

# Verteilung von Organismen im Raum

Verteilung innerhalb einer Population

## **Zufällige Verteilung**

Mittelwert der Abstände  $\approx$  Varianz

ohne erkennbare Regeln: Ortswahl  $\pm$  **unbeeinflusst** von anderen Individuen

selten in ökologischen Systemen; Ursache: zufällige **Dispersion**

## **Regelmäßige Verteilung**

Mittelwert der Abstände  $>$  Varianz

maximaler Abstand zwischen Individuen

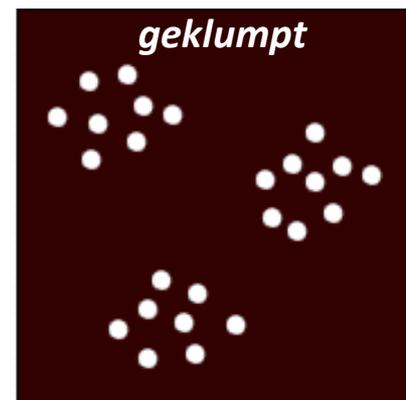
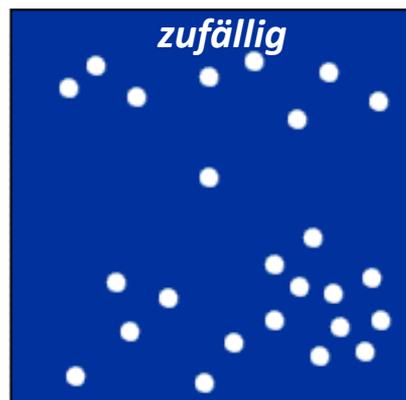
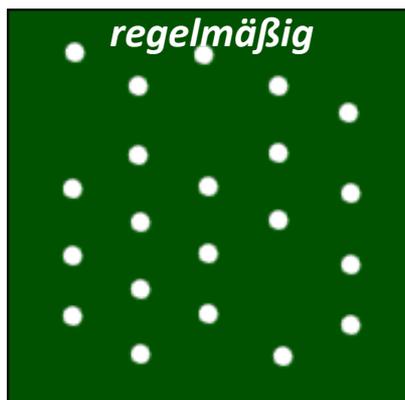
abstoßende Kräfte: Aggression, Territorialität  $\rightarrow$  **intraspezifische Konkurrenz**

## **Aggregierte Verteilung**

Mittelwert der Abstände  $<$  Varianz

anziehende Kräfte – häufigste Verteilungsform in Biologie

Ursachen: Ansammlung von **Ressourcen**, vegetative Vermehrung



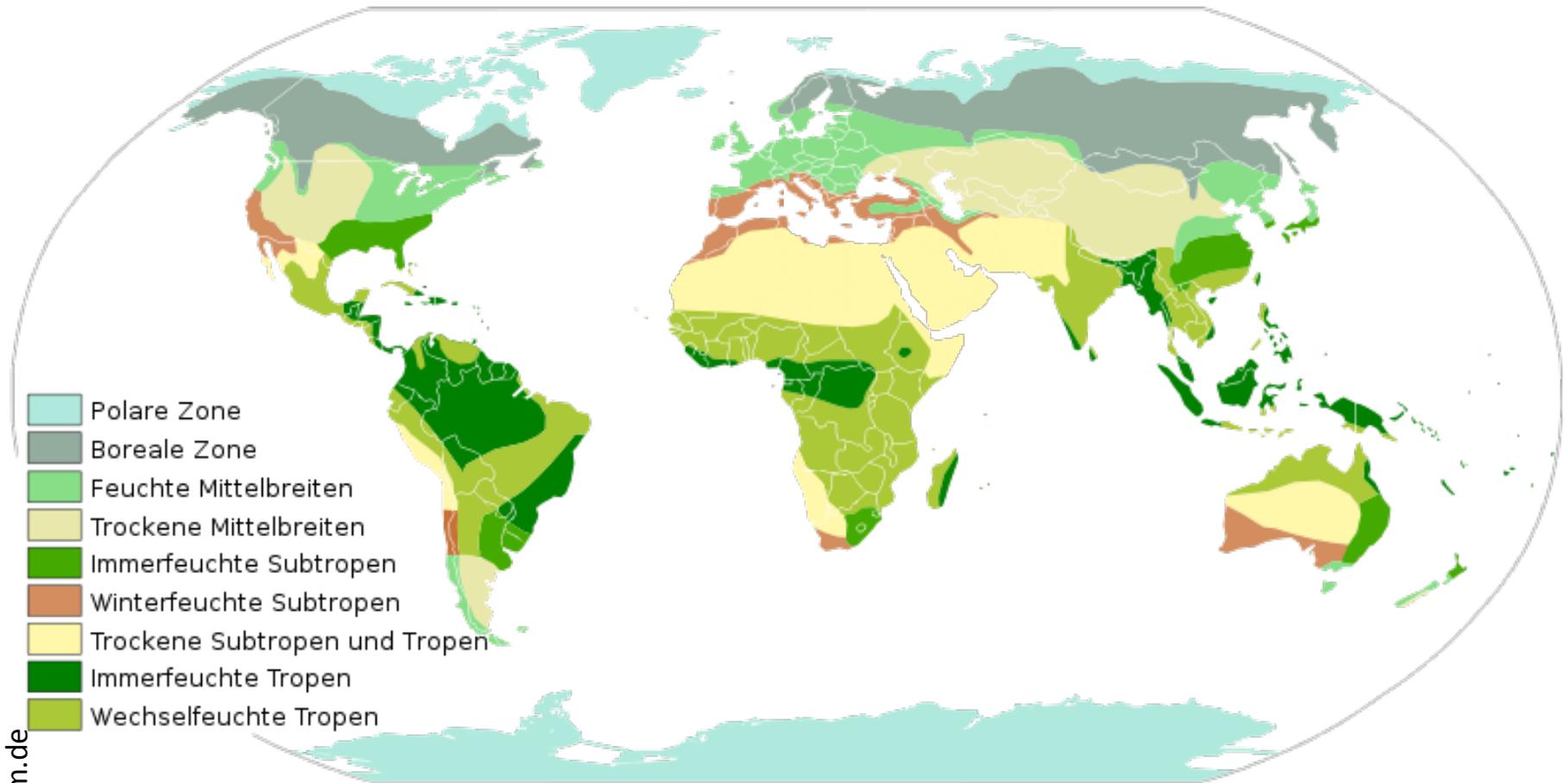
# Großräumige Gliederung der Biosphäre

- abgeleitet aus globalen Verteilungsmustern von Organismen und Lebensgemeinschaften
- geprägt von (*makro-*)*klimatischen* Faktoren (= Physik der Atmosphäre & Ozeane)

## Terrestrische Systeme

- dominiert von **Vegetation** → Primärproduzenten & Strukturbildner
- oberste Hierarchieebene = **Zonobiome**
- Gebiete mit einheitlichem Klima und Vegetationsstruktur  
Grenzen meist ± parallel zu Breitengraden
- Kriterium: **Wuchsform** der Pflanzen, Physiognomie der Vegetation
- gleiches Zonobiom kann auf verschiedenen Kontinenten drastisch anderen Artenbestand aufweisen
- ökoklimatische Gliederung → **9 Zonobiome**

# Die 9 Zonobiome der Erde (H. Walter)



Heinrich K. Walter  
1898-1989

# Kleinräumige Einheiten in der Ökologie

## ***Biozönose (community)***

- Summe (aller) lebenden **Organismen** in definiertem Gebiet
- meist: lokale spezifische Ausprägung eines Zonobioms
- entscheidendes Kriterium → **Artenbestand**

## ***Ökosystem***

- Summe aller lebenden Organismen (= Biozönose) PLUS der abiotischen Eigenschaften in definiertem Raum

***Biotop*** – Lebensraum einer ***Artengemeinschaft*** = „Ökosystem MINUS Biozönose“

***Habitat*** – Lebensraum einer ***Art***

## **Marine Lebensräume**

- Einteilung schwieriger – Wasser ist bewegliches Medium

# Zonierung von Biozönosen: Meer

## Faktoren

- Wasserkörper  
(= *Pelagial*)
- Substrat  
(= *Benthal*)

## Distanz zum Kontinent:

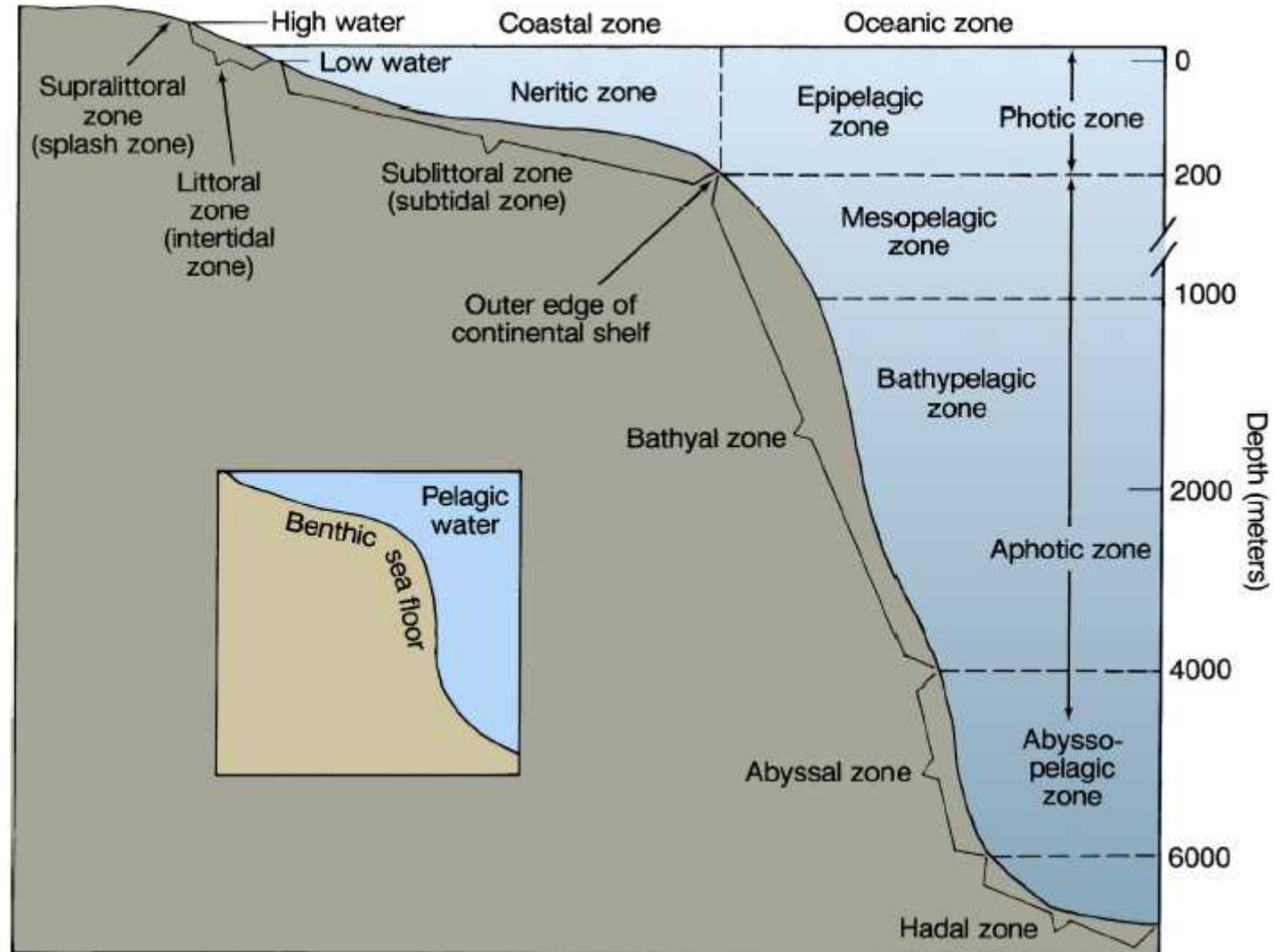
- küstennah
- ozeanisch

## Lichteinfall:

- Euphotisch
- Disphotisch
- Aphotisch

## Tiefe/Druck:

- Epipelagisch
- Mesopelagisch
- Bathypelagisch
- Abyssopelagisch



# Zonierung von Biozönosen: Gebirge

## Faktoren

### Höhenlage:

- Temperatur
- Niederschlag
- Insolation

### Exposition:

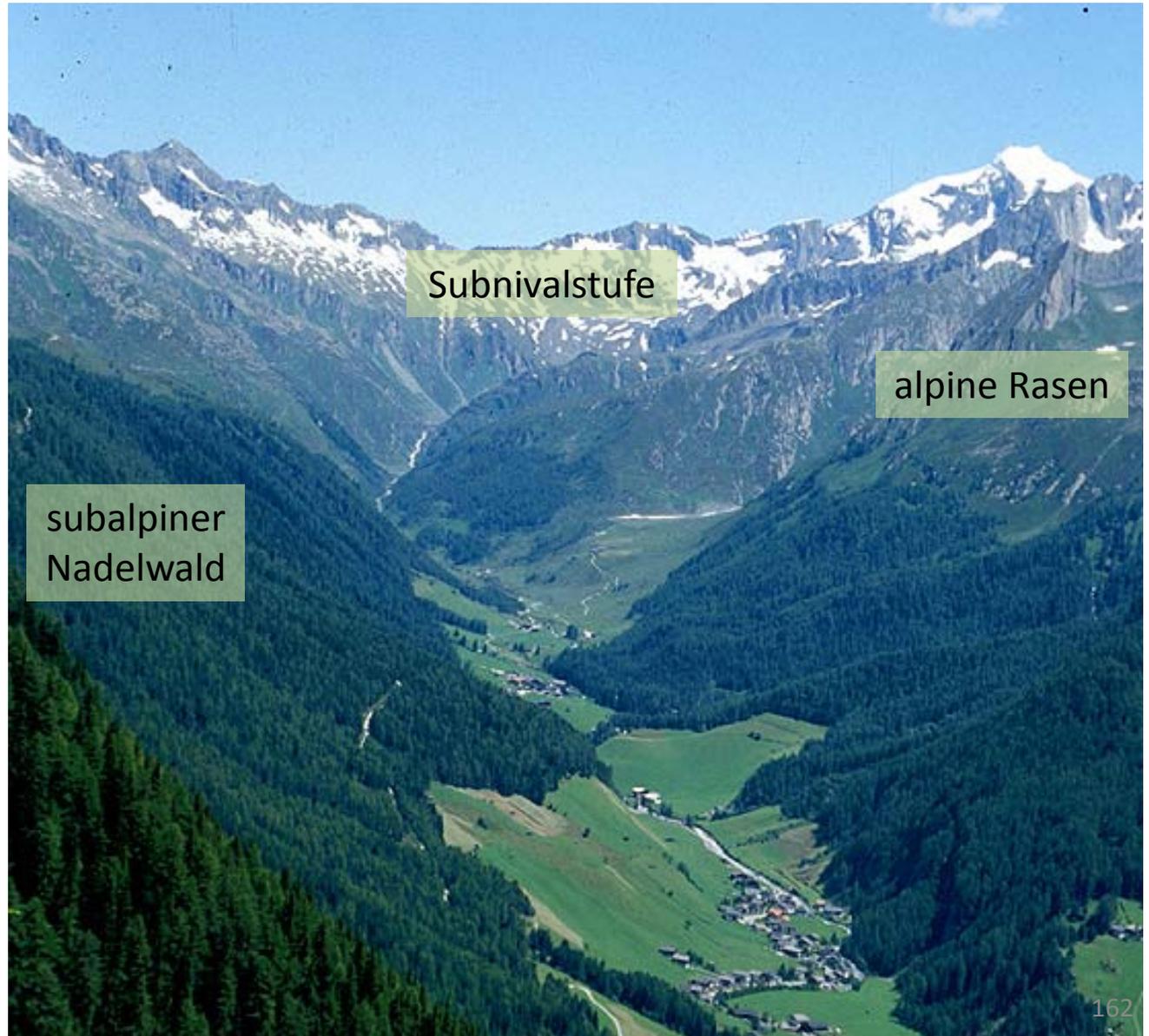
- Insolation

### Boden:

- Grundgestein
- Verwitterung

### Landnutzung:

- Hemerobie

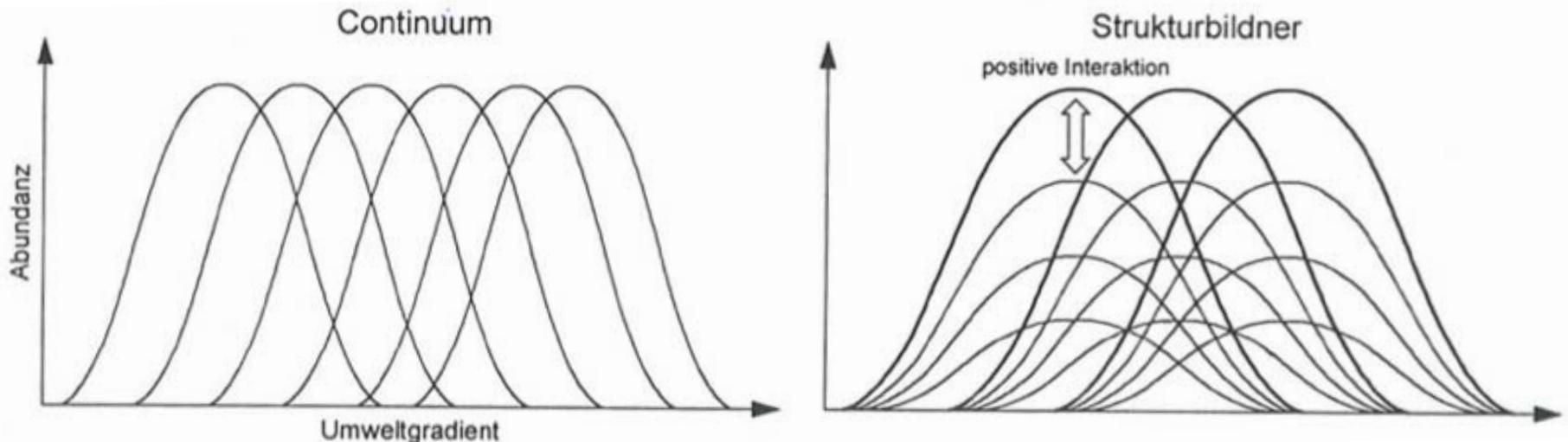


# Grundmuster der Artenverteilung

Vier Grundtypen – Art und Intensität zwischenartlicher Beziehungen

## (1) Voneinander unbeeinflusste Verteilung (*continuum concept*)

- kaum interspezifische Wechselwirkung: wenig Konkurrenz, wenig Zusammenhalt – Arten „individualistisch“
- abiotische Faktoren dominieren Verteilung
- strukturarme Gebiete mit schwachen Gradienten



