



# Ökologie

Gymnasiale Oberstufe

# Inhaltsverzeichnis

## 1

### Ökologie: Eine Einführung



1.1	Die Ökologie untersucht Lebewesen und ihre Lebensumwelt. . . . .	3
1.2	Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet . . . . .	3
1.3	Die Ökologie hat eine bewegte Vergangenheit . . . . .	6
1.4	Die Ökologie hat eine enge Verbindung zu anderen Disziplinen . . . . .	7
1.5	Die Ökologie verwendet verschiedene wissenschaftliche Methoden . . . . .	8

## 2

### Abiotische Umweltfaktoren – ihr Einfluss auf das Leben



2.1	Abiotischer Faktor Temperatur. . . . .	14
2.1.1	Strategien der Temperaturregulation – Endothermie und Ektothermie. . . . .	15
2.1.2	Wärmeabgabe und Wärmeaufnahme – zwei Faktoren im Gleichgewicht . . . . .	16
2.2	Abiotischer Faktor Wasser. . . . .	21
2.2.1	Wasser zirkuliert zwischen Erdoberfläche und Atmosphäre . . . . .	21
2.2.2	Wasser hat wichtige physikalische und chemische Eigenschaften . . . . .	23
2.2.3	Wasser strömt vom Boden durch die Pflanze in die Atmosphäre . . . . .	25
2.2.4	Anpassungsmechanismen der Pflanzen an die Wasserverfügbarkeit. . . . .	29
2.2.5	Anpassungen an die Wasserverfügbarkeit bei Landtieren . . . . .	33
2.2.6	Anpassungsstrategien bei Wasserbewohnern	35
2.3	Abiotischer Faktor Solarstrahlung . . . . .	36
2.3.1	Die Natur des Lichtes . . . . .	37
2.3.2	Die Strahlungsintensität – breitengradabhängige und jahreszeitliche Schwankungen. . . . .	37
2.3.3	Die Photosynthese . . . . .	39

2.3.4	Pflanzen sind an unterschiedliche Lichtverhältnisse angepasst . . . . .	42
2.3.5	Tiere werden durch die Tages- und Jahreszeiten beeinflusst. . . . .	46
2.4	Abiotischer Faktor Wind . . . . .	48
2.5	Das Klima – ein Zusammenspiel der abiotischen Faktoren. . . . .	50
2.5.1	Das Klima kann auf unterschiedlichen Maßstabsebenen beschrieben werden. . . . .	50
2.5.2	Unregelmäßige Klimaschwankungen. . . . .	53
2.6	Abiotischer Faktor Boden . . . . .	54
2.6.1	Böden bestehen aus verschiedenen horizontalen Schichten . . . . .	54
2.6.2	Eine wichtige Eigenschaft von Böden ist das Wasserhaltevermögen . . . . .	55
2.6.3	Die Ionenaustauschkapazität ist wichtig für die Produktivität von Böden. . . . .	55
2.6.4	Pflanzen passen sich variierenden Nährstoffverhältnissen im Boden an . . . . .	57
2.6.5	Tiere werden von den Nährstoffverhältnissen des Bodens indirekt beeinflusst . . . . .	58
2.7	Unvorhersehbare Umweltveränderungen. . . . .	59

## 3

### Biotische Umweltfaktoren – Einflüsse der belebten Natur



3.1	Konkurrenz. . . . .	67
3.1.1	Intraspezifische Konkurrenz. . . . .	68
3.1.2	Interspezifische Konkurrenz. . . . .	69
3.1.3	Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip . . . . .	70
3.1.4	Ökologische Nische. . . . .	71
3.2	Räubertum (Prädation) . . . . .	72
3.2.1	Ein mathematisches Modell beschreibt die Räuber-Beute-Beziehungen . . . . .	73
3.2.2	Schutzmechanismen gegenüber Räubern . . . . .	75
3.2.3	Jagdstrategien der Räuber. . . . .	79
3.3	Andere Formen der Wechselwirkung. . . . .	80
3.3.1	Parasitismus . . . . .	80
3.3.2	Herbivorie. . . . .	84
3.3.3	Symbiose (Mutualismus) . . . . .	85
3.3.4	Parabiose und Metabiose . . . . .	87



**Abbildung 3.1:** Wie viele verschiedene Beziehungen zwischen einzelnen Arten dokumentiert diese Abbildung?

Achten Sie einmal auf Beispiele für Beziehungen zwischen verschiedenen Pflanzen- und Tierarten, wenn Sie das nächste Mal durch einen Park, einen Wald oder über Ihr Schulgelände gehen. Sie werden vielleicht Schmetterlings- und Wildbienenarten wahrnehmen, die sich von Nektar ernähren und Blüten bestäuben, oder Sie beobachten eine Amsel, die die Beeren einer Vogelkirsche frisst und durch das spätere Ausscheiden der Samen zu deren Ausbreitung beiträgt, oder gar einen Turmfalken, der eine Feldmaus aufgespürt hat und sie ergreift – dies sind nur winzige Ausschnitte aus einer großen Vielfalt von Beziehungen zwischen verschiedenen Arten, die in einem Lebensraum vorkommen.

Einige dieser sogenannten **interspezifischen** (= zwischenartlichen) Beziehungen sind leichter zu erkennen als andere. ⇒ Abbildung 3.1 zeigt auf den ersten Blick ein einfaches System zwischen einem Herbivor (= Pflanzenfresser) – der Schwärmeraupe – und ihrer Vorzugsnahrung, einer Tomatenpflanze. Die kleinen weißen Strukturen auf dem Rücken der Schwärmeraupe verraten jedoch, dass diese Raupe noch in Wechselbeziehung zu einer dritten Art steht: einer Schlupfwespe. Ein Wespenweibchen hat seine Eier in der Raupe abgelegt und die Larven, die aus den Eiern geschlüpft sind, ernähren sich zunächst vom Gewebe der gelähmten Raupe. Später entwickeln sie sich innerhalb weißer Kokons auf der Rückseite des Wirtes zu ausgewachsenen Schlupfwespen. Zuletzt stirbt die Raupe an dem Befall.

