

Ökologie*

Patrick Bucher

20. August 2011

Inhaltsverzeichnis

1 Ökofaktoren	1
1.1 Abiotische Ökofaktoren	1
1.1.1 Gewichtung und Begriffe	3
1.2 Biotische Ökofaktoren	3
1.2.1 Ökologische Nische	5
1.2.2 Verhinderung innerartlicher Konkurrenz	5
2 Ökosysteme	6
2.1 Funktionsprinzipien der Ökosysteme	6
2.2 Aufgaben und Beziehungen innerhalb des Ökosystems	7
2.2.1 Kohlenstoffkreislauf	8
2.2.2 Energiefluss	9
2.3 Sukzession	9

1 Ökofaktoren

Ökologie ist die Lehre vom Haushalt der Natur. *Lebewesen* sind offene Systeme, die nur existieren können, wenn sie mit der Umgebung Stoffe und Energie austauschen können. *Ökofaktoren* sind alle Faktoren der Umwelt, die ein Lebewesen direkt oder indirekt betreffen. Man unterscheidet zwischen *abiotischen* und *biotischen* Ökofaktoren.

1.1 Abiotische Ökofaktoren

Abiotische Ökofaktoren entstammen der unbelebten Umwelt. Sie sind physikalisch-chemischer Natur. Wichtige abiotische Ökofaktoren sind:

*Cornelsen Biologie Oberstufe (Gesamtband), ISBN-13: 978-3-464-04279-3

- Die *Temperatur* beeinflusst praktisch alle Lebensvorgänge und ist daher für alle Lebewesen von grösster Bedeutung. Die Geschwindigkeit chemischer Vorgänge wird durch die Temperatur beeinflusst. Im Bereich von 0°C bis 40°C führt eine Temperaturzunahme von 10°C zu einer Steigerung der Reaktionsgeschwindigkeit um Faktor 2 bis 3. Ab einer Temperatur von 50°C werden Proteine (gerade Enzyme) denaturiert und somit geschädigt. Dadurch können sie ihre Aufgaben nicht mehr wahrnehmen. Sinkt die Temperatur unter den Gefrierpunkt von Wasser, wird das Zellplasma ähnlich geschädigt, wie wenn es austrocknen würde. Arten mit grosser Temperaturltoleranz bezeichnet man als *eurytherm*, solche mit tiefer Temperaturltoleranz als *stenotherm*.

Pflanzen sind an einen bestimmten Ort gebunden. Sie können ihre Temperatur nicht regulieren und nehmen daher die Temperatur der Umgebung an. Die Verbreitung bestimmter Pflanzen ist somit von der Umgebungstemperatur abhängig (Breitengrade, Höhenstufen im Gebirge).

- Das *Sonnenlicht* (die Sonneneinstrahlung) ist die Grundlage des Lebens auf der Erde. Es liefert die für das Wachstum der Pflanzen notwendige Energie (Fotosynthese) und beeinflusst damit jede Nahrungskette (Pflanzenfresser fressen Pflanzen, Fleischfresser fressen wiederum Pflanzenfresser). Licht dient auch als Informationsträger, indem es den Raum beleuchtet und dadurch eine optische Orientierung erlaubt. Die An- und Abwesenheit von Licht (Tag und Nacht), aber auch die Veränderung dieses Rhythmus mit den Jahreszeiten, ist die Grundlage für den Lebenszyklus von Lebewesen. Bei ständiger Abwesenheit von Licht (in der Tiefsee, in Höhlen) bilden sich nur Spuren von Leben.

Der *Fototropismus* ist eine Reaktion von Pflanzen, sich dem Licht zuzuwenden. Dadurch erlangt die Pflanze ein stärkeres Wachstum, da mehr Licht eine intensivere Fotosynthese erlaubt. Licht ist für viele Pflanzensamen das Signal zur Keimung.

