

POPULATIONSDYNAMIK UND EIGENSCHAFTEN EINZELNER INDIVIDUEN*

HEINRICH KAISER

Dynamics of populations and properties of single individuals*Abstract*

The classic approach of describing dynamics of populations by the logistic equation (or other differential equations) has several drawbacks. A rather serious one is that population density and its changes can not be traced back quantitatively to the physiological and behavioural properties of the individual animals constituting the population, another one that the effects of spatial and temporal heterogeneity of the environment the population lives in are not quantifiable.

A new approach using the algorithmic language SIMULA gives the possibility of representing these factors and assessing their influence on population density. The basic entity in this description is the individual which is represented with all its relevant physiological and behavioural properties and has the capacity of selfreproduction. Numerous individuals may act concurrently in a defined environment, thus forming a population. Population density and its changes in the course of time accrue from the life histories of the individuals, their reaction to the environment and their reproductive success. Examples illustrating this approach are given for the population dynamics of rotifers, the control of male density in dragonflies by behavioural mechanisms and the predator-prey interaction in mites.

Einleitung

Das Ziel der Populationsökologie besteht darin, die Dichte von Populationen und ihre zeitlichen Schwankungen zu beschreiben und zu erklären. Die klassische Theorienbildung für die Beschreibung des zeitlichen Verlaufs der Populationsdichte N geht aus von der logistischen Gleichung

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(\frac{K - N}{K} \right),$$

bei der die Konstante r die potentielle Wachstumsrate der Population und die Konstante K die Gleichgewichtsdichte in einer bestimmten Umwelt bezeichnen. Um eine einfache, allgemeine Beschreibung zu erreichen, werden bei dieser Gleichung eine Reihe drastischer Vereinfachungen in Kauf genommen, z.B. wird vorausgesetzt, die betrachtete Population sei sehr groß, sei homogen, der Altersaufbau bleibe konstant oder alle Individuen hätten gleiche Eigenschaften, die Wachstumsrate werde mit steigender Populationsdichte linear vermindert, Einflüsse der Populationsdichte auf die Wachstumsrate würden sich ohne Zeitverzögerung auswirken usw. Zahlreiche Erweiterungen der logistischen Gleichung oder anders formulierte Gleichungen

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Ka 338/1 und Ha 832/1).

wurden vorgeschlagen, um von realistischeren Voraussetzungen auszugehen oder in der Beschreibung mehr Faktoren erfassen zu können.

Diesen Ansätzen ist allen gemeinsam, daß sie Größen verwenden, die die Population einschließlich ihrer Umwelt als Gesamtheit charakterisieren. Die Gleichungen beschreiben zwar den Verlauf der Populationsdichte, sie können aber prinzipiell nicht erklären, wie sich die Eigenschaften der gesamten Population aus den Eigenschaften der einzelnen Individuen und deren Beziehung zur Umwelt ergeben (siehe auch den vorhergehenden Beitrag HALBACH 1975).

Im folgenden will ich an drei Beispielen einen Ansatz erläutern, bei dem zunächst die einzelnen Individuen mit ihren populationsökologisch wichtigen Eigenschaften beschrieben werden. In synthetischem Vorgehen werden dann die Beschreibungen der einzelnen Tiere und der Umweltsituation zusammengefaßt zu einem Modell der ganzen Population.

Populationsdynamik des Rädertiers *Brachionus calyciflorus**

Um den Verlauf der Populationsdichte bei der algenfiltrierenden Rädertierart *Brachionus calyciflorus* unter definierten Bedingungen messen zu können, setzte HALBACH (1970) eine kleine Population (20 Individuen pro ml) in ein Versuchsgefäß, gab in Abständen von 12 Stunden eine konstante Menge frischer Algen zu und zählte täglich die Populationsdichte aus. Zunächst stieg die Populationsdichte an, nach einigen Tagen sank sie jedoch ab, um nach einiger Zeit wieder erneut anzusteigen (Abb. 9, für 20°C, in HALBACH 1975). Solche nicht ganz regelmäßigen Oszillationen der Populationsdichte ergaben sich auch in Parallelversuchen. Sie können annähernd mit der logistischen Gleichung beschrieben werden, wenn man eine Zeitverzögerung der Dichteabhängigkeit annimmt (Abb. 15, Mitte, in HALBACH 1975; HALBACH & BURKHARDT 1972). Damit ist nahegelegt, daß die Oszillationen von einer Zeitverzögerung herrühren. Eine weitergehende Aussage darüber, ob und welche physiologischen Eigenschaften der Rädertiere für die Oszillationen von Bedeutung sind, ist jedoch nicht möglich.

Der Lebensablauf einzelner Rädertiere ist schematisch in Abb. 14 in HALBACH (1975) dargestellt. Ein frisch aus dem Ei geschlüpfte junges Rädertier schwimmt gleich frei im Medium herum und filtriert Algen, die es aufnimmt und verdaut; aus den verdauten Algen bestreitet es Wachstum und Stoffwechsel. Wenn es eine bestimmte Körpergröße erreicht und genügend Reservestoffe angesammelt hat, kann es ein Ei bilden, aus dem nach einiger Zeit wieder ein neues Rädertier schlüpft. Bei ausreichendem Nahrungsangebot kann ein Rädertier mehrere Eier bilden. Schließlich stirbt das Rädertier auch bei optimalen Bedingungen den Alterstod, falls es nicht bei zu geringem Nahrungsangebot schon vorher verhungerte. Alter und Anzahl der Nachkommen eines Rädertiers hängen also vom Nahrungsangebot ab. Dieses wird wiederum davon bestimmt, wieviele Rädertiere gleichzeitig von den regelmäßig zugeführten Algen fressen.

