



bio
biologie

Thomas M. Smith
Robert L. Smith

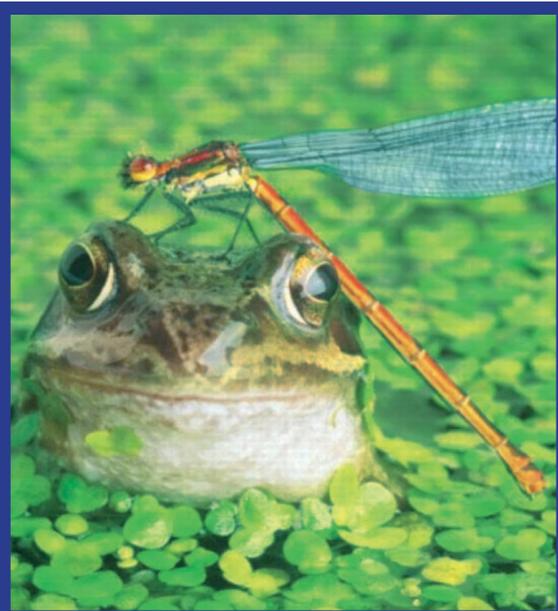
Ökologie

6., aktualisierte Auflage

Ökologie

6., aktualisierte Auflage

bio
biologie



Thomas M. Smith
Robert L. Smith

Ökologie

6., aktualisierte Auflage

Deutsche Ausgabe bearbeitet und ergänzt von Anselm Kratochwil

Aus dem Amerikanischen von Dietmar Zimmer
und Sebastian Vogel

Mit über 700 Abbildungen

PEARSON
Studium

ein Imprint von Pearson Education
München • Boston • San Francisco • Harlow, England
Don Mills, Ontario • Sydney • Mexico City
Madrid • Amsterdam

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

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

Die Informationen in diesem Produkt werden ohne Rücksicht auf einen eventuellen Patentschutz veröffentlicht. Warennamen werden ohne Gewährleistung der freien Verwendbarkeit benutzt. Bei der Zusammenstellung von Texten und Abbildungen wurde mit größter Sorgfalt vorgegangen. Trotzdem können Fehler nicht vollständig ausgeschlossen werden. Verlag, Herausgeber und Autoren können für fehlerhafte Angaben und deren Folgen weder eine juristische Verantwortung noch irgendeine Haftung übernehmen. Für Verbesserungsvorschläge und Hinweise auf Fehler sind Verlag und Herausgeber dankbar.

Alle Rechte vorbehalten, auch die der fotomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in elektronischen Medien. Die gewerbliche Nutzung der in diesem Produkt gezeigten Modelle und Arbeiten ist nicht zulässig. Fast alle Produktbezeichnungen und weitere Stichworte und sonstige Angaben, die in diesem Buch verwendet werden, sind als eingetragene Marken geschützt. Da es nicht möglich ist, in allen Fällen zeitnah zu ermitteln, ob ein Markenschutz besteht, wird das ®-Symbol in diesem Buch nicht verwendet.

Authorized translation from the English language edition, entitled ELEMENTS OF ECOLOGY, 6th edition, by SMITH, ROBERT LEO; SMITH, THOMAS M., published by Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2006 Pearson Education, Inc.

All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system, without permission from Pearson Education, Inc.

GERMAN language edition published by PEARSON EDUCATION DEUTSCHLAND GMBH, Copyright © 2009.

Umwelthinweis:

Dieses Buch wurde auf chlorfrei gebleichtem Papier gedruckt. Die Einschrumpffolie – zum Schutz vor Verschmutzung – ist aus umweltverträglichem und recyclingfähigem PE-Material.

10 9 8 7 6 5 4 3 2 1

11 10 09

ISBN 978-3-8273-7313-7

© 2009 by Pearson Studium
ein Imprint der Pearson Education Deutschland GmbH
Martin-Kollar-Straße 10–12, D–81829 München
Alle Rechte vorbehalten
www.pearson-studium.de
Übersetzung: Dr. Dietmar Zimmer, Berlin (Kap. 1–15, Kap. 28–29)
Dr. Sebastian Vogel, Kerpen (Kap. 16–27)
Fachlektorat: Prof. Dr. Anselm Kratochwil, Universität Osnabrück
Lektorat: Dr. Stephan Dietrich, sdietrich@pearson.de
Dr. Rainer Fuchs, rfuchs@pearson.de
Christian Schneider, cschneider@pearson.de
Korrektorat: Petra Kienle, Fürstenfeldbruck
Herstellung: Martha Kürzl-Harrison, mkuerzl@pearson.de
Satz: Kösel Krugzell
Einbandgestaltung: Thomas Arlt, tarlt@adesso21.net
Druck und Verarbeitung: Print Consult GmbH

Printed in the Czech Republic

Inhaltsübersicht

Vorwort der amerikanischen 6. Auflage	XIX
Vorwort zur deutschen Ausgabe	XXIV
TEIL I Einführung und Grundlagen	1
Kapitel 1 Was ist Ökologie?	5
Kapitel 2 Adaptation und Evolution	25
TEIL II Die abiotische Umwelt	55
Kapitel 3 Klima	59
Kapitel 4 Die aquatische Umwelt	87
Kapitel 5 Die terrestrische Umwelt	113
TEIL III Die Organismen und ihre Umwelt	139
Kapitel 6 Die Adaptationen der Pflanzen an ihre Umwelt	143
Kapitel 7 Die Adaptationen der Tiere an ihre Umwelt	177
Kapitel 8 Überlebens- und Reproduktionsmuster im Lebenszyklus eines Organismus (<i>life history patterns</i>)	217
TEIL IV Populationen	243
Kapitel 9 Eigenschaften von Populationen	247
Kapitel 10 Populationswachstum	269
Kapitel 11 Intraspezifische Regulation von Populationen	291
Kapitel 12 Metapopulationen	311
TEIL V Interaktionen zwischen Arten	331
Kapitel 13 Konkurrenz zwischen Arten	335
Kapitel 14 Prädation – Räubertum	365
Kapitel 15 Parasitismus, Herbivorie, Mutualismus, Para- und Metabiosen	395
TEIL VI Ökologie der Lebensgemeinschaften	431
Kapitel 16 Die Struktur von Lebensgemeinschaften	435
Kapitel 17 Faktoren mit Wirkung auf die Struktur der Lebensgemeinschaften	469
Kapitel 18 Dynamik von Lebensgemeinschaften	493
Kapitel 19 Landschaftsökologie	527

TEIL VII	Ökologie der Ökosysteme	561
Kapitel 20	Energiehaushalt in Ökosystemen	565
Kapitel 21	Zersetzung und Stoffkreislauf	595
Kapitel 22	Biogeochemische Kreisläufe	625
TEIL VIII	Biogeographische Ökologie	655
Kapitel 23	Terrestrische Ökosysteme	659
Kapitel 24	Aquatische Ökosysteme	701
Kapitel 25	Grenzbereiche zwischen Wasser und Land	737
Kapitel 26	Großräumige Muster der biologischen Vielfalt	761
TEIL IX	Humanökologie	777
Kapitel 27	Bevölkerungswachstum, Ressourcennutzung und Nachhaltigkeit	783
Kapitel 28	Habitatverlust, Artenvielfalt und Schutz der Natur	817
Kapitel 29	Globaler Klimawandel	855
Anhang	885

Inhaltsverzeichnis

Vorwort der amerikanischen 6. Auflage	XIX
Vorwort zur deutschen Ausgabe	XXIV
TEIL I Einführung und Grundlagen	1
Kapitel 1 Was ist Ökologie?	5
1.1 Organismen treten innerhalb von Ökosystemen mit ihrer spezifischen Umwelt in Wechselbeziehungen	7
1.2 Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet	7
1.3 Die Ökologie hat eine bewegte Vorgeschichte	8
1.4 Die Ökologie hat enge Verbindungen zu anderen Disziplinen	13
1.5 Die Ökologie verwendet wissenschaftliche Methoden	15
1.6 Experimente können zu Vorhersagen führen	20
1.7 Das Fehlen absoluter Erkenntnissicherheit ist eine Grundeigenschaft der ökologischen Wissenschaft	20
1.8 Der elementare Untersuchungsgegenstand der Ökologie ist das Individuum	22
Kapitel 2 Adaptation und Evolution	25
2.1 Das Prinzip der Selektion beruht auf zwei Faktoren	27
2.2 Ein wesentliches Element der Selektion ist die Vererbung	30
2.3 Die Erbfaktoren sind die Gene	33
2.4 Genetische Variabilität ist der entscheidende Faktor für die Selektion	35
2.5 Evolution ist eine Veränderung von Genfrequenzen	36
2.6 Das Artkonzept beruht auf genetischer Isolation	37
2.7 Zum Prozess der Artbildung gehört die reproduktive Isolation	44
2.8 Geographische Verbreitungsmuster von Arten geben Einblick in den Prozess der Artbildung	46
2.9 Adaptationen spiegeln Kompromisse und Einschränkungen wider	51
TEIL II Die abiotische Umwelt	55
Kapitel 3 Klima	59
3.1 Die Erde nimmt die Solarstrahlung auf	61
3.2 Die Solarstrahlung verändert sich mit den Jahreszeiten	63
3.3 Die Lufttemperatur nimmt mit der Höhe ab	68
3.4 Luftmassen zirkulieren rund um die Erde	69
3.5 Sonnenenergie, Wind und Erdrotation erzeugen Meeresströmungen	72
3.6 Die Temperatur beeinflusst den Feuchtigkeitsgehalt der Luft	72
3.7 Niederschläge zeigen ein charakteristisches globales Verteilungsmuster	73
3.8 Das Relief beeinflusst regionale und lokale Niederschlagsverteilungen	76
3.9 Unregelmäßige Klimaschwankungen ereignen sich auf regionaler und globaler Ebene	77
3.10 Die meisten Organismen leben in einem spezifischen Lokal-, Habitat- oder Mikroklima	81

Kapitel 4	Die aquatische Umwelt	87
4.1	Wasser zirkuliert zwischen Erdoberfläche und Atmosphäre	89
4.2	Wasser hat wichtige physikalische und chemische Eigenschaften	92
4.3	Im Wasser verändert sich die Solarstrahlung mit der Tiefe	95
4.4	Mit der Wassertiefe verändert sich die Temperatur	97
4.5	Wasser als Lösungsmittel	99
4.6	Atmosphärischer Sauerstoff durchmischt sich mit den oberen Wasserschichten	100
4.7	Der pH-Wert hat in aquatischen Lebensräumen weitreichende Auswirkungen	102
4.8	Lebensräume in Süßwasser und Meer sind durch Wasserbewegungen charakterisiert	105
4.9	Küstenlebensräume werden von den Gezeiten geprägt	107
4.10	Umweltbedingungen in der Übergangszone zwischen Süß- und Salzwasser . .	108
Kapitel 5	Die terrestrische Umwelt	113
5.1	Das Leben an Land stellt besondere Herausforderungen	115
5.2	Die Vegetationsstruktur beeinflusst die vertikale Verteilung der Solarstrahlung	116
5.3	Alles Leben auf dem Festland hängt vom Boden ab	121
5.4	Die Bodenbildung beginnt mit der Verwitterung	122
5.5	An der Bodenbildung sind fünf miteinander korrelierende Faktoren beteiligt	122
5.6	Böden haben typische physikalische und chemische Eigenschaften	124
5.7	Böden bestehen aus verschiedenen horizontalen Schichten	125
5.8	Eine entscheidende Eigenschaft von Böden ist das Wasserhaltevermögen	127
5.9	Die Ionenaustauschkapazität ist wichtig für die Produktivität von Böden	128
5.10	Verschiedene Bodenbildungsprozesse lassen unterschiedliche Bodentypen entstehen	129
TEIL III	Die Organismen und ihre Umwelt	139
Kapitel 6	Die Adaptationen der Pflanzen an ihre Umwelt	143
6.1	Photosynthese: Der Aufbau organischer Substanz über Strahlungsenergie	145
6.2	Die Strahlungsenergie beeinflusst die photosynthetische Aktivität von Pflanzen	146
6.3	Photosynthese setzt Austauschvorgänge zwischen Pflanze und Atmosphäre voraus	147
6.4	Wasser strömt vom Boden durch die Pflanze in die Atmosphäre	148
6.5	In der Kohlenstoffaufnahme unterscheiden sich Land- und Wasserpflanzen . .	151
6.6	Die Energiebilanz wird durch die Blattemperatur bestimmt	151
6.7	Kohlenstoff wird gebunden und zum Aufbau von Pflanzengewebe verwendet	152
6.8	Abiotische Umweltzwänge haben zu verschiedenen Adaptationsmechanismen bei Pflanzen geführt	154
6.9	Pflanzenarten sind an Standorte hoher oder niedriger Solarstrahlung angepasst	155
6.10	Wasserbedarf und Temperatur beeinflussen die Adaptationen von Pflanzen . .	159
6.11	Pflanzen zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Umwelttemperaturen	167
6.12	Pflanzen passen sich den variierenden Nährstoffverhältnissen an	168

Kapitel 7 Die Adaptationen der Tiere an ihre Umwelt 177

7.1	Tierarten können auf unterschiedliche Weise Energie und Nährstoffe aufnehmen	179
7.2	Tierarten haben verschiedene Nahrungsansprüche	185
7.3	Mineralstoffmangel kann das Wachstum und die Reproduktion von Tieren beeinträchtigen	186
7.4	Tiere benötigen Sauerstoff, um die in der Nahrung enthaltene Energie freizusetzen	187
7.5	Gleichgewichtszustände und Rückkopplungsprozesse	189
7.6	Tiere tauschen Wärmeenergie mit ihrer Umgebung aus	191
7.7	Tiere lassen sich nach Art ihrer Temperaturregulation einteilen	191
7.8	Poikilotherme sind von der Umgebungstemperatur abhängig	192
7.9	Homoiotherme lösen sich von den Temperaturbedingungen der Umgebung . .	194
7.10	Endothermie und Ektothermie erfordern Kompromisslösungen	196
7.11	Heterotherme Tierarten zeigen Eigenschaften von Ektothermen und Endothermen	200
7.12	Torpor und Winterschlaf helfen einigen Tierarten, Energie zu sparen	200
7.13	Besondere physiologische Mechanismen zur Regulierung der Körpertemperatur	201
7.14	Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser bei Landtieren . .	203
7.15	Probleme bei der Aufrechterhaltung der Wasserbilanz in aquatischen Lebensräumen	205
7.16	Auftrieb hilft Wasserorganismen beim Schweben	206
7.17	Tages- und jahreszeitliche Hell-Dunkel-Wechsel beeinflussen die Aktivität von Tieren	207
7.18	Bestimmte Tageslängen lösen jahreszeitabhängige Reaktionen aus	209
7.19	Aktivitätsrhythmen von Wattorganismen folgen den Gezeiten	211

Kapitel 8 Überlebens- und Reproduktionsmuster im Lebenszyklus eines Organismus (*life history patterns*) 217

8.1	Reproduktion kann sexuell oder asexuell erfolgen	219
8.2	Die sexuelle Fortpflanzung zeigt eine große Vielfalt	220
8.3	Paarungssysteme beschreiben die Paarbildung von Männchen und Weibchen	223
8.4	Die Partnerwahl ist mit sexueller Selektion verbunden	225
8.5	Weibchen können Männchen nach der Ressourcenverfügbarkeit auswählen . .	227
8.6	Organismen investieren Zeit und Energie in die Reproduktion	228
8.7	Der Zeitpunkt der Reproduktion variiert von Art zu Art	229
8.8	Die elterliche Investition hängt von Anzahl und Körpergröße der Nachkommen ab	230
8.9	Die Anzahl der Nachkommen hängt vom Alter und der Körpergröße ab	231
8.10	Die Nahrungsverfügbarkeit beeinflusst die Anzahl der Nachkommen	232
8.11	Der Reproduktionsaufwand kann von der geographischen Breite abhängen . .	233
8.12	Die Habitatwahl beeinflusst den Reproduktionserfolg	235
8.13	Ökologische Strategien werden durch Umweltbedingungen beeinflusst	237

TEIL IV	Populationen	243
Kapitel 9	Eigenschaften von Populationen	247
9.1	Organismen können unitar oder modular sein	249
9.2	Die räumliche Verbreitung von Populationen	251
9.3	Populationen werden durch ihre Individuendichte und Individuenverteilung charakterisiert	254
9.4	Zur Bestimmung der Individuendichte sind Bestandserfassungen notwendig	256
9.5	Populationen haben eine Altersstruktur	259
9.6	Das Geschlechterverhältnis in Populationen kann altersabhängig sein	261
9.7	Individuen bewegen sich zwischen Populationen	262
9.8	Verbreitung von Populationen und Individuendichte variieren zeitlich und räumlich	266
Kapitel 10	Populationswachstum	269
10.1	Populationswachstum spiegelt die Differenz zwischen Geburten- und Sterberate wider	271
10.2	Lebensstadien geben Auskunft über altersspezifische Überlebens- und Sterberaten	275
10.3	Unterschiedliche Typen von Lebensstadien unterstützen die Entschlüsselung der Kohorten- und Altersstruktur	276
10.4	Lebensstadien liefern Daten für Überlebens- und Mortalitätsdiagramme	278
10.5	Geburtenraten sind altersabhängig	280
10.6	Geburten- und Überlebensrate bestimmen die Nettoreproduktionsrate	280
10.7	Altersspezifische Mortalitäts- und Geburtenraten können zur Vorhersage des Populationswachstums dienen	281
10.8	Stochastische Prozesse können die Populationsdynamik beeinflussen	284
10.9	Zahlreiche Faktoren können zum Auslöschen einer Population führen	285
10.10	Kleine Populationen sind vom Aussterben bedroht	287
Kapitel 11	Intraspezifische Regulation von Populationen	291
11.1	Umweltfaktoren, die das Populationswachstum begrenzen	293
11.2	Eine Populationsregulation kann von der Individuendichte abhängen	296
11.3	Konkurrenz ist das Ergebnis limitierter Ressourcen	298
11.4	Intraspezifische Konkurrenz beeinträchtigt Wachstum und Entwicklung	299
11.5	Intraspezifische Konkurrenz kann die Reproduktion verringern	301
11.6	Eine zu hohe Individuendichte setzt Individuen unter Stress	302
11.7	Emigration kann von der Individuendichte abhängig sein	303
11.8	Sozialverhalten kann die Populationsgröße begrenzen	303
11.9	Revierbildung kann das Populationswachstum regulieren	304
11.10	Auch Pflanzen beanspruchen Raum und andere Ressourcen	306
11.11	Auch von der Individuendichte unabhängige Faktoren können das Populationswachstum beeinflussen	307
Kapitel 12	Metapopulationen	311
12.1	Metapopulationen definieren sich über vier Bedingungen	313
12.2	Die Dynamik von Metapopulationen – ein Gleichgewicht zwischen Aussterben und Kolonisation von Subpopulationen	315

12.3	Habitatgröße und Isolationsgrad beeinflussen die Dynamik von Metapopulationen	317
12.4	Habitatheterogenität beeinflusst die Beständigkeit lokaler Populationen	321
12.5	Einzelne Habitatinseln bilden die Hauptquelle von Kolonisatoren	322
12.6	Bestimmte Faktoren können zu gleichen Prozessen in lokalen Populationen führen	323
12.7	Arten unterscheiden sich in ihrer Kolonisations- und Aussterberate	325
12.8	Der Begriff „Population“ lässt sich unter hierarchischen Gesichtspunkten genauer fassen	326
TEIL V Interaktionen zwischen Arten		331
Kapitel 13 Konkurrenz zwischen Arten		335
13.1	An der interspezifischen Konkurrenz sind zwei oder mehrere Arten beteiligt	337
13.2	Interspezifische Konkurrenz kann zu vier möglichen Ergebnissen führen	338
13.3	Laborexperimente zu den Lotka-Volterra-Gleichungen	341
13.4	Experimente zum Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip	342
13.5	Konkurrenz wird nicht nur von der Ressourcensituation beeinflusst	343
13.6	Zeitlich variierende Umweltfaktoren beeinflussen Konkurrenzbeziehungen ..	344
13.7	Konkurrenz findet um mehrere verschiedene Ressourcen zugleich statt	345
13.8	Die relative Konkurrenzstärke verändert sich entlang von Umweltgradienten ..	348
13.9	Interspezifische Konkurrenz hat Auswirkungen auf die realisierte Nische einer Art	352
13.10	Koexistenz von Arten bedeutet häufig gemeinsame Ressourcennutzung	355
13.11	Konkurrenz kann auf die natürliche Selektion Einfluss nehmen	357
13.12	Konkurrenz ist eine komplexe Interaktionsform, an der biotische und abiotische Faktoren beteiligt sind	360
Kapitel 14 Prädation – Räubertum		365
14.1	Räuber-Beute-Beziehungen zeigen eine große Vielfalt	367
14.2	Ein mathematisches Modell beschreibt Räuber-Beute-Beziehungen	367
14.3	Das Modell geht von einer gegenseitigen Populationsregulation aus	369
14.4	Funktionelle Reaktionen stellen den Zusammenhang zwischen Konsumptionsrate und Beutedichte her	371
14.5	Die Anzahl der Räuber ist von der Beutedichte abhängig	374
14.6	Die Nahrungssuche erfordert eine Abwägung zwischen investierter Zeit und Energie	376
14.7	Auf der Suche nach Nahrung werden nahrungsreiche Gebiete bevorzugt	378
14.8	Das Risiko, zur Beute zu werden, kann das Verhalten beim Nahrungserwerb beeinflussen	380
14.9	Zwischen Räuber und Beute kann es zu einer Koevolution kommen	381
14.10	Beutetiere haben Schutzmechanismen gegenüber Räubern entwickelt	382
14.11	Räuber haben wirkungsvolle Jagdstrategien entwickelt	388
14.12	Räuber profitieren von guten Nahrungsbedingungen der Herbivoren	389
14.13	Räuber beeinflussen die Populationsdynamik ihrer Beute durch letale und nichtletale Effekte	390

Kapitel 15 Parasitismus, Herbivorie, Mutualismus, Para- und Metabiosen 395

15.1 Parasiten entziehen dem Wirt Ressourcen 397

15.2 Parasiten besiedeln unterschiedliche Bereiche ihres Wirts 400

15.3 Parasiten können direkt zwischen Wirtsorganismen übertragen werden 400

15.4 Parasiten können über Transporteure von Wirt zu Wirt übertragen werden 401

15.5 Die Übertragung eines Parasiten kann in mehreren Etappen und Stadien erfolgen 402

15.6 Wirte reagieren auf Parasitenbefall 403

15.7 Parasiten können die Reproduktion und Überlebenschancen ihrer Wirte beeinträchtigen 404

15.8 Parasiten können die Dichte von Wirtspopulationen regulieren 406

15.9 Herbivorie, die Nutzung pflanzlicher Substanz 409

15.10 Pflanzen verteidigen sich gegen Herbivorie 411

15.11 Herbivoren manipulieren ihre Wirtspflanze 413

15.12 Mutualistische Beziehungen zeigen eine große Vielfalt 413

15.13 Mutualistische Beziehungen spielen eine Rolle beim Nährstofftransfer 416

15.14 Mutualistische Beziehungen, die der Verteidigung des einen Partners und der Ernährung des anderen dienen 418

15.15 Mutualistische Beziehungen sind für die Bestäubung von Pflanzenarten wichtig 420

15.16 Mutualismus spielt eine Rolle bei der Samenausbreitung 423

15.17 Mutualismus kann sich auf die Populationsdynamik auswirken 425

15.18 Formen eines einseitigen Nutzens – Parabiose, Metabiose 426

TEIL VI Ökologie der Lebensgemeinschaften 431

Kapitel 16 Die Struktur von Lebensgemeinschaften 435

16.1 Pflanzengesellschaften sind die Grundbausteine der Vegetation 437

16.2 Tiergemeinschaften weisen eine große Vielfalt auf 444

16.3 Arten- und Individuenzahl kennzeichnen die Biozönose 445

16.4 Schlüsselarten haben oft auch bei geringer Individuenzahl großen Einfluss auf die Lebensgemeinschaft 447

16.5 Nahrungsnetze beschreiben die Wechselwirkungen zwischen Arten 450

16.6 Die Arten einer Lebensgemeinschaft kann man in ökologische Gilden und funktionelle Gruppen einteilen 452

16.7 Lebensgemeinschaften haben eine bestimmte Struktur 453

16.8 Höhenstufen und Zonation: Der räumliche Wechsel verschiedener Biozönosen entlang von Umweltgradienten 456

16.9 Grenzen zwischen Lebensgemeinschaften zu definieren, ist oftmals schwierig 461

16.10 Zwei gegensätzliche Sichtweisen für Lebensgemeinschaften 461

Kapitel 17 Faktoren mit Wirkung auf die Struktur der Lebensgemeinschaften 469

17.1 Die Fundamentalnische beeinflusst die Struktur einer Lebensgemeinschaft 471

17.2 In einer Lebensgemeinschaft interagieren immer viele Arten miteinander 473

17.3 An Nahrungsnetzen werden indirekte Beziehungen deutlich 476

17.4 Nahrungsnetze kontrollieren die Struktur einer Lebensgemeinschaft 479

17.5 Zu den interspezifischen Wechselbeziehungen entlang von Umweltgradienten gehören Stresstoleranz und Konkurrenz 482

17.6	Die Heterogenität der Umwelt beeinflusst die Artenvielfalt der Lebensgemeinschaften	486
17.7	Die Ressourcenverfügbarkeit kann sich auf die Pflanzendiversität einer Pflanzengesellschaft auswirken	489
Kapitel 18 Dynamik von Lebensgemeinschaften		493
18.1	Die Struktur von Pflanzengesellschaften ändert sich im Laufe der Zeit	495
18.2	Eine Primärsukzession findet auf bisher unbesiedeltem Substrat statt	501
18.3	Nach Eingriffen und Störungen kommt es zu einer Sekundärsukzession	504
18.4	Die Erforschung der Sukzession hat eine lange Tradition	507
18.5	Sukzession ist mit autogenen Umweltveränderungen korreliert	508
18.6	Im Verlauf des Sukzessionsgeschehens verändert sich die Artenvielfalt	513
18.7	An der Sukzession sind auch heterotrophe Organismenarten beteiligt	515
18.8	Veränderungen in der Gemeinschaftsstruktur beruhen auch auf allogenen Umweltveränderungen	518
18.9	Die Struktur der Lebensgemeinschaften ändert sich in geologischen Zeiträumen	519
18.10	Die mitteleuropäische Grundfolge der Vegetationsentwicklung im Spät- und Postglazial	522
Kapitel 19 Landschaftsökologie		527
19.1	Faktoren, die das Mosaik einer Landschaft bestimmen	529
19.2	Rand- und Übergangsbereiche zwischen verschiedenen Lebensräumen bieten Organismen vielfältige Lebensbedingungen	531
19.3	Größe und Form von Habitatsinseln sind für die Artenvielfalt entscheidend ...	537
19.4	Die Theorie der Insel-Biogeographie gilt auch für Habitatsinseln	542
19.5	In fragmentierten Landschaften ermöglichen Korridore den Arten- und Individuenaustausch zwischen Habitatsinseln	544
19.6	Ein zentraler Begriff landschaftsdynamischer Prozesse: Die Metapopulation ..	546
19.7	Häufigkeit, Intensität und Umfang bestimmen die Wirkung von Störungen ...	547
19.8	Störungen entstehen auf unterschiedlichste Weise	549
19.9	Störungen durch den Menschen können zu Langzeiteffekten führen	554
19.10	Landschaften haben eine Mosaikstruktur mit verschiedenen Lebensgemeinschaften	556
TEIL VII Ökologie der Ökosysteme		561
Kapitel 20 Energiehaushalt in Ökosystemen		565
20.1	Über den Energiefluss bestimmen die Gesetze der Thermodynamik	567
20.2	Primärproduktion: Fixierung von Energie durch Photosynthese	568
20.3	In terrestrischen Ökosystemen bestimmen Temperatur, Wasser und Nährstoffe die Primärproduktion	571
20.4	In aquatischen Ökosystemen bestimmen Temperatur, Licht und Nährstoffmenge die Primärproduktion	576
20.5	Energieallokation und pflanzlicher Lebensformtyp haben Einfluss auf die Primärproduktion	578
20.6	Die Primärproduktion schwankt im Laufe der Zeit	579
20.7	Die Primärproduktion begrenzt die Sekundärproduktion	581
20.8	Konsumenten haben eine unterschiedliche Produktionseffizienz	583
20.9	In Ökosystemen gibt es zwei Hauptnahrungsketten	584

20.10	Der Energiefluss durch die trophischen Ebenen ist quantitativ fassbar	587
20.11	Die Konsumptionseffizienz bestimmt den Weg des Energieflusses durch das Ökosystem	588
20.12	Die Energie nimmt in aufeinanderfolgenden trophischen Ebenen ab	590

Kapitel 21 Zersetzung und Stoffkreislauf 595

21.1	Die meisten lebenswichtigen Stoffe werden im Ökosystem wiederverwertet . .	597
21.2	Die Zersetzung ist ein komplizierter Vorgang, an dem verschiedene Organismenarten beteiligt sind	598
21.3	Zur Untersuchung der Zersetzung verfolgt man den Abbauvorgang des organischen Materials	601
21.4	Die Zersetzungsrate wird durch mehrere Faktoren beeinflusst	604
21.5	Die Stoffe im toten organischen Material werden während der Zersetzung mineralisiert	607
21.6	Zersetzung in aquatischen Lebensräumen	610
21.7	Schlüsselprozesse in Ökosystemen beeinflussen die Geschwindigkeit des Stoffkreislaufs	611
21.8	Der Stoffkreislauf läuft in terrestrischen Ökosystemen anders ab als in stehenden aquatischen Ökosystemen	615
21.9	In Fließgewässern wirkt sich die Wasserströmung auf den Stoffkreislauf aus . .	618
21.10	Der Stoffkreislauf in küstennahen Ökosystemen wird durch aquatische und terrestrische Umweltfaktoren beeinflusst	619
21.11	Im Meer sorgen Oberflächenströmungen für den vertikalen Stofftransport	621

Kapitel 22 Biogeochemische Kreisläufe 625

22.1	Es gibt zwei Haupttypen biogeochemischer Kreisläufe	627
22.2	Stoffe gelangen als Input ins Ökosystem	628
22.3	Output bedeutet für das Ökosystem einen Stoffverlust	628
22.4	Biogeochemische Kreisläufe unter globalen Gesichtspunkten	631
22.5	Kohlenstoffkreislauf und Energiefluss sind eng gekoppelt	631
22.6	Der Kohlenstoffkreislauf läuft je nach Tages- und Jahreszeit unterschiedlich schnell ab	633
22.7	Der globale Kohlenstoffkreislauf umfasst den Austausch zwischen Atmosphäre, Ozeanen und Festland	634
22.8	Der Stickstoffkreislauf beginnt mit der Fixierung des atmosphärischen Stickstoffs	635
22.9	Der Phosphorkreislauf hat kein Reservoir in der Atmosphäre	639
22.10	Der Schwefelkreislauf ist ein kombinierter Stoffkreislauf	645
22.11	Der globale Schwefelkreislauf ist nur unzureichend verstanden	646
22.12	Der Sauerstoffkreislauf ist vorwiegend durch Organismen beeinflusst.	648
22.13	Die verschiedenen biogeochemischen Kreisläufe sind miteinander gekoppelt	650

TEIL VIII Biogeographische Ökologie 655

Kapitel 23 Terrestrische Ökosysteme 659

23.1	In den terrestrischen Ökosystemen spiegelt sich die Anpassung der dominanten pflanzlichen Lebensformen wider	663
23.2	Die Äquatorialzone ist durch tropische Regenwälder charakterisiert	665

23.3	Savannen kommen in halbtrockenen tropischen Regionen mit Regenzeiten vor	673
23.4	Halbwüsten und Wüsten zeigen eine große Ökosystemvielfalt	676
23.5	Mediterranes warmtemperates Klima begünstigt Hartlaubwälder und Gebüschformationen	680
23.6	In den kühlltemperaten Bereichen der gemäßigten Klimazone dominieren Laub abwerfende Waldökosysteme	683
23.7	Die Steppen der gemäßigten Breiten unterscheiden sich nach klimatischer und geomorphologischer Ausgangssituation	687
23.8	In den borealen Regionen dominieren Nadelwälder	690
23.9	Die arktische Tundra ist durch geringe Niederschläge und niedrige Temperaturen gekennzeichnet	693

Kapitel 24 Aquatische Ökosysteme **701**

24.1	Stillgewässer können auf vielerlei Weise entstehen	703
24.2	Stillgewässer haben definierte abiotische Eigenschaften	705
24.3	Die Organismengemeinschaften der verschiedenen Zonen unterscheiden sich voneinander	706
24.4	Die Trophieverhältnisse haben entscheidenden Einfluss auf die Organismengemeinschaft	710
24.5	Viele limnische Organismen sind an das fließende Wasser angepasst	718
24.6	Das Fließwasserökosystem ist in seinem Verlauf durch sich ständig verändernde Umweltbedingungen charakterisiert	721
24.7	Wo Flüsse ins Meer fließen, entstehen Ästuare mit Gezeitenfluss	723
24.8	Meere gliedern sich in verschiedene Lebensbereiche	725
24.9	Je nach Meerestiefe bilden sich unterschiedliche pelagische Lebensgemeinschaften aus	726
24.10	Der Meeresboden ist ein besonderer Lebensraum	729
24.11	Korallenriffe sind hochkomplexe Ökosysteme aus Kolonien von Korallentieren	730
24.12	Über die Produktivität der Ozeane bestimmen Licht und Nährstoffe	732

Kapitel 25 Grenzbereiche zwischen Wasser und Land **737**

25.1	Die Gezeitenzone bildet den Übergang zwischen marinen und terrestrischen Ökosystemen	739
25.2	Felsküsten zeigen eine charakteristische Zonation	739
25.3	Sandstrände und Wattlandschaften sind durch eine hohe Dynamik charakterisiert	742
25.4	Über die Struktur der Salzmarschen bestimmen Gezeiten und Salzgehalt	744
25.5	In tropischen Gebieten treten Mangrovenwälder an die Stelle der Salzmarschen	747
25.6	Süßwasserfeuchtgebiete sind artenreiche und vielgestaltige Ökosysteme	749
25.7	Über die Struktur von Süßwasserfeuchtgebieten bestimmen hydrologische Faktoren	754

Kapitel 26 Großräumige Muster der biologischen Vielfalt **761**

26.1	Die Artenvielfalt hat sich im Laufe der Erdgeschichte verändert	763
26.2	Frühere Aussterbeereignisse traten zeitlich gehäuft auf	764
26.3	Die regionale und globale Artenvielfalt zeigt ein geographisch variierendes Muster	765

26.4	Der Artenreichtum terrestrischer Ökosysteme steht im Zusammenhang mit Klima und Produktivität	766
26.5	In marinen Lebensräumen besteht eine negative Korrelation zwischen Produktivität und Artenvielfalt	769
26.6	Die Artenvielfalt ist eine Folge von Prozessen, die sich in verschiedenen Dimensionen abspielen	770

TEIL IX Humanökologie 777

Kapitel 27 Bevölkerungswachstum, Ressourcennutzung und Nachhaltigkeit **783**

27.1	Nachhaltige Ressourcennutzung sorgt für ein Gleichgewicht zwischen Angebot und Nutzung	785
27.2	Durch negative Folgen bei der Ressourcennutzung kann die Nachhaltigkeit indirekt eingeschränkt sein	788
27.3	Das Prinzip der Nachhaltigkeit orientiert sich an natürlichen Ökosystemen	789
27.4	Landwirtschaftliche Methoden unterscheiden sich durch den Umfang der Energiezufuhr	790
27.5	Wanderfeldbau ist in den feuchten Tropen eine bevorzugte Landnutzungsform	790
27.6	In gemäßigten Breiten dominiert die Intensivlandwirtschaft	792
27.7	Verschiedene landwirtschaftliche Methoden stellen einen Kompromiss zwischen Nachhaltigkeit und Produktivität dar	794
27.8	Nachhaltige Landwirtschaft ist auf ein vielfältiges Methodenspektrum angewiesen	797
27.9	Nachhaltige Forstwirtschaft verfolgt das Ziel, ein Gleichgewicht zwischen Wachstum und Holzernte zu erreichen	800
27.10	Der Ausbeutung der Fischbestände muss durch Kontrolle und gezielte Maßnahmen Einhalt geboten werden	804
27.11	Die Nutzung der Fischbestände erfordert einen ökosystemaren Ansatz	806
27.12	Ökonomische Gesichtspunkte sind ein entscheidender Faktor für die Ressourcenplanung	811

Kapitel 28 Habitatverlust, Artenvielfalt und Schutz der Natur **817**

28.1	Habitatzerstörung ist die Hauptursache für das gegenwärtige Artensterben	819
28.2	Vom Menschen eingeschleppte invasive Arten bedrohen viele einheimische Arten	822
28.3	Arten sind in unterschiedlichem Ausmaß vom Aussterben bedroht	826
28.4	Entscheidend für Schutzbestrebungen ist die Feststellung des Gefährdungsgrades einer Art	828
28.5	Regionen mit großer Artenvielfalt haben für den Naturschutz besondere Bedeutung	830
28.6	Entscheidendes Element aller Schutzbestrebungen ist der Artenschutz	834
28.7	Einige Arten können nur noch durch gezielte Wiederansiedlung erhalten werden	836
28.8	Die Erhaltung von Lebensräumen schützt ganze Lebensgemeinschaften	838
28.9	Zur Erhaltung von Lebensräumen gehört die Einrichtung von Schutzgebieten	839
28.10	Zum Schutz von gefährdeten Arten und Lebensgemeinschaften ist oft eine Renaturierung erforderlich	847
28.11	Biologische Sanierung	850
28.12	Im Zentrum des Schutzgedankens steht eine Umweltethik	850

Kapitel 29 Globaler Klimawandel	855
29.1 Treibhausgase beeinflussen die Energiebilanz und das Klima der Erde	857
29.2 Die Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre steigt	857
29.3 Was geschieht mit dem freigesetzten CO ₂ ?	859
29.4 Die CO ₂ -Konzentration der Atmosphäre beeinflusst die CO ₂ -Aufnahme durch die Ozeane	860
29.5 Pflanzen reagieren auf erhöhte CO ₂ -Konzentrationen	861
29.6 Treibhausgase verändern das Erdklima	863
29.7 Klimaveränderungen beeinflussen Ökosysteme in unterschiedlicher Weise . . .	867
29.8 Klimaveränderungen beeinflussen die globale Verbreitung der Ökosysteme . .	874
29.9 Die globale Erwärmung kann zum Anstieg des Meeresspiegels führen und gefährdet küstennahe Ökosysteme	875
29.10 Der Klimawandel bedroht die Landwirtschaft	877
29.11 Der Klimawandel beeinträchtigt direkt und indirekt die menschliche Gesundheit	879
29.12 Zum Verständnis der globalen Veränderungen ist ökologische Forschung im globalen Maßstab erforderlich	881
 Anhang	 885
Anhang A: Literaturverzeichnis	886
Anhang B: Quellen	912
Anhang C: Index	918

Vorwort der amerikanischen 6. Auflage

Die erste Auflage von *Elements of Ecology* erschien 1976 als Kurzversion des Werkes *Ecology and Field Biology*. Seither hat es sich zu einem Lehrbuch entwickelt, das für die Verwendung in einem einsemestrigen Einführungskurs der Ökologie bestimmt ist. Bei den Lesern wird es sich zwar vorwiegend um Studierende mit Biowissenschaften im Hauptfach handeln; beim Verfassen des Textes haben wir uns aber von unserer Überzeugung leiten lassen, dass das Fachgebiet Ökologie mit all seinen Teildisziplinen auch ein Bestandteil der Allgemeinbildung sein müsse. Die Studierenden in den verschiedensten Fächern wie Wirtschaftswissenschaft, Soziologie, Ingenieurwissenschaft, Politologie, Jura, Geschichte, Sprachen u.ä. sollten gewisse ökologische Grundkenntnisse besitzen, und sei es aus dem schlichten und zugleich elementaren Grund, dass die Ökologie sich auch auf ihr persönliches Leben auswirkt.

Aufbau und Inhalt

Aufbau und Zusammenhang des Textes orientieren sich an unserer Grundauffassung: (1) Die Grundeinheit der ökologischen Forschung ist der einzelne Organismus, (2) Die Vorstellung von der Anpassung durch natürliche Selektion liefert den Rahmen für die einheitliche ökologische Betrachtung höherer Organisationsebenen: Populationen, Lebensgemeinschaften und Ökosysteme.

Ein zentrales Thema des Buches ist das Konzept der „trade-offs“: Die Anpassungen (Merkmale), mit deren Hilfe ein Organismus unter ganz bestimmten Umweltbedingungen überleben, wachsen und sich fortpflanzen kann, führen zwangsläufig zu einer Einschränkung seiner Fähigkeit, unter anderen Umweltbedingungen ebenso gut zu überleben, zu wachsen und sich zu reproduzieren. Zu diesen Umweltbedingungen gehören sowohl die abiotische Umwelt als auch die vielfältigen Organismen (Artgenossen und Vertreter anderer Arten), die denselben Lebensraum besiedeln. Dieser grundlegende Rahmen bildet das Fundament, wenn man die Dynamik von Populationen unter evolutionsbiologischen und demographischen Gesichtspunkten verstehen will.

Der Text gliedert sich in neun Teile. Teil I gibt eine Einführung in die Wissenschaft der Ökologie und un-

tersucht die übergeordneten Prozesse der natürlichen Selektion und Evolution. In Teil II wird beschrieben, welche Beschränkungen die abiotische Umwelt den Organismen im Wasser und an Land auferlegt. Der Teil III beschäftigt sich mit der Anpassung der Organismen an die abiotische Umwelt; dabei betrachten wir sowohl Organismen, die ihre Energie von der Sonne beziehen (autotrophe Organismen), als auch solche, deren Energie aus dem Verbrauch und Abbau pflanzlichen und tierischen Gewebes stammt (heterotrophe Organismen).

Im Teil IV untersuchen wir die Eigenschaften von Populationen; das Schwergewicht liegt dabei auf der Frage, wie Merkmale auf der Ebene der einzelnen Organismen (Merkmale der verschiedenen Lebenszyklen, die in Teil III beschrieben wurden) letztlich die Dynamik der Populationen bestimmen. In Teil V erweitern wir die Diskussion von den Wechselbeziehungen zwischen einzelnen Organismen derselben Art (intraspezifische Wechselbeziehungen) auf die Interaktionen zwischen Populationen unterschiedlicher Arten (interspezifische Wechselbeziehungen). Wir gehen von der Analyse der Wirkung abiotischer Umweltfaktoren weiter auf die Ebene der Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Arten und charakterisieren Prozesse der dort stattfindenden natürlichen Selektion und Populationsdynamik.

Teil VI beschäftigt sich mit den Lebensgemeinschaften (Biozönosen). Aufbauend auf Themen, die in den Teilen III bis V besprochen wurden, untersuchen wir hier die Faktoren, die sich auf die räumliche und zeitliche Verteilung und Häufigkeit von Arten innerhalb von umweltbedingten Gradienten auswirken.

In Teil VII fassen wir die Analyse der Lebensgemeinschaften (Teil VI) und der abiotischen Umwelt (Teil II) zusammen und entwickeln den Begriff des „Ökosystems“. Das Schwergewicht liegt dabei auf den Energie- und Materieflüssen in natürlichen Ökosystemen. In Teil VIII setzen wir die Diskussion der Lebensgemeinschaften und Ökosysteme vor dem Hintergrund biogeographischer Aspekte fort; dabei untersuchen wir die großflächige Verbreitung terrestrischer und aquatischer Ökosysteme sowie regionale und globale Muster der biologischen Vielfalt. Teil IX konzentriert sich auf die Wechselbeziehungen zwischen Menschen

und Ökosystemen. Hier beschäftigen wir uns mit wichtigen aktuellen Themen des Umweltschutzes, die mit Bevölkerungswachstum, nachhaltiger Ressourcennutzung, abnehmender biologischer Vielfalt und globalem Klimawandel zu tun haben. In diesen Kapiteln soll erläutert werden, welche Rolle die Ökologie spielt, wenn man solche für den Menschen überlebenswichtigen Umweltthemen verstehen und bearbeiten will.

Im gesamten Buch untersuchen wir das genannte Themenspektrum vor dem Hintergrund aktueller Forschungsergebnisse aus den verschiedenen Teilgebieten der Ökologie. Beispiele sollen beim Leser ein Verständnis für die Evolution der Arten, die Ökologie verschiedener Lebensräume und Ökosysteme und die grundlegenden Arbeitsweisen naturwissenschaftlicher Forschung wecken.

Neues gegenüber der 5. Auflage

Wer die 5. Auflage dieses Buches kennt, wird in der vorliegenden Auflage eine Reihe von Neuerungen bemerken. Wir haben nicht nur zahlreiche Beispiele und Themen aktualisiert, um den neuesten Forschungsergebnissen der Ökologie Rechnung zu tragen, sondern auch in Aufbau und Inhalt des Textes einige Veränderungen vorgenommen.

Die 6. Auflage gliedert sich in neun Teile. Diese Aufteilung spiegelt zwei wichtige Veränderungen wider: einerseits die Vorstellung von Themen der Ökologie der Lebensgemeinschaften, andererseits angewandte ökologische Aspekte im Bereich der aktuellen Umweltthemen. In der 5. Auflage folgte auf die Beschreibung der Populationen (Teil IV *Populationen*) der Teil V *Lebensgemeinschaften*, in dem auch Themen im Zusammenhang mit den interspezifischen Interaktionen (Konkurrenz, Räuber-Beute-Beziehungen, Parasitismus und Mutualismus) erörtert wurden. In der 6. Auflage werden die interspezifischen Wechselbeziehungen in Teil V *Interaktionen zwischen Arten* beschrieben. Dieser neue Teil folgt auf die Beschreibung der Populationen (Teil IV *Populationen*) und geht der Darstellung der Ökologie von Lebensgemeinschaften (Teil VI *Lebensgemeinschaften*) voraus. Die Beschreibung der Ökologie von Lebensgemeinschaften in Teil VI gliedert sich jetzt in drei Kapitel, in denen Strukturgesetzmäßigkeiten der Lebensgemeinschaften (Kapitel 16 *Die Struktur von Lebensgemeinschaften*), Einflüsse auf die Struktur von Lebensgemeinschaften (Kapitel 17 *Faktoren mit Wirkung auf die Struktur der Lebensgemeinschaften*) und die Dynamik der Lebens-

gemeinschaften (Kapitel 18 *Dynamik von Lebensgemeinschaften*) behandelt werden. Auf diese drei Kapitel folgen dann landschaftsökologische Themen (Kapitel 19 *Landschaftsökologie*).

Seit jeher ist es ein besonderes Merkmal der Ökologie, dass wir das Schwergewicht auf die Frage legen, wie man die ökologische Wissenschaft auf die aktuellen Themen des Umweltschutzes anwenden könnte. Auf diese Weise vermittelt das Buch das Verständnis dafür, wie wichtig die Ökologie für die Beziehungen zwischen dem Menschen und seiner natürlichen Umwelt ist. In der 5. Auflage waren Themen wie Naturschutz, Nachhaltigkeit und Klimawandel über verschiedene Kapitel verteilt. Diesen Aspekt haben wir nun zu einem neuen Teil IX *Humanökologie* gemacht. Er besteht aus drei Kapiteln: Kapitel 27 *Bevölkerungswachstum, Ressourcennutzung und Nachhaltigkeit*; Kapitel 28 *Habitatverlust, Artenvielfalt und Schutz der Natur* und Kapitel 29 *Globaler Klimawandel*. Dieser neue Teil enthält Themen, die in der 5. Auflage in Kapitel 18 *Wechselbeziehungen zwischen den Menschen innerhalb der Lebensgemeinschaften* und Kapitel 23 *Eingriffe des Menschen in die biogeochemischen Kreisläufe* enthalten waren.

Neben dieser umfassenderen Neuorganisation der Themen in den Bereichen der Ökologie von Lebensgemeinschaften und der angewandten Ökologie haben wir in der 6. Auflage eine ganze Reihe weiterer Veränderungen und Ergänzungen vorgenommen. Das Kapitel 4 *Abiotische Umwelt* und das Kapitel 5 *Böden* der 5. Auflage wurden zu zwei neuen Kapiteln umstrukturiert: Kapitel 4 *Die aquatische Umwelt* und Kapitel 5 *Die terrestrische Umwelt*.

Das Kapitel 7 *Destruenten und Abbau* der 5. Auflage haben wir weggelassen; die entsprechenden Grundlagen und Gesichtspunkte sind in ein erweitertes Kapitel über Abbau und Nährstoffkreisläufe (Kapitel 20 *Abbau und Nährstoffkreisläufe*) in Teil VII *Ökologie der Ökosysteme* eingegangen.

Ein neues Kapitel haben wir in der 6. Auflage in Teil IV *Populationen* eingefügt. Es macht die Studierenden mit dem wichtigen Metapopulations-Konzept vertraut (Kapitel 12 *Metapopulationen*). Dieses Kapitel gibt einen Überblick über Grundlagen und Modelle, die für die Untersuchung fragmentierter Populationen von zentraler Bedeutung sind, ein Thema, das sowohl in der Landschaftsökologie (Kapitel 19) als auch in der Naturschutzökologie (Kapitel 20) zunehmend an Bedeutung gewinnt. Die Ergänzung durch dieses neue

Thema, ein wichtiges Anliegen des Lehrbuches, ergänzt und vervollständigt die Darstellung der eher traditionellen Themen wie Struktur, Wachstum und Regulation von Populationen in den Kapiteln 9 bis 11.

Umstrukturiert und kompakter gestaltet wurden in der 6. Auflage die Darstellung der Biogeographie, die Charakterisierung der Großökosysteme der Erde und die Vorstellung von Gesetzmäßigkeiten der biologischen Vielfalt. Mit den Themen der Kapitel 25 bis 29 der 5. Auflage beschäftigen sich jetzt drei kürzere Kapitel in Teil VIII *Biogeographische Ökologie*: Kapitel 23 *Terrestrische Ökosysteme*, Kapitel 24 *Aquatische Ökosysteme* und Kapitel 25 *Grenzbereiche zwischen Wasser und Land* (über die Ökosysteme der Küsten und Feuchtgebiete). Informationen über biologische Vielfalt, die in der 5. Auflage der Gegenstand des Kapitels 24 *Biogeographie und Biodiversität* waren, werden jetzt in Kapitel 26 *Großräumige Muster der biologischen Vielfalt* behandelt.

Neben den Veränderungen in Aufbau und Inhalt der Kapitel weist die 6. Auflage auch einige Neuerungen auf. Jeder der neun Teile beginnt mit einer zweiseitigen Einleitung. Diese Abschnitte verfolgen einen doppelten Zweck: Einerseits sollen sie den Rahmen für die nachfolgenden Kapitel bilden, und andererseits verbinden sie die verschiedenen Ebenen, auf denen man natürliche Systeme in der Ökologie betrachtet und untersucht.

Neu strukturiert und erweitert haben wir auch die Abschnitte über die Quantitative Ökologie, die in früheren Auflagen im Text enthalten waren. Die Ökologie ist trotz ihrer begrifflichen Vielfalt eine quantifizierende Wissenschaft. Die entsprechenden Abschnitte sollen den Studierenden jetzt bessere Kenntnisse darüber vermitteln, wie die in den Kapiteln vorgestellten Konzepte quantitativ umgesetzt werden. Die Kästen mit der Überschrift *Quantitative Ökologie* sollen dazu dienen, dem Leser die Interpretation von Grafiken, mathematischen Modellen oder quantitativen Methoden, die im Haupttext vorgestellt wurden, zu erleichtern.