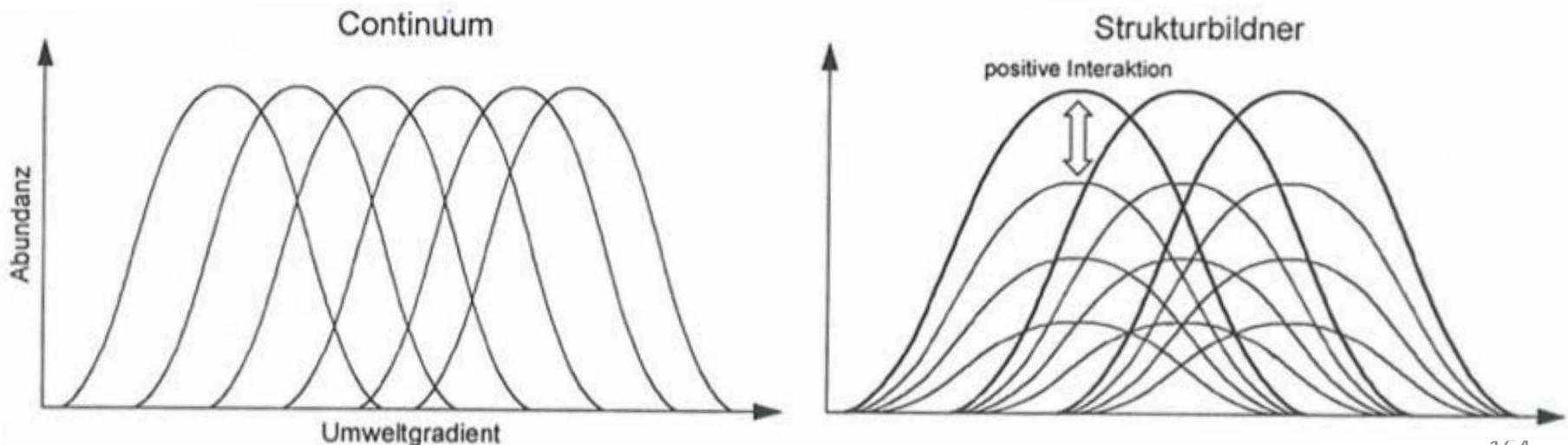
## (2) Strukturbildner

- Konkurrenz & Abstoßung gering
- aber: einige Arten (**Strukturbildner**) wirken *positiv* (anziehend) auf andere
- schwache Gradienten, zugleich **hoch spezialisierte** Organisation

### Beispiel: Korallenriff

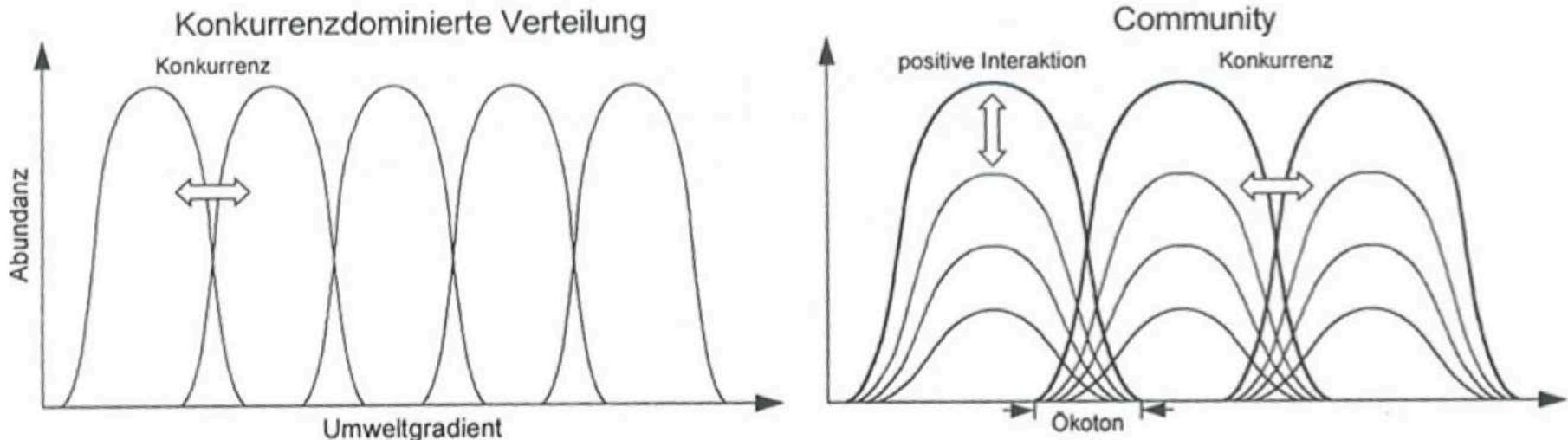
schwacher natürlicher Gradient  $\leftrightarrow$  viele biotische Beziehungen

analog: Baumarten im tropischen Regenwald



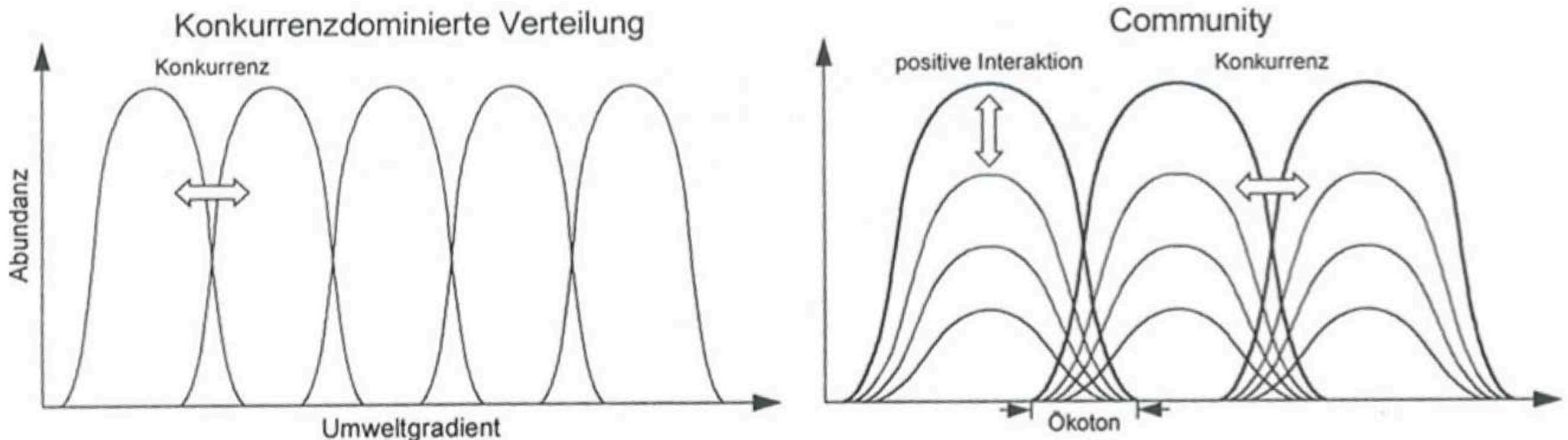
### (3) Konkurrenzdominierte Verteilung

- starke Konkurrenz zwischen Arten, nur wenig Anziehung
- jede Art dominiert von ihr bewohnten Bereich → nahe *carrying capacity*
- geprägt von **Konkurrenzausschluss**
- strukturarme Gebiete, alternative Einnischungsmöglichkeiten fehlen



## (4) Konkurrenz zwischen Strukturbildnern

- repräsentiert das „klassische“ **community concept**
  - (abstoßende und anziehende) Beziehungen dominieren Verteilung
  - **Strukturbildner** – positive Beziehung zu anderen Arten
  - aber: starke Konkurrenz zwischen Strukturbildnern
  - bei scharfen Umweltgradienten bzw. in hoch entwickelten Systemen
- Beispiel: Ameisen-Mosaik in tropischen Wäldern



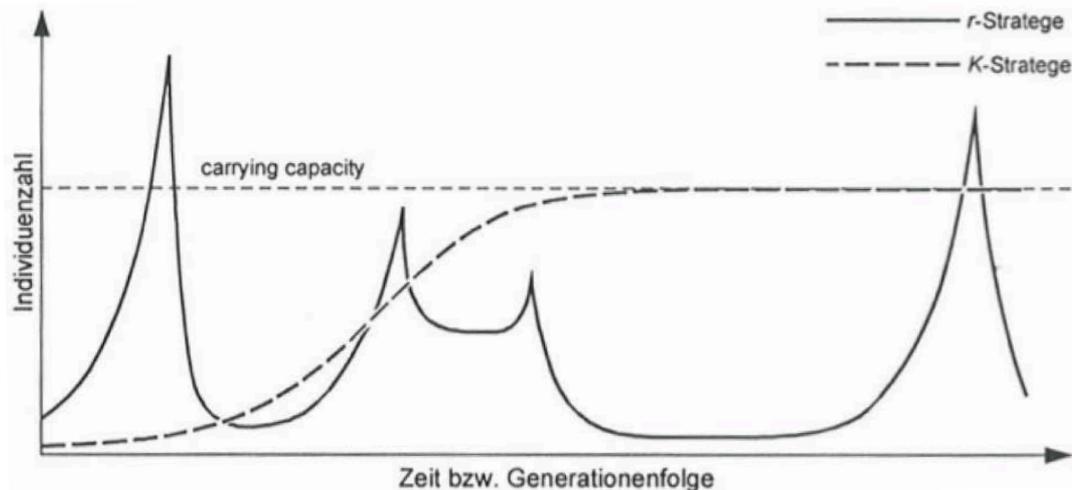
# Verteilung von Organismen in der Zeit

## Periodische Veränderungen

- ausgelöst durch **physikalische Randbedingungen** (Sonnenstand, Mond, Rotation der Erdachse)
- vorhersagbar – Organismen daran angepasst
- Wirkung auf Populationen: Aktivität – Aufenthaltsort – Populationsgrößen
- Gezeitenrhythmik – Verhalten; physiologische Anpassungen
- Tagesrhythmik – Verhalten; Plankton: Verlagerungen
- Lunarperiodik – steuert Max. & Min. des Gezeitenstands; bei Vollmond und Neumond: Unterschied Ebbe ↔ Flut am größten
- Jahresrhythmik: Winter vs. Sommer; Regenzeit vs. Trockenzeit  
Bedeutung nimmt vom Äquator zu polaren Regionen zu

## Nicht-periodische Fluktuation von Populationen

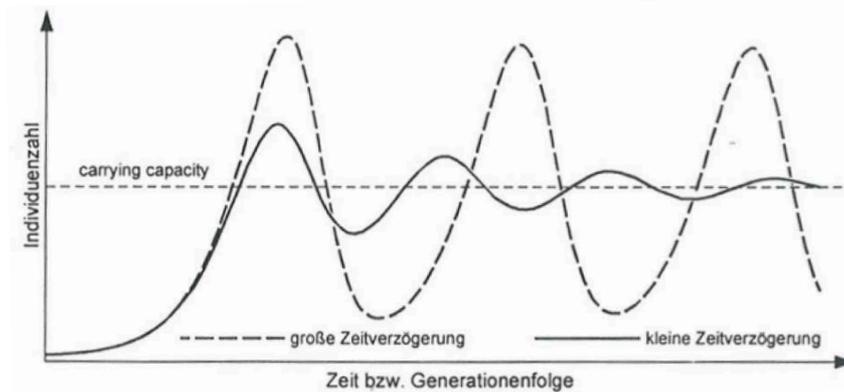
- Ursache: Eigenschaften der **Organismen** (weniger: Randbedingungen)
- Veränderungen aufgrund von Überlebensstrategien oder Beziehungsphänomenen (Räuber-Beute)
- Folge: Abundanz bzw. **Dominanz** der Arten **variiert**



**K-Strategen:** nähern sich der *carrying capacity* asymptotisch an, überschreiten sie nicht → keine Ressourcenerschöpfung

**r-Strategen:** keine reproduktive Regulation, Populationswachstum bis Ressourcenerschöpfung → Zusammenbruch

# Schwankungen der Dichte um *Carrying capacity*



- Konkurrenz (oder Prädation) → oft wirksam mit **Zeitverzögerung**
- mathematische Beschreibung ↔ **Reaktionsverzögerungszeit**  $\tau$   
Zeitabstand: Überschreiten der Kapazität ↔ Wirksamkeit der Konkurrenz (bzw. Prädation)
- je größer  $\tau$ , desto größer **Amplitude** der Schwankung  
→ Population kann nach Überschreiten von  $K$  noch anwachsen
- sehr kleine  $\tau$ -Werte: Schwingungen stark gedämpft

# Möglichkeiten der Wachstumsregulierung in einer Population

## 1) über **Energiefluss**

- *r*-Strategen – stets möglichst viele Nachkommen, unabhängig von Ressourcenverfügbarkeit
- enorme Einbrüche möglich

Beispiel: Forstschädlinge

## 2) durch **Informationsfluss**

- *K*-Strategen – Dichte nahe Kapazität  
⇒ geringere Reproduktion
- Investition in Nachkommen reduziert, obwohl Ressourcen Wachstum zulassen würden

Beispiel: Feldmäuse → bei hoher Artbegegnungsfrequenz steril



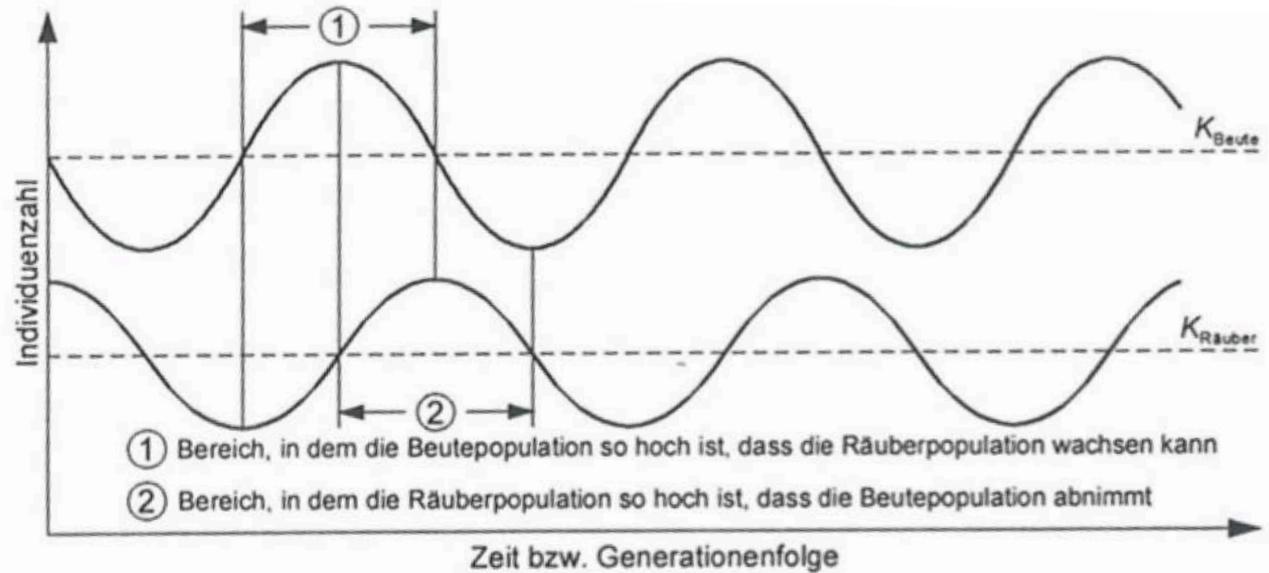
Frostspanner → Kahlfraß



Feldmaus

### 3) Räuber-Beute Beziehungen

- Lotka-Volterra-Modell anwendbar
- wechselseitige Beziehung  $\Rightarrow$  **gekoppelte Schwingung** von Räuber- und Beutepopulation



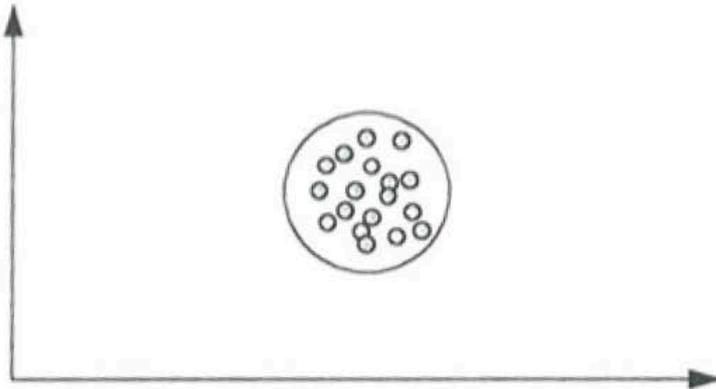
# Dynamik ökologischer Systeme

- variable Bedingungen → Reaktion komplexer Systeme
- vom System selbst generiert (*intrinsisch*) ↔ von außen wirkend (*extrinsisch*)
- Stabilität ≠ **Konstanz**
- analytischer Zugang: *Deskriptoren* von Ökosystem-Zuständen, z. B.
  - Artenzahl
  - Abundanz & Dominanz von (häufigen) Arten
  - Präsenz von Lebensformtypen (Flechten, Sträucher, Bäume ...)
  - Verteilung funktioneller Gruppen
  - Biomasse & Produktivität
- Zustandswerte aus Zeitreihe als Punkte in *Phasen-Diagramm*  
→ **zeitliche Trajektorien**

# Einige Typen von Zustandsänderungen

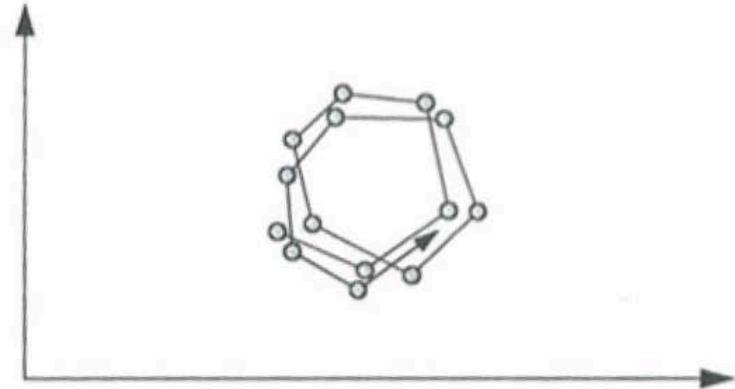
## 1) Konstanz

- Punkte zu verschiedenen Zeiten an  $\pm$  gleicher Stelle
- stochastische Schwankungen (Korallenriff, tropischer Regenwald)



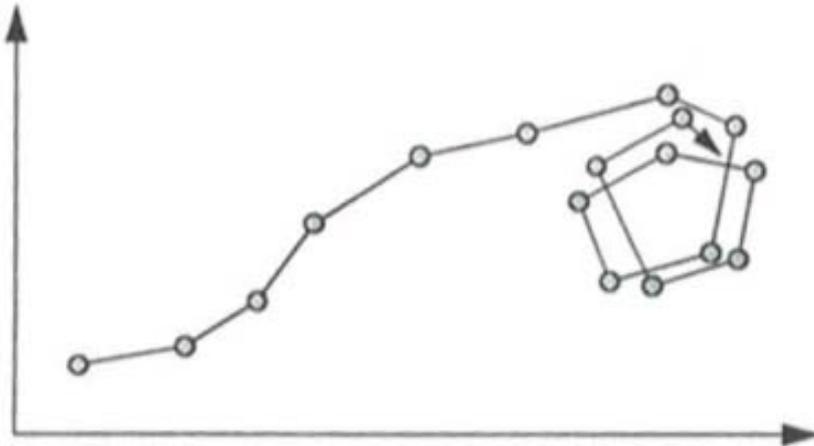
## 2) Stabiles System

- Abweichungen *regelmäßig*, stets Rückkehr zur Ausgangssituation
- zyklische Schwankungen (nemoraler Wald im Zyklus der Jahreszeiten)



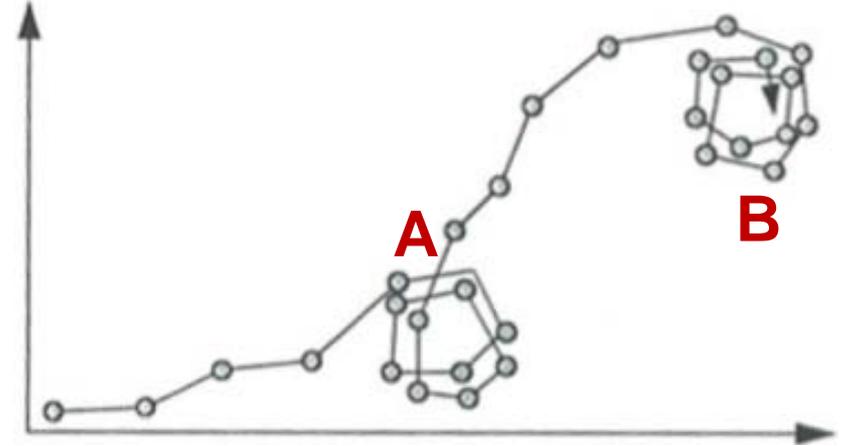
### 3) Sukzession

- System verändert sich **vorübergehend** in bestimmte Richtung
- Abfolge kurzlebiger Stadien
- System endet in (zyklischem) stabilem Zustand → **Klimax**  
(Waldregeneration nach Feuer)



### 4) Multiple stabile Zustände

- **Metastabilität**
- System verändert sich zunächst gerichtet → stabiler Zustand A
- evtl. gerichtete Entwicklung → zweiter stabiler Zustand B  
(Wechsel: Grasland ↔ Wald;  
z. B. Savanne, Waldsteppe,  
Kulturlandschaft)



# Störungsökologie – einige Grundbegriffe

- **Störung** (*disturbance*): ein auf den Systemzustand verändernd wirkender Einfluss
- **Störfaktor** (*stressor*): Ursache der Störung
- **Perturbation**: Veränderung des Systems als Reaktion auf Störungswirkung

## **Störungen...**

... beeinflussen **Artenzusammensetzung** der Biozönosen (*intermediate disturbance*, Sukzessionen, ...)

