

Ökosysteme & deren anthropogene Belastung

8 Populationsökologie

Mag.^a Katharina Zmelik

Inhalte

Populationsökologie:

- Einführung & Grundbegriffe
- Lebenszyklen
- Populationsdynamik & Einflussfaktoren
- Methoden der populationsökologischen Forschung: Erhebungen der Abundanzen, quantitative Populationsanalyse
- Zeitliche und räumliche Populationsdynamiken
- Wachstumsmodelle
- Dichteabhängige Regulation von Populationen
- Populationsdynamiken – eine Gesamtbetrachtung
- Exkurs: Migrationsbewegungen

Einführung & Grundbegriffe der Populationsökologie

In der **Ökologie** versucht man u.a. die **Verbreitung und Abundanz von Organismen** zu beschreiben und zu verstehen

Wozu?

- **Biologische Prinzipien/Dynamiken** verstehen zu können und so **Vorhersagen** tätigen zu können
- *Konkrete Anwendung:* z.B. Schädlingsarten unter Kontrolle zu halten oder um Schutzmaßnahmen für gefährdete Arten zielgerichtet umsetzen zu können

Bsp.: rapide Rückgänge bei Weißkopfseeadlern u. andere Greifvögel in den 1970er Jahren in den USA ...

? Gesunkene Geburtenrate, gestiegene Sterberate oder verändertes Wanderverhalten?



© Yathin S Krishnappa - Eigenes Werk, CC BY-SA 3.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=21436758>



- **Population = Gruppe von Individuen einer Art in einem bestimmten Areal, die sich dort in der Regel über mehrere Generationen fortpflanzen und so genetische Kontinuität zeigen**

→ grundlegendes Merkmal ist die *Zahl der Individuen*

→ **Populationsgröße:** hängt von der Anzahl der Individuen ab und diese Zahl wird geregelt durch Geburt, Tod und Wanderbewegung

Eigenschaften von Populationen aus populationsökologischer Sicht:

- ✓ Populationsgröße sowie die Anzahl von Individuen pro Flächeneinheit (=Populationsdichte, Abundanz, *population density*)
- ✓ Geburtenrate (Natalität)
- ✓ Sterberate (Mortalität)

- ✓ Einwanderung (Immigration)
- ✓ Auswanderung (Emigration)
- ✓ Altersstruktur
- ✓ Geschlechterverteilung
- ✓ Verteilung der Individuen im Siedlungsgebiet (Dispersion)

Grenzen von Populationen:

- *Natürliche Grenzen:* z.B. Population von Fischen in einem See, Organismen auf einer Insel, Biotop-Inseln in Kulturlandschaften (durch Bewirtschaftungen, Fragmentierung)
- *Künstlich festgelegte Grenzen* im Rahmen von Bestandserhebungen aus pragmatischen Gründen

Was ist ein Individuum?

Nicht immer trivial: unitäre vs. modulare Organismen

Unitäre Lebewesen: Gestalt und Entwicklungsprogramm sind vorhersehbar/abgrenzbar/zählbar (keine Änderungen)

Vögel, Insekten, Reptilien & Säugetiere,..

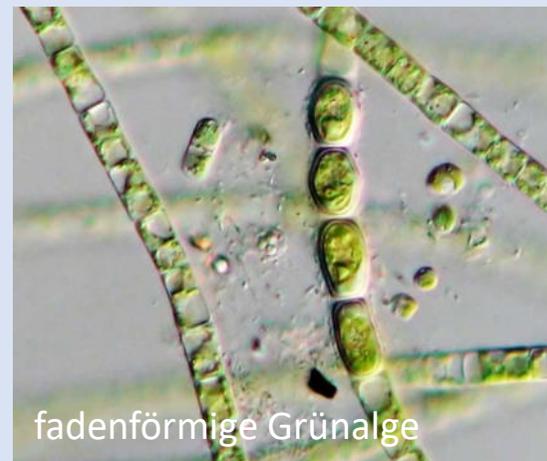
z.B. Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*)



© Frank Vassen from Brussels, Belgium - Hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*), Skole, Lviv Oblast, Ukraine, CC BY 2.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=110258807>

Modulare Lebewesen ändern ihre Gestalt und ihr Entwicklungsprogramm → wachsen durch fortwährende Produktion von Modulen - schwer vorhersehbar/abgrenzbar/zählbar (Anzahl der Module abhängig von Umweltbedingungen und alleine wenig aussagekräftig!).

Bäume, Sträucher, krautige Pflanzen, kettenbildende Bakterien & Algen, Korallen, Schwämme,..



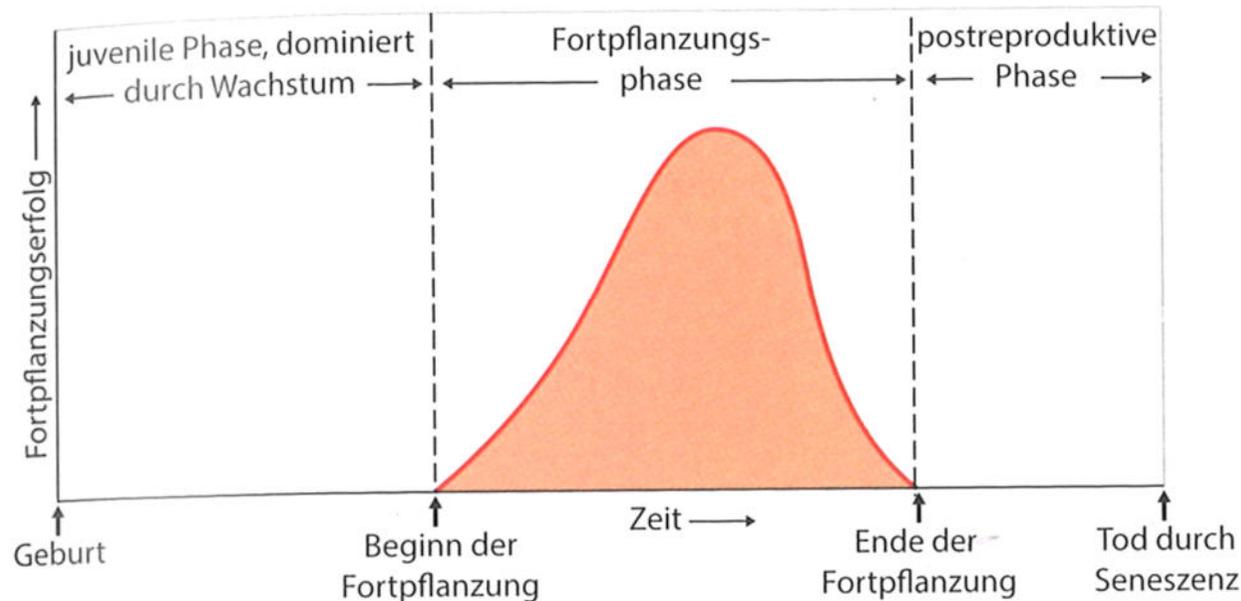
fadenförmige Grünalge

© <https://www.mikroskopie-forum.de/index.php?topic=6292.0>



Lebenszyklen (*life cycles*) als Produkt der natürlichen Selektion

...ob unitäre oder modulare Organismen, i.d.R. lässt sich der **Lebenszyklus von Individuen** einer Population in verschiedene **Lebensphasen** einordnen:



© Begon, Howarth, Townsend (2014). Ökologie. 3. Auflage

Stark vereinfachtes Modell: bei Organismen unterschiedliche Abwandlungen (z.B. postreproduktive Phase beim Menschen - aber grundsätzlich eher ungewöhnlich)

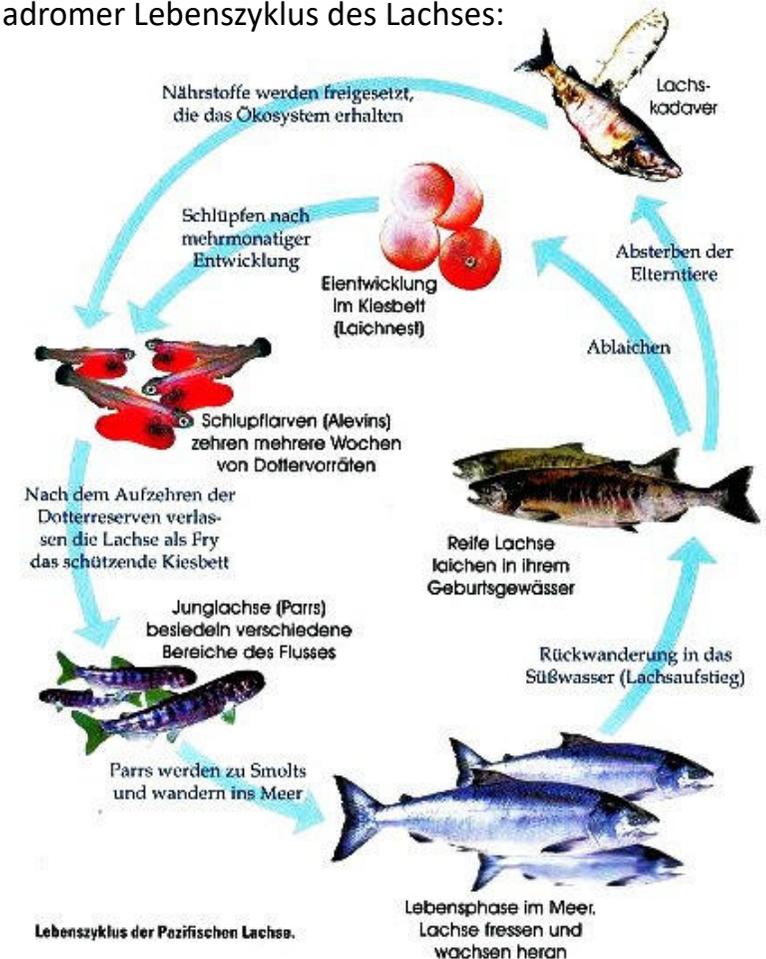
Verschiedene Parameter eines Lebenszyklus: Gesamtlebensdauer (annual, mehrjährig), Beginn der Fortpflanzung, Häufigkeit der Reproduktion, Anzahl der Nachkommen in jeder Fortpflanzungsphase

→ **Vielzahl an unterschiedlichen Lebenszyklen** als Folge **evolutiver Prozesse** (natürlichen Selektion)

Lebenszyklen – Unterscheidung nach Anzahl der Fortpflanzungsvorgänge

- **Semelpare (hapaxanthe) Arten** investieren ihren kompletten Vorrat an Ressourcen in den Fortpflanzungsvorgang → es gibt **nur einen Fortpflanzungsvorgang** (mit einer Vielzahl an Nachkommen) und keine Reserven für das künftige Überleben → auf die Fortpflanzung folgt der Tod, z.B. Pazifische Lachse, *biene oder purienne* Pflanzenarten, auch viele *annuelle* Pflanzen (z.B. Ackerbeikräuter)

Anadromer Lebenszyklus des Lachses:



© <https://lachsstation.ch/alaska-rotlachs-schweiz-lachs-toppreise-und-konditionen>

© Stan Shebs, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=195447>



Agave deserti: blüht nur einmal in einem feuchten Jahr und stirbt dann ab – Angepasstheit an extrem trockenheiße Lebensräume

→ unter **stark schwankenden oder unvorhersagbaren Umweltbedingungen** wird Semelparie *selektiv begünstigt*

Lebenszyklen - Unterscheidung nach Anzahl der Fortpflanzungsvorgänge

- **Iteropare Arten** investieren nur einen Teil ihrer Ressourcen in die Fortpflanzung und den anderen Teil in das **eigene Überleben** → sind so in der Lage zu persistieren und **mehrere Reproduktionsvorgänge** zu durchlaufen.

Dauer, Häufigkeit der Reproduktionsvorgänge und Gesamtlebensdauer können sich allerdings sehr stark unterscheiden:

- *annuelle Arten* mit mehreren Fortpflanzungsvorgängen, z.B. Braune Grashüpfer (*Chorthippus brunneus*) oder auch annuelle Greiskräuter (*Senecio sp.*)
- Arten mit *längeren Lebenszyklen (perennierend)*: Generationen überlappen und Individuen unterschiedlicher Altersstufen pflanzen sich gleichzeitig fort



© Jörg Hempel, CC BY-SA 3.0 de, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5075304>



© Stefan Iefnaer - Eigenes Werk, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=32094434>



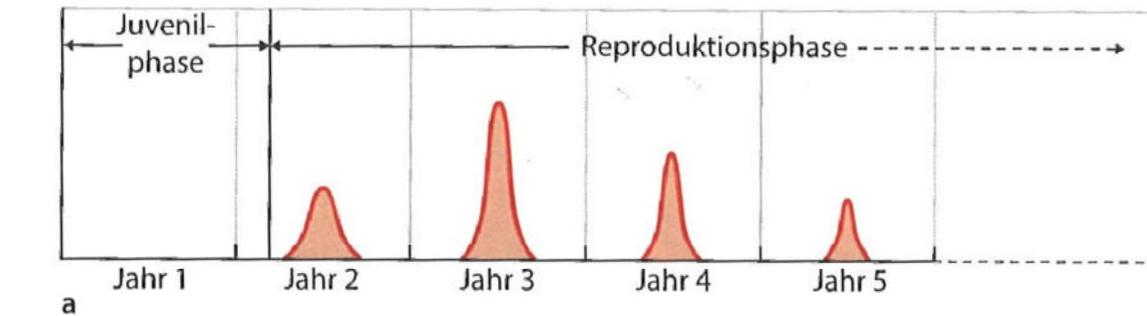
© Paul Hermans - Selbst fotografiert, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5234879>



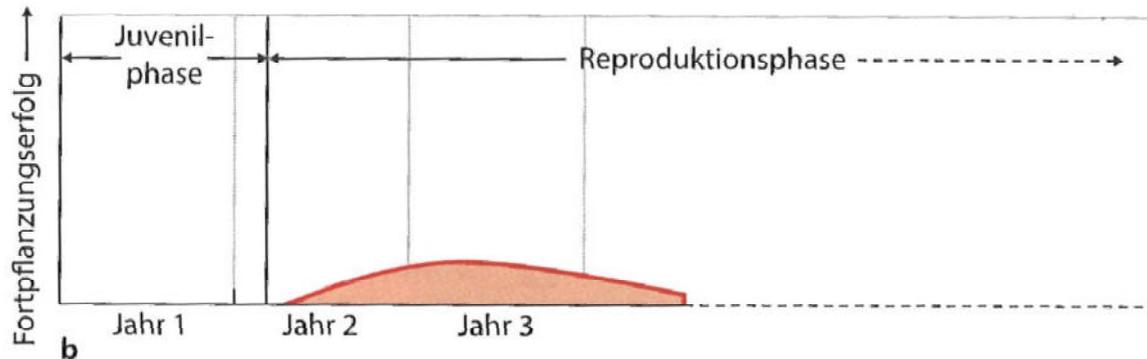
Copyright © 2015 Naturschutze Südrheinland

Lebenszyklen von mehrjährigen Arten / Arten mit längeren Lebenszyklen:

**Iteropare
Arten**

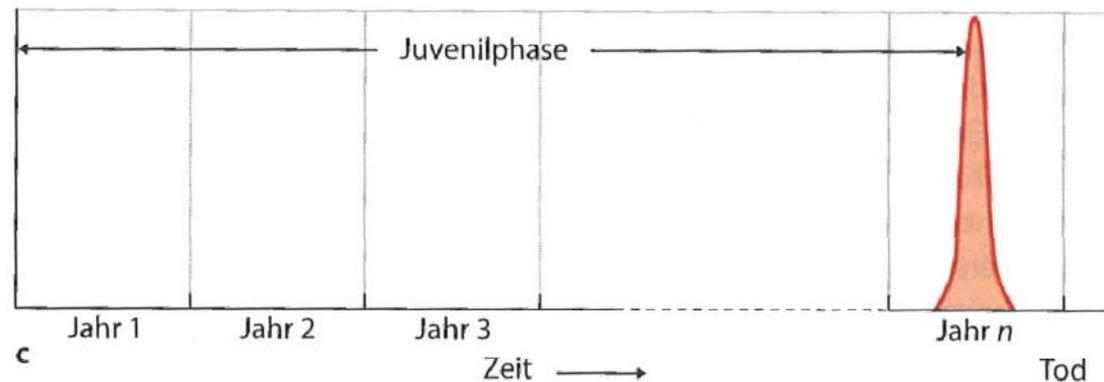


Wiederholte
saisonale
Fortpflanzung



Kontinuierliche
Fortpflanzung
während des
gesamten Jahres,
z.B. in
Äquatornähe

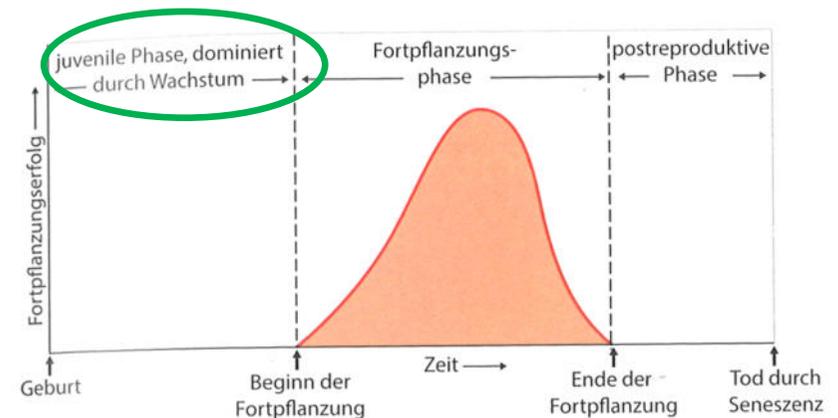
semelpare Arten



Einmaliges
Fortpflanzungs-
ereignis, darauf folgt
der Tod

Lebenszyklen, natürliche Selektion und notwendige Kompromisse

- **Natürliche Selektion** begünstigt grundsätzlich Merkmale, durch sich die Aussichten eines Individuums auf eine **lange Lebensdauer** und einen **hohen Fortpflanzungserfolg** verbessern → **je nach Umweltbedingungen** können **unterschiedliche Lebensstrategien** vorteilhaft sein
- Angetrieben durch die Selektion müssen Arten hierbei gewissermaßen „*Kompromisse*“ eingehen, zwischen der ihnen zur Verfügung stehenden **Lebensdauer**, **Wachstum** und Merkmalen wie der **Vermehrungshäufigkeit**, der **Anzahl der Nachkommen** (Samen, Gelege, Wurf) oder den **Investitionen in die Brutfürsorge** oder **Brutpflege**;
- bei *beginnender Fortpflanzung verlangsamt sich in der Regel das Wachstum* oder kommt zum Stillstand – **Wachstum und Fortpflanzung erfordern Ressourcen!**



Studie: Auswirkungen der Versorgung der Nachkommen auf die Überlebensrate beim Turmfalken (*Falco tinnunculus*):

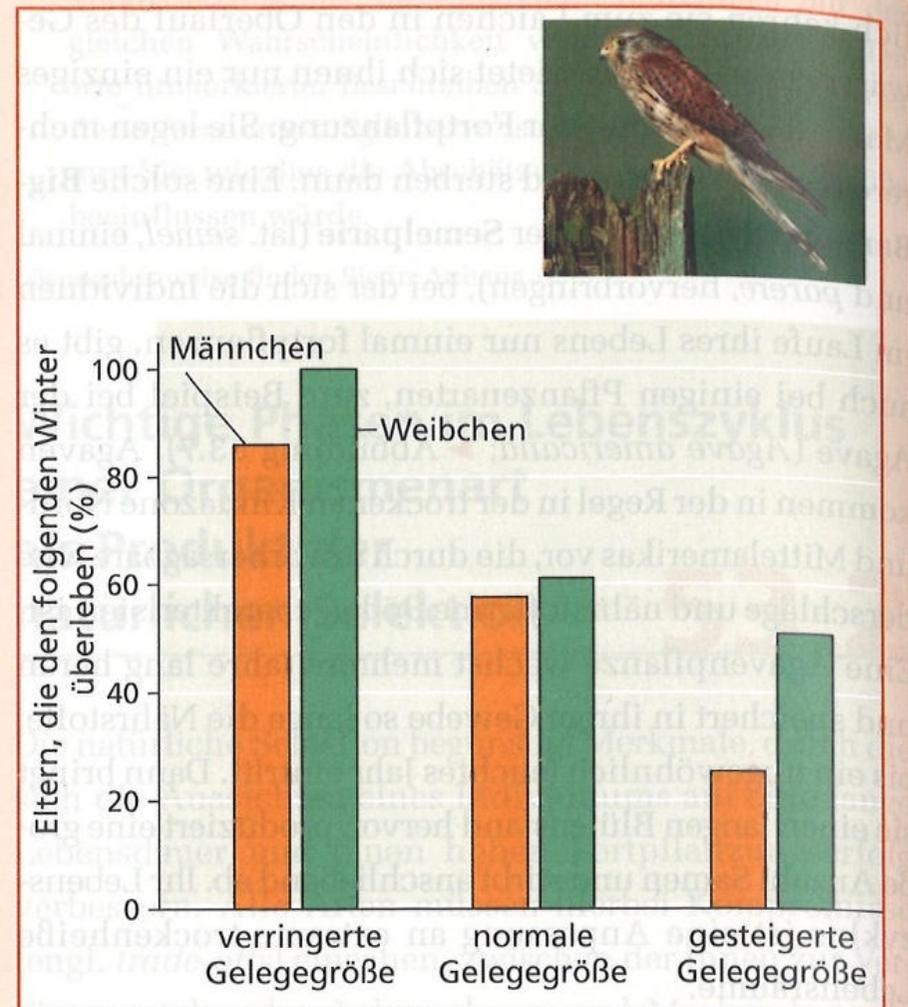
Experiment Cor Dijkstra und Mitarbeiter untersuchten in den Niederlanden, wie sich die Brutpflege beim Turmfalken (*Falco tinnunculus*) im Laufe von fünf Jahren auf seine Überlebensrate auswirkt. Durch Hinzufügen oder Wegnahme von Jungvögeln aus einzelnen Nestern veränderten die Wissenschaftler die Gelegegröße: kleine Gelege (drei bis vier Junge), normale Gelege (fünf oder sechs Junge) und besonders große Gelege (sieben oder acht Junge). Dann ermittelten sie, welcher Prozentsatz der männlichen und weiblichen Elternvögel den folgenden Winter überlebte. (An der Brutpflege beteiligen sich sowohl Männchen als auch Weibchen.)

Ergebnis (Siehe Abbildung rechts)

Schlussfolgerung Die Versorgung einer zu großen Anzahl von Nachkommen wirkt sich beim Turmfalken negativ auf die Überlebensrate der Elterntiere aus.

Quelle C. Dijkstra et al., Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival, *Journal of Animal Ecology* 59: 269–285 (1990).

Was wäre, wenn? Die Männchen vieler Vogelarten beteiligen sich nicht an der Brutpflege. Angenommen, dies würde auch für den Turmfalken gelten: Wie würden sich dann die Ergebnisse des Experiments von den oben gezeigten unterscheiden?



- Die Aufzucht von Nachkommen bzw. die Brutpflege kann auch Überlebensnachteile mit sich bringen!

Abhängig vom Standort müssen auch **Kompromisse zwischen der Körpergröße der Nachkommen und deren Anzahl** gefunden werden – auch dieser Konflikt unterliegt der natürlichen Selektion

- bei *hoher Mortalität der Nachkommen* → häufig *kleine Nachkommen*, dafür in *großer Zahl*; z.B. Lebensräume mit *großer Dynamik* (hohe und unvorhersagbare Umweltschwankungen) wie z.B. Ruderalstandorte im städtischen Bereich oder Lebensräume mit hohem Feinddruck



Nachtkerzen (*Oenothera* sp.)



typische r-Strategen



Königskerzen (*Verbascum* sp.)



© Martina / stock.adobe.com



Sardine (*Sardina pilchardus*)

© https://www.simfisch.de/fischlexikon-sardine/?utm_content=cmp-true



Feldmaus (*Microtus arvalis*)

©Dieter TD, first upload in de wikipedia on 13:31, 28. Apr 2005 by Dieter TD - Eigenes Werk, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=174331>

- Bei anderen Arten **verbessern sich die Überlebenschancen** der Nachkommen durch **zusätzliche Investitionen der Eltern**, z.B. große Samen mit vielen Nährstoffen wie bei Walnussbäumen (*Juglans regia*), Kokospalmen (*Cocos nucifera*) oder längere Brutpflege und betreute Lernphasen bei Vögeln, Säugetieren (→ erhöhte Fitness der Nachkommen – Vorteil bei Konkurrenz) – wichtig z.B. in stabileren Ökosystemen



© Ivar Leidus - Own work, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=98723321>



© Oleksandr Kostiuhenko - 123rf.com



© John Harrison, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=6038131>



© <https://www.plantura.garden/gartenvoegel/nestlinge-brutpflege-der-voegel>

typische K-Strategen
und natürliche eine
 Vielzahl an Übergängen!



© https://de.freepik.com/fotos-premium/affenmutter-mit-ihren-jungen-kenia-nationalpark-afrika_30798769.htm

Populationsdynamik & Einflussfaktoren

- **Populationsdynamik** = *Veränderung der Populationsstruktur in Raum und Zeit*

→ vereinfachend, aber häufig ausreichend um Populationen beschreiben zu können, müssen folgende Faktoren in Zusammenhang gebracht werden:

- **Populationsgröße und Abundanz**
- **Natalität (Geburtenrate)**
- **Mortalität (Sterberate)**
- **Räumliche Verteilung innerhalb der Population und Ausbreitung (z.B. Einwanderung und Auswanderung in/aus Population)**
- **Intraspezifische Konkurrenz durch Dichte und Crowding Effekte**
- **Interspezifische Beziehungen (Räuber-Beute)**

→ Details dazu später noch in den Folien!

Methoden der populationsökologischen Forschung

Bestimmung der Individuendichte (Abundanz):

→ **Erfassung aller Individuen des Siedlungsgebiets:** möglich z.B. für sessile Organismen, bei abgegrenzten Siedlungsgebieten (z.B. Inseln) und größeren Tierherden (z.B. Elefanten)

→ **Häufig nicht möglich:** daher **Stichprobenverfahren** - zufällig ausgewählte Versuchsflächen (=repräsentative Stichproben) werden untersucht (Individuen gezählt) → durchschnittliche Abundanzen errechnet und so auf die **Populationsgröße** des gesamten Siedlungsgebietes **hochgerechnet**

→ **Indirekte Schätzung der Abundanzen:** häufig ist aber auch eine **direkte Zählung nicht möglich** – z.B. weil viele Tierarten sehr versteckt leben: Erhebung auf festgelegten Transekten durch das Siedlungsgebiet u. Erhebung der Nester, Höhlen, Spuren, Rufen, Exkrementhaufen ,...

Beim Vorhandensein entsprechender Daten → quantitative Populationsanalysen



© Google Earth



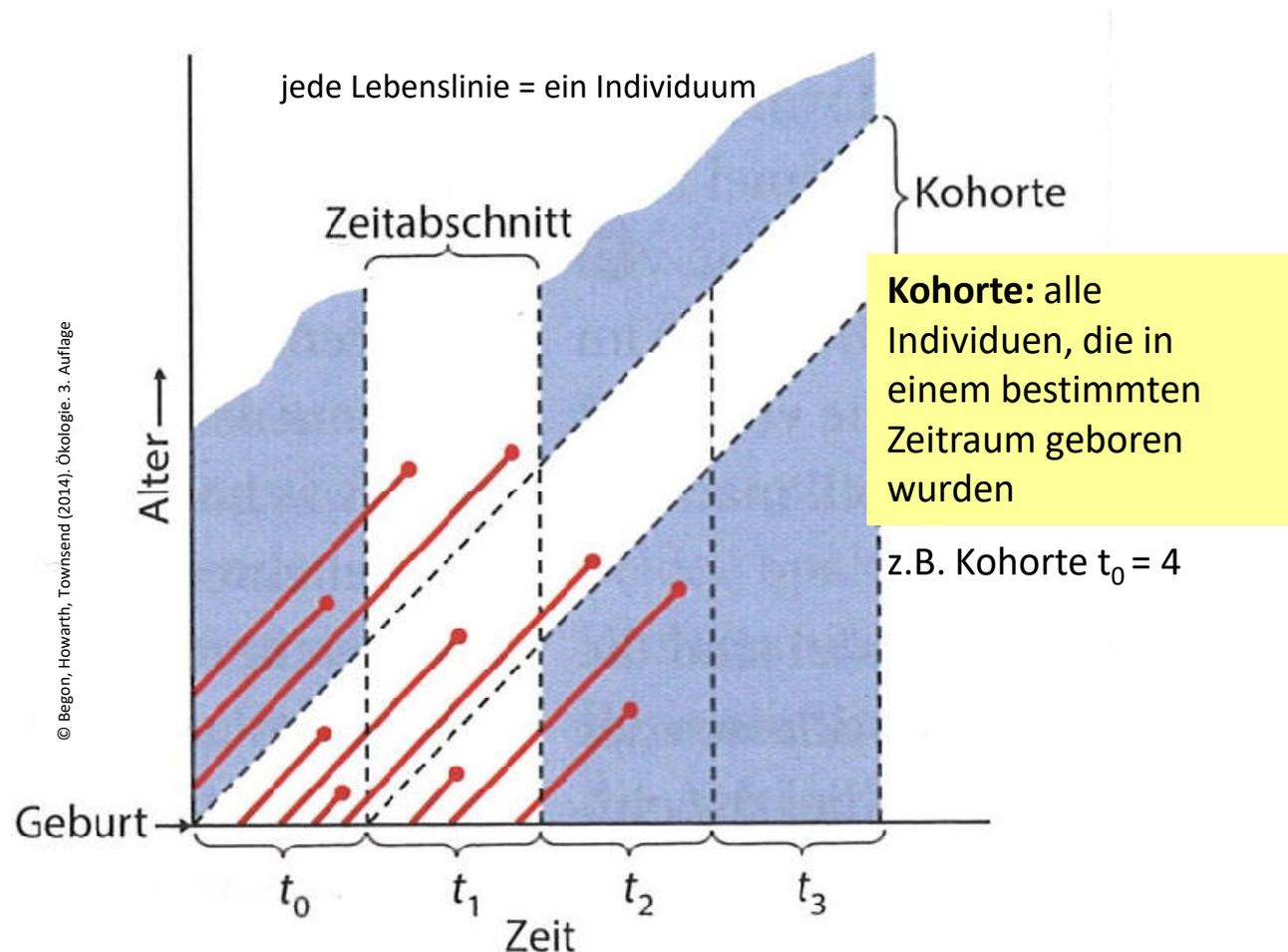
© Google Earth

Anzahl der benötigten Stichproben abhängig von der Homogenität des Siedlungsgebietes - je homogener die Untersuchungsflächen, desto weniger Stichproben

❖ zeitliche Populationsdynamiken - quantitative Populationsanalysen

Welche deskriptiven Möglichkeiten bieten sich an, um die Dynamik einer Population zu beschreiben? Größe der Individuen, Alter, Lebensdauer, Fortpflanzungserfolg,...