Neben den Abschnitten über Quantitative Ökologie haben wir auch den mathematischen Modellen größeren Raum gegeben; diese Modelle sind zum Beispiel von entscheidender Bedeutung für das Verständnis der Populationsdynamik. Die frühere Darstellung von exponentiellem Wachstum, ökologischer Kapazität, logistischem Wachstum und Reaktionen von Räubern wurden erweitert und beziehen jetzt auch aktuelle

Fortentwicklungen von ökologischen Modellen ein. Zum Verständnis sind nur Grundkenntnisse in Algebra erforderlich. Diese Neuerung verfolgt das Ziel, dem Leser die logische Entwicklung der Gleichungen vor Augen zu führen, wobei wir bei den Grundlagen beginnen, auf denen die Modelle aufbauen.

Die Themen, die mit den Wechselwirkungen zwischen dem Menschen und seiner Umwelt zu tun haben, haben wir zwar in ihrer Mehrzahl in Teil IX *Humanökologie* zusammengefasst; jedes Kapitel enthält aber auch Textkästen mit der Überschrift *Ökologie und Mensch*. Diese kurzen Essays treten an die Stelle der Abschnitte mit der Überschrift *Focus on Ecology* der 5. Auflage; ihre Aufgabe ist es, die Verbindung zwischen den im jeweiligen Kapitel dargestellten grundlegenden Konzepten der Ökologie und aktuellen Fragen herzustellen, die von der Kenntnis dieser Grundkonzepte abhängig sind. An anderen Stellen weisen wir darin auf die Anwendung grundlegender ökologischer Konzepte auf die Bewirtschaftung und Erhaltung natürlicher Systeme hin.

Eine Anmerkung von Robert Leo Smith

Die Leser werden bemerken, dass der führende Autor von *Ökologie* in der 6. Auflage gewechselt hat: War es früher Robert Leo Smith, so ist es jetzt der ehemalige zweite Autor Thomas M. Smith. Mehr als 40 Jahre lang war ich an zwei ökologischen Lehrbüchern beteiligt: *Ecology and Field Biology* und *Elements of Ecology*. Die Grundlagen in der 6. Auflage dieses Werkes bleiben zwar die gleichen wie in früheren Versionen, die Ökologie hat sich aber im Lauf der Jahre beträchtlich gewandelt.

Es ist an der Zeit, das Banner an meinen Sohn Tom weiterzureichen. Schon bevor er in der 5. Auflage zum Coautor wurde, hatte er zu früheren Auflagen umfangreiche Beiträge geleistet. Er ist im Lauf der Jahre buchstäblich mit den Büchern groß geworden. In den größeren Veränderungen von Aufbau und Inhalt in dieser Auflage, der Entwicklung der Wissenschaftlerporträts und neuen Kästen über Quantitative Ökologie, spiegelt sich seine unverbrauchte Herangehensweise wider. Seine genauen Kenntnisse über die aktuelle ökologische Forschung, seine eigene aktive Forschungstätigkeit, jahrelange Auslandsreisen und seine Lehrerfahrungen vor Studienanfängern und fortgeschrittenen Studenten ermöglichen ihm wertvolle Erkenntnisse darüber, wie man die Ökologie für die heutigen Studenten zu einem anregenden Fachgebiet macht.

Danksagungen

Ein Lehrbuch ist niemals nur das Produkt seiner Autoren. Der in diesem Werk dargestellte Stoff spiegelt die Arbeit von vielen hundert Wissenschaftlern wider, die ihr ganzes Leben lang im Freiland und im Labor tätig sind bzw. waren. Die von ihnen veröffentlichten experimentellen Befunde, Beobachtungen und begrifflichen Gedanken bilden das Rohmaterial, aus dem ein Lehrbuch gestaltet wird. Besonders dankbar sind wir den 14 Ökologen, die in den Wissenschaftlerporträts vorgestellt werden. Ihre Hilfsbereitschaft bei der Bereitstellung von Grafiken und Fotos war uns von großem Nutzen.

Die Neubearbeitung eines Lehrbuches hängt stark von den Rückmeldungen der Benutzer ab, die auf Fehler und Verbesserungsmöglichkeiten aufmerksam machen. Wir haben diese Vorschläge sehr ernst genommen und die meisten von ihnen aufgegriffen. Besonders dankbar sind wir den folgenden Rezensenten für nützliche Kommentare und Vorschläge zur Verbesserung der vorliegenden Auflage:

Peter Alpert, *University of Massachusetts*
 John Anderson, *College of the Atlantic*
 Morgan Barrows, *Saddleback College*
 Christopher Beck, *Emory University*
 Nancy Broshot, *Linfield College*
 Evert Brown, *Casper College*
 Mitchell Cruzan, *Portland State University*
 Robert Curry, *Villanova University*
 Richard Deslippe, *Texas Tech University*
 Lauchlan Fraser, *University of Akron*
 Sandi Gardner, *Triton College*
 E. O. Garton, *University of Idaho*
 Frank Gilliam, *Marshall University*
 Brett Goodwin, *University of North Dakota*
 Mark Gustafson, *Texas Lutheran University*
 Greg Haenel, *Elon University*
 William Hallahan, *Nazareth College*
 Douglas Hallett, *Northern Arizona University*
 Gregg Hartvigsen, *State University of New York at Geneseo*
 Michael Heithaus, *Florida International University*
 Jessica Hellman, *Notre Dame University*
 Jason Hoeksema, *University of California at Santa Cruz*
 Floyd Hayes, *Pacific Union College*
 John Jahoda, *Bridgewater State University*
 Stephen Johnson, *William Penn University*

Jeff Klahn, *University of Iowa*
 Ned Knight, *Linfield College*
 Frank Kuserk, *Moravian College*
 Kate Lajtha, *Oregon State University*
 Vic Landrum, *Washburn University*
 Richard Lutz, *Rutgers University*
 Richard MacMillen, *University of California at Irvine*
 Ken Marion, *University of Alabama at Birmingham*
 Deborah Marr, *Indiana University at South Bend*
 Chris Migliaccio, *Miami Dade College*
 Sherri Morris, *Bradley University*
 Steve O’Kane, *University of Northern Iowa*
 Matthew Parris, *University of Memphis*
 Rick Relyea, *University of Pittsburgh*
 Carol Rhodes, *College of San Mateo*
 Eric Ribbens, *Western Illinois University*
 Robin Richardson, *Winona State University*
 Rowan Sage, *University of Toronto*
 Thomas Sarro, *Mount Saint Mary College*
 Maynard Schaus, *Virginia Wesleyan College*
 Erik Scully, *Towson University*
 Wendy Sera, *University of Maryland*
 Mark Smith, *Chaffey College*
 Paul Snelgrove, *Memorial University of Newfoundland*
 Amy Sprinkle, *Jefferson Community College Southwest*
 Barbara Shoplock, *Florida State University*
 Christopher Swan, *University of Maryland*
 Alessandro Tagliabue, *Stanford University*
 Charles Trick, *University of Western Ontario*
 Peter Turchin, *University of Connecticut*
 Neal Voelz, *St. Cloud State University*
 Joe von Fischer, *Colorado State University*
 David Webster, *University of North Carolina at Wilmington*
 Jake Weltzin, *University of Tennessee*

Bevor ein modernes Lehrbuch erscheinen kann, müssen sich zahlreiche Redakteure und Lektoren mit Spezialaufgaben wie Entwicklung, Fotografie, Grafik, Illustration, Copyediting, Produktion und anderem beschäftigen. Geleitet wird ein solches Spezialistenteam von einer Person, bei der alle Fäden zusammenlaufen. Bei dieser Person handelte es sich um die Lektorin Alissa Anderson. Ihren Bemühungen, ihrem Organisationstalent und ihrer beruhigenden Wirkung während der hektischen Produktionsphase war es letztlich zu

verdanken, dass dieses Projekt nicht nur möglich wurde, sondern auch noch Spaß machte. Mit Worten sind unsere Wertschätzung und unser Respekt nicht angemessen wiederzugeben.

Während der ganzen Zeit mussten unsere Angehö-

rigen, insbesondere unsere Partnerinnen Nancy und Alice, die Widrigkeiten der Buchproduktion ertragen. Ihre Liebe, ihr Verständnis und ihre Unterstützung schaffen das ausgeglichene Umfeld, das unsere Arbeit erst möglich macht.

Vorwort zur deutschen Ausgabe

Als der deutsche Evolutionsbiologe und Zoologe *Ernst Haeckel* im Jahr 1866 den Begriff „Ökologie“ prägte, war nicht abzusehen, welche großartige wissenschaftliche Entwicklung die *Ökologie* nehmen sollte. Auch die hohe gesellschaftliche Relevanz konnte man noch nicht erkennen. Ausgehend von einer Disziplin, die sich mit den Interaktionen zwischen Organismen untereinander und mit ihrer abiotischen Umwelt befasst und ihre Stoff-, Energie- und Informationsflüsse analysiert, hat sie sich heute zu einer „Metawissenschaft“ entwickelt. Während die Ökologie sich zunächst auf die Disziplinen der Pflanzenökologie, der Tierökologie sowie der marinen und limnischen Ökologie beschränken ließ, sind es heute eine Vielzahl von Einzeldisziplinen, die sich unter dem großen Dach der Ökologie vereinen. Gebiete wie die *Chemische Ökologie*, *Paläoökologie*, *Theoretische Ökologie*, *Experimentelle Ökologie*, *Community Ecology*, *Renaturierungs-*, *Makro-*, *Landschafts-* oder *Humanökologie* sind weitgehend eigenständige Disziplinen geworden und haben als Lehr- und Forschungsgebiete Eingang in die Hochschulen gefunden. Mit dieser Auffächerung haben sich die Fragestellungen und die Methoden der Ökologie um ein Vielfaches vermehrt. Komplizierte Experimente, sehr große Datenmengen und komplexe mathematische Auswertungsverfahren sind inzwischen Standard. Dennoch bleibt der interdisziplinäre Ansatz bestehen.

Heute hat die Ökologie die Grenzen der Biologie längst überschritten und ökologische Fragestellungen sind auch für die Soziologie, Psychologie, Medizin, die Wirtschaftswissenschaften und weitere Disziplinen relevant. Der Grund ist ihre große Bedeutung für den Menschen; wir erhoffen von der ökologischen Forschung Lösungsansätze für uns bedrohende Umweltprobleme: Klimawandel, Verknappung und Verschmutzung natürlicher essentieller Ressourcen und anderes. Damit hat die Ökologie als Wissenschaft eine erhebliche Bedeutung für unsere Gesellschaft und die Zukunft des Menschen.

Als ich im Jahr 1992 die Abteilung Ökologie an der *Universität Osnabrück* übernahm, hatte ich den Anspruch, die Ökologie in der Lehre zusammen mit meinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern in möglichst großer Breite zu vertreten und dabei die Gebiete Pflanzenökologie, Vegetationsökologie, Tierökologie, Bio-

zönologie einschließlich einer Ökologie der Großökosysteme der Erde zu berücksichtigen. Im Rahmen von drei doppelstündigen Vorlesungen, verteilt auf zwei Semester, werden diese ökologischen Inhalte seither vermittelt. Ein großes Defizit bestand darin, dass die Studierenden sich auf eine Vielzahl von Lehrbüchern stützen mussten. Es fehlte einfach *das* umfassende Lehrbuch. Als ich auf das Werk *Elements of Ecology* von Thomas M. Smith und Robert Leo Smith stieß, war ich überrascht, wie gut sich der dort behandelte Stoff mit dem meiner Vorlesungen zur Deckung bringen ließ. Die Autoren geben auf verständliche Weise einen Gesamtüberblick über das komplexe Gebiet der Ökologie und verknüpfen wichtige ökologische Fragestellungen mit spezifischen Forschungsergebnissen. Farblich unterlegte Exkurskästen zeigen wissenschaftliche Experimente, Labor- und Freilandmethoden, ihre Anwendungen in der Wissenschafts- und Berufspraxis sowie konkrete ökologische Beispiele auf. Einen Schwerpunkt bildet auch die Vorstellung verschiedener mathematischer Methoden. Es fehlen jedoch Beispiele mit dem Bezug zu mitteleuropäischen Lebensräumen oder bestimmte methodische Vorgehensweisen. Dennoch ist – neben der Breite des Stoffes – besonders die hohe Aktualität vieler Beispiele aus der Forschung bemerkenswert.

Nun liegt die deutsche Ausgabe dieses Buches vor. Im Lauf eines Jahres habe ich es kritisch geprüft und eine Vielzahl von Ergänzungen und Anpassungen vorgenommen. Ökologische Begriffe erhielten eine genauere Definition und alle Organismenarten sind nun mit ihren wissenschaftlichen Namen belegt. Wenn es möglich war, wurden Beispiele aus dem mitteleuropäischen Raum angeführt und mit neuem Bildmaterial belegt. Ökologische Grundlagen, die aus europäischer Sicht von großer Bedeutung sind, habe ich hinzugefügt, zum Beispiel die nacheiszeitliche Entwicklung der Vegetation, die Entstehung der Kulturlandschaft sowie Aspekte des Naturschutzes. Das Literaturverzeichnis ist um deutsche Standardwerke und andere wichtige Publikationen ergänzt. Die aus unserer Sicht besonders relevanten Literaturhinweise sind an die jeweiligen Kapitel angefügt und kurz erläutert. Aber wir haben auch Wert darauf gelegt, viele Beispiele der amerikanischen Fassung beizubehalten.

Es bleibt nicht aus, dass durch eine so umfangreiche Überarbeitung der nunmehr vorliegende Band rund 1000 Seiten einnimmt. Sowohl der Verlag als auch ich sind überzeugt, dass mit der deutschen Ausgabe des *Smith & Smith* ein Buch entstanden ist, das in lebendiger Form den gesamten Lehr- und Lernstoff einer Einführung in die Ökologie für Haupt- und Nebenfachstudenten der Bio-, Agrar-, Forst- und Geowissenschaften sowie der Landschaftsökologie und Landschaftsplanung übersichtlich zusammenfasst, dies insbesondere auch unter dem Gesichtspunkt der neuen Bachelor- und Master-Studiengänge. Darüber hinaus ist es ein spannendes Arbeits- und Lesebuch für Studierende benachbarter naturwissenschaftlicher Fächer sowie für Praktiker ökologischer Arbeit im Natur- und Umweltschutz. Auch eignet es sich durch seine Aktualität zur Fortbildung für den Biologielehrer.

Eine besondere Bedeutung dieses Buches liegt in seiner didaktisch konzipierten Vorgehensweise. Zahlreiche Tabellen, Schaubilder, Fotos und Diagramme visualisieren die textliche Darstellung. Jedes Kapitel enthält eine ausführliche Zusammenfassung des Stoffs und wird durch Übungsfragen und kommentierte Hinweise zur Fachliteratur abgeschlossen.

Mein besonderer Dank gilt meiner Frau Prof. Dr. Angelika Schwabe-Kratochwil (*Technische Universität Darmstadt*), die große Teile des Textes kritisch geprüft, zahlreiche Verbesserungsvorschläge eingebracht

und aus ihrem Bildarchiv eine Vielzahl von neuen Abbildungen zur Verfügung gestellt hat. Herr Juniorprofessor Dr. Till Eggers (*Universität Osnabrück*) hat insbesondere die Kapitel, die sich mit statistischen Grundlagen der Ökologie und mit der Populationsökologie befassen, geprüft und überarbeitet. Auch ihm sei herzlich gedankt. Des Weiteren danke ich ausdrücklich dem Verlagsteam von Pearson Education Deutschland. Mit Herrn Dr. Stephan Dietrich wurde dieses Projekt in Angriff genommen und das Vorhaben vorstrukturiert, Herr Christian Schneider hat es bis in seine Endphase mit Rat und Tat begleitet. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Rainer Fuchs für die große Geduld bei der textlichen Feingestaltung.

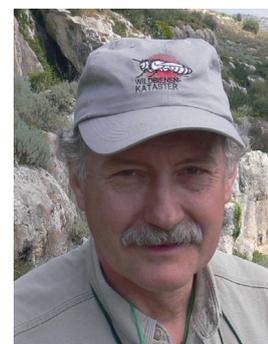
Verlag und Bearbeiter freuen sich über Anregungen und kritische Verbesserungsvorschläge aus dem Leserkreis.

Dieses Buch verfügt über eine Companion Website (CWS) mit zusätzlichem Material in elektronischer Form. Unter <http://www.pearson-studium.de> finden Dozenten alle Abbildungen und Tabellen aus dem Buch elektronisch zum Download. Studierende und Dozenten erhalten über diese Site auch Zugang zur Website des amerikanischen Originalbuches unter <http://www.ecologyplace.com> mit umfangreichen Lehr- und Lernmaterialien (auf dem Vorsatz dieses Buches, gleich hinter dem Buchdeckel, finden Sie eine genaue Zugangsbeschreibung).



Über den Bearbeiter der deutschen Ausgabe

Anselm Kratochwil studierte Zoologie, Geobotanik, Limnologie und Bodenkunde an der *Universität Freiburg/Br.* Nach dem Diplom reichte er seine Dissertation mit dem Thema *Blumen-Insekten-Gemeinschaften eines nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl: Aspekte der Co-Phänologie, der Biogeographie und der Co-Evolution* ein. Für diese Arbeit erhielt er den Goedecke-Forschungspreis der *Universität Freiburg*. Nach der Habilitation für das Fach Ökologie war er in den Jahren 1990 und 1991 Gastprofessor an der *Universität für Bodenkultur Wien* und der *Universität Utrecht*. Im Jahr 1992 erfolgte die Berufung an die *Universität Osnabrück*. Er übernahm zahlreiche Aufgaben der Selbstverwaltung als Dekan des Fachbereiches Biologie/Chemie, war Stellvertretender Direktor des Botanischen Gartens der Universität und ist im Vorstand des Instituts für Umweltsystemforschung. Er ist Mitglied zahlreicher inner- und außeruniversitärer Fachgremien. Seine Abteilung beschäftigt sich vorrangig mit den Themenkomplexen Bioökologie, Tierökologie, Vegetationsökologie und Experimentelle Ökologie. Im Jahr 2002 erhielt er den Transferpreis der Universität Osnabrück für Wissenstransfer und Kooperationen.



Anselm Kratochwil ist Mit-Herausgeber von *Phytocoenologia* und Mitglied zahlreicher internationaler und nationaler wissenschaftlicher Vereinigungen. Der Schwerpunkt seiner wissenschaftlichen Arbeit liegt derzeit in der Untersuchung der Gemeinschaftsstruktur und Dynamik von Wildbienenengemeinschaften verschiedener Lebensräume im In- und Ausland. Darüber hinaus widmet er sich der Erforschung ökologischer Grundlagen zur Renaturierung von Binnendünen in Mitteleuropa. Zahlreiche wissenschaftliche Exkursionen führten ihn in viele Gebiete der Erde, unter anderem nach Afrika, Australien, Neuseeland, Japan und Spitzbergen.

TEIL I

Einführung und Grundlagen

1	Was ist Ökologie?	5
2	Adaptation und Evolution	25

Dieses Farbfoto eines „Erdaufganges“, aufgenommen von Apollo 8-Astronaut William A. Anders am 24. Dezember 1968, ist ein überaus wirkungsvolles Bild. Ein führender Umweltforscher bezeichnete es einmal zu Recht als das aussagekräftigste Umweltfoto aller Zeiten. Diese Fotografie inspiriert dazu, die Endlichkeit unseres Planeten angesichts der immensen Weite des Weltalls in die Metapher „Raumschiff Erde“ zu fassen. Was die ganze Menschheitsgeschichte hindurch als grenzenlose Weite empfunden worden war, schrumpfte plötzlich zu einer winzigen Kugel im All zusammen: ein Planet mit begrenzten Ressourcen, vollgepackt mit einer exponentiell wachsenden Bevölkerung und bedroht durch die Nutzung von Atmosphäre, Böden und Ozeanen als Abladeplatz für unseren „Wohlstandsmüll“ wie Kohlendioxid, Schwermetalle und chlorierte Kohlenwasserstoffverbindungen.

Mit dem Anstieg des Umweltbewusstseins und der wachsenden Besorgnis vor einer Umweltkrise wuchs die Überzeugung, dass das Verhältnis des Menschen zur Natur neu definiert werden müsse. Die Forschungsrichtung, die hierbei den Weg weisen soll, ist die **Ökologie**.

Mit der aufkommenden Umweltschutzbewegung der späten 1960er und frühen 1970er Jahre rückte die Ökologie – ein Begriff, der bis dahin nur recht wenigen



„Erdaufgang“, im Vordergrund die Mondoberfläche.

Biologen etwas sagte – plötzlich in den Mittelpunkt des öffentlichen Interesses. Die verheißungsvolle neue Wissenschaft sollte zum Wegweiser für die Beziehungen der Menschen zu ihrer Umwelt werden und der Begriff „Ökologie“ wurde zu einem Allerweltswort, das nun überall in Zeitungen, Zeitschriften und Büchern auftauchte – wenn auch oft in nicht korrekter Form. Selbst heute wird er noch mit Begriffen wie „Umwelt“, „Umweltschutz“ oder „Umweltschutzbewegung“ verwechselt. Doch Ökologie ist weder das eine noch das andere. Die Umweltschutzbewegung hat es sich zum Ziel gesetzt, die Umwelt zu „verbessern“. Ihre Aktivitäten liegen im Bereich der Öffentlichkeits- und Lobbyarbeit.

Aber was ist nun Ökologie? Ökologie ist im Kern eine biologische Wissenschaft. Gemäß der üblichen Definition ist Ökologie **die wissenschaftliche Erforschung der Beziehungen zwischen Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt**. Diese Definition ist brauchbar, solange man die Begriffe „Beziehungen“ und „Umwelt“ in ihrer weitesten Bedeutung verwendet. Zur „Umwelt“ eines Organismus gehören alle unbelebten (abiotischen) und belebten (biotischen) Faktoren und Elemente, die in seiner Umgebung vorhanden sind und auf ihn wirken, aber auch von ihm beeinflusst werden können. Die „Beziehungen“ umfassen einerseits die Interaktionen zwischen den Organismen (Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften), andererseits aber auch solche im Energie-, Stoff- und Informationsfluss.

Der Begriff „Ökologie“ leitet sich von den griechischen Wörtern *oikos* (Haus, Haushalt) und *logos* (Lehre) ab. Damit ist die Ökologie von der Wortbedeutung her die „Lehre vom Haushalt [der Natur]“. Tatsächlich wurde der Begriff „Ökologie“ im Jahre 1866 von dem deutschen Zoologen Ernst Haeckel (1834–1919) geprägt, einem engagierten Verfechter der Evolutionslehre von Charles Darwin (1809–1882). In seinem Buch *Generelle Morphologie der Organismen* wies Haeckel ausdrücklich auf diesen Zusammenhang hin, als er schrieb:

Unter Oecologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle „Existenzbedingungen“ rechnen können. Diese sind teils organischer teils anorganischer Natur. [Weiterhin] Zu den anorganischen Existenzbedingungen, welchen sich

jeder Organismus anpassen muß, gehören zunächst die physikalischen und chemischen Eigenschaften seines Wohnorts, das Klima (Licht, Wärme, Feuchtigkeits- und Elektrizitätsverhältnisse der Atmosphäre), die anorganischen Nahrungsmittel, Beschaffenheit des Wassers und des Bodens etc.

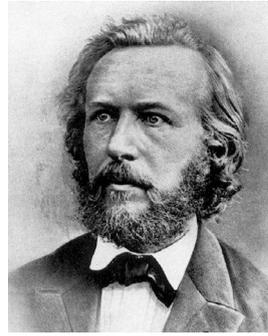
Als organische Existenzbedingungen betrachten wir die sämtlichen Verhältnisse des Organismus zu allen übrigen Organismen, mit denen er in Berührung kommt, und von denen die meisten entweder zu seinem Nutzen oder zu seinem Schaden beitragen.

Im Jahre 1870 formulierte Haeckel in einem Aufsatz über *Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie*:

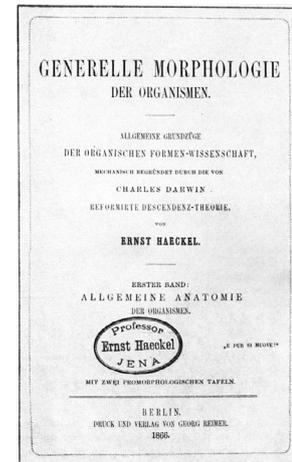
Unter Oecologie verstehen wir die Lehre von der Oeconomie, von dem Haushalt der thierischen Organismen. Diese hat die gesamten Beziehungen des Thieres sowohl zu seiner anorganischen, als zu seiner organischen Umgebung zu untersuchen, vor allen die freundlichen und feindlichen Beziehungen zu denjenigen Thieren und Pflanzen, mit denen es in directe oder indirecte Berührung kommt.

Haeckels Orientierung an den neuen, revolutionären Ideen, die Charles Darwin in seinem 1859 erschienenen Buch *The Origin of Species (Die Entstehung der Arten)* vorgestellt hatte, ist wichtig, denn auch Darwin war mit ökologischen Gedankengängen bestens vertraut. Das zeigt in bemerkenswerter Weise das Kapitel „Verwickelte Beziehungen zwischen allen Tieren und Pflanzen“ oder das von ihm 1881 verfasste Buch *Die Bildung von pflanzlichem Humus durch die Tätigkeit der Würmer*. Die Theorie der natürlichen Auslese (natürliche Selektion) bildet auch einen wichtigen Eckpfeiler der Ökologie. Dass sich Darwin ebenso mit ökologischen Phänomenen beschäftigen musste, ist verständlich, denn die Evolutionstheorie setzt Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt als selektierende Faktoren voraus. Die Selektionstheorie liefert uns ein Werkzeug, das es uns auch erlaubt, über die reine Beschreibung hinaus diejenigen Phänomene zu überprüfen, die die Verbreitung und Häufigkeit von Organismen bestimmen.

Es vergingen genau 100 Jahre, nachdem Haeckel den Begriff der Ökologie geprägt hatte, als im Jahr 1966 in Deutschland der erste Lehrstuhl für Ökologie an



Ernst Haeckel im Jahr 1874 und das Frontispiz von *Generelle Morphologie der Organismen* (aus G. Uschmann, 1984).



der Universität Kiel eingerichtet wurde, den Wolfgang Tischler (1912–2007) bis zu seiner Emeritierung im Jahre 1977 innehatte.

Seit dem Aufstieg in den 1960er Jahren zur Kerndisziplin der Umweltschutzbewegung hat der Wissenschaftszweig der Ökologie eine erstaunliche Erweiterung und Vertiefung erfahren. Dabei überrascht es nicht, dass eine Wissenschaft, die ihr Forschungsfeld so weit definiert, ein derart breites Spektrum von Teildisziplinen hervorbringt: von der Ökophysiologie, die sich zum Beispiel mit der Funktionsweise des Stoffwechsels einzelner Organismen in Reaktion auf bestimmte Umweltfaktoren befasst, über die Ökosystemforschung, wo es um die Lebensgemeinschaften und ihre Umwelt (insbesondere die Stoffflüsse) geht, bis hin zur Landschaftsökologie und letztlich zu einer global ausgerichteten Ökologie der gesamten Erde als integriertes System. Es ist das Ziel dieses Buches, eine Einführung und einen Überblick über diese vielgestaltige Wissenschaft mit ihren verschiedenen Disziplinen zu vermitteln und ebenso ein Bewusstsein für die zunehmende Bedeutung der Ökologie als Wissenschaft für das Verhältnis des Menschen zur Natur zu schaffen.

Wir beginnen in Teil I mit einer Charakterisierung der Ökologie als Wissenschaft (Kapitel 1: *Was ist Ökologie?*) sowie ihrer Geschichte, ihres Gültigkeitsbereiches und ihres Verhältnisses zu anderen Disziplinen. Anschließend wenden wir uns dem Thema Anpassung und natürliche Selektion zu (Kapitel 2: *Adaptation und Evolution*) – einem einheitlichen Konzept, das die Grundlage für eine Verknüpfung all der Phänomene und Prozesse bildet, die uns anschließend auf den verschiedenen Ebenen der ökologischen Forschung begegnen werden: bei Organismen, Populationen, Lebensgemeinschaften und Ökosystemen.

Was ist Ökologie?

1

1.1	Organismen treten innerhalb von Ökosystemen mit ihrer spezifischen Umwelt in Wechselbeziehungen ...	7
1.2	Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet	7
1.3	Die Ökologie hat eine bewegte Vorgeschichte	8
1.4	Die Ökologie hat enge Verbindungen zu anderen Disziplinen	13
1.5	Die Ökologie verwendet wissenschaftliche Methoden	15
1.6	Experimente können zu Vorhersagen führen	20
1.7	Das Fehlen absoluter Erkenntnissicherheit ist eine Grundeigenschaft der ökologischen Wissenschaft	20
1.8	Der elementare Untersuchungsgegenstand der Ökologie ist das Individuum	22
	Zusammenfassung	22
	Übungsfragen	23
	Literaturtipps	23

ÜBERBLICK



Im Rahmen seiner Untersuchungen an Vogelarten des Røst-Archipels (Lofoten, Norwegen) führt der Wissenschaftler Anker Nilson morphologische Messungen an Küken des Papageitauchers (*Fratercula arctica*) durch.

Organismen stehen mit ihrer Umwelt in vielerlei Wechselbeziehungen. Die strahlungsenergetischen, physikalischen und chemischen Bedingungen, denen sie ausgesetzt sind, etwa Lichtintensität, Temperatur und Feuchtigkeit, beeinflussen grundlegende physiologische Prozesse, die für Überleben und Wachstum unentbehrlich sind. Ein Tierindividuum muss nach Nahrung suchen, um lebenswichtige Nährstoffe für den Bau- und Betriebsstoffwechsel zu gewinnen, und sich dabei davor schützen, selbst zur Nahrung anderer Organismen zu werden. Es muss „Freund“ von „Feind“ unterscheiden können und dabei zwischen potenziellen Paarungspartnern und Räubern differenzieren. All dies geschieht letztlich im Hinblick auf das große

Ziel aller lebenden Organismen: die Weitergabe ihrer genetischen Information an die nachfolgenden Generationen.

Die **Umwelt** eines jeden Organismus ist ein Bereich mit konkreter räumlicher und zeitlicher Ausdehnung. Diese kann so riesig und weitgehend stabil sein wie ein Ozean oder so klein und vergänglich wie eine Pfütze nach einem Frühlingsregen. Eine solche Umwelt umfasst bestimmte energetische, physikalische, chemische sowie strukturelle und zeitliche Eigenschaften, aber auch Mitlebewesen, die dort existieren. Diese Einheit aus Lebensraum und Lebensgemeinschaft bildet das, was man in der Ökologie als **Ökosystem** bezeichnet.

Organismen treten innerhalb von Ökosystemen mit ihrer spezifischen Umwelt in Wechselbeziehungen

1.1

Wechselwirkungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt finden innerhalb von **Ökosystemen** („ökologischen Systemen“) statt. Systeme im biologisch-ökologischen (eine Zelle, ein Ökosystem), aber auch im technischen Sinne (ein Kraftfahrzeugmotor) zeichnen sich durch strukturelle und funktionelle Eigenschaften aus. Die Stabilität eines Systems wird durch einen Komplex verschiedener gesetzmäßig und regelhaft angeordneter Komponenten gewährleistet, die miteinander in Wechselbeziehung stehen und sich gegensei-



Abbildung 1.1: Im Inneren eines vertikal strukturierten Wald-ökosystems im küstennahen Südost-Alaska. Sitkafichten (*Picea sitchensis*) strecken sich mit ihren Ästen dem Sonnenlicht entgegen und zahlreiche Moosarten bedecken abgestorbene Äste im Bereich der Stammschicht. Jungbäume bilden die Strauchschicht; die Krautschicht ist dicht geschlossen. Eine weitere Schicht von Moosen bedeckt den Waldboden und nutzt so die Nährstoffe, die durch die Gemeinschaft von Bakterien und Pilzen im Boden – in ihrer Rolle als Zersetzer – mineralisiert wurden. Zusätzlich beherbergt dieser Wald eine Vielzahl von Tierarten, darunter auch größere Arten unter den Wirbeltieren wie Weißkopfeeadler (*Haliaeetus leucocephalus*), Maultierhirsch (*Odocoileus hemionus*) und Braunbär (*Ursus arctos*).

tig positiv oder negativ beeinflussen. Bei Ökosystemen sind es zunächst zwei Grundbestandteile: die **belebte (biotische)** Komponente (Lebensgemeinschaft oder Biozönose) und die **unbelebte (abiotische)** Komponente (Lebensraum oder Biotop).

Betrachten wir ein natürliches Ökosystem wie beispielsweise einen Wald (► Abbildung 1.1). Die abiotische Komponente eines Waldes bilden mit seinen strahlungsenergetischen, physikalischen, chemischen und strukturellen Elementen zum Beispiel das Klima und der Nährstoff- und Wasserhaushalt des Bodens. Die biotische Komponente umfasst alle Organismen (Pflanzen, Tiere, Pilze und Mikroorganismen), die dort leben. Die Beziehungen dieser Elemente untereinander sind insofern komplex, da jeder Organismus nicht nur auf die abiotischen Umweltfaktoren reagiert, sondern diese auch aktiv verändert und dabei selbst zu einem Umweltfaktor wird. Der Kronenraum der Bäume fängt das meiste Sonnenlicht auf und nutzt es zur Photosynthese. Dadurch werden die Lebensbedingungen derjenigen Pflanzenarten verändert, die am Boden wachsen, indem sich die Sonneneinstrahlung und die Lufttemperatur dort verringern. Vogelarten, die in der Kraut- und Streuschicht nach Insekten suchen, senken deren Anzahl und verändern damit auch die Lebensbedingungen für andere Tiere, die sich ebenfalls dort von Insekten ernähren. Mit der Reduktion der Insektenpopulationen beeinflussen die Vögel zudem indirekt die Interaktionen der verschiedenen dort lebenden Insektenarten. Diese komplexen Wechselwirkungen zwischen belebten und unbelebten Elementen eines Ökosystems werden wir in den folgenden Kapiteln noch detaillierter studieren.

Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet

1.2

Die Organismen, die zum Beispiel einen Wald bewohnen, gehören verschiedenen Arten an. In der Ökologie bezeichnet man eine Gruppe von Individuen, die derselben Art angehören und in einem abgrenzbaren Gebiet eine potenzielle Fortpflanzungsgemeinschaft darstellen, als eine **Population**. Populationen von Pflanzen- und Tierarten eines Ökosystems leben nicht unabhängig voneinander. Manche Populationen konkurrieren mit anderen um begrenzte Ressourcen wie Nahrung, Wasser oder Raum. In anderen Fällen bildet

eine Population die Nahrungsgrundlage einer anderen. Zwei Populationen können auch voneinander profitieren, wenn symbiontische (mutualistische) Beziehungen zwischen zwei Arten bestehen (siehe Kapitel 15). Die Gesamtheit aller Arten eines Ökosystems mit ihren jeweiligen Populationen bezeichnet man als **Lebensgemeinschaft** oder **Biozönose**.

Damit wird deutlich, dass ein Ökosystem, bestehend aus der Lebensgemeinschaft und der abiotischen Umwelt, zahlreiche Organisations- und Komplexitätsebenen aufweist. Auf einer ersten und untersten Ebene reagieren nur einzelne Individuen auf die abiotische Umwelt und können diese beeinflussen. Auf einer nächsthöheren Ebene bilden Individuen einzelner Arten Populationen, in einem Wald etwa eine Population von Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) oder eine von Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*). Diese Populationen können nach Kriterien wie Individuenzahl (Abundanz), Vermehrungsrate oder Altersaufbau genau beschrieben werden. Individuen einer Population können miteinander, aber auch mit Individuen anderer Arten interagieren; sie bilden eine Lebensgemeinschaft. Pflanzenfresser (Phytophage) konsumieren Teile von Pflanzen, Räuber (Prädatoren) töten ihre Beute und fressen sie, und jeder Einzelne von ihnen konkurriert in der Regel um begrenzte Ressourcen. Stirbt ein Organismus, werden die Überreste von anderen Organismen (Destruenten) zersetzt – zunächst von einzelnen Tierarten für eine Mineralisierung vorbereitet und dann durch Pilze und Mikroorganismen (Bakterien) im Rahmen der Mineralisierung zu anorganischem Material reduziert. Dadurch können die chemischen Bestandteile der toten Organismen schließlich wieder als Nährstoffe in den Kreislauf einfließen. Die Ökologie ist die Wissenschaft, die all diese Wechselbeziehungen untersucht – das komplexe Wechselwirkungsgeflecht zwischen Organismen und ihrer Umwelt.

Die Ökologie hat eine bewegte Vorgeschichte

1.3

Die Ursprünge der meisten Wissenschaften, etwa Mathematik, Chemie oder Physik, lassen sich leicht nachzeichnen. Bei der Wissenschaft der Ökologie ist das anders. Deren Wurzeln sind weit verzweigt und reichen bis in die Anfänge der Zoologie, Pflanzenwissenschaften, Vegetationsgeographie, limnischen und

marinen Biologie. Ihre Entwicklung ist mit zahlreichen wissenschaftlichen Fortschritten verflochten, die in anderen Teilgebieten von Bio- und Geowissenschaften erzielt wurden. Obwohl der Begriff „Ökologie“ erst Mitte des 19. Jahrhunderts entstand und ein weiteres Jahrhundert benötigte, um in den allgemeinen Sprachgebrauch Eingang zu finden, ist das dahinter stehende Konzept schon viel älter.

Eine Erforschung ökologischer Sachverhalte hat ihre Ursprünge bereits in der Antike. Aristoteles (384–322 v. Chr.), Begründer der abendländischen Biologie und Zoologie, beschreibt in seinen zoologischen Schriften auch Beziehungen einzelner Tierarten zu ihrer Umwelt. Sein Schüler Theophrast (372–287 v. Chr.), Begründer der Botanik, liefert Beispiele aus dem Pflanzenreich. Ein Buch von Hippokrates von Kos (um

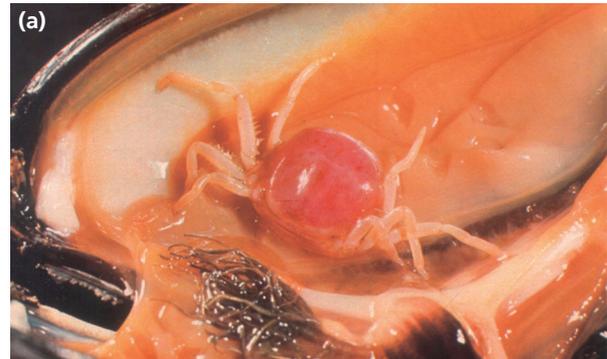


Abbildung 1.2: (a) Die in der Mantelhöhle der Steckmuschel (*Pinna nobilis*) lebende Muschelwächterkrabbe (*Pinnotheres pisum*); (b) Steckmuschel (*Pinna nobilis*).

460–370 v. Chr.), dem berühmtesten Arzt der Antike, wird später auch als die *Schrift von der Umwelt* bezeichnet. Hierin erläutert er den Einfluss verschiedener Umweltfaktoren auf die Gesundheit des Menschen, so zum Beispiel der des Klimas, der Witterung, der Jahreszeiten, des Wassers und Bodens, aber auch den der jeweiligen Lokalität und der Lebensgewohnheiten. Der große Kreislauf der Natur als ein notwendiges Geschehen für die Entstehung neuen Lebens ist der Inhalt der Schrift *De rerum natura* des römischen Philosophen Lukrez (96–55 v. Chr.). Er erkannte ein Fundamentalsatz der Ökologie, nämlich dass wesentliche Prozesse in der Natur zyklisch verlaufen. Der römische Historiker und Schriftsteller Plinius Secundus der Ältere (23–79 n. Chr.) verfasste eine *Naturgeschichte*. Hierin beschreibt er auch zahlreiche ökologische Phänomene, so zum Beispiel das nichtparasitische Leben der Muschelwächterkrabbe (*Pinnotheres pisum*, ► Abbildung 1.2a) in der Mantelhöhle der im Mittelmeer vorkommenden Steckmuschel (*Pinna nobilis*, Abbildung 1.2b). Auch teilt er die Tierwelt in Luft-, Wasser- und Landtiere ein, eine Gliederung, die bis weit in das Mittelalter erhalten blieb. Eine Fülle ökologischer Beobachtungen enthält das um 1260 entstandene Werk des Hohenstaufers Friedrich II. *De arte venandi cum avibus* („Über die Kunst, mit Vögeln zu jagen“, ► Abbildung 1.3). Er charakterisiert darin die Lebensweise verschiedener Vogelarten, ihre Nahrungssuche, ihr Nistverhalten, ihre Reaktion auf Witterungseinflüsse und auch Beobachtungen über den Vogelzug.

Das 17. und das 18. Jahrhundert liefern eine Fülle von Beiträgen für die ökologische Wissenschaft, ohne dass es den Begriff „Ökologie“ zu jener Zeit bereits gab. So ist der Holländer Antonie van Leeuwenhoek (1632–1723) heute vorwiegend als Pionier im Mikroskopbau bekannt. In seinen Untersuchungen versuchte er aber auch Fragen über Nahrungsketten und über populationsdynamische Phänomene bei Mikroorganismen zu beantworten. Der französische Naturwissenschaftler René-Antoine Ferchault de Réaumur (1683–1757) behandelt in seinem sechsbändigen Werk über Insekten (*Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*) Blattminierer, Gallbildner und Insektenstaaten und geht auch auf den Einfluss bestimmter Umweltfaktoren auf Insekten ein. Ein besonders umfangreiches, allein dreizehn Bände umfassendes Werk über die Tierwelt und ihre Anpassung an die Umwelt stammt von dem französischen Naturwissenschaftler



Abbildung 1.3: Aus dem Werk des Hohenstaufers Friedrich II. *De arte venandi cum avibus*. Ökologische Einteilung: Wasservögel: Schwan, Pelikan, Kormoran; Sumpfvögel: Brachvogel; Nahrungspräferenzen: Fischfresser: Reiher, Kormoran; Körnerfresser: Schwan.

Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707–1788) aus den Jahren 1749 und 1769 mit dem Titel *Histoire générale et particulière*. Buffon beschäftigte sich auch mit damals schon beträchtlichen negativen menschlichen Einflüssen auf die Natur. So schreibt er unter anderem:

Die seit Urväterzeiten bewohnten Länder bedecken wenig Wälder, Seen oder Sümpfe, aber viele Heidelandschaften und Gestrüpp; ihre Berge sind kahl, die Kräuter abgeweidet und ihre Böden daher weniger fruchtbar, denn es mangelt ihnen an organischen Substanzen, wie sie auch in Hölzern enthalten sind, die in bewohnten Ländern aber gefällt werden.

Einen weiteren wichtigen Ursprung hat die Ökologie, wie wir sie heute kennen, in der Pflanzengeographie. Bedingt durch die Entwicklung der Seefahrt und die Fülle an durchgeführten Expeditionen auf bisher noch weitgehend unbekanntem Kontinenten begannen Botaniker im 19. Jahrhundert mit der Erforschung und Kartierung der Pflanzenwelt der Erde.

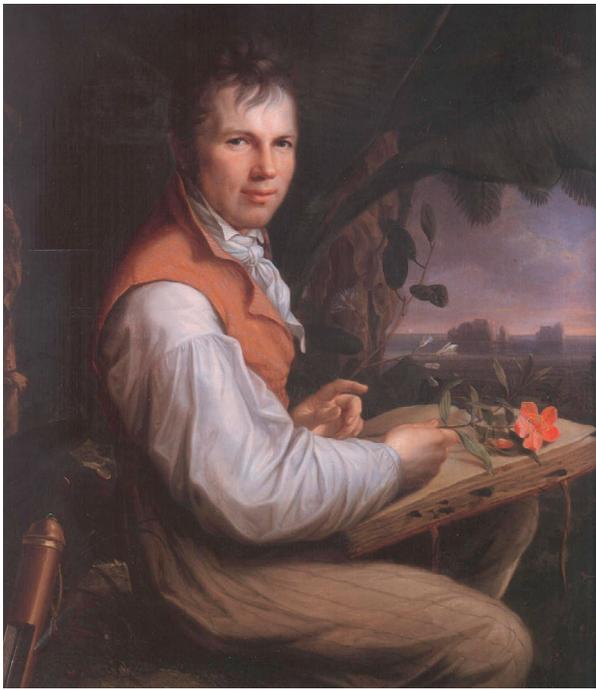


Abbildung 1.4: Das Ölgemälde von Friedrich Georg Weitsch (1806) stellt Alexander von Humboldt beim Herbarisieren kurz nach der Rückkehr von seiner Forschungsreise dar. Im Hintergrund des Bildes ist eine idealisierte Urwaldlandschaft abgebildet. Links angelehnt steht das Reisebarometer, sein wichtigstes Messinstrument neben seinem Sextanten (aus Alexander von Humboldt. *Netzwerke des Wissens*. Ausstellungskatalog Berlin 1999).

Die Erforschung neuer Kontinente wäre ohne eine Pflanzen- und Tiersystematik nur schwer möglich gewesen. Der Schwede Carl von Linné (1707–1778) befasste sich als Begründer der binären Nomenklatur aber nicht nur mit Systematik, sondern auch mit vielen ökologischen Fragestellungen. Auf ihn geht der Begriff das **Habitat** (Lebensraum) zurück. Mit der versubstantivierten dritten Person Singular des lateinischen Verbs *habitare* kennzeichnete Linné die Standorte, wo er die gesammelten Pflanzen und Tiere fand: zum Beispiel „habitat in silvis“ = bewohnt Wälder.

Frühen Pflanzengeographen wie Carl Ludwig Willdenow (1765–1812) und dem deutschen Naturforscher Alexander von Humboldt (1769–1859, ► Abbildung 1.4) – der im Übrigen auch Fragen des Zusammenlebens von Organismen untersuchte und im Jahr 1805 das Wort „Assoziation“ für eine Pflanzengemeinschaft prägte – fiel auf, dass Regionen mit ähnlichem Klima auch eine vom Lebensformtyp her ähnliche Pflanzenwelt beherbergen, auch wenn die Pflanzenarten selbst – taxonomisch gesehen – andere waren. Die Erkenntnis, dass strukturelle und funktionelle Eigenschaften von Pflanzen einer bestimmten Region

die vorherrschenden Umweltbedingungen (insbesondere das Klima) widerspiegeln, machte den Weg frei für eine neue Generation von Wissenschaftlern, die die Zusammenhänge zwischen Botanik und Vegetationsgeographie untersuchten (siehe Teil VIII).

Zu dieser neuen Generation von Wissenschaftlern zählt Johannes Warming (1841–1924) an der Universität Kopenhagen, der die tropische Vegetation Brasiliens untersuchte. Er schrieb den ersten Artikel über Pflanzenökologie, *Plantensamfund*. In diesem Text, der großen Einfluss auf die frühe Entwicklung der Ökologie hatte, verbindet Warming Pflanzenmorphologie, Taxonomie, Physiologie und Biogeographie zu einer sinnvollen Einheit. Warming ist auch der Erste, der den Begriff „Ökologie“ in einem Buchtitel verwendet (*Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*). Es erschien 1896, 30 Jahre nach Haeckels Definition der Ökologie.

Während der Entwicklung seiner Theorie zur Evolution und zum Ursprung der Arten stieß Charles Darwin (siehe Kapitel 2) auf die Schriften von Thomas Robert Malthus (1766–1834). Dieser, ein Ökonom und Kleriker, hatte das Prinzip formuliert, dass Populationen in exponentieller Weise anwachsen und sich dabei in regelmäßigen Zeitabschnitten verdoppelten, solange die Ernährungsgrundlage es zulässt. Schließlich begrenzten „starke, ständig wirksame Kräfte wie Krankheit und vorzeitiger Tod“ das Wachstum der Population. Aus diesem Konzept entwickelte Darwin seine Vorstellung von der „natürlichen Selektion“ als Mechanismus für die Entstehung neuer Arten (siehe Kapitel 2).

Unterdessen untersuchte ein österreichischer Augustinermönch, Gregor Mendel (1822–1884), ohne dass Darwin etwas davon wusste, im Klostergarten an Erbsen (*Pisum*) die Weitergabe bestimmter Eigenschaften von einer Generation zur nächsten. Mendels Arbeiten über die Vererbung und Darwins Werk über die natürliche Selektion bilden den historischen Ausgangspunkt für die Erforschung von Evolution und Adaptation, dem Feld der **Populationsgenetik**.

Darwins Theorie der natürlichen Selektion liefert in Verbindung mit den neuen Erkenntnissen der Genetik, die die Mechanismen der Übertragung von Eigenschaften von einer Generation auf die nächste untersucht, einen Schlüssel zum Verständnis der Zusammenhänge zwischen Organismen und ihrer Umwelt – dem Schwerpunktthema der Ökologie.

Frühe Ökologen, insbesondere Pflanzenökologen, beschäftigten sich intensiv mit den in der Natur vor-

kommenden Verbreitungsmustern von Arten und versuchten zu verstehen, wie diese durch spezifische Umweltfaktoren entstehen und erhalten bleiben. Einige, insbesondere Frederic Edward Clements (1874–1945), suchten nach einer Theorie, wie sich Organismengemeinschaften organisieren. Clements formulierte die Hypothese, dass sich eine Pflanzengesellschaft insgesamt wie ein komplexer Organismus oder Superorganismus verhalte, der sich über verschiedene Stadien hin bis zu einem Reife- oder „Klimax“-Stadium entwickle (siehe Kapitel 18). Einige seiner Kollegen jedoch, insbesondere Arthur George Tansley (1871–1955), lehnten die Theorie des Superorganismus ab. Tansley erarbeitete stattdessen ein weiterreichendes ökologisches Konzept, das lebende Organismen untereinander und ihre abiotische Umwelt zu einer funktionellen Einheit zusammenfasst. Diese bezeichnete er als **Ökosystem** (siehe Kapitel 20). Tansley war in seiner wissenschaftlichen Entwicklung stark durch das Studium von Warmings *Pflanzenökologie* geprägt worden.

Während sich die frühen Pflanzenökologen vorwiegend mit der Vegetation auf dem Festland befassten, interessierte sich eine Gruppe europäischer und nordamerikanischer Gewässerkundler für die Beziehungen der Pflanzen- und Tierwelt im Wasser. Sie entwickelten Konzepte der organischen **Nährstoffkreisläufe** und Trophiestufen und sprachen dabei erstmals von *Produzenten* und *Konsumenten*.

François-Alphonse Forel (1841–1912) beschrieb im Jahr 1891 die Stoffkreisläufe des Genfer Sees und deren Beziehung zum Wasser- und Energiehaushalt. Er untersuchte als Erster somit einen See nicht nur biologisch, sondern auch physikalisch und chemisch. Gleichzeitig äußerte er erste Gedanken über eine Gliederung von Seetypen, wobei seine physikalische Typisierung auf der thermischen Schichtung beruht. Auf ihn geht der Begriff *Limnologie* (Süßgewässerkunde) zurück. Die ersten Messungen des Stoffhaushaltes wurden von Edward Asahel Birge (1851–1950) und Chancey Juday (1871–1944) im Jahr 1911 an nordamerikanischen Seen durchgeführt. Beide dürfen als die Begründer der amerikanischen Limnologie gelten. Ihr Seetypensystem erfolgt nach chemischen Kriterien und der Sauerstoffschichtung. Der deutsche Limnologe August Thienemann (1882–1960) führte im Jahr 1913 erste physikalische und chemische Untersuchungen in den Eifelmaaren durch. Sein Verdienst ist der Ausbau des Seetypensystems, wobei er eine Typisie-

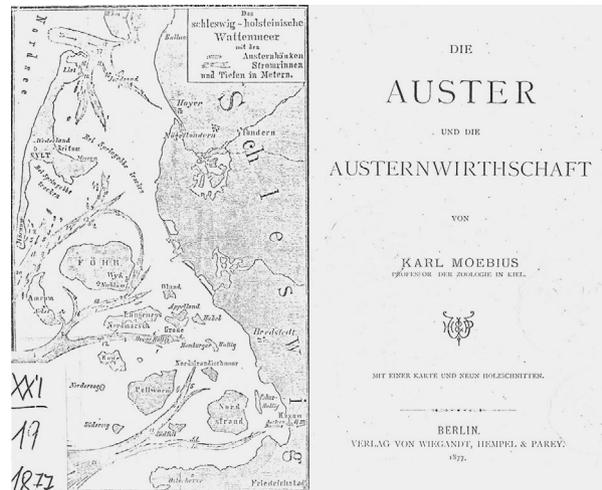


Abbildung 1.5: Frontispiz von Möbius' Buch *Die Auster und die Austernwirthschaft*, in dem der Begriff „Biozönose“ geprägt wurde. Links abgebildet ist eine Karte mit den Austerbänken der nordfriesischen Inseln, die Möbius im Rahmen dieser Arbeit kartiert hatte. Die nordfriesische Auster starb aus, die Bestände waren so stark dezimiert, dass der strenge Winter von 1928/29 sie völlig vernichtete. Die Austerbänke, an denen Möbius vor etwa 100 Jahren den Begriff der Biozönose geprägt hatte, existieren im nordfriesischen Wattenmeer heute nicht mehr.

rung nach chemischen und zoologischen Gesichtspunkten, nach Sauerstoffhaushalt und tierischer Besiedlung des Seegrundes durchführte. Thienemann erkannte die Wechselbeziehungen zwischen organischer Produktion, Seetiefe, Morphologie des Seebeckens und Sauerstoffhaushalt.