Der eben beschriebene Lebensablauf läßt sich eindeutig und quantifizierbar in der algorithmischen Sprache SIMULA formulieren. Wie jeder andere mathematisch-

* Teil eines gemeinsamen Forschungsprojekts mit Prof. Dr. U. Halbach, Frankfurt.

```

#COMMENT# ALGEN-BRACHIONUS-SYSTEM
=====;

...
...

PROCESS #CLASS# ALGENZUFUHR:
#BEGIN#
ZUFUHR:
ALGENMENGE := NEUE ALGEN:
HOLD (12):
#GOTO# ZUFUHR:
#END# ALGENZUFUHR:

PROCESS #CLASS# BRACHIONUS:
#BEGIN#
MAXALTER := PSNOM (MITTELDES ALTER, STANDARDDES ALTER, 2, U):
GROSSE := KALORIEN EI:
#INTO# ALLE BRACHIONUS:
IMMATUR:
HOLD (1):
ALTER := ALTER + 1:
→ GROSSE := GROSSE + FILTRIERT ALGEN - STOFFWECHSEL * GROSSE:
#IF# GROSSE #LESS# RESERVEN #THEN# #GOTO# STIRBT:
#IF# GROSSE #LESS# KALORIEN ADULT #THEN# #GOTO# IMMATUR:
ADULT:
#IF# GROSSE #GREATER# KALORIEN ADULT + KALORIEN EI
#THEN# #GOTO# EI ANHEFTEN:
HOLD (1):
ALTER := ALTER + 1:
GROSSE := GROSSE + FILTRIERT ALGEN - STOFFWECHSEL * GROSSE:
#IF# GROSSE #LESS# RESERVEN #OR# ALTER #GREATER# MAX ALTER
#THEN# #GOTO# STIRBT #ELSE# #GOTO# ADULT:
EI ANHEFTEN:
...
GROSSE := GROSSE - KALORIEN EI:
...
SCHLUPFEN:
...
#ACTIVATE# #NEW# BRACHIONUS:
...
STIRBT:
OUT:
#END# BRACHIONUS:

...
...

VERSUCHSBEGINN:
#ACTIVATE# #NEW# ALGENZUFUHR:
#FOR# T := 1 #STEP# 1 #UNTIL# 20 #DO#
#ACTIVATE# #NEW# BRACHIONUS:

...
...

```

Abb. 1. Ausschnitt aus der Beschreibung der Rädertierpopulation in SIMULA. Im obersten Abschnitt ist die regelmäßige Algenzufuhr beschrieben, im Hauptabschnitt werden die Eigenschaften eines Rädertiers formuliert und ganz unten ist dargestellt, wie ein Versuch mit 20 Rädertieren angesetzt wird. Die mit Sonderzeichen eingeklammerten Worte sind SIMULA-Symbole. Die anderen Worte sind entweder Variablenamen, für die bei der Simulation jeweils ein bestimmter Zahlenwert oder logischer Wert steht, oder sie bezeichnen eine an anderer Stelle definierte Prozedur. Die im Text besprochene Zeile ist mit einem Pfeil versehen.

logische Formalismus ist SIMULA eindeutig definiert (DAHL et al. 1968, BIRTWISTLE et al. 1973).

Es erlaubt quantitative Aussagen auch über zeitabhängige Vorgänge. Abb. 1 zeigt einen Ausschnitt aus einer SIMULA-Beschreibung des Lebensablaufs eines Rädertiers. Diese Beschreibung kann gleichzeitig als Programm für eine Recheneinrichtung dienen, auf der das Populationsgeschehen im Ablauf der Zeit simuliert wird. Zur Simulation muß für jede in der Beschreibung verwendete Größe ein konkreter

Zahlenwert angegeben werden. Der Wert einer Größe kann entweder konstant sein oder er muß laufend neu berechnet werden. Dies sei am Beispiel der Körpermasse (= Größe) dargestellt, die alle Stunde neu berechnet wird:

$$\text{Größe:} = \text{Größe} + \text{verdaute Algen} - \text{Stoffwechselrate} * \text{Größe};$$

Die neue Körpermasse (gemessen in Kalorien) ergibt sich danach aus der bisherigen Körpermasse, zu der der Kalorienwert der zu diesem Zeitpunkt fertig verdauten Algen addiert und der im Stoffwechsel verbrauchte Kalorienwert subtrahiert wird, wobei letzterer von der Körpermasse abhängt. Die Werte für Körpermasse und verdaute Algen ändern sich laufend während der Simulation, die Stoffwechselrate bleibt konstant. Die Werte für Konstanten wie Stoffwechselrate, Filtrierleistung, Hungerreserve und Eimasse wurden an einzeln gehaltenen Rädertieren gemessen (HALBACH 1970 u.a., DOOHAN 1973, und andere) und werden zu Beginn der Simulation angegeben, während Reproduktionserfolg und Alter eines Rädertiers sich erst bei der Simulation ergeben.

Eine besondere Eigenschaft von SIMULA besteht darin, daß die Fortpflanzung einfach dadurch zu beschreiben ist, daß für jedes neue Tier eine neue Beschreibung eines Lebensablaufs generiert wird. Das Lebensschema ist das gleiche, die einzelnen Werte sind aber von Individuum zu Individuum verschieden.

Das Geschehen in der ganzen Population wird dargestellt durch die gleichzeitige Beschreibung von vielen einzelnen Rädertieren (Abb. 2). In unserem Fall beginnt die Simulation mit 20 Rädertieren unterschiedlichen Alters. In 12stündigen Abständen wird die Zufuhr einer konstanten Algenmenge angenommen. Zur Simulation genügt die Angabe der Anfangswerte, das simulierte Populationsgeschehen entwickelt sich dann ohne zusätzliche Angaben.

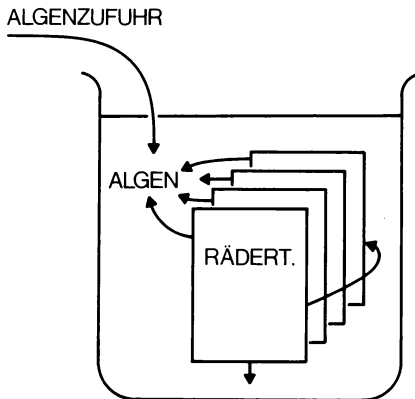


Abb. 2. Schematische Darstellung der Beschreibung und Simulation des Populationsexperiments mit Rädertieren. Die Rechtecke im Versuchsgefäß symbolisieren die quantitative Beschreibung je eines Rädertiers (entsprechend Abb. 1). Die „Rädertiere“ vermehren sich, indem sie neue Beschreibungen generieren, und sie können „sterben“, indem ihre Beschreibung entfernt wird. Die „Rädertiere“ filtrieren die „Algen“ im Versuchsgefäß und beeinflussen sich gegenseitig über die Dichte dieser „Algen“. In regelmäßigen Abständen von 12 Stunden werden die „Algen“ im Versuchsgefäß erneuert.

