

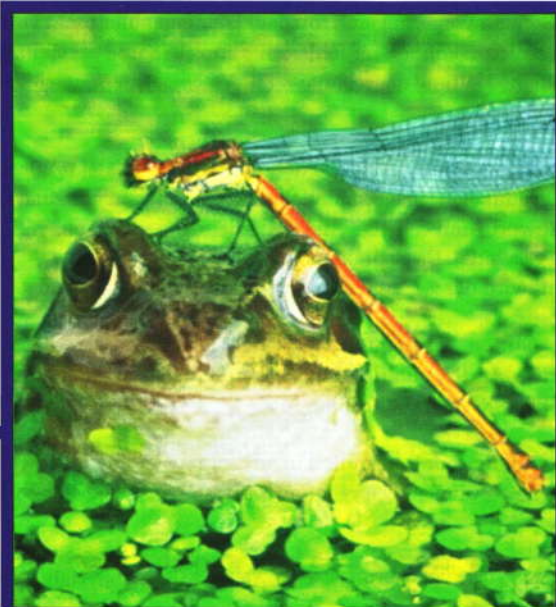
bio
biologie

Thomas M. Smith
Robert L. Smith

Ökologie

6., aktualisierte Auflage

bio
biologie



Thomas M. Smith
Robert L. Smith

Ökologie

6., aktualisierte Auflage

Deutsche Ausgabe bearbeitet und ergänzt von Anselm Kratochwil

Aus dem Amerikanischen von Dietmar Zimmer
und Sebastian Vogel

Mit über 700 Abbildungen

PEARSON
Studium

ein Imprint von Pearson Education
München • Boston • San Francisco • Harlow, England
Don Mills, Ontario • Sydney • Mexico City
Madrid • Amsterdam

Inhaltsverzeichnis

Vorwort der amerikanischen 6. Auflage	XIX
Vorwort zur deutschen Ausgabe	XXIV
TEIL I Einführung und Grundlagen	1
Kapitel 1 Was ist Ökologie?	5
1.1 Organismen treten innerhalb von Ökosystemen mit ihrer spezifischen Umwelt in Wechselbeziehungen	7
1.2 Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet	7
1.3 Die Ökologie hat eine bewegte Vorgeschichte	8
1.4 Die Ökologie hat enge Verbindungen zu anderen Disziplinen	13
1.5 Die Ökologie verwendet wissenschaftliche Methoden	15
1.6 Experimente können zu Vorhersagen führen	20
1.7 Das Fehlen absoluter Erkenntnissicherheit ist eine Grundeigenschaft der ökologischen Wissenschaft	20
1.8 Der elementare Untersuchungsgegenstand der Ökologie ist das Individuum	22
Kapitel 2 Adaptation und Evolution	25
2.1 Das Prinzip der Selektion beruht auf zwei Faktoren	27
2.2 Ein wesentliches Element der Selektion ist die Vererbung	30
2.3 Die Erbfaktoren sind die Gene	33
2.4 Genetische Variabilität ist der entscheidende Faktor für die Selektion	35
2.5 Evolution ist eine Veränderung von Genfrequenzen	36
2.6 Das Artkonzept beruht auf genetischer Isolation	37
2.7 Zum Prozess der Artbildung gehört die reproduktive Isolation	44
2.8 Geographische Verbreitungsmuster von Arten geben Einblick in den Prozess der Artbildung	46
2.9 Adaptationen spiegeln Kompromisse und Einschränkungen wider	51
TEIL II Die abiotische Umwelt	55
Kapitel 3 Klima	59
3.1 Die Erde nimmt die Solarstrahlung auf	61
3.2 Die Solarstrahlung verändert sich mit den Jahreszeiten	63
3.3 Die Lufttemperatur nimmt mit der Höhe ab	68
3.4 Luftmassen zirkulieren rund um die Erde	69
3.5 Sonnenenergie, Wind und Erdrotation erzeugen Meeresströmungen	72
3.6 Die Temperatur beeinflusst den Feuchtigkeitsgehalt der Luft	72
3.7 Niederschläge zeigen ein charakteristisches globales Verteilungsmuster	73
3.8 Das Relief beeinflusst regionale und lokale Niederschlagsverteilungen	76
3.9 Unregelmäßige Klimaschwankungen ereignen sich auf regionaler und globaler Ebene	77
3.10 Die meisten Organismen leben in einem spezifischen Lokal-, Habitat- oder Mikroklima	81

Kapitel 4 Die aquatische Umwelt 87

4.1	Wasser zirkuliert zwischen Erdoberfläche und Atmosphäre	89
4.2	Wasser hat wichtige physikalische und chemische Eigenschaften	92
4.3	Im Wasser verändert sich die Solarstrahlung mit der Tiefe	95
4.4	Mit der Wassertiefe verändert sich die Temperatur	97
4.5	Wasser als Lösungsmittel	99
4.6	Atmosphärischer Sauerstoff durchmischt sich mit den oberen Wasserschichten	100
4.7	Der pH-Wert hat in aquatischen Lebensräumen weitreichende Auswirkungen	102
4.8	Lebensräume in Süßwasser und Meer sind durch Wasserbewegungen charakterisiert	105
4.9	Küstenlebensräume werden von den Gezeiten geprägt	107
4.10	Umweltbedingungen in der Übergangszone zwischen Süß- und Salzwasser ..	108

Kapitel 5 Die terrestrische Umwelt 113

5.1	Das Leben an Land stellt besondere Herausforderungen	115
5.2	Die Vegetationsstruktur beeinflusst die vertikale Verteilung der Solarstrahlung	116
5.3	Alles Leben auf dem Festland hängt vom Boden ab	121
5.4	Die Bodenbildung beginnt mit der Verwitterung	122
5.5	An der Bodenbildung sind fünf miteinander korrelierende Faktoren beteiligt	122
5.6	Böden haben typische physikalische und chemische Eigenschaften	124
5.7	Böden bestehen aus verschiedenen horizontalen Schichten	125
5.8	Eine entscheidende Eigenschaft von Böden ist das Wasserhaltevermögen	127
5.9	Die Ionenaustauschkapazität ist wichtig für die Produktivität von Böden	128
5.10	Verschiedene Bodenbildungsprozesse lassen unterschiedliche Bodentypen entstehen	129