... beeinflussen **Funktion** von Ökosystemen

... variieren in **Frequenz** und **Amplitude**

... Systeme variieren in ihrer **Reaktionsfähigkeit**

# Vier wichtige Begriffe zum Stabilitätsverhalten

**1) Resistenz (*inertia*, Trägheit): *Widerstand* gegen verändernde Tendenzen**

hohe Resistenz ↔ ausgeprägte interne Regulationsmechanismen

**2) Resilienz: *Fähigkeit* eines Systems, nach Veränderungen zum Ausgangszustand *zurückzukehren***

*Resistenz* und *Resilienz* oft negativ korreliert

Tropischer Regenwald: hohe Resistenz; aber wenn flächig abgeholzt: kaum Möglichkeit der Regeneration = geringe Resilienz



**3) Elastizität:** *Geschwindigkeit*, mit der System nach Auslenkung in Ausgangszustand zurückkehrt

Mikroorganismen: geringe Resilienz, hohe Elastizität;  
falls Rückkehr möglich, dann sehr rasch

Temperate Wälder: hohe Resilienz, geringe Elastizität;  
Erholung von Kahlschlag möglich, aber sehr langsam

**4) Persistenz:** *Zeitraum*, den ein System in einem Zustand verbringt  
Klimax: lang persistentes System ↔ Sukzessionsphasen: kurzlebige  
Besiedlungsstadien mit jeweils geringer Persistenz

# Sukzessionen

- charakteristische **gerichtete Abfolge** kurzlebiger Besiedlungsstadien  
= geringe Persistenz
- falls keine weiteren Störungen  $\Rightarrow$  Rückkehr zu stabilem Zustand  
= *Klimax*
- **Primäre Sukzession**: Entstehung völlig neuer Lebensräume  
(neue Inseln im Ozean; nach Vulkanausbruch o. Gletscherrückzug)
- **Sekundäre Sukzession**: viel häufiger; beginnt bei schon vorher existierendem, instabil gewordenen System
- Systeme in **dauerhafter sekundärer Sukzession**  $\leftrightarrow$  Folge periodischer Störungswirkung (z. B. Phytoplanktonblüten)
- Trends: **Zunahme** der **Artenzahl** und **Komplexität**

# Sukzession – von Weideland zum Wald

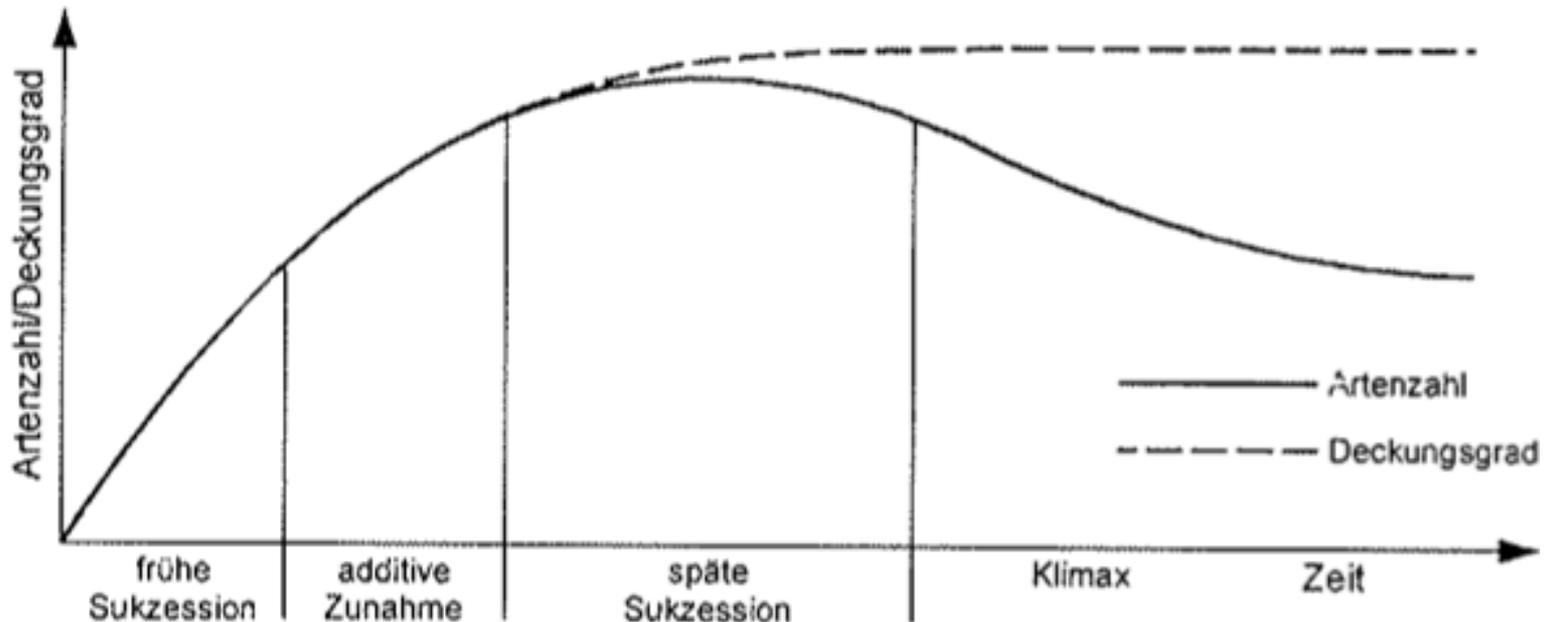


# Prozesse im Sukzessionsverlauf

CONNELL & SLAYTER → 3-Phasen-Modell

## 1. Frühe Phase: *Facilitation*

- Pionierarten (*fugitive species*) ⇒ wenig Beziehungen zu anderen Arten
- *r*-Strategen = gute Besiedler, aber schwache Konkurrenten
- durch Besiedlung System umgeformt ⇒ bewohnbar für anspruchsvollere Arten (→ Humusbildung, Strukturbildung ...)
- verdrängt durch konkurrenzstärkere Arten (→ CSR-Dreieck: GRIME)

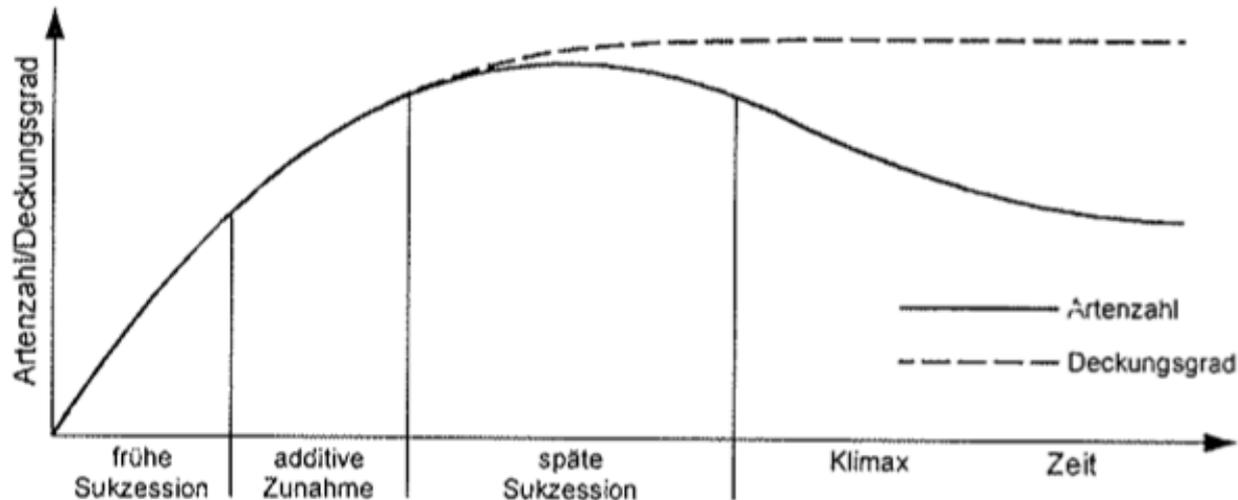


## 2. Mittlere Phase: *Toleranz*

- zunächst noch freier Raum  $\Rightarrow$  additive Zunahme der Artenzahl
- steigende Besiedlungsdichte  $\Rightarrow$  Konkurrenz  $\uparrow$   $\Rightarrow$  Artenzahl steigt immer langsamer

## 3. Späte Phase & Klimax: *Inhibition*

- Lebensraum dicht besiedelt – intensive Konkurrenz
- vorhandene Arten: verhindern weitgehend Eindringen neuer Arten & Etablierung neuer Individuen der vorhandenen Arten
- Artenzahl sinkt  $\Rightarrow$  nur konkurrenzstärkste Arten persistieren
- K-Strategen (bzw. C-Strategen) im Vorteil



# Ökologie der Ökosysteme

- Alle lebenden Systeme gekennzeichnet durch:
  1. hohen **Ordnungszustand** (= **geringe Entropie**)
  2. hohen **Informationsgehalt**
  3. **Energiefluss**: treibende Kraft hinter allen Veränderungen
- Permanenter, dosierter und **kontrollierter Energiefluss** – wesentliches Merkmal lebender Systeme
- *potentielle* (= gespeicherte) E. → *kinetische, thermische, ...* Energie
- **lebende** Systeme – weitab vom **thermodynamischen Gleichgewicht**
- **Energie-Erhaltungssatz**
- **Energie** (gespeicherte Arbeit): 1 Joule (J); **Leistung**: Energiefluss pro Zeiteinheit = 1 Watt (W) = 1 Js<sup>-1</sup>
- **Energiequellen für Lebewesen** – zwei Voraussetzungen:
  - Erhalt des hohen Ordnungszustands
  - in ausreichender Menge verfügbar

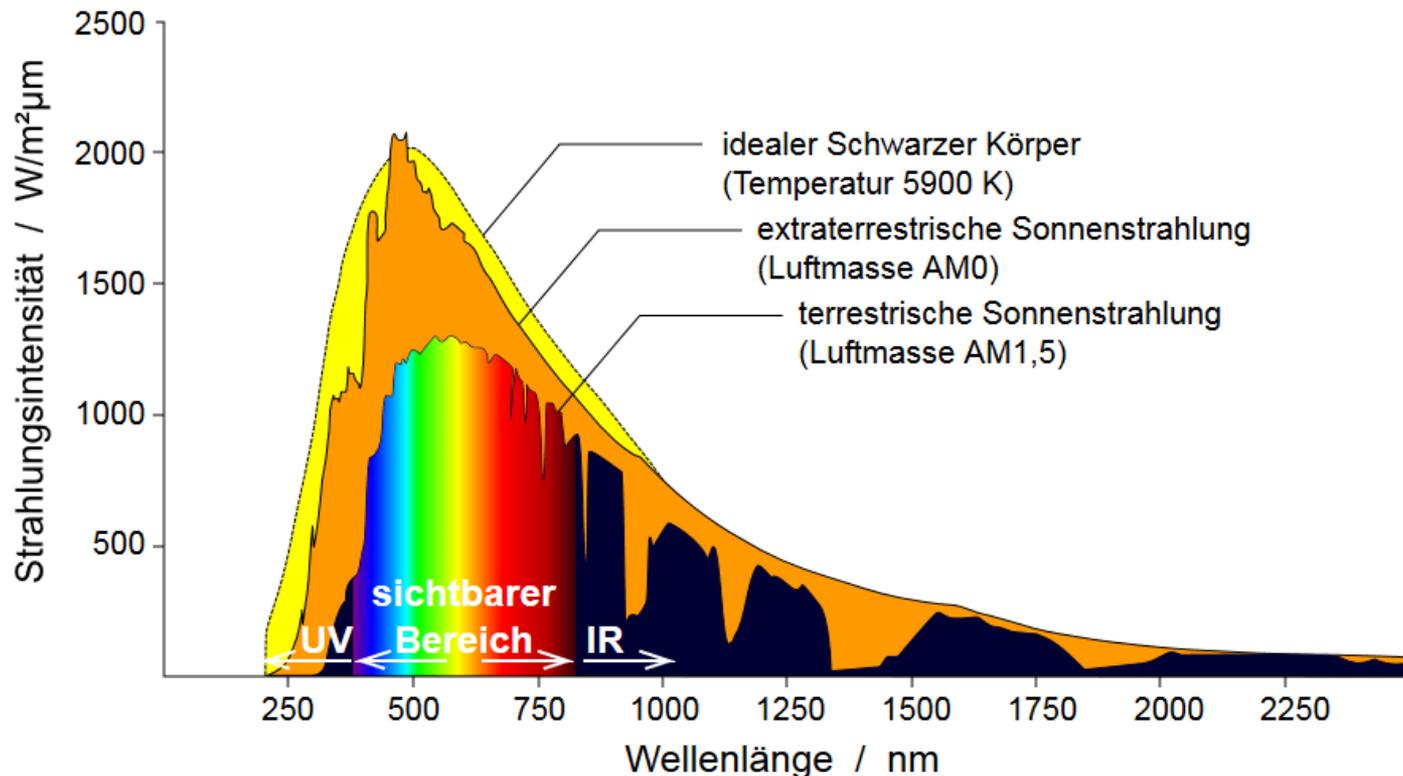
# Zwei energetische Randbedingungen

## **Gravitationsenergie**

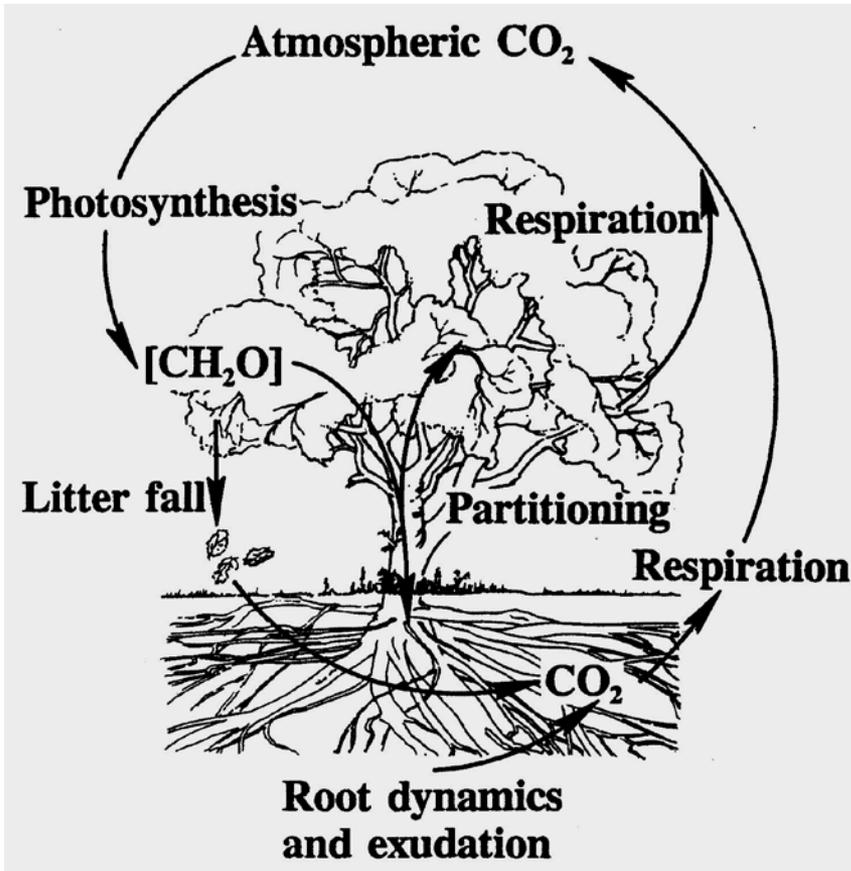
- von Sonne und Mond – (nur) 3 TW =  $10^{12}$  W
- Sonne → Umlaufbahn der Erde; Mond → Gezeiten der Meere

## **Strahlungsenergie**

- Sonnenstrahlung – Solarkonstante:  $1.367 \text{ W m}^{-2}$
- Photosynthese: ca. 40 TW = 0,02% des globalen Strahlungsflusses



# Energetik eines Ökosystems



## Photo-autotrophe Organismen:

- Sonnenenergie → energiereiche organische Verbindungen
- fixieren dabei CO<sub>2</sub>
- **Primärproduktion** (*primary productivity*): Rate der Umwandlung: Lichtenergie → chemische E. bei **Photosynthese**
- **Bruttoprimärproduktivität** (*gross primary productivity GPP*): Gesamtrate der Photosynthese
- **Nettoprimärproduktivität** (*net primary productivity NPP*): Energie gespeichert als organisches Material – nach **Respiration**

$$NPP = GPP - R$$

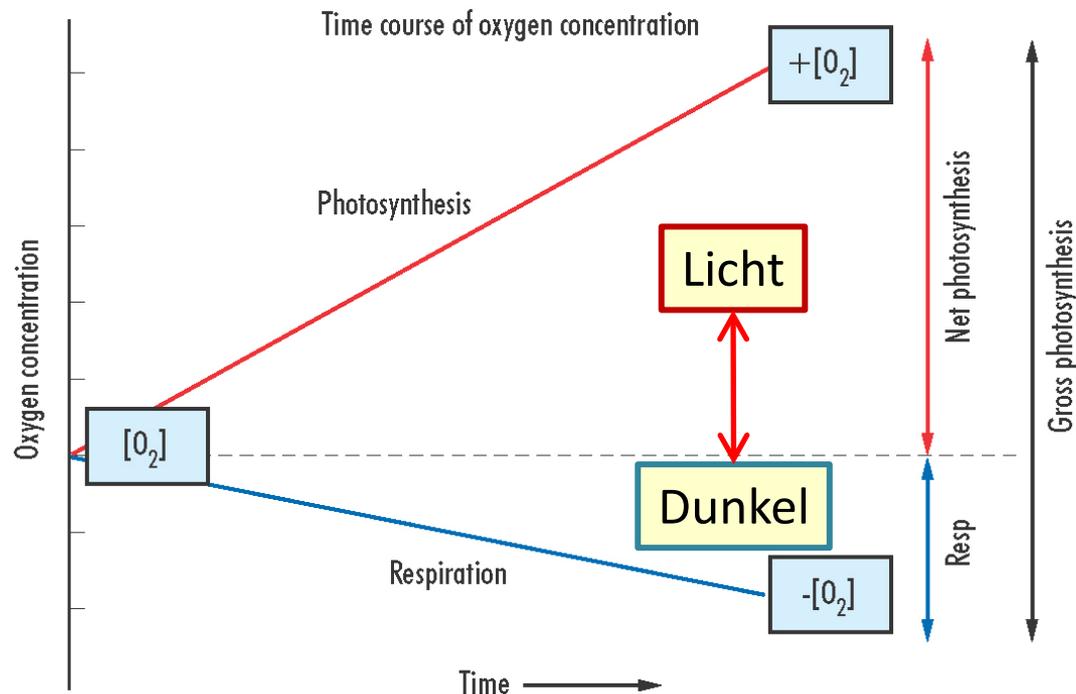
# Wie wird Primärproduktion *gemessen*?

