

Michael Begon  
John L. Harper  
Colin R. Townsend

# ÖKOLOGIE

Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften

aus dem Englischen  
von Dieter Schroeder und Beate Hülsen

Birkhäuser Verlag  
Basel • Boston • Berlin

# Inhaltsverzeichnis

Vorwort	XIX
Einleitung: Ökologie und ihr Gegenstand	XXIII
<b>TEIL 1 - Organismen</b>	
Einleitung	3
<b>1 Die Übereinstimmung zwischen Organismen und ihren Umwelten</b>	<b>5</b>
1.1 Einleitung	5
1.1.1 Die Beschaffenheit von Umwelten	5
1.1.2 Die lebensnotwendige Umweltbedingung	6
1.1.3 Die Diversität von Organismen und ihre ungleichmäßige Verbreitung	6
1.1.4 Natürliche Auslese - Angepaßtheit oder Anpassung?	7
1.1.5 Fitneß	8
1.2 Historische Faktoren	9
1.2.1 Bewegung von Landmassen	9
1.2.2 Klimawechsel	12
1.2.3 Insel-Modelle	16
1.3 Konvergenzen und Parallelen	21
1.4 Konvergenzen und Divergenzen innerhalb von Lebensgemeinschaften	26
1.4.1 Die terrestrischen Biome der Erde	27
1.4.2 Konvergenzen zwischen Gesellschaften	30
1.4.3 Diversität innerhalb von Lebensgemeinschaften	31
1.5 Spezialisierung innerhalb von Arten	36
1.5.1 Ökotypen	37
1.5.2 Genetisch bedingter Polymorphismus	39
1.6 Die Anpassung von Organismen an variable Umwelten	43
1.7 Artenpaare	47
1.8 Die Interpretation der Natur	49
<b>2 Die Umweltfaktoren</b>	<b>51</b>
2.1 Einleitung	51
2.2 Temperatur und Individuen	52
2.2.1 Die Klassifizierung von Beziehungen	52
2.2.2 Wärmeaustausch bei Ektothermen	53
2.2.3 Temperatur und Stoffwechsel	55
2.2.4 Physiologische Zeit: das Tag-Grad-Konzept	55
2.2.5 Temperatur als Stimulus	57

2.2.6	Die Akklimatisation	58
2.2.7	Hohe Temperaturen	59
2.2.8	Niedere Temperaturen	60
2.2.9	Variation zwischen Arten und zwischen Rassen	61
2.2.10	Eine Zusammenfassung für die Ektothermen	62
2.2.11	Die Endothermen	63
2.3	Umgebungstemperaturen	64
2.4	Temperatur, Verbreitung und Häufigkeit	66
2.5	Feuchtigkeit in terrestrischen Umwelten: die relative Feuchtigkeit	71
2.6	Der pH-Wert von Boden und Wasser	73
2.7	Die Salinität	74
2.8	Die Strömung	77
2.9	Die Bodenstruktur und das Substrat	78
2.10	Die Zonierung der Meeresküste	78
2.11	Verunreinigungen	80
2.12	Die Ökologische Nische	82
<b>3</b>	<b>Ressourcen</b>	<b>85</b>
3.1	Einleitung	85
3.2	Die Strahlung als Ressource	86
3.2.1	Arten unterscheiden sich in ihrer Kapazität, Strahlung als Ressource zu nutzen	88
3.2.2	Strahlung variiert im Tages- und Jahresverlauf	89
3.2.3	Der Wert der Ressource Strahlung in engerer Abhängigkeit von der Wasserversorgung	92
3.2.4	Assimilation ist ein Nettogewinn oder -Verlust von Photosynthese minus Atmung	95
3.2.5	Zusammenfassung über die Strahlung	96
3.3	Anorganische Moleküle als Ressourcen	97
3.3.1	Kohlendioxyd	97
3.3.2	Wasser	98
3.3.3	Mineralische Nährstoffe	103
3.3.4	Sauerstoff als Ressource	108
3.4	Organismen als Nahrungsressourcen	108
3.4.1	Einleitung	108
3.4.2	Die Zusammensetzung von Pflanzen und Tieren als Nahrung	112
3.4.3	Nahrungsressourcen werden gegenüber ihren Konsumenten geschützt	117
3.5	Raum als Ressource	126
3.6	Eine Klassifikation von Ressourcen	127
3.6.1	Unentbehrliche Ressourcen	129
3.6.2	Austauschbare Ressourcen	129
3.7	Ressourcendimensionen der ökologischen Nische	130
<b>4</b>	<b>Leben und Tod bei unitaren und modularen Organismen</b>	<b>133</b>
4.1	Einleitung	133
4.2	Was ist ein Individuum? Unitare und modulare Organismen	134
4.2.1	Unitare und modulare Organismen	135

