



Population und ihre Dynamik

Organismen leben in der Regel nicht einzeln, sondern in Gemeinschaften. Gemeinschaften von artgleichen Individuen im begrenzten Raum nennt man *Populationen*.

1. Unbegrenztes Populationswachstum

Eine uralte chinesische Parabel berichtet von den Lotusblättern im Teich. Ihre Anzahl verdoppelt sich an jedem Tag. Könnte man am ersten Tag nur ein Blatt auf dem Wasser entdecken, so waren es am folgenden Tag zwei, am dritten Tag vier, dann 8, 16 und so fort. Am vorletzten Tag ist erst die halbe Teichfläche bedeckt gewesen, doch am letzten Tag war überhaupt kein Wasser mehr zu sehen.

Viele Einzeller (Bakterien, Protozoen, Hefen, Algen) vermehren sich in der Regel durch Zweiteilung. Erfolgen alle Teilungsschritte gleichzeitig (*synchron*), findet also in jeder Generation eine *Verdoppelung* der Individuenzahl statt, so erhält man nach 0, 1, 2, 3, 4...n Teilungen (oder Generationen) $2^0, 2^1, 2^2, 2^3, 2^4 \dots 2^n$ Individuen. Nach n Generationen beträgt die Größe N der Population: $N_n = 2^n$.

Geht man nicht von einem Gründerindividuum aus, sondern von der Ausgangsgröße N_0 und nimmt statt einer Verdoppelung ein Wachstum entsprechend einem Vermehrungskoeffizienten (Zuwachsrate) R an, so erhält man allgemein:

$$N_n = N_0 \cdot R^n$$

Das Populationswachstum erfolgt jedoch normalerweise in nicht-synchronen Teilungsschritten (unstetig), d.h. mehr oder weniger gleichmäßig und kann als stetig betrachtet werden. Die graphische Darstellung des stetigen Bevölkerungswachstums ergibt eine Exponentialkurve (B 201.1.). Das unbegrenzte Populationswachstum wird deshalb als exponentielles Wachstum bezeichnet.

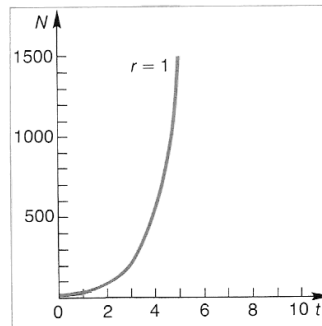
Aufgaben

A 1 Wie groß wird eine Kolonie von 10 (1000) Bakterien nach 10 (5) Generationen mit Zellverdoppelung sein?

A 2 Wie groß ist eine Population von 1 Million Zellen nach fünf (zehn) synchronen Verdoppelungsschritten, wenn sich jeweils nur eine von zwei Zellen pro Generation teilt, wie groß, wenn sich nur eine von vier (fünf, zehn) Zellen teilt (Vermehrungskoeffizient = 1,5; 1,25 usw.)? Wie stark wächst eine solche Bakterienpopulation, wenn die Zuwachsrate 1 beträgt?

AUFGABE:

Ergänzen Sie in Abbildung B 201.1. der Kurvenverlauf für ein exponentielles Populationswachstum mit $r = 0,5!$



B 201.1. Exponentielles Populationswachstum für zwei unterschiedliche Zuwachsraten und die Ausgangspopulation $N_0 = 10$ Individuen. Das kleinste mögliche Wachstum (ΔN) einer Population in jedem kleinsten möglichen Zeitschnitt (Δt) hängt von der jeweiligen Populationsgröße (N) und einem Wachstumskoeffizienten, der speziellen Zuwachsrate (r) ab.