Welche Faktoren wirken auf Individuen ein und bestimmen somit deren Vorkommen und Verbreitung? Erinnern wir uns an diese zentrale Frage der Ökologie, von der ausgehend wir bereits im zweiten Kapitel die Faktoren der unbelebten Natur untersucht haben. In diesem Kapitel werden die biotischen Umweltfaktoren, also die Einflüsse der belebten Natur, genauer betrachtet. Zu diesen zählen alle wechselseiti-

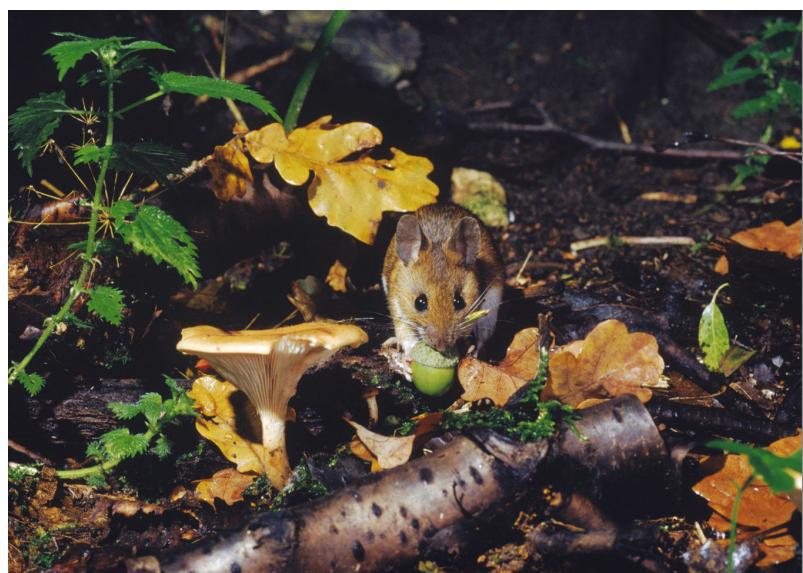
gen Beziehungen zwischen Individuen oder Populationen unterschiedlicher Arten. Beispiele können Konkurrenzsituationen um Nahrung oder Lebensräume sein, aber auch Räuber-Beute-Beziehungen zählen zu den biotischen Umweltfaktoren. Ein weiterer Aspekt der biotischen Faktoren sind die **intraspezifischen** (= innerartlichen) Wechselwirkungen, die sich vor allem in Form von Konkurrenz um Nahrung, Lebensraum und Fortpflanzungspartner zeigen und genau wie die zwischenartlichen Wechselwirkungen die Lebensbedingungen des Individuums in entscheidendem Maße beeinflussen.

An den Stellen, wo innerartliche Wechselwirkungen in diesem Kapitel analysiert werden, wird ausschließlich die innerartliche Konkurrenz besprochen, also der Teil der Wechselwirkungen von Individuen und Populationen, der das Vorkommen und die Verbreitung der Art beeinflusst. Alle anderen Eigenschaften von Populationen, vor allem ihr Wachstum, sind Gegenstand des nächsten Kapitels.

## 3.1 Konkurrenz

In seinem Hauptwerk *Ursprung der Arten* schrieb Charles Darwin: „Wenn mehr Individuen entstehen als potenziell weiterleben können, dann muss es in jedem Fall einen Kampf ums Dasein (engl. *struggle for life*) geben, entweder zwischen Individuen der gleichen Art, oder zwischen Individuen verschiedener Arten, oder mit den physischen Umweltbedingungen.“ Dieses Prinzip der Konkurrenz (engl. *competition*) zwischen Arten ist einer der Eckpfeiler der Evolutionsbiologie und Ökologie. Darwin gründete seine Vorstellung der natürlichen Auslese auf das Vorhandensein von Konkurrenzbeziehungen, den „Kampf ums Dasein“.

Konkurrenzbeziehungen entstehen auf vielen verschiedenen Gebieten. Konkurrenz bedeutet Wettbewerb um Nahrung, Raum oder andere ökologisch wichtige Ressourcen zwischen Individuen, die in ihren Lebensansprüchen ähnlich sind und nebeneinander vorkommen. Konkurrenz



**Abbildung 3.2:** Eine Gelbhalmaus nagt in einem Wald im südlichen Niedersachsen an einer Eichel. Diese Maus ist nur eine von zahlreichen Arten dieses Ökosystems, für die Eicheln als Nahrungsressource eine große Rolle spielen.



## Das Konzept der Traglast (*carrying capacity*)

Das Konzept der „Kapazität“ oder „Traglast“ (engl. *carrying capacity*) eines Systems ist einer der zentralen Schlüssel zum Verständnis ökologischer Sachverhalte. Ein bestimmter Lebensraum kann bei ansonsten konstanten Umweltbedingungen immer nur eine begrenzte Anzahl von Individuen „tragen“. Stellen Sie sich eine Wiese vor: Sie könnten auf dieser Wiese immer nur eine begrenzte Anzahl von Schafen weiden, da die Ressourcen für die Ernährung der Schafe (unter anderem durch die Größe der Wiese) begrenzt sind. Angenommen, Ihre Wiese könnte eigentlich 50 Schafe ernähren, Sie weiden jedoch nur 40 Schafe darauf. In diesem Fall ist die Traglast des Systems nicht überschritten und Sie können die Schafe bedenkenlos für lange Zeit auf der Wiese belassen. Wenn Sie jedoch 60 Schafe auf die Wiese setzen, ist die Traglast des Systems überschritten und die Nahrungsressourcen reichen nicht mehr für alle Schafe aus. Es kommt daher

zwischen den Schafen zur Konkurrenz um die Nahrung (intraspezifische Konkurrenz). Sie könnten statt 50 Schafen eventuell auch zwei Elefanten auf der Wiese weiden, ohne dass die Kapazität des Systems überschritten wird. Ein dritter Elefant würde auch bei den Elefanten zu einer Überkonsumption und daher zu Nahrungsverknappung und intraspezifischer Konkurrenz führen. Sollten Sie jedoch in Gedanken versuchen, 50 Schafe UND zwei Elefanten auf der Wiese zu weiden, käme es wegen den ähnlichen Nahrungsansprüchen der Tiere zu interspezifischer Konkurrenz, da die Kapazitätsgrenzen des Systems bei weitem überschritten wären. Was in diesem Fall passieren könnte, wollen wir später betrachten.