Die in Mitteleuropa durchgeführten Arbeiten beeinflussten einen jungen Limnologen, Raymond Laurel Lindeman (1915–1942) von der University of Minnesota. Der Gewässerkundler beschrieb Energie- und Stoffflüsse innerhalb von Lebensgemeinschaften in Seen. Zusammen mit den Veröffentlichungen von Tansley bildet Lindemans Artikel *The Trophic-Dynamic Aspects of Ecology* aus dem Jahr 1942 den Beginn der **Ökosystemforschung**.

Genau elf Jahre nach Haeckels Definition der Ökologie prägte im Jahr 1877 der Kieler Meeresbiologe Karl Möbius (1825–1908) den Begriff **Biozönose** (Lebensgemeinschaft, Lebensgemeinde) in einer Schrift mit dem Titel *Die Auster und die Austernwirthschaft*. (► Abbildung 1.5). Hierbei handelt es sich um den Ergebnisbericht einer Auftragsarbeit des „Ministeriums für landwirtschaftliche Angelegenheiten“. Möbius erhielt den Auftrag, die nordfriesischen Austerbänke zu erforschen, ihren Zustand und ihre Regenerationsfähigkeit, wobei letztlich von ihm Vorschläge bezüglich eines rationellen „Befischens“ erwartet wurden.

Er sollte herausfinden, wie man die Austernproduktion intensivieren könnte. Die umfassende Analyse von Möbius, einschließlich zahlreicher und auch umfangreicher experimenteller Untersuchungen, hierbei im Wesentlichen Freilandexperimente, ergab, dass hemmungsloser Raubbau die Erträge reduziert hatte und die Austernzucht nach französischem Vorbild an der deutschen Küste aufgrund der kühleren Temperaturen, des größeren Tidenhubs und einiger anderer Faktoren nicht möglich sei. So schreibt Möbius:

Jede Austernbank ist gewissermaßen eine Gemeinde lebender Wesen, eine Auswahl von Arten und eine Summe von Individuen, welche auf dieser Stelle alle Bedingungen für ihre Entstehung und Erhaltung finden, also den passenden Boden, hinreichende Nahrung, gehörigen Salzgehalt und erträgliche und entwicklungsgünstige Temperaturen. Jede daselbst wohnende Art ist durch die größte Zahl von Individuen vertreten, die sich den vorhandenen Umständen gemäß ausbilden können, ... [Weiterhin]

Die Wissenschaft besitzt noch kein Wort für eine solche Gemeinschaft von lebenden Wesen, für eine den durchschnittlichen äußeren Lebensverhältnissen entsprechende Auswahl und Zahl von Arten und Individuen, welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten. Ich nenne eine solche Gemeinschaft Biocoenosis oder Lebensgemeinschaft.*

Jede Veränderung irgendeines mitbedingenden Faktors einer Biozönose bewirkt Veränderungen anderer Faktoren derselben. Wenn irgendeine der äußeren Lebensbedingungen längere Zeit von ihrem früheren Mittel abweicht, so gestaltet sich die ganze Biozönose um; sie wird aber auch anders, wenn die Zahl der Individuen einer zugehörigen Art durch Einwirkungen des Menschen sinkt oder steigt, oder wenn eine Art ganz ausscheidet oder eine neue Art in die Lebensgemeinschaft eintritt. [Weiterhin] Das Übermaß, welches die Natur durch Steigerung einer der biocoenotischen Kräfte erzeugte, wird also durch das Zusammenwirken aller biocoenotischen Kräfte wieder vernichtet. Immer tritt wieder das biocoenotische Gleichgewicht ein.

* bios, das Leben, koinoiein, etwas gemeinsam haben

Infolge der Abgrenzung einer Biozönose durch Möbius war es nur konsequent, auch den Raum zu definieren, in dem eine Biozönose lebt. So definierten die deutschen Tiergeographen und Zoologen Friedrich Dahl (1856–1929) im Jahr 1908 und Richard Hesse (1868–1944) im Jahr 1924 die Lebensstätte einer Biozönose als ein **Biotop**. Die Erkenntnis, dass Organismen in der Natur in Gemeinschaften vorkommen, war nicht neu. Bereits im Jahr 1844 beschrieb der englische Zoologe Edward Forbes (1815–1854) gesetzmäßig wiederkehrende Tierassoziationen am Meeresgrund der ägäischen Küste jeweils in Abhängigkeit von der Struktur des Substrates. Im Jahr 1863 verfasste J. Lorenz eine Arbeit über Tiergemeinschaften im Quarnerischen Golf der Adria, und im Jahr 1867, ein Jahr, nachdem Haeckel den Begriff der Ökologie geprägt hatte, betonte der Skandinavier H. von Post die Bedeutung des gemeinsamen Studiums der pflanzlichen und tierischen Gemeinschaften.

Die bald auch ins Englische übersetzten *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie* von Richard Hesse und das Buch *Animal Ecology* (1927) des Engländer Charles Elton (1900–1991) beeinflussten stark die Entwicklung der Tierökologie in den USA. Zwei Pioniere waren Charles Adams (1873–1955) und Victor Ernest Shelford (1877–1968). Charles Adams veröffentlichte das erste Lehrbuch zur Tierökologie in den Vereinigten Staaten, *A Guide to Animal Ecology* (1913). Shelford verfasste das Buch *Animal Communities in Temperate America* (1913).

Das von fünf Ökologen der zweiten Generation 1949 herausgegebene enzyklopädische Werk *Principles of Animal Ecology* (W.C. Allee, A.E. Emerson, Thomas Park, Orlando Park und K.P. Schmidt) zeigt die neue Richtung auf, die die moderne Ökologie der letzten Jahrzehnte einschlagen sollte. Nun traten Nahrungsabhängigkeiten, Energiebilanzen, Populationsdynamik sowie natürliche Selektion und Evolution in den Vordergrund. In Deutschland legte unter den Tierökologen im Jahr 1949 Wolfgang Tischler (Kiel) mit den *Grundzügen der terrestrischen Tierökologie* den Grundstein für eine in der Zwischenzeit sich stark entwickelnde Disziplin. Auf pflanzen- und vegetationsökologischer Seite war es vor allem Heinz Ellenberg (Zürich und Göttingen, 1913–1997), der großen Einfluss auf die ökologische Forschung ausübte.

Die Schriften des Ökonomen und Klerikers Thomas Malthus, die für die Entwicklung von Darwins Ideen über den Ursprung der Arten so einflussreich waren,

gaben auch der Untersuchung natürlicher Populationen Auftrieb. Diese Forschungsrichtung spaltet sich Anfang des 20. Jahrhunderts in zwei Bereiche auf. Die **Populationsökologie** beschäftigt sich mit der Entwicklung von Populationen (einschließlich Geburten- und Sterberaten), Fluktuation, Ausbreitung und Wechselbeziehungen innerhalb der Arten. Die **Evolutionsökologie** befasst sich mit der natürlichen Selektion und der Evolution von Populationen. Beiden Bereichen eng verbunden ist die **Biozönologie** (*Ökologie der Lebensgemeinschaften, community ecology*), die unter anderem die Interaktionen verschiedener Arten und ihre Vergesellschaftung (sowohl Pflanzen als auch Tiere) untersucht. Eines der Hauptziele der Biozönologie ist das Verständnis von Ursachen der Entstehung, Erhaltung und Auswirkungen der Biodiversität.

Zur gleichen Zeit entstand auch die **Physiologische Ökologie** (*Ökophysiologie*). Diese erforscht die Reaktionen von Temperatur, Feuchtigkeit, Licht und andere Umweltfaktoren auf den Einzelorganismus.

Die Beobachtungen an Organismen beflügelten auch die **Ethoökologie** (*Ökologische Verhaltensforschung*), die unter anderem Fragen zur Fortpflanzungsbiologie, zum Nahrungserwerb oder zu bestimmten Verhaltensweisen, die die Populationsstruktur von Arten beeinflussen, im ökologischen Kontext untersucht.

Mit den Fortschritten von Biologie, Physik und Chemie im Laufe der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts entstanden auch im Bereich der Ökologie weitere Forschungsgebiete. Luftaufnahmen, zunächst aus Flugzeugen und dann von Satelliten, erlauben Wissenschaftlern Datenmessungen aus der Ferne und einen ganz neuen Blick auf die Erde. Im Rahmen der **Landchaftsökologie** wurde nun damit begonnen, die ökologischen Beziehungen zwischen Landschaftselementen (zum Beispiel Grünland, Feldgehölze, Gewässer) zu untersuchen und das Wirkungsgefüge in und zwischen Ökosystemen einer Landschaft aus ökologischer und geographischer Sicht näher zu analysieren. Ein neues Bewusstsein für die negativen Einflüsse der neuen intensiven Landnutzungsformen auf natürliche und halbnatürliche Ökosysteme führte zur Entwicklung der **Naturschutzökologie**, die die Erkenntnisse aus zahlreichen unterschiedlichen Bereichen, von Ökologie bis Ökonomie und Soziologie, für die Bewahrung der biologischen Artenvielfalt einsetzt. Die Anwendung von Kenntnissen über die Sukzession und die Funktionsweise von Ökosystemen zur Verbesserung, Pflege und Wiederherstellung gefährdeter

Lebensräume mit ihren bedrohten Lebensgemeinschaften brachte schließlich die **Renaturierungsökologie** (engl. *restoration ecology*) hervor, während das Verständnis der ganzen Erde als ein System im Brennpunkt des allerneuesten Zweiges der ökologischen Forschung steht – der **Globalen Ökologie**.

Die Ökologie hat enge Verbindungen zu anderen Disziplinen

1.4

An den komplexen Interaktionen innerhalb eines Ökosystems sind alle möglichen physikalischen, chemischen und biologischen Prozesse beteiligt. Bei der Untersuchung der entsprechenden Wechselwirkungen ist die Ökologie auf die Hilfe anderer Wissenschaften angewiesen. Damit wird die Ökologie zu einer interdisziplinären Wissenschaft mit den biologischen Basisdisziplinen Pflanzenwissenschaften, Mykologie, Zoologie, Mikrobiologie und, da sie sich mit der Vielfalt der Organismenwelt beschäftigt, besonders auch mit der Systematik.

Wenn wir in den folgenden Kapiteln Themen behandeln, die typischerweise Gegenstand von Disziplinen wie Biochemie, Physiologie, Morphologie und Genetik sind, geschieht dies nur zu dem Zweck, das Zusammenspiel von Organismen mit ihrer Umwelt besser verstehen zu lernen. So gehören etwa die Aufnahme von Kohlendioxid und die Transpiration von Wasser durch Pflanzen (siehe Kapitel 6) zur Pflanzenphysiologie. Die Ökologie untersucht nun, wie sich diese Prozesse zum Beispiel bei verschiedenen Temperatur- und Niederschlagsbedingungen verhalten. Dieses Wissen ist für das Verständnis der Verbreitung und Individuenzahl von Pflanzenpopulationen sowie für die Analyse von Strukturen und Funktionen von Landschaftsökosystemen essenziell. Auf ähnliche Weise benötigen wir Erkenntnisse aus vielen Bereichen der Geowissenschaften wie Mineralogie, Geologie, Geographie, Hydrologie und Klimatologie. Sie helfen uns, die Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt besser zu analysieren. Pflanzen beispielsweise beeinflussen durch ihre Wasseraufnahme die Bodenfeuchtigkeit und die Eigenschaften des Oberflächenabflusses von Wasser. Die Abgabe von Wasser durch pflanzliche Transpiration an die Atmosphäre erhöht deren Wasserdampfgehalt und beeinflusst damit auch regionale Niederschlagsverteilungen. Die geologische

ÖKOLOGIE UND MENSCH

■ Ökologische Problemkreise – der Faktor Mensch



Ökologen unterscheiden gerne zwischen der Ökologie als Grundlagenwissenschaft – der Erforschung der Wechselwirkungen von Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt – und der Angewandten Ökologie, die sich mit den Eingriffen des Menschen in die Umwelt befasst. Erstere wird vielfach mit der Erforschung einer vom Menschen unbeeinflussten ursprünglichen Natur gleichgesetzt. Diese Unterscheidung dringt sogar bis in die wissenschaftliche Fachliteratur vor. Forschungen über „die Natur“ finden sich in Zeitschriften wie *Ecology* (Ecological Society of America) und dem *Journal of Ecology* (British Ecological Society), während die Einflüsse des Menschen auf die Umwelt eher zum Beispiel in *Ecological Applications* (Ecological Society of America) und im *Journal of Applied Ecology* (British Ecological Society) abgehandelt werden. Diese traditionelle Unterscheidung lässt sich aber immer weniger aufrechterhalten, sowohl in der Theorie als auch in der Praxis. So verbindet auch die Gesellschaft für Ökologie der deutschsprachigen Länder (Deutschland, Österreich, Schweiz) mit ihrer Zeitschrift *Basic and Applied Ecology* beide Bereiche. Je mehr diese Unterscheidung verschwimmt, umso dringender stellt sich die Aufgabe, über den Begriff „Natur“ neu nachzudenken.

Der Mensch übt einen ständig wachsenden Einfluss auf seine Umwelt aus. Bereits in der Steinzeit (etwa 70.000 v. Chr.) beeinflussten die spezialisierten Sammler- und Jägerkulturen ihre Umwelt erheblich. So gibt es Hinweise darauf, dass das Aussterben bestimmter Großsäugetiere (Mammut, Wollnashorn, Steppenbison und Wildpferd) auch in Verbindung mit der übermäßigen Bejagung durch den Paläolithiker gebracht werden kann. Ähnliche Zusammenhänge lassen sich auch aus anderen Teilen der Erde nachzeichnen (Australien, Nordamerika). In der folgenden Epoche, der so genannten „Neolithischen Revolution“, schritt dieser Prozess rascher Verluste in der Tierwelt weiter voran, so zum Beispiel mit der Besiedelung Madagaskars und dem Vordringen der Polynesier nach Neuseeland und Hawaii. Die Zeit der „Neolithischen Revolution“ umfasste den Übergang zur Sesshaftigkeit, zum Ackerbau, zur Viehzucht und Metallverarbeitung und zum Handel. Hierdurch wurde eine deutliche Erhöhung der Bevölkerungszahl unseres Planeten möglich, von 5 auf 100 Millionen Menschen. Besonders starke Umwelteinflüsse gingen in dieser Zeit zum Beispiel vom Bergbau aus. Das Schmelzen von Kupferoxiderzen fand im Gebiet des heutigen Iran schon vor rund 5700 Jahren statt. Dabei mussten zwangsläufig große Mengen an Holz geschlagen und Wälder vernichtet werden.

Zur Zeit des Mittelalters ab 900 n. Chr. erfuhr die mitteleuropäische Landschaft grundlegende Änderungen: Aus einem Waldland wurde eine mehr oder weniger offene Kulturlandschaft. Bereits um 1200 n. Chr. erreichte der Waldanteil Mitteleuropas den heutigen Wert (etwa 30 Prozent der Gesamtfläche). Archivalien zeigen, dass er zeitweise sogar unter 20 Prozent lag. In die Zeit des Mittel-

alters fiel die planmäßige Erschließung der Wäldungen durch Rodung. Hierbei stand weniger die Schaffung großer Weideflächen im Vordergrund als vielmehr die direkte Nutzung des Holzes zur Herstellung von Holzkohle für Bergwerke, Salinen, Glashütten, Haus- und Schiffbau. Hinzu kommen Waldweide, verstärkte Bodenbearbeitung, intensivere Be- und Entwässerungen, gezielter Anbau von Nutzpflanzen, Erschließung großflächiger Weidegebiete und die Errichtung von Siedlungen und Städten. Um 1650 lebten etwa 500 Millionen Menschen auf der Erde, runde 200 Jahre später waren es vor dem Beginn der „Industriellen Revolution“ bereits 1 Milliarde Menschen. Seit 1950 haben folgende tiefgreifende Veränderungen die Landschaft Mitteleuropas erheblich beeinflusst: die Erfindung und über lange Zeit zunehmende Verwendung von Kunstdünger, die Einführung motorgetriebener Landmaschinen in der Landwirtschaft, die Erschließung der Landschaft durch Straßen, die Kanalisierung von Fließgewässern und umfangreiche Trockenlegungen.

Inzwischen liegt die Zahl der Weltbevölkerung bei weit über sechs Milliarden Menschen und damit wächst auch der Umfang der negativen Auswirkungen des Menschen auf den Planeten erheblich. Wir verbrauchen mehr als die Hälfte aller Süßwasserressourcen und menschliche Aktivitäten haben zwischen 30 und 40 Prozent der Erdoberfläche in Nutzflächen für die Nahrungs-, Brennstoff- und Textilfaserproduktion verwandelt (siehe Kapitel 27). Die Luftverschmutzung ist schon lange ein Grund zur Besorgnis und die Veränderungen der Atmosphäre durch das Verbrennen von fossilen Energieträgern haben mittlerweile Ausmaße erreicht, die das Erdklima verändern (siehe Kapitel 29).

In seinem Buch aus dem Jahr 1989, *The End of Nature*, rief der im Umweltschutz engagierte Schriftsteller Bill McKibben „das Ende der Natur“ aus. Die Kernaussage seines Textes war, die Menschen hätten die Erde inzwischen so sehr verändert, dass „jenes abgeschiedene und wilde Land, die Welt jenseits des Menschen,“ heute nicht mehr existiere. Obwohl manche von uns diesbezüglich nicht mit dem Autor übereinstimmen, wird es doch immer schwieriger, die natürliche Umwelt zu untersuchen, ohne den Einfluss menschlicher Aktivitäten der Vergangenheit oder der Gegenwart auf die betreffenden Ökosysteme berücksichtigen zu müssen. So wurden zum Beispiel die Urwälder im Osten Nordamerikas bis zur zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts großräumig für Siedlungen und Landwirtschaft (Tierzucht und Pflanzenanbau) gerodet. Erst als in den 1930er und 1940er Jahren viele dieser Agrarflächen verlassen wurden, nahm der Baumbestand im östlichen Nordamerika wieder zu. Man kann daher diese Ökosysteme nicht untersuchen, ohne ihre Entstehungsgeschichte mit zu berücksichtigen. Wir können die Verbreitung und die Häufigkeit der Baumarten in dieser Region nicht ohne das Wissen über die frühere Landnut-

zung erklären. Wir können die Nährstoffkreisläufe nicht verstehen, ohne zum Beispiel zu berücksichtigen, welche Mengen an Stickstoffverbindungen oder anderen Stoffen anthropogenen Ursprungs über die Atmosphäre hierher eingetragen wurden und auch heute noch werden (siehe Kapitel 22). Ebenso wenig können wir die Ursachen für die Abnahme der Vogelarten in jenen Wäldern verstehen, ohne zu untersuchen, welche Auswirkungen die Fragmentierung der Waldflächen durch landwirtschaftliche und städtebauliche Maßnahmen auf die Ausbreitung der Vogelarten, auf ihre Rückzugsmöglichkeiten vor Feinden und auf die Verfügbarkeit adäquaten Lebensraumes hat. Einige der zentralen Fragen der aktuellen Ökosystemforschung stehen in direktem Zusammenhang mit den möglichen Auswirkungen menschlicher Aktivitäten auf ter-

restrische und aquatische Ökosysteme und deren Vielfalt an Lebensformen. Daher werden wir in diesem Buch immer wieder in der Rubrik *Ökologie und Mensch* diese Fragen und Themen aufgreifen, um die Bedeutung der Ökologie als Wissenschaft für ein besseres Verständnis der Beziehungen des Menschen mit seiner Umwelt deutlich zu machen – einer Umwelt, der wir als Teil angehören und auf die wir essenziell angewiesen sind.

- 1 Wie würden Sie den Begriff „Natur“ definieren? Schließen Sie in Ihrer Definition den Menschen mit ein?
- 2 Was ist für Sie das drängendste Umweltproblem unserer Zeit? Welche Rolle könnte die Wissenschaft Ökologie zum Verständnis dieses Problems beitragen?

Beschaffenheit eines Gebietes bestimmt die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Wasser für das Pflanzenwachstum. Bei all diesen Beispielen sind andere Wissenschaftsdisziplinen entscheidend beteiligt, um zu verstehen, wie einzelne Organismen auf ihre Umwelt reagieren und sie zugleich selbst beeinflussen.

Mit dem Übergang ins 21. Jahrhundert hat die Ökologie eine weitere Grenze überschritten – heute müssen wir bei unserem Verständnis von Ökologie die dominante Rolle des Menschen über die Natur mit berücksichtigen. Unter den vielen Umweltproblemen, denen die Menschheit heute ausgesetzt ist, erweisen sich vier umfangreiche und miteinander zusammenhängende Faktorenkomplexe als entscheidend: Bevölkerungswachstum, Bedrohung der Artenvielfalt, Nachhaltigkeit und globaler Klimawandel. Mit dem Anstieg der Weltbevölkerung von etwa 500 Millionen auf über sechs Milliarden in den letzten 200 Jahren hat sich das Gesicht der Erde durch Intensivierung der Landnutzung dramatisch verändert. Waldrodungen für die Landwirtschaft und zur Gewinnung von Rohstoffen haben viele natürliche Lebensräume unwiederbringlich zerstört und zu einem in der Erdgeschichte nie da gewesenen Ausmaß an ausgerotteten Pflanzen- und Tierarten geführt. Zugleich beutet die wachsende Weltbevölkerung die natürlichen Ressourcen auf eine Weise aus, die nicht nachhaltig ist. Angesichts der steigenden Nachfrage nach Energie aus fossilen Quellen zur Aufrechterhaltung des wirtschaftlichen Wachstums verändert sich die chemische Zusammensetzung unserer Atmosphäre in einem Ausmaß, dass das Weltklima davon betroffen ist. Diese Umweltprobleme sind ökologischer Natur. Um Ursachen zu verstehen, Lösungen zu finden und die Folgen zu mildern, ist die

Ökologie als Wissenschaft unabdingbar (siehe den Kasten *Ökologie und Mensch* auf Seite 14 sowie Teil IX: *Humanökologie*). Zur Erforschung dieser Fragen ist jedoch ein breiterer interdisziplinärer Rahmen notwendig, um die historischen, sozialen, juristischen, politischen und ethischen Dimensionen besser einschätzen zu können. Diese inter- und transdisziplinäre Forschungsrichtung bezeichnet man als **Umweltwissenschaft**. Die Umweltwissenschaft untersucht den Einfluss des Menschen auf seine Umwelt. Sie beschäftigt sich dabei mit einem breiten Themenspektrum etwa aus den Bereichen Agronomie, Bodenkunde, Demografie, Landwirtschaft, Energiewesen und Hydrologie, um nur einige zu nennen.

Die Ökologie verwendet wissenschaftliche Methoden **1.5**

Um die Beziehungen von Organismen untereinander und zu ihrer Umwelt untersuchen zu können, müssen Ökologen im Labor wie im Freiland Experimente durchführen. Diese haben alle eines gemeinsam: Sie dienen zum Sammeln von Daten, um damit Hypothesen zu überprüfen (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 16).

Eine **Hypothese** ist eine faktisch begründete Annahme, die ein Wissenschaftler macht, um ein beobachtetes Phänomen zu erklären. Es sollte sich dabei um eine überprüfbare Aussage über Ursache und Wirkung eines Phänomens handeln. Eine Hypothese kann auf einer Beobachtung im Freiland oder im Labor basieren sowie auf Ergebnissen aus früheren Untersuchungen. Wenn eine Hypothese mehrfach auch von



QUANTITATIVE ÖKOLOGIE

■ Klassifizieren von ökologischen Daten

Ökologische Forschung ist immer mit dem Erheben von Daten verbunden – quantitative Beobachtungen und Messungen, mit denen Hypothesen überprüft und Schlussfolgerungen gezogen werden. Die Erhebung der Daten kann aus praktischen Gründen nur selten an allen Individuen einer untersuchten Art erfolgen. Der untersuchte Anteil der Individuen wird deshalb auch als *Stichprobe* bezeichnet. Die Gesamtheit zum Beispiel aller Individuen einer zu untersuchenden Art bezeichnet man auch als *Grundgesamtheit* (siehe auch *Quantitative Ökologie* auf Seite 257). Mit ihr sind tatsächlich alle existierenden Individuen dieser Art gemeint. In der Praxis versucht man anhand von *repräsentativen Stichproben* Rückschlüsse auf das Verhalten aller Individuen – der Grundgesamtheit – zu ziehen. Es ist höchst unwahrscheinlich, dass bei einer Untersuchung sämtliche Individuen einer Gesamtpopulation erfasst werden. Daher handelt es sich bei dem tatsächlich untersuchten Teil einer Population um eine Stichprobe. Aus dieser Stichprobe werden dann Schlussfolgerungen über die Gesamtpopulation zu ziehen sein. Nicht alle Daten sind jedoch vom selben Typ und die Art der in einer Untersuchung erhobenen Daten beeinflusst direkt auch ihre Darstellungsweise, die möglichen Analyseverfahren und die Interpretationen, die daraus abgeleitet werden können.

Dazu benennen wir zunächst die x- und y-Achse des Kartesischen Koordinatensystems neu. Die x-Achse wird zur **erklärenden Variable** und die y-Achse zur **Response-Variable** oder **abhängigen Variable**. Die erklärende Variable beschreibt die Veränderung eines abiotischen oder biotischen Faktors, den wir entweder messen oder durch gezielte Manipulation im Experiment erzeugen. Die Response-Variable ist die Reaktion der Organismen oder der Prozesse, die wir untersuchen, auf die Veränderung der erklärenden Variablen. Sowohl die erklärende Variable als auch die Response-Variable können prinzipiell zwei Datentypen annehmen: kategoriell oder kontinuierlich. Diese Kategorien können Bezeichnungen tragen wie „Haarfarbe“ oder „Federfarbe“, „Geschlecht“ oder „Reproduktiver Status“ (präreproduktiv, reproduktiv, postreproduktiv). *Kategorielle Daten* können weiterhin in

zwei Kategorien unterteilt werden: nominale und ordinale Daten. *Nominale Daten* sind kategorielle Daten, die sich in mindestens zwei diskrete Kategorien unterteilen lassen, zum Beispiel das Merkmal „Geschlecht“ in weiblich und männlich oder das Merkmal „Haarfarbe“ in braun, schwarz oder rot. Im Gegensatz dazu lassen sich bei den *ordinalen Daten* die Kategorien in einen Zusammenhang stellen (zum Beispiel nach Größe, Stärke oder Intensität). So liegt etwa beim reproduktiven Status ein zeitlicher Zusammenhang vor – Organismen wechseln im Laufe ihres Lebens von der ersten über die zweite in die dritte Kategorie. In dem Sonderfall, wo nur zwei Kategorien existieren, etwa das Vorhandensein oder das Fehlen eines bestimmten Merkmals, bezeichnet man die kategoriellen Daten als *binär*. Sowohl nominale als auch ordinale Daten können binär sein.

Mit *kontinuierlichen Daten* werden Objekte auf der Grundlage eines bestimmten *quantitativen* Merkmals bestimmt. Die dabei erhobenen Daten bestehen aus Zahlen, etwa für Größe, Länge oder Gewicht. Kontinuierliche Daten kann man in zwei Klassen einteilen: Zähl- oder diskrete Daten und stetige Daten. *Zähl-daten* sind alle natürlichen Zahlen {0, 1, 2, 3...}. Eine Besonderheit dieses Datentyps ist, dass die Werte nicht negativ sein können. Beispiele hierfür sind die Zahl der Nachkommen, die Zahl der von einer Pflanze produzierten Samen oder die Zahl der Besuche einer Blüte durch Kolibris während eines Tages. Kontinuierliche Daten werden durch die Menge der reellen Zahlen repräsentiert. Diese können theoretisch jeden beliebigen Wert innerhalb eines Intervalls einnehmen (auch Kommazahlen), wobei nur die Genauigkeit der Messmethoden eine Grenze setzt. Zu diesen Daten gehören zum Beispiel Größe, Gewicht oder Stoffkonzentrationen.

- 1 Welchen Datentyp stellt die Variable „Stickstoffverfügbarkeit“ (x-Achse) in ► Abbildung 1.6 dar?
- 2 Wie könnte man diese Variable (Stickstoffverfügbarkeit) in kategorielle Daten umwandeln? Würde es sich dann dabei um ordinale oder um nominale Daten handeln?

verschiedenen Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftlern überprüft und nie widerlegt werden konnte, erhält sie den Rang einer **Theorie**.

So könnte ein Ökologe etwa durch Messungen der verfügbaren Bodenstickstoff-Konzentrationen und der Produktivität (Zugewinn oder Verlust von Biomasse in einer bestimmten Zeiteinheit) von Pflanzen an zufällig ausgewählten Standorten in den Prärien Nordamerikas feststellen, dass ihre Produktivität mit steigender

Stickstoffkonzentration zunimmt. In ► Abbildung 1.6 wurden die Ergebnisse dieser Messungen graphisch aufgetragen. Dabei wird in der Regel die Variable, die eine biologische Reaktion – zum Beispiel die Produktivität – hervorruft, als **erklärende Variable** auf der x-Achse aufgetragen, während die Produktivität als sogenannte **abhängige** oder **Response-Variable** auf der y-Achse dargestellt wird (siehe auch Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 16 und Abbildung 1.6). Je-

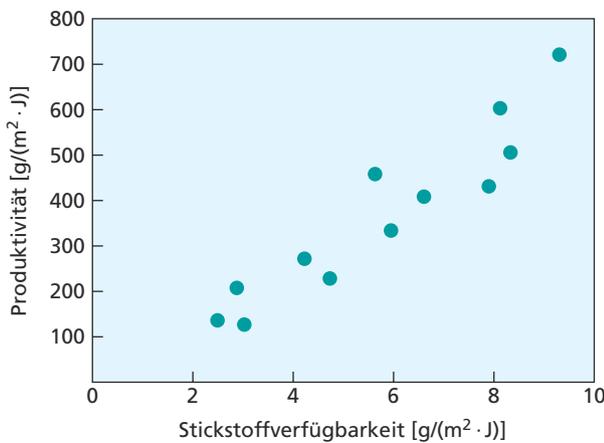


Abbildung 1.6: Zusammenhang zwischen Pflanzenproduktivität und Stickstoffverfügbarkeit in einem Grasland-Ökosystem. Die Stickstoffverfügbarkeit im Boden ist – als unabhängige Variable – auf der x-Achse abgetragen, das Pflanzenwachstum – als abhängige Variable – auf der y-Achse.

doch ist es hierbei nicht berechtigt, aus den Messungen zu erschließen, dass es sich um eine Ursache-Wirkung-Beziehung handelt und es physiologische Gründe gibt, die dazu führen, dass die Produktivität der Pflanzen mit zunehmender Konzentration von verfügbarem Stickstoff steigt. Schließlich könnte die gefundene **Korrelation** (aus dem Lateinischen *correlatio*, Wechselbeziehung, Beziehung) zwischen Produktivität und Stickstoffverfügbarkeit rein zufällig sein. Das heißt, dass ein anderer Faktor, der mit der Stickstoffverfügbarkeit ebenfalls variiert, letztlich für den beobachteten Zusammenhang verantwortlich ist. Dies könnten zum Beispiel der pH-Wert, die Feuchtigkeit des Bodens oder sogar biotische Faktoren wie Mutualismus sein, die von den Wissenschaftlern bisher nicht gemessen wurden.

Auch wenn Korrelationen keine kausalen Schlüsse zulassen, kann anhand der gewonnenen Ergebnisse die Hypothese formuliert werden, dass pflanzenverfügbarer Stickstoff die Produktivität von Präriepflanzen erhöht. Diese Hypothese lässt sich nun im Experiment unter kontrollierten Bedingungen testen. Bei der Planung des Experiments muss versucht werden, den vermuteten ursächlichen Faktor getrennt (isoliert) zu untersuchen – in diesem Fall die Stickstoffverfügbarkeit.

Eine Möglichkeit hierzu wäre ein Freilandexperiment, bei dem bestimmte Versuchsflächen mit Stickstoff gedüngt werden und andere nicht (► Abbildung 1.7). Der Wissenschaftler kontrolliert hierbei die unabhängige Variable (den Stickstoffgehalt) in einer vorher

festgelegten Weise und registriert die Veränderung der abhängigen Variablen (das Pflanzenwachstum). Durch den Vergleich des Produktivitätsunterschieds zwischen den gedüngten und den nicht gedüngten Flächen lässt sich nun herausfinden, ob der Stickstoffgehalt tatsächlich für die gesteigerte Pflanzenproduktivität verantwortlich gemacht werden kann. Bei der Wahl der entsprechenden Versuchsflächen muss jedoch zuvor sichergestellt sein, dass dort die anderen Faktoren, die die Produktivität auch beeinflussen könnten, gleich sind, zum Beispiel Feuchtigkeit und Basengehalt des Bodens. Anderenfalls kann man nicht sicher sein, welcher Faktor für die Produktivitätsunterschiede zwischen einzelnen Versuchsfeldern wirklich verantwortlich ist.

Schließlich steht noch eine dritte Methode zur Verfügung: **Laborexperimente**. Der Vorteil von Laborexperimenten besteht darin, dass dort die Bedingungen sehr viel besser kontrolliert werden können. So kann man zum Beispiel Versuchspflanzen im Gewächshaus unter kontrollierten Temperatur-, pH-Wert- und Feuch-



Abbildung 1.7: Versuchsflächen für Freilandexperimente des von der University of Minnesota durchgeführten Cedar Creek Long Term Ecological Research (LTER)-Projektes. Auf Versuchsflächen wie diesen kann man beispielsweise die Auswirkungen von erhöhtem Stickstoffeintrag und steigenden CO₂-Konzentrationen der Atmosphäre oder einer abnehmenden Artenvielfalt auf ökosystemare Funktionen und Prozesse untersuchen.

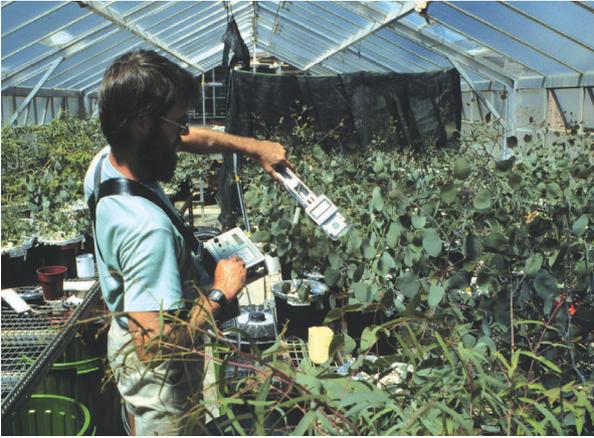


Abbildung 1.8: Diese *Eucalyptus*-Jungpflanzen werden in einem Gewächshaus für ein Experiment gezogen, bei dem die Reaktionen der Pflanzen auf unterschiedliche Nährstoffgaben untersucht werden sollen. Der Wissenschaftler auf dem Bild verwendet ein tragbares Instrument zur Messung der Photosyntheserate von Pflanzen, die im Laufe ihres Wachstums unterschiedliche Stickstoffmengen bekommen haben.

tigkeitsbedingungen wachsen lassen (► Abbildung 1.8). Zeigen die Pflanzen unter höherer Stickstoffdüngung ein besseres Wachstum, stellt dies für den Wissenschaftler ein Argument zur Stützung seiner Hypothese dar. Dennoch hat man auch hier mit einer Einschränkung zu tun, die für sämtliche Laborexperimente gilt: Die Ergebnisse lassen sich nicht direkt auf die Verhältnisse unter Freilandbedingungen übertragen. Dort sind die Pflanzen Teil eines Ökosystems und interagieren positiv und negativ mit anderen Pflanzen, Tieren und der abiotischen Umwelt. Trotz dieser Einschränkung kennt man jetzt jedoch die prinzipielle Reaktion der Pflanzen auf eine veränderte quantitative Stickstoffzulieferung und kann entsprechend neue Experimente für Labor wie Freiland planen, um weitere Fragen über Ursachen und Wirkungen zu untersuchen.

QUANTITATIVE ÖKOLOGIE

■ Darstellung von ökologischen Messdaten: Histogramme und Punktwolken



Bei allen Arten von Versuchsdaten (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 16) beginnt der Prozess der Interpretation in der Regel mit einer grafischen Darstellung. Eine sinnvolle Darstellungsweise eines Datensatzes ist die **Häufigkeitsverteilung**. Dabei wird in einer Tabelle die Anzahl (Häufigkeit) der Beobachtungen oder Messergebnisse zu bestimmten Kategorien (Klassen) zugeordnet. Betrachten wir beispielsweise folgende Beobachtungsdaten bei einer Zählung der Blütenfarben einer Stichprobe von 100 Erbsenpflanzen:

Blütenfarbe	Purpur	Rosa	Weiß
Häufigkeit	50	35	15

Diese Daten sind kategoriell und nominal – die Kategorien der Blütenfarben haben keine bestimmte inhärente Ordnung.

Häufigkeitsverteilungen werden ebenfalls zur Darstellung von stetigen Messdaten verwendet. Die folgende Reihe von Daten umfasst die Körperlängen (in cm) von 20 Sonnenbarschen (*Lepomis gibbosus*) aus einem Teich in Nordamerika.

8,83	9,25	8,77	10,38	9,31	8,92
10,22	7,95	9,74	9,51	9,66	10,42
10,35	8,82	9,45	7,84	11,24	11,06
9,84	10,75				

Bei kontinuierlichen Daten tritt ein gemessener Wert selten zweimal auf. Deshalb werden kontinuierliche Daten normalerweise in diskreten Klassen zusammengefasst, wobei jede der Klassen einen definierten Wertebereich umfasst. Die Klassen dürfen sich nicht überlappen, so

dass jeder Messwert genau einer Klasse zugeordnet werden kann. Unsere Messwerte der Körperlängen könnte man also etwa folgendermaßen in diskrete Klassen einteilen:

Körpergröße (von – bis; in cm)	Anz. der Individuen
7,00– 7,99	2
8,00– 8,99	4
9,00– 9,99	7
10,00–10,99	5
11,00–11,99	2

Sind die Messwerte einmal in Klassen zusammengefasst, lässt sich die daraus resultierende Häufigkeitsverteilung als Histogramm (Säulendiagramm) darstellen (► Abbildung 1a). Die x-Achse repräsentiert dabei die diskreten Intervalle der Körperlänge, die y-Achse die Zahl der Individuen, deren Länge in ein bestimmtes Intervall fällt.

Auf diese Weise wurden kontinuierliche Daten aus Gründen der graphischen Darstellung in kategorielle Daten umgewandelt. Wenn es sonst keine inhaltlichen Gründe für eine bestimmte Festlegung der Klassen gibt, dann ist die Wahl der Klassenbreite bereits ein Teil der Interpretation der Daten bei der Suche nach Mustern. Wie würde das Muster in dem Histogramm in Abbildung 1a aussehen, wenn wir als Intervallgröße zwar ebenfalls 1 cm wählen, aber mit 7,50 beginnen würden (7,50–8,49; 8,50–9,49 usw.)?

Oft jedoch möchte man die Beziehungen zwischen zwei Variablen oder Datensätzen untersuchen. Wenn beide Variablen numerisch sind, erfolgt die Darstellung der Daten meist in Form einer Punktwolke (einem Streu-

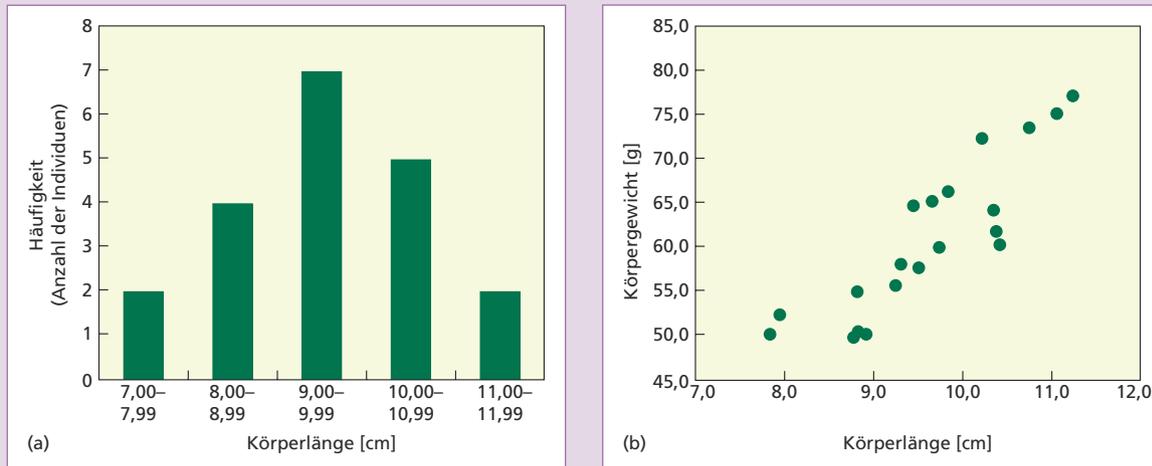


Abbildung 1: Population von Sonnenbarschen. (a) Beispiel für ein Histogramm (Säulendiagramm), das die Anzahl der Individuen darstellt, die verschiedenen Kategorien von Körperlängen angehören. (b) Punktwolkendiagramm zur Darstellung der Beziehung zwischen Körpergröße (x-Achse) und Körpergewicht (y-Achse) für die Sonnenbarschpopulation aus (a).

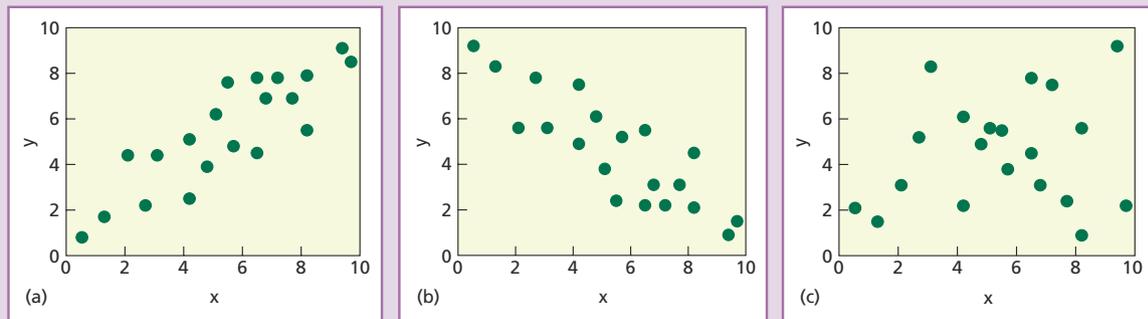


Abbildung 2: Drei prinzipielle Muster einer Punktwolken-Darstellung.

diagramm). Bei einem **Punktwolkendiagramm** werden zunächst zwei Achsen x und y definiert, wobei jede eine der beiden Variablen repräsentiert. Nehmen wir zum Beispiel an, der Wissenschaftler, der die Körpergröße der Sonnenbarsche in unserem obigen Beispiel gemessen hat, stellt zusätzlich auch das Gewicht der Fische in Gramm fest. Es könnte sie oder ihn nun interessieren, ob es bei Sonnenbarschen einen Zusammenhang zwischen Körperlänge und Gewicht gibt.

In diesem Fall würde man die Körperlänge als unabhängige Variable (Abschnitt 1.5) festlegen und auf der x -Achse abtragen, das Körpergewicht als abhängige Variable auf der y -Achse. Sind die Achsen so definiert, können die Datensätze für jeden einzelnen Fisch als Punkt in dem Koordinatensystem eingetragen werden, dessen genaue Position durch die Werte von Körpergröße und Gewicht festgelegt wird (Abbildung 1b).

Punktwolken können eines der drei Muster der ► Abbildung 2 annehmen. In Abbildung 2a nehmen die y -Werte mit steigendem x tendenziell zu. In diesem Fall sagt man, x und y sind „positiv korreliert“ (wie in dem Beispiel von Körperlänge und Gewicht bei den Sonnenbarschen). In Abbildung 2b scheinen die y -Werte mit steigenden x -Werten abzunehmen. In diesem Fall spricht

man von „negativer Korrelation“ zwischen x und y . In Abbildung 2c lässt sich keine offensichtliche Beziehung zwischen x - und y -Werten erkennen.

Auch in diesem Buch werden zahlreiche Typen von Grafiken vorgestellt, doch in den meisten Fällen handelt es sich um Histogramme und Punktwolkendiagramme. Bei allen grafischen Darstellungen sollten Sie sich die folgenden Fragen stellen, die Ihnen bei der Interpretation von Ergebnissen helfen. Testen Sie die Fragen zunächst an den Graphiken in Abbildung 1. Zu welchen Ergebnissen kommen Sie?

- 1 Welche Datentypen stellen die Beobachtungsdaten dar?
- 2 Welche Variablen werden jeweils von x - und y -Achse repräsentiert und welche Einheiten (Kategorien, Klassen) haben die Messwerte oder Beobachtungen (zum Beispiel cm, g, Farbe)?
- 3 Wie verändern sich die y -Werte (die abhängige Variable) mit den x -Werten (der unabhängigen Variablen)?

Auf der Companion Website:
Graphische Darstellung statistischer Daten



Experimente können zu Vorhersagen führen

1.6

Wissenschaftler nutzen die aus den Beobachtungen und Experimenten gewonnenen Erkenntnisse zur Erstellung von Modellen. Die ermittelten Daten sind zunächst auf den speziellen Fall der durchgeführten Messung oder Beobachtung beschränkt. Wie Fotografien stellen Daten die Situation an einem gegebenen Ort zu einem bestimmten Zeitpunkt dar. Anhand der aus diesen und aus anderen Daten gewonnenen Erkenntnisse können Modelle erstellt werden, die Vorhersagen darüber erlauben, was auch an anderen Orten und zu anderen Zeitpunkten geschehen könnte.

Modelle sind abstrakte, vereinfachte Darstellungen natürlicher Phänomene, real existierender Systeme oder von Prognosen, in denen die wesentlichen Vorgänge und Elemente deutlich gemacht werden. Sie erlauben uns auf der Grundlage einer Reihe expliziter Annahmen die Vorhersage gewisser Verhaltensweisen oder Reaktionen. Modelle können mathematisch formuliert sein, etwa bei Computersimulationen, oder sie können verbal deskriptiver Art sein, wie zum Beispiel bei der Evolutionstheorie von Darwin. Modelle haben auch einen hypothetischen Charakter. Unsere Hypothese des Zusammenhanges zwischen Stickstoffverfügbarkeit und Pflanzenproduktivität ermöglicht zunächst nur eine qualitative Aussage. Sie macht keine Angaben über die quantitative Zunahme der Phytomasse bei gesteigerter Stickstoffzugabe. Dagegen lie-

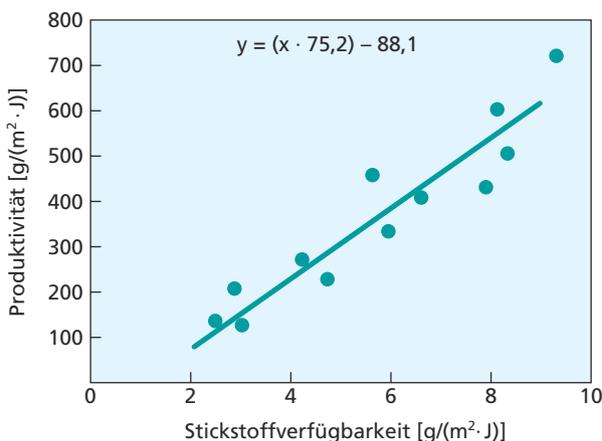


Abbildung 1.9: Ein einfaches lineares Regressionsmodell zur Vorhersage der Pflanzenproduktivität (y-Achse) in Abhängigkeit von der Stickstoffverfügbarkeit (x-Achse). Die allgemeine Form dieser Gleichung ist $y = (x \cdot b) + a$, wobei b die Steigung der Geraden angibt (75,2) und a den y-Wert, bei dem die Gerade die y-Achse schneidet (-88,1).

fern mathematische Modelle quantitative Vorhersagen. So können wir beispielsweise aus den Daten in Abbildung 1.6 eine Regressionsgleichung entwickeln, eine Form eines Statistikmodells, das den Betrag der Pflanzenproduktivität pro Einheit Stickstoff im Boden vorhersagbar macht (► Abbildung 1.9).

Alle hier aufgeführten Ansätze – Beobachtung, Experimente, Testen von Hypothesen, Theorienbildung und Modellerstellung – werden uns in den folgenden Kapiteln zur Erläuterung von Grundkonzepten und Zusammenhängen wiederbegegnen. Sie sind die Grundwerkzeuge jeder Naturwissenschaft.

Auf der Companion Website:

Regressionsanalyse



Das Fehlen absoluter Erkenntnissicherheit ist eine Grundeigenschaft der ökologischen Wissenschaft

1.7

Das Sammeln von Daten, das Formulieren und Überprüfen von Hypothesen, das Aufstellen von Theorien sowie die Entwicklung von Modellen, die Vorhersagen ermöglichen, bilden das Rückgrat der naturwissenschaftlichen Methode (► Abbildung 1.10). Forschung ist ein stetiger Prozess des Prüfens und Verbesserns von Konzepten mit dem Ziel, Erklärungen für die Vielfalt an Naturphänomenen zu finden, die wir auf unserem Planeten beobachten, und auch solche Erscheinungen, die auf den ersten Blick scheinbar nichts miteinander zu tun haben, in einen Zusammenhang zu stellen. Die Wissenschaft arbeitet, wie auch die Kunst, mit Konzepten, doch im Gegensatz zu Letzteren beschränkt sich die Forschung auf Fakten. In den Naturwissenschaften gibt es kein anderes Überprüfungskriterium für ein Konzept als die empirische Arbeitsweise, eine Methode auf die bereits der englische Philosoph Francis Bacon (1561–1626), der Begründer des Empirismus, hinwies.

Wissenschaftliche Konzepte stellen jedoch keine dauerhaften und absoluten Wahrheiten dar, denn sie sind lediglich unsere Interpretationsversuche für Naturerscheinungen. Wir sind gezwungen, uns auf die Untersuchung nur eines Teiles der Natur zu beschränken, weil wir immer vereinfachen müssen, um einzelne Phänomene verstehen zu können. Wie in Abschnitt 1.5 ausgeführt, müssen wir bei der Planung

eines Experimentes die entscheidenden Faktoren kontrollieren und versuchen, andere auszuschalten, die die Ergebnisse verfälschen könnten. Unser Ziel ist es, uns auf einen Ausschnitt der Natur zu konzentrieren, aus dem wir Ursachen und Wirkungen ableiten können. Der Kompromiss dabei ist, dass alle Ursachen und Wirkungen, die wir so identifizieren, nur einen kleinen Ausschnitt der Natur darstellen, die wir zu verstehen hoffen. Daher ist unsere Aufgabe auch dann noch nicht beendet, wenn Experimente und Beobachtungen unsere Hypothesen untermauern, Theorien aufgestellt sind und Modelle entworfen wurden. Als Nächstes müssen wir nun darangehen, die Einschränkungen zu lockern, die ursprünglich durch den Zwang zur Vereinfachung erforderlich waren. Wir erweitern nun unsere Hypothesen, um ein breiteres Spektrum von Bedingungen abzudecken, und beginnen von Neuem.