- *Wasser* ist der Ursprung allen Lebens. Die ersten Lebewesen sind im Wasser entstanden. Lebensvorgänge laufen nur in wässrigen Lösemitteln ab, wobei Wasser als Löse-, Transportmittel und Reaktionspartner benötigt wird. Wasser enthält gelöste Stoffe und trägt entscheidend zum Ionen- und Salzhaushalt der Lebewesen bei. Wasser (H_2O) ist das häufigste Molekül in organischem Gewebe. Lebewesen bestehen zum grössten Teil aus Wasser. Meere und Süssgewässer bedecken mehr als $2/3$ der Erdoberfläche und bilden darum den bedeutsamsten Lebensraum der Erde. Die physikalischen Eigenschaften von Wasser (Dichte, Viskosität, Oberflächenspannung) sind Grundlage für die Existenz einiger Lebewesen (z.B. das Plankton). Die Verdunstung von Wasser entzieht dem Körper Wärme. Durch Schwitzen können sich Menschen beispielsweise vor Überhitzung schützen. Das Wasserangebot ist entscheidend für die Ausbreitung von Pflanzenarten. Eine Seerose gedeiht nur im Wasser, ein Kaktus kann auch in der Wüste überleben.

Ein weiterer wichtiger abiotischer Ökofaktoren ist der Wind. In Landlebensräumen spielt auch der Mineralstoffgehalt des Bodens und die Luftfeuchtigkeit eine wichtige Rolle. Im Lebensraum Wasser sind pH-Wert, Strömung und Salzgehalt wichtige abiotische Ökofaktoren.

1.1.1 Gewichtung und Begriffe

Lebenserscheinungen (z.B. Stoffwechsel, Wachstum) werden durch Ökofaktoren beeinflusst. Je nach Intensität des Ökofaktors läuft eine Lebenserscheinung besser oder schlechter ab. Bei einer bestimmten Pflanze kann so beispielsweise die Fotosynthese nur in einem bestimmten Temperaturbereich (Minimum: 5°C , Maximum: 50°C) ablaufen. Diesen Bereich bezeichnet man als *ökologische Potenz*. Innerhalb dieses Intensitätsbereichs gibt es einen Punkt (Optimum), an welchem die Lebenserscheinung optimal abläuft. Die ökologische Potenz ist Teil der arttypischen Anpassung an die Umwelt und ist durch die Ausstattung mit Enzymen bedingt.

Erscheinungen bei Lebewesen werden nicht durch einen einzigen, sondern durch viele Ökofaktoren beeinflusst. In der freien Natur herrschen schliesslich keine Laborbedingungen. Die Auswirkungen der einzelnen Ökofaktoren lassen sich jedoch nur schwer gewichten, da die Ökofaktoren teilweise gegenseitig voneinander abhängig (gekoppelt) sind. Zwei Ökofaktoren lassen sich in einem Flächendiagramm darstellen und auswerten. Untersucht man drei Ökofaktoren, benötigt man dafür ein räumliches Koordinatensystem. Für die Untersuchung von mehr als drei Ökofaktoren gibt es kein geeignetes Darstellungsmodell mehr.

Nicht allen Ökofaktoren kommt das gleiche Gewicht zu. Je stärker ein Ökofaktor von seinem Optimum entfernt ist, desto stärker muss dieser Ökofaktor gewichtet werden. Gerät ein Ökofaktor in den Bereich von Minimum oder Maximum der ökologischen Potenz, begrenzt er die Existenz einer Art im Lebensraum. Einen solchen Ökofaktor bezeichnet man darum als *limitierenden Faktor*.

Hat eine Art eine sehr eng begrenzte ökologische Potenz für einen bestimmten Ökofaktor, kann deren Vorkommen Rückschlüsse über diesen Ökofaktor am Ort des Vorkommens der jeweiligen Art geben. Solche Arten bezeichnet man als *Zeigerarten* oder *Bioindikatoren*. So kann man beispielsweise mit Flechten die Luftverunreinigung an einem bestimmten Ort bestimmen. Pflanzen geben Aufschluss über das Vorhandensein von Nährstoffen in den Böden. Durch das Vorhandensein von Wassertieren lassen sich Rückschlüsse auf die Wassergüte ziehen.

