

wegung und Verbreitung. Der Schaden liegt ganz auf seiten des Wirtes. Parasitismus umfaßt oft hochangepaßte Biosysteme mit weitgehender Schonung des Wirtes. Entsprechend ist die Wirtsspezifität überwiegend sehr hoch. Fast $\frac{1}{3}$ der Tiere sind ganz oder teilweise Parasiten. Entstanden ist Parasitismus aus Epitismus, Synökie und Saprophagie. Die erforderlichen Präadaptationen konnten auf verschiedene Weise erworben werden (vgl. Mehlhorn u. Piekarski 1989; Frank 1976).

- Ektoparasiten leben an der Oberfläche des Wirtes, verbleiben dort mittels Haltevorrichtungen und obliegen meist einer stechend-saugenden Nahrungsaufnahme aus dem Wirt, z. B. Blutegel, Zecken, Läuse, Flöhe. Übergang zum Entoparasitismus erfolgt z. B. über Fischkiemen bei Ruderfußkrebsen (Copepoda); über die Haut von Säugern beim Sandfloh *Tunga penetrans*; über den Rachen von trinkenden Säugern beim Nilegel (*Limnatis nilotica*); sonst im Gefieder lebende Mallophaga bewohnen beim Rosapelikan das Innere des Kehlsacks.

- Entoparasiten schmarotzen in Geweben, in Körperhöhlen und im Darmtrakt. Gemeinsam ist ihnen Reduktion von Bewegungs- und Sinnesorganen, Vereinfachung oder Veränderung (Cestodes) des Verdauungsapparates, gesteigerte Vermehrungsfähigkeit (Vermehrung oder Vergrößerung des Geschlechtsapparates, Zwittertum, Generationswechsel, Polyembryonie, asexuelle Vermehrung, Wirtswechsel), „Wurmgestalt“, Pigmentarmut, Möglichkeit zur Anaerobiose.

- Reaktionen des Wirtes äußern sich z. T. als „Fremddienliche Zweckmäßigkeit“, z. B. exponierendes Festbeißen an Pflanzen der mit Metacercarien vom Kleinen Leberegel (*Dicrocoelium dendriticum*) befallenen Ameise; Wassersuche von Insekten und Spinnen mit Nematomorph- bzw. Mermithidae-Befall; Gallenbildung bei Pflanzen und seltener bei Tieren (z. B. in Korallen). Abwehrreaktionen treten auf, z. T. mit nachfolgender Immunisierung des Wirtes gegen weiteren Befall: Erwachsene sind im Gegensatz zu Kindern weitgehend gegen Madenwürmer (*Enterobius vermicularis*) bzw. gegen Dipterenlarven, die sog. Larva migrans, immun.

- Man unterscheidet Teil(zeit)parasitismus (Parasitoide): Bei fast allen parasitischen Insekten parasitieren nur die Larven; ebenso bei den Fließmuscheln (Unionidae) nur die Glochidium-Larven. Sozialparasitismus tritt auf beim Menschen, bei sog. Sklavenhalter-Ameisen und bei der Wespe *Sulcopolistes* sp. Hyperparasitismus ist die Parasitierung eines Parasiten, z. B. Nematoda oder Schlupfwespen in parasitoiden Fächerflüglern. Zahlreich sind Pflanzenparasiten als Minierer, Bohrer, Gallenbildner. Auch hier kommt es zu Immunisie-

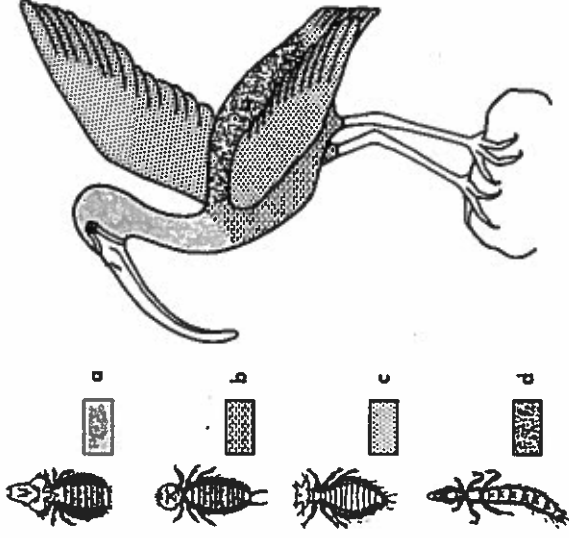


Abb. 17: Verteilung verschiedener Arten von Federlingen (Mallophaga) auf dem Gefieder des Sichlers (*Plegadis falcinellus*). Nach W. Frank (1976).