TEIL III Die Organismen und ihre Umwelt 139

Kapitel 6 Die Adaptationen der Pflanzen an ihre Umwelt 143

6.1	Photosynthese: Der Aufbau organischer Substanz über Strahlungsenergie	145
6.2	Die Strahlungsenergie beeinflusst die photosynthetische Aktivität von Pflanzen	146
6.3	Photosynthese setzt Austauschvorgänge zwischen Pflanze und Atmosphäre voraus	147
6.4	Wasser strömt vom Boden durch die Pflanze in die Atmosphäre	148
6.5	In der Kohlenstoffaufnahme unterscheiden sich Land- und Wasserpflanzen ..	151
6.6	Die Energiebilanz wird durch die Blattemperatur bestimmt	151
6.7	Kohlenstoff wird gebunden und zum Aufbau von Pflanzengewebe verwendet	152
6.8	Abiotische Umweltzwänge haben zu verschiedenen Adaptationsmechanismen bei Pflanzen geführt	154
6.9	Pflanzenarten sind an Standorte hoher oder niedriger Solarstrahlung angepasst	155
6.10	Wasserbedarf und Temperatur beeinflussen die Adaptationen von Pflanzen ..	159
6.11	Pflanzen zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Umwelttemperaturen	167
6.12	Pflanzen passen sich den variierenden Nährstoffverhältnissen an	168

Kapitel 7 Die Adaptationen der Tiere an ihre Umwelt 177

7.1	Tierarten können auf unterschiedliche Weise Energie und Nährstoffe aufnehmen	179
7.2	Tierarten haben verschiedene Nahrungsansprüche	185
7.3	Mineralstoffmangel kann das Wachstum und die Reproduktion von Tieren beeinträchtigen	186
7.4	Tiere benötigen Sauerstoff, um die in der Nahrung enthaltene Energie freizusetzen	187
7.5	Gleichgewichtszustände und Rückkopplungsprozesse	189
7.6	Tiere tauschen Wärmeenergie mit ihrer Umgebung aus	191
7.7	Tiere lassen sich nach Art ihrer Temperaturregulation einteilen	191
7.8	Poikilotherme sind von der Umgebungstemperatur abhängig	192
7.9	Homiotherme lösen sich von den Temperaturbedingungen der Umgebung . .	194
7.10	Endothermie und Ektothermie erfordern Kompromisslösungen	196
7.11	Heterotherme Tierarten zeigen Eigenschaften von Ektothermen und Endothermen	200
7.12	Torpor und Winterschlaf helfen einigen Tierarten, Energie zu sparen	200
7.13	Besondere physiologische Mechanismen zur Regulierung der Körpertemperatur	201
7.14	Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser bei Landtieren . .	203
7.15	Probleme bei der Aufrechterhaltung der Wasserbilanz in aquatischen Lebensräumen	205
7.16	Auftrieb hilft Wasserorganismen beim Schweben	206
7.17	Tages- und jahreszeitliche Hell-Dunkel-Wechsel beeinflussen die Aktivität von Tieren	207
7.18	Bestimmte Tageslängen lösen jahreszeitabhängige Reaktionen aus	209
7.19	Aktivitätsrhythmen von Wattorganismen folgen den Gezeiten	211

Kapitel 8 Überlebens- und Reproduktionsmuster im Lebenszyklus eines Organismus (*life history patterns*) 217

8.1	Reproduktion kann sexuell oder asexuell erfolgen	219
8.2	Die sexuelle Fortpflanzung zeigt eine große Vielfalt	220
8.3	Paarungssysteme beschreiben die Paarbildung von Männchen und Weibchen	223
8.4	Die Partnerwahl ist mit sexueller Selektion verbunden	225
8.5	Weibchen können Männchen nach der Ressourcenverfügbarkeit auswählen . .	227
8.6	Organismen investieren Zeit und Energie in die Reproduktion	228
8.7	Der Zeitpunkt der Reproduktion variiert von Art zu Art	229
8.8	Die elterliche Investition hängt von Anzahl und Körpergröße der Nachkommen ab	230
8.9	Die Anzahl der Nachkommen hängt vom Alter und der Körpergröße ab	231
8.10	Die Nahrungsverfügbarkeit beeinflusst die Anzahl der Nachkommen	232
8.11	Der Reproduktionsaufwand kann von der geographischen Breite abhängen . . .	233
8.12	Die Habitatwahl beeinflusst den Reproduktionserfolg	235
8.13	Ökologische Strategien werden durch Umweltbedingungen beeinflusst	237

TEIL IV	Populationen	243
Kapitel 9	Eigenschaften von Populationen	247
9.1	Organismen können unitar oder modular sein	249
9.2	Die räumliche Verbreitung von Populationen	251
9.3	Populationen werden durch ihre Individuendichte und Individuenverteilung charakterisiert	254
9.4	Zur Bestimmung der Individuendichte sind Bestandserfassungen notwendig	256
9.5	Populationen haben eine Altersstruktur	259
9.6	Das Geschlechterverhältnis in Populationen kann altersabhängig sein	261
9.7	Individuen bewegen sich zwischen Populationen	262
9.8	Verbreitung von Populationen und Individuendichte variieren zeitlich und räumlich	266
Kapitel 10	Populationswachstum	269
10.1	Populationswachstum spiegelt die Differenz zwischen Geburten- und Sterberate wider	271
10.2	Lebenstafeln geben Auskunft über altersspezifische Überlebens- und Sterberaten	275
10.3	Unterschiedliche Typen von Lebenstafeln unterstützen die Entschlüsselung der Kohorten- und Altersstruktur	276
10.4	Lebenstafeln liefern Daten für Überlebens- und Mortalitätsdiagramme	278
10.5	Geburtenraten sind altersabhängig	280
10.6	Geburten- und Überlebensrate bestimmen die Nettofortpflanzungsrate	280
10.7	Altersspezifische Mortalitäts- und Geburtenraten können zur Vorhersage des Populationswachstums dienen	281
10.8	Stochastische Prozesse können die Populationsdynamik beeinflussen	284
10.9	Zahlreiche Faktoren können zum Auslöschen einer Population führen	285
10.10	Kleine Populationen sind vom Aussterben bedroht	287
Kapitel 11	Intraspezifische Regulation von Populationen	291
11.1	Umweltfaktoren, die das Populationswachstum begrenzen	293
11.2	Eine Populationsregulation kann von der Individuendichte abhängen	296
11.3	Konkurrenz ist das Ergebnis limitierter Ressourcen	298
11.4	Intraspezifische Konkurrenz beeinträchtigt Wachstum und Entwicklung	299
11.5	Intraspezifische Konkurrenz kann die Reproduktion verringern	301
11.6	Eine zu hohe Individuendichte setzt Individuen unter Stress	302
11.7	Emigration kann von der Individuendichte abhängig sein	303
11.8	Sozialverhalten kann die Populationsgröße begrenzen	303
11.9	Revierbildung kann das Populationswachstum regulieren	304
11.10	Auch Pflanzen beanspruchen Raum und andere Ressourcen	306
11.11	Auch von der Individuendichte unabhängige Faktoren können das Populationswachstum beeinflussen	307
Kapitel 12	Metapopulationen	311
12.1	Metapopulationen definieren sich über vier Bedingungen	313
12.2	Die Dynamik von Metapopulationen – ein Gleichgewicht zwischen Aussterben und Kolonisation von Subpopulationen	315