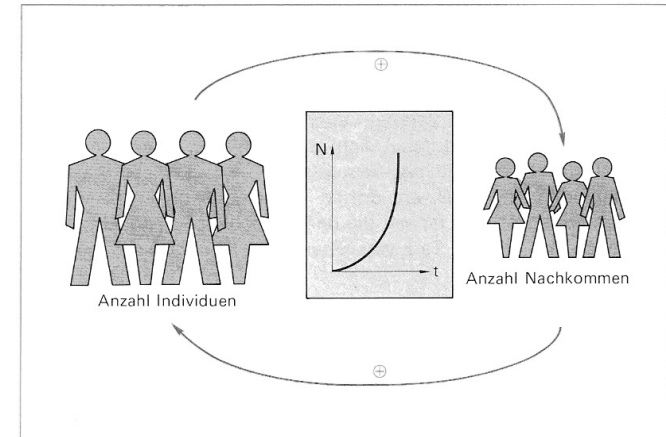
$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r N$$

Daraus erhält man eine Exponentialfunktion für das Bevölkerungswachstum:

$$N_t = N_0 \cdot e^{rt}$$

Darin ist N_0 die Individuenzahl zu Beginn (Zeitpunkt Null), t die Wachstumsdauer in beliebigen Zeiteinheiten, r die spezifische Zuwachsrate, N die Individuenzahl nach Abschluß des Wachstums (Zeitpunkt t) und e die Basis des natürlichen Logarithmus (die Zahl 2,71828...)

Ursachen des Bevölkerungswachstums: Exponentielles Wachstum ist ein *allgemeingültiges Prinzip* für alle Wachstumsprozesse, auch für Wirtschaftswachstum oder Kapitalverzinsung. Es kann als Kausalreisschema dargestellt werden (B 202.1.).



B 202.1. Kausalkreis für das Bevölkerungswachstum. Das gegenseitige Aufschaukeln von Bevölkerungszahl und Nachkommenzahl führt durch positive Rückkoppelung zum exponentiellen Anstieg der Bevölkerungszahl (Wachstumskreis). Die Pfeile bedeuten positive Beziehung zwischen den Gliedern des Kausalkreises.

Solange wachstumsfördernde Faktoren überwiegen, wächst eine Bevölkerung. Das Wachstum einer nach außen hin abgeschlossenen Bevölkerung (ohne Zu- und Abwanderung) wird durch die Anzahl Nachkommen (Geburtenrate: $b \cdot N$) und die Zahl der Todesfälle (Sterberate: $d \cdot N$) bestimmt. Die spezifische Zuwachsrate ist die Differenz beider: $r = b - d$.

Wachstumsfördernde Faktoren lassen vor allem die Geburtenrate ansteigen. Zu ihnen zählen in erster Linie genetisch festgelegte Lebensdaten eines Organismus:

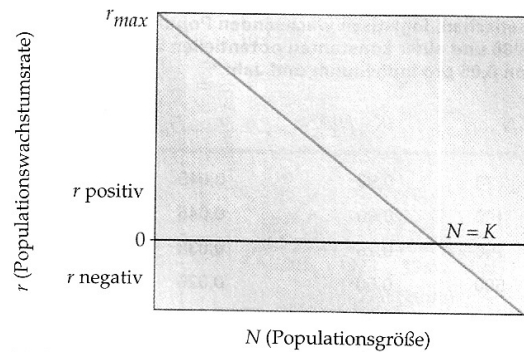
- hohe Nachkommenzahl pro Individuum,
- frühe Geschlechtsreife (kurze Jugendentwicklung), die eine rasche Generationsfolge bewirkt und
- lange Dauer der Fruchtbarkeit (meist an eine lange Lebensdauer gekoppelt).

Auch *günstige Umweltbedingungen* können Ursachen für ein explosionsartiges Populationswachstum sein. Unter ihnen stehen besiedelbares *Neuland* sowie ein *Nahrungsüberangebot* im Vordergrund, z.B. ein frisch gepflügter Acker für das Eindringen zahlreicher Unkräuter bzw. ein Reinbestand von Kulturpflanzen (Monokultur) für die Ausbreitung von Schädlingen.



AUFGABEN:

- Entwerfen Sie einen Regelkreis (Kausalkreis) für das Bevölkerungswachstum des Menschen in Abhängigkeit zum Pesterreger (Bakterium *Yersinia pestis*)!
- Erklären Sie nebenstehende Grafik und nennen Sie mögliche Gründe für den Verlauf!



