Taschenlehrbuch Biologie

Ökologie, Biodiversität, Evolution

Bearbeitet von
Ulrich Brose, Inge Kronberg, Bernhard Misof, Gunvor Pohl-Apel, Stefan Scheu

1. Auflage 2009. Taschenbuch. XV, 496 S. Paperback
ISBN 978 3 13 144881 1
Format (B x L): 12,7 x 19 cm

Weitere Fachgebiete > Chemie, Biowissenschaften, Agrarwissenschaften > Biowissenschaften allgemein

Zu Inhaltsverzeichnis

schnell und portofrei erhältlich bei

beck-shop.de
DIE FACHBUCHHANDLUNG

Die Online-Fachbuchhandlung beck-shop.de ist spezialisiert auf Fachbücher, insbesondere Recht, Steuern und Wirtschaft. Im Sortiment finden Sie alle Medien (Bücher, Zeitschriften, CDs, eBooks, etc.) aller Verlage. Ergänzt wird das Programm durch Services wie Neuerscheinungsdienst oder Zusammenstellungen von Büchern zu Sonderpreisen. Der Shop führt mehr als 8 Millionen Produkte.

Allelochemikalien: Chemische Signale, die Informationen zwischen Individuen verschiedener Arten vermitteln.

3.4 Trophische Beziehungen

Konsumenten ernähren sich von anderen lebenden Organismen aus darunter liegenden trophischen Ebenen. Dabei unterscheidet man verschiedenste Formen von Konsumenten, die wichtigsten sind **Pflanzenfresser**, **Räuber**, **Parasiten** und **Parasitoide**. **Destruenten** ernähren sich dagegen von toten Organismen oder allgemein von toter organischer Substanz. Ganz allgemein lassen sich **Generalisten**, die eine Vielzahl auch nicht verwandte Arten attackieren, von **Spezialisten** trennen, die auf wenige und häufig eng verwandte Arten beschränkt sind. Sowohl Opfer als auch Feinde können **top-down**, d. h. durch die darüber liegende trophische Ebene oder **bottom-up**, d. h. durch ihre Ressourcen oder die darunter liegende Ebene, kontrolliert werden.

Viele Eigenschaften von Organismen haben sich in einem evolutionären Wettlauf in **Koevolution** mit ihren Feinden oder Opfern ausgebildet. Eine wichtige Bedeutung hat z. B. die **Hypothese der Biochemischen Koevolution von Pflanzen und Herbivoren**. Anpassungen der Feinde dienen dabei v. a. dem Auffinden, Erkennen und Überwältigen der Opfer. Letztere haben dagegen Eigenschaften entwickelt, mit denen sie Feinden entkommen, Feinde abschrecken oder sich gegen Feinde verteidigen können.

Die wichtigsten mathematischen Modelle zur Beschreibung trophischer Beziehungen sind das **Räuber-Beutemodell von Lotka und Volterra** und die Modelle der **numerischen** und der **funktionellen Reaktion**. Ersteres sagt vorher, dass die Dichten von Räuber und Beutepopulationen periodisch oszillieren, dass die Populationsentwicklung der Räuber immer der Entwicklung der Beute folgt, und dass die langfristigen Mittelwerte der Populationsdichten beider Arten konstant bleiben.

3.4.1 Trophische Strategien

Während die meisten Pflanzen und viele Mikroorganismen **autotroph** sind und ihre Energie z. B. aus dem Sonnenlicht beziehen, ernähren sich alle anderen Organismen **heterotroph**, d. h. sie leben entweder als **Destruenten** von toter organischer Materie oder als **Konsumenten**, indem sie lebende Individuen anderer Arten als Nahrungsressource nutzen. Dabei lassen sich Strategien unterscheiden, je nach dem, wie viele Individuen von den Konsumenten im Laufe des Lebens genutzt werden, ob die Opfer die Attacke überleben bzw. sich nach der Attacke noch fortpflanzen können (Abb. 3.**15**). Während sich **Parasiten** jeweils nur auf

aus: Munk, Ökologie - Evolution (ISBN 9783131448811), © 2009 Georg Thieme Verlag KG

