

## C. Populationsökologie



## C. Populationsökologie

### I. Theorie der Populationsökologie

Die Population, von Individuen derselben Art gebildet, die miteinander im genetischen Austausch stehen, ist die Grundeinheit der ökologischen Vorgänge. Die Definition ist locker: Man kann von der Uhu-population der fränkischen Alb sprechen, wenn man ganz regelmäßigen genetischen Austausch in den Vordergrund stellt; man kann von der mitteleuropäischen Uhu-population sprechen, wenn man den vorhandenen, aber relativ seltenen Austausch mit der thüringer und der alpinen Population mit ins Auge faßt.

Alle Organismen erzeugen normalerweise mehr Nachwuchs als zur Konstanzhaltung der Population notwendig wäre. So ergibt sich eine exponentielle Vermehrung, bei der nach einigen Generationen der ganze Erdball mit diesem Organismus bedeckt wäre. Somit sind Regulationsprozesse notwendig. Diese können in einer dichteabhängigen Beeinflussung der Geburtsrate oder der Sterberate bestehen. Wenn Geburtsrate und Sterberate gleich sind, bleibt die Population konstant. Eine Fülle verschiedener Faktoren und Mechanismen können diese dichteabhängige Regulation bewirken, der Ausdruck „dichteabhängig“ ist zunächst nur ein logisches Postulat ohne Erklärungsmöglichkeit.

Eine Beeinflussung der Mortalität und eine Regulation der Populationsdichte über Mortalität hat einen wesentlichen Vorteil: Durch Selektion der jeweils geeignetsten Genotypen können ununterbrochen die Anpassungen der Individuen an ihre Umwelt kontrolliert und verbessert werden. Durch den Trick der Diploidie können Pflanzen und Tiere die zunächst durchweg rezessiv auftretenden Mutationen „te-

sten“, sie als „genetische Bürde“ durch viele Generationen erhalten, ehe sie schließlich eliminiert oder in die ganze Population übernommen werden. Die Sichelzellanämie des Menschen, eine Veränderung des Hämoglobins in den roten Blutkörperchen, führt beispielsweise bei Homozygotie zu einer Totgeburt oder zum Sterben des Säuglings. Im heterozygoten Zustand leistet sie jedoch Resistenz gegenüber Malaria und ermöglicht dem Menschen damit überhaupt die Besiedlung malariagefährdeter Bezirke. Ein als genetische Bürde mitgeschlepptes Gen wird damit in entsprechenden Gebieten in fast die ganze Population übernommen.

Mortalität als Populationsregulans hat jedoch einen Nachteil: Durch nicht ganz exakte Steuerung der Mortalitätsgröße können für die Population wichtige Individuen zu einer wichtigen Zeit (Fortpflanzungsfähige zur Fortpflanzungszeit) eliminiert werden. Diese Gefahr besteht besonders bei der Dichteregulation über Räuber im weitesten Sinne. Hier sind spezifische Adaptationen evoluiert, die solchen Zufällen entgegenwirken.

Dabei stellt sich die Frage, auf welchem Niveau eine Population einreguliert wird. Zweifellos gibt es ein Optimum — weder eine zu geringe noch eine zu hohe Dichte ist optimal. Die Definition dieses Optimums ist jedoch schwierig. Handelt es sich um den Bereich, in dem die Organismen die höchste Produktion zeigen oder den Bereich mit der geringsten Mortalität? Beide brauchen nicht zusammenzufallen. Ist eine kontante Populationsgröße optimal oder sind schwankende Populationen eher als optimal zu bezeichnen?

Die Populationsökologie hat in den letzten Jahrzehnten durch weitgehende Mathema-

tisierung einen starken Aufschwung erfahren. Viel mehr als bei der Autökologie, die weitgehend auf Physiologie und Biochemie basiert, ist Populationsökologie heute eine mathematische Wissenschaft mit einem ähnlich universellen Anspruch. („Alle biologischen Probleme, die sich mit mehr als einem Organismus beschäftigten, gehören zum Themenkreis der Populationsbiologie“ — so ein Zitat.) Hier liegt auch eine Gefahr: Ähnlich aussehende Phänomene, die ganz verschiedene Ursachen haben, werden unter der gleichen mathematischen Beschreibung subsumiert — ohne daß man sieht, daß es sich eben nur um eine Beschreibung und keine kausale Erklärung handelt.

## II. Populationsgenetik

Die Organismen einer Population gehören einem gemeinsamen Gen-Pool an. Nicht jedes Individuum verfügt über die gesamte genetische Information, die in der Population gespeichert ist. Die Individuen einer Population sind also genetisch nicht einheitlich. Faßt man die gesamte genetische Information einer Population zusammen, so ergeben sich für verschiedene Gene unterschiedliche Häufigkeit. Unter der Voraussetzung, daß die Individuen sich zufallsgemäß miteinander paaren, daß also keine bevorzugten Paarungen stattfinden und unter der Voraussetzung, daß keine Selektion in irgendeiner Richtung stattfindet und unter der dritten Voraussetzung, daß wir es mit einer großen Population zu tun haben, bleiben diese unterschiedlichen Genhäufigkeiten (vielfach auch Genfrequenzen genannt) unbegrenzt lange erhalten (Hardy-Weinberg-Gesetz). Das gilt bei diploiden Organismen ebenso wie bei haploiden. Man kann sich das leicht klarmachen. Nehmen wir an, wir hätten sechs Mäuse, von denen eine die genetische Information AA hätte, drei die genetische Information Aa und zwei die genetische Information aa. Bildet jedes dieser Individuen zwei Gameten, so erhalten wir sechs

Eier und sechs Spermien. Drei Eier haben die Information A, drei Eier die Information a, zwei Spermien haben die Information A und vier Spermien die Information a. Bei zufallsgemäßer Paarung ergeben sich in der nächsten Generation wiederum sechs Tiere, von denen eins die Information AA hat, zwei die Information aa und drei die Information Aa. In Wirklichkeit wird bei einer so kleinen Population kaum der Zufall in dieser Weise wirken. Es könnten auch zwei Individuen AA, drei Individuen aa und ein Individuum Aa entstehen. Diese Erscheinung kommt jedoch nur in kleinen Populationen vor, wir bezeichnen sie als genetische Drift. In großen Populationen, wie wir sie normalerweise vor uns haben, verschieben sich die Genfrequenzen infolge der Selektion. Unter wechselnden Umweltbedingungen sind jeweils unterschiedliche Individuen im Vorteil und haben daher größere Chancen im Kampf ums Dasein. So verschieben sich in aufeinanderfolgenden Generationen am gleichen Ort Genfrequenzen: Bei Organismen mit vielen Generationen im Jahr nehmen im Laufe des Sommers immer mehr die Individuen zu, die an sommerliche Verhältnisse angepaßt sind. Mit sinkenden Temperaturen im Herbst nimmt ihre Zahl wieder ab, um für Individuen, die an kühlere Bedingungen angepaßt sind, Platz zu machen. Im Laufe eines Jahres wird also die genetische Information, die das Durchschnittsindividuum einer Population mit vielen Generationen pro Jahr hat, verschoben. Bei *Drosophila*-Arten ist dies an vielen Stellen der Erde nachgewiesen (Abb. 83). Auch bei dem Marienkäfer *Adalia bipunctata* haben wir solche Verhältnisse. Eine optimale genetische Anpassung an die wechselnden Bedingungen wird auf diese Weise garantiert. Die Population kann unter wechselnden klimatischen Bedingungen eine hohe Vermehrungsrate erzielen. Die gleiche Beobachtung macht man auch bei Organismen, die nur eine Generation pro Jahr oder weniger durchmachen. Beim Ergrünen der Waldbäume fällt regelmäßig auf, daß einzelne

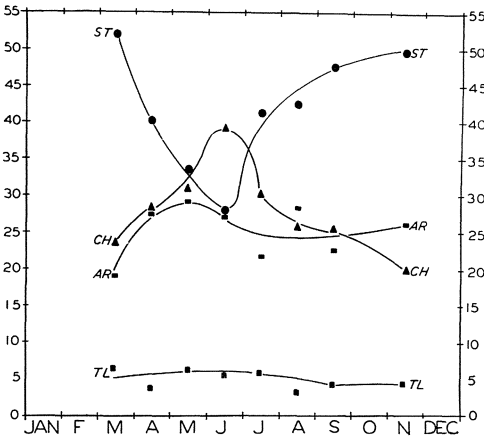


Abb. 83. Änderungen der genetischen Information einer Population in Raum und Zeit. *Drosophila pseudoobscura*. Verschiebungen von Gen-Häufigkeiten im Jahreslauf an einem Ort (Kalifornien). Diese Verschiebungen ähneln geographischen Verschiebungen quer durch die Vereinigten Staaten von Texas bis Kalifornien. (Aus Dobzhansky, 1974)

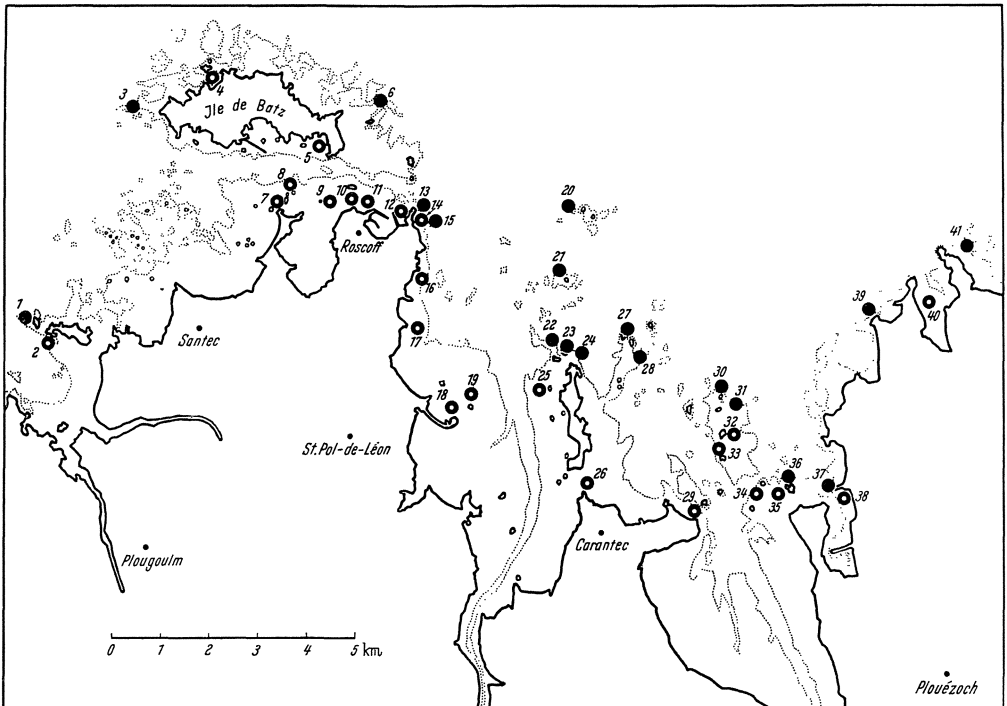
Baumindividuen der Masse vorhereilen und einzelne sehr viel später kommen. In günstigen Jahren ohne späte Nachtfroste sind die Vorläufer genetisch begünstigt und erreichen eine vergleichsweise hohe Produktion. In Jahren mit späten Frösten laufen sie Gefahr, überhaupt keine Produktion zu erleben, da all ihre Knospen und Blätter irreversibel geschädigt werden. Diese Individuen stellen gleichzeitig das genetische Reservoir unseres Waldes dar für langfristige großklimatische Änderungen, denen die Art begegnen muß. Bei einer Verkürzung der Vegetationsperiode im Laufe der Jahrhunderte und bei einer Verlängerung vermag die Population zu reagieren, ohne daß eine einzige Mutation notwendig wäre. Bei der geringen Wahrscheinlichkeit einer günstigen Mutation bei so langlebigen Organismen wie Bäumen ist dies eine wesentliche Grundlage des Anpassungsverhaltens. Auch in all unseren Tierpopulationen finden wir Individuen, die von der Norm abweichen. Unsere Feldgrille geht normalerweise im vorletzten Larvenstadium im Herbst in Diapause. Die beiden letzten Häutungen wer-

den erst nach der Diapause im Frühjahr durchgeführt. In sehr warmen Sommern kann jedoch ein sehr geringer Teil der Population Mitteleuropas — unter 1% der Tiere — ohne Diapause sich sofort zur Imago verwandeln. Diese Tiere überleben bei uns den Winter nicht. Sie stellen jedoch das Reservoir der Population dar, mit dem langfristigen klimatischen Schwankungen begegnet wird. Noch deutlicher wird dieses Prinzip bei Arten, die über viele Breitengrade hinweg vorkommen. Sie sind hinsichtlich ihres Zugverhaltens, ihres Winterschlafs oder ihrer Diapause durchweg über die im Jahreslauf wechselnde Photoperiode in die wechselnden Jahreszeiten eingeklinkt. Berühmt geworden ist das Beispiel der Ampfereule *Acronycta rumicis*, die vom Schwarzen Meer bis an die finnische Grenze in Rußland vorkommt. In Leningrad durchläuft diese Eule nur eine Generation pro Jahr und geht bereits in Diapause, wenn die Tage auf dieser nördlichen Breite noch sehr lang sind: Dann nämlich wird es bereits Herbst, die Raupen finden keine Nahrung mehr und es wird kalt. Am Schwarzen Meer werden drei bis vier Generationen durchlaufen, die Tiere gehen bei sehr kurzen Tageslängen erst spät im Jahr in Diapause. Sie erwachen aus dieser Diapause auch bei sehr kurzen Tageslängen im Frühjahr, während die Leningrader Population lange Tageslängen für das Erwachen benötigt. Die dazwischen liegenden Populationen verhalten sich Schritt für Schritt intermediär. Eine Bastardierung zwischen Angehörigen zweier verschiedener Populationen führt jeweils zu einem intermediären Verhalten. Daraus ist zu schließen, daß diese Einklinkung in den Jahreslauf polygen gesteuert wird. Diese Angaben betreffen natürlich nur den größeren Teil jeder Einzelpopulation. In jeder Population sind jedoch einzelne Individuen vorhanden, die nach ihrer photoperiodischen Reaktion einer ganz anderen Population zugerechnet werden müßten. Welche gewaltigen Effekte unterschiedliche Genotypen haben können, sei am Beispiel des Menschen dargestellt. Für den



Mitteleuropäer ist Milch und sind Milchprodukte eine wichtige normale und regelmäßige Nahrung. Fast für alle Menschen außerhalb Mitteleuropas kann das jedoch nicht gelten: Milchzucker kann von den meisten Menschen nur in früher Jugend gespalten werden. In Mitteleuropa können 2–10% der Erwachsenen ebenfalls keinen Milchzucker spalten, in Afrika und Asien dagegen sind es 90–98% der Erwachsenen. Der mit der Milch bzw. ihren Produkten aufgenommene Milchzucker gelangt über Diffusion in das Blutgefäßsystem und wird hier unkontrolliert abgebaut. Diese Abbauprodukte stören das Säuren-Basen-Gleichgewicht im Blut und führen zu Erkrankungen. Ebenso wird der im Darm vorhandene Milchzucker unkontrolliert abgebaut, die Abbauprodukte führen zu unkontrollierten Gärungen, welche Darmkrankheiten verursachen. Ähnliches gilt für die Abhängigkeit von Vitamin D (Calciferol) (vgl. S. 60).

Die unterschiedliche genetische Struktur der Einzelindividuen in der Population führt also unter sich ändernden Umweltbedingungen aufgrund der Selektion zu einer adaptiven Veränderung der Reaktionsnorm der Population — zu einer Evolution. Diese Evolution ist möglich ohne eine einzige Mutation. Durch Abtasten der genetischen Information in aufeinanderfolgenden Monaten, in aufeinanderfolgenden Jahren oder an verschiedenen Orten ist es daher möglich, auf unterschiedliche Umweltbedingungen zu reagieren (Abb. 83 u. 84). Damit eine derart lokale Anpassung des Genoms sich in der Population durchsetzen kann, ist eine gewisse Inzucht notwendig. Auf der anderen Seite sind die Schattenseiten einer solchen Inzucht wohlbekannt. In der Population, so muß daher theoretisch gefordert werden, sollte eine Balance zwischen Inzucht und Inzuchtvermeidung bestehen. Bisher gibt es dafür keine experimentellen Belege.



**Abb. 84.** Verteilung verschiedener genetischer Formen von *Purpura lapillus* an der französischen Küste. ● Kolonie mit 13 Chromosomen auf geschützten Flächen, ○ Kolonie mit 18 Chromosomen auf brandungsexponierten Flächen. (Aus Staiger, 1954)

Theoretisch gilt dies Prinzip nur für unendlich große Populationen — also in Wirklichkeit für sehr große Populationen. Bei sehr kleinen Populationen kann man aus einer gleichsinnigen Populationsänderung im Laufe mehrerer Generationen jedoch nicht ohne weiteres auf eine adaptive Änderung, wie soeben besprochen, schließen. Bei kleinen Populationen kann vielmehr genetische Drift auftreten — eine Zufallskombination von Genen kann sich über mehrere Generationen hin zufällig fortsetzen und damit eine gerichtete Veränderung der Population über mehrere Generationen bewirken. Bei sehr großen Populationen ist das höchst unwahrscheinlich — so gut wie unmöglich. Ein berühmtes Beispiel für eine solche genetische Drift in einer kleinen Population sind die Kolkkraben der Färöer-Inseln. Um die Jahrhundertwende war die Population berühmt, da sie relativ häufig gescheckte Individuen enthielt, die sich rezessiv vererbten. Heute sind die Raben der Färöer schwarz wie ihre Verwandten in Schottland und Island. Ganz sicher hat es für die weißen Raben der Färöer um die Jahrhundertwende keinen Selektionsvorteil gegeben. Wir können sicher sein, daß es sich hier um eine genetische Drift in einer kleinen Population handelte (vgl. Salomonsen, 1937).

Diese Tatsache hat für den modernen Naturschutz erhebliche Bedeutung. Naturschutzgebiete werden immer engräumiger, die hier überlebenden seltenen Pflanzen- und Tierformen stellen nur noch sehr kleine Restpopulationen einer einstmalig sehr großen zusammenhängenden Population dar. Beim Auftreten genetischer Drift in kleinen Populationen ist nie auszuschließen, daß ganz plötzlich diese Population zusammenbricht und ausstirbt: Durch die genetische Drift, die Zufallsänderung in der Population, sind hier die wesentlichen genetischen Informationen für das Überleben verlorengegangen. Der Verlust einer genetischen Information in einer großen Population ist dagegen so gut wie unmöglich. Damit haben natürliche große Populationen ein großes Reservoir an genetischer

Information, die normalerweise gar nicht benötigt wird, die vielleicht sogar als schädlich erscheint: die genetische Bürde. Aber: Diese genetische Bürde kann unter bestimmten Umweltbedingungen von ausschlaggebender positiver Bedeutung sein. Als genetische Bürde sind in jeder Population eine Fülle von offensichtlich überaus schädlichen gefährlichen Erbinformationen vorhanden. Sie kommen normalerweise nicht zum Tragen, da sie rezessiv sind und so ihre Wirkung fast immer durch ein dominantes Gen überdeckt wird. Beispiele für solche schädlichen, ja gefährlichen Erbanlagen sind beim Menschen Rot-Grün-Blindheit, Bluterkrankheit oder Galaktose-Anämie (vgl. Sperlich, 1973).

Wenn aber alle Individuen in der Population verschieden sind, so hat das ganz sicher seine Bedeutung für die Neubesiedlung eines Lebensraums — etwa einer Insel. Die Besiedlung eines solchen Raums erfolgt ja durch einige wenige Individuen. Damit hat die sich entwickelnde neue Inselpopulation nur einen Teil der genetischen Information der Ursprungspopulation. Von vornherein ist daher ein anderes Aussehen der Inselpopulation gegenüber der Ausgangsnorm wahrscheinlich — und wenn kein anderes Aussehen, so eine andere Reaktionsform im physiologischen Verhalten. Dieser Gründereffekt erklärt die starke Tendenz zur Rassenbildung auf gar nicht weit voneinander entfernten isolierten Inseln.

Letzten Endes haben wir also in jeder Population einen äußerlich im allgemeinen nicht sichtbaren Polymorphismus vor uns, der bei sich nicht ändernden Umweltbedingungen relativ konstant bleibt. Dieser Polymorphismus kann auch im äußeren Aussehen der Tiere und Pflanzen seinen Niederschlag finden. Die große Variabilität des Mäusebussards, des Kampfläufers, der Schnirkelschnecken (*Cepaea*), vieler Zikaden (*Mocydiopsis*) sind Beispiele dafür. Wesentlich ist, daß in der Population rein zufällige Paarungen erfolgen und nicht Paarungen, die aufgrund des Aussehens gesteuert werden. Auch ist wesentlich, daß keine dieser Typen im Kampf

ums Dasein deutlich überlegen oder unterlegen ist. Bei den Schnirkelschnecken können auf verschiedenen Wirtschaftsflächen jeweils bestimmte Typen den Vögeln besonders leicht zugänglich sein und damit in der Selektion benachteiligt. Bei dem in Mitteleuropa üblichen Wechsel der angebauten Pflanzen werden jedoch in einem Jahr die einen, in dem anderen Jahr die anderen Typen bevorzugt.

Bewohner langfristig konstanter Lebensräume sind in Richtung auf größtmögliche gleichmäßige Nutzung dieses Lebensraumes ohne seine Beeinflussung selektiert worden; Bewohner rasch entstehender und wieder vergehender Habitate sind auf rasche Besiedlung, rasche vollständige Ausnutzung dieser Habitate und ebenso rasches weitverbreitetes Suchen nach einer neuen günstigen Stelle selektiert. Im ersten Fall sprechen wir von K-Strategen (sie sind an die Kapazität ihres Lebensraums angepaßt), im zweiten von r-Strategen (sie haben sehr hohe Fortpflanzungsraten entwickelt, sehr hohe Entwicklungsgeschwindigkeiten und eine starke Tendenz zum Verlassen des Lebensraums). Zwischen beiden existieren natürlich beliebig viele Übergänge. Im allgemeinen kann man große langlebige Tiere und Bäume als K-Strategen auffassen, kleine Tiere und Pionierarten unter den Pflanzen als r-Strategen. Daher finden sich r-Strategen vor allen Dingen in rasch entstehenden und rasch vergehenden Lebensräumen (Regenwassertümpel, Erdhaufen an den Höhlen bodenbewohnender Säugetiere); sie pflanzen sich vielfach parthenogenetisch fort (*Daphnia*, Rotatorien, Blattläuse). All diese Formen können in kurzer Zeit eine große Population aufbauen, sie können sich jedoch im Gegensatz zu den K-Strategen nicht gegen eine starke Konkurrenz halten. Sie sind nur in einem konkurrenzarmen oder konkurrenzfreien Lebensraum wirklich existenzfähig. Die rasche Besiedlung von Lebensstätten, die im Frühjahr für wechselwarme Tiere günstig werden, erfolgt vielfach auch über r-Strategen. K-Strategen dagegen zeichnen sich durch

Konkurrenzfähigkeit aus, hohe Lebensdauer, geringe Nachkommenzahl. Ihre Artenzahl ist besonders hoch in Lebensräumen, die durch Jahrhunderte existieren. Als Beispiel mag die Tabelle 7 dienen, aus der deutlich hervorgeht, daß langlebige Pflanzen vor allem in Wald- und Steppengebieten dominieren, während einjährige, also rasch siedelnde Formen in Wüsten und Halbwüsten stark vertreten sind, wo nach plötzlichen Regenfällen rasches Wachstum notwendig ist.

Rasch vergehende und langfristig konstante Lebensräume sind natürlich wiederum relative Begriffe: in sehr lebensfeindlichen Gebieten wie in der Spritzwasserzone des Meeres, im hochalpinen und im polaren Bereich, in extremen Wüstengebieten erfolgt eine starke mechanische Verwitterung, die Felsen offenlegt und auf denen r-Selektionisten rasch siedeln können. Die Flechten, die dies tun, tragen die typischen Merkmale von r-Selektionisten: Sie haben eine sehr hohe Vermehrungsrate und sind praktisch allgegenwärtig. So können sie überall als Erstbesiedler, als Pionierpflanzen auftreten. Viele verschiedene Arten können nebeneinander auf dem gleichen Felsen zu finden sein, ohne daß ökologische Unterschiede zwischen ihnen erkennbar würden. Aber in diesen lebensfeindlichen Gebieten wachsen die Flechten dann äußerst langsam und hier existieren Pionierpflanzen über sehr lange Zeiträume: Bis 4000 Jahre alte Flechtenindividuen sind beschrieben worden. Daher darf man nicht übersehen, daß auch in sehr konstanten Lebensräumen Untersysteme mit r-Strategen existieren. Tierkot und Tierleichen im Urwald stellen beispielsweise solche Untersysteme dar. Auch kann eine Art vom r-Strategen zum K-Strategen werden: Die Wasserflöhe unserer großen Seen vermehren sich im Frühjahr massenhaft (Parthenogenese), bei Erreichen der Kapazität des Lebensraumes schalten sie auf bisexuelle Vermehrung um (K-Strategie), das gleiche gilt für Rotatorien. K- und r-Strategien sind also nur graduell verschieden, an Extremfällen kann man Probleme

**Tabelle 7.** Einige Konsequenzen von r- und K-Selektion. (Aus Stern u. Tigerstedt, 1974, verändert)

|  | r-Auslese   | K-Auslese  |
|--|---|--|
| Klima                                  | Variabel und/oder nicht voraussagbar, unsicher  | ziemlich konstant und/oder voraussagbar, sicherer  |
| Mortalität                             | oft katastrophisch, nicht gerichtet, Dichte-unabhängig  | mehr gerichtet, Dichte-abhängig  |
| Populationsgröße                       | in der Zeit variabel, kein Gleichgewicht, normalerweise weit unterhalb K der Umwelt, ungesättigte Ökosysteme oder Teile davon, ökologische Vakuums, jährliche Wiederbesiedlung  | ziemlich konstant in der Zeit, Gleichgewicht bei oder nahe K der Umwelt, gesättigte Ökosysteme, wiederbesiedeln nicht notwendig  |
| Intra- und interspezifische Konkurrenz | Variabel, oft lax   | normalerweise intensiv   |
| Auslese begünstigt:                    | <ol style="list-style-type: none"> <li>1. rasche Entwicklung</li> <li>2. hohes <math>r_{\max}</math></li> <li>3. frühe Reproduktion</li> <li>4. kleines Körpergewicht</li> <li>5. Semelparität: Einmalige Reproduktion</li> </ol> | <ol style="list-style-type: none"> <li>1. langsame Entwicklung</li> <li>2. größere Konkurrenztauglichkeit</li> <li>3. niedrige Schwellen der Ressourcen</li> <li>4. verzögerte Reproduktion</li> <li>5. größeres Gewicht</li> <li>6. Iteroparität: wiederholte Reproduktion</li> </ol> |
| Länge des Lebens                       | kurz, gewöhnlich weniger als 1 Jahr   | lang, gewöhnlich mehr als 1 Jahr   |

gut veranschaulichen. Sie sind jedoch keine absoluten Größen (vgl. auch S. 138, 257) (vgl. Sperlich, 1973; Stern u. Tigerstedt, 1974). Wir sprechen daher von einem r-K-Kontinuum.

Wie rasch unter Umständen die Evolution erfolgen kann, zeigt die Veränderung von Pflanzen, die zu Ackerunkraut wurden. Der Leindotter *Camelina sativa linicola* (Cruciferae) ist mit seinen dünnen unverzweigten Stengeln und den kleinen blassen Blättern dem Flachs (*Linum usitatissimum*, Linaceae) sehr ähnlich. Beide Pflanzen kommen zusammen vor, der Leindotter also in den Flachsfeldern. Er stammt von einer wilden, nicht so hochwüchsigen Pflanze (*C. gabrata*) ab, die als Unkraut in die Flachsfelder geriet, aber nicht sehr auffiel und sich so zufällig als geschützte Kulturpflanze getarnt in die Pflege des Menschen einschlich. Sie wurde natürlich ebenso behandelt wie der Flachs. Längere Stengel mit weniger Verzweigungen sind in einem Feld hochwüchsiger Pflanzen wichtig; der Flachsleindotter zeigt dieses Merkmal heute erblich auch da, wo er allein wächst.

Aber auf diese Ähnlichkeit kommt es gar nicht an, wo es um die Pflege durch den Menschen geht. Denn man kann aus einem Getreidefeld selbst auffälliges Unkraut nicht entfernen (wie etwa Mohn oder Kornblumen aus Getreidefeldern); die Felder sind zu groß und man würde zuviel Schaden anrichten, wollte man das Unkraut beseitigen. Etwas anderes ist wesentlicher: Ursprünglich springen die Klappen der reifen Früchte glatt und leicht vom kräftigen Rahmen der Scheidewand ab; das ist für die Pflanze unter natürlichen Bedingungen zum Ausstreuen und zur Verbreitung notwendig. In den Feldern aber wurden vom Menschen gerade diejenigen Samen zusammen mit dem erntereifen Flachs eingesammelt, die noch in den Früchten saßen. Diese Samen gelangten dann beim Dreschen in die Leinsaat und damit unter die Obhut des Menschen. Sie hatten also sehr viel größere Verbreitungschancen als die Wildform. Beim Flachsleindotter bleiben die Klappen der Früchte geschlossen. In die Aussaat kamen natürlich nur diese Sorte Samen. Man benutzt

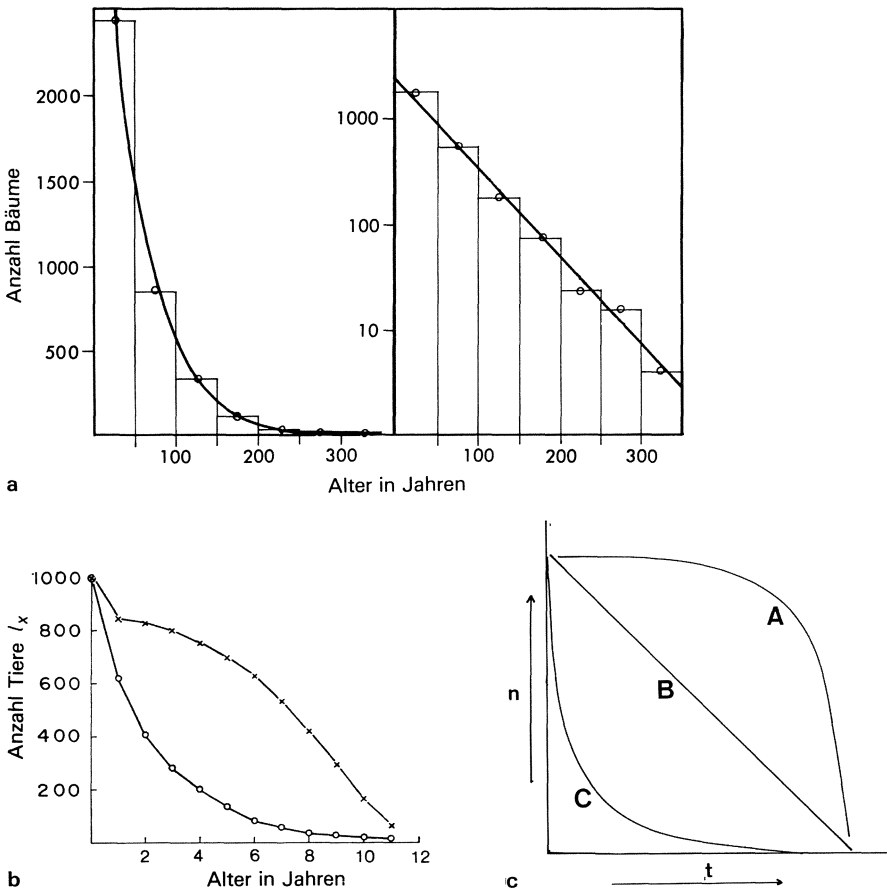
Worfelmaschinen, um die Körner von der Spreu zu trennen. Wichtig beim Worfeln ist eine Kombination von Größe und Gewicht. Und diese Kombination entspricht beim Leindotter der der Flachssamen. Die Worfelmaschinen schleuderten daher die Leindottersamen genauso weit wie die Flachssamen. So kommen diejenigen Samen automatisch in die Flachssaat, die von der Maschine entsprechend weit geworfen werden. Bei diesem Zusammenwirken von Faktoren stellt sich die Ähnlichkeit im ausgelesenen Merkmal ganz von selbst ein, ohne irgend eine Absicht vonseiten der Pflanze, der Maschine oder des Menschen. Rückkreuzungen des Leindotters mit sei-

nen Verwandten zeigten, daß auch hier die mimetischen Merkmale genetisch verankert und mehrere Gene dafür verantwortlich sind.