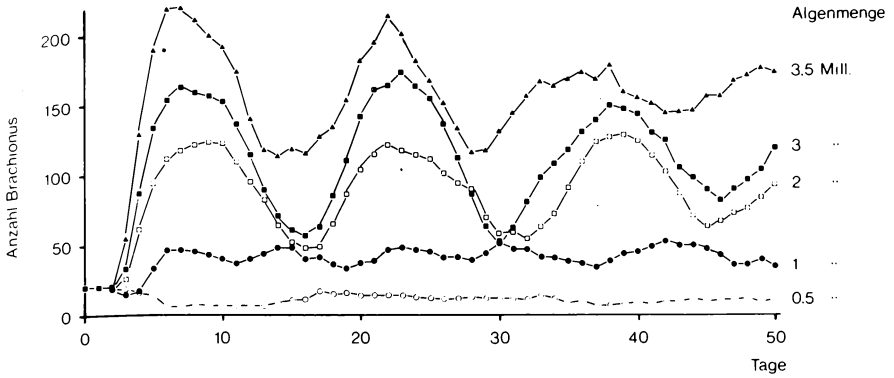


Abb. 3. Simulierter Verlauf der Populationsdichte von Rädertieren. Die einzelnen Simulationen unterscheiden sich nur dadurch, daß die alle 12 Stunden zugeführte Algenmenge von 0,5 Mill. bis zu 3,5 Mill. Algenzellen (pro ml) variierte.

In Abb. 3 ist das Ergebnis einer Serie von Simulationen dargestellt, bei der unterschiedliche Werte für die zugeführte Algenmenge angenommen wurden. Bei einer Zufuhr von nur 0,5 Mill. Algen sank die anfängliche Dichte ab und blieb auf einem gleichmäßig niedrigen Niveau, bei 1 Mill. Algen stieg die Dichte etwas an und erreichte ein mehr als doppelt so hohes Niveau, und bei 2 Mill. Algen und mehr kam es zu etwas unregelmäßigen Oszillationen um verschieden hohe Mittelwerte. Beim ursprünglichen Experiment waren 2 Mill. Algen zugeführt worden. Bei der Simulation mit diesem Wert ergab sich ein Dichteverlauf, der dem Ergebnis der Originalexperimente in mittlerer Dichte, in Amplitude und in Frequenz größenordnungsmäßig gleicht, obwohl diese Größen in der SIMULA-Beschreibung nicht verwendet wurden.

Bei einer weiteren Serie von Simulationen wurde bei gleichen Algenzugaben ein physiologischer Faktor variiert, nämlich die Verdauungsdauer (Abb. 4). Bei kurzer Verdauungsdauer stieg die Populationsdichte zu einem Gleichgewichtswert an, um den sie nur wenig pendelte. Bei einer Verdauungsdauer von 36 Stunden, die etwa den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, traten starke Oszillationen auf. Bei noch

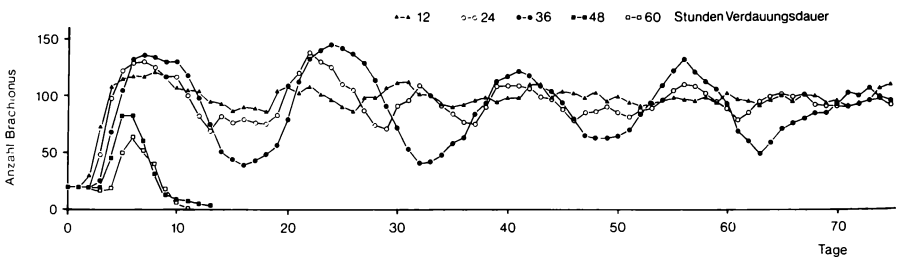


Abb. 4. Simulierter Verlauf der Populationsdichte von Rädertieren. Die einzelnen Simulationen unterscheiden sich in der Verdauungsdauer der Rädertiere. Die alle 12 Stunden zugeführte Algenmenge betrug jeweils 2 Mill. Algenzellen (pro ml).

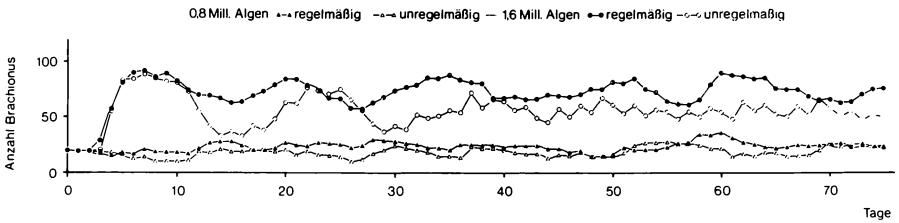


Abb. 5. Simulierter Verlauf der Populationsdichte von Rädertieren bei regelmäßiger und bei unregelmäßiger Zufuhr von Algen. Bei unregelmäßiger Zufuhr fiel jeden 5. Tag die Zufuhr aus, dafür wurden an den übrigen Tagen entsprechend mehr Algen zugegeben.

längerer Verdauungsdauer starb die simulierte Population nach einmaligem Anstieg aus.

Bei unregelmäßiger Nahrungszufuhr erreichte die simulierte Rädertierpopulation nur einen niedrigeren Durchschnittswert als bei regelmäßiger Zufuhr, obwohl die insgesamt zugegebene Algenmenge in beiden Fällen gleich groß war (Abb. 5).

Bei dieser Beschreibung wurden also nur Größen verwendet, die am einzelnen Rädertier gemessen werden konnten oder die von den Rädertieren unabhängige Umweltfaktoren waren wie die Menge der zugefügten Algen. Von diesen Größen konnte dann mit Hilfe der Simulation der Verlauf der Populationsdichte abgeleitet werden.