Grafische Darstellung einer Gesamtpopulation im Lauf der Zeit:



Je nach Fragestellung können Daten unterschiedlich dargestellt & analysiert werden:

- **Kohortenlebens tafeln:**
Erfassung des Überlebens einer **bestimmten Kohorte** über einen bestimmten Zeitraum
- **Stationäre Lebens tafeln:**
Erfassung der Zahl der Überlebenden verschiedener Altersstufen zu einem bestimmten **Zeitabschnitt**
- oder **alterspezifische Fruchtbarkeitstabellen**

Vereinfachte Kohortenlebensstafel (inkl. Fruchtbarkeitstabelle) von einer Kohorte weiblicher Murmeltiere, die über einen Zeitraum von 15 Jahren beobachtet wurden

Überleben

| Altersklasse (Jahre) x | Anzahl lebender Tiere zu Beginn jeder Altersklasse a_x | Anteil der ursprünglichen Kohorte, der bis zum Beginn jeder Altersklasse überlebte l_x |
|--------------------------|--|--|
| 0 | 773 | 1,000 |
| 1 | 420 | 0,543 |
| 2 | 208 | 0,269 |
| 3 | 139 | 0,180 |
| 4 | 106 | 0,137 |
| 5 | 67 | 0,087 |
| 6 | 44 | 0,057 |
| 7 | 31 | 0,040 |
| 8 | 22 | 0,029 |
| 9 | 12 | 0,016 |
| 10 | 7 | 0,009 |
| 11 | 3 | 0,004 |
| 12 | 2 | 0,003 |
| 13 | 2 | 0,003 |
| 14 | 2 | 0,003 |
| 15 | 1 | 0,001 |
| Gesamt | | |

$$R_0 = \sum l_x m_x = \frac{\sum F_x}{a_0} = 0,67$$

Vereinfachte Kohortenlebensstafel (inkl. Fruchtbarkeitstabelle) von einer Kohorte weiblicher Murmeltiere, die über einen Zeitraum von 15 Jahren beobachtet wurden

- Beginn und Dauer der Reproduktion?
- Wann die meisten Nachkommen in Population?
- Mit welchem Alter die meisten Nachkommen pro Muttertier?

→ Aus der Gesamtanzahl der neugeborenen weibl. Jungtiere und der Gesamtanzahl der Kohorte zu Beginn lässt sich die **Reproduktionsrate R_0** für die Kohorte bestimmen

| Altersklasse (Jahre) x | Überleben | | Fruchtbarkeitstabelle | | |
|--------------------------|--|--|--|--|--|
| | Anzahl lebender Tiere zu Beginn jeder Altersklasse a_x | Anteil der ursprünglichen Kohorte, der bis zum Beginn jeder Altersklasse überlebte l_x | Anzahl weiblicher Jungtiere, die in jeder Altersklasse produziert wurden F_x | Anzahl weiblicher Jungtiere, die pro überlebendes Individuum in jeder Altersklasse produziert wurden m_x | Anzahl weiblicher Jungtiere, die pro ursprünglich vorhandenem Individuum in jeder Altersklasse produziert wurden $l_x m_x$ |
| 0 | 773 | 1,000 | 0 | 0,000 | 0,000 |
| 1 | 420 | 0,543 | 0 | 0,000 | 0,000 |
| 2 | 208 | 0,269 | 95 | 0,457 | 0,123 |
| 3 | 139 | 0,180 | 102 | 0,734 | 0,132 |
| 4 | 106 | 0,137 | 106 | 1,000 | 0,137 |
| 5 | 67 | 0,087 | 75 | 1,122 | 0,098 |
| 6 | 44 | 0,057 | 45 | 1,020 | 0,058 |
| 7 | 31 | 0,040 | 34 | 1,093 | 0,044 |
| 8 | 22 | 0,029 | 37 | 1,680 | 0,049 |
| 9 | 12 | 0,016 | 16 | 1,336 | 0,021 |
| 10 | 7 | 0,009 | 9 | 1,286 | 0,012 |
| 11 | 3 | 0,004 | 0 | 0,000 | 0,000 |
| 12 | 2 | 0,003 | 0 | 0,000 | 0,000 |
| 13 | 2 | 0,003 | 0 | 0,000 | 0,000 |
| 14 | 2 | 0,003 | 0 | 0,000 | 0,000 |
| 15 | 1 | 0,001 | 0 | 0,000 | 0,000 |
| Gesamt | | | 519 | | 0,670 |

$$R_0 = \sum l_x m_x = \frac{\sum F_x}{a_0} = 0,67$$

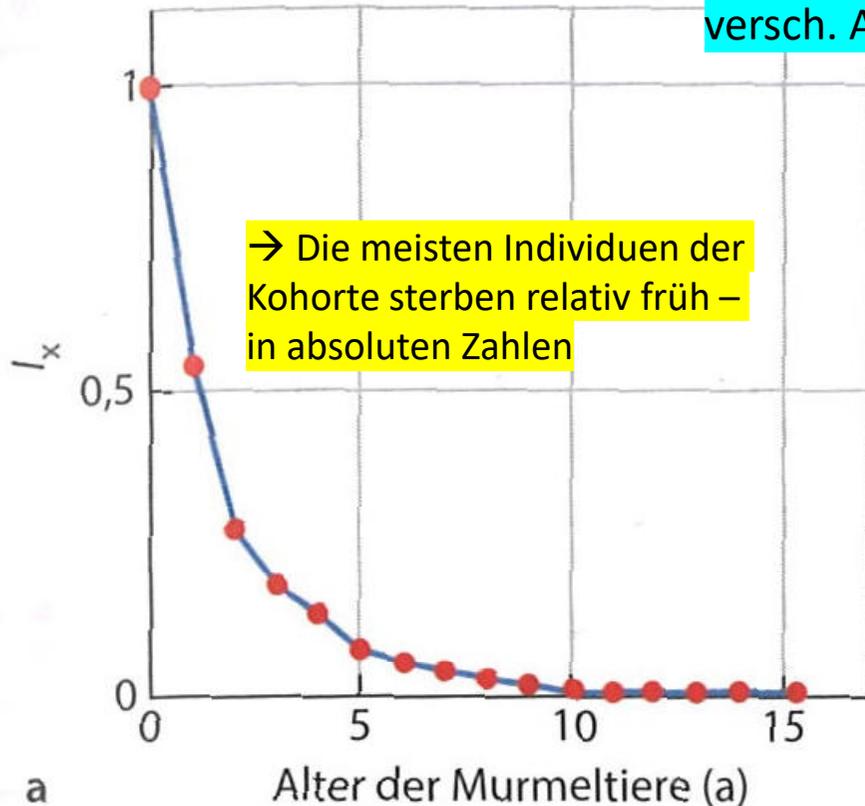
→ Schluss: die Population nahm mit jeder Kohorte auf etwa 2 Drittel der vorigen Populationsgröße ab

Über die Erstellung von Lebensstafeln kann man ebenfalls den **Zusammenhang zwischen Alter und Überlebenswahrscheinlichkeit** ermitteln:

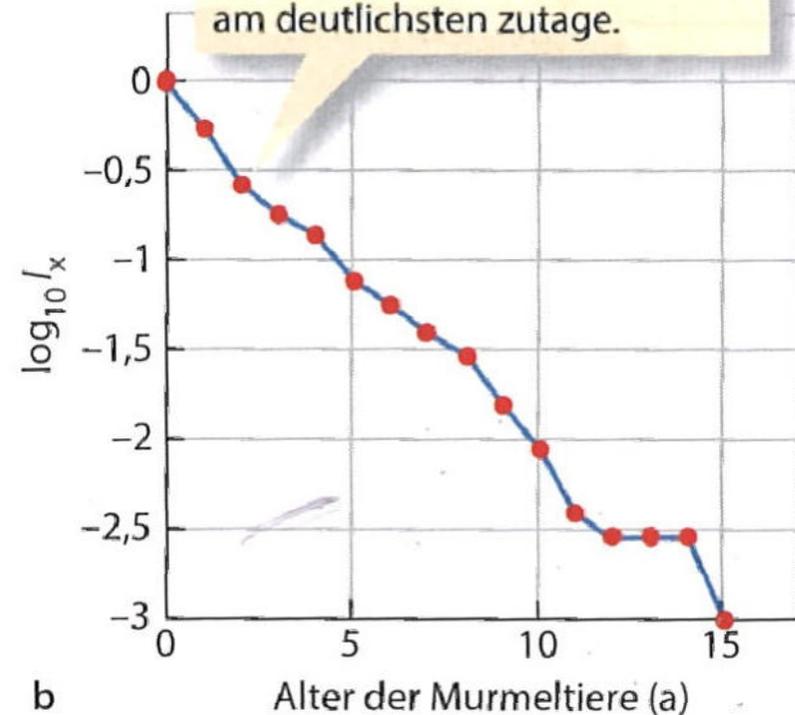
Darstellung des Mortalitätsrisikos in versch. Altersstufen?

→ logarithmische Skala der l_x -Werte → dies ergibt die sog. **Überlebenskurve**:

Überlebenswahrscheinlichkeit (bezogen auf Größe der Kohorte zu Beginn)

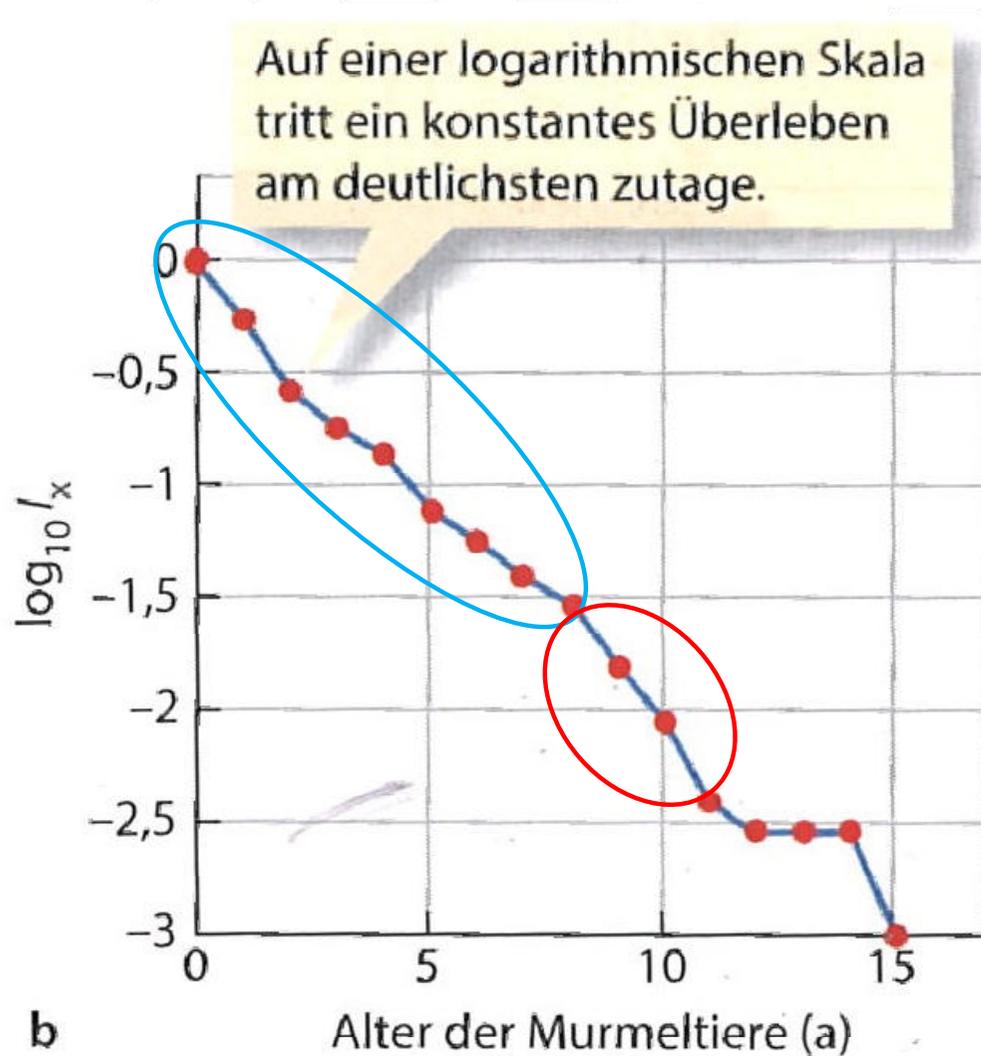


Auf einer logarithmischen Skala tritt ein konstantes Überleben am deutlichsten zutage.



Darstellung leicht irreführend: z.B. Ausgangspopulation von 1000 geht innerhalb eines Zeitintervalls um die Hälfte zurück → 500 Tiere, sieht hier dramatischer aus, als wie wenn später der Bestand von 50 auf 25 zurückgeht – in beiden Fällen aber dasselbe Sterberisiko

Auf einer logarithmischen Skala sieht z.B. die Abnahme einer Population um die Hälfte immer gleich aus!