rung. Es gibt Parasiten-Biozöosen: Bei Mehrfachbefall konkurrieren Parasiten (z. B. Muschel-Glochidien mit Ruderfußkrebsen an Fischkiemen). Auf dem gleichen Wirt kommt es zu Nischendiversität ähnlicher Arten (Abb. 17).

1.3.1.4 Biosysteme mit Nutzungs-Ausgleich

Odum (1980) unterscheidet Protokooperation für nicht obligatorische und Mutualismus für obligatorische Beziehungen mit beiderseitigem Nutzen.

(a) Allianz:

Alliierte sind z. B. in der Savanne Huftiere und Strauße; sie ergänzen sich hinsichtlich der Feindwahrnehmung über Geruchs- bzw. Gesichtssinn. Bei der Vergesellschaftung von Huftieren mit Kuhreihern (*Ardeola ibis*) oder Madenhackerstaren (*Buphagus erythrorhynchus*) tritt Nutzung des Huftieres als Nahrungsquelle hinzu (aufgescheuchte bzw. ange-lockte Insekten, Parasiten).

Nicht selten ist zum gemeinsamen Nutzen „Sprachkenntnis“ über Art-

grenzen hinaus: Der Warnruf des Eichelhähers oder das warnende Trillern der Blaumeise wird von vielen Arten richtig interpretiert; der Warnruf vieler Grasmückenarten ähnelt sich.

(b) Mutualismus, Symbiose i. e. S.:

Bei Symbiosen im strengen Sinne können beide Partner nicht ohne den jeweils anderen leben. Es gibt unterschiedliche Grade der Gebundenheit, wobei hier eine Typologie überfrachtet ist, da jeder Fall seine speziellen Bedingungen hat (Tab. 6).

1.3.2 Systemökologie (Ökosystem)

Die Vernetzung aller Biosysteme ergibt das Gesamt-Ökosystem der Erde. Umgekehrt kann dieses beschrieben werden als die Gesamtheit aller biogenen Stoff- und Energieflüsse.

1.3.2.1 Allgemeine Eigenschaften des Ökosystems

Ein System ist die regelhafte Anordnung und/oder das regelhafte Zusammenwirken einer Vielzahl von Einzelgrößen, beim Ökosystem von ökologischen Einzelgrößen (Organismen, Umwelten). Das Ökosystem ist eingeschaltet in ein Energiegefälle. Es bildet ein Fließgleichgewicht (v. Bertalanffy 1957) von Energie, Stoffen und Information in einer zeitlichen Drift. Die beteiligten Größen beeinflussen sich gegenseitig wie beschreiben, teilweise regulativ. Eine Eigengesetzlichkeit wurde nicht, eine Regulation im Sinne einer Selbststabilisierung nur partiell nachgewiesen.

Das globale Ökosystem (Ökosphäre) wird von Lebewesen getragen. Deren Gesamtheit ist die Biosphäre. Der Raum der Biosphäre ist die Topo- oder Geosphäre (vgl. S. 72). Lebensraum von Organismen kann außerhalb dieses Beziehungsgefüges als Habitat bezeichnet werden (Mikro-, Makrohabitat).

Teile des Ökosystems sind:

- Raum. Es gibt nur *ein* irdisches, globales Ökosystem, das notwendigerweise auch extraterrestrischen Einflüssen ausgesetzt ist, besonders der Sonnenstrahlung. Andere Ökosysteme mögen auf anderen Planetensystemen existieren.

Die übliche Unterteilung in eine Vielzahl von (Teil-)Ökosystemen erfolgt nach Großräumen (S. 72). An oberster Stelle einer Hierarchie stehen die Räume Meer, Land und Süßwasser. Das Land wird in von Breitenlage und relativer Höhe vorgegebene Zonen gegliedert,

Tab. 6: Mutualismus, Symbiosen i. e. S.

