

Das Überleben von Populationen und Arten und die Bedeutung von Umweltheterogenität¹

The significance of the heterogeneity of the environment for the survival of populations and species

P. J. DEN BOER

Biologische Station Wijster (Dr), Holland

Abstract

The fluctuation of animal numbers as a function of time is best regarded and treated as a stochastic process. The number of "factors" influencing the net reproduction coefficient may result in a relative restriction of density fluctuations (spreading of risk), which is illustrated by a simulation experiment. Density limiting and other "factors" will often be intricate, by which the number of "factors" may also result in a lowering of the density and in keeping down of a possible upward trend in density. As a consequence of spatial heterogeneity of the environment a natural population will consist of many subgroups with exchange between. This situation will contribute to the spreading of risk and thus to the chance of survival of the population, which is illustrated by a simulation experiment. A stochastic approach of population dynamics asks for a critical review of the strategy of investigation. Some examples related to the idea of spreading of risk are mentioned.

Wenn man sich mit Populationsdynamik beschäftigt, wird man sich bald die Frage stellen: »Was ist eine Population?« Damit hat man sofort eines der kritischsten Probleme der Populationsdynamik berührt, ein Problem, dem m. E. viele Kontroversen zugrunde liegen. Obwohl die meisten Autoren einverstanden sein werden mit der Umschreibung: »Eine Population ist eine Gruppe von Angehörigen einer Art in einem bestimmten geographischen Gebiet«, gibt es doch Autoren (17, 18, 30), die eine Population offenbar als eine Einheit mehr oder weniger vergleichbar mit dem Individuum betrachten. Andere (1, 16, 24, 25, siehe auch 3, 15, 20) sehen den Begriff Population nur bezogen auf eine Gruppe, welche durch statistische Größen gekennzeichnet wird.

Ohne in dieser unausgesprochenen Streitfrage besonders Stellung nehmen zu wollen, erscheint mir doch die statistische Populationsauffassung diejenige mit möglichst wenig Voraussetzungen zu sein und damit ein bevorzugter Ausgangspunkt für das Studium der Dynamik natürlicher Populationen (6, 20). Deshalb ist meine Grundfrage: »Wie vollständig kann das Überleben von Populationen und Arten verstanden werden aus der räumlichen und zeitlichen Summierung der Lebensläufe der Individuen?«

Der Lebenslauf eines Individuums kann betrachtet werden als eine Aufeinanderfolge vieler Begegnungen mit Artgenossen, Feinden, Nahrung, Schutz- und Brutstellen, mit vielen verschiedenen Kleinwetterbedingungen, usw. (Koinzidenz, siehe: 23). In dieser Hinsicht wird der Lebenslauf jedes Individuums einmalig sein. Demzufolge würde der Erfolg dieser ganzen Reihe von Begegnungen, das heißt, die Fortpflanzungs- und Überlebenschance eines Individuums, kaum vorauszusagen sein, zumal zu erwarten ist, daß gleiche Begegnungen auf Individuen verschiedener Anlage und auf verschiedenen Altersstufen desselben Individuums sich im allgemeinen verschieden auswirken werden. Wenn wir uns nun eine Gruppe von Individuen an einer bestimmten Stelle ansehen, dann wird

¹ Mitteilung Nr. 161.

klar, daß das statistische Ergebnis der summierten Lebensläufe der Individuen, das heißt, die Abundanzänderung von einer Generation zur folgenden, im allgemeinen wenig determiniert sein kann. Auch wenn in bestimmten Fällen bekannt ist, daß einige Faktoren die Fortpflanzungs- und Überlebenschancen von Individuen durchschnittlich sehr viel stärker beeinflussen als andere, so wird das für bestimmte Generationen zu erwartende Ergebnis nicht unbeträchtlich abgeändert werden durch viele kleinere Einflüsse und durch die variierende Auswirkung auf verschiedene Individuen in teilweise ungleichen Altersstufen.

Der Prozeß der Abundanzdynamik im Laufe vieler Generationen kann also am besten als ein stochastischer Prozeß betrachtet werden, da es bestenfalls (wenn wir die Werte vieler Variablen kennen) nur möglich ist aus den Abundanzwerten vergangener Generationen Wahrscheinlichkeitsverteilungen der Abundanz folgender Generationen vorauszusagen. Dies wird selbstverständlich, wenn die Abundanz in hohem Maße durch Wetterbedingungen beeinflusst wird, wie z. B. bei vielen Insektenpopulationen: Wettervorausagen kann man als Wahrscheinlichkeitsangaben innerhalb eines stochastischen Prozesses betrachten, welche nur kurzfristigen Wert haben können, weil die Ungewißheit größer wird, je weiter man in die Zukunft sehen will. REDDINGIUS (1971 a) hat deutlich gezeigt, daß die Betrachtung von Abundanzdynamik als einen stochastischen Prozeß nicht nur mathematisch-formale Bedeutung hat, sondern auch Begriffe wie Gleichgewichtsdichte, Regulation, u. dgl. relativ weniger logisch, weniger notwendig und vielleicht sogar ziemlich weit hergeholt erscheinen läßt.

Dagegen kommt dem gesamten Einfluß vieler Variablen eine größere Bedeutung als bloß »Ungewißheit« zu. Wenn die Abundanz durch viele Faktoren beeinflusst wird, dann ist die Wahrscheinlichkeit, daß während einer Generation jeder einzelne Faktor und damit alle Faktoren zusammen entweder außerordentlich günstig oder außerordentlich ungünstig wirken würden, sehr klein im Vergleich mit der Wahrscheinlichkeit, daß die Auswirkungen von verschiedenen Faktoren andere Faktoren kompensieren. Man kann auch sagen: Wenn die Abundanz durch viele Faktoren beeinflusst wird, dann ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß auch das Risiko einer großen Abundanzänderung über viele Faktoren verteilt und damit verkleinert ist. Weil unter diesen Umständen in jeder Generation aufs neue die Wahrscheinlichkeit einer solchen Risikoverteilung groß ist, kann man erwarten, daß die Abundanzfluktuationen über viele Generationen nivelliert werden und damit die Abundanz mehr oder weniger stabilisiert wird.