Solange die Ressourcenverfügbarkeit die Individuen nicht am Überleben, am weiteren Wachstum oder an der Reproduktion hindert, liegt keine Konkurrenz vor. Wenn die Ressourcen jedoch nicht für alle Individuen ausreichen oder sich nicht alle Individuen Zugang dazu verschaffen können, hat dies einen erheblichen (negativen) Einfluss auf die einzelnen Individuen und damit auch auf die Population.

zwischen Individuen der gleichen Art bezeichnet man als **intraspezifische Konkurrenz**. Bei der **interspezifischen Konkurrenz** konkurrieren Individuen von zwei oder mehreren Arten um eine begrenzte Ressource.

### 3.1.1 Intraspezifische Konkurrenz

Intraspezifische Konkurrenz entsteht durch den Wettbewerb um begrenzte (limitierte) Ressourcen und ist daher eng mit der Individuendichte, also der Anzahl von Individuen pro Flächeneinheit, verbunden: Je größer die Individuendichte, desto stärker ist auch, bei ansonsten konstanten Umweltbedingungen, die intraspezifische Konkurrenz.

Bei einer Ressourcenlimitierung kann eine Population eine von zwei möglichen Reaktionen zeigen: unvollständige oder vollständige Konkurrenz. Zur **unvollständigen Konkurrenz** kommt es, wenn das Wachstum und die Reproduktion bei allen Individuen der Population gleichermaßen beeinträchtigt werden. Die von den Konkurrenten in Anspruch genommenen Ressourcen reichen für die Aufrechterhaltung der Population nicht aus, da eine bestimmte Anzahl von Individuen (im Extremfall alle) diese Ressourcen nicht in ausreichendem Maße nutzen können. Der Erfolg der konkurrierenden Individuen ist unvollständig. Bei

#### Beispiel

Die Weibchen des Erbsensamenkäfers legen ihre Eier in die Samen von Bohnen. Die gleichzeitig schlüpfenden Larven des Käfers ziehen zunächst Wände in der Bohne ein, die dadurch in gleich große, gegeneinander abgegrenzte Kammern eingeteilt wird. In jeder dieser Kammern wächst je eine Larve auf. Steigt die Zahl der in einer Bohne gelegten Eier an, so sind die Kammern entsprechend kleiner und somit die Nahrungsressourcen, die jeder Larve zur Verfügung stehen, geringer. Da alle Larven vom Rückgang der Ressource gleichermaßen betroffen sind, kommt es zur unvollständigen Konkurrenz. Innerhalb derselben Käferart gibt es jedoch eine zweite Unterart, deren Larven keine Wände in die Bohne einziehen können. Bei dieser Unterart kommt es zwischen den Larven zur vollständigen Konkurrenz, die dazu führt, dass aus jeder Bohne nur eine Larve schlüpft.

der vollständigen Konkurrenz können sich einige in der Konkurrenz überlegene Individuen innerhalb einer Population genügend Ressourcen für ihr Wachstum und ihre Reproduktion verschaffen. Da insgesamt nicht genügend Ressourcen zur Verfügung stehen, verwehren sie somit den übrigen Individuen einen ausreichenden Zugang, so dass diese nicht genügend Ressourcen bekommen, um zu überleben und sich fortpflanzen zu können. In der Regel zeigt eine Population unter dem Druck der Ressourcenverknappung nur eine dieser beiden möglichen Reaktionsweisen.

Die Folgen von vollständiger und unvollständiger Konkurrenz variieren. Extremformen von unvollständiger Konkurrenz können dazu führen, dass alle Individuen einer Population nicht genügend Ressourcen zum Überleben und zur Reproduktion erhalten und die Population daher lokal ausstirbt. Bei vollständiger Konkurrenz wird nur ein Teil der Population in Mitleidenschaft gezogen und zwar die unterlegenen und konkurrenzschwachen Individuen. Überleben, Wachstum und Vermehrung der erfolgreichen Konkurrenten tragen in einem solchen Fall zum Erhalt der Population bei.

In vielen Fällen treten die konkurrierenden Individuen nicht in direkten Kontakt. Vielmehr wirkt sich die verringerte Ressourcenverfügbarkeit durch Anwesenheit und Nutzung anderer Individuen indirekt aus. So beeinflussen sich große Pflanzenfresser wie Zebras der afrikanischen Savanne nicht durch direkte Interaktion, sondern dadurch, dass sie die Nahrungsressourcen verkleinern. Wenn ein Baum in einem Wald über die Wurzeln Wasser aufnimmt, verringert er dadurch die für andere Pflanzen verfügbare Wassermenge im Boden. In diesen Fällen findet Konkurrenz über **Ausbeutung** (engl. *exploitation*) statt.

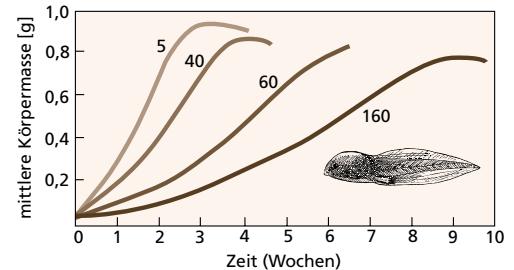
In anderen Fällen interagieren Individuen direkt miteinander, indem sie andere an der Besiedlung eines Lebensraumes oder am Zugang zu den dort vorhandenen Ressourcen hindern. So verteidigen die meisten Vogelarten während der Brutphase aktiv den Bereich um ihr Nest. Diese Konkurrenzform bezeichnet man als **Interferenz**.

Interferenz und Ausbeutung sind beides Spielarten der vollständigen Konkurrenz, da die konkurrenzstarken Individuen einen Vorteil gegenüber den unterlegenen Individuen erreichen.

### 3.1.2 Interspezifische Konkurrenz

Eine Beziehung, bei der sich die Populationen von zwei oder mehreren Arten aufgrund einer beschränkten Anzahl vorhandener und gemeinsam genutzter Ressourcen (zum Beispiel Raum oder Nahrung) negativ beeinflussen, bezeichnet man als interspezifische Konkurrenz.