Ektosymbiosen (Partner frei)

Putzsymbiosen: Fische in Putzerunifform (vgl. Mißbrauch durch Putzer-Nachahmer): *Elacantinus*, *Crenilabrus*. – Krokodilwächter. – Kuhreher. – Kuhstärtinge.

Trophobiose: Ameisen / Blattläuse, Zikaden, Schildläuse, Woll-Läuse.

Symphilie: Synöken, die den Ameisen nützen, und sei es durch „Drogen“ (gelbe Trichome). – Termitensynöken mit auffallend verdicktem Hinterleib.

Mutualismus: Einstiedlerkrebse (nur z. T., sehr verschiedenartige Verhältnisse zu Aktinien und Schwämmen; Musterfall: *Pagurus prideauxi* / *Adamsia palitata*).

Tier / Pflanze: Ameisen / Acacia-Dornen. – Bestäubung der Kulturfeige. – Bestäubungssymbiose mit Insekten, Vögeln, Fledermäusen. – Ameisen / *Viola* Samen. – Samenverbreitung durch Vögel (Kot). – Samen- oder Sproßteil-Verbreitung durch Klebevorrichtungen („Kletten“ – Zoochorie, hier liegt der Nutzen wieder eher einseitig bei der Pflanze).

Pflanze / Pflanze: *Anabaena* / *Azolla* u. ä.; Übergänge zum Hemiparasitismus (*Viscum album*, *Cuscuta*).

Endosymbiosen

Erinnert sei an die Endosymbiontentheorie der Zelle (Plastiden, Mitochondrien, Flagellen mit Basalapparat = „Reduplikanten“). Sie ist entstanden aus Vereinigung vordem freilebender Lebewesen.

Vielzelliges Tier / Protozoon: Entodiniomorpha / Wiederkäuer (Produktion von B-Vitaminen, Cellulase zum Aufschluß der Nahrung des Wiederkäuers). Polymastigina / Termiten (Cellulase aus Bakterien, Hypersymbiose).

Ein- und Vielzeller / Protophyt (Zoochlorellen, Zooxanthellen). Symbiontische Algen in: *Paramecium bursaria* (Pantoffeltierchen). – Rifffkorallen. – *Chlorohydra viridis* (Hydroidpolyp). – *Convoluta roscoffensis* (Plattwurm der Gezeitenzone). – *Tritidacna gigantea* (Riesenmuschel). Alle ernähren sich von den Stoffwechselprodukten bzw. von der Biomasse ihrer „körpereigenen“ Algen, im Sinne eines „Nutzgartens“.

Tier / Bakterium: *Pelomyxa palustris* Bakterien als „Mitochondrien“. – Egel (Symbiontenkammer in Metanephridien). – Borkenkäfer (Mycetome). – Bei zahlreichen mono- bzw. stenophagen Insekten, die Zellulose, Wachs, Blut, Horn verzehren (Buchner 1960). Leuchtsymbiosen bei Insekten, Fischen usw.

Pflanze / Bakterium: Knöllchen der Fabaceae.

Pflanze / Pilz: Flechten. – Mykorrhiza.