Verhalten einzelner Individuen und Regelung der Dichte am Paarungsplatz bei Libellen

Die Beschreibung der Rädertierpopulation im Versuchsgefäß ist verhältnismäßig einfach, weil die Rädertiere kein differenziertes Verhalten haben und weil die Versuchssituation besonders einfach war. Am Beispiel der Libellen will ich zeigen, daß eine Beschreibung mit SIMULA auch für solche Tiere möglich ist, die ein differenziertes Verhalten in einer räumlich gegliederten Umwelt zeigen. Es sei ausdrücklich betont, daß es dabei nicht um die Populationsdichte geht, sondern um die Dichte der Männchen am Paarungsplatz.

Die paarungsbereiten Männchen der Libelle *Aeschna cyanea* besuchen immer wieder kleine Gewässer, an deren Ufer sie entlang fliegen und auf Weibchen warten (KAISER 1974a). Die einzelnen Besuche dauern bis zu einer halben Stunde lang und es findet ein laufender Wechsel der Individuen am Gewässer statt. Obwohl die paarungsbereiten Männchen in unregelmäßiger Folge am Gewässer ankommen, bleibt die Anzahl der jeweils am Gewässer anwesenden Männchen annähernd konstant, weil die einzelnen Männchen bei stärkerem Andrang ihre Besuchsdauer verkürzen. Mit einem systemtheoretischen Ansatz konnten die statischen Eigenschaften dieser Regelleistung quantitativ beschrieben werden (KAISER 1974b). Dabei gelang es zwar, das Gesamtsystem in verschiedene Teilbeziehungen aufzugliedern; es ist jedoch auch bei fortschreitender Analyse nicht möglich, mit diesem Ansatz die Eigenschaften des Gesamtsystems auf die Verhaltenseigenschaften der einzelnen Libellenmännchen zurückzuführen. Diese Möglichkeit bietet nur eine Beschreibung, die vom einzelnen Individuum ausgeht.

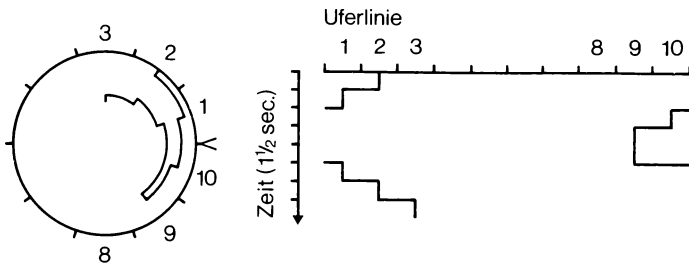


Abb. 6. Registrierung und grafische Darstellung der Flugbahn von Libellenmännchen am Gewässer. Da sich die Libellenmännchen strikt an die Uferlinie halten, kann ihre Ortsveränderung als eindimensionale Bewegung aufgefaßt werden. Links ist schematisch ein Gewässer dargestellt, dessen Uferlinie in Abschnitte von je 1 m Länge eingeteilt ist. Alle $1\frac{1}{2}$ Sekunden wird die Nummer des Uferabschnitts registriert, in dem sich das beobachtete Libellenmännchen aufhält. Die Flugbahn stelle ich grafisch dar, indem ich die Uferlinie als an einer Stelle aufgeschnitten und zur Geraden gestreckt denke. In der Senkrechten werden die Ortsveränderungen des Libellenmännchens im Ablauf der Zeit dargestellt.

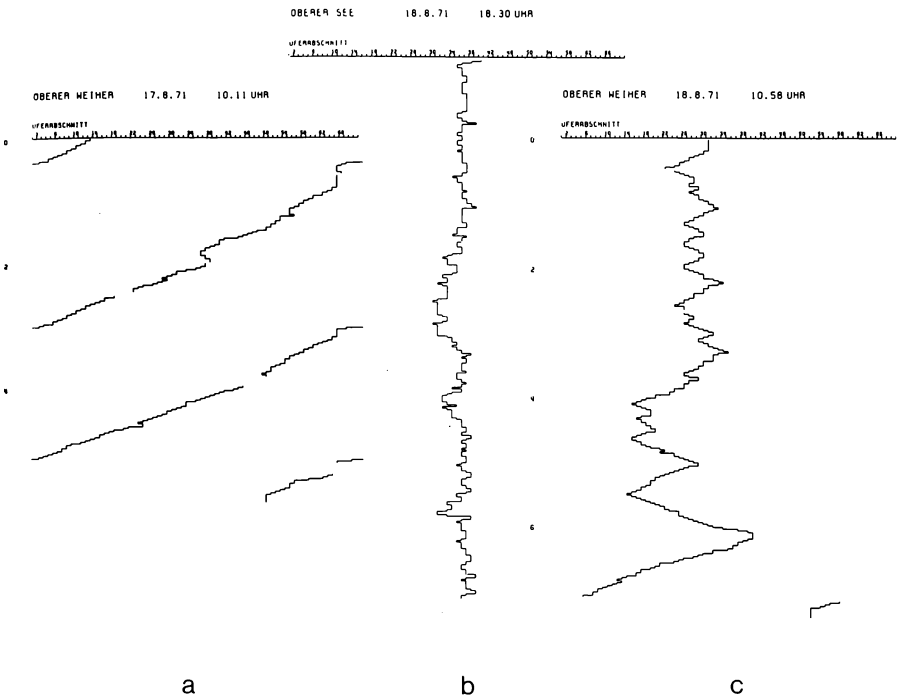


Abb. 7. Beobachtete Flugbahnen an einem Gewässer mit 69 m Umfang und nahezu homogener Uferlinie. a und b: Zwei extreme Flugtypen; c: ein mittlerer, häufiger Flugtyp.