Interspezifische Konkurrenz wirkt sich entweder auf die konkurrenzüberlegene Art positiv aus und auf die konkurrenzunterlegene negativ (+/-) oder sie hat für beide Arten eine negative Wirkung (-/-). Inter- und intraspezifische Konkurrenz schließen sich nicht aus, sondern treten meist zeitgleich innerhalb einer Lebensgemeinschaft auf. Eichhörnchen konkurrieren beispielsweise in Jahren geringer Eichelproduktion untereinander verstärkt um Eicheln. Zugleich nutzen jedoch auch Gelbhalsmaus (⇒ Abbildung 3.2), Rothirsch und Eichelhäher dieselbe Res-



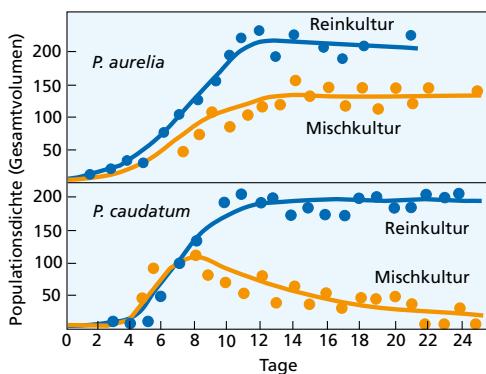
**Abbildung 3.3:** Beispiel einer unvollständigen Konkurrenz. Die Wachstumsraten von Kaulquappen des Asiatischen Ochsenfrosches nehmen rasch ab, je mehr Tiere (siehe Zahlenangabe) den gleichen Lebensraum besiedeln.



source. Aufgrund dieser Konkurrenzsituation müssen einzelne oder oft sogar mehrere der genannten Arten ihren „Speiseplan“ erweitern und dabei auf weniger begehrte Nahrung ausweichen.

Wie im intraspezifischen Fall lassen sich auch bei der interspezifischen Konkurrenz zwei grundsätzliche Typen voneinander unterscheiden: Exploitation (Ausbeutung) und Interferenz.

Nicht jede Ressource ist jedoch Ursache für Konkurrenzverhalten. Es gibt Ressourcen, die von den allermeisten Arten genutzt werden und dennoch keinen Konkurrenzdruck verursachen. So treten beispielsweise Lebewesen in terrestrischen Lebensräumen üblicherweise nicht in Konkurrenz um Sauerstoff.



**Abbildung 3.4:** Konkurrenzexperimente mit zwei Arten von Pantoffeltierchen, *Paramecium aurelia* und *P. caudatum*, in Rein- und Mischkultur. In der Mischkultur verdrängt die Population von *P. aurelia* die Population von *P. caudatum* bis zu ihrem vollständigen Aussterben (nach Gause, 1994).

### 3.1.3 Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip

Was geschieht in einer Lebensgemeinschaft, wenn zwei Arten miteinander um begrenzte Ressourcen konkurrieren? Diese Frage untersuchte der russische Ökologe Georgii F. Gause (1910–1986) im Jahr 1934 mit Hilfe von Laborexperimenten an den beiden nah miteinander verwandten Pantoffeltierarten *Paramecium aurelia* und *Paramecium caudatum*. Er züchtete die beiden einzelligen Arten unter konstanten Bedingungen und setzte den Kulturen jeden Tag die gleiche Nährstoffmenge zu. Ließ er die beiden Arten in getrennten Kulturen heranwachsen, nahm die Größe beider Populationen schnell zu. Brachte Gause die beiden Kulturen dagegen zusammen in ein Gefäß, starb nach einer gewissen Zeitspanne *P. caudatum* aus. Dies geschah, obwohl die beiden Arten sich nicht fressen oder anderweitig direkt schädigen können. Daraus zog Gause den Schluss, dass *P. aurelia* über einen Konkurrenzvorteil bei der Nahrungsbeschaffung verfügt, und verallgemeinerte, dass zwei Arten, die um die gleichen begrenzten Ressourcen konkurrieren, nicht an einem Ort nebeneinander und zum selben Zeitpunkt auf Dauer existieren können. Wenn keine weiteren Einflüsse hinzukommen, nutzt eine Art die Ressourcen effizienter als die andere und reproduziert sich entsprechend erfolgreicher und schneller. Schon ein geringfügiger Produktionsvorteil führt schließlich dazu, dass der unterlegene Konkurrent lokal ausstirbt, ein Phänomen, das man als **Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip** bezeichnet.

Das Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip setzt bestimmte Rahmenbedingungen zur Biologie und Ökologie der beteiligten Arten und zu vorhandenen Umweltbedingungen voraus – die Konkurrenz um eine begrenzte Ressource allein reicht nicht aus, damit der Konkurrenz-Ausschluss greift. Erstens wird angenommen, dass die Konkurrenten die gleichen Ressourcenansprüche haben, und zweitens, dass die Umweltbedingungen sich nicht verändern. Beide Annahmen sind in der Realität zumeist nicht erfüllt. Trotz dieser Einschränkungen hat das Modell des Konkurrenz-Ausschlusses den Blick für das Phänomen der Konkurrenz bei Pflanzen- und Tierarten geschärft und ist als Faustregel für die Interpretation ökologischer und evolutionsbiologischer Sachverhalte ein nützliches Handwerkszeug.

### 3.1.4 Ökologische Nische

Alle Pflanzen benötigen für ihren Stoffwechsel und ihr Wachstum begrenzte Ressourcen wie Licht, Wasser und Bodenmineralien. Aus diesem Grund gibt es zwischen gemeinsam vorkommenden Pflanzenarten praktisch in allen Fällen Konkurrenz um diese Ressourcen. Das Gleiche sollte auch für alle insektenfressenden Vogelarten eines Waldes, alle großen pflanzenfressenden Säugetiere in den Savannen Ostafrikas und alle Raubfischarten innerhalb eines Korallenriffs gelten. Wie ist es daher möglich, dass diese unterschiedlichen Gruppen potenzieller Konkurrenten dennoch im gleichen Ökosystem koexistieren können? Das in Abschnitt 3.1.3 vorgestellte Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip besagt, dass bei zwei Arten mit vollständig identischen Ressourcenansprüchen über kurz oder lang die eine Art die andere verdrängt. Doch wie unterschiedlich müssen zwei Arten in ihrer Ressourcennutzung sein, damit das Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip nicht greift. Oder anders gefragt: Wie ähnlich können zwei Arten in ihren Ressourcenansprüchen sein, um noch nebeneinander koexistieren zu können?