- die durch Klima bzw. Vegetation gekennzeichnet sind, die Biome (Abb. 24).
- Lebewesen. Sie tragen das Ökosystem. Ihre Evolution ist die des Ökosystems. Sie bringen ihre basalen Eigenschaften ein (s. u.), besonders die Fortpflanzungsfähigkeit – ohne sie kein zeitlicher Fortbestand des Ökosystems – und ihre Anpassungsfähigkeit an wechselnde Randbedingungen.
- Zeit. Das Ökosystem erfährt eine Drift in der Zeit durch den außen-gesteuerten Wechsel von Randbedingungen und durch die einmaligen ungerichteten Ereignisse im Verlauf der Evolution seiner Lebewesen (Mutation, Rekombination). Auf beides wirken auch kosmische Ereignisse ein, z. B. Meteoritenfälle oder Kometen-Einschlag, Bahnstörungen, vor allem jedoch die Biographie der Sonne. Durch letztere ist prinzipiell ein Ende des irdischen Ökosystems vorgegeben in dem Falle, daß sie in das Stadium des Roten Riesen eintritt – falls nicht vorher andere Katastrophen ein Ende setzen.
- Die Energie im Ökosystem stammt fast ausschließlich (allochthon) von der Sonne. Alle die Sonne verehrenden Religionen trafen insofern aus der Sicht der Ökologie das Wesentliche. Hinzu kommen, von untergeordneter Bedeutung, die Strahlungsenergie von anderen Sternen und die Erdwärme. Weitgehend unbekannt ist noch die quantitative Bedeutung der von chemoautotrophen Bakterien bereitgestellten Energie.
- Das Leben schaltet sich in den energiereichen Strahlungsstrom von der Sonne auf die Erdoberfläche ein durch die Interzeption von Licht und die anschließende Photosynthese von energiereichen organischen Verbindungen. Letztere ist der grundlegende biochemische Prozeß im rezenten Ökosystem (Abb. 18).
- Die Stoffe im Ökosystem stammen fast ausschließlich (autochthon) von der Erde. Die geringen Mengen von anderen Himmelskörpern sind für das nichtmenschliche Ökosystem bedeutungslos. Für die Umwelt des Menschen sind sie punktuell bedeutsam: Gebrauch von Meteoriten; Verehrung von Meteoriten bei antiken semitischen Kulturen (Baetyle = Häuser Gottes), wissenschaftliche Untersuchung von Meteoriten, Mondgestein.

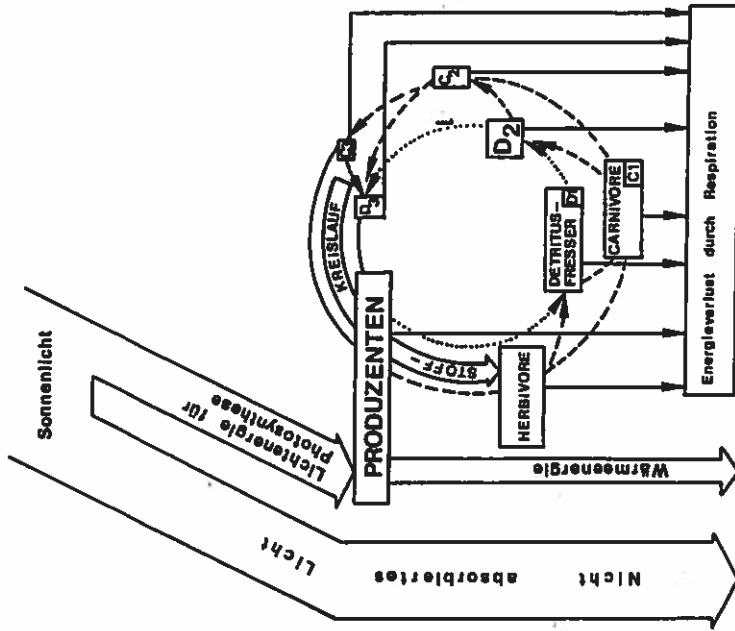


Abb. 18: Die Einschaltung des Ökosystems in den Strahlungsfluß zwischen Sonne und Erde. Im Zyklus in Kästen abnehmender Größe die tropischen Niveaus der (Primär)Produzenten, Konsumenten (mit Herbivoren, Kette von Carnivoren C₁-C₂) und Reduzenten (Detritusfresser, D₁-D₂). Nach Tischler (1976).

1.3.2.2 Modell: Ökosystem Lebewesen höherer Komplexität

Lebewesen sind gekennzeichnet durch eine Reihe von Eigenschaften, die an der Basis (Zellkompartimente, Viren) unscharf mit denen der „unlebten“ Makromoleküle zusammenfallen.

- Charakteristische Strukturen (z. B. Membranen, autoreproduzierende Moleküle),
- Stoffwechsel im Niveau der Zelle bzw. des Vielzellers,
- Energiefluß,
- Individualität, ausgeprägter mit wachsender Komplexität,
- Ontogenese (Reproduktion, Wachstum, Regeneration, Altern),
- Phylogenese.