12.3	Habitatgröße und Isolationsgrad beeinflussen die Dynamik von Metapopulationen	317
12.4	Habitatheterogenität beeinflusst die Beständigkeit lokaler Populationen	321
12.5	Einzelne Habitatinseln bilden die Hauptquelle von Kolonisatoren	322
12.6	Bestimmte Faktoren können zu gleichen Prozessen in lokalen Populationen führen	323
12.7	Arten unterscheiden sich in ihrer Kolonisations- und Aussterberate	325
12.8	Der Begriff „Population“ lässt sich unter hierarchischen Gesichtspunkten genauer fassen	326
TEIL V Interaktionen zwischen Arten		331
Kapitel 13 Konkurrenz zwischen Arten		335
13.1	An der interspezifischen Konkurrenz sind zwei oder mehrere Arten beteiligt	337
13.2	Interspezifische Konkurrenz kann zu vier möglichen Ergebnissen führen	338
13.3	Laborexperimente zu den Lotka-Volterra-Gleichungen	341
13.4	Experimente zum Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip	342
13.5	Konkurrenz wird nicht nur von der Ressourcensituation beeinflusst	343
13.6	Zeitlich variierende Umweltfaktoren beeinflussen Konkurrenzbeziehungen ..	344
13.7	Konkurrenz findet um mehrere verschiedene Ressourcen zugleich statt	345
13.8	Die relative Konkurrenzstärke verändert sich entlang von Umweltgradienten ..	348
13.9	Interspezifische Konkurrenz hat Auswirkungen auf die realisierte Nische einer Art	352
13.10	Koexistenz von Arten bedeutet häufig gemeinsame Ressourcennutzung	355
13.11	Konkurrenz kann auf die natürliche Selektion Einfluss nehmen	357
13.12	Konkurrenz ist eine komplexe Interaktionsform, an der biotische und abiotische Faktoren beteiligt sind	360
Kapitel 14 Prädation – Räubertum		365
14.1	Räuber-Beute-Beziehungen zeigen eine große Vielfalt	367
14.2	Ein mathematisches Modell beschreibt Räuber-Beute-Beziehungen	367
14.3	Das Modell geht von einer gegenseitigen Populationsregulation aus	369
14.4	Funktionelle Reaktionen stellen den Zusammenhang zwischen Konsumptionsrate und Beutedichte her	371
14.5	Die Anzahl der Räuber ist von der Beutedichte abhängig	374
14.6	Die Nahrungssuche erfordert eine Abwägung zwischen investierter Zeit und Energie	376
14.7	Auf der Suche nach Nahrung werden nahrungsreiche Gebiete bevorzugt	378
14.8	Das Risiko, zur Beute zu werden, kann das Verhalten beim Nahrungserwerb beeinflussen	380
14.9	Zwischen Räuber und Beute kann es zu einer Koevolution kommen	381
14.10	Beutetiere haben Schutzmechanismen gegenüber Räubern entwickelt	382
14.11	Räuber haben wirkungsvolle Jagdstrategien entwickelt	388
14.12	Räuber profitieren von guten Nahrungsbedingungen der Herbivoren	389
14.13	Räuber beeinflussen die Populationsdynamik ihrer Beute durch letale und nichtletale Effekte	390

Kapitel 15 Parasitismus, Herbivorie, Mutualismus, Para- und Metabiosen	395
15.1 Parasiten entziehen dem Wirt Ressourcen	397
15.2 Parasiten besiedeln unterschiedliche Bereiche ihres Wirts	400
15.3 Parasiten können direkt zwischen Wirtsorganismen übertragen werden	400
15.4 Parasiten können über Transporteure von Wirt zu Wirt übertragen werden	401
15.5 Die Übertragung eines Parasiten kann in mehreren Etappen und Stadien erfolgen	402
15.6 Wirte reagieren auf Parasitenbefall	403
15.7 Parasiten können die Reproduktion und Überlebenschancen ihrer Wirte beeinträchtigen	404
15.8 Parasiten können die Dichte von Wirtspopulationen regulieren	406
15.9 Herbivorie, die Nutzung pflanzlicher Substanz	409
15.10 Pflanzen verteidigen sich gegen Herbivorie	411
15.11 Herbivoren manipulieren ihre Wirtspflanze	413
15.12 Mutualistische Beziehungen zeigen eine große Vielfalt	413
15.13 Mutualistische Beziehungen spielen eine Rolle beim Nährstofftransfer	416
15.14 Mutualistische Beziehungen, die der Verteidigung des einen Partners und der Ernährung des anderen dienen	418
15.15 Mutualistische Beziehungen sind für die Bestäubung von Pflanzenarten wichtig	420
15.16 Mutualismus spielt eine Rolle bei der Samenausbreitung	423
15.17 Mutualismus kann sich auf die Populationsdynamik auswirken	425
15.18 Formen eines einseitigen Nutzens – Parabiose, Metabiose	426