Ein weiterer Punkt mag zunächst etwas seltsam klingen: In der Wissenschaft wird nach Beweisen dafür gesucht, dass Konzepte (Hypothesen und Theorien) falsch sind (Prinzip der Falsifikation), worauf der britische Philosoph und Wissenschaftstheoretiker Sir Karl Raimund Popper (1902–1994) mit Nachdruck hin-

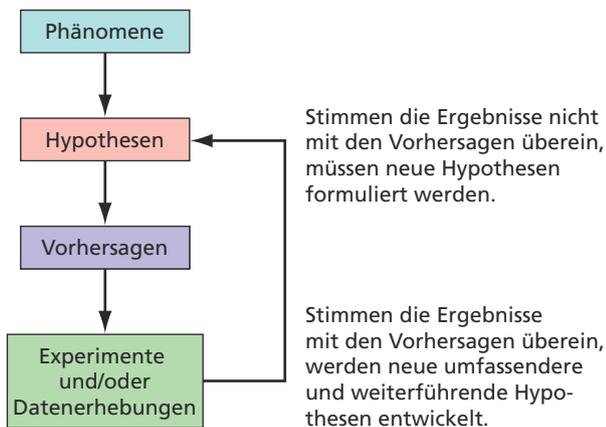


Abbildung 1.10: Einfache Darstellung der naturwissenschaftlichen Methode. Beobachtungen und Ergebnisse von Experimenten führen zur Entwicklung eines konzeptionellen Modells darüber, wie das untersuchte System funktioniert. Aus diesem konzeptionellen Modell werden Hypothesen formuliert, die bestimmte Vorhersagen ermöglichen. Diese Vorhersagen werden durch Experimente und/oder weitere Beobachtungen geprüft. Stimmen die Ergebnisse der Untersuchungen nicht mit den Vorhersagen des konzeptionellen Modells überein (negatives Ergebnis), müssen das ursprüngliche konzeptionelle Modell und die Hypothese(n) verworfen und ein neues konzeptionelles Modell und neue Hypothesen aufgestellt und formuliert werden. Stehen hingegen die Ergebnisse mit den Vorhersagen im Einklang (positives Ergebnis), kann das konzeptionelle Modell modifiziert werden, indem man die einschränkenden Annahmen lockert. Dadurch werden die Hypothesen insofern modifiziert, als sie zusätzliche Vorhersagen erlauben, und der Prozess der Überprüfung wird wiederholt.

wies. Letztlich können nur Teilwahrheiten entdeckt werden. Eine Theorie abschließend zu beweisen ist nach Popper nicht möglich. Auch gehört es zum Wesen einer Theorie, dass sie oft widerlegt wird. Bei Theorien, an denen schon lange und umfassend gearbeitet wurde, ohne sie widerlegen zu können, besteht ein hoher Wahrscheinlichkeitsgrad, dass sie zutreffend sind. Das gilt zum Beispiel für die Evolutionstheorie oder die von Robert MacArthur (1930–1972) und Edward Osborne Wilson (geb. 1929) formulierte Theorie der Inselbiogeographie (siehe Kapitel 19.4).

Selten gibt es für eine Beobachtung, ein Phänomen oder ein experimentelles Ergebnis nur eine einzige Erklärung. Meist könnte man eine ganze Reihe von Hypothesen entwickeln, die mit einer Beobachtung oder dem Ergebnis eines Experimentes übereinstimmen. Deshalb reicht eine Feststellung, dass Beobachtungen oder experimentelle Ergebnisse mit einer Hypothese in Einklang stehen und somit die Hypothese „richtig“ („wahr“) ist, nicht aus. Tatsächlich geht es beim Testen von Hypothesen darum, unrichtige („falsche“) Vorstellungen auszusondern, zu eliminieren und die Hypothese zu falsifizieren. Damit ist Wissenschaft im Wesentlichen ein Vorgang des ständigen Sich-selbst-Verbesserns im Rahmen eines kontinuierlichen Überprüfungs- und Diskussionsprozesses. Wissenschaft ist gekennzeichnet durch Offenheit für unterschiedliche und oft auch konträre Positionen; sie wird angetrieben durch freien Forscherdrang und die Unabhängigkeit des Denkens. Für den Betrachter von außen mag dieser essenzielle Diskussionsprozess als eine Unzulänglichkeit oder Schwäche angesehen werden. Schließlich sind wir von der Wissenschaft abhängig, so zum Beispiel in der Entwicklung von Technologien und der Fähigkeit zur Problemlösung. Bei den gegenwärtigen Umweltfragen sind schwierige ethische, soziale und wirtschaftliche Entscheidungen erforderlich. Deshalb ist die der Wissenschaft innewohnende Unsicherheit sicherlich nicht bequem. Allerdings dürfen wir Unsicherheit oder Vorsicht nicht verwechseln mit Beliebigkeit und ebenso wenig dürfen Meinungsverschiedenheiten unter Wissenschaftlern zu einer Entschuldigung für ein Nichthandeln werden. Stattdessen müssen wir das Wesen der Unsicherheit verstehen, so dass wir sie gegen die Kosten der Untätigkeit abwägen können.

Der elementare Untersuchungsgegenstand der Ökologie ist das Individuum 1.8

Wie gerade gesehen, umfasst die Ökologie ein breites Spektrum von Forschungsfeldern – von Individuen und Ökosystemen unterschiedlicher Dimension bis hin zur gesamten Ökosphäre, der Summe aller Ökosysteme unseres Planeten. Wir werden nun mit dem Einzelorganismus beginnen und die Prozesse, die sich in seinem Inneren abspielen, ebenso untersuchen wie die Herausforderungen, mit denen er sich konfrontiert sieht, um das Leben unter unterschiedlichen Umweltbedingungen meistern zu können. Das **Individuum** stellt die „Grundeinheit“ der ökologischen Forschung

dar. Es ist das Individuum, das die abiotischen und die biotischen Umweltbedingungen wahrnimmt und darauf reagiert. Es sind Leben und Tod von Individuen, die die Dynamik von Populationen bestimmen, und es sind Individuen verschiedener Arten, die im Rahmen einer Lebensgemeinschaft miteinander interagieren. Doch vielleicht noch wichtiger ist, dass das Individuum durch den Vorgang der Fortpflanzung seine genetische Information an seine Nachkommen weitergibt und damit die Eigenschaften kommender Populationen, von Lebensgemeinschaften und von Ökosystemen mitbestimmt. Wir beginnen beim Individuum, um jene Mechanismen verstehen zu können, die schließlich zur Vielfalt des Lebens und der Ökosysteme auf der Erde führen – Mechanismen, die bestimmt werden durch den Prozess der natürlichen Selektion.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Ökosysteme (1.1) Organismen interagieren mit ihrer Umwelt im Rahmen eines Ökosystems. Im Prinzip besteht ein Ökosystem aus zwei Komponenten, dem belebten (biotischen) und dem unbelebten (abiotischen) Anteil. Die Organismen stehen untereinander und mit ihrer abiotischen Umwelt in Wechselwirkung.

Hierarchische Struktur (1.2) Die Komponenten eines Ökosystems bilden eine Hierarchie. Organismen der gleichen Art, die einen spezifischen Lebensraum bewohnen, bilden eine Population. Populationen verschiedener Organismenarten interagieren sowohl mit Mitgliedern ihrer eigenen Art als auch mit Individuen anderer Arten. Diese Interaktionen reichen von der Konkurrenz um Nahrung und Raum bis hin zu den mutualistischen Beziehungen der gegenseitigen Erschließung von Nahrung oder des gemeinsamen Schutzes vor Räubern. Populationen, die in solche Wechselbeziehungen eingebunden sind, bilden eine biotische Einheit, eine Lebensgemeinschaft (Biozönose). Lebensgemeinschaften zusammen mit ihrer abiotischen Umwelt und dem dazugehörigen Raum (Biotop) bilden ein Ökosystem.

Geschichte der Ökologie (1.3) Die Ökologie hat verschiedene Wurzeln. Tier- und pflanzenökologische Themen wurden bereits in der Antike und bis weit in das Mittelalter hinein behandelt. Die Vegetationsökologie hat ihre Wurzeln in der Pflanzengeographie des 18. Jahrhunderts. Wichtige Wegbereiter waren auch die marine Biologie und die Limnologie. Erst später begründete sich schließlich die Populations-, Evolutions- und Ethoökologie (Verhaltensökologie). Aus der Erforschung der physiologischen Reaktionen von Pflanzen und Tieren auf Einflüsse der abiotischen Umwelt entwickelte sich die Ökophysiologie.

Die Untersuchungen der Wechselbeziehungen verschiedener Arten innerhalb einer Biozönose sind Gegenstand der Ökologie der Lebensgemeinschaften (Biozöno-

logie, engl. *community ecology*), die Verknüpfung von abiotischen und biotischen Faktoren im ökosystemaren Kontext bilden den Aufgabenbereich der Ökosystemforschung.

Die Entwicklung moderner Technologien und der wachsende Einfluss des Menschen auf unsere Umwelt haben weitere Forschungsfelder im Rahmen der Ökologie entstehen lassen. Die Landschaftsökologie untersucht die räumlichen Zusammenhänge zwischen Lebensgemeinschaften, Ökosystemen und Landschaftselementen. Umweltschutzökologie und Renaturierungsökologie (engl. *restoration ecology*) konzentrieren sich auf die Bewahrung und Wiederherstellung der Artenvielfalt halbnatürlicher und natürlicher Ökosysteme. Eine globale Ökologie versucht, die ganze Erde als System zu verstehen und ein Nachhaltigkeitskonzept für das „Raumschiff Erde“ zu entwerfen.

Eine interdisziplinäre Wissenschaft (1.4) Ökologie ist eine interdisziplinäre Wissenschaft mit den biologischen Basisdisziplinen Pflanzenwissenschaften, Mykologie, Zoologie und Mikrobiologie einschließlich ihrer Systematik. Um die Reaktion von Organismen auf ihre Umwelt verstehen zu können, bedarf es biologischer Teildisziplinen wie zum Beispiel Morphologie, Physiologie, Biochemie und Genetik. Eine große Rolle spielen auch die Geowissenschaften wie Geologie, Geographie, Hydrologie und Klimatologie. Als angewandte Disziplin unterhält die Ökologie unter anderem auch zahlreiche Verbindungen zu den Agrar- und Forstwissenschaften, zur Medizin und zunehmend auch zu zahlreichen Geisteswissenschaften (zum Beispiel zur Psychologie).

Wissenschaftliche Methoden (1.5) In der Untersuchung von Mustern und Prozessen innerhalb von Ökosystemen kommen Labor- und Freilandversuche sowie Experimente zum Einsatz. Experimente beginnen mit der Formulierung einer Hypothese. Eine Hypothese ist eine

Aussage über Ursache und Wirkung, die wir experimentell prüfen können. Kann eine Hypothese mehrfach nicht widerlegt werden, erhält sie den Rang einer Theorie.

Modelle und Vorhersagen (1.6) Aus gewonnenen miteinander in Verbindung stehenden Erkenntnissen entwickeln Ökologen Modelle. Modelle sind Abstraktionen und Vereinfachungen von Naturphänomenen. Eine solche Vereinfachung ist notwendig, um komplexe Zusammenhänge besser verstehen zu können.

Wissenschaft und Unsicherheit (1.7) Das Fehlen einer absoluten Erkenntnissicherheit ist eine Grundeigenschaft von Naturwissenschaften. Sie erwächst aus der Einschränkung, dass wir immer nur einen kleinen Ausschnitt der Natur untersuchen können und dadurch eine unvollständige Perspektive haben. Für den Beweis

einer gegebenen Hypothese ist es nicht ausreichend, dass die Beobachtung oder das Messergebnis mit ihr übereinstimmt. Hierfür gäbe es zu viele denkbare Hypothesen. Das eigentliche Ziel ist es, nach Beweisen dafür zu suchen, dass die Konzepte (Hypothesen, Theorien) falsch sind.

Individuen (1.8) Die elementare Bezugsgröße der Ökologie ist der Einzelorganismus. Er ist es, der auf die Umwelt reagiert. Geburt und Tod von Individuen prägen die Populationsdynamik und die Wechselbeziehungen zwischen Individuen der gleichen und anderer Arten bestimmen die Struktur von Lebensgemeinschaften. Es ist das Individuum, das seine Gene an folgende Generationen weitergibt und damit die Eigenschaften kommender Populationen, Lebensgemeinschaften und Ökosysteme mitbestimmt.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Übungsfragen

- 1 Was unterscheidet Ökologie und Umweltschutz voneinander? Inwieweit hängen Umweltschutzbemühungen von der Wissenschaft der Ökologie ab?
- 2 Definieren Sie die Begriffe „Population“, „Lebensgemeinschaft“ und „Ökosystem“.
- 3 Inwiefern könnte die Analyse der abiotischen Faktoren für das Grundanliegen der Ökologie, die Wechselbeziehungen der Organismen untereinander und zu ihrer Umwelt zu verstehen, nützlich sein?
- 4 Was ist in der Naturwissenschaft eine Hypothese und was eine Theorie? Welche Aufgaben haben sie?
- 5 Ein Ökologe beobachtete, dass sich eine bestimmte Vogelart hauptsächlich von großen Gräsern ernährt und nicht von kleineren oder krautigen Pflanzen. Er stellte die Hypothese auf, dass die Vögel die größeren Samen deshalb auswählen, weil sie einen höheren Stickstoffgehalt aufweisen als die kleineren Samen. Zur Überprüfung der Hypothese wurde der Stickstoffgehalt verschieden großer Samen gemessen. Tatsächlich bevorzugten die Vögel die großen Samen. Ist damit die Richtigkeit der Hypothese bewiesen? Kann daraus der Schluss gezogen werden, dass die Vögel tatsächlich die größeren Samen aufgrund ihres höheren Stickstoffgehaltes auswählen? Warum bzw. warum nicht?

- 6 Was ist ein Modell? Welcher Zusammenhang besteht zwischen Hypothesen, Theorien und Modellen?
- 7 Die ökologische Forschung hat große Bedeutung für politische und ökonomische Entscheidungen in aktuellen Umweltfragen wie zum Beispiel der globalen Erwärmung. Wie sollten Ihrer Meinung nach Wissenschaftler ihre Forschungsergebnisse Politikern und der Öffentlichkeit gegenüber darstellen, wenn diese auch keine absolute Erkenntnissicherheit vermitteln können?

Literaturtipps

Janich, P. & M. Weingarten (1999): *Wissenschaftstheorie der Biologie*. München, Fink (UTB). *Hierbei handelt es sich um eine der wenigen umfassenden Einführungen in die Wissenschaftstheorie der Biowissenschaften, die auch die Ökologie in die Analyse mit einbezieht. So werden neben der Frage „Was ist Wissenschaft?“ die Begriffe Natur und Naturwissenschaft, ihre Objekte und Aufgaben einschließlich ihrer methodischen Ansätze genau dargestellt. Eine ausführliche Behandlung erfahren dabei die Disziplinen Taxonomie, Systematik, Naturgeschichte, Evolutionstheorie, Ökologie und Umweltwissenschaft. Ein sehr empfehlenswertes Buch für alle diejenigen, die sich mehr für Wissenschaftstheorie interessieren.*

Markl, H. (1986): *Natur als Kulturaufgabe*. Deutsche Verlags-Anstalt Stuttgart. *Der Biologe Hubert Markl,*

ehemaliger Präsident der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Max-Planck-Gesellschaft, hat sich in vielen seiner Veröffentlichungen mit dem Thema „Natur und Mensch“ auseinandergesetzt. Das Ziel dieses bemerkenswerten Buches, das sehr zum Nachdenken anregt, ist es, den Platz des Menschen in der Natur und Kultur zu definieren und gleichzeitig damit seine Verantwortlichkeit für seine Erhaltung aufzuzeigen.

Mayr, E. (2000): *Das ist Biologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin. In diesem Buch nimmt Ernst Mayr eine Standortbestimmung der heutigen Biologie vor. Die Themen, die er in diesem Buch behandelt, sind unter anderem: „Was bedeutet Leben“?, „Was ist Wissenschaft?“, „Wie erklärt Wissenschaft die Natur?“, „Macht Wissenschaft Fortschritte?“ oder „Welche Fragen stellt die Ökologie?“ und „Ist Ethik evolutionär erklärbar?“. Dies ist eine der bemerkenswerten Publikationen von Ernst Mayr, einem der bedeutendsten Biologen des 20. Jahrhunderts.

Schaefer, M. (2003): *Wörterbuch der Ökologie*. Heidelberg, Berlin, Akademischer Verlag. Das nun schon bereits in der 4. Auflage erschienene Buch des Ökologen und Zoologen Matthias Schaefer ist das im

deutschsprachigen Raum wichtigste und umfassendste Nachschlagewerk für ökologische Fachbegriffe, der wichtigste Begleiter bei der Lektüre einer weiten Spanne ökologischer Texte aus allen Teildisziplinen der Ökologie. Von großer Wichtigkeit ist es, dass für alle Begriffe auch die englische Bezeichnung mit aufgeführt ist, eine wichtige Hilfe, einerseits, um englische ökologische Fachliteratur besser verstehen zu können, andererseits aber auch als Hilfe beim Verfassen eigener englischer Texte.

Wilson, E.O. (2004): *Die Zukunft des Lebens*. München, Goldmann. Edward Osborne Wilson gehört zu den bedeutendsten Biologen des 20. Jahrhunderts. Er ist der Begründer der Soziobiologie und zusammen mit Robert McArthur auch der Begründer der Theorie der Inselbiogeographie. In diesem Buch beschreibt er die ökologische Lage unseres Planeten und macht Vorschläge, wie wir aus der gegenwärtigen Krise wieder herausfinden. Ein zukunfts-fähiges Programm, das Hoffnung gibt.

Weitere Informationen zu diesem Buchkapitel finden Sie auf der Companion-Webseite unter <http://www.pearson-studium.de>



Adaptation und Evolution

2

2.1	Das Prinzip der Selektion beruht auf zwei Faktoren	27
2.2	Ein wesentliches Element der Selektion ist die Vererbung	30
2.3	Die Erbfaktoren sind die Gene	33
2.4	Genetische Variabilität ist der entscheidende Faktor für die Selektion	35
2.5	Evolution ist eine Veränderung von Genfrequenzen .	36
2.6	Das Artkonzept beruht auf genetischer Isolation	37
2.7	Zum Prozess der Artbildung gehört die reproduktive Isolation	44
2.8	Geographische Verbreitungsmuster von Arten geben Einblick in den Prozess der Artbildung	46
2.9	Adaptationen spiegeln Kompromisse und Einschränkungen wider	51
	Zusammenfassung	52
	Übungsfragen	53
	Literaturtipps	54

ÜBERBLICK



Galapagosinseln: Ein Kaktusfink (*Geospiza scandens*) frisst das Innere einer Kaktusfrucht (*Opuntia echios*).

Wer erinnert sich nicht an seinen ersten Zoo-besuch? Die Faszination der seltsamen und wunderbaren Tiergestalten: die Giraffe mit ihrem langen Hals, der schneeweiße Pelz des Eisbären, der Orang-Utan mit seinen überlangen Armen. Diese Tiere erschienen wie aus einer anderen Welt, sind so anders als die Tiere unserer Heimat. Unter den vereinzelt Savannenbäumen Afrikas mit ihren weit ausladenden schirmartigen Kronen, in der Eiswelt der Arktis oder im dichten Kronendach des tropischen Regenwaldes von Borneo wirken sie jedoch genauso „natürlich“ wie die heimischen Vogelarten in unserem Garten oder das Wild, das in der Dämmerung aus dem Wald kommt.

Was für den einen Lebensraum eigenartig anmutet, ist in einem anderen ein Überlebensvorteil. Der lange Hals erlaubt es der Giraffe, Blätter im Bereich der Baumkrone zu fressen, die für andere Tiere der Savanne unerreichbar sind. Der weiße Pelz des Eisbären macht ihn fast unsichtbar für die Tiere, die er in der Eiswelt der Arktis erbeutet. Die langen Arme des Orang-Utans sind überlebenswichtig für ein Leben in den Bäumen, wo das Hangeln und Balancieren wichtiger ist als ein sicherer Tritt. Diese spezifischen Eigenschaften, die einem Organismus das Überleben in einem bestimmten Lebensraum ermöglichen, nennt man Anpassungen – **Adaptationen**.

Bis Mitte des 19. Jahrhunderts dienten Beispiele wie diese zur Veranschaulichung der „klugen Gesetzmäßigkeiten“, die die perfekte Anpassung aller Organismen untereinander und an ihre Umwelt bewirkt haben. Diese Anpassung setzte einen Plan voraus und jemanden, der ihn entworfen hatte. Die Erforscher der Naturgeschichte verstanden es bis zu diesem Zeitpunkt als ihre Aufgabe, die Geschöpfe Gottes zu katalogisieren. Mitte des 19. Jahrhunderts jedoch entstand eine revolutionäre Idee, die unsere Sichtweise der Natur für immer verändern sollte:

Was die Entstehung der Arten betrifft, so muss ein Naturforscher, der die gegenseitige Verwandtschaft der organischen Wesen, ihre embryonalen Beziehungen, ihre geographische Verbreitung, ihre geologische Aufeinanderfolge und ähnliche Tatsachen erwägt, zu dem Schlusse kommen, dass die Arten nicht unabhängig voneinander erschaffen worden sind, sondern ähnlich den Varietäten von anderen Arten abstammen. Dennoch wäre ein solcher Schluss, wie gut er begründet sein mag, unzureichend, solange nicht auch erwiesen wird, wie sich die unzähligen unsere Erde bewohnenden Arten abgeändert und jene Vollkommenheit des Aufbaus erlangt haben, die unsere Bewunderung erregt.

Die Seiten, die dieser Einleitung von Charles Darwins *The Origin of Species* folgen, veränderten den weiteren Lauf der Wissenschaftsgeschichte und stellten eine seit Jahrtausenden bestehende Weltanschauung in Frage (► Abbildung 2.1). Sein Buch wurde am 24. November 1859 erstmals veröffentlicht und war bereits am ersten Tag ausverkauft. Drei Auflagen folgten in einer Zeitspanne von einem Vierteljahr. Im Jahr 1863 wurde das Buch unter dem Titel *Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl* in die deutsche Sprache übersetzt. Der Inhalt berührte nicht nur die herkömmlichen Ansichten über die Vielfalt des Lebens auf der Erde, sondern auch den wahren Ursprung des Menschen. Was Charles Darwin in diesem Buch behandelte, war die so genannte *Deszendenztheorie* oder *Abstammungslehre*, aufbauend auf dem Prinzip der *Theorie der natürlichen Selektion*. Ihre Genialität liegt in ihrer Einfachheit: Der Mechanismus besteht darin, dass sich unterlegene, an ihre Umweltbedingungen nicht gut angepasste Individuen nicht weiter vermehren und ausbreiten können.

Das Prinzip der Selektion beruht auf zwei Faktoren **2.1**

Durch die natürliche Selektion haben die Individuen einer Population unter den jeweils vorherrschenden Umweltbedingungen einen unterschiedlichen Überlebens- und Fortpflanzungserfolg. Nach Darwin ist diese Selektion ein Ergebnis zweier Faktoren: (1) der genetischen Variabilität bestimmter Erbeigenschaften innerhalb einer Population von Individuen und (2) einem damit verbundenen unterschiedlichen Anpassungswert der einzelnen Erbeigenschaften eines Individuums für das Überleben und die Höhe seines Reproduktionserfolges. Damit ist die natürliche Selektion auch ein quantitatives Phänomen. Darwin schrieb:

Von den Individuen, die sich fortpflanzen, werden einige mehr Nachkommen haben als andere. Diese Individuen betrachte ich als besser angepasst (more fit) als die anderen, denn sie tragen am meisten zur nächsten Generation bei. Organismen, die wenig oder gar keine Nachkommenschaft hinterlassen, tragen wenig oder nichts zu den nachfolgenden Generationen bei und sind damit weniger angepasst (less fit).

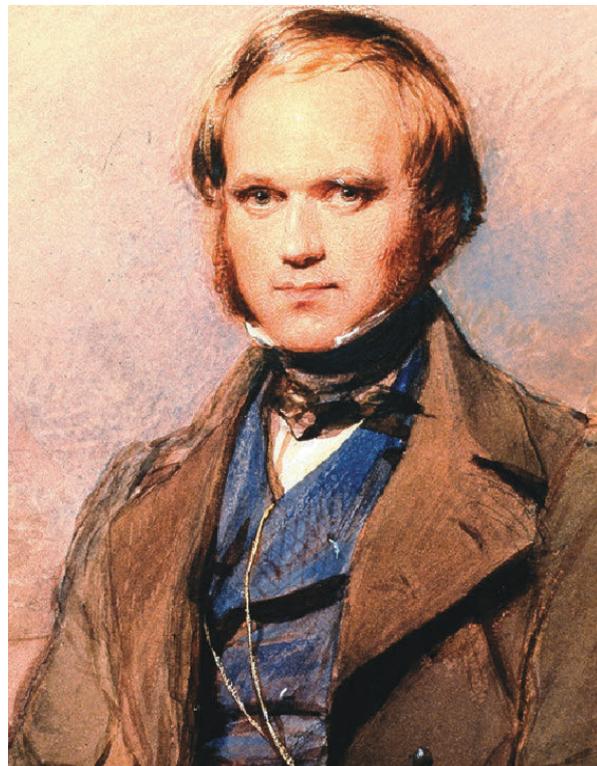


Abbildung 2.1: Charles Darwin (1809–1882) im Alter von 31 Jahren (Gemälde von George Richmond aus dem Jahr 1840).

Der Begriff der **biologischen Fitness** hat wenig damit zu tun, was wir heute in der Alltagssprache unter „Fitness“ verstehen, nämlich Eigenschaften wie Stärke, Kraft, Ausdauer oder Schnelligkeit. Biologische Fitness (von *to fit*, anpassen/angepasst sein) bezieht sich im Sinne von Darwin auf den genetischen Beitrag eines Individuums für die nachfolgenden Generationen. In einer spezifischen Umwelt überleben nur solche Individuen und geben über Reproduktion ihre Eigenschaften an nachfolgende Generationen weiter, die selbst an diese jeweils vorherrschenden Umweltbedingungen am besten adaptiert sind. Individuen, die diese Fähigkeiten nicht haben, werden dagegen schlechtere Überlebenschancen und einen geringeren oder keinen Reproduktionserfolg haben.

Peter und Rosemary Grant belegen mit ihren Forschungsarbeiten ein hervorragendes Beispiel für die natürliche Selektion. Die beiden Wissenschaftler untersuchen seit über zwanzig Jahren die Vogelwelt der weit vor der Küste Ecuadors gelegenen Galapagosinseln, deren einzigartige Tierwelt bereits den jungen Charles Darwin auf seiner Forschungsreise an Bord des Vermessungsschiffes *HMS Beagle* so fasziniert hatte. Unter anderem konnten sie bei einzelnen Vogelarten, die einige der Inseln bewohnen, eine dramatische Veränderung eines bestimmten Körpermerkmals während einer Periode extremen Klimawandels feststellen (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie: Deskriptive Statistik* auf Seite 38). Bei diesen Vogelarten handelt es sich um die Darwinfinken (*Geospizinae*), die mit dreizehn Arten nur auf den Galapagosinseln vorkommen und mit einer weiteren Art auf der etwa 800 km nordöstlich gelegenen Cocosinsel.

► Abbildung 2.2 zeigt die individuelle Variabilität der Schnabelgrößen bei dem am Boden lebenden und dort Nahrung suchenden Mittleren Grundfinken (*Geospiza fortis*), der die nur 40 Hektar große Insel Daphne Mayor bewohnt. Die Schnabelgröße ist eine Anpassung, die mit der Ernährungsweise dieser Samenfresser zusammenhängt. Individuen mit großen Schnäbeln haben eine größere Auswahl an Samen verschiedener Größe, während die Tiere mit kleinerem Schnabel nur kleinere Samen aufnehmen können.

In den frühen 1970er Jahren regnete es auf der Insel regelmäßig (127–137 mm Niederschlag/Jahr). Das begünstigte eine so hohe Samenproduktion der Pflanzen, dass sich eine Population von etwa 1500 Tieren bei dieser Grundfinkenart entwickeln konnte. 1977 jedoch verursachte eine periodische Klimaänderung im Ost-

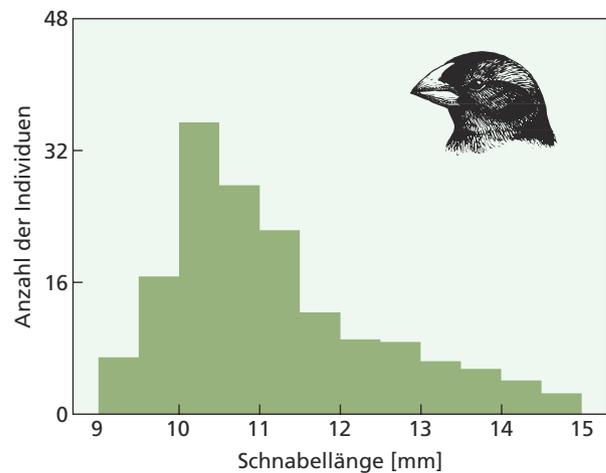


Abbildung 2.2: Variation der Schnabellängen der Population des Mittleren Grundfinken (*Geospiza fortis*) auf der Galapagosinsel Daphne Major. Das Histogramm stellt auf der x-Achse die Schnabellängen-Zunahme in 5-mm-Schritten dar, die y-Achse die Anzahl der pro Kategorie aufgetretenen Individuen. Die Schnabelgröße korreliert mit der Größe der Samen, die der Vogel aufnehmen kann (nach P. Grant, 1999).

pazifik, bekannt als *La Niña* (siehe Abschnitt 3.9), eine sehr große Trockenheit auf den Galapagosinseln. In jenem Jahr fielen nur 24 mm Niederschlag. Unter der Trockenheit ging die Samenproduktion der Pflanzen stark zurück. Der Rückgang betraf Pflanzen, die kleinere Samen produzieren, stärker als solche mit größeren Samen. Dadurch stieg die durchschnittliche Größe und Hartschaligkeit der verfügbaren Samen (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie: Konfidenzintervalle* auf Seite 40). Die Grundfinkenpopulation, die sich normalerweise von kleineren Samen ernährt, musste nun größere Samen zu sich nehmen. Kleinere Vögel hatten damit erhebliche Schwierigkeiten, ausreichend Nahrung zu finden. Größere Vögel, insbesondere die Männchen mit ihren großen Schnäbeln, kamen mit dieser Situation am besten zurecht, denn sie sind in der Lage, große, harte Samen zu knacken. Viele der Weibchen starben hingegen. Insgesamt nahm die Grundfinkenpopulation durch Verhungern und möglicherweise auch Abwanderung von Individuen auf andere Inseln um 85 Prozent ab (► Abbildung 2.3a).

Die höhere Überlebensquote der größeren Individuen führte zu einer dramatischen Veränderung der Verteilung der Schnabelgrößen innerhalb der Population (Abbildung 2.3b). Diese Form der natürlichen Selektion, bei der sich der Mittelwert eines Merkmals in Richtung eines der Extremwerte verschiebt (► Abbildung 2.4a), bezeichnet man als **gerichtete Selektion**. In anderen Fällen kann die natürliche Selektion

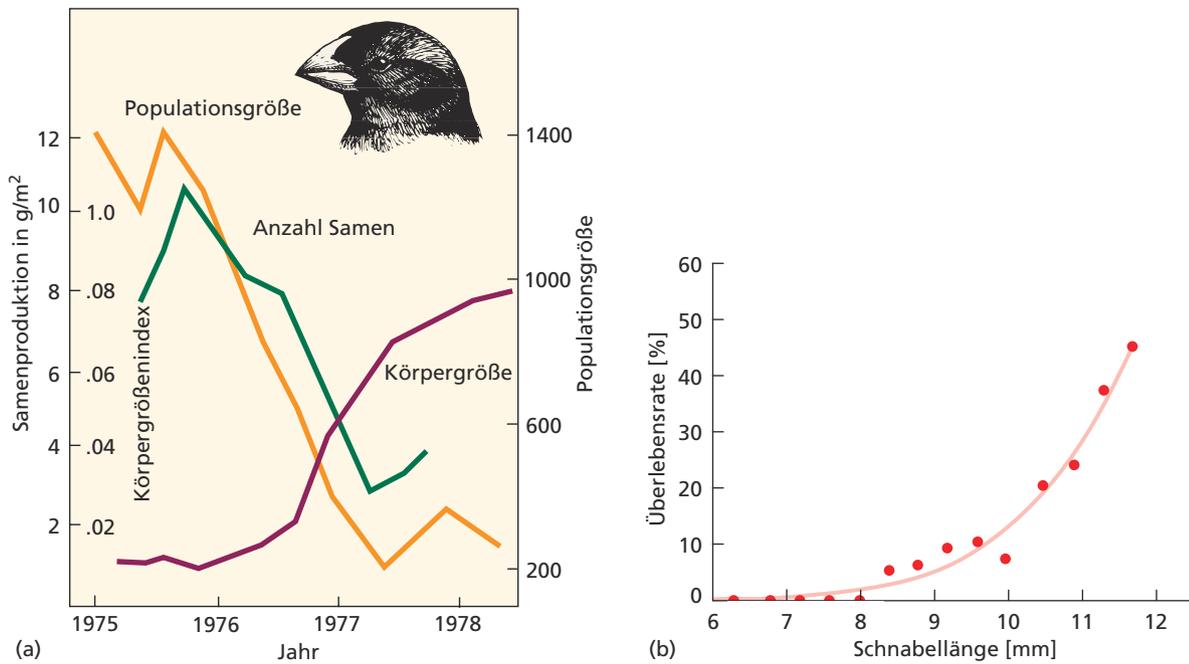


Abbildung 2.3: Hinweise auf die Wirkung der natürlichen Selektion beim Mittleren Grundfinken (*Geospiza fortis*). (a) Die orangefarbene Linie stellt die aufgrund von Zählungen markierter Individuen geschätzte Gesamtzahl der auf Daphne Mayor vorkommenden Individuen dar. Die grüne Linie symbolisiert die Verfügbarkeit von Samen mit Ausnahme der Samen zweier Pflanzenarten, die von keiner Darwinfinkenart gefressen werden. Im Zuge des Nahrungsmangels nach einer andauernden Trockenperiode nahm auch die Populationsgröße der Grundfinken ab. Die rote Linie zeigt Veränderungen der Körpergrößenrelation innerhalb der Populationen auf. Die Körpergröße der überlebenden Individuen nimmt im Verlauf der Trockenperiode zu, was darauf hindeutet, dass die Selektion die kleineren Individuen benachteiligt und die größeren bevorzugt hat. (b) Eine Selektion zugunsten größerer Individuen spiegelt sich auch im Zusammenhang zwischen Schnabellänge und Überlebensrate wider. Die Ergebnisse legen nahe, dass der stärkste Selektionsdruck auf die Individuen wirkt, die den ungünstigsten Umweltbedingungen ausgesetzt sind (nach Boag und Grant, 1981).

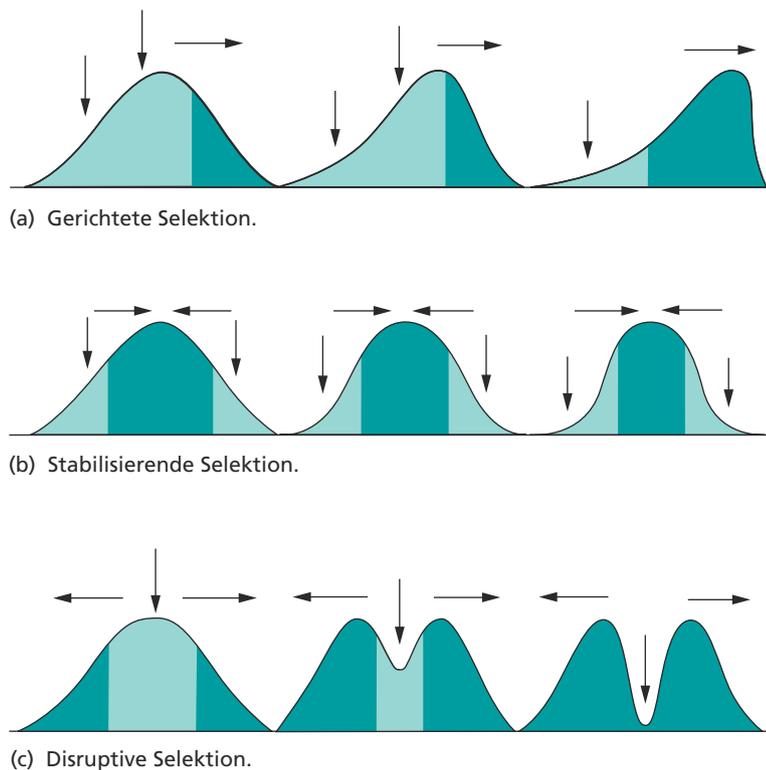


Abbildung 2.4: Die drei Typen der natürlichen Selektion. Die Kurven stellen die Verteilung bestimmter Merkmale in einer Population dar. (a) Bei der gerichteten Selektion wird der Mittelwert nach einer der beiden Seiten der Kurve verschoben. (b) Die stabilisierende Selektion bevorzugt Individuen mit Merkmalen nahe am Mittelwert der Population. (c) Disruptive Selektion erhöht die Frequenzen in den beiden Randbereichen der ursprünglichen Verteilung. Nach unten weisende Pfeile symbolisieren den jeweiligen Selektionsdruck, die waagerechten die Richtung der Veränderung in der Verteilung.

Individuen im Bereich des Mittelwertes zum Nachteil der Individuen mit Extremwerten bevorzugen, was man dann als **stabilisierende Selektion** bezeichnet (Abbildung 2.4b). Wenn die natürliche Selektion beide Extreme zugleich fördert, aber nicht unbedingt beide auch in gleichem Umfang, kann dies zu einer „bimodalen“ Verteilung der Eigenschaft(en) in der Population führen (Abbildung 2.4c). Eine solche als **disruptive Selektion** bezeichnete Form tritt auf, wenn verschiedene Individuen der Population unterschiedlichen selektierenden Kräften ausgesetzt werden. Ein Beispiel einer disruptiven Selektion stammt von dem Evolutionsökologen Thomas B. Smith (San Francisco State University). Er konnte bei einer im westafrikanischen Kamerun lebenden Vogelart, dem Purpurastrild (*Pyrenestes ostrinus*), einen nicht geschlechtsgebundenen Polymorphismus mit einer deutlichen bimodalen Verteilung der Schnabelgrößen bei den erwachsenen Tieren beider Geschlechter nachweisen (► Abbildung 2.5). Unter einem Polymorphismus versteht man eine genetisch bedingte Ausbildung verschiedener Gestalt- oder auch Farbtypen (so genannte Morphen) innerhalb einer Art.



Beim Purpurastrild hat die disruptive Selektion mit einer bestimmten Nahrungsqualität zu tun: Die Vögel nutzen hauptsächlich Samen zweier Riedgrasarten. Diese sind von ähnlicher Größe, aber von sehr unterschiedlicher Hartschaligkeit. Individuen mit großen Schnäbeln ernähren sich effizienter von den harten Riedgrassamen, solche mit kleineren Schnäbeln besser von den weicheren.

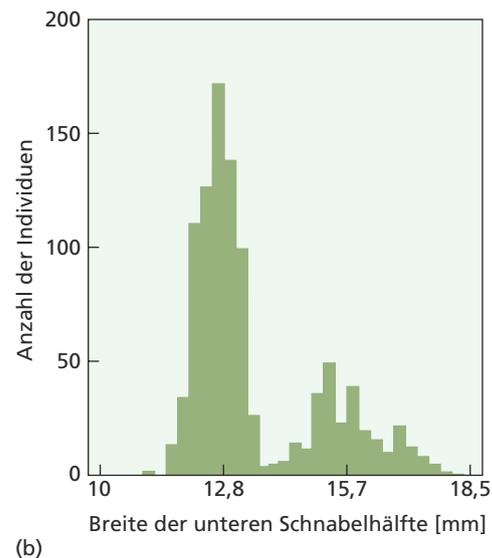
Andere Beispiele disruptiver Selektion gibt es bei einigen Käfer- und Schmetterlingsarten, bei denen unterschiedlich gefärbte Frühjahrs-, Sommer- und Herbstpopulationen auftreten.

Ein wesentliches Element der Selektion ist die Vererbung

2.2

Zwei Annahmen bilden die Grundlage für die Theorie, dass die **natürliche Selektion** die Ursache für die Entstehung einer Art aus einer anderen ist. Zum einen können vererbte Eigenschaften eines Individuums von einer Generation zur nächsten, also von den Eltern

Abbildung 2.5: Bimodale Verteilung der Schnabelgrößen (Breite der unteren Schnabelhälfte; x-Achse) bei ausgewachsenen Purpurastrilden (*Pyrenestes ostrinus*). (a) Eine bimodale Verteilung der Schnabelgrößen tritt bei Männchen und Weibchen auf; sie ist das Ergebnis einer disruptiven Selektion im Zusammenhang mit einer Ernährungsweise: Kleinschnäblige Vögel ernähren sich von weichschaligen Samen, während großschnäblige Vögel eher hartschalige Samen fressen (siehe b). Diese beiden Samentypen bilden die Hauptnahrung dieser Art (nach Smith, 1993; Nature Publishing Group).



auf ihre Nachkommen, weitergegeben werden. Dieses Erkenntnis war nie umstritten, denn schon immer war offensichtlich, dass Nachkommen ihren Eltern ähneln. Wie diese Weitergabe jedoch funktioniert, blieb lange Zeit ein Rätsel. Auch Darwin hatte keine Kenntnisse von den genetischen Zusammenhängen, wie wir sie heute besitzen. Er ging von einer „provisorischen Hypothese“ der Vererbung aus, der so genannten „Pangenes-Hypothese“. Nach dieser sollen die Zellen aller Körperteile eines Organismus winzige „Keimchen“ (lateinisch: *gemmulae*) abgeben, die in die Keimzellen gelangen und die betreffenden Körperteile der nächsten Generation gestalten. Somit kommt es nach seiner Hypothese zu einer Vermischung der Eigenschaften der Eltern in ihren Nachkommen, wodurch Merkmale entstünden, die denen beider Eltern ähneln.

Es war die zweite Grundannahme, die allgemein für eine erhebliche Irritation sorgte, denn damals war man überwiegend der Ansicht, die einzelnen Arten seien unabhängig voneinander erschaffen worden und unveränderlich – die Eigenschaften einer Art bleiben von einer Generation zur nächsten weitgehend konstant.

Als Charles Darwin seine Theorie von der natürlichen Selektion vorstellte, hatte es die Hypothese, dass Arten veränderbar sind und einem Wandel unterliegen, schon eine lange Zeit gegeben, wenngleich diese Auffassung auch noch keine allgemeine Anerkennung gefunden hatte. Charles Darwins Großvater, Erasmus Darwin (1731–1802), hatte 1794 ein zweibändiges Werk mit etwa 1400 Seiten veröffentlicht, *The Laws of Organic Life (Zoonomia)*. Ähnlich wie vor ihm schon der französische Philosoph und Enzyklopädist Denis Diderot (1713–1784) glaubte der Großvater Charles Darwins, dass die Gestalt und die Organe von Tieren sich aufgrund ihres nützlichen Gebrauchs entwickelt und optimiert hätten. Er war der Ansicht, Veränderungen der Arten entstünden *durch die Befriedigung von Bedürfnissen, die durch Hunger, Lust und Gefahr hervorgerufen würden* und dass *viele dieser erworbenen Formen oder Neigungen an die Nachkommenschaft weitergegeben würden*.

Der französische Naturforscher Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829) entwickelte eine ähnliche Hypothese wie Erasmus Darwin. Lamarck erklärte die Anpassungen der Organe der Lebewesen an ihre Funktion und Umwelt als direkte (erworbene) Adaptationen, die durch besonderen „Gebrauch“ oder „Nicht-

gebrauch“ entstehen würden. Nach dieser Hypothese kommt es durch die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ zu einer dauerhaften Anpassung (Lamarckismus).

Dies war der Stand der Wissenschaft zu der Zeit, als Charles Darwin sein Werk *The Origin of Species* schrieb. Seine Theorie der natürlichen Selektion war ein brillantes Beispiel für eine deduktive Schlussfolgerung. Er hatte eine einfache Erklärung dafür gefunden, wie sich die Eigenschaften der Individuen einer Art durch unterschiedlich erfolgreiche Reproduktion und durch das Überleben der am besten angepassten Individuen von Generation zu Generation weitervererben können. Dazu benötigte er keine Beteiligung einer im Einzelindividuum innewohnenden „Lebenskraft“ mehr wie seine Vorgänger. Die Übertragung dieses Mechanismus auf die Entwicklung neuer Arten erforderte jedoch immer noch einen gewaltigen Wagemut, beschränkt sich doch die natürliche Selektion zunächst nur auf die in einer Population vorliegende Variabilität der verschiedenen Individuen. In unserem Beispiel zur natürlichen Selektion des Mittleren Grundfinken aus Abschnitt 2.1 blieb die Veränderung der mittleren Schnabelgröße während der Trockenperiode immer noch auf das Spektrum der bereits vorhandenen Schnabelgrößen innerhalb der Population beschränkt. Doch wie wird dieses Spektrum der Eigenschaften erweitert? Wie entstehen neue Eigenschaften? Für Darwin waren „Mutationen“ der Hauptmechanismus zur Aufrechterhaltung der Variation innerhalb der Population – „die plötzliche und beträchtliche Abweichung von Merkmalen“, wie man sie gelegentlich bei Nachkommen beobachten kann. Darwin bemerkte zudem, dass bei Zuchttieren gelegentlich extreme Mutationen – „Monstrositäten“ – auftreten, etwa ein Kalb mit zwei Köpfen oder ein „mit einer Art langem Rüssel geborenes Schwein“. Darwin hielt aber weiterhin an der Pangenes-Hypothese fest. Nach diesem Modell wäre jedoch eine unrealistisch hohe Mutationsrate erforderlich, um all die Variationsmuster hervorzu bringen, die in natürlichen Populationen zu beobachten waren. Darwin war sich dieser Schwäche seiner Theorie bewusst. Auch sollte er nie erfahren, dass die Antwort auf diese Fragen zur Variation ebenso wie die der Mechanismen, durch die Eigenschaften von Generation zu Generation weitergegeben werden, sich bereits in den Arbeiten eines Zeitgenossen abzuzeichnen begannen.

Ohne dass Darwin davon wusste, studierte zu die-

ser Zeit ein österreichischer Augustinermönch namens Gregor Mendel (1822–1884) in seinem Klostergarten die Weitergabe von Eigenschaften an Erbsenpflanzen (*Pisum sativum*). Mendel lebte und wirkte in der Abtei von Brunn (dem heutigen Brno in der Tschechischen Republik). Die Erbsenpflanzen, die Mendel für seine Experimente verwendete, hatten zwei Eigenschaften, die sie ideal für seine Untersuchungen machten. Erstens bildeten sie zahlreiche Varietäten aus, die aufgrund von Merkmalen wie Blütenfarbe, Größe und Form der Hülsen leicht zu unterscheiden waren. Zweitens konnte Mendel genau kontrollieren, welches Individuum er mit welchem anderen kreuzte. Er konnte Pflanzen entweder mit Pollen von derselben Pflanze bestäuben oder diesen Vorgang mit Pollen einer anderen ausgewählten Pflanze vornehmen.

Mendel arbeitete so lange mit seinen Pflanzen, bis er sich sicher sein konnte, dass er es mit Linien zu tun hatte, die bei Selbstbestäubung und -befruchtung morphologisch identische Nachkommen hervorbrachten. So identifizierte er beispielsweise eine Linie mit violett-roten Blütenblättern, die bei Selbstbefruchtung ausschließlich Pflanzen mit ebenfalls violett-roten Blütenblättern hervorbrachte. In der Terminologie moderner Pflanzenzüchter waren diese Pflanzen somit „sortenrein“. Mendel konnte nun untersuchen, was bei der Kreuzung von Individuen mit den unterschiedlichen Eigenschaften passiert. Was würde etwa geschehen, wenn er eine Pflanze mit violett-roten Blüten mit einer mit weißen Blüten kreuzen würde (► Abbildung 2.6)? Mendel entdeckte, dass alle bei dieser Kreuzung entstandenen Pflanzen der so genannten F_1 -Generation (F von lateinisch *filial* – den Sohn/die Tochter betreffend) violett-rote Blüten trugen. Damit stellte sich ihm

die Frage, was mit den Eigenschaften der weiß blühenden Pflanzen geschehen war.

Als Mendel nun Pflanzen aus der F_1 -Generation miteinander kreuzte, bekam er darauf eine Antwort. Von den 929 Pflanzen, die aus dieser Kreuzung hervorgingen (die so genannte F_2 -Generation), trugen 705 (etwa 75 Prozent) violett-rote Blüten und 224 (etwa 25 Prozent) weiße. Aus diesen Ergebnissen schloss Mendel, dass der Erbfaktor für die weißen Blüten nicht in der F_1 -Generation verloren gegangen sei, sondern vielmehr der für die Eigenschaft „Violett-Rot“ die Blütenfarbe bestimme. Weiterhin folgerte er aus der Beobachtung, dass alle F_1 -Pflanzen violett-rote Blüten hatten und dennoch in der Lage waren, die Eigenschaft „Weiß“ an die nächste Generation weiterzugeben, dass also die Pflanzen zwei Faktoren für die Eigenschaft „Blütenfarbe“ besitzen müssten. Daraus zog er nun folgende Schlüsse:

1. Es gibt verschiedene Formen von Erbfaktoren, die die Eigenschaften (zum Beispiel die Blütenfarbe) bestimmen.
2. Jeder vererbaren Eigenschaft liegen bei einem (diploiden) Organismus zwei Erbfaktoren zugrunde, je einer von jedem Elternteil (von der Ei- und von der Samenzelle). Diese Faktoren können identisch sein (beide „Weiß“ oder beide „Violett-Rot“) oder jeweils unterschiedlich („Weiß“ oder „Violett-Rot“).
3. Wenn die beiden Erbfaktoren unterschiedlich sind, wird nur einer davon voll ausgeprägt („exprimiert“), während der andere keine feststellbare Auswirkung auf die Ausprägung eines Merkmals hat. Den exprimierten Faktor nannte er **dominant** (hier „Violett-Rot“), den anderen **rezessiv** (hier „Weiß“).

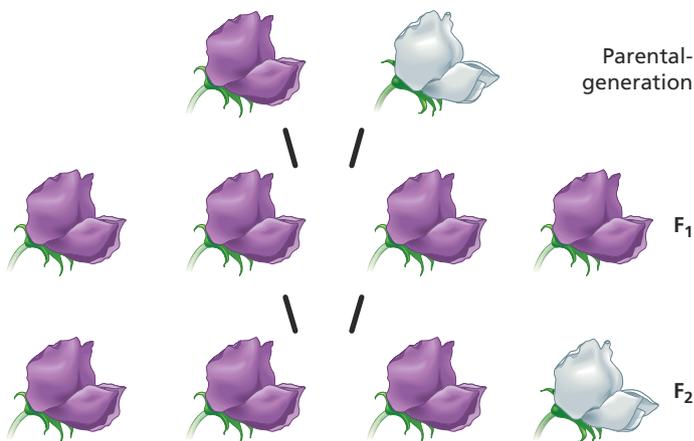


Abbildung 2.6: Kreuzungsexperimente nach Mendel zur Aufschlüsselung der Vererbung der Blütenfarbe über drei Generationen. „Linienreine“ violett-rote und weiße Elternpflanzen (Parentalgeneration) wurden miteinander gekreuzt und brachten eine F_1 -Generation mit ausschließlich violett-roten Blüten hervor. Die Kreuzung von Individuen der F_1 -Generation untereinander ergab eine Generation F_2 , bei der die Zahl der violett-roten Blüten im Verhältnis 3:1 zur Anzahl der weißen Blüten stand.