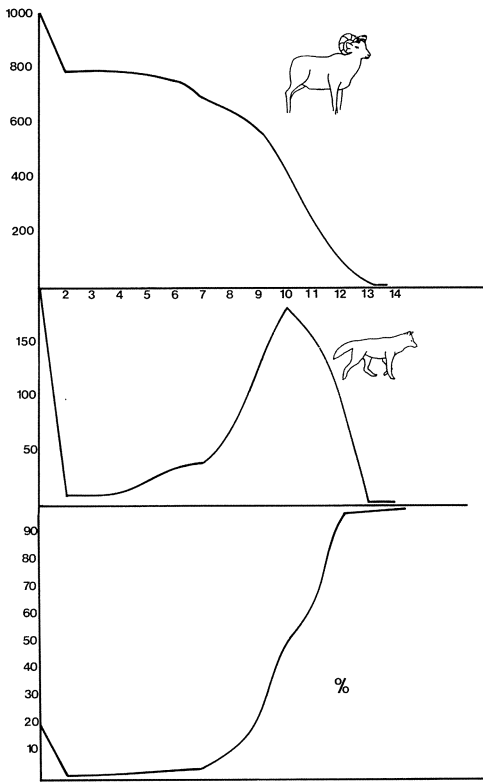
So wie es den Flachsleindotter gibt, so gibt es entsprechende Varietäten auch für verschiedene Getreidearten und ähnliche Beispiele würden sich auch für andere Ackerunkräuter beibringen lassen (Wickler, 1973).

### III. Demographie

Registrieren wir alle Angehörigen einer Organismenart in einem gegebenen Raum,



**Abb. 85 a-c.** Mortalitätskurven. **a** Alterszusammensetzung von Eichen in einem Urwald Nordamerikas. *Links:* Arithmetische Skala, *rechts:* logarithmische Skala. (Aus Whittaker, 1970). **b** Überlebenskurven von Kiebitzen ( $\times$ ) und Hausschafen ( $\circ$ ) (Abszisse: Jahre). (Aus Pielou, 1974). **c** Die drei üblicherweise dargestellten Mortalitätskurven schematisch



**Abb. 86.** Überlebenskurve des Bighorn-Schafes in Nordamerika (*oben*), Zahl der von Wölfen erbeuteten Bighorn-Schafe aus verschiedenen Altersklassen (*mitte*) und Anteil der von Wölfen erbeuteten Bighorn-Schafe an den verschiedenen Altersklassen. Sehr alte Bighorn-Schafe werden praktisch hundertprozentig vom Wolf erbeutet, bei Tieren zwischen 2 und 7 Jahren hat der Wolf praktisch keine Chance. (Nach Daten von Geist, umgezeichnet und zum Teil neu berechnet)

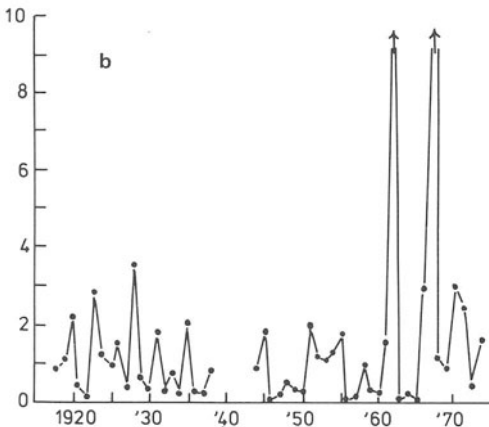
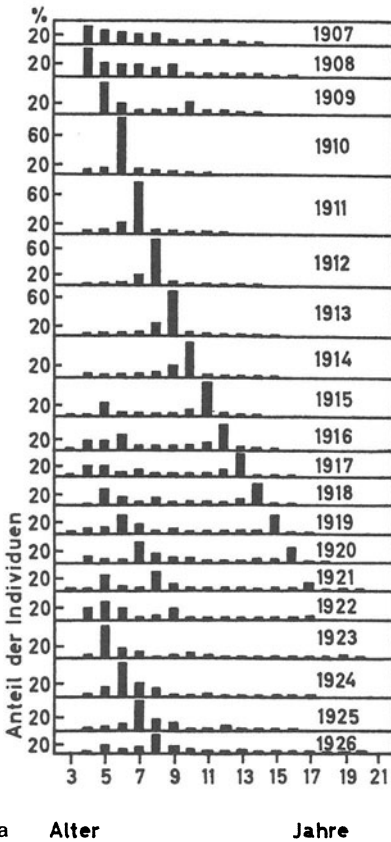
so erhalten wir (wenn diese Art nicht Wanderungen zwischen verschiedenen Lebensräumen durchführt) durchweg eine charakteristische Altersklassenverteilung (Abb. 85 u. 86): Junge Organismen sind in sehr viel höherer Anzahl als alte vorhanden. Das Überwiegen der jugendlichen Stadien ist um so größer, je höher die Vermehrungsrate des Organismus ist. Aus diesen Altersklassenverteilungen ist zu schließen, daß die Mortalität nicht während des gesamten Lebenszyklus gleichmäßig erfolgt, sondern daß jugendliche Organismen eine besonders hohe Mortalität haben. Die Abb. 85 zeigt die üblicherweise

dargestellten Beziehungen zwischen Alter und Mortalität. Nur die Kurve C dürfte realistisch sein. Die Kurve B erhalten wir lediglich, wenn (etwa bei Vögeln) Eier und Nestlinge bzw. noch nicht flugfähige Küken aus der Diskussion gelassen werden. Bisher ist kein Beispiel für die Kurve B sicher belegt, in dem wirklich alle Altersklassen berücksichtigt wurden. Die Kurve A ist in der freien Natur vermutlich nur selten realisiert. Man kann sie bis zu einem gewissen Grade für den heutigen, in einer technisierten Umwelt lebenden Menschen annehmen: Unter diesen Bedingungen ist die sonst hohe Säuglings- und Kindersterblichkeit sehr gering; sie dürfte auch für staatenbildende Insekten gelten. So dürfte im allgemeinen nur die Kurve C übrig bleiben (Abb. 85 c).

Modifizierungen dieses Typs sind nicht gerade selten. Häufig überwiegen ganz bestimmte Altersklassen, wie das in Deutschland beim Maikäfer und in Nordamerika bei den berühmten 13- und 17jährigen Zikaden der Fall ist. In einem „Maikäferjahr“ können sehr viel mehr Adulte vorhanden sein als insgesamt Larven — da die folgenden drei Jahrgänge sehr schwach zu sein pflegen. Extreme Fälle dieser Art sind aus der Fischereibiologie bekannt, wo ein Jahrgang über viele Jahre hinaus den Hauptanteil der Fänge bilden kann (Abb. 87).

Für die Interpretation einer solchen Kurve ist also nicht nur die Kenntnis der Altersklassen wichtig, sondern ebenso welche Stadien sich in welcher Höhe fortpflanzen. Meist haben wir das bekannte Bild vor uns, welches sich durch die Schlagworte — Ei — Larve — geschlechtsreifes Tier — kennzeichnen läßt. Von dieser Regel gibt es jedoch viele Abweichungen. Manche Arten vermehren sich auf verschiedenen Stadien (etwa parasitische Formen wie Echinococcus unter den Bandwürmern oder die digenen Trematoden).

Bei vielen Arten werden unter Bedingungen hoher Populationsdichte viele adulte Individuen nicht geschlechtsreif (vgl. S. 138, 145). Auch spiegelt diese einfache



**Abb. 87 a u. b.** Abweichungen vom üblichen Populationschema durch Hervorstechen eines Jahrgangs. **a** Altersaufbau der Fänge vom Hering in 20 aufeinanderfolgenden Jahren. (Aus Schwerdtfeger, 1968.) **b** Fluktuation in der Jahrgangsstärke beim Nordseeschellfisch, gemessen als Anzahl der Fische (in 1000) bei 10 Std Fischerei schottischer Forschungsschiffe. (Aus Hempel, 1977)

Angabe den weitverbreiteten Irrtum, daß die Bedeutung eines Individuums für die Population und für das Ökosystem mit der Fortpflanzung erloschen sei. Bei vielen Arten — bekannt von Fliegen, Schmetterlingen und Säugetieren — aber dauert das Leben nach der reproduktiven Altersphase länger als die Entwicklung bis zur Geschlechtsreife. Bisher gibt es zu diesem Phänomen nur Spekulationen; möglicherweise haben diese Individuen eine erhebliche Bedeutung bei der Ablenkung von Räubern von den eigentlich fertilen Individuen; bei Säugetieren kann ein erfahrenes „Gelttier“ eine wesentliche Führungsrolle im Sozialverband übernehmen.

Dabei sind Lebenserwartung, Wachstum, Alter und Sterblichkeit nur zum Teil genetisch bedingt. Die genetische Bedingtheit kann durch Außenfaktoren vielfach überspielt werden. Bei Bäumen beispielsweise führt eine Entwicklung ohne Konkurrenzdruck unter günstigen Klimabedingungen zu einem sehr raschen Wachstum. Dies Wachstum stagniert jedoch relativ frühzeitig, die Bäume werden nicht sehr alt. Unter dem Konkurrenzdruck des natürlichen Urwaldes lebende Bäume zeigen zunächst ein sehr viel langsames oberirdisches Wachstum, sie werden jedoch auf die Dauer sehr viel größer und leben sehr viel länger. Entsprechendes gilt auch für Bäume in der Kampfzone zwischen Taiga und Tundra. Hier können Kiefern vielfach ein Alter von über 1000 Jahren erreichen, während sie in der Monokultur des heute überwiegend praktizierten Kahlschlag-Betriebes nur etwa 300 Jahre alt werden (Backmangsches Wachstums-Gesetz). Wirklich starke Qualitätsbäume sind daher nur unter Urwaldbedingungen oder urwaldähnlichen Bedingungen zu erzielen. Entsprechendes gilt auch für Tiere.

Bei Tieren verfügt die Population vielfach über zahlreiche adulte Individuen, die nicht zur Fortpflanzung schreiten. Erst wenn der Bestand der sich vermehrenden Individuen unter eine Schwelle absinkt, kommen auch diese Tiere in entsprechender Zahl zur Fortpflanzung. Der Alters-

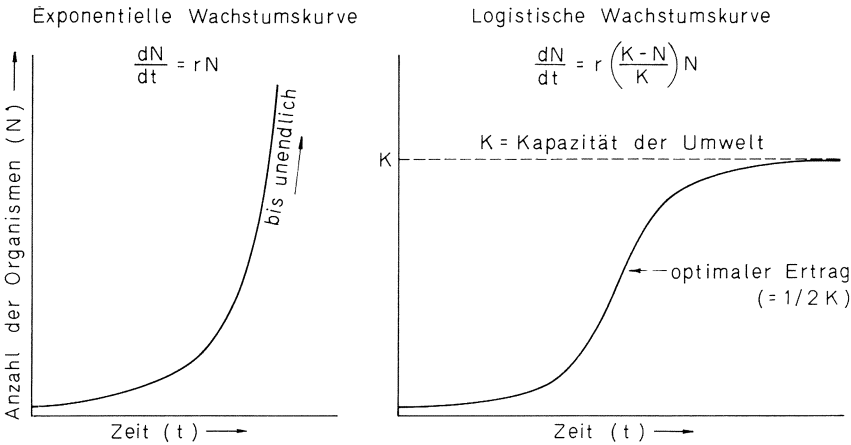


Abb. 88. Die zwei Grundformen des Populationsanstieges: Exponentielles Wachstum und logistisches Wachstum. (Aus Wilson u. Bossert, 1973)

aufbau einer Population sagt hier also nichts über sein Fortpflanzungspotential aus. Derartige Verhältnisse sind bei vielen Vögeln und Säugetieren nachgewiesen, sie sind für eine große Zahl anderer Tiere (etwa Schlupfwespen) wahrscheinlich.

Ohne Mortalität vor Erreichen der Geschlechtsreife würde sich die Art exponentiell vermehren (Abb. 88, Kasten 3). Dabei ist es gleichgültig, ob die Mortalität am Geburtsort stattfindet oder nach einer Auswanderung der Organismen an andere Stellen. Diese Tatsache stellt die Basis für die Selektionstheorie Darwins dar. Jedoch kommt in der freien Natur offenbar nicht zu selten eine derart exponentielle Vermehrung vor.

Verdacht auf eine solche, nahezu ohne Mortalität erfolgende Exponentialvermehrung besteht immer, wenn ein Organismus einen konkurrenzfreien Lebensraum besiedelt, den es aus irgendwelchen Gründen bisher nicht erobert hatte. Die Vermehrung des Eissturmvogels — eines Tieres, bei dem das Pärchen pro Jahr höchstens ein Junges aufziehen kann — in den letzten 100 Jahren auf den Britischen Inseln stellt ein Beispiel dafür dar (Abb. 89). Die Gründe dieser plötzlichen Besiedlung der Britischen Inseln sind nicht klar. Ähnliche Verhältnisse liegen bei der Eroberung Europas durch die Türkentaube vor und vollziehen

sich bei Massenaufreten von Schadinsekten. Selbst so empfindliche Arten wie das Birkhuhn können unter günstigen Umständen zu einer Massenvermehrung in diesem Sinne kommen. Offensichtlich ist das bei den Anfängen der Moorkultivierung, die dem Birkhuhn ausgezeichnete Lebensmöglichkeiten eröffnete, in Norddeutschland geschehen und ebenso im Gebiet des Reichswaldes um Nürnberg, als dieser ausschließlich aus Kiefern bestehende Kunstforst einer Massenvermehrung von Kiefernspannern zum Opfer fiel (Sperber, 1968). In all diesen Fällen steht den Tieren offenbar ein Raum ohne Konkurrenz und ohne Feinde offen.

Ein derart exponentielles Wachstum ist notgedrungen nicht unbegrenzt möglich. Wäre es unbegrenzt, so würde nach kurzer Zeit die Erde gleichmäßig mit diesem Organismus bedeckt sein und sich dann schließlich mit Lichtgeschwindigkeit ausdehnen. Die Exponentialkurve schwenkt daher in eine logistische (sigmoide) Kurve ein (Abb. 88). Der Bereich, bei dem dies geschieht, ist die Kapazität des Lebensraums für unsere Art.

Das sind jedoch rein formale Beschreibungen. Was die Kapazität ist und welche Faktoren sie limitieren — Konkurrenten, Räuber, Parasiten, abiotische Faktoren, Nahrung, Raum — ist dabei genauso offen



**Kasten 3.** Einige Daten zum exponentiellen Populationswachstum

Eine Population bleibt konstant, wenn die Geburtsrate der Todesrate gleicht. Kommen auf eine Population von 1000 Individuen pro Zeiteinheit 25 Geburten, so haben wir eine Geburtsrate von 25 pro tausend. Wenn in der gleichen Zeitspanne 15 Menschen starben (Sterberate 15 pro tausend), so wächst die Population um 10 pro tausend. Das ist der Malthusische Parameter oder die spezifische Vermehrungsrate, meist „klein  $r$ “ genannt. Er ist hier also 0,01.

Nach empirischer Bestimmung von Geburtsrate und Sterberate kann man berechnen, wie sich die Population verändern wird — gleiche zukünftige Verhältnisse vorausgesetzt. Dafür wird im allgemeinen die Differentialgleichung

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad r = (b - d).$$

angegeben;

Dabei ist

$t$  = die Zeit, gleichgültig, in welcher Einheit sie gemessen wird;

$N$  = die Anzahl der Individuen einer Population zu einem gegebenen Zeitpunkt;

$b$  = Geburtsrate

$d$  = Sterberate

Die Populationsgröße zu einem bestimmten Zeitpunkt läßt sich leicht mit Hilfe der Zins- und Zinseszins-Rechnung berechnen.

$$N_t = N_0(1 + r)^t \text{ oder } N_t = N_0 \left( \frac{N_1}{N_0} \right)^t$$

$N_t$  = Populationsgröße nach der Zeit  $t$

$N_0$  = Ausgangsgröße der Population

$N_1$  = Größe der Population nach 1 Zeiteinheit

In unserem obigen Beispiel haben wir also, wenn wir als  $t$  1 Jahr annehmen, nach einem Jahr

$$N_t = 1000 (1 + 0,01)^1 = 1010$$

nach 8 Jahren

$$1000 (1 + 0,01)^8 = 1083$$

Es handelt sich also um exponentielles Wachstum. Da ein solches durch konstante Verdoppelungszeiträume gekennzeichnet ist (in unserem Beispiel verdoppelt sich die Population alle 70 Jahre), ist die Kenntnis dieser Verdoppelungszeit notwendig. Sie beträgt allgemein:

70 Zeiteinheiten

$$r \times 100$$

Diese Rechnungen erhalten Bedeutung für Vorausschätzungen der menschlichen Bevölkerung (s. Ehrlich-Ehrlich-Holdren); ferner kann man mit ihrer Hilfe kontrollieren, ob und in welchem Maße  $r$  mit wechselnden Bedingungen schwankt.

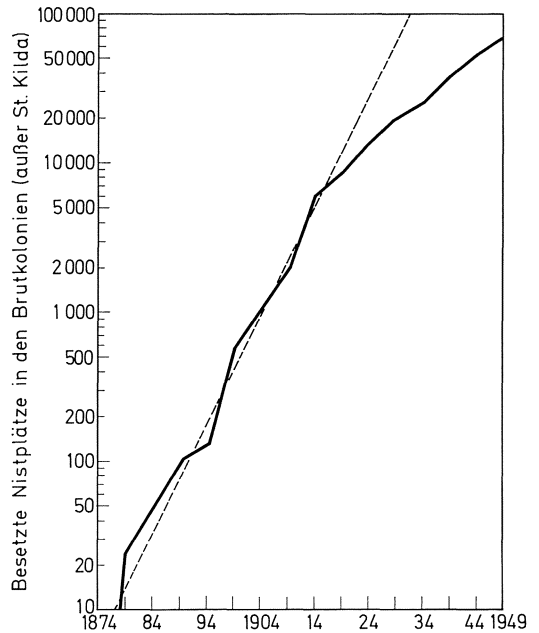
wie die Mechanismen, die das Einschwenken in die logistische Kurve bewirken. Wird die Mortalität erhöht? Sinkt die Fortpflanzungsrate? Wandern die Tiere aus ihrem Gebiet aus? Wenn die Mortalität erhöht wird, ist das auf Hunger, auf Parasiten, auf Räuber, auf abiotische Faktoren zurückzuführen? Auf welchem Stadium tritt die Mortalität ein? Werden — etwa bei Vögeln — die Eier noch in Nester gelegt und bebrütet oder werden sie „verlegt“?

Für eine Voraussage ist die Kenntnis dieser Einzelheiten notwendig. Auch verändert sich die Kapazität eines Lebensraumes im Jahreslauf. Schließlich wird die Kapazität verschieden stark genutzt. Eine Art kann in manchen Jahren den Lebensraum übernutzen und damit weit über die Kapazität des Lebensraumes hinauschießen, während sie in anderen selten bleibt und die Kapazität des Lebensraumes nicht erreicht.

So können Zyklen entstehen, wie sie auf der Nordhalbkugel vielfach beschrieben sind. Formal kann man diese Zyklen beschreiben als Totzeit nach Überschreiten der Kapazität eines Lebensraumes: Die Tiere reagieren auf das Überschreiten der Kapazität mit Verspätung. Der Lebensraum wird übernutzt und der Zusammenbruch der Population erfolgt auf ein sehr niedriges Niveau. Je nach der Länge dieser Totzeit und dem damit verbundenen Übernutzungsgrad des Lebensraumes werden die Fluktuationen mehr oder weniger groß. Wiederum ist dies nur eine formale Beschreibung. Im einzelnen sind außerordentlich viele und verschiedene Ursachen an der Zyklenbildung beteiligt.

Solche Zyklen sind von Mäusen und Lemmingsen, Schneehasen, Luchsen, Schneehühnern und vielen anderen Tieren auf der Nordhalbkugel beschrieben worden. Die Dauer eines Zyklus beträgt entweder recht genau vier Jahre (der überwiegende Teil der Arten in der alten Welt) oder neun Jahre (der überwiegende Teil der Arten in der neuen Welt, nur Mäuse und Lemminge haben hier einen Vierjahreszyklus). Durchweg kann man alle Arten mit solchen Zyklen als r-Selektionisten bezeichnen, wenn auch auf dem r-K-Kontinuum die Position je nach Phasenlage des Zyklus schwankt. Merkwürdigerweise sind derartige Zyklen nur aus dem borealen und arktischen Bereich der Nordhalbkugel bekannt geworden, weniger aus den gemäßigten Breiten (auch aus dem Hochgebirge nicht gut belegt), nicht aus den tropischen und nicht von der Südhalbkugel. Sie laufen auf der Nordhalbkugel überwiegend regional synchron. Manchmal aber ist im größten Teil Norwegens der Lemmingzyklus bei einem Hoch angelangt, während er in kleinen Teilen beim Minimum liegt (Myrberget, 1973).

Andere Arten halten die Kapazität ihres Lebensraumes sehr genau ein und zeigen nur geringe Schwankungen oder nur Schwankungen, die durch geänderte Umweltbedingungen induziert und dadurch unregelmäßig sind. Man nimmt an, daß die



**Abb. 89.** Anzahl der besetzten Brutplätze in den Brutkolonien des Eissturmvogels auf den Britischen Inseln (logarithmische Darstellung). Die Gerade bezeichnet die Zunahme, die man errechnet, wenn die Eissturmvögel unsterblich und unbegrenzt fortpflanzungsfähig wären. (Aus Fisher, 1952)

Tiere des tropischen Regenwaldes überwiegend zu solchen K-Selektionisten gehören. Allerdings liegen bisher nicht genügend langfristige Untersuchungen vor. Massenaufreten von Tukanen im zentralamazonischen Urwald sprechen dafür, daß auch die Populationsdichte im tropischen Regenwald, zumindest bei manchen Arten, unter manchen Bedingungen relativ starken Schwankungen unterworfen sein kann.

#### IV. Die Verteilung der Organismen im Raum

Naiv stellt man sich normalerweise vor, daß — zusagende Situationen vorausgesetzt — die Organismen gleichmäßig im Raum verteilt sind, daß die Entfernung von einem Individuum zum nächsten über weite Strecken gleich ist. Eine solche Verteilung ist jedoch nicht die Regel. Findet

man sie, so ist das wohl immer ein Hinweis auf ein territoriales Verhalten der untersuchten Art. Viel häufiger findet man zwei andere Verteilungsmuster: die sogenannten Cluster — vielfach in deutsch mit „geklumpte Verteilung“ übersetzt. In einem solchen Fall kann man davon ausgehen, daß die Organismen entweder eine soziale Attraktion aufeinander ausüben, so daß Neuankömmlinge in der Nähe der bisherigen Bewohner sich niederlassen oder daß eine Fülle anderer Faktoren für eine solche Klumpung sorgt. So transportieren Spechte Zapfen von Kiefern und Fichten zu Spechtschmieden, unter denen dann große Mengen der Koniferenzapfen liegen können. Auf die Dauer entsteht hier eine ganz enge Dichtung von Jungkoniferen, die — wegen zu dichten Bestandes — jedoch bald wieder absterben. Auch Ameisen können bestimmte Samen (*Chelidonium*) in der Nähe ihrer Baue akkumulieren. Die dritte Möglichkeit ist die einer zufälligen Verteilung. Ob man wirklich immer von Zufall sprechen kann, läßt sich im Augenblick nicht sicher entscheiden. In manchen Fällen kann der durch eine zufällige Verteilung gegebene Selektionsvorteil genutzt werden (s. S. 155, Abb. 90). Beim Studium der räumlichen Verteilung einer Population muß man also zunächst die Abstände zwischen den einzelnen Individuen messen und einer Analyse unterziehen. Gleichmäßige Abstände deuten auf Territorialität hin, Abstände mit zwei Maxima deuten auf geklumpte Verteilung hin und eine irreguläre Beziehung auf zufallsgemäße Verteilung — wobei man sich darüber nicht endgültig durchanalysiert ist. (Definition

der Verteilungsmuster: 1. Zufallsverteilung  $\hat{=}$  Varianz = Mittel; 2. geklumpte Verteilung  $\hat{=}$  Varianz größer als Mittel; 3. regelmäßige Verteilung  $\hat{=}$  Varianz kleiner als Mittel.) Gute Beispiele für geklumpte Verteilung stellen beispielsweise die Seepocken des Meeres (*Balanus*) dar (S. 90). Diese festsitzenden Krebse sind zwittrig, sie brauchen jedoch eine Fremdbefruchtung. Diese ist nur möglich, wenn die Tiere nahe beieinander siedeln. Hat die Larve eine bereits festsitzende Seepocke gefunden, so versucht sie, sich möglichst dicht dabei zu verwandeln. So entstehen Klumpen. Einzelne Individuen, die keine Seepocken finden, setzen sich isoliert an anderer Stelle nieder. Um sie herum können dann weitere Klumpen entstehen. Ähnliche „Cluster“ bei höheren Tieren sind Kolonien bzw. Herden: Die Kolonien der Saatkrähe, der Wacholderdrossel, des Präriehundes, die Herden des Rentieres oder des Gnu, des Löwen sind Beispiele dafür (vgl. S. 77ff.). Über die Bedeutung von Einzeltieren auf der einen Seite und Herden bzw. Kolonien auf der anderen Seite für die Ökologie sind wir trotz allem bisher nur unzureichend informiert. Bei Meeresvögeln — Möwen und dem Eissturmvogel — konnte nachgewiesen werden, daß die Reproduktionsrate mit zunehmender Koloniegröße zunahm. In kleinen Kolonien ist die Fortpflanzungsrate gleich 0, d. h. es werden weniger Nester gebaut, werden weniger Eier abgelegt, die Eier werden zum Teil unvollständig bebrütet, so daß der Schlüpferfolg gering ist, und die Jungen werden zum Teil unregelmäßig gefüttert, so daß sie nicht flügge werden. Mit zunehmender Kolonie-

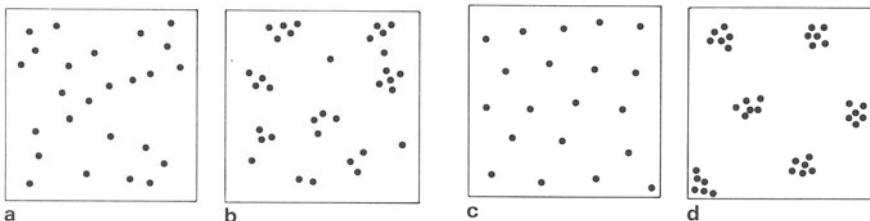
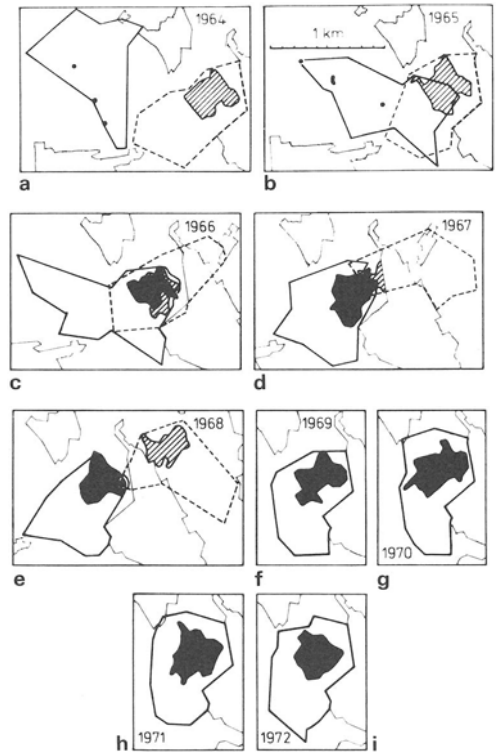


Abb. 90 a–d. Vier Typen der Populationsverteilung im Raum. a Zufallsverteilung, b geklumpte Verteilung, c gleichmäßige Verteilung, d geklumpte gleichmäßige Verteilung. (Aus Whittaker, 1970)

größe werden alle diese Funktionen der Eltern verbessert und die Reproduktionsrate steigt daher. Weiterhin besteht bei all diesen Arten ein Hang zur großen Kolonie: Nach Jahren mit hoher Mortalität werden kleine Kolonien aufgegeben, und die Restpopulationen schließen sich an der Stelle einer großen Kolonie zusammen. Damit treten Bevölkerungsschwankungen in der großen Kolonie kaum auf, sie sind deutlich in kleinen Randkolonien. Zwei mögliche Erklärungen wurden für die höhere Vermehrung in großen Kolonien vorgebracht: Auf der einen Seite soll die Ansteckungsfähigkeit der Handlung ausschlaggebend sein. Tiere, die der Balz, dem Nestbau, dem Brutgeschäft, der Jungenfürsorge nachgehen, stimulieren ihre Nachbarn, das gleiche zu tun. Belege in dieser Richtung sind innerhalb der Vögel vielfach erbracht. Auf der anderen Seite wurde argumentiert, daß alte bruterfahrene Vögel sich in den großen Kolonien zusammenschließen und jüngere Tiere in die weniger günstigen kleinen Randkolonien abgedrängt werden. Beide Erklärungen sind möglich, beide können nebeneinander zutreffen. Sollte sich etwas ähnliches bei Säugetieren ergeben?

Besonderes Interesse hat in letzter Zeit das territoriale Verhalten von höheren Tieren und seine Bedeutung für die Ökologie gefunden. Säugetiere und Vögel bewegen sich in dem von ihnen bewohnten Gebiet keineswegs regellos, sondern auf recht präzise festgelegten Wegen, und es existieren vielfach ebenso präzise festgelegte Grenzen. So wird eine optimale Nutzung der Ressourcen erreicht und die Anfälligkeit, zumindest gegen manche Räuber, die die Folge einer gleichmäßigen Verteilung nun einmal ist, wird zumindest teilweise durch sehr genaue Kenntnis der Topographie des bewohnten Gebietes wettgemacht. Drei Typen von „Hoheitsgebieten“ sind besonders klar umreißbar:

1. Das Wohngebiet umfaßt das Areal, welches ein Tier während seines Lebens normalerweise besucht. Es kann bei Zugvögeln und wandernden Huftieren außer-



**Abb. 91 a-i.** Reviervhältnisse bei zwei Auerhähnen in aufeinanderfolgenden Jahren. *Gestrichelte Linie:* Wohngebietsgrenze; *schraffiert:* Revier des Hahnes 4; *ausgezogene Linie:* Wohngebietsgrenze, *schwarz:* Revier des Hahnes 12. Der Hahn 12 besetzt nach und nach Wohngebiet und Revier des zunächst dominanten Hahnes 4. (Aus Müller F.J., 1974)

ordentlich groß sein, aber auch bei relativ stationären Arten, wie etwa dem Auerhuhn (Abb.91), kann es recht beträchtliche Größen erreichen. Das Wohngebiet wird jeweils nur zu einem Teil genutzt (Schneehühner schließen sich im Winter zu Flügen zusammen, die dann das gesamte Wohngebiet abstreichen, welches im Sommer zu Territorien aufgegliedert wird). Das Wohngebiet wird nicht gegen andere Tiere verteidigt.