4.3	Das Zählen von Individuen . . . . .	140
4.4	Lebenszyklen und die Quantifizierung von Tod und Geburt . . . . .	143
4.5	Einjährige Arten . . . . .	143
4.5.1	Einfache Einjährige: Kohorten-Life-Tables . . . . .	146
4.5.2	Samenbanken . . . . .	152
4.5.3	Kurzlebige und fakultativ einjährige Organismen . . . . .	153
4.6	Überlappende Iteroparitie . . . . .	154
4.6.1	Kohorten-Life-Tables . . . . .	154
4.6.2	Statische Life-Tables . . . . .	155
4.6.3	Fruchtbarkeitsverläufe . . . . .	159
4.6.4	Modulare iteropare Mehrjährige . . . . .	159
4.7	Vermehrungsraten, Generationsdauer und Wachstumsraten	161
4.8	Überlappende Semelparitie . . . . .	166
4.9	Kontinuierliche Semelparitie . . . . .	169
4.10	Kontinuierliche Iteroparitie: Die Bevölkerungs- entwicklung beim Menschen . . . . .	169
4.11	Schlußbetrachtung und Ausblick . . . . .	171
<b>5</b>	<b>Wanderung und Ausbreitung in Raum und Zeit . . . . .</b>	<b>173</b>
5.1	Einleitung . . . . .	173
5.2	Verteilungsmuster . . . . .	174
5.3	Arten von Wanderungen . . . . .	175
5.3.1	Wanderungen im Tages-und Gezeitenrhythmus . . . . .	175
5.3.2	Saisonale Wanderungen zwischen Habitaten . . . . .	175
5.3.3	Wanderungen über große Entfernungen . . . . .	177
5.3.4	Wanderungen mit einmaliger Rückkehr . . . . .	178
5.3.5	Wanderungen ohne Rückkehr . . . . .	180
5.3.6	Kräfte, welche die Aggregation fördern . . . . .	180
5.4	Ausbreitung . . . . .	182
5.4.1	Ausbreitung als Flucht und zur Entdeckung neuer Ressourcen . . . . .	182
5.4.2	Das Argument, daß alle Organismen eine gewisse Ausbreitungstendenz haben . . . . .	185
5.4.3	Die demographische Bedeutung der Ausbreitung . . . . .	186
5.4.4	Passive Ausbreitung auf dem Land und durch die Luft: Der Samenregen . . . . .	187
5.4.5	Die Kosten und Beschränkung von Ausbreitung . . . . .	189
5.4.6	Passive Ausbreitung durch einen aktiven Verbreiter . . . . .	190
5.4.7	Passive Ausbreitung in Wasser . . . . .	192
5.5	Variation in der Ausbreitung innerhalb und zwischen Populationen . . . . .	194
5.5.1	Die genetische Dimension . . . . .	194
5.5.2	Die Rolle der Gletscher . . . . .	194
5.5.3	Ausbreitungspolymorphismus: Risikostreuung . . . . .	196
5.5.4	Soziale Unterschiede in Nagetierpopulationen . . . . .	197
5.6	Ausbreitung und Auszucht . . . . .	199
5.7	Ruhephase: „Ausbreitung“ über einen Zeitraum . . . . .	201
5.7.1	Diapause: Vorbestimmte Ruhephase bei Tieren . . . . .	202
5.7.2	Samenruhe bei Pflanzen . . . . .	203
5.7.3	Andere Ruhestadien bei Pflanzen . . . . .	204

5.7.4	Induzierte Ruhephasen bei Tieren . . . . .	205
5.8	Ausbreitung von Klonen . . . . .	205
5.9	Ein Ausblick . . . . .	207
	 TEIL 2 - Wechselbeziehungen	
	Einleitung . . . . .	211
<b>6</b>	<b>Intraspezifische Konkurrenz</b> . . . . .	<b>215</b>
6.1	Einleitung: Das Wesen der intraspezifischen Konkurrenz . . . . .	215
6.2	Grundzüge der intraspezifischen Konkurrenz . . . . .	216
6.3	Intraspezifische Konkurrenz und dichtabhängige Mortalität und Reproduktionsleistung . . . . .	218
6.4	Intraspezifische Konkurrenz und die Regelung der Populationsgröße . . . . .	221
6.5	Intraspezifische Konkurrenz und dichteabhängiges Wachstum . . . . .	228
6.6	Quantitative Erfassung der intraspezifischen Konkurrenz . . . . .	232
6.7	Mathematische Modelle: Einleitung . . . . .	234
6.8	Ein Modell für getrennte Vermehrungsperioden . . . . .	236
6.8.1	Die Grundgleichungen . . . . .	236
6.8.2	Einbeziehung verschiedener Arten von Konkurrenz . . . . .	239
6.8.3	Die Aussagekraft der Gleichung . . . . .	240
6.8.4	Gründe für Populationsschwankungen . . . . .	241
6.9	Kontinuierliche Vermehrung: Die logistische Gleichung . . . . .	244
6.10	Individuelle Unterschiede: Asymmetrische Konkurrenz . . . . .	246
6.11	Territorialität . . . . .	250
6.12	Selbstaussdünnung . . . . .	254
<b>7</b>	<b>Interspezifische Konkurrenz</b> . . . . .	<b>261</b>
7.1	Einleitung . . . . .	261
7.2	Einige Beispiele von interspezifischer Konkurrenz . . . . .	261
7.2.1	Konkurrenz bei Salamandern . . . . .	261
7.2.2	Konkurrenz zwischen Labkrautarten ( <i>Galium</i> spp.) . . . . .	262
7.2.3	Konkurrenz zwischen Seepocken . . . . .	262
7.2.4	Konkurrenz zwischen Paramecium-Arten . . . . .	264
7.2.5	Konkurrenz zwischen Diatomeen . . . . .	265
7.3	Auswertung - einige allgemeine Charakteristika der interspezifischen Konkurrenz . . . . .	266
7.4	Konkurrenzausschluß oder Koexistenz? . . . . .	269
7.4.1	Ein logistisches Modell der interspezifischen Konkurrenz . . . . .	269
7.4.2	Das Konkurrenzausschlußprinzip . . . . .	273
7.4.3	Gegenseitiger Antagonismus . . . . .	275
7.5	Heterogenität, Kolonisation und Erstbesetzungs- konkurrenz . . . . .	276
7.5.1	Unvorhersehbare Lücken: Der schwächere Konkurrent ist der bessere Besiedler . . . . .	277
7.5.2	Unvorhersehbare Lücken: Die Erstbesetzung von Raum . . . . .	277
7.5.3	Fluktuierende Umwelten . . . . .	278
7.5.4	Kurzlebige Mikrohabitate mit variabler Lebensdauer . . . . .	278
7.5.5	Geklumpete Verteilungen . . . . .	279
7.6	Apparente Konkurrenz: Feindfreier Raum . . . . .	281

