

Ökologische Faktoren

Ökologischer Faktor: (variables) Merkmal der Umwelt, das messbaren Einfluss auf die Lebensbedingungen eines Organismus hat → beschreibt für Organismus relevante Umweltzustände

Abiotische Faktoren

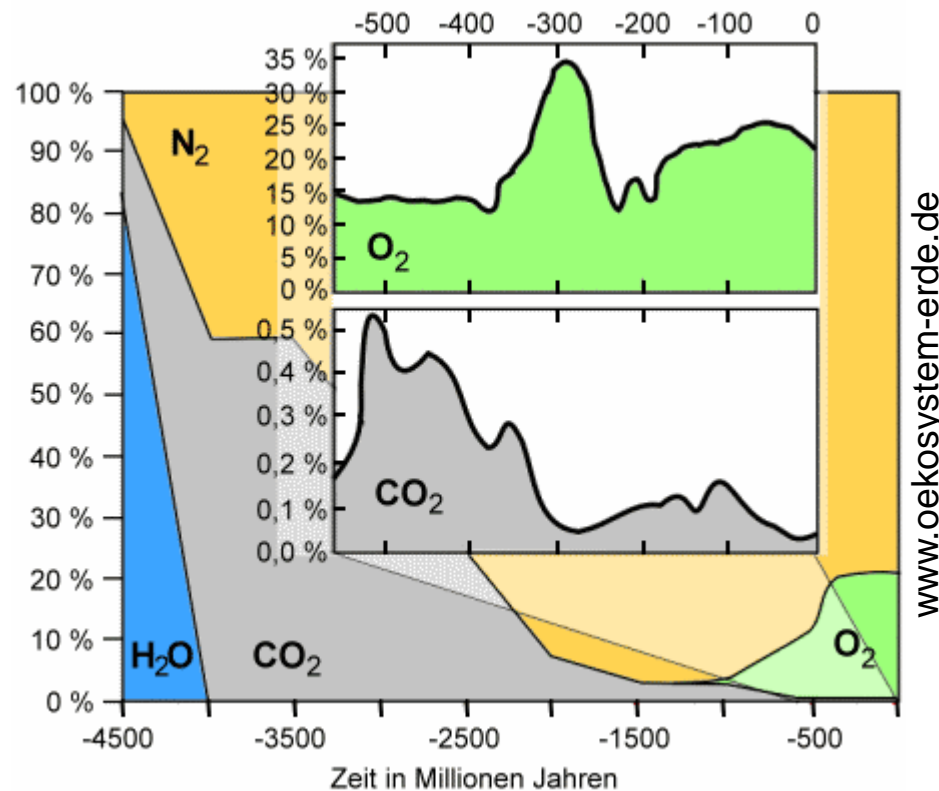
- Faktoren aus **Umgebung**
- wirken einseitig auf Organismus
⇒ kaum Rückkopplungen
(Sonneneinstrahlung, Temp., pH-Wert, Salzgehalt ...)

Biotische Faktoren

- inter- und intraspezifische **Wechselwirkungen**
- von **Populationsdichte** abhängig
- wirken auf Populationsdichte
⇒ **Rückkopplungen**
(Nahrungsverfügbarkeit, Fraßdruck, Konkurrenz ...)

Über langen Zeitraum:

- Unterscheidung: abiotische ↔ biotische Faktoren – nicht immer eindeutig
- Sauerstoffkonz. in Atmosphäre – heute *abiotischer* Faktor
- aber: Produkt lebender Organismen ⇒ *biotischer Ursprung*



Toleranz von Organismen gegenüber ökologischen Faktoren

Spektrum der Randbedingungen irdischen Lebens

- Temp.: absoluter Nullpunkt bis ca 350 °C; pH-Wert: 1–12;
Druck: Vakuum bis 1000 bar; Salzkonz.: bis zu gesättigten Lösungen;
- Größe des Toleranzbereiches: zwischen einzelnen Organismen **sehr unterschiedlich**



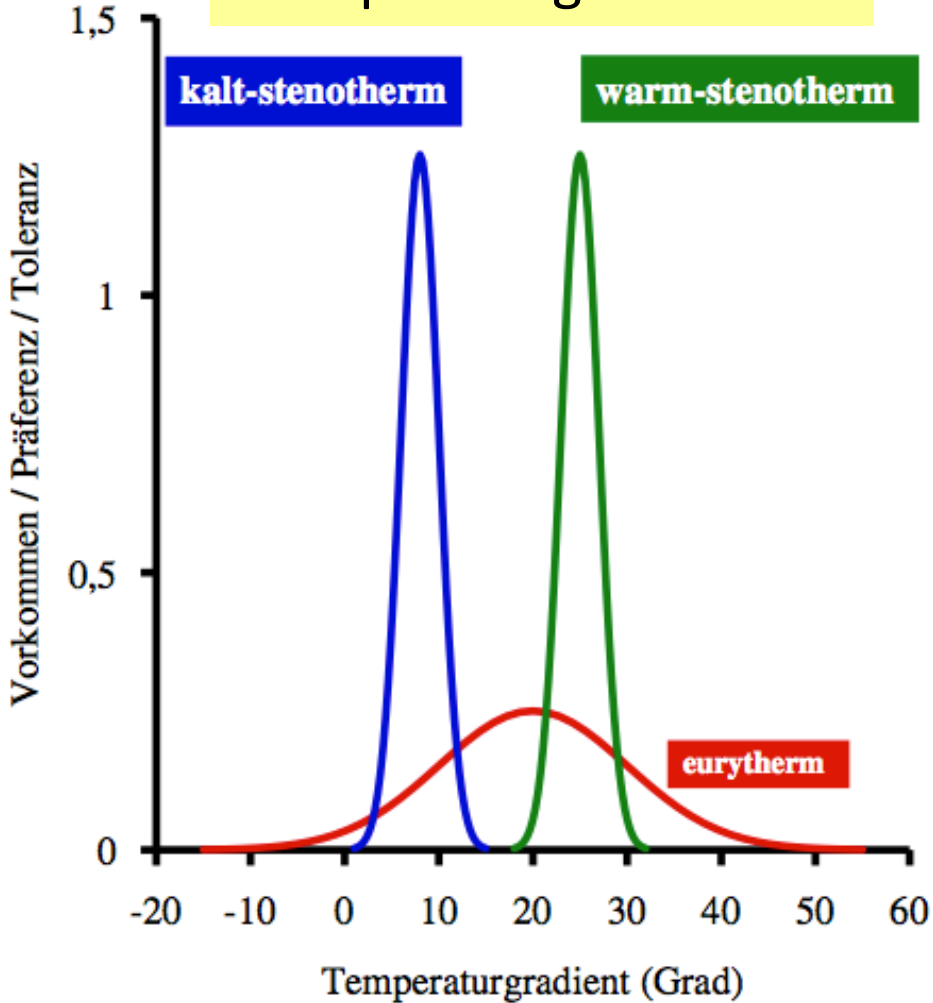
Stenöke Organismen

- geringe Amplitude, „angepasst“
- Extremstandorte – überwiegend stenöke Arten
- wenn Randbedingungen stabil

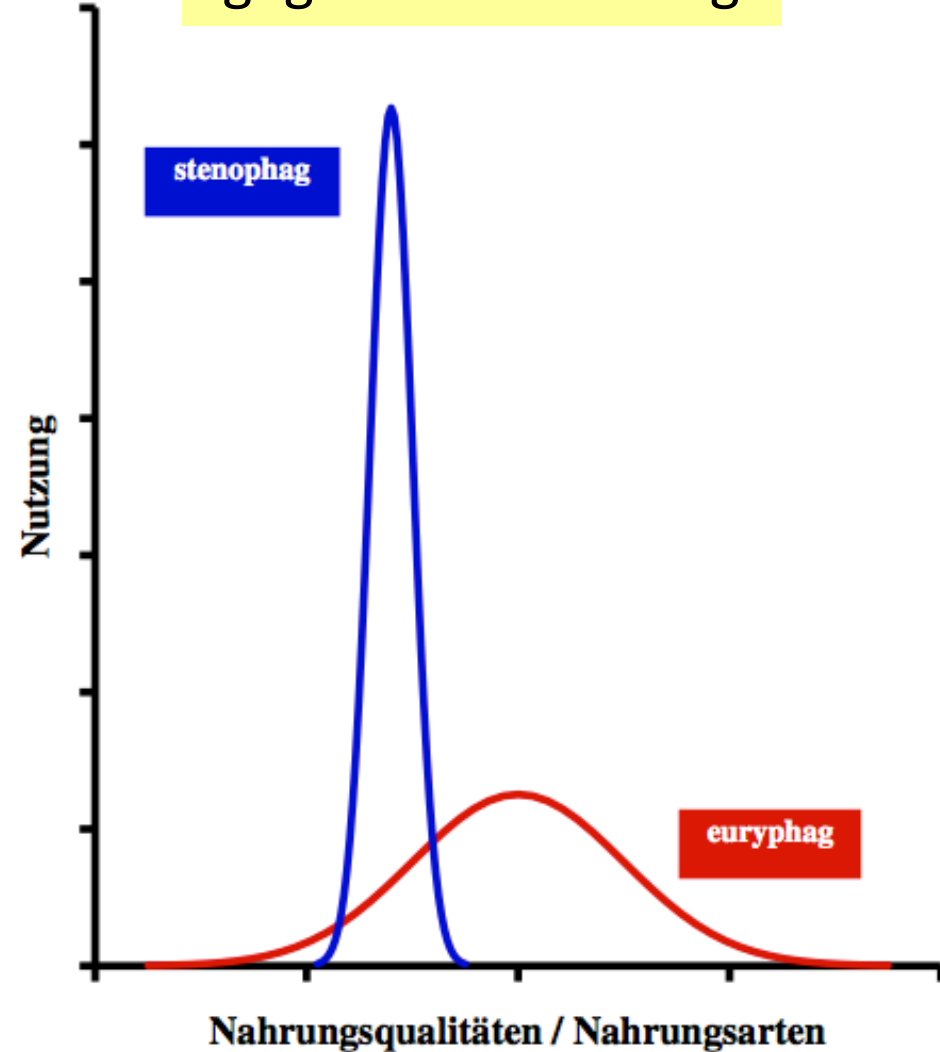
Euryöke Organismen

- breite Amplitude, nirgends „optimal angepasst“
- Bedingungen wechseln oft
⇒ optimale Anpassung an einen Umweltzustand unmöglich

Verhalten von Arten im Temperaturgradienten



Verhalten von Tieren gegenüber Nahrung



Bezogen auf spezielle Umweltfaktoren z. B.:

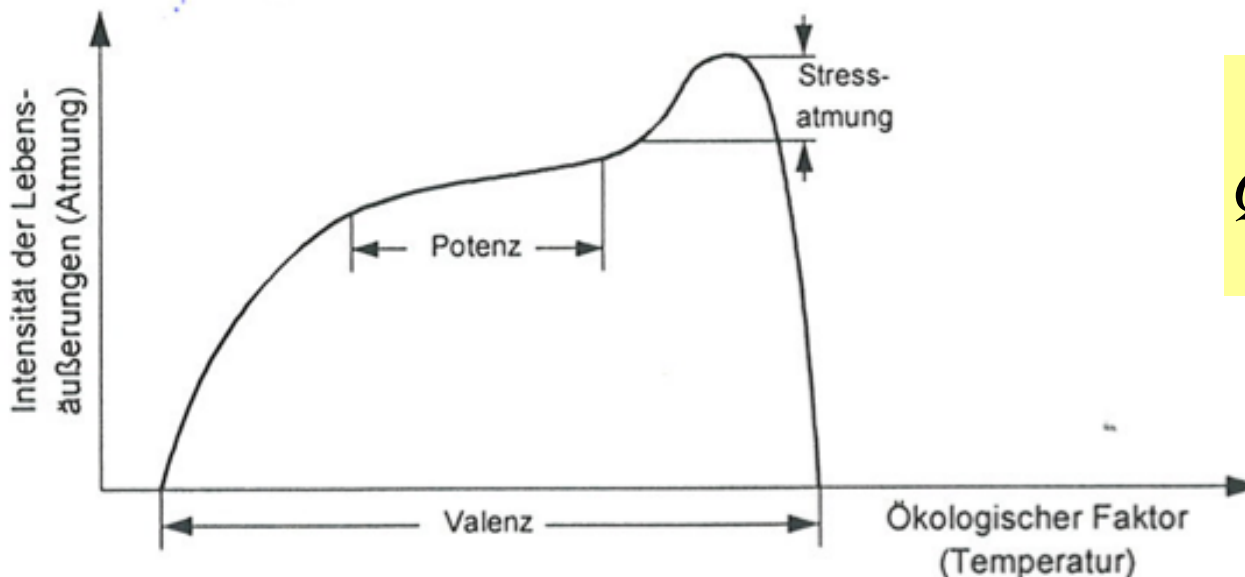
- eury**therm** – steno**therm** = breiter vs. enger Temperatur-Toleranzbereich
- eury**halin** – steno**halin** = breiter vs. enger Toleranzbereich bzgl. Salz