1.2 Biotische Ökofaktoren

Minimum und Maximum der abiotischen Ökofaktoren setzen der Existenz einer Art Grenzen. Die tatsächliche Existenz einer Art innerhalb dieser Grenzen wird entscheidend durch andere Lebewesen beeinflusst. Die Wirkung dieser Lebewesen bezeichnet man als *biotische Ökofaktoren*. Untersucht man die abiotischen Ökofaktoren im Labor, kann man das *physiologische Optimum* ermitteln. Durch die Wechselwirkungen der Lebewesen untereinander kann die Realität (das *ökologische Optimum*) aber wesentlich von den Laborergebnissen abweichen.

Biotische Ökofaktoren sind im Wesentlichen Beziehungsformen zwischen verschiedenen Arten zueinander. Vorteilhafte und nachteilige Wirkungen werden für jede Art einzeln mit «+» (vorteilhaft) bzw. «-» (nachteilig) angegeben. Die wichtigsten biotischen Ökofaktoren sind:

- *Parasitismus*: Ein Lebewesen, das von einem anderen Lebewesen (dem *Wirt*) Nahrung bezieht, ohne es dabei sofort zu töten, bezeichnet man als *Parasit* oder *Schmarotzer*. Ein *Innenschmarotzer* dringt in den Wirt ein, ein *Aussenschmarotzer* hält sich aussen am Wirt fest. Parasiten besetzen einen bestimmten Wirt, dem sie Stoffe zur Fortpflanzung und zum

späteren Verlassen des Wirts entziehen können. In freier Natur sind praktisch alle Lebewesen von Parasiten befallen – und mit entsprechenden Abwehreinrichtungen ausgestattet. Die Spezialisierungen der Parasiten auf einen Wirt und die Gegenmassnahmen des Wirts zur Abwehr der Parasiten werden mit der Evolution verbessert.

- *Konkurrenz*: Viele Faktoren (z.B. Nahrung), auf die Lebewesen angewiesen sind, stehen nicht unbegrenzt zur Verfügung. Es entsteht ein *Wettbewerb* zwischen den Lebewesen um diesen Faktor. *Ressourcen* sind Faktoren, die ein Lebewesen seiner Umwelt entnimmt und dadurch anderen Lebewesen entzieht. Ein umkämpfter Faktor ist somit eine Ressource. Man unterscheidet zwischen *innerartlicher* und *zwischenartlicher Konkurrenz*. Tiere konkurrieren sich beispielsweise um Nahrung. Pflanzen konkurrieren sich um Sonnenlicht, das an einem bestimmten Ort auch beschränkt (und daher eine Ressource) ist.

Je ähnlicher sich verschiedene Arten sind, desto ähnlicher sind ihre Umweltansprüche – und umso grösser ist die zwischenartliche Konkurrenz, wenn beide Arten das gleiche Gebiet besiedeln. Die oft geringen Merkmalsunterschiede zwischen den Arten werden dann durch die *Kontrastbetonung* verstärkt. Ihre Ähnlichkeit nimmt dadurch ab, die Konkurrenz wird dadurch geringer.

Arten mit vollkommen übereinstimmenden Lebensansprüchen können auf Dauer nicht den gleichen Lebensraum bewohnen (*Konkurrenzausschlussprinzip*). Entweder wird dann eine Art aus dem Lebensraum verdrängt, oder die beiden Arten teilen die vorhandenen Ressourcen durch unterschiedliche Nutzungsweisen untereinander auf.