Wir haben versucht, den zu erwartenden Fluktuations-nivellierenden Einfluß der Zahl der auf die Abundanz wirkenden Faktoren mit Hilfe eines Simulationsexperiments zu illustrieren (22). Wir benutzten zehn meteorologische Faktoren wie: die Niederschlagsmenge im August, die mittlere Lufttemperatur im September, die Verdunstungsrate im April, usw. weil: 1. diese Faktoren stark Abundanz-beeinflussend sind für Insektenpopulationen; 2. für eine bestimmte Stelle (DE BILT, Holland) Daten dieser Faktoren für eine Reihe von Jahren verfügbar sind; 3. es zu erwarten ist, daß eine solche Stichprobe aus den jährlichen Wetterbedingungen über mehrere Jahre hinweg ein nicht zu künstliches Bild von zeitlich gegliederten Beziehungen eines Komplexes von Umweltbedingungen geben wird. So bestimmten in einem Experiment über 30 Jahre bzw. in einem zweiten über 210 Jahre (die längste Reihe von Wetterdaten, welche verfügbar war) einer, zwei, drei bis zu zehn dieser Faktoren den jährlichen Vermehrungs-

koeffizient $\frac{\text{Abundanz Gen. } n}{\text{Abundanz Gen. } n-1}$ einer Gruppe von 500 identischen Individuen. Innerhalb der notwendigen Vereinfachung dieses Modells (linear; die Einflüsse der Faktoren konnten addiert werden) konnten wir die Abundanzfluktuationen von simulierten Populationen vergleichen, die jeweils von nur einem, von zwei, von drei, usw. oder von allen zehn Faktoren bestimmt wurden.

Um Abundanzfluktuationen überhaupt vergleichen zu können, ist es notwendig, geeignete Fluktuationscharakteristiken zu berechnen.

Wir benutzten:

1. Die Differenz zwischen den Logarithmen der höchsten und der niedrigsten Abundanz während einer bestimmten Reihe von Generationen (logarithmische Spanne [LS]). Sie gibt die Grenzen an, zwischen welchen die Abundanz fluktuiert.
2. Die Varianz der Vermehrungskoeffizienten (Logarithmus) während einer bestimmten Abfolge von Generationen: »Var ln R«. Sie gibt den Umfang der Abundanzfluktuationen und damit die Wahrscheinlichkeit an, mit der bestimmte äußerste Abundanzwerte erreicht werden.

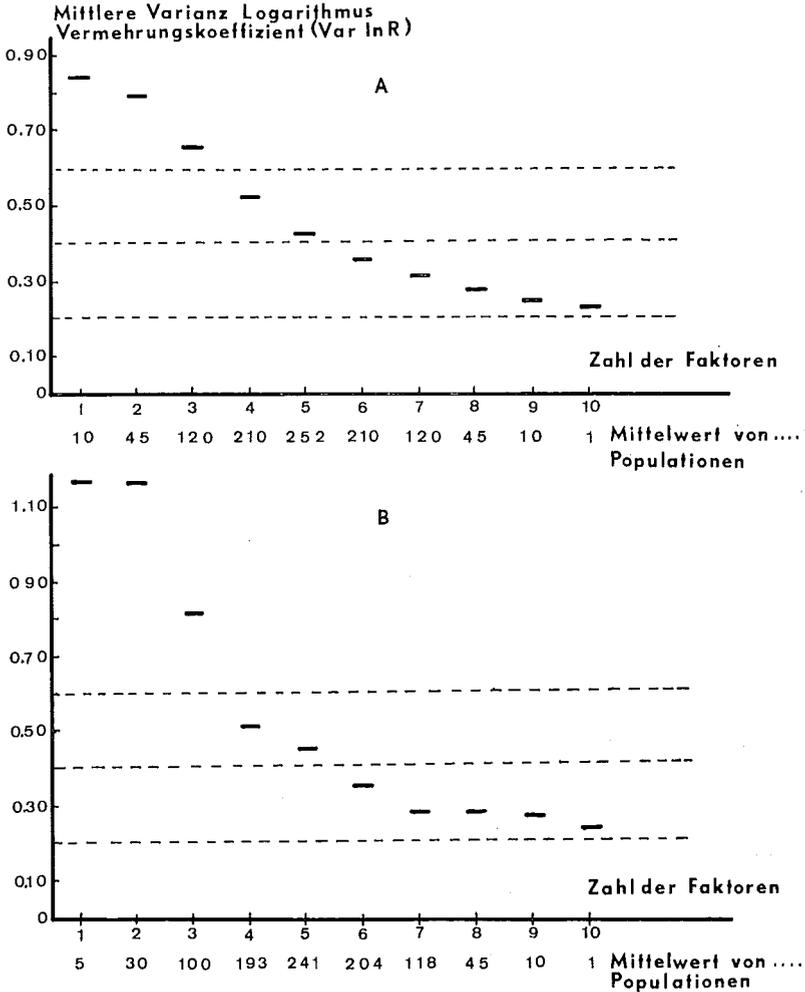


Abb. 1: Mittlere Varianz von ln Vermehrungskoeffizient (Var ln R) in simulierten Abundanzfluktuationen, wobei der Vermehrungskoeffizient von einem, zwei usw. bis zu zehn (meteorologischen) Faktoren bestimmt wird. Jede mögliche Kombination von 1, 2, 3 usw. Faktoren aus 10 wurde simuliert (ausgenommen Fälle, worin die Abundanz sich über 10^{130} steigerte: nur in Exp. B) und für jede Zahl der Faktoren wurden die Mittelwerte von Var ln R über alle mögliche Kombinationen berechnet. A. Modell für 30 Generationen (Jahre) und sehr verschiedene meteorologische Faktoren (Lufttemperatur, Bodentemperatur, Niederschlagsmenge, Evaporation, Sonnenschein, in einem bestimmten Monat). B. Modell für 210 Generationen (Jahre) und nur Lufttemperatur oder Niederschlagsmenge in einem bestimmten Monat.

3. Der Mittelwert der Logarithmen der Vermehrungskoeffizienten während einer bestimmten Abfolge von Generationen (mittl. In R). Er ergibt den durchschnittlichen Verlauf der Abundanz mit der Zeit.

Mit jeder möglichen Kombination aus den zehn Faktoren wurde eine Population simuliert und die Fluktuationscharakteristiken berechnet (also: 10 Populationen mit nur einem Faktor, 45 Populationen mit zwei Faktoren, usw. und schließlich eine Population mit zehn Faktoren). Obwohl die Ergebnisse gesonderter Populationen ziemlich variabel waren, zeigten die Mittelwerte der Fluktuationscharakteristiken, daß im allgemeinen die Abundanzfluktuationen kleiner sind wenn die Zahl der Faktoren, welche die Vermehrungskoeffizienten bestimmen, größer ist, d. h. Abnahme von LS und Var ln R mit wachsender Zahl der Faktoren (Abb. 1). REDDINGIUS (22) konnte sogar beweisen, daß sich innerhalb der Voraussetzungen unseres Modells Var ln R Null nähert, wenn die Zahl der Faktoren unendlich groß wird. Dazu sei bemerkt, daß dieser Beweis auch gilt, wenn die Faktoren untereinander korreliert sind und wahrscheinlich auch, wenn sie Dichteabhängigkeit zeigen.