Sicher ist aufgefallen, dass wir bislang noch nicht die Begriffe „Gen“ oder „Allel“ erwähnt und stattdessen den Begriff „Erbfaktor“ verwendet haben. Dies geschah absichtlich. Obwohl Mendel in seinen Arbeiten bereits ein Regelwerk für die Vererbung von Eigenschaften aufgestellt hatte, blieb zu jener Zeit die stoffliche Basis dieser Erbfaktoren unbekannt. Doch wie so oft in der Wissenschaft wurde, obwohl vieles noch unbekannt war, der weitere Forschungsverlauf durch die Ergebnisse von Mendels Experimenten bereits vorgezeichnet.

Die Erbfaktoren sind die Gene

2.3

Mendels Experimente hatten Regeln bereitgestellt, doch woraus bestehen die Erbfaktoren? Auf der Suche nach der Antwort auf diese Frage hatte sich eine Fülle von Erkenntnissen angesammelt, die schließlich die Grundlage der modernen Genetik bildeten. Das Ende der mühsamen Suche war endlich im April 1953 erreicht, als James Watson (geb. 1928) und Francis Crick (1916–2004) in der Zeitschrift *Nature* einen Aufsatz veröffentlichten, in dem sie ihr Modell der Struktur der **DNA** (Desoxyribonukleinsäure, englisch *deoxyribonucleic acid*) vorstellten.

Grundlage aller Gemeinsamkeiten und Unterschiede von Organismen ist die in den DNA-Molekülen gespeicherte Information. Alle Zellen besitzen DNA, und die Art und Weise der Informationsspeicherung ist für alle Organismen dieselbe. Die DNA bildet eine Doppelhelix aus (► Abbildung 2.7a), die aus vier verschiedenen Grundbausteinen besteht, den so genannten Nukleotiden. Alle DNA-Moleküle bestehen zwar aus den gleichen vier Nukleotiden (Cytosin, Thymin, Adenin und Guanin), in der unterschiedlichen Aufeinanderfolge (Sequenz) ihrer Nukleotide stehen jedoch eine Vielzahl von Kombinationsmöglichkeiten zur Verfügung. Die DNA-Moleküle lagern sich zu fadenförmigen Strängen zusammen, den **Chromosomen**.

Chromosomen kommen meist paarweise vor; zwei Chromosomen, die gemeinsam ein solches Paar bilden, nennt man **homolog**. Die DNA jedes Chromosoms enthält diskrete Abschnitte, die die Informationen tragen, die **Gene** (Abbildung 2.7b, c). Die Gene sorgen für die Produktion lebensnotwendiger Moleküle (Genexpression). Ihre Produkte sind zunächst Moleküle der RNA (Ribonukleinsäure, englisch *ribonucleic acid*),

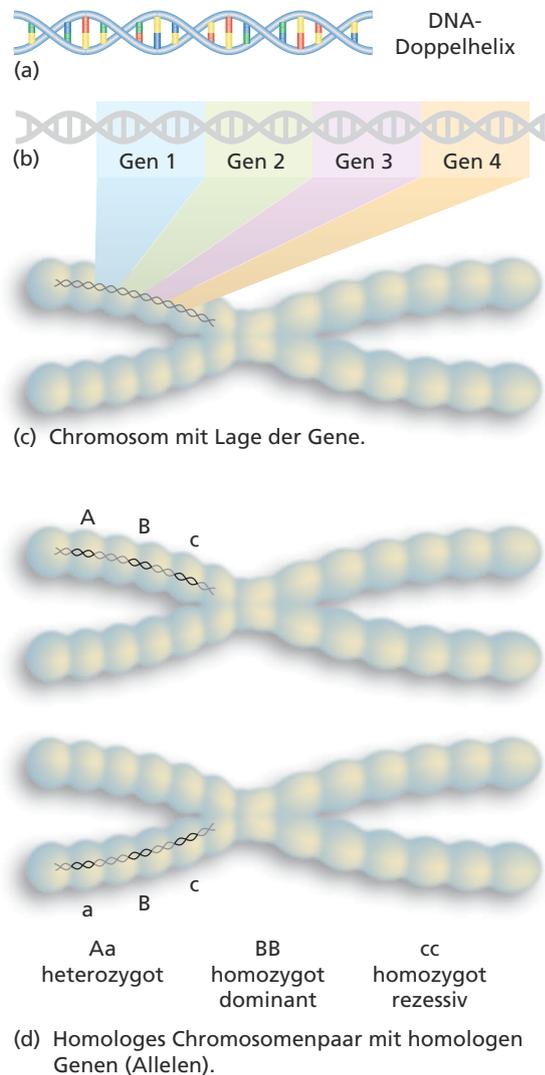


Abbildung 2.7: DNA und Chromosomen. (a) Stark schematisierte Darstellung der Doppelhelixstruktur der DNA. (b) Gene sind einzelne DNA-Abschnitte, die die Erbinformation für die Produktion von Proteinen und ihre Struktur tragen. (c) DNA-Moleküle lagern sich zu im Lichtmikroskop sichtbaren, fadenförmigen Gebilden zusammen, den Chromosomen. (d) Chromosomen kommen zumeist doppelt vor. Chromosomen, deren Struktur und Länge identisch ist, bezeichnet man als homolog. Da Chromosomen meist paarweise vorkommen, gilt dies auch für die Allele. Allele befinden sich bei homologen Chromosomen jeweils an derselben Stelle.

also Kopien der DNA. Sie dienen in der Regel zur Herstellung von Proteinen – Molekülketten aus Aminosäuren. Die Reihenfolge der Proteinbausteine wird über den genetischen Code von der Sequenz der Nukleotide in der RNA festgelegt. Letztlich entscheidet die Sequenz der Aminosäuren, ob ein Protein Strukturaufgaben im Organismus erfüllen oder als Enzym chemische Reaktionen bewirken soll.

Verschiedene Zustandsformen eines Gens bezeichnet man als **Allele** (ursprünglich „Allelomorphe“, griechisch „unterschiedliche Formen“). In Mendels Expe-

riment kontrolliert ein Gen die Blütenfarbe. Dieses Gen kann – je nach Blütenfarbe – in verschiedenen Ausbildungen, Allelen, vorkommen. Da die meisten Chromosomen paarweise in den Zellen vorkommen, gilt eine paarige Anordnung auch für die Allele. Die Position, die ein Allel in einem Chromosom einnimmt, ist der so genannte **Genlocus** (Mehrzahl „Genloci“). Dies ist der Ort einer spezifischen Erbinformation. Allele derselben Gene befinden sich in homologen Chromosomen an der gleichen Stelle, dem gleichen Genlocus. Wenn beide Allele eines bestimmten Gens identisch sind, bezeichnet man das Individuum in Bezug auf dieses Gen als **homozygot**. Sind die Allele unterschiedlich, ist das Individuum in Bezug auf das betreffende Gen **heterozygot**. In letzterem Fall gibt es mehrere weitere Möglichkeiten. Wenn nur eines der Allele voll exprimiert wird und das andere keinen feststellbaren Effekt hat, wird das voll exprimierte Allel als **dominant** bezeichnet, wie zum Beispiel bei Mendels Experiment das Allel für die Blütenfarbe „Violett-Rot“. Das andere, nicht exprimierte Allel nennt man dann **rezessiv** (in dem Beispiel das Allel für die Blütenfarbe „Weiß“). Wenn die Stärke der Genexpression bei heterozygoten Individuen zwischen der von homozygoten liegt, zeigt der Locus **unvollständige (partielle) Dominanz**.

Damit können wir nun Mendels Ergebnisse, die in Abbildung 2.6 dargestellt sind, unter Verwendung der modernen Terminologie der Genetik erneut analysie-

ren (► Abbildung 2.8). Da die am Anfang eingesetzten Elternpflanzen linienrein waren, wissen wir, dass sie beide in Bezug auf die Blütenfarbe homozygot waren. Wenn wir das dominante Allel für die Blütenfarbe Violett-Rot als V und das rezessive Allel für weiße Blüten als w bezeichnen, sind die weiß blühenden Pflanzen ww und die violett-roten VV . Dies führt dazu, dass Nachkommen, die jeweils ein Allel von jedem Elternteil erhalten, alle heterozygot sind – Vw . Da das Gen für die violett-rote Blütenfarbe dominant ist, tragen alle Pflanzen der F_1 -Generation als äußeres Merkmal violett-rote Blüten.

Wenn Individuen der F_1 -Generation untereinander gekreuzt werden, ergeben sich mehrere Möglichkeiten. Da beide Elternteile heterozygot sind (Vw), können beide mit der gleichen Wahrscheinlichkeit entweder ein Allel für „Violett-Rot“ (V) oder für „Weiß“ (w) weitergeben. Die so entstandene F_2 -Generation ist damit anteilig zur Hälfte (50 Prozent oder 0,5) heterozygot (Vw), zu einem Viertel (25 Prozent/0,25) homozygot dominant (VV) und einem Viertel homozygot rezessiv (ww). Für die Blütenfarbe bedeutet dies einen Anteil von 75 Prozent violett-rote und 25 Prozent weiße Individuen, wie es auch Mendel beobachtet hatte (siehe Abschnitt 2.2 und Abbildung 2.6).

Die Gesamtheit der Erbinformation (Gene) eines Individuums bezeichnet man als **Genotyp**. Die Gesamtheit der Gene aller Individuen einer Population und zu einem bestimmten Zeitpunkt stellt den **Genpool** einer

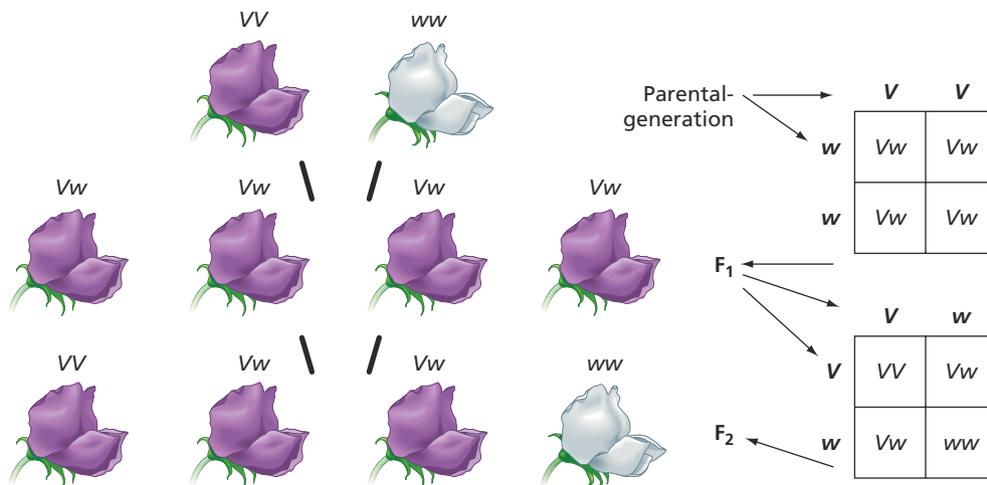


Abbildung 2.8: Detaillierte Darstellung von Mendels Experimenten aus Abbildung 2.6. Für alle drei Generationen (Eltern, F_1 , F_2) ist jeweils der Genotyp angegeben. Das Allel für die Blütenfarbe Violett-Rot ist dominant, das für die Farbe Weiß ist rezessiv. Jede Pflanze besitzt zwei Allele, die die Blütenfarbe kontrollieren. Bei einer Kreuzung gibt jede Elternpflanze eines der Allele an die nächste Generation weiter. Eine homozygote Elternpflanze kann nur eine Form des Allels (V oder w) weitergeben, während eine heterozygote einem bestimmten Nachkommen mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 Prozent entweder das dominante oder das rezessive Allel überträgt. Beachten Sie, dass sich in diesem Experiment zwar die Anteile der verschiedenen Phänotypen von einer Generation zur nächsten verändern, die Genfrequenz (das Verhältnis der Allele V und w) dagegen gleich bleibt.

Population dar. Der Genotyp bestimmt die Entwicklung und erzeugt die morphologischen, physiologischen und (bei Tieren) verhaltensbiologischen Eigenschaften eines Individuums. Das sichtbare äußere Erscheinungsbild des Genotyps wird als **Phänotyp** bezeichnet, so zum Beispiel das Merkmal der Blütenfarbe bei Mendels Erbsenpflanzen. Das Phänomen, dass ein bestimmter Genotyp unter verschiedenen Umweltbedingungen eine unterschiedliche phänotypische Gestalt annehmen kann, nennt man **phänotypische Plastizität**. Einige Genotypen zeigen hierbei eine geringe Reaktionsbreite gegenüber Umwelteinflüssen und sind daher phänotypisch wenig variabel. Bei Pflanzen sind viele Beispiele für phänotypische Plastizität bekannt. So können bei Individuen einer Art ihre Größe, das Verhältnis von reproduktivem zu vegetativem Gewebe und sogar die Blattform je nach Verfügbarkeit zum Beispiel von Nährstoffen, Licht und Wasser erheblich variieren (► Abbildung 2.9).

Genetische Variabilität ist der entscheidende Faktor für die Selektion

2.4

Eine von Charles Darwins vielen brillanten Ideen war es, sich besonders mit den Unterschieden der Individuen innerhalb einer Art zu beschäftigen. Seine Zeitgenossen betrachteten eine solche individuelle Variation hingegen eher als eine Ausnahme. Obwohl Züchter bestimmte Varietäten zur Kreuzung vieler Haustier- und Nutzpflanzenrassen einsetzten, schätzte man diese – als Produkt sorgfältiger künstlicher Auswahl und Kreuzung – doch eher als Träger mehr oder weniger instabiler Eigenschaften ein. Man nahm an, sie würden, sich selbst überlassen, bald wieder ihr ursprüngliches Aussehen annehmen. Tatsächlich wurde diese Veränderlichkeit von Nutzpflanzen geradezu als Argument für die ursprüngliche und dauerhafte Verschiedenheit der in der Natur vorkommenden Arten angeführt. Darwin interpretierte die Unterschiede zwischen den Arten dagegen anders; für ihn waren sie nicht die Ausnahme, sondern die Regel. Variabilität war für ihn der entscheidende Faktor für die natürliche Selektion.

Die wichtigsten Ursachen der genetischen Variabilität sind die Mutationen und der Prozess der genetischen Rekombination bei der sexuellen Reproduktion. Mutationen sind vererbare Veränderungen von Ge-

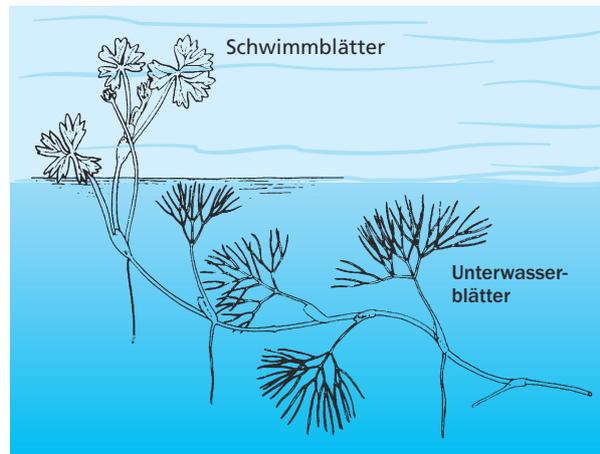


Abbildung 2.9: Unterschiedliche phänotypische Plastizität in der Ausbildung verschiedener Blattformen als Reaktion auf spezifische Umweltbedingungen. Einige Hahnenfußarten, zum Beispiel der Wasserhahnenfuß *Ranunculus aquatilis*, haben unter Wasser schmale, lang zerschlitzte Blätter, die der Strömung wenig Widerstand entgegensetzen, und breite Blätter, die auf der Wasseroberfläche schwimmen und hauptsächlich der Photosynthese dienen. Man bezeichnet dieses Phänomen der Ausbildung zweier morphologisch unterschiedlicher Blattformen an einer Pflanze als Heterophyllie.

nen oder Chromosomen. Der Begriff **Mutation** bezieht sich sowohl auf den Vorgang einer Veränderung des genetischen Materials oder der Anzahl der Nukleotide in der Erbsubstanz als auch auf dessen Ergebnis: veränderte Genstrukturen, Chromosomenabschnitte oder Chromosomenzahlen. Die meisten phänotypischen Unterschiede sind auf solche Veränderungen von Enzymen und anderen Proteinen zurückzuführen und damit letztlich auf Veränderungen der DNA-Sequenz, der sie codiert.

Punktmutationen sind chemische Veränderungen in genau einem Nukleotid eines einzigen Gens (siehe Abbildung 2.7). Wenn sich eine Punktmutation in einer Keimzelle (einer Ei- oder Samenzelle) ereignet, kann sie an Nachkommen und weitere Generationen vererbt werden. Viele Mutationen einzelner Gene haben nur wenig oder gar keine sichtbaren Auswirkungen auf den Phänotyp, einige von ihnen schaden aber ihrem Träger. Genmutationen sind wichtig, weil sie die Variabilität des Genpools vergrößern. Ein Beispiel für eine Mutation eines einzelnen Gens ist der Albinismus. Albinismus ist gekennzeichnet durch das völlige Fehlen von Pigmenten im Fell und in der Iris des Auges, was zu einem weißen Fell und – durch das Durchscheitern der Blutgefäße – zu einer rot gefärbten Augeniris führt. Dieses Gen ist rezessiv und bleibt erhalten, wenn Albinos mit Nicht-Albinos gekreuzt werden.

Chromosomale Mutationen können durch eine Veränderung der Struktur eines Chromosoms oder der Zahl der Chromosomen entstehen. Hierbei unterscheidet man zwischen Verlust eines terminalen Chromosomenstückes (Deletion), Verlust eines Mittelstückes (Defizienz), Verdopplung von Chromosomenstücken (Duplikation), Einbau eines Chromosomenfragments in umgekehrter Orientierung (Inversion) und Übertragung von Chromosomenstücken auf nicht homologe Chromosomen. Die Zahl der Chromosomen kann sich auf zweierlei Weise verändern: (1) durch die vollständige oder teilweise Verdopplung eines Chromosoms oder (2) durch den Verlust eines oder mehrerer Chromosomen. Das Phänomen der Polyploidie, der Verdopplung ganzer Chromosomensätze, wird in Abschnitt 2.7 besprochen.

Die weitaus größte genetische Variabilität tritt bei Individuen einer Population bei solchen Arten auf, die sich sexuell vermehren. Bei der **geschlechtlichen** oder **sexuellen Reproduktion** bilden Individuen haploide Gameten aus – Ei- beziehungsweise Samenzellen, die jeweils nur einen einfachen statt des üblichen doppelten Chromosomensatzes enthalten. Ei- und Samenzelle verbinden sich zu einer diploiden Zygote (Syngamie), die wieder die normale Chromosomenzahl enthält. Da bei diesem Vorgang eine ungeheure Vielzahl von Gen-Rekombinationen möglich ist, stellt er eine unmittelbare Ursache für die genetische Variabilität der Nachkommenschaft dar. Beim Menschen sind allein durch die Rekombinationen von Chromosomen von einer einzelnen Ei- beziehungsweise Samenzelle bereits etwa acht Millionen verschiedene Kombinationen möglich. Allerdings vermehren sich nicht alle Lebewesen sexuell.

Unter **ungeschlechtlicher, vegetativer** oder **asexueller Reproduktion** versteht man die Erzeugung von Nachkommen durch einen einzigen Elternteil ohne Beteiligung von Ei- oder Samenzellen sowie Sonderformen bei Pflanzen, zum Beispiel mit diploiden Eizellen. Asexuelle Reproduktion gibt es in verschiedenen Formen, doch in allen Fällen sind die Nachkommen genetisch mit ihren Eltern identisch (Näheres und Beispiele siehe Kapitel 8).

Auch wenn Darwin verstanden hatte, dass die natürliche Selektion auf die Variabilität unterschiedlicher individueller Merkmale zurückgreift, war ihm eine genaue Erklärung für den Mechanismus, der die zu beobachtenden Unterschiede bei Individuen einer Art verursacht, nicht möglich. Und obwohl Gregor

Mendel seine Arbeiten nur sechs Jahre nach dem Erscheinen von *The Origin of Species* veröffentlichte, blieben seine Entdeckungen bis ins Jahr 1900, 18 Jahre nach Darwins Tod, doch weitgehend unbeachtet.

Evolution ist eine Veränderung von Genfrequenzen

2.5

In der Erstausgabe von *The Origin of Species* verwendete Darwin den Begriff „Evolution“ nicht. Vielmehr sprach er von der „Theorie der Abstammung mit Modifikation“. Das Wort *Evolution* (vom Lateinischen *evolvere*, sich entwickeln) war bereits zu Darwins Zeiten im Englischen gebräuchlich und zwar im Sinne „einer Reihe von Ereignissen in einer geregelten Abfolge“. Der Begriff war eng mit dem des Fortschritts verknüpft, einer zielgerichteten Veränderung, einer Entwicklung vom Einfachen zum Komplexeren. Damit stand der Begriff zunächst eigentlich für ein Konzept einer „zielgerichteten, planmäßigen und zweckbestimmten Entwicklung“, wie es bereits Darwins Vorgänger vertreten hatten – ein Konzept, das Darwin selbst mit seiner Theorie der natürlichen Selektion gerade überwinden wollte (siehe Abschnitt 2.2).

Obwohl im heutigen Sprachgebrauch der Begriff *Evolution* immer noch eine bestimmte Richtung auf ein Ziel und einen Zweck impliziert, bezieht er sich als biologischer Fachbegriff auf genetische Veränderungen und umfasst weder Richtung noch Zweckbestimmung. Im weitesten Sinn ist **Evolution** eine Veränderung der Gen- oder Allelfrequenzen in einer Population einer Art über die Zeitachse. Gene (Allele) werden von Individuum zu Individuum weitergegeben, von Eltern an Nachkommen, doch Evolution findet nicht auf der Ebene des Individuums statt, sondern auf der Ebene einer Population. Das Objekt der Evolution ist der Genpool, die Gene aller Individuen einer Population. Zur Erläuterung dieses Punktes kehren wir nochmals zurück zu Mendels Experimenten (siehe Abbildung 2.8).

Der Anteil von Individuen jedes der drei möglichen Genotypen (wie am Beispiel der Blütenfarbe bereits dargestellt) ändert sich von Generation zu Generation (Eltern, F_1 , F_2). Die Allelfrequenzen jedoch (die Anteile von V und w in der Gesamtpopulation) ändern sich nicht. V wie w bleiben über die Generationen immer

gleich: $0,5 V$ und $0,5 w$. Wir können beliebig viele Generationen in die Zukunft rechnen – die Frequenz der Allele V und w wird immer konstant bleiben, solange sie nicht durch weitere Einflüsse verändert wird. Diese Regel wurde als **Hardy-Weinberg-Prinzip** bekannt, benannt nach den beiden Wissenschaftlern, die es 1908 formulierten. Dieses Prinzip besagt Folgendes: In einer Population, die sich sexuell vermehrt, werden die Gen- und Allelfrequenzen über Generationen hinweg gleich bleiben, wenn folgende Bedingungen erfüllt sind: (1) Gleiche Paarungswahrscheinlichkeit für alle Angehörigen einer Population (*Panmixie*), (2) Es gibt keine Mutationen, (3) Die Population ist so groß, dass zufallsbedingte Veränderungen von Gen- und Allelfrequenzen statistisch unbedeutend sind, (4) Es findet keine natürliche Selektion statt und (5) Es gibt keine Zu- und Abwanderungen von Individuen und damit auch keinen Gen- und Alleltransfer. Bei der Pflanzenpopulation in Mendels Experimenten veränderten sich die verschiedenen Genotypen mit der Zeit im Laufe der Generationen ebenso wie der Phänotyp, was zu einer Folge verschiedener Blütenfarben führte – von Violett-Rot und Weiß über ausschließlich Violett-Rot wieder zurück zu Violett-Rot und Weiß. Doch wie schon Mendel erkannte, bedeutete der Wechsel der Blütenfarben in seinem Garten keine Veränderung der Gen- und Allelfrequenzen (oder der „Erbeinheiten“, wie er es ausgedrückt hätte). In natürlichen Populationen sind jedoch die von Hardy und Weinberg geforderten Bedingungen niemals alle gleichzeitig erfüllt. Es gibt eben Mutationen und Sexualpartner treffen nicht völlig zufällig aufeinander. Individuen bewegen sich zwischen verschiedenen Populationen und Selektion findet statt. All diese Faktoren verändern die Gen- und Allelfrequenzen von einer Generation zur nächsten und das Ergebnis ist – Evolution. Die natürliche Selektion ist tatsächlich die Selektion mit unterschiedlichen Überlebens- und Reproduktionsraten eines Genotyps zum Nachteil eines anderen, mit dem Ergebnis einer Veränderung von Allel- und Genfrequenzen.

Entscheidend für die Evolution durch natürliche Selektion ist, dass es weder eine vorgegebene Richtung noch ein zweckbestimmtes Ziel gibt. Evolution wird bestimmt von zufälligen (stochastischen) Veränderungen in der Sequenz der vier Nukleotidbestandteile der DNA, dem Bauplan jedes einzelnen Lebewesens, und begrenzt durch die Notwendigkeit von Überleben und Reproduktion – der Weitergabe dieser DNA an nachfolgende Generationen.

Das Artkonzept beruht auf genetischer Isolation 2.6

Das Verständnis der genetischen Grundlagen der Vererbung veränderte auch das Artkonzept, das heißt die Vorstellung, was eigentlich unter einer „Art“ („Spezies“) zu verstehen sei. Mit einem Bestimmungsbuch in der Hand können wir ein Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) von einer Amsel (*Turdus merula*) oder eine Stieleiche (*Quercus robur*) von einer Traubeneiche (*Quercus petraea*) unterscheiden. Jede Art hat besondere morphologische, physiologische, bei Tieren auch verhaltensbiologische (ethologische) Eigenschaften, die sie von den anderen Arten abgrenzen. Jede Art stellt somit eine diskrete Einheit dar, die man mit einem Namen belegt hat. So sah Carl von Linné (lateinisch Linnaeus; 1707–1778), der das System der binären Nomenklatur entwickelte, die Pflanzen- und Tierwelt. Wie andere Zeitgenossen betrachtete er die vielen unterschiedlichen Organismen als unabänderliche Ergebnisse einer göttlichen Schöpfung. Arten unterscheiden sich in der äußeren Gestalt, in Strukturen, Mustern, Proportionen, Farben und anderen Eigenschaften. Anhand dieser Kriterien erfassten Naturforscher wie Charles Darwin die Arten, grenzten sie voneinander ab und ordneten sie Gruppen (zum Beispiel Gattungen, Familien und Ordnungen) zu. Gewisse Variationen unter den Individuen einer Art waren vorhanden, wurden aber eher als nebensächlich und untergeordnet betrachtet. Dieses klassische **Morphospezies-Konzept** existiert bis heute; es ist sehr nützlich und notwendig zur Unterscheidung der unermesslichen Zahl von lebenden, aber auch ausgestorbenen und nur fossil überlieferten Pflanzen- und Tierarten. Unter einer *Morphospezies* fasst man alle Individuen zusammen, die in ihren wesentlichen Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen. Innerhalb ein und derselben Art können die Merkmale der Individuen kontinuierlich variieren. Bei einer Trennung der Arten voneinander müssen die Merkmale eine gewisse Diskontinuität aufweisen. Dieses Konzept bildet die Grundlage der Beschreibungen von Arten, wie wir sie in allen Bestimmungsbüchern finden (► Abbildung 2.10).

Der Evolutionsbiologe Ernst Mayr (1904–2005) schlug in diesem Zusammenhang das **Biospezies-Konzept** vor. Eine *Biospezies* ist eine Gruppe von Individuen, die sich innerhalb von Populationen tatsächlich oder potenziell kreuzen können und damit eine Fort-



QUANTITATIVE ÖKOLOGIE

■ Deskriptive Statistik

Unabhängig davon, welche Größen man in einer Population misst, zeigen die einzelnen Individuen immer gewisse Variationen. Für jede ökologische Untersuchung ist es notwendig, diese Variationsunterschiede zu quantifizieren. Wie kann man dabei vorgehen? Welche Messwerte lassen sich nutzen, um die Variationen in einer Population oder in verschiedenen Beobachtungsreihen darzustellen? Zur Beschreibung einer Messreihe, die in einer Population erhoben wurde, werden typischerweise zwei statistische Werte ermittelt: (1) eine Angabe über einen Mittelwert (die „zentrale Tendenz der Daten“) und (2) eine Schätzung der Variationsbreite (Schwankungsbreite) der Messwerte. Die im Einzelfall angewendeten Methoden hängen dabei von der Art der bei den Untersuchungen erhobenen Daten ab (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 18).

Bei numerischen Daten wird zur Beschreibung einer Messreihe am häufigsten das **arithmetische Mittel** (m) verwendet. Dabei handelt es sich um die Summe aller Messwerte geteilt durch ihre Anzahl. Nehmen wir zum Beispiel die folgenden Messwerte, die Schnabellängen (in mm) von neun Goldzeisigen (*Carduelis tristis*), die bei einer Studie zur Untersuchung der Variation dieses Merkmals in einer lokalen Population erfasst wurden:

9,2; 8,7; 10,3; 9,3; 8,9; 10,2; 7,9; 9,7; 9,5

Das arithmetische Mittel errechnet sich aus der Summe der Schnabellängen dividiert durch 9 (der Gesamtzahl der Messwerte):

$$\frac{(9,2 + 8,7 + 10,3 + 9,3 + 8,9 + 10,2 + 7,9 + 9,7 + 9,5)}{9} = \frac{83,7}{9} = 9,3$$

Die durchschnittliche Schnabellänge der untersuchten Goldzeisige beträgt demnach 9,3 mm.

Ein weiterer Mittelwert, der oft eingesetzt wird, ist der **Median**. Hierunter versteht man den mittleren Wert einer Verteilung – er halbiert also die Einzelwerte, so dass jeweils gleich viele Messwerte größer beziehungsweise kleiner als der Median sind. Um diesen Wert für unser Beispiel der Schnabellängen zu ermitteln, müssen wir die Messwerte zuerst der Größe nach sortieren:

7,9 8,7 8,9 9,2 **9,3** 9,5 9,7 10,2 10,3

Der Median dieser Messreihe ist 9,3. In diesem Beispiel sind arithmetischer Mittelwert und Median gleich groß. Bei einer geraden Zahl von Messwerten ist es nicht möglich, einen mittleren Wert zu ermitteln. In diesem Fall bestimmt man als Median den arithmetischen Mittelwert der beiden mittleren Werte.

Ein weiteres Mittelwertmaß ist der Modalwert. Er wird häufig dafür verwendet, diskrete Daten zusammen-

zufassen. Als **Modalwert** bezeichnet man den am häufigsten vorkommenden Messwert. Betrachten wir zum Beispiel folgende Daten, die Anzahl der Nachkommen pro Goldzeisig-Brutpaar (Nest) in unserem Untersuchungsgebiet:

3, 2, 4, 2, 1, 3, 3, 4, 3, 5

Der Modalwert ist hier 3, denn die die Mehrzahl der Brutpaare (4) hatten drei Jungvögel im Nest. Der Modalwert ist leichter zu veranschaulichen, wenn man die Daten in einem Histogramm darstellt (► Abbildung 1).

Der Modalwert stetiger Daten wird normalerweise anhand eines Histogramms ermittelt (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 18). Dann wird er als Mittelpunkt desjenigen Intervalls mit der größten Häufigkeit angegeben.

Ist ein Mittelwert errechnet, besteht der nächste Schritt in der genaueren Charakterisierung dieses Wertes. Das einfachste Maß der Streuung innerhalb einer Beobachtungsreihe ist die Variationsbreite. Unter **Variationsbreite** versteht man die Differenz zwischen dem größten und dem kleinsten Messwert. In unserem Beispiel mit den Schnabellängen beträgt diese Differenz zwischen dem höchsten Wert (Maximum: 10,3 mm) und dem niedrigsten Wert (Minimum: 7,9 mm) 2,4 mm.

Da in die Berechnung der Variationsbreite nur der Minimal- und der Maximalwert einfließen, kann diese stark von extremen Werten beeinflusst werden, die womöglich für die Stichprobe (oder die Population als Ganzes) überhaupt nicht repräsentativ sind. Aus diesem Grund sind in der Regel diejenigen statistischen Größen bedeutsamer, die alle Messwerte berücksichtigen. Ein erster Ansatz hierzu könnte sein, für jeden Einzelwert dessen Abstand (Differenz) von unserem errechneten Mittelwert, etwa dem arithmetischen Mittel, zu bestimmen.

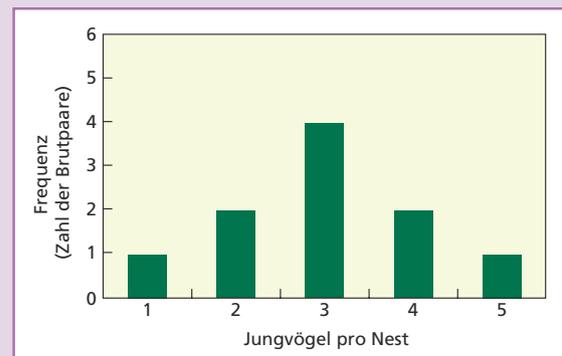


Abbildung 1: Histogramm zur Darstellung der Anzahl der Goldzeisignachkommen (*Carduelis tristis*) pro Brutpaar (Nest). Auf der x-Achse ist die Anzahl der Jungvögel aufgetragen, die y-Achse gibt die Anzahl der Nester mit der jeweiligen Anzahl Jungvögel (Frequenz) an.

Eine solche Abweichung vom arithmetischen Mittel (in unserem Beispiel $m = 9,3$ mm) ließe sich wie folgt bestimmen: Zunächst ermitteln wir für jeden Wert die Differenz zum Mittelwert, um anschließend diese Differenzen zu addieren:

$$\begin{aligned} &(9,2 - 9,3) + (8,7 - 9,3) + (10,3 - 9,3) + (9,3 - 9,3) \\ &+ (8,9 - 9,3) + (10,2 - 9,3) + (7,9 - 9,3) + (9,7 - 9,3) \\ &+ (9,5 - 9,3) \\ &= (-0,1) + (-0,6) + (1,0) + (0,0) + (0,4) + (0,9) + (-1,4) \\ &+ (0,4) + (0,2) = 0,0 \end{aligned}$$

Das Problem bei dieser Vorgehensweise ist, dass die Summe der Abweichungen vom Mittelwert immer gleich Null ist. (Können Sie sich vorstellen warum?) Um dies zu verhindern, könnte man jede Einzelabweichung vom Mittelwert quadrieren. Dann hätte man eine „quadrierte Abweichung vom Mittelwert“. Eine Abweichung vom Mittelwert, ob positiv (zum Beispiel: $+0,4$) oder negativ (zum Beispiel: $-0,4$), hätte immer den gleichen positiven Wert von $0,16$.

Die Summe dieser quadrierten Abweichungen vom Mittelwert wäre in unserem Beispiel:

$$(-0,1)^2 + (-0,6)^2 + (1,0)^2 + (0,0)^2 + (0,4)^2 + (0,9)^2 + (-1,4)^2 + (0,4)^2 + (0,2)^2 = 4,5$$

und der Mittelwert dieser „quadrierten Abweichungen“ $4,5/9 = 0,50$. Die **Varianz** (s^2) ist die Summe der Abweichungsquadrate aller Messwerte einer Verteilung von ihrem Mittelwert, dividiert durch die Anzahl der Messungen (n) minus eins ($n-1$). Wir erhalten damit eine Varianz von $0,56$. Wieso zur Berechnung der Varianz durch $n-1$

(Freiheitsgrade) und nicht nur durch n zu teilen ist, wird im Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 40 erläutert.

Bezüglich dieser Varianz gibt es jedoch ein Problem. Bei der Berechnung der Abweichungen werden auch die entsprechenden Einheiten quadriert. Um wieder die gleichen Werte des Ausgangsdatensatzes zu erhalten, muss man die (positive) Quadratwurzel aus der Varianz ziehen. Der dabei erhaltene Wert s wird als **Standardabweichung** bezeichnet. Für unseren Fall der Schnabellängen beträgt die Standardabweichung $0,56$ oder $0,75$.

Im gesamten vorliegenden Buch werden Ergebnisse von Untersuchungen in zusammengefasster Form präsentiert. Hierbei werden oft arithmetische Mittelwerte, Varianzen oder Standardabweichungen angegeben. Für kategorielle Daten sind solche Berechnungen jedoch ungeeignet, denn hier stehen die Daten eben nur für bestimmte Eigenschaften, während zur deskriptiven Statistik auch Frequenzverteilungen und Modalwerte gehören.

1 Wie groß ist der Modalwert im Histogramm der Schnabellängen des Darwin-Grundfinken *Geospiza fortis* in Abbildung 2.2 (die Schnabellängenintervalle betragen $0,5$ mm)?

2 Wäre es sinnvoll, die Schnabelgrößenverteilung beim Purpurastrild (*Pyrenestes ostrinus*) aus Abbildung 2.5 mithilfe des arithmetischen Mittelwertes als Maß für einen Mittelwert zu beschreiben? Warum beziehungsweise warum nicht?

Auf der Companion Website:
Übungen zur Statistik



pflanzungsgemeinschaft bilden. Unter ihnen besteht ein Gen- beziehungsweise Allelfluss und sie haben Anteil an einem gemeinsamen Genpool. Spezifische Isolationsmechanismen sorgen dafür, dass sie gegenüber Individuen anderer Arten reproduktiv isoliert sind und es nicht zu Hybridisierungen kommt.

Von Frühjahr bis in den Sommer ist in Wald, Offenland, aber auch in den Seen und Fließgewässern bei vielen Tierarten eine rege Werbe- und Paarungsaktivität feststellbar, die oft auch mit größeren Ortswechsellern verbunden ist. Fische schwimmen zu ihren Laichplätzen, Amphibien suchen ihre Tümpel auf und Vögel errichten Territorien und locken mit Gesang ihre Partner an. Und doch bleibt bei all diesen Aktivitäten jede Art unter sich. Es kommt selbst bei äußerlich sehr ähnlichen Arten nur zu wenigen Verwechslungen. Doch was hält diese reproduktive Isolation zwischen Populationen aufrecht und führt schließlich zur Artbildung?

Die Mechanismen, die für die Arterhaltung notwendig sind, nennt man **Isolationsmechanismen** (Re-

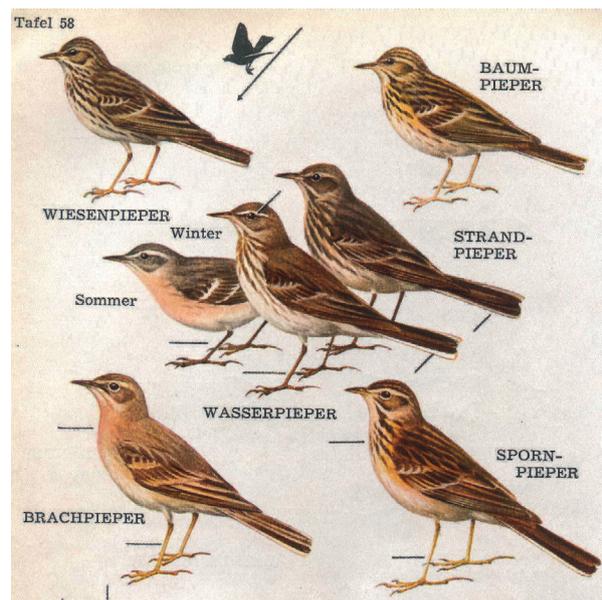


Abbildung 2.10: Illustration aus *Die Vögel Europas* von Roger Peterson, Guy Mountfort und P. A. D. Hollum. Abbildungen mit den besonderen Merkmalen zur Bestimmung verschiedener Pieperarten (Motacillidae).



QUANTITATIVE ÖKOLOGIE

■ Vertrauensintervalle (Konfidenzintervalle)

Im ersten Kasten *Quantitative Ökologie* in diesem Kapitel lernten wir die Verwendung von Mittelwert und Standardabweichung zur Charakterisierung von Untersuchungsergebnissen kennen. Mit Hilfe der Standardabweichung kann man auch das Vertrauensintervall berechnen, wenn die erhobenen Daten einer Normalverteilung folgen. Normalverteilte Daten weisen alle eine ähnliche Form auf. Sie sind symmetrisch und besitzen die meisten Messwerte im mittleren Bereich, nicht an den beiden Enden der Verteilungskurve (► Abbildung 1). Die Verteilung der Daten nimmt damit die Form einer „Glockenkurve“ an. Jede beliebige Normalverteilung kann mathematisch durch zwei Parameter beschrieben werden: den *Mittelwert* (μ) und die *Standardabweichung* (σ). Der Mittelwert definiert den Scheitelpunkt der Glockenkurve. Obwohl es sehr viele Normalverteilungen gibt, teilen sie doch eine wichtige Eigenschaft, die es uns erlaubt, sie ähnlich zu behandeln. Wie bei einem Histogramm entspricht die Fläche unter der Kurve dem Stichprobenumfang. Für alle Normalverteilungen gilt folgende *Faustregel*:

- 68 Prozent aller Beobachtungen fallen in den Bereich von \pm eine Standardabweichung vom Mittelwert.
- 95 Prozent aller Beobachtungen fallen in den Bereich von \pm zwei Standardabweichungen vom Mittelwert.
- 99,7 Prozent aller Beobachtungen fallen in den Bereich von \pm drei Standardabweichungen vom Mittelwert.

Das bedeutet, dass bei einer Normalverteilung fast alle Werte innerhalb von je drei Standardabweichungen oberhalb und unterhalb des Mittelwertes liegen (siehe ► Abbildung 1).

Beachten Sie, dass wir bei der Beschreibung der Normalverteilung die Symbole μ für den Mittelwert und σ für die Standardabweichung verwendet haben, anstelle von m und s wie im ersten Kasten *Quantitative Ökologie* in diesem Kapitel auf Seite 38. Der Grund hierfür ist, dass μ und σ den Mittelwert und die Standardabweichung der Grundgesamtheit des Datensatzes darstellen (wahre Werte), während m und s für die entsprechenden Werte unserer Stichprobe stehen (Schätzwerte), die ja nur eine Teilmenge der Grundgesamtheit ist. In dem Beispiel aus dem ersten Kasten in diesem Kapitel betrug die mittlere Schnabellänge der Stichprobe von neun Goldzeisigen 9,3 mm. Bei einer anderen Stichprobe aus der gleichen Population wäre es hingegen unwahrscheinlich, dass der Mittelwert exakt identisch ist.

Wie zuverlässig ist dann aber unsere Schätzung für den Mittelwert etwa einer Population? Wie gut repräsentiert m den wahren Mittelwert μ ? Wenn sich die Schnabellängen unserer Population weitgehend einer Normalverteilung nähern, dann gilt dies auch für die Mittelwerte

(m) der Population. Das heißt, wenn wir 100 verschiedene Stichproben von je neun Goldzeisigen aus unserer Population auswählen und für diese Stichproben jeweils den Mittelwert berechnen, dann bilden diese m -Werte ihrerseits eine Normalverteilung und deren Mittelwert stellt den Mittelwert der Gesamtpopulation dar, also μ . Die Standardabweichung dieser Verteilung von Mittelwerten wäre σ_m . Da es sich hier nicht um die Standardabweichung einer Stichprobe handelt, sondern um die Standardabweichung einer statistischen Größe, wie zum Beispiel des arithmetischen Mittels, spricht man zur Unterscheidung vom **Standardfehler** dieser statistischen Größe, also zum Beispiel vom Standardfehler des arithmetischen Mittels. Zu seiner Berechnung bildet man die Summe der quadrierten Differenzen zwischen den Mittelwerten der Stichprobe und dem Mittelwert der Population ($m - \mu$). Unter den Bedingungen einer Normalverteilung ist der erwartete Wert $\sigma_m = \sigma/\sqrt{n}$, wobei n die Größe der Stichprobe ist, also diejenige Zahl der Stichproben, die zur Berechnung des Mittelwertes eingesetzt wurden. Da wir die wahre Standardabweichung der Gesamtpopulation (σ) nicht kennen, ist unsere „beste“ Schätzung s die Standardabweichung der Stichprobe. Unsere „beste“ Schätzung für σ_m , den Standardfehler, ist daher $s_m = s/\sqrt{n}$.

Wir können nun den Standardfehler dazu nutzen, eine Schätzung der Zuverlässigkeit unseres Stichproben-

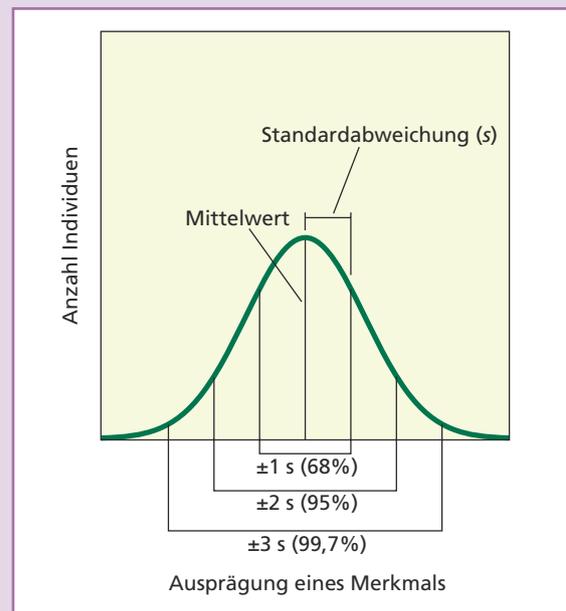


Abbildung 1: Normalverteilung zur Darstellung der Populationsanteile innerhalb von $\pm 1, 2$ und 3 Standardabweichungen vom Mittelwert.

mittelwerts (m) zu liefern. Da auch die Stichprobenmittelwerte einer Normalverteilung folgen, gilt gemäß der oben erwähnten *Faustregel*, dass 95 Prozent aller Mittelwertschätzungen m einer Stichprobengröße n im Bereich zwischen $2,0 s/\sqrt{n}$ unterhalb und oberhalb von μ liegen. Dies kann man auch in folgender Form ausdrücken:

$$P[m - (2,0s/\sqrt{n}) \leq \mu \leq m + (2,0s/\sqrt{n})] = 0,95$$

Wahrscheinlichkeit Mittelwert der Stichprobe Geschätzter Standardfehler Mittelwert der Population

Für das Beispiel der Schnabellänge von neun Goldzeisigen aus dem Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 38 sieht die Berechnung wie folgt aus:

$$m = 9,3, s = 0,71, n = 9$$

$$s_m = \frac{s}{\sqrt{n}} = \frac{0,71}{3} = 0,237$$

$$P[9,3 - (2,0 \cdot 0,237) \leq \mu \leq 9,3 + (2,0 \cdot 0,237)] = 0,95$$

$$P(8,826 \leq \mu \leq 9,774) = 0,95$$

Damit beträgt die Wahrscheinlichkeit 95 Prozent, was bedeutet, dass der „wahre“ Mittelwert der Population (μ) zwischen den Werten 8,826 mm und 9,777 mm liegt. Diesen Bereich nennt man *Vertrauensintervall (Konfidenzintervall)*. In diesem Fall handelt es sich um das „95-Prozent-Vertrauensintervall“. Auf der Grundlage der oben erwähnten Faustregel können wir ebenso leicht das 68-Prozent- oder das 99,7-Prozent-Vertrauensintervall berechnen (± 1 beziehungsweise ± 3 Standardabweichung/en).

Ein wichtiger Aspekt bei der Berechnung des Standardfehlers (s/\sqrt{n}) ist, dass der Wert mit steigender Anzahl der Messwerte (n) abnimmt. Man kann daher den Standardfehler und die Breite des Vertrauensintervalls verringern, indem man die Zahl der Stichproben für die Bestimmung von Mittelwert und Standardabweichung erhöht.

Streng genommen gilt die oben erwähnte *Faustregel* auch nur für die Standardabweichung und den Standardfehler der Gesamtpopulation (σ beziehungsweise σ_m). Wenn wir diese Werte aus unseren Stichproben ableiten, kann die Verteilung leicht von der Glockenkurve der Standardnormalverteilung abweichen. Die aufgrund des Standardfehlers der Stichprobe ermittelte Verteilung (s_m) bezeichnet man als **t-Verteilung**. Wie die Normalverteilung verläuft auch die t-Verteilung symmetrisch um den Mittelwert, doch sie unterscheidet sich von der Glockenkurve dadurch, dass sie je nach „Zahl der Freiheitsgrade“ eine andere Krümmung annimmt. Unter Freiheitsgraden (abgekürzt *df*, von *degrees of freedom*) versteht man die Größe $n - 1$, wobei n die Größe der Stichprobe ist, auf deren Grundlage die Schätzung der Standardabweichung beruht. Der Freiheitsgrad ist somit vom Stichprobenumfang abhängig, aber unter gewissen Bedingungen kleiner als n . Werden zur Berechnung außer den Messwerten der Stichprobe noch Größen verwendet, die aus diesen Messwerten berechnet werden, so reduziert sich der Freiheitsgrad. Benutzt man zum Beispiel das arithmetische Mittel (m), wie bei der Berechnung der Varianz (s^2), dann ist der Freiheitsgrad nicht n , sondern $n - 1$.

In unserem Beispiel mit einer Stichprobengröße von 9 (das heißt $df = 8$) ist der Wert für t bei dem 95-Prozent-Vertrauensintervall daher tatsächlich gleich 2,31 und nicht wie oben angenommen 2,0. t -Werte für verschiedene Freiheitsgrade (beziehungsweise Stichprobengrößen) finden sich in allen einführenden Statistiklehrbüchern.

- 1 Die Standardabweichung für die Stichprobe von 20 Körperlängen von Sonnenbarschen aus dem Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 38 beträgt 4,11. Wie groß ist der Standardfehler für den Mittelwert dieser Stichprobe?
- 2 Berechnen Sie das 95-Prozent-Vertrauensintervall für den Populationsmittelwert der Schnabellänge von Goldzeisigen unter Verwendung von $t = 2,09$.

Auf der Companion Website:
Konfidenzintervalle und t-Tests



produktionsbarrieren) – Mechanismen, die den Austausch von Genen und Allelen zwischen Populationen verhindern. Hierzu zählen morphologische Eigenschaften, Verhaltensweisen, aber auch bestimmte Umweltbedingungen sowie eine bestimmte genetische Inkompatibilität. Die Isolationsmechanismen können eine Kopulation verhindern oder nach einer Kopulation wirksam werden.

Zu den Mechanismen, die im Voraus bereits die Paarung und Kopulation zwischen Individuen unter-

schiedlicher Arten verhindern (*progame, präzygotische Isolationsmechanismen*) zählen unter anderem Mechanismen der jahreszeitlichen, ökologischen, morphologischen und ethologischen Isolation sowie solche der genetischen Inkompatibilität.

Beim *jahreszeitlichen* oder *zyklischen Isolationsmechanismus* liegen die verschiedenen Fortpflanzungszeiten der betreffenden Arten zeitlich so weit auseinander, dass eine Hybridisierung weitgehend ausgeschlossen werden kann. Besonders bei den im

Wasser lebenden Tierarten sind jahreszeitliche Isolationsmechanismen häufig anzutreffen. Bei zahlreichen Frosch- und Lurcharten spielen die unterschiedlichen Wassertemperaturen zu den verschiedenen Jahreszeiten für das Laichen eine wichtige auslösende Rolle. So paart sich der in Mitteleuropa vorkommende Seefrosch (*Rana ridibunda*) bereits im April und Mai, der Teich- oder Wasserfrosch (*R. esculenta*) hingegen erst Ende Mai bis Juni (► Abbildung 2.11). Ein ähnliches Phänomen findet sich bei zwei in Nordamerika vorkommenden Krötenarten: die Amerikanische Kröte (*Bufo americanus*) legt im zeitigen Frühjahr, die Fowlers Kröte (*Bufo woodhousei fowleri*) ein paar Wochen später ihre Eier ab. Bei zeitlichen Überschneidungen sind Hybridisierungen jedoch nicht selten.