Unter den Nachkommen intensiv konkurrierender Arten sind diejenigen im Vorteil, deren Merkmale eine abweichende Lebensweise erlauben. Diese Auseinanderentwicklung bezeichnet man als *ökologische Sonderung*. Hält diese Anpassung über Generationen an, unterscheiden sich die Umweltansprüche der gesonderten Lebewesen immer stärker von den anderen Lebewesen. Dadurch nimmt die Konkurrenz ab. Solche Lebewesen bezeichnet man als *ökologisch isoliert* oder *eingenischt*.

- *Symbiose* ist ein Zusammenschluss verschiedenartiger Lebewesen. Im Gegensatz zum Parasitismus profitieren bei der Symbiose jedoch beide *Symbionten* von diesem Zusammenschluss. Ein Symbiont A kann beispielsweise Symbiont B in seinem Stoffwechsel unterstützen, Symbiont B bietet Symbiont A dafür einen stabilen Lebensraum (etwa in seinem Körperinnern) an. Bei der *Endosymbiose* dringt ein Symbiont in einen Anderen ein, bei der *Ektosymbiose* bleiben die beiden Körper der Symbionten getrennt. Mit der Evolution passen sich verschiedene Symbionten-Arten aneinander an, sodass auch Abhängigkeiten zwischen den Arten entstehen.
- *Räuber-Beute-Beziehung*: Die meisten Lebewesen können *Fressfeinde* oder *Beute* anderer Lebewesen sein. *Pflanzenfresser* fressen meist nur Teile anderer Lebewesen, ohne sie dabei zu töten. *Räuber* oder *Beutegreifer* töten und fressen ihre Beute hingegen. Diese Abgrenzung gelingt jedoch nicht immer, da auch Pflanzenfresser Pflanzen komplett aufessen und dadurch töten können. Raubt ein Beutegreifer ein unbefruchtetes Ei, tötet er dabei kein ausgebildetes Lebewesen. Manche Arten sind abwechselnd Pflanzenfresser und Räuber. Lebewesen mit breitem Nahrungsspektrum bezeichnet man als *Allesfresser*.

(Ratte, Stubenfliege). Ein *monophages* Tier hingegen ist auf eine einzige Nahrung ausgerichtet (Koala, Seidenspinner). Lebewesen haben zahlreiche Mechanismen zum Beuteerwerb (Sammler, Fallensteller, Jäger) und zur Feindabwehr (Flucht, Stacheln, Panzer, Gifte) ausgebildet.

Räuber und Parasiten könnte man folgendermassen abgrenzen: Räuber leben vom Kapital, Parasiten von den Zinsen. Die Abgrenzung gelingt jedoch nicht immer, da Parasiten einen Wirt auch so stark ausbeuten können, dass dieser daran stirbt.

1.2.1 Ökologische Nische

Eine *ökologische Nische* ist die Gesamtheit der Beziehungen zwischen einer Art und ihrer Umwelt. Die ökologische Nische beschreibt weniger den Lebensraum einer Art (das *Habitat*), sondern eher deren «Beruf». Da die Gesamtheit aller Beziehungen einer Art zu ihrer Umwelt kaum erfassbar ist, konzentriert man sich bei der Untersuchung von ökologischen Nischen auf einzelne Faktoren, indem man beispielsweise die *Nahrungsnische* untersucht.

Die Ausbildung der ökologischen Nische einer Art bezeichnet man als *Einnischung*. Dies kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden, beispielsweise die Besiedlung unterschiedlicher Lebensräume oder Körperregionen (bei Parasiten) oder die Entwicklung unterschiedlicher Körpergrösse und Sonderung nach Beutegrösse.

Wo Lebewesen vergleichbare Lebensbedingungen vorfinden, können sie ökologische Nischen bilden. Der Lebensraum vergibt den einzelnen Arten sozusagen *ökologische Lizenzen* für die Nutzung der Ressourcen.