2. Begrenztes Populationswachstum

Unter natürlichen Bedingungen kommt ein unbegrenztes Wachstum kaum vor, da hemmende Faktoren um so mehr an Einfluß gewinnen, je größer eine Population bereits ist. **Wachstumshemmende Faktoren** erhöhen vor allem die Sterberate einer Population. Zu ihnen zählen:

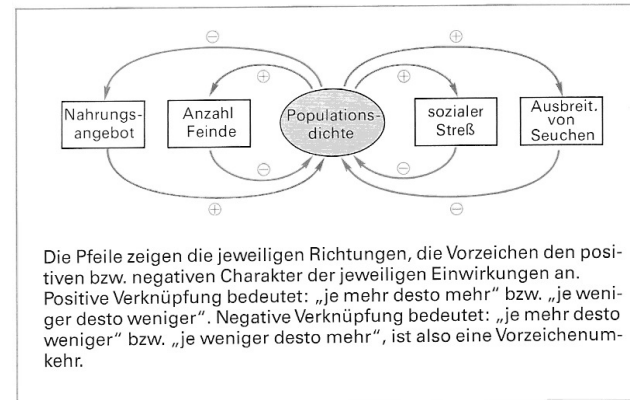
- ungünstige Klimafaktoren,
- Nahrungsmangel und
- Einwirkung von Raubfeinden oder Parasiten (einschließlich Krankheitserreger).

Die hemmende Wirkung ist sehr unterschiedlich. Ungünstige Klimafaktoren, z. B. Kälteeinbrüche, Dürrekatastrophen und Überschwemmungen, wirken völlig unabhängig von der Anzahl Lebewesen im betroffenen Gebiet (*dichteunabhängige Faktoren*). Dagegen wirken Nahrungsmangel, Feinde und Parasitenbefall um so stärker, je mehr Individuen um die begrenzt vorhandene Nahrung konkurrieren bzw. den Raubfeinden oder Parasiten ausgeliefert sind (*dichteabhängige Faktoren*).

Schon eine zu hohe Bevölkerungsdichte allein kann das Populationswachstum hemmen. Übermäßig häufige Begegnungen von Populationsmitgliedern steigern deren Aggressivität. Es kommt zu gegenseitigen Abwehrreaktionen, die man als sozialen Streß (Gedrängefaktor) bezeichnet.

Die wachstumshemmende Wirkung dichteabhängiger Faktoren kann im **Kausalkreisschema** gut erläutert werden (B 207.1.). Ein begrenztes **Nahrungsangebot** wirkt beispielsweise negativ auf das Populationswachstum, da für das einzelne Lebewesen um so weniger Nahrung zur Verfügung stehen wird, je größer die Volkszahl im betreffenden Raum ist (negative Beziehung zwischen den Kausalkreisgliedern Populationsdichte und Nahrungsangebot). Umgekehrt wird ein reichliches Nahrungsangebot das Populationswachstum fördern

(positive Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Populationsdichte). In analoger Weise begünstigt die hohe Dichte einer Beutepopulation die Vermehrung von *Raubfeinden* (positive Beziehung), während viele Räuber die Beute dezimieren (negative Beziehung). In allen Fällen erkennt man **Kausalkreise mit negativer Rückkopplung**, also ein *Regelgeschehen*. Die Populationsdichte wird offensichtlich von *dichteabhängigen Umweltfaktoren* durch negative Rückkopplung geregelt.

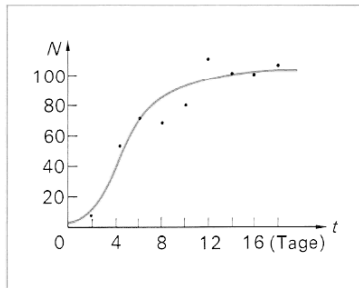


B 207.1. Kausalkreisschema zur Regulierung der Populationsdichte durch negative Rückkopplung. Dichteabhängige Umweltfaktoren begrenzen die Populationsdichte. Diese gibt die Anzahl Individuen in Gebiet der Population an.