TEIL VI Ökologie der Lebensgemeinschaften **431**

Kapitel 16 Die Struktur von Lebensgemeinschaften **435**

16.1 Pflanzengesellschaften sind die Grundbausteine der Vegetation	437
16.2 Tiergemeinschaften weisen eine große Vielfalt auf	444
16.3 Arten- und Individuenzahl kennzeichnen die Biozönose	445
16.4 Schlüsselarten haben oft auch bei geringer Individuenzahl großen Einfluss auf die Lebensgemeinschaft	447
16.5 Nahrungsnetze beschreiben die Wechselwirkungen zwischen Arten	450
16.6 Die Arten einer Lebensgemeinschaft kann man in ökologische Gilden und funktionelle Gruppen einteilen	452
16.7 Lebensgemeinschaften haben eine bestimmte Struktur	453
16.8 Höhenstufen und Zonation: Der räumliche Wechsel verschiedener Biozönosen entlang von Umweltgradienten	456
16.9 Grenzen zwischen Lebensgemeinschaften zu definieren, ist oftmals schwierig	461
16.10 Zwei gegensätzliche Sichtweisen für Lebensgemeinschaften	461

Kapitel 17 Faktoren mit Wirkung auf die Struktur der Lebensgemeinschaften **469**

17.1 Die Fundamentalnische beeinflusst die Struktur einer Lebensgemeinschaft	471
17.2 In einer Lebensgemeinschaft interagieren immer viele Arten miteinander	473
17.3 An Nahrungsnetzen werden indirekte Beziehungen deutlich	476
17.4 Nahrungsnetze kontrollieren die Struktur einer Lebensgemeinschaft	479
17.5 Zu den interspezifischen Wechselbeziehungen entlang von Umweltgradienten gehören Stresstoleranz und Konkurrenz	482

17.6	Die Heterogenität der Umwelt beeinflusst die Artenvielfalt der Lebensgemeinschaften	486
17.7	Die Ressourcenverfügbarkeit kann sich auf die Pflanzendiversität einer Pflanzengesellschaft auswirken	489
Kapitel 18 Dynamik von Lebensgemeinschaften		493
18.1	Die Struktur von Pflanzengesellschaften ändert sich im Laufe der Zeit	495
18.2	Eine Primärsukzession findet auf bisher unbesiedeltem Substrat statt	501
18.3	Nach Eingriffen und Störungen kommt es zu einer Sekundärsukzession	504
18.4	Die Erforschung der Sukzession hat eine lange Tradition	507
18.5	Sukzession ist mit autogenen Umweltveränderungen korreliert	508
18.6	Im Verlauf des Sukzessionsgeschehens verändert sich die Artenvielfalt	513
18.7	An der Sukzession sind auch heterotrophe Organismenarten beteiligt	515
18.8	Veränderungen in der Gemeinschaftsstruktur beruhen auch auf allogenen Umweltveränderungen	518
18.9	Die Struktur der Lebensgemeinschaften ändert sich in geologischen Zeiträumen	519
18.10	Die mitteleuropäische Grundfolge der Vegetationsentwicklung im Spät- und Postglazial	522
Kapitel 19 Landschaftsökologie		527
19.1	Faktoren, die das Mosaik einer Landschaft bestimmen	529
19.2	Rand- und Übergangsbereiche zwischen verschiedenen Lebensräumen bieten Organismen vielfältige Lebensbedingungen	531
19.3	Größe und Form von Habitatsinseln sind für die Artenvielfalt entscheidend ...	537
19.4	Die Theorie der Insel-Biogeographie gilt auch für Habitatsinseln	542
19.5	In fragmentierten Landschaften ermöglichen Korridore den Arten- und Individuenaustausch zwischen Habitatsinseln	544
19.6	Ein zentraler Begriff landschaftsdynamischer Prozesse: Die Metapopulation ..	546
19.7	Häufigkeit, Intensität und Umfang bestimmen die Wirkung von Störungen ...	547
19.8	Störungen entstehen auf unterschiedlichste Weise	549
19.9	Störungen durch den Menschen können zu Langzeiteffekten führen	554
19.10	Landschaften haben eine Mosaikstruktur mit verschiedenen Lebensgemeinschaften	556
TEIL VII Ökologie der Ökosysteme		561
Kapitel 20 Energiehaushalt in Ökosystemen		565
20.1	Über den Energiefluss bestimmen die Gesetze der Thermodynamik	567
20.2	Primärproduktion: Fixierung von Energie durch Photosynthese	568
20.3	In terrestrischen Ökosystemen bestimmen Temperatur, Wasser und Nährstoffe die Primärproduktion	571
20.4	In aquatischen Ökosystemen bestimmen Temperatur, Licht und Nährstoffmenge die Primärproduktion	576
20.5	Energieallokation und pflanzlicher Lebensformtyp haben Einfluss auf die Primärproduktion	578
20.6	Die Primärproduktion schwankt im Laufe der Zeit	579
20.7	Die Primärproduktion begrenzt die Sekundärproduktion	581
20.8	Konsumenten haben eine unterschiedliche Produktionseffizienz	583
20.9	In Ökosystemen gibt es zwei Hauptnahrungsketten	584

20.10	Der Energiefluss durch die trophischen Ebenen ist quantitativ fassbar	587
20.11	Die Konsumptionseffizienz bestimmt den Weg des Energieflusses durch das Ökosystem	588
20.12	Die Energie nimmt in aufeinanderfolgenden trophischen Ebenen ab	590

Kapitel 21 Zersetzung und Stoffkreislauf **595**

21.1	Die meisten lebenswichtigen Stoffe werden im Ökosystem wiederverwertet ..	597
21.2	Die Zersetzung ist ein komplizierter Vorgang, an dem verschiedene Organismenarten beteiligt sind	598
21.3	Zur Untersuchung der Zersetzung verfolgt man den Abbauvorgang des organischen Materials	601
21.4	Die Zersetzungsrate wird durch mehrere Faktoren beeinflusst	604
21.5	Die Stoffe im toten organischen Material werden während der Zersetzung mineralisiert	607
21.6	Zersetzung in aquatischen Lebensräumen	610
21.7	Schlüsselprozesse in Ökosystemen beeinflussen die Geschwindigkeit des Stoffkreislaufs	611
21.8	Der Stoffkreislauf läuft in terrestrischen Ökosystemen anders ab als in stehenden aquatischen Ökosystemen	615
21.9	In Fließgewässern wirkt sich die Wasserströmung auf den Stoffkreislauf aus ..	618
21.10	Der Stoffkreislauf in küstennahen Ökosystemen wird durch aquatische und terrestrische Umweltfaktoren beeinflusst	619
21.11	Im Meer sorgen Oberflächenströmungen für den vertikalen Stofftransport	621