2. Wichtiger sind die Territorien (= Reviere), die besonders bei Singvögeln gut bekannt sind. Ein Paar oder eine Kleinfamilie besetzt ein festes Gebiet. Bei Singvögeln verteidigt meist das Männchen dieses Gebiet gegen eindringende und nicht zur Familie gehörende Artgenossen. Das Territorium bietet genügend Raum und Nahrung

für die Aufzucht der Jungen. Seine Größe wird daher weniger durch vielleicht genetisch festgelegte Größenansprüche der Besitzer festgelegt als durch die Nahrungsmenge, die es voraussichtlich bietet. In armen Wäldern sind die Territorien der gleichen Singvögel größer als in reichen, zur Arktis nehmen die Territorien der gleichen Strandläufer an Größe gegenüber subarktischen Bereichen deutlich zu. Auf armen Böden (Granit, etwa skandinavische Halbinsel oder Teile Schottlands) sind die Territorien von Schneehühnern und Schneehasen groß; damit ist ihre Siedlungsdichte gering. Auf reichen Böden (vulkanische Böden Islands und Schottlands) haben die gleichen Arten viel kleine Territorien, ihre Siedlungsdichte ist damit viel höher (die Primärproduktion der Hauptfutterpflanze — *Calluna* — ist dabei etwa gleich hoch, jedoch unterscheidet sich ihr Phosphorgehalt). Durch Zufütterung kann die Größe der Territorien wesentlich verringert werden und der Tierbestand erhöht — was in Parks und auf Friedhöfen deutlich ist. Die Revierbesitzer kennen einander gut. Zwischen ihnen gibt es eine echte Rangfolge. Beim Auerhuhn etwa besetzt der ranghöchste Hahn das optimale Revier, während rangniedere in umliegende Reviere abgedrängt werden. Müller (1974) hat derartiges über viele Jahre verfolgt (Abb. 90). Auch bei Rehen besetzen die stärksten Tiere nach und nach die am besten strukturierten Teile des Lebensraumes mit der besten Nahrung — ihre Wohngebiete und Territorien werden dabei kleiner, während in den Randbereichen mit schlechter Nahrungsbasis Wohngebiete und Territorien sehr groß sind (Ellenberg, 1974, 1978; Abb. 81 u. 82). Territorien können aus mehreren untereinander nicht verbundenen Teilen bestehen, und sie brauchen auch nicht nur einer Familie zur Jungenaufzucht zu dienen, sondern ein kleiner Familienverband kann „Eigentümer“ eines solchen Territoriums sein. Berühmt geworden ist das bei Feldmäusen: Bei geringer Populationsdichte hält ein Pärchen ein Territorium besetzt, mit zunehmender Po-

pulationsdichte wird das Territorium dann von einer kleinen Familiengruppe gehalten und schließlich von einer Großfamilie. Bei den Vicognas der südamerikanischen Hochanden hat jede Kleinfamilie ein Nahrungsterritorium mit Wasserstelle und ausreichend Weideplatz sowie ein Schlafterritorium einige hundert Meter entfernt. Tiere ohne Territorium können zu den Wasserstellen nur frühmorgens gelangen, wenn die Revierbesitzer noch an ihren Schlafplätzen weilen. Diese Tatsache illustriert die Schwierigkeiten der nicht Revierbesitzenden Individuen bei allen territorialen Organismen (Geist u. Walther, 1974). Die Abgrenzung der Reviere erfolgt durch Stimmen, durch chemische Merkmale (Kot) oder durch bestimmte Drohgebärden. Bekannt geworden ist vor allen Dingen der Gesang unserer Singvögel als Reviermarkierung. Jedoch ist auffällig, daß das Abspielen eines Tonbandes sehr rasch keinerlei Wirkung mehr zeigt. Während auf das erste Abspielen eines fremden Gesangs im Revier der Revierinhaber mit heftigen Angriffen reagiert, erlöschen seine Reaktionen nach kurzer Zeit. Nur ein regelmäßig variiertes Gesang ist für den Revierinhaber ein wirklicher Gegner. Nur wenn der Gesang nicht stereotyp nach dem gleichen Schema immer wieder wiederholt wird, erkennt der Vogel in ihm einen Rivale. Dabei kennen sich die Nachbarn gegenseitig sehr genau mit all ihren Gesangsvariationen und verbrauchen so außerordentlich wenig Energie für ihre Revierabgrenzung. Die Nachbarn kennen die Grenzen. Markierung durch Kot und Urin ist vor allen Dingen bei Säugetieren weit verbreitet. Die bereits genannten Vicognas setzen ihren Kot stets an ganz bestimmten Stellen ab. Die im gleichen Revier im Laufe vieler Jahrhunderte aufeinanderfolgenden Tiere benutzen jeweils den Kotplatz des Vorgängers, so daß hohe, ganz charakteristisch geformte Kotpyramiden entstehen. Drohgebärden sind bei sehr vielen Tierklassen verbreitet und ebenso Demutsstellungen. Solche Demutsstellungen ermöglichen beispielsweise Zebras den Durchtritt

durch andere Reviere auf dem Weg zur Wasserstelle. Damit ist eine Problematik von Revieren in manchen Gegenden deutlich. Die Tiere haben Ansprüche, die sie nicht in jedem Fall in ihrem Revier befriedigen können. Wenigstens von Zeit zu Zeit müssen sie ihr Revier verlassen, um irgendwo Trinkwasser, um spezielle Ionen aufzunehmen (vgl. S. 70f.). Bei Vögeln, die das Revier des Nachbarn überfliegen können, ist das verhältnismäßig einfach, bei Säugetieren darf die Revierabgrenzung nicht zu starr sein. Die hier beschriebenen Territorien gelten jeweils nur für die eigene Art. Den Reviergrenzen einer Art brauchen Reviergrenzen anderer Arten keineswegs zu entsprechen. Projiziert man auf einen Wald mit den Reviergrenzen der Buchfinken etwa die der Kohlmeisen, so ergibt sich ein völlig anderes Bild. Dennoch kommen in sehr seltenen Fällen sogenannte „interspezifische Territorien“ vor. In manchen Teilen der skandinavischen Birkenwaldzone verhalten sich Fitis und Buchfink, als ob sie zur gleichen Art gehörten und grenzen ihre Reviere gegeneinander ab. Diese Revierabgrenzung ähnelt der zwischen Pflanzen: Nimmt man etwa die Verteilung ungefähr gleich dicker Bäume in einem Urwald auf, der aus vielen Baumarten zusammengesetzt ist, so ergibt sich ein verhältnismäßig regelmäßiges Muster. Nach unserer Definition müssen wir hier also mit einem Revierverhalten rechnen. Das ist auch tatsächlich der Fall. Durch Wurzelkonkurrenz — wie sie auch immer funktionieren mag — hält jeder große Baum einen anderen Baum seinem Wurzelbereich fern. Bestimmt man nun jedoch die einzelnen Arten in diesem Muster, so ergibt sich eine Zufallsverteilung. Eine sehr exakte Ausnutzung der Ressourcen ist hier also mit der denkbar besten Abwehr gegen Infektionen korreliert (vgl. S. 155).

3. Als dritter wichtiger Territorientyp ist der unmittelbare Nestbereich etwa eines Vogels anzusehen. Aus diesem Bereich werden nicht nur Eindringlinge der gleichen Art, sondern alle Eindringlinge etwa vergleichbarer Größe abgewehrt. Kolonie-

brütende Vogelarten und dauernd in großen Herden lebende Säugetiere haben in der Regel wohl nur dieses Territorium, für die Nahrungsaufnahme gibt es einen Raum, der allen gemeinsam zur Verfügung steht. Bei Vögeln ist derartige Koloniebildung vor allen Dingen bei Arten die Regel, welche am Meeresstrand oder am Süßwasser leben und ihre Nahrung weit vom Brutbiotop entfernt auf dem offenen Meer in der Überflutungszone und dergleichen suchen.

Damit sind natürlich nicht die verschiedenen Formen der Territorien erschöpft. Die Böcke mancher Populationen des ostafrikanischen Topi bilden zur Fortpflanzung kleine Männchen-Reviere, in denen die Begattung der Weibchen erfolgt. Diese Männchenreviere sind über lange Zeiträume außerordentlich starr. Ähnlich ist das Revierverhalten unseres Rehbocks. Viele Zugvögel errichten während des Zuges und im Winterquartier ein Revier für sich als Einzelvögel. Weibchen zeigen unter diesen Bedingungen männliches Verhalten, Gesang und Drohstellungen — wie das Männchen am Nestplatz. Libellen der Gattung *Aeschna*, *Anax* und viele andere haben ein zeitliches Territorialverhalten, bei dem ein Männchen jeweils für einige Minuten bis zu einer Stunde ein Revier besetzt hält (Kaiser, 1974). Wir können auf diese Unzahl verschiedener Revierformen hier nicht näher eingehen; für die Ökologie besonders bedeutend ist der zweite Fall des Wachstums- und Fortpflanzungsreviers.

Besondere Probleme stellt die zufällige Verteilung dar. Sie kann, wie auf S. 155 ausgeführt, einen Selektionsvorteil darstellen — einen Vorteil, der sicher nur aufgegeben wird, wenn die Vorteile der gleichmäßigen Ressourcennutzung (Territorien), oder wenn die Vorteile der großen Gemeinschaft (Kolonien) größer sind. Zufallsverteilung kommt bei vielen Organismen vor (Abb. 92, 120 u. 121). Die hier auftretenden Probleme seien an einem Fall näher geschildert.

Bei der zufälligen Verteilung der Baumarten in einem vielartigen Urwaldgebiet lie-

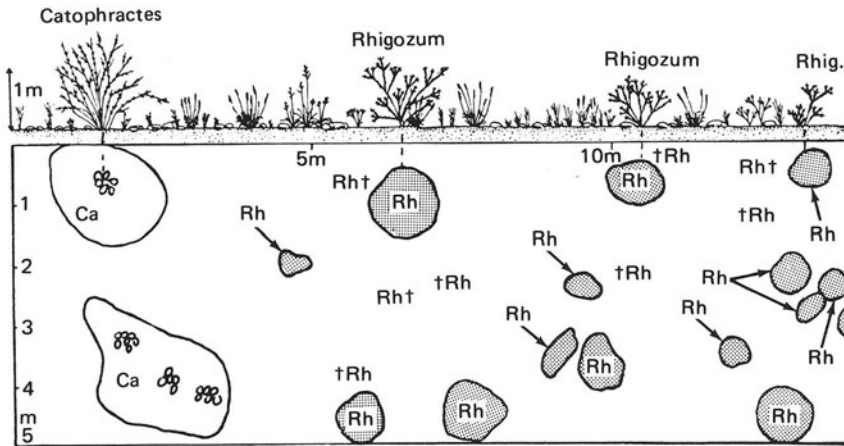


Abb. 92. Verteilung der Pflanzen im Übergangsbereich Steppe — Wüste von Südafrika. (Aus Walter, 1973 b)

gen verschiedene Strategien miteinander in Widerstreit: Windblütigkeit ist in einem vielartigen System von Nachteil, da der Pollen nicht zielgerichtet verdriftet wird, sondern allein dem Wind folgt. Bestäubung durch Wind haben wir daher vor allen Dingen in Wäldern vor uns, die über eine beschränkte Zahl von Baumarten verfügen oder natürliche Monokulturen sind. Mit zunehmender Artenzahl und unvorhersehbarer Verteilung hat sich dagegen immer mehr eine zielgerichtete Bestäubung durch Tiere (Insekten, Vögel, Fledermäuse) evoluiert. Auf S. 155 wird dargelegt, daß eine zufällige Verteilung im System gegenüber Angriffen von Räubern im weitesten Sinne günstig ist. Auf der anderen Seite darf die Verteilung insektenblütiger Bäume nicht zu heterogen sein, damit die bestäubenden Tiere wenigstens gelegentlich für einen Genfluß sorgen können. Gleichzeitig ist es notwendig, daß die Samen nicht einfach vom Baum herunterfallen: Die Samen müssen möglichst weit verstreut werden, damit die heterogene, zufällige Verteilung im System erhalten bleibt. Wiederum sind Tiere notwendig. Durch Anheften von Samen am Körper des Tieres, durch Unverdaulichkeit des eigentlichen Samens und durch Mitgabe von Fruchtfleisch (wie bei der Mistel) läßt sich eine solche weite Samenverbreitung durch-

führen. Die dritte Möglichkeit ist die Produktion von genügend Samenmengen, so daß die Tiere fressen können, aber dennoch genügend übrig bleibt. Mehr noch: Wenn Tiere dazu gebracht werden können, an entfernten Stellen Verstecke anzulegen, ist eine weite Verbreitung der Samen gewährleistet. Die unregelmäßige, aber dann sehr hohe Produktion von Samen bei unseren Waldbäumen ist wohl eine Anpassung in dieser Richtung. Bei der sehr hohen Produktion legen vor allen Dingen Eichelhäher in großem Maße Vorratsstellen an, die sie dann Bucheckern weithin verfrachtet und von den Eichelhähern „gesät“. Erst eine Coevolution von Pflanzen, Bestäubern und Samenverbreitern ermöglichte die Entwicklung der heutigen vielartigen Waldökosysteme (Regal, 1977). In Costa Rica sind mehr als 90% der Baumarten auf Tierbestäubung angewiesen und ebenso viele haben fleischige Früchte, die an Verfrachtung durch Vögel angepaßt sind. In einem tropischen Regenwald mit seiner starken Konkurrenz werden diejenigen Samen am ehesten Keimlinge liefern, die am schwersten sind, die also am meisten Nährstoffe für den Keimling bereitstellen. Auf der anderen Seite reduziert ein erhöhtes Samengewicht die Anzahl der Samen und ihre Verfrachtbarkeit. In der Selektion dürften daher solche Früchte bevorzugt

werden, die für „Verfrachter“ attraktiv sind, welche Samen weit transportieren — denn unmittelbar unter dem Mutterbaum hat kein Samen eine Chance. Ferner dürften in der Selektion „Verfrachter“ bevorzugt werden, die Samen an Stellen absetzen, an denen eine große Chance zur Keimung und zum Wachstum besteht. Damit fördert die Selektion die Evolution eher spezifischer Fruchtfresser als die von Generalisten.

## V. Die Einhaltung einer mittleren Populationsdichte

Auf längere Sicht gesehen, haben wir bei allen Organismen bei ungefähr konstanten Umweltbedingungen auch eine ungefähr konstante Populationsdichte. Die Faktoren und Mechanismen, die hier verantwortlich sind, werden vielfach in dichteabhängige und nicht-dichteabhängige unterteilt. Bei ganz sauberer Definition aber dürften alle Faktoren irgendwie dichteabhängig wirken. So werden im folgenden verschieden wirkende Faktorengruppen nacheinander vorgestellt.

Über die anzuwendenden Termini ist viel gestritten worden. Die Ausdrücke „Kontrolle“ und „Regulation“ werden sehr unterschiedlich gebraucht; ich schließe mich Wilbert und Enright an und spreche daher neutral von der Einhaltung einer mittleren Dichte. „Selbstregulation“ ist vielfach als anthropomorph abgelehnt worden; wenn ich diesen Terminus hier benutze, so darf daraus nicht auf „einsichtige“ Reaktionen geschlossen werden. Der Ausdruck beschreibt nur einfach eine Situation.

Über optimale Populationsdichten kann hier nur nebenbei gesprochen werden, und nur zum Teil über Vor- und Nachteile konstanter und schwankender Populationen. Dieses Phänomen kann nur im Zusammenhang mit Ökosystemen gesehen werden, es wird dort z. T. wieder behandelt. Besonders interessante Probleme mußten ausgeklammert werden: Mimikry beispielsweise kann nur funktionieren, wenn

der Nachahmer seltener als sein Vorbild ist. Wie gelingt es dem Nachahmer, seine Populationsgröße mit der des Vorbildes in Beziehung zu bringen?

### 1. Selbstregulation

Hält man ein Tupaja-Pärchen (Tupaja glis) in einem Käfig, so bekommt das Weibchen unter günstigen sonstigen Bedingungen in regelmäßigen Abständen Junge. Die Population wird größer. Der zur Verfügung stehende Raum bleibt konstant. Wird das erste Junge geschlechtsreif, so löst das bei den Eltern Streß aus. Äußerlich kann man das an den gestäubten Schwanzhaaren erkennen. Ist das Junge ein Männchen, so wird Streß beim Vater, ist das Junge ein Weibchen, Streß bei der Mutter ausgelöst. Das Sträuben der Schwanzhaare ist auf folgende Ursachenkette zurückzuführen: Bei Streß wird die Nebennierenrinde vergrößert und das Hormon Adrenalin ausgeschüttet. Dieses reizt das sympathische Nervensystem. Von hieraus wiederum werden die Muskeln aktiviert, die die Schwanzhaare aufstellen — das entspricht beim Menschen einer Gänsehaut. Gleichzeitig wird die Durchblutung der Niere gedrosselt. Das Blut wird nicht mehr gereinigt. Hält der Streß zu lange an, wird der beim Stoffwechsel auftretende Harnstoff nicht mehr abgegeben, das Tier stirbt an innerer Vergiftung (Abb. 93, v. Holst).

Soweit kommt es hier allerdings nicht. Bei den folgenden Jungen wird nämlich die Geschlechtsreife stark hinausgezögert oder unterbleibt überhaupt. Das Wachstum wird gehemmt, schon geschlechtsreife Tiere können ihre Geschlechtsorgane zurückentwickeln. Die Mutter markiert ihre Jungen nicht mehr mit dem Sekret der Sternaldrüse. Die Jungen werden daher nicht als solche erkannt, sie werden als Nahrung behandelt und gefressen. Das Ergebnis ist eine konstant hohe Population, ohne einen Eingriff von außen bei reichlicher Nahrung. Nur wenn man den Streß noch verstärkt, indem man den Käfig verkleinert

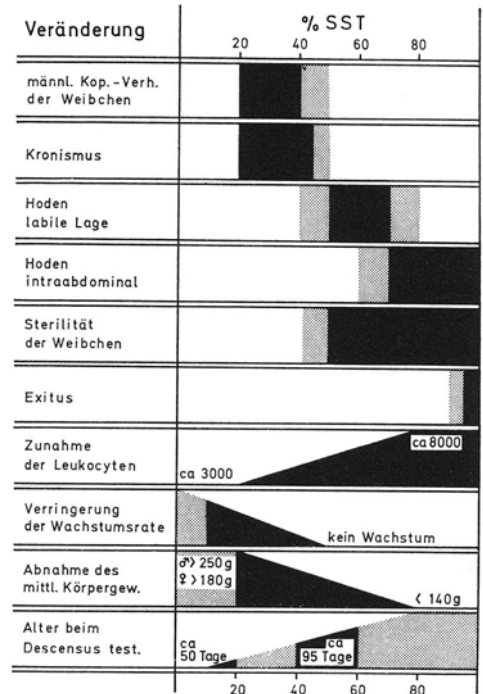


und damit die Population zwingt, auf einem noch kleineren Raum nebeneinander zu leben, oder wenn man ein zusätzliches Tier hinzugibt, kann der Streß so stark werden, daß die innere Vergiftung zum Tode von Tieren führt.

Dies ist ein typisches Beispiel für Selbstregulation einer Population. Es läßt gleichzeitig die physiologischen Grundlagen der Selbstregulation erkennen. Trotz reichlicher Nahrung, ohne Feinde und ohne Parasiten, hält hier also eine Organismenart seine Population langfristig auf einigermaßen gleicher Höhe.

Dies Konzept der Selbstregulation ist aus vielen Gründen immer wieder umstritten gewesen. Tatsächlich besteht die Frage, ob dieser im Labor ermittelte Befund für das Freiland Gültigkeit hat. Im Labor sind immer viel höhere Dichteverhältnisse als im Freiland gegeben. Dort brauchen sich in die Fläche eines ha höchstens 4 Tupaja-Pärchen zu teilen, im Labor stehen höchstens 5 m<sup>2</sup> pro Pärchen zur Verfügung. Sind unsere Ergebnisse übertragbar? Aus der freien Natur sind eine Fülle von Beobachtungen bekannt, die sich am besten im Sinne der Selbstregulationshypothese deuten lassen. Das Beispiel der Insekten, die die Eizahl der Menge des vorhandenen günstigen Substrates anpassen, wurde bereits genannt (S. 50). Schnecken wachsen bei hoher Dichte langsamer (Abb. 94).

Der Wapiti hat bei geringer Populationsdichte bei 25% der Geburten Zwillinge, bei hoher aber unter 1%. Der Weißwedelhirsch hat bei geringer Dichte eine höhere Zahl tragender Weibchen (92% gegenüber 78%), bei geringer Dichte werden 33% Einzeljunge geboren, 60% Zwillinge und 7% Drillinge; bei hoher Dichte dagegen sind 81% Einzeljunge und 18% Zwillinge. In einem Revier in den Niederlanden war infolge ungenügender Nistmöglichkeiten der Kohlmeisenbestand sehr gering. Es wurden reichlich Nistkästen aufgehängt, und die Anzahl der Brutpaare stieg auf das 3fache. Gleichzeitig aber sank die durchschnittliche Gelegegröße: Sie hatte nun im allgemeinen 2 Eier weniger als bisher. Da-



**Abb. 93a.** Schematische Darstellung der ethologischen und physiologischen Änderungen beim Tupaja bei verschiedener Populationsdichte und der dabei gemessenen Schwanzsträubewerte (SSt-Werte). Gesicherte SSt-Werte schwarz, wahrscheinlich Beziehungen grau dargestellt

zu sank die Zahl der Zweitbruten. War bisher von 64% aller Brutpaare eine Zweitbrut durchgeführt worden, so zogen jetzt nur noch 16% der Paare eine zweite Brut auf.

Dazu kann in Abhängigkeit von der Dichte einer Population das Geschlechterverhältnis der Jungen verschoben werden: Bei niedrigen Beständen des Rehes liegt es bei 1:2 (Männchen zu Weibchen) und verschiebt sich bei höherer Dichte zugunsten der männlichen Kitze bis zum Wert von 3:1. Dazu kommt eine allgemeine Ovulationshemmung — also eine geringe Kitzzahl im Gesamtbestand; eine relativ hohe Mortalität der Kitze und ein sehr langsames Wachstum der Jungtiere, die bei ungünstigen Bedingungen erst im Alter von mehreren Jahren fortpflanzungsfähig werden, während sie in Optimalgebieten schon im ersten Jahr geschlechtsreif sein können.

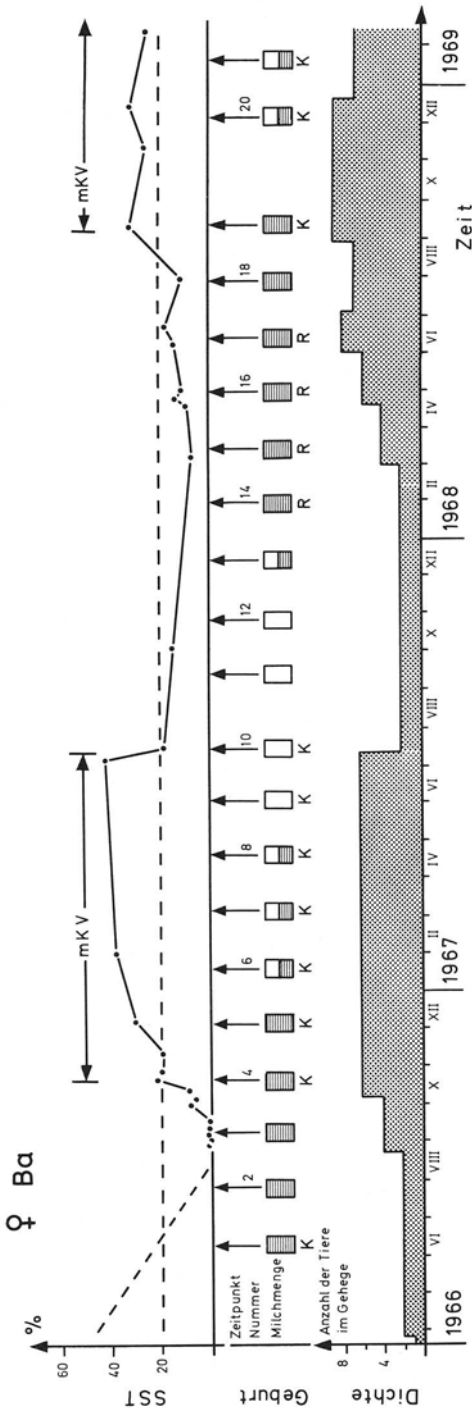


Abb. 93b. Beziehung zwischen Anzahl in einem Gehege, dem SSt-Wert, Fortpflanzung und dem Auftreten von männlichen Kopulationsverhalten bei einem Weibchen. (Tupaia) Schraffiert: Junge bei der Geburt normal gesäugt, halb schraffiert: Junge wenig gesäugt, weiß: Junge nicht gesäugt. R = Labile Hodenlage. (Aus von Holst, 1969)

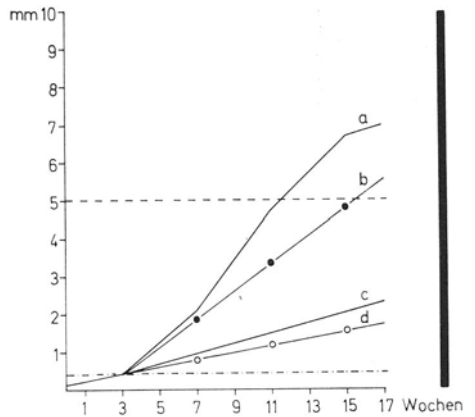


Abb. 94. Unterschiedliches Wachstum der Strandschnecke *OvateLLa myosotis* (Mittelmeerpopulation). a: Einzel gehaltene Tiere; b, c, d: Enge Population, b: größtes Tier, c: kleinstes Tier, d: Mittelwert. (Aus Seelemann, 1968)

Auch bei einigen Insekten ist eine ähnliche Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses gefunden worden (Søgaard-Anderson, 1961).

Dazu kommen Massenemigrationen aus dem Wohngebiet. Derartige Emigrationen, die im Gegensatz zu dem bekannten Vogelzug zu verschiedenen Jahreszeiten beginnen können, in nicht voraussagbarer Richtung das Wohngebiet verlassen und nicht mit einer Rückkehr in das Wohngebiet gekoppelt sind, kennen wir vor allen Dingen von Wanderheuschrecken. Diese Wanderheuschrecken sind im Labor durch einen Spiegelkäfig, in dem sie dauernd Artgenossen sehen, obwohl sie allein sind, oder durch dauernde Beunruhigung (oder beides) in die Wanderform umzuwandeln, wenn diese Behandlung auf einem frühen Larvenstadium beginnt. Die Tiere, die normalerweise Einzelgänger sind, zeigen nun eine soziale Attraktion, sie bilden Schwärme und verlassen ihr Wohngebiet. Ganz ähnliche Verhältnisse kommen bei vielen Vögeln (Steppenhuhn *Syrhaptus paradoxus* und viele andere), bei vielen Säugetieren (Teile der Lemmingwanderungen) und bei vielen Insekten (Prozessionsspinner, Heerwurm) vor.

Auf der anderen Seite gibt es Arten, die ihre Population offenbar über lange Zeiträu-

me sehr konstant halten. Dazu gehören die Wölfe auf der Isle Royale im Oberen See (Nordamerika) (Mech, 1966). Durch über 10 Jahre intensiver Beobachtung war auf der Insel stets nur eine Gruppe mit 15–16 Tieren vorhanden, dazu eine kleinere Gruppe mit 3–4 Tieren und (vielleicht) 2–4 einzelne Wölfe. Dabei konnte sichergestellt werden, daß keine Beziehungen zum Festland bestehen — der Bestand konnte also nicht durch Abwanderung so konstant gehalten werden.

Wie bei den Tupajas kam in der Gruppe nur ein Teil der erwachsenen Tiere zur Fortpflanzung. Die Fortpflanzungsrate war daher außerordentlich gering. Im Wolfsrudel werden offenbar stets nur einzelne, durch ihre Stellung in der sozialen Hierarchie charakterisierbare weibliche Tiere läufig. Unter definierbaren Bedingungen — wie z. B. knapp ausreichende Ernährungsbasis — kann ein Wolfsrudel so über Jahre ohne irgendwelchen Nachwuchs bleiben. Gesteuert durch die Ernährungsbasis über das Sozialverhalten wird hier also eine Selbstregulation ausgelöst. Auch dieser Fall ist im Freiland allerdings bisher nur unbefriedigend analysiert. Die Übertragung der Befunde an halbzahmen Tieren auf Freilandverhältnisse ist hier kaum möglich. Eine wirkliche Analyse, die auch das Sozialverhalten voll mit einschließt, über die Mechanismen einer strengen Konstanthaltung eines Bestandes im Freiland steht nach wie vor aus. Mech vermutet, daß eine derartig ausgezeichnet funktionierende Selbstregulation vor allen Dingen bei Tieren zu erwarten ist, die keine natürlichen Feinde haben (es wären also typische K-Strategen).

Gegen die Verwendung dieser Beispiele im Sinne der Selbstregulationshypothese lassen sich eine Reihe von Argumenten ins Feld führen. Es ist nämlich kaum auszuschließen, daß in diesen Fällen Nahrungsmangel der auslösende Faktor ist. Besonders beim Reh konnte nachgewiesen werden, daß der eigentlich steuernde Faktor Nahrungsmangel ist. Bei den diffizilen Ansprüchen des Rehes hat es unter Normal-

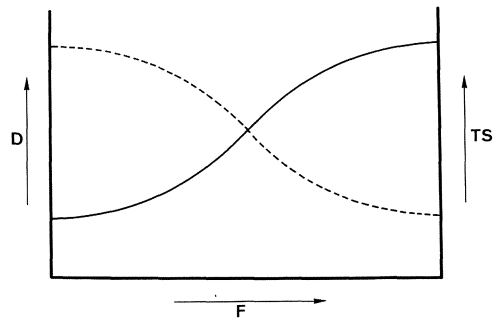
bedingungen nie wirklich genügend zu fressen. Die Tatsache, daß die Reviere aller territorialen Tiere bei günstiger Nahrungsversorgung kleiner werden, deutet sehr stark in diese Richtung. Auf der anderen Seite läßt sich eben bei den Wanderheuschrecken die Wanderform allein durch Beunruhigung und den Spiegelversuch bei reichlich Nahrung auslösen.

Dementsprechend existieren auf diesem Feld sehr starke Kontroversen. Viele Wissenschaftler, die sich mit der Selbstregulation befaßt haben, beanspruchen für sie alleinige Gültigkeit. Räuber im weitesten Sinne, Nahrungsmenge und Außenfaktoren sollen nach dieser Hypothese niemals eine langfristige Populationsbegrenzung gewährleisten. Auf der anderen Seite wird der Selbstregulationshypothese folgendes entgegengestellt: Wanderheuschrecken vermehren sich unter günstigen Bedingungen sehr stark. Es kommt zur Bildung der Wanderphase und zur Emigration. Eine Rückkehr gibt es nicht. Nur einzelne Tiere bleiben zurück und bauen eine neue Population auf. Damit entsteht eine Schwierigkeit. Nur die Tiere, die trotz der Massenvermehrung in ihrem Wohngebiet bleiben, die also keine Selbstregulation zeigen, sind die Gründer der neuen Population. Die Fähigkeit zur Selbstregulation sollte daher nach wenigen Generationen aus der Population herausselektiert sein. Nach all unseren Kenntnissen der Genetik ist das unmöglich. Dies Beispiel gilt entsprechend für alle Fälle der Selbstregulation.