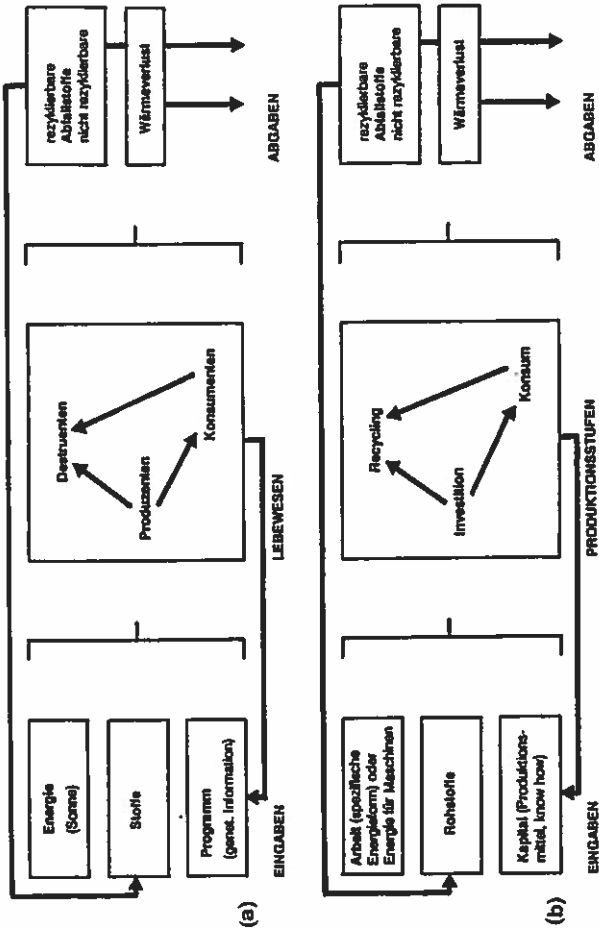


Abb. 19: Ökologisches (a) und ökonomisches (b) System. Die Raumstruktur ist vernachlässigt. Original.

Die Lebewesen bringen diese ihre Eigenschaften in das Ökosystem als bestimmender Teil desselben ein. Darauf hat bereits 1939 A. Remane hingewiesen. Wiederholung ähnlicher Strukturen auf verschiedenen Komplexitätsebenen kennzeichnet bereits die Lebewesen. Der Aufbau des Ökosystems setzt diese fraktale Struktur nach oben fort (Cramer 1988).

1.3.2.3 Empirisches Funktionsmodell

Stoffe, Energie und (genetische) Information treten in das Ökosystem ein (Input), nehmen in seinem Inneren einen bestimmten Verlauf (bio-ökochemische Zyklen bzw. Stoffwechsel); sie treten schließlich in meist veränderter Form wieder aus dem System aus (Output) (Abb. 23). Der „Körper“ des Ökosystems (Biomasse) wächst oder schrumpft, je nach der Bilanz des In- und Outputs.

Das Ökosystem ist nicht homogen, sondern mehr oder weniger deutlich wie ein Lebewesen in unterschiedliche Leistungsbereiche, in Kompartimente, unterteilt. Zu deren wichtigsten zählen z. B. die (Primär-)