Kapitel 22 Biogeochemische Kreisläufe **625**

22.1	Es gibt zwei Haupttypen biogeochemischer Kreisläufe	627
22.2	Stoffe gelangen als Input ins Ökosystem	628
22.3	Output bedeutet für das Ökosystem einen Stoffverlust	628
22.4	Biogeochemische Kreisläufe unter globalen Gesichtspunkten	631
22.5	Kohlenstoffkreislauf und Energiefluss sind eng gekoppelt	631
22.6	Der Kohlenstoffkreislauf läuft je nach Tages- und Jahreszeit unterschiedlich schnell ab	633
22.7	Der globale Kohlenstoffkreislauf umfasst den Austausch zwischen Atmosphäre, Ozeanen und Festland	634
22.8	Der Stickstoffkreislauf beginnt mit der Fixierung des atmosphärischen Stickstoffs	635
22.9	Der Phosphorkreislauf hat kein Reservoir in der Atmosphäre	639
22.10	Der Schwefelkreislauf ist ein kombinierter Stoffkreislauf	645
22.11	Der globale Schwefelkreislauf ist nur unzureichend verstanden	646
22.12	Der Sauerstoffkreislauf ist vorwiegend durch Organismen beeinflusst	648
22.13	Die verschiedenen biogeochemischen Kreisläufe sind miteinander gekoppelt	650

TEIL VIII Biogeographische Ökologie **655**

Kapitel 23 Terrestrische Ökosysteme **659**

23.1	In den terrestrischen Ökosystemen spiegelt sich die Anpassung der dominanten pflanzlichen Lebensformen wider	663
23.2	Die Äquatorialzone ist durch tropische Regenwälder charakterisiert	665

23.3	Savannen kommen in halbtrockenen tropischen Regionen mit Regenzeiten vor	673
23.4	Halbwüsten und Wüsten zeigen eine große Ökosystemvielfalt	676
23.5	Mediterranes warmtemperates Klima begünstigt Hartlaubwälder und Gebüschformationen	680
23.6	In den kühltemperaten Bereichen der gemäßigten Klimazone dominieren Laub abwerfende Waldökosysteme	683
23.7	Die Steppen der gemäßigten Breiten unterscheiden sich nach klimatischer und geomorphologischer Ausgangssituation	687
23.8	In den borealen Regionen dominieren Nadelwälder	690
23.9	Die arktische Tundra ist durch geringe Niederschläge und niedrige Temperaturen gekennzeichnet	693
 Kapitel 24 Aquatische Ökosysteme		701
24.1	Stillgewässer können auf vielerlei Weise entstehen	703
24.2	Stillgewässer haben definierte abiotische Eigenschaften	705
24.3	Die Organismengemeinschaften der verschiedenen Zonen unterscheiden sich voneinander	706
24.4	Die Trophieverhältnisse haben entscheidenden Einfluss auf die Organismengemeinschaft	710
24.5	Viele limnische Organismen sind an das fließende Wasser angepasst	718
24.6	Das Fließwasserökosystem ist in seinem Verlauf durch sich ständig verändernde Umweltbedingungen charakterisiert	721
24.7	Wo Flüsse ins Meer fließen, entstehen Ästuare mit Gezeitenfluss	723
24.8	Meere gliedern sich in verschiedene Lebensbereiche	725
24.9	Je nach Meerestiefe bilden sich unterschiedliche pelagische Lebensgemeinschaften aus	726
24.10	Der Meeresboden ist ein besonderer Lebensraum	729
24.11	Korallenriffe sind hochkomplexe Ökosysteme aus Kolonien von Korallentieren	730
24.12	Über die Produktivität der Ozeane bestimmen Licht und Nährstoffe	732
 Kapitel 25 Grenzbereiche zwischen Wasser und Land		737
25.1	Die Gezeitenzone bildet den Übergang zwischen marinen und terrestrischen Ökosystemen	739
25.2	Felsküsten zeigen eine charakteristische Zonation	739
25.3	Sandstrände und Wattlandschaften sind durch eine hohe Dynamik charakterisiert	742
25.4	Über die Struktur der Salzmarschen bestimmen Gezeiten und Salzgehalt	744
25.5	In tropischen Gebieten treten Mangrovenwälder an die Stelle der Salzmarschen	747
25.6	Süßwasserfeuchtgebiete sind artenreiche und vielgestaltige Ökosysteme	749
25.7	Über die Struktur von Süßwasserfeuchtgebieten bestimmen hydrologische Faktoren	754
 Kapitel 26 Großräumige Muster der biologischen Vielfalt		761
26.1	Die Artenvielfalt hat sich im Laufe der Erdgeschichte verändert	763
26.2	Frühere Aussterbeereignisse traten zeitlich gehäuft auf	764
26.3	Die regionale und globale Artenvielfalt zeigt ein geographisch variierendes Muster	765