		Wie viele Opfer?		
		1 : Parasiten stirbt das Opfer?		> 1 Räuber
		nein	ja	
kann sich das Opfer noch fortpflanzen?	ja	typische Parasiten, Pathogene	durch tropische Beziehung übertragene Parasiten (z.B. Bandwürmer)	Mikroräuber (z.B. Moskitos, Herbivoren)
	nein	*Parasitic castrator*	Parasitoide	echte Räuber (Raubkatzen, Spinnen)

Abb. 3.**15** **Trophische Strategien bei heterotrophen Organismen.** In Abhängigkeit davon, wie viele Individuen im Laufe des Lebens genutzt werden, ob die Opfer sich nach der Attacke noch fortpflanzen können und ob sie die Attacke überleben, lassen sich mindestens sechs verschiedene Strategien unterscheiden.

ein Individuum als Opfer beschränken, attackieren **Räuber** in ihrem Leben mehrere bis zahlreiche Individuen. Diese werden von **echten Räubern**, wie Raubkatzen oder Spinnen, getötet und mehr oder weniger vollständig konsumiert. **Mikro-Prädatoren** (**micropredators**) konsumieren dagegen nur Teile ihrer Opfer und lassen diese im Regelfall am Leben, sodass sie sich nach der Attacke sogar noch fortpflanzen können. Zu dieser Gruppe gehören die meisten Pflanzenfresser (**Herbivore**, Phytophage), die nur Teile ihrer Fraßpflanze konsumieren aber auch Moskitos, die eine kleine Blutmahlzeit an ihrem Opfer nehmen und nach anderen Einteilungen häufig zu den Parasiten gerechnet werden. Auch bei **Parasiten** lassen sich Arten, die ihre Opfer, d. h. ihre Wirte, am Leben lassen (z. B. viele **Pathogene** oder parasitische Würmer wie Trematoden) von Arten unterscheiden, die den Tod des Wirtes fordern. Unter den Letzteren finden sich u. a. auch **Parasitoide** wie Schlupfwespen oder Raupenfliegen. Die Weibchen legen ihre Eier an einen Wirt, meist Insekten (z. B. Schmetterlingsraupen), und die aus dem Ei schlüpfenden Nachkommen fressen den Wirt bei ihrer Entwicklung auf. Andere Parasiten, zu deren Lebenszyklus der Tod des Wirtes gehört, sind Arten, die zwischen ihren Wirten dadurch übertragen werden, dass der eine Wirt den anderen Wirt frisst. Dazu gehören z. B. Bandwürmer. Schließlich gibt es Parasiten, die ihren Wirt zwar am Leben lassen, aber daran hindern, sich weiterhin fortzupflanzen (**parasitic castrators**, z. B. die Bandwurmart *Schistocephalus*).

3.4.2 Generalisten und Spezialisten

Eine wesentliche Eigenschaft von heterotrophen Organismen ist der Grad ihrer Spezialisierung auf bestimmte Opfer. Dabei lassen sich **Generalisten**, die eine Vielzahl auch nicht verwandte Arten attackieren, von **Spezialisten** unterscheiden, die auf wenige und häufig eng verwandte Arten beschränkt sind (Abb. 3.**16**).

aus: Munk, Ökologie - Evolution (ISBN 9783131448811), © 2009 Georg Thieme Verlag KG