7.7	Die Interpretation von Nischendifferenzierung im Freiland	282
7.8	Experimenteller Nachweis der interspezifischen Konkurrenz	285
7.8.1	Substitutive Experimente	285
7.8.2	Additive Experimente	287
7.9	Experiment der Natur	288
7.9.1	Kompetitive Entlastung	289
7.9.2	Kontrastbetonung	291
7.10	Koexistenz durch Nischendifferenzierung: Begrenzte Ähnlichkeit?	294
7.11	Die Art der Nischendifferenzierung	297
7.11.1	Tilmans Modell unterschiedlicher Ressourcennutzung	299
<b>8</b>	<b>Das Wesen der Prädation</b>	<b>305</b>
8.1	Einleitung: Die Typen der Prädatoren	305
8.2	Die Auswirkungen von Herbivorie auf die einzelnen Pflanzen	308
8.2.1	Kompensation durch die Pflanze	308
8.2.2	Unverhältnismäßige Auswirkungen auf Pflanzen	311
8.2.3	Luftverschmutzung und herbivore Insekten	312
8.2.4	Abwehrreaktionen der Pflanze	314
8.2.5	Herbivorie und das Überleben von Pflanzen	315
8.2.6	Herbivorie und Pflanzenwachstum	316
8.2.7	Herbivorie und Pflanzenvermehrung	317
8.3	Die Auswirkung der Prädation auf eine Beutepopulation	319
8.4	Die Auswirkungen der Konsumation auf die Konsumenten	321
<b>9</b>	<b>Das Verhalten von Prädatoren</b>	<b>327</b>
9.1	Einleitung	327
9.2	Breite und Zusammensetzung des Nahrungsspektrums	328
9.2.1	Nahrungspräferenz	328
9.2.2	Rang- und Ausgleichspräferenzen	329
9.2.3	Präferenzwechsel (switching)	331
9.2.4	Breite des Nahrungsspektrums und Evolution	332
9.3	Optimaler Nahrungserwerb - ein Ansatz zur Deutung der Breite von Nahrungsspektren	335
9.3.1	Das Modell zur Breite des Nahrungsspektrums - „Suche und Handhabung“	336
9.3.2	Präferenzwechsel und optimales Nahrungsspektrum	339
9.4	Nahrungserwerb in größerem Zusammenhang	339
9.5	Funktionelle Reaktion: Konsumationsrate und Nahrungsdichte	342
9.5.1	Die funktionelle Reaktion von Typ 2	342
9.5.2	Funktionelle Reaktion von Typ 1	345
9.5.3	Funktionelle Reaktion von Typ 3	346
9.5.4	Die Konsequenzen der funktionellen Reaktionen für die Populationsdynamik	347
9.6	Die Auswirkungen der Konsumentendichte: Gegenseitige Beeinträchtigung	347
9.7	Konsumenten und Nahrungsplätze	349
9.7.1	Aggregative Reaktionen und partielle Refugien	351