Aus den Verhaltensbeobachtungen ist bekannt, daß die Libellenmännchen am gesamten Ufer entlangfliegen, ohne Territorien zu gründen, und daß sie miteinander kämpfen, sobald sie zufällig aufeinander treffen. In Reaktion auf einen Kampf verlassen sie häufig das Gewässer. In einem ersten Schritt will ich vom Flugverhalten der Männchen ableiten, wie häufig diese bei gegebener Dichte und Ufergestaltung aufeinander treffen. Dazu habe ich die Flugbahn paarungsbereiter Männchen im Freiland registriert, indem ich die Uferlinie in nummerierte Abschnitte von 1 m Länge einteilte und alle $1\frac{1}{2}$ Sekunden auf Tonband sprach, in welchem Abschnitt sich die beobachtete Libelle aufhielt. Die grafische Darstellung der Flugbahn ist in Abb. 6 erklärt. Drei Beispiele beobachteter Flugbahnen zeigen, wie unterschiedlich diese sein können (Abb. 7), und daß ihnen kein einfaches, direkt erfaßbares Ortsveränderungsmuster zugrunde liegt.

Ein Problem, das auch für die Populationsökologie bedeutsam ist, besteht darin, wie solche unregelmäßigen Verhaltensabläufe quantitativ zu bestimmen sind und wie man Vorhersagen darüber treffen kann (vgl. KAISER & LEHMANN 1975). Ich fasse die Flugbahn auf als Ergebnis einer forlaufenden Reihe stochastischer Entscheidungen. Bei dieser Modellvorstellung werden alle $1\frac{1}{2}$ Sekunden bestimmten Wahrscheinlichkeitsgesetzmäßigkeiten folgend konkrete Entscheidungen darüber getroffen 1. ob das Libellenmännchen seine bisherige Flugrichtung beibehält und 2. wie viele Abschnitte es in $1\frac{1}{2}$ Sekunden weiter fliegt (Abb. 8).

Die Wahrscheinlichkeitsverteilungen für diese beiden Entscheidungen ergeben sich aus den Häufigkeiten, mit denen die entsprechenden Ereignisse bei den beobachteten Flugbahnen auftraten (Abb. 9). Die Auswertung führte ich für jeweils ähnliche Flugbahnen gemeinsam durch, indem ich die beobachteten Flugbahnen in 7 Typen einteilte.

Die stochastischen Prozesse wurden in SIMULA formuliert. Damit können Flugbahnen simuliert werden, wobei jeweils die für einen bestimmten Flugtyp erhaltenen Wahrscheinlichkeitsverteilungen verwendet werden. Die simulierten Flugbahnen gleichen den Original-Flugbahnen der entsprechenden Typen (Abb. 10).

Bei der bisherigen Beschreibung und Simulation wurde nur das spontane Verhalten der Libellen berücksichtigt und dabei angenommen, daß die Uferlinie homogen sei. An vielen Gewässern ist jedoch zu beobachten, daß die Libellenmännchen vor bestimmten Uferstrecken bevorzugt hin und her fliegen; die unterschiedliche Gestal-

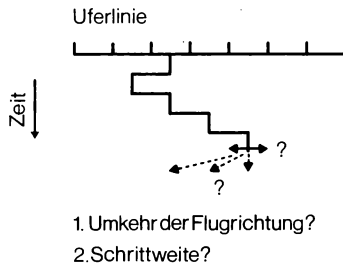


Abb. 8. Schema für die Beschreibung der Flugbahn durch stochastische Prozesse. Alle $1\frac{1}{2}$ Sekunden werden die beiden Fragen nach Umkehr der Flugrichtung und nach der Anzahl der weitergeflogenen Uferabschnitte (= Schrittweite) konkret beantwortet, wobei aus den Beobachtungsdaten gewonnene Wahrscheinlichkeitsverteilungen (s. Abb. 9) verwendet werden.

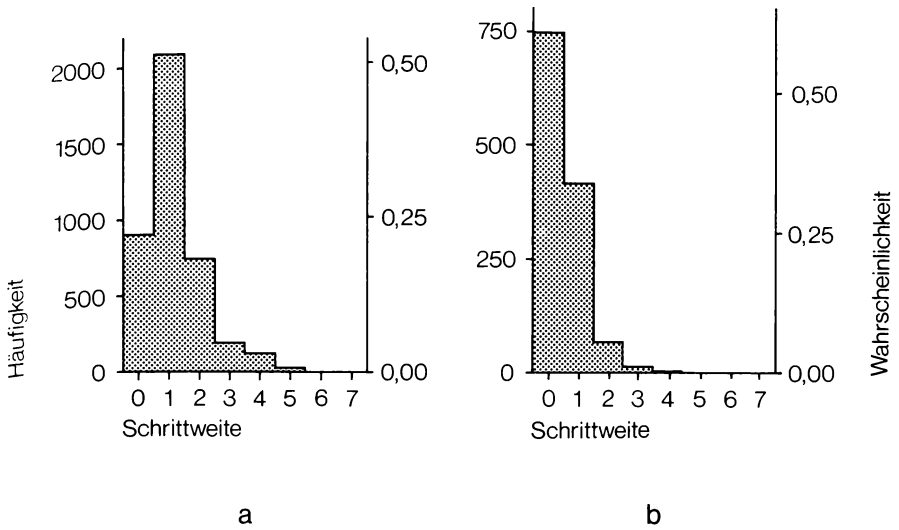


Abb. 9. Zwei Beispiele für ausgezählte Häufigkeitsverteilungen der Schrittweite. a: Flugtyp entsprechend Abb. 7a, b: Flugtyp entsprechend Abb. 7b. Die Häufigkeitsverteilungen können als Wahrscheinlichkeitsverteilungen aufgefaßt werden (rechte Skala).

tung des Ufers beeinflusst offensichtlich die Flugbahn. Dieser Umwelteinfluß auf das Verhalten kann in der Beschreibung repräsentiert werden, indem für jeden Uferabschnitt aus der Häufigkeit, mit der die Libellen ihn angefliegen haben, ein Faktor für seine Attraktivität bestimmt wird. Bei der Simulation werden dann die Wahrscheinlichkeitsverteilungen für das spontane Verhalten vor jeder Entscheidung mit den Faktoren derjenigen Uferabschnitte verrechnet, vor denen sich die Libelle gerade befindet. Bei Simulationen mit heterogenem Ufer ergibt sich eine deutliche Bevorzugung der attraktiveren Uferstrecken; diese Bevorzugung ist umso stärker, je unterschiedlicher die Uferfaktoren sind (Abb. 11).