- euryök/stenök ↔ **Randbedingungen**, die ein Organismus erträgt
- **Generalist/Spezialist** ↔ Breite der Nutzungsmöglichkeiten

- Evolutiver Trend meist: euryök → stenök ≈ **Spezialisierung**
- Voraussetzung: Bedingungen dauerhaft erhalten → „**Anpassung**“

Ökologische Faktoren und Lebensäußerungen

- Lebensäußerungen: **Optimumkurven** mit Ober- und Untergrenze
- ausserhalb dieser Grenzen \Rightarrow Absterben des Organismus
- Optimum = **maximale** Lebensäußerung
bei Temperatur: höchste Lebensäußerung durch **Stressatmung**
- **Ökologische Valenz**: gesamte (kurzfristig) für das Individuum
ertragbare Schwankungsbreite eines Faktors
- **Ökologische Potenz**: Schwankungsbreite, innerhalb der langfristig
Überleben einer Population möglich ist



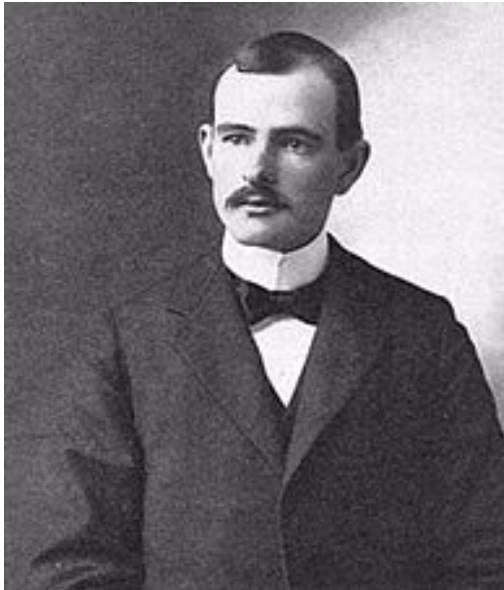
$$Q_{10} = \left[\frac{R_2}{R_1} \right]^{\frac{10}{T_2 - T_1}}$$

$$Q_{10} \approx 1-3$$

Nischentheorie

- Beobachtung: bestimmte Organismenarten nur an bestimmten Orten
⇒ Begriffsbildung: „**Ökologische Nische**“
- **Ursprüngliche Bedeutung**
Bezeichnung von Orten, wo man einen bestimmten Organismus antrifft
⇒ im Sinne von „**Adresse**“ (Grinnell 1917) bzw. „**Beruf**“ (Elton 1927)

Joseph Grinnell
1877-1939



wikimedia.org

Charles Elton
1900-1991

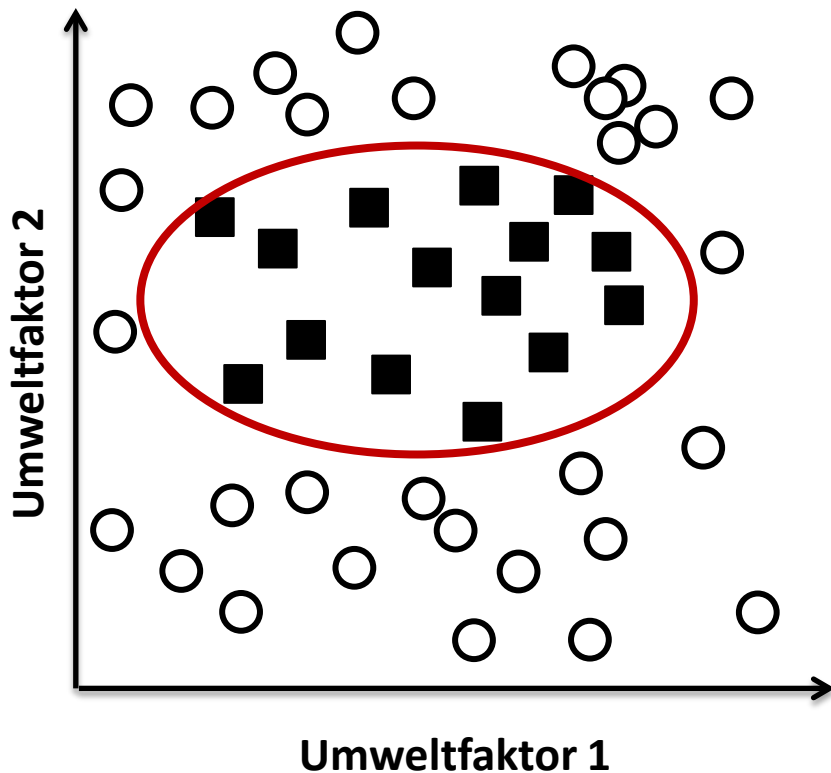


people.wku.edu

- **Nischenkonzept von Hutchinson (1957)**

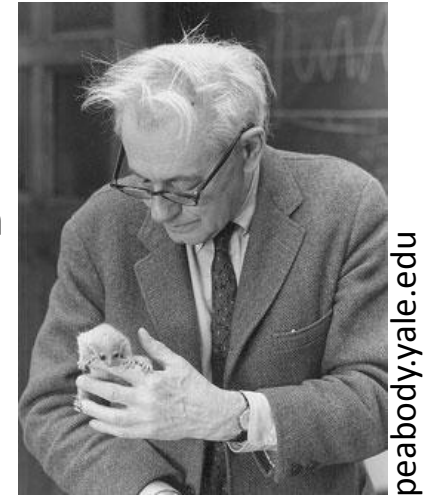
Ökologische Nische ist ein hypothetischer Raum, der durch Verknüpfung aller Umweltfaktoren entsteht ⇒ Menge aller möglichen Zustände, unter denen Organismus (dauerhaft) existieren kann

Ökologische Nische in 2 Dimensionen

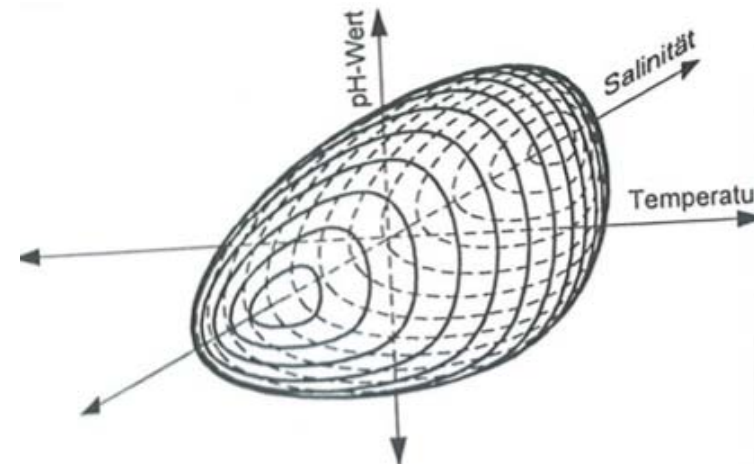


■ besiedelt; ○ nicht besiedelt

George Hutchinson
1903-1991



peabody.yale.edu



3-dimensionale Nische 50

Nischendimensionen und Fundamentalnische

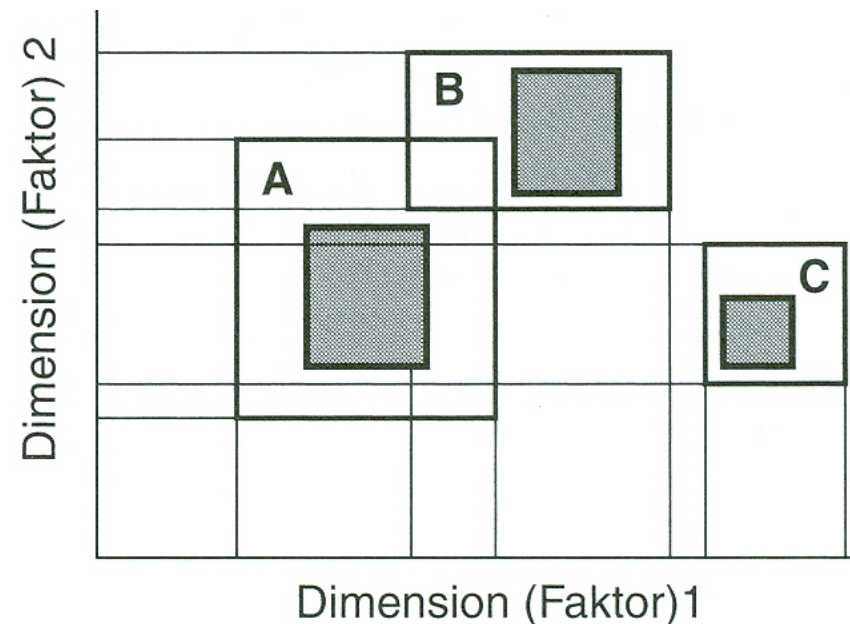
- Jeder (relevante) Umweltfaktor \Leftrightarrow eine **Dimension**
→ Koordinaten-Achse dieses „Hyperraumes“
- Abiotische Randbedingungen (Temperatur, Salinität...)
UND eigene Achsen für Ressourcen
UND für biotische Interaktionen
- **Fundamentalnische**: maximaler Ausschnitt des n -dimensionalen Hyperraums, in dem Organismus (dauerhaft) überleben kann
 \Leftrightarrow gesamtes **Überlebenspotential** eines Organismus
- **Breite** und **Lage** der fundamentalen Nische – durch physiologische Eigenschaften des Organismus bestimmt

Realisierte (effektive) Nische

Einschränkungen der fundamentalen Nische

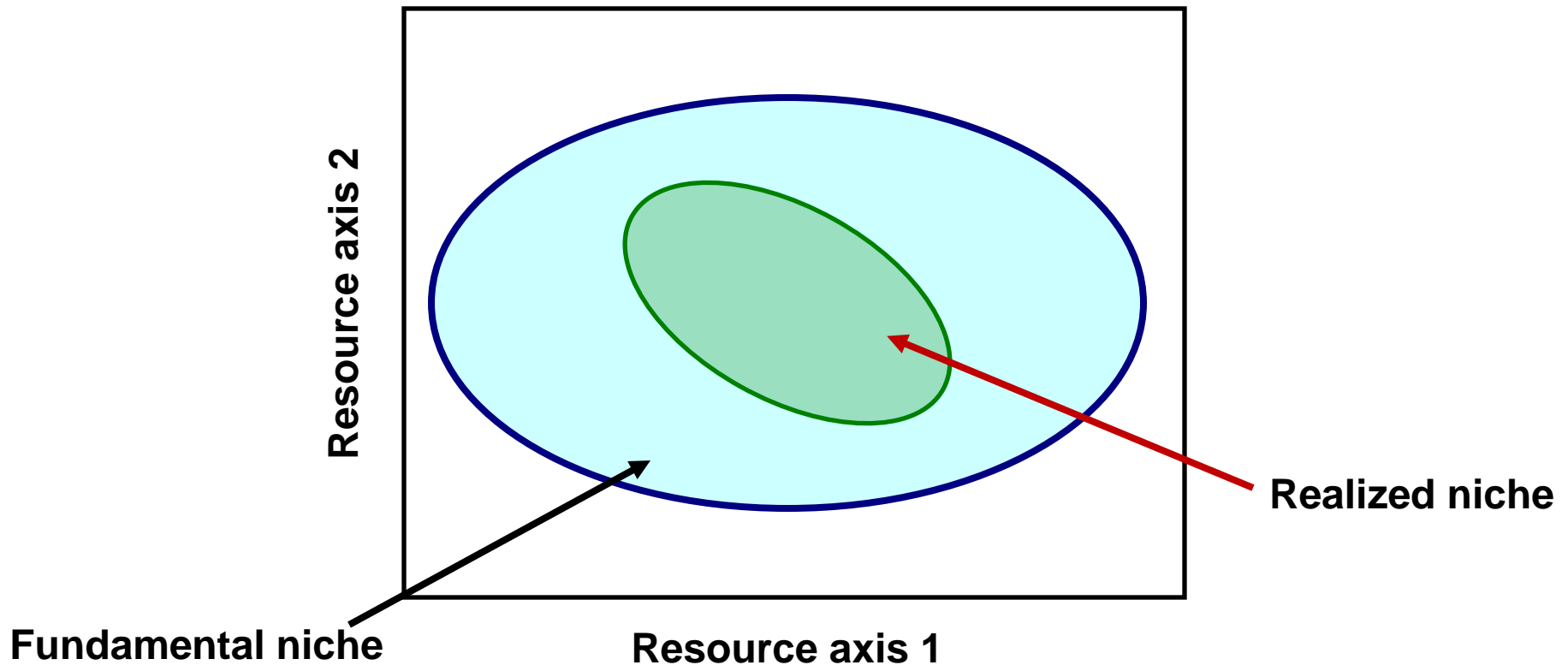
- Organismen mit sehr breiter Fundamentalnische
⇒ füllen nicht gesamten Bereich gleichermaßen aus
⇒ **Konzentration** auf bestimmten **Ausschnitt**
- Fundamentalnischen verschiedener Organismen überlappen:
unkritisch bei abiotischen Umweltfaktoren,
entlang **Ressourcenachsen** ⇒ **Konkurrenz**