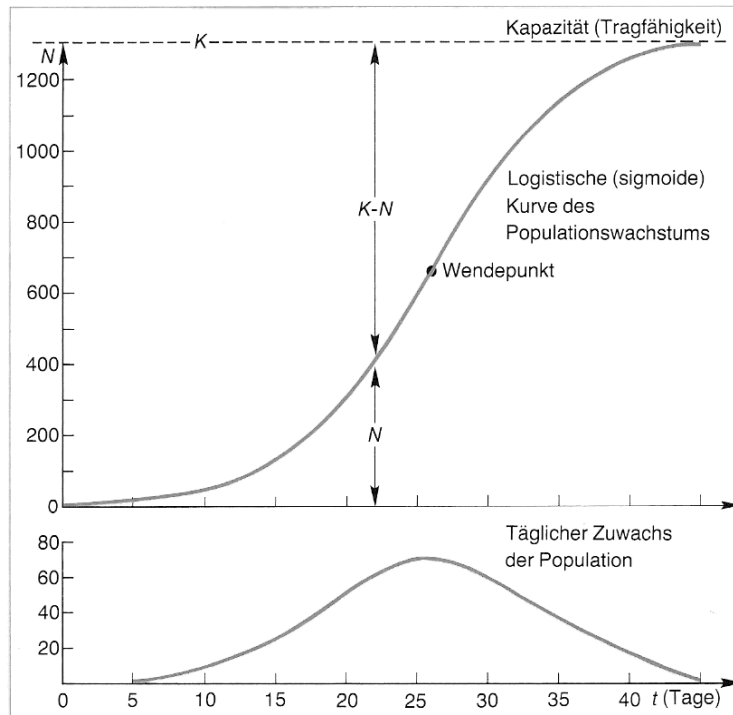
In einer Population, in der gerade so viele Individuen geboren werden als sterben, bleibt die Populationsdichte konstant, vorausgesetzt, daß weder Zu- noch Abwanderung stattfindet. Es herrscht **Populationsgleichgewicht**. Zuwachsrate und Wachstum sind Null. Die Population hat die maximale Bevölkerungsdichte in ihrem Gebiet erreicht. Die Wachstumsgrenze wird von der Gesamtheit aller dichtebegrenzenden Umweltfaktoren im Biotop bestimmt. Dieser Grenzwert ist die Kapazität des Lebensraums (**Biotopkapazität**) für die betreffende Population. Die Kurve für das begrenzte Populationswachstum hat s-förmige oder sigmoide Gestalt (*sigmoide Kurve*), das begrenzte Wachstum wird allgemein als *logistisches Wachstum* bezeichnet (B 208.1. und B 208.2.).

Die Größe einer Population, also deren Individuenzahl, ist in der Regel nicht exakt zu ermitteln. Daher begnügt man sich in der Ökologie mit einer Ersatzgröße, der *Populationsdichte (Abundanz¹)*. Darunter versteht man die Anzahl Individuen einer Art pro Flächen- oder Volumeneinheit. In der Praxis zieht man an geeigneten Stellen im Biotop Stichproben und ermittelt einen Durchschnittswert für das Ökosystem. Auf diese Weise können Abundanzen von Wasserflöhen im Teich, von Rebläusen im Weinbaugebiet, von Borkenkäfern im Forst oder von Regenwürmern im Kompost festgestellt werden. Rechnet man Abundanzwerte auf das Populationsareal hoch, so erhält man Schätzwerte für die Populationsgröße.

¹ von *abundare* (lat.) = Überfluß haben



B 208.1. Wachstum einer Kultur von Pantoffeltierchen (*Paramecien*; einzellige Wimpertierchen, die sich von Bakterien ernähren)



B 208.2. Logistische (sigmoide) Kurve für das begrenzte Populationswachstum. Eine Bevölkerung ($N_0=6$ Individuen) wächst mit der spezifischen Zuwachsrate $r=0,21$ und erreicht die Biotopkapazität ($K=1318$ Individuen) nach mehr als 50 Tagen. Die Anzahl freier Biotopplätze ($K-N$) nimmt mit wachsender Individuenzahl (N) ab. Im Ausdruck $\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN \cdot \frac{K-N}{K}$ beschreibt $\frac{K-N}{K}$ den sog. Begrenzungskoeffizienten. Das Populationswachstum ist zunächst langsam, durchläuft eine „exponentielle“ Phase und erreicht allmählich die Kapazitätsgrenze. Der Zuwachs ist am Wendepunkt der sigmoiden Kurve am größten (siehe Kurve für den täglichen Zuwachs).