Die Koexistenz von potenziellen Konkurrenten beruht auf der sogenannten „Nischendifferenzierung“ (Nischentrennung), d.h., eine Art nutzt die biotischen und abiotischen Ressourcen ihrer Umwelt auf eine ganz bestimmte Art und Weise. Sie besitzt eine charakteristische **ökologische Nische**. Der amerikanische Ökologe Eugene Odum erklärte diesen Begriff mit folgender Analogie: Wenn der Lebensraum einer Art ihre „Adresse“ ist, dann ist die Nische ihr „ausgeübter Beruf“.

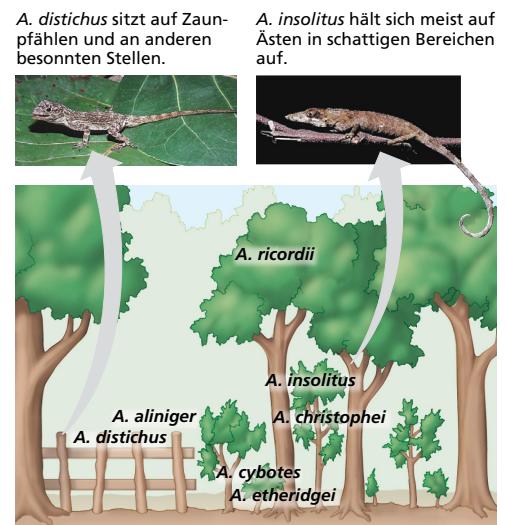
Mit Hilfe des Begriffes der ökologischen Nische können wir das Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip neu formulieren: Zwei Arten können in einer Lebensgemeinschaft nicht auf Dauer nebeneinander existieren, wenn sie dieselben ökologischen Nischen besetzen. Dagegen ist die Koexistenz ökologisch sich gleich oder ähnlich verhaltender Arten in einer Lebensgemeinschaft dann möglich, wenn sich ihre ökologischen Nischen mehr oder weniger deutlich unterscheiden. Eine **Ressourcenaufteilung** zwischen Arten mit ähnlichen Umweltansprüchen führt zur **Koexistenz** dieser Arten in einer Lebensgemeinschaft (⇒ Abbildung 3.5). Man bezeichnet diesen Vorgang auch als **Nischenaufteilung**. Unter bestimmten Umständen kann die gegenwärtige Nischenaufteilung zwischen Arten auch das Resultat vergangener, inzwischen aber nicht mehr wirksamer interspezifischer Konkurrenz sein. In Anlehnung an Charles Dickens' „A Christmas Carol“ spricht man auch vom „ghost of competition past“, also dem Geist der vergangenen Konkurrenz, der über die Konkurrenzvermeidung zu einer **Nischentrennung** geführt hat.

Aufgrund bestimmter Konkurrenzsituationen besteht häufig ein Unterschied zwischen der *fundamentalen Nische*, die eine Art mit allen ihren morphologischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Anpassungen potenziell ausfüllen könnte, und der *realisierten Nische*, jenem Anteil der fundamentalen Nische, der unter den gegebenen Umweltbedingungen tatsächlich verwirklicht werden kann. Die fundamentale Nische einer Art kann experimentell durch ihr Verhalten unter Konkurrenz und unter konkurrenzfreien Bedingungen überprüft werden. Getestet werden hierbei die Vitalität, die Überlebensrate und

#### MERKE!

#### Ökologische Nische

Unter einer ökologischen Nische versteht man die Summe aller von einer Art genutzten biotischen und abiotischen Ressourcen in ihrer Umwelt.



**Abbildung 3.5:** Ressourcenaufteilung bei Leguanarten der Dominikanischen Republik. In enger Nachbarschaft leben sieben verschiedene Arten der Gattung *Anolis*, die sich alle von Insekten und anderen kleinen Gliedertieren ernähren. Die Konkurrenz um Nahrung wird jedoch reduziert, da jede *Anolis*-Art einen anderen Lebensraum bevorzugt.



**Abbildung 3.6:** Löwin beim Angriff auf ein Kudu-Weibchen im Etosha-Nationalpark, Namibia.

### WIEDERHOLUNGSFRAGEN 3.1

1. Stellen Sie die Begriffe der inter- und intraspezifischen Konkurrenz mit ihren Unterformen tabellarisch dar.
2. Erläutern Sie die Bedingungen, die erfüllt sein müssen, damit man die Nutzung einer Ressource durch zwei Arten eindeutig als Konkurrenz bezeichnen kann.
3. Stellen Sie begründet dar, welche Folgen nach dem Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip erwartet werden können, wenn zwei Arten mit genau derselben ökologischen Nische um eine Ressource konkurrieren.
4. Erläutern Sie den Begriff der ökologischen Nische in eigenen Worten.
5. Lesen Sie sich den Informationskasten zum Konzept der Traglast gut durch. Diskutieren Sie dann folgende Überlegung: Angenommen, Elefanten zeigten unter den gegebenen Bedingungen unvollständige und Schafe vollständige Konkurrenz: Was wären mögliche Folgen für die einzelnen Individuen und die Populationen, wenn es zu einer Kapazitätsüberschreitung käme?

der Reproduktionserfolg der Individuen bei unterschiedlichen Konkurrenzbedingungen.

## 3.2 Räubertum (Prädation)

Unter dem Begriff **Prädation** (von lateinisch *praeda* = Beute) versteht man in der Biologie eine **Räuber-Beute-Beziehung**, bei der eine Organismenart (der Räuber = Prädator) eine andere (die Beute) tötet und ganz oder teilweise als Nahrung nutzt (+/- Wechselbeziehung). Bei dem Wort **Prädation** denkt man in der Regel daran, wie ein Löwe eine Antilope ergreift und auffrisst. Der Begriff steht aber für ein recht breites Spektrum verschiedener Beziehungen, da streng genommen auch ein Tier, das eine ganze Pflanze (samt Wurzeln) frisst und diese damit tötet, als Räuber bezeichnet werden kann. Selbst Pflanzenarten können ihrerseits Prädatoren von Tieren sein und diese mit Tentakeln, Fangblättern oder anderen Organen fangen und anschließend verdauen.