Realisierte (= effektive) Nische
eingeschränktes Spektrum der
Umweltfaktoren und Ressourcen,
innerhalb deren ein Organismus
auch unter Konkurrenz und
Prädation **dauerhaft** existiert

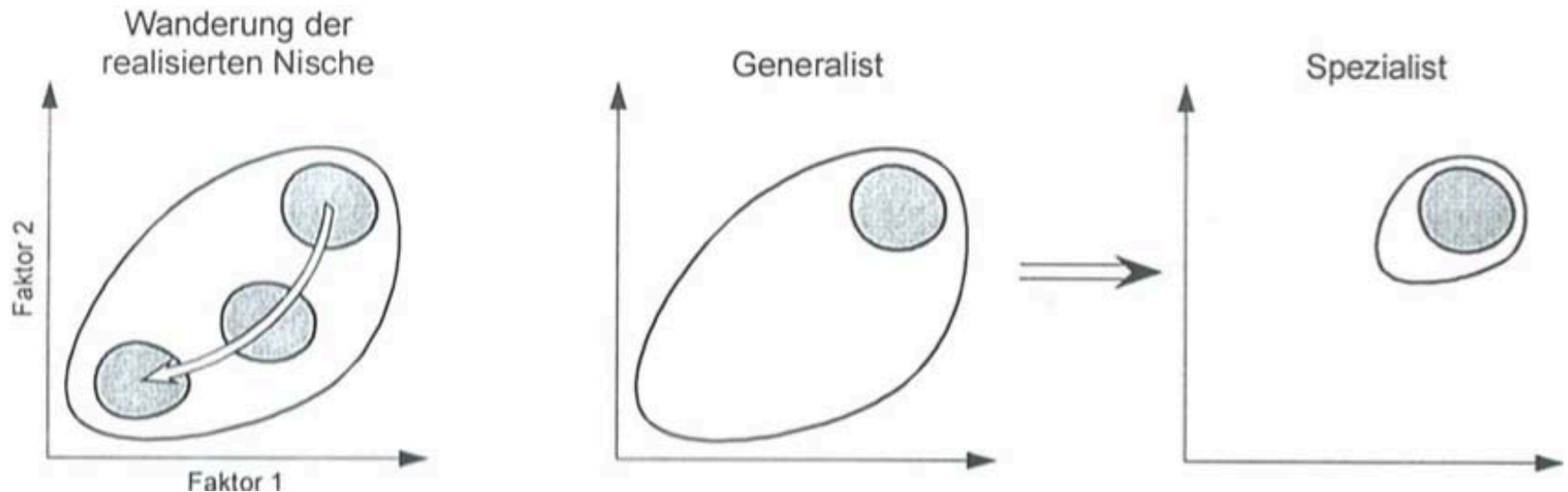


schattiert = effektive Nische

Interaktion (mit Räubern oder Konkurrenten)
engt Nische eines Organismus ein



- Verhältnis fundamentaler zu realisierter Nische – **variiert** stark
- **Generalist**: große Fundamentalnische, realisierte N. oft viel kleiner
- lange Zeit stabile Bedingungen \Rightarrow Verkleinerung der fundamentalen Nische (\rightarrow Verlust nicht gebrauchter Eigenschaften \rightarrow **Effizienz** \uparrow)
 \Rightarrow Übergang zu **Spezialisten**
- **Spezialist**: kleine fundamentale Nische, kaum größer als realisierte N.
aber: innerhalb der realisierten Nische \rightarrow hohe Nutzungseffizienz
- benötigt konstante Bedingungen o. vorhersehbare Schwankungen



Konkurrenz – allgemeine Definition

Konkurrenz: Wechselwirkung zwischen Organismen, die sich um die gleichen Ressourcen bemühen; nachteilige Wirkung auf alle Betroffenen

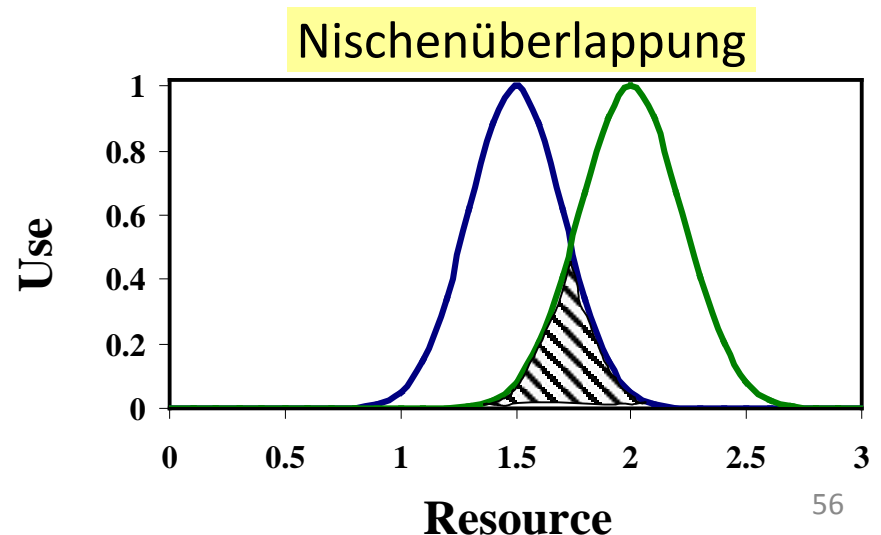
- Ressourcen:**
- alles, was ein Organismus konsumiert – und damit anderen Organismen entzogen wird
 - Energie- u. Materialquellen, Raum, Partner ...
 - wirken begrenzend, wenn nicht ausreichend vorhanden

Wichtigste Formen interspezifischer Wechselwirkungen

	Wirkung auf Fitness der		
	Art 1	Art 2	
Konkurrenz	–	–	
Episitismus	+	–	Räuber-Beute, Wirt-Parasit
Mutualismus	+	+	Symbiosen i.e.S.

Konkurrenz – einige grundlegende Aspekte

- **Konkurrenz** – real immer zwischen *Individuen* (nicht: Arten)
bei Pflanzen auch *intra-individuelle K.* \Rightarrow ein Ast beschattet anderen
- **Stärkste Konkurrenz zwischen Individuen derselben Art**
physiologische Ansprüche ident \Rightarrow *intraspezifische K.*
- **Sessile Organismen** – Konkurrenz besonders **ausgeprägt**
- **Wenn Ressourcen-Ansprüche mehrerer Arten überlappen**
 \Rightarrow *interspezifische K.*



Interspezifische Konkurrenz – zuweilen nicht (mehr) direkt wirksam, sondern *'the ghost of competition past'* (J.H. Connell)

Beispiele:

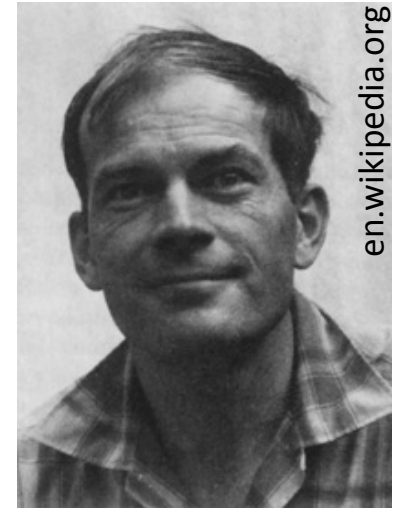
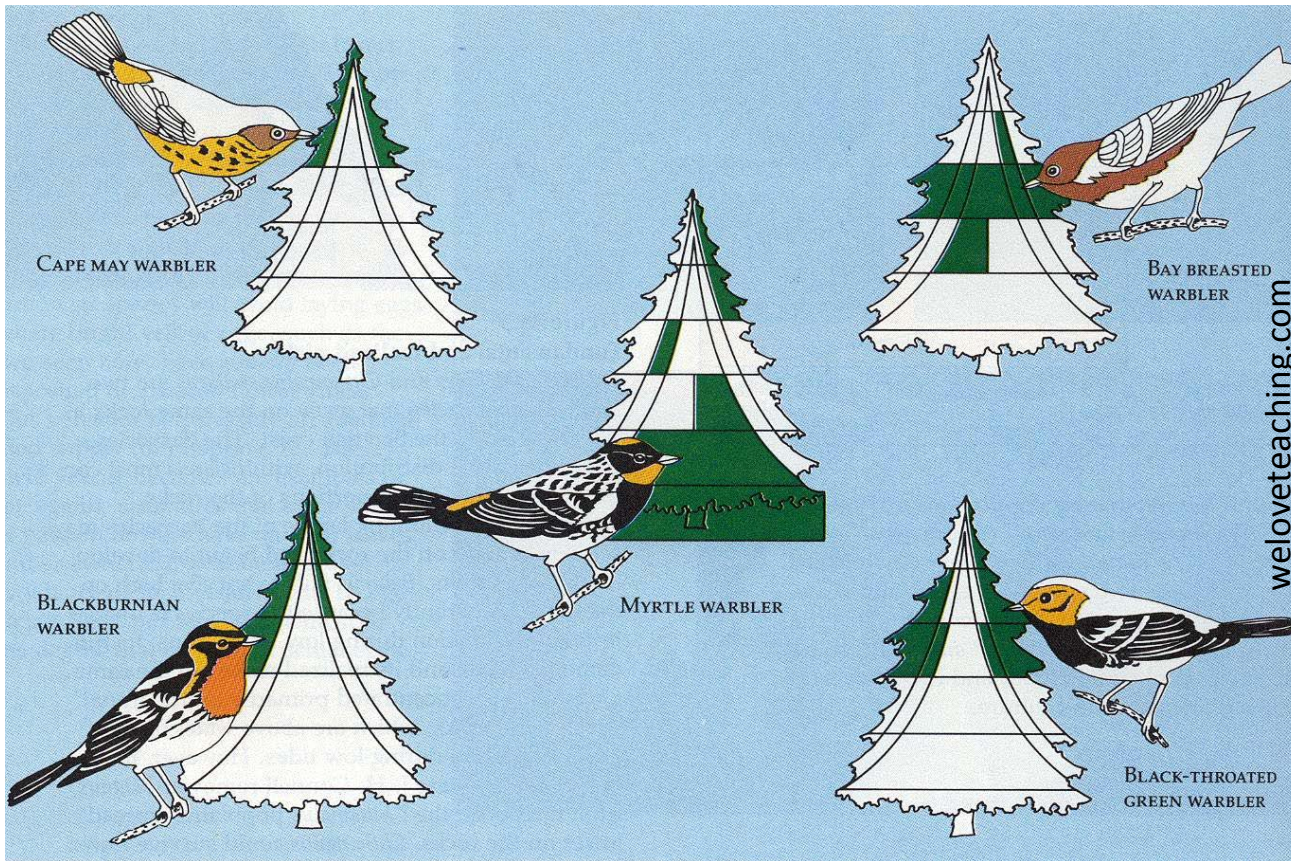
- nahe verwandte Arten mit getrennter Ressourcennutzung
- oder: hohe Artendichte verknüpft mit enger Einnischung
- Ergebnis konkurrenzgeprägter Auseinandersetzung in Vergangenheit
- aktuelle Konkurrenz – wegen enger Einnischung gering

Kritik – empirische **Prüfbarkeit?**

Dominanz der Nischentheorie in der Ökologie

Kontrast – „**Neutrale Theorie**“ (S. Hubbell)

Waldsänger in Koniferen Nordamerikas



Robert MacArthur
1930-1972

en.wikipedia.org

- DAS Lehrbuchbeispiel – R. MacArthur, Gattung *Dendroica*
- nutzen unterschiedliche Bereiche für Nahrungssuche
- dadurch: Konkurrenz effektiv **vermindert**
- aber: wirklich **kausal** mit Konkurrenz verbunden ?