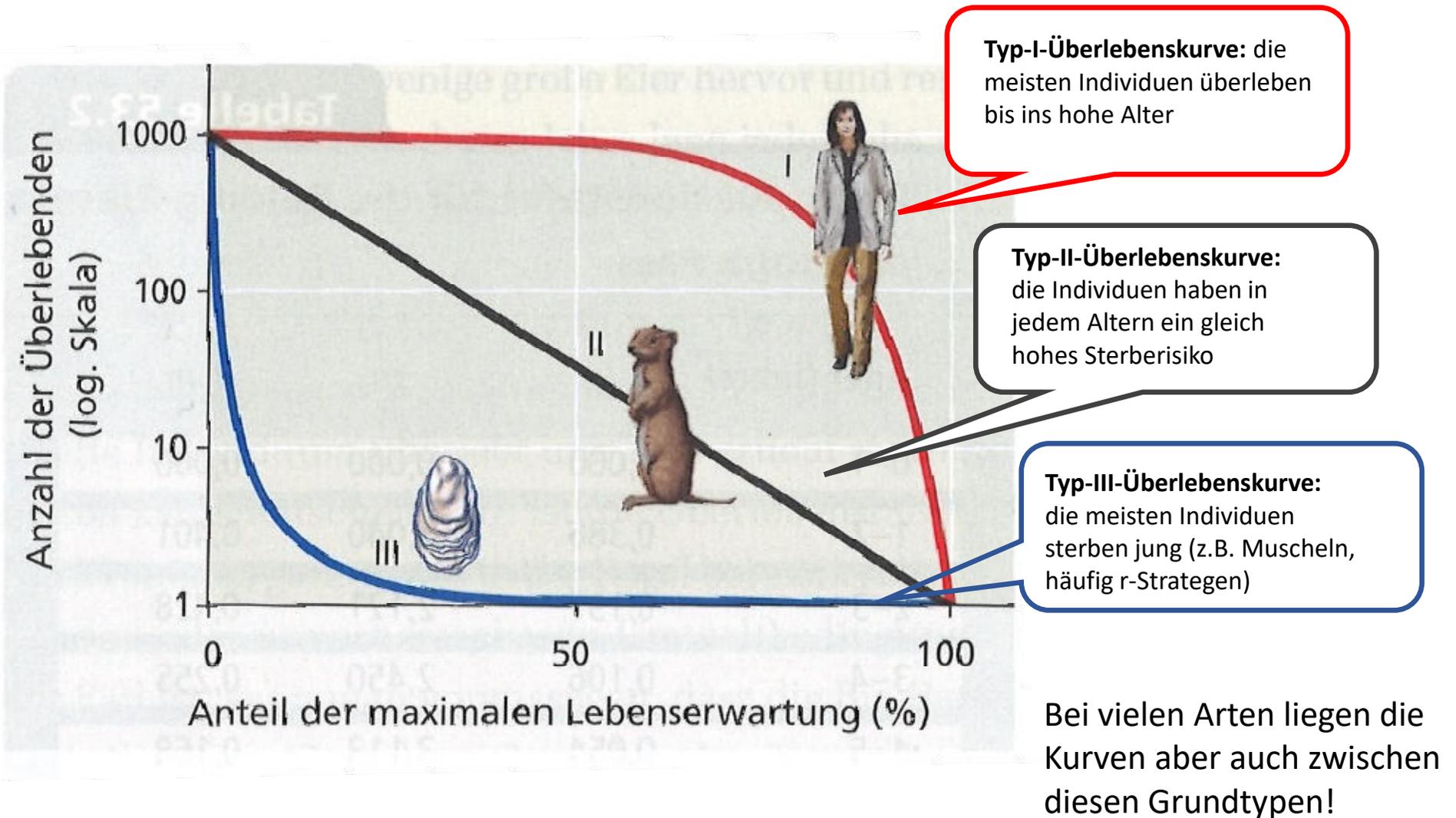
Interpretation?

Bis zum 8. Lebensjahr war ein +/- konstanter Rückgang (konstantes Mortalitätsrisiko) zu verzeichnen

in den folgenden 3 Jahren ging die Population etwas stärker zurück (bis zum Ende Fortpflanzung)

dann eine kurzer Abschnitt ohne Mortalität - bevor die wenigen überlebenden Tiere schließlich starben

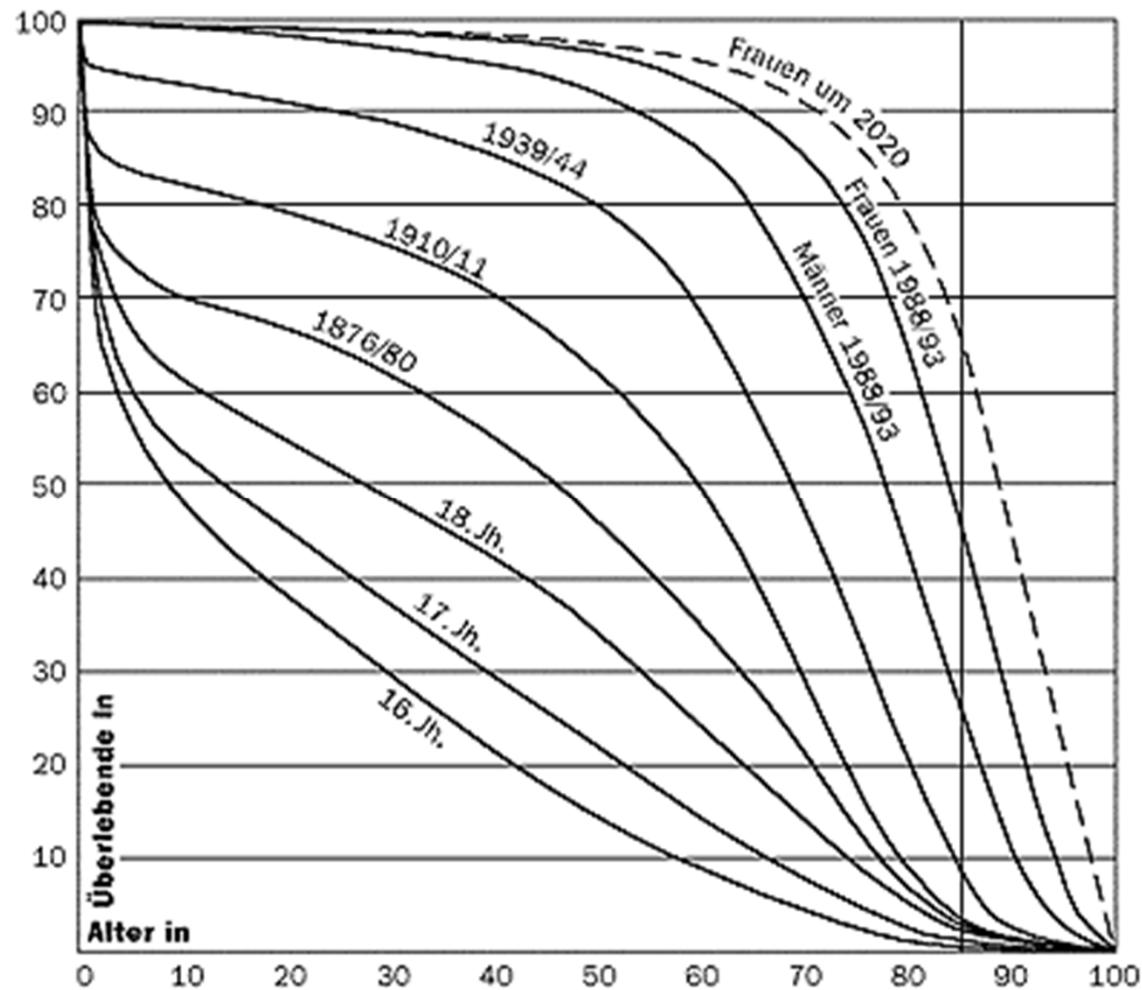
- Verschiedene Spezies lassen sich (sehr verallgemeinert) in **3 Klassen von Überlebenskurven** einordnen:



© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Peraron Verlag, S. 274

Die Y-Achse ist logarithmisch, die X-Achse dagegen linear (und nicht in Jahren!)– auf diese Weise lassen sich Arten mit sehr untersch. Lebensdauer gemeinsam in einer Grafik darstellen

Überlebenskurve des Menschen hat sich über die Zeit geändert:



Daten aus der Schweiz

© <https://www.kommunikation.uzh.ch/static/unimagazin/archiv/2-98/aelter.html>

❖ Räumliche Verteilung & Ausbreitung:

→ Variabilität der Individuendichten & Verteilungsmuster innerhalb von Populationen

→ Variabilität der lokalen Individuendichten liefert wichtige Hinweise über **Umweltfaktoren, Ressourcen und sozialen Wechselbeziehungen zwischen Individuen**

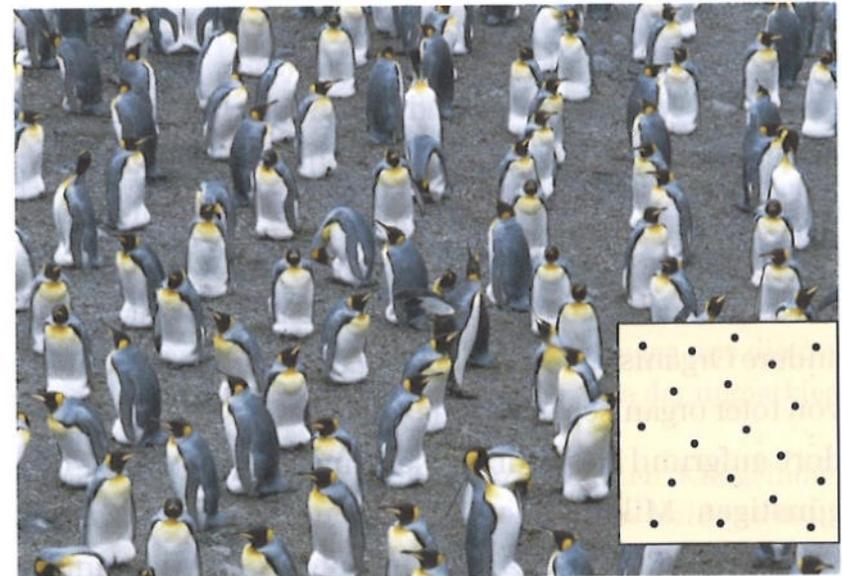
unterschiedliche **räumliche Verteilungsmuster:**



(a) **Gehäufte (aggregative, geklumpte) Verteilung.**
Wenn Nahrung reichlich zur Verfügung steht, finden sich viele Tiere wie diese Seesterne (*Pisaster ochraceus*) zu Gruppen zusammen.

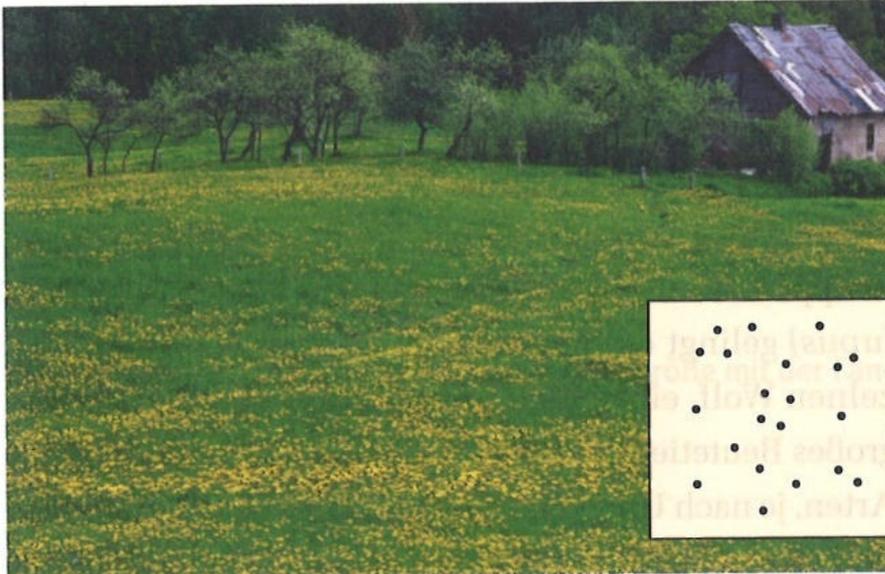
hängt häufig mit einer *geklumpten Verteilung limitierender Ressourcen* zusammen; z.B. bei Pilzen & Pflanzen – Boden- und Nährstoffverhältnisse; z.B. Brennnesselvorkommen

Kommt häufig vor!



(b) **Regelmäßige (reguläre) Verteilung.** Vögel, die auf kleinen Inseln nisten wie diese Königspinguine (*Aptenodytes patagonicus*) auf Süd-georgien im antarktischen Ozean, nehmen oft regelmäßige Abstände ein. Diese werden durch aggressive Interaktionen zwischen Nachbarn aufrechterhalten.

= **homogene Verteilung** mit gleichen Abständen – häufig eine Folge von *intraspezifischer Konkurrenz um limitierte Ressourcen*



(c) **Zufällige Verteilung (Normalverteilung).** Viele Pflanzenarten wachsen wie hier der Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) aus Samen heran, die vom Wind ausgebreitet werden, an zufälligen Stellen landen und dann keimen.

Die Individuen einer Population gruppieren sich nach *Zufallskriterien*:

→ wenn zwischen der **Individuen keine Wechselwirkungen** herrschen oder

→ sich **wichtige Umweltfaktoren und Ressourcen** sich **relativ gleichmäßig** im Lebensraum verteilen;

- **kommt nicht so häufig vor**

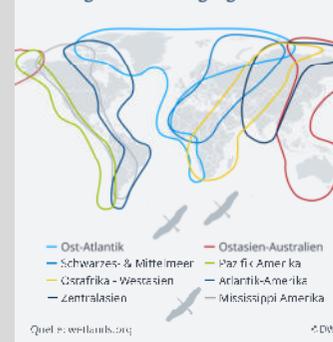
Ausbreitung (Dispersion): räumliche Entfernung von Individuen voneinander um bestimmtes räumliches Muster innerhalb der Population zu erreichen & auch Emi- und Immigration aus/in Populationen

- **Räumliche Ausbreitung (Dispersion)**
≠ **Verbreitung** (grundsätzliches Vorkommen)
≠ **Migration** (saisonale Wanderbewegungen)

Globale Verbreitung *Taraxacum officinale*



Die Flugrouten der Zugvögel



© <https://www.discoverlife.org/mp/20m?kind=Taraxacum+officinale>

- **Ausbreitung** wird von der **Dichte getrieben** und ist ein **bedeutender Faktor** für Populationsentwicklungen (*wenn auch in Studien oft nicht berücksichtigt*)

Mittlere Dichte einer Population: **Individuen pro Flächeneinheit** (→ *Problem der Bezugsgrundlage (Habitat?)*)

- Bei erhöhter Dichte kommt es zum sogenannten **Crowding-Effekt** (Gedrängeeffekt = innerartlicher Regulierungseffekt), welcher zur vermehrten Abwanderung führen kann
- Ausbreitung durch Emigration ist *zumeist dichteabhängig* - ist aber *nicht die Regel*

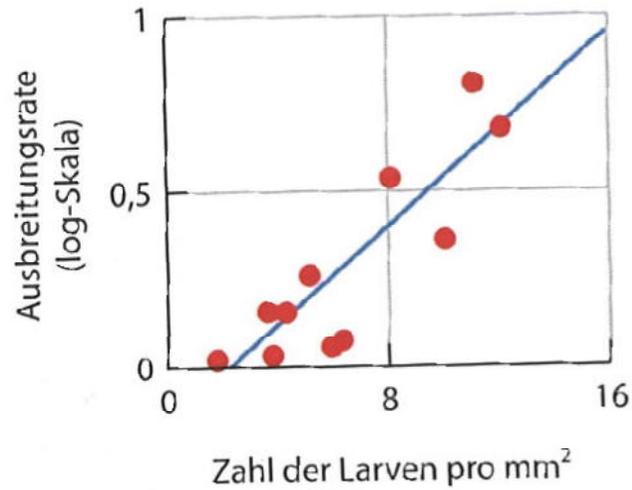
...auch bei geringer Dichte beobachtbar um z.B. Inzucht zu vermeiden

- Emi- und Immigration können nicht nur die **Individuenzahlen von Populationen** verändern, sondern auch **deren Zusammensetzung**, z.B. emigrieren oft junge, männliche Individuen

Bsp. für dichteabhängige Ausbreitung:

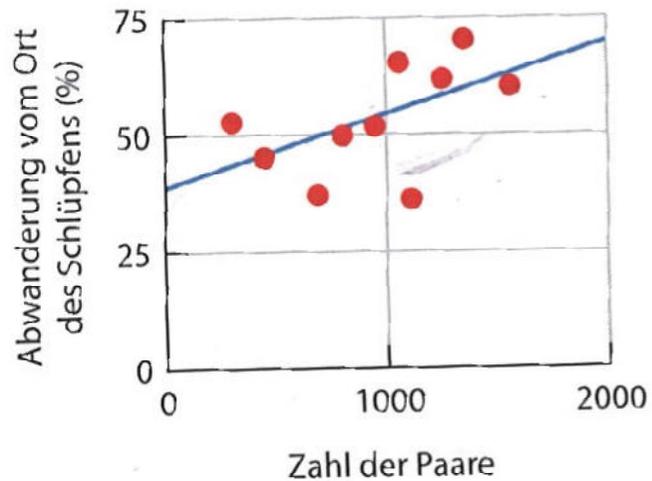
© Begon, Howarth, Townsend (2014). Ökologie. 3. Auflage

a Emigration



Kriebelmücken-Larven (*Simulium vittatum*)

b beobachtete Ausbreitung



Abwanderung junger männlicher Weißwangengänse (*Branta leucopsis*)

Wachstumsmodelle in der Populationsökologie

Kennzahlen der Populationsdynamik:

- **Veränderung der Populationsgröße ΔN :**

$\Delta N = (\text{Geburten } B + \text{zugewanderte Individuen}) - (\text{Todesfälle } D + \text{abgewanderte Individuen})$

→ der Einfachheit halber werden in den folgenden Überlegungen Zu- und Abwanderung außer Acht gelassen!