1.2.2 Verhinderung innerartlicher Konkurrenz

Es konkurrieren sich nicht nur ganze Arten gegeneinander, sondern auch die Individuen der gleichen Art untereinander. Die einzelnen Individuen einer Art sind jedoch nicht nur Konkurrenten, sondern können auch Geschlechts- und Sozialpartner sein. Diese Funktionen sind für das Überleben einer Art sehr wichtig. Aus diesem Grund muss die innerartliche Konkurrenz soweit wie möglich verringert werden. Dazu gibt es verschiedene Möglichkeiten:

1. Die *Bildung von Territorien und Revieren* schafft weite konkurrenzfreie Räume, gerade für die Fortpflanzung. Ein Revier wird meist im Konkurrenzkampf errungen und besetzt. Zu dessen Aufrechterhaltung reichen aber meistens Markierungsspuren aus.
2. *Starke Unterschiede zwischen Jugend- und Altersform* einer Art, wie beispielsweise zwischen Raupe und Schmetterling oder Kaulquappe und Frosch, bilden praktisch immer ökologische Nischen. Lebewesen im Larvenstadium nutzen teilweise ganz andere Ressourcen als ausgewachsene Individuen.
3. Bei Arten mit *Sexualdimorphismus* unterscheiden sich männliche und weibliche Individuen einer Art so stark, dass sie unterschiedliche ökologische Nischen besetzen. Dadurch wird die Konkurrenz zwischen Weibchen und Männchen stark verringert.

2 Ökosysteme

Lebewesen treten – soviel man heute weiss – nur auf der Erde auf. Und selbst da ist ihre Verbreitung auf einen kleinen Bereich eingeschränkt. Diese *Biosphäre* umfasst den für das Leben geeigneten Bereich. Die Biosphäre lässt sich in verschiedene *Ökosysteme* unterteilen.

Ein *Biotop* ist die Gesamtheit aller abiotischen Ökofaktoren an einem Ort. Es bildet dadurch den unbelebten Rahmen des Ökosystems. Das Biotop ist als Voraussetzung und Begrenzung für die Existenz von Lebewesen zu verstehen. Sämtliche Populationen verschiedener Arten in einem Biotop bilden die *Biozönose*. Diese ist durch die Eigenschaften der darin auftretenden Lebewesen und durch die Eigenschaften des Biotops bestimmt. Zwischen den Angehörigen einer Biozönose besteht ein kompliziertes Beziehungsgeflecht.

Jedes Ökosystem umfasst einen Lebensraum (das Biotop) und eine Lebensgemeinschaft (die Biozönose). Die Beziehungen zwischen den einzelnen Lebewesen einer Biozönose und die Beziehungen zwischen Biotop und Biozönose definieren das Ökosystem. In der Biosphäre gibt es eine Vielzahl verschiedener Ökosysteme:

- *Land-Ökosysteme*: immergrüne Tropenwälder, Savannen, Steppen, Wüsten
- *Süßwasser-Ökosysteme*: Seen, Flüsse, Bäche, Moore
- *Marine Ökosysteme*: das offene Meer, die Tiefsee, Flussmündungen, Schelfgebiete
- *Ökosysteme der menschlichen Kulturlandschaft*: Agrar- und Siedlungsgebiete

Zwischen den einzelnen Ökosystemen gibt es keine starre Grenzen. Vielmehr zeichnet sich gerade die Übergangszone zwischen verschiedenen Ökosystemen durch eine besonders hohe ökologische Vielfalt (Artenvielfalt) aus.