Im allgemeinen ergibt sich meiner Meinung nach daraus, daß die Zahl der den Vermehrungskoeffizient bestimmenden Faktoren –, d. h. die Komplexität der Umwelt der Population – weitaus wichtiger ist für die Stabilisierung der Abundanz (Nivellierung der Abundanzfluktuationen) als die Beschaffenheit der jeweils einzelnen gesonderten Faktoren (siehe auch Abb. 1: A und B) oder der Korrelationsgrad der Faktoren untereinander (6). Außerdem zeigt Abb. 1, daß die Anzahl der Generationen aus der Var ln R berechnet wurde (30 in A, 210 in B) – jedenfalls im Falle von meteorologischen Faktoren – offenbar wenig wichtig ist (wenn diese nur groß genug ist). Unter den Bedingungen unserer Experimente können wir uns also beliebig kleine Abundanzfluktuationen vorstellen, wenn wir den Einfluß einer genügend großen Zahl von Faktoren annehmen. Wir sind davon überzeugt, daß dies nicht nur für dieses Modell, sondern für eine größere Gruppe von stochastischen Populationsmodellen zutrifft.

Die Wahrscheinlichkeit einer Verkleinerung der Abundanzfluktuationen durch Verteilung des Risikos über eine größere Zahl von Faktoren wird gut illustriert durch ein Experiment mit dem Bohnenkäfer *Callosobruchus chinensis* L. (26). Wenn wir die Häufigkeitsschwankungen über viele Generationen in einer Zucht dieser Käfer mit nur einer Parasitenart vergleichen mit denen in einer Zucht mit zwei Parasitenarten (alle übrigen Bedingungen sind dieselben), dann ist ersichtlich, daß Vergrößerung der Zahl der Parasitenarten von einer auf zwei eine deutliche Verkleinerung der Abundanzfluktuationen zur Folge hat (Vergleich LS und Var R in I und II: Abb. 2).

Aus Abb. 2 geht auch hervor, daß »mittl. In. R« in der Zucht mit zwei Parasitenarten kleiner ist als in der Zucht mit nur einer Parasitenart, das heißt, daß mit zwei Parasitenarten der langfristige Verlauf der Abundanz geringer ist; die Abundanz schwankt geringer um ein weniger verlaufendes und viel niedrigeres Niveau.

Da die Aussterbenswahrscheinlichkeit (Erreichen von Abundanz Null) einer Population sowohl vom Umfang der Abundanzfluktuationen, wie vom »Niveau« der Abundanz und seinem langfristigen Verlauf bestimmt wird, wäre es schwierig zu entscheiden, ob diese Wahrscheinlichkeit für den Fall II kleiner oder größer ist als für den Fall I (Abb. 2). Andererseits ist die Umwelt für jede Population beschränkt, das heißt, die Abundanz kann sich nicht dauernd steigern. Es gibt eine – gewöhnlich variable – obere Grenze über die hinaus die Dichte nicht ansteigen kann, ohne die Lebensbedingungen der Population zu zerstören und damit das Überleben der Population zu gefährden. Wenn wir auch die Wahrscheinlichkeit des Überschreitens dieser oberen Grenze mit in die Betrachtung einbeziehen, dann wird klar, daß im Falle I diese Wahrscheinlichkeit größer sein wird als im Falle II (vorausgesetzt daß die Umweltbedingungen stationär sind, d. h., obwohl variabel, sich dennoch nicht langfristig ändern). In Anbetracht all dieser Folgerungen ist es also möglich, daß die Überlebenschance einer Population im Falle II größer wäre als im Falle I, obwohl die Abundanz im Falle mit zwei Parasiten-

arten durchschnittlich viel niedriger ist als im Falle mit nur einer Parasitenart. Diese etwas spekulativen Überlegungen sollen illustrieren, daß bei einer stochastischen Betrachtung der Abundanzdynamik die Überlebenschancen einer relativ seltenen Art nicht notwendig geringer zu sein brauchen als die einer relativ zahlreichen Art (8).

Gleichzeitig wird auch gezeigt, daß die Frage nach der Überlebensfrist einer Population »übersetzt« werden kann in die Frage nach der Wahrscheinlichkeit, mit der inner-