Damit entsteht ein Dilemma für die theoretische Erklärung jeglicher Selbstregulation. Dawkins hat nunmehr eine Hypothese vorgelegt, die dieses Problem aus der Welt schaffen soll. Im Gegensatz zur bisherigen Evolutionslehre nimmt Dawkins nicht an, daß die Evolution an Individuen oder an Populationen angreift, sondern er nimmt an, daß die Evolution unmittelbar am Gen ansetzt. Das Gen aber, sagt er, ist die wesentliche Maschinerie eines Organismus; lediglich für die dauernde Erhaltung dieses Gens schafft sich das Gen die Hilfsstrukturen, die wir als Organismus sehen. Zellen,

Organe, physiologische Funktionen und Verhalten — all das sind nur Hilfsmittel des egoistischen Gens, sich durch die Zeiten zu erhalten. Bei diesem Konzept könnte man annehmen, daß es für das Gen durchaus vorteilhaft ist, einen Weg einzuprogrammieren, bei dem viele Träger des Gens auf Spiels gesetzt werden — wenn dadurch nur die Sicherheit gegeben ist, daß einige Träger des Gens dieses garantiert für die Zukunft erhalten (Dawkins, 1976, 1978). Ob man dieser Hypothese zustimmt oder nicht: Wir können nach dem Prinzip „daß nicht sein kann, was nicht sein darf“ die offenbar vorhandene Tatsache der Selbstregulation zumindest unter Laborbedingungen nicht leugnen, weil wir sie nicht erklären können. Das gilt vor allem, da in jüngster Zeit einige wohl unbestreitbare Beispiele für das Funktionieren der Selbstregulation unter Freilandbedingungen gefunden worden sind. Es handelt sich dabei vor allen Dingen um den Nachweis hoher Harnstoffgehalte im Blut von Tieren bei Massenvermehrungen. Dieser Nachweis ist beispielsweise beim Lemming gelungen. Die Tiere befinden sich also unter Streßbedingungen, obwohl sie selbst auf dem Gipfel einer Massenvermehrung in wesentlich geringerer Populationsdichte leben als all die Organismen, die im Labor entsprechend getestet wurden. Im Augenblick bleibt vielleicht nur die folgende Hypothese übrig:

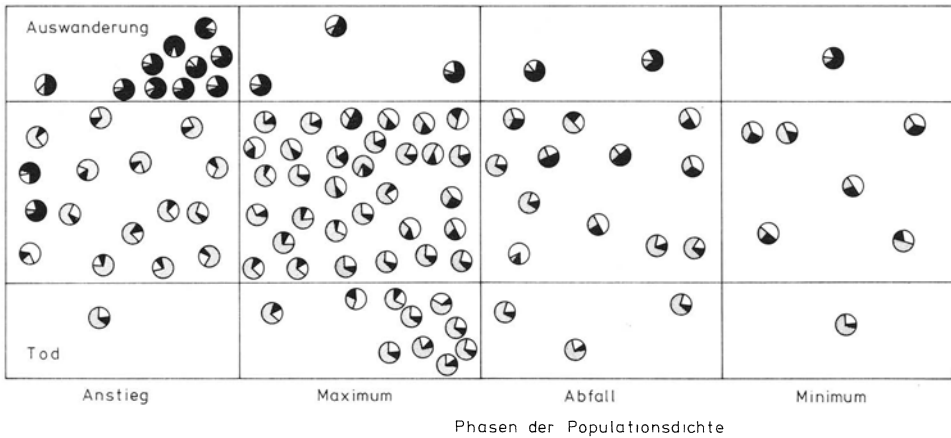
Ein territoriales Tier wird in einem nahrungsarmen Gebiet mehr und weitere Strecken auf der Suche nach Nahrung unterwegs sein als in einem nahrungsreichen Areal. Bei gleichhoher Dichte dieser Tierart pro Flächeneinheit werden sich bei geringer Nahrungsmenge mehr soziale Kontakte (notwendigerweise durchweg mit Aggressionsverhalten) ergeben als in einem sehr nahrungsreichen Areal. Damit wird bei Nahrungsarmut der Streß, der ja unmittelbar von sozialen Kontakten abhängt, größer sein. Die Reviergröße wird also nicht in Längen-, Breiten- oder Flächenmaßen festgelegt, sondern in der Zahl der tolerierbaren noch nicht streßauflösen-



**Abb. 95.** Mit steigender Nahrungsmenge ( $F$ ) im Lebensraum steigt die Dichte  $D$  (—) von einem Minimalwert zu einem Sättigungswert an und sinkt die Territoriengröße  $TS$  (---) von einem Maximalwert zu einem Minimalplateau ab

den sozialen Kontakte. Bei dauernder Fütterung im Labor wird daher Streß erst bei sehr viel höherer Dichte als unter Freilandbedingungen ausgelöst (Abb. 95).

Hinzu kommt ein weiterer Befund. Bei der amerikanischen Feldmaus *Microtus pennsylvanicus* beginnt ein Zyklus im Frühsommer, die Populationsgröße ist mit etwa 5 Tieren pro ha sehr gering. Nun folgt eine Populationszunahme, so daß die Dichte im nächsten Frühjahr auf 125 bis 750 Tiere pro ha angestiegen ist. Im Anschluß daran fällt die Population auf ungefähr die Hälfte ihrer Größe zurück, erholt sich während des Sommers ein wenig, bleibt im nächsten Winter fast konstant und fällt im Frühjahr erneut drastisch ab. Dann kann ein neuer Anstieg erfolgen, oder die Population kann noch weiter zurückgehen. Jungtiere und Erwachsene zeigen während der Wachstumsphase der Population eine sehr geringe Mortalität. Im Maximum und während des Populationszusammenbruchs steigt die Sterberate der Jungen stark an. Die Sterberate der erwachsenen Tiere nimmt erst während der Abnahmephase zu. Parallel zu der erhöhten Sterblichkeit geht eine verminderte Fortpflanzungsrate. Krebs untersuchte nun während verschiedener Stadien der Populationsentwicklung verschiedene Enzyme in der Mäusepopulation und fand charakteristische Unterschiede im Verteilungsmuster. Das gilt vor



**Abb. 96.** Versuch, das Auftreten von Populationszyklen bei der Feldmaus zu deuten. Dargestellt sind die Genotypen der Individuen. *Schwarz* = hohe Fortpflanzungsrate, hoher Auswanderungstrieb, *grau* = Aggressivität, hohe Fortpflanzungsrate, hohe Sterberate, *weiß* = Aggressivität, geringe Fortpflanzungsrate, niedrige Sterberate. (Nach Myers u. Krebs, aus Sengbusch, 1977)

allen Dingen für das Eisen transportierende Protein Transferrin (s. Abb.96). Aus diesen Unterschieden formten Myers und Krebs die folgende Hypothese: Während der Zunahmephase wandern relativ viele Weibchen im Fortpflanzungsalter aus dem Heimatbereich aus. Ausgewanderte Tiere können damit den Genpool benachbarter Populationen maßgeblich beeinflussen. Während der Abnahmephase ist der Verlust durch Auswanderung sehr gering. Das Auswandern scheint selektiv die Tiere aus der Population zu entfernen, die einer Überbevölkerung gegenüber intolerant sind. Dieser Effekt ist aber nur während der Zunahmephase von Bedeutung. Zurück bleiben vorwiegend die Genotypen, die auf Überleben bei hoher Dichte adaptiert sind, die aber nur eine geringe Fortpflanzungsrate und eine hohe Sterberate haben. Für sie ist Aggressivität ein höherer Selektionsvorteil als Fortpflanzungsrate. Innerhalb einer Art, die man als r-Strategen bezeichnen würde, treten hier also Genotypen auf, die in Wirklichkeit K-Strategen sind. Als Folge der großen Zahl dieser K-Strategen nimmt die zahlenmäßig abnehmende Population noch weiter ab. Nahe dem Populationsminimum gewinnen langsam wieder die Genotypen die Ober-

hand, die eine hohe Fortpflanzungsrate haben.

Eine vielleicht verwandte Hypothese wurde beim schottischen Alpenschneehuhn entwickelt (Moss u. Mitarb., 1974). Auch sie geht von unterschiedlich reagierenden Individuen während eines Populationszyklus aus und bringt Belege dafür, daß die Individuen wirklich unterschiedlich reagieren (Abb.97). Im Frühling produzieren gut ernährte Hennen eine große Zahl wenig aggressiver Kücken, welche gut durch den nächsten Winter kommen. Damit steigt die Dichte, das Brüten im nächsten Jahr wird vorverlegt, und die Nahrungsmenge sinkt. Im folgenden Frühjahr sind die Hennen schlecht ernährt, sie produzieren nur wenige, aber aggressive Nachkommen. Auch im Brutschrank ist die Schlüpf rate der Jungen aus den Eiern sehr gering. Die Kücken zeigen eine hohe Wintermortalität, die Dichte sinkt, das Brüten wird in den Sommer zurückverlegt, die Pflanzen erholen sich und gut ernährte Hennen können im folgenden Frühjahr den Zyklus von neuem beginnen. Anders als bei Myers und Krebs wird hier eine unmittelbare Wirkung der Nahrung angenommen. Allerdings wurde inzwischen auch gezeigt, daß genetische Unterschiede zwischen Popula-

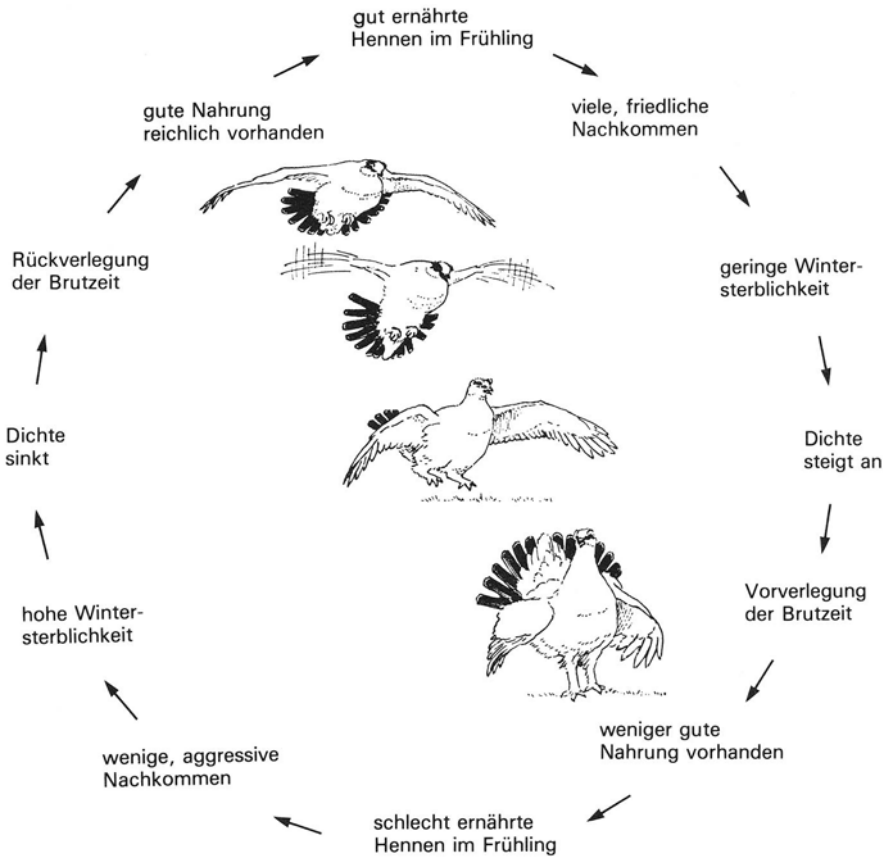


Abb. 97. Populationszyklus des Schneehuhns. (Aus Moss u. Parr, 1974)

tionen auf dem Gipfel des Maximums und im Tal bei Schneehühnern bestehen.

Ganz sicher sind damit jedoch nicht alle Faktoren, die einen Populationszyklus steuern, erschöpft. Möglicherweise spielt bei manchen Arten die Aufnahme von Blüten im Frühjahr eine große Rolle: Pollen enthält sehr große Mengen an Steroiden, die den Geschlechtshormonen ähnlich sind und gleiche Wirkungen zeigen. Das kann zu einer erhöhten Vermehrung führen. Bei einem Populationszusammenbruch können außer Nahrungsverknappung auch Räuber eine Rolle spielen. Das gilt etwa für Wiesel, die etwa die gleiche Größe haben wie Mäuse und Lemminge und daher mit ihrer Vermehrung Schritt halten können. Ein gravierender Effekt von Wiesel auf den Zusammenbruch wurde in Alaska

und Nordkanada sehr wahrscheinlich gemacht. Ferner treten bei Populationszusammenbruch innerhalb eines Zyklus fast regelmäßig bakterielle oder parasitäre Erkrankungen auf, die zumindest den Zusammenbruch beschleunigen.

Derart fluktuierende Arten können leicht unter das kritische Minimum geraten, wenn die Zusatzfaktoren bei einem Populationszusammenbruch zu stark werden. Das ist vermutlich der Grund für das Aussterben der Wandertaube in den Vereinigten Staaten. Offensichtlich war diese Taube in normalen Jahren ein Einzelgänger, der sich nur zu Zeiten der Massenvermehrung zu den bekannten großen Flügen zusammenschloß. Man vermutet, daß der Mensch beim normalen Zusammenbruch einer Population zu stark beteiligt war, so

daß die Art unterhalb eine kritische Grenze gelangte. Tatsächlich brauchen ja Arten, die zu solchen Zyklen neigen, ein sehr viel größeres Areal als K-Strategen; will man solche Arten schützen, so muß man sehr große Areale für sie bereitstellen.

Auch bei Pflanzen kommt eine entsprechende Selbstregulation vor: Die größte Wahrscheinlichkeit für den Ort, an dem ein Same auf den Boden fällt, ist unmittelbar unterhalb der erwachsenen Pflanze. Je langlebiger jedoch die produzierende Pflanze ist, um so unwahrscheinlicher ist es, daß der Keimling an dieser Stelle auch wirklich gedeihen kann. Je weiter entfernt der Same von der Mutterpflanze ist, um so höher ist die Wahrscheinlichkeit, daß er wirklich eine große Pflanze liefern kann. Gründe dafür liegen z. T. darin, daß der Keimling unter dem schattigen Kronendach der erwachsenen Pflanze aufwachsen müßte; z. T. spielen möglicherweise auch allelopathische Effekte eine Rolle. Zwischen der Menge der Samen am Boden und der Keimlinge besteht also eindeutlicher Unterschied, der noch größer wird, wenn wir wirklich wachsende Jungpflanzen mit in die Diskussion einbeziehen.

Die zu einer Selbstregulation führende intraspezifische Konkurrenz läßt sich bei Pflanzen in ihrer Wirkung etwa folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Gewichte der Keimpflanzen zeigen zunächst eine Normalverteilung, unter starker intraspezifischer Konkurrenz entsteht dann eine geschraubte Verteilung mit mehreren Gewichtsmaxima. Eine sehr geringe Zahl wächst sehr rasch heran und ist sehr viel schwerer als der Durchschnitt, eine sehr große Zahl ist etwas leichter als der Durchschnitt.

2. Dichteabhängige Mortalität spielt eine große Rolle; Keimlinge, die einander sehr nahe stehen, haben nur geringe Überlebenschancen.

3. Strukturelle Änderungen treten auf: Das Längenwachstum nimmt zu, daß Blattgewicht pro Blattfläche steigt an, das Gewicht der Samen relativ zu den vegetativen Teilen sinkt.

4. Das Resultat ist eine gleichförmige räumliche Verteilung der erwachsenen Pflanzen.

5. Überlegene Individuen zeigen eine sehr große Wachstumsleistung.

Wahrscheinlich können diese Kriterien auch bei dauernd wachsenden Tieren des Meeresbodens (Muscheln!) angewandt werden.

## 2. Räuber-Beute-Systeme

Als ganz wesentlich für die Kontrolle der Größe von Populationen werden im allgemeinen auch Räuber im weitesten Sinne angesehen. Sehr häufig wird bei dieser Argumentation eine mathematische Darstellung von Volterra überinterpretiert, in der Räuber und Beute Populationsschwankungen zeigen, die sich als zwei um etwa  $90^\circ$  gegeneinander verschobene Sinuskurven beschreiben lassen (Abb. 99). Diese Darstellung ist eine Überinterpretation der Volterra'schen Berechnungen und späterer einzelner Experimente, die ähnliche Ergebnisse zu zeigen schienen.

In Wirklichkeit liegen die Dinge wesentlich komplizierter. Die Komplikationen beginnen mit der Frage, was eigentlich ein Räu-

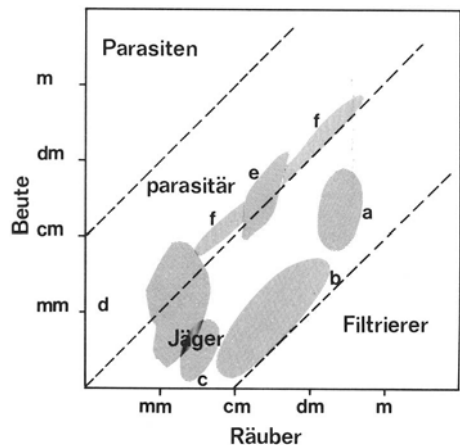
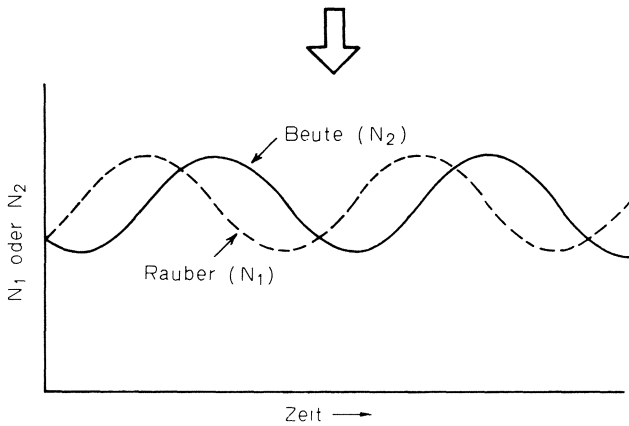


Abb. 98 a–e. Größenbeziehung zwischen Räuber und Beute. Parasiten sind durchweg kleiner, Filterierer wesentlich größer als ihre Beute. a Greifvögel und Eulen, b insektenfressende Singvögel, c jagende Spinnen, d netzbauende Spinnen, f Rudeljäger (Ameisen, Wölfe), e Webspinnen. Parasitär = Schlupfwespen, Raupenfliegen u. dgl. (Nach Enders, 1975, verändert)



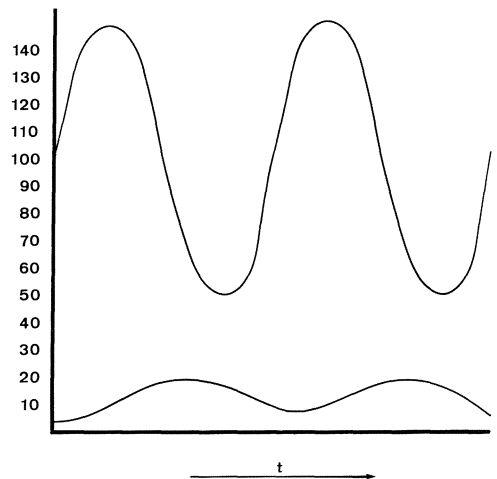
**Abb. 99.** Räuber-Beute-Wechselbeziehung gemäß der Lotka-Volterra-Gleichung. Dieses Schema ist mathematisch korrekt. Didaktisch wäre das der Abb. 100 günstiger. (Aus Wilson u. Bossert, 1973)

ber ist, sie setzen sich in der Frage fort, ob die benutzte mathematisch durchaus korrekte Darstellungsweise biologisch sinnvoll ist und ob nicht eine Abbildung wie die folgende (Abb. 100) weniger leicht zu Mißverständnissen führen könnte. Schließlich entsteht daraus auch die Frage, ob alle Räuber auf ihre Beutepopulationen den gleichen Effekt haben.

Wir wollen, um diesen Problemen zu entgehen, Krankheitserreger, Parasiten, Parasitoide, Räuber, Pflanzenfresser zusammen behandeln. Auch interspezifische Konkurrenten können natürlich ähnlich wie Räuber auf den Bestand eines Organismus wirken (Abb. 98). Ihnen allen ist gemeinsam, daß sie einen lebenden Organismus zumindest zunächst einmal schädigen und auf diese Weise vielleicht eine Populationskontrolle durchführen können. Offenbar handeln wir uns jedoch mit dieser Vereinheitlichung eine Nachteil ein: Der „Räuber“ in diesem sehr weiten Sinne kann sehr viel kleiner als seine „Beute“ sein (etwa bei einem Krankheitserreger), er kann etwa gleich groß sein (viele parasitische Schlupfwespen), und der kann sehr viel größer sein als seine Beute (Blauwal – Krill). Schematisch kann man die Größenbeziehungen der verschiedenen Räubertypen – die wie wir sehen werden ganz verschiedene Wirkungen haben – zu ihren Wirten etwa wie in Abb. 98 darstellen.

Quantitative Arbeiten, die das Verhältnis Pflanze-Tier als Räuberbeutesystem mo-

dern und quantitativ analysieren, sind außerordentlich rar. Mäuse sollen normalerweise etwa 75% des Samens von *Avena fatua* fressen; 44% von *Hordeum leporinum* und etwa 37% von *Bromus diandrus*; wobei *Avena* bevorzugt wird. Damit werden diese einjährigen Pflanzen um 62% bzw. 30% reduziert. Darauf reagiert *Avena* mit Vergrößerung der Pflanze und Vergrößerung der Samenproduktion. Die jährlichen Differenzen in der relativen Häufigkeit verschiedener einjähriger Grassorten sind damit vermutlich weitgehend von den vorhandenen Mäusepopulationen, die in der



**Abb. 100.** Wie Abb. 99, die Zahlenverhältnisse jedoch realistischer dargestellt. Der Räuber kann nie (es sei denn, er wäre ein Parasit oder Krankheitserreger) zahlreicher sein als die Beute. Damit sind die Zyklen des Räubers wesentlich unauffälliger als die der Beute



Hauptsache als Samenfresser in Betracht kommen abhängig (Borchert, Jain. 1977). Aber solche Daten sind selten; wir werden daher vorwiegend zoologische Beispiele besprechen.

Wir haben auf den Seiten 45–47 über die grundsätzliche Bedeutung der Körpergröße für den Stoffwechsel gesprochen. Kleinere Organismen haben eine relativ sehr viel höhere Stoffwechselrate als große. Dies drückt sich im allgemeinen auch in der Vermehrungsgeschwindigkeit aus. Ein Kaninchen hat eine höhere Vermehrungsrate als ein Wolf, eine Maus eine höhere als ein Hermelin, eine Fliege eine höhere als ein Fliegenschnäpper. Die in den beiden Abb. 99 u. 100 dargestellten Verhältnisse können von vornherein (wenn wir von abgeschlossenen Systemen sprechen) nur anwendbar sein, wenn Räuber und Beute etwa gleich groß sind und damit über das gleiche Fortpflanzungspotential verfügen. Ist der Räuber sehr viel größer als seine Beute, so erfolgt seine Vermehrung langsamer, Zyklen in dieser Art können dabei nicht auftreten. Eines der berühmtesten Freilandbeispiele zur Stützung der Volterra'schen Berechnungen, der Neunjahres-Zyklus mit alternierenden Gipfeln von Schneehase und Luchs (Abb. 101), erwies sich dann zwar auch richtig, aber in der Interpretation falsch: In Gebieten, in denen der Luchs ausgerottet ist, oszilliert die Population des Schneehasen unverändert

weiter. Die Oszillationen der Schneehasen-Population (gleichgültig was ihre Ursachen sind) diktiert die Oszillationen der Luchs-Population. Nicht der Luchs kontrolliert den Schneehasen, sondern der Schneehase den Luchs. Ähnlich dürften die Verhältnisse bei all den bekannten Räuber-Beutecyclen unter den Wirbeltieren liegen. Die hohe Vermehrungsrate von Waldkauz, Waldohreule und Mäusebusard in Mäusejahren ist determiniert durch die Höhe der Mauspopulation, nicht aber ein Ausdruck der Kontrolle der Mauspopulation.

Diese sehr einfache stoffwechselphysiologische Überlegung gestattet eine generalisierende Übersichtsvorhersage. Je kleiner der „Räuber“ im Verhältnis zur „Beute“, um so eher ist 1. eine Kontrolle der „Beute“ durch den „Räuber“ möglich. 2. Ein großer „Räuber“ im Verhältnis zur „Beute“ kann von vornherein nicht ohne weiteres als Kontrolle für die Zahl seiner Beute eingesetzt werden.

Betrachten wir von dieser einfachen stoffwechselphysiologischen Überlegung aus die aus dem Freiland berichteten Interaktionen zwischen Räubern und ihrer Beute. Tatsächlich gibt es relativ wenige wirklich zuverlässige Untersuchungen.

Der größte Teil von ihnen steht mit der biologischen Schädlingsbekämpfung in Beziehung. In den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts stellten Schildläuse die Exi-

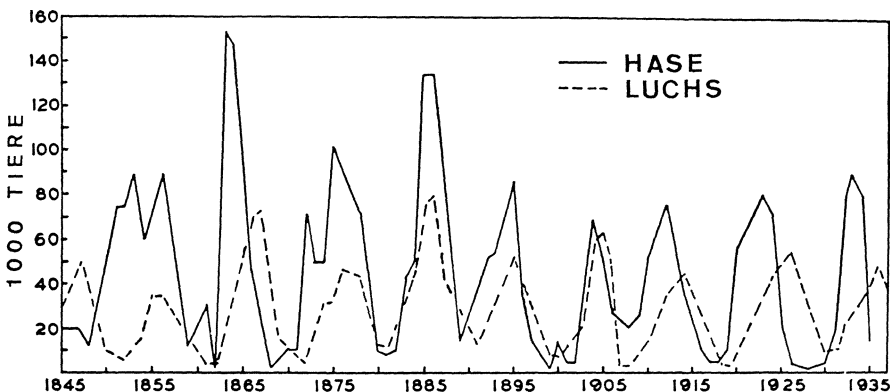


Abb. 101. Zyklische Bestandesschwankungen von Hasen- und Luchspopulationen aus Kanada. Zur Interpretation siehe Text. (Nach Elton, aus Tschumi, 1973)

stanz der Zitrusindustrie Californiens in Frage. Es wurden Marienkäfer eingeführt, die schon nach 10 Jahren die Schildlausplage völlig unter Kontrolle hatten. Neue Probleme traten erst 50 Jahre später auf, als DDT auf der Zitrusplantage und um sie herum angewandt wurde. DDT vernichtete die Käfer (vgl. S. 52), man mußte sie von neuem einführen und züchten, um damit wiederum die Kontrolle über die Schildlaus sicherzustellen (Ehrlich, Ehrlich, Holdren). In Australien wurden die als Zaunersatz eingeführten Opuntien zu einer Plage. Sie breiteten sich ungehemmt aus und besiedelten fruchtbares Land. In einer gewaltigen wissenschaftlichen Kraffanstrengung untersuchten australische Wissenschaftler alle möglichen biologischen Bekämpfer. Schließlich wurden mehrere Arten freigelassen. Ein Kleinschmetterling erwies sich als besonders günstig. Er schaffte eine nahezu vollständige Kontrolle der Kakteen, drängte sie auf wenige kleine Bereiche zurück; inzwischen scheint ein Gleichgewicht eingetreten zu sein. Das aus Europa nach Amerika verschleppte durchlöchernte Johanniskraut *Hypericum perforatum* breitete sich dort ungeheuerlich aus und wurde zu einem echten Schädling. Ein Blattkäfer, der aus Europa nachgeholt wurde, schaffte die Kontrolle; das Johanniskraut ist eine nicht gerade seltene Pflanze geworden, aber sie hat jeglichen Schrecken für die amerikanische Landwirtschaft verloren (Franz u. Krieg, 1972). Die Einfuhr des Erregers der Myxomatose nach Australien stoppte den Vormarsch der Kaninchen in diesem Erdteil und ließ erstmalig wieder von ihnen übernutztes Weideland für die Schafwirtschaft zur Verfügung stehen (s. dazu jedoch S. 148).

Forstschädlinge werden heute vielfach mit Hilfe von Viren bekämpft, die sehr spezifisch wirken und vielfach im Bekämpfungsgebiet heimisch werden (Bulla, 1973). Kernpolyeder-Viren haben sich bei Fichtenblattwespen (*Diprion hercyniae*), bei der Nonne (*Lymantria monacha*) und beim Schwammspinner (*Lymantria dispar*) gut bewährt. Vom Hubschrauber aus

versprühte Viren können diese Tiere spezifisch selbst in einer Massenvermehrung stoppen und zum Absterben bringen (Franz u. Krieg, 1972; Zethner, 1976) (über biologische Schädlingsbekämpfung s. Franz u. Krieg, 1972; über Tiere als Pflanzenschädlinge s. Ohnesorge, 1976). Massensterben infolge von Parasiten und (oder) Krankheitserregern kommen auch in natürlichen Populationen vor. So erlag ein großer Teil des Bestandes der Eiderente im Jahr 1947 einem starken Befall durch Acanthocephalen, verbunden mit einer Coccidiose (Christiansen, 1948). Durch einen Poly-Parasit-Komplex, der nur bei hoher Dichte des Wirtes wirksam wird, gibt es etwa seit 1950 starke Oszillationen im Eider-Bestand Ost-Schwedens (Persson, 1974).

In diesen Fällen ist der Kontrolleur kleiner und rascher vermehrungsfähig als der von ihm kontrollierte Organismus. Alle Versuche, mit Hilfe von bekannten großen Raubtieren eine biologische Schädlingsbekämpfung mit ähnlichen Erfolgen durchzuführen, haben sich als Fehlschläge herausgestellt oder es liegen besondere Bedingungen vor. Unter welchen Umständen kann ein großer Räuber ein kleineres Beuteobjekt kontrollieren, wie das etwa die Abb. 102 zeigt? Derartige Effekte sind erklärbar in Gebieten mit einem starken Jahreszeitenwechsel. Warmblütige Tiere haben auch im Winter einen sehr hohen Nahrungsbedarf und sind den ganzen Winter über aktiv, während wechselwarme den Winter über in einem diapausierenden Stadium inaktiv bleiben müssen. Die meisten haben also über 5–6 Monate die Möglichkeit, ein sich nicht vermehrendes Beuteobjekt zu reduzieren. Ähnlich ist wohl auch die Kontrolle des Krill (Planktonkrebse der Gattung *Euphausia*) durch viele Spezialisten (Bartenwale, Robben, Pinguine) im antarktischen Ozean zu verstehen: Bei den herrschenden sehr niedrigen Temperaturen braucht der Krill zwei bis vier Jahre um fortpflanzungsfähig zu werden, während die warmblütigen Räuber dauernd hochaktiv sind und gerade wegen der herr-

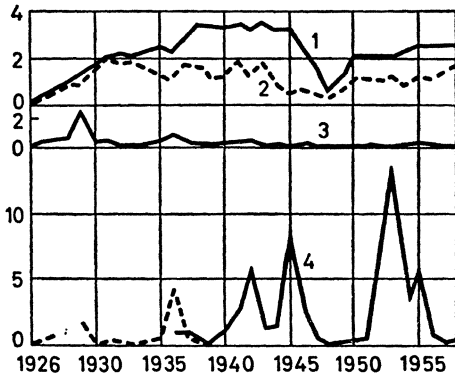


Abb. 102. Zahl der Nisthöhlen (1) und Brutpaare (2) höhlenbrütender Vögel je ha sowie der überwinterten Puppen (3) von *Bupalus piniarius* je qm im Vogelschutzgebiet Steckby, ferner der *Bupalus*-Puppen (4) in benachbarten Kiefernwäldern ohne Vogelschutz im Zeitraum 1926–1958. (Nach Herberg, aus Schwerdtfeger). Auf der anderen Seite sind die Ergebnisse mit Vogelansiedlungen zwiespältig. Im allgemeinen sinkt die Zahl der Zweitbruten und Drittbruten, so daß die Produktivität der Vögel kaum erhöht ist. Zum zweiten konnte zwar (Stein, 1960 a u. b) durch Vogelschutzmaßnahmen die Anzahl der Vögel pro Flächeneinheit auf die drei- bis vierfache Anzahl erhöht werden und damit eine Reduktion der Insekten um ein Drittel. Aber: Pflanzenfressende Insekten waren um 33% reduziert, Räuber um 28%, Abfallfresser um 26% und Parasiten um 54%. Damit wurden durch die verstärkte Vogelansiedlung gerade die am meisten „Schützenswerten“ im Sinne der Forstwirtschaft betroffen

schenden niedrigen Temperaturen einen sehr hohen Nahrungsbedarf haben. Auf dieser Tatsache beruht auch die in jüngster Zeit oft diskutierte Wirkung von Huftieren (Reh, Hirsch) auf den Wald. Die Tiere verbrauchen nur einen sehr geringen Teil der von den Pflanzen produzierten organischen Substanz. Dennoch können sie in zunächst nicht bemerkenswert erscheinender Dichte einen Wald zerstören, indem sie die Waldverjüngung unterbinden, was schließlich zu einer Steppe führen würde. Auch hier verzehren Hirsche und Rehe während der Wintermonate die Knospen der Pflanzen und bei Weichhölzern die Rinde der jungen Zweige. So potenziert sich der Effekt dieser Tiere. (Früher führten Hirsche und Rehe regelmäßige Wanderungen durch, die sie während der Wintermonate aus ihren Sommerquartieren in Flußniede-

rungen führten. Erst nach der Schneeschmelze kehrten sie wieder in ihre eigentlichen Einstände zurück. Diese Wege sind heute abgeschnitten, und so kommt es schon bei geringen Wilddichten zu einer erheblichen Schädigung in unseren Wäldern.) Wechselfarme Beute und warmblütige Räuber in Gebieten mit deutlichen Jahreszeiten können also Ausnahmesituationen bedingen. Dazu kommt etwas anderes: In diesem Fall müssen die Räuber Generalisten sein, also Arten, die nicht auf eine ganz spezifische Nahrung angewiesen sind. Ein absoluter Spezialist würde zu einer solchen Kontrolle nicht in der Lage sein.