Abb. 3.**16** **Generalist, Spezialist. a** Generalistische Prädatoren: Laufkäfer (Carabidae) besitzen meist ein breites Beutespektrum und gehören damit zu den bedeutendsten Prädatoren vieler terrestrischer Lebensräume. Bei den kleinen Arthropoden auf den Flügeldecken und dem Kopf handelt es sich um räuberische Milben (Gamasida), die sich von dem Käfer transportieren lassen (Phoresie). **b** Spezialisierte Prädatoren: Ameisenlöwen (Larven der Ameisenjungfern, Myrmeleonidae; kleines Bild rechts) besitzen eine an warme und sandige Lebensräume angepasste Beutefangstrategie. Sie graben Sandtrichter in den Boden und lauern dort auf Beute. Diese besteht zum größten Teil aus Ameisen, die durch ihre Wehrhaftigkeit und den Besitz von Ameisensäure nur wenigen Prädatoren als Beute dienen. **c** Generalistische Phytophage: Seeigel gehören zu den wichtigsten Pflanzenfressern mariner Hartböden (hier der Schwarze Seeigel, *Arbacia lixula*, einer der häufigsten Seeigel im Mittelmeer). Sie beweiden Algenrasen auf Felsküsten und hinterlassen dabei kahlgefressene Felsen. **d** Spezialisierte Phytophage: Viele phytophage Insekten sind spezialisierte Pflanzenfresser. Die Raupen des Zitronenfalters (*Gonepteryx rhamni*) entwickeln sich auf Faulbaum (*Frangula alnus*) oder Kreuzdorn (*Rhamnus cathartica*). (Fotos von Stefan Scheu, Göttingen).

Echte Räuber sind meist Generalisten und fressen viele verschiedene Beutearten. Allerdings kommt es oft vor, dass sich einzelne Individuen innerhalb einer Art auf bestimmte Beutearten konzentrieren, etwa weil diese in ihrem Lebensraum besonders häufig vorkommen. Diese Spezialisierung ist oft nur vorübergehend und ändert sich, sobald sich die Zusammensetzung des zur Verfügung stehenden Beutespektrums ändert. Parasiten, Parasitoide und Pathogene sind häufig Spezialisten und an bestimmte taxonomische Gruppen oder gar Arten als Wirte gebunden. Sie leben eng an oder in ihrem Wirt und benötigen daher ganz spezifische,

aus: Munk, Ökologie - Evolution (ISBN 9783131448811), © 2009 Georg Thieme Verlag KG

physiologische, morphologische und/oder ethologische Wirtsanpassungen. Auch bei Pflanzenfressern überwiegen Spezialisten und man unterscheidet zwischen **Monophagie** bei Arten, die nur Pflanzen aus derselben Gattung fressen, **Oligophagie** bei Arten, die an Pflanzen derselben Familie fressen und **Polyphagie** bei Arten, welche Pflanzen aus verschiedenen Familien attackieren. Bei letzteren stellt sich bei genauerer Untersuchung oft heraus, dass nicht alle Individuen einer Art polyphag sind, sondern dass die Art in Wirklichkeit aus mehreren, voneinander getrennten Populationen besteht, die jede für sich wieder auf bestimmte Wirtspflanzen spezialisiert ist. Das gilt oft auch für carnivore Arthropoden wie Parasitoide und ihre Wirte oder Beutetiere, bei denen dieselbe Einteilung in monophag, oligophag und polyphag verwendet werden kann.

3.4.3 Bottom-up und Top-down

Konsumenten, die ihre Beute töten, führen natürlicherweise zur Verminderung der Dichte in der Beutepopulation. Die Beute wird **top-down** (engl. top-down: von oben nach unten, d. h. durch die höhere trophische Ebene) kontrolliert. Aber die Beute kann auch die Dichte der Konsumenten **bottom-up** (engl. bottom-up: von unten nach oben, d. h. durch die darunter liegende trophische Ebene) kontrollieren: Reduziert sich die Dichte der Beute, etwa durch Prädation, so führt dies zu vermehrter Konkurrenz bei den Feinden, deren Population sich infolgedessen ebenfalls reduziert. Immer wieder kommt es zu kontroversen Diskussionen, wer nun eigentlich wen kontrolliert, die Beute ihre Konsumenten oder umgekehrt. Besonders im Naturschutz ist diese Aussage von entscheidender Bedeutung: Geht der Birkhuhn-Bestand zurück, weil der Greifvogelschutz zu weit geht oder weil die natürlichen Nahrungsressourcen und Verstecke fehlen?