Damit ist das Flugverhalten der Männchen am Ufer quantitativ erfaßt und beschrieben. Weitere Verhaltenseigenschaften, die in Form von Häufigkeits- bzw. Wahrscheinlichkeitsverteilungen quantitativ erfaßt wurden, sind die Besuchsdauer, die Abwesenheitsdauer, die Entfernung, auf die sich die Männchen sehen und zu kämpfen beginnen, und die Kampfdauer.

Die gesamte Situation am Gewässer ist zu beschreiben, wenn zusätzlich zur quantitativen Beschreibung des Verhaltens einzelner Männchen noch die Länge der Uferlinie und die Werte der einzelnen Uferfaktoren bekannt sind. In der SIMULA-Beschreibung können mehrere Libellenmännchen gleichzeitig am Ufer entlang fliegen; wenn sie zufällig aufeinander treffen, dann kämpfen sie miteinander. Nach abgelaufener Besuchsdauer verlassen sie das Gewässer und halten sich bis zum nächsten Besuch abseits auf (Abb. 12). Zwei Ausschnitte aus solchen Simulationen zeigen, wie unterschiedlich häufig die Kämpfe sein können je nach dem Verhalten der beteiligten Individuen (Abb. 13).

Zur vollständigen Beschreibung muß ich noch die Abhängigkeit der Besuchsdauer von den Kämpfen bestimmen, die ein Libellenmännchen während eines

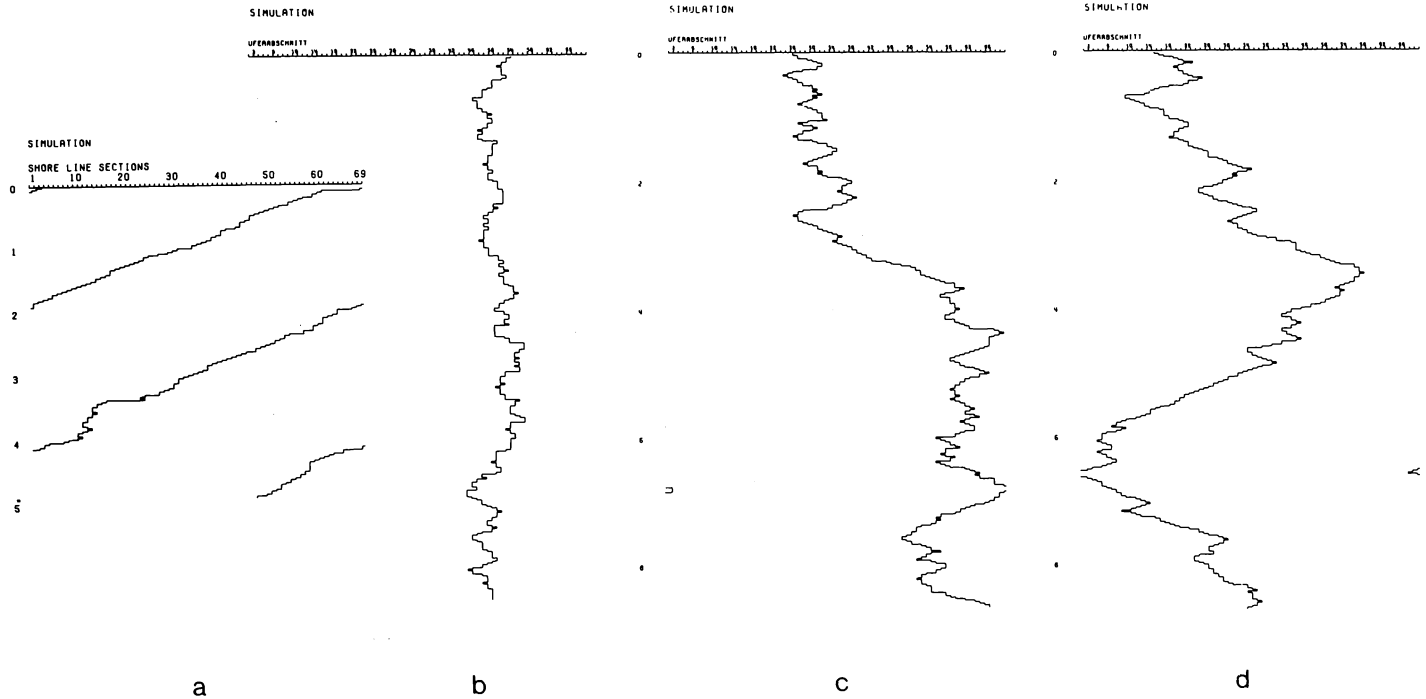


Abb. 10. Simulierte Flugbahnen. Für das Gewässer wurde eine homogene Uferlinie von 69 m Umfang angenommen. a: Simulation mit den Daten des Flugtyps entsprechend Abb. 7a bzw. 9a; b: Simulation mit den Daten des Flugtyps von Abb. 7b bzw. 9b; c und d: Simulationen mit den Daten des Flugtyps von Abb. 7c.