Eine ähnliche Kontrollmöglichkeit besteht, wenn der Räuber als Generalist eine seltene Beute erjagt: Die Kontrolle einer zahlenmäßig gering vertretenen Beuteart ist möglich — wobei dann natürlich die Frage nach den Ursachen der niedrigen Beutepopulation auftaucht. Durchbricht aber eine Beutepopulation diesen niedrigen Pegel, so kann keine Kontrolle durch ein großes Tier mehr erfolgen.

Wie ist nach dieser Argumentation das Verhältnis eines warmblütigen Beutetieres — etwa einer Maus — und seiner warmblütigen Feinde (Fuchs, Bussard, Eule) zu beurteilen? Dieser Frage ist die moderne Wildbiologie seit Jahren nachgegangen. Besonders eindrucksvolle Untersuchungen wurden am Moorschneehuhn in schottischen Naturschutzgebieten durchgeführt. Hier hat das Schneehuhn eine Fülle von Feinden: Marder, Wildkatze, Fuchs, Kornweihe und Steinadler. Die Schneehühner schließen sich im Winter zu Flügen zusammen, die durch das Wohngebiet streuen. Im Frühjahr besetzt der Hahn ein Revier, dessen Grenzen er gegen Nachbarn verteidigt. Die Größe des Reviers ist von verschiedenen Faktoren abhängig, die wir bereits besprochen haben (S. 129 u. 137). Nach Jahren mit guter Fortpflanzung der Schneehühner können nicht alle Hähne ein eigenes Revier in einem günstigen Lebensraum besetzen. Die überschüssigen Hennen und Hähne wandern in weniger günsti-

ge Lebensräume ab, oder sie bleiben im Lebensraum, werden jedoch von den revierbesitzenden Hähnen dauernd attackiert. Sie können sich daher nur auf den Grenzen zwischen den einzelnen Territorien aufhalten, werden jedoch auch hier gestört und sind dauernd in Bewegung. Diese ununterbrochen gehetzten revierlosen Tiere werden ebenso wie die in ungünstige Biotope abgedrängten Individuen von den Räubern erbeutet. (Diese Tatsache hat für den Naturschutz große Bedeutung: Eine infolge Biotopveränderung selten gewordene Art, die nun in suboptimalen Lebensräumen existieren muß, ist hier einem höheren Feinddruck ausgesetzt als in ihrem Optimalbereich. Die sehr hohen Verluste von Auerhühnern durch Raubfeinde in suboptimalen Wirtschaftswäldern können so wahrscheinlich erklärt werden.) Die Revierinhaber erleiden keine Verluste. Die Tiere kennen ihr Revier ganz genau. Sie kennen jede Versteckmöglichkeit, und sie sind auch nicht dauernd mit Kämpfen beschäftigt. So können sie die Umgebung nach Feinden genügend absuchen. Diese genaue Kenntnis macht sie gegen den Angriff eines Räubers nahezu immun. Dem Räuber steht also aus der Beutepopulation nicht jedes Individuum gleichmäßig zur Verfügung. Dieses ist eine Tatsache, die alle Überlegungen stark kompliziert. Bei Wegfall der Räuber nach einem günstigen Fortpflanzungsjahr der Beute bleiben die revierbesitzenden Tiere in dauernde Kämpfe mit revierlosen verwickelt. Auch die Revierinhaber leiden unter dauernder Störung. Der Fortpflanzungserfolg unter diesen Bedingungen sinkt stark ab. Die Räuber, die die „Überschußtiere“ dezimieren, erhöhen dadurch also die Produktion der Beute. Dieses Beispiel scheint sich verallgemeinern zu lassen: Entsprechende Daten wurden an verschiedenen Mäusen und an Bismarratten gesammelt. Für eine Verallgemeinerungsmöglichkeit dieser Befunde spricht auch die folgende Untersuchung: Seit langem wird berichtet, daß Raubvögel in der Nähe ihrer Horste eine „Schutzzone“ haben, in der sie keine Beute

schlagen. Das Nisten vieler Vögel in unmittelbarer Horstnähe von Raubvögeln ist vielfach beschrieben und bekannt. Experimente von Wyrwoll zeigten nun, daß dieser Befund anders gedeutet werden muß. Habichte schlagen jede ihnen erreichbare Beute, auch in unmittelbarer Horstnähe. Die in der Nähe des Habichthorstes brütenden Vögel kennen jedoch den Habicht und seine Flugschneisen ganz genau. Sie werden von ihm daher nicht überrascht und sind so vor ihm weitgehend sicher. Auf der anderen Seite sind sie auch gegenüber fremden Eindringlingen in diesem Gebiet einigermaßen gesichert: Fremde Eindringlinge, die sich nicht so genau im Revier auskennen, werden vom Habicht sofort attackiert.

Fängt man aus einem Wald die revierbesitzenden Singvögel weg, so werden diese überaus rasch durch andere Artgenossen ersetzt. Ganz allgemein scheinen sich bei Singvögeln sehr viele revierlose Tiere zwischen den Revieren aufzuhalten oder in weniger günstigen Lebensräumen. Bei Bakterien ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß ein großer Teil der Individuen weitgehend inaktiv im Boden lebt, während nur einige wenige voll Aktivität zeigen. Möglicherweise haben wir es hier mit einem generellen Prinzip zu tun, welches sich als Regulans einer Mortalität zum — für die Art — falschen Zeitpunkt und am falschen Ort evoluiert hat.

Bei etwa gleichgroßen Beuteobjekten und Räubern werden im Labor häufig die beschriebenen Sinusschwankungen gefunden. Das ist bei Einzellern (Pantoffeltierchen *Paramecium* unter dem Einfluß der räuberischen *Didinium*) und bei Käfern und ihren Parasiten (Käfer und andere Insekten unter dem Einfluß von Schlupfwespen) nachgewiesen. Natürlich sind derartige Oszillationen in einem Räuber-Beute-System nur zu erwarten, wenn entweder nur der Räuber und seine Beute im System vorhanden sind oder wenn der Räuber ein Spezialist ist. Für den Spezialisten geht mit einer Dichteerhöhung des Wirtes ein erleichtertes Beutefinden einher (bzw. eine

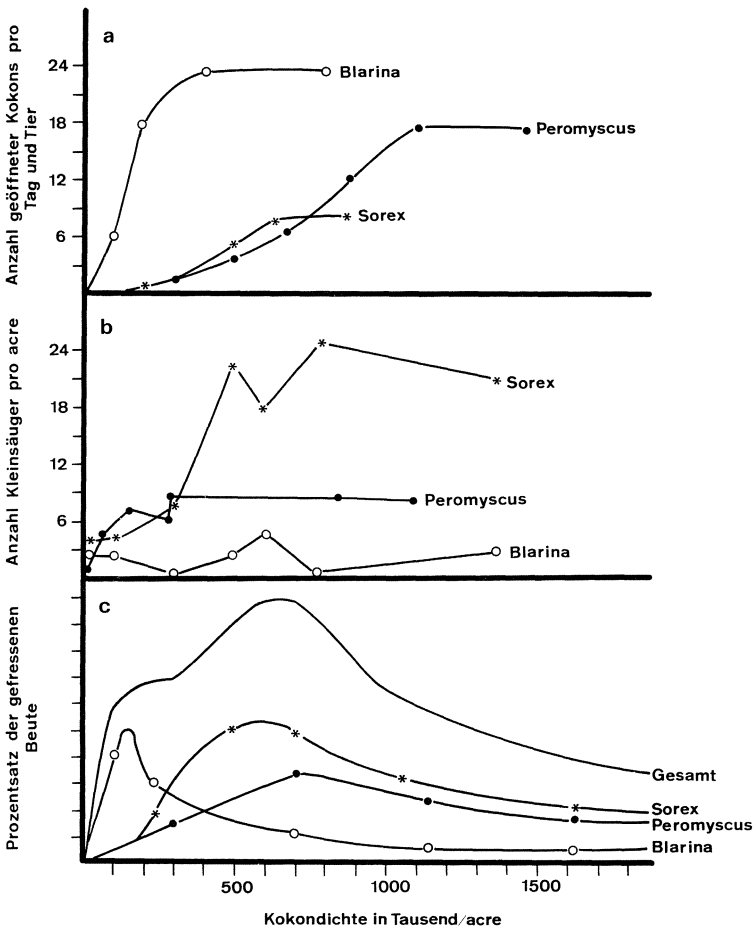
verbesserte Infektionsmöglichkeit). Hohe Dichten begünstigen also das Ausbreiten von Parasiten und Krankheitserregern. So geht der Zusammenbruch einer Massenpopulation fast immer einher mit Krankheiten und Parasitenbefall. Dabei ist im Einzelfall kaum zu sagen, ob der Zusammenbruch aufgrund der Krankheit, aufgrund des Parasitenbefalls oder aufgrund von Faktoren der Selbstregulation (vgl. S. 134) erfolgte. Durchweg dürften all diese Faktoren zusammenwirken, wobei ihr quantitativer Anteil von Fall zu Fall unterschiedlich ist (z. B. Hörnfeld, 1978). Die Organismen auf dem Gipfel einer Massenvermehrung sind durch Faktoren der Selbstregulation, möglicherweise durch Nahrungsmangel und durch ihre genetische Konstitution besonders empfindlich gegenüber Krankheitserregern und Parasiten. Während also Generalisten bei der Massenvermehrung eines Organismus nur etwas ausrichten können in der Anfangsphase des Populationsanstieges (S. 125), wirken Spezialisten durchweg auf dem Gipfel der Massenvermehrung. Wenn aber der Räuber in nennenswertem Maße auf andere Beuteobjekte mit zurückgreifen kann, werden parallel verschobene Oszillationen von vornherein ausgeschlossen sein.

Bei einer Bestandserhöhung eines Beutetieres gibt es für die nichtspezialisierten Räuber daher zwei unterschiedliche Reaktionen (Holling, 1966): Zuerst erfolgt die sogenannte numerische Reaktion (Abb. 103): Die Anzahl der Räuber pro Flächeneinheit wird erhöht. Dieses kann in der freien Natur durch Zuwanderung oder durch Vermehrung des Räubers geschehen. Diese Bestandserhöhung des Räubers kann jedoch nicht unbegrenzt sein. Fast überall haben wir eine gewisse Territorialität, die eine zu dichte Räuberbesiedlung von vornherein ausschließt. Dann erfolgt eine funktionelle Reaktion (Abb. 103): Der Räuber nimmt von der nun zahlreicher werdenden Beute relativ mehr als normalerweise. Nehmen wir an, daß dem Räuber 10 Beutetierarten zur Verfügung stehen, die alle gleich häufig

sind, so wird er von jeder Art gleich viele verzehren. Nimmt nun eine Beutetierart stark zu, so nimmt auch ihr Anteil an der Beute des Räubers zu. Bis zu einem gewissen Maße erfolgt das stärker als rein rechnerisch anzunehmen wäre. Offenbar lernt der Räuber, diese häufige Beute nun besonders gut und schnell zu finden und macht davon Gebrauch.

Allerdings haben wir auch hier wieder allzusehr vereinfacht. Auf der einen Seite greift der Räuber gerade die Beute, die er zu erkennen gelernt hat, ganz bevorzugt und läßt andere mögliche Beute unbeobachtet. Auf der anderen Seite greift er gerade auffällige, vom allgemeinen Bild abweichende Organismen. Dies sind zwei einander widersprechende Befunde, für beide sind gut belegte Beispiele gefunden worden. Auch wird eine Beute durch den Verzehr von einer häufigen zu einer seltenen Form: Ein Huhn, welches gerade gelernt hat, gelbe Körner aufzupicken, sucht diese gezielt aus einem Körnerhaufen heraus und läßt andersfarbige liegen. Sind die gelben bei weitem in der Überzahl, so haben wir eine typische funktionelle Reaktion vor uns. Nach einiger Zeit aber werden die gelben nahezu verzehrt sein, und nun sucht das gleiche Huhn nicht mehr die häufigste „Normalfarbe“, sondern es sucht die wenigen zurückgebliebenen „Seltlinge“. Dies einfache Experiment lehrt, daß aus Freilandbeobachtungen keineswegs einfach geschlossen werden darf, ob ein Tier die „normale“ oder die „abnorme“ Beute bevorzugt: Die unmittelbare Vorgeschichte des Räubers muß bekannt sein (vgl. Curio, 1976). Hier ist noch sehr viel Arbeit auf dem Grenzgebiet zwischen Ethologie und Ökologie zu leisten.

Auf einem mittleren Niveau ist also der Feindruck auf die Beute infolge der Addition von numerischer und funktioneller Reaktion des Räubers besonders hoch. Überschreitet die Beute nun das kritische mittlere Niveau, so kann die Dichte des Räubers nicht mehr erhöht werden, und gleichzeitig nimmt die Anzahl der von dem häufigen Beutetier gefressenen Individuen

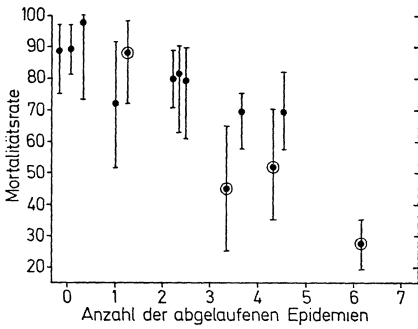


**Abb. 103 a-c.** Numerische und funktionelle Reaktion bei Räuber-Beute-Systemen. **a** Die Mäuse und Spitzmäuse öffnen bei größerer Kokondichte eines Waldinsekts mehr Puppenkorn als zunächst zu erwarten wären. **b** Die Zahl der Spitzmäuse, aber auch der Mäuse, nimmt mit höherer Populationsdichte (gemessen an den Puppenkokons) eines Schmetterlings zu. **c** Das Resultat von (a) und (b): Mit steigender Dichte der Puppenkokons nimmt zunächst der Prozentsatz der durch Räuber vernichteten Puppenkokons deutlich zu, erreicht einen Maximalwert, um dann wieder rasch abzusinken. (Nach Holling, aus Schröder, 1974, verändert)

überproportional ab. Das ist eine Reaktion, die uns Menschen, wie wir auch nicht täglich das gleiche essen mögen, sehr verständlich ist. Bei sehr hoher Dichte der Beute ist also der Effekt räuberischer Generalisten sehr begrenzt. Hier kann nur der Spezialist eingreifen. Man wird daher bei generellen Räuber-Beute-Betrachtungen grundsätzlich zwischen Modellen bei Spezialisten und Generalisten unterscheiden müssen.

Fassen wir zusammen: Ist der „Räuber“ wesentlich kleiner als die „Beute“, so können wir Oszillationen beobachten, die je-

doch in der Regel relativ bald ausklingen. Eine neue Stabilisierung der „Beute“ erfolgt nunmehr in der Regel auf einem wesentlich geringeren Dichteniveau als bei Beginn des Experimentes. Beispiele dafür sind die gelungenen Fälle der biologischen Schädlingsbekämpfung. Das Ausklingen der Oszillation liegt wahrscheinlich in einer genetischen Veränderung der Population von Räuber und Beute. Räuber, die ihre Beute ausrotten, sterben mit ihr aus. Beuteorganismen, die auch auf geringen Räuberanfall mit dem Tod reagieren, werden ebenfalls aus der Population eliminiert.



**Abb. 104.** Veränderung in der Letalität durch Myxomatose nach Ablauf von Epidemien bei wilden australischen Kaninchen nach Impfung mit einem unveränderten Virus. Die Daten geben die durchschnittliche Mortalität mit einem Konfidenzbereich von 95% an. (Aus Stern u. Tigerstedt, 1974)

Beispiele für eine solche Coevolution stellen die Zyklen von Myxomatose und Kaninchen (Abb. 104) in Australien dar, wahrscheinlich ähnliche Verhältnisse wurden bei der Transplantation des australischen Kuskus nach Neuseeland beobachtet. Diese Beuteltiere leben von den Blättern der Eukalyptusbäume. In ihrer australischen Heimat fallen sie als Pflanzenfresser praktisch nicht ins Gewicht. In Neuseeland gab es eine Massenvermehrung mit der Vernichtung einer großen Zahl von Eukalyptusbäumen. Inzwischen aber spielen die Kuskus in Neuseeland eine ähnlich geringe Rolle wie in Australien. Auch hier hat vermutlich eine Coevolution stattgefunden. Die Bäume in Australien enthalten genügend sekundäre Pflanzenstoffe, um eine Massenvermehrung des Kuskus zu verhindern. In Neuseeland war dies zunächst nicht der Fall. Durch die Massenvermehrung der Kuskus in Neuseeland wurden die Bäume einem starken Selektionsdruck ausgesetzt, bei dem nur die Individuen mit sekundären Pflanzenstoffen überlebten. Kuskus-Beutler können wegen dieser Giftstoffe nicht ausschließlich von Eukalyptusblättern leben, sondern müssen zusätzlich andere Pflanzen aufnehmen (Freeland u. Winter, 1975).

Insofern sind die langfristigen Oszillationen gleichgroßer Räuber- und Beuteobjekte, wie sie im Labor beobachtet wurden,

wahrscheinlich im Freiland meist nicht real. Die Oszillation bei warmblütigen Beutetieren und warmblütigen Räubern hat eine andere Bedeutung (vgl. S. 151). Versuchen wir, aus all diesen Befunden ein Bild zu zeichnen, so kommt man vielleicht zu folgender Hypothese: Es gibt Räuber, die besonders bei geringer Dichte der Beute wirksam sind, die aber bei mittlerer und hoher Dichte weitgehend ohne Effekt bleiben. Es gibt andere Arten, die vor allem bei steigenden, mittleren Dichten wirksam werden, und es gibt solche, die bei sehr hoher Dichte der Beute erst wirklich eingreifen können. Zur ersten Gruppe gehören vor allem Arten, die deutlich größer sind als ihre Beute; zur mittleren Gruppe gehören Räuber, die ungefähr die Größe ihrer Beute haben, und bei sehr hohen Dichten kommen vor allem sehr kleine Krankheitserreger und Parasiten zur Geltung. Große Räuber finden ihre Beute, auch wenn diese nur in relativ geringer Dichte vorhanden ist und können sie daher auch bei niedrigen Zahlen beeinflussen, während kleine und vor allen Dingen Mikroorganismen auf hohe Dichte ihrer Wirte angewiesen sind. Geht man von diesem — kaum gut belegten — Bild aus, so kann das Zusammenwirken einer Vielzahl von Räubern die Beute auf einem relativ niedrigen Dichtenniveau halten.

In Gebieten mit sehr hoher Artenzahl kann damit ein Tier seine ökologische Potenz nicht voll nutzen: Es erreicht nie die volle Populationshöhe, die von den gegebenen sonstigen Bedingungen her möglich wäre. Damit wird das Zusammenleben mehrerer ökologisch sehr ähnlicher Arten im gleichen Lebensraum möglich. So ist die Coexistenz mehrerer *Daphnia*-Arten im gleichen See zu verstehen (Seitz, 1977), so der Artenreichtum des tropischen Korallenriffes und des tropischen Regenwaldes bei geringer Häufigkeit jeder Einzelart.

Die niedrige Dichte des Beuteorganismus hat eine sehr hohe Vermehrungsrate — eine sehr hohe Produktion — dieser Art zur Folge, wie dies besonders deutlich bei den Schneehühnern wurde. Die Organismen

befinden sich fast immer in der exponentiellen Vermehrungsphase. Das hat sehr große Bedeutung für die Stoffumsätze im Ökosystem (vgl. S. 190f.): Sowohl die Primärproduktion steigt an (da alte, nicht mehr voll lebenskräftige Bäume stärker geschädigt werden als junge und damit aus der Konkurrenz ausgeschieden werden) als auch die Abbaugeschwindigkeit (da die Bodenbakterien stets auf einem niedrigen Niveau und damit starker Vermehrung gehalten werden, vgl. S. 228).

So gelangen wir schließlich doch zu einer generellen Hypothese der Räuber-Beute-Beziehungen: Die Komplexe von Räuber und Beute sind in der Weise coevoluiert, daß die Beute bei höchster Produktivität gehalten wird, daß Umsätze im Ökosystem rasch erfolgen. Ist — als Anpassung an Räuberkomplexe (vgl. S. 138) — ein regelmäßiges Durchbrechen der Kapazität gegeben in Populationszyklen, so zeigt sich, daß hoher Bestand und hohe Produktivität einander ausschließen: Beim Gipfel einer Massenvermehrung einer Organismenart hört die Fortpflanzung faktisch auf, stagniert die Produktion (oder wird negativ). Höchste Produktivität kann daher nur bei relativ niedrigen Beständen erreicht werden — eine Erkenntnis, die bei der Frage nach dem Höchstertag eine wesentliche Rolle spielt. Bei Ausschluß aller Räuber sollte also der Tierbestand eines gegebenen Areals deutlich erhöht werden. Dies Postulat ist durch eine Reihe neuerer Untersuchungen belegt worden. Reise (1976) sperrte definierte Areale im Sandwatt vor der Insel Sylt mit Gaze-Käfigen ab, nachdem er die hier vorkommenden Räuber weitgehend eliminiert hatte. Das Ergebnis seiner Arbeit zeigt Tabelle 8. Deutlich ist das Ansteigen des Bestandes unter dem Käfigschutz, obwohl nicht alle Räuber eliminiert werden konnten (Carcinus siedelte sich an!). Ebenso konnte in Teichen und Seen gezeigt werden, daß der Ausschluß von Fischen eine Erhöhung der Planktontiere zur Folge hatte — sei es *Daphnia* (Seitz, 1977; Confer u. Mitarb., 1978), *Chaoborus* (Stenson, 1978) oder andere

**Tabelle 8.** Der Effekt des Ausschlusses von Räufern durch Überstülpen eines Gaze-Käfigs über ein Stück Wattenmeer. Die Individuenzahl steigt auf mehr als das 4fache an. (Aus Reise, 1976)

| Sandwattbesiedlung         | Kontrolle | Käfig |
|----------------------------|-----------|-------|
| Hydrobia                   | 21        | 30    |
| Muscheljunggut:            |           |       |
| Codium                     | 8         | 747   |
| übrige (3 Sp.)             | 6         | 25    |
| Muscheln (adult) (4 Sp.)   | 3         | 1     |
| Pygospio                   | 183       | 764   |
| Spio                       | 15        | 21    |
| Tharyx                     | 8         | 15    |
| Microphthalmus             | 3         | 27    |
| Capitella                  | 4         | 16    |
| Scoloplos < 1,0 mm breit   | 115       | 113   |
| ≥ 1,0 mm breit             | 3         | 8     |
| übrige Polychaeten (9 Sp.) | 20        | 27    |
| Peloscoclex                | 22        | 35    |
| Amphipoden (2 Sp.)         | 5         | 2     |
| Carcinus (juv.)            | 1         | 26    |
| Artendichte                | 21        | 22    |
| Individuendichte           | 417       | 1827  |

Wasserinsekten (Henrikson u. Oscarson, 1978). Bei Anwesenheit von Räufern sinkt also die Dichte der Beutetiere unter eine theoretisch mögliche Maximaldichte. Damit wird das Vorkommen ökologisch sehr ähnlicher Arten nebeneinander im gleichen Raum ermöglicht, da die Konkurrenz zwischen den Individuen sehr gering ist (vgl. S. 190).

Wir können also die möglichen Resultate der Tätigkeit von Räufern im weitesten Sinne derart zusammenfassen:

1. Der Räuber bewirkt genetische Änderungen in der Population; dabei kann auch die Räuber-Population genetischen Änderungen unterliegen.
2. Der Räuber senkt die Bestandsgröße seiner Beute.
3. Der Räuber erhöht die Produktivität seiner Beute.

Die Effekte können in manchen Fällen getrennt auftreten; meist erscheinen sie zusammen.

Im Lauf der Evolution haben die Beuteobjekte eine Fülle von Strategien entwickelt, sich dem Zugriff der Räuber zu entziehen. Der rasche Lauf des Hasen, der rasche



Flug der Taube sind Beispiele, die auf der anderen Seite zeigen, daß ein Entkommen vor dem coevoluierten Spezialisten damit nicht gewährleistet ist. Diese Coevolution von Räuber und Beute führt zu einer Fülle von Anpassungen der Beute an immer bessere Angriffsmöglichkeiten des Räubers und des Räubers an immer effektivere Fluchtmöglichkeiten der Beute (vgl. beispielsweise Roeder, Curio). Rudel- und Schwarmbildung ist eine bei Tieren weitverbreitete Strategie der Feindabwehr. Der enge Schwarm wirkt wie ein größeres Tier. Ein Ziel ist für den Räuber schwieriger, da sich die angepeilten Objekte dauernd gegeneinander verschieben, aus dem Blickfeld geraten, wieder auftauchen und wieder verschwinden. Dazu ist für den Feind schwieriger, unerkant an den Schwarm heranzukommen. Schließlich kann der Schwarm einzelne Individuen relativ leicht verteidigen, wie das etwa bei der Ringbildung des Moschusochsen bekannt ist, wo Jungtiere in die Mitte des Verteidigungsringes genommen werden. Die Strategie des Räubers in einem solchen Fall beruht auf dem Versuch, einzelne Individuen vom Schwarm abzusprennen. Dobler (1977) konnte dieses Prinzip beim schwarmbildenden Moderlieschen (*Leucaspius delineatus*), welches zusammen mit einem Hecht (*Esox lucius*) gehalten wurde, demonstrieren. Ohne Hecht im Fischbecken ist der Schwarmzusammenhalt des Moderlieschens nur locker, ist ein Hecht anwesend, schließt sich der Schwarm sehr eng zusammen (Rüppell u. Gößwein, 1972). Bei niedriger Lichtintensität aber löst sich der optisch gesteuerte Schwarmzusammenhalt auf. Der Hecht, der offenbar über etwas lichtstärkere Augen verfügt, kann dann noch jagen. In einer kurzen Zeit der Abenddämmerung werden also Moderlieschen bevorzugte Beute des Hechtes. Wasserinsekten schlüpfen daher überwiegend spät abends, wenn auch die Augen der Fische nicht mehr lichtstark genug sind, aus der Puppe. Während der hellen Tageszeit den Wasserkörper durchsteigende Puppen werden überwiegend von Fischen gefres-

sen, Landinsekten dagegen schlüpfen überwiegend vormittags (Remmert, 1963, 1976).

Weißtanne (*Picea abies*) und Tannenlaus (*Adelges piceae*) sind ein klassisches Beispiel eines evoluierten Systems. Die Tannenläuse setzen sich an der Rinde fest und vermehren sich stark. Unter diesen Bedingungen bildet die Weißtanne Nekrosen im Rindenparenchym aus. Damit wird der Saftstrom für die Läuse unerreichbar, sie können nur an wenigen Stellen in geringer Zahl (Rindenrisse!) überleben. Nach einigen Jahren weiteren Wachstums sind die Nekrosen wieder verschwunden, die Läuse können sich wieder vermehren. Andere — etwa nordamerikanische — *Abies*-Arten haben diesen Abwehrmechanismus nicht entwickelt. Die hier eingeschleppte Tannenlaus wird daher ein gefährlicher Schädling (Zwölfer, 1977).

Meist erfolgte die Coevolution in wenig spektakulären, kleinen Schritten. Offenbar konnten „technologische Durchbrüche“ jedoch ganze Systeme verändern. Die Rückkehr Selachier und der Teleostier aus dem Süßwasser ins Meer — die Erfindung, wieder mit dem Salzgehalt des Meeres fertig zu werden — brachte, ebenso wie die Rückkehr der Landraubtiere ins Meer, größte „technologische Neuerungen“ bei den Sinnesorganen in das Meer hinein. Das Seitenliniensystem, die leistungsfähigen Augen und das große ZNS sind Beispiele dafür. Diesem technologischen Neuland hatten die ursprünglichen Meerestiere zunächst nichts entgegenzusetzen. Das Verschwinden der Tintenfisch-Verwandten (Ammoniten) gleichzeitig mit dem Auftreten der Fische ist wohl so zu erklären. Ein solcher „technischer Durchbruch“ war wohl auch die Erfindung der Warmblütigkeit auch bei kleinen Tieren: diese waren bei kühlen Wetterlagen den ebenso großen wechselwarmen Reptilien weit überlegen. Die großen Dinosaurier waren, wie wir heute wissen, wohl auch warmblütig, einfach aufgrund ihrer riesigen Dimensionen; wie weit aber eine echte Regulation erfolgte, ist unsicher.

Pflanzen haben in großer Zahl sekundäre Pflanzenstoffe entwickelt, die heute allgemein als „Pflanzenschutzmittel“ angesehen werden: Sie hindern Pflanzenfresser am Verzehr dieser Gewächse (und haben allelopathische Wirkung, vgl. S. 75). Auch hier haben sich Spezialisten entwickelt. Tabakswärmer lassen sich durch Nikotin nicht stören; Koala und Kuskus fressen die giftigen Blätter des Eukalyptus, wie das auch viele spezifische Insekten tun. All diese Mittel helfen also nur gegen Generalisten, nicht aber gegenüber dem Spezialisten, der sich parallel mit der Evolution der Beute weiter evoluiert. Die wichtigste Strategie der Feindvermeidung ist daher die Strategie der Unvorhersehbarkeit. Das kommt bereits bei den normalen Fluchtbewegungen zum Ausdruck. Der Hase schlägt die bekannten Haken in für den Räuber unvorhersehbarer Zeit. Viele Tiere führen einen Wechsel des Lebensraumes durch. Der Wechsel vom Süßwasser zum Meer oder vom Meer zum Süßwasser bei den bekannten Wanderfischen führt zu einem vollständigen Absterben der Parasiten der Fische. Der physiologische Schock bei dieser Wanderung ist von den Parasiten nicht vorhersehbar. Ähnliches gilt für den Wechsel der Insekten zwischen Süßwasser und Land. Auch bei der Feindabwehr durch chemische Mechanismen ist eine solche Unvorhersehbarkeit einprogrammierbar. Werden die sekundären Pflanzenstoffe in Vielzahl polygen vererbt, so ist auch für den Spezialisten nicht vorhersehbar, welche Pflanzenstoffe in einem bestimmten Pflanzenindividuum vorhanden sind. Eine Evoluierung auf eine unvorhersehbare Kombination von sekundären Pflanzenstoffen ist nicht möglich. Einzelne Individuen werden bei einem solchen System jedoch völlig frei von sekundären Pflanzenstoffen sein. Sie stehen dann dem Angriff nahezu aller Pflanzenfresser offen. Das ist der Preis dieser Art der Anpassung (Dolinger u. Mitarb., 1973). Auch angeborene Resistenz gegen Parasiten und Krankheitserreger basiert offenbar auf einem derart polygenen System. Bestimmten Mu-

stanten mancher *Drosophila*-Arten können in ihnen abgelegte Eier von Schlupfwespen mit einem spezifischen Gewebe einschließen und damit zum Absterben bringen. Nicht jeder Stich einer Schlupfwespe führt also zum Erfolg. Für die Schlupfwespe ist die Frage, ob sie Erfolg hat oder nicht, unvorhersehbar. Eine derartige Unvorhersehbarkeit als Strategie der Feindvermeidung stellen auch die berühmten zyklischen Massenvermehrungen vieler Tiere dar (Abb. 105).

Das ist besonders eindrucksvoll bei den 13- und 17-jährigen Zikaden Nordamerikas (Alexander u. Moore). Im gleichen Gebiet ist meist nur eine Brut vorhanden. Damit kommen nur alle 13 bzw. alle 17 Jahre Zikaden an die Erdoberfläche. Die Larven leben, wie bei Singzikaden üblich, im Boden. Tiere, die von den zahlreichen Larven leben würden, sehen sich ganz plötzlich sämtlicher Nahrung beraubt und müssen verhungern. Auf der anderen Seite tauchen ganz plötzlich in sehr großer Zahl die Imagines in den Baumkronen auf, es sind ihrer viel zu viele, um noch eine numerische oder funktionelle Reaktion der Räuber auszulösen. Durch den Gesang der Zikaden wird die Territorialmarkierung der Singvögel nahezu unmöglich, die Brutvogeldichte eines so von Singzikaden überfallenen Waldgebietes liegt deutlich niedriger als in einem normalen Wald. Für uns Menschen ist das ein regelmäßiger 13- bzw. 17-jähriger Zyklus. Für andere Feinde ist das eine unvorhersehbare Massenvermehrung bzw. ein unvorhersehbarer Populationszusammenbruch. Eine Evolution auf derartige Verhältnisse ist nicht möglich.