Eine besondere Form der Prädation ist der **Kannibalismus**, wobei Räuber und Beute derselben Art angehören. Kannibalismus dient häufig dazu, die Populationsgröße einer Art zu regulieren. Ein Beispiel hierfür ist die Neigung von Hamsterweibchen ihre Jungen aufzufressen, wenn sie das Gefühl haben, der Platz im Käfig oder das Nahrungsangebot könnte für den Wurf nicht ausreichend sein.

Bei Räuber-Beute-Systemen in der freien Natur handelt es sich zumeist nicht um isolierte, einfache Systeme, an denen lediglich zwei Arten beteiligt sind. Üblicherweise findet man stattdessen komplexe Interaktionsnetze, an denen im Normalfall *mehr als zwei Arten* beteiligt sind. Räuber-Beute-Beziehungen wirken sich bei den beteiligten Partnern immer auch auf den Reproduktionserfolg ihrer Populationen

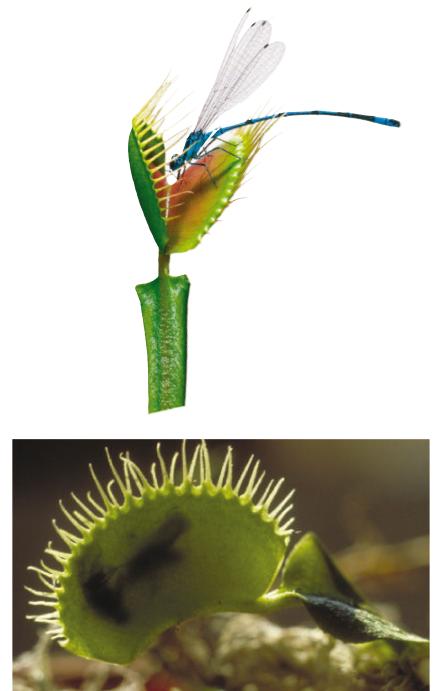
aus. Die Räuberpopulation verringert die Größe der Beutepopulation und kann zu einem wichtigen Regulationsfaktor für deren Populationsdichte werden. Umgekehrt kann auch die Beutepopulation durch eine geringe Populationsdichte die Räuberpopulation regulieren. Im Folgenden stellen wir ein mathematisches Modell vor, das die Wechselwirkungen zwischen Räuber- und Beutepopulation beschreibt. Anschließend analysieren wir die zahlreichen Konsequenzen, die sich aus dieser einfachen Abstraktion von Räuber-Beute-Beziehungen ergeben.

### 3.2.1 Ein mathematisches Modell beschreibt die Räuber-Beute-Beziehungen

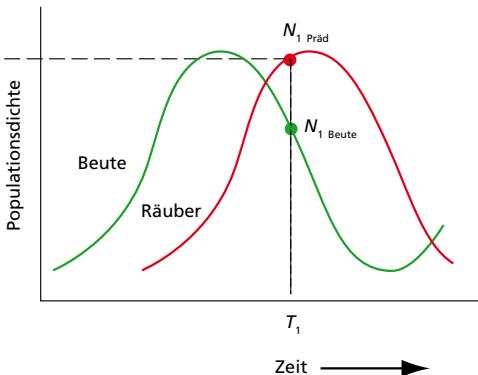
In den 1920er Jahren erforschten der Amerikaner Alfred Lotka und der Italiener Vittorio Volterra unabhängig voneinander den Einfluss von Prädation auf das Wachstum von Räuber- und Beutepopulationen und schlugen Möglichkeiten für eine mathematische Beschreibung vor. Dabei gingen sie von Gleichungen aus, die das Wachstum isolierter Populationen beschreiben (siehe Kapitel 4.2), und erweiterten diese um den Einfluss des Räubers auf die Beutepopulation und den der Beute auf die Räuberpopulation. Diese nach ihren „Entdeckern“ benannten Lotka-Volterra-Gleichungen stellen somit einen Zusammenhang zwischen Räuber- und Beutepopulation her, wobei jede der beiden Populationen die Dichte der anderen reguliert. Je größer beispielsweise die Räuberpopulation, desto höher ist als Folge der intensiven Bejagung die Sterberate der Beutepopulation und die Anzahl der Beuteindividuen nimmt ab. Ist die Anzahl der Beutetiere jedoch gering, können nicht mehr alle Räuber genug Nahrung finden, um zu überleben, so dass die Population der Räuber dementsprechend wenig später ebenfalls abnimmt. Dies hat wiederum zur Folge, dass sich die Beutepopulation erholen kann, da nun nicht mehr so viele Räuber zur Verfügung stehen und die Intensität der Bejagung somit geringer ist. Generell ist mit einem Wachstum der Beutepopulation aber erst dann wieder zu rechnen, wenn die Räuber entweder vollständig fehlen oder in ihrer Anzahl stark dezimiert sind. Hat sich die Beutepopulation regeneriert, beginnt der gerade beschriebene Kreislauf von vorne.

Ein solcher Zyklus kann sich theoretisch beliebig lange fortsetzen, solange die Umweltbedingungen konstant bleiben und weder Beute noch Räuber in einem betrachteten Lebensraum aussterben. Daher sind über längere Zeiträume betrachtet im Falle konstanter Umweltbedingungen sowohl der Mittelwert der Beute- als auch der der Räuberpopulation konstant. Darüber hinaus liegt der *Mittelwert* der Beutepopulation zahlenmäßig stets höher als der der Räuberpopulation, da das Verhältnis von Beute zu Räuber stets größer als 1:1 ist. In anderen Worten ausgedrückt: Der Räuber wird in seinem Leben statistisch mehr als ein Beutetier benötigen. Im Verlauf der einzelnen Zyklen kann es jedoch durchaus sein, dass die *aktuelle* Räuberpopulationsdichte die Beutepopulationsdichte zeitweise übertrifft.