**Biomasse:** akkumuliertes organisches Material in einem Gebiet  
→ *standing crop* ( $\text{g m}^{-2}$ ) = *Pool*

**Produktivität:** *Rate* der Akkumulation organischen Materials durch Photosynthese ( $\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ ) = *Flux*

Zunahme der Biomasse über Zeit  
v.a. in **terrestrischen** Systemen

Produktion bzw. Verbrauch von  $\text{O}_2$   
v.a. in **aquatischen** Systemen



# Globale Primärproduktion

- **marine** und **terrestrische** Primärproduktion – ungefähr **gleich groß**:  
40-50 Pg C yr<sup>-1</sup> (1 Petagramm = 10<sup>15</sup> g)
- aber: marine Pflanzenbiomasse **nur ca. 1%** der globalen
- gesamte globale PP:  $\approx 10^{16}$  g C yr<sup>-1</sup>;  $\approx 10^{15}$  mol C yr<sup>-1</sup>

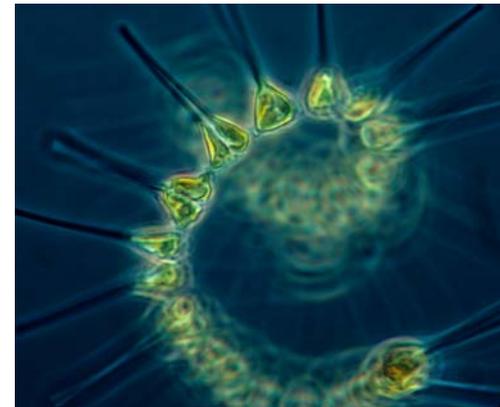
## Terrestrische Systeme

- multizelluläre Organismen  
= *Landpflanzen*
- Beweidedruck gering (5 % yr<sup>-1</sup>)
- langsames Wachstum

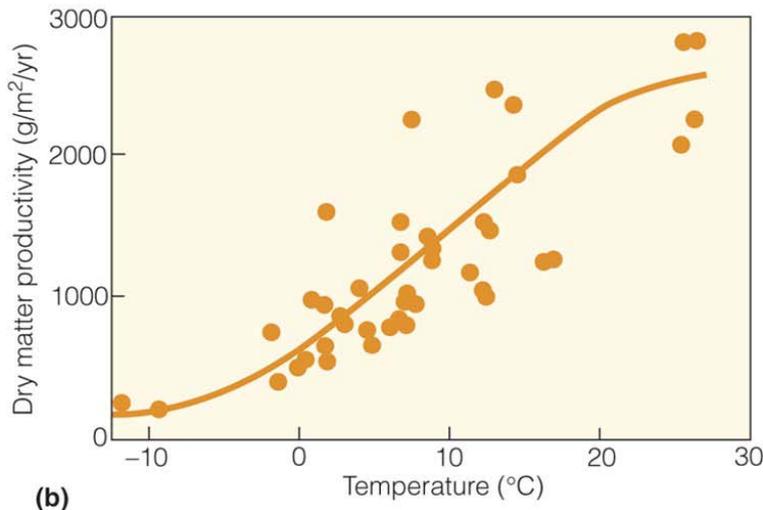
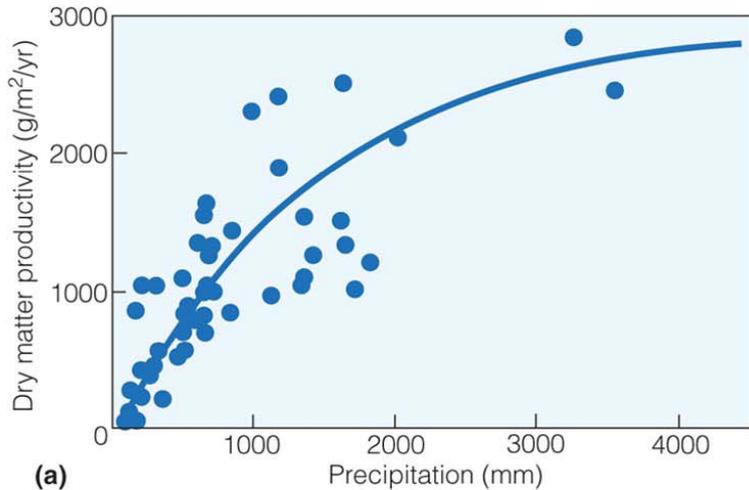


## Aquatische Systeme

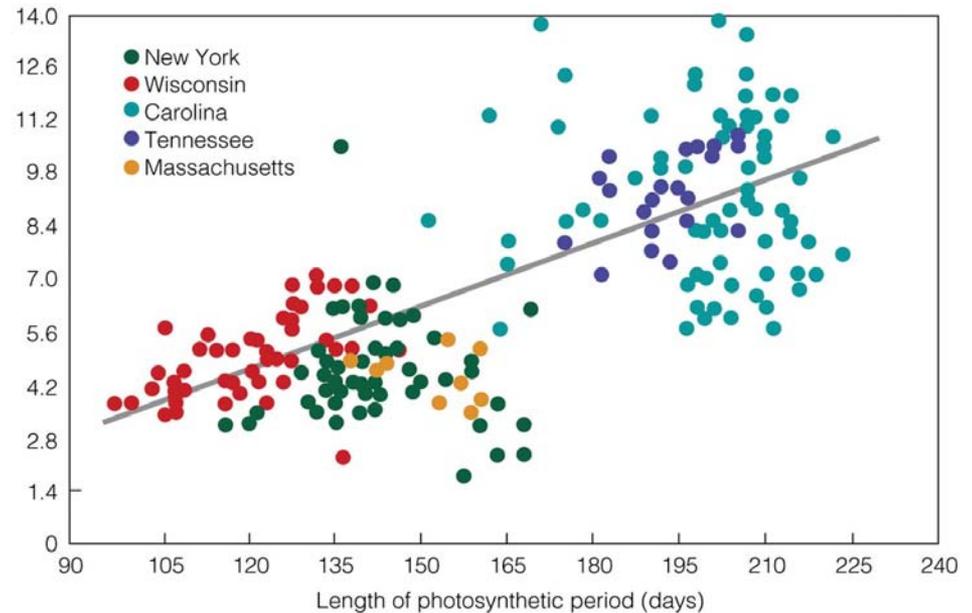
- Mikroorganismen  
= *Phytoplankton*  
v. a. Diatomeen, Dinoflagellaten
- hohe Wachstumsraten
- hoher Beweidedruck



# Temperatur und Wasser kontrollieren Primärproduktion in **terrestrischen** Systemen



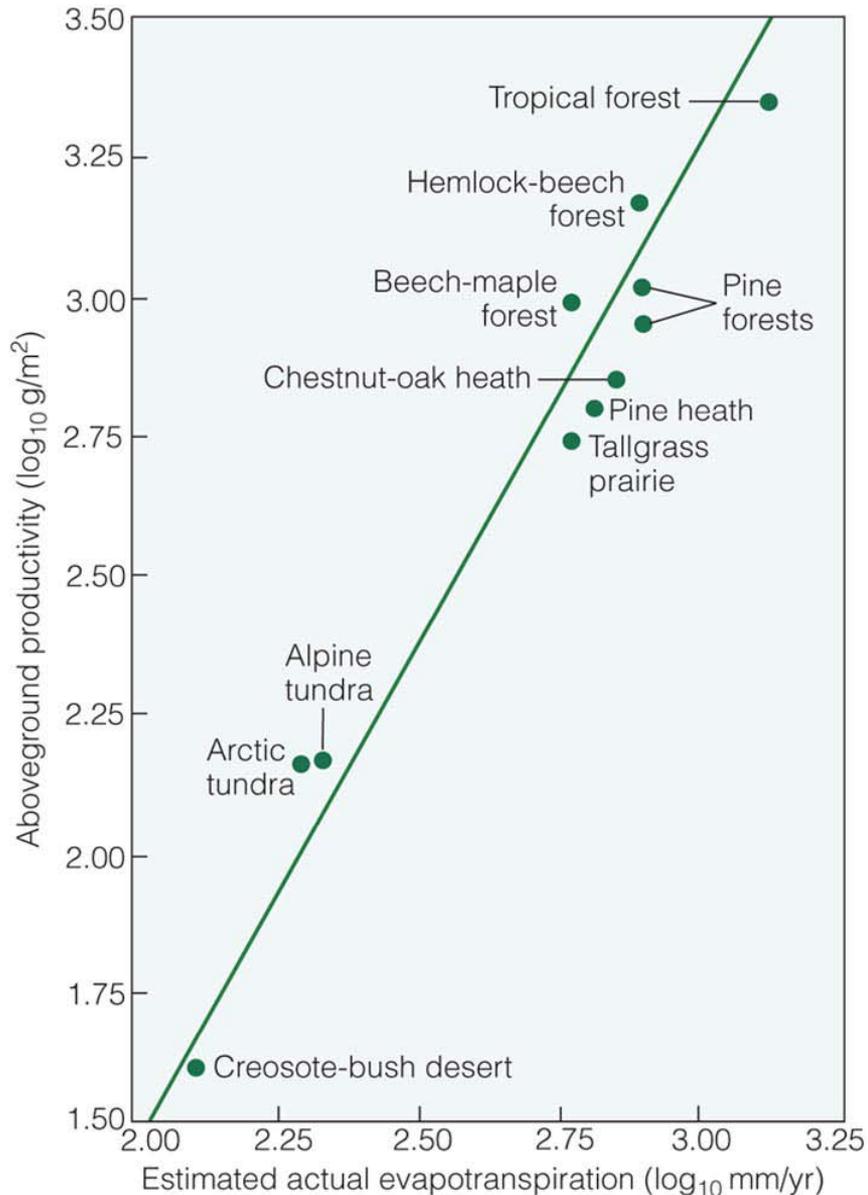
- NPP abhängig von H<sub>2</sub>O-Verfügbarkeit → H<sub>2</sub>O-Verlust bei Photosynthese
- NPP steigt mit Temperatur (RGT-Regel)



Copyright © 2006 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

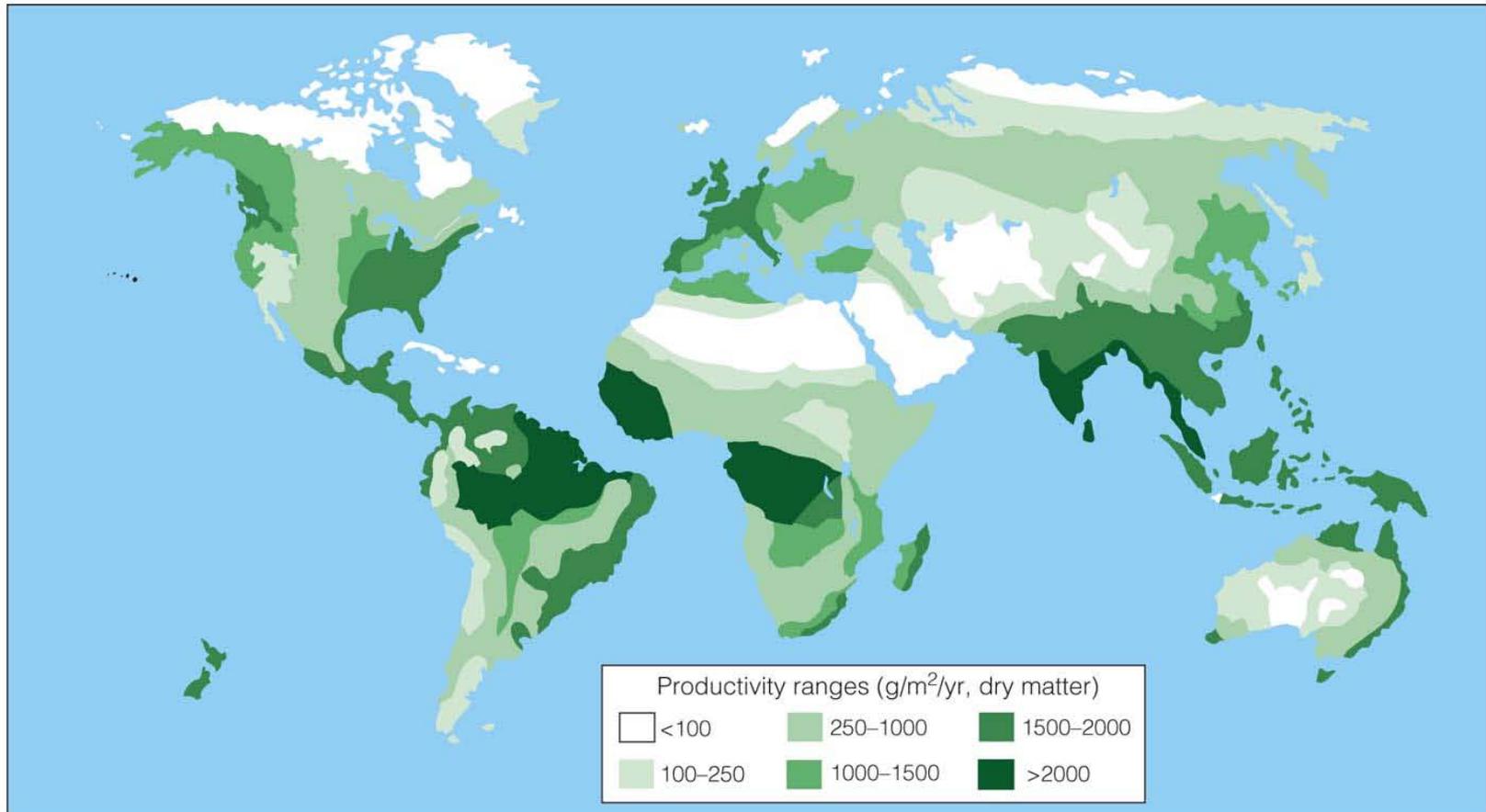
Beispiele: Wälder, Nord-Amerika

# Primärproduktion und Evapotranspiration



- **Evapotranspiration** = Summe aus Transpiration (Organismen) und Evaporation (Boden)
- Nimmt mit T zu
- Maß für **H<sub>2</sub>O-Verfügbarkeit** im Ökosystem
- Hohe T gekoppelt mit guter H<sub>2</sub>O-Verfügbarkeit → hohe **NPP**

# Globale Verteilung der *terrestrischen* NPP



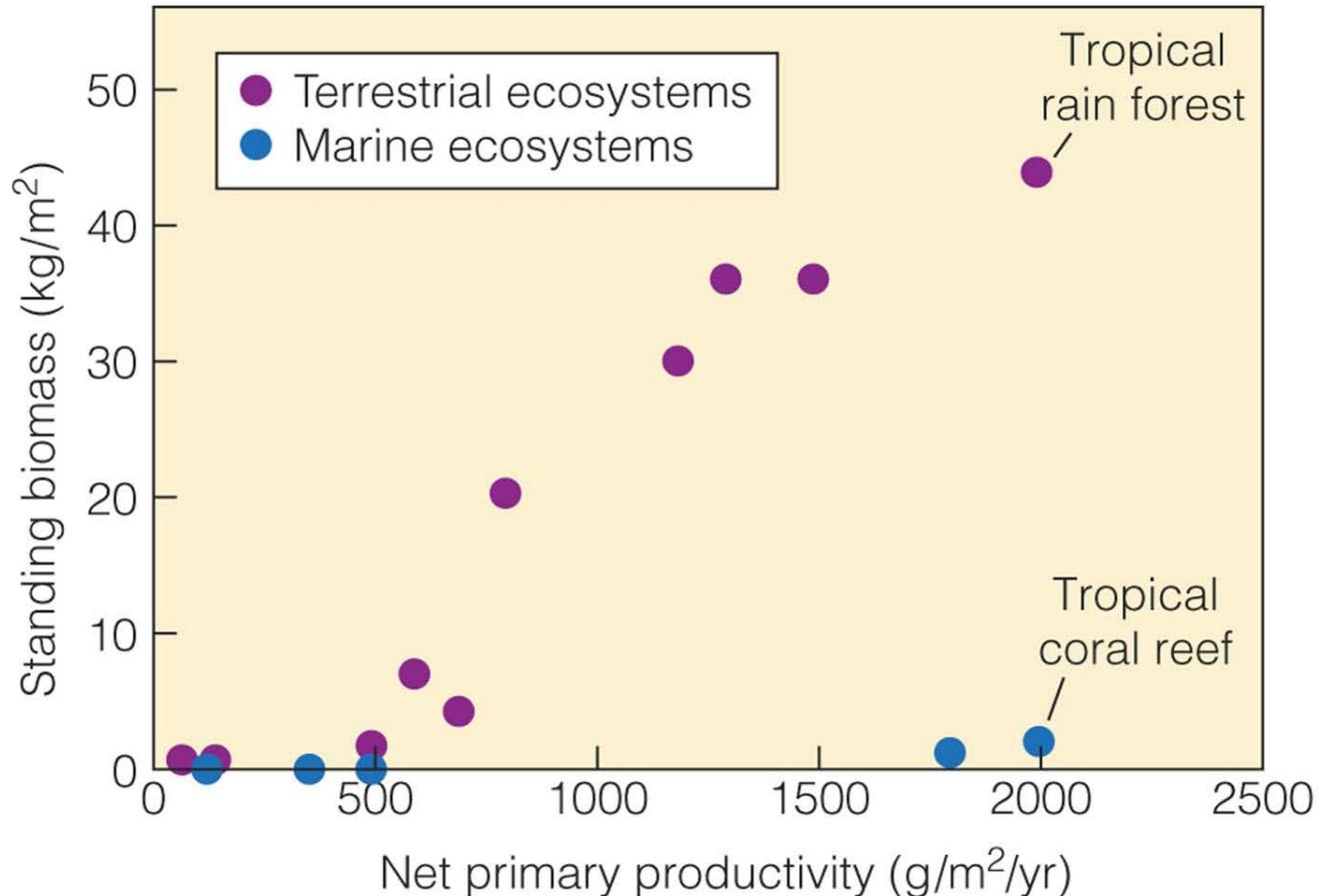
Copyright © 2006 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

- Muster – reflektiert globale Temperatur- & Niederschlagsverteilung
- hohe NPP: **äquatoriale Zone** & Küstenregionen
- geringe NPP: Kälte- und Hitze-**Wüsten**