Das gleiche gilt letzten Endes auch für die Massenvermehrungen der Wanderheuschrecken, die bekannten Zyklen von Lemming, Schneehase und Mäusen. Sie sind entweder so zahlreich, daß sie jenseits der numerischen und funktionellen Reaktion des Räubers stehen oder so selten, daß eine Suche nach ihnen kaum lohnend ist. Die Zahl der von ihnen lebenden Räuber ist daher deutlich geringer, als sie rechnerisch aufgrund des rechnerischen langjährigen

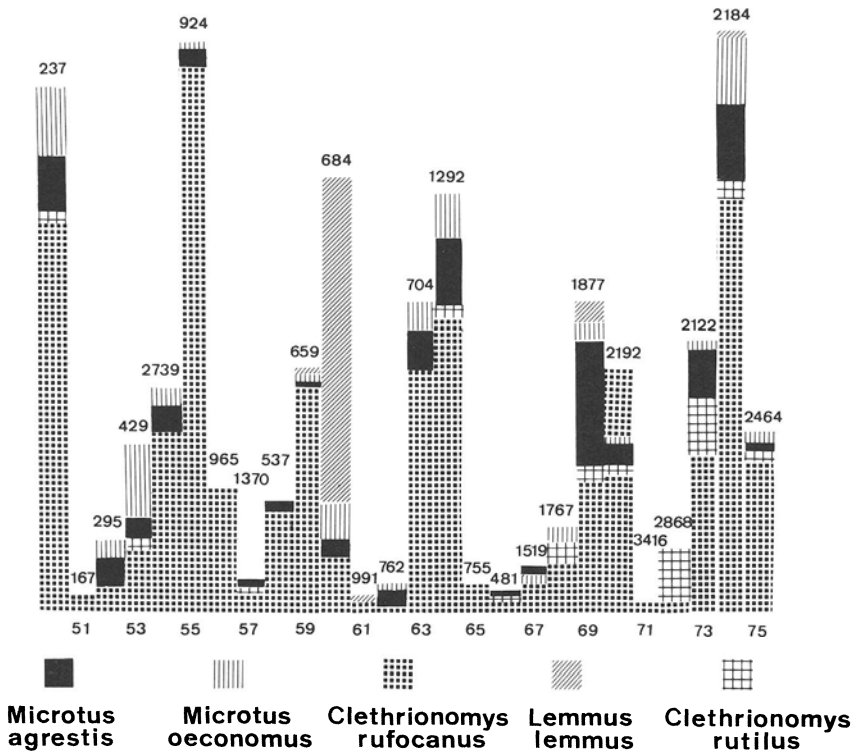


Abb. 105. Populationszyklen von Kleinsäugetern in Nordfinland. Daten nach Fallenfängen. (Nach Lathi u. Mitarb., 1976). (Zahlen: Anzahl Nächte × Fallen)

Durchschnitts der Populationsgröße sein würde.

Unter diesen Bedingungen ist ein synchrones Oszillieren verschiedener Arten von der Selektion begünstigt. Bei uns erscheinen die verschiedenen Maikäferarten, deren Imagines an den gleichen Bäumen fressen, gleichzeitig. Das ist an sich ein Verstoß gegen das beschriebene Exklusionsprinzip. Hier jedoch schalten sie durch sehr große Individuenzahlen den Feinddruck aus, so ist das gleichzeitige Vorkommen ein Selektionsvorteil. Eine Konkurrenz zwischen ihnen könnte erst wirksam werden, wenn die Käfer sowieso nicht mehr am Leben sind. Eine zeitliche Unvorhersehbarkeit des Auftretens von Beutetieren mit all den dazugehörigen Anpassungen (langjährige auf bisher unbekannte Weise exakt programmierte Entwicklung bei Zikaden; Mechanismen zur Steuerung von Populationswellen bei Schneehühnern, Schneehasen,

Mäusen und Lemmingsen, genügendes Fortpflanzungspotential zur Durchbrechung des durch Räuber gegebenen Dichteniveaus) ist also eine Strategie der Feindvermeidung.

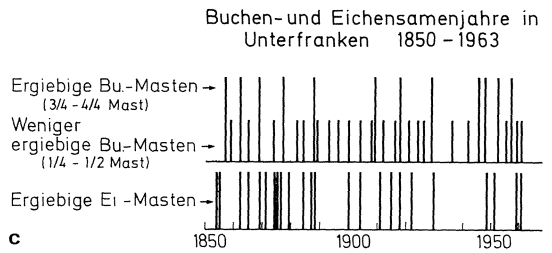
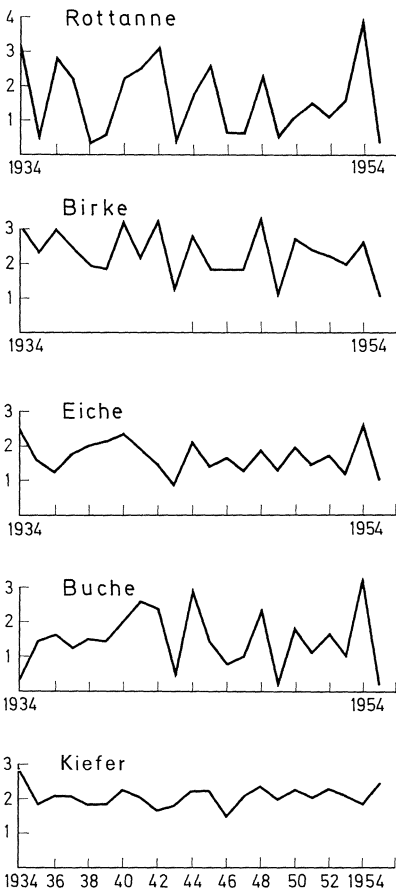
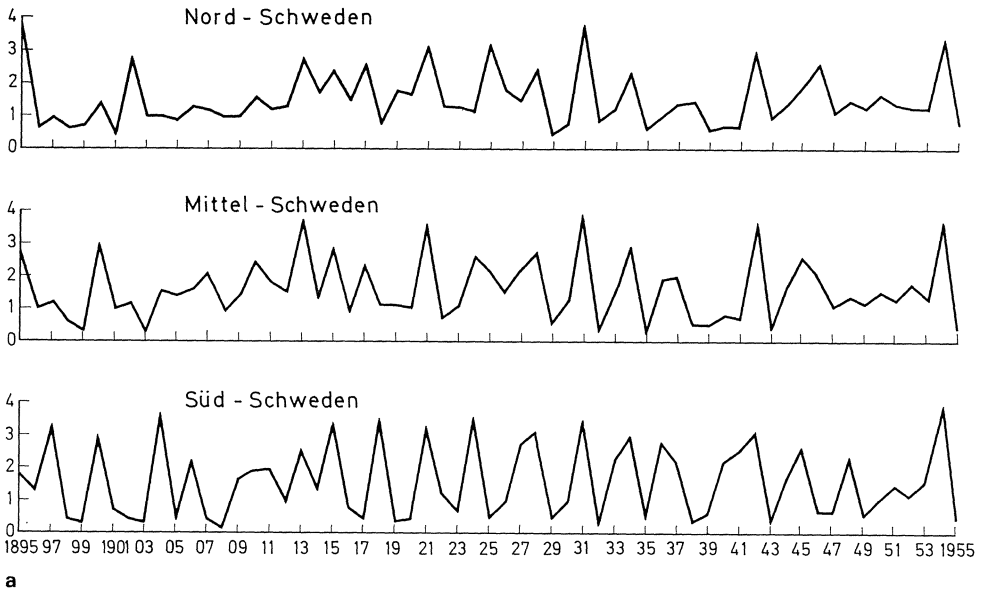
Vergleichbare „Populationsschwankungen“ als Anpassung an Räuber im weitesten Sinne haben wir bei Waldbäumen vor uns. Diese produzieren im normalen Bestand nur in mehr oder weniger großen Abständen Samen. In Mitteleuropa produziert ein Buchenwald alle zwei bis vier Jahre Bucheckern (Abb. 106), ein Eichenwald alle 3 bis 15 Jahre. Das ist jedoch eine statistische Aussage. In extremen Fällen können auch zwei Eichelmastjahre aufeinander folgen, denen dann wieder 15–20 Jahre ohne jegliche Eichelproduktion nachfolgen. Nach einem guten Samenjahr sind die Markstrahlen der Bäume — die Speicherorgane — weitgehend geleert, und selbst unter guten klimatischen Bedingun-

gen ist ein zweites Samenjahr kaum auslösbar. Jedes Jahr wird nun wieder Energie in den Markstrahlen gespeichert. Durch gute klimatische Verhältnisse läßt sich nun zunehmend leichter wieder ein Eichelmastjahr auslösen. In einem Jahr ohne Bucheckern- und Eichelproduktion kann man auf Quadratkilometern Wald so gut wie keine einzige Frucht finden. In Mastjahren kann ein überhöhter Rehbestand ganz allein von Bucheckern oder Eicheln den Winter überdauern (Burschel). Solche für die Tiere unvorhersehbaren Schwankungen haben zur Folge, daß nur ein verhältnismäßig geringer Prozentsatz der leicht angreifbaren und sehr energiehaltigen Samen durch Tiere gefressen wird. Vielmehr legen viele Tiere sich Vorräte an, die sie dann z. T. vergessen und sorgen damit für eine weite Verbreitung der Beute. Im Mittelalter spielten Eichel- und Buchenmastjahre für die Schweinemast und damit für die menschliche Ernährung eine entscheidende Rolle. Im sehr lockeren Bestand, wie er im Urwald nicht vorkommt, produzieren Eichen und Buchen in jedem Jahr große Samenmengen. Dies ist die Basis für manche unserer sogenannten „Urwälder“. Die hier vorliegenden Verhältnisse sind jedoch anthropogen bedingt, die Wälder hat es in diesem Aufbau natürlicherweise nie gegeben.

Bei all diesen Zyklen ist festzuhalten: Sie stellen einen Selektionsvorteil dar, da sie für Räuberpopulationen unvorhersehbar sind. Damit sind die Verluste geringer als bei einer Populationsdichte, die konstant beim Mittelwert der Zyklen liegt. Ferner besteht ein Selektionsvorteil darin, diese Zyklen möglichst großräumig synchron ablaufen zu lassen und mit denen anderer, gegen etwa das gleiche Räuberspektrum empfindlicher Arten zu synchronisieren (Abb. 105, vgl. auch Lahti u. Mitarb., 1976; Hörnfeld, 1978).

Über die Ursachen solcher Zyklen gibt es eine immense Literaturfülle. Dabei lassen sich verschiedene Richtungen des Ansatzes unterscheiden: Zum einen wird angenommen, daß die Zyklen auf endogenen, also in den betroffenen Arten selbst liegenden

Programmen beruhen. Wir haben bei der Besprechung der inneren Uhr gesehen, daß endogene Zyklen nur als endogen nachweisbar sind, wenn alle möglicherweise steuernden Außenfaktoren ausgeschaltet werden, und wenn dann der Zyklus mit einer leicht abweichenden Periodenlänge weiterläuft. Ein solches Experiment ist bei den großräumigen Zyklen der Säugetiere und Vögel nicht möglich. Immerhin gibt es eine Reihe von Anhaltspunkten, die eine derart endogene Steuerung bei manchen Arten als wahrscheinlich erscheinen lassen. Dabei ist sehr wahrscheinlich stets eine genetische Änderung der Population im Zyklusverlauf gegeben. In einem solchen Fall würden Außenfaktoren nur die Funktion von Zeitgebern spielen — also von Faktoren, die die genaue Terminierung bewirken können, ohne für das Phänomen selbst verantwortlich zu sein. Derartige Außenfaktoren können dann Wetterbedingungen, Ernährungsbedingungen, Feinddruck, Krankheiten und vieles andere mehr sein, ebenso wie bei den Zeitgebern für die physiologische Uhr. Die vielfach widerspruchsvollen Resultate entsprechender Forschungen über die gleichen Arten im gleichen Gebiet in verschiedenen Jahren sprechen in diese Richtung. So konnte einerseits keine Beziehung zwischen Lemmingzyklen und Ernährungsbasus in Finnland gefunden werden (Kalela), auf der anderen Seite wurde eine solche Beziehung beschrieben (Lathi u. Mitarb., 1976). — Als zweite Möglichkeit wird die unmittelbare Steuerung durch direkte ökologische Faktoren angesehen wie Nahrung, Klima, Krankheitserreger. Die vielfach geringe Präzision der Rhythmen wird hierfür als Argument herangezogen. Vielfach aber ist das nur eine Verschiebung des Problems: Wieso steht Nahrung in rhythmischen Abständen zur Verfügung? Dieser Frage ist Svärdsson nachgegangen. Er kommt zu dem Ergebnis, daß die Bäume Fennoskandiens notgedrungen in einigermaßen gleichmäßigen Abständen fruchten müssen (und ebenso die Ericaceen). Sie verbrauchen dabei angesammelte Reserve-



**Abb. 106 a-c.** Schwankungen der Samenproduktion von Bäumen. **a** Samenproduktion der Fichte von 1895-1955 in Schweden. (Aus Svärdsson, 1957). **b** Samenproduktion (von oben nach unten) der Rottanne, der Birke, der Eiche, der Buche und der Kiefer in Südschweden von 1934-1954. (Aus Svärdsson, 1957). **c** Samenproduktion von Buche und Eiche in Süddeutschland während der letzten 100 Jahre. (Aus Maurer, 1964)

**b**

stoffe, die erst nach einigen Jahren wieder vorhanden sind. Sind diese Reservestoffe vorhanden, so ist die Temperaturschwelle für die Ausbildung weiblicher Blüten niedrig; sind keine Reservestoffe vorhanden, so liegt die Schwelle hoch. Zusammen mit einem ungefähr gleichmäßigen Klima muß hier also endogen ein Rhythmus der Samenproduktion erfolgen. Aber — wie gesagt — vielfach wurde keine Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Zyklus gefunden. Bei der Problematik dieser Feststellung ist auch das kein Gegenbeweis. Ein Mastjahr bei der Samenproduktion von Waldbäumen basiert ja nicht auf einer erhöhten Produktion organischer Substanz (und ist damit nicht mit den Methoden zur Messung der Produktion erfaßbar), sondern auf einem Umschleusen der im Stoffwechsel gebildeten Stoffe und auf einer Mobilisierung von Reserven. Kalela fand eine Beziehung zwischen Lemmingzyklen und der Anzahl von Insektenblüten mit Schauapparaten, die von Lemmingen gern gefressen werden. Da Pollen Stoffe enthält, die als Sexualhormone wirksam sein können, kann hier eine Beziehung nicht ausgeschlossen werden, die dann auf unterschiedlicher Nahrungsqualität, nicht aber auf unterschiedlicher Nahrungsmenge beruhen würde.

Eine dritte Gruppe hat vielfach Beziehung zwischen Sonnenflecken, Klima und Zyklen beschreiben wollen. Diese Versuche haben nur wenig Wiederhall gefunden. Da die unmittelbare Klima-Zyklus-Beziehung nicht klar erkennbar ist und die Synchronisierung der verschiedenen Arten als Strategie der Feindvermeidung erklärbar ist, dürfte dieser Ansatz heute keine reale Chance mehr haben.

Dabei muß man sich darüber klar sein, daß die steuernden Faktoren für die einzelnen Arten zu verschiedenen Zeiten ganz verschieden sein können; Extrapolationen sollten vermieden werden.

So scheinen die Lemming-Zyklen sehr abrupt zu verlaufen, mit steilem Anstieg und ebenso plötzlichem „Zusammenbruch“; ähnlich dürften die Verhältnisse bei nord-

schen Wühlmäusen der offenen Landschaft liegen (*Microtus oeconomus*, *M. arvalis*), während Verwandte in buschreichen Gebieten eher eine Massenwechselbildung zeigen, d. h. eine Wellenform mit gedämpftem Ausklingen (*M. agrestis*, *M. terrestris*); ähnlich, wie das von Wendland 1975 für *Apodemus flavicollis* gezeigt werden konnte. Massenemigrationen, wie sie für Steppenhühner und manche Waldhühner (*Bonasa umbellus*) beschrieben wurden, und wie sie als Populationszusammenbrüche zu kennzeichnen sind, dürften bei den meisten Waldhühnern (*Tetraonidae*) nur in sehr seltenen Fällen vorkommen; hier dürften die Oszillationen ebenfalls eher den Charakter gedämpfter Wellen haben. Das gleiche gilt beim Vergleich innerhalb von Heuschrecken: Nur wenige Arten zeigen extreme Massenvermehrungen mit Emigrationen (= sehr abrupte Populationswellen), der überwiegende Teil einfache Wellen. Es ist klar, daß überall verschiedene Mechanismen wirken müssen.

Eine ähnliche Strategie ist die räumliche Unvorhersehbarkeit. Viele Organismen sind nicht gleichmäßig über ihren Lebensraum verteilt, sie erscheinen uns zufallsgemäß verteilt. Das gilt etwa für einzelne Pflanzenarten in einer Pflanzengesellschaft. Wo in einem tropischen Regenwald ein bestimmter Baum steht, ist letzten Endes eine Frage des Zufalls (Abb. 92). Eine nicht zufällige gleichmäßige Verteilung deutet immer auf spezifisches Revierverhalten der untersuchten Organismen hin. Ein Organismus, der von einem zufällig verteilten anderen Organismus lebt, muß ganz spezifische Mechanismen entwickeln, um seine Nahrungsquelle zu finden. Vielfach wird das nicht gelingen.

In Wirklichkeit ist also zufällige räumliche Verteilung im Lebensraum nicht eigentlich Zufall, sondern von der Selektion her begünstigt. Das haben Burdon und Shilvers an der Infektion von Getreide mit pathogenen Pilzen gezeigt. Bei einem Anbau des Getreides in klassischer Form erfolgt der Pilzbefall an den Wurzeln im Boden sehr

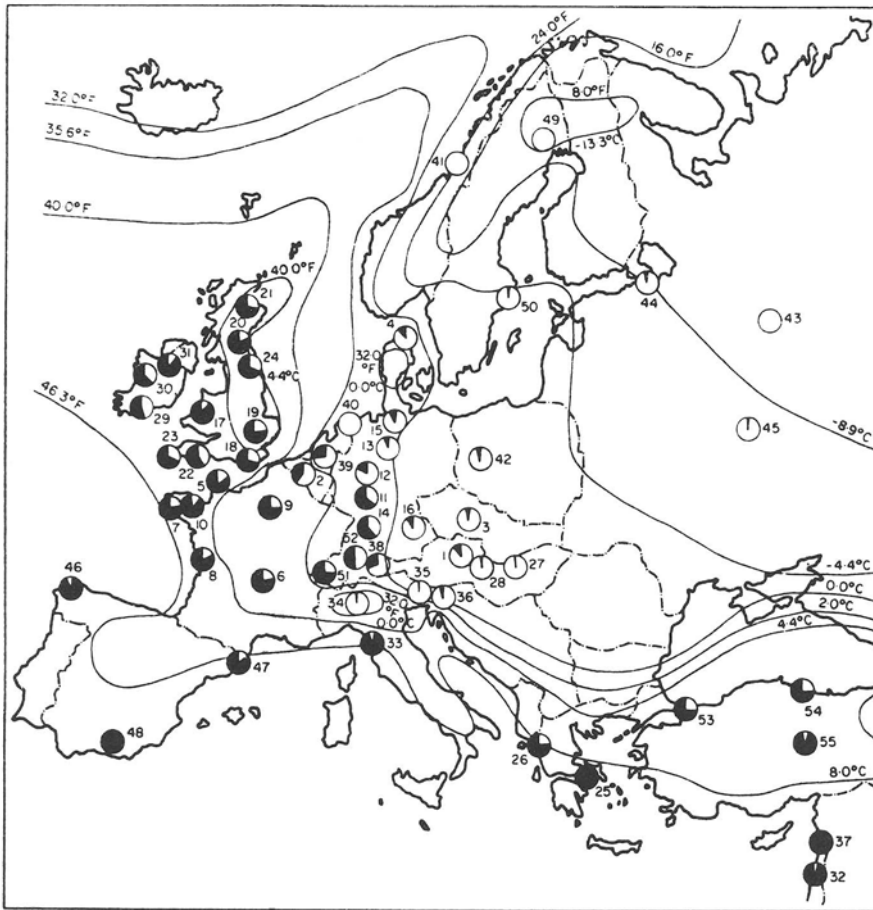


Abb. 107. Verbreitung und Frequenz der cyanogenen Form wilder Populationen von *Trifolium repens*. Der schwarze Anteil deutet auf den Anteil der cyanogenen Form an der Gesamtpopulation hin. Dazu die Januar-Isotherme. (Nach Daday, aus Jones, 1973)

rasch über die gesamte Fläche. Dieser Befall kann stark aufgehalten werden, wenn wir anstelle der klassischen Saatmethode ein Verfahren anwenden, welches die Pflanzen zufallsgemäß im Feld verteilt. Werden zwischen den Getreidepflanzen noch andere Pflanzenarten angesät, so wird die Befallsgeschwindigkeit und die Befallsrate noch weiter vermindert. Bei Experimenten mit der Känguruhmaus (*Onychomys torridus*) konnte Taylor (1977) prinzipiell das gleiche zeigen: In einem Gehege mußten die Mäuse viel mehr Zeit und Arbeit aufwenden, um „geklumpt“ verteilte Mehlwürmer zu finden, als wenn diese Larven einigermaßen gleichmäßig verteilt

waren. Der Preis, der für diese räumliche und zeitliche Unvorhersehbarkeit gezahlt werden muß, ist wiederum der Verlust einzelner Individuen, die zufällig gefunden werden. Im Durchschnitt aber ist jeglicher Feind vor eine besonders schwierige Situation gestellt, da ihm keine Evolution auf den Zufall möglich ist.

Eine Evolution des Feindes ist nur möglich auf eine vorhersehbare Situation bei der Beute. Bildet etwa eine Pflanze einen sekundären Pflanzenstoff (etwa ein Alkaloid) aus, so wird diese Pflanze für den Generalisten unter den Pflanzenfressern damit zunächst wenig schmackhaft (Abb. 107). Eine Reihe von Pflanzenfressern werden

ausgeschaltet, ein anderer Teil wird bestehen bleiben. Bildet die Pflanze weitere Alkaloide aus, so werden fast alle Pflanzenfresser diese Pflanzen meiden. Auf regelmäßig vorhandene Alkaloide aber werden sich einzelne Arten in einer Coevolution einstellen. Sie werden diese Alkaloide entweder speichern, ausscheiden oder abbauen. Im allgemeinen scheint bei Tieren die Speicherung das Normale zu sein. Aus einer Pflanze mit sehr vielen Feinden ist so im Laufe einiger Evolutionsschritte eine Pflanze geworden, die nur einen einzigen Feind, einen Spezialisten, hat. Bedeutet das für die Pflanze einen Vorteil? Ein Generalist kann seine Beute ausrotten. Er kann auf andere Beuteobjekte ausweichen. Der Spezialist kann das nicht: Dezimiert er seine Beute unter ein gewisses Maß, so wird er selber sehr stark dezimiert werden und der Pflanze die Möglichkeit zur Erholung bieten. Insofern bedeutet diese Evolution doch einen Selektionsvorteil für die Pflanze.

Bemerkenswert an dieser Coevolution ist nun ein Phänomen, welches gelegentlich als „Lohnpreisspirale“ in der Biologie bezeichnet ist. An die Coevolution von Beute und Räuber schließen sich weitere Evolutionen an. Der Räuber speichert das Alkaloid wie beschrieben. Er wird damit seinerseits für Räuber ungenießbar. Die Raupe des Tabakschwärmers ist für Häher wenig schmackhaft. Unerfahrene Häher, die eine solche Raupe verschluckt haben, erbrechen sie und rühren die gleiche Art in Zukunft nicht mehr an. Damit schützt die Pflanze nunmehr ihren eigenen Spezialisten vor Feinden — es sei denn, auch hier stellt sich wiederum ein Spezialist ein, der mit Alkaloid fertig wird. Das ist natürlich der Fall: Schlupfwespen, die gegen bestimmte Alkaloide immun sind, gibt es bei fast all diesen Spezialisten. Ferner stellt unser Spezialist nunmehr den Ausgangspunkt für die Mimikry dar. Da er ungenießbar ist und von Generalisten unter den Räubern gemieden wird, bedeutet es für andere Arten einen Selektionsvorteil, ihm ähnlich zu sehen. Das bekannteste Beispiel

liefern die an giftigen Wolfsmilcharten und an ebenso giftigen Aslepiadaceen fressenden Danaiden-Raupen, die ihrerseits giftige Imagines liefern. Auf der ganzen Welt hat sich eine Fülle von Schmetterlingen entwickelt, die diesen giftigen Danaiden ähnlich sind (so in Amerika nach dem Vorbild des Monarch *Danais archippus*, der Vice-Roy oder Vizekönig *Limenites plexippus*).

Auch durch Blausäure schützen sich manche Pflanzen gegen das Gefressenwerden. Das gilt etwa für Kleearten (*Trifolium repens*) und Verwandte (*Lotus*). Nur an Optimalstandorten sind jedoch diese Pflanzen in der Lage, selber mit ihrem eigenen Gift werden fertig zu werden. Beide Arten können dies nur unter dem Einfluß eines ozeanischen Klimas (Abb. 107).

Heute hat diese Erkenntnis eine wesentliche wirtschaftliche Bedeutung. Alkaloide als Pflanzenschutzstoffe schätzen wir als Gewürz, wir schätzen sekundäre Pflanzenstoffe in unserer täglichen Nahrung jedoch nicht. Die moderne Pflanzenzüchtung geht daher dahin, all den Massenkulturpflanzen (Reis, Mais, Weizen, Hirse, Kartoffel, Soja, Futtergräser) die sekundären Pflanzenstoffe zu nehmen. Damit werden unsere Kulturpflanzen zunehmend empfindlicher gegen den Angriff beliebiger Pflanzenfresser. Der Mensch braucht daher zunehmend mehr Insektizide. Hier liegt eine schleichende Gefahr für unsere Ernährung.

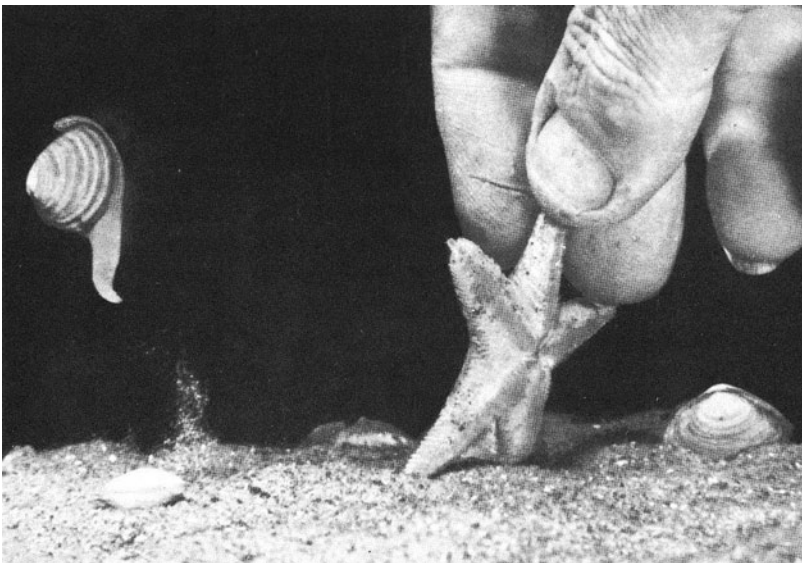
Tiere haben in geringerem Maße als Pflanzen chemische Verteidigungswaffen entwickelt. Der überwiegende Teil tierischer Gifte stammt wie beschrieben aus Pflanzen. Immerhin ist Blausäure bei etwa Diplopoden (*Julus*) bekannt; die Verteidigungsstrategie des amerikanischen Stinktiers ist berühmt. Besonderes Interesse hat in letzter Zeit der mitteleuropäische Bombardierkäfer (*Brachyinus*) gefunden, der bei Gefährdung unter heftigem Knallen heiße Chinone ausstößt. Die Temperatur des aus den Drüsen ausströmenden Gases beträgt gut 100° C. In einer Drüse werden Chinone produziert, diese werden in einem



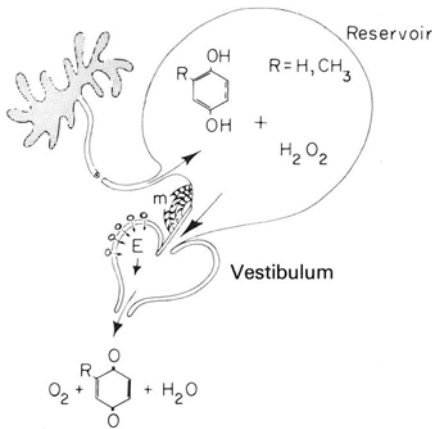
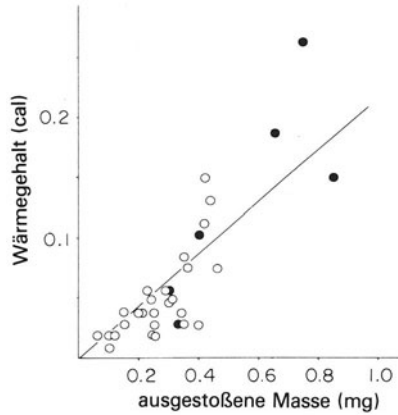


**Abb. 108.** Überraschende Fluchtstrategien. Der Wasserläufer *Velia* sezerniert ein Entspannungsmittel auf die Wasseroberfläche und wird von dem sich rasch ausbreitenden Film schlagartig aus der Reichweite des Räubers entfernt. (Aus Linsenmair u. Jander, 1963)

Reservoir mit Wasserstoffsuperoxid zusammengebracht. Bei Gefährdung werden beide Bestandteile in eine Brennkammer gebracht, in der katalytisch das Wasserstoffsuperoxid zu Sauerstoff und Wasser gespalten wird und die Hydrochinone zu den entsprechenden Chinonen oxidiert werden. Andere Laufkäfer benutzen Formalin als Verteidigungsmittel (Abb. 110). Wir haben hier Grundlagen der Beziehungen zwischen Räubern im weitesten Sinne und ihrer Beute im weitesten Sinne diskutiert. Ehe man sie auf Verhältnisse in der freien Natur anwendet, muß man sich darüber klar sein, daß es sich nur um Grundlagen handelt, von denen nahezu beliebige Abweichungen möglich sind. Ein kleiner Räuber, der sehr lange Zeiträume, etwa von der Photoperiode gesteuert, in einem Ruhestadium verbringt, hat natürlich eine geringere Vermehrungsrate als seine vielleicht sogar etwas größere Beute, die mehrere Generationen pro Jahr hervorbringt. Dazu haben wir es in der freien Natur nur selten mit Zweiart-Systemen zu tun, fast immer greifen viele Arten in das System



**Abb. 109.** Kommt der Seestern *Astropecten* in die Nähe von *Spisula*, so springt die Muschel aus dem Sand. (Nach Thorson)