Eine andere Möglichkeit bietet der *ökologische Isolationsmechanismus*, wenn zum Beispiel zur Fortpflanzung unterschiedliche Habitate aufgesucht werden müssen. Isolation durch unterschiedliche Habitatwahl kommt zum Beispiel häufig bei Amphibien vor. So laichen der in Nordamerika vorkommende Hochland-Chorfrosch (*Pseudacris triseriata feriarum*) und der eng mit ihm verwandte Südliche Chorfrosch (*Pseudacris nigrita*) in denselben Tümpeln, aber die werbenden Männchen der beiden Froscharten halten sich gerne an unterschiedlichen Stellen des Tümpels auf. Der Südliche Chorfrosch wirbt im Bereich der geschützten Basis von Grasbüscheln oder zwischen verrottenden Pflanzenteilen, während der Hochland-Chorfrosch die offeneren Stellen bevorzugt.

Eine Kombination zwischen einem *jahreszeitlichen* und einem *ökologischen Isolationsmechanismus* fin-

det sich bei zwei Schmetterlingsarten der Familie der Spanner (Geometridae). *Ephestia* schlüpft früher und seine Raupen fressen am Erdbeerbaum (*Arbutus unedo*). *Eupithecia innotata* fliegt hingegen später im Jahr und nutzt im Raupenstadium Beifußarten (*Artemisia*) als Fraßpflanze.

Ein weiterer wichtiger progamer Isolationsmechanismus ist die *morphologische Isolation*. Sie kommt bei einer Reihe von Gliederfüßern (Arthropoden) (z. B. Spinnen, Tausendfüßer und Insekten) vor, bei denen die Kopulationsorgane der Weibchen und Männchen außerordentlich kompliziert gebaut sind und bei einer Art wie Schlüssel und Schloss zueinander passen müssen. Durch eine artspezifische Morphologie dieser Organe wird eine Kopulation mit einem Partner einer anderen Art ausgeschlossen. Solche morphologischen Isolationsmechanismen finden sich auch im Pflanzenreich, wo Unterschiede in Blütenbau, -farbe und -duft eine Fremdbestäubung durch den Pollen einer anderen Art verhindern.

Eine weitere Möglichkeit bietet der *ethologische Isolationsmechanismus*. Hierbei erkennen sich die Angehörigen einer Art über spezifische angeborene Schlüsselmerkmale. Diese können optischer, olfaktorischer (geruchlicher) oder akustischer Art sein. Optische Signale sind zum Beispiel bei Vögeln und einigen Fischarten stark in Form verschiedener Balzkleider oder Farbmuster ausgeprägt. Bei den Vögeln sind es jedoch meist nur die Männchen, die ein farbenprächtiges Federkleid tragen, die Weibchen haben oft eine Schutzfärbung, da sie das Brutgeschäft führen müssen (► Abbildung 2.12). Bei einzelnen Fischarten ist ein



Abbildung 2.11: Der Seefrosch (*Rana ridibunda*) (a) und der Teich- oder Wasserfrosch (*R. esculenta*) (b). Ihre Fortpflanzungszeiten liegen so weit auseinander, dass eine Hybridisierung ausgeschlossen werden kann. Es handelt sich hierbei um einen jahreszeitlichen Isolationsmechanismus.



Abbildung 2.12: Prachteiderenten (*Somateria spectabilis*) besiedeln das arktische Polargebiet. Der Erpel zeigt im Bereich des Kopfes ein besonders buntes Federkleid: perlblaugrau am Scheitel und Hals, weißer Augenstrich, grünlich beige Partien unter dem Auge, ein roter Schnabel mit einem auffälligen gelben, schwarz umrandeten Schild. Außerhalb der Fortpflanzungszeit wird dieses Prachtkleid nach einer Mauser abgelegt, ein optischer Isolationsmechanismus ist dann nicht mehr notwendig. Die Weibchen dieser Art tragen hingegen nur ein schlichtes bräunliches Gefieder.

Farbmuster oft nur während der Balzzeit ausgebildet, so beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*). Optische Artkennzeichen finden wir zum Beispiel bei den afrikanischen Meerkatzen (*Cercoithacus*), eine besonders vielgestaltige Affengattung. Die Tiere tragen auffällig gefärbte oder kontrastierte Gesichts- und Körpermuster. Besonders charakteristische Arterkennungsmerkmale haben die vielen farbenprächtigen Korallenfische, zum Beispiel der Gattung *Chaetodon*. Bei den Insekten sind die Flug- und Blinkmuster von „Glühwürmchen“ (Leuchtkäfer der Familie der Lampyridae) in Sommernächten höchst ungewöhnliche optische Reize. Die von verschiedenen Arten ausgesandten Lichtsignale unterscheiden sich in Blinkfrequenz, Leuchtkraft und Farbe – das Licht kann weiß, blau, grün, gelb, orange oder rot sein. Bei zahlreichen Insektenarten, darunter zum Beispiel vielen Schmetterlingsarten, senden die Weibchen artspezifische Lockdüfte (Pheromone) aus, um die arteigenen Männchen anzulocken, die dann nur mit den artgleichen Weibchen kopulieren. Auch Säugetiere verfügen über artspezifische Düfte. Vögel, Amphibien, aber auch viele Insekten, wie zum Beispiel Grillen, Heuschrecken, Zikaden, zeigen artspezifische Gesänge, zumeist, wenn sie optisch kaum auffallen. Sogar einige Fische produzieren Laute zur Arterkennung.

Mechanismen, die nach einer Paarung wirksam werden (*postgame*, *postzygotische Isolationsmechanismen*), verringern die Überlebensrate oder den Ver-

mehrungserfolg von Nachkommen aus der Paarung von zwei Individuen unterschiedlicher Arten.

Selbst wenn sich zwei Individuen verschiedener Arten miteinander paaren können, kommt es in der Regel aufgrund genetischer Unterschiede nicht zu einer Befruchtung der Eizelle. Sollte dies doch einmal der Fall sein, können weitere genetische Barrieren nachfolgen, die als *metagame Isolationsmechanismen* wirken und so auch weiterhin die Isolation zwischen beiden Genpools aufrechterhalten. Nachkommen aus einer Paarung zweier unterschiedlicher Arten bezeichnet man als **Hybride**. In den meisten Fällen sind Hybride aufgrund der Unverträglichkeit des Genoms oder herabgesetzter Vitalität nicht lebensfähig und fallen der Selektion zum Opfer. In manchen Fällen sind die Nachkommen zwar lebensfähig, aber steril, sie können also selbst keinen Nachwuchs zeugen. Ein Beispiel hierfür sind Maultiere, Kreuzungen zwischen einem weiblichen Pferd und einem männlichen Esel (► Abbildung 2.13). Entsprechendes gilt für Maulesel (Kreuzungen zwischen einem weiblichen Esel und einem männlichen Pferd). Da sich Maultiere und Maulesel nicht vermehren können, kann ihre genetische Information auch nicht an zukünftige Generationen weitergegeben werden.

Ein weiteres Schlüsselement der reproduktiven Isolation und Arterhaltung ist die geographische Isolation (Separation). Arten können „sympatrisch“ oder „allopatrisch“ vorkommen. **Sympatrische** Arten be-



Abbildung 2.13: Ein Maultier ist eine Kreuzung aus einer Pferdeweibchen und einem männlichen Esel – ein Beispiel für ein Hybridwesen. Dargestellt ist das Maultier vor dem Einsatz als Lastentier im Hochgebirge durch das schweizerische Militär (Engadin, Bahnhof Pontresina).

wohnen dasselbe geographische Gebiet und haben so die Möglichkeit zur Paarung. **Allopatrische** Arten hingegen kommen in verschiedenen, sich geographisch ausschließenden Gebieten vor. Als weitere Kategorie gibt es auch **parapatrische** Arten, deren Populationen geographisch aneinandergrenzen (► Abbildung 2.14). Da Individuen allopatrischer Arten nicht in Kontakt miteinander kommen, ist normalerweise nicht feststellbar, ob sie sich miteinander paaren und fruchtbare Nachkommen erzeugen können. Nur wenn diese Barrieren verschwinden und die Individuen zusammenkommen können, lässt sich testen, ob ein reproduktiver Isolationsmechanismus vorhanden ist. Oft ist die geographische Separation der einzige Mechanismus der reproduktiven Isolation für zwei ähnliche, aber allopatrisch vorkommende Arten.

Zum Prozess der Artbildung gehört die reproduktive Isolation

2.7

Wie Darwin bereits in *The Origin of Species* vermutete, gehört zur Artbildung („Speziation“) die Artspaltung („Divergenz“) bestehender Arten infolge der natürlichen Selektion. Der entscheidende Schritt zur



Abbildung 2.14: Die schwarze Rabenkrähe (*Corvus corone corone*) und die graue Nebelkrähe (*Corvus cornix*). Es handelt sich um zwei geographisch separierte Formen mit einer Hybridisierungszone. Die Rabenkrähe kommt in Süd- und Mitteleuropa sowie West- und Mitteleuropa westlich der Elbe vor. Die Nebelkrähe besiedelt Schottland, Irland, Skandinavien und Europa östlich der Elbe sowie den Balkan. In Deutschland bilden beide zum Beispiel an der Elbe eine schmale Hybridisierungszone aus. Die Individuen haben dort ein grauschwarzes Federkleid. Von einzelnen Ornithologen wurden Raben- und Nebelkrähe als zwei verschiedene Arten angesehen, heute jedoch betrachtet man sie als zwei Unterarten, die innerhalb einer Art vereinigt sind (aus Nentwig, W., Bacher, S., Beierkuhnlein, C. und Grabherr, G., 2004).

Entstehung einer potenziell neuen Art erfolgt mit der vollständigen Trennung des Genpools einer Population von anderen Populationen. Damit ist jeder weitere Genaustausch unterbunden. Ist der Genpool einer Teilpopulation einmal isoliert, folgt er einer eigenen, nunmehr unabhängigen Entwicklung infolge von natürlicher Selektion und Mutation. Dieser Prozess der Artbildung kann aufgrund der geographischen Situation von Teilpopulation und Ausgangspopulation auf zwei Ursachen beruhen. Ist die Teilpopulation durch eine geographische Barriere von ihrer Ausgangspopulation separiert, wie zum Beispiel durch Gebirge, große Gewässer oder durch einen ungeeigneten Lebensraum (zum Beispiel Wüsten), nennt man den Vorgang **allopatrische Artbildung** (allopatrische Speziation). Aber auch im selben Verbreitungsgebiet lebende Individuen einer Art können durch besondere Mechanismen und in besonderen Fällen am Genaustausch gehindert werden. Auf diese Weise können Populationen entstehen, die von ihrer Ausgangspopulation reproduktiv getrennt sind, und sich so zu einer neuen Art entwickeln. Man spricht dann von einer **sympatrischen Artbildung** (sympatrische Speziation).

Der erste Schritt bei der allopatrischen oder geographischen Artbildung ist die Trennung einer Population sich miteinander paarender Individuen in zwei räumlich separierte Teilpopulationen, die beide unabhängig voneinander ihren weiteren evolutionären Weg gehen (► Abbildung 2.15a). Stellen wir uns ein warmes und trockenes Gebiet vor, welches von einer Art A bewohnt wird. Irgendwann im Laufe der Erdgeschichte erheben sich Gebirge, Landbereiche sinken ab und werden teilweise überflutet. Dadurch werden Lebensräume voneinander separiert; die Berge trennen jetzt einen Teil der Art A von einem anderen Teil seiner Population. Dieser Teil, Teilpopulation A', lebt nun in einem kühleren und feuchteren Klima auf der anderen Seite des Gebirges.

Zunächst wird sich der Genpool von Population A' kaum von dem von A unterscheiden. Doch die klimatischen Bedingungen und die selektiven Faktoren, unter denen A' jetzt lebt, sind andere als zuvor. Nun wird die natürliche Selektion diejenigen Individuen bevorzugen, die am besten an ein kälteres und feuchteres Klima angepasst sind. Teilpopulation A auf der anderen Seite des Gebirges wird weiterhin auf eine Anpassung an warmes und trockenes Klima selektiert werden. Aufgrund der unterschiedlichen Selektionsdrucke auf die beiden verschiedenen Teilpopulationen wer-

den beide sich nun langsam genetisch auseinanderentwickeln. Mit der entstehenden genetischen Divergenz können Veränderungen in Physiologie, Morphologie und Verhalten einhergehen und zu immer deutlicheren Unterschieden zwischen den Individuen der beiden Teilpopulationen führen.

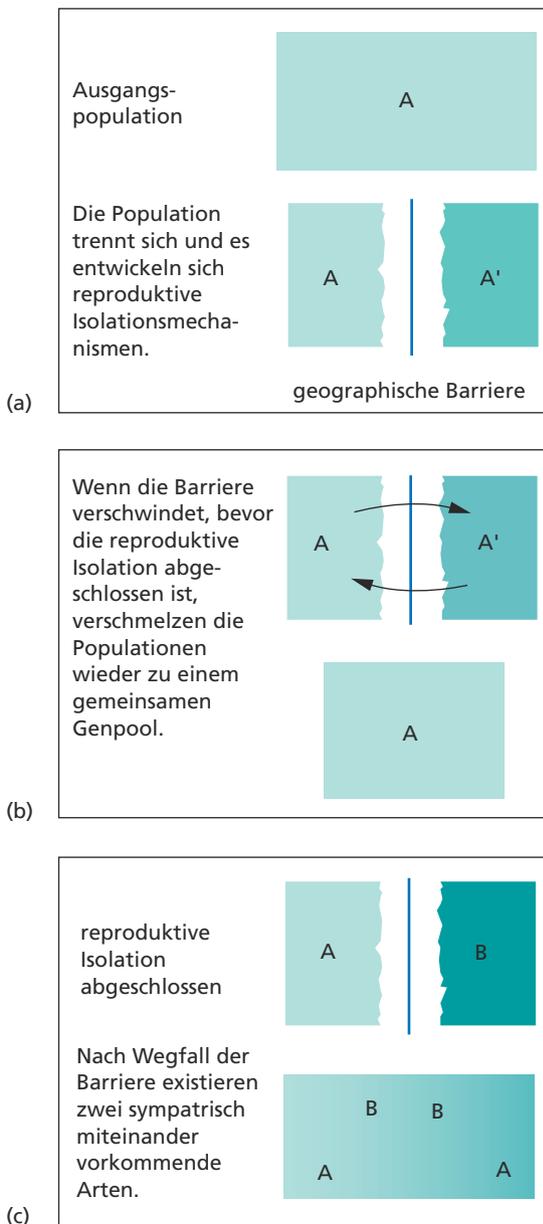
Wenn eine geographische Barriere wieder verschwindet und die beiden Teilpopulationen erneut aufeinandertreffen, bevor die natürliche Selektion zu genetischen Isolationsmechanismen geführt hat, die eine erfolgreiche Reproduktion verhindern, können sich die beiden Teilpopulationen einfach wieder vermischen und erneut einen gemeinsamen Genpool bilden (Abbildung 2.15b). Wenn jedoch ausreichende genetische Isolationsmechanismen entwickelt wurden und keine erfolgreiche Reproduktion mehr möglich ist, sind aus den beiden Teilpopulationen getrennte Arten geworden. Dies gilt auch dann, wenn sie wieder aufeinandertreffen und sympatrisch zusammenleben (Abbildung 2.15c).

Sympatrische Artbildung erfolgt hingegen ohne geographische Separation. Während diese für die Evolution der Tierwelt nur eine untergeordnete Rolle spielt, gilt dies nicht für das Pflanzenreich. Die häufigste Form sympatrischer Artbildung erfolgt über die Chromosomenverdopplung oder -vervielfachung, was man auch als **Polyloidie** bezeichnet. Handelt es sich um eine Art, spricht man von **Autopolyploidie**. Eine Kreuzung von Individuen mit einer unterschiedlichen Anzahl von Chromosomensätzen führt in der Regel zu sterilen Hybriden, die keine normale Reduktionsteilung (Meiosis) mehr durchführen können. Ein polyploider Organismus hat über die Verdopplung oder Vervielfachung des Chromosomensatzes sofort einen reproduktiven Isolationsmechanismus aufgebaut.

Autopolyploidie ist zum Beispiel für den Mittleren Wegerich (*Plantago media*) (Populationen mit Chromosomenzahl 12 und 24) und für das Knäuelgras (*Dactylis glomerata*) (Populationen mit Chromosomenzahl 12 und 24) gut dokumentiert.

Ein Auftreten von Polyploidie ermöglicht bei Pflanzen auch die Bildung neuer Arten als Kreuzungsprodukte nahe verwandter Arten. Dies kann über Polyploidisierung von Hybriden geschehen (**Allopolyploidie**). Ein solcher Vorgang tritt relativ häufig bei Farnpflanzen auf, zum Beispiel innerhalb der Gattung *Asplenium* (Strichfarn).

Bei der Entstehung vieler Kulturpflanzenarten spielt Allopolyploidie eine große Rolle. Die ameri-



kanische Kulturbaumwolle (*Gossypium*) besitzt einen diploiden Chromosomensatz ($2n$) von 52 Chromosomen und ist aus einer asiatischen Wildform ($2n = 26$) hervorgegangen. Die Zwetschge (*Prunus domestica*) hat sechs Chromosomensätze ($2n = 48$) und stammt von der tetraploiden ($2n = 32$) Schlehe (*Prunus spinosa*) und der diploiden ($2n = 16$) Kirschkpflaume (*Prunus cerasifera*) ab. Auch zahlreiche unserer Getreidesorten sind allopolyploid entstanden. Der hexaploide ($2n = 42$) Saatweizen (*Triticum aestivum*) geht auf drei unterschiedliche Arten zurück. Zuerst hat sich *Triticum urartu* (14 Chromosomen) mit einer unbekanntem Art (ebenfalls 14 Chromosomen) gekreuzt, woraus der Rauhe Weizen (*Triticum turgidum*) mit 28 Chromosomen entstand. An der Wende zum 3. Jahrtausend vor

Abbildung 2.15: Typen der Artbildung. (a) Allopatrische oder geographische Artbildung erfolgt, wenn zwei Populationen einer Art über längere Zeit voneinander separiert leben. Der erste Schritt ist die Trennung der Arten A durch eine geographische Barriere in zwei Teilpopulationen A und A'. Im Laufe der Zeit divergieren A und A' unter dem Einfluss unterschiedlichen Selektionsdrucks, sie entwickeln sich genetisch auseinander. (b) Wenn sich zwar Unterschiede ausgebildet haben, aber die Barriere wieder verschwindet, bevor sich Isolationsmechanismen voll ausgebildet haben, vermischen sich die beiden Teilpopulationen wieder und es bleibt bei einer Art. (c) Wenn die reproduktiven Isolationsmechanismen jedoch voll etabliert sind und wirken, hat sich aus der Teilpopulation A' eine neue Art B gebildet. Verschwindet die Barriere erst dann, können A und B sympatrisch als zwei Arten weiter im gleichen Lebensraum leben.

Christus hat sich dieser als weiblicher Elter mit *Aegilops squarrosa* zum „modernen“ Saatweizen (*Triticum aestivum*) gekreuzt (42 Chromosomen). Die diploiden und tetraploiden Arten sind bereits als Emmer und Einkorn in historischer Zeit kultiviert worden. Viele andere Kulturpflanzen entstanden ebenfalls durch Allopolyploidie, so zum Beispiel Raps (*Brassica*), Tabak (*Nicotiana*), Hafer (*Avena*) und Wein (*Vitis*).

Bei Tieren ist Polyploidie seltener und kommt zu meist bei solchen Arten vor, die sich durch „Jungferzeugung“ (Parthenogenese) fortpflanzen. Polyploid sind zum Beispiel die bei uns in Gewässern lebenden Strudelwürmer der Gattung *Dendrocoelium*, die in Nordamerika im Boden lebenden Wenigborster (Oligochaeta) der Gattung *Diplocardia* oder auch die Salzwässer besiedelnden sowohl in Nordamerika als auch in Europa verbreiteten Salinenkrebsechen der Gattung *Artemia*.

Sympatrische Artbildung kann auch als Ergebnis einer disruptiven Selektion auftreten, die divergente Phänotypen innerhalb einer Population begünstigt. Wenn zum Beispiel unterschiedliche Eigenschaften ähnlich gut geeignet sind, um Nahrungsquellen oder Mikrohabitate effizient zu erschließen, kann die natürliche Selektion auch divergente Phänotypen innerhalb einer Population bevorzugen (siehe auch Abbildung 2.5).

Geographische Verbreitungsmuster von Arten geben Einblick in den Prozess der Artbildung **2.8**

Wie bisher bereits dargestellt, sind zwei grundlegende Prozesse zum Verständnis dafür notwendig, wie die Evolution durch natürliche Selektion zur Artbildung führt: (1) wie sich eine Art im Laufe der Zeit verändert

und (2) wie aus einer Art zwei (oder mehrere) Arten entstehen. Der erste Prozess, Evolution durch natürliche Selektion, konnte bei einer Vielzahl von Arten ausführlich untersucht und dokumentiert werden, darunter auch die schon dargestellten Untersuchungen der Schnabelgröße beim Mittleren Grundfinken (siehe Abbildung 2.3) und der Entwicklung von Antibiotikaresistenzen in Bakterienpopulationen (siehe *Ökologie und Mensch: Die Entwicklung von Antibiotikaresistenzen* auf Seite 50). Der zweite Vorgang, die Artbildung, ist schwieriger direkt zu beobachten, da er sich über sehr viel längere Zeiträume erstreckt. Aus diesem Grund leiten sich viele unserer Erkenntnisse zur Artbildung aus der Analyse geographischer Verbreitungsmuster einzelner Arten ab.

Arten, die eine große geographische Verbreitung haben, sind oft mit einer weitaus größeren Anzahl verschiedener Umweltbedingungen konfrontiert als solche, die ein kleineres Areal besitzen. Die unterschiedlichen Umweltbedingungen führen im Laufe der Evolution oft zu spezifischen morphologischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Anpassungen. Häufig gibt es zwischen Populationen einer Art, die in verschiedenen Gegenden leben, signifikante Unterschiede. Je größer die Entfernung ist, desto ausgeprägter sind oft solche Unterschiede.

Die Veränderung von Merkmalen von Populationen einer Art parallel zu ihrer geographischen Verbreitung bezeichnet man als **Kline** (Merkmalsgradient). Hierbei kann es sich um eine messbare, graduelle Veränderung des Mittelwertes eines phänotypischen Merkmals wie Größe, Färbung, oder um einen Gradienten unterschiedlicher Genotyphäufigkeiten handeln. Solche klinale Muster stehen meist im Zusammenhang mit Umweltgradienten wie zu- oder abnehmende Temperatur, Feuchtigkeit, Helligkeit oder Höhenlage. Die kontinuierliche Variation solcher Merkmale entsteht durch Genfluss entlang des Gradienten von einer Population zu einer anderen. Da die Umweltbedingungen, die die natürliche Selektion beeinflussen, entlang des Gradienten variieren, unterscheidet sich auch jede einzelne Population entlang dieses Gradienten in einem gewissen Maß von den anderen, wobei die Unterschiede mit der geographischen Entfernung zwischen den Populationen zunehmen. Ein Beispiel für eine solche klinale Variation ist die Zunahme der Kälteresistenz der Kiefer (*Pinus sylvestris*) mit der geographischen Breite und Kontinentalität des Klimas.

„Klinale“ Unterschiede können bei Tieren in der

Körpergröße, Färbung, bei Körperproportionen, aber auch in Form von physiologischen Adaptationen vorkommen. So weisen zum Beispiel die nordatlantisch verbreiteten Papageitaucher (*Fratercula arctica*) eine klinale Variation der Flügel- und Schnabellängen auf. Tiere von Spitzbergen haben die längsten Flügel (18,4 cm) und Schnabellängen (4,4 cm), in Norwegen liegt das durchschnittliche Flügelmaß bei 16,9 cm und die Schnabellänge bei 3,9 cm. Die kleinsten Körpermaße waren bei den Tieren auf der St. Kilda-Inselgruppe Schottlands zu finden (Flügelänge: 15,7 cm, Schnabellänge: 3,5 cm). Ähnlich unterschiedlich ist auch die Variation im Gewicht. In Spitzbergen wogen sie 60 Prozent mehr als im Süden Großbritanniens, in Norwegen lagen sie dazwischen (► Abbildung 2.16).

Neben klinalen Variationen können teilweise auch diskontinuierliche Variationen auftreten, wenn bestimmte Lebensräume, zum Beispiel Gebirgsgipfel oder Meeresklippen, nicht von nahen, sondern von weit entfernt gelegenen Orten her besiedelt werden. So kann sich zum Beispiel eine Population auf einem Berggipfel von einer Population derselben Art im Tal sehr deutlich unterscheiden.

Ein geographisch bedingter, allmählich sich verändernder Umweltgradient oder auch solche eben erwähnten Diskontinuitäten können zur Ausbildung ver-

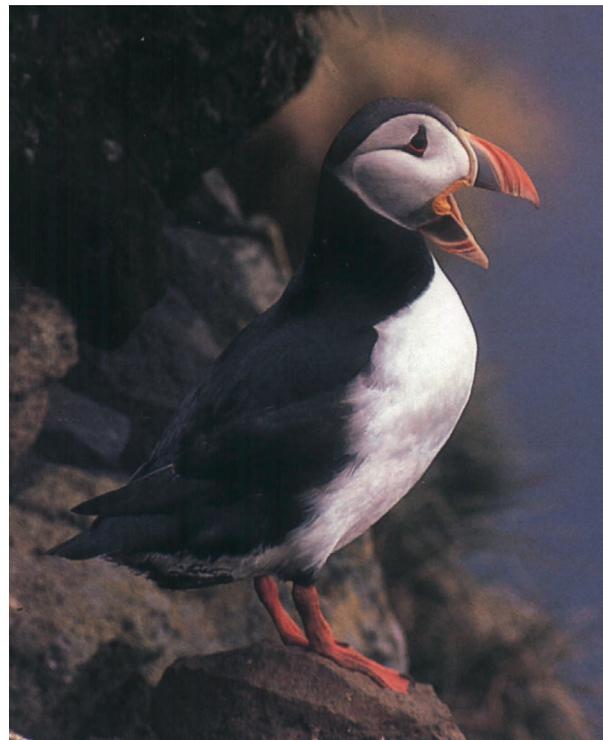


Abbildung 2.16: Papageitaucher (*Fratercula arctica*).

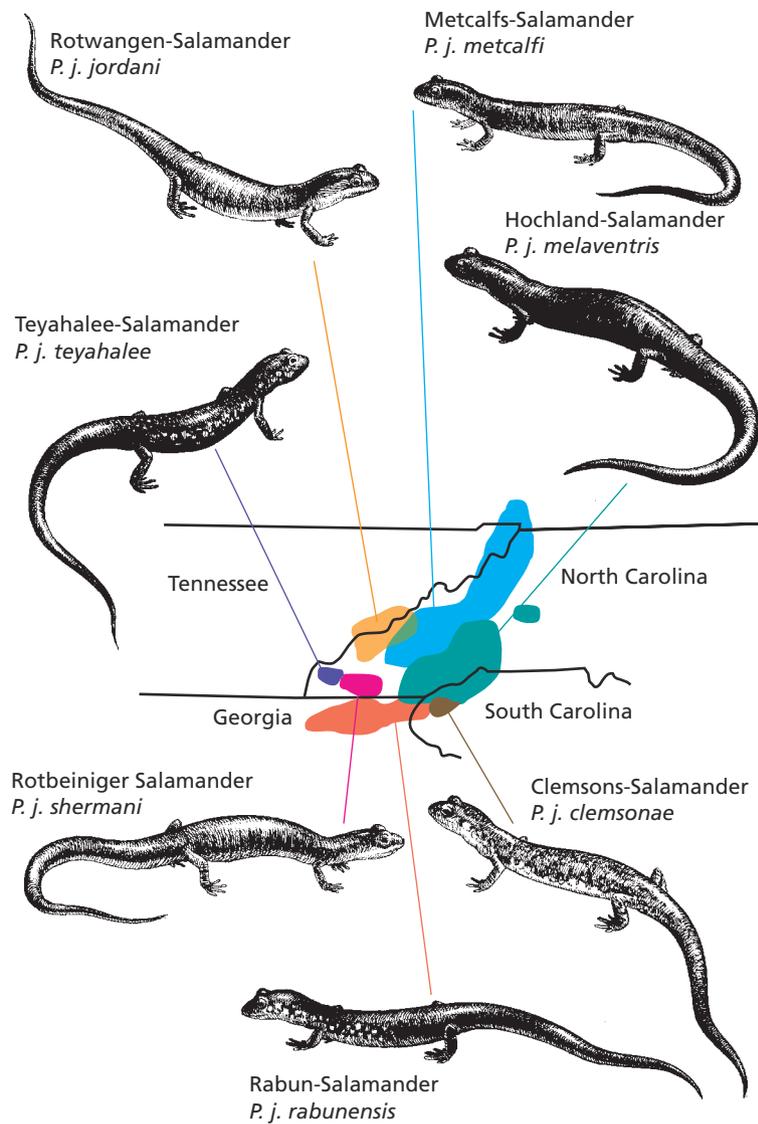


Abbildung 2.17: Geographisch separierte Unterarten des Rotwangensalamanders (*Plethodon jordani*) in verschiedenen Höhenlagen der Appalachen im Osten der USA. Diese Unterarten entstanden – so die Hypothese –, als eine Population von *Plethodon yohnallossee* durch das Tal des French Broad River abgetrennt wurde. Die östliche Population entwickelte sich zu der Unterart *Plethodon jordani metcalfi*, die sich nach Norden ausbreitete, der einzigen Richtung, wo die Tiere geeignete Umweltbedingungen antrafen. Im Süden, Südwesten und Nordwesten fallen die Berge abrupt ab und begrenzen so den Lebensraum der verbliebenen Unterart *Plethodon jordani jordani*. *Plethodon jordani metcalfi* ist die am stärksten spezialisierte Unterart, aber auch gegenüber Konkurrenten nicht sehr durchsetzungsfähig. Als Nächstes wurde die Unterart *Plethodon jordani jordani* durch die Absenkung des Little Tennessee River von der Unterart *Plethodon jordani shermani* und den übrigen Salamandern abgetrennt. Herpetologen und Molekularbiologen untersuchten in jüngster Zeit intensiv den *Plethodon jordani*-Artenkomplex und konnten belegen, dass es sich nach neuesten Erkenntnissen im Falle von *Plethodon jordani* und *Plethodon shermani* um „gute“ Arten handelt. Dies gilt auch für *Plethodon metcalfi*, wobei diese Art jedoch im Phänotyp sehr stark variiert.

schiedener **Ökotypen** führen. Hierunter versteht man Individuen mit spezifischen, an bestimmte Umweltbedingungen angepassten angeborenen Eigenschaften. Oft sind Ökotypen wie Mosaiksteinchen in der Landschaft oder in einer größeren Region verstreut. Dies ist oft der Fall, wenn zahlreiche Habitate, an die die Art angepasst ist, in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet (Areal) vorkommen.

So ist die Schafgarbe (*Achillea millefolium*) eine Pflanzenart der gemäßigten und subpolaren Regionen der nördlichen Hemisphäre, in einer außerordentlichen Vielzahl von Ökotypen vertreten. Sie zeigt eine beträchtliche Variation in ihrer Anpassung an verschiedene Höhenlagen. Populationen, die in geringer Höhenlage vorkommen, sind hochwüchsig und produzieren viele Samen, solche in großen Höhenlagen sind auffällig kleinwüchsig und tragen nur wenige Samen.

In einer klassischen Untersuchung säten die Pflan-

zenökologen J. Clausen, D.D. Keck und W.M. Hiesey von der Universität Stanford in den 1940er Jahren Schafgarbensamen, die sie in unterschiedlichen Höhen der amerikanischen Sierra Nevada gesammelt hatten, in Versuchsgärten in unterschiedlichen Höhenlagen aus. Individuen aus dem Gebirge behielten immer ihre kleine Wuchsform bei, unabhängig vom Ort der Aussaat. Die anderen Ökotypen zeigten eine gewisse phänotypische Plastizität im Wuchs, entwickelten sich in großen Höhen aber nur zu Zwergformen.

Die Südpalachen im Osten der USA sind bekannt für ihren Artenreichtum an Salamandern. Diese Vielfalt beruht zum Teil auf der zerklüfteten Landschaft, einer Vielzahl von spezifischen Umweltbedingungen und der nur begrenzten Ausbreitungsfähigkeit der Salamander (► Abbildung 2.17). Populationen wurden voneinander getrennt, wodurch der freie Genfluss un-

terbrochen wurde. Eine Art, *Plethodon jordanii*, zerfiel – so die Hypothese – in eine Reihe mehr oder weniger separierter und isolierter Populationen, jede davon typisch für einen bestimmten Bereich der Gebirgsketten. Gruppen solcher Populationen bilden so genannte **geographische Isolate**, die durch äußere Barrieren – im Fall der Salamander sind dies Flüsse und Gebirgsketten – am freien Genaustausch mit anderen Teilpopulationen gehindert werden. Der Grad der Separation hängt von der Effektivität der Barriere ab; die Separation ist jedoch selten vollkommen. Diese geographischen Isolate sind **Subspezies** (Unterarten, geographische Rassen), ein taxonomischer Begriff für einzelne Populationen einer Art, wenn sie durch reinerbige Unterschiede von einer anderen Population unterscheidbar sind. Subspezies, zwischen denen nur geringer Genfluss stattfindet, können einen ersten Schritt der Artbildung darstellen. Anders als bei der klinalen Variation von Merkmalen verschiedener Populationen einer Art können wir hier eine geographische Linie ziehen, die die Populationen in Subspezies teilt. Eine Subspezies ist somit ein Aggregat lokaler Populationen einer Art. Sie bewohnt in der Regel eine geographische

Unterregion des Verbreitungsgebietes einer Art und unterscheidet sich taxonomisch von anderen Populationen der Art. Ein weiteres gut erforschtes Beispiel sind die Unterarten der nordamerikanischen Bergnatter *Elaphe obsoleta*.

Eine bestimmte seltenere Erscheinung einer geographischen Verbreitungsform von Arten half den Evolutionsökologen in besonderem Maße, den Ablauf des Prozesses der Artbildung zu verstehen: die so genannten **Artenkreise**. In einem solchen Fall sind eine Reihe von Populationen einer Art ringförmig um ein großes, im Kern für sie unbewohnbares Gebiet (zum Beispiel ein Berggipfel oder eine große Wasserfläche) angeordnet. Unmittelbar benachbarte Populationen unterscheiden sich nur geringfügig und paaren sich noch miteinander. An den beiden gegenüberliegenden Enden des Kreises jedoch, wo er sich schließt, sind die Unterschiede zwischen den Populationen so groß geworden, dass daraus zwei verschiedene Arten geworden sind, die sich nicht mehr miteinander paaren.

Ein gut dokumentiertes Beispiel für einen Artenkreis ist der Salamander *Ensatina eschscholtzii* aus der Pazifikregion der USA (► Abbildung 2.18). In Südkali-

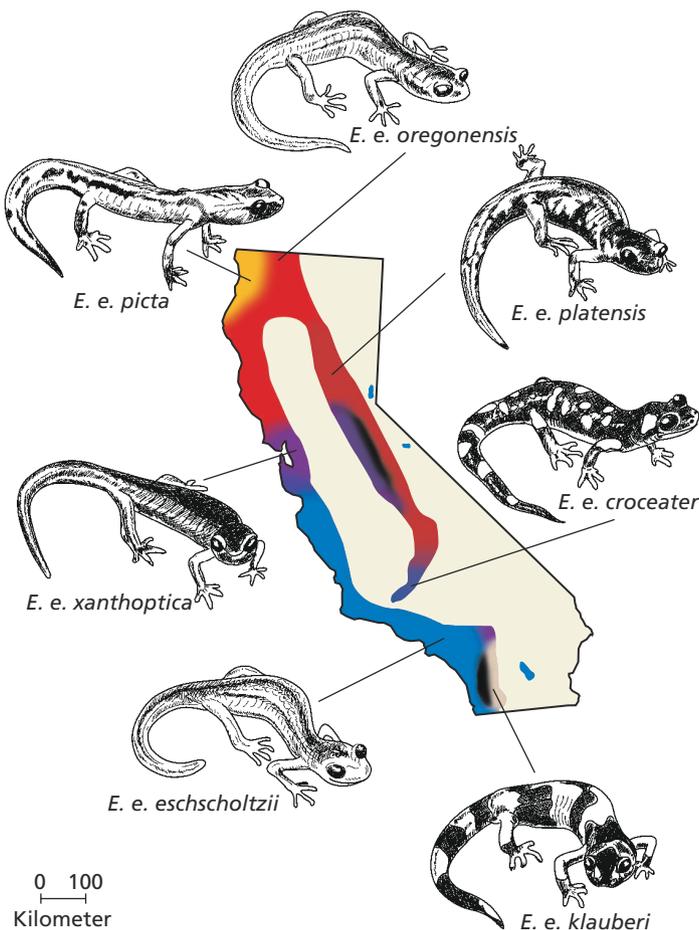


Abbildung 2.18: Die verschiedenen Unterarten des Eschscholtz-Salamanders *Ensatina eschscholtzii* der kalifornischen Pazifikküstenregion. Sie stammen alle von einer gemeinsamen Ausgangspopulation ab. Bei der Ausbreitung der Art nach Süden passten sich die Populationen an ihre lokale Umwelt zu beiden Seiten des San Joaquin Valley an. Auf der ganzen Länge dieser beiden Äste können sich Individuen benachbarter Populationen erfolgreich miteinander paaren. Dort, wo sich der Kreis wieder schließt (schwarze Bereiche), sind Paarungen zwischen Individuen der Populationen nicht mehr möglich – aus den Populationen sind getrennte Arten geworden.



ÖKOLOGIE UND MENSCH

■ Die Entwicklung von Antibiotikaresistenzen

Mit den Begriffen Adaptation und Evolution verbinden wir in der Regel Zeiträume von Millionen Jahren. Dennoch kann Evolution durch natürliche Selektion – wie wir bei der Veränderung der Schnabelgrößen beim Mittleren Grundfinken (siehe Abbildung 2.3) bereits gesehen haben – auch in relativ kurzen Zeiträumen stattfinden, wenn Populationen plötzlichen Veränderungen ihrer Umweltbedingungen ausgesetzt sind. Bei einer bestimmten Gruppe von Organismen wurde die Evolution durch den Versuch von uns Menschen beschleunigt, mit dem Hintergrund, diese Lebewesen auszurotten – mit möglichen schwerwiegenden Folgen für uns selbst.

Antibiotika sind eine Klasse von natürlichen oder synthetischen Verbindungen, die das Wachstum von Mikroorganismen hemmen oder sie zerstören. Ihre Entdeckung und der erfolgreiche Einsatz gegen krankheitserregende Mikroorganismen stellen einen der größten Erfolge der modernen Medizin dar. Seit Mitte des 20. Jahrhunderts, als diese Verbindungen erstmals in großem Maßstab eingesetzt wurden, konnten durch ihre Fähigkeit, Infektionen und krankheitserregende Bakterien zu bekämpfen, zahllose Menschenleben gerettet werden. Doch schon vier Jahre nach dem Beginn der Massenproduktion von Penicillin – der ersten dieser Verbindungen – traten erste Mikroorganismen auf, die dagegen resistent waren.

Mikroorganismen mit Antibiotikaresistenzen verbreiten sich rasch. So waren noch zwischen 1979 und 1987 nach einer Untersuchung der US-Seuchenkontrollbehörde CDC nur 0,02 Prozent der Lungenentzündung verursachenden Bakterienstämme penizillinresistent. Heute sind es 6,6 Prozent. 1992 starben in den USA über 13.000 Krankenhauspatienten an Bakterieninfektionen durch antibiotikaresistente Stämme.

Die Zunahme von Antibiotikaresistenzen ist das Ergebnis eines evolutiven Prozesses, hervorgerufen durch den weit verbreiteten Einsatz von Antibiotika und beschleunigt durch die natürliche Selektion in Richtung resistenter Bakterienstämme. Sämtliche Populationen von Lebewesen, auch Bakterien, weisen eine genetische Variabilität auf, die einzelne Eigenschaften von Individuen beeinflussen – hier etwa die Fähigkeit eines Bakteriums, den Wirkungen eines Antibiotikums zu widerstehen. Durch jeden Antibiotikaeinsatz wird auf die Bakterien ein Selektionsdruck ausgeübt, der die Ausbreitung einer Resistenz begünstigt. Wenn ein Patient ein Antibiotikum einnimmt, tötet das Medikament die allermeisten Bakterien ab, die wehrlos dagegen sind. Haben einzelne Bakterien dagegen eine Resistenz entwickelt, können sie überleben und sich vermehren. So können sie ihre Anzahl innerhalb eines Tages millionenfach erhöhen. Dieser Prozess trägt sich selbst, wobei immer mehr Bakterien Resistenzen gegen immer mehr Antibiotika entwickeln. Die antibiotikaresistenten Bakterien werden von der natürlichen Selektion begünstigt. Die stärkere Anpassung antibiotikaresistenter Individuen an ihre Umwelt

führt dazu, dass in jeder nachfolgenden Generation noch mehr Bakterien resistent sind.

Eine antibiotikaresistente Infektion kann auf zwei Arten entstehen: durch eine Infektion mit einem resistenten Bakterienstamm oder dadurch, dass sich mit Beginn einer Antibiotikabehandlung ein resistenter Stamm im Körper des Patienten entwickelt. Antibiotikaresistenz entsteht dadurch, dass ein Bakterium genetisch manifestierte Eigenschaften ausbildet, die Widerstandsfähigkeit gegen die Auswirkungen des Medikaments verleihen. Dies kann auf dreierlei Weise geschehen: Die DNA des Bakteriums kann spontan mutieren – möglicherweise die häufigste Ursache für Resistenzen. Außerdem können Bakterien im Verlauf eines als *Transformation* bezeichneten Vorgangs DNA anderer Bakterien aufnehmen. Dabei handelt es sich nicht nur um chromosomale Bakterien-DNA, sondern auch um – häufig in Bakterien zusätzlich vorhandene – kleinere DNA-Ringe, so genannte *Plasmide*, die auch zwischen verschiedenen Bakterienstämmen ausgetauscht werden können. Auf einem solchen Plasmid finden sich oft Resistenzen gegen unterschiedliche Antibiotika. 1968 starben in Guatemala über 12.000 Menschen im Verlauf einer von Bakterien verursachten Durchfall-epidemie. Der Bakterienstamm enthielt ein Plasmid, das Resistenzen gegen vier verschiedene Antibiotika trug.

Obwohl bakterielle Antibiotikaresistenz ein natürliches Phänomen ist, tragen doch auch einige vom Menschen verursachte Faktoren zu dem Problem bei, insbesondere die nicht sachgerechte Anwendung von Antibiotika. So werden beispielsweise nicht selten Antibiotika gegen Schnupfen, Erkältung oder Grippe (Influenza) verschrieben – von Viren verursachte Erkrankungen, gegen die Antibiotika wirkungslos sind. Auch Patienten, die verordnete Antibiotika nicht bis zum vorgesehenen Ende der Therapie einnehmen, können dadurch die Entwicklung einer Resistenz begünstigen.

Ein weiterer, in der Öffentlichkeit oft erwähnter Gesichtspunkt ist der Einsatz von Antibiotika in der Tierhaltung. Gesunden Tieren werden Antibiotika zur Vorbeugung gegen Erkrankungen verabreicht oder um eine schnellere Gewichtszunahme zu erreichen. Obwohl veterinärmedizinische Behörden sowie Lebens- und Arzneimittelkontrollämter die erlaubte Menge an Antibiotikarückständen in Geflügel und anderen Fleischsorten begrenzen, können die Substanzen dennoch zur Entwicklung von Resistenzen bei Menschen führen, die dieses Fleisch essen.

- 1 Bei der Behandlung potenziell tödlicher Infektionskrankheiten verabreicht man den Patienten oft eine Reihe unterschiedlicher Antibiotika. Warum ist dies sinnvoll?
- 2 Warum stellt die Entwicklung von antibiotikaresistenten Bakterienpopulationen ein Beispiel für die natürliche Selektion dar?

fornien findet man zwei Unterarten dieser Art, *Ensatina eschscholtzii eschscholtzii* und *Ensatina eschscholtzii klauberi*. Beide unterscheiden sich auffällig in der Farbe und kreuzen sich nicht miteinander. Eine Kette von Populationen, die sich nach Norden und weiter entlang der Ostseite des Central Valley in Kalifornien entlangzieht, verbindet jedoch diese beiden Unterarten. Entlang dieses Ringes von Populationen verändert sich das Farbmuster der Salamander nur langsam. Der Ökologe Robert Stebbins, der dieses Muster der geographischen Variation dieser Populationen erstmals 1949 beschrieb, vermutete einen Zusammenhang mit der ursprünglichen Ausbreitung der Ausgangspopulation von Nordkalifornien aus nach Süden. Ein Teil davon wanderte im Westen entlang der Sierra Nevada und ein anderer östlich entlang des Küstengebirges. Bei ihrer weiteren Ausbreitung nach Süden wurden die beiden Populationen durch die Anpassung an die jeweiligen neuen Umweltfaktoren zunehmend verschieden. Als sie dann in Südkalifornien erneut aufeinandertrafen, hatten sich genügend Unterschiede sowie Isolationsmechanismen zwischen ihnen entwickelt, so dass sie sich nicht mehr erfolgreich paaren konnten. Neuere genetische Untersuchungen bestätigen die Hypothese von Stebbins und liefern uns damit eine „Momentaufnahme“ des Prozesses der Artbildung.

Adaptationen spiegeln Kompromisse und Einschränkungen wider

2.9

Seine ererbten Eigenschaften verdankt jeder Organismus den „Generationen der Vergangenheit“. Tatsächlich waren es die Vorfahren, die den Prozess der natürlichen Selektion durchlaufen haben und dabei die Eigenschaften, die ihre heutigen Nachkommen auszeichnen, erwarben. Es sind die Eigenschaften, die es dem Organismus erlauben, mit seinen gegenwärtigen Umweltbedingungen zurechtzukommen. Solange diese ähnlich sind wie bei den Generationen seiner Vorfahren, bleibt das Individuum an seine Umwelt angepasst. Ändern sich jedoch die Umweltbedingungen in bedeutendem Ausmaß, dann sind die Reproduktion und sogar das Überleben eines einzelnen Individuums in Gefahr (siehe Abbildung 2.3). Jede ererbte morphologische, physiologische oder verhaltensbiologische Eigenschaft (**Adaptation**) entscheidet darüber, ob ein Individuum unter den gegebenen Umweltbedingungen

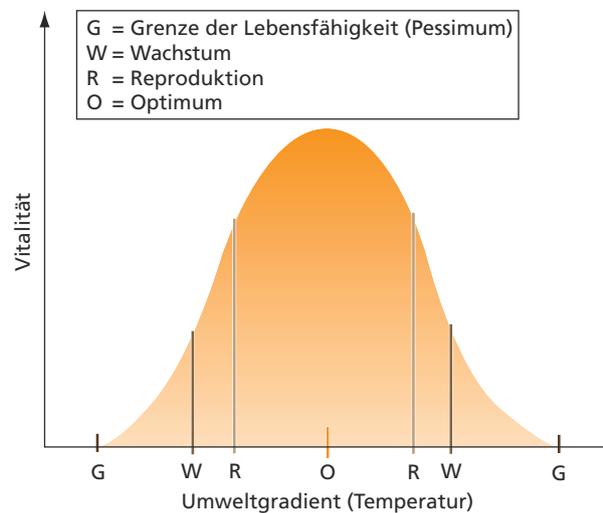


Abbildung 2.19: Reaktion eines Organismus auf einen Umweltgradienten, zum Beispiel ein solcher der Temperatur. Die Endpunkte der Kurve geben die Ober- und Untergrenzen zum Überleben an (G). Innerhalb dieser Spanne kann der Organismus wachsen (W) und sich reproduzieren (R).

einen **Anpassungswert** im Sinne der Fitness (siehe Abschnitt 2.1) besitzt oder eine Überlebenschance hat oder nicht.

Hätte die Erde eine einzige große und konstante homogene Umwelt, dann könnte womöglich ein einzelner Genotyp mit einer spezifischen Kombination von Merkmalen allen anderen Organismen in der Fähigkeit, sich zu entwickeln, zu reproduzieren und zu überleben, überlegen sein. Doch dies ist nicht der Fall – die Umweltbedingungen verändern sich ständig. Deshalb wird die natürliche Selektion bei sich ändernden Umweltbedingungen auch immer wieder unterschiedliche Merkmalseigenschaften hervorbringen. Um auf seine Umwelt reagieren zu können, stehen einem Organismus nicht unendlich viele Möglichkeiten zur Verfügung. Er ist je nach Art in eine mehr oder weniger breite Umweltfaktorenkonstellation eingebunden. Im Zentrum eines **Umweltfaktorengradienten** befindet sich sein Vorzugsbereich (Präferendum), an den Eckpunkten erreicht er seine Toleranzgrenzen. Jenseits davon ist ein Leben für ihn nicht möglich (► Abbildung 2.19). Solche Grenzen sind Kompromisse aufgrund von **adaptiven Zwängen**. Die Eigenschaften, die es einem Individuum ermöglichen, unter bestimmten Umweltbedingungen erfolgreich zu sein, begrenzen zumeist auch den möglichen Erfolg unter anderen Umweltbedingungen. Dieses generelle, aber wichtige Konzept ist auch innerhalb unserer Gesellschaft ganz offensichtlich. ► Abbildung 2.20 zeigt

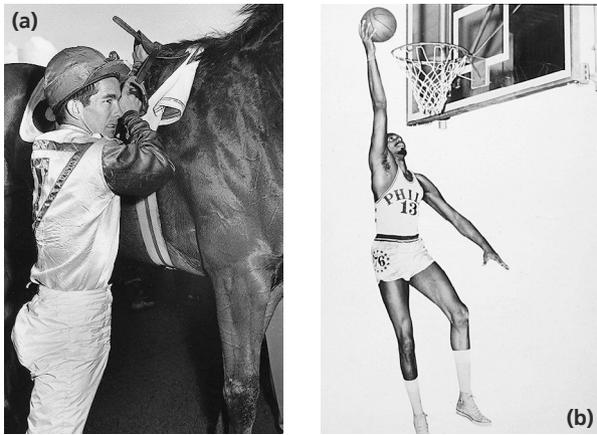


Abbildung 2.20: Willie Shoemaker (a) und Wilt Chamberlain (b). Beide brillierten in Sportarten, für die der jeweils andere körperlich ungeeignet gewesen wäre.

zwei berühmte Sportler. Will Chamberlain war ein berühmter Basketballspieler, Willie Shoemaker eine „Jockey-Legende“. Mit seiner Körpergröße von 1,49 m hätte Shoemaker niemals ein professioneller Basketballspieler werden können und der 2,15 m große Wilt

Chamberlain hätte niemals als Erster ein Derby gewonnen. Die Gesamtheit der Merkmalseigenschaften, die eine Person in der einen dieser Sportarten brillieren lässt, verhindert zugleich, dass sie auch in der anderen Sportart erfolgreich sein kann. Ebenso bilden die Fähigkeiten von Organismen zugleich auch deren Grenzen (siehe auch Abbildung 7.1).