# NPP verschiedener Biome

Ecosystems (in Order of Productivity)	Area (10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup> )	Mean Net Primary Production per Unit Area (g/m <sup>2</sup> /yr)	World Net Primary Production (10 <sup>9</sup> Mt/yr)	Mean Biomass per Unit Area (kg/m <sup>2</sup> )
<i>Continental</i>				
Tropical rain forest	17.0	2000.0	34.00	44.00
Tropical seasonal forest	7.5	1500.0	11.30	36.00
Temperate evergreen forest	5.0	1300.0	6.40	36.00
Temperate deciduous forest	7.0	1200.0	8.40	30.00
Boreal forest	12.0	800.0	9.50	20.00
Savanna	15.0	700.0	10.40	4.00
Cultivated land	14.0	644.0	9.10	1.10
Woodland and shrubland	8.0	600.0	4.90	6.80
Temperate grassland	9.0	500.0	4.40	1.60
Tundra and alpine meadow	8.0	144.0	1.10	0.67
Desert shrub	18.0	71.0	1.30	0.67
Rock, ice, sand	24.0	3.3	0.09	0.02
Swamp and marsh	2.0	2500.0	4.90	15.00
Lake and stream	2.5	500.0	1.30	0.02
Total continental	149.0	720.0	107.09	12.30
<i>Marine</i>				
Algal beds and reefs	0.6	2000.0	1.10	2.00
Estuaries	1.4	1800.0	2.40	1.00
Upwelling zones	0.4	500.0	0.22	0.02
Continental shelf	26.6	360.0	9.60	0.01
Open ocean	332.0	127.0	42.00	0.003
Total marine	361.0	153.0	55.32	0.01
World total	510.0	320.0	162.41	3.62

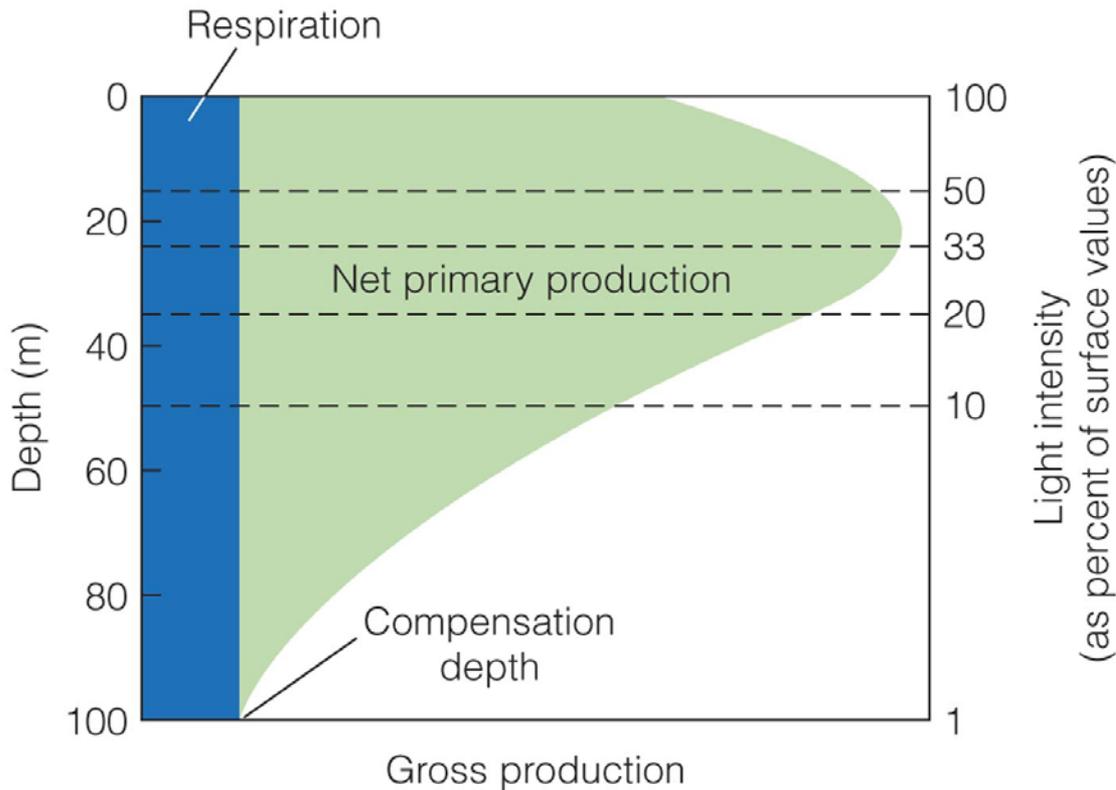
# Biomasse und Produktivität



Copyright © 2006 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

- *terrestrische* Systeme: **eng korreliert**
- *marine* Systeme: auch hoch produktiv → geringe Biomasse
- Ursache: geringe Grösse d. Produzenten, hoher Beweidedruck

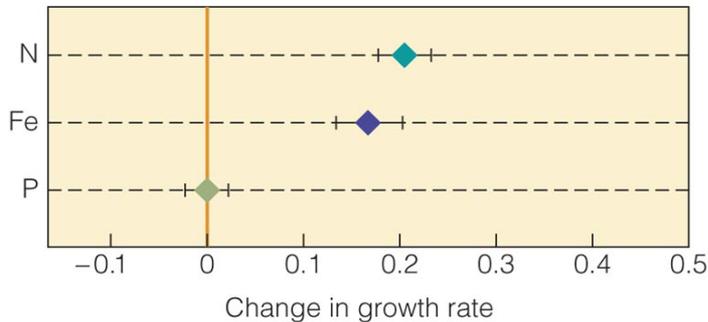
# Licht, Temperatur und Nährstoffe kontrollieren Primärproduktion in **aquatischen** Systemen



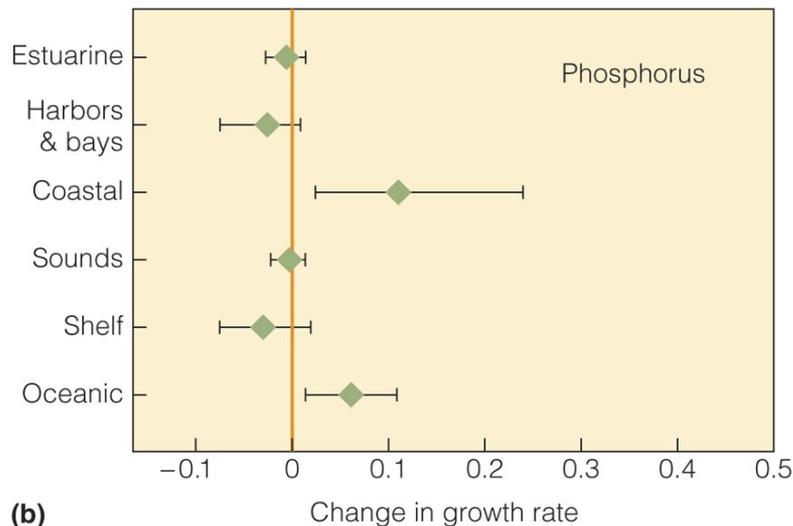
Copyright © 2006 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

- **Lichtverfügbarkeit** limitiert Photosynthese
- NPP sinkt mit Wassertiefe
- Kompensations-Tiefe:  
Atmung verbraucht so viel Energie, wie GPP nachliefert  
 $NPP = 0$  bzw.  $GPP = R$
- darunter: Phytoplankton nicht dauerhaft lebensfähig

# Düngung steuert *marine* Produktivität



(a)



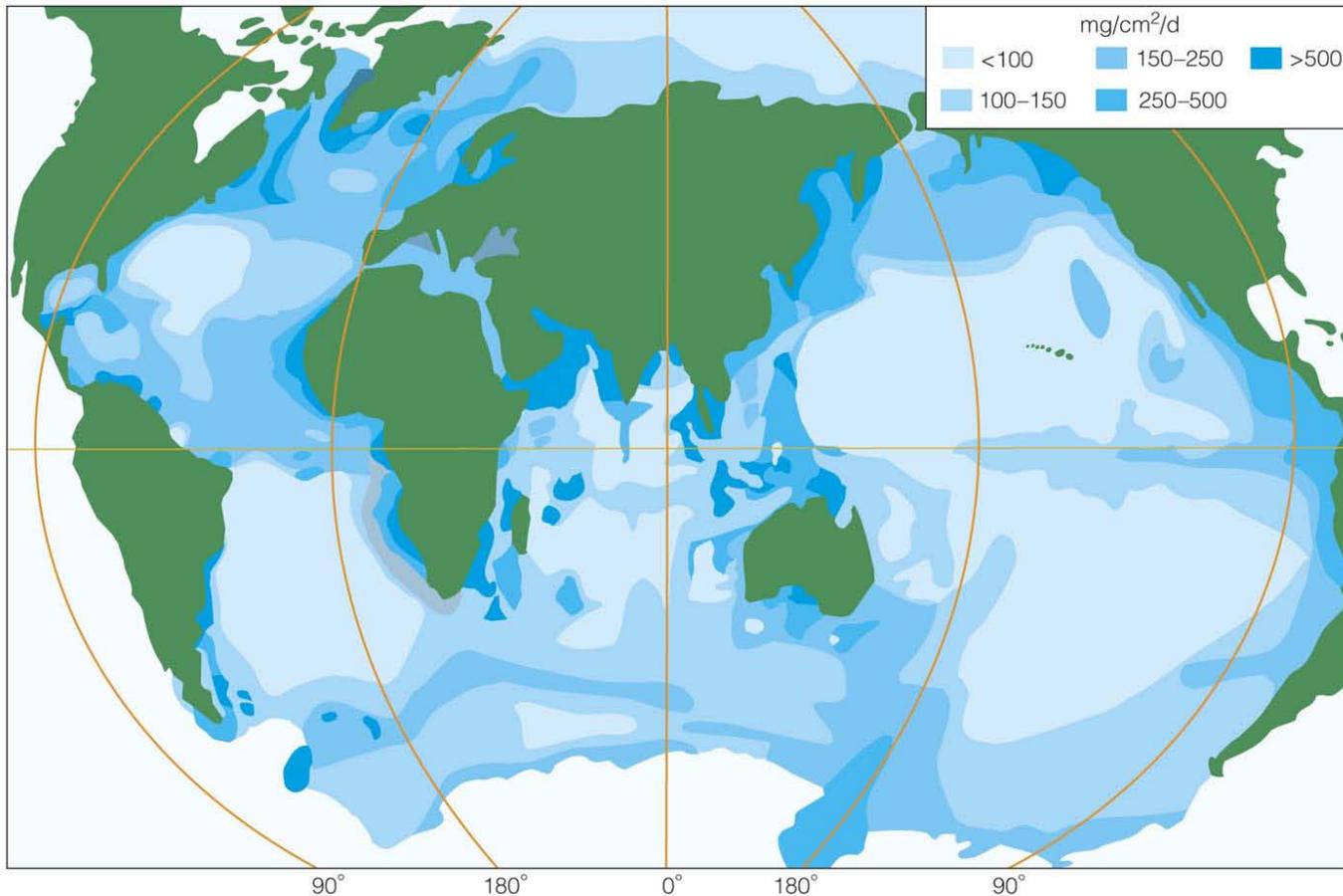
(b)

## Phytoplankton-Wachstum: Synthese aus 303 Experimenten

- N-Düngung → stärkste Stimulation, Fe ähnlich, P geringer Einfluss
- N:P-Verhältnis: 16:1
- Einfluss von P-Düngung – abhängig vom Ökosystem

# Globale Verteilung der *marinen* NPP

hohe Produktivität ↔ **Küsten**lebensräume



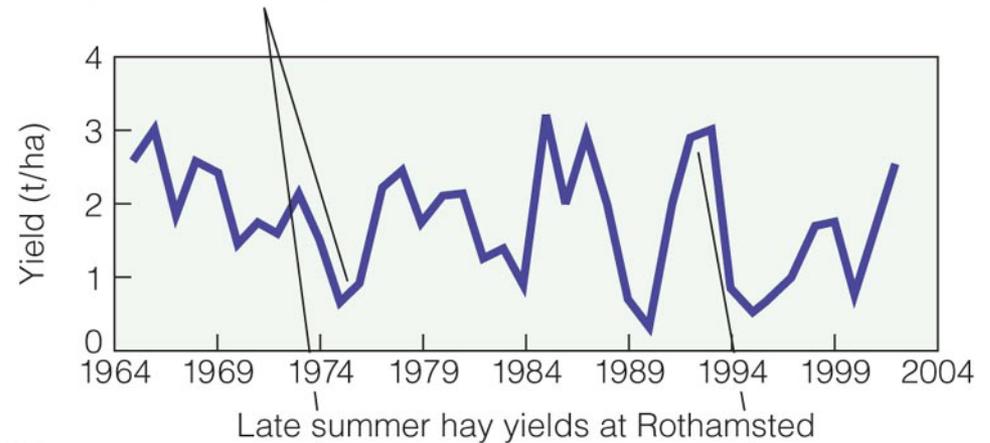
- **Starker Transport** von Nährstoffen: Meeresboden → Oberfläche
- **Bentho-pelagische Kopplung**
- **Eintrag** aus terrestrischen Systemen

# Primärproduktion variiert mit der *Zeit*

## Wichtige Treiber

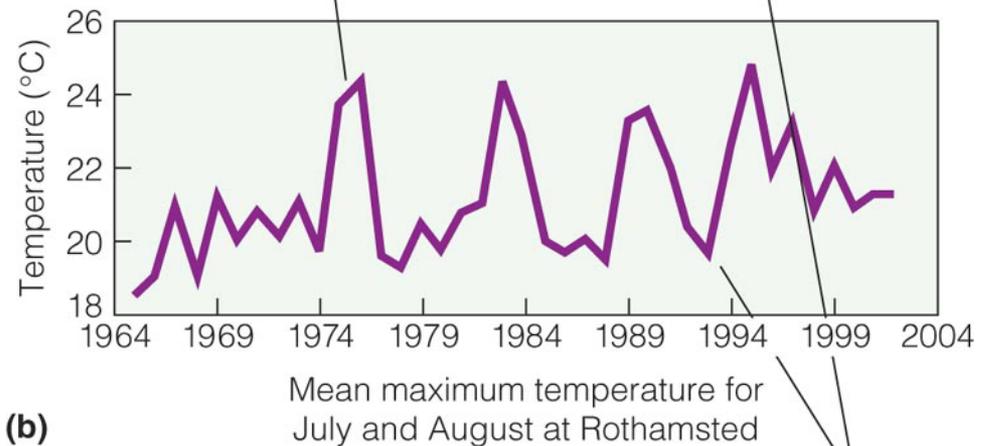
- **Klimavariabilität** –  
interannuell
- (lokale) **Störungen**
- **Sukzession**
- (anthropogene)  
**Immissionen**

Periods of hot-dry weather  
give rise to low primary  
productivity of grasses



(a)

Park Grass, Rothamsted Experimental Station (UK)



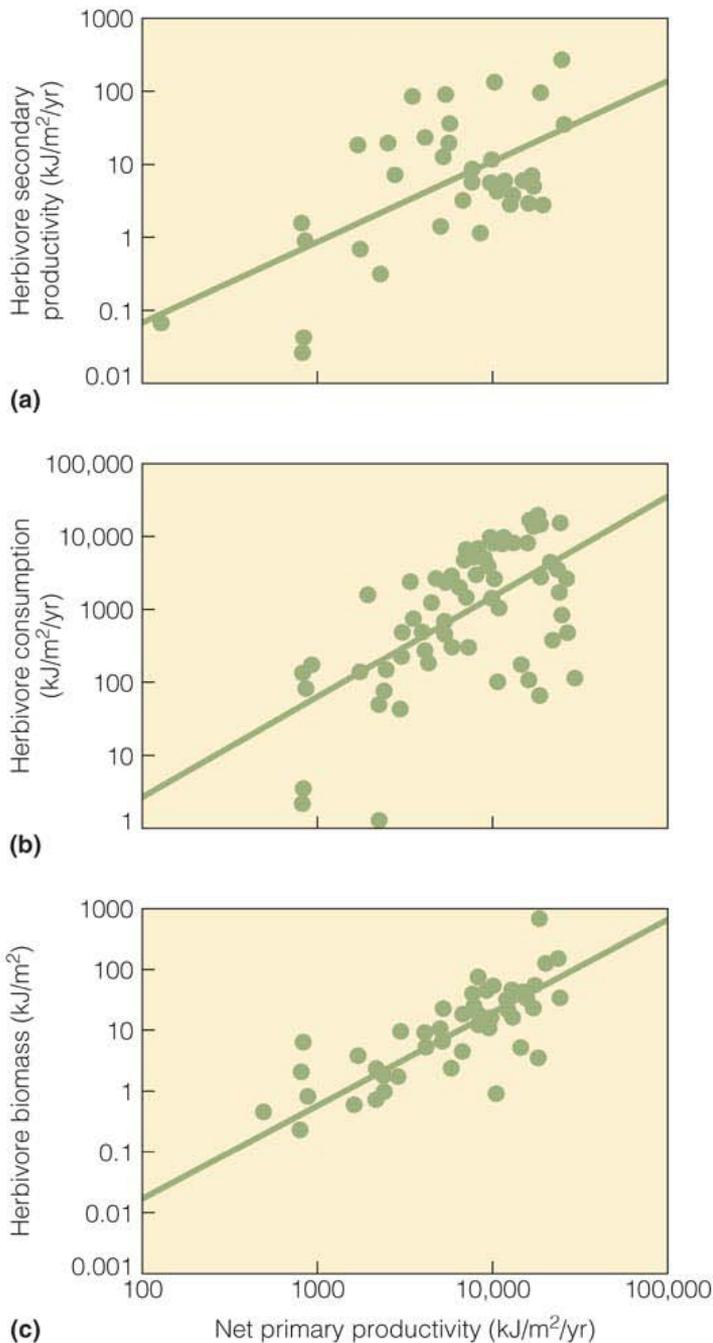
(b)

Periods of cool-wet  
weather result in periods of  
high primary productivity

# Primärproduktion limitiert Sekundärproduktion

- **NPP** – energetische Basis aller **heterotrophen** Organismen  
= Konsumenten ⇒ **bottom-up control**
- **Herbivore** (Tiere): lebende (pflanzliche) Biomasse ↔  
**Destruenten** (Tiere, Pilze, Mikroorganismen): tote organ. Substanz
- Konsumenten höherer Ordnung – **Prädatoren**, Parasiten ...
- **Sekundärproduktion** – Aufbau von Biomasse der Konsumenten
- **Metabolismus** der Konsumenten (**Respiration**;  
**Effizienz** der Umsetzung) → nur **geringer Teil der NPP** wird  
zu Biomasse der Konsumenten