26.4	Der Artenreichtum terrestrischer Ökosysteme steht im Zusammenhang mit Klima und Produktivität	766
26.5	In marinen Lebensräumen besteht eine negative Korrelation zwischen Produktivität und Artenvielfalt	769
26.6	Die Artenvielfalt ist eine Folge von Prozessen, die sich in verschiedenen Dimensionen abspielen	770
TEIL IX	Humanökologie	777
Kapitel 27	Bevölkerungswachstum, Ressourcennutzung und Nachhaltigkeit	783
27.1	Nachhaltige Ressourcennutzung sorgt für ein Gleichgewicht zwischen Angebot und Nutzung	785
27.2	Durch negative Folgen bei der Ressourcennutzung kann die Nachhaltigkeit indirekt eingeschränkt sein	788
27.3	Das Prinzip der Nachhaltigkeit orientiert sich an natürlichen Ökosystemen ..	789
27.4	Landwirtschaftliche Methoden unterscheiden sich durch den Umfang der Energiezufuhr	790
27.5	Wanderfeldbau ist in den feuchten Tropen eine bevorzugte Landnutzungsform	790
27.6	In gemäßigten Breiten dominiert die Intensivlandwirtschaft	792
27.7	Verschiedene landwirtschaftliche Methoden stellen einen Kompromiss zwischen Nachhaltigkeit und Produktivität dar	794
27.8	Nachhaltige Landwirtschaft ist auf ein vielfältiges Methodenspektrum angewiesen	797
27.9	Nachhaltige Forstwirtschaft verfolgt das Ziel, ein Gleichgewicht zwischen Wachstum und Holzernte zu erreichen	800
27.10	Der Ausbeutung der Fischbestände muss durch Kontrolle und gezielte Maßnahmen Einhalt geboten werden	804
27.11	Die Nutzung der Fischbestände erfordert einen ökosystemaren Ansatz	806
27.12	Ökonomische Gesichtspunkte sind ein entscheidender Faktor für die Ressourcenplanung	811
Kapitel 28	Habitatverlust, Artenvielfalt und Schutz der Natur	817
28.1	Habitatzerstörung ist die Hauptursache für das gegenwärtige Artensterben ...	819
28.2	Vom Menschen eingeschleppte invasive Arten bedrohen viele einheimische Arten	822
28.3	Arten sind in unterschiedlichem Ausmaß vom Aussterben bedroht	826
28.4	Entscheidend für Schutzbestrebungen ist die Feststellung des Gefährdungsgrades einer Art	828
28.5	Regionen mit großer Artenvielfalt haben für den Naturschutz besondere Bedeutung	830
28.6	Entscheidendes Element aller Schutzbestrebungen ist der Artenschutz	834
28.7	Einige Arten können nur noch durch gezielte Wiederansiedlung erhalten werden	836
28.8	Die Erhaltung von Lebensräumen schützt ganze Lebensgemeinschaften	838
28.9	Zur Erhaltung von Lebensräumen gehört die Einrichtung von Schutzgebieten	839
28.10	Zum Schutz von gefährdeten Arten und Lebensgemeinschaften ist oft eine Renaturierung erforderlich	847
28.11	Biologische Sanierung	850
28.12	Im Zentrum des Schutzgedankens steht eine Umweltethik	850

Kapitel 29 Globaler Klimawandel	855
29.1 Treibhausgase beeinflussen die Energiebilanz und das Klima der Erde	857
29.2 Die Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre steigt	857
29.3 Was geschieht mit dem freigesetzten CO ₂ ?	859
29.4 Die CO ₂ -Konzentration der Atmosphäre beeinflusst die CO ₂ -Aufnahme durch die Ozeane	860
29.5 Pflanzen reagieren auf erhöhte CO ₂ -Konzentrationen	861
29.6 Treibhausgase verändern das Erdklima	863
29.7 Klimaveränderungen beeinflussen Ökosysteme in unterschiedlicher Weise . . .	867
29.8 Klimaveränderungen beeinflussen die globale Verbreitung der Ökosysteme . .	874
29.9 Die globale Erwärmung kann zum Anstieg des Meeresspiegels führen und gefährdet küstennahe Ökosysteme	875
29.10 Der Klimawandel bedroht die Landwirtschaft	877
29.11 Der Klimawandel beeinträchtigt direkt und indirekt die menschliche Gesundheit	879
29.12 Zum Verständnis der globalen Veränderungen ist ökologische Forschung im globalen Maßstab erforderlich	881
 Anhang	 885
Anhang A: Literaturverzeichnis	886
Anhang B: Quellen	912
Anhang C: Index	918

Vorwort zur deutschen Ausgabe

Als der deutsche Evolutionsbiologe und Zoologe *Ernst Haeckel* im Jahr 1866 den Begriff „Ökologie“ prägte, war nicht abzusehen, welche großartige wissenschaftliche Entwicklung die *Ökologie* nehmen sollte. Auch die hohe gesellschaftliche Relevanz konnte man noch nicht erkennen. Ausgehend von einer Disziplin, die sich mit den Interaktionen zwischen Organismen untereinander und mit ihrer abiotischen Umwelt befasst und ihre Stoff-, Energie- und Informationsflüsse analysiert, hat sie sich heute zu einer „Metawissenschaft“ entwickelt. Während die Ökologie sich zunächst auf die Disziplinen der Pflanzenökologie, der Tierökologie sowie der marinen und limnischen Ökologie beschränken ließ, sind es heute eine Vielzahl von Einzeldisziplinen, die sich unter dem großen Dach der Ökologie vereinen. Gebiete wie die *Chemische Ökologie*, *Paläoökologie*, *Theoretische Ökologie*, *Experimentelle Ökologie*, *Community Ecology*, *Renaturierungs-*, *Makro-*, *Landschafts-* oder *Humanökologie* sind weitgehend eigenständige Disziplinen geworden und haben als Lehr- und Forschungsgebiete Eingang in die Hochschulen gefunden. Mit dieser Auffächerung haben sich die Fragestellungen und die Methoden der Ökologie um ein Vielfaches vermehrt. Komplizierte Experimente, sehr große Datenmengen und komplexe mathematische Auswertungsverfahren sind inzwischen Standard. Dennoch bleibt der interdisziplinäre Ansatz bestehen.

Heute hat die Ökologie die Grenzen der Biologie längst überschritten und ökologische Fragestellungen sind auch für die Soziologie, Psychologie, Medizin, die Wirtschaftswissenschaften und weitere Disziplinen relevant. Der Grund ist ihre große Bedeutung für den Menschen; wir erhoffen von der ökologischen Forschung Lösungsansätze für uns bedrohende Umweltprobleme: Klimawandel, Verknappung und Verschmutzung natürlicher essentieller Ressourcen und anderes. Damit hat die Ökologie als Wissenschaft eine erhebliche Bedeutung für unsere Gesellschaft und die Zukunft des Menschen.