Interspezifische Konkurrenz:

Individuen einer Art beschränkt in Überleben, Wachstum, Fitness durch Ausbeutung der Ressourcen oder Störung durch Individuen einer anderen Art

2 Typen der interspezifischen Konkurrenz

```
graph TD; A[2 Typen der interspezifischen Konkurrenz] --> B[Ausbeutung (exploitation): Verdrängung INDIREKT durch Verbrauch einer gemeinsamen Ressource]; A --> C[Interferenz (scramble): Verdrängung DIREKT – Hinderung am Verbrauch einer gemeinsamen Ressource];
```

Ausbeutung (*exploitation*):
Verdrängung INDIREKT durch
Verbrauch einer gemeinsamen
Ressource

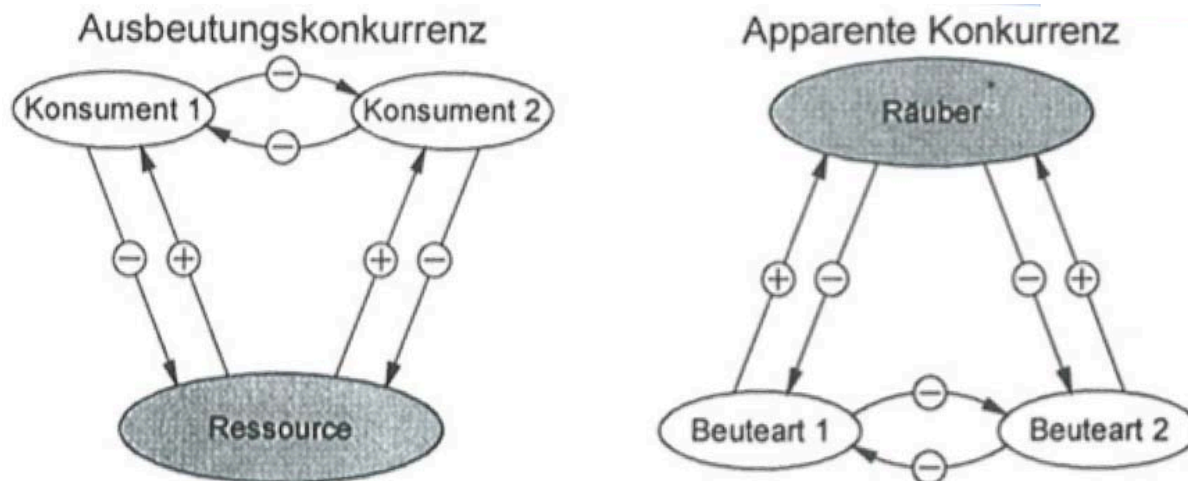
Interferenz (*scramble*):
Verdrängung DIREKT –
Hinderung am Verbrauch einer
gemeinsamen Ressource

Konkurrenz durch Ausbeutung

eine Art verdrängt andere, indem sie gemeinsame Ressourcen **effizienter nutzt** → ohne direkten Kontakt

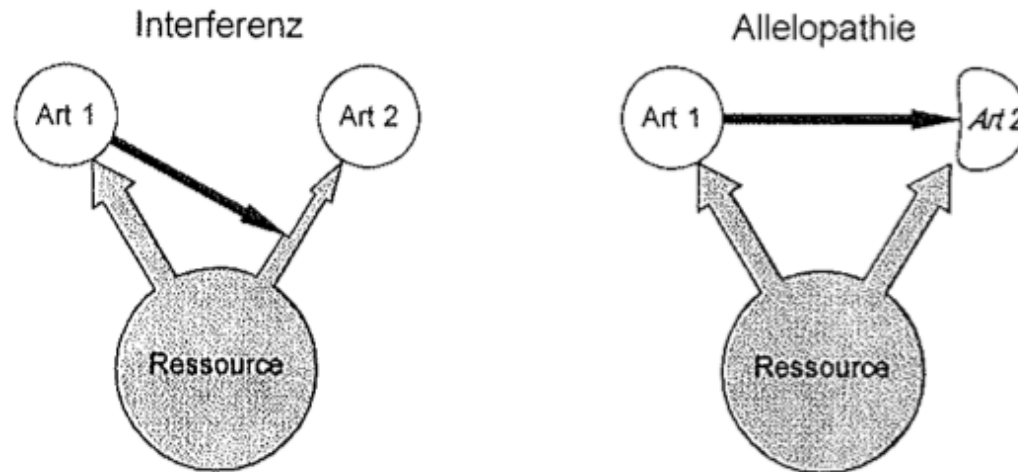
Sonderform: **Scheinkonkurrenz (apparente Konkurrenz)**

- 2 Beutearten – von gemeinsamem Räuber beweidet
- Populationserhöhung einer Beuteart ⇒ positiv auf Räuber und negativ auf andere Beuteart
- daher: Effekt auf **Beutearten** wie bei Ausbeutungskonkurrenz



Konkurrenz durch Behinderung

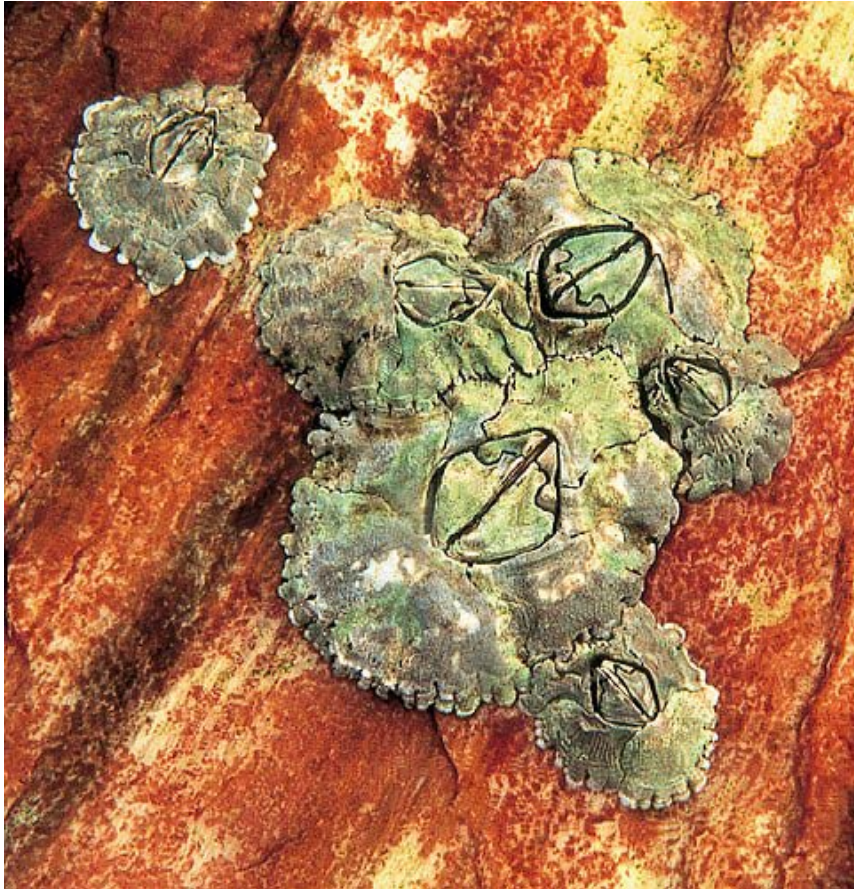
eine Art verdrängt andere, indem sie diese an Ressourcennutzung **hindert** → physischer **Kontakt** bzw. stoffliche **Interaktion**



Sonderfall Allelopathie

- Einwirkung einer Art auf andere durch chemische Hemmstoffe
- behindert Etablierung bzw. Fitness der Konkurrenten
- verbreitet: sessile Organismen (Pflanzen, Korallen)

Ein Lehrbuch-Beispiel für Konkurrenz durch Interferenz (*interference*):
zwei Seepocken-Arten in der Gezeitenzone



Balanus balanoides

Ecology **42** (1961): 710-723



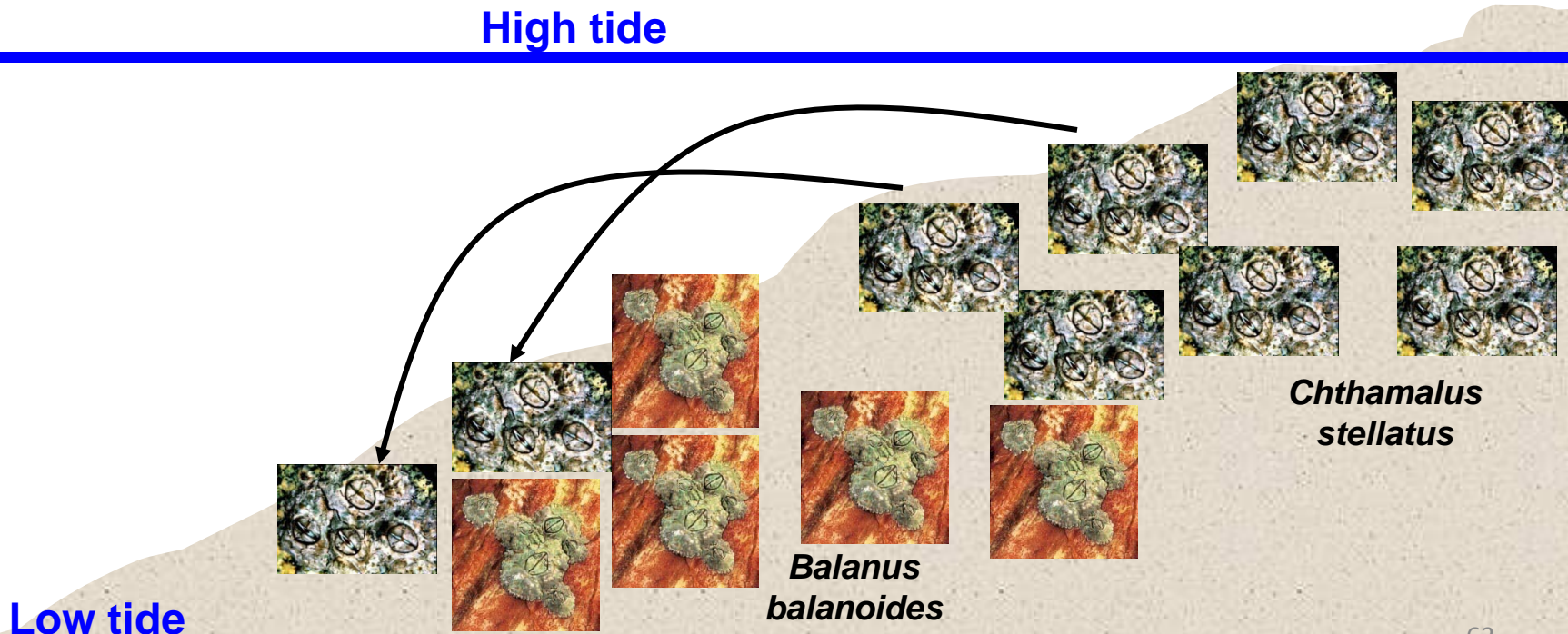
Chthamalus stellatus



Joseph Connell (1923-...)