Aufgabe:

Betrachten Sie folgende Statistik und geben Sie Wendepunkt und (Biotop)Kapazität an! Erklären Sie den statistischen Verlauf mit möglichen biologischen Ursachen!

Veränderungen in r und ΔN in einer hypothetischen, logistisch wachsenden Population mit K von 1000 und einer konstanten potentiellen Zuwachsrate (r_{max}) von 0,05 pro Individuum und Jahr.*	N	$(K - N)/K$	r	ΔN
	20	0,98	0,049	+ 1
	100	0,90	0,045	+ 5
	250	0,75	0,038	+ 9
	500	0,50	0,025	+13
	750	0,25	0,013	+ 9
	1000	0,00	0,000	0

* ΔN ist auf- beziehungsweise abgerundet.

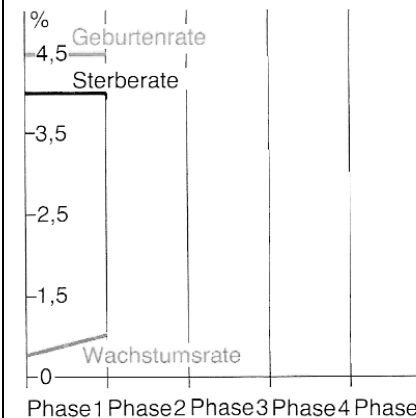
AUFGABEN:

1. Erklären Sie die Begriffe Abundanz, Populationsgleichgewicht und Biokapazität!
2. Vervollständigen Sie auf der Basis des folgenden Texts die in der Grafik begonnenen Verläufe und erklären Sie die Kurvenverläufe!

Übergangsmodell der Bevölkerungsentwicklung. Weshalb verdoppeln sich europäische Bevölkerungen erst in 240 Jahren ($r=0,3\%$), afrikanische jedoch in nur 24 Jahren ($r=2,9\%$)? Offensichtlich haben die Industrieländer bereits eine Bevölkerungsentwicklung durchlaufen, die den Entwicklungsländern noch bevorsteht: den *demographischen Übergang* vom vorindustriellen zum hochindustrialisierten Zeitalter. Er verläuft in fünf Phasen:

1. Phase mit hoher Geburten- und Sterberate und einem geringen Wachstum,
2. Phase mit abnehmender Sterberate und noch hoher Geburtenrate und einem starken Wachstum,
3. Phase mit sinkender Sterbe- und Geburtenrate und einem Rückgang des Bevölkerungswachstums,
4. Phase mit niedriger Sterbe- und sinkender Geburtenrate und abnehmendem Bevölkerungswachstum,
5. Phase mit Sterbe- und Geburtenraten auf niedrigem Niveau und einem Pendeln um das Nullwachstum.

Gründe für den demographischen Übergang sind vor allem eine verbesserte Lebensqualität, lange Ausbildungsdauer, Schaffung sozialer Einrichtungen (soziales Netz) sowie der Wunsch der Menschen nach Gegenständen des gehobenen Bedarfs und nach materiellem Besitz und Eigentum.



Übergangsmodell der Bevölkerungsentwicklung



Stabile Populationen weisen nahezu gleichbleibende Bevölkerungsdichten auf. Ihre Individuenzahlen pendeln um einen Wert, der durch die Biotopkapazität vorgezeichnet ist. In labilen Populationen kommt es dagegen zu Schwankungen innerhalb eines größeren Bereiches und sogar zu Massenvermehrung und Massensterben.

In labilen Populationen bleiben die Bevölkerungsdichten oft lange Zeit unterhalb der Biotopkapazität. In bestimmten Abständen vermehren sich die Populationen explosionsartig (Bevölkerungsexplosion). Die Individuenzahlen überschreiten dann die Biotopkapazität beträchtlich, der Lebensraum ist überbevölkert, die Nahrungsquellen sind rasch erschöpft. Hunger und Seuchen treten auf. Die Sterberaten der Populationen steigen rasch an. Es kommt zum **Bevölkerungszusammenbruch**. Die Populationsdichten fallen in kurzer Zeit auf ein sehr niedriges Niveau. Die beschriebenen Vorgänge wiederholen sich in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen. Die Populationsentwicklung unterliegt einem rhythmischen Auf und Ab, einem **Populationszyklus**.

