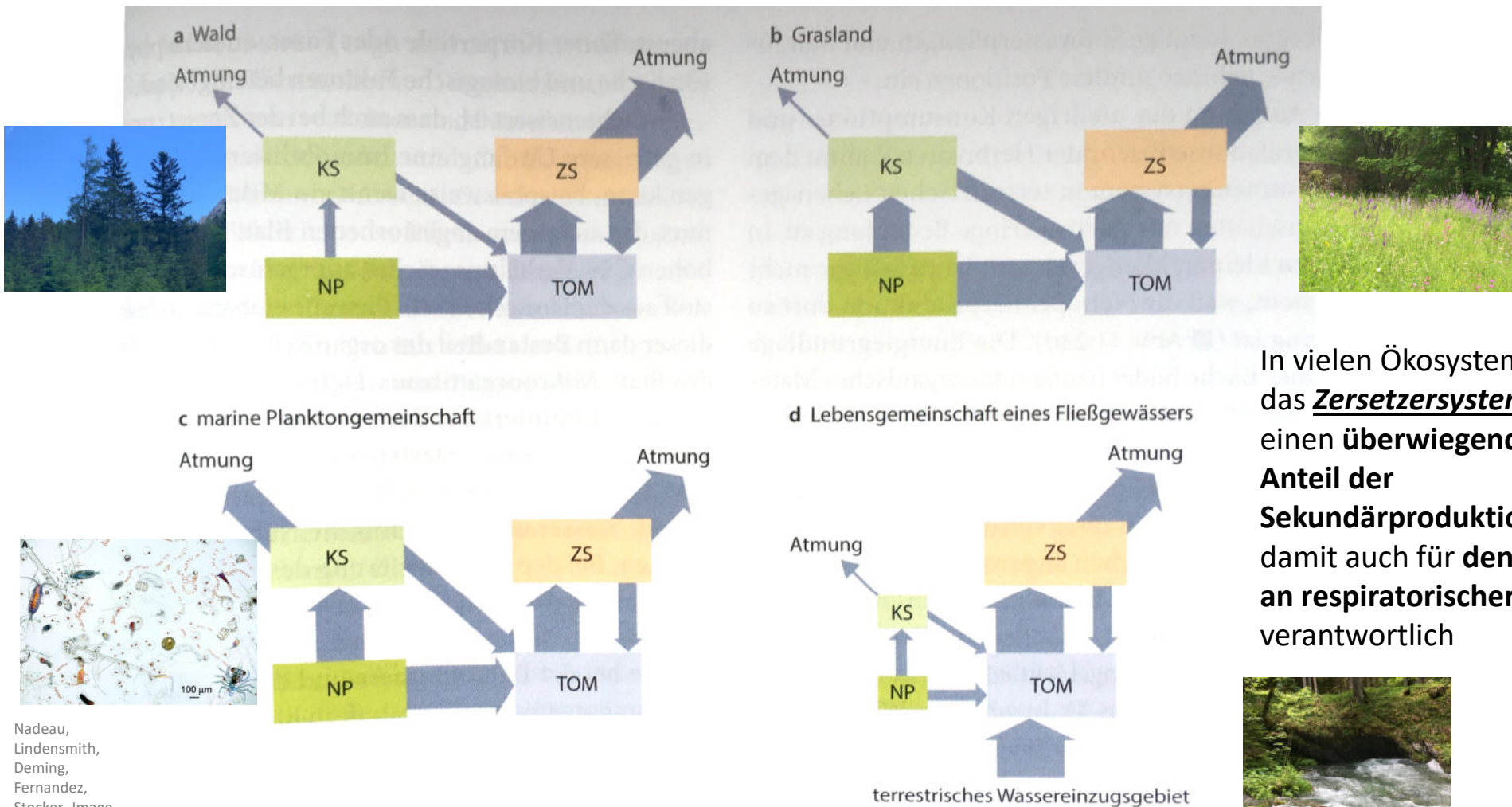
Ökosystem	Fläche (10 ⁶ km ²)	NPP		Biomasse	
		pro Fläche (g m ⁻²)	global (10 ⁹ t)	pro Fläche (kg km ⁻²)	global (10 ⁹ t)
tropischer Regenwald	17,0	2200	37,4	45	765
tropischer sommergrüner Wald	7,5	1600	12,0	35	260
temperierter Nadelwald	5,0	1300	6,5	35	175
temperierter Laubwald	7,0	1200	8,4	30	210
borealer Wald	12,0	800	9,6	20	240
Gebüsch	8,5	700	6,0	6	50
Savanne	15,0	900	13,5	4	60
temperiertes Grasland	9,0	600	5,4	1,6	14
Tundra	8,0	140	1,1	0,6	5
Wüste, Halbwüste	18,0	90	1,6	0,7	13
Fels-, Sand-, Eiswüsten	24,0	3	0,7	0,02	0,5
Kulturland	14,0	650	9,1	1	14
Sumpfbereiche	2,0	2000	4,0	15	30
Süßwasser	2,0	250	0,5	0,02	0,05
alle terrestrischen Systeme	149	773	115	12,3	1837
offenes Meer	332,0	125	41,5	0,003	1,0
Auftriebszonen	0,4	500	0,2	0,02	0,008
Kontinentalschelf	26,6	360	9,6	0,01	0,27
Algenwälder, Riffe	0,6	2500	1,6	2	1,2
Ästuare	1,4	1500	2,1	1	1,4
alle marinen Systeme	361	152	55,0	0,01	3,9
Welt	510	333	170	3,6	1841

Entsprechend der unterschiedlichen Werte für die NPP stehen in den verschiedenen Ökosystemen auch untersch. Energiemengen (in Form von pflanzl. Biomasse) für die Nahrungsketten und Energieflüsse zur Verfügung!

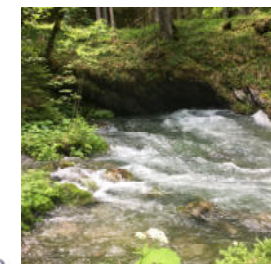
© Nentwig et al., Ökologie, 2004

Seit Whittakers Zusammenstellung haben sich die globalen Anteile einiger Ökosysteme verschoben: Tropische Wälder und Regenwälder haben um ca. 20 % zugunsten von Grasland und Kulturland abgenommen, in der gemäßigten Zone wuchsen die Wälder durch Aufforstungen zulasten des Kulturlandes um etwa 5 %. Angegeben sind Mittelwerte, die wegen der großen Streuung solcher Daten deutlich unter den Maximalwerten von Abbildung 5.6 liegen.

Allgemeine Muster des Energieflusses in verschiedenen Ökosystemen:



In vielen Ökosystemen ist das **Zersetzersystem** für einen **überwiegenden Anteil der Sekundärproduktion** und damit auch für **den Verlust an respiratorischer Wärme** verantwortlich



Nadeau, Lindensmith, Deming, Fernandez, Stocker. Image courtesy of David Liittschwager. - Commons file, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=106438820>

Abb. 11.23 Allgemeine Muster des Energieflusses in **a** einem Wald, **b** einem Grasland, **c** einer planktonischen Lebensgemeinschaft im Meer und **d** der Lebensgemeinschaft eines Fließgewässers. Die Größe der Kästen und Pfeile ist jeweils proportional zur relativen Größenordnung der Kompartimente und Flüsse (KS, Konsumentensystem; NP, Nettoprimärproduktion; TOM, totes organisches Material; ZS, Zersetzersystem)