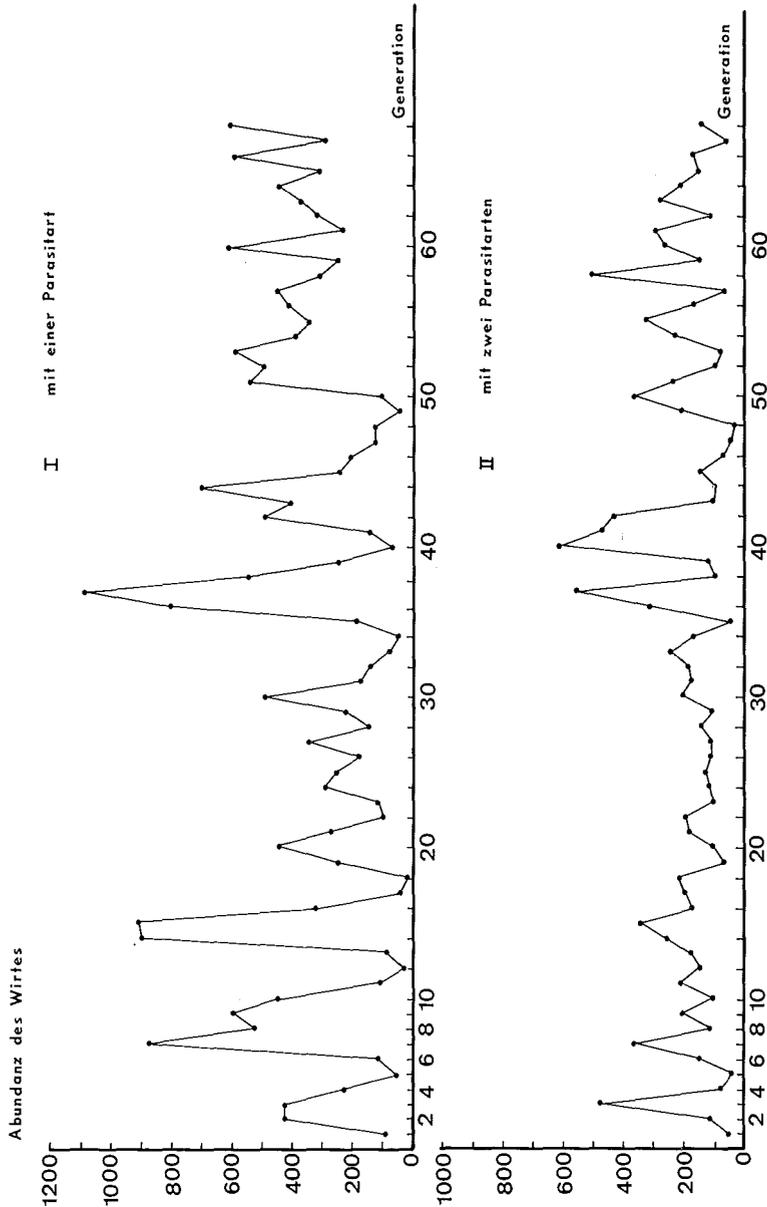


Abb. 2: Abundanzfluktuationen in Laborpopulationen (dieselben konstanten Umweltbedingungen) von *Callosobruchus chinensis* L. während 68 Generationen. I. Zucht mit nur einer Parasitenart; LS: 4.00733; Var R: 4.6437; mittl. In R: 0,0281. II. Zucht mit zwei Parasitenarten; LS: 2.87437; Var R: 2.1855; mittl. In R: 0.0176 (modifiziert nach 26).

halb eines bestimmten Zeitraumes die Abundanz bestimmte Grenzen überschreitet, sei es eine untere Grenze Null oder nahe Null, unter welchem Wert ohne Einwanderung die Population ausstirbt, oder eine obere Grenze, worüber, ohne starke Auswanderungen die Lebensbedingungen der Population dermaßen gestört werden, daß Überleben ebenfalls unwahrscheinlich wird.

Es sei betont, daß eine statistische Betrachtung der Abundanzdynamik keinerlei Möglichkeit offenläßt für unendliches Überleben: das Aussterben von Populationen und Arten ist nur die Realisierung einer Wahrscheinlichkeit mit dem Werte Eins im Laufe der Zeit (20, 21). Der einzige relevante Diskussionspunkt ist also, wie Aussterben für einige Zeit hinausgeschoben werden kann (2) und das heißt, wie das Überschreiten von oben genannten Grenzen für einige Zeit verzögert werden kann.

Unsere Simulationsexperimente (22) illustrierten also eine dieser Möglichkeiten: Verkleinerung der Abundanzfluktuationen durch Verteilung des Risikos über eine größere Zahl von Faktoren. Dabei aber mußten wir im voraus darauf achten, daß eine zweite Möglichkeit, der langfristige Verlauf der Abundanz, nicht zu ungünstig war. Das heißt, im Falle mit zehn Faktoren darf »mittl. In R« nicht zu stark von Null abweichen. Tatsächlich zeigte die Abundanz im Falle mit zehn Faktoren im Experiment B (210 Jahre) einen sich langsam steigernden Verlauf. Jedoch war es einfach, dies hinterher zu korrigieren: wir brauchten nur eine hinreichende Dichteherabsetzung, realisiert z. B. in 2 bis 4 »Kalamitäten« innerhalb von 210 Jahren hinzuzufügen. Wir verglichen die Auswirkung von 1. einer dichteabhängigen Herabsetzung, wenn die Abundanz sich über 250 000 steigerte; 2. einer größeren Wahrscheinlichkeit für eine konstante Herabsetzung der Vermehrungskoeffizienten bei höherer Abundanz; 3. eine beliebige Herabsetzung in beliebigen Jahren.

Es stellte sich heraus, daß die Dichteabhängigkeit von 2–4 vorgenommenen Dichteherabsetzungen unwesentlich war; auch konstante und sogar beliebige Herabsetzungen der Abundanz entsprachen der Erwartung.

Im allgemeinen habe ich den Eindruck, daß Limitierung der Abundanz einen wichtigen und in bestimmten Fällen vielleicht einen notwendigen Zusatz zu dem Fluktuationen-nivellierenden Einfluß der Zahl der Faktoren sein kann (6, 8). Man soll aber dem Dichteabhängigkeitsgrad einer solchen Limitierung nicht zu viel Wert beilegen, zumal REDDINGUS (20) zeigte, daß bei einer stochastischen Betrachtung der Abundanzdynamik Dichteabhängigkeit – besonders im Sinne von »Regulation« – aufs neue definiert werden muß und deshalb vorläufig noch ein verwirrender Begriff bleiben wird; vergleiche z. B. ANDREWARTHA (1957): »Es gibt gar keine wirklich dichteunabhängigen Faktoren« (stochastisch), und MILNE (1957): »Es gibt nur einen wirklich dichteabhängigen Faktor, intraspezifische Konkurrenz« (deterministisch). Jedenfalls erscheint mir die Limitierung der Dichte an sich durchaus wichtiger für das Überleben einer Population als ihr möglicher Dichteabhängigkeitsgrad. Hinsichtlich der Bedeutung einer Dichtelimitierung an sich infolge einer beschränkten Umwelt, sollen deterministisch denkende und stochastisch denkende Untersucher einander verstehen können. In vielen Fällen aber sind – besonders für Populationen, deren Abundanz offenbar durchschnittlich weit unter der zulässigen Obergrenze bleibt – auch dichtelimitierende Faktoren (Feinde) völlig in die Komplexität der Umwelt integriert. Infolgedessen kann auch das Unterbleiben eines starken langfristigen Verlaufs der Abundanz innerhalb einer stochastischen Betrachtung der Abundanzdynamik verstanden werden (8).

Bisher handelte es sich nur um das Überleben von einer gesonderten Gruppe von Individuen. Im Freiland aber leben Individuen einer Art in Gruppen, welche mehr oder weniger zusammenhängen und zwischen denen ein Austausch von mehr oder weniger Individuen stattfindet. Weil sich an verschiedenen Orten die Umweltbedingungen oft verschieden auswirken werden, kann man erwarten, daß das Risiko einer großen Abundanz-

änderung nicht nur innerhalb jeder Gruppe von Individuen über mehrere Faktoren, sondern überdies über mehrere Gruppen von Individuen verteilt sein wird. Das Wandern von Individuen von einer Stelle zur anderen wird wesentlich zu dieser Nivellierung von Abundanzfluktuationen durch Umweltheterogenität beitragen.