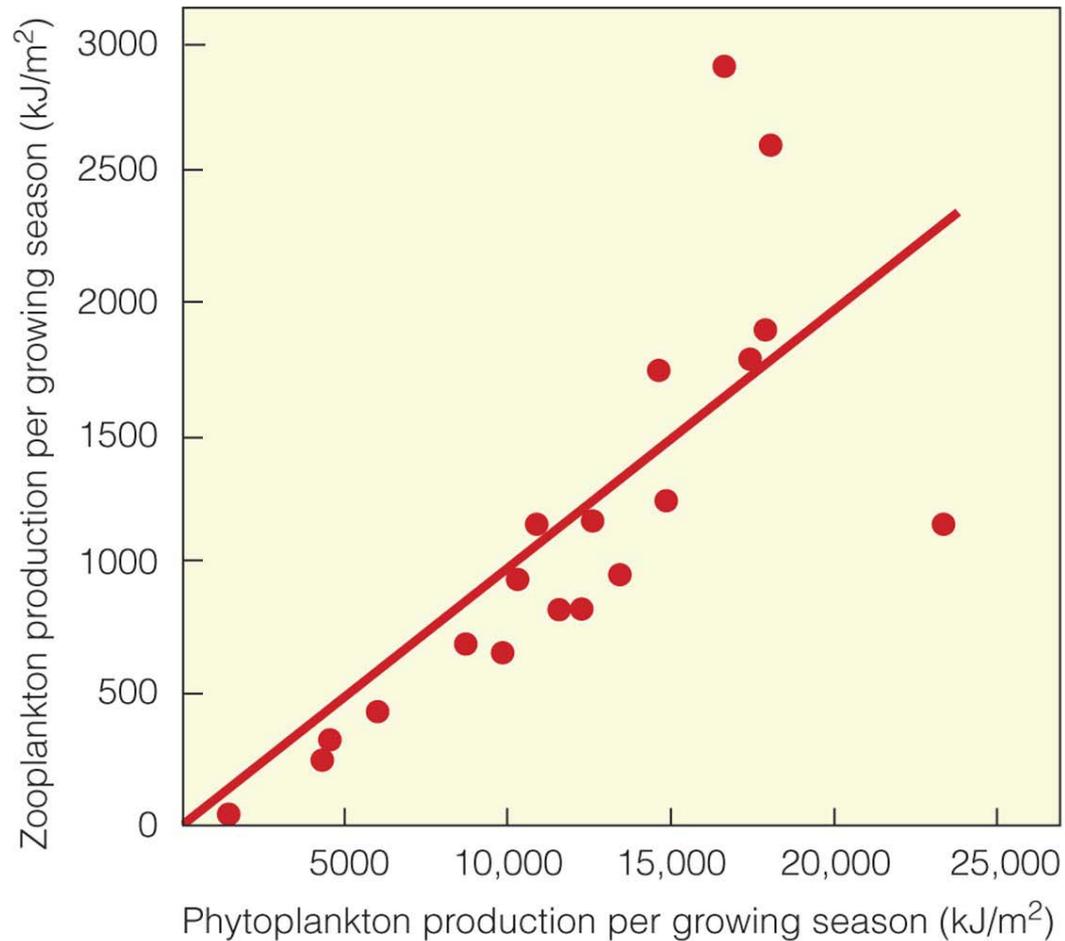
## NPP als Treiber höherer Trophie-Ebenen



- 69 Studien, terrestrische Ökosysteme (arktische Tundra → Tropenwald)
- enge (lineare) Korrelation: NPP ↔ Herbivore
- großer Unterschied: **Konsumation** vs. **Produktion** der Herbivoren
- Ursache: **Effizienz** (Verhalten, Verdauung, Spezialisierungsgrad ...)

analog: *bottom-up control* in Seen

43 Seen + 12 Talsperren; Tropen bis Arktis



Copyright © 2006 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

# Flüsse: **Energie & Masse** in einem Konsumenten

**Ingestion**: aufgenommene Nahrung

**Egestion**: nicht verwertbar, ausgeschieden

**Assimilation**: aufgenommen in Metabolismus

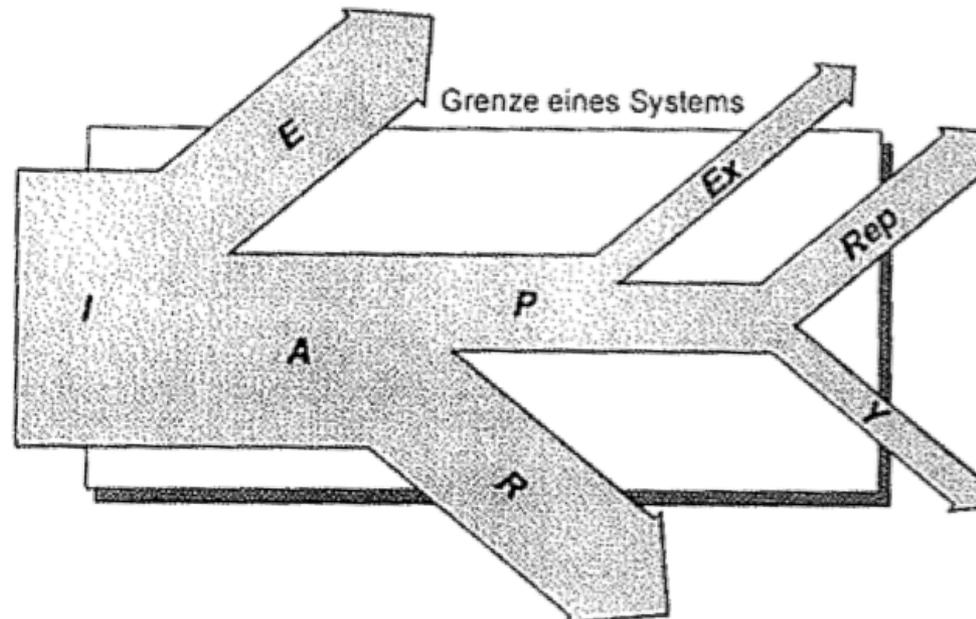
**Respiration**: veratmeter Anteil → CO<sub>2</sub>-Produktion

**Produktion**: Aufbau neuer Biomasse

**Exkretion**: Abfallprodukte des Metabolismus

**Reproduktion**: Nachkommenproduktion

**Yield**: Sekundärproduktion → verfügbar für höhere Trophie-Ebenen



# Effizienz von Energieübergängen

- **Assimilation efficiency A/I**: Verhältnis Assimilation zu Ingestion  
*Pflanzen*: geringere Assimilationseffizienz (2-10 % der PAR-Strahlung genutzt) als *Herbivore* (10-70 % der Nahrung)  
*Carnivore*: fressen hauptsächlich Proteine → hohe A/I ( $\approx 70-80\%$ )  
*Detritivore*: A/I  $\approx 20\%$
- **Production efficiency P/A**: Verhältnis Produktion zu Assimilation  
Umwandlung assimilierter Energie in eigene Produktion
- kleinere Organismen – **höherer Energiedurchsatz** als größere  
Beziehung nicht linear → **Allometrie** zwischen  $R$  &  $M$

$$R = aM^b$$

$R$  = Respiration;  $M$  = Körpermasse;  $a \approx 70$ ;  $b \approx 0,75$

# Sekundärproduktion von Konsumenten

Species	Ingestion (I)	Assimilation (A)	Respiration (R)	Production (P)	A/I	P/I
Harvester ant (h)	34.50	31.00	30.90	0.10	0.90	0.003
Plant hopper (h)	41.30	27.50	20.50	7.00	0.67	0.169
Salt marsh grasshopper (h)	3.71	1.37	0.86	0.51	0.37	0.137
Spider, small < 1 mg (c)	12.60	11.90	10.00	0.91	0.94	0.072
Spider, large > 10 mg (c)	7.40	7.00	7.30	-3.00	0.95	—
Savanna sparrow (o)	4.00	3.60	3.60	0.00	0.90	0.000
Old-field mouse (h)	7.40	6.70	6.60	0.10	0.91	0.014
Ground squirrel (h)	5.60	3.80	3.69	0.11	0.68	0.020
Meadow mouse (h)	21.29	17.50	17.00	—	0.82	—
African elephant (h)	71.60	32.00	32.00	8.00	0.45	0.112
Weasel (c)	5.80	5.50	—	—	0.95	—

Note: h = herbivore; o = omnivore; c = carnivore.

kcal \* m<sup>-2</sup> \* yr<sup>-1</sup>

- **Ingestion** – Herbivore > Carnivore
- **Assimilationseffizienz** – Carnivore > Herbivore

# Assimilations-Effizienz (A/I)

- variiert in weiten Grenzen zwischen verschiedenen Tiergruppen
- Endotherme **effizienter** als Ektotherme
- Carnivore (auch ektotherme) – **höhere Effizienz** als Herbivore

Im Vergleich dazu:

# Produktions-Effizienz (P/A)

- **Invertebraten** >> Wirbeltiere; besonders: **Arthropoden**
- große Unterschiede zwischen Verwandtschaftsgruppen
- Endotherme – **ineffizienter** als Ektotherme
- Carnivore – **höhere Effizienz** als Herbivore

# Produktionseffizienz P/A von Konsumenten

<b>Group</b>	<b>P/A (%)</b>
Mice	4.10
Voles	2.63
Other mammals	2.92
Birds	1.26
Fish	9.74
Social insects	8.31
Orthoptera	41.67
Hemiptera	41.90
All other insects	41.23
Mollusca	21.59
Crustacea	24.96
All other non-insect invertebrates	27.68
Non-insect invertebrates	
Herbivores	18.81
Carnivores	25.05

Source: Data from Humphreys 1979.

# Die Hauptakteure in Nahrungsnetzen

## Primärproduzenten

- Strahlungsenergie & anorganische Materie aus Umgebung
- Strahlungsenergie – als chemische Energie gespeichert
- anorganische Nährstoffe: Nitrat, Ammonium, Phosphat, CO<sub>2</sub>
- vor allem N & P – limitierende Nährstoffe

## Herbivore

- lebendes Pflanzenmaterial  
→ Sekundärproduktion  
Teil als CO<sub>2</sub> & H<sub>2</sub>O freigesetzt
- Tiere

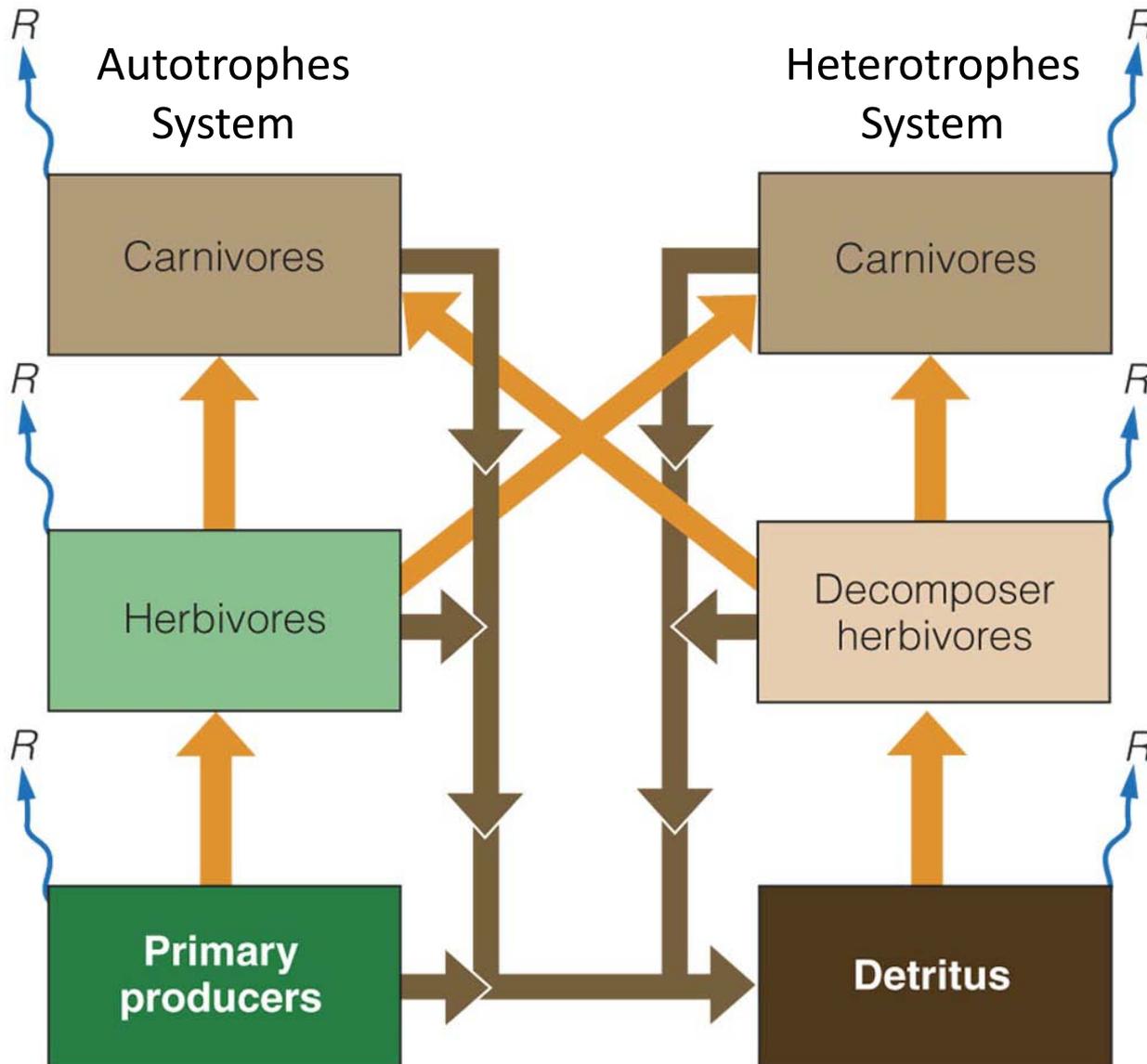
## Destruenten

- totes organ. Material  
→ Remineralisierung
- Tiere – Makrodetritivore
- Pilze, Bakterien, Archaea

## Carnivore

- tierische Biomasse  
→ Sekundärproduktion  
Teil als CO<sub>2</sub> & H<sub>2</sub>O freigesetzt
- Tiere

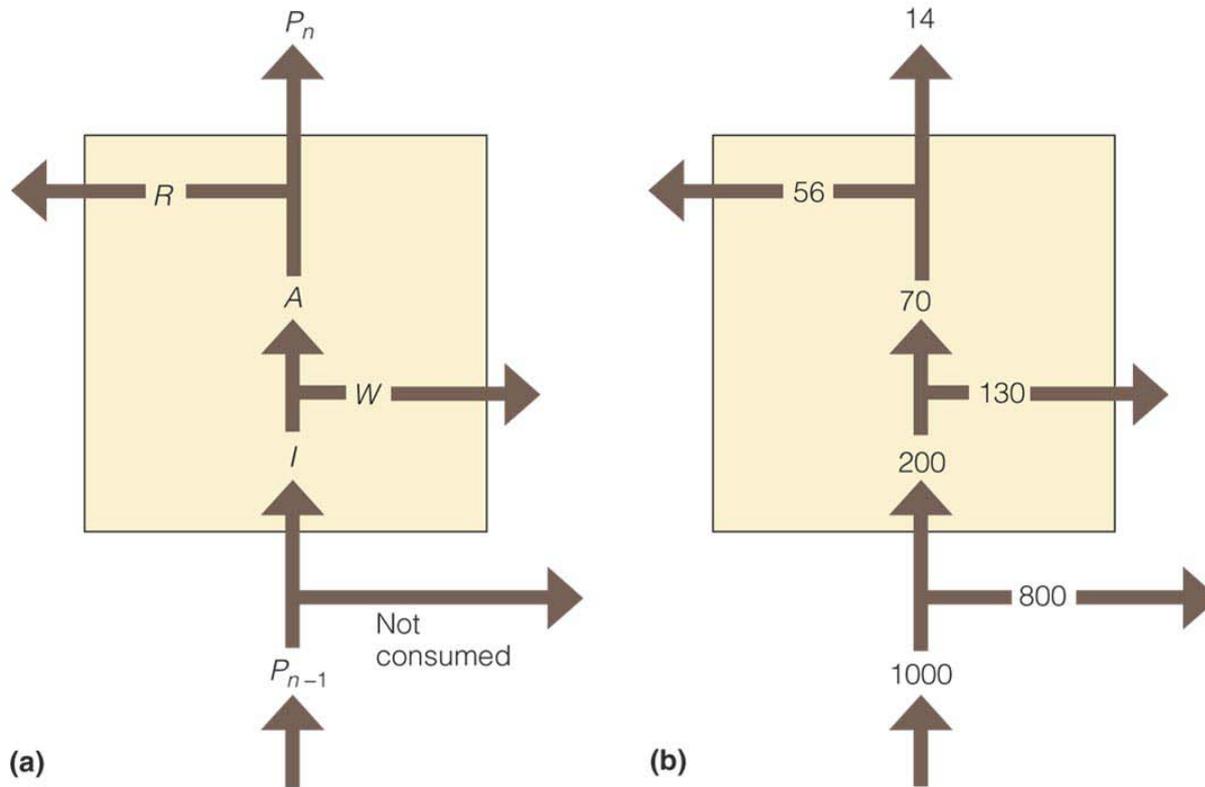
# Ökosysteme – zwei Ketten des Energieflusses



## Unterschiede

1. Energiequelle der Herbivoren
2. Richtung des Energieflusses
3. Verbunden – auch Organismen höherer Trophie-Ebenen → Detritus-Pool
4. Manche Organismen auf mehreren Trophie-Ebenen aktiv

# Energieflüsse durch trophische Kompartimente



Aus Vergleich: Ingestion  
 $\leftrightarrow$  Produktion  
 $\Rightarrow$  Effizienz einer  
 Trophie-Ebene

**Invertebrate herbivore efficiencies**

$I/P_{n-1} = 20\%$   
 $A/I = 35\%$   
 $P_n/A = 20\%$   
 $W = \text{Waste}$   
 $R = \text{Respiration}$

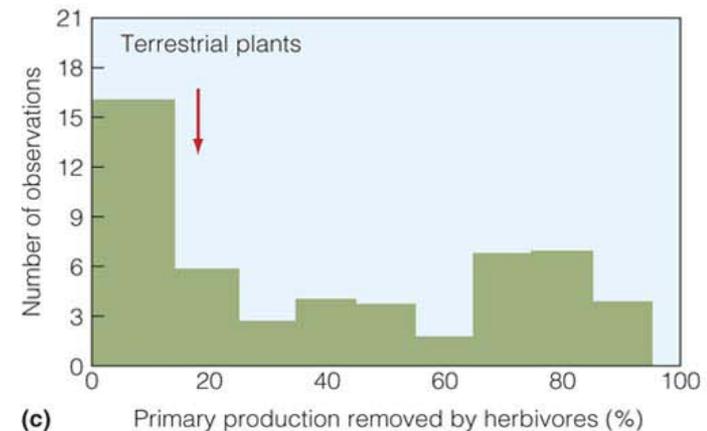
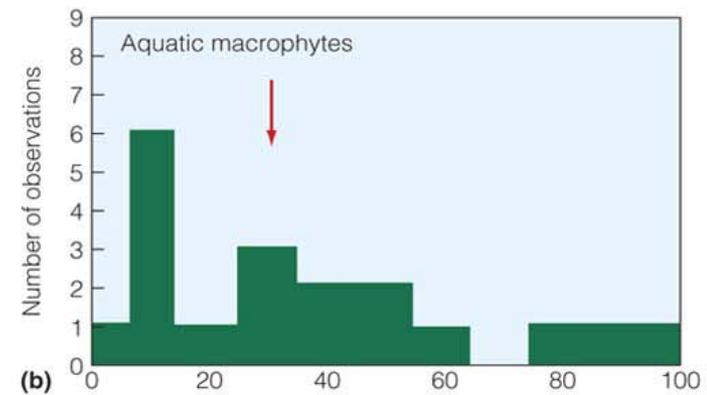
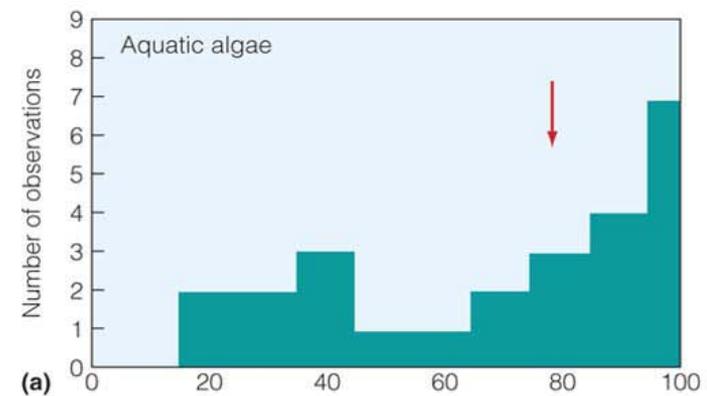
# Konsumption bestimmt Unterschiede im Energiefluss durch Ökosysteme