**Abb. 110.** Der Mechanismus der Feindabwehr des Bombardierkäfers. (Nach Schildknecht, aus Eisner, in Sondheimer u. Simeone, 1970)

ein. Dies kann auf höchst überraschende Weise geschehen. Die Schlupfwespe *Orgilus obscurator* ist ein spezifischer Parasit von *Rhyacionia buoliana* (Kieferntriebwickler, Lep.). Das gleiche gilt auch für 4 weitere Schlupfwespen-Arten. Gemeinsam haben sie aber einen geringeren Effekt auf den Wirt als die erste allein: Die letzten 4 können ihre Beute nämlich nur finden, wenn sie den Spuren der ersten folgen und so die von der ersten bereits parasitierte Beute finden. Sie legen ihr Ei dazu, dieses entwickelt sich rascher als das des ersten Parasiten und ist somit konkurrenzüberlegen (Zwölfer u. Mitarb., 1976). Unsere Überlegungen konnten also nur eine Hilfestellung bei der Frage sein, was vielleicht möglich ist. Untersucht werden

muß der Einzelfall. Gerade bei der Bedeutung, die der biologischen Schädlingsbekämpfung heute zukommen sollte, kann vor Extrapolationen aus Grundlagenüberlegungen nicht stark genug gewarnt werden. Rückschläge der biologischen Schädlingsbekämpfung sind überwiegend auf solche Extrapolationen zurückzuführen. Räuber-Beute-Systeme haben unter der Bezeichnung „Das Problem des optimalen Ertrages“ große wirtschaftliche Bedeutung erlangt. Der Mensch möchte für seine Bedürfnisse aus künstlichen und natürlichen Populationen möglichst viele Individuen bzw. möglichst viel Biomasse entnehmen, ohne dabei diese Population zu schädigen, ohne das System zu schädigen und damit langfristig möglichst hohe Erträge zu ge-

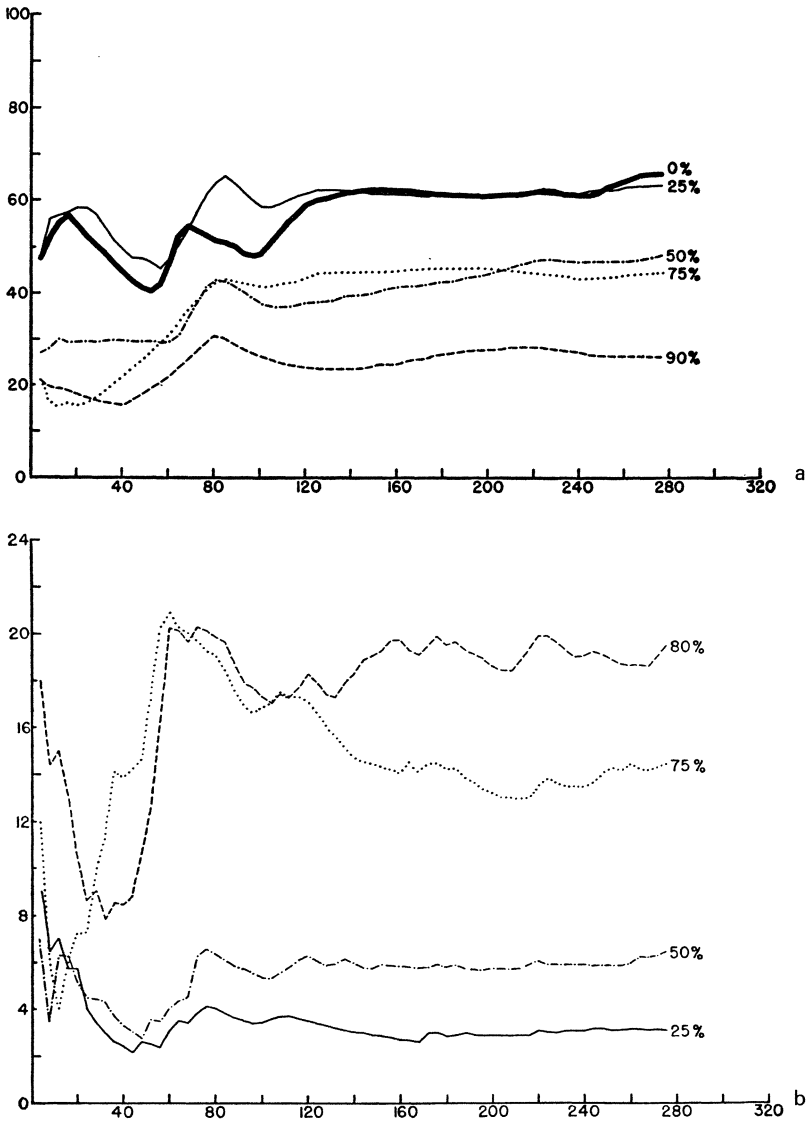
währleisten. Der Mensch entspricht hier einem Räuber im weitesten Sinne, so wie wir es in diesem Kapitel aufgefaßt haben. Bei den vom Menschen kontrollierten Populationen — also Haustieren und Nutzpflanzen — ist die Frage relativ einfach und stellt kein besonderes Problem dar. Lediglich eine Reihe von Randproblemen, die nicht minder gravierend sind, aber nicht unmittelbar in unseren Zusammenhang gehören, spielen eine Rolle: Die großen Monokulturen sind in hohem Grade anfällig gegenüber Schädlingen aller Art. Die große Hungersnot zu Beginn des 19. Jahrhunderts in Irland, der ein Drittel der irischen Bevölkerung zum Opfer fiel, ist dafür ein Beleg: Die irische Bevölkerung ernährte sich zu der Zeit durchweg von Kartoffeln, die einem Pilz zum Opfer fielen. Eine derartige Katastrophe ist heute die Schreckensvision aller Ernährungswissenschaftler. Eine solche Katastrophe erscheint heute durch die Züchtung und Verwendung sehr einheitlicher Rassen besonders leicht auslösbar. Zum zweiten sind die Hochleistungsrassen wie beschrieben gegenüber Nährstoffmangel und Wassermangel besonders empfindlich (S. 40). Zum dritten sind bei modernen landwirtschaftlichen Methoden Erosionsgefahren besonders groß, ebenso wie die Gefahr der Lateritisierung tropischer Böden.

Anders liegen die Dinge im Meer, wo der Mensch heute noch Jäger und Sammler geblieben ist, wo er noch heute kein Management irgendwelcher Art betreibt. Immerhin ist bemerkenswert, daß ein ungedüngter Lebensraum ohne irgendwelche Schädlingsbekämpfungsmittel noch heute etwa 15% des der Menschheit zur Verfügung stehenden Eiweißes liefert: das Meer. Diese Lieferungen langfristig aufrecht zu erhalten, ist das Ziel der modernen Fischereibiologie. Sie hat Modelle und Methoden entwickelt, die dieses Ziel heute weitgehend sicherstellen können (die zur Durchsetzung bedeutsamen politischen Probleme können die Wissenschaftler allerdings auch nicht lösen).

Neuerdings stellt sich immer mehr ein entsprechendes Problem auch am Lande:

Möglicherweise sind manche großen Steppegebiete weniger durch Landwirtschaft mit Getreidebau oder Viehzucht als durch ein Management der natürlicherweise vorkommenden großen Säugetiere nutzbar. Die Tundragebiete Nordeuropas mit ihren Rentieren sind ein altes Beispiel dafür; die Steppen Südrußlands mit ihren Saiga-Antilopen demonstrieren das gleiche und heute wird diskutiert, die großen Steppensäuger Ost- und Südafrikas in gleicher Weise zu nutzen. Sie produzieren pro Fläche und Zeit offenbar wesentlich mehr Eiweiß als Haustiere, und sie zerstören, anders als Rinder, die Steppe nicht. Probleme dabei sind im Augenblick vor allem die Abneigung der Bevölkerung gegen das ungewohnte Wildfleisch und die Bevorzugung des von den Weißen bevorzugten Rindfleisches. Derartige Nahrungsumstellungen, wie sie in Europa unter dem Druck des Nahrungsmangels ja vielfach vorgekommen sind — man denke nur an Kartoffeln — sollten kein Hinderungsgrund sein. Ein weiteres Hindernis sind derzeit Transport- und Lagerungsprobleme der erlegten Tiere in dem warmen Klima.

Prinzipielle Strategien zur Entwicklung eines optimalen Ertrages sind natürlich einfacher und genauso gut an kleinen Labortieren zu entwickeln. Vor allen Dingen eine Studie von Slobodkin und Richman über die Abfischung fester Prozentsätze neugeborener Daphnien aus Laborkulturen ist hier zu nennen. Daphnien wurden in Laborkulturen eingesetzt und konstant mit einzelligen Algen gefüttert. Alle vier Tage wurden 0, 25, 33, 50, 66, 75 und 90% der Jungtiere der Kultur entnommen. In Abhängigkeit von der gebotenen Nahrungsmenge entstand eine Population, deren Größe stark schwankte. Mit steigendem Entnahme-Prozentsatz wurden die Populationsschwankungen deutlich geringer. Ebenso sank mit steigender Entnahme die Populationsgröße ab (Abb. 111 u. 112). Die kleine Population lieferte jedoch weit aus höhere Erträge als die große Population: Die Kurve der Erträge verläuft genau entgegengesetzt zur Kurve der Populationsgröße.



**Abb. 111 a u. b.** Beziehung zwischen Bestandesgröße und Optimalertrag in Modellpopulationen von *Daphnia* (Nach Slobodkin u. Richman, 1956.) **a** Mittlere Populationsgröße (Ordinate) bei unterschiedlicher, jeweils prozentual konstanter Erntemenge pro Ernte (Größe der Erntemenge an den einzelnen Kurven angegeben). **b** Größe der Ernte bei verschiedener, jeweils prozentual konstanter Erntemenge (in Prozent der Gesamtpopulation). Größe der prozentualen Erntemenge an den einzelnen Kurven angegeben

Dieses Bild haben wir aufgrund all unserer Überlegungen bei Räuber-Beute-Systemen zu erwarten. Ein hoher Bestand schließt eine hohe Produktion aus. Ein niedriger Bestand garantiert eine hohe Produktion. Die Gefahr bei einem niedrigen Bestand ist jedoch das Zusammentreffen einer normalen Nutzung zusammen mit ungünstigen Außenfaktoren, was zu einer extremen

Übernutzung und unter Umständen zum Verschwinden des genutzten Organismus führen kann. Hier liegt das Problem: Für jede Art muß unter den Umweltbedingungen ihres Vorkommens untersucht werden, wie hoch die Ernte sein muß, um eine optimale Produktion zu erzeugen und wie hoch die Ernte sein darf, um die Art bei starker Vermehrung zu halten. Patentrezepte sind

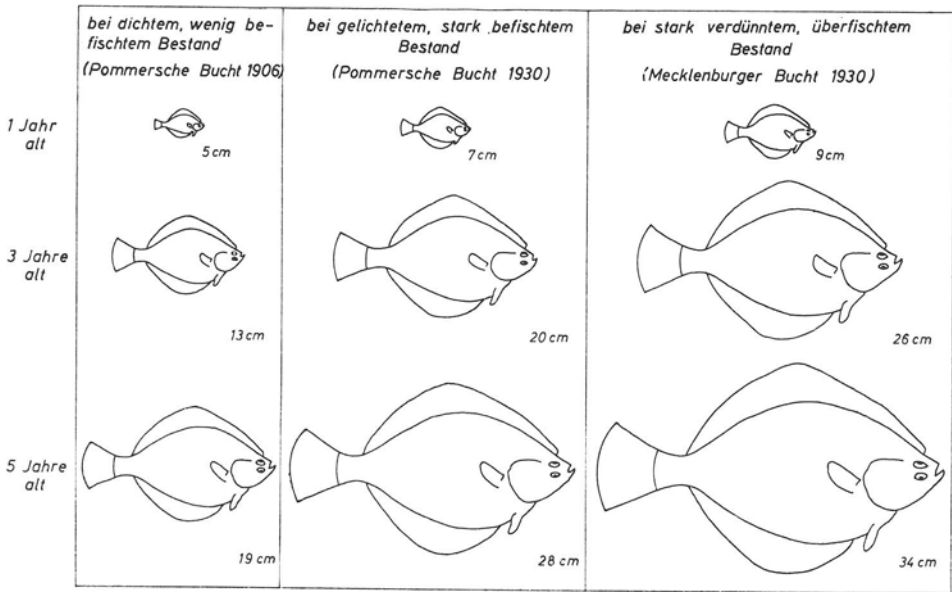


Abb. 112. Wachstumsverhältnisse der Scholle in der Ostsee. (Nach Kändler, aus Bückmann, 1963)

nicht möglich; die gleiche Art verhält sich unter verschiedenen Umweltbedingungen und damit in verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes verschieden, und verschiedene Arten sind auch nicht unmittelbar vergleichbar.

Außerdem entsteht die Frage, wie weit durch eine so starke Absenkung der Population, bei der alle Nachkommen (ohne intraspezifischer Konkurrenz ausgesetzt zu sein) sehr stark heranwachsen (Abb. 112), ein maximaler, aber kein optimaler Ertrag erreicht wird. Infolge der mangelnden intraspezifischen Konkurrenz werden nicht mehr die widerstandsfähigsten Genotypen ausgelesen, sondern die raschwüchsigen. So entsteht das gleiche Problem wie in der Forstwirtschaft, wo wirkliches Qualitätsholz nur von sehr alten Bäumen, die im gemischten Bestand unter starker Konkurrenz aufgewachsen sind, erzielt werden kann (vgl. Backmang'sches Wachstumsgesetz, s. S. 124). Hier einen Mittelweg zu finden ist außerordentlich schwierig und ist die Hauptaufgabe der modernen Fischereibiologie (vgl. Bückmann, 1963; Hempel, 1977). Hier wurde aufgrund vieler Freiland- und Laboruntersuchungen ein Sche-

ma entwickelt, welches die im einzelnen zu beachtenden Parameter sehr gut darstellt (Abb. 113). Welches nun jedoch das produktionsbiologische Maximum ist, muß nach Einzelversuchen und Einzelanalysen für jede Tierart und jeden Raum getrennt analysiert werden.

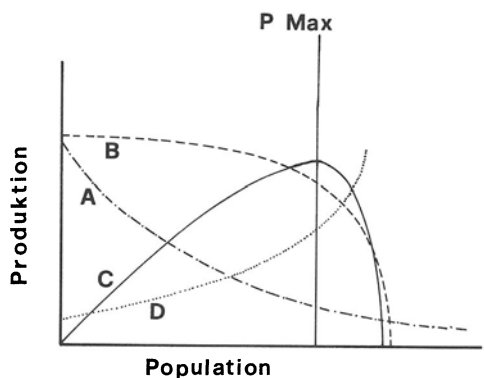


Abb. 113. Änderungen produktionsbiologischer Größen bei steigender Populationsdichte der Fische (Nach Schäperclaus, 1967, aus Nellen, 1978). Abszisse: Populationsdichte; Ordinate: Produktion.  $P_{\max}$  maximal mögliche langfristige Produktion,  $B$  Individualwachstum,  $A$  nicht genutztes Nahrungspotential,  $C$  Gesamtfischproduktion,  $D$  Energieverbrauch des Einzelfisches für die Nahrungssuche

Wie schwierig die Verhältnisse ins Freiland übertragen werden können, zeigt gerade das Beispiel Fischereibiologie. Hier unterscheidet man drei verschiedene Typen der Überfischung. Die Wachstumsüberfischung ist davon die bekannteste. Durch die Fischerei wird der Bestand alter, ausgewachsener Individuen gelichtet und damit werden günstige Bedingungen für junge Fische mit hoher Wachstumsrate und geringer natürlicher Sterblichkeit geschaffen. Der so reduzierte und verjüngte Bestand besitzt eine höhere Produktionsleistung. Eine Überfischung dieser Art führt also, wenn sie nicht zu intensiv betrieben wird, zu einer höheren Produktion und damit zu höheren Erträgen. Anders liegen die Dinge bei einer Nachwuchsoberfischung. Bei Arten, die eine kurze Lebenszeit haben oder die nach Erreichen der Geschlechtsreife nicht mehr nennenswert wachsen und infolgedessen dann rasch abgefischt werden können, oder die eine geringe Fruchtbarkeit aufweisen, läßt sich ein Dauerertrag allein über eine Regulierung der Größe der gefangenen Tiere (mit Hilfe bestimmter Maschenweiten der Netze) nicht erzielen. Hier braucht man im allgemeinen Schutz-zonen. Sonst werden alle geschlechtsreifen Tiere abgefischt, die Fortpflanzung sinkt und damit die Bestandesgröße. Schließlich gibt es die Ökosystemüberfischung. Hier wird ein Bestand in einem Ausmaß von der Fischerei überbeansprucht, daß er seine Bedeutung als Ressource in einem Ökosystem verliert. Er kann dann durch andere Arten irreversibel ersetzt werden. Das ist offenbar bei der kalifornischen Sardine (*Sardinops caerulea*) geschehen. Das Ökosystem hat sich irreversibel geändert. Die überfischte Sardine ist heute sehr selten und durch andere wirtschaftlich unwichtige Arten ersetzt worden (Nellen, 1978). In der marinen Fischereibiologie werden die Dinge also dadurch kompliziert, daß wir Mehrartensysteme haben, die von einander abhängig sind und daß wechselseitige Räuberei auftritt: Heringe fressen in großem Maße Eier und Larven des Kabeljau; erwachsene Kalbeljaue dezimieren

Heringsbestände. Dementsprechend hatte eine sehr starke Befischung der Herings- und Makrelenbestände in der Nordsee zwar einen Zusammenbruch dieser Fischarten zur Folge, gleichzeitig aber einen gewaltigen Anstieg der Bestände der dorschartigen Fische (deren Eier und Larven nun nicht mehr von Heringen und Makrelen gefressen wurden). So blieb der Fischereiertrag gleich und ebenso blieb der Gesamtbestand der wirtschaftlich wichtigen Fische in der Nordsee auch ungefähr gleich. Schutzmaßnahmen für den Hering könnten also darin bestehen, den Dorschbestand durch sehr starke Befischung drastisch zu reduzieren und damit die Fortpflanzung der Heringe und Makrelen zu fördern; dies aber würde zur Folge haben, daß Hering und Makrele ihrerseits wieder den Dorschbestand reduzieren. Noch komplizierter werden die Dinge durch den bei diesen Fischen weitverbreiteten Kannibalismus: Dorsche fressen viele Jungdorsche, Heringe fressen auch Heringslarven. In der Nordsee gibt es derzeit kaum einen Kannibalismus bei Dorschen (= Kabeljau), da die großen Dorschbestände den Jahren mit sehr geringen Heringsbeständen entstammen und daher etwa gleich alt und gleich groß sind. Die ganzen komplizierten Wechselspiele haben Anderson und Ursin (1977) in einem sehr aufwendigen mathematischen „Nordseemodell“ entwickelt und dargelegt, welches wohl das erste umfassende großräumige Modell für derart komplizierte Räuber-Beute-Systeme darstellt.

Bei der Ernte muß jeweils berücksichtigt werden, wie weit die Störung durch den Menschen die Ernteerträge beeinflusst. Das hat Reichhoff (1975) besonders bei dem Einfluß des Jagddrucks auf die Wasservogelgesellschaften am Inn zeigen können. Die Zahl der erlegten Wasservogel während der Jagdzeit ist gering und könnte von den Populationen ohne weiteres verkraftet werden. Die mit der Jagd verbundene Störung, die die Entenschwärme von den günstigen Nahrungsplätzen immer wieder vertreibt und sie gerade während

**Tabelle 9.** Anzahl der Brutvögel pro Flächeneinheit in verschiedenen Lebensräumen. Die angegebenen Zahlen dürfen nicht wörtlich genommen werden, da außerordentlich starke Schwankungen vorkommen (vgl. beispielsweise Abb. 171). Die Zahlen können daher nur einen ungefähren Eindruck von der Größenordnung vermitteln. (Nach Tischler, 1955)

|  | Biotope   | Brutpaare/km <sup>2</sup> |
|--|---|---------------------------|
| Hohe Siedlungsdichte<br>1000—3000 Brutpaare/km <sup>2</sup>    | Gehöft-Gartenkomplex in der Kulturlandschaft (Rheinland)              | 2700—2000                 |
|  | Altbestand eines Eichen-Hainbuchenwaldes in Dorfnähe (NW-Deutschland) | 2386                      |
|  | Erlenbruchwald der Samlandküste (Ostpreußen)                          | 2080                      |
|  | Friedhof in Berlin  | 1630                      |
|  | Tiergarten Frankfurt  | 1459                      |
|  | Erlenbruchwald in NW-Deutschland                                      | 1159                      |
|  | Altbestand eines Eichen-Hainbuchenwaldes (in NW-Deutschland)          | 1100                      |
|  | Eichen-Hainbuchenwälder mittlerer Altersbestände (NW-Deutschland)     | 926—315                   |
|  | Wald-Kulturland-Seenplatte (in Ostholstein)                           | 759—682                   |
|  | Nordamerikanischer Buchen-Ahornmischwald                              | 570                       |
| Mittlere Siedlungsdichte<br>250—1000 Brutpaare/km <sup>2</sup> | Nordamerikanische Laubmischwälder                                     | 550                       |
|  | Hainartige Laubmischwälder in Finnland                                | 530                       |
|  | Feldgehölze im Rheinland  | 442—400                   |
|  | Verschiedene Wälder um Hannover                                       | 379                       |
|  | Laubwälder des Oxalis-Myrtillustyp (Finnland)                         | 360—340                   |
|  | Obstgärten im Rheinland   | 384—334                   |
|  | Industriegelände einer westdeutschen Großstadt                        | 338                       |
|  | Lichtere Partien eines Auwaldes der Spree (Brandenburg)               | 284                       |

der Nahrungsaufnahmezeit in Bewegung hält, wirkt sich jedoch außerordentlich nachteilig aus. Das gilt vor allem, da alle günstigen Gewässer in dieser Gegend gleichzeitig bejagt werden, und damit die Schwärme überhaupt keinen Platz für Ruhe und Nahrungsaufnahme finden. Schutzgebiete haben daher vor allen Dingen den Sinn, Störungen gering zu halten

|   | Biotope  | Brutpaare/km <sup>2</sup> |
|---|--|---------------------------|
| Niedrige Siedlungsdichte<br>1—250 Brutpaare/km <sup>2</sup> | Fichten und fichtenbeherrschte Nadelmischwälder (Finnland) | 240—180                   |
|   | 125—200jähriger Kiefernwald in Brandenburg                 | 190—150                   |
|   | Laubmischwald (Stangenholz) in NW-Deutschland              | 236                       |
|   | Feld mit Hecken (Rheinland)                                | 197                       |
|   | Kiefernwald (Vacciniumtyp) in Finnland                     | 168—112                   |
|   | Dichtere Partien eines Auwaldes der Spree (Brandenburg)    | 145                       |
|   | Kiefernwald (Brandenburg)                                  | 119                       |
|   | Trockenwälder der Lüneburger Heide (NW-Deutschland)        | 96                        |
|   | Kulturlandschaft in Berlin (Riesenfelder)                  | 73                        |
|   | Felder ohne Hecken im Rheinland                            | 69                        |
|   | Kiefernwälder (Callunatyp) in Finnland                     | 96—40                     |
|   |  | 40                        |

— die entnommene Ernte des Jägers wäre vernachlässigbar. Bisher läßt sich nicht sagen, wie weit derartige Effekte auch bei anderen Organismen berücksichtigt werden müssen.

### 3. Nahrungsmenge und Populationsdichte

Jede Population kann sich nur bei einer genügenden Nahrungsbasis erhalten. In nahrungsarmen Gebieten liegt die Populationsdichte von Tieren niedriger als in nahrungsreichen. Der Vergleich der Siedlungsdichte von Vögeln in verschiedenen Wäldern mit unterschiedlichem Nahrungsangebot zeigt dies deutlich (Tabelle 9). Wir haben gesehen (S. 49), daß „ein normales Tier ein hungriges Tier“ ist. Dennoch ist eine Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Populationsdichte von Tieren nur sehr schwer herzustellen. Man kann dabei nicht von der im Lebensraum vorhandenen Nahrung ausgehen, sondern nur von der für das Tier verfügbaren Nahrung. Daß nicht die gesamte Mäusepopulation, die gesamte Lemmingpopulation, die gesamte Schneehuhnpopulation den entsprechen-

den Räubern zur Verfügung steht, sondern letzten Endes nur die „Überschußtiere“, ist bei der Besprechung der Räuber-Beute-Systeme gezeigt und begründet worden. Daß einem Reh nicht die Gesamtheit der Pflanzen seines Lebensraumes als Ernährungsbasis dienen kann, sondern nur die außerordentlich seltenen, zarten Knospen von verschiedenen Pflanzen, wurde ebenfalls dargestellt. Ihre Menge jedoch zu quantifizieren ist schwierig, und vor allen Dingen ihre Menge in Beziehung zu bringen zu dem energetischen Aufwand, den ein Reh treiben muß, um diese Knospen abzuäsen. Und aus Fütterungsversuchen geht hervor, daß die Nahrung eine entscheidende Rolle bei der Populationsdichte von Tieren spielt. Ellenberg konnte durch Zufütterung eines speziell für Rehe entwickelten Kraftfutters die Dichte der Rehe in einem Gehege auf ein vielfaches des sonst tragbaren Wertes erhöhen, ohne daß irgendwelche Probleme auftraten, die sonst mit höherer Dichte gekoppelt sind. Auch Mäuse lassen sich bei genügender Ernährung auf Populationsdichten bringen, die mehr als den 20fachen Wert eines Populationsgipfels im Freiland ausmachen. Selbst unter diesen Bedingungen geht die Fortpflanzung noch weiter.

Demnach scheint nicht die Selbstregulation, sondern die spezifische Ernährungsbasis im Freiland der ausschlaggebende Faktor zu sein. Aber dieser Schluß ist falsch. Zum einen würden — trotz genügender Ernährung — die Mäuse größtenteils aus dem Gehege auswandern, wenn eben die Umgrenzung nicht bestehen würde. Zum zweiten scheint die Territoriengröße (und damit die kritische Dichte) einer Population unter anderem eine Funktion der Nahrungsbasis zu sein. Sie ist also nicht art- oder populationsspezifisch festgelegt, sondern sie kann in erheblichen Grenzen in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot schwanken. Damit sind die Wirkungen der — natürlich dichteabhängigen — Nahrungsbasis und der ebenfalls dichteabhängigen Selbstregulation im Freiland in der Regel kaum voneinander zu trennen. Sie

scheinen in der Regel gemeinsam zu wirken und gemeinsam die Populationsgröße zu determinieren. Welchem von beiden Faktoren im speziellen Fall die ausschlaggebende Rolle zukommt, kann nur die Einzeluntersuchung entscheiden, die dann auch nur für diesen Einzelfall gilt und nicht für andere Fälle mit den gleichen Organismenarten (vgl. S. 137).

Die klassischen Beispiele für eine exponentielle Vermehrung mit Einschwenken auf eine sigmoide Kurve nach Erreichen der Kapazität des Systems stellen Bakterien- und Algenkulturen dar. Merkwürdigerweise sind sie jedoch kaum in populationsökologischer Richtung untersucht worden. Wie auch bei den Tieren, sind für das Einschwenken in die Kapazität des Systems eine Fülle von Ursachen verantwortlich, die sich vorwiegend in drei Komplexe gliedern lassen.

1. Mindestens ein entscheidender Nährstoff im Medium ist verbraucht; nach dem Liebigschen Gesetz vom Minimum hört damit die weitere Vermehrung auf.

2. Die Algen geben Stoffe ins Medium ab, die von einer gewissen Konzentration an die weitere Vermehrung stoppen.

3. Einfache Raumprobleme hindern die weitere Entwicklung der Kultur. Dies Phänomen hat sich erst in neuester Zeit aufgrund von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von Algenoberflächen (vor allen Dingen Diatomeen) erweisen lassen. Viele Algen besitzen außerordentlich zarte Plasmaausläufer, die weit ins Medium hineinragen. Ein regelmäßiges Stören dieser Ausläufer scheint die Algen negativ zu beeinflussen, so daß die Vermehrung gestoppt wird. Dabei macht die eigentliche Algenmasse immerhin erst rund 5% der Masse des Mediums aus.

Wie bei den Tieren wirken also außerordentlich unterschiedliche Mechanismen in der gleichen Richtung und sind letzten Endes durch die gleiche mathematische Formulierung zu beschreiben. Gleichzeitig aber scheinen sich die Organismen zu verändern. In zoologischen Kulturexperimenten wurde schon vor langer Zeit festge-



stellt, daß Algen der stationären Phase der Entwicklung ein wesentlich schlechteres Futter für Planktontiere wie Rädertiere und Wasserflöhe darstellen als Algen während der exponentiellen Phase der Entwicklung. Pigmente sind aus stationären Kulturen nur schwer zu extrahieren, da offenbar die Zellwände stark verdickt sind.

Die Verwandlung planktonischer Larven von marinen Wirbellosen zum erwachsenen Stadium scheint durch Bakterien der stationären Phase eher als durch solche der exponentiellen Vermehrungsphase induziert zu werden.

Dennoch scheinen systematische Untersuchungen über Differenzen zwischen Algen oder Bakterien der exponentiellen Vermehrungsphase und der stationären Phase, die diese Phänomene erklären könnten, vollkommen zu fehlen. Im allgemeinen scheint man zu der Annahme zu neigen, daß Zellen durch Raumknappheit, Lichtknappheit oder durch Knappheit an einem wichtigen Element in die gleiche stationäre Phase gebracht werden, daß keine systematischen Unterschiede zwischen Zellpopulationen bestehen, die auf so verschiedene Weise in die stationäre Phase gebracht werden.

Besonders gute Modelluntersuchungen, in denen man den Einfluß unterschiedlicher Nahrungsbestandteile testen könnte, dürften bei Kulturen planktonischer Algen möglich sein. Mit Licht, Sauerstoff, Stickstoff, Phosphor oder anderen Mineralien im Minimum lassen sich offensichtlich Kulturen mit geringerer Zellzahl pro Volumeneinheit heranzüchten als mit Medienqualität und Lichtgaben im Optimum. Wirklich quantitative Angaben dazu scheinen jedoch nicht vorzuliegen. Unter anaeroben Bedingungen scheinen die ATP-Konzentrationen von Bakterien höher zu liegen als unter aeroben (Ibrahim, 1973); bei Fehlen von Pantothersäure enthalten Hefezellen weniger Serin (Tokuyama u. Mitarb., 1973) und auch eine Reihe von Diatomeen scheint beim Fehlen wichtiger Nährstoffe Umkonstruktionen in ihrer chemischen Zusammensetzung zu zeigen

(Darley, 1977). Bei diesen Formen einmal wirklich den Einfluß einzelner Nährstoffe auf die Vermehrungsrate und auf die Populationsgröße festzulegen, wäre eine wichtige Aufgabe.

#### 4. Abiotische Faktoren und Populationsdichte

Jeder Freilandökologe und jeder Tierbeobachter weiß: Je mehr man sich aus dem Optimum einer Art entfernt, um so seltener wird diese Art. Nicht schlagartig endet das Vorkommen, sondern die Art „dünn aus“ und verschwindet schließlich ganz. So kommt auf Bornholm noch die Meerstrandsassel *Ligia oceanica* vor, zusammen mit dem Flohkrebs *Orchestia platensis* und der Strandschnecke *Littorina saxatilis*. Die drei Arten sind jedoch im Vergleich zur westlichen Ostsee oder zur Nordsee außerordentlich selten, und man muß schon sehr suchen, um sie zu finden. Auch die Strandfliegen *Coelopa frigida* und *Fucellia* werden mit abnehmendem Salzgehalt in der Ostsee immer spärlicher. Das gleiche gilt, wenn wir das marine Supralitoral die norwegische Küste entlang bis nach Spitzbergen hin verfolgen. Auch hier werden die gleichen Arten in ganz ähnlicher Weise seltener. Ihre Häufigkeit läßt sich hier jedoch nicht zum Salzgehalt, sondern nur zum Klima in Beziehung setzen (Remmert). Die außerordentlich unterschiedliche Tierdichte in den Tundren Islands und Skandinaviens läßt sich zur Bonität des Bodens in Beziehung setzen — die schottischen Hochmoore auf Granit und Basalt stellen dafür einen Modellfall dar. Ähnliches gilt für die unterschiedliche Tierbesiedlung der Kalkalpen und Zentralalpen.