Auch diese Form der Stabilisierung durch Risikoverteilung wurde mit Hilfe eines Simulationsexperiments illustriert (22). Es wurde angenommen, daß eine Population aus neun Subpopulationen mit Individuen von entweder gleichem Alter oder drei verschiedenen Altersstufen besteht. In jeder Generation gibt es eine Fortpflanzungsperiode, in der die Individuen nicht wandern, und eine Wanderperiode, in der die Individuen sich nicht fortpflanzen. Überleben und Reproduktion sind Zufallsvariable. Ein- und Auswanderung sind entweder beide dichteabhängig oder beide dichteunabhängig. In diesem Modell kommt es zu dichteabhängigem Wandern, da, je größer die Dichte in einer bestimmten Subpopulation, ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein Individuum auswandert desto größer, und desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein Individuum in dieser Subpopulation einwandert. Verschiedene Fälle wurden verglichen: 1. KWGG (kein Wandern, gleiche Gruppen). Jede Subpopulation lebt völlig gesondert, hat dieselben Parameter und besteht aus Individuen von gleichem Alter. Dies ist die Kontrollpopulation ohne Risikoverteilung. 2. DuWGG (dichteunabhängiges Wandern, gleiche Gruppen). Wie 1, aber mit dichteunabhängigem Wandern. 3. DuWVG (dichteunabhängiges Wandern, verschiedene Gruppen). Wie 2, aber es gibt drei Gruppen von je drei Subpopulationen mit verschiedenen Parametern. 4. DaWVG (dichteabhängiges Wandern, verschiedene Gruppen). Wie 3, aber das Wandern ist dichteabhängig. 5. KWHG (kein Wandern, heterogene Gruppen). Jede Subpopulation enthält Individuen in drei verschiedenen Altersstufen und damit mit verschiedenen Parametern. Abgesehen von dieser inneren Heterogenität sind die Subpopulationen gleich, es gibt kein Wandern. 6. DuWHG (dichteunabhängiges Wandern, heterogene Gruppen). Eine Kombination von 3 und 5. 7. DaWHG (dichteabhängiges Wandern, heterogene Gruppen). Eine Kombination von 4 und 5.

Wenn wir die Fluktuationscharakteristiken dieser sieben simulierten Populationen (60 Generationen) vergleichen, dann ist völlig klar, daß die Kontrollpopulation KWGG viel weniger stabil ist als alle andere Populationen (siehe auch Abb. 3). Weiter zeigt sich, daß im allgemeinen die Populationen mit Individuen in drei Altersstufen stabiler sind als die entsprechenden Populationen mit Individuen von gleichem Alter; dies ist am deutlichsten wenn wir KWGG und KWHG vergleichen. Alle Populationen mit Wanderung zwischen Subpopulationen sind viel stabiler als die entsprechenden Populationen ohne Wanderung (siehe auch Abb. 3). Dichteabhängiges Wandern stellt sich nicht als unbedingt günstiger heraus als dichteunabhängiges Wandern (besonders nicht wenn wir DuWHG und DaWHG vergleichen). Innerhalb der Voraussetzungen dieses Modells wirken Heterogenität in der Zusammensetzung der Population und Wandern von Individuen zwischen Gruppen sich also als Risikoverteilung aus, und damit tragen sie beträchtlich bei zur Stabilisation der Abundanz.

Diese Darlegungen über eine statistische Populationsauffassung führen zu der Überzeugung, daß unter natürlichen Bedingungen Risikoverteilung durch räumliche und zeitliche Heterogenität in der Umwelt, in der Population (genetisch, ökologisch und im Altersaufbau) und in den Wanderungen von Individuen, stark integriert sein werden und in schwer zu überschätzendem Maße zum Überleben von Populationen und Arten beitragen dürften.

Man wird sich jetzt fragen zu welcher Untersuchungsstrategie diese Überzeugung veranlaßt. Abgesehen davon, daß Untersuchungen eines stochastischen Prozesses selbstverständlich von statistischer Natur sein müssen, und daß derartige Untersuchungen wesentlich aus Tests alternativer Hypothesen und Modellen bestehen müssen (21), muß ich gestehen, daß wir in der Praxis noch nicht ganz über diese Strategie verfügen. Die Arbeitsgruppe in Wijster und einige assoziierte Gruppen bemühen sich darum, die

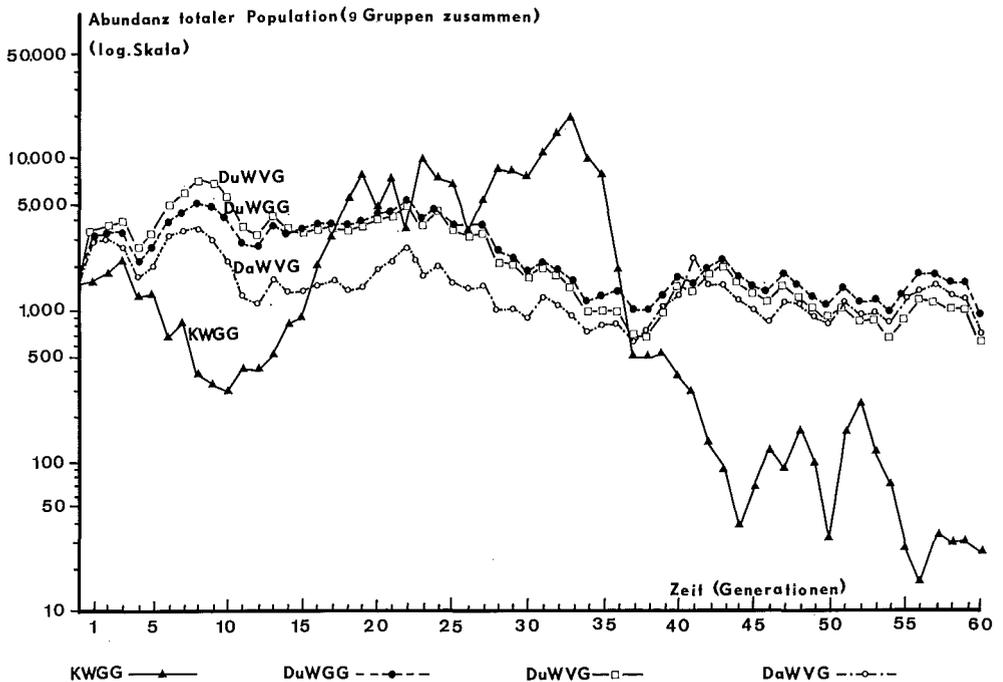


Abb. 3: Abundanzfluktuationen in 4 simulierten Populationen. Jede Population besteht aus 9 Subpopulationen (Gruppen) und enthält Individuen von gleichem Alter. KWGG: kein Wandern, gleiche Gruppen. DuWGG: dichteunabhängiges Wandern, gleiche Gruppen. DuWVG: dichteunabhängiges Wandern, verschiedene Gruppen. DaWVG: dichteabhängiges Wandern, verschiedene Gruppen.