Im Laufe der folgenden Kapitel, insbesondere in Teil III (Kapitel 6–8), werden wir dieses Grundprinzip der Kompromisse näher untersuchen, es auf die Anpassungen von Arten anwenden und sehen, wie sich veränderte biotische und abiotische Umweltfaktoren auf den Vorgang der Adaptation selbst auswirken. Die anschließenden Kapitel gehen darauf ein, wie sich die Umweltbedingungen in Zeit und Raum verändern und Muster und Prozesse hervorrufen, die wir dann in Biozöosen und Ökosystemen beobachten können. Doch zunächst wollen wir die unterschiedlichen Formen der abiotischen Umwelt überall auf der Erde untersuchen, die Bühne, auf der sich all die Prozesse der natürlichen Selektion und Evolution abspielen.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Natürliche Selektion (2.1) Unter natürlicher Auslese oder Selektion versteht man den unterschiedlichen Fortpflanzungserfolg von Individuen einer Population als Ergebnis ihrer Interaktion mit ihrer Umwelt sowie die damit verbundene Weitergabe genetisch verankerter Merkmale. Die natürliche Selektion ist ein Ergebnis zweier Faktoren: (1) Die Individuen einer Population besitzen im Hinblick auf bestimmte Erbeigenschaften eine genetische Variabilität. (2) Die verschiedenen Erbeigenschaften haben einen unterschiedlichen adaptiven Wert für das Überleben und die Höhe des Reproduktionserfolges. Die so genannte Fitness eines Individuums lässt sich an dem durchschnittlichen Beitrag adaptiver Erbeigenschaften (eines Allels oder Genotyps) messen, der für die nächste oder die folgenden Generationen geleistet wird. Man unterscheidet drei Typen von Selektion: gerichtete, stabilisierende und disruptive.

Vererbung (2.2) Für die natürliche Selektion ist es erforderlich, dass die Eigenschaften vererblich sind, das heißt von den Eltern an die Nachkommen weitergegeben werden können.

Gene (2.3) Die Erbeinheiten sind die Gene. Gene sind auf den Chromosomen angeordnet. Verschiedene Formen (Ausbildungen) eines Gens bezeichnet man als Allele. Individuen, die mehrere gleiche Allele eines Gens tragen, sind in Bezug auf dieses Gen homozygot. Sind die Allele unterschiedlich, ist das Individuum in Bezug auf dieses Gen heterozygot. Bei Heterozygoten ist das Allel, das exprimiert wird, dominant, das nicht exprimierte ist rezes-

siv. Die Gesamtheit der Erbinformationen eines Individuums ist der Genotyp. Die Gesamtheit der exprimierten Geninformationen, auf die die natürliche Selektion einwirkt, ist der Phänotyp. Das Phänomen, dass ein bestimmter Genotyp unter verschiedenen Umweltbedingungen eine unterschiedliche phänotypische Gestalt annehmen kann, bezeichnet man als phänotypische Plastizität.

Genetische Variabilität (2.4) Genetische Variabilität entsteht aus der Rekombination von Genen bei der geschlechtlichen (sexuellen) Vermehrung und durch Mutationen. Genmutationen verändern Nukleotidsequenzen, chromosomale Mutationen hingegen die Struktur oder die Anzahl der Chromosomen. Die Verdopplung beziehungsweise Vervielfachung von ganzen Chromosomensätzen bezeichnet man als Polyploidie. Sie kommt am häufigsten bei Pflanzen vor. Einzelne Genmutationen machen sich nur selten bemerkbar. Die meisten Genmutationen sind in ihrer Wirkung neutral und sorgen für die genetische Variabilität in einer Population.

Evolution (2.5) Das Ergebnis der natürlichen Selektion ist Evolution, die Veränderung von Genhäufigkeiten (Genfrequenzen) im Laufe der Zeitachse. Artbildung durch natürliche Selektion ist ein Ergebnis der Evolution. Der Prozess der Artbildung erfordert Veränderungen von Genfrequenzen innerhalb von Populationen, die zu einem reproduktiven Isolationsmechanismus führen. Dabei handelt es sich um Eigenschaften, die den Austausch von Genen mit der Ausgangspopulation erschweren oder verhindern.

Das Artkonzept (2.6) Eine Morphospezies ist eine Gruppe von Individuen, die in ihren wesentlichen äußerlichen Merkmalen (Morphologie) untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmt. Eine Biospezies bildet eine Fortpflanzungsgemeinschaft. Arten können sympatrisch oder allopatrisch verbreitet sein. Sie erhalten ihren Status mithilfe von Isolationsmechanismen aufrecht.

Artbildung (2.7) Arten entstehen durch die Trennung des Genpools einer Population von einer anderen über eine unabhängige Entwicklung infolge natürlicher Selektion und Mutation über den Aufbau von Isolationsmechanismen. Der Mechanismus der Artbildung ist die allopatrische (geographische) Speziation. Wenn der Aufbau von reproduktiven Isolationsmechanismen innerhalb einer Population stattfindet, spricht man von sympatrischer Artbildung. Die häufigste Form der sympatrischen Artbildung ist die Polyploidie bei Pflanzen.

Unterschiedliche geographische Verbreitung (2.8)

Arten mit einem großen geographischen Verbreitungsgebiet sind öfter mit einem breiteren Spektrum verschiedener Umweltbedingungen konfrontiert als weniger weit verbreitete Arten. Die unterschiedlichen Umweltbedingungen führen oft zu Veränderungen in vielen morphologischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Eigenschaften. Es kommt zur Ausbildung von Subspezies (Unterarten).

Kompromisse und Einschränkungen (2.9) Umweltfaktoren variieren als selektierende Faktoren räumlich und zeitlich. Demgegenüber verfügen die Individuen einer Art nur über bestimmte Anpassungen (Adaptationen) für eine existierende Umweltsituation. Während spezifische Eigenschaften zu bestimmten Zeitpunkten und an bestimmten Lokalitäten ein Überleben und eine Reproduktion gewährleisten, können sie in einer anderen Umweltsituation einen negativen Adaptationswert haben.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Übungsfragen

- 1 Was ist natürliche Selektion? Welche Bedingungen sind erforderlich, damit sie stattfindet?
- 2 David Reznick, ein Ökologe an der *University of California*, untersuchte den Vorgang der natürlichen Selektion bei Populationen von Guppies (*Poecilia reticulata*), kleine Süßwasserfische auf der Insel Trinidad. Er fand heraus, dass Populationen in küstennahen Flussabschnitten oft Opfer von Raubfischen werden, während Tiere in höher gelegenen Flussabschnitten von diesen ungestört bleiben, da nur wenige Raubfische Stromschnellen und Wasserfälle überwinden können. Die Durchschnittsgröße der Guppies in höher gelegenen Flussabschnitten war größer als die der Individuen in den küstennäheren Bereichen. Reznick stellte die Hypothese auf, dass die geringere Größe der Tiere in den küstennahen Abschnitten das Ergebnis des stärkeren Räuberdrucks auf die größeren Fische war – mit anderen Worten, die Räuber selektierten die Fischpopulationen in Richtung auf kleinere Individuen. Um diese Hypothese zu testen, brachte der Wissenschaftler Tiere aus Küstennähe in höher gelegene (Guppiefreie) Bereiche flussaufwärts, wo Raubfische keine Rolle spielten. Nach elf Jahren war unter diesen Bedingungen die Durchschnittsgröße der Tiere in diesen Populationen größer als die bei der küstennäheren Population. Ist dieses Freilandexperiment

von Reznick ein Beispiel für die Wirkung der natürlichen Selektion? Erfüllt es die notwendigen Bedingungen? Falls ja, um welchen Selektionstyp handelt es sich: gerichtete, stabilisierende, disruptive Selektion? Können Sie sich andere Hypothesen vorstellen, warum die Durchschnittsgröße der Individuen als Ergebnis der Transplantation der Population in höher gelegene Gewässer im Laufe der Zeit zugenommen hat?

- 3 Wir gehen von folgenden Annahmen aus: (1) Das Gen für blaue Augen ist rezessiv. (2) Das Gen für braune Augen ist dominant. Es kommt ein Kind mit blauen Augen zur Welt: Was können Sie daraus über die Augenfarbe von Vater und Mutter schließen? Welche Rückschlüsse auf die Genotypen der Eltern (in Bezug auf die Augenfarben) sind möglich? Welchen Genotyp hat das Kind in Bezug auf die Augenfarbe?
- 4 Nennen Sie die beiden Hauptursachen für genetische Variabilität in einer sich geschlechtlich fortpflanzenden Population.
- 5 Ein Ökologe, der die Artenvielfalt von Eidechsen auf einer kleinen Insel vor der Küste Westafrikas untersuchte, entdeckte eine Eidechsenart, die einer anderen auf dem Festland nahe der Küste sehr ähnlich war. Es war nur ein einziger Unterschied zwischen den Populationen auf der Insel und an der Küste festzustellen: Männchen der Küstenpopulation hatten einen roten Kopf und hellgrünen Körper, während Männchen der Insel-

population ebenfalls einen hellgrünen Körper, jedoch auch einen dunkelgrünen Kopf aufwies. Die Weibchen beider Populationen sahen gleich aus, nämlich am ganzen Körper hellgrün. In einer Reihe von Experimenten fand der Ökologe heraus, dass Weibchen der Festlandpopulation Männchen aus der Inselpopulation nicht als potenzielle Paarungspartner erkannten (das heißt nicht auf deren Balzverhalten reagierten). Ebenso erkannten auch Weibchen von der Inselpopulation Männchen aus der Festlandpopulation nicht als potenzielle Paarungspartner. Würden Sie aus dieser Information schließen, dass die Insel- und die Festlandpopulation getrennte Arten sind?

Bei seinen weiteren Untersuchungen veränderte der Forscher das äußere Erscheinungsbild der Männchen. Den Männchen der Inselpopulation wurde der Kopf rot eingefärbt, den Männchen der Festlandpopulation der rote Kopf grün. Bei erneuten Paarungsexperimenten reagierten nun Weibchen der Inselpopulation auf die Männchen vom Festland und paarten sich mit ihnen. Das Gleiche galt auch für „Festlandweibchen“ und „Inselmännchen“. Nehmen wir an, aus diesen Paarungen entstünde Nachwuchs, der sich selbst weiter fortpflanzen kann. Ändert sich dadurch Ihre Antwort auf die Frage, ob die beiden Arten als getrennte Arten betrachtet werden sollten?

- 6 Was ist der Unterschied zwischen Genotyp und Phänotyp? Was ist phänotypische Plastizität?
- 7 Was versteht man unter dem Begriff „Genpool“?
- 8 Was ist der Unterschied zwischen der morphologischen und der biologischen Definition des Begriffes „Art“? Können Sie sich Bedingungen vorstellen, unter denen die Kriterien für die eine Definition erfüllt sind, die der anderen dagegen nicht?
- 9 Was versteht man unter Artbildung? Unterscheiden Sie zwischen allopatrischen und sympatrischen Modellen der Artbildung.
- 10 Was versteht man unter Evolution und was unter natürlicher Selektion?

Literaturtipps

Futuyma, D.J. (1990): *Evolutionsbiologie*. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser. *Dieses Buch ist eine sehr umfassende Darstellung der Evolutionsbiologie,*

vertieft viele der hier angesprochenen Aspekte und erweitert das Feld dieser Disziplin in vielen Bereichen. Es besticht neben zahlreichen Beispielen und vielen allgemein anerkannten Gesetzmäßigkeiten der Evolutionstheorie auch durch die Behandlung kontroverser Fragen und durch das Aufwerfen ungelöster Probleme.

Grant, P.R. (1999): *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. *Die Theorie der natürlichen Selektion ohne die Darwinfinken der Galapagosinseln ist kaum vorstellbar: Peter und Rosemary Grant haben über 20 Jahre die Darwinfinken erforscht und eine Fülle von Informationen und Daten zusammengetragen, die zeigen, wie Evolution abläuft und wie man sie erforschen kann.*

Mayr, E. (2003): *Das ist Evolution*. München: Bertelsmann. *Eine hervorragende Einführung zum Thema natürliche Selektion und Evolution, geschrieben von einer der führenden Persönlichkeiten der Evolutionsforschung.*

Panafieu, J.-B. de & P. Gries (2007): *Evolution*. München: Frederking und Thaler. *Dieses sehr ungewöhnliche Buch demonstriert auf eine ästhetisch außerordentlich ansprechende Weise die Ähnlichkeit zwischen den Skeletten der Wirbeltiere als Indiz für ihre Verwandtschaft. Gleichzeitig wird aber auch die Vielfalt von Lösungen vorgestellt, die in der Evolution gefunden wurden, damit ein Überleben der einzelnen Arten möglich wurde.*

Storch, V.; U. Welsch & M. Wink (2007). *Evolutionsbiologie*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. *Eine didaktisch sehr gut aufbereitete Einführung in die Evolutionsbiologie, in der ihre Geschichte, die Entfaltung der Organismen in der Erdgeschichte, die Mechanismen und molekularen Ursachen der Evolution und die neuesten Erkenntnisse der molekularen Evolutionsforschung übersichtlich und ansprechend vorgestellt werden. Besondere Beachtung findet auch die Evolution des Menschen und seiner nächsten Verwandten innerhalb der Primaten.*

Weitere Informationen zu diesem Buchkapitel finden Sie auf der Companion-Webseite unter <http://www.pearson-studium.de>



TEIL II

Die abiotische Umwelt

3	Klima	59
4	Die aquatische Umwelt	87
5	Die terrestrische Umwelt	113

Im Januar 2004 landeten zwei kleine Roboterfahrzeuge auf der Marsoberfläche. Die *Mars Exploration Rovers* sollten die Oberfläche des Planeten nach Hinweisen untersuchen, ob es auf dem Mars jemals Leben gegeben hat. Die Roboter suchten aber nicht nach Organismen oder Fossilien zwischen den Felsen, die die Marsoberfläche übersäen, sondern sie führten verschiedene geologische Untersuchungen durch. Sie hatten die besondere Aufgabe, nach Spuren von Wasser zu suchen. Obwohl es heute kein flüssiges Wasser auf der Marsoberfläche gibt, lassen sich Hinweise auf frühere Wasservorkommen in den Mineralien, Gesteinen und geologischen Formationen des Planeten nachweisen, insbesondere bei jenen, die nur in Anwesenheit von Wasser entstehen können.

Warum diese Suche nach Wasser als Hinweis auf Leben? Leben, wie wir es kennen, ist ohne die Existenz von flüssigem Wasser nicht möglich. Deshalb ist die Suche nach Spuren von Wasser entscheidend, um so herauszufinden, ob der Mars jemals eigenes Leben hervorbringen konnte. Die Aufgabe der Marsroboter bestand also nicht in der Suche nach direkten Beweisen

für Leben, sondern sie sollten uns Informationen über die potenzielle „Bewohnbarkeit“ des Mars unter den dortigen Umweltbedingungen liefern.

Obwohl die Untersuchung der abiotischen Umwelt die Hauptaufgabe von Disziplinen wie Geologie, Meteorologie und Hydrologie ist, so sind diese geowissenschaftlichen Disziplinen mit der Ökologie doch eng verbunden, wenn es zum Beispiel um die Frage der **Bewohnbarkeit** eines bestimmten Raumes geht und die dortigen abiotischen Rahmenbedingungen für ein Leben von Organismen erforscht werden sollen. Um die Verbindung zwischen der Ökologie und der Untersuchung der abiotischen Umwelt näher zu erläutern, begeben wir uns jetzt von der Marsoberfläche zu jener kleinen Inselgruppe weit vor der Westküste Südamerikas, die das Denken des jungen Charles Darwin so sehr beeinflusst hat – die Galapagosinseln.

Wenn man an Pinguine denkt, kommen einem meist die eisigen Landschaften der Antarktis in den Sinn. Und doch sind die Galapagosinseln, die am Äquator liegen, die Heimat der kleinsten Pinguinart, des Galapagospinguins (*Spheniscus mendiculus*). Diese



Der Galapagospinguin (*Spheniscus mendiculus*).

Tiere werden nur 40 bis 45 Zentimeter groß und wiegen 2 bis 2,5 Kilogramm. Sie leben ausschließlich im Bereich des Galapagosarchipels und sind damit diejenige Pinguinart, die in ihrer Verbreitung die größte Nähe zum Äquator besitzt.

Die Galapagospinguine ernähren sich vorwiegend von kleinen Fischen wie Meeräschen (Mugilidae) und Sardellen (Engraulidae) und sind damit von den kalten Meeresströmungen aus dem Süden abhängig, denen diese Fische bis zu ihren Nahrungsgründen folgen. Schon dem jungen Darwin war die Bedeutung dieser Strömungen, die vom Südpazifik nach Norden fließen, bewusst: *In Anbetracht der Lage dieser Inseln direkt am Äquator ist das Klima dort bei weitem nicht übermäßig heiß. Dies scheint vor allem auf das außergewöhnlich kalte Wasser zurückzuführen zu sein, das durch den großen südlichen Polarstrom hierher gelangt (Voyage of the Beagle)*. Allerdings wehen die vorherrschenden Winde, die das kalte Wasser rings um diese tropischen Inseln in Bewegung bringen, nicht immer konstant. Immer wieder kommen in periodischen Abständen die Passatwinde zum Erliegen und das Meerwasser um die Galapagosinseln erwärmt sich. Dies führt zu einem dramatischen Rückgang der Fischpopulationen, die für die Pinguine überlebenswichtig sind. So kam es vor etwa 20 Jahren zu einem schwerwiegenden Nahrungsmangel, dem über 70 Prozent der Galapagospinguine zum Opfer fielen. Seitdem hat sich ihre Zahl wieder erhöht; die Population wird gegenwärtig auf etwa 800 Brutpaare geschätzt. Solche Wärmeperioden wie diese kommen nach historischen Angaben seit dem 16. Jahrhundert immer wieder vor und solche Zeiten akuten Nahrungsmangels haben Pinguinpopulationen dort sicher schon seit der Ankunft ihrer Vorfahren auf den Inseln immer wieder reduziert.

Aus dieser kurzen Darstellung wird deutlich, dass ein Verständnis der Populationsdynamik der Galapagospinguine sehr stark von einer Analyse der abiotischen Faktoren dieser Inseln abhängt – von Umweltbedingungen, die ihre Bewohnbarkeit durch Pinguinpopulationen beeinflussen. Ökologen untersuchen die Wechselwirkungen zwischen Organismen und ihrer abiotischen Umwelt in zwei sehr unterschiedlichen Zeitskalen. Über den großen Zeitraum vieler Generationen betrachtet stellt die abiotische Umwelt eine wichtige Kraft im Prozess der natürlichen Selektion dar und bevorzugt Individuen mit bestimmten Eigenschaften gegenüber anderen (siehe Kapitel 2). In einem kürzeren Zeitraum hingegen beeinflusst die abiotische

Umwelt sowohl die physische Leistungsfähigkeit der Individuen als auch die Verfügbarkeit essenzieller Ressourcen. Beide Faktoren wirken sich direkt auf das Überleben, das Wachstum und die Reproduktion der Individuen einer Population aus. Das eben vorgestellte Beispiel der Galapagospinguine kann stellvertretend dazu beitragen, beide Zeitskalen zu demonstrieren.

In evolutionären Zeiträumen hat die abiotische Umwelt der Galapagosinseln Eigenschaften und Verhalten der Galapagospinguine durch den Prozess der natürlichen Selektion beeinflusst. Zum einen sind die Tiere aufgrund ihrer geringen Größe (es ist die kleinste aller Pinguinarten) in der Lage, Körperwärme leichter an die Umgebung abzugeben, eine wichtige Anpassung an das tropische Klima (siehe Kapitel 7). Zum anderen haben Galapagospinguine anders als die meisten Pinguinarten keine spezifisch festgelegte Brutzeit und können bis zu drei Bruten im Jahr großziehen. Dies ist eine Adaptation, um mit der variierenden und nicht immer gesicherten Nahrungssituation zurechtzukommen – ein direktes Ergebnis der unvorhersehbaren Veränderungen der Wind- und Meeresströmungen. Um dies zu verstehen, muss man sich mit den geophysikalischen Bedingungen auseinandersetzen, die diese Art im Laufe der Evolution im Zuge der natürlichen Selektion hervorgebracht haben.

Bei einer Analyse kürzerer Zeiträume sind die jährlichen Veränderungen von Strömungen und Wassertemperaturen im Bereich des Inselarchipels für ein Verständnis der Populationsdynamik der Art entscheidend. Eine periodische Ab- und Zunahme der Populationsgröße beim Galapagospinguin ist eine direkte Reaktion auf die jeweilige Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen.

In den folgenden Kapiteln von Teil II analysieren wir die Eigenschaften der abiotischen Umwelt der Erde, die das Vorkommen von Organismen direkt beeinflussen. Wir untersuchen die beiden vorherrschenden Großlebensräume, die unseren Planeten prägen: Gewässer und Festland. Wir beginnen mit dem Klima der Erde (Kapitel 3), der großräumigen Verteilung von Temperatur, Winden, Niederschlägen, Jahreszeiten und Meeresströmungen. Anschließend befassen wir uns näher mit den wichtigsten physikalischen Eigenschaften aquatischer (Kapitel 4) und terrestrischer Lebensräume (Kapitel 5). Diese Kapitel bilden dann die Grundlage für die Charakterisierung der Adaptationen von Pflanzen und Tieren an diese abiotischen Lebensbedingungen, den Schwerpunkt von Teil III.

Klima

3

3.1	Die Erde nimmt die Solarstrahlung auf	61
3.2	Die Solarstrahlung verändert sich mit den Jahreszeiten	63
3.3	Die Lufttemperatur nimmt mit der Höhe ab	68
3.4	Luftmassen zirkulieren rund um die Erde	69
3.5	Sonnenenergie, Wind und Erdrotation erzeugen Meeresströmungen	72
3.6	Die Temperatur beeinflusst den Feuchtigkeitsgehalt der Luft	72
3.7	Niederschläge zeigen ein charakteristisches globales Verteilungsmuster	73
3.8	Das Relief beeinflusst regionale und lokale Niederschlagsverteilungen	76
3.9	Unregelmäßige Klimaschwankungen ereignen sich auf regionaler und globaler Ebene	77
3.10	Die meisten Organismen leben in einem spezifischen Lokal-, Habitat- oder Mikroklima	81
	Zusammenfassung	84
	Übungsfragen	85
	Literaturtipps	85

ÜBERBLICK



Die aufgehende Sonne erwärmt die Morgenluft in diesem tropischen Regenwald auf Borneo; Nebel, der sich in der kühleren Nacht gebildet hat, beginnt zu verdunsten.

Wie kommt es, dass in einer bestimmten geographischen Region Tropenwälder vorkommen, Steppen, Savannen, Laubmischwälder, Nadelwälder oder Tundren? Derjenige Umweltfaktorenkomplex, der den größten Einfluss auf das Vorkommen von Großökosystemen ausübt und die Verbreitung von Organismen am meisten begrenzt, ist das Klima. Klima ist einer jener Begriffe, die wir oft nicht korrekt verwenden. Manchmal wird Klima auch mit Witterung oder Wetter verwechselt. **Wetter** ist die Kombination von Temperatur, Feuchtigkeit, Niederschlag, Wind, Bewölkung und anderen atmosphärischen Faktoren an einem bestimmten Ort in einem kurzen Zeitraum. **Witterung** hingegen ist die typische Abfolge aller meteorologischen Erscheinungen in einem bestimmten Gebiet im jahreszeitlichen Rhythmus. Als **Klima** bezeichnet man dagegen den durchschnittlichen Verlauf der Witterung

eines Gebietes, gemessen über einen längeren Zeitraum (zumeist 30 bis 50 Jahre).

Die Struktur der Festlandökosysteme der Erde wird weitgehend von der dominierenden Vegetation bestimmt. Diese ist ihrerseits Ausdruck der vorherrschenden physikalischen, chemischen und strahlungsenergetischen Umweltbedingungen eines Gebietes, insbesondere des Klimas (siehe Kapitel 23). Geographische Unterschiede im Klima, vor allem von Temperatur und Niederschlag, bestimmen die großräumige Verbreitung von Pflanzen und damit die Physiognomie terrestrischer Ökosysteme (► Abbildung 3.1). In diesem Kapitel erfahren Sie, wie das Klima die Verfügbarkeit von Wärme und Wasser auf der Erdoberfläche bestimmt und die Intensität der Solarstrahlung beeinflusst, die die Pflanzen in ihrem Vorkommen einschränkt.

Die Erde nimmt die Solarstrahlung auf

3.1

Die Erde nimmt über ihre Atmosphärenschichten die Solarstrahlung auf. Die dort verursachten Wechselwirkungen führen zu einer Wärmeabsorption und erzeugen ein spezifisches Muster in der globalen Temperaturverteilung, die im Zusammenspiel mit der Erddrehung die vorherrschenden Winde und Meeresströmungen verursacht. Diese Luft- und Wasserbewegungen wiederum bestimmen das Klima auf der Erde einschließlich ihrer Niederschlagsverteilungen.

Die **Solarstrahlung**, die von der Sonne emittierte elektromagnetische Energie, breitet sich mehr oder weniger ungehindert durch das Weltall aus, bis sie die Erdatmosphäre erreicht. Wissenschaftler stellen die Solarstrahlung als Photonenstrom dar, als Energiepakete, die sich – so eines der großen Paradoxa der Naturwissenschaft – je nach Sichtweise als Wellen (Schwingungen) oder als Teilchen (Korpuskel) verhalten. Energiewellen werden charakterisiert durch ihre Wellenlänge (λ , lambda) – die Distanz zwischen zwei Wellenbergen – oder durch ihre Frequenz (ν , nü) – die Anzahl von Wellenbergen, die pro Sekunde einen gegebenen Punkt passieren. Alle Körper geben Strahlungsenergie in der Regel in Form eines breiten Wellenlängenspektrums auch wieder ab (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie: Energieübertragung durch Strahlung*, auf Seite 65). Die Qualität der ausgestrahlten Energie hängt jedoch von der Temperatur des emittierenden Körpers ab (► Abbildung 3.2). Je höher seine Temperatur ist, desto energiereicher sind die von ihm emittierten Photonen und umso kürzer sind die Wellenlängen. Als Folge der sehr hohen Temperaturen gibt

die Sonnenoberfläche (+5800 °C) vorwiegend **kurzwellige Strahlung** ab. Kältere Körper wie unsere Erdoberfläche (Durchschnittstemperatur +15 °C) emittieren dagegen eher **langwellige Strahlung**.

Die mittlere Einstrahlungsenergie, die an der äußeren Atmosphärenschicht gemessen wird, beträgt 1370 Wm⁻². Man bezeichnet diesen Wert als **Solar-konstante**. Wenn wir die gesamte Solarstrahlung, die die Atmosphäre erreicht, als 100 Prozent ansetzen, dann gelangen im Durchschnitt nur 51 Prozent bis zum Erdboden. Diese die Erdoberfläche erreichende Gesamtstrahlung nennt man **Globalstrahlung**. Sie ist die Summe aus direkter Solarstrahlung und diffuser Himmelsstrahlung. Was geschieht mit der übrigen Strahlungsenergie? Durch die diffuse Strahlung in der Atmosphäre, erzeugt an Wolken und Staubpartikeln, werden durchschnittlich 26 Prozent und über die Erdoberfläche selbst weitere 4 Prozent (insgesamt also 30 Prozent) wieder ins All zurückreflektiert (► Abbildung 3.3). Das Verhältnis zwischen einfallender und reflektierter kurzwelliger Strahlung von der Erdoberfläche bezeichnet man als **Albedo**. Weitere 19 Prozent absorbieren unter anderem an Wasserdampf und an anderen atmosphärischen Gasen, womit nur noch 51 Prozent der Strahlung die Erdoberfläche erreichen.

Von diesen 51 Prozent gehen 30 Prozent als Wärmefluss zurück in die Atmosphäre. Dies geschieht durch den *latenten Wärmefluss* (23 Prozent) über Verdunstungswärme, im Wesentlichen über die geregelte Verdunstung der Pflanzen (**Transpiration**), die unregelte Verdunstung pflanzlicher Oberflächen (**Interzeptionsverdunstung**) sowie die physikalische Verdunstung von Wasser aus dem Boden und über den Flächen von Gewässern (**Evaporation**). Diese Vorgänge

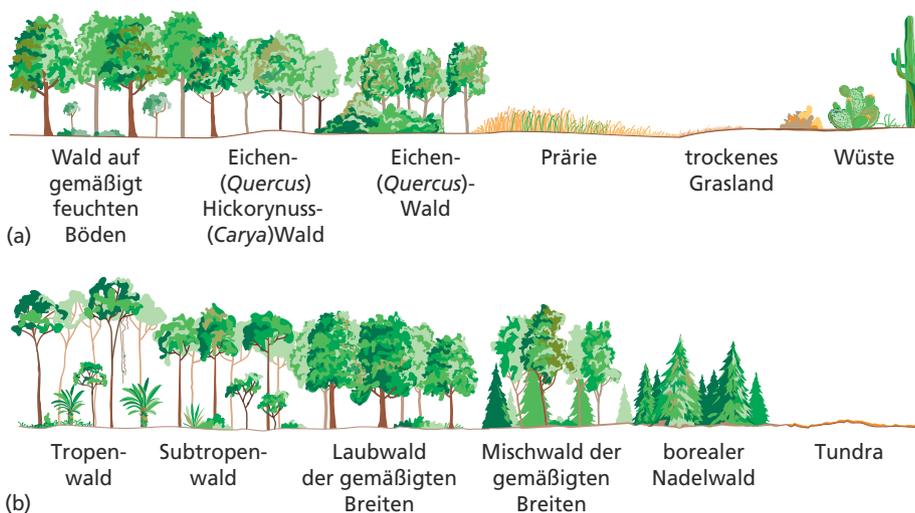


Abbildung 3.1: Vegetationszonierung in Nord- und Mittelamerika von Ost nach West und von Süd nach Nord. (a) In der Ost-West-Zonierung spiegeln sich die abnehmenden Jahresniederschläge wider (nicht berücksichtigt sind die Rocky Mountains). (b) Bei der Süd-Nord-Zonierung zeigt sich eine Abfolge von tropisch-subtropischen Wäldern zu sommergrünen Laubwäldern bis zu borealen Nadelwäldern und zur Tundra. Siehe auch Kapitel 23 über die Eigenschaften und die Verbreitung terrestrischer Ökosysteme.

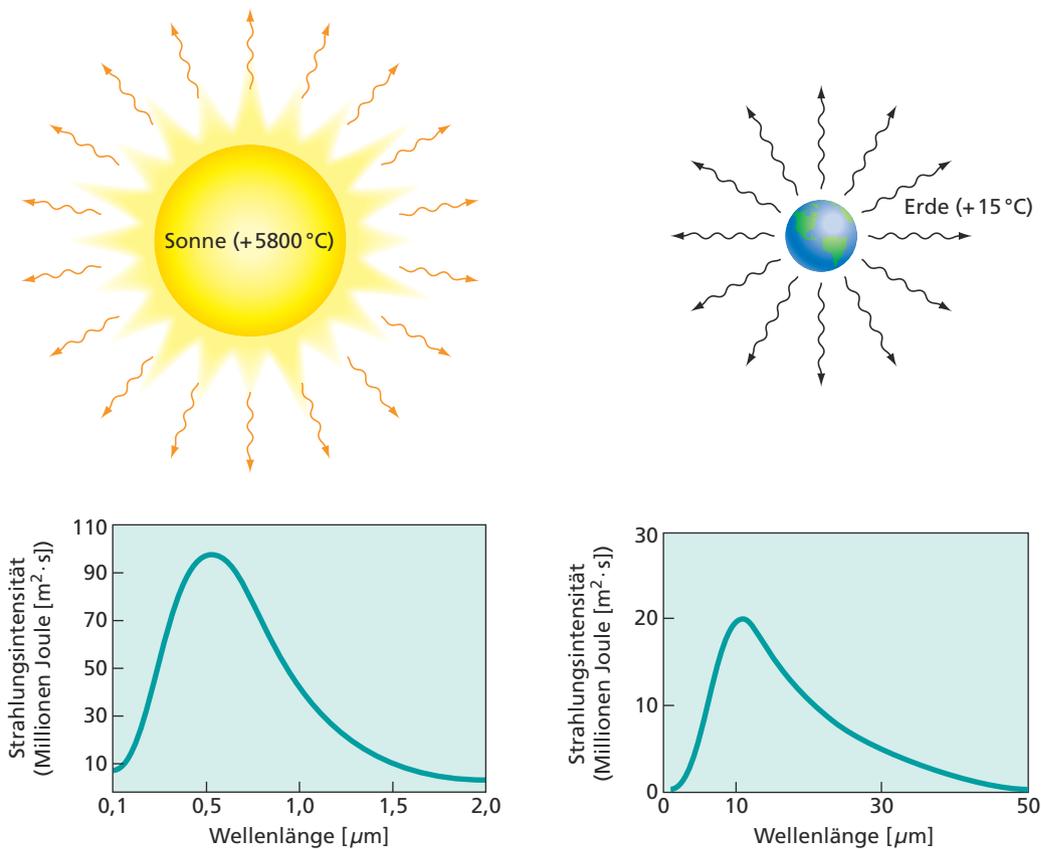


Abbildung 3.2: Die Wellenlänge der von einem Körper abgegebenen Strahlung hängt von seiner Temperatur ab. Die Sonne mit einer mittleren Oberflächentemperatur von +5800 °C strahlt wesentlich kurzwelligeres Licht aus als die Erde, die mit ihrer mittleren Oberflächentemperatur von nur +15 °C eine langwelligere Strahlung abgibt. Beachten Sie beim Vergleich der beiden Grafiken die unterschiedlichen Maßstäbe.



Energiebilanz (in die Atmosphäre eintreffende Solarstrahlung = 100):
 Aufnahme: $51 + 96 = 147$
 Abgabe: $30 + 117 = 147$

Abbildung 3.3: Das globale Energiegleichgewicht. Die Gewinne setzen sich aus der eintreffenden (kurzwelligen) Solarstrahlung und der auf die Erde zurückgestrahlten, durch den natürlichen Treibhauseffekt bedingten langwelligen Wärmestrahlung zusammen. Zu den Verlusten gehören Transpiration, Interzeptionsverdunstung, Evaporation und Erwärmung erdnaheer Luftschichten sowie von der Erde abgestrahlte langwellige Energie der Land- und Wasserflächen. Hinzu kommt die hier nicht dargestellte kurzwellige Rückstrahlung (Albedo). Die Zahlenangaben stellen Prozentwerte dar, wobei die in die Atmosphäre eingestrahelte Solarstrahlung gleich 100 Prozent gesetzt wurde.

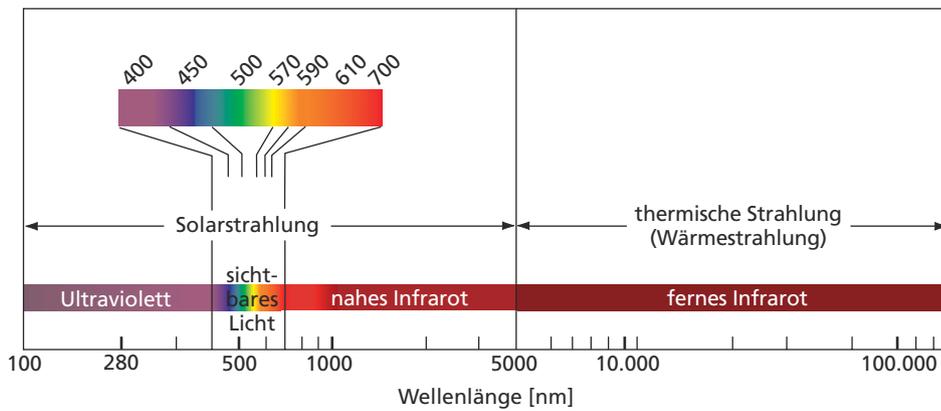


Abbildung 3.4: Ausschnitt aus dem elektromagnetischen Spektrum, unterteilt in Solar- und Wärmestrahlung. Ultraviolette Strahlung, sichtbares Licht und Infrarotstrahlung stellen nur einen kleinen Teil des Spektrums dar. Links von der ultravioletten Strahlung schließen sich die Röntgen- und die Gammastrahlung an (nicht gezeigt) (nach Halverson und Smith, 1979).

fasst man unter dem Begriff **Evapotranspiration** zusammen. Weitere 7 Prozent dienen zur Erwärmung der erdnahen Luftschichten (*fühlbarer Wärmefluss*). Damit bleiben 21 Prozent zur Erwärmung der Landmassen und Ozeane übrig. Die Land- und Wasserflächen emittieren selbst wiederum langwellige Strahlung an die Atmosphäre. Dabei wird sogar mehr als 21 Prozent absorbierte Solarstrahlung abgegeben, nämlich insgesamt etwa 117 Prozent. Wie ist das möglich, obwohl die Erdoberfläche nur während des Tages kurzwellige Solarstrahlung erhält, die Wärmestrahlung jedoch sowohl am Tage als auch in der Nacht emittiert wird? Außerdem lässt die Atmosphäre nur einen kleinen Teil der Energie (6 Prozent) wieder ins Weltall entweichen. Der größte Teil (111 Prozent) wird über Wasserdampf, CO₂ und andere Treibhausgase in der Atmosphäre (Troposphäre) gespeichert. Ein Großteil dieser Energie (96 Prozent) wird wieder zur Erde zurückgestrahlt und erzeugt dadurch den wichtigen natürlichen Treibhauseffekt (siehe Kapitel 29), der für die Aufrechterhaltung der lebenserhaltenden Oberflächentemperaturen entscheidend ist. Durch diesen Prozess ist gewährleistet, dass die Oberflächentemperatur der Erde durchschnittlich nicht $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$, sondern $+15\text{ }^{\circ}\text{C}$ beträgt. So bekommt die Erdoberfläche fast doppelt so viel langwellige Strahlung aus der Atmosphäre wieder zurück (96 Prozent), wie kurzwellige aus der Solarstrahlung eintrifft (51 Prozent). Bei all diesen Austauschvorgängen wird die an der Erdoberfläche verloren gegangene Energie (30 + 117 Prozent = 147 Prozent) exakt durch die gewonnene Energie (51 + 96 Prozent = 147 Prozent) wieder ausgeglichen (siehe Abbildung 3.3). Somit besteht ein **globales Energiegleichgewicht**.

Die von der Sonne ausgesandte elektromagnetische Strahlung besteht aus einem Spektrum verschiedener Wellenlängen. Die Wellenlängen zwischen etwa 400

und 700 nm (1 Nanometer = 1 Milliardstel $[10^{-9}]$ Meter) umfassen das für uns **sichtbare Licht** (► Abbildung 3.4). Diese Wellenlängen bezeichnet man auch als **photosynthetisch ausnutzbare Strahlung** (englisch **PAR**), da die Strahlung in diesem Bereich von den grünen Pflanzen als Energiequelle zur Photosynthese genutzt wird (siehe Kapitel 6). Im Bereich der kürzeren Wellenlängen schließt sich an das sichtbare Licht die UV-Strahlung an. Man unterscheidet zwei Bereiche ultravioletter Strahlung: UV-A mit Wellenlängen zwischen 315 und 380 nm sowie UV-B von 280 bis 315 nm. Im Bereich der größeren Wellenlängen geht das sichtbare Licht in die Infrarot-Strahlung (IR) über. Zum „nahen Infrarot“ zählt man Wellenlängen zwischen ungefähr 740 und 4000 nm, das „ferne Infrarot“, die eigentliche Wärmestrahlung, umfasst den Bereich zwischen 4000 und 100 000 nm.

Die Solarstrahlung verändert sich mit den Jahreszeiten

3.2

Der Anteil der Sonnenenergie, der die Erdoberfläche erreicht, variiert stark mit dem jeweiligen Breitengrad (► Abbildung 3.5). Zwei Faktoren beeinflussen diese Unterschiede. Erstens erreicht die Strahlung die polnäheren Regionen in einem flacheren Einfallswinkel als am Äquator, wodurch die Strahlungsbündel über eine größere Fläche verteilt sind. Zweitens muss die Strahlung, die in einem flachen Winkel auftrifft, eine dickere Luftschicht durchdringen. Dabei trifft sie auf eine größere Zahl molekularer Teilchen in der Atmosphäre, die dann auch einen größeren Anteil der Strahlung in den Weltraum wieder zurückreflektieren oder absorbieren.

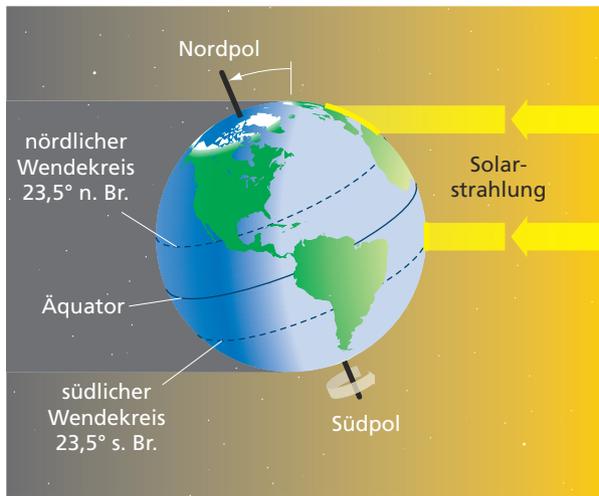


Abbildung 3.5: Die Solarstrahlung. Wenn sie die Erde in den höheren Breiten erreicht, trifft sie in einem flacheren Winkel auf und verteilt sich über eine größere Fläche. Die auftreffende Strahlung ist daher weniger intensiv als bei einem gleich großen Strahlenbündel, das senkrecht auf den Äquator und damit auf eine kleinere Fläche auftrifft.

Während die je nach Breitengrad unterschiedliche Einstrahlung die vom Äquator zu den Polen hin abnehmenden Temperaturen erklären kann, gilt dies nicht für die regelmäßigen jahreszeitlichen Temperaturveränderungen in den gemäßigten Breiten. Wodurch entstehen die Jahreszeiten in bestimmten Regionen der Erde? Warum weichen die heißen Sommertage den bunten Farben des Herbstes oder die kalten und

schneebedeckten Winterlandschaften mit dem Frühlingsbeginn den gemäßigten wärmeren Temperaturen und einem frischen Grün in der Vegetation? Die Erklärung hierfür ist recht einfach: Die Erdachse steht nicht senkrecht zur Umlaufbahn der Erde um die Sonne, sondern sie ist leicht geneigt.

Wie alle Planeten ist auch die Erde zwei unterschiedlichen Bewegungsmustern unterworfen. Während sie sich in Form einer Ellipse um die Sonne bewegt, rotiert sie zugleich um ihre eigene Achse, die durch den Nord- und Südpol verläuft. Hierdurch entstehen Tag und Nacht. Auf ihrer Umlaufbahn um die Sonne bleibt die Erde in der gleichen Ebene, der so genannten **Ebene der Ekliptik**, wie alle anderen Planeten mit der Ausnahme Pluto. Der Begriff „Ekliptik“ kommt daher, dass Verdunklungen eines Planeten (Eklipsen) auftreten können, wenn sich zwei Planeten in ihrer Umlaufbahn überlagern, im Falle der Erde bei der Mond- und Sonnenfinsternis. Die Umlaufbahn wird durch die **Exzentrizität** charakterisiert, die unterschiedliche Größe der Achsen der Ellipse. Darüber hinaus ist die Erdachse außerdem um $23,5^\circ$ geneigt. Dieser Winkel wird als die **Schiefe der Ekliptik (Obliquität)** bezeichnet, ein Wert, der über Millionen von Jahren konstant ist (► Abbildung 3.6). Diese „Schiefe“ ist für die jahreszeitlichen Schwankungen von Temperatur und Tageslängen verantwortlich. Nur am Äquator ist es an jedem Tag des Jahres exakt zwölf Stunden

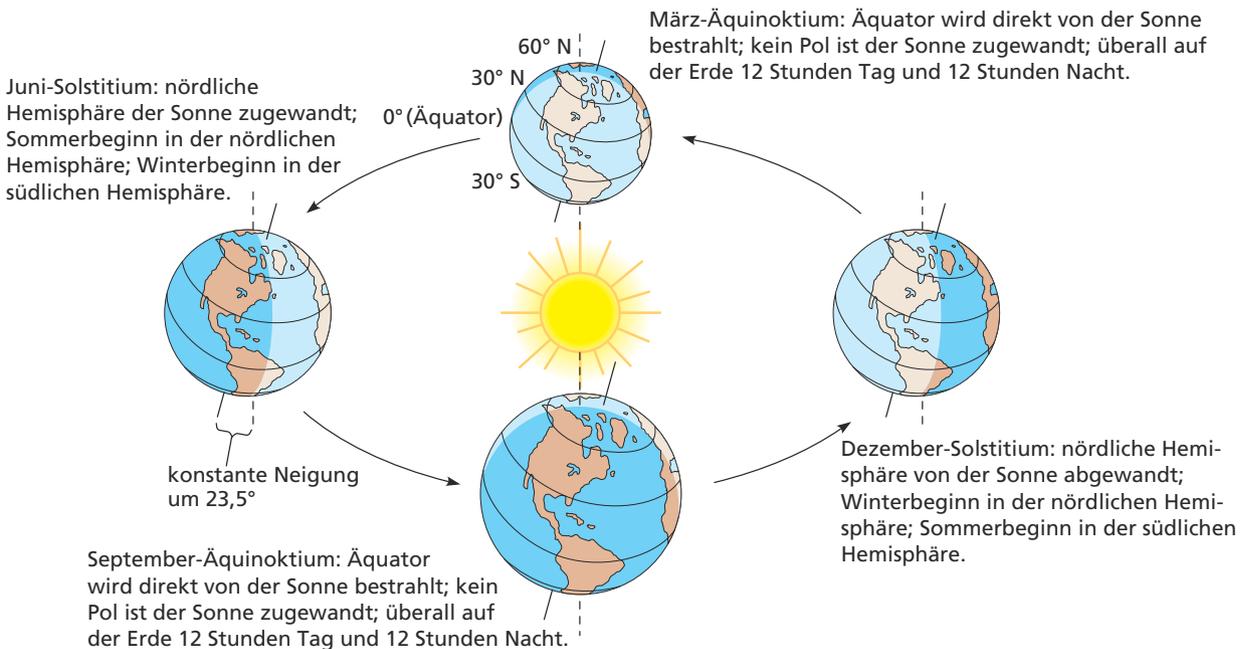


Abbildung 3.6: Sonnenstandswinkel und bestrahlte Flächen auf der Nordhalbkugel zu Sommer- und Winteranfang sowie zu Frühlings- und Herbstbeginn.



QUANTITATIVE ÖKOLOGIE

■ Energieübertragung durch Strahlung

Energie (Wärme) kann auf dreierlei Weise von einem auf einen anderen Körper übertragen werden. Als **Konduktion** (Wärmeleitung) bezeichnet man die Übertragung von Energie (Wärme) durch Molekularbewegungen. Hierzu müssen die beiden Körper in direktem Kontakt miteinander stehen. Konduktion steht hierbei für die Übertragung von Wärmeenergie zwischen Festkörpern. Die Energieübertragung durch die Molekularbewegungen einer Flüssigkeit oder eines Gases nennt man **Konvektion** (Massenaustausch). Die dritte Form der Energieübertragung ist die **Radiation** (Wärmeausstrahlung).

Die von der Sonne ständig ausströmende Strahlungsenergie (Solarstrahlung) hält das Klimasystem der Erde in Gang. Elektromagnetische Strahlung kann nur von solchen Körpern emittiert werden, deren Temperatur über der niedrigsten theoretischen Temperatur liegt, dem absoluten Temperaturnullpunkt (0°K oder -273,15 °C). Bei diesem Wert ist die kinetische Energie der Elementarteilchen gleich Null. Die Übertragung von Strahlungswärme (Radiation) unterscheidet sich von der Konduktion und Konvektion dadurch, dass hier kein Medium erforderlich ist. Die Energie wird in Form von Photonen übertragen, die sich mit Lichtgeschwindigkeit fortbewegen. Die Solarstrahlung umfasst den Bereich ultraviolette Strahlung, sichtbares Licht und einen Teil der Infrarotstrahlung (siehe Abbildung 3.3 und 3.4).

Der Betrag der von einem beliebigen Körper an seine Umgebung abgestrahlten Energie ist abhängig von seiner Temperatur und wird durch folgende Gleichung beschrieben:

$$Q = \sigma T^4$$

Emittierte Energie in Watt (W) pro m² pro Sekunde

Temperatur des Körpers in Kelvin

Stefan-Boltzmann-Konstante (5,67 · 10⁸ W/m² · K⁴)

Wir können diese Formel beispielsweise zur Berechnung der pro Quadratmeter von der Sonne ausgesandten Strahlungsenergie (Durchschnittstemperatur der Sonne 6000 °K) nutzen:

$$5,67 \cdot 10^{-8} [\text{W/m}^2 \cdot \text{K}^4] \cdot 6000^4 [\text{K}] = 7,3 \cdot 10^7 [\text{W/m}^2]$$

Diese Berechnung gibt uns die maximale Strahlung an, die eine Oberfläche bei einer gegebenen Temperatur abstrahlen kann.

Einen idealisierten Körper, der jegliche auftreffende Strahlung absorbiert, bezeichnet man als *Schwarzen Körper*. Dieser besitzt das **Absorptionsvermögen** von 1. Da

nach dem Kirchhoff'schen Strahlungsgesetz der Thermodynamik das Verhältnis des Emissionsvermögens zum Absorptionsvermögen bei einer bestimmten Wellenlänge und einer bestimmten Temperatur für alle Körper gleich ist, strahlt ein Körper umso besser, je wirksamer er Strahlung absorbiert. Die meisten Körper sind keine Schwarzen Körper und emittieren nur einen gewissen Bruchteil der Wärmestrahlung eines Schwarzen Körpers. Diesen Bruchteil bezeichnet man als **Emissionsgrad**. Die Werte des Emissionsgrades liegen zwischen 0 und 1,0. Wenn eine Oberfläche nur halb so viel Energie abstrahlt wie ein Schwarzer Körper, spricht man von einem Emissionsgrad von 0,5. Emittiert er ein Zehntel oder 0,1 dieses Maximalwertes, beträgt der Emissionsgrad 0,1 usw. Stark reflektierende Objekte haben ein Absorptionsvermögen nahe 0, matte oder schwarze Objekte haben einen Wert nahe 1. Sonne und Erde verhalten sich annähernd wie Schwarze Körper. Unter Einbeziehung des Begriffes des Emissionsgrades (*e*) können wir die oben dargestellte Gleichung wie folgt abändern, um sie so auf alle Objekte anzuwenden:

$$Q = e\sigma T^4$$

Normalerweise emittieren Objekte immer Strahlung zahlreicher verschiedener Wellenlängen (siehe Abbildung 3.2). Eine bestimmte Wellenlänge ist dabei jedoch immer am stärksten vertreten. Diese vorherrschende Wellenlänge λ_{max} ist von der Temperatur abhängig, wobei die Wellenlänge bei sinkender Temperatur größer wird (siehe Abbildung 3.2). Die dominierende Wellenlänge eines Objektes kann man mithilfe des Wien'schen Strahlungsgesetzes ermitteln:

$$\lambda_{\text{max}} = 2897 \mu\text{m}/T[\text{K}]$$

Dabei ist T die Temperatur des Objektes in Kelvin (K = °C + 273,15). Mit dieser Formel lassen sich auch die verschiedenen dominierenden Wellenlängen der Strahlung von Erde und Sonne in Abbildung 3.2 berechnen.

- Der Emissionsgrad des menschlichen Körpers beträgt $e = 0,7$. Berechnen Sie die an die Umgebung abgegebene Strahlungsenergie Ihres Körpers (pro m² Oberfläche) unter der Annahme einer Oberflächentemperatur von 37 °C (ca. 310 °K).
- Welche Wellenlänge hat die von Ihrem Körper ausgesandte dominante Strahlung? Identifizieren Sie diese Strahlung anhand von Abbildung 3.4 (nahes/fernes Infrarot, sichtbares Licht usw.). Beachten Sie, dass die Zahlen in Abbildung 3.4 die Einheit Nanometer (nm) haben, während die hier durchgeführten Berechnungen in der Einheit Mikrometer (μm) erfolgen. Für einen Vergleich müssen die Werte zuerst umgerechnet werden (1 nm = 1000 μm).

hell und zwölf Stunden dunkel. Man spricht deshalb dort von einem **Tageszeitenklima** gegenüber dem **Jahreszeitenklima** der gemäßigten Breiten. An den Tagen der Tag- und Nachtgleiche (Äquinoktium), dem Frühlingsanfang am 21. März und dem Herbstanfang am 22. September, trifft das Sonnenlicht senkrecht auf den Äquator. In diesen Zeiten wird die Äquatorregion am stärksten aufgeheizt und an jedem Ort auf der Erde sind Tag und Nacht mit zwölf Stunden gleich lang.