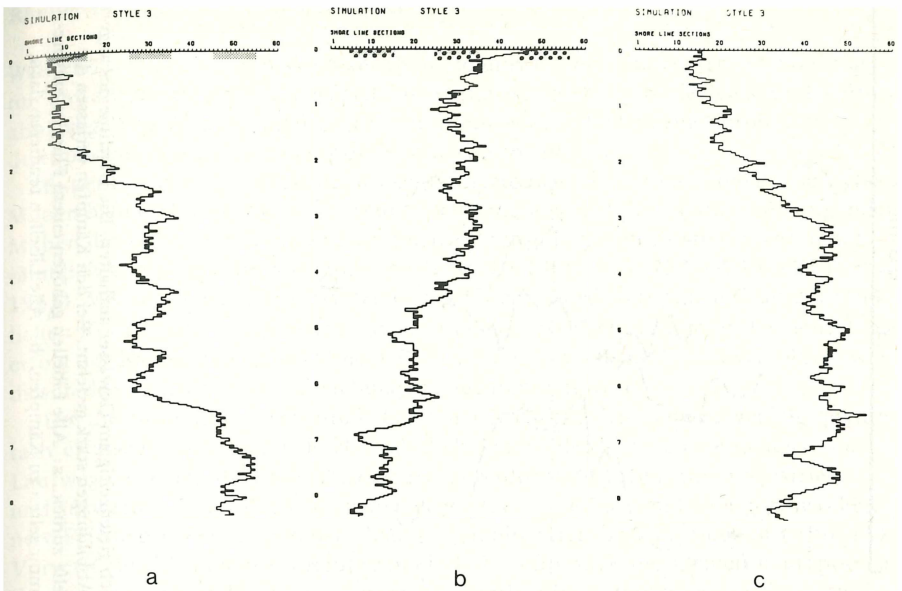


Abb. 11. Simulationen der Flugbahnen mit zusätzlichem Ufereinfluß. Für die Libellen attraktive Uferstrecken sind durch Rasterung gekennzeichnet, die Uferlinie ist 60 m lang. a: starker Ufereinfluß, b: schwacher Ufereinfluß, c: homogene Uferlinie.

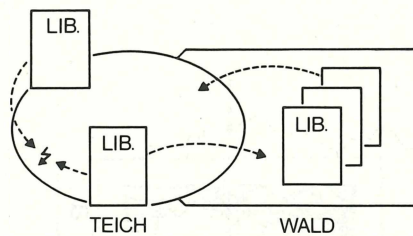


Abb. 12. Schematische Darstellung der Libellenmännchen und ihrer Besuche an einem Teich. Jedes Rechteck symbolisiert ein Libellenmännchen, das sich entweder am Teich aufhält oder abseits davon im Wald. Die Libellenmännchen am Teich bewegen sich am Ufer entlang und kämpfen miteinander, sobald sie aufeinander treffen.

Besuchs zu bestehen hat. Wenn damit dann alle wichtigen Faktoren erfaßt sind, müssen die Simulationen für Bedingungen, wie sie der Beobachtungssituation entsprechen, die gleiche Regelung der Individuendichte ergeben, wie ich sie tatsächlich beobachtete. Die Simulation dient in diesem Fall als Kontrolle, ob die Beschreibung vollständig und richtig ist. Darüber hinaus können mit Hilfe der Simulation auch Vorhersagen getroffen werden für solche Bedingungen, unter denen noch nicht beobachtet wurde.

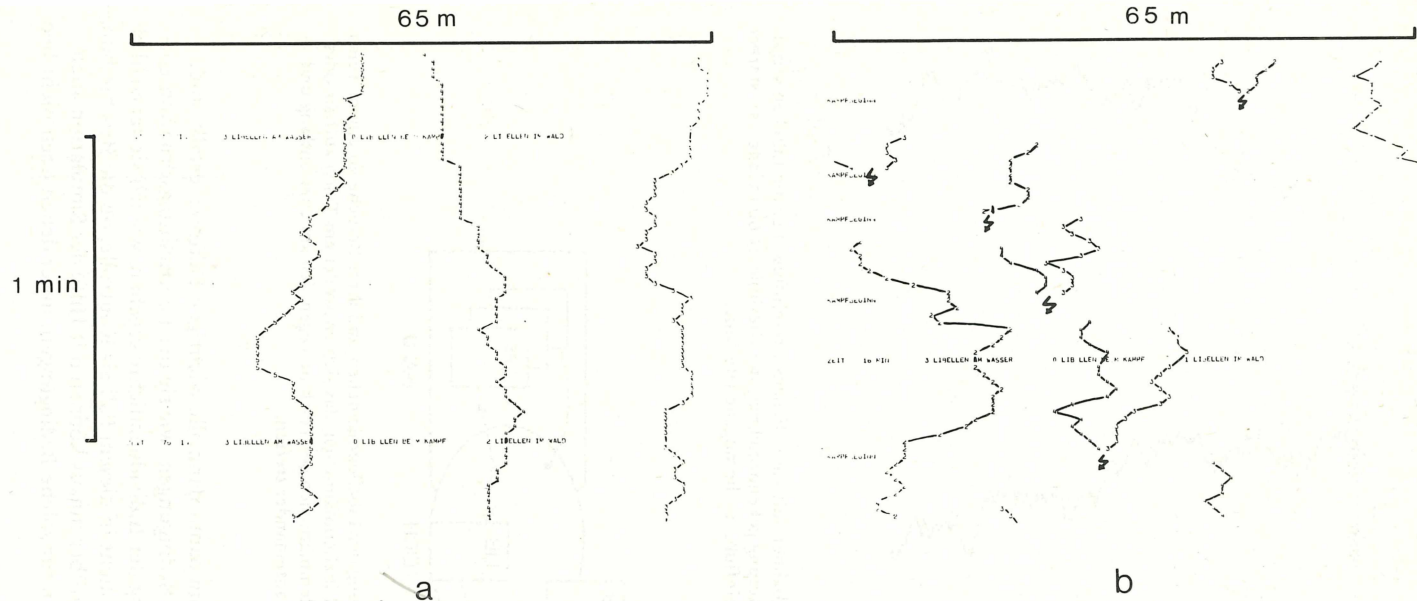


Abb. 13. Simulierte Flugbahnen und Kämpfe von mehreren Libellenmännchen, die sich gleichzeitig am Gewässer aufhalten. Die Uferlinie des angenommenen Gewässers ist 65 m lang, der Zeitmaßstab ist im Vergleich zu den vorigen Abbildungen stark gedehnt. Bei den Kämpfen verlassen die Männchen immer die Uferlinie; anschließend kehren sie zu einer zufällig gewählten Stelle zurück. a: Alle Libellen gehören einem Flugtyp entsprechend Abb. 7b an; sie tendieren dazu, an einer Uferstelle hin und her zu fliegen; es kommt selten zu Kämpfen. b: Alle Libellen tendieren dazu, weit hin und her zu fliegen; sie treffen häufig aufeinander und kämpfen miteinander.

Räuber-Beute-Beziehungen bei Milben

Während sich bei den Libellenmännchen die umweltbeeinflusste Ortsveränderung nur auf die Dichte am Paarungsplatz auswirkt, ist bei Räubern der vom Suchweg abhängige Beutefangerfolg dagegen von unmittelbarer Bedeutung für die Reproduktionsleistung und damit für die Populationsdichte.