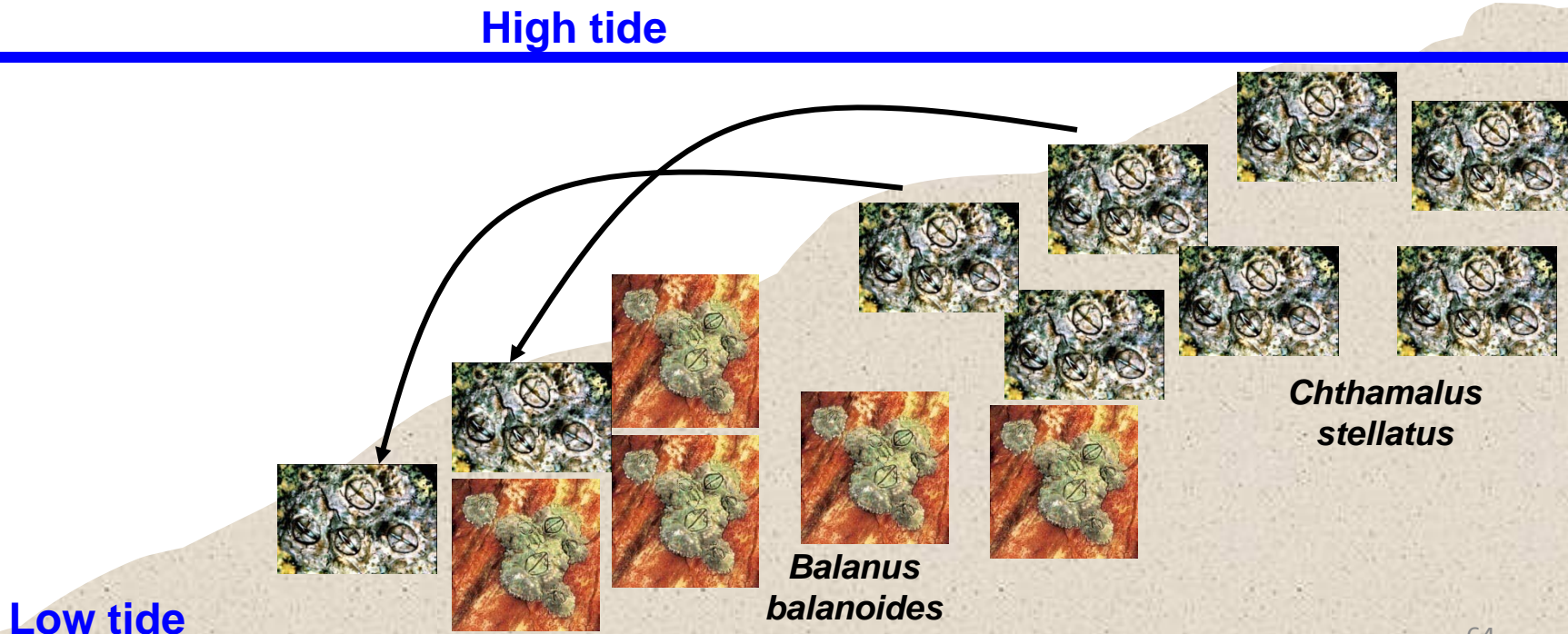
Konkurrenz durch Interferenz

- *Chthamalus* findet sich meist höher in der Gezeitenzone
- juvenile *Chthamalus* siedeln auch in niedriger *Balanus*-Zone



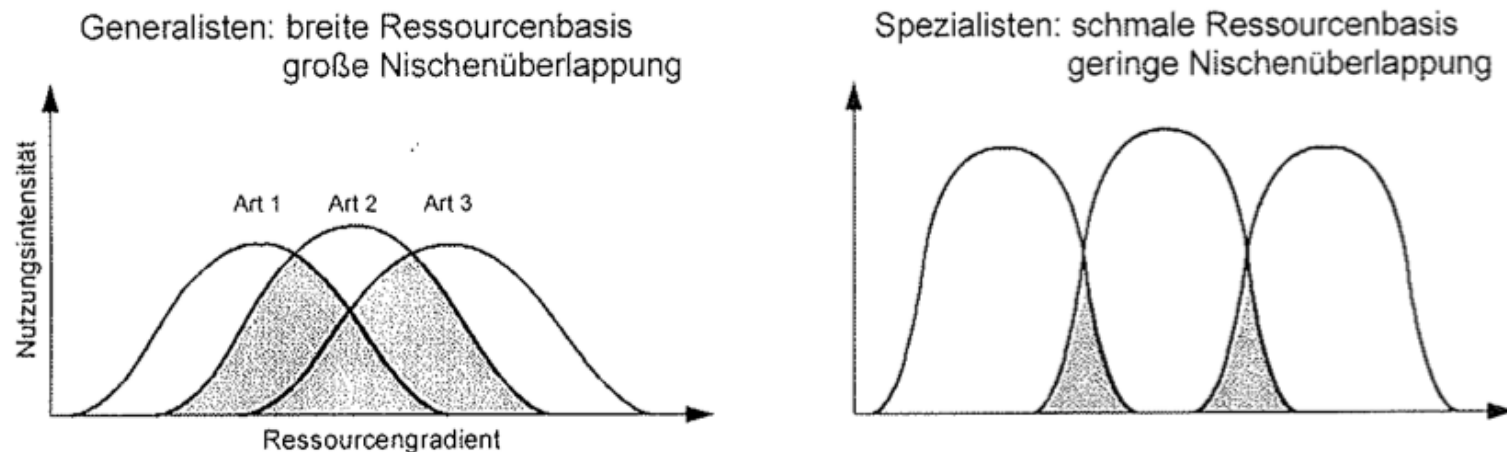
Konkurrenz durch Interferenz

- *Balanus* verdrängt durch eigenes Wachstum juvenile *Chthamalus*
⇒ Überlebensrate reduziert
- wenn *Balanus* experimentell entfernt ⇒ juvenile *Chthamalus*
überleben gut auch in niedriger Gezeitenzone



Aufkommen von interspezifischer Konkurrenz

- Nischenüberlappung entlang von Ressourcenachsen
- nur wo realisierte Nischen nahe beieinander liegen und Ressourcen nicht für alle ausreichend vorhanden
- **Ausmaß** der Nischenüberlappung \leftrightarrow **Spezialisierungsgrad**
- **Stärke** des Konkurrenzeffekts \leftrightarrow Grad der Überlappung und Nischenbreite (also: **relative Überlappung**)



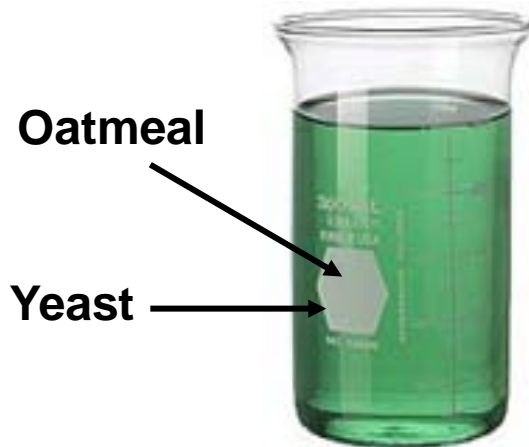
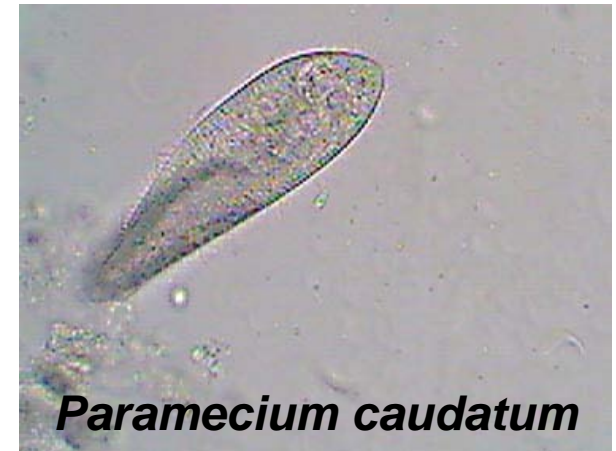
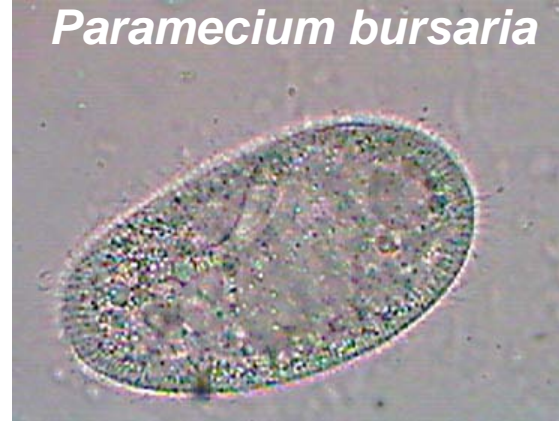
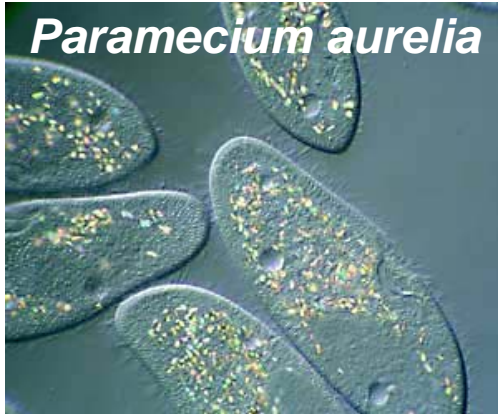
Wieviel Überlappung ist stabil möglich ?

Konkurrenz in *natürlichen* Ökosystemen

- Einfache Systeme: vorwiegend **Generalisten** mit breitem Nutzungsspektrum und großer Nischenüberlappung
- Unter stabilen Bedingungen: Selektionsdruck erzwingt ständig steigende Nutzungseffizienz \Rightarrow **Spezialisierung**
- Generalistische Eigenschaften werden aufgegeben
 \Rightarrow Breite des nutzbaren Ressourcenspektrums wird kleiner
 \Rightarrow Überlappungsbereiche kleiner \Rightarrow aktuelle Konkurrenz **sinkt**
- Aber: hochentwickelte (reale) Systeme \leftrightarrow **hohe Artenzahl**
 \Rightarrow tatsächlicher Konkurrenzdruck oft größer als in weniger entwickelten Systemen

Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip

- 2 Arten können **nicht koexistieren**, wenn sie in ihren Ansprüchen zu einem limitierenden Faktor (Ressource) völlig übereinstimmen
- Mikrokosmos-Experimente: 3 Pantoffeltierchen-Arten (*Paramecium aurelia*, *P. caudatum*, *P. bursaria*)



Georgi F. Gause
(1910-1986)

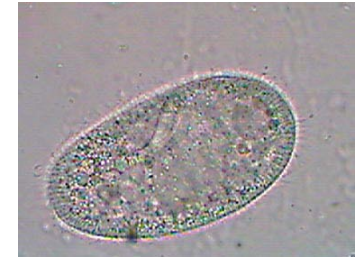
Gause kultivierte zuerst jede Art einzeln...



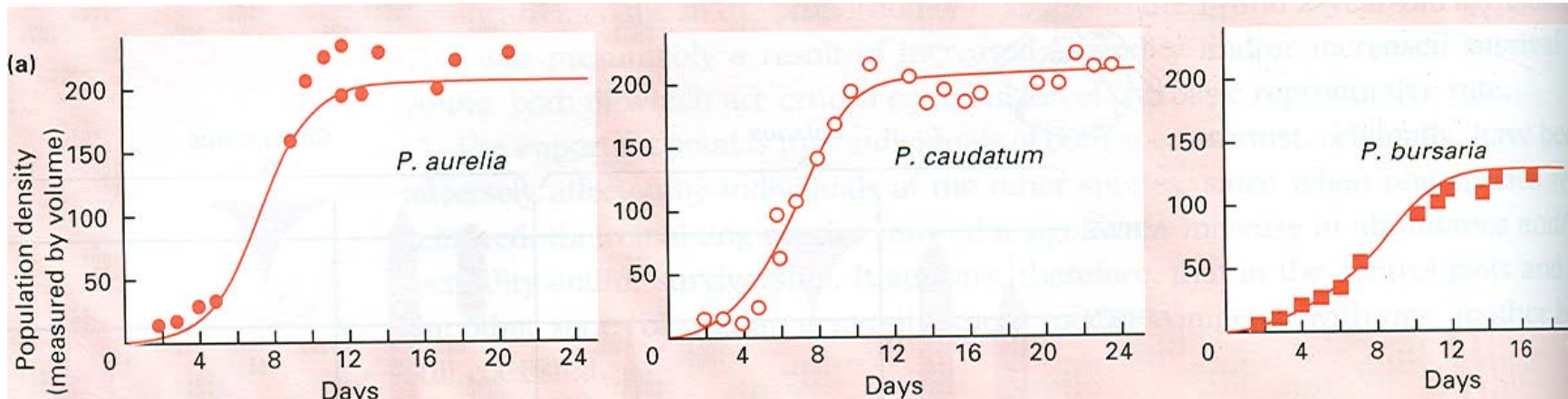
Paramecium aurelia



Paramecium caudatum



Paramecium bursaria



Einzeln kultiviert, wächst Population jeder Art sigmoidal
⇒ füllt ihre aktuelle & spezifische „**Umwelkapazität**“ aus

G. F. Gause (1934, 1935)

Gause kultivierte weitere Artenpaare gemeinsam...