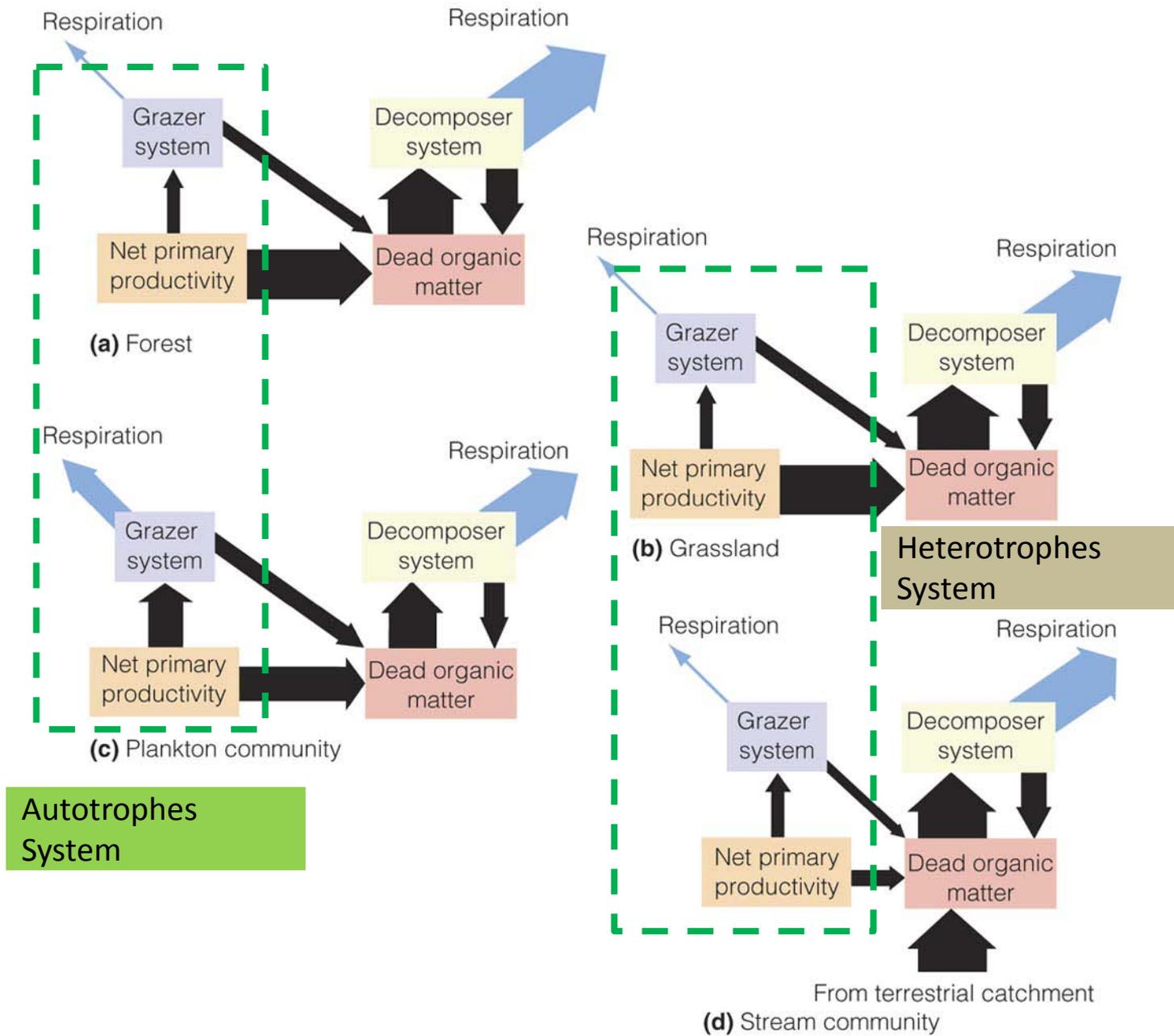
## Terrestrische Systeme & Flachwasser

- hohe pflanzliche Biomasse, geringe Konsumption durch Herbivore (ca. 10%)
- Fluss durch **heterotrophes System** dominiert über autotrophes System

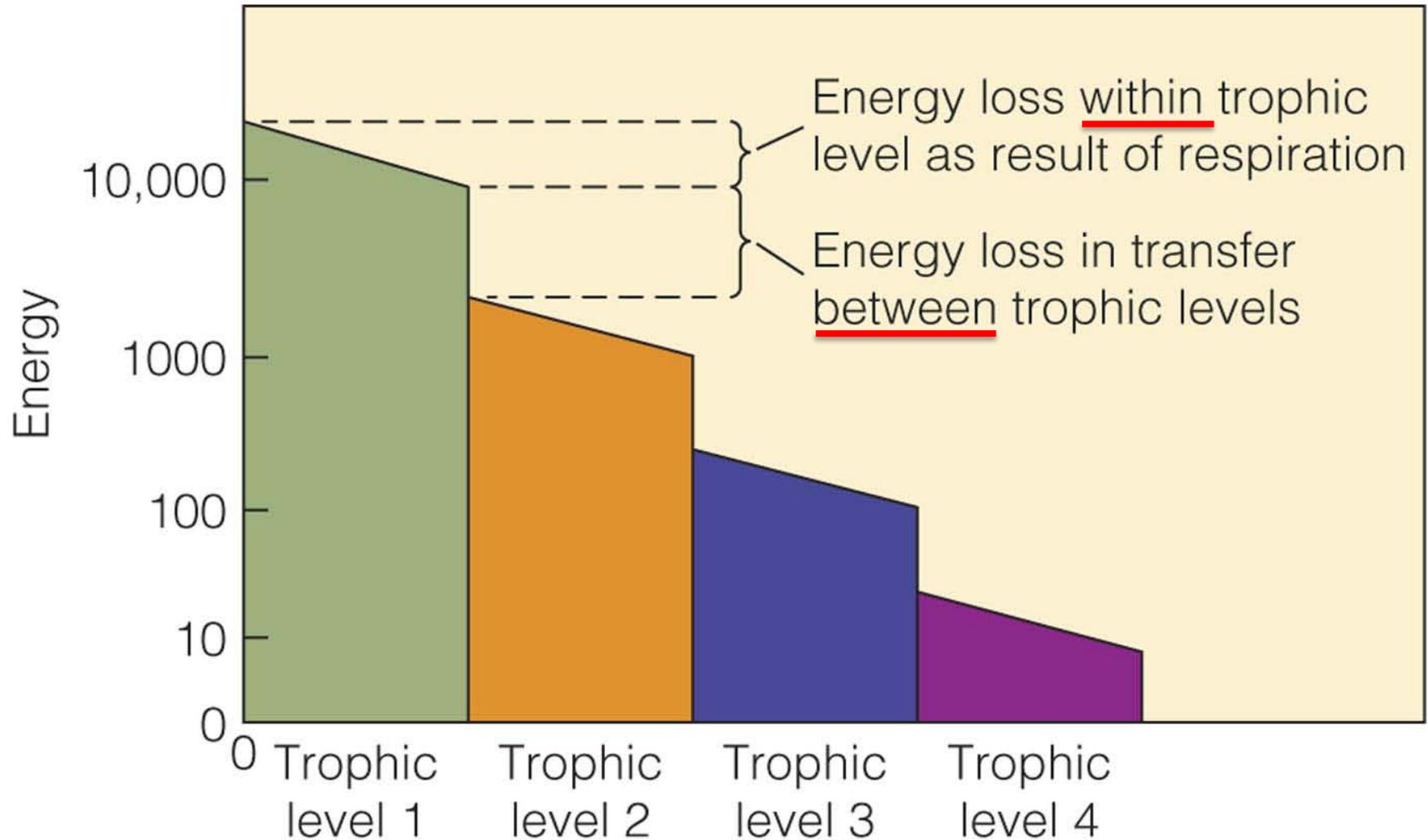
## Aquatische Systeme mit tiefen Wasserkörpern

- geringe Biomasse, hoher Turnover, hohe Konsumption
- höherer Fluss durch **autotrophes System**

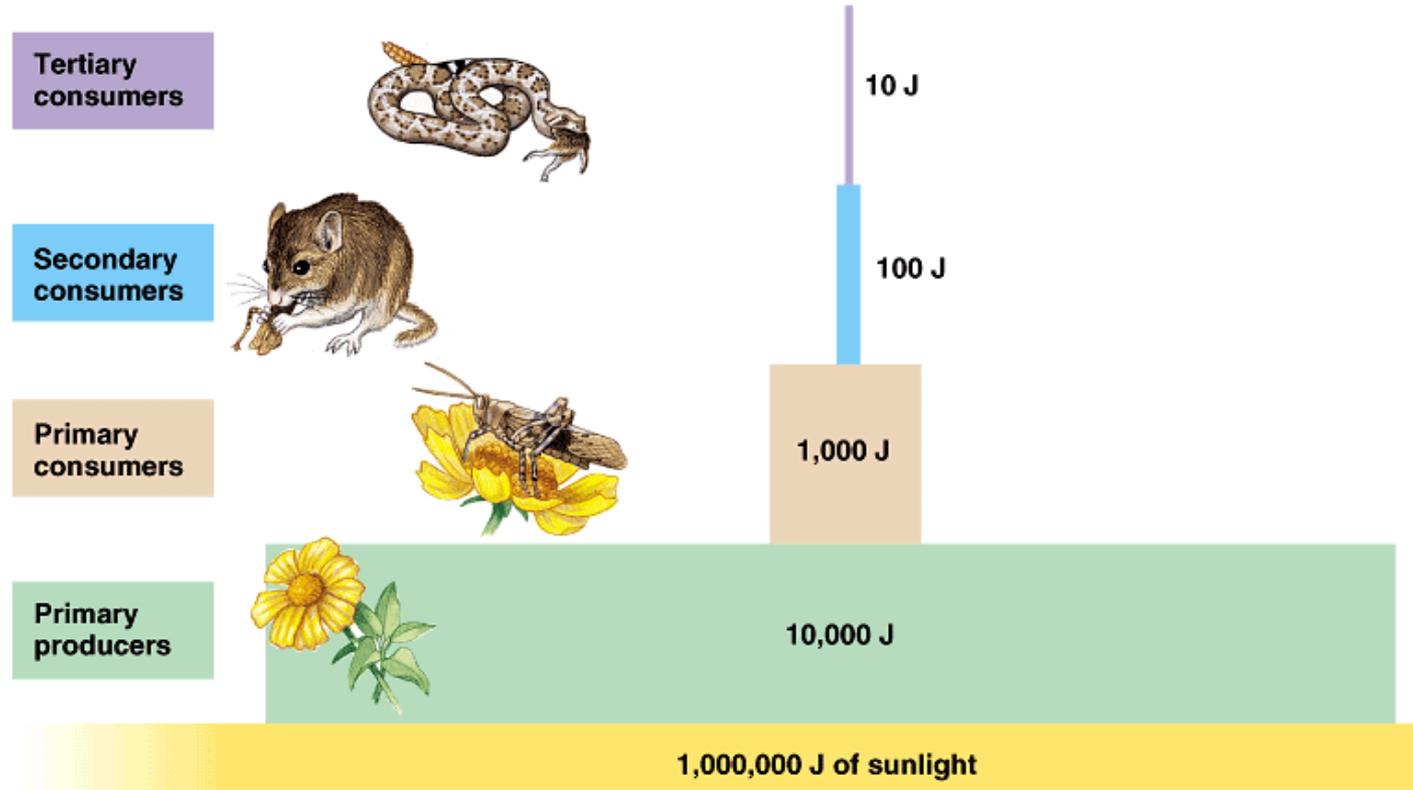




# Verfügbare Energie – nimmt über Trophie-Ebenen ab

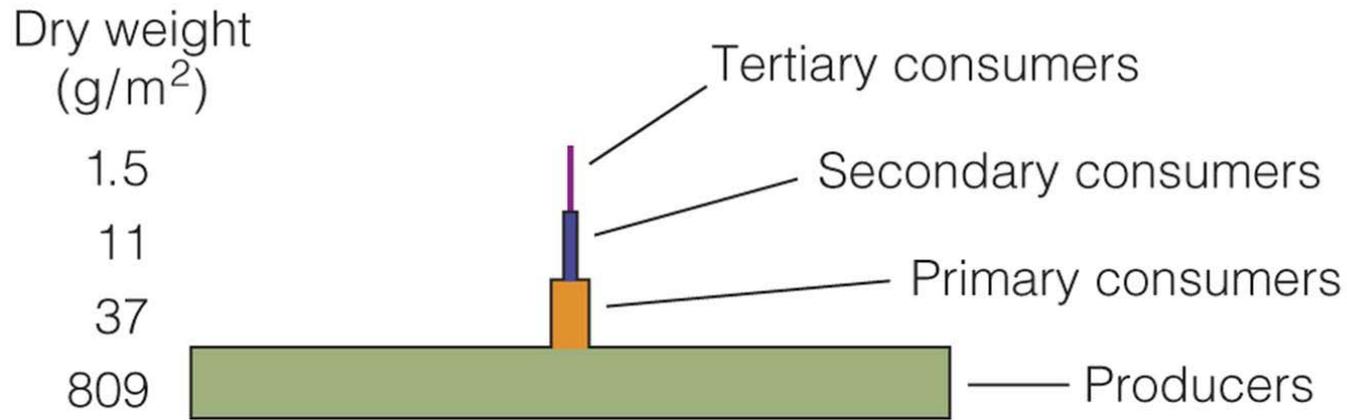


# Folge dieser Abnahme: energetische Pyramide

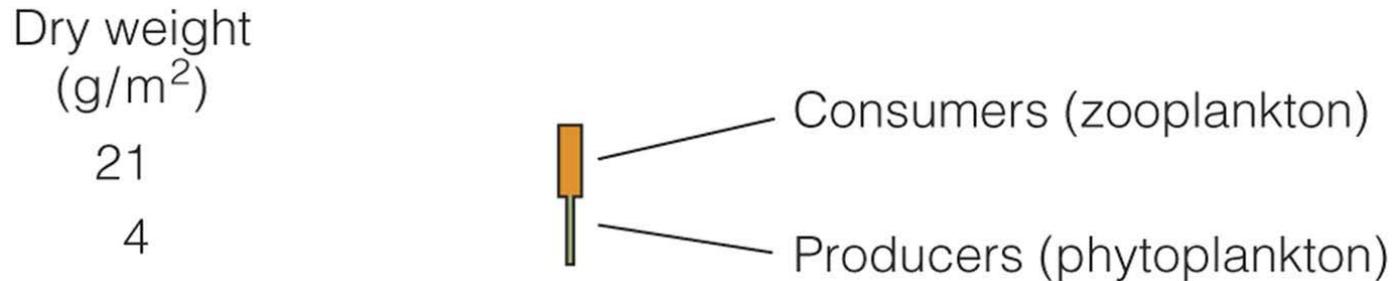


Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

- Faustregel: **Abnahme** der verfügbaren Energie **um Zehnerpotenz** pro Trophie-Ebene
- limitiert: mögliche **Populationsgrößen** auf höheren Trophie-Ebenen
- limitiert: Länge der **Nahrungsketten**



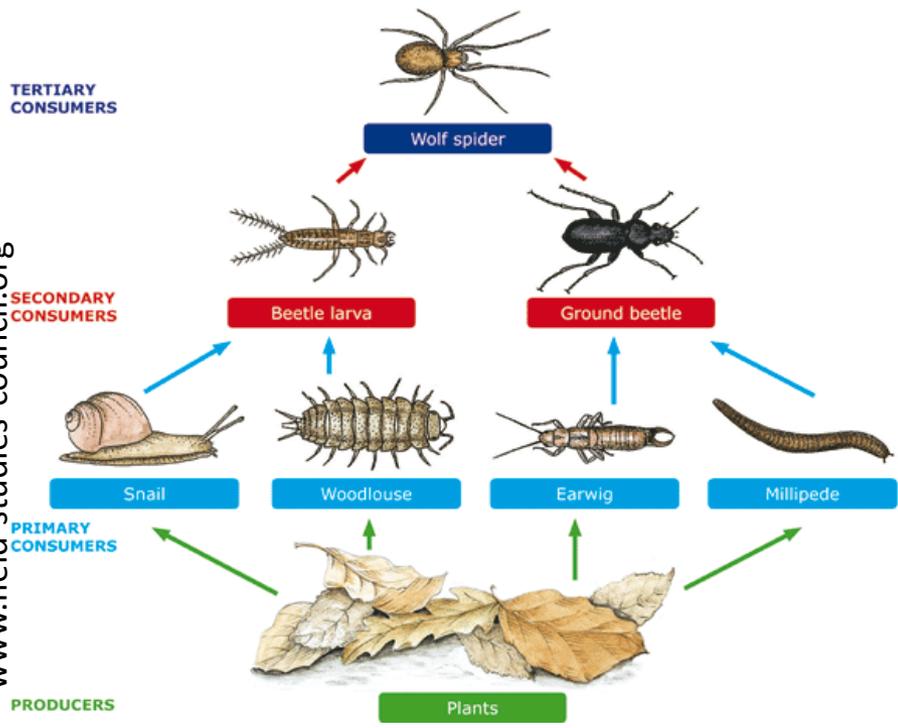
**(a) Florida bog – terrestrisch**



**(b) English Channel – aquatisch**

Copyright © 2006 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

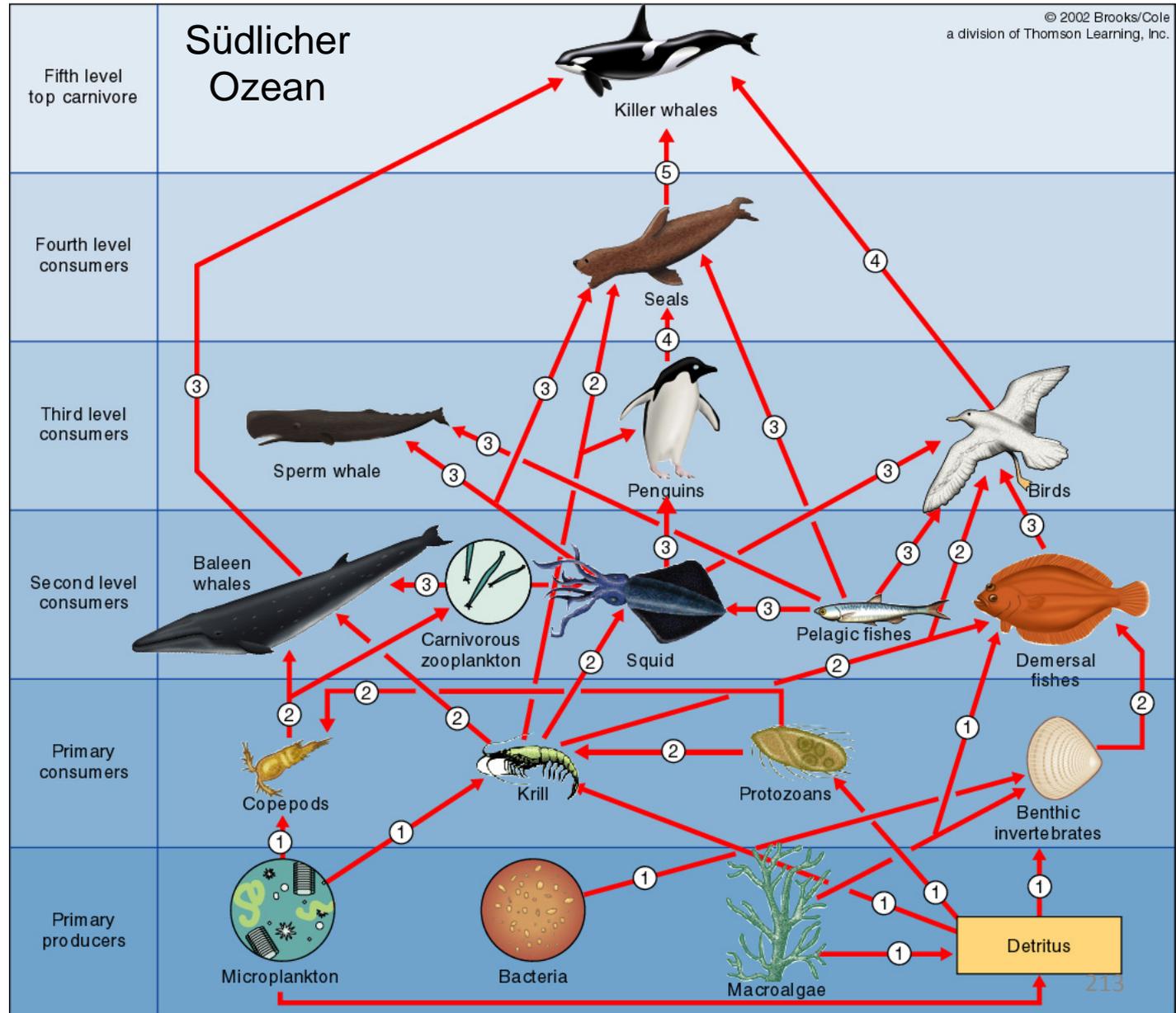
- **terrestrisches System** – klassische **Nahrungspyramide**
- **aquatisches System** – **umgekehrte Pyramide**: hoher Umsatz des Phytoplanktons → größere Konsumenten-Biomasse