Die Lebensdauer ist bei betreffenden Arten relativ kurz, die Geburtenrate meist sehr hoch. Diese **Vermehrungsstrategie** erlaubt es ihnen, rasch entstehende und ebenso rasch wieder vergehende Lebensstätten zu besiedeln. Solche Organismen sind z. B. Algen in Regenwassertümpeln oder Gräser und Lichtholzarten mit flugfähigen Früchten und Samen, wie sie auf Schutthalde und Brandstellen wachsen (Rohbodenbesiedler), ferner zahlreiche Insekten und Kleinnager in offenen (baumlosen) Landschaften mit größeren Klimaschwankungen oder unsicherer Witterung (wie in Steppengebieten und Tundren). Die Fähigkeit, in kürzester Zeit eine individuenreiche Population aufzubauen, erlaubt ihnen die sofortige Nutzung vorübergehend optimaler Lebensbedingungen — oft nur für die Dauer einer Saison. Als **Pionierorganismen** spielen sie bei der Besiedlung von Neuland eine Rolle.

Stabile Populationen sind zur Dichteregulierung fähig. Ihre Bevölkerungszahlen erreichen nach kurzen Populationsschwankungen den Sättigungswert. Dann sind in der Regel alle Biotopplätze besetzt, die Nahrungsquellen können optimal genutzt werden. Solche Arten kommen häufig in wenig veränderlichen Ökosystemen vor, z. B. in Waldgebieten mit konstanten Klimaverhältnissen. Diese Organismen haben meist eine relativ langdauernde Jugendentwicklung und hohe Lebenserwartung. Ihre Populationen sind durch geringe Sterblichkeit und niedrige Geburtenraten ausgezeichnet. Intensive Brutpflege gleicht die geringe Nachkommenzahl aus. Diese Arten haben im Laufe der Stammesgeschichte verschiedene Strategien der Dichteregulierung entwickelt:

Zahlreiche **Singvögel**, z. B. Amseln oder Meisen, füttern diejenigen Nestlinge ihrer Brut zuerst, die frühzeitig und auffällig sperren. Diese Jungvögel wachsen infolgedessen rasch und gedeihen gut. Herrscht Nahrungsmangel (Erniedrigung der Biotopkapazität), so werden sie nicht satt, sperren weiter und werden gefüttert. Dadurch sind ihre Geschwister, die aus Schwäche nicht sperren, benachteiligt und müssen verhungern. So kann in Notzeiten die spezifische Zuwachsrates in einer Singvogelpopulation gesenkt, das Heranwachsen einer zu großen Folgegeneration verhindert werden.

Manche **Säugetiere** verfügen über einen empfindlich reagierenden Regulationsmechanismus, der vorzugsweise im „Gedränge“ auftritt und mit zunehmender Häufigkeit aggressiver Begegnungen unter Artgenossen wirksam wird: sozialer Streß. Mit zunehmender Überbevölkerung wirkt sozialer Streß folgendermaßen: Aggressivität und Sterblichkeit nehmen zu, sexuelle Aktivität und Fruchtbarkeit ab. Die Tiere vernachlässigen die Brutpflege und gehen sogar zum Brutkanibalismus über. Es kommt immer häufiger zu Totgeburten, manchmal zur Embryoneneinschmelzung. Anhaltender sozialer Streß führt zu nervösen Überreizungen und Störungen der Hypophysen- und Nebennierenrindenaktivität. Erschöpfungszustände treten auf und schließlich sterben viele Tiere an Schockzuständen. Ängstliche, sozial unterlegene Tiere sind davon am stärksten betroffen. Die Wirksamkeit der Dichteregulierung durch sozialen Streß reicht so von der Vermehrungseinschränkung (Erniedrigung der Geburtenrate) bis zur Bevölkerungsreduzierung (Erhöhung der Sterberate).