9.7.2	Die Auswirkungen von geklumpten Verteilungen auf die Populationsdynamik . . . . .	351
9.7.3	Aggregationen von Herbivoren . . . . .	353
9.8	Die ideale und freie Verteilung: Aggregation und Interferenz . . . . .	354
9.9	Heterogenität und Zeit: Verstecken-und-Suchen . . . . .	356
9.10	Verhalten, das zu geklumpten Verteilungen führt . . . . .	358
9.11	Der Ansatz der optimalen Nahrungsstrategie zur Nutzung von Nahrungsplätzen . . . . .	361
9.11.1	Das Grenzwerttheorem . . . . .	361
9.11.2	Experimentelle Prüfung des Grenzwerttheorems . . . . .	364
9.11.3	Mechanistische Erklärungen für das „Grenzwertverhalten“ . . . . .	365
<b>10</b>	<b>Die Populationsdynamik der Prädation . . . . .</b>	<b>369</b>
10.1	Einleitung: Häufigkeitsmuster und die Notwendigkeit ihrer Erklärung . . . . .	369
10.2	Die grundlegende Dynamik von Räuber-, Beute- und Pflanzen-Herbivoren-Systemen: Die Tendenz zu Zyklen . . . . .	371
10.2.1	Das Lotka-Volterra-Modell . . . . .	371
10.2.2	Verzögerte Dichteabhängigkeit . . . . .	375
10.2.3	Prädator-Beute-Zyklen - oder doch nicht? . . . . .	375
10.3	Die Auswirkungen der Selbstbegrenzung . . . . .	379
10.3.1	Selbstbegrenzung im Modell . . . . .	379
10.3.2	Selbstbegrenzung in der Praxis . . . . .	383
10.4	Heterogenität, Aggregation und partielle Refugien . . . . .	383
10.4.1	Aggregation und Heterogenität in der Praxis . . . . .	386
10.5	Funktionelle Reaktionen und der Allee-Effekt . . . . .	389
10.6	Multiple Gleichgewichte: Eine Erklärung für Massenvermehrungen . . . . .	392
10.6.1	Multiple Gleichgewichte unter natürlichen Bedingungen? . . . . .	393
10.7	Diskussion . . . . .	396
<b>11</b>	<b>Destruenten und Detritivoren . . . . .</b>	<b>397</b>
11.1	Einleitung . . . . .	397
11.2	Die Organismen . . . . .	399
11.2.1	Die Destruenten: Bakterien und Pilze . . . . .	399
11.2.2	Die Detritivoren und spezialisierte Mikrobivoren . . . . .	403
11.2.3	Die relative Bedeutung von Mikroflora und Detritivoren . . . . .	409
11.2.4	Die chemische Zusammensetzung von Destruenten, Detritivoren und ihrer Ressourcen . . . . .	412
11.3	Wechselbeziehungen zwischen Detritivoren und ihren Ressourcen . . . . .	413
11.3.1	Verzehr von pflanzlichem Detritus . . . . .	413
11.3.2	Verzehr von Faeces - Die Koprophagie . . . . .	418
11.3.3	Das Fressen von Aas . . . . .	421
11.4	Schlußfolgerung . . . . .	426
<b>12</b>	<b>Parasitismus und Krankheit . . . . .</b>	<b>429</b>
12.1	Einleitung . . . . .	429
12.2	Die Diversität der Parasiten . . . . .	430
12.2.1	Mikroparasiten . . . . .	430

12.2.2	Makroparasiten . . . . .	433
12.3	Übertragung und Verteilung . . . . .	442
12.3.1	Wirte als „Inseln“: Übertragung . . . . .	442
12.3.2	Krankheit in Mischungen von Arten und Genotypen . . . . .	445
12.3.3	Die Verteilung von Parasiten und infizierten Wirten . . . . .	447
12.4	Wirte als Habitate . . . . .	449
12.4.1	Dichteabhängigkeit innerhalb von Wirten . . . . .	453
12.5	Die Reaktionen der Wirte . . . . .	453
12.5.1	Nekrotrophe Parasiten . . . . .	454
12.5.2	Die Immunreaktion . . . . .	455
12.5.3	Hypersensibilität und Phytoalexine in Pflanzen . . . . .	457
12.5.4	Reaktionen auf biotrophe Parasiten: Toleranz, Morphogenese und Verhalten . . . . .	457
12.5.5	Überleben, Wachstum und Fruchtbarkeit von Wirten . . . . .	459
12.6	Die Populationsdynamik von Parasiten . . . . .	460
12.6.1	Direkt übertragene Mikroparasiten . . . . .	461
12.6.2	Vektorübertragene Mikroparasiten . . . . .	463
12.6.3	Direktübertragene Makroparasiten . . . . .	464
12.6.4	Makroparasiten mit indirekter Übertragung . . . . .	466
12.6.5	Parasiten und die Populationsdynamik ihrer Wirte . . . . .	469
12.7	Polymorphismus und genetische Veränderung bei Parasiten und ihren Wirten . . . . .	473
12.7.1	Brutparasitismus . . . . .	475
12.7.2	Parasitismus und die Bedeutung der Sexualität . . . . .	477
<b>13</b>	<b>Mutualismus . . . . .</b>	<b>479</b>
13.1	Einleitung . . . . .	479
13.2	Mutualismen, die reziproke Verbindungen im Verhalten aufweisen . . . . .	481
13.2.1	Der Honiganzeiger und der Honigdachs . . . . .	481
13.2.2	Garnelen und gobiide Fische . . . . .	481
13.2.3	Anemonenfisch und Anemone . . . . .	481
13.2.4	Putzerfisch und Kunden . . . . .	482
13.2.5	Ameisen und Akazien . . . . .	483
13.3	Mutualismen, beim Anbau von Kulturpflanzen und bei der Viehhaltung . . . . .	484
13.3.1	Homo sapiens ist ein Mutualist in bezug auf Kulturpflanzen und Vieh . . . . .	484
13.3.2	Die „Bewirtschaftung“ von Raupen durch Ameisen . . . . .	485
13.3.3	Die „Bewirtschaftung“ von Pilzen durch Käfer . . . . .	485
13.3.4	Die „Bewirtschaftung“ von Pilzen durch Ameisen . . . . .	486
13.4	Bestäubungsmutualismen . . . . .	486
13.5	Mutualismen mit Darmbewohnern . . . . .	490
13.5.1	Der Pansen . . . . .	490
13.5.2	Der Termitendarm . . . . .	493
13.6	Symbioten, die innerhalb von Tiergewebe oder Tierzellen leben . . . . .	495
13.7	Mutualismen zwischen höheren Pflanzen und Pilzen - Mycorrhizen . . . . .	495
13.7.1	Mantelbildende Mycorrhizen . . . . .	496
13.7.2	Vesikuläre arbuskuläre Mycorrhizen . . . . .	497