- Ökosysteme – meist zwei Nahrungsketten
- **Terrestrische Systeme** – Weidesystem **relativ schwächer** ausgeprägt als in aquatischen Systemen
  - ca. 3 % der GPP und 5-10 % der pflanzlichen Biomasse
- meist: **Insekten** > Wirbeltiere
- **Heterotrophen-System** sehr bedeutsam
  - 35% der Primärproduktion
  - Organismen in Boden und Streu

# Nahrungsnetze (*food webs*)

- Meist 4-5 Trophie-Ebenen
- Nie mehr als 7 Stufen
- Oft „unscharf“ definiert, z. B. Intra-Gilden-Prädation



# Trophische Dynamik treibt Ökosysteme

- Lindeman (1942) – Begründer der **Ökosystem-Ökologie**
- **Energie-Transfer** – zentral für Funktion von Ökosysteme
- Organismen – Zuordnung zu **Trophie-Ebenen**
- Interaktion – wesentlich mit Ebene unmittelbar darunter  
auch: **trophische Kaskaden**
- trophische Übergänge → Energieverbrauch
- Assimilation – stets begrenzt durch **Effizienz** der Nutzer
- Verluste: Atmung und Wärmeproduktion
- Ergebnis: energetische (= trophische) **Pyramide**

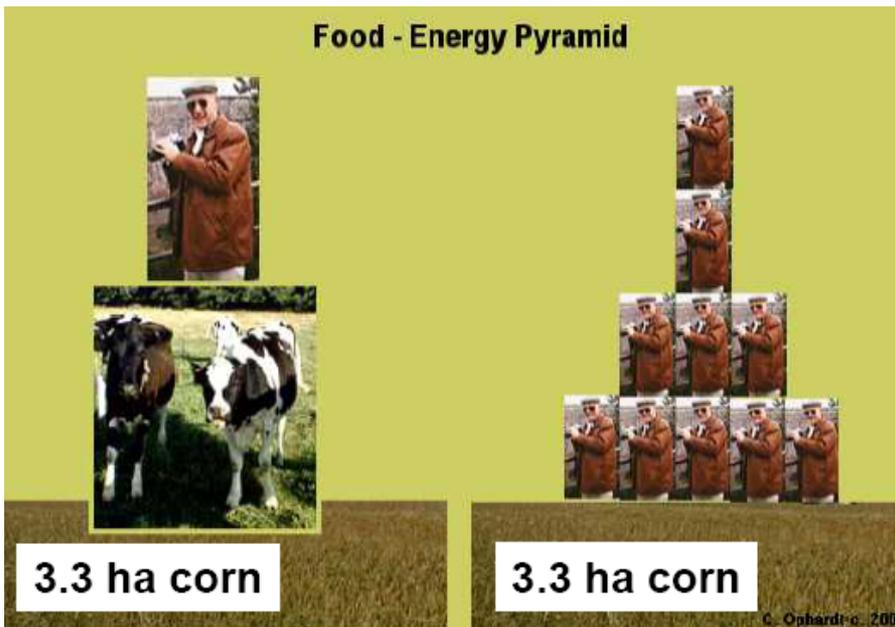


Raymond Lindeman  
(1915-1942)

# Human-Ökologie – anthropogene Einflüsse auf die Biosphäre

- trophische Pyramide → Ressourcenverbrauch: menschliche Ernährung
- omnivor: vegetarische vs. carnivore Ernährungsweise
- limitiert: potenziell für Landwirtschaft nutzbare Flächen
- Tragkapazität: < 10 Mrd. Menschen; „ökol. Fußabdruck“: < 5 Mrd. ??  
Schätzung abhängig vom Impact technologischer Innovation...

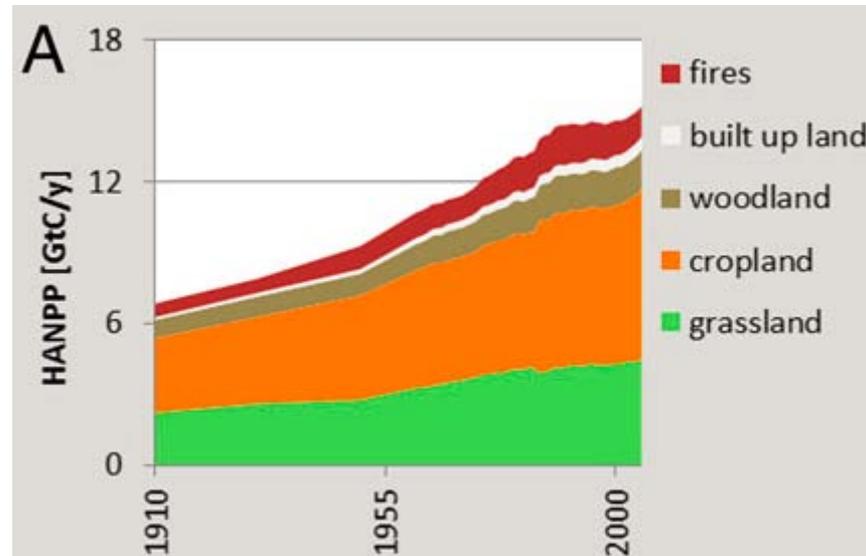
Food - Energy Pyramid



- Energiebedarf Mensch  $\approx 12,5 \text{ MJ d}^{-1}$
- dafür erfordert: 125 MJ Rind
- für dessen Produktion: 1250 MJ Mais
- Flächenbedarf: 3,3 ha (carnivor)  
vs. 0,33 ha (vegetarisch)

# Die Erde im Anthropozän

- (Über-) **Bevölkerung** durch *Homo sapiens*
- HANPP – *Human Appropriation of Net Primary Production* von 1910 bis 2005: von 13 → 25 % **verdoppelt!**
- *Global Change*:
  - ◆ **Landnutzung** ⇒ Biodiversität, Stoffkreisläufe
  - ◆ **Klimawandel**



F Krausmann et al. (2013): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **110** (25): 10324–10329.  
doi: 10.1073/pnas.1211349110

# Global change – Herausforderung für die Ökologie

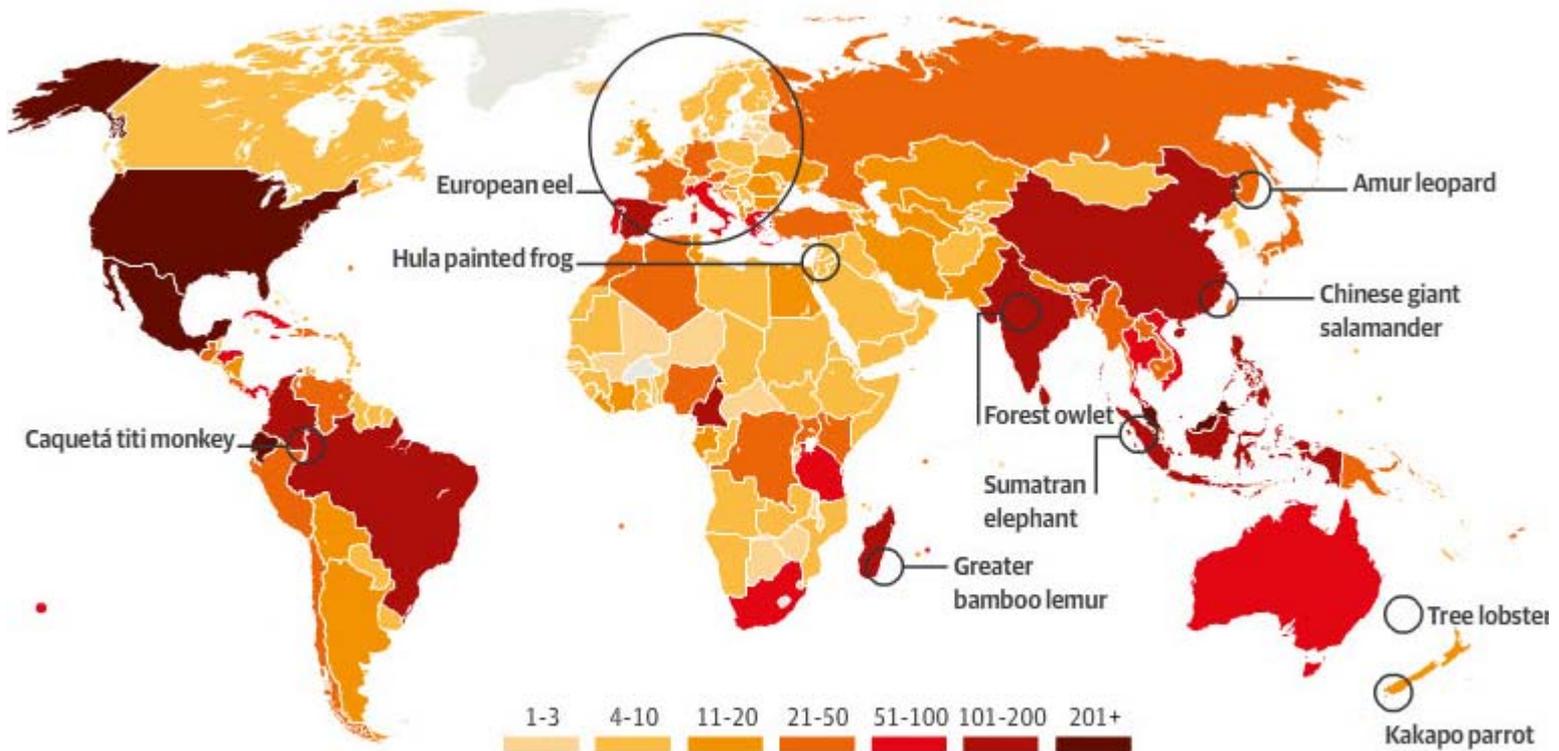


K. Fiedler

- **Biodiversitäts-Krise** – 6. Massenaussterben
- Risiken und Folgen des **Klimawandels**
- **Ressourcenbedarf** der Menschheit – HANPP & globale Stoffkreisläufe

# Biodiversitäts-Verlust

- **globales** Phänomen – Erosion der genetischen Vielfalt
- oft >> 50 % der Arten – „**Rote Listen**“
- Auswirkungen auf ökologische Funktionen – weitgehend unbekannt

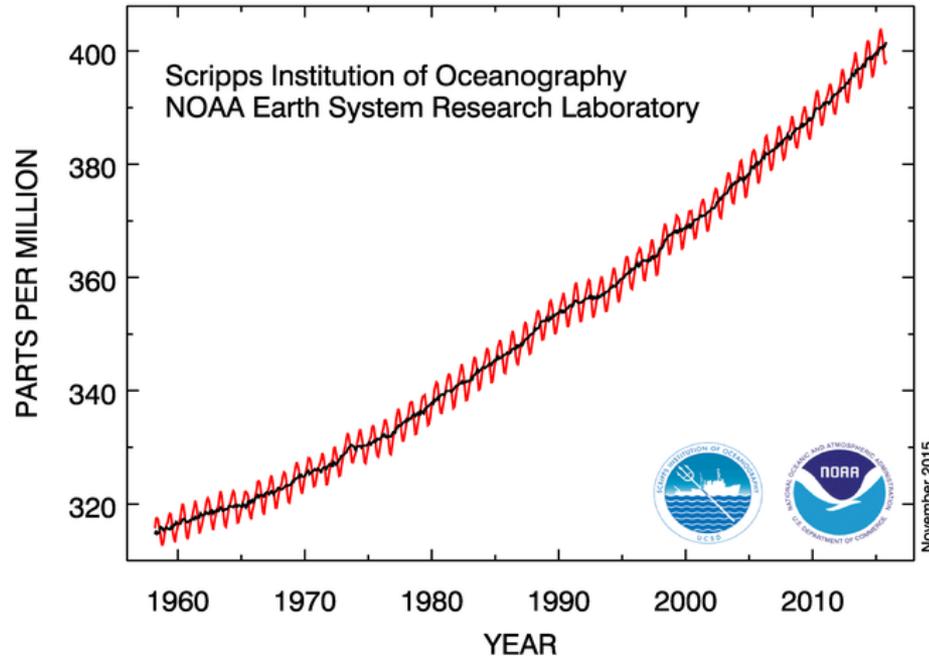


SOURCE: IUCN RED LIST

IUCN: „critically endangered“

# Atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration

Atmospheric CO<sub>2</sub> at Mauna Loa Observatory



Annual Mean Growth Rate (ppm yr<sup>-1</sup>)

2014	2.17
2013	2.06
2012	2.66
2011	1.84
2010	2.36
2009	1.63
2008	1.81
2007	2.11
2006	1.83
2005	2.39
2004	1.58
2003	2.20
2002	2.40

Annual Growth Rates  
(decadal means)

1970 – 1979:	1.3 ppm yr <sup>-1</sup>
1980 – 1989:	1.6 ppm yr <sup>-1</sup>
1990 – 1999:	1.5 ppm yr <sup>-1</sup>
2000 – 2010:	1.9 ppm yr <sup>-1</sup>
2005 – 2014:	2.1 ppm yr <sup>-1</sup>

# Pfade der anthropogenen CO<sub>2</sub>-Emission (2010)

9.1 ± 0.5 PgC yr<sup>-1</sup>



0.9 ± 0.7 PgC yr<sup>-1</sup> +



5.0 ± 0.2 PgC yr<sup>-1</sup>

50%



2.6 ± 1.0 PgC yr<sup>-1</sup>

26%

Calculated as the residual  
of all other flux components

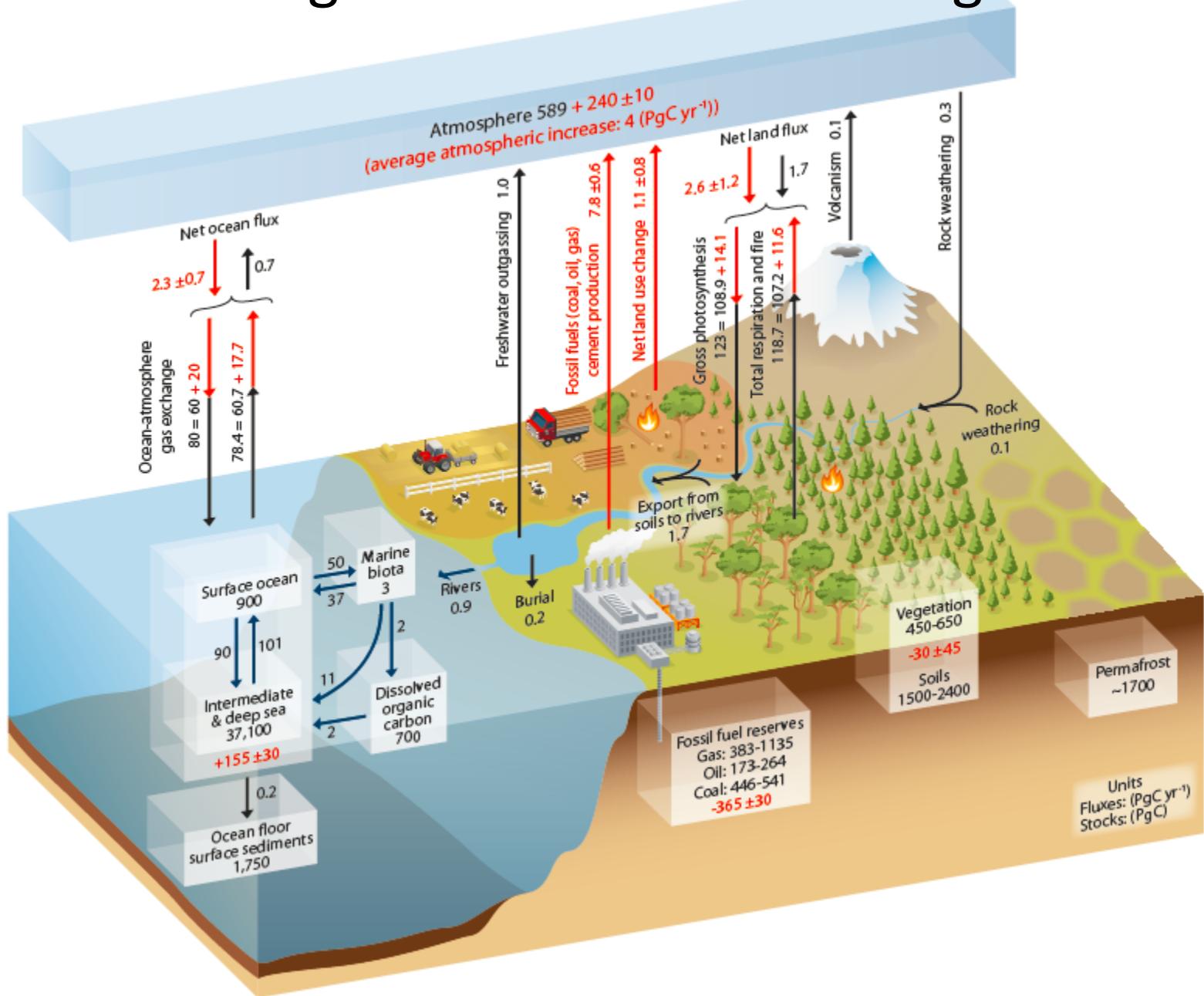


2.4 ± 0.5 PgC yr<sup>-1</sup>

Average of 5 models



# Das globale Kohlenstoff-Budget



IPCC 2013

# Ökologie

- Teildisziplin der **Biologie** – Naturwissenschaft
- vielfältig verbunden – mit **Geowissenschaften** und anderen **biologischen** Disziplinen (→ Evolution)
- Muster – Prozesse – Mechanismen
- Bedeutung von **Skalen**: Raum – Zeit
- **Integrations Ebenen**: Organismen – Ökosysteme – Biosphäre
- erster Einblick – Denkweisen & Konzepte