Paramecium aurelia



Paramecium caudatum



Paramecium caudatum



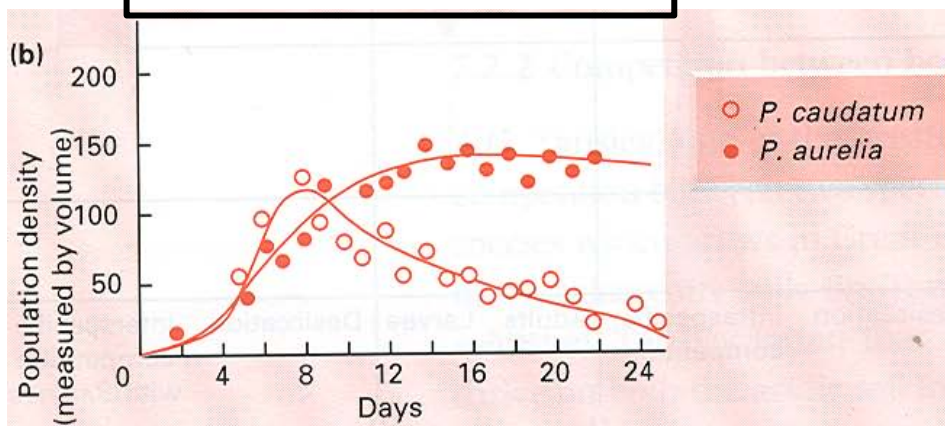
Paramecium bursaria



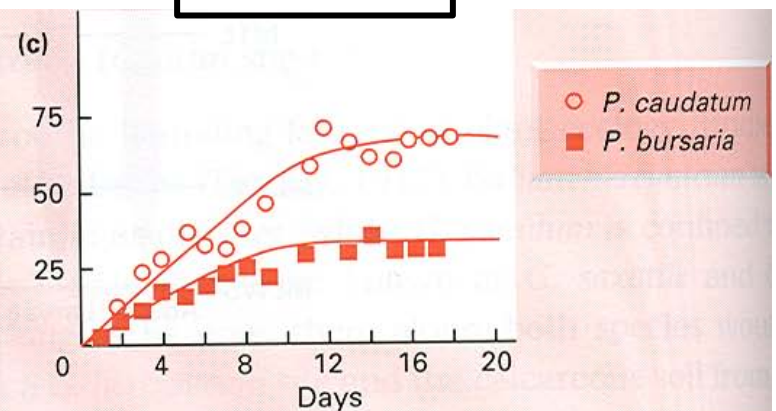
Gemeinsam kultiviert
⇒ **unterschiedliche**
Wachstumskurven



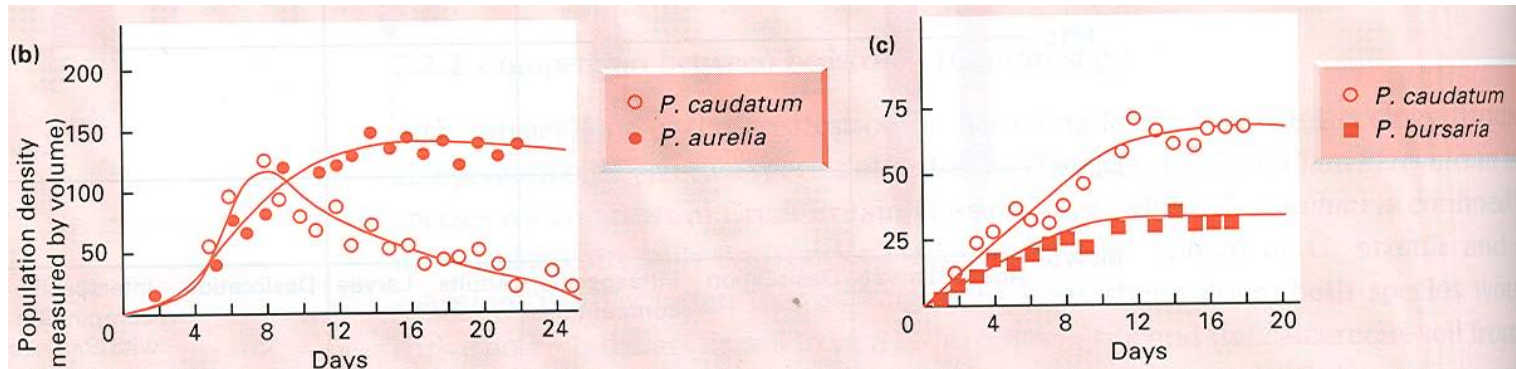
Konkurrenz-Ausschluss



Koexistenz



Populationswachstum in Konkurrenz



- Ausbeutung (*exploitation*) reduziert **Größe der Population**
⇒ kann zum (lokalen) **Aussterben** führen
- Bei Konkurrenz leidet (fast) immer **eine Art mehr** als die andere
⇒ **Asymmetrie**
- **Koexistenz** – Lebensraum bietet **Ausweichmöglichkeit** (Refugien)
oder Nischenüberlappung nicht zu groß

Koexistenz trotz ähnlicher Ansprüche

- Konkurrenz nachteilig, weil energieaufwendig
- daher: **Vermeidungsstrategien** bieten **Selektionsvorteil**

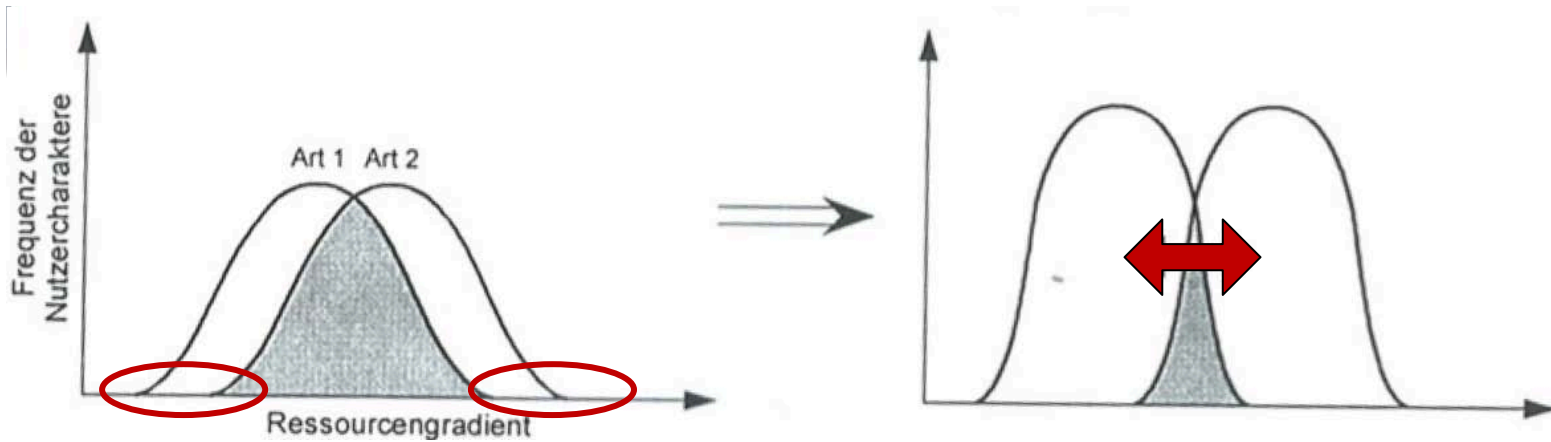
Ein Mechanismus der Konkurrenzvermeidung:

Character displacement (= Kontrast-Betonung)

- Ressource selten in völlig homogener Qualität ⇒ **Aufteilung** entlang **Qualitätsgradienten**
- jede Art **konzentriert** sich auf Nutzung eines anderen **Nischenabschnittes** ⇒ ökomorphologische Differenzierung
- realisierte Nischen wandern auseinander ⇒ erleichtert **Koexistenz**

Ergebnis: **Nischenaufteilung** (*resource partitioning*)

z. B. räumlich (Lebensraumstrukturen), zeitlich (Tageszeit, Saison), ...



Selektionsprinzip bei Nischentrennung

Individuen mit intermediärem Nutzungscharakter

⇒ weniger spezialisiert = geringere Nutzungseffizienz

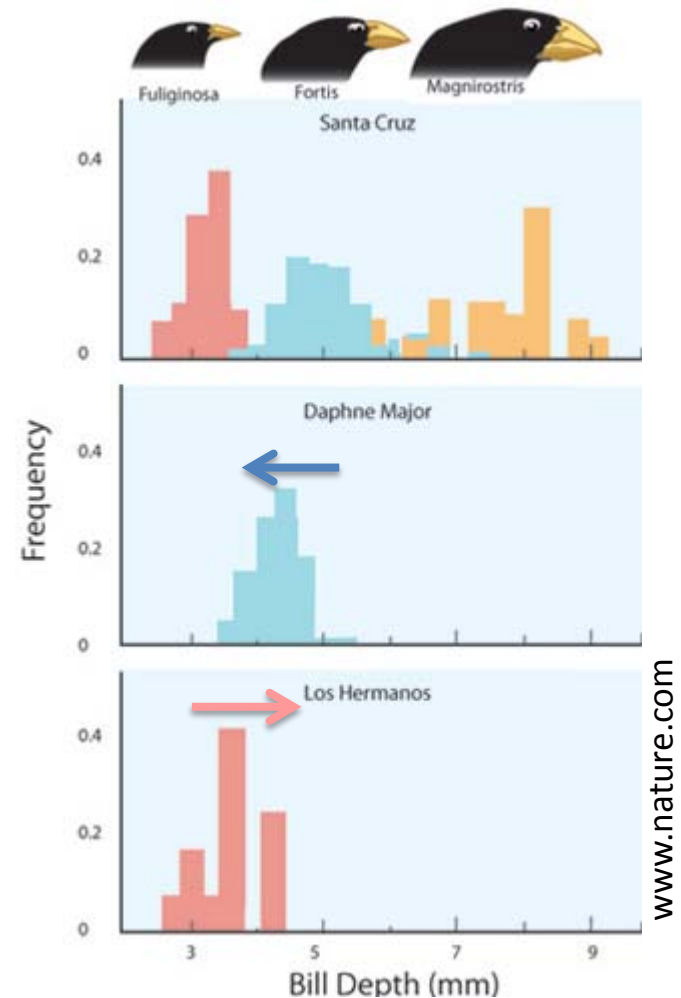
⇒ geringere Fitness ↓

⇒ extremere (**distinkte**) Phänotypen setzen sich durch

⇒ ökomorphologische Differenzierung = „**Einnischung**“

Beispiel für *Character displacement*

- **Darwinfinken** (Gattung *Geospiza*) auf Galápagos
- gemeinsam auf Insel – deutliche **Unterschiede in Schnabelgrößen**
⇒ unterschiedliche Ressourcen
- Individuen mit intermediärer Schnabelgröße – zu wenig spezialisiert
⇒ **geringere Fitness**
- „allein“ auf Insel ⇒ rasche **Verschiebung** der Schnabelgröße (Jahre bis Jahrzehnte)