2.1 Funktionsprinzipien der Ökosysteme

Verschiedene Ökosysteme können sich stark voneinander unterscheiden, sie alle unterliegen aber den gleichen Funktionsprinzipien:

- Wie die einzelnen Lebewesen sind auch Ökosysteme *offene Systeme*. Sie benötigen einen ständigen Energiezufluss und tauschen Stoffe mit ihrer Umgebung aus.
- Es besteht ein *Energiefluss* innerhalb des Ökosystems. Die Sonnenenergie wird zur Produktion organischer Stoffe verwendet, diese Stoffe werden in der Nahrungskette an andere Lebewesen weitergegeben.
- Die produzierten Stoffe zirkulieren innerhalb des Ökosystems (*Stoffkreislauf*). Die Abbauprodukte der organischen Verbindungen verbleiben als anorganische Materie im Ökosystem.
- Ökosysteme weisen eine *hohe Beständigkeit* auf. Veränderungen einzelner Faktoren werden mit der Zeit durch gegenläufige Prozesse wieder ausgeglichen.
- Trotz dieser Beständigkeit unterliegen Ökosystemen langsamen und selbstorganisierenden zeitlichen Veränderungen (*Sukzession*).

2.2 Aufgaben und Beziehungen innerhalb des Ökosystems

Den Lebewesen eines Ökosystems kommen bestimmte Aufgaben zu. Alle Lebewesen mit der gleichen Aufgabe werden zu einer *Trophiestufe* zusammengefasst.

- *Produzenten* betreiben Fotosynthese und produzieren dadurch neues organisches Material. Die Produktion ist Aufgabe der Pflanzen. In lichtlosen Räumen können auch Bakterien per Chemosynthese (beispielsweise Blaualgen) neues organisches Material erzeugen. Da die Pflanzen eine gewisse Menge organischer Stoffe zur *Respiration* (Atmung) brauchen, steht dem Ökosystem nicht die gesamte Produktion (*Bruttoproduktion*), sondern nur die *Nettoproduktion* (Bruttoproduktion abzüglich Respiration) zur Verfügung. Die Respiration kann 20 bis 75 Prozent der Bruttoproduktion betragen. Die Produktion wird in Kilogramm Trockensubstanz pro Quadratmeter (kg/m^2) angegeben. Pro Jahr fallen weltweit ungefähr 170 Milliarden Tonnen ($1.7 \cdot 10^{14} kg$) Trockensubstanz an, das entspricht ungefähr 1g pro Tag und Quadratmeter.
- *Konsumenten*
 - *Primärkonsumenten* sind Pflanzenfresser. Sie fressen das aus der Produktion stammende organische Material – und somit die Produzenten selber. Ein Primärkonsument produziert unterm Strich kein neues organisches Material, er wandelt nur die Biomasse der Pflanzen in eigene Biomasse um.
 - *Sekundärkonsumenten* sind Fleischfresser, sie fressen die Primärkonsumenten.
 - *Tertiärkonsumenten* fressen Sekundärkonsumenten.
 - *Endkonsumenten* stehen am Ende der Nahrungskette und werden von keinen anderen Konsumenten gefressen.
- *Destruenten* oder *Zersetzer* wandeln *Detritus* (organische Reste/totes organisches Material/«Abfall», z.B. Tierleichen, Kot, Überreste von Pflanzen) in anorganische Stoffe um. Detritus fällt auf allen Trophiestufen an. An der Umwandlung organischer Reste in anorganische Stoffe sind immer mehrere Arten von Destruenten beteiligt. Nahrungsketten, die von abgestorbenem Pflandenmaterial ausgehen, bezeichnet man als *Zersetzer-* oder *Detritusnahrungsketten*.
 - *Saprophagen* fressen die organischen Reste von Lebewesen. Diese Abfälle enthalten meistens noch hochwertige Stoffe.
 - *Mineralisierer* wie Bakterien und Pilze übernehmen die letzte Stufe der Detritusverwertung, indem sie totes organisches Material in anorganische Verbindungen überführen.

Durch das Zusammenspiel von Produzenten, Konsumenten und Destruenten wird ein Stoffkreislauf ermöglicht (siehe Abbildung 1).