Entwicklung einer derartigen Strategie zu fördern. Inzwischen beginnen sich einige Möglichkeiten abzuzeichnen. In bezug auf das oben Besprochene wären zu erwähnen¹.

1. Studium der Variationen von Individuen in ökologisch wichtigen Eigenschaften und ihre Folgen für die Abundanzfluktuationen (12, 27, 28, 29, 31, 32). Es soll betont werden, daß dies etwas anderes ist als ein Studium der Frequenzänderungen von Morphphen oder Genen in der Zeit; im letzten Falle studiert man nur die Folgen der Abundanzfluktuationen (14), obwohl beide Aspekte auch verknüpft sein können (4).

2. Studium der zeitlichen und/oder räumlichen Variation in Altersaufbau der Population und ihre Folgen für die Abundanzfluktuationen. In Laufkäferpopulationen beteiligen sich oft Individuen mehrerer Generationen in stark wechselndem Verhältnis an der Fortpflanzung und demzufolge erfolgt auch Überwinterung oft in verschiedenen Entwicklungsstadien nebeneinander (10). Es gibt Hinweise darauf, daß diese Heterogenität innerhalb der Populationen die Bedeutung einer Risikoverteilung haben kann.

3. Vergleich der Abundanzfluktuationen mehrerer Gruppen von Individuen nebeneinander und die Folgen für die Überlebenswahrscheinlichkeit der Art im betreffenden Gebiet. Ein Beispiel eines solchen Vergleichs geben zwei Laufkäferarten, wobei eine, *Pterostichus coeruleus*, an denselben Stellen viel weniger parallele Abundanzänderungen zeigt als die andere, *Calathus melanocephalus* (8). Für die erste Art ist die effektive Heterogenität des ganzen Gebietes offenbar viel größer als für die andere.

4. An einen Vergleich der Abundanzfluktuationen mehrerer Gruppen von Individuen nebeneinander schließt sich ein Studium der Wanderungen von Individuen zwischen Gruppen an. Für die zwei obengenannten Laufkäferarten wurde eine solche Untersuchung

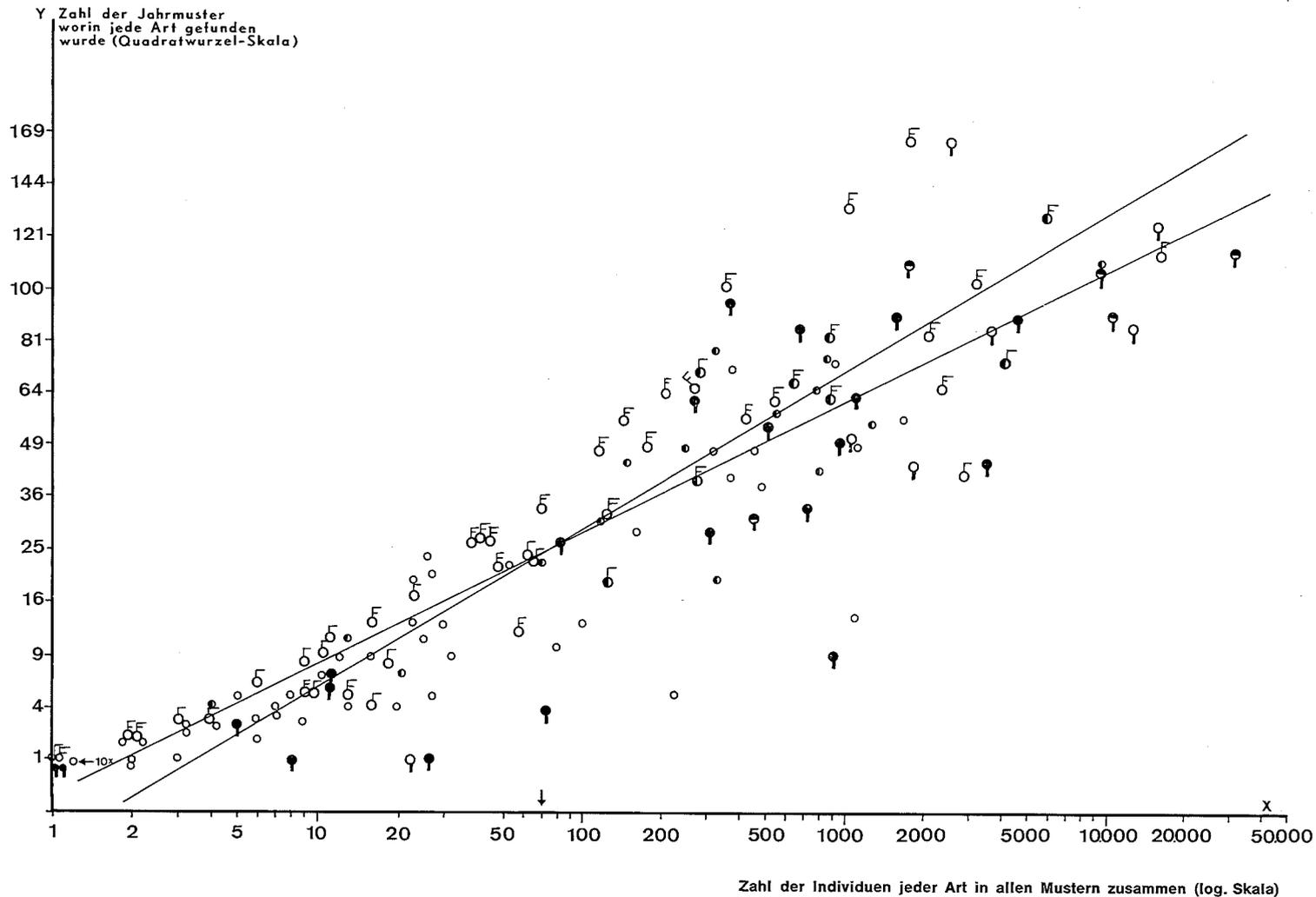
¹ Diese Aufzählung ist unvollständig; sie ist nur eine subjektive Auswahl, die sich mit dem Prinzip der Risikoverteilung in Beziehung setzen läßt.

dieses Jahr angefangen, wodurch sich die Möglichkeit ergibt, das von REDDINGIUS & DEN BOER (1970) gegebene und oben besprochene Subpopulationsmodell zu prüfen. Siehe auch die Untersuchungen von IWAO (1971) an *Epilachna vigintioctomaculata*.