Populationswachstumsmodelle und Lebenszyklen

Das logistische Modell sagt unterschiedliche Wachstumsraten für hohe und niedrige Abundanz (Populationsdichten) in Abhängigkeit der Kapazität des Lebensraums voraus. Bei hohen Bevölkerungsdichten stehen jedem Individuum nur wenig Ressourcen zur Verfügung, und die Population wächst, wenn überhaupt, nur langsam. Bei geringer Dichte trifft das Gegenteil zu — es sind ausreichend Ressourcen vorhanden und die Population wächst rasch. In den späten 60er Jahren führte der Populationsökologe Martin Cody ein Konzept ein, wonach solch unterschiedliche Bedingungen zu unterschiedlichen Anpassungen des Lebenszyklus führen müssten.

Wie er postulierte, evolvieren bei hohen Bevölkerungsdichten bevorzugt solche Anpassungen, die es den Organismen ermöglichen, auch mit geringen Ressourcen zu überleben und sich fortzupflanzen. Daher werden in Populationen, die dazu tendieren, dauernd an der Grenze ihres ökologischen Fassungsvermögens zu existieren, Konkurrenzfähigkeit und maximale Ressourcenverwertung gefördert. Geringe Bevölkerungsdichten selektieren dagegen Anpassungen, die zu einer rascheren Reproduktion führen, wie erhöhte Fertilität und frühe Geschlechtsreife. Unter diesen Bedingungen sollten demnach unabhängig von der Effizienz hohe Reproduktionsraten evolvieren.

Diese unterschiedlichen „Strategien“ werden nach den Variablen der logistischen Gleichung als **K-** beziehungsweise **r-**Selektionsmerkmale bezeichnet. **K-selektierte** oder **ausbalancierte Populationen** (*equilibrial populations*) tendieren dazu, nahe an der durch die Ressourcen bestimmten Kapazitätsgrenze (**K**) zu existieren. Im Gegensatz dazu findet man **r-selektierte** oder **opportunistische Populationen** eher in einer variablen Umwelt mit starken Abundanzschwankungen, oder in offenen Habitaten, wo Einzelorganismen nur wenig Konkurrenz erfahren (Selektion auf maximale Zuwachsrates, r_{max}). Wie Sie gesehen haben, tendieren die Lebenszyklus-Merkmale zu Variationen, häufig in einem Muster.

Daher nehmen **r-** und **K-**Selektion einen wichtigen Platz in unserer Betrachtung der Lebenszyklus-Muster ein. Es ist allerdings schwer, eine direkte Beziehung zwischen der Populationswachstumsrate und spezifischen Lebenszyklus-Merkmalen herzustellen. Wie Ökologen in zunehmenden Maße feststellen, weisen die meisten Populationen eine Mischung aus traditionellen **r-** beziehungsweise **K-selektierten** Merkmalen auf. Lebenszyklen sind das Ergebnis eines komplexen Zusammenspiels verschiedener Faktoren.

AUFGABEN:

1. Erklären Sie die Begriffe stabile Population, labile Population, r-Strategie und K-Strategie!
2. Ordnen Sie die vier Begriffe zu zwei Begriffspärchen und begründen Sie Ihre Zuordnung!
3. Nennen Sie drei r-Strategen sowie drei K-Strategen Ihrer Wahl! Was für ein Strategie ist der Mensch?
4. Füllen Sie folgende Tabelle aus!

Kennzeichen idealisierter r-selektierter (opportunistischer) und K-selektierter (ausbalancierter) Populationen („r-Strategen“ und „K-Strategen“).

Kennzeichen	r-selektierte Populationen	K-selektierte Populationen
-------------	----------------------------	----------------------------

homöostatische Fähigkeiten

Zeit bis zur Geschlechtsreife

Lebensdauer

Mortalitätsrate

Anzahl der Nachkommen pro Reproduktionsereignis

Anzahl der Reproduktionen pro Lebensdauer

Zeitpunkt der ersten Reproduktion

Größe der Nachkommen oder Eier

elterliche Fürsorge