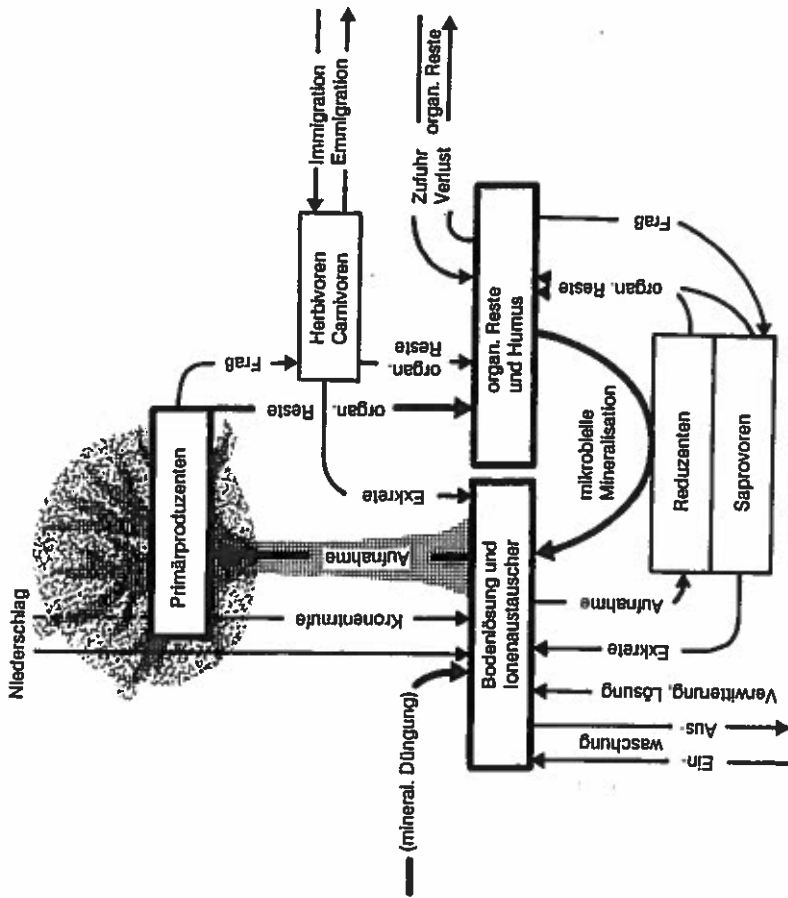


Abb. 20: Mineralstoffumsatz im Ökosystem. Nach Rensing et al., in: Kloft u. Gruschwitz (1988).

Produktion, die Konsumtion (in verschiedenen Stufen) und die Destruktion (hier einschließlich Reduktion). Sie sind jeweils an bestimmte Organismengruppen gebunden (Abb. 19).

Die Primärproduktion ist – von Archaeobacteriales (s. u.) abgesehen – an die Pflanzen und Cyanobacteriales gebunden, die in der Lage sind photoautotroph zu produzieren, d. h. organische Substanz aufzubauen und in ihrer Energie aus dem Sonnenlicht chemisch zu speichern. Die Konsumtion im engeren Sinne vollziehen die meisten Bakterien, die Pilze und Tiere, indem sie komplexe, energiereiche Moleküle aus der Primärproduktion sowohl zum Aufbau ihrer Körpersubstanz nutzen als auch aus ihnen ihre Lebensenergie beziehen. Die Destruktion und Reduktion wird ebenfalls von Bakterien, Pilzen und Tieren geleistet; mit ihr wird der Abbau toter organischer Substanz zu einfachen, energiearmen Stoffen umschrieben.

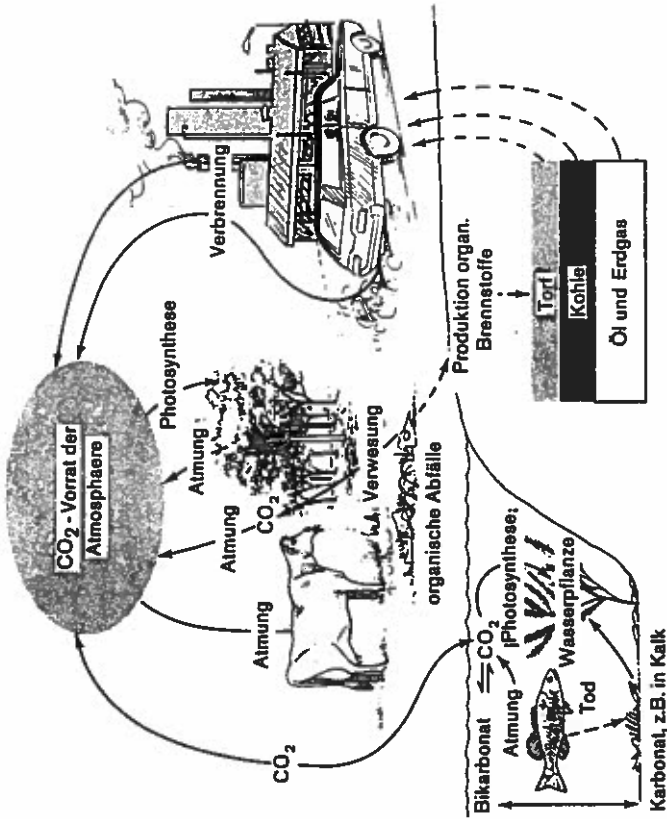


Abb. 21: Der Kohlestoff-Zyklus. Nach Ehrlich, Ehrlich u. Holdren (1975).