5. Studium der Bedeutung von Dispersion für die Wiederbesiedlung von Stellen. Innerhalb einer stochastischen Populationsbetrachtung ist das Aussterben von Gruppen von Individuen ein wahrscheinlicher Vorgang. Eine Wiederbesiedlung dieser freigewordenen Stellen so bald wie möglich wird somit die Überlebenswahrscheinlichkeit der Art fördern. Für viele Arten ist Überleben sogar völlig an diese Dispersionsdynamik gebunden, weil die Individuen nur in sich schnell ändernden – und damit schnell ungünstig werdenden – Stellen leben können (19). Diese Vorstellung von Populationen, die unter dem Einfluß der räumlichen und zeitlichen Heterogenität der Umwelt bald oder weniger bald aussterben und sich neu gründen, wird in erster Linie von ANDREWARTHA & BIRCH (2) vertreten. Einige sehr deutliche Beispiele werden besprochen in BIRCH (5). Die Ausbreitungsfähigkeit durch Dispersion kann einwandfrei studiert werden als die Zeit, welche vergeht, ehe neu geschaffene Gebiete (z. B. Polder) besiedelt werden; siehe (7, 9).

Weil im allgemeinen Dispersion aber auch ein wichtiger Mortalitätsfaktor ist (13), kann man erwarten, daß die Verbreitungsmittel einer Art und die Dispersionsfrequenz von Individuen so sein werden, daß die Dispersionsmortalität minimalisiert wird unter Beibehaltung einer genügend großen Wahrscheinlichkeit von Populationsgründungen, um die Frequenz, womit Populationen aussterben, kompensieren zu können. Für viele Laufkäferarten, die ursprünglich in Gebieten lebten, die über große Oberflächen nahezu ununterbrochen mehr oder weniger günstige Situationen boten (in dieser Gegend z. B. für Arten von Laubwäldern), bedeutet dies m. E., daß alle oder die meisten Individuen ihre Flügel verlieren konnten, ohne daß die notwendigen Dispersionsmöglichkeiten, und damit die Überlebenswahrscheinlichkeit der Art, ernsthaft gefährdet war. Da der Mensch nun aber diese großen natürlichen Gebiete abgebaut hat, hat er diesen Arten kleine, stark isolierte Reste der natürlichen Landschaft hinterlassen, wodurch die Dispersionsmöglichkeiten der ungeflügelten Arten im allgemeinen nicht länger ausreichen werden, um Stellen, wo eine Population unter kurzfristig ungünstigen Bedingungen ausstarb, aufs neue nach Verbesserung der Bedingungen zu besiedeln (7). Weil kleine und wenig dichte Populationen einer Art im allgemeinen eine größere Aussterbenswahrscheinlichkeit haben werden als große und dichte Populationen derselben Art – solange die letzteren sich nicht der zulässigen Abundanzobergrenze nähern – kann man erwarten, daß man in einer Kulturlandschaft wie z. B. Drenthe (Holland) die meisten ungeflügelten Laufkäferarten hauptsächlich in einigen relativ dichten Populationen innerhalb einiger der natürlichen Überreste finden wird. Wenn man an vielen mehr oder weniger natürlichen Stellen alle Laufkäferarten auf geeignete Weise (8) untersucht hat (175 vergleichbare Jahrmuster während neun Jahre [1959 bis einschließlich 1967] in 73 verschiedenen Stellen, darin 150 Laufkäferarten), dann führt eine statistische Populationsauffassung zu folgender Hypothese: Für unzureichend dispergierende Arten (nur Dispersion über kurze Strecken: in erster Linie viele ungeflügelte Arten) wird die Zahl der in allen Mustern zusammen gefundenen Individuen durchschnittlich über weniger Jahrmuster stärker verteilt sein als für ausreichend dispergierende Arten (geflügelte Arten, im Untersuchungsgebiet für Fliegen tatsächlich gezeigt [9]). Abb. 4 bestätigt diese Hypothese; auch wenn die Daten eingehender analysiert werden, bestätigt sich diese Hypothese und die ihr zugrunde liegenden Gedanken weitgehend (DEN BOER, in Vorbereitung)².

²) Als Beispiel wäre zu erwähnen (Abb. 4): Gerade unter den flugunfähigen Arten (A-Spp.) begegnen uns die größten Laufkäfer (*Carabus*), die hier sowohl relativ geringe Populationsdichte haben als auch ziemlich große Strecken laufend zurücklegen können (deshalb: Dispersion immer unzureichend?); z. B. X, Y, *Carabus cancellatus*, log 365, $\sqrt{97}$; *Carabus problematicus*, log 1578, $\sqrt{90}$; *Carabus arvensis*, log 680, $\sqrt{86}$ (siehe auch: DEN BOER, 1970). *Pterostichus niger* gehört auch zu den größten Laufkäfern, lebt in relativ spärlichen Populationen und kann sich überdies hier an fast jeder Stelle halten, so daß die Individuen überhaupt nur kurze Strecken zurückzulegen brauchen (X, Y, log 2569, $\sqrt{164}$ [obwohl die Flügel zum Fliegen ungeeignet sind, ist die Dispersion dieser Art in Drenthe sicher zureichend]).



Zahl der Individuen jeder Art in allen Mustern zusammen (log. Skala)

Genau genommen ist hiermit noch nicht bewiesen, daß an einigen durchschnittlich günstigen Stellen tatsächlich Populationen flugunfähiger Arten ausgestorben und nicht aufs neue gegründet wurden. Dazu wäre es wenigstens notwendig, Individuen solcher Arten in als günstig betrachtete Stellen, wo diese Arten jetzt fehlen, einzuführen und zu zeigen, daß sie dort Populationen halten können. Für eine dieser Arten, *Calathus melanocephalus*, hat VAN DIJK (in Vorbereitung) dies schon gezeigt. Weitere diesbezügliche Experimente sind in Bearbeitung.