Oftmals lassen sich Konsumenten nicht strikt in Primär-, Sekundär- oder Tertiärkonsumenten unterteilen, da sie ihre Nahrung aus verschiedenen Trophiestufen beziehen. Die Nahrungskette sollte man sich deshalb besser als ein verzweigtes *Nahrungszetz* vorstellen. Konsumenten

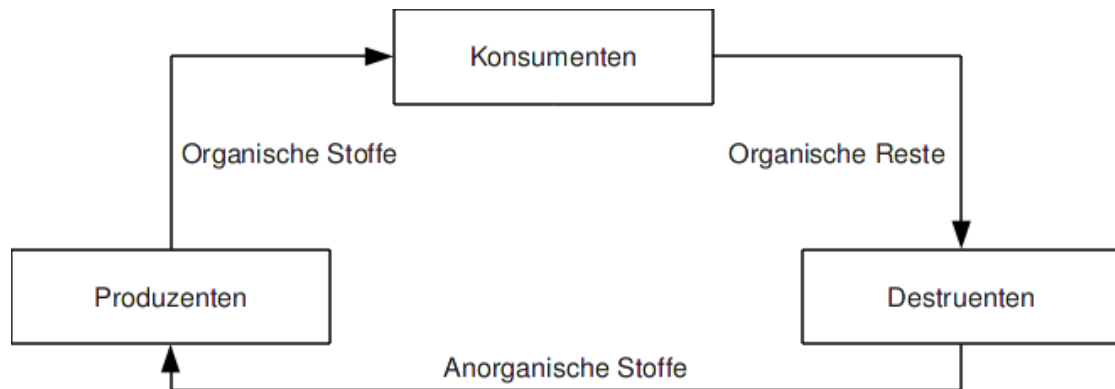


Abbildung 1: Der Stoffkreislauf

bevorzugen jedoch bestimmte Arten zum Fressen. Dadurch lassen sich im Nahrungsnetz *Hauptnahrungsflüsse* bestimmen.

Die Summe der Biomasse der Pflanzen bezeichnet man als *Phytomasse*, diejenige der Tiere als *Zoomasse*. Die Phytomasse übersteigt die Zoomasse bei weitem.

Konsumenten vermehren zwar nicht das organische Material eines Ökosystems, sie wandeln aber die Biomasse der tieferen Trophiestufen in Biomasse ihrer höheren Trophiestufe um. So könnte man einen Primärkonsumenten als Sekundärproduzenten, einen Sekundärkonsumenten als Tertiärproduzenten usw. bezeichnen. Die Primärproduktion übersteigt die Sekundärproduktion auf Festland-Ökosystemen um Faktor 125, in den Ozeanen um Faktor sechs.

Die Produktivität sinkt mit jeder höheren Trophiestufe. Daraus ergibt sich eine *ökologische Pyramide*. Die durchschnittliche Körpermasse nimmt jedoch mit der Trophiestufe tendenziell eher zu. Die Anzahl der Trophiestufen wird durch die Primärproduktion bestimmt. Bei Land-Ökosystemen gibt es in der Regel drei bis fünf Trophiestufen, in Gewässern können es bis zu sieben Trophiestufen sein.

2.2.1 Kohlenstoffkreislauf

Jedes Jahr wird ungefähr ein Siebtel des Kohlenstoffdioxids (CO_2) der Atmosphäre gebunden (*assimiliert*) und wieder freigesetzt (*dissimiliert*). CO_2 wird bei der Fotosynthese der Pflanzen gebunden. Die erneute Freisetzung kann über verschiedene Wege erfolgen.

- Durch die Respiration der Pflanzen und die Atmung ihrer Wurzeln wird CO_2 freigesetzt.
- Pflanzenmaterial wird von Konsumenten gefressen. Durch ihre Atmung setzen Konsumenten CO_2 frei.
- Konsumenten und Pflanzen erzeugen Detritus (Kot, Pflandenreste). Bei der Zersetzung des Detritus wird CO_2 durch die *Atmung im Boden* freigesetzt.