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D \quad (\text{B...birth, D...death, } \Delta t \dots \text{Zeitraum})$$

- **Pro-Kopf-Geburtenrate b :**

b = Anzahl der Individuen, die je Zeiteinheit von einem sich durchschnittlich verhaltenden Individuum der Population hervorgebracht werden

Bsp.: $N = 1000$, $B = 34$ Geburten pro Jahr → $b = \frac{B}{N} = 0,034$

→ umgekehrt: $B = bN$

- **Pro-Kopf-Sterberate $d = \frac{D}{N}$ bzw. $D = dN$**

→ In obere Formel eingefügt: $\frac{\Delta N}{\Delta t} = bN - dN$

- Für Populationsökologie ist v.a. die **Pro-Kopf-Wachstumsrate r** relevant:

Pro-Kopf-Wachstumsrate = Unterschied zw. Pro-Kopf-Geburten- und Pro-Kopf-Sterberate

$$r = b - d$$

$r > 0 \rightarrow$ Population wächst, $r < 0 \rightarrow$ Population schrumpft, $r = 0$ Bevölkerung-Nullwachstum

- **Veränderung der Populationsgröße** neu formuliert (zur Erinnerung: $\frac{\Delta N}{\Delta t} = bN - dN$!):

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN$$

(!gilt nur für einen festgelegten Zeitraum & berücksichtigt weder Zu- noch Abwanderung von Individuen!)

- In der Populationsökologie wird das Bevölkerungswachstum meist mithilfe der ***Differentialrechnung*** als **Wachstum zu einem bestimmtem Zeitpunkt** ausgedrückt:

$$\frac{dN}{dt} = r_{\text{inst}} N$$

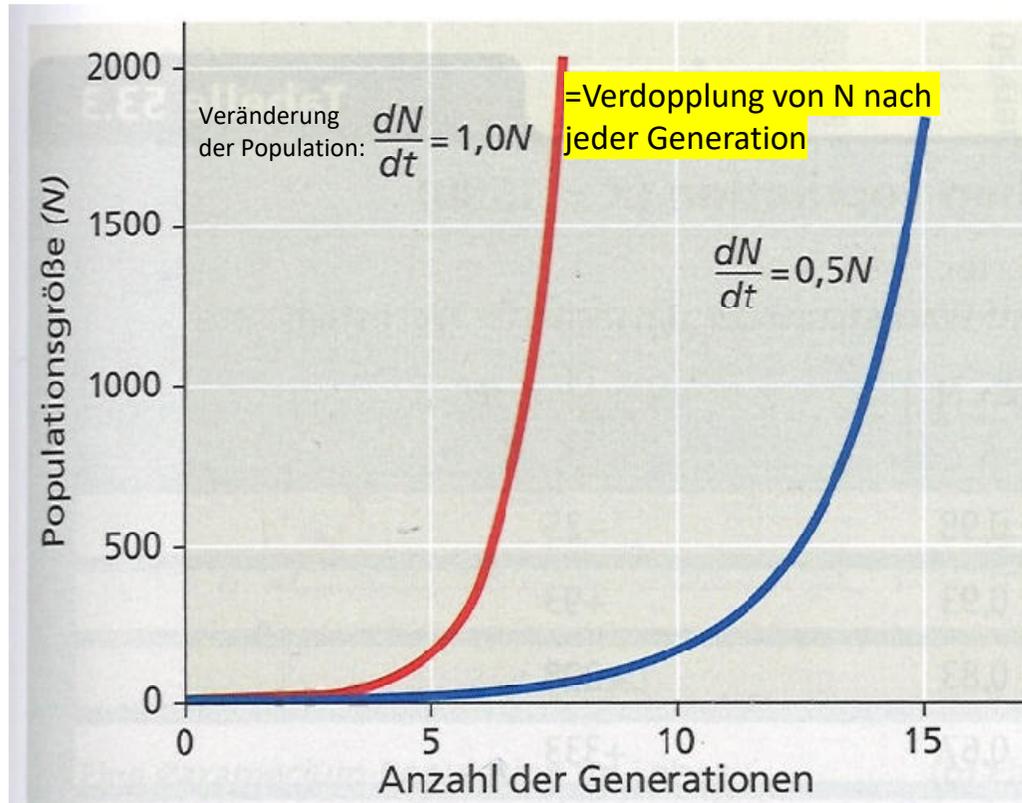
r_{inst} = augenblickliche Pro-Kopf-Wachstumsrate

Zeiträume Δt sehr kurz, daher als dt bezeichnet

wenn Δt kürzer wird, nähert sich der Wert von r der für einen Zeitraum gilt, immer stärker dem Wert von r_{inst} , der nur für einen Augenblick gilt

Wachstumsmodelle in der Populationsökologie

Exponentielles Wachstumsmodell: ein Modell für Populationen in einer unbegrenzten Umwelt



© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Peraron Verlag, S. 274

Abbildung 53.10: Exponentielles Populationswachstum. Die Grafik vergleicht zwei Populationen mit unterschiedlichen Werten von r . Steigt dieser Wert von 0,5 auf 1,0, dann beschleunigt sich der Anstieg der Populationsgröße, was sich in der relativen Steigung der Kurven bei jeder einzelnen Populationsgröße widerspiegelt.

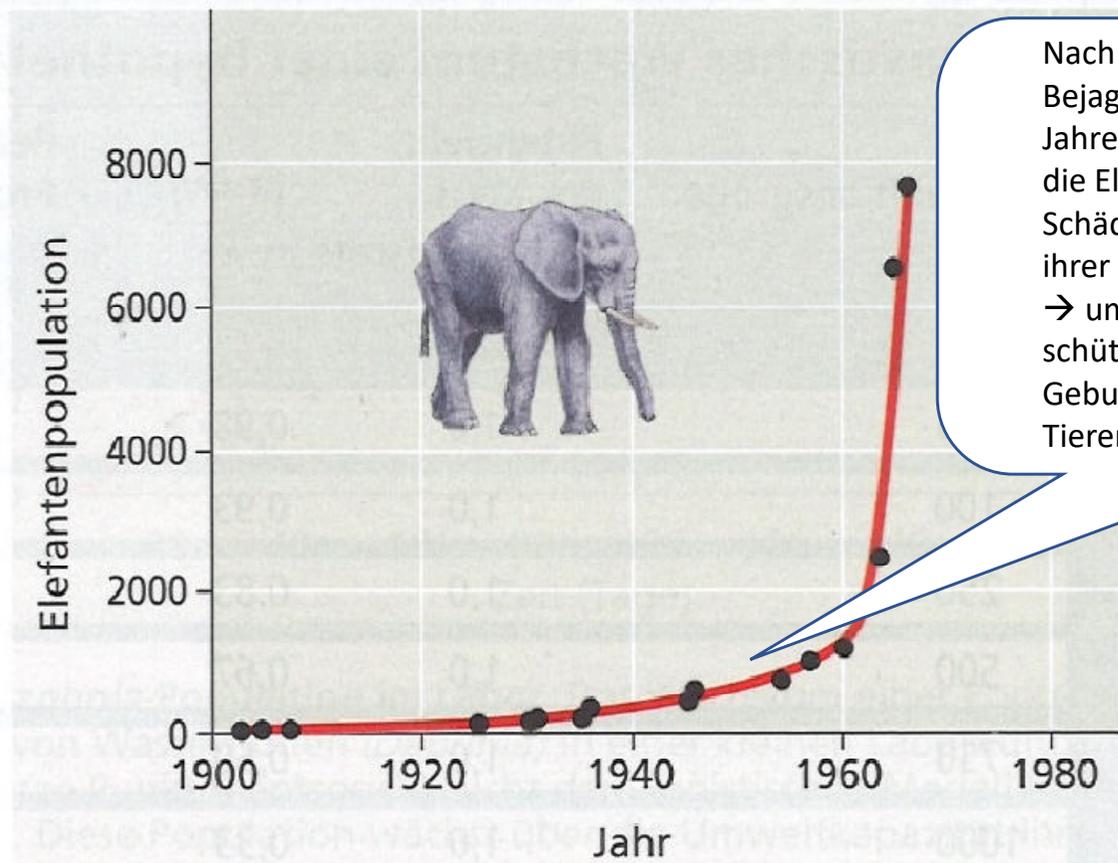
- **Keine limitierenden Faktoren/Ressourcen** für Energienutzung, Wachstum und Reproduktion (dichteunabhängig!)
- **Pro-Kopf-Wachstumsrate r ist konstant** & Größe der Population nimmt mit konstanter Geschwindigkeit zu; Populationswachstum hängt von r und von der gegenwärtigen Populationsgröße N ab: **Gesamtzuwachs d. Population zu einem bestimmten Zeitpunkt** $\frac{dN}{dt} = rN$

...in der Natur für solche Populationen charakteristisch, die....

- einen neuen Lebensraum erobert haben oder
- durch eine Katastrophe dezimiert wurden

Ressourcen unlimitiert, keine Konkurrenz

Bsp.: z.B. die Elefantenpopulation (*Loxodonta africanus*) im Krüger-Nationalpark nach Ende der Bejagung



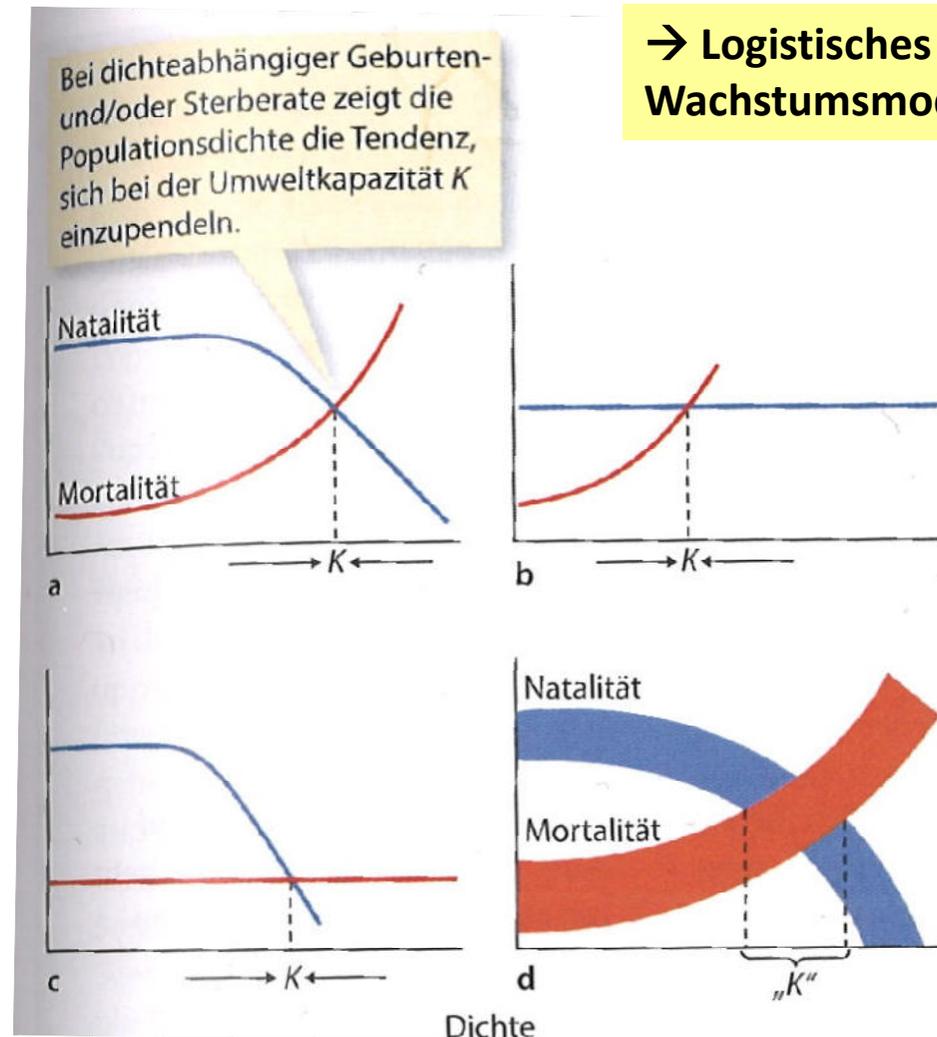
Nach Schutzmaßnahmen gegen die Bejagung wuchs die Population ca. 60 Jahre exponentiell an – dann richteten die Elefanten in der Vegetation so viele Schäden an, dass ein Zusammenbruch ihrer Nahrungsgrundlage abzusehen war → um andere Tierarten rechtzeitig zu schützen, griff Parkverwaltung mit Geburtenregelung und Export von Tieren in andere Länder ein

➤ Dichteabhängige Geburten- und Sterberaten führen zur Regulation der Populationsgröße:

Im Normalfall kommt es bei *zunehmender Dichte* aber zu **Ressourcenverknappung und intraspezifischer Konkurrenz** und so zu *Auswirkungen auf Geburten- & Sterberaten*, im Allgemeinen sinkt die **Pro-Kopf-Geburtenrate bei zunehmender Dichte**:

Bei **dichteabhängigen Geburten- und/oder Sterberaten** pendelt sich die Populationsgröße um einen *stabilen Wertebereich K* ein. Die **Dichte** am Schnittpunkt der beiden Kurven bezeichnet man als **Umweltkapazität K** - dies ist die Tragfähigkeit oder *Kapazität des betrachteten Ökosystems* oder Habitats.