Die Beziehungen zwischen der Räuber- und der Beutepopulation können grafisch dargestellt werden. Die grafische Auftragung der Dichte der Räuber- und Beutepopulationen (Y-Achse) gegen die Zeit (X-Achse) ergibt eine gleichmäßig steigende und fallende Schwankung



**Abbildung 3.7:** Die Venusfliegenfalle – ein Beispiel für einen pflanzlichen Prädator.



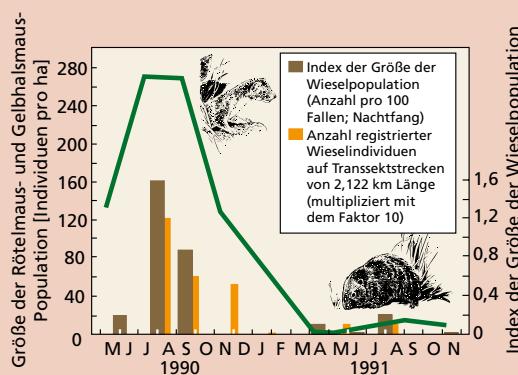
**Abbildung 3.8:** Grafische Darstellung von Räuber-Beute-Beziehungen nach dem Lotka-Volterra-Modell. Der Verlauf der Kurven ist dadurch begründet, dass eine wachsende Räuberpopulation zunehmend mehr Beuteorganismen konsumiert, bis die Beutepopulation deutlich abgenommen hat. Die nun schrumpfende Beutepopulation kann die noch große Räuberpopulation nicht mehr ernähren; viele Räuber verhungern und können sich nicht mehr reproduzieren. Damit verringert auch die Räuberpopulation ihre Dichte schnell bis zu einem Punkt, an dem die Beutepopulation durch erneute Reproduktion ihre vorhergehenden Verluste wieder ausgleichen und weiter anwachsen kann. Damit kommt es automatisch wieder zu einem vermehrten Wachstum der Räuberpopulation.

(Oszillation) für beide Populationen, wobei die Zyklen von Räuber und Beute phasenverschoben sind (⇒ Abbildung 3.8).

Das Lotka-Volterra-Modell geht von einer gegenseitigen Regulation der Räuber- und Beutepopulation aus. Die Räuber reagieren auf die Veränderungen der Beutepopulation in zweierlei Weise: Zum einen fressen sie umso mehr, je mehr Beute vorhanden ist, und umso weniger, je geringer die Beutedichte ist. Zum anderen kann eine Räuberpopulation auf ein vermehrtes oder verringertes Beuteangebot mit einer höheren beziehungsweise niedrigeren Reproduktionsrate reagieren. Da die Reproduktion der Räuberpopulation im Vergleich zu ihrer Beute relativ langsam erfolgt, variiert die Größe einer Räuberpopulation beispielsweise auch durch Einwanderung von Räubern in Gebiete hoher Beutedichte. Ein solcher Einfluss wird vom Modell jedoch nicht berücksichtigt.

#### Beispiel

Zu Beginn der 1990er Jahre untersuchten Wissenschaftler des Instituts für Säugetierzforschung in Warschau die Reaktion einer Wieselpopulation auf die Populationsdichte zweier Nagetierarten, der Rötelmaus und der Gelbhalsmaus, im Nationalpark Białowieża in Nordostpolen. 1990 führte ein starkes Überangebot an Eicheln, Hainbuchennüssen und Ahornfrüchten zu einem explosionsartigen Anstieg der Populationen von Rötelmaus und Gelbhalsmaus. Die Nahrungsfülle sorgte sogar für eine zusätzliche Nachkommenschaft während des Winters. Im Jahr darauf folgte ein fast vollständiger Zusammenbruch ihrer Populationen. Während die langjährige mittlere Populationsdichte im Gebiet zwischen 28 und 74 Tieren pro Hektar lag, betrug sie 1990 fast 300 und fiel im Folgejahr auf nur 8 Tiere pro Hektar ab. Ursache hierfür war der Verlauf der Räuberpopulation: Die Wieselpopulation folgte in ihrem Verlauf der Populationsentwicklung der Rötel- und Gelbhalsmaus. Normalerweise beträgt die Wieseldichte im Untersuchungsgebiet im Winter zwischen 5 und 27 Tieren pro 10 km<sup>2</sup> und reduziert sich im Vorfrühling auf Werte zwischen 0 und 19 Tieren. Nach der Geburt der Jungtiere steigt die Anzahl zum Sommeranfang auf 42–47 Tiere pro 10 km<sup>2</sup> an. Da die Reproduktion der Räuber immer eine bestimmte Mindestzeit benötigt, besteht normalerweise zwischen dem Anstieg einer Beutepopulation und der zahlenmäßigen Reaktion der Räuberpopulation eine gewisse Zeitlücke. In diesem Fall trat diese Situation nicht auf. Wiesel bekamen ihre Jungen im Frühjahr, wobei bei großem Nahrungsangebot auch zwei oder mehr „Würfe“ möglich sind. Die Jungtiere erreichen ihre Geschlechtsreife bereits ein Jahr nach ihrer Geburt und können sich dann ihrerseits reproduzieren. Während der oben beschriebenen Populationsentwicklung der Rötel- und Gelbhalsmaus mit besonders hohen Individuenzahlen konnte, aufgrund des sehr hohen Nahrungsangebots, bereits im gleichen Jahr die Wieseldichte auf 102 Tiere pro 10 km<sup>2</sup> anwachsen. Im Folgejahr sank sie dann auf 8 Tiere pro 10 km<sup>2</sup>. Zu- und Abnahme der Wieselpopulation standen in direktem Zusammenhang mit der Entwicklung der Populationsdichte von Rötel- und Gelbhalsmaus im Frühling.



**Abbildung 3.9:** Beispiel einer gegenseitigen Regulation von Räuber- und Beutepopulationen. Die y-Achsen zeigen die Populationsdichte der beiden Nagetierarten (links; grüne Kurve) und einen Index, der die Populationsdichte der Wiesel wiedergibt (rechts; Balken). Die braunen Balken stehen für Daten aus Fängen mit Lebendfallen, die orangefarbenen Balken für Daten aus Sichtbeobachtungen und durch Funkortung (Telemetrie).