13.7.3	Andere Mycorrhizen . . . . .	497
13.8	Mutualismen von Algen mit Tieren . . . . .	499
13.9	Der Mutualismus zwischen Pilz und Alge - die Flechten . . . . .	504
13.10	Stickstoffixierung bei Mutualismen. . . . .	506
13.10.1	Der Mutualismus von Rhizobium und Leguminosen . . . . .	506
13.10.2	Stickstoffixierung in Mutualismen mit Nicht-Leguminosen . . . . .	510
13.10.3	Die Evolution stickstoffixierender Mutualismen. . . . .	511
13.11	Die Evolution subzellularer Strukturen aus Symbiosen . . . . .	511
13.12	Modelle von Mutualismen . . . . .	512
13.13	Einige allgemeine Charakteristika im Leben von Mutualisten. . . . .	514

### TEIL 3 - Drei Überblicke

	Einleitung . . . . .	519
14	Lebenszyklen. . . . .	521
14.1	Einleitung . . . . .	521
14.2	Die Komponenten der Lebenszyklen und ihr potentieller Nutzen. . . . .	523
14.2.1	Größe . . . . .	523
14.2.2	Wachstums- und Entwicklungsraten. . . . .	524
14.2.3	Reproduktion . . . . .	524
14.2.4	Die Verwendungen des Somas . . . . .	526
14.3	Der Reproduktionswert . . . . .	527
14.4	Kompromisse im Lebenszyklus. . . . .	529
14.4.1	„Trade-offs“ . . . . .	530
14.4.2	Die Kosten der Reproduktion. . . . .	532
14.4.3	Kompromisse und Optima . . . . .	534
14.4.4	Welche Ressourcen werden gegeneinander aufgewogen? . . . . .	535
14.5	Habitats und deren Klassifikation . . . . .	535
14.5.1	Habitatsklassifizierung in Zeit und Raum . . . . .	536
14.5.2	Habitat-Klassifikation nach demographischen Wirkungen . . . . .	537
14.6	Semelparitie oder Iteroparitie, Frühreife oder Verzögerung . . . . .	539
14.7	Der Reproduktionsaufwand und die Kosten der Reproduktion. . . . .	542
14.8	Mehr kleinere oder weniger größere Nachkommen. . . . .	544
14.9	r- und K-Selektion . . . . .	545
14.10	Nachweis für das r/K-Konzept . . . . .	547
14.10.1	Generelle Vergleiche zwischen Taxa . . . . .	547
14.10.2	Vergleich zwischen nah verwandten Taxa . . . . .	549
14.10.3	Bewertung des r/K-Konzepts. . . . .	550
14.11	„Alternativen“ in bezug auf das r/K-Konzept . . . . .	551
14.11.1	„Risikostreuung“ (bet-hedging). . . . .	551
14.11.2	Grimes Klassifikation. . . . .	551
14.12	Demographische Kräfte, die über das r/K-Schema hinausgehen. . . . .	552
14.13	Kurzzeit-Reaktionen auf die Umwelt . . . . .	555
14.14	Interaktionen mit physiologischen Anforderungen . . . . .	556
14.15	Phylogenetische und allometrische Rahmenbedingungen . . . . .	556
14.15.1	Die Auswirkungen der Größe. . . . .	557
14.15.2	Allometrische Beziehungen. . . . .	558