Durch die Bildung von Torf, Kohle und Erdöl wurde der Atmosphäre CO_2 entzogen. Der menschliche Einfluss auf den Kohlenstoffkreislauf besteht darin, dass bei der Verbrennung dieser fossilen Energieträger wieder CO_2 an die Atmosphäre abgegeben wird.

2.2.2 Energiefluss

Energie ist die Fähigkeit eines Systems, Arbeit aus sich heraus zu leisten. Bezogen auf Ökosysteme betrachtet man den Energiehaushalt eher als einen *Energiefluss* (also eine Einbahnstrasse), als einen Energiekreislauf. Ökosysteme beziehen ihre Energie von der Sonne in Form von Licht, womit die Pflanzen Fotosynthese betreiben. Die Energie wird dann in Form organischer Stoffe an die Konsumenten weitergegeben. (Natürlich nehmen auch Tiere Sonnenenergie für ihren Wärmehaushalt auf, besonders wechselwarme Tiere.) Das Ökosystem gibt die Energie wieder in Form von Wärmestrahlung an die Umgebung ab.

Am Anfang des Energieflusses steht die *Konsumtion* der Konsumenten (100%). Je nach Art des Konsumenten können von der aufgenommenen Energie 60 – 90% *assimiliert*, also in körpereigene Substanz gebunden werden. Die restlichen 10 – 40% der Energie werden für die Defäkation (Kot, Gewölle) abgezweigt. Der grösste Teil der assimilierten Energie wird für den Stoffwechsel verwendet. Durch die *Dissimilation* (Zellatmung oder Gärung) bleiben dem Lebewesen nur noch ungefähr 1 – 40% der gesamten Konsumtion für die *Produktion* (Wachstum, Fortpflanzung) zur Verfügung.

Die Produktion ist derjenige Energieanteil, der schlussendlich zur nächsten Trophiestufe gelangt. Das Verhältnis zwischen Konsumtion und Produktion bezeichnet man als *ökologischen Wirkungsgrad*. Er beträgt im Durchschnitt ungefähr 10% ($\eta = 0.1$).

2.3 Sukzession

Trotz ihrer Beständigkeit verändern sich Ökosysteme im Laufe der Jahrzehnte oder Jahrtausende. Ein Ökosystem gelangt von einem *Jugendstadium* über verschiedene *Folgestadien* zu seinem *Reifestadium*. Diese Entwicklung bezeichnet man als *Sukzession*. Durch die unterschiedliche Entwicklung verschiedener Bereiche des Ökosystems können sich ökologische Zonen bilden, die mit ihrem *räumlichen Nebeneinander* einen Blick auf das *zeitliche Nacheinander* bieten.

Es gibt verschiedene Formen der Sukzession. Bei der *Primärsukzession* werden unbelebte Lebensräume (Dünen, Lavafelder, Gletschermoränen) zum ersten mal von Lebewesen besiedelt. Die *Sekundärsukzession* erfolgt aufgrund einer Störung im bestehenden Ökosystem (Brand, Überschwemmung, Lawinen).

Für die Sukzession sind immer Veränderungen der abiotischen Ökofaktoren ausschlaggebend. Biotische Ökofaktoren bestimmen jedoch den Verlauf der Sukzession mit (Pflanzenreste bereichern das Nährstoffangebot, eine üppige Vegetation führt zu Schattenwurf, die Zersetzung von organischem Material beeinflusst den pH-Wert). Die Sukzession kann in jedem Ökosystem andere Erscheinungen zur Folge haben, dennoch lassen sich einige allgemeine Tendenzen feststellen:

- Die Biomasse nimmt zu, die Produktivität sinkt.
- Die anfänglich höhere Produktion und tiefere Respiration gleichen sich allmählich an.
- Die Artenvielfalt nimmt auf ein Maximum zu und geht auf einen konstanten Wert zurück.
- Die Verzweigungen der Nahrungsketten nehmen zu.

Im *Klimaxstadium* weist ein Ökosystem die grösste biozönotische Stabilität bei einer minimalen Nettoproduktion auf.