Als ich im Jahr 1992 die Abteilung Ökologie an der *Universität Osnabrück* übernahm, hatte ich den Anspruch, die Ökologie in der Lehre zusammen mit meinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern in möglichst großer Breite zu vertreten und dabei die Gebiete Pflanzenökologie, Vegetationsökologie, Tierökologie, Bio-

zönologie einschließlich einer Ökologie der Großökosysteme der Erde zu berücksichtigen. Im Rahmen von drei doppelstündigen Vorlesungen, verteilt auf zwei Semester, werden diese ökologischen Inhalte seither vermittelt. Ein großes Defizit bestand darin, dass die Studierenden sich auf eine Vielzahl von Lehrbüchern stützen mussten. Es fehlte einfach *das* umfassende Lehrbuch. Als ich auf das Werk *Elements of Ecology* von Thomas M. Smith und Robert Leo Smith stieß, war ich überrascht, wie gut sich der dort behandelte Stoff mit dem meiner Vorlesungen zur Deckung bringen ließ. Die Autoren geben auf verständliche Weise einen Gesamtüberblick über das komplexe Gebiet der Ökologie und verknüpfen wichtige ökologische Fragestellungen mit spezifischen Forschungsergebnissen. Farblich unterlegte Exkurskästen zeigen wissenschaftliche Experimente, Labor- und Freilandmethoden, ihre Anwendungen in der Wissenschafts- und Berufspraxis sowie konkrete ökologische Beispiele auf. Einen Schwerpunkt bildet auch die Vorstellung verschiedener mathematischer Methoden. Es fehlen jedoch Beispiele mit dem Bezug zu mitteleuropäischen Lebensräumen oder bestimmte methodische Vorgehensweisen. Dennoch ist – neben der Breite des Stoffes – besonders die hohe Aktualität vieler Beispiele aus der Forschung bemerkenswert.

Nun liegt die deutsche Ausgabe dieses Buches vor. Im Lauf eines Jahres habe ich es kritisch geprüft und eine Vielzahl von Ergänzungen und Anpassungen vorgenommen. Ökologische Begriffe erhielten eine genauere Definition und alle Organismenarten sind nun mit ihren wissenschaftlichen Namen belegt. Wenn es möglich war, wurden Beispiele aus dem mitteleuropäischen Raum angeführt und mit neuem Bildmaterial belegt. Ökologische Grundlagen, die aus europäischer Sicht von großer Bedeutung sind, habe ich hinzugefügt, zum Beispiel die nacheiszeitliche Entwicklung der Vegetation, die Entstehung der Kulturlandschaft sowie Aspekte des Naturschutzes. Das Literaturverzeichnis ist um deutsche Standardwerke und andere wichtige Publikationen ergänzt. Die aus unserer Sicht besonders relevanten Literaturhinweise sind an die jeweiligen Kapitel angefügt und kurz erläutert. Aber wir haben auch Wert darauf gelegt, viele Beispiele der amerikanischen Fassung beizubehalten.

Es bleibt nicht aus, dass durch eine so umfangreiche Überarbeitung der nunmehr vorliegende Band rund 1000 Seiten einnimmt. Sowohl der Verlag als auch ich sind überzeugt, dass mit der deutschen Ausgabe des *Smith & Smith* ein Buch entstanden ist, das in lebendiger Form den gesamten Lehr- und Lernstoff einer Einführung in die Ökologie für Haupt- und Nebenfachstudenten der Bio-, Agrar-, Forst- und Geowissenschaften sowie der Landschaftsökologie und Landschaftsplanung übersichtlich zusammenfasst, dies insbesondere auch unter dem Gesichtspunkt der neuen Bachelor- und Master-Studiengänge. Darüber hinaus ist es ein spannendes Arbeits- und Lesebuch für Studierende benachbarter naturwissenschaftlicher Fächer sowie für Praktiker ökologischer Arbeit im Natur- und Umweltschutz. Auch eignet es sich durch seine Aktualität zur Fortbildung für den Biologielehrer.

Eine besondere Bedeutung dieses Buches liegt in seiner didaktisch konzipierten Vorgehensweise. Zahlreiche Tabellen, Schaubilder, Fotos und Diagramme visualisieren die textliche Darstellung. Jedes Kapitel enthält eine ausführliche Zusammenfassung des Stoffs und wird durch Übungsfragen und kommentierte Hinweise zur Fachliteratur abgeschlossen.

Mein besonderer Dank gilt meiner Frau Prof. Dr. Angelika Schwabe-Kratochwil (*Technische Universität Darmstadt*), die große Teile des Textes kritisch geprüft, zahlreiche Verbesserungsvorschläge eingebracht

und aus ihrem Bildarchiv eine Vielzahl von neuen Abbildungen zur Verfügung gestellt hat. Herr Juniorprofessor Dr. Till Eggers (*Universität Osnabrück*) hat insbesondere die Kapitel, die sich mit statistischen Grundlagen der Ökologie und mit der Populationsökologie befassen, geprüft und überarbeitet. Auch ihm sei herzlich gedankt. Des Weiteren danke ich ausdrücklich dem Verlagsteam von Pearson Education Deutschland. Mit Herrn Dr. Stephan Dietrich wurde dieses Projekt in Angriff genommen und das Vorhaben vorstrukturiert, Herr Christian Schneider hat es bis in seine Endphase mit Rat und Tat begleitet. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Rainer Fuchs für die große Geduld bei der textlichen Feingestaltung.

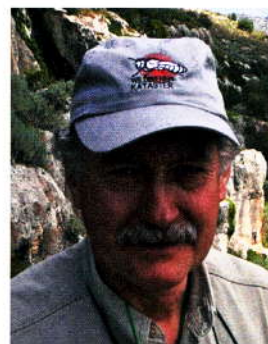
Verlag und Bearbeiter freuen sich über Anregungen und kritische Verbesserungsvorschläge aus dem Leserkreis.

Dieses Buch verfügt über eine Companion Website (CWS) mit zusätzlichem Material in elektronischer Form. Unter <http://www.pearson-studium.de> finden Dozenten alle Abbildungen und Tabellen aus dem Buch elektronisch zum Download. Studierende und Dozenten erhalten über diese Site auch Zugang zur Website des amerikanischen Originalbuches unter <http://www.ecologyplace.com> mit umfangreichen Lehr- und Lernmaterialien (auf dem Vorsatz dieses Buches, gleich hinter dem Buchdeckel, finden Sie eine genaue Zugangsbeschreibung).