14.15.3	Warum gibt es allometrische Beziehungen? . . . . .	560
14.15.4	Vergleiche von Lebenszyklen . . . . .	561
<b>15</b>	<b>Häufigkeit</b> . . . . .	<b>563</b>
15.1	Einleitung - die Interpretation von Zählungsdaten . . . . .	563
15.2	Fluktuationen oder Stabilität . . . . .	565
15.2.1	Theorien über Artenhäufigkeit . . . . .	568
15.2.2	Die Bestimmung der Häufigkeit und ihrer Regulierung . . . . .	572
15.3	Die Analyse der Schlüsselfaktoren . . . . .	576
15.3.1	Der Kartoffelkäfer . . . . .	577
15.3.2	Weitere Beispiele der Analyse von Schlüsselfaktoren . . . . .	580
15.3.3	Bewertung der Analyse von Schlüsselfaktoren . . . . .	583
15.4	Populationszyklen und ihre Analyse . . . . .	584
15.4.1	Zyflen und Quasizyklen . . . . .	585
15.4.2	Populationsänderungen bei den Microtinae . . . . .	588
15.4.3	Zyklen bei Waldscfimeterlingen . . . . .	597
15.5	Durch Ausbreitung bestimmte Häufigkeit . . . . .	598
15.6	Experimentelle Störungen von Populationen . . . . .	600
15.6.1	Die Einführung einer neuen Art . . . . .	600
15.6.2	Erhöhen der Ressourcen . . . . .	601
15.6.3	Die Entfernung möglicher Konkurrenten . . . . .	603
15.6.4	Die Entfernung von Konsumenten . . . . .	604
15.6.5	Einführung eines Konsumenten . . . . .	606
<b>16</b>	<b>Die aktive Beeinflussung der Häufigkeit:</b>	
	<b>Abtötung, Ernten und Konservieren</b> . . . . .	<b>609</b>
16.1	Einleitung . . . . .	609
16.2	Schädlings- und Unkrautbekämpfung . . . . .	609
16.2.1	Einleitung . . . . .	609
16.2.2	Das Ziel der Schädlingsbekämpfung . . . . .	611
16.2.3	Eine kurze Geschichte der Schädlingsbekämpfung . . . . .	614
16.2.4	Chemische Pestiziden . . . . .	616
16.2.5	Probleme mit Pestiziden . . . . .	621
16.2.6	Der Wert chemischer Pestizide . . . . .	628
16.2.7	Biologische Bekämpfung . . . . .	631
16.2.8	Genetische Bekämpfung und Resistenz . . . . .	637
16.2.9	Integrierte Schädlingsbekämpfung . . . . .	640
16.3	Ernten, Fischen, Abschuß und Sammeln . . . . .	644
16.3.1	Ein einfaches Erntemodell: Feste Quoten . . . . .	645
16.3.2	Ernte mit festen Quoten in der Praxis . . . . .	648
16.3.3	Die Regulierung des Ernteaufwands . . . . .	649
16.3.4	Die Instabilität genutzter Populationen - multiple Gleichgewichte . . . . .	651
16.3.5	Ernte nach regulierten Prozentsätzen und regulierter Schonung . . . . .	652
16.3.6	Die Berücksichtigung der Struktur von genutzten Populationen: Dynamic-pool-Modelle . . . . .	653
16.3.7	Schlußbetrachtung . . . . .	656
16.4	Naturschutz . . . . .	657
16.4.1	Die verschiedenen Typen der Seltenheit . . . . .	657
16.4.2	Analyse der Populationsgefährdung . . . . .	658