3.4.4 Koevolution in trophischen Beziehungen

Je enger eine trophische Beziehung ist, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass sich wesentliche Eigenschaften von Feind und Opfer durch **Koevolution** ausgebildet haben. Der Feind übt einen permanenten Selektionsdruck auf die Eigenschaften des Opfers aus, die diesem helfen, Begegnungen mit dem Feind zu vermeiden, sich zu verteidigen oder sich durch Flucht zu entziehen.

Verteidigungsmaßnahmen der Opfer sind entweder permanent vorhanden (**konstitutive Verteidigung**) oder sie werden erst verstärkt gebildet, wenn das Opfer angegriffen wurde oder es Anzeichen dafür gibt, dass ein Angriff bevorsteht (**induzierte Verteidigung**). Insbesondere Pflanzen, aber auch modulare Tiere nutzen häufig induzierte Verteidigungsmechanismen zur Abwehr ihrer Feinde. Konstitutive Abwehrmechanismen haben den Vorteil, dass sie ständig wirksam sind. Ihre Produktion verursacht jedoch auch Kosten, selbst wenn kein Angriff vorliegt. Bei induzierten Verteidigungsmechanismen entfallen diese Kosten, allerdings vergeht hier möglicherweise wertvolle Zeit, bis die Abwehr wirksam ist.

aus: Munk, Ökologie - Evolution (ISBN 9783131448811), © 2009 Georg Thieme Verlag KG

Auch die Beute übt einen Selektionsdruck auf den Feind aus und alle seine Eigenschaften, die zum Auffinden und Überwältigen der Opfer dienen. Dieser gegenseitige Selektionsdruck führt zu einem **evolutionären Wettrüsten**, bei dem jede neue Strategie des Einen mit einer Gegenmaßnahme des Anderen beantwortet werden muss. Nach der Hypothese der biochemischen Koevolution zwischen Pflanzen und herbivoren Insekten entstand die hohe Diversität bei angiospermen Pflanzen und **sekundären Pflanzeninhaltsstoffen** auf der einen Seite und bei herbivoren Insekten auf der anderen Seite durch einen koevolutionären Wettlauf zwischen Pflanzen und Insekten (📖 *Botanik*). Besonders deutlich wird dieser Wettlauf in der Beziehung von **Pathogenen** zu ihren Wirten. Pathogene müssen sich permanent verändern, um der Immunabwehr ihrer Wirte zu entgehen und die Wirte müssen ihre Immunabwehr den ständig neuen Genotypen ihrer Pathogene anpassen.

Unter Bezug auf eine Märchenfigur, die Rote Schachkönigin aus „Alice hinter den Spiegeln", die ständig rennen muss, nur um auf der gleichen Stelle zu bleiben, wird die permanente Koevolution zwischen Feind und Opfer auch als „**Red Queen**" bezeichnet. Dieser Wettlauf hat möglicherweise dazu geführt, dass bei den meisten Arten, die wir kennen, die Vermehrung auf sexuellem Wege und nicht z. B. parthenogenetisch erfolgt. Es wird diskutiert, dass der evolutionäre Vorteil der sexuellen Vermehrung darin besteht, dass durch die Rekombination weiblicher und männlicher Gene eine schnellere evolutive Antwort auf Veränderungen von Pathogenen und Parasiten möglich ist, die Wirte also „schneller rennen" können, als das bei parthenogenetischer Fortpflanzung der Fall wäre (**Red Queen hypothesis**).