- a) Natalität und Mortalität dichteabhängig
- b) Nur Mortalität dichteabhängig
- c) Nur Natalität dichteabhängig
- d) **Realer Bereich für K:** Sterberate steigt *weitgehend* und Geburtenrate sinkt *weitgehend* mit der Dichte, K pendelt sich auf einen **größeren Dichtebereich** ein



Logistisches Wachstumsmodell: *langsames Populationswachstum bei Annäherung der Populationsdichte an die Umweltkapazität K (durch Verringerung der Wachstumsrate)*

= logistisches Wachstum begrenzt durch Kapazitätsgrenze K
(untere Teil ist im Prinzip eine Exponentialfunktion)

• **Gesamtzuwachs der Population:**

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K-N)}{K}$$

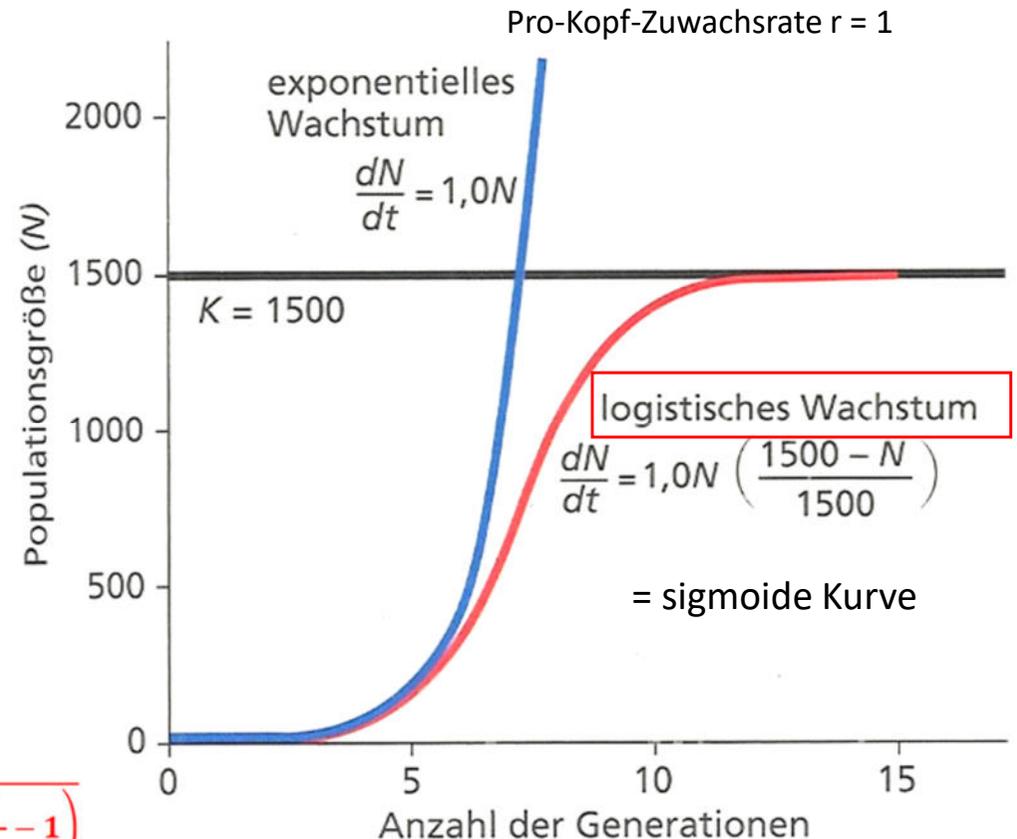
→ durch den Ausdruck $\frac{(K-N)}{K}$ verringert sich der Zuwachs mit zunehmender Populationsgröße N

z.B.: Wenn N im Vergleich zu K sehr klein ist, geht der Term $\frac{(K-N)}{K}$ gegen 1 → Populationswachstum ist ungebremst (exponentiell), ist N=K kommt das Populationswachstum zum Stillstand

• Differentialgleichung hierfür:

$$f(t) = \frac{K}{1 + e^{-r \cdot K \cdot t} \cdot \left(\frac{K}{f(0)} - 1\right)}$$

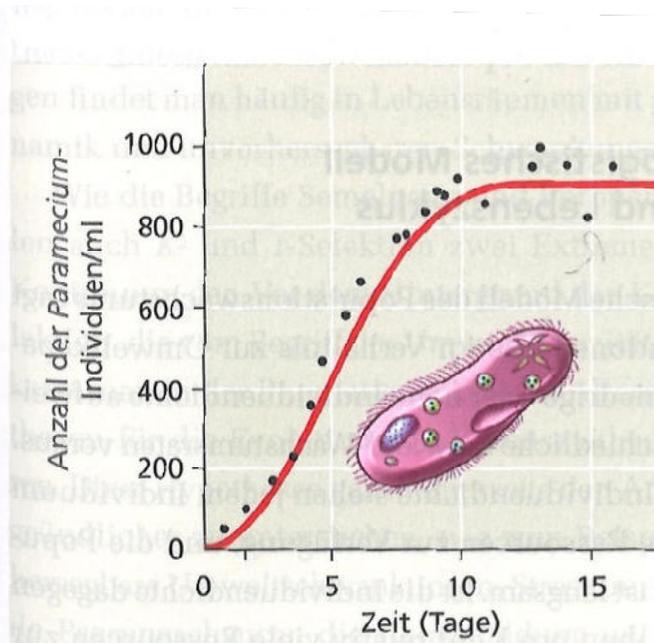
Mit: K = Kapazitätsgrenze
r = Zuwachsrate
f(0) = Ausgangspopulation



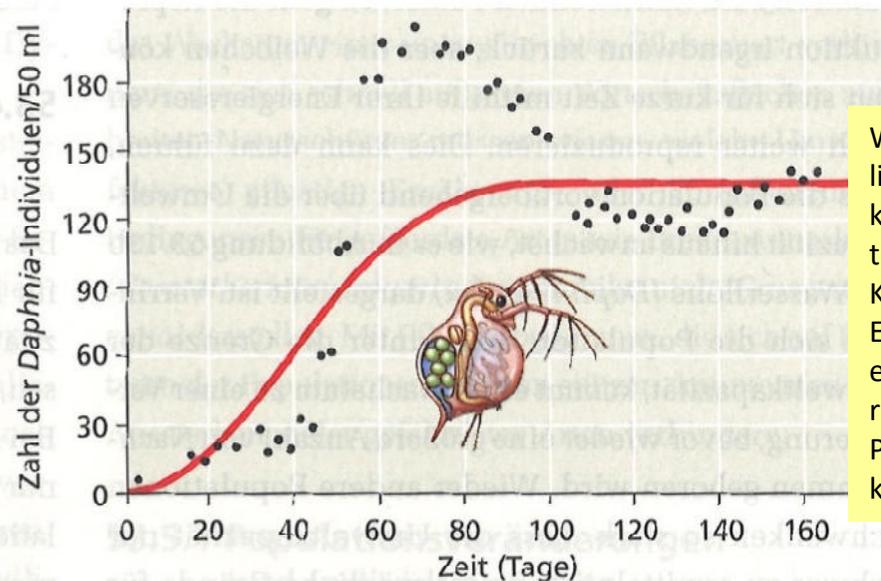
© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Pearson Verlag, S. 274

Wie genau gilt das logistische Modell für natürliche Populationen?

- Für Laborpopulationen oder Tiere mit kurzen Lebenszyklen tw. gute Übereinstimmung:



(a) Eine *Paramecium*-Population im Labor. Das Wachstum von *Paramecium aurelia* in kleinen Kulturen (schwarze Punkte) entspricht annähernd einem logistischen Wachstum (rote Kurve), wenn konstante Umweltbedingungen geboten werden.



(b) Eine *Daphnia*-Population im Labor. Das Wachstum einer Population von Wasserflöhen (*Daphnia*) in einer kleinen Laborkultur (schwarze Punkte) entspricht nicht dem logistischen Modell (rote Kurve). Diese Population wächst über die Umweltkapazität ihrer künstlichen Umweltbedingungen hinaus und pendelt sich erst dann bei einer annähernd stabilen Populationsgröße ein.

Wird die Nahrung zum limitierenden Faktor, können die Weibchen trotz Überschreiten von K mithilfe von Energiereserven noch einige Zeit weiter reproduzieren \rightarrow Population wächst kurze Zeit über K hinaus

- In der Natur kommen Einflüsse wie **natürliche Feinde, konkurrierende Arten, saisonal unterschiedliche Umweltbedingungen und Ressourcenverfügbarkeiten** etc. hinzu \rightarrow häufig etwas **veränderte Verläufe der Wachstumskurven**

- Trotzdem ist das logistische Modell für das **Verständnis des Populationswachstums** von großer Bedeutung und hilfreich für die **Herleitung komplexer Wachstumsmodelle!**
- wichtig für die **wissenschaftsbezogene Naturschutzbiologie**: z.B. Aussagen darüber, wie schnell Populationen nach einer Dezimierung wachsen können, Abschätzen nachhaltiger Nutzungsraten für Fische und Wildtiere oder kritische Populationsgrößen abschätzen (unterhalb derer Populationen bestimmter Arten aussterben werden), z.B. Nördl. Unterart des Breitmaulnashorns (*Ceratotherium simum*)



© Naveena Kottoor/dpa

Die letzten beiden Vertreterinnen des Nördl. Breitmaulnashorns in einem Schutzgebiet in Kenia (Stand 2021) – funktional ausgestorben!

<https://www.geo.de/natur/tierwelt/noerdliches-breitmaulnashorn--wie-forscher-versuchen--die-art-vor-dem-aussterben-zu-retten-30640960.html>

<https://www.diepresse.com/18062003/die-letzte-hoffnung-fuer-das-noerdliche-breitmaulnashorn>

Populationswachstum & Lebenszyklusstrategien

r- Strategen:

- Größtenteils in der nahezu exponentiellen, r-dominierten Phase des Populationswachstums
- Hohe Vermehrungsraten
- Geringe Körpergröße
- Rasche Individualentwicklung
- Kurze Lebensspanne
- Geringe Brutpflege/Fürsorge
- z.T. einfache Organismen

K-Strategen:

- Befinden sich die meiste Zeit in der K-dominierten Phase des Populationswachstums
- geringe Vermehrungsraten
- Hohe Körpergröße
- Langsame Individualentwicklung
- Lange Lebensspanne
- Ausgeprägte Brutpflege/Fürsorge
- Komplexe Organismen

r-Selektion:

- Umweltbedingungen variabel, wenig vorhersehbar
- Eher neue/variierende Habitate (z.B. Ruderalflächen)

K- Selektion:

- Umweltbedingungen konstant / vorhersehbar schwankend
- Eher stabile Habitate (→ starke Konkurrenz um begrenzte Ressourcen)

→ Herrscht r-Selektion, dann haben r-Strategen Vorteile, herrscht K-Selektion, dann die K-Strategen

Wichtig:

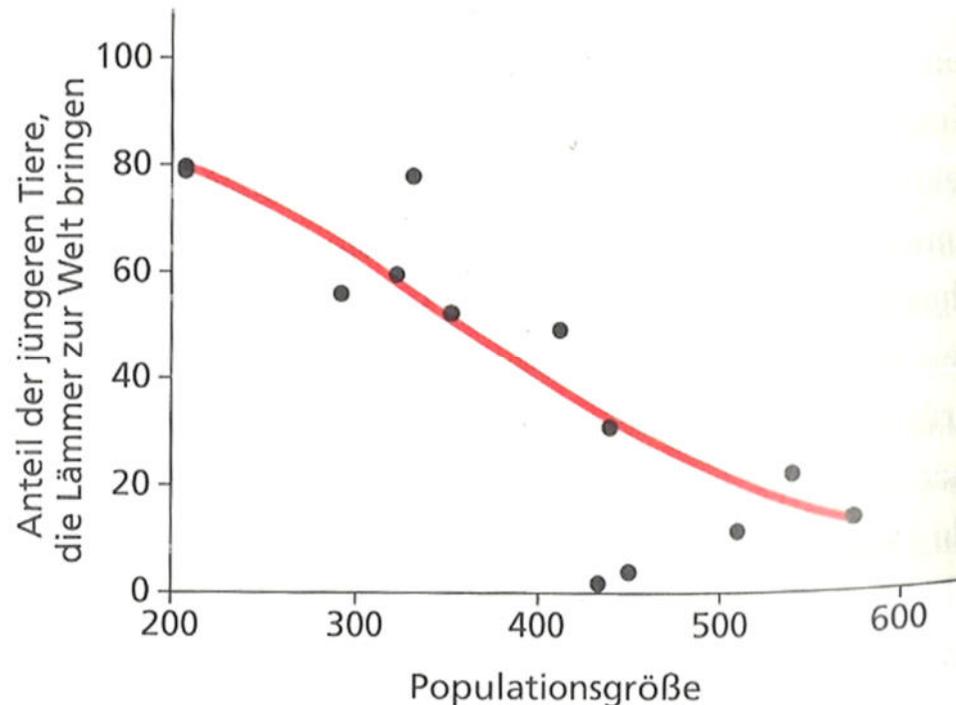
- Kein absolutes Maß, sondern relative Ausprägung!
- Keine bewusste Entscheidung für eine Strategie!!
- Diese Fortpflanzungsstrategien sind selbst einer Evolution unterworfen!!!

Dichteabhängige Regulation von Populationen – Intraspezifische Konkurrenz

Ursachenbetrachtung: ohne negative Rückkopplung zwischen Individuendichte und Natalitäts- und/oder Mortalitätsrate würde ein Population das weitere Wachstum nicht einstellen – für die Rückkopplung sind **von der Individuendichte abhängige Regulationsmechanismen** verantwortlich:

- **Intraspezifische (innerartliche) Konkurrenz um Ressourcen** (limitierte Nährstoffe, andere überlebenswichtige Ressourcen) - je höher die Dichte, umso stärker die intraspezifische Konkurrenz

Bsp.: Abnahme der Reproduktionsrate bei hoher Individuendichte – die Reproduktion junger Soay-Schafe auf der Insel Hirta geht mit zunehmender Populationsgröße zurück



© Campbell & Reece, Biologie, 2009, Pearson Verlag, S. 274

Auswirkungen von intraspezifische Konkurrenz in Populationen:

- Geburten- und Sterberate
- Fitness & Wachstum der Individuen
- Ausbreitungsbewegungen (Dispersion)

→ spielt eine entscheidende Rolle bei der **Regulation von Populationsgrößen**

2 Formen:

- **Gedränge (Scramble)-Konkurrenz:** betrifft alle Mitglieder der Population gleichmäßig (=symmetrisch) – z.B. alle gelangen an weniger Ressourcen
- **Auseinandersetzungs (Contest)-Konkurrenz:** asymmetrisch – nicht alle sind gleichermaßen betroffen (z.B. setzt sich ein Individuum im Hinblick auf die Ressource durch)
Hierbei gibt es noch eine weitere Unterscheidung:
 - **Ausbeutungskonkurrenz:** treten nur indirekt über ihre gemeinsamen Ressourcen (bzw. Verfügbarkeit) miteinander in Wechselwirkung, häufig bei Pflanzen (z.B. frühere Keimung mancher Individuen der Population – Startvorteil im Hinblick auf Ressource Lichtstrahlung – Einhaltung eines Minimalabstandes für effiziente Nutzung → gleichmäßige Verteilung)
 - **Interferenz:** häufig bei Tieren - direkte Interaktionen → Behinderung bei der Nutzung der Ressource, z.B. aggressive Auseinandersetzungen um Nahrungsressource, Territorium

(→ beide auch zwischen Arten – interspezifisch - möglich!)