Konsequenzen der Nischentrennung

Perspektive der **Individuen**

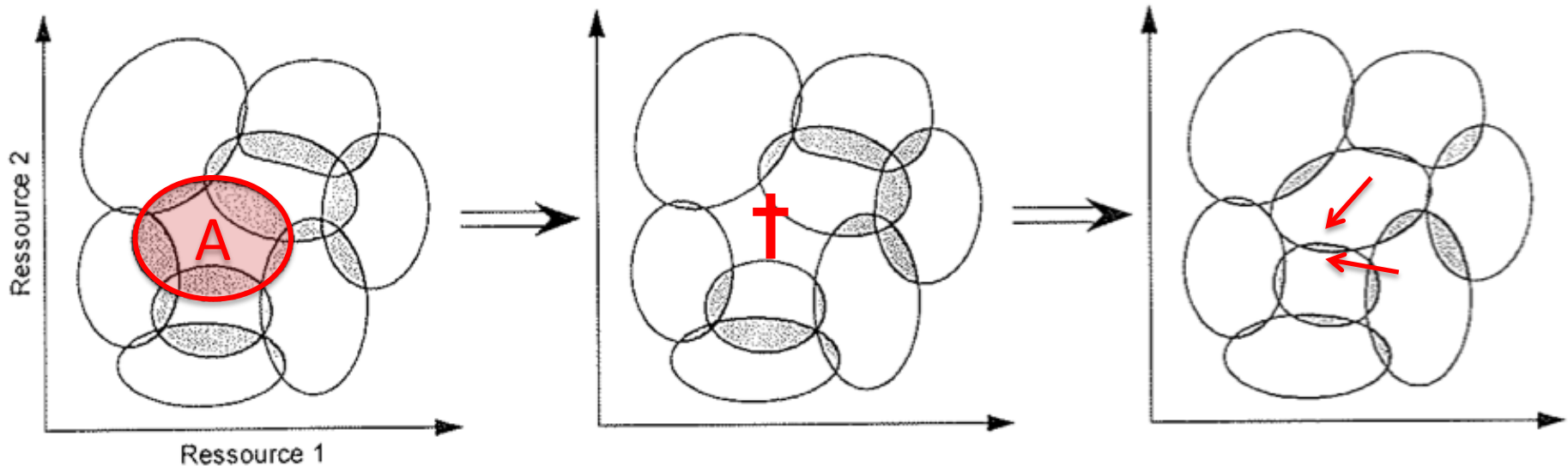
- Konkurrenz nicht vermieden, sondern **verschoben**
- **intraspezifisch** = mehr Individuen mit gleichem Nutzungscharakter
⇒ stärkerer Selektionsdruck, Rückkopplung → **rasche Evolution**

Auf Ebene der **Gemeinschaften**

- Ausweichmöglichkeiten oft gering ↔ kaum „freie Nischen“
- hoch entwickelte Systeme: große Artenvielfalt
⇒ Ressourcenachsen entlang ihrer Gradienten **dicht besetzt**
⇒ Verschiebungsmöglichkeiten stark eingeschränkt
- Mindestabstand zur Konkurrenzvermeidung ⇒ **Niche packing**

Niche packing

- Nischen der einzelnen Arten so positioniert, dass sie
 - (a) möglichst wenig überlappen
 - (b) keinen Ressourcenabschnitt ungenutzt lassen
- Wird Ressourcenabschnitt frei (= **A** stirbt aus †)
⇒ durch Konkurrenzdruck in Umgebung rücken Nischen zusammen



Mehr Dimensionen – verstärkte Trennung

Ressource **einheitlich** → keine Differenzierung möglich

⇒ Nischentrennung entlang Faktoren mit **stärkeren Gradienten**

Beispiel: Korallenriff

- viele Korallen-Arten mit \pm identischen Ansprüchen
→ Licht (für Algen) + kleine (planktische) Beuteorganismen
- einige wachsen schnell mit fragilen Skeletten
- andere langsam mit massiven Skeletten, dafür Allelopathie (nesseln andere Korallen)
- jede Art hat auf anderer Ressourcenachse einen **Vorteil**
⇒ **Koexistenz** möglich



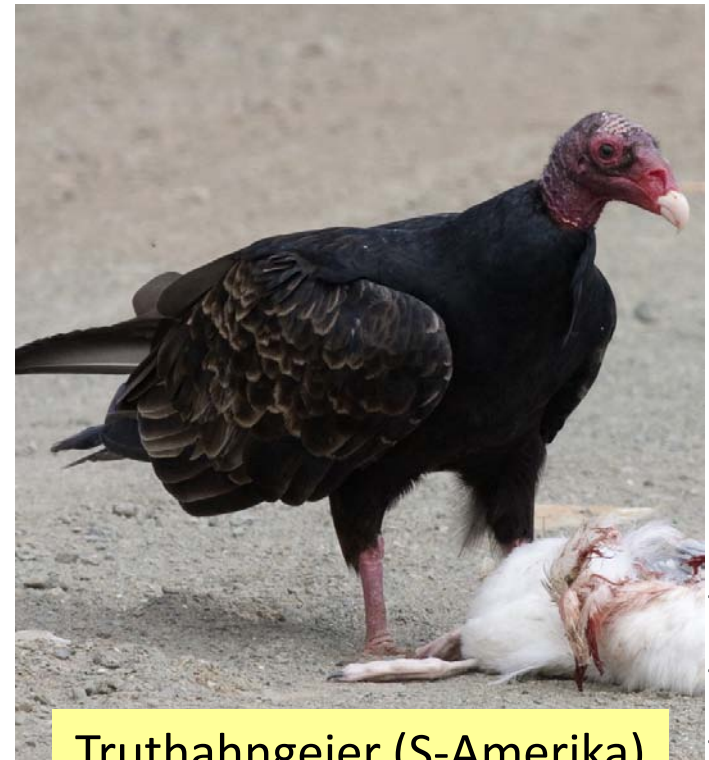
Funktionell ähnliche Organismenarten

Nischenäquivalente (= Stellenäquivalente)

- gleichartige Nutzungsmöglichkeiten
- in entfernten Systemen – oft nicht miteinander verwandt
- ähnliche Funktion \Rightarrow **Analogien** (= Konvergenzen)



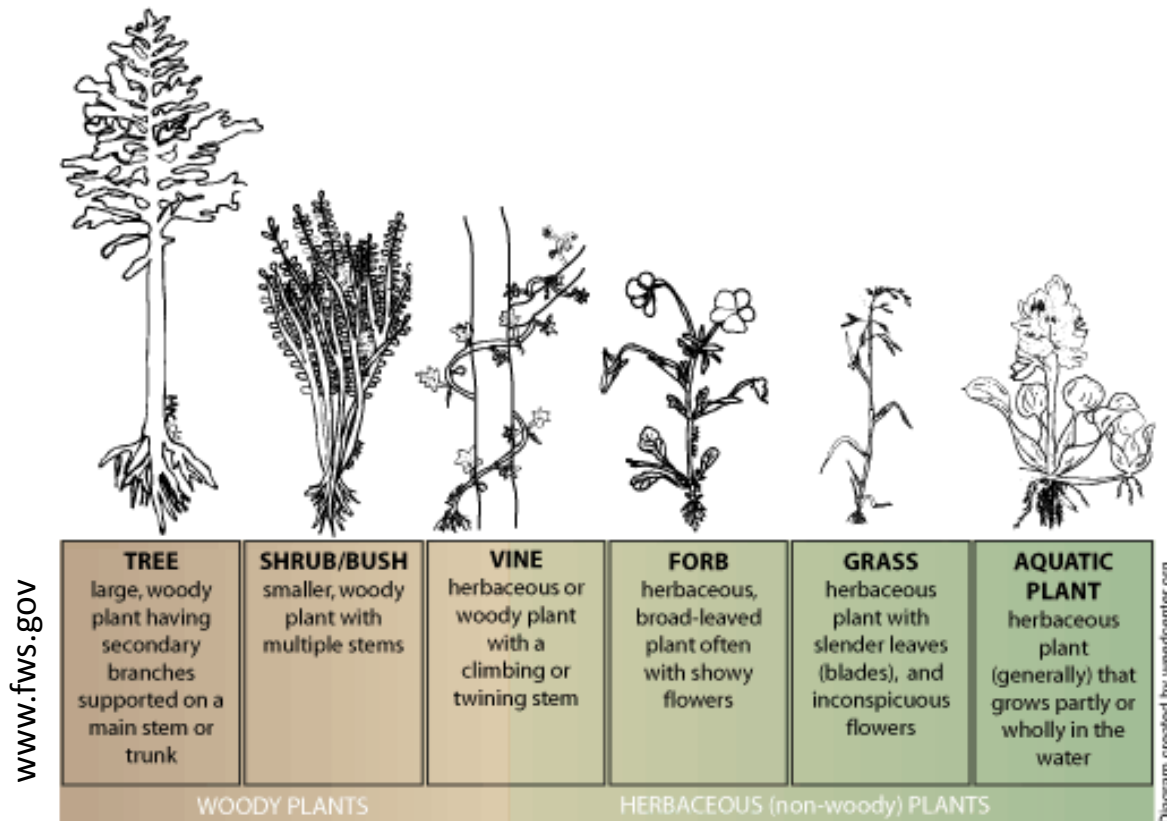
Ohrengeier (Afrika)
→ Greifvogel



Truthahngeier (S-Amerika)
→ „Storch“

Funktionelle Gruppen (*functional groups*)

- Gruppen von Arten mit **Übereinstimmungen** in Funktion (und Struktur: Ökomorphologie)
- Klassifikation entlang jeder Dimension möglich
- z.B. Pflanzen – Wuchsform & Architektur:
Gräser – Kräuter – Stauden – Sträucher – Bäume – Lianen



Gilden (*guilds*)

- Gruppen von (Tier-)Arten, die (im selben Lebensraum) gleiche Ressourcen in ähnlicher Weise nutzen
- Beispiel: Pflanzen fressende (= phytophage) Insekten im Wald

Feiner unterteilt: kauende vs. saugende Phytophage
oder noch feiner:

Blattfresser – Stängelbohrer – Wurzelfresser – Blütenfresser
– Samenprädatoren usw.

Ausschnitt – Blattfressergilde auf Laubbäumen in mitteleuropäischem Mischwald



Konkurrenz und Lebenszyklus-Strategien

Zwei gegensätzliche Strategien

Kolonisierer (*fugitive species*)

- schwache Konkurrenten
- hohe Nachkommenzahl, effiziente Ausbreitungsmechanismen
- konkurrenzfreie Räume
⇒ rasch hohe Populationsdichte

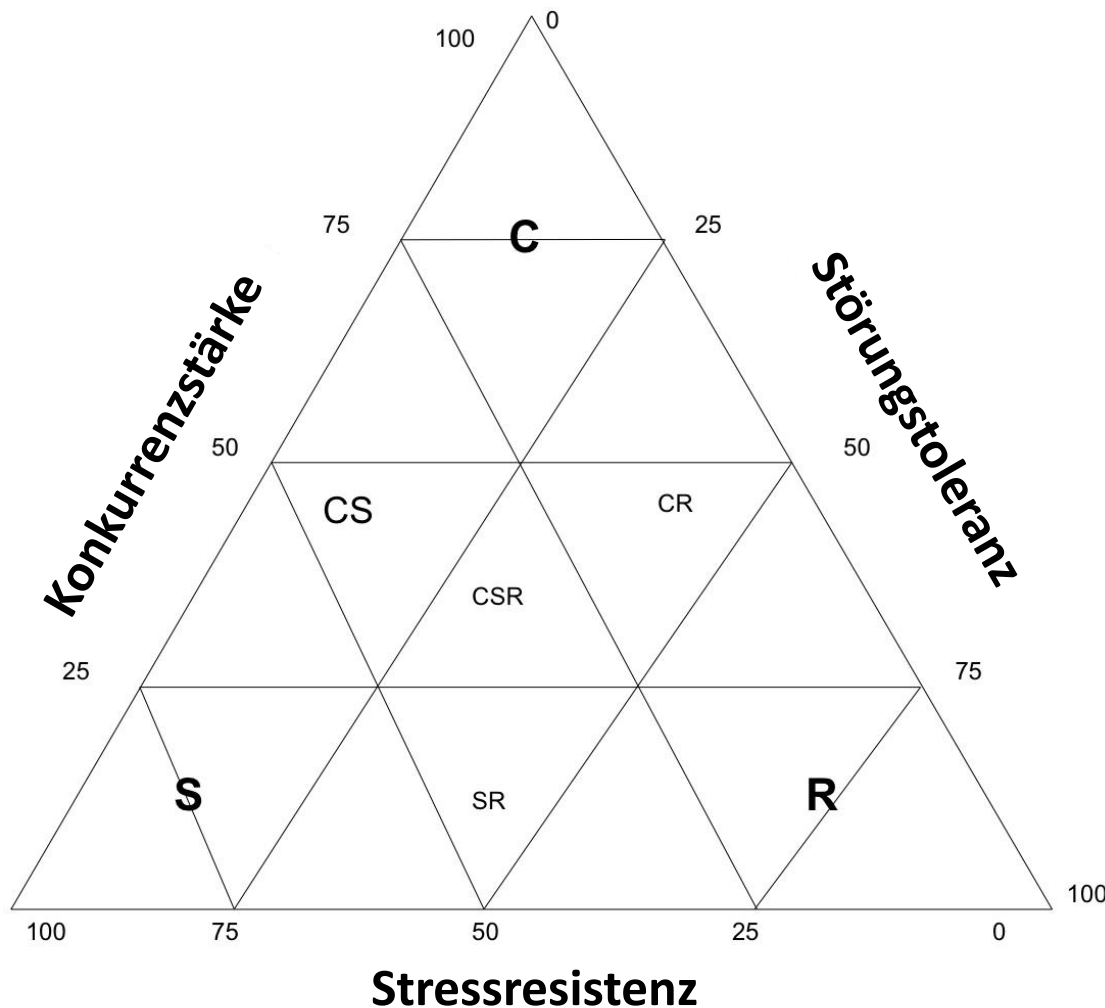
r-Strategie

Platzbehaupter

- konkurrenzstark → können andere Arten aus bereits besiedelten Räumen verdrängen
- weniger Nachkommen, geringere Ausbreitung