Über den Bearbeiter der deutschen Ausgabe

Anselm Kratochwil studierte Zoologie, Geobotanik, Limnologie und Bodenkunde an der *Universität Freiburg/Br.* Nach dem Diplom reichte er seine Dissertation mit dem Thema *Blumen-Insekten-Gemeinschaften eines nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl: Aspekte der Co-Phänologie, der Biogeographie und der Co-Evolution* ein. Für diese Arbeit erhielt er den Goeddecke-Forschungspreis der *Universität Freiburg*. Nach der Habilitation für das Fach Ökologie war er in den Jahren 1990 und 1991 Gastprofessor an der *Universität für Bodenkultur Wien* und der *Universität Utrecht*. Im Jahr 1992 erfolgte die Berufung an die *Universität Osnabrück*. Er übernahm zahlreiche Aufgaben der Selbstverwaltung als Dekan des Fachbereiches Biologie/Chemie, war Stellvertretender Direktor des Botanischen Gartens der Universität und ist im Vorstand des Instituts für Umweltsystemforschung. Er ist Mitglied zahlreicher inner- und außeruniversitärer Fachgremien. Seine Abteilung beschäftigt sich vorrangig mit den Themenkomplexen Bioökologie, Tierökologie, Vegetationsökologie und Experimentelle Ökologie. Im Jahr 2002 erhielt er den Transferpreis der Universität Osnabrück für Wissenstransfer und Kooperationen.



Anselm Kratochwil ist Mit-Herausgeber von *Phytocoenologia* und Mitglied zahlreicher internationaler und nationaler wissenschaftlicher Vereinigungen. Der Schwerpunkt seiner wissenschaftlichen Arbeit liegt derzeit in der Untersuchung der Gemeinschaftsstruktur und Dynamik von Wildbienenengemeinschaften verschiedener Lebensräume im In- und Ausland. Darüber hinaus widmet er sich der Erforschung ökologischer Grundlagen zur Renaturierung von Binnendünen in Mitteleuropa. Zahlreiche wissenschaftliche Exkursionen führten ihn in viele Gebiete der Erde, unter anderem nach Afrika, Australien, Neuseeland, Japan und Spitzbergen.



Das Buch ist als Ergänzung zu den beiden Bänden *Die Wildbienen Mitteleuropas* und *Die Wildbienen Mitteleuropas* zu verstehen. Es enthält eine Liste der in Mitteleuropa vorkommenden Wildbienenarten, die in den beiden Bänden beschrieben wurden. Die Liste ist alphabetisch geordnet und enthält die wissenschaftlichen Namen der Arten sowie die Namen der Autoren, die sie beschrieben haben. Die Liste ist in zwei Spalten angeordnet und ist durchgehend in deutscher Sprache gehalten.



Das Buch ist als Ergänzung zu den beiden Bänden *Die Wildbienen Mitteleuropas* und *Die Wildbienen Mitteleuropas* zu verstehen. Es enthält eine Liste der in Mitteleuropa vorkommenden Wildbienenarten, die in den beiden Bänden beschrieben wurden. Die Liste ist alphabetisch geordnet und enthält die wissenschaftlichen Namen der Arten sowie die Namen der Autoren, die sie beschrieben haben. Die Liste ist in zwei Spalten angeordnet und ist durchgehend in deutscher Sprache gehalten.

Ökologie



Die Ökologie ist als Wissenschaft eine noch recht junge Disziplin. Sie hat sich schnell zu einer thematisch breiten Zukunftsdisziplin entwickelt. Dieses Buch bietet in lebendiger Form den gesamten Lehr- und Lernstoff einer „Einführung in die Ökologie“ für Haupt- und Nebenfachstudenten sowie für Biologielehrer und ist darüber hinaus ein spannendes Arbeits- und Lesebuch für Praktiker des Natur- und Umweltschutzes.

Die Autoren geben einen Gesamtüberblick über das komplexe Gebiet der Ökologie und verknüpfen wichtige ökologische Fragestellungen mit spezifischen Forschungsergebnissen. Exkurskästen zeigen wissenschaftliche Experimente, Labor- und Freilandmethoden, ihre Anwendungen in der Wissenschafts- und Berufspraxis sowie konkrete ökologische Beispiele auf. Ein weiterer Schwerpunkt ist die Vorstellung verschiedener mathematischer Methoden. Tabellen, Schaubilder, Fotos und Diagramme visualisieren die textliche Darstellung. Jedes Kapitel enthält eine Zusammenfassung des Stoffs und wird durch Übungsfragen und kommentierte Hinweise zur Fachliteratur abgeschlossen.

INHALT

- **Einführung und Grundlagen: Ökologie, Adaptation und Evolution**
- **Die abiotische Umwelt: Klima, aquatische und terrestrische Umwelt**
- **Die Organismen und ihre Umwelt: Adaptationen der Tiere und Pflanzen, Überlebens- und Reproduktionsmuster**
- **Populationen: Eigenschaften, Wachstum, Regulation, Metapopulationen**
- **Interaktionen zwischen Arten: Konkurrenz, Prädation, Parasitismus und Mutualismus**
- **Ökologie der Lebensgemeinschaften: Struktur und Dynamik, Landschaftsökologie**
- **Ökologie der Ökosysteme: Energiehaushalte, Stoffkreislauf**
- **Biogeographische Ökologie: terrestrische und aquatische Ökosysteme, Grenzbereiche Wasser-Land, Muster biologischer Vielfalt**
- **Humanökologie: Bevölkerungswachstum, Habitatverlust, globaler Klimawandel**

AUTOR

THOMAS M. SMITH ist Professor für ökologische Wissenschaften an der *University of Virginia, Charlottesville*.

ROBERT LEO SMITH ist emeritierter Professor für Ökologie an der *West Virginia University, Morgantown*.

Der Fachlektor **ANSELM KRATOCHWIL** ist Professor für Ökologie an der *Universität Osnabrück*.

ONLINE

Auf der Companion Website zum Buch unter www.pearson-studium.de



Für Dozenten

- Folien der Abbildungen und Tabellen für den Einsatz in eigenen Lehrveranstaltungen

Für Studenten

- Inhalte von www.ecologyplace.com u.a. mit Multiple-Choice-Tests, interaktiven Aufgaben, Fachartikeln und Links auf weiterführende Websites sowie einem ausführlichen Glossar

ISBN 978-3-8273-7313-7



9 783827 373137