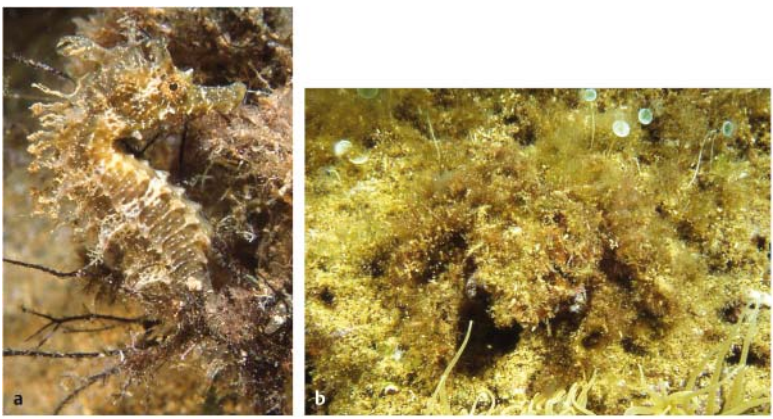

Abb. 3.**17** **Krypsis. a** Krypsis durch morphologische Anpassungen: Seepferdchen (Syngantidae; hier *Hippocampus ramulosus*, Mittelmeer) sind im Algenaufwuchs sowohl farblich wie auch durch Hautauswüchse hervorragend vor Prädatoren getarnt. **b** Krypsis durch Bewuchs: Durch Algen auf ihrem Panzer ist die Seespinne *Maja verrucosa* (Crustacea), eine häufige Art im Littoral des Mittelmeers, in Algenbewuchs kaum zu erkennen und schützt sich so vor Fraßfeinden (v. a. Kraken). (Fotos von Stefan Scheu, Göttingen.)

aus: Munk, Ökologie - Evolution (ISBN 9783131448811), © 2009 Georg Thieme Verlag KG

Tab. 3.**4** **Färbung als Ergebnis der Koevolution von Angreifer und Opfer.**

Färbung	*Definition*	*Träger*	*Beispiel*
Krypsis (Abb. 3.**17**) (Tarnfärbung)	Übereinstimmung in Farbe und Form mit der Umgebung	Feind, Opfer	Streifenmuster bei Tigern, Farbwechsel bei Plattfischen und Chamäleons, Weißfärbung von Polartieren
Lockfärbung (Abb. 3.**18a**)	Übereinstimmung in Farbe und Form mit Nahrung oder Sexualpartner der Beute	Feind	Lichtorgane von Tiefseefischen, Sekrettröpfchen des fleischfressenden Sonnentaus, blütenähnliche Fangheuschrecken
Mimese (Nachahmungstracht)	Ähnlichkeit mit unbeachteten Dingen ihrer Umwelt	Feind, Opfer	Spannerraupe (Zweig), Wandelndes Blatt (Blatt)
Schreckfärbung	überraschend plötzlicher Stellungs- oder Farbwechsel von Organismen	Opfer	Augenflecke des Tagpfauenauges
Aposematismus (Warnfärbung)	Auffälligkeit von ungenießbaren oder wehrhaften Organismen	Opfer	Schwarz-Gelb-Zeichnung von Wespen, Färbung vieler Pfeilgiftfrösche
Bates'sche Mimikry (Abb. 3.**18b**, **c**)	Nachahmung von wehrhaftem Vorbild durch harmlose Arten	Opfer	Schwebfliegen
Müller'sche Mimikry (Abb. 3.**18d**, **e**)	gemeinsame Warnfärbung bei mehreren wehrhaften Arten	Opfer	*Heliconius* Falter

Insbesondere bei echten Prädatoren, Mikroprädatoren und Parasitoiden sind neben chemischen Signalen häufig auch **optische Signale** für die Beziehungen zwischen Opfer und Feind wichtig. Die Färbung von Organismen ist oft das Ergebnis der Koevolution von Feind und Opfer (Tab. 3.**4**). Mithilfe geeigneter **Tarnfärbung** können sich beide unsichtbar machen (Abb. 3.**17**).

Feinde können mit **Lockfärbung** ihre Opfer anlocken. Opfer können potenziellen Feinden ihre **Giftigkeit** signalisieren oder Giftigkeit vortäuschen.