Die Grenzen zwischen diesen Funktionsgruppen sind unscharf, indem viele Organismen mehrere der genannten Leistungen vollbringen.

Die in das Ökosystem eingehende *Energie* ist nicht rezyklierbar. Das Ökosystem funktioniert nur durch dauernden Energienachschub von der Sonne. Andere, z. B. chemische Energie von Schwefelverbindungen nutzende Ökosysteme sind nur lokal vorhanden, z. B. Archaeobakterien in der Tiefsee. Sie sind im gegenwärtigen Zustand der Erde quantitativ bedeutungslos Relikte. In früheren Zuständen des globalen Ökosystems waren sie bedeutsamer. Sie verschwanden durch frühe ökologische Katastrophen (Markl 1980, Stanley 1988).

Die in das Ökosystem eingehenden *Stoffe* sind teils nach erfolgter Destruktion und Reduktion rezyklierbar (z. B. als CO₂, N- und P-Salze, geökochemische Zyklen, Abb. 20-22), teils mangels geeigneter Enzymsysteme nicht rezyklierbar (z. B. Huminsäuren, viele Olefine).

Neben Energie und Stoffen muß für das Funktionieren des Ökosystems genetische *Information* bereitstehen. Neben Stoff- und Energie-wechsel erfolgt ein Informationsfluß. Er ist gegeben in Form der spezi-

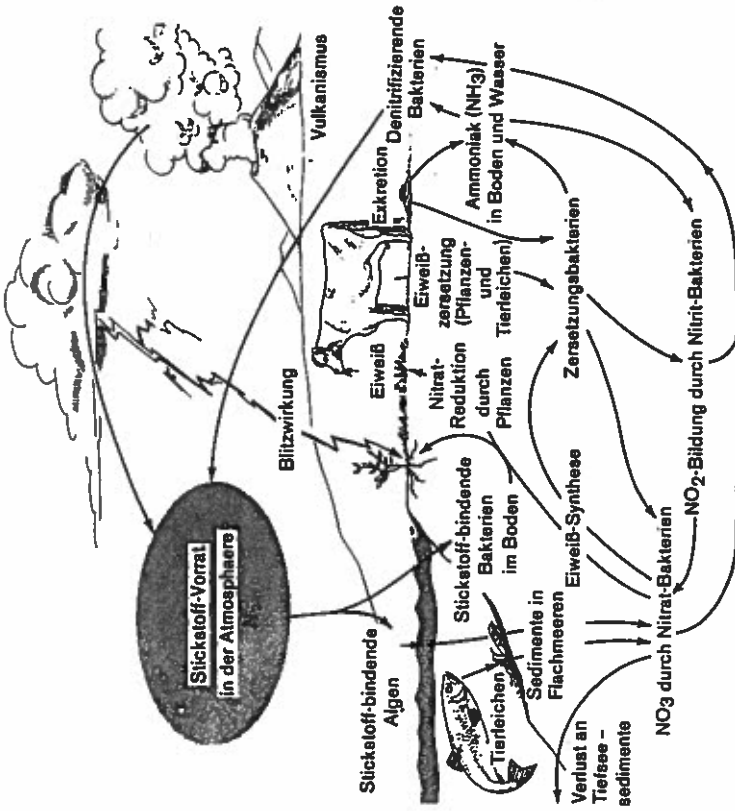


Abb. 22: Der Stickstoff-Zyklus. Nach Ehrlich, Ehrlich u. Holdren (1975).

fischen Anpassung der Organismen, gesteuert vom feedback des System-Ablaufs, und in deren anhaltender Optimierung durch Mutation, Rekombination und Selektion. Aus dieser meist vernachlässigten Größe geht die Bedeutung des Artenschutzes hervor.

Das System unterliegt einer Drift in der Zeit; es ist für jeden beliebigen Zeitpunkt singulär. Dies gilt auch für jedes Teilglied, z. B. für eine Tierart und ihre spezifischen Umweltbeziehungen: Die sie beherrschende Strategie ist permanente Optimierung durch die o. g. Mechanismen gesteuert von den stetig mehr oder weniger wechselnden Randbedingungen der Geosphäre.

Anpassung ist daher kein Zustand (der „Angepaßtheit“), vielmehr ein fortwährender Prozeß.