16.4.3	Die Ursachen der Seltenheit . . . . .	662
16.4.4	Weshalb sollten seltene Arten geschützt werden?. . . . .	664
16.4.5	Naturschutz in der Praxis. . . . .	666
16.5	Schlußbetrachtung . . . . .	673
	<b>TEIL 4 - Lebensgemeinschaften</b>	
	Einleitung . . . . .	677
17	<b>Das Wesen der Lebensgemeinschaft</b> . . . . .	679
17.1	Einleitung . . . . .	679
17.2	Die Beschreibung der Zusammensetzung von Lebens- gemeinschaften. . . . .	682
17.2.1	Diversitätsindizes. . . . .	682
17.2.2	Rang^Häufigkeits-Diagramme. . . . .	684
17.3	Räumliche Muster von Lebensgemeinschaften. . . . .	686
17.3.1	Die Gradientenanalyse. . . . .	688
17.3.2	Ordinierung und Klassifizierung von Lebens- gemeinschaften. . . . .	689
17.3.3	Die Probleme der Grenzen in der Lebensgemeinschafts- ökologie. . . . .	693
17.4	Zeitliche Lebensgemeinschaftsmuster - Sukzession . . . . .	696
17.4.1	Die Sukzession beim organischen Abbau. . . . .	696
17.4.2	Allogene Sukzession. . . . .	698
17.4.3	Autogene Sukzession. . . . .	700
17 AA	Der autogenen Sukzession zugrundeliegende Mechanismen. . . . .	708
17.4.5	Das Klimakzept. . . . .	715
<b>18</b>	<b>Der Energiefluß durch Lebensgemeinschaften</b> . . . . .	717
18.1	Einleitung . . . . .	717
18.2	Muster in der Primärproduktion. . . . .	719
18.2.1	Aquatische Lebensgemeinschaften: autochthones und allochthones Material. . . . .	723
18.2.2	Variationen in der Beziehung von Produkten zu Biomasse. . . . .	725
18.3	Limitierende Faktoren für die Primärproduktion. . . . .	727
18.3.1	Terrestrische Lebensgemeinschaften. . . . .	727
18.3.2	Zusammenfassung der limitierenden Faktoren für die terrestrische Produktion. . . . .	734
18.3.3	Die Primärproduktion aquatischer Lebensgemeinschaften . . . . .	735
18.3.4	Was begrenzt die Biomasse der Primärproduzenten? . . . . .	740
18.4	Der Verlust von Energie in Lebensgemeinschaften . . . . .	741
18.4.1	Ein umfassendes Modell der trophischen Struktur einer Lebensgemeinschaft. . . . .	744
18.4.2	Der Energiefluß durch eine Modell-Lebensgemeinschaft. . . . .	747
18.4.3	Muster des Energieflusses in unterschiedlichen Lebens- gemeinschaften. . . . .	751
<b>19</b>	<b>Fluß von Materie durch Lebensgemeinschaften'</b> . . . . .	755
19.1	Einleitung . . . . .	755
19.1.1	Das Vergehen von Materie innerhalb von Lebens- gemeinschaften. . . . .	755

19.1.2	Biogeochemie und biogeochemische Kreisläufe . . . . .	757
19.1.3	Biogeochemie kleiner und großer Systeme . . . . .	758
19.1.4	Nährstoffbilanzen . . . . .	759
19.2	Nährstoffbilanzen in terrestrischen Lebensgemeinschaften .	759
19.2.1	Nährstoffzufuhren in terrestrischen Lebensgemeinschaften	759
19.2.2	Nährstoff abgaben terrestrischer Lebensgemeinschaften . .	761
19.2.3	Der Einzugsbereich als Bezugsgröße für Studien . . . . .	763
19.2.4	Lehren für Land- und Forstwirtschaft . . . . .	764
19.3	Nährstoffbilanzen aquatischer Lebensgemeinschaften . . .	772
19.3.1	Flüsse . . . . .	772
19.3.2	Süßwasserseen . . . . .	773
19.3.3	Salzseen und Meere . . . . .	776
19.4	Globale biogeochemische Zyklen . . . . .	778
19.4.1	Störung des Phosphorkreislaufs . . . . .	778
19.4.2	Störung des Stickstoffkreislaufs . . . . .	781
19.4.3	Störung des Schwefelkreislaufs . . . . .	782
19.4.4	Störung des Kohlenstoffkreislaufs . . . . .	784
<b>20</b>	<b>Der Einfluß der Konkurrenz auf die Struktur der Lebens-</b>	
	<b>gemeinschaft</b> . . . . .	787
20.1	Einleitung . . . . .	787
20.2	Die Wirksamkeit gegenwärtiger Konkurrenz in natürlichen	
	Lebensgemeinschaften . . . . .	788
20.2.1	Phytophage Insekten und andere mögliche Ausnahmen . .	790
20.2.2	Intensität und Organisationskraft der Konkurrenz sind	
	nicht immer verknüpft . . . . .	792
20.3	Nachweis aufgrund von Lebensgemeinschaftsmustern . . .	793
20.3.1	Nischendifferenzierung . . . . .	794
20.3.2	Nischendifferenzierungen in Pflanzengesellschaften . . . .	799
20.3.3	Negativ assoziierte Verteilungen . . . . .	802
20.3.4	Schlußfolgerungen . . . . .	804
20.4	Neutrale Modelle und Nullhypothesen . . . . .	805
20.4.1	Neutrale Modelle und Ressourcenaufteilung . . . . .	806
20.4.2	Neutrale Modelle und morphologische Unterschiede . . . .	809
20.4.3	Neutrale Modelle und Verbreitungsunterschiede . . . . .	814
20.4.4	Beurteilung der Methode des neutralen Modells . . . . .	817
20.5	Die Bedeutung der Konkurrenz:	
	einige Schlußfolgerungen . . . . .	818
<b>21</b>	<b>Der Einfluß von Prädation und Störungen auf die Lebens-</b>	
	<b>gemeinschaftsstruktur</b> . . . . .	819
21.1	Einleitung . . . . .	819
21.1.1	Störung und die Diversität von Lebensgemeinschaften . . .	820
21.1.2	Was versteht man unter Störung? . . . . .	821
21.2	Die Auswirkungen von Prädation auf die Lebensgemein-	
	schaftsstruktur . . . . .	822
21.2.1	Generalisten unter den Prädatoren . . . . .	822
21.2.2	Der Einfluß relativ selektiver Prädatoren . . . . .	824
21.2.3	Nahrungswechsel und häufigkeitsabhängige Selektion . . .	827
21.2.4	Der Einfluß von spezialisierten Prädatoren . . . . .	828
21.2.5	Ausbrüche von Parasiten und Krankheiten . . . . .	829