Schrifttum

1. ANDREWARTHA, H. G.: The use of conceptual models in population ecology. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 22, 219–236 (1957). – 2. ANDREWARTHA, H. G., and L. C. BIRCH: The distribution and abundance of animals, 781 p. Chicago Univ. Chicago Press (1954). – 3. BAKKER, K.: Some general remarks on the concepts "population" and "regulation". Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, p. 565–567 (1971). – 4. BALTENSWEILER, W.: The relevance of changes in the composition of larch bud moth populations for the dynamics of numbers. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 208–219 (1971). – 5. BIRCH, L. C.: The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 109–128 (1971). – 6. BOER, P. J. DEN: Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta biotheor. 18, 165–194 (1968). – 7. BOER, P. J. DEN: On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). Oecologia, 4, 1–28 (1970). – 8. BOER, P. J. DEN: Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: The problem of the persistence of sparse populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 77–97 (1971). – 9. BOER, P. J. DEN (Red.): Dispersal and dispersal power of carabid beetles. Miscell. papers, 8, Landb. Hogeschool Wageningen, 151 p. Veenman & Zn, Wageningen (1971). – 10. DIJK, TH. S. VAN: The significance of the diversity in age composition of *Calathus melanocephalus* L. (Col. Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog. Oecologia, 10, 1–26 (1972). – 11. IWAO, S.: Dynamics of numbers of a phytophagous ladybeetle, *Epilachna vigintioctomaculata*, living in patchily distributed habitats. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 129–147 (1971). – 12. IWAO, S., and W. G. WELLINGTON: The western tent caterpillar: qualitative differences and the action of natural enemies. Res. Pop. Ecol. 12, 81–99 (1970). – 13. JOHNSON, C. G.: Migration and dispersal of insects by flight. Methuen & Co. Ltd., 763 p. London (1969). – 14. KREBS, C. J.: Genetic and behavioral studies on fluctuating vole populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 243–256 (1971). – 15. MAYR, E.: Animal species and evolution. Univ. of Harvard Press, 797 p. Cambridge Mass. (1963). – 16. MILNE, A.: Theories of natural control of insect populations. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 22, 253–271 (1957). – 17. NICHOLSON, A. J.: The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2, 132–178 (1933). – 18. NICHOLSON, A. J.: An outline of the dynamics of animal populations. Aust. J. Zool. 2, 9–64 (1954). – 19. PAJUNEN, V. I.: Adaptation of *Arctocoris carinata* (SAHLB.) and *Callicorixa producta* (REUT.) populations in a rock pool environment. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 148–158 (1971). – 20. REDDINGIUS, J.: Gambling for existence. A discussion of some theoretical problems in animal population ecology (thesis Groningen, 1968). Bibl. Biotheor. 12 (Suppl. Acta Biotheor. 20, 208 p. (1971). – 21. RED-

Abb. 4: Standarduntersuchung von 73 mehr oder weniger natürlichen Stellen in der Umgebung von Wijster (Holland): 150 Laufkäferarten in 175 Jahrmuster während neun Jahren (1959 bis einschließlich 1967). Für jede Art: Beziehung zwischen der Zahl der Individuen in allen Mustern zusammen und der Zahl der Jahrmuster, in denen diese Individuen gefunden wurden (die Koordinaten sind so gewählt, daß ein Abbilden möglich war und die Beziehung annähernd linear verläuft: Korrelation $r = 0.9079$; Regression $y = a + bx = -0.64 + 3.02x$, $x = c + dy = -0.14 + 0.40y$). A. Flugunfähige Arten (33 Spp.), ♀: konstant ungeflügelt, ♂: flügeldimorph, aber mit weniger als 1% vollgeflügelter Individuen, ♀: konstant geflügelt, aber Flügel höchstwahrscheinlich zum Fliegen ungeeignet (zu klein). B. Flugfähige Arten (49 Spp.), fliegend gefangen im Untersuchungsgebiet (Auswertung aus Rahmenfallen während 3 Jahren: siehe 9 (1971)). ♂: konstant vollgeflügelt, ♀: flügeldimorph mit mehr als 10% vollgeflügelter Individuen (eine Art: 3,7%). Arten mit Γ : nur ein oder zwei Individuen in 3 Jahren in Rahmenfallen gefangen. C. Übrige konstant vollgeflügelte oder flügeldimorphe Arten (68 Spp.): ○ oder ●. Die mittlere Individuenzahl pro Jahrmuster ist für A-Arten signifikant größer als für B-Arten ($p = 0.005$, Wilcoxon's Rangsummentest); nur Arten von denen mehr als 70 Individuen gefangen wurden, sind verglichen worden (25 A-Spp. und 25 B-Spp).

DINGIUS, J.: Models as research tools. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 64-76 (1971). - 22. REDDINGIUS, J., and P. J. DEN BOER: Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. Oecologia, 5, 240-284 (1970). - 23. SCHWERDTFEGER, F.: Demökologie, 448 p. Parey, Hamburg, Berlin (1968). - 24. THOMPSON, W. R.: On natural control. Parasitology, 21, 269-281 (1929). - 25. THOMPSON, W. R.: The fundamental theory of natural and biological control. Ann. Rev. Ent., 1, 397-402 (1956). - 26. UTIDA, S.: Population fluctuation, an experimental and theoretical approach. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol., 22, 139-151 (1957). - 27. WELLINGTON, W. G.: Individual differences as a factor in population dynamics. Can. J. Zool., 35, 293-323 (1957). - 28. WELLINGTON, W. G.: Qualitative changes in natural populations during changes in abundance. Can. J. Zool., 38, 289-314 (1960). - 29. WELLINGTON, W. G.: Qualitative changes in populations in unstable environments. Can. Ent., 96, 436-451 (1964). - 30. WILBERT, H.: Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Morph. Ökol. Tiere, 50, 576-615 (1962). - 31. WOLDA, H.: Variation in growth rate in the landsnail *Cepaea nemoralis*. Res. Pop. Ecol., 12, 185-204 (1970). - 32. WOLDA, H.: Ecological variation and its implications for the dynamics of populations of the landsnail *Cepaea nemoralis*. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970), Pudoc, Wageningen, 98-108 (1971).

Dr. P. J. DEN BOER, Biologische Station der Landbouwhogeschool, Kampsweg 27,
Wijster (Dr.), Nederlanden