An dem in diesem Kapitel beschriebenen Modell von Räuber-Beute-Systemen nach Lotka-Volterra ist darüber hinaus häufig kritisiert worden, es betone allzu stark die gegenseitige Regulation zwischen Räuber- und Beutepopulation. So gelten die Lotka-Volterra-Beziehungen eigentlich ausschließlich für reine Bisysteme, bestehend aus *einem* Räuber und *einer* Beute. Solche Systeme sind in Wirklichkeit jedoch selten, da in realen Ökosystemen üblicherweise die Beute von mehreren potenziellen Räubern bejagt wird und der Räuber zumeist auf mehrere potenzielle Beuten zurückgreift. Darüber hinaus steht der Räuber oftmals mit anderen Prädatoren in interspezifischer Konkurrenz und wird gegebenenfalls seinerseits von weiteren Prädatoren bejagt. All diese Einflüsse und Variablen werden vom Lotka-Volterra-Modell ebenfalls nicht berücksichtigt.

Dennoch bleiben für Populationsökologen die Lotka-Volterra-Gleichungen aufgrund der relativ einfachen (mathematischen) Beschreibung eines regelmäßigen Zyklus, der tatsächlich, trotz der oben genannten Einschränkungen, bei vielen Räuber-Beute-Systemen nachweisbar ist, weiterhin von Bedeutung. Ihr vielleicht größter Wert besteht darin, dass dieses Modell den Blick für Räuber-Beute-Interaktionen in Ökosystemen schärft und die Bedingungen aufzeigt, die die Kontrolle von Beutepopulationen durch Räuber beeinflussen können.

### 3.2.2 Schutzmechanismen gegenüber Räubern

Tierarten haben ein breites Spektrum verschiedener Anpassungen entwickelt, die das Aufspüren und den Fang durch Räuber verhindern sollen. Diese Merkmale werden als **Schutz- und Abwehrmechanismen** bezeichnet. Die einfachste Form eines solchen Mechanismus ist die Flucht, wie beim Feldhasen, bei der Amsel und bei Heuschrecken. Besonders kräftige Tierarten wehren sich direkt über den Kampf, so der Kaffernbüffel oder das Spitzmaulnashorn. Andere potenzielle Beutetiere suchen Verstecke auf, wie das Kaninchen oder die Zauneidechse. Der Übergang zur nächtlichen Lebensweise, wie beim Gartenschläfer, kann ebenfalls der Verringerung des Räuberdrucks dienen.

**Chemische Abwehrmechanismen** sind bei zahlreichen Tiergruppen weit verbreitet. Einige Fischarten setzen Alarm-Pheromone (chemische Signalstoffe) frei, die bei Mitgliedern der gleichen oder verwandten Arten Fluchtreaktionen auslösen. Viele Gliedertiere, Amphibien und Schlangen schrecken Feinde durch geruchsintensive Substanzen ab (⇒ Abbildung 3.10). Den gleichen Zweck haben beispielsweise auch die stark und unangenehm riechenden Sekrete der Stinktiere.

Tierarten, die sich vor Räubern schützen müssen, haben noch weitere Mechanismen der Anpassung entwickelt. Zur **Tarnung** werden Farben und Muster verwendet, die die Beute optisch mit dem Hintergrund verschmelzen lassen (⇒ Abbildung 3.11). Tierarten, die eine solche Anpassung zeigen, zeichnen sich durch eine Schutzfärbung aus, durch die sie in ihrer normalen Umwelt schwierig auszumachen sind. Beispiele für Tarnungen gibt es beispielsweise bei vielen Fischen, Reptilien und Bodenbrütern unter den Vögeln. Bei Insekten kommt es häufig zu einer **Objektähnlichkeit** der Körperform. Eine solche Tarn- und Verbergetracht bezeichnet man als **Mimese**. Bei *Phytomimesen* werden

#### MERKE !

#### Das Lotka-Volterra-Modell im Überblick

1. Die Populationsgrößen von Räuber und Beute unterliegen regelmäßigen Schwankungen, wobei die Räuberpopulation der Beutepopulation in ihrem Verlauf mit einer gewissen Zeitverzögerung nachfolgt.
2. Die Mittelwerte der Räuber- und Beutepopulationen sind über längere Zeiträume betrachtet konstant, wobei der Mittelwert der Beutepopulation stets höher ist als der der Räuberpopulation.
3. Räuber- und Beutepopulationen regulieren sich gegenseitig. Werden beide Populationen dezimiert, so steigt die Populationsdichte der Beuteindividuen zeitlich stets vor der der Räuberindividuen an.



**Abbildung 3.10:** Die Baumwanze *Cosmopepla bimaculata* scheidet ein flüchtiges Sekret aus Drüsen des Hinterleibes aus, das Fressfeinde abschreckt.

# Copyright

Daten, Texte, Design und Grafiken dieses eBooks, sowie die eventuell angebotenen eBook-Zusatzdaten sind urheberrechtlich geschützt. Dieses eBook stellen wir lediglich als **persönliche Einzelplatz-Lizenz** zur Verfügung!

Jede andere Verwendung dieses eBooks oder zugehöriger Materialien und Informationen, einschließlich

- der Reproduktion,
- der Weitergabe,
- des Weitervertriebs,
- der Platzierung im Internet, in Intranets, in Extranets,
- der Veränderung,
- des Weiterverkaufs und
- der Veröffentlichung

bedarf der **schriftlichen Genehmigung** des Verlags. Insbesondere ist die Entfernung oder Änderung des vom Verlag vergebenen Passwort- und DRM-Schutzes ausdrücklich untersagt!

Bei Fragen zu diesem Thema wenden Sie sich bitte an: **info@pearson.de**

## Zusatzdaten

Möglicherweise liegt dem gedruckten Buch eine CD-ROM mit Zusatzdaten oder ein Zugangscode zu einer eLearning Plattform bei. Die Zurverfügungstellung dieser Daten auf unseren Websites ist eine freiwillige Leistung des Verlags. **Der Rechtsweg ist ausgeschlossen.** Zugangscodes können Sie darüberhinaus auf unserer Website käuflich erwerben.

## Hinweis

Dieses und viele weitere eBooks können Sie rund um die Uhr und legal auf unserer Website herunterladen:

<https://www.pearson-studium.de>



Pearson