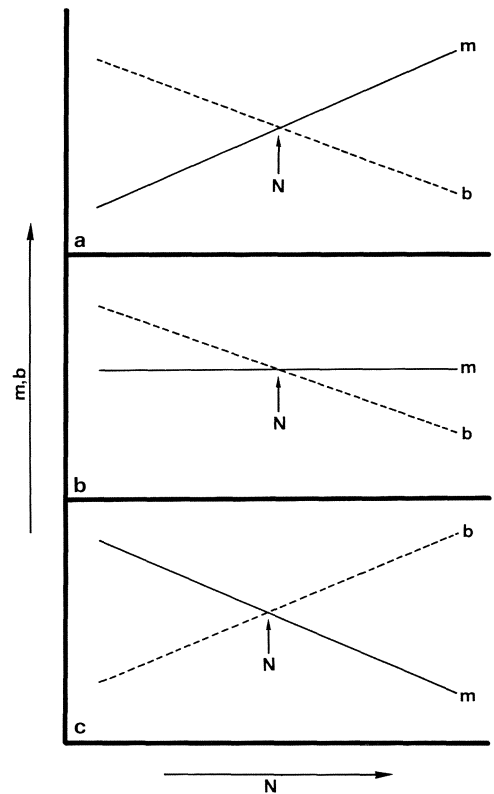
Im allgemeinen gilt dabei die Regel, daß mit ungünstiger werdenden abiotischen Bedingungen — vor allem Klimabedingungen — die Tiere immer mehr an günstige Standorte gebunden sind. Das Problem ist als „regionale Stenökologie“ seit langem in der Literatur bekannt. So sind Grillen

(*Gryllus campestris*) in den meisten Gebieten Süddeutschlands auf allen trockenen Wiesen häufig. Ihr Vorkommen in Norddeutschland beschränkt sich immer mehr auf Südhänge mit spezifischer Vegetation, mit Windschutz, einem leicht erwärmbarem Boden und günstiger, nicht zu dichter und nicht zu lockerer Vegetation.

Aber selbst völlig unabhängig von der Beschränkung auf optimale Kleinstareale an den Grenzen des Verbreitungsgebietes wird, wie jeder Freilandbiologe weiß, eine Art einfach seltener: Ihre Individuenzahl pro Flächeneinheit wird immer geringer, bis sie schließlich ganz verschwindet. Singzikaden erreichen noch in Burgund sehr hohe Populationsdichten, während sie in Deutschland nur noch an günstigen Stellen und dort in sehr geringer Anzahl pro Fläche anzutreffen sind; die großen Laubheuschrecken (*Tettigonia*) sind in Süddeutschland bis etwa zum Nordrand der Mittelgebirge überaus zahlreich, während in Schleswig-Holstein oder im nordwestlichen Niedersachsen ihre Zahl pro Fläche sehr gering ist. Der sukzessive Ausfall von Baumarten mit steigender Meereshöhe oder weiterem Fortschreiten zu höheren Breitengraden ist dafür ein weiteres Beispiel; ein anderes stellen Bäume an der Kampfzone des Waldes zur Tundra und zur Savanne hin dar. Diese Betrachtungen gelten natürlich nicht nur für Pflanzen und wechselwarme Tiere, sondern ebenso für warmblütige. Bei ungünstigen Klimaten pendelt sich der Bestand von Hasen auf einen niedrigeren Wert ein als unter günstigen Klimaten. Ähnliches gilt für das Auerhuhn, bei dem vor allem die Kücken gegen Regen empfindlich sind. All diese Befunde scheinen im Widerspruch zur ökologischen Theorie zu stehen. Enright (1976) hat diese Tatsache als das Dilemma des Biogeographen bezeichnet. Eine Population kann an sich auf einer bestimmten Höhe nur gehalten werden, wenn irgendwelche dichteabhängigen Mechanismen dabei eingreifen. Dichteabhängig scheinen jedoch nur Selbstregulation, Räuber im weitesten Sinne und Nahrungsmenge (nicht aber Nah-

rungsqualität) zu sein. Ohne eine solche dichteabhängige Regulation müßte auf die Dauer ein Organismus sich überall auf die gleiche Häufigkeit vermehren. Ist dies der Fall?

Diese Hypothese von Enright (1976) sei im folgenden kurz dargestellt. Selbstverständlich haben wir eine konstante Population nur, wenn Sterberate und Geburtsrate im groben Durchschnitt der Zeit einander gleich sind. So ergibt sich die Abb. 114. Der Schnittpunkt von dichteabhängiger Sterberate und Geburtsrate bezeichnet die Populationsdichte. Dabei ist gleichgültig, ob eine oder ob beide dieser Funktionen dichteabhängig sind. Als Beispiel greifen wir nun die Mortalitätsrate als dichteabhängigen Parameter heraus und stellen



**Abb. 114 a-c.** Die Größe einer Population, die Dichte von Organismen pro Flächeneinheit ( $N$ ) wird determiniert durch den Schnittpunkt der Linien von Geburtsrate ( $b$ ) und Sterberate ( $m$ ). Dabei ist es gleichgültig, wie die beiden Parameter mit der Dichte korreliert sind. (Nach Enright, 1976)

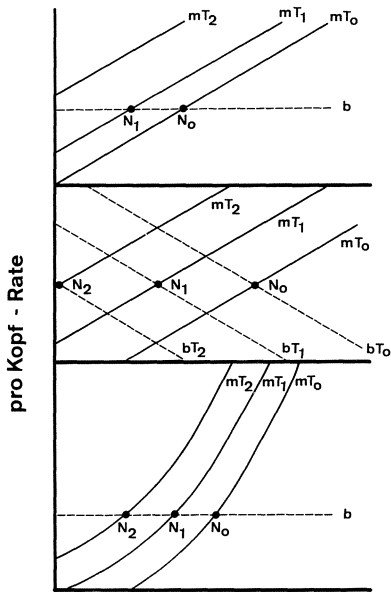


Abb. 115. Der Schnittpunkt von Geburtsrate und Sterberate liegt bei Optimalbedingungen ( $mT_0$ ,  $bT_0$ ) bei höchster Dichte der Population; bei weniger guten Bedingungen ( $mT_1$ ,  $bT_1$ ;  $mT_2$ ,  $bT_2$ ) liegt er bei niedriger Populationsdichte. Näheres siehe Text. (Nach Enright, 1976)

ihm eine dichteunabhängige Geburtenrate gegenüber (Abb. 115). Wie sich aus der ersten Abbildung ergibt, würde Geburtsrate auch gegen Sterberate austauschbar sein bzw. würde kein prinzipiell anderes Bild entstehen, wenn wir auch die Geburtsrate einer dichteabhängigen Änderung unterliegen lassen würden. Bei einer Optimaltemperatur ( $T_0$ ) würden wir damit die Kurve  $mT_0$  erhalten, die im Punkt in  $N_0$  die Gerade der Geburtsrate schneidet. Dieser Punkt wäre also die Gleichgewichtspopulation bei dieser Optimaltemperatur. Ändern wir nun die Temperatur — ob nach oben oder nach unten, jedenfalls aus dem Optimalbereich heraus —, so erhalten wir eine dichteunabhängige, allein von der Temperatur diktierte Erhöhung der Mortalitätsrate. Da diese dichteunabhängig ist, muß sie mit einer parallel verlaufenden Geraden beschrieben werden. Ist der Temperatursprung zu groß ( $T_2$ ), so schneidet diese Mortalitätsgerade die Ordinate links von der Populationsdichte Null. Das heißt,

bei dieser Temperatur ist unser Organismus nicht mehr existenzfähig. Bei einer mittleren Temperatur schneidet die Mortalitätsgerade die Gerade der Geburtsrate bei einem Mittelwert: Und damit muß notgedrungen die Populationsdichte bei ungünstigen Temperaturen bei einem mittleren Wert liegen.

Wie gesagt ist es selbstverständlich gleichgültig, ob wir anstelle von Mortalität in diesem Fall Natalität (Geburtsrate) nehmen, ob wir Natalität wie Mortalität dichteabhängig sein lassen; oder ob wir anstelle von Temperatur einen anderen Faktor wie Salzgehalt, Feuchte oder dergleichen heranziehen.

Natürlich ist dies ein extrem vereinfachtes Modell. Es gilt jedoch auch, wenn die Geburtsrate oder Todesrate nicht lineare Funktionen, sondern etwa kurvilineare Funktionen der Dichte sind (Abb. 115).

Mit diesem Modell ist das Dilemma des Biogeographen aus der Welt geschafft. Von einem Optimalstandort wird jede Art immer seltener, je mehr man sich der Grenze des Vorkommens nähert; die Beobachtung des Freilandbiologen wird damit auch theoretisch untermauert.

Als gut belegtes Beispiel für eine solche Änderung der Populationsdichte in Abhängigkeit von einem abiotischen Faktor sei hier noch einmal die Populationsdichte von Schneehasen und Moorschneehühnern auf schottischen Mooren mit verschiedenem Untergrund dargestellt (Watson u. Mitarb. 1973). Auf Mooren mit basaltischem, mineralreichem Grund sind im allgemeinen 50–100 Hasen pro Quadratkilometer vorhanden, während auf solchem mit granitischem Grund (bei gleicher Höhe der Primärproduktion!) nur etwa 5 (1–10) gezählt werden können. Nicht ganz so groß sind die Unterschiede bei den Schneehühnern — immerhin ist auch hier der Bestand im allgemeinen auf reichen Mooren doppelt so hoch wie auf armen. Das alles scheint allein eine Folge des Mineralreichtums der Pflanzen zu sein, nicht aber der Menge der zur Verfügung stehenden Nahrung (Abb. 116). Auch die extrem verschie-

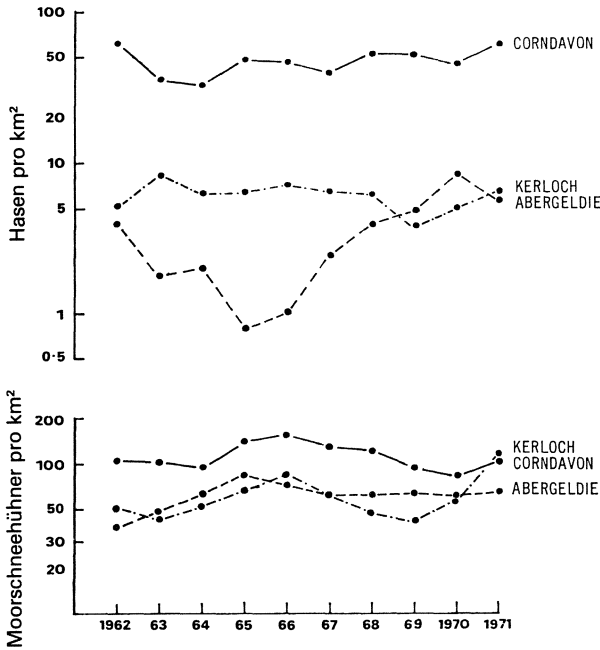


Abb. 116. Populationsdichten von Schneehasen und Schneehühnern auf Mooren verschiedenen geologischen Untergrundes in unmittelbarer Nachbarschaft in Schottland. Die höchste Dichte findet sich auf reichen vulkanischen Böden, die geringste auf armen granitischen. (Aus Watson u. Mitarb., 1973)

dene Vogeldichte Islands (vulkanisches Gestein) und Skandinaviens (granitischer Boden) dürfte mit der Nahrungsqualität zusammenhängen. Ähnlich, wenn auch bisher nicht gut quantifiziert, scheinen die Verhältnisse in den Zentralalpen (Urgestein) und den Kalkalpen zu liegen. Auch die Tatsache, daß Mäuse bei Kochsalzmangel bei einer niedrigen Dichte verharren und keine Massenvermehrungen zeigen, gehört wohl hierher (vgl. S. 73; Aumann u. Emlen, 1965); ebenso die bekannte Erscheinung, daß in Buchenwäldern auf armen Böden nur etwa 1000 streuverzehrende Tiere pro Quadratmeter leben, während auf reichen Böden im gleichen Waldtyp über 3000 zu finden sind (Thiele), ist hier zu nennen. Berühmt geworden ist in diesem Zusammenhang der Unterschied zwischen Zentralamazonien mit seinen überaus armen Böden und Gewässern und den Randgebieten Amazoniens mit wesentlich reicheren Böden und Wasserläufen (z. B. Fittkau, 1973, 1974; Fittkau u. Klinge, 1973; Fittkau u. Mitarb., 1975 a, b). Das zentrale Amazonien — vom Amazonas selbst und der Hauptstadt Amazoniens, Manaus, am besten erreichbar —

hat ganz besonders arme Böden, es hat damit eine sehr geringe Anzahl von Tieren, die Pflanzen wachsen sehr langsam, eine landwirtschaftliche Kultur ist hier ganz sicher nicht möglich. Etwas anders liegen die Dinge in den peripheren nördlichen, südlichen und westlichen Teilen, wo die Böden reicher sind, die Bäume rascher wachsen, die Tierdichte wesentlich höher liegt und in gewissem Maße landwirtschaftliche Kultur möglich erscheint.

**Ein Sonderproblem.** Seeschwalben brüten in Kolonien; solche sind vor allem von den Merresküsten bekannt. Nach günstigen Brutjahren mit starker Nachwuchsproduktion wird im allgemeinen die Zahl der Tiere in den Kolonien nicht vergrößert, vielmehr gründen die jungen Tiere neue Kolonien. Nach schlechten Brutjahren werden diese Kolonien wieder aufgegeben, die Tiere kehren überwiegend zu der „Mutterkolonie“ zurück. Wir haben also eine große Kolonie mit relativ geringerer Schwankung der Brutpaarzahl und viele weitere, in denen der Brutbestand zwischen null und mehreren hundert, ja mehreren tausend schwanken kann (offenbar steht dies zum Frazer-Darling-Effekt in

Beziehung, nach dem in großen Kolonien die Fortpflanzungsrate pro Kopf höher liegt als in kleinen).

Es gibt Hinweise dafür, daß ähnliche Beziehungen auch für andere Tiere — etwa für Insekten — gelten. Solide Untersuchungen dazu fehlen; doch ist anzunehmen, daß nach sehr günstigen Fortpflanzungsjahren viele Tiere in suboptimale Gebiete auswandern, aus denen sie in schlechten oder nach schlechten Jahren wieder zurückkehren (bzw. ihre Nachkommen). So erscheint der Bestand einer Art in einem „Optimalbiotop“ als konstant, während er sich in Wirklichkeit nur halten kann, wenn in und nach schlechten Jahren eine Konzentration des Restbestandes hier stattfindet. Genauere langfristige Untersuchungen sind hier dringend notwendig, besonders auch im Hinblick auf die Bedeutung dieser Frage für die Größe von Schutzgebieten.

## VI. Fallstudien zur Populationsökologie

### 1. *Euphydryas* oder die Aufspaltung einer Art in getrennte Populationen

Paul Ehrlich und seine Mitarbeiter untersuchten über viele Jahre hinweg Schmetterlinge der Art *E. editha* auf dem Gelände der Stanford University, Kalifornien. Das Vorkommen der Art war dort seit 1934 bekannt. Nach dem ersten Untersuchungsjahr (1960) zeigte sich, daß die „Population“ aus drei Populationen bestand, obwohl die Tiere in einem gleichförmig erscheinenden Grasland, das von „Chaparral“ — also einem dornigen Buschland — umgeben war, lebten. Die drei Populationen wanderten nur sehr wenig, und so gab es zwischen ihnen, obwohl keine Barrieren vorhanden waren, so gut wie keinerlei Kontakt. In den vier Generationen von 1960–1963 wurden 97,4% der Wiederfänge im Bereich der eigenen Population wiedergefunden. Durch die 15 Untersuchungsjahre blieben die Populationen getrennt — obwohl die eine von ihnen zweimal ausgestorben zu sein schien und sich jeweils wie-

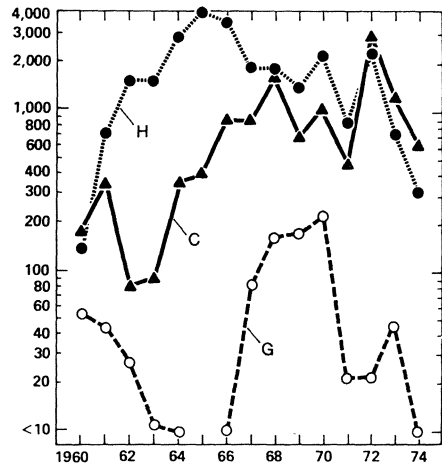


Abb. 117. Größe der drei Populationen von *Euphydryas*, die die Gruppe um Paul Ehrlich untersuchte

der erneuerte. Überhaupt machten die drei Populationen sehr erhebliche Schwankungen ihrer Bestandsgröße durch (Abb. 117), die keineswegs synchron verliefen. Selbst wenn ein Tier aus seiner Population in eine andere Population kommen würde, würde es kaum Gelegenheit haben, seine genetische Information weiterzugeben. Die meisten Weibchen werden unmittelbar nach dem Schlüpfen aus der Puppe begattet; ein Pfropf verschließt nun die Geschlechtsöffnung des Weibchens und verhindert weitere Begattungen. Ein Männchen, das nach Beginn der Flugzeit abwandert und in eine neue Population hineinkommt, findet also nur bereits begattete und damit nicht mehr begattungsfähige Weibchen vor. Ein Weibchen, welches sich auf die Wanderschaft begibt, ist bereits begattet. So sollte man erwarten, daß genetische Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen existieren können. Es galt daher, diese Populationen näher zu analysieren. Woher kamen die beobachteten großen Schwankungen, die zudem nicht synchron verliefen? Von vornherein war wahrscheinlich, daß die Erwachsenen-Mortalität eine relativ geringe Rolle bei der Festlegung der Populationsgröße spielte. Auch eine künstliche Weibchen-Mortalität, bei der die Weibchen weggefangen wurden, hatte keinerlei Effekt. Allerdings war es den Forschern nicht möglich, mehr als 5–25% der offenbar vorhandenen Weibchen zu erbeu-

Tabelle 10. Ökologische Situation verschiedener Populationen von Euphydryas edithae-Populationen in Kalifornien (Bendon liegt in Oregon). (Aus Ehrlich u. Mitarb., 1975)

| Charakteristik                     | Jasper Ridge  | Del Puerto                           | Arroyo Bayon   | Agua Fria                      | Mud Creek  | Ebbet', Pass  | Sulfur Springs             | Lower Otay   |
|------------------------------------|---|--------------------------------------|--|--------------------------------|--|---|----------------------------|--|
| Meereshöhe (m)                     | 170   | 450                                  | 720  | 610                            | 610  | 2730  | 150                        | 180  |
| Flugzeit                           | März-April  | Mai-Juni                             | Mai-Juni   | April-Mai                      | Mai-Juni   | Juni-Juli   | April-Mai                  | Februar-März   |
| Eiablagepflanze                    | <i>Plantago erecta</i>  | <i>Pedicularis densiflora</i>        | <i>Pedicularis densiflora</i>                        | <i>Collinsia tinctoria</i>     | <i>Collinsia tinctoria</i>   | <i>Castilleja nana</i>                                      | <i>Plantago lanceolata</i> | <i>Plantago insularis</i><br><i>P. hookeriana</i>                        |
| Sekundäre Futterpflanzen (obligat) | <i>Orthocarpus</i>  | einige, weniger wichtig              | nicht bekannt  | manchmal <i>Lonicera</i>       | einige, oft notwendig  | Postdiapause-Raupen nutzen <i>Penstemon heterodoxus</i>     | keine bekannt              | in den meisten Jahren nicht  |
| Flug-gewohnheiten                  | Sedentär, 1—5% wandern um 600 m zwischen den Fängen             | bis 1200 m auf der Suche nach Nektar | nicht bekannt  | kurze Flüge am Fluß entlang    | einige Wanderlust  | Stationär   | unbekannt                  | in trockenen Jahren weite Wanderungen, in feuchten stationär             |
| Populationsgröße                   | wenige hundert bis wenige tausend                               | > 1000                               | höchstens einige hundert                             | 200—600                        | mehr als 1000 in den meisten Jahren  | einige hundert  | höchstens einige hundert   | 1000 bis viele 1000  |
| Faktoren der Populationskontrolle  | Regen im Frühjahr<br>Dichte der Hauptfutterpflanzen im Frühjahr | Intraspezifische Nahrungskonkurrenz  | Interspezifische Konkurrenz mit <i>A. chalcadona</i> | Durch Parasiten 40% Mortalität | Regen im Mai und Juni<br>Dichte der Nahrungspflanze<br>intraspezifische Konkurrenz | Kombination aus Räubern, Parasiten u. intraspez. Konkurrenz | nicht bekannt              | Spätwinterregen, Dichte der Futterpflanzen, deutliche Nahrungskonkurrenz |
| Länge des Vorderflügels (♂) (mm)   | 22,5 ± 0,2  | 20,9 ± 0,2                           | 21,6 ± 0,4   | 24,4 ± 0,1                     | 22,7 ± 0,2   | 18,2 ± 0,8  | 20,7 ± 0,1                 | 19,7 ± 0,1 bis 21,1 ± 0,2  |
| Eigewicht (mg)                     | 0,227 ± 0,005   | 0,229 ± 0,004                        | 0,226 ± 0,004  | 0,251 ± 0,004                  | 0,209 ± 0,006  | 0,231 ± 0,006   | 0,277 ± 0,05               | 0,181 ± 0,005  |
| Eizahl pro Eigelege                | 113 (Labor)   | 52,3 ± 4,1                           | 85,1 ± 12,6 (Labor)                                  | 39,1 ± 4,8                     | 17,9 ± 1,6   | 14,0 ± 1,5  | 70 (Labor)                 | 39,2   |
| Nektarspendende Blüten             | lokal sehr dicht  | häufig an Wegen und Gräben           | häufig, aber nicht dicht stehend                     | häufig und dicht               | lokal dicht  | lokal dicht   | nicht dicht                | dicht bis sehr selten in Abhängigkeit von Regenfällen                    |

ten. Das Interesse wandte sich daher den Jugendstadien zu. Diese hatten Parasiten — allerdings nie mehr als 3–24%, und das konnte für die großen Populationsschwankungen nicht ausreichen. Die Hauptfutterpflanze der Raupen ist *Plantago erecta*. Sie kommt überall vor, sowohl auf Serpentin wie auf Sandboden. Raupen findet man jedoch nur auf *Plantago*, wenn es auf Serpentin gedeiht. Chemische Unterschiede zwischen den Pflanzen in Abhängigkeit vom Bodentyp ließen sich nicht nachweisen. Dagegen ergab sich ein neuer Aspekt. Genaue Analysen ergaben, daß mehr als 90% der Larven, die auf der einzigen Futterpflanze gezogen wurden, abstarben. Ein besseres Ergebnis konnte nur erhalten werden, wenn die Eier sehr früh im Jahr gelegt wurden. Dann ist *P. erecta* noch grün und frisch. Auch wenn die Eier auf *P. erecta* gelegt wurden, die in der Nähe von Bauten der Taschenratte *Thomomys bottae* wuchsen, ist das Ergebnis besser. Diese Pflanzen hatten tiefere Wurzeln und blieben länger grün. Auch wenn die Raupen außer *Plantago* noch den Halbparasiten *Orthocarpus densiflorus* erreichen konnten, auf dem sie außerdem fraßen, war die Mortalität gering. Dabei erscheint die Verfügbarkeit von *Orthocarpus* als der kritische Faktor bei der larvalen Mortalität. Gute Jahre für *Orthocarpus* haben große *Euphydryas editha*-Populationen zur Folge, schlechte Jahre nur kleine Populationen. Außerdem ist damit das Zusammentreffen der Verbreitung von *Euphydryas editha* und Serpentinboden erklärt, denn im Untersuchungsgebiet kommt *Orthocarpus* nur auf Serpentinboden vor. Wesentlich ist dabei ein anderer Punkt: Alle Literaturangaben sagen, daß die Futterpflanze von *E. editha* *P. erecta* ist und, von dieser sicheren Annahme ausgehend, brauchten die Autoren Jahre, bis sie überhaupt gewahr wurden, daß für das Vorkommen ihres Schmetterlings eine andere Pflanze entscheidend ist. Solche Fakten sind in der Ökologie überall zu erwarten und führen immer wieder zur Revision wohlbelegt erscheinender Hypothesen.

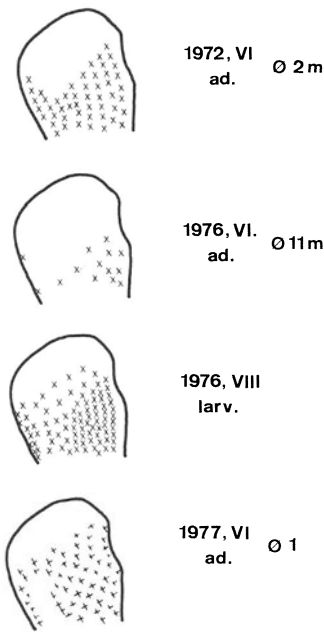
Dazu kam jedoch noch etwas anderes: Zumindest in einem Areal der drei kleinen Populationen blühten während einiger Jahre *Lomatium*-Arten nur sehr wenig. Diese Blüten stellen die Hauptfutterquelle für die erwachsenen Schmetterlinge dar. Alles spricht dafür, daß Nahrungsarmut für die Erwachsenen bei der einen Population eine weitere Ursache für die Populationsdynamik war.

Die Frage ist, ob diese Ergebnisse für alle *Euphydryas editha*-Populationen in Kalifornien zutreffen. Wie die Tabelle zeigt, ist das keineswegs der Fall. Vielmehr haben wir auf sehr engem Raum außerordentlich unterschiedliche Mechanismen für die Populationskontrolle, wir haben ganz unterschiedliche Futterpflanzen: Voraussagen sind überaus schwierig.

## 2. Die Populationsdynamik von Feldgrillen und ihre Ursachen

Das Walberla ist ein sicher seit vorgeschichtlicher Zeit waldfreier Berg im Vorfeld der fränkischen Schweiz nördlich von Nürnberg. Seine grasigen und felsigen Steilhänge und sein teilweise landwirtschaftlich genutztes, z. T. als gelegentliche Schafweide genutztes Plateau ist mit einem typischen Mesobrometum bestanden. Daß dieses so einheitliche System von Jahr zu Jahr unerwartet starke Verschiedenheiten zeigt, wird auf Seite 248f. und in den Abb. 167ff. dargestellt. Feldgrillen als typische Bewohner der grasigen Hänge sollen hier in ihrer Populationsdynamik näher analysiert werden.

Im Juni 1972 waren die gesamte Hochfläche des Walberla und die südostwärts exponierten grasigen Steilhänge dicht mit Grillen besiedelt. Der mittlere Abstand zwischen singenden Männchen betrug knapp 2 m. Die Populationsgröße sank in den folgenden Jahren stark ab. Im Juni 1976 waren nur noch die Steilhänge und auf dem Plateau ein kleineres Gebiet dünn besiedelt. Der Abstand zwischen singenden Männchen betrug in den Restgebieten etwa 10 m. Maximal waren auf dem Pla-



**Abb. 118.** Verteilung der Grillen auf dem Plateau des Walberla. Der Steilhang, an dem sich 1976 ebenfalls noch Grillen hielten, schließt sich unmittelbar links an.  $\varnothing$  = mittlerer Abstand singender  $\delta\delta$

teau noch 100 singende Männchen vorhanden, am Steilhang etwa die doppelte Zahl. Bei einem Geschlechtsverhältnis von 1:1 bestand also die Population nur noch aus etwa 600 Tieren (Abb. 118).

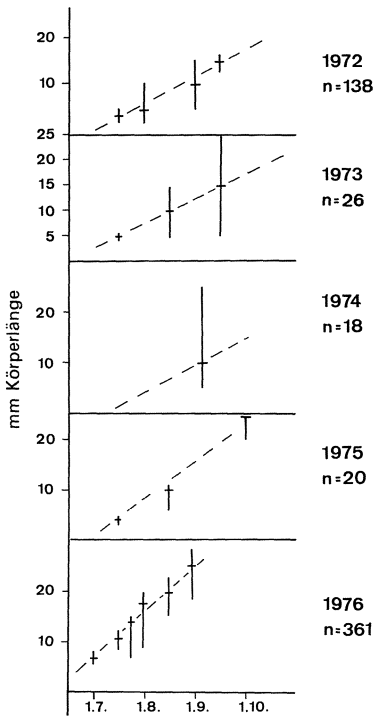
Dieser Rückgang basierte auf hoher Mortalität während der Winter 1972/73, 1973/74 und 1974/75; auf schlechten Fortpflanzungsbedingungen (kühl und feucht) und auf schlechten Wachstumsbedingungen während der Sommer 1973, 1974 und 1975. Im Sommer 1975 erlitt der Restbestand durch zweimalige heftige Wolkenbrüche Einbußen, die mehr als 50% des Bestandes hinwegrafften. Diese Bestandesreduktion wurde auch an anderen Plätzen mit Grillenvorkommen aufgrund der gleichen Regenschauer beobachtet. Der Winter 1975/76 war kühler, die Restpopulation scheint ihn gut überstanden zu haben. Der außerordentlich trockene und heiße Sommer 1976 führte dann von dem geringen Restbestand auf den Restarealen zu einer vollständigen Neubesiedlung des gesamten

Walberla-Plateaus mit Fängen von Larven in nie gekannter Höhe. Bei Kontrollen im September auf dem gesamten Plateau konnte mindestens eine Larve pro  $m^2$  gefunden werden; in den Ausgangsgebieten war die Dichte wesentlich höher. Geht man davon aus, daß etwa hundert Weibchen im Juni 1976 zur Fortpflanzung geschritten sind, so können sich bei einer mittleren Eizahl von 250 Stück pro Weibchen maximal 25 000 Junggrillen im Sommer entwickelt haben. Bei einer mittleren Dichte von 2,5 pro  $m^2$  halberwachsenen Larven auf dem Plateau, welches mehr als 3 ha umfaßt, aber waren 75 000 Grillen vorhanden. Diese können, wie die Überschlagsrechnung zeigt, nicht alle von dem Reststamm aus dem Plateau abstammen. Ein Teil von ihnen muß von den Reststämmen an den Steilhängen kommen. Da der Ausgangsbestand aber auch hier nicht sehr hoch war, muß damit gerechnet werden, daß der neue Bestand ohne Mortalität aufgebaut wurde: Er schnellte also in einem Jahr von 200 auf 25 000 (bzw. von 600 auf 75 000) herauf. Dieser Bestand hat den folgenden kühlen Winter offenbar gut überlebt, im Sommer 1977 waren pro Quadratmeter 2 singende Männchen vorhanden. Aufgrund der in den fünf Jahren gesammelten Erfahrungen lassen sich die Populationsdynamik der Grillen kontrollierenden Faktoren zusammenfassen.

1. Räuber sind regelmäßig anzutreffen. Im Frühjahr patrouillieren Dohlen das Gelände auf der Suche nach Grillen ab. Mäuse, Wühlmäuse und Spitzmäuse wurden mit erbeuteten Grillen beobachtet. Ein quantitativ ins Gewicht fallender Effekt dieser Räuber konnte jedoch nicht festgestellt werden. Parasiten wurden während der Beobachtungszeit auf dem Walberla nicht festgestellt.

2. In feuchten und kühlen Sommern kommen die Grillen kaum zur Aktivität. Man hört selbst bei relativ hoher Dichte kaum Grillengesang. Die Balz und die Eiablage ziehen sich über einen langen Zeitraum hin. Ebenso erfolgt das Schlüpfen der Jungen über einen langen Zeitraum. Das





**Abb. 119.** Wachstum der Grillenlarven 1972–1976 auf dem Plateau des Walberla. Angegeben ist die Gesamtvariabilität der gefundenen Grillenlarven und der Mittelwert

Wachstum der Larven erfolgt sehr langsam (Abb. 119), und viele Tiere erreichen nicht die zur Überwinterung notwendige Endgröße.

3. Als Folge von 2 treten bei kühlen und feuchten Sommern sehr erhebliche Unterschiede in der Größe der Larven auf (Anfang September von 5–2,5 mm). Ist aufgrund einer hohen Populationsdichte der Adulten und einer hohen Eizahl eine große Zahl von Larven vorhanden, so gibt es jetzt einen Kannibalismus, bei dem größere Tiere kleinere greifen und verzehren. Die sowieso aufgrund des kühlen Sommers nicht sehr hohe Populationsdichte wird hierdurch noch weiter verringert. Vielleicht hat dieser Selbstregulationsmechanismus dennoch eine positive Wirkung: Die großen Larven machen auf diese Weise sehr günstige Beute von hohem Nährwert und können so mit Sicherheit über den

Winter kommen. Bei *Gryllus bimaculatus* setzt eiweißreiche Kost den Entwicklungsnulldpunkt — also die Temperatur, bei der keine Entwicklung mehr erfolgt — herab (vgl. S. 32 und Abb. 65). In