K-Strategie

Sessile Organismen (besonders: Pflanzen): drei Dimensionen des Strategietyps



CSR-Dreieck (John P. Grime)

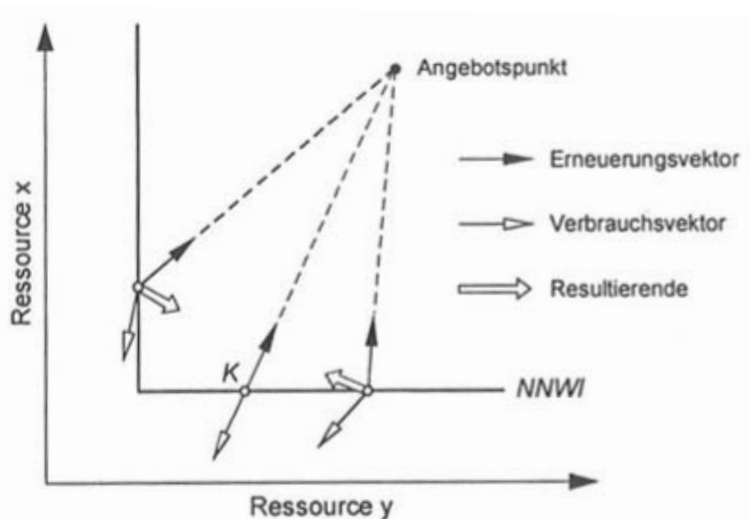
- *Competitiveness (K)*
- *Stress tolerance*
- *Ruderalism (r)*



jecologyblog.wordpress.com

Tilman-Modell der differenzierten Ressourcennutzung

- Berücksichtigt **Dynamik** der Organismen UND der Ressourcen
- Ausgangspunkt: Art wird von **2 essentiellen** Ressourcen begrenzt (z.B. Kieselalge: Phosphat und Silikat)
- Beide Ressourcen in Phasendiagramm eingetragen → Achsen stehen für (zeitlich variable!) **Verfügbarkeit**



Netto-Nullwachstums-Isokline (NNWI)

- minimale Ressourcenkonzentration für dauerhaftes Überleben der Population
- über NNWI: Population wächst
- unter NNWI: Population stirbt aus

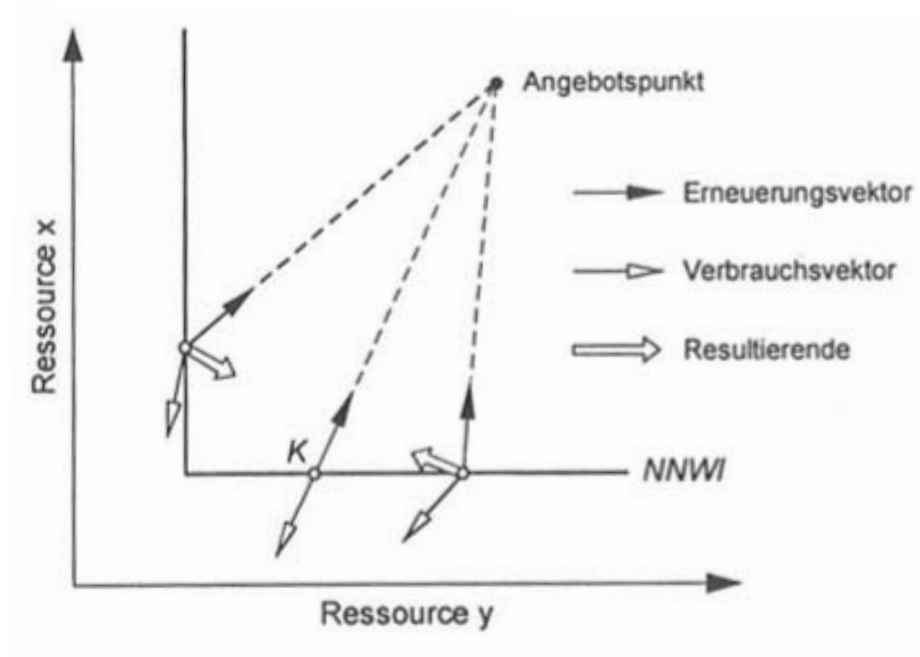
Auf NNWI: **Population**sgröße konstant; aber **Ressourcen**konzentrationen nicht notwendig konstant → Gleichgewicht: **Konsumation** vs. **Erneuerung**

Keine Konsumtion \Rightarrow **Gleichgewicht** einer bestimmten Ressourcenkombination (= **Angebotspunkt**)

Stabiles Nutzungsgleichgewicht muss **2 Bedingungen** erfüllen:

Populationsgröße = const. \Leftrightarrow muss auf NNWI liegen.

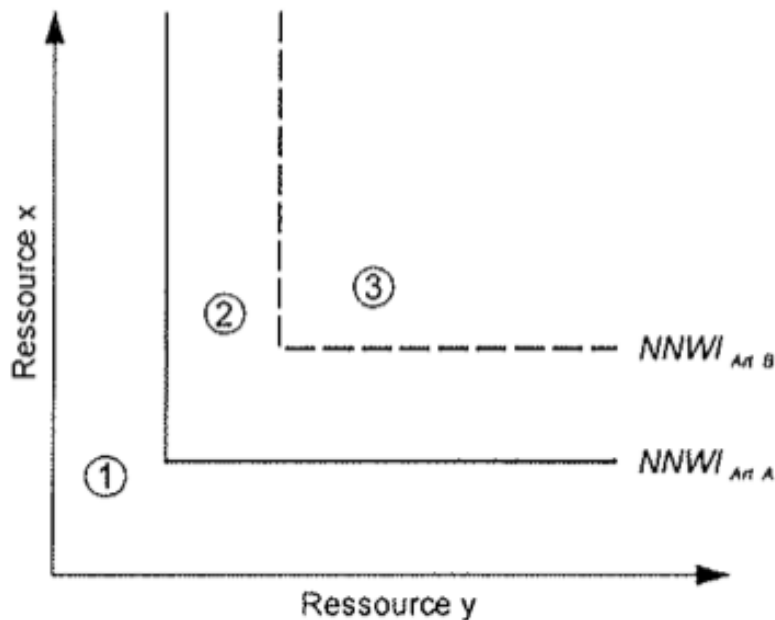
Ressourcen = const. \Leftrightarrow Vektoren von Konsumtion und Erneuerung entgegengesetzt und gleich groß \Rightarrow erfüllt nur in Punkt **K**



Zwei Arten \Leftrightarrow interspezifische Konkurrenz

- NNWIs beider Arten in einem Diagramm; für jede Ressource zwei verschiedene Konsumtionsraten, aber weiter nur ein Angebotspunkt \Rightarrow **Konkurrenzkonflikt**
- entscheidend: Lage der NNWIs relativ zum Angebotspunkt

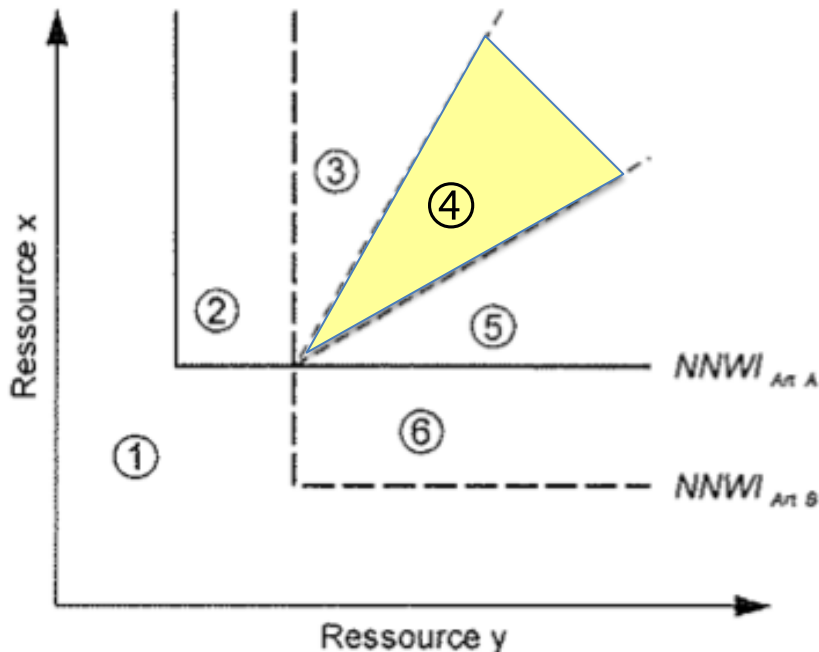
a) **Beide NNWI von Art A liegen tiefer als von Art B** \Rightarrow A kann bei geringer Ressourcen-Konzentration überleben als B \Rightarrow **3 Möglichkeiten**



- 1) **Angebotspunkt** zumindest für eine Ressource unterhalb beider NNWI \Rightarrow keine der Arten kann überleben
- 2) **Angebotspunkt** zwischen NNWI: nur A, deren NNWI unter dem Angebotspunkt liegt, überlebt
- 3) **Angebotspunkt** oberhalb beider NNWI: Populationen von A & B können wachsen; mit Populationsgröße steigt Konsumation \Rightarrow Ressourcenkonzentration sinkt unter NNWI von Art B \Rightarrow nur A überlebt

b) NNWIs beider Arten überlappen – 6 weitere Szenarien:

- 1) NNWI beider Arten über Angebotspunkt \Rightarrow keine Art überlebt
- 2) NNWI von A unter Angebotspunkt \Rightarrow B stirbt an Ressourcenmangel x; nur A überlebt; analog (6), hier überlebt B
- 3) beide Arten können anfangs wachsen; Angebotspunkt liegt aber nur wenig über NNWI für Ressource x von B; steigende Konsumation (Populationswachstum) \Rightarrow Ressourcenkonzentration fällt unter NNWI von B \Rightarrow B stirbt aus; analog (5), hier stirbt A aus



4) Zunächst wachsen beide Populationen, weil Angebotspunkt über beiden NNWI; Populationswachstum steigert Konsumation \Rightarrow reduziert aktuelle Ressourcenkonzentration; Schnittpunkt der NNWI \Leftrightarrow kein Populationswachstum:
Art A \Rightarrow Mangel an Ressource x
Art B \Rightarrow Mangel an Ressource y

Konsequenz aus Tilman-Modell der differenzierten Ressourcennutzung

Langfristige Koexistenz zweier Arten nur möglich, wenn

1. **Jede** der beiden von **einer Ressource stärker begrenzt** wird als die andere → deutliche **minimale Nischentrennung**
2. Ressourcen**angebot** in ausgeglichenem Verhältnis zum Angebot
3. Sonst: **Konkurrenz-Ausschluss** als einziges **Gleichgewicht**

Grenzen der (reinen) Nischen-Theorie

Koexistenz sehr artenreicher Gemeinschaften

- Wie plausibel ist dann Annahme ausreichender **Nischentrennung**?
- Vor allem: Organismen mit **sehr ähnlichen Ressourcenansprüchen**

Paradox of plankton

Margalef & Hutchinson; hohe Diversität im **Phytoplankton**: alle Licht & anorganische Nährstoffe \Rightarrow warum so hohe Diversität in scheinbar homogenem Medium?

Bäume in tropischen Tiefland-Regenwäldern

hohe Artendichte: alle Licht & anorganische Nährstoffe \Rightarrow warum so hohe Diversität in scheinbar homogenem Terrain?

- **Nicht-Gleichgewichts**-Konzepte (Huston, Connell)
- **Neutrale** Theorie (Hubbell)