Experimente mit Populationen von pflanzensaugenden Milben und räuberischen Milben haben gezeigt, daß bei gleichem Nahrungsangebot für die pflanzensaugenden Milben die Räuber- und die Beutepopulation umso länger koexistieren können, je räumlich komplexer die Nahrung verteilt ist (HUFFAKER 1958, HUFFAKER et al. 1963). Mit den bisherigen Ansätzen bot sich keine Möglichkeit, den Grad der räumlichen Komplexität als getrennte Größe zu erfassen. Überdies nimmt der Beutefangerfolg der Räuber mit zunehmender Dichte nicht linear zu (HOLLING 1966), wie dies in den Lotka-Volterra-Gleichungen angenommen wird.

Um die Auswirkung der räumlichen Gliederung auf den Beutefangerfolg quantitativ erfassen zu können, will ich – ähnlich wie bei den Libellenmännchen – den Laufweg einzelner Milben in verschiedenen komplizierten Labyrinthen registrieren und auswerten. Erste Versuche haben gezeigt, daß die Raubmilben eine umso kleinere Fläche pro Zeiteinheit absuchen, je komplizierter das Labyrinth ist (Abb. 14). Vorversuche, bei denen ein Räuber in ein Labyrinth mit einer kleinen Beutepopulation jeweils gleicher Dichte gesetzt wurde, ergaben im komplizierteren Labyrinth einen geringeren Beutefangerfolg des Räubers. Mein Ziel ist nun, aus der Beschreibung und Simulation des Laufverhaltens abzuleiten, wie häufig Räuber und Beute aufeinandertreffen. Daran kann sich die Beschreibung der Räuber- und Beutepopulationen in räumlich gegliederter Umgebung anschließen, wenn die reproduktionsphysiologischen Eigenschaften und Lebensdaten der Beute- und Raubmilben bekannt sind.

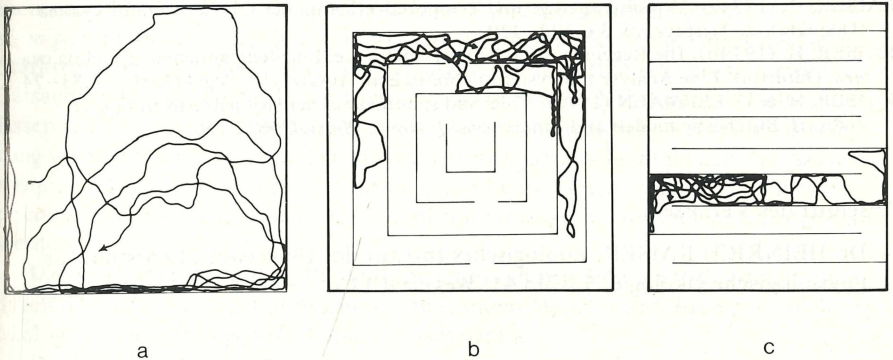


Abb. 14. Laufbahnen von Raubmilben (*Phytoseiulus riegeli*) auf 10 x 10 cm großen Flächen, Registrierdauer 10 Minuten. a: einfache Fläche, b: geschachteltes Labyrinth, c: paralleles Labyrinth.

Ausblick

Während der klassische Ansatz der Populationsdynamik deduktiv ist und allgemein gültige Aussagen anstrebt, geht der hier geschilderte Ansatz aus von an einzelnen Individuen gewonnenen Daten und direkt beobachteten Beziehungen. Er ist damit weitgehend induktiv und auf die Besonderheiten des jeweiligen Einzelfalls ausgerichtet. Die beiden Ansätze verwenden Größen, die sich auf verschiedenen hohen Integrationsniveaus beziehen, und ergänzen einander deshalb. Der vom Individuum ausgehende Ansatz bietet die Möglichkeit, die Ergebnisse von Physiologie und Verhaltensforschung in die bislang recht isoliert stehende Populationsdynamik mit einzu beziehen und so den Beitrag des einzelnen Individuums zum Geschehen in der Population abzuschätzen.

LITERATUR

- BIRTWISTLE, G.M., O.-J. DAHL, B. MYHRHAUG, K. NYGAARD (1973): Simula begin. Studentlitteratur, Lund.
- DAHL, O.-J., B. MYHRHAUG, K. NYGAARD (1968): Common base language. Norwegian Computing Centre, Oslo.
- DOOHAN, M. (1973): An energy budget for adult *Brachionus plicatilis* Muller (Rotatoria). *Oecologia (Berl.)* 13, 351–362.
- HALBACH, U. (1970): Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* Pallas. *Oecologia (Berl.)* 4, 176–207.
- HALBACH, U. (1975): Methoden der Populationsökologie. Verhandl. Ges. Ökologie, Erlangen 1974.
- HALBACH, U. & H.J. BURKHARDT (1972): Sind einfache Zeitverzögerungen die Ursachen für periodische Populationsschwankungen? *Oecologia (Berl.)* 9, 215–222.
- HOLLING, C.S. (1966): The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. ent. Soc. Can.*, Nr. 48, 1–86.
- HUFFAKER, C.B. (1958): Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27, 343–383.
- HUFFAKER, C.B., K.P. SHEA & S.G. HERMAN (1963): Experimental studies on predation: Complex dispersion and levels of food in an acarine predator-prey interaction. *Hilgardia* 34, 305–330.
- KAISER, H. (1974a): Verhaltensgefüge und Temporalverhalten der Libelle *Aeschna cyanea* (Odonata). *Z. Tierpsychol.* 34, 398–429.
- KAISER, H. (1974b): Die Regelung der Individuendichte bei Libellenmännchen (*Aeschna cyanea*, Odonata). Eine Analyse mit systemtheoretischem Ansatz. *Oecologia (Berl.)* 14, 53–74.
- KAISER, H. & U. LEHMANN (1975): Tidal and spontaneous activity patterns in fiddler crabs. II. Stochastic models and simulations. *J. cbmp. Physiol.* 96, 1–26.

Anschrift des Verfassers:

Dr. HEINRICH KAISER, Zoologisches Institut der Universität, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie, 5 Köln 41, Weyertal 119.