21.2.6	Schlußfolgerung - Effekte von Prädatoren, Parasiten und Krankheiten . . . . .	831
21.3	Zeitliche Veränderung der Lebensbedingungen . . . . .	832
21.3.1	Der Vorratseffekt . . . . .	834
21.4	Störungen und das Konzept des Mosaikzyklus . . . . .	836
21.4.1	Dominanzkontrollierte Lebensgemeinschaften . . . . .	838
21.4.2	Gründerkontrollierte Lebensgemeinschaften . . . . .	846
21.5	Bewertung von Ungleichgewichtsmodellen . . . . .	850
21.5.1	Die Bedeutung des Maßstabs . . . . .	850
21.5.2	Pluralismus in der Ökologie von Lebensgemeinschaften . . . . .	850
21.5.3	Die Bedeutung der Ungleichgewichtstheorie für ökologisches Management . . . . .	851
<b>22</b>	<b>Inseln, Areale und Besiedlung</b> . . . . .	<b>853</b>
22.1	Einleitung: Arten/Areal-Beziehungen . . . . .	853
22.2	Ökologische Theorien zu Inselgesellschaften . . . . .	856
22.2.1	Habitatsdiversität . . . . .	856
22.2.2	Habitatsdiversität und phytophage Insekten . . . . .	857
22.2.3	Die „Gleichgewichts-Theorie“ von MacArthur und Wilson . . . . .	857
22.2.4	Gleichgewichts-Theorie und phytophage Insekten . . . . .	860
22.3	Beweise für die ökologischen Theorien . . . . .	860
22.3.1	Habitatsdiversität allein - oder eine gesonderte Wirkung des Areals? . . . . .	860
22.3.2	Abgelegenheit . . . . .	865
22.3.3	Diversität, Areal und Abgelegenheit für phytophage Insekten . . . . .	867
22.3.4	Welche Arten? - Artenwechsel (species turnover) . . . . .	870
22.3.5	Welche Arten? Disharmonie . . . . .	872
22.4	Evolution und Inselgesellschaften . . . . .	875
22.5	Inseln und Naturschutz . . . . .	877
<b>23</b>	<b>Stabilität und Struktur von Lebensgemeinschaften</b> . . . . .	<b>881</b>
23.1	Einleitung . . . . .	881
23.2	Komplexität und Stabilität . . . . .	883
23.2.1	Die „traditionelle Lehrmeinung“. . . . .	883
23.2.2	Komplexität und Stabilität in Modelllebensgemeinschaften . . . . .	884
23.2.3	Komplexität und Stabilität in der Praxis . . . . .	888
23.2.4	Bewertung . . . . .	892
23.3	Sektoren in Lebensgemeinschaften . . . . .	893
23.4	Die Anzahl der Trophieebenen . . . . .	895
23.4.1	Die Energieflußhypothese . . . . .	897
23.4.2	Die dynamische Instabilität von Modellnahrungsgefügen . . . . .	897
23.4.3	Beschränkungen für Prädatoreigenschaften und Prädatorenverhalten . . . . .	898
23.4.4	Bewertung . . . . .	900
23.5	Das Verhältnis von Prädatoren zu Beute in Nahrungsgefügen . . . . .	900
23.6	Der Verbreitungsgrad von Omnivoren in Nahrungsgefügen . . . . .	902
23.7	Nicht-demographische Stabilität . . . . .	903

<b>24</b>	<b>Muster des Artenreichtums</b> . . . . .	909
24.1	Einleitung . . . . .	909
24.2	Ein einfaches Modell . . . . .	910
24.3	Beziehungen zwischen Artenreichtum und anderen Faktoren . . . . .	912
24.3.1	Produktivität . . . . .	913
24.3.2	Die Räumliche Heterogenität . . . . .	919
24.3.3	Änderungen der klimatischen Verhältnisse . . . . .	922
24.3.4	Die Unwirtlichkeit der Umwelt . . . . .	923
24.3.5	Das Alter der Umwelt: Der Entwicklungszeitraum . . . . .	925
24.4	Gradienten des Artenreichtums . . . . .	926
24.4.1	Der Breitengrad . . . . .	926
24.4.2	Die Höhenstufe . . . . .	931
24.4.3	Die Wassertiefe . . . . .	933
24.4.4	Sukzessionen . . . . .	933
24.4.5	Verteilungsmuster floristischen und faunistischen Arten- reichtums in Fossilfunden . . . . .	936
24.5	Die relative Häufigkeit von kleinen und großen Arten . . . . .	939
24.6	Schlußbetrachtung . . . . .	939
	Glossar . . . . .	941
	Literaturverzeichnis . . . . .	963
	Artenregister . . . . .	1001
	Sachregister . . . . .	1013