3.4.5 Infochemikalien in trophischen Beziehungen

Wie in zahlreichen anderen Interaktionen zwischen Organismen spielen auch bei trophischen Beziehungen zwischen Feinden und ihren Opfern chemische Signale eine wichtige Rolle. Bei diesen Verbindungen handelt es sich v. a. um **Allomone** und **Kairomone**. Während Allomone dem abgebenden Organismus (Sender) nutzen, profitiert von Kairomonen der wahrnehmende Organismus (Empfänger) und der abgebende Organismus hat einen Nachteil (Abb. 3.**13**).

aus: Munk, Ökologie - Evolution (ISBN 9783131448811), © 2009 Georg Thieme Verlag KG

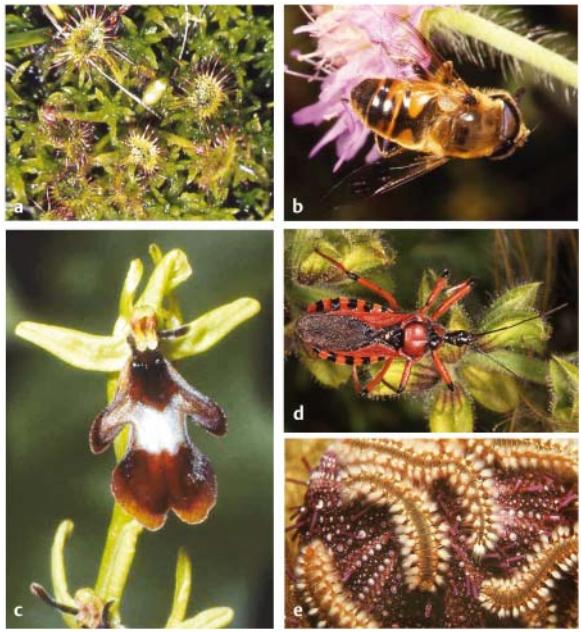

Abb. 3.**18** **Färbungen. a** Lockfärbung: Durch rote, klebrige Sekrettröpfchen lockt der Sonnentau (*Drosera* sp., Droseraceae) Insekten an, die an den klebrigen Tröpfchen hängen bleiben und verdaut werden. **b** Bates'sche Mimikry gegen Feinde: Viele Schwebfliegen, z. B. die Mistbiene (*Eristalis* spp.), ahmen Bienen oder Wespen als wehrhafte Vorbilder nach, sind selbst jedoch harmlos. **c** Bates'sche Mimikry im Dienst der Bestäubung: Blüten der Orchideengattung *Ophryis*, hier die in Deutschland relativ häufige Fliegenragwurz (*O. insectifera*), täuschen in Form, Farbe und Duft die Weibchen einer Grabwespenart vor (v. a. *Gorytes mystaceus*, Sphecidae). Hierdurch werden die Männlichen der Grabwespe angelockt und versuchen auf der Blüte zu kopulieren. Bei dieser Pseudo-Kopulation wird der Pollen in Form von Pollenpaketen (Pollinien) auf den Kopf der Grabwespe geklebt. Zur Übertragung des Pollens muss die Grabwespe erneut auf der Blüte einer Fliegenragwurz kopulieren. **d** Müller'sche Mimikry – Land: Viele Wanzen, hier die Raubwanze *Rhinocoris iracundus*, sind auffällig schwarz-rot gefärbt und signalisieren hierdurch, dass sie über Stinkdrüsen ätzende und schlecht riechende Sekrete absondern können. **e** Müller'sche Mimikry – Meer: Der Feuerwurm *Hermodice carunculata* (Polychaeta) besitzt auffallend gefärbte Borsten und signalisiert damit, dass er giftig ist. Die Borsten sind mit Gift ausgestattet, brechen leicht ab und brennen beim Eindringen in die Haut. (Fotos von Stefan Scheu, Göttingen.)

Allomone

Allomone werden zur Überwältigung der Opfer, zur Abwehr von Fraßfeinden und Parasiten, zur Täuschung anderer Organismen und zur Bekämpfung von Konkurrenten eingesetzt. Allomone zur **Überwältigung der Opfer** besitzen v. a.

aus: Munk, Ökologie - Evolution (ISBN 9783131448811), © 2009 Georg Thieme Verlag KG