Am Sommeranfang der Nordhalbkugel (21. Juni) steht die Sonne senkrecht über dem nördlichen Wendekreis ($23,5^\circ$ nördliche Breite). Dies ist der längste Tag der nördlichen Hemisphäre. An diesem Tag ist zugleich Winteranfang auf der Südhalbkugel. Am Winteranfang der Nordhalbkugel (22. Dezember) steht

die Sonne dagegen senkrecht über dem südlichen Wendekreis ($23,5^\circ$ südliche Breite). An diesem Tag ist Sommeranfang auf der Südhalbkugel, während die Nordhemisphäre ihre kürzesten Tage und niedrige Temperaturen erlebt (Solstitium).

Die jahreszeitlichen Schwankungen von Solarstrahlung, Temperatur und Tageslänge nehmen mit der geographischen Breite zu. Am nördlichen und südlichen Polarkreis ($66,5^\circ$ nördliche beziehungsweise südliche Breite) schwankt die tägliche Dauer der Einstrahlung im Laufe des Jahres zwischen Null und 24 Stunden. Am Winteranfang geht die Sonne überhaupt nicht auf, am Sommeranfang nicht unter.

► Abbildung 3.7 zeigt die jährlichen, jahreszeitlichen und täglichen Schwankungen der Solarstrahlung

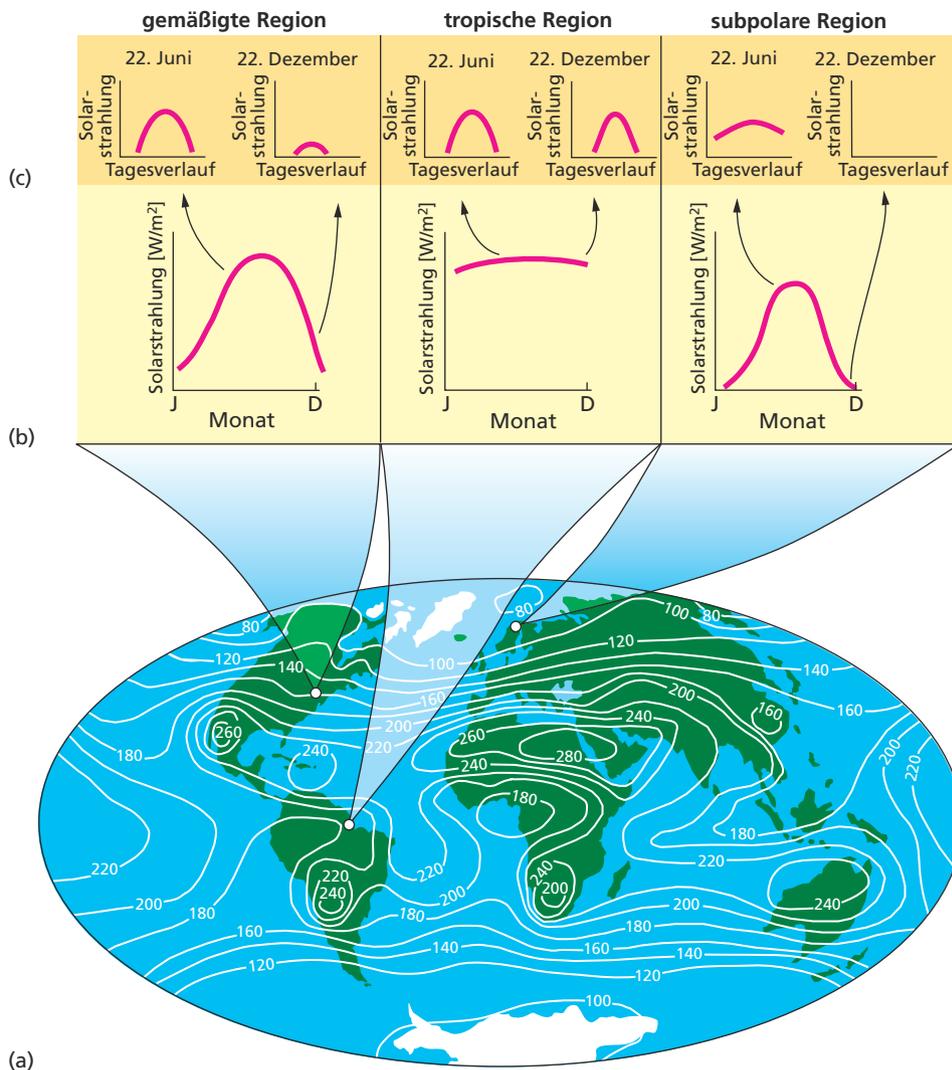
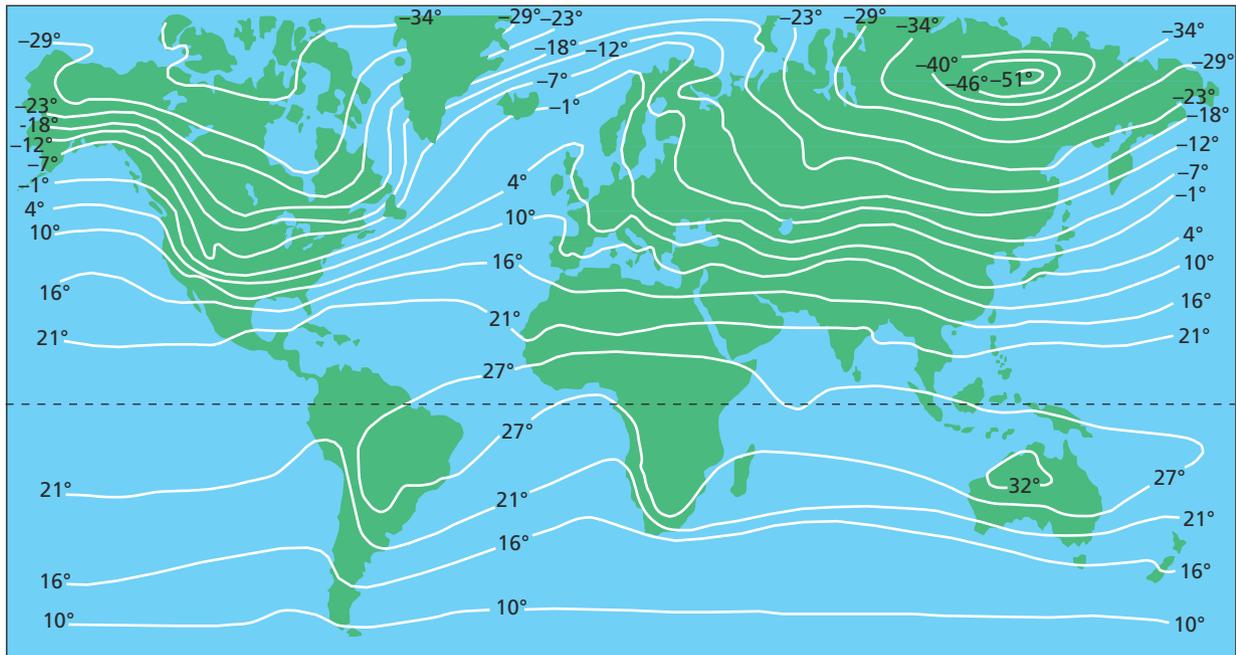


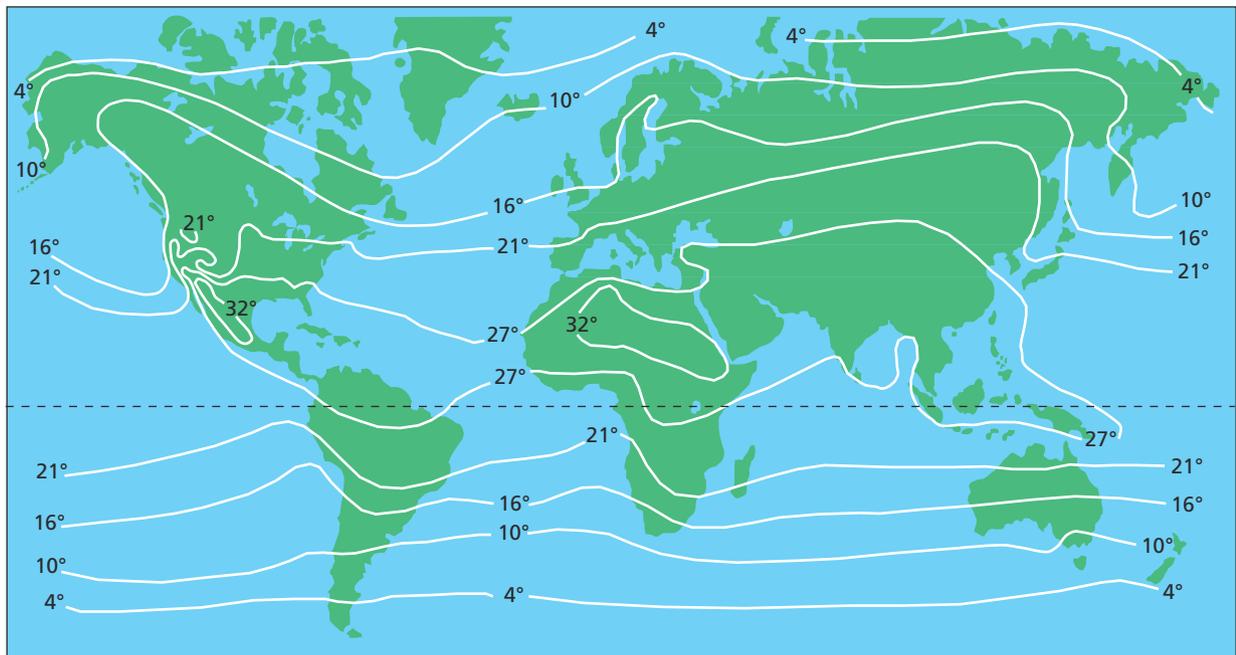
Abbildung 3.7: Jährliche Schwankungen der Solarstrahlung auf der Erde. (a) Mittlere jährliche Solarstrahlung an der Erdoberfläche (W/m^2) ohne Albedo (kurzwellige Rückstrahlung). (b) Veränderungen der Solarstrahlung im Jahresverlauf an drei Orten: in der gemäßigten Breite, in den Tropen und in der subpolaren Region. (c) Tägliche Schwankungen der Solarstrahlung an zwei Tagen im Jahr: Sommer- und Winter-Solstitium der Nordhalbkugel in der gemäßigten Breite, in den Tropen und in der subpolaren Region (nach Barry und Chorley 1992).

lung für verschiedene Breitengrade. Obwohl theoretisch jeder Punkt der Erdoberfläche im Jahresverlauf die gleiche Menge an Solarstrahlung bekommt, ist doch die Gesamtstrahlung in den höheren Breiten, wo die Sonne niemals senkrecht steht, am geringsten. Diese unterschiedliche Intensität der Solarstrahlung

bestimmt in verschiedenen Regionen der Erde auch die dortigen lokalen jährlichen Durchschnittstemperaturen (► Abbildung 3.8). So sind die jährlichen Durchschnittstemperaturen in den Tropen entsprechend am höchsten und nehmen in Richtung der Pole ab.



(a) Globale Januar-Isothermen (Linien gleicher Temperatur)



(b) Globale Juli-Isothermen (Linien gleicher Temperatur)

Abbildung 3.8: Monatstemperaturmittel reduziert auf die Höhe des Meeresspiegels. (a) Durchschnittstemperaturen auf Meereshöhe (in °C) im Januar. (b) Durchschnittstemperaturen auf Meereshöhe (in °C) im Juli. Beachten Sie bei den Januar-Werten die niedrigeren Temperaturen auf der Nordhalbkugel und die höheren in der Südhemisphäre – eine Verteilung, die sich beim Wechsel zum Nord-Sommer beziehungsweise Süd-Winter (Juli) umkehrt (unterbrochene Linie: Äquator).

Die Lufttemperatur nimmt mit der Höhe ab 3.3

Während die unterschiedliche Intensität und Einstrahlungsdauer die Temperaturschwankungen an der Erdoberfläche je nach geographischer Breite, Tages- und Jahreszeit zu erklären vermag, begründet dies jedoch nicht, warum die Luft mit steigender Höhe über dem Meeresspiegel kälter wird. So erhebt sich mit 5895 m Höhe der Kilimandscharo aus der heißen Ebene Ostafrikas (► Abbildung 3.9), dessen Gipfel schnee- und eisbedeckt ist. Der Grund für diese scheinbare Kuriosität von Schnee und Eis in den Tropen liegt in den physikalischen Eigenschaften der Luft.

Die Masse sämtlicher Luftmoleküle der Atmosphäre beträgt 5000 Billionen Tonnen. Das Gewicht der Luft übt somit eine große Kraft auf die Erdoberfläche aus. Den jeweiligen Betrag, der auf eine bestimmte Oberfläche wirkt, bezeichnet man als **Luftdruck**. Stellen wir uns eine senkrechte Luftsäule vor: Den Druck an jeder beliebigen Stelle kann man als die Gesamtmasse der Luft oberhalb dieses Punktes angeben. Mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel nimmt ihr Anteil ab. Zwar sinkt der Luftdruck stetig mit steigender Höhe, doch zugleich sinkt auch die Rate der Abnahme (► Abbildung 3.10).

Aufgrund des höheren Luftdrucks an der Erdoberfläche ist dort die Dichte der Luft (die Anzahl an Luftmolekülen pro Volumeneinheit) am größten. Mit steigender Höhe nimmt sie parallel zum Luftdruck ab. In 50 km Höhe beträgt der Luftdruck nur noch 0,1 Prozent des Wertes in Meereshöhe. Die Atmosphäre er-



Abbildung 3.9: Der Kilimandscharo. Trotz Äquatornähe ist der Kilimandscharo in Ostafrika schnee- und eisbedeckt und trägt in Gipfelnähe tundraähnliche Vegetation. Die globale Erwärmung führt zu einem rapiden Abschmelzen seiner Schneekappe. Seit 1912 ist die Schnee- und Eisbedeckung um 82 Prozent geschrumpft.

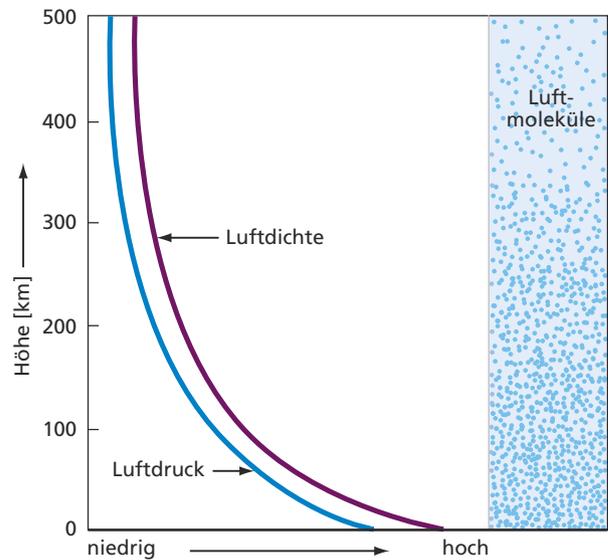


Abbildung 3.10: Mit steigender Höhe über dem Meeresspiegel nehmen Luftdruck und -dichte ab.

streckt sich jedoch noch viele hundert Kilometer weiter, wird immer dünner und verschmilzt allmählich mit dem Weltall.

Während Luftdruck und Dichte gleichmäßig mit steigender Höhe über dem Meeresspiegel abnehmen, ist das vertikale Profil der Lufttemperatur etwas komplizierter. Bis zu einer durchschnittlichen Höhe von etwa 11 km nimmt die Lufttemperatur konstant ab. Die Rate der höhenabhängigen Temperaturabnahme bezeichnet man als **vertikales Temperaturgefälle**.

Bei weiter steigender Höhe wird die Temperaturabnahme von zwei Faktoren beeinflusst. Wenn Luftmoleküle zusammenstoßen, entsteht Wärme. Aufgrund der höheren Luftdichte an der Erdoberfläche resultiert bei einer höheren Anzahl von Molekülzusammenstößen auch mehr Wärme als in größerer Höhe. Der Hauptgrund für die sinkende Temperatur in großer Höhe ist jedoch die parallel zur Höhe abnehmende „Wärmewirkung“ der Erdoberfläche. Diese gibt langwellige Wärmestrahlung ab und erwärmt dabei die erdnahen Luftschichten intensiver. Die Wärme steigt weiter auf, denn Wärme fließt spontan in kältere Bereiche ab – jedoch kontinuierlich umso langsamer, je stärker sich die von der Oberfläche abgestrahlte Energie verteilt und damit geringer wird.

Anders als Luftdruck und -dichte nimmt die Lufttemperatur damit nicht mit steigender Höhe kontinuierlich ab. Tatsächlich sind in bestimmten Höhen wieder abrupte Temperaturwechsel zu verzeichnen. Diese Höhen werden zur Unterscheidung verschiede-

ner Bereiche der Erdatmosphäre verwendet (► Abbildung 3.11).

Die unterste Schicht wird als **Troposphäre** bezeichnet. Es ist diejenige Schicht, in der aufgrund der abiotischen Umweltfaktoren, insbesondere der günstigen Temperaturbedingungen, Lebewesen vorkommen können, wo es Wolkenbildung, Stürme, Regen, Trockenheit gibt, wo die Luftzirkulation besonders stark ist und sich das Wetter abspielt. Die Höhe der Troposphäre ist von der jeweiligen Temperatur der Erdoberfläche abhängig und liegt in den Tropen bei etwa 16 km, in den Polregionen dagegen nur bei etwa 8 bis 10 km. Darüber liegt die relativ windstille **Stratosphäre**, getrennt von der Troposphäre durch eine Schicht, die man als Tropopause bezeichnet. Die Stratosphäre, die bis in eine Höhe von etwa 50 km reicht, besitzt in ihrem oberen Bereich eine besonders hohe Ozonkonzentration (**Ozonschicht**), die die harte UV-Strahlung des Sonnenlichtes auffängt, ein für die Organismen der Troposphäre besonders wichtiger Filtervorgang. In der recht trockenen Stratosphäre steigt die Temperatur durch die erhöhte Moleküldichte und durch Absorptionsvorgänge in der Ozonschicht wieder an. Von 50 km bis in eine Höhe von 80 km reicht die **Mesosphäre**, von der Stratosphäre durch eine Übergangsschicht, die so genannte Stratopause, getrennt. In der Mesosphäre kommt es zu einer deutlichen Temperaturabkühlung. Über der darauffolgenden Grenzschrift (Mesopause) erstreckt sich bis in eine Höhe von etwa 640 km die durch eine hohe Ionen-dichte geprägte Ionosphäre, die aufgrund ihrer besonders hohen Temperaturen (in 400 km Höhe bis zu +1200 °C) auch als **Thermosphäre** bezeichnet wird. Die äußerste Schicht der Atmosphäre ist die bis in etwa 9600 km reichende **Exosphäre**. Allgemein betrachtet ist die Atmosphäre ein Gemisch verschiedener Gase, die die Erde aufgrund ihrer Gravitation festhält.

Bis jetzt haben wir bei unseren Überlegungen über die Ursache der in der Troposphäre abnehmenden Temperatur mit steigender Höhe noch keine vertikalen Luftbewegungen zwischen Erdoberfläche und höheren Luftschichten berücksichtigt. Allerdings erfährt Luft, die sich erwärmt, einen Auftrieb und steigt nach oben (wie ein Heißluftballon). Wenn eine gegebene Luftmenge aufsteigt, bewirkt der sinkende Luftdruck aufgrund der Gesetze der Thermodynamik, dass sie sich ausdehnt und abkühlt. Diese Abkühlung durch Ausdehnung anstatt durch Wärmeverlust an die Umgebung bezeichnet man als **adiabatische Abkühlung**.

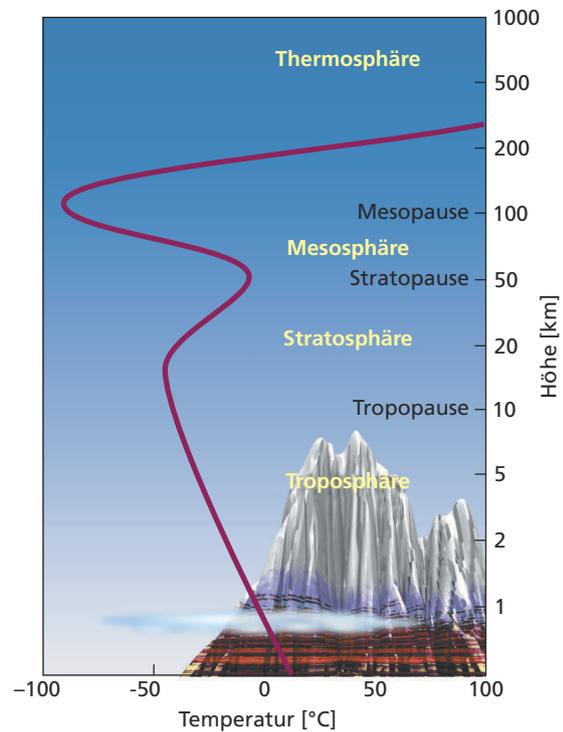


Abbildung 3.11: Veränderungen der globalen Durchschnittstemperaturen mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel. Angegeben sind die verschiedenen Atmosphärenschichten; zum Vergleich der höchste Gipfel der Erde, der Mount Everest (8846 m über dem Meeresspiegel) (nach Graedel und Crutzen, 1995).

Der gleiche Vorgang kommt auch in einer Klimaanlage oder einem Kühlschrank zur Anwendung, wo ein Kältemittel zusammengepresst wird. Beim Übergang des Kältemittels vom Kompressor zu den Kühlschlau-fen sinkt der Druck, das Kältemittel dehnt sich aus und kühlt sich ab. Die Rate der adiabatischen Abkühlung hängt von der Luftfeuchtigkeit ab. Bei trockener Luft beträgt sie etwa 1 °C pro 100 m Höhenunterschied (*trocken-adiabatisch*). Feuchte Luft kühlt sich aufgrund der freiwerdenden Verdunstungswärme langsamer ab (etwa 0,6 °C pro 100 m); dies bezeichnet man als *feucht-adiabatisch*. Luft, die zum Beispiel in den Südalpen feucht-adiabatisch aufsteigt und im Inntal trocken-adiabatisch absteigt, bedingt den Föhn-effekt.

Luftmassen zirkulieren rund um die Erde

3.4

Die dünne Luftschicht, die die Erde umhüllt – die Atmosphäre –, ist nicht statisch. Sie ist in ständiger Bewegung, angetrieben durch das Aufsteigen und Absinken von Luftmassen und durch die Drehung der Erde

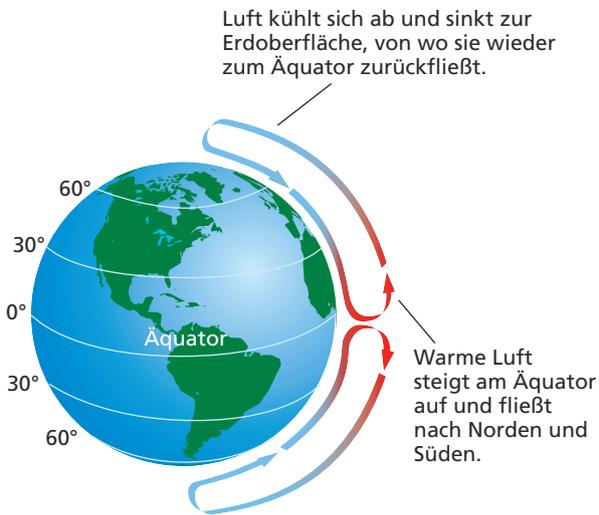


Abbildung 3.12: Die theoretische Bildung zweier globaler Luftzellen einschließlich ihrer vorherrschenden Windströmungen bei fehlender Erdrotation. Am Äquator erwärmte Luft steigt auf und bewegt sich nach Norden und Süden. Beim Abkühlen sinkt sie in Polnähe wieder ab und fließt zurück zum Äquator.

um ihre Achse. Die Äquatorregion erhält die größte jährliche Menge an Solarstrahlung pro Flächeneinheit. Warme Luft steigt auf, da sie weniger dicht ist als die kühlere Luft oberhalb von ihr. Die in der Äquatorregion erwärmte Luft steigt in die oberen Troposphärenschichten auf und erzeugt dadurch tiefen Luftdruck an der Erdoberfläche (► Abbildung 3.12). Nachfolgende Luftmassen zwingen die aufgestiegenen Massen nach Norden und Süden in Richtung der Pole auszuweichen. Auf ihrem Weg zu den Polen kühlt die Luft ab, wird schwerer und sinkt. Die sinkende Luft erhöht den Luftdruck am Boden, es bildet sich Hochdruck aus. Die abgekühlte, schwerere Luft fließt dann zum Äquator zurück und ersetzt dort, in den Tropen, die aufgestiegene Luft.

Stünde die Erde still und wären die Landmassen gleichmäßig verteilt, würde die Atmosphäre tatsächlich wie in Abbildung 3.12 zirkulieren. In Wirklichkeit dreht sie sich jedoch in West-Ost-Richtung um ihre Achse. Obwohl sich jeder Punkt der Erdoberfläche alle 24 Stunden einmal um die Erdachse bewegt, unterscheidet sich dennoch die Drehgeschwindigkeit mit der geographischen Breite (und damit dem Umfang des Breitengrades, auf dem der Punkt liegt). Am Äquator (Umfang 40.176 km) bewegt sich jeder Punkt mit 1674 km/h. In 60° nördlicher oder südlicher Breite hingegen misst der Erdumfang nur die Hälfte des Wertes am Äquator (20.130 km) und die Rotationsgeschwindigkeit beträgt 839 km/h. Nach dem Dreh-

impulssatz wird ein Objekt, das sich von einem größeren Umfang zu einem kleineren Umfang bewegt, in Richtung der Drehung abgelenkt, und ein Objekt, das sich von einem kleineren Umfang zu einem größeren hin bewegt, in die der Drehung entgegengesetzte Richtung. Damit werden alle Luftmassen und alle sich bewegenden Objekte in der nördlichen Hemisphäre nach rechts abgelenkt (Bewegung im Uhrzeigersinn) und auf der südlichen Erdhalbkugel nach links (entgegen dem Uhrzeigersinn). Diese Ablenkung von Luftmassen bezeichnet man als **Corioliseffekt** (Coriolisbeschleunigung) nach dem französischen Mathematiker Gaspard Gustave de Coriolis (1792–1843), der als erster dieses Phänomen analysierte (► Abbildung 3.13).

Durch die Ablenkung der Luftmassen verhindert der Corioliseffekt einen direkten, einfachen Luftstrom vom Äquator zu den Polen. Stattdessen entstehen eine Reihe von Gürteln vorherrschender Winde, die nach der Himmelsrichtung benannt werden, aus der sie wehen. Diese Gürtel unterteilen den Zustrom von Ober-

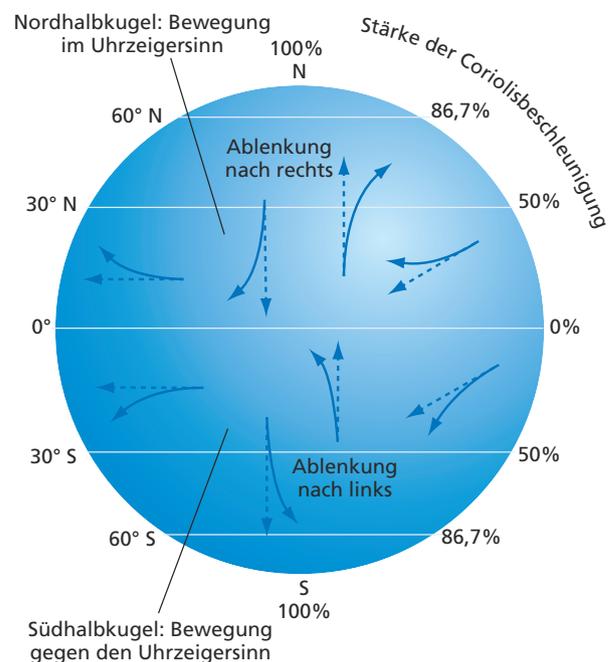
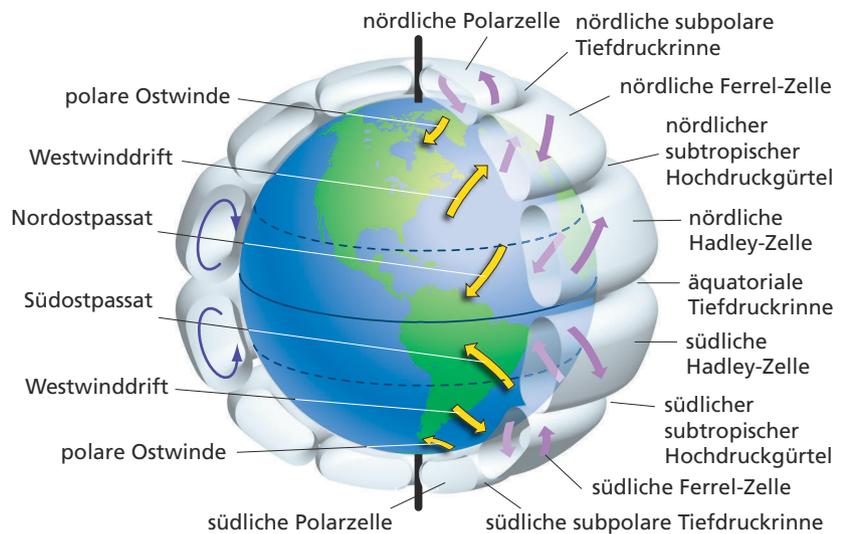


Abbildung 3.13: Auswirkungen des Corioliseffekts auf die Windrichtung. Am Äquator, wo die durch die Erdrotation erzeugte Geschwindigkeit eines Punktes am größten ist (465 m/s), tritt die Kraft nicht auf. Jedes Objekt bewegt sich dort gleich schnell. In Richtung der Pole nimmt der Corioliseffekt gleichmäßig zu. Wenn sich ein Objekt, auch eine Luftmasse, mit konstanter Geschwindigkeit vom Äquator weg zum Nordpol bewegt, zieht die unter ihm befindliche Erde immer langsamer in West-Ost-Richtung an ihm vorbei, weil die Geschwindigkeit von Punkten auf der Erdoberfläche zu den Polen hin abnimmt (403 m/s auf 30°, 233 m/s auf 60° N bzw. S, 0 m/s an den Polen) – das Objekt wird scheinbar schneller und wird auf der Nordhalbkugel nach rechts und auf der Südhalbkugel nach links abgelenkt.

Abbildung 3.14: Die Zellen der Luftzirkulation bei einer sich drehenden Erde. Diese Zirkulationsmuster erzeugen eine Reihe von globalen westlichen und östlichen Luftströmungen.



flächenluft zum Äquator und den Höhenstrom zu den Polen in sechs Zellen, je drei auf jeder Halbkugel. Dort, wo Luftmassen aufsteigen oder niedergehen, entstehen Tief- beziehungsweise Hochdruckgebiete (► Abbildung 3.14). Mit der Beschreibung der Luftmassenströme zwischen Äquator und Polen beginnen wir in der Äquatorregion, die die größte jährliche Menge an Solarstrahlung erhält.

Am Äquator erwärmte Luft steigt nach oben und erzeugt eine Tiefdruckzone am Boden: die **äquatoriale Tiefdruckrinne**. Die aufsteigende Luft wird durch Zuflüsse von Norden und Süden zum Äquator ersetzt. Die aufsteigende Luft teilt sich auf und strömt teils nach Norden, teils nach Süden, wobei sie sich abkühlt. In der Nordhemisphäre drängt der Corioliseffekt die Luft nach Osten ab und verlangsamt dadurch ihr Vordringen nach Norden. Bei etwa 30° nördlicher Breite sinkt die nun abgekühlte Luft nach unten und schließt die erste der drei Zellen ab, die so genannte **Hadley-Zelle**, benannt nach dem Engländer George Hadley (1686–1768), der 1735 erstmals dieses Strömungsmuster beschrieb. Die herabsinkende und sich dadurch auch erwärmende Luft bildet einen semipermanenten Hochdruckgürtel rings um die Erde aus: das subtropische Hochdruckgebiet. Nach dem Herabsinken spaltet sich die Luft in zwei Strömungen entlang der Erdoberfläche auf. Die eine bewegt sich nordwärts in Richtung des Nordpols, wird durch den Corioliseffekt nach rechts (nach Osten) abgelenkt und zur vorherrschenden **Westwinddrift**. Der andere Teil strömt südwärts zum Äquator zurück. Ebenfalls nach rechts (hier also nach Westen) abgelenkt, wird dieser südwärts wehende Luftstrom zu den starken, für die Segelschiffe

früherer Zeiten zuverlässigen Winden, die im 17. Jahrhundert von den Handelsseglern **Passate** (englisch *trade winds*) genannt und für Überfahrten von Europa nach Amerika genutzt wurden. Auf der Nordhalbkugel heißen diese Winde **Nordostpassat**. Auf der Südhalbkugel, wo es ähnliche Luftströmungen gibt, bezeichnet man diese als **Südostpassat**.

Während der Bewegung der milden Winde der Westwinddrift zum Nordpol stoßen sie auf von dort kommende Kaltluft (etwa bei 60° N). Diese beiden Luftmassen vermischen sich nicht so leicht. Sie sind durch eine Luftmassengrenze getrennt, die so genannte Polarfront, eine Zone niedrigen Luftdrucks (**subpolare Tiefdruckrinne**), wo Oberflächenluftströmungen zusammenkommen und aufsteigen. Teile der aufsteigenden Luft bewegen sich südwärts in Richtung der so genannten Rossbreiten, wo sie zur Erdoberfläche zurücksinken und die zweite der drei Zellen schließen, die **Ferrel-Zelle**, benannt nach dem amerikanischen Meteorologen William Ferrel (1817–1891). In den Rossbreiten herrscht oft längere Windstille. Das führte in früheren Zeiten in der Schifffahrt oft zu einem Verlust der zum Handel mitgeführten Pferde (Rösser) aufgrund der durch das schleppende Vorkommen entstehenden Trinkwasserknappheit. Wenn die nordwärts strömende Luft den Pol erreicht, sinkt sie langsam ab und fließt zurück (nach Süden) in Richtung Polarfront, womit sie die letzte der drei Zellen schließt, die **Polarzelle**. Auch diese südwärts strömende Luft wird durch den Corioliseffekt nach rechts abgelenkt; dadurch entstehen die **polaren Ostwinde**. Analoge Luftströmungen kommen auch auf der Südhalbkugel vor (Abbildung 3.14).

Sonnenenergie, Wind und Erdrotation erzeugen Meeresströmungen

3.5

Die globalen Windströmungen spielen auch eine entscheidende Rolle für die Strömungen des Oberflächenwassers in den Weltmeeren. Tatsächlich folgen die Hauptmeeresströmungen im Wesentlichen den Windströmen so lange, bis sie auf einen der Kontinente treffen.

Jeder der Ozeane wird von zwei großen kreisförmig verlaufenden **Meeresströmungen** dominiert. In jedem Strömungskreis bewegen sich aufgrund des Corioliseffekts die Strömungen auf der Nordhalbkugel im Uhrzeigersinn und auf der Südhalbkugel entgegen dem Uhrzeigersinn (► Abbildung 3.15). Entlang des Äquators schieben Passate warmes Oberflächenwasser westwärts. Wenn diese Wassermassen auf die Ostküsten der Kontinente treffen, teilen sie sich in nord- und südwärts fließende Strömungen entlang der Küsten und bilden nach Norden und Süden Strömungskreise aus. Je weiter sich die Strömungen vom Äquator entfernen, desto stärker kühlt das Wasser ab. Schließlich stoßen sie in höheren Breiten (30–60° N und 30–60° S) auf den Bereich der Westwinddrift, die ostwärts fließende Strömungen verursacht. Wenn diese nach Osten fließenden Strömungen auf die Westküsten der Kontinente treffen, bilden sie Kaltwasserströme, die an den Küsten entlang wieder zurück zum Äquator fließen. Nördlich der Antarktis können die Ozeane ungehindert den Erdkreis umfließen.

Die Temperatur beeinflusst den Feuchtigkeitsgehalt der Luft

3.6

Die Temperatur spielt eine entscheidende Rolle beim Austausch von Wasser zwischen der Atmosphäre und der Erdoberfläche. Immer dann, wenn Materie von einem Aggregatzustand in einen anderen wechselt, wird Energie aufgenommen oder freigesetzt. Das gilt auch für das Wasser. Die bei einem Wechsel des Aggregatzustandes (Phasenübergang) freigesetzte oder aufgenommene Energiemenge wird als **latente Wärme** (lateinisch *latens*, verborgen) bezeichnet und in Gramm Materie angegeben. Beim Übergang von einem stärker geordneten („entropieärmeren“) Zustand (zum Beispiel einer Flüssigkeit) zu einem weniger stark geordneten („entropiereicheren“) Zustand (zum Beispiel einem Gas) muss Energie aufgenommen werden. Beim Übergang von einem weniger stark geordneten zu einem stärker geordneten Zustand wird dagegen Energie frei. Den Übergang von Wasser aus dem flüssigen in den gasförmigen Zustand nennt man **Verdampfung**. Hierzu sind 2260 Joule (J) Energie pro Gramm flüssigem Wasser notwendig ($1 \text{ J/s} = 1 \text{ W [Watt]}$). Die Umwandlung von Wasserdampf in flüssiges Wasser nennt man **Kondensation**. Hierbei wird die gleiche Energiemenge wie bei der Verdampfung wieder frei. Wenn Luft in direkten Kontakt mit flüssigem Wasser kommt, findet ein freier Austausch von Wassermolekülen zwischen der Wasseroberfläche, der so genannten Phasen-

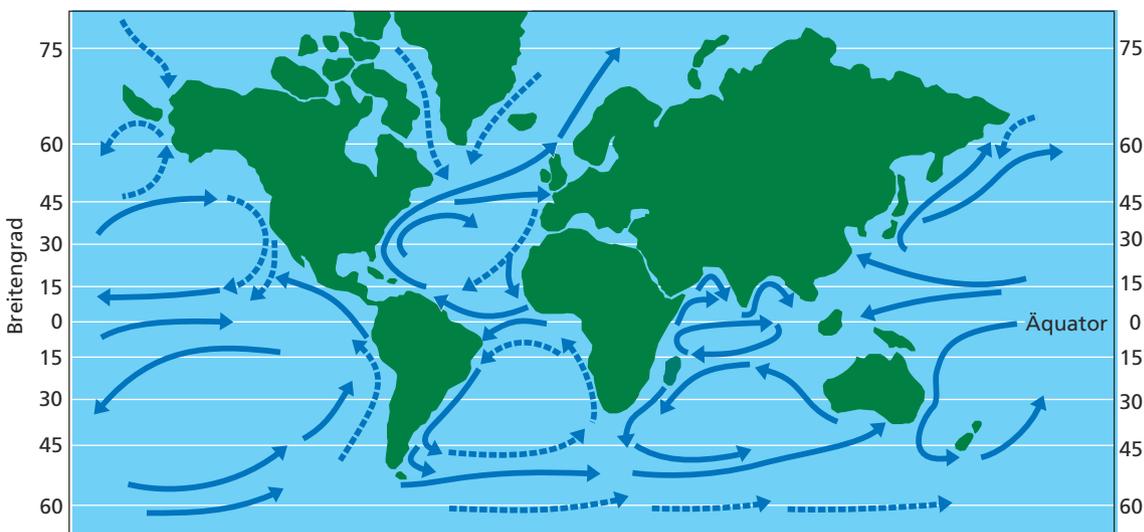


Abbildung 3.15: Meeresströmungen der Erde. Beachten Sie, wie die Strömungen durch den Corioliseffekt (Bewegung im Uhrzeigersinn in der nördlichen, gegen den Uhrzeigersinn in der südlichen Hemisphäre) und die kontinentalen Landmassen beeinflusst werden und wie die Ozeane durch Strömungen miteinander verbunden sind. Gestrichelte Pfeile kennzeichnen kalte, durchgezogene Pfeile warme Strömungen.

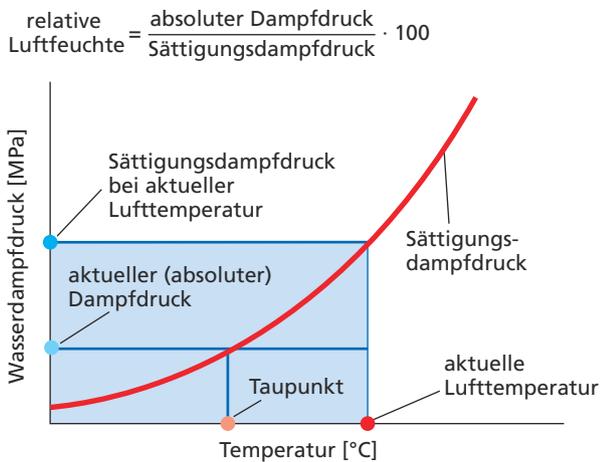


Abbildung 3.16: Sättigungsdampfdruck in Abhängigkeit von der Lufttemperatur. Der Sättigungsdampfdruck steigt mit der Lufttemperatur. Bei einer vorgegebenen Lufttemperatur ist die relative Luftfeuchte das Verhältnis des tatsächlichen (absoluten) Dampfdrucks zum Sättigungsdampfdruck ($[\text{absoluter Dampfdruck}/\text{Sättigungsdampfdruck}] \cdot 100$). Bei einem vorgegebenen Dampfdruck nennt man die Temperatur, bei der sich der Sättigungsdampfdruck einstellt, den Taupunkt.

grenzfläche, und der Luft statt. Auch zwischen Eis und Wasserdampf ist ein solcher direkter Austausch möglich, den man dann als **Sublimation** bezeichnet. Wenn gleich viel Wasser verdunstet wie kondensiert, sagt man, die Luft ist (Wasserdampf-)gesättigt.

Wasserdampf verhält sich in der Luft wie ein eigenständiges Gas, das eine Masse hat und einen Druck ausübt. Den Druck, den Wasserdampf unabhängig von dem Druck trockener Luft ausübt, bezeichnet man als **Dampfdruck**. Er wird üblicherweise in Megapascal (MPa) gemessen. Den Wasserdampfgehalt gesättigter Luft nennt man **Sättigungsdampfdruck**. Dieser maximale Dampfdruck kann bei einer bestimmten Temperatur nicht überschritten werden. Wenn der Dampfdruck den Sättigungsdampfdruck übersteigt, erfolgt zur Verringerung des Dampfdrucks Kondensation. Der Sättigungsdampfdruck steigt mit der Temperatur (► Abbildung 3.16). Warme Luft kann mehr Wasserdampf aufnehmen als kalte Luft.

Den Wassergehalt eines bestimmten Luftvolumens bezeichnet man als absolute Luftfeuchte. Bekannter ist der Wert der **relativen Luftfeuchte**, der Prozentanteil des Wasserdampfs in der Luft im Vergleich zum Sättigungsdampfdruck. Beim Sättigungsdampfdruck ist die relative Luftfeuchte gleich 100 Prozent. Wenn die Luft abkühlt und die absolute Menge an Wasserdampf gleich bleibt, dann steigt dadurch die rela-

tive Luftfeuchte, da der Wert des Sättigungsdampfdrucks abnimmt. Kühlt die Luft so weit ab, dass der tatsächliche Dampfdruck den Sättigungsdampfdruck übersteigt, kondensiert die Feuchtigkeit in der Luft und es bilden sich Wolken. Sobald Wassertröpfchen oder Eispartikel in der Luft zu schwer werden, um sich in den Wolken zu halten, kommt es zu **Niederschlag**.

Die Temperatur, bei der eine Luftmenge mit einem gegebenen Feuchtigkeitsgehalt den Sättigungsdampfdruck erreicht, bezeichnet man als **Taupunkt**. An kühlen Herbstmorgen bildet sich oft Tau oder Reif in der Vegetation. In der Nacht sinkt die Temperatur und die relative Luftfeuchte steigt. Erreichen die niedrigen Nachttemperaturen den Taupunkt, kondensiert der Wasserdampf und es bildet sich Tau. Dadurch wird der Wasserdampfgehalt der Luft verringert. Bei Sonnenaufgang steigen die Temperaturen wieder und der Sättigungsdampfdruck nimmt ebenfalls zu – der Tau verdunstet, der Dampfdruck der Luft steigt wieder.

Niederschläge zeigen ein charakteristisches globales Verteilungsmuster 3.7

Über einen Vergleich von globalen charakteristischen Verteilungsmustern von Temperatur, Wind- und Meeresströmungen sind wir nun auch in der Lage, die globalen Niederschlagsmuster zu verstehen. Niederschläge verteilen sich nicht gleichmäßig über die Erde (► Abbildung 3.17). Auf den ersten Blick scheint die **globale Niederschlagsverteilung** in Abbildung 3.17 keinerlei erkennbare Muster oder Regelmäßigkeiten aufzuweisen. Wenn wir jedoch das einfachere Muster der Veränderung der durchschnittlichen Niederschlagsmenge mit der geographischen Breite vergleichen (► Abbildung 3.18), wird ein Schema deutlich. Die meisten Niederschläge fallen am Äquator und nehmen nach Norden und Süden ab. Diese Abnahme erfolgt jedoch nicht kontinuierlich. In den mittleren Breiten erkennt man jeweils eine Niederschlagspitze, gefolgt von einer weiteren Abnahme hin zu den Polen. Die Reihenfolge von hohen und tiefen Niederschlagsmengen in Abbildung 3.18 entspricht dem Muster der aufsteigenden und abfallenden Luftmassen in den Bereichen der vorherrschenden Windgürtel in Abbildung 3.14.

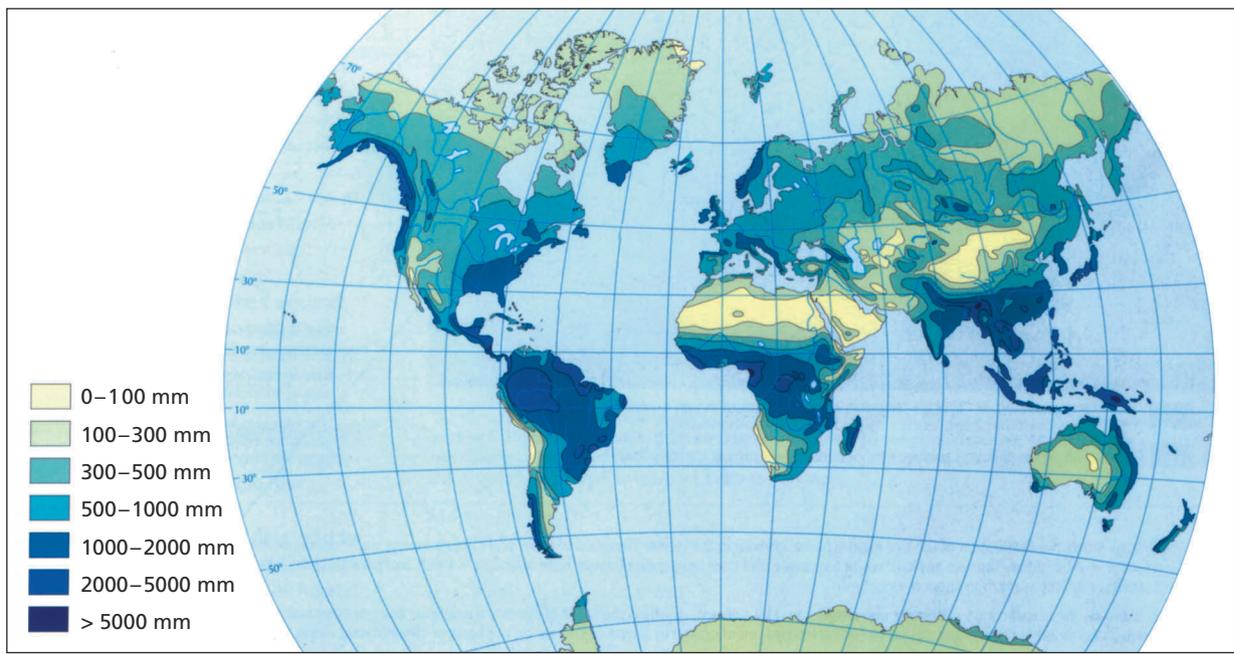


Abbildung 3.17: Globale Jahresniederschlagsmengen. Bringen Sie die feuchtesten und trockensten Gebiete in Zusammenhang mit Gebirgen, Meeres- und Windströmungen.

Die warmen Passate nehmen bei ihrer Rückwanderung über die tropischen Ozeane Feuchtigkeit auf. In Äquatornähe treffen die Nordostpassate auf die Südostpassate. Diese schmale Region, wo die Passate aufeinanderstoßen („konvergieren“), bezeichnet man als **innertropische Konvergenzzone (ITCZ)**. Diese ist durch hohe Niederschlagsmengen gekennzeichnet (►Abbildung 3.19). Wo die beiden Luftmassen aufeinanderstoßen, türmen sie sich auf, die warm-feuchte Luft steigt nach oben und kühlt sich ab. Wenn der Taupunkt erreicht ist, bilden sich Wolken und es fällt Niederschlag in Form von Regen. Dieser Vorgang ist für die besonders hohen Regenmengen in den tropischen Regionen von Ostasien, Südamerika und Afrika sowie die relativ hohen Niederschlagsmengen im Südosten von Nordamerika verantwortlich (siehe Abbildung 3.17).

Nachdem sie einen Großteil ihrer Feuchtigkeit verloren haben, kühlen sich die aufsteigenden Luftmassen bei ihrer Wanderung nach Norden bzw. Süden weiter ab. In den Rossbreiten (etwa 30° N und S), wo die kühle Luft absinkt, umlaufen zwei Trockengürtel die Erde (gekennzeichnet durch die beiden Niederschlagsminima im Bereich der Subtropen in Abbildung 3.18). Die herabsinkende Luft erwärmt sich. Da damit der Sättigungsdampfdruck ansteigt, zieht sie zusätzlich durch Verdunstung Wasser aus der Erdoberfläche und

dem Boden und verursacht trockene (aride) Klimabedingungen. In diesen Zonen haben sich die größten Wüsten der Erde gebildet (siehe Kapitel 23).

Auf ihrem weiteren Weg nach Norden und Süden ziehen die Luftmassen weiter Feuchtigkeit aus der Erdoberfläche und dem Boden, aber aufgrund der niedrigeren Temperaturen sind die Mengen nicht mehr ganz so groß. In Polnähe (bei etwa 60° N bzw. S) stoßen sie auf kalte Luftmassen, die von den Polen kommen. Wo diese Oberflächenströmungen aufeinandertreffen und wieder aufsteigen, kühlt sich die steigende Luft ab und es kommt zu Niederschlägen (die beiden Spitzen zwischen 50° und 60° N beziehungsweise S in Abbildung 3.18). Von dort an bis zu den Polen bewirken die niedrigen Temperaturen und der damit zusammenhängende niedrige Sättigungsdampfdruck, dass es nur zu geringen Niederschlägen kommt.

In Abbildung 3.18 ist noch ein weiteres auffälliges Phänomen zu beobachten: Auf der Südhalbkugel fällt mehr Niederschlag als auf der Nordhalbkugel (beachten Sie die Verlagerung des Niederschlagsmaximums im Bereich der innertropischen Konvergenzzone (ITCZ) nach Süden). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Ozeane auf der Südhalbkugel eine größere Fläche einnehmen als in der nördlichen Hemisphäre und Wasser leichter von Wasserflächen verdunstet als von