Weitere Auswirkungen erhöhter Dichte, die die Fitness und die Geburten- und Sterberaten beeinflussen:

- **Krankheiten:** Auswirkungen der Dichte *auf Vitalität und die Überlebensrate* – oft korreliert die Dichte mit der Infektionsrate bei Krankheiten, z.B. pathogene Pilze in dichtem Pflanzenbestand, oder auch Tuberkulose in dicht bevölkerten Großstädten
- **Änderung des Räuberhaltens:** wenn eine Population wächst, ernähren sich Räuber i. d.R. bevorzugt von dieser (*prey switching*), z.B. bei Forellen (*Salmo trutta*) und Beute - untersch. Wasserinsekten - beobachtet
- **Giftige Stoffwechselprodukte:** u.a. in Laborkulturen von Mikroorganismen nachweisbar (z.B. Ethanolgehalt durch alk. Gärung & Hefezellen → Wein hat i.d.R. einen Alkoholgehalt weniger als 13% - mehr wäre toxisch für die Hefe)
- **Intrinsische Faktoren:** z.B. aggressive Interaktionen bei erhöhter Dichte durch Stress → geringere Reproduktions- & erhöhte Mortalitätsrate (ohne Ressourcenmangel!), z.B. Weißfußmäuse



© <https://lfvbayern.de/lexikon/bachforelle>



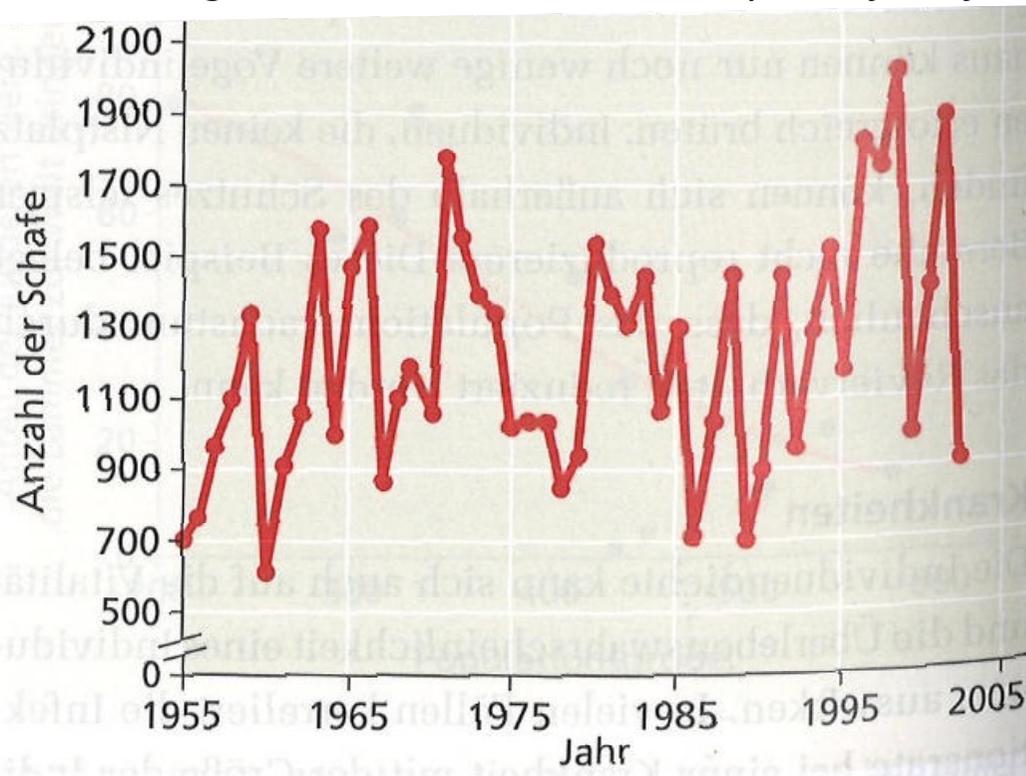
© Phil Myers, Museum of Zoology,

Warum unterliegen aber manche Populationen drastischen Schwankungen?

Populationsdynamiken – eine Gesamtbetrachtung

- Alle Populationen, von denen es Langzeitdaten gibt, lassen bestimmte **Schwankungen in der Individuendichte** erkennen
- Verursacht durch die **komplexen Wechselbeziehungen zwischen biotischen und abiotischen Faktoren**

Bsp.: Schwankungen der Abundanzen der Soay-Schafe auf der Insel Hirta von 1955-2022:



→ wichtige Faktoren hier:

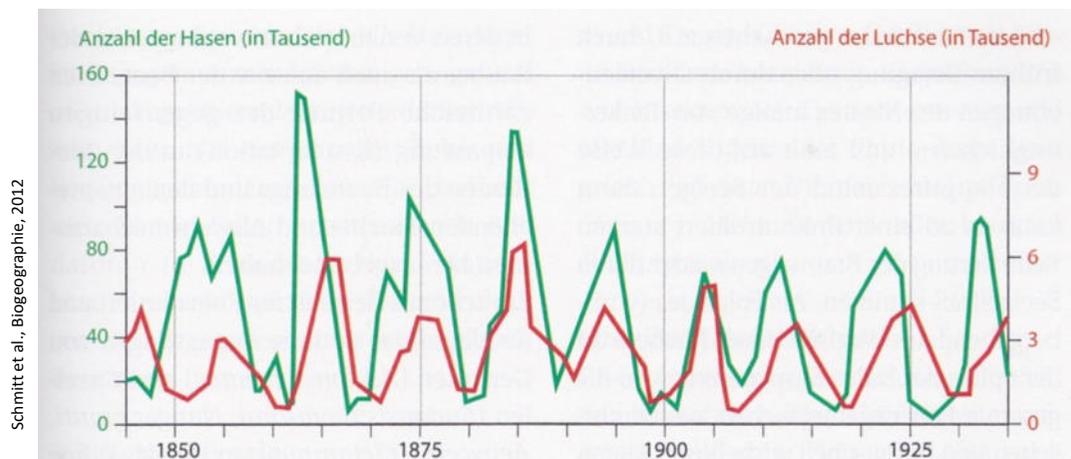
- *ungünstige Witterungsbedingungen* – feuchte, kalte Winter schwächen die Schafe & verringern Nahrungsmenge
- Hohe Dichten → *erhöhter Parasitenbefall*
- Bei *geringer Dichte & optimaler Witterung* wächst Population wieder sehr schnell

Prädation und die Populationsdynamik: Räuber-Beute-Zyklen

Grundlegende Tendenz, dass die **Abundanzen** von Prädatoren und ihrer Beute **gekoppelte Oszillationen** durchlaufen – die Populationszyklen - im wesentlichen aufgrund der **zeitverzögerten Reaktion** der Abundanz der Prädatoren auf die erhöhte/verringerte Abundanzen der Beute und umgekehrt.

→ Lotka-Volterra-Regeln für Räuber-Beute-Beziehungen:

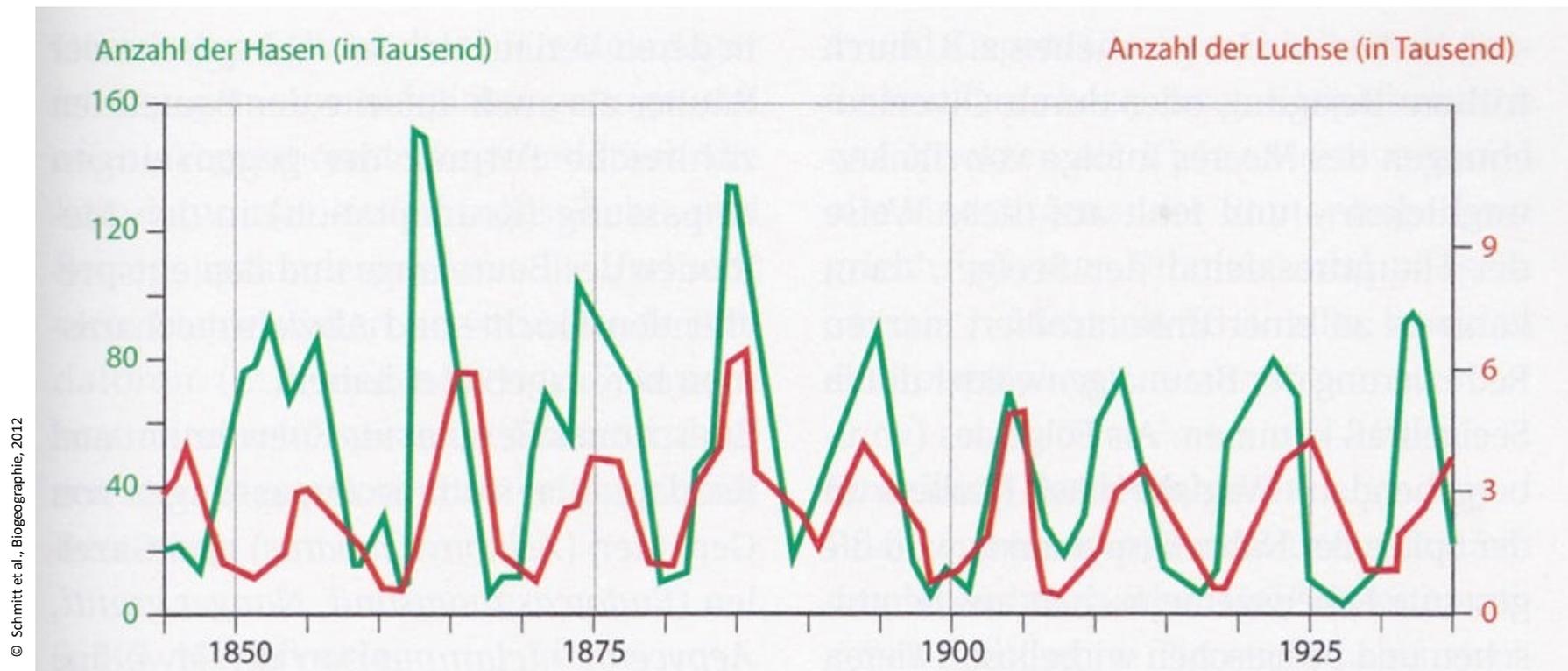
- *Mathematische Modellierungen/Vorhersagen* wie sich die Zahl der Individuen von zwei Arten verhält, wenn eine (echte) Räuber-Beute-Beziehung vorliegt (Lotka-Volterra-Gleichungen)
- Bedingungen: langer Zeitraum, keine anderen interspezifischen Wechselbeziehungen der Arten (nur zw. den beiden Arten besteht eine Räuber-Beute-Beziehung), Vernachlässigung aller anderen biotischen und abiotischen Faktoren (sind konstant bzw. vernachlässigbar)



Fangaufzeichnungen der Hudson Bay Company von Kanadischem Luchs und Schneeschuhhasen

1. Lotka-Volterra-Regel: Periodische Populationsschwankungen

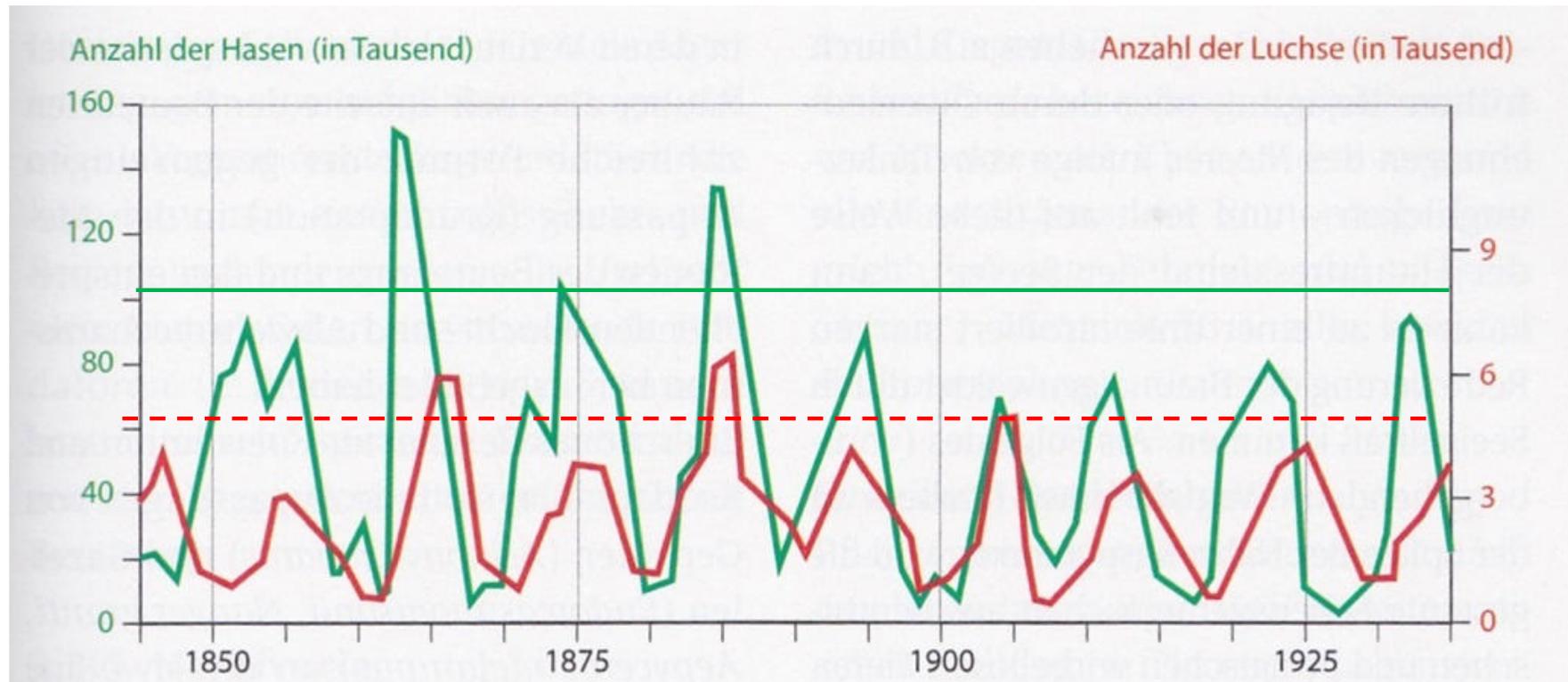
- Die Populationskurven bilden Wellen mit **zeitlich versetzten Extrema**, wobei die Kurve der **Räuberpopulation nachlaufend (phasenverzögert)** ist



Begründen lässt sich die Regel zum einen mit den *unterschiedlichen Vermehrungsstrategien* (Beute r , Räuber k) zum anderen mit der *Ressourcenabhängigkeit der Räuber* und der *Wahrscheinlichkeit des Aufeinandertreffens*

2. Lotka-Volterra-Regel: Konstanz der Mittelwerte

- Über einen langen Zeitraum hinweg gesehen, bleiben die Mittelwerte der Populationen von Räuber und Beute **konstant**
- Es muss auch immer mehr Beutetiere als Räuber geben (Trophiestufen!)

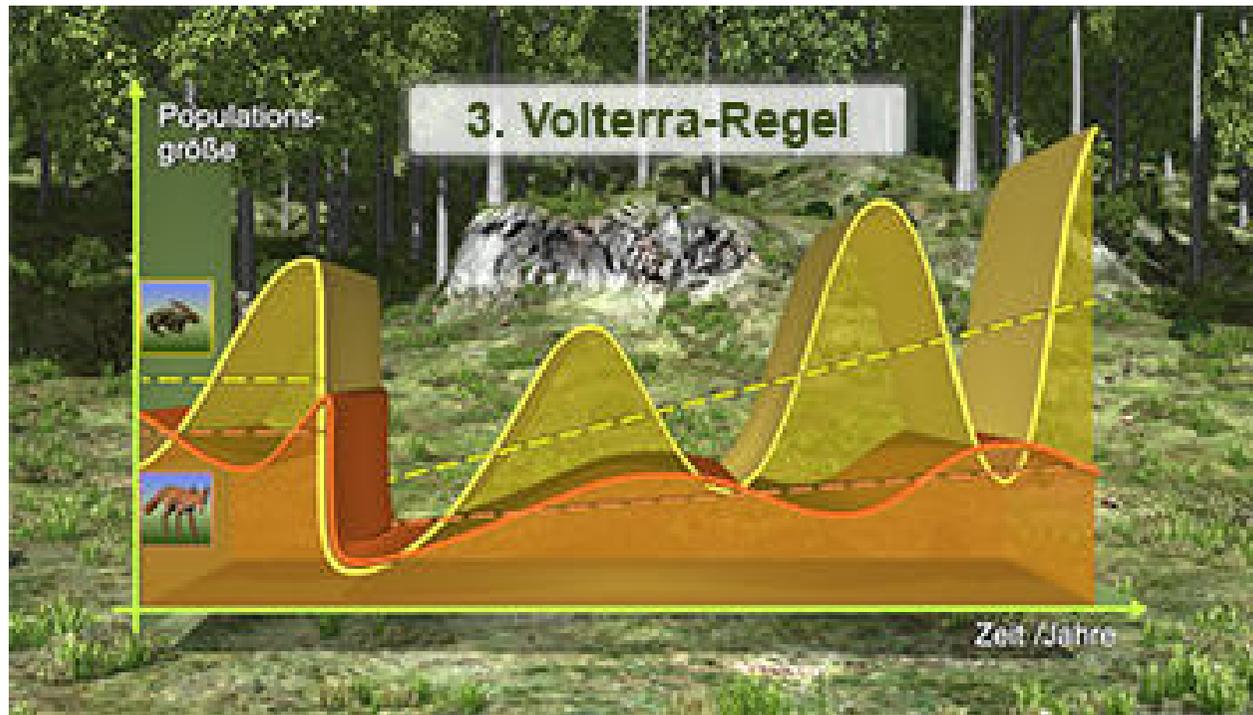


© Schmitt et al., Biogeographie, 2012

3. Lotka-Volterra-Regel: Störung der Mittelwerte

- Kommt es zu einem Ereignis, das **beide Populationen gleich stark reduziert**:
 - Mittelwert der Beute kurzfristig höher als sonst
 - Mittelwert der Räuber kurzfristig niedriger als sonst
 - Beutepopulation erholt sich schneller

Kann Relevant für die Schädlingsbekämpfung (Insektizide) sein!!



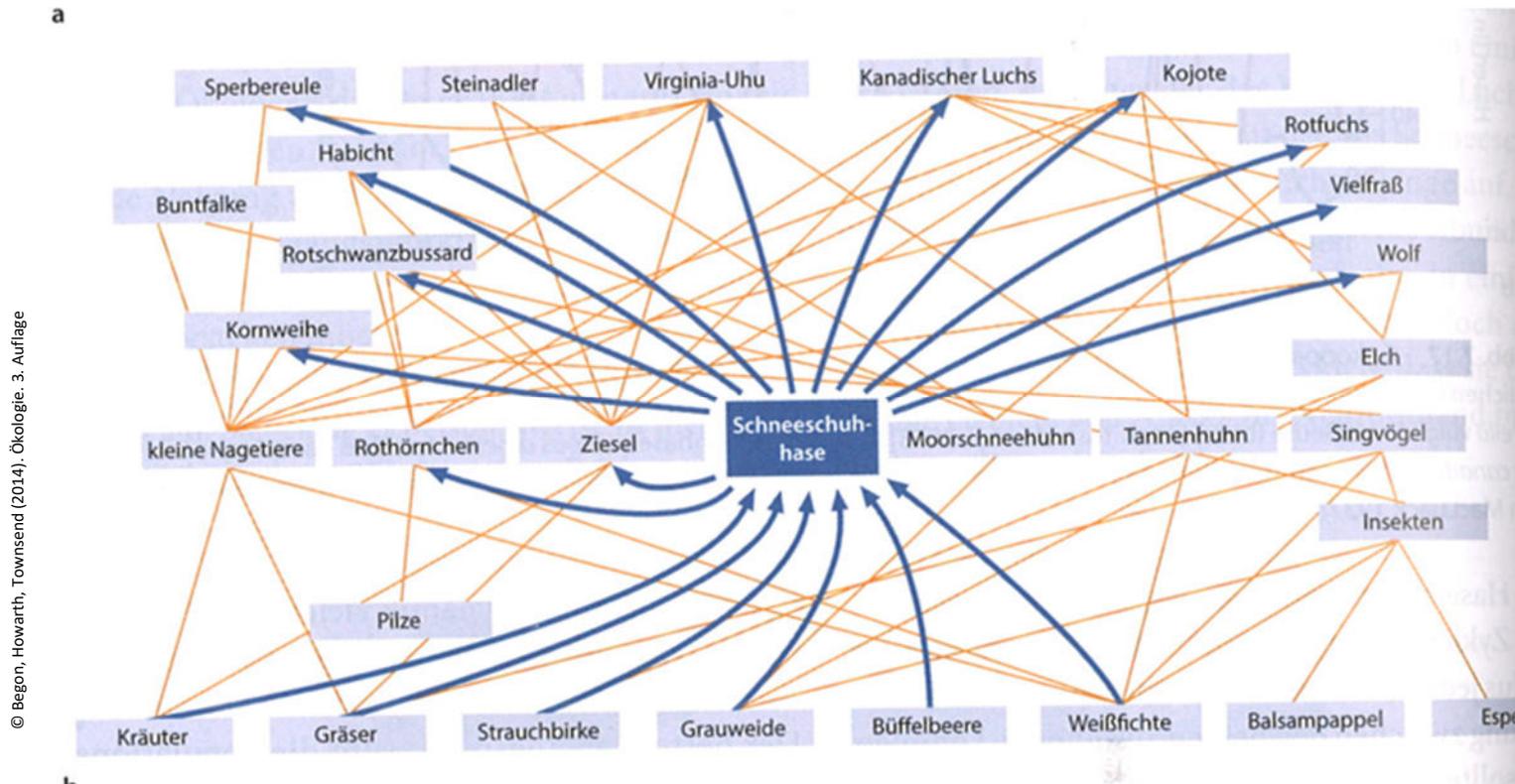
© https://www.gida.de/testcenter/biologie/bio-dvd034/aufgabe_07.htm

- verbleibende Beutepopulation wächst schneller als sonst (wenig Fressfeinde, Nahrungsquelle vorhanden) & schneller als Räuber (da kleiner, kürzere Tragezeit, mehr Nachkommen)
- bis sich anschließend auch die Räuberpopulation wieder erholt, dauert es dagegen länger: Nahrungsquelle muss sich erst wieder erholen, geringere Individuenzahl (relevant für Reproduktion!), häufig längere Generationszeit, längere Tragezeit

<https://studyflix.de/biologie/lotka-volterra-regeln-2468>

Die 3 Regeln beschreiben die Räuber-Beute-Beziehung nur in großem Maßstab und für lange Zeit →
Realität wesentlich komplexer

Arten / Artengruppen in der Lebensgemeinschaft eines borealen Nadelwaldes & ihre trophischen Wechselbeziehungen:

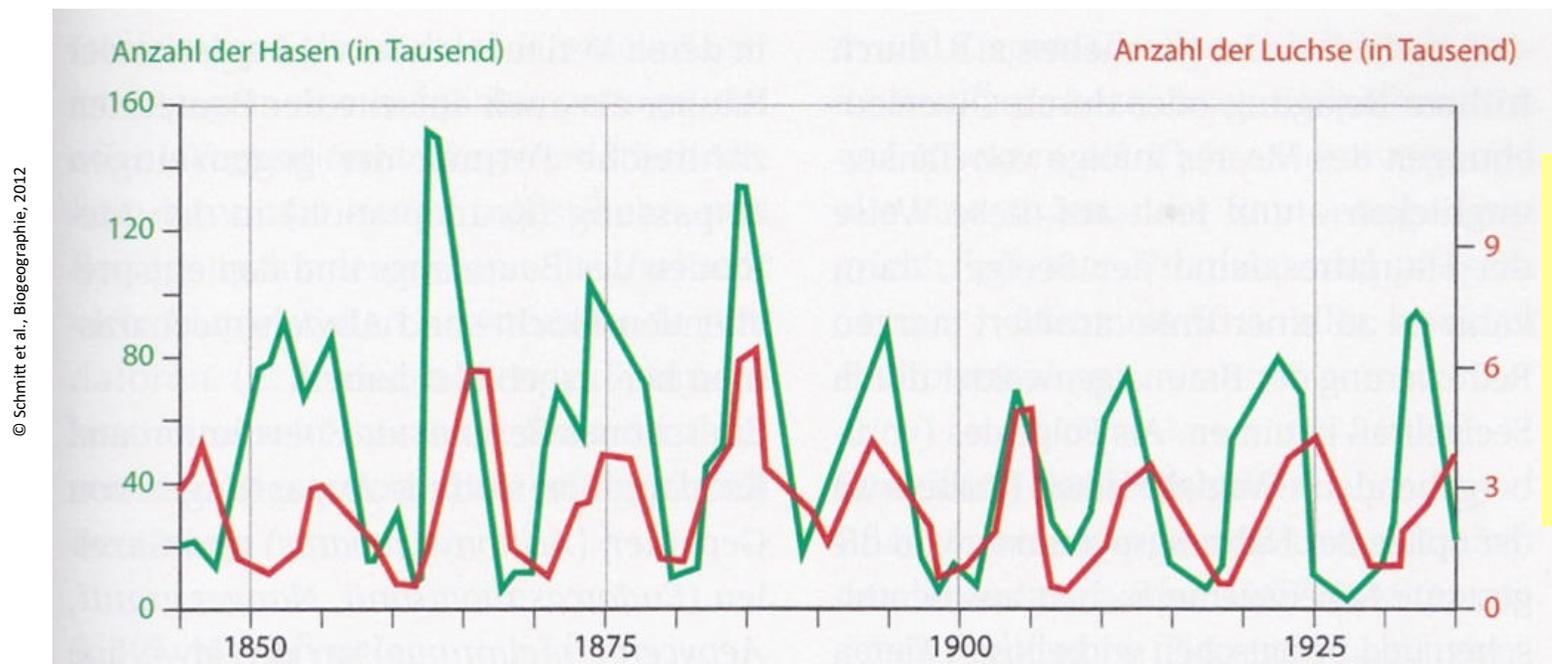


Lotka-Volterra-Regeln sind strenggenommen **nur unter Beachtung ihrer selten erfüllten Voraussetzungen anwendbar!**
→ trotzdem in der **praktischen Ökologie** von großer Bedeutung - auch bei *komplexeren Nahrungsbeziehungen* und *schwankenden Umweltfaktoren* durchaus noch **brauchbare Abschätzungen!**

Praxis: Oszillierende Räuber-Beute-Zyklen im Detail

In der Praxis gibt es *wenige* „ideale“ Beispiele dafür, da oftmals noch eine **Reihe andere Faktoren** in realen Biozönosen die erwarteten Zyklen modifizieren können.

Relativ „ideales“ Bsp.: 10-Jahres-Zyklen von Schneeschuhhase (*Lepus americanus*) und Kanadischem Luchs (*Lynx canadensis*) in borealen Nadelwäldern N-Amerikas

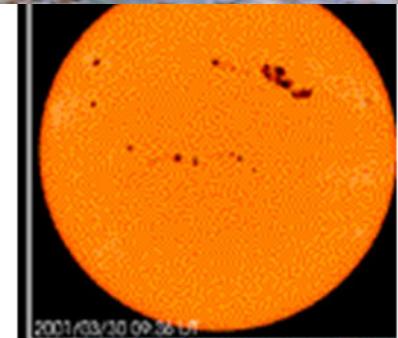


- Luchse haben sich auf die Schneeschuhhasen als Beute spezialisiert
- ? Hypothesen für die Schwankungen der Hasen?

Mögliche Hypothesen:

- Winterliche Nahrungsverknappung – warum in 10 Jahreszyklen?
- Rein auf die Wechselbeziehungen zwischen Räuber und Beute zurückzuführen? Viele andere Räuber ernähren sich auch von den Hasen – ev. im Übermaß genutzt?
- Einfluss der Sonnenfleckenaktivität? Wenn diese niedrig ist, entsteht weniger Ozon in Atmosphäre und mehr UV-Strahlung gelangt auf Erdoberfläche → Pflanzen produzieren mehr UV-blockierende Substanzen und weniger frasshemmende Substanzen → Qualität der Nahrung steigt

©<https://www.helgeschulz.de/galerie/schneeschuhhase/schneeschuhhase-snowshoe-hare-lepus-americanus-09259.htm>



© Geof aus der englischen Wiki/NASA, Version 2.November 2004), GFDL, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=32980019>

- Entsprechende **manipulative Freilandexperimente und Analysen** durchgeführt (z.B. zusätzliche Winterfütterung, Ausschluss von Räufern und Vergleiche mit Sonnenfleckenaktivitäten)
- *Ergebnisse*: sowohl die **natürlichen Feinde** als auch die **Sonnenfleckenaktivität** wirken sich vorwiegend auf die *Größe der Hasenpopulationen* aus – verfügbares Futter im Winter spielt eine geringere Rolle
- Die verfügbare Anzahl an Beutetieren ist der wichtigste Faktor für die *wechselnden Populationsgrößen der Luchse!*

Exkurs: Migration (Wanderung) = gerichtete Bewegung einer großen Anzahl an Individuen von einem Ort zum anderen

- Fast immer in Zusammenhang mit **knapper werdenden Nahrungsressourcen**
- *In kurzen Zeiträumen:* Krabben wandern mit den Gezeiten entlang der Küsten, Wanderung von Plankton zwischen den oberen und tieferen Wasserschichten
- *In längeren zeitlichen Maßstäben* und verursacht durch *jahreszeitliche Veränderungen von Klima und Nahrungsangebot:* Wanderweidewirtschaft – Transhumanz, Zugvogelwanderungen, Tierwanderungen in Savannen,...

<https://naturschutz.ch/news/natur/die-migrationsstroeme-der-tiere/118319>



<https://www.youtube.com/watch?v=nUKh0fr1Od8&t=8s>

Viele der bis jetzt besprochenen Eigenschaften von Populationen beschreiben Prozesse, die wir auch als **demografische Prozesse** bezeichnen. Parallel zu den rein demografischen Prozessen durchlaufen Populationen im Normalfall aber auch eine **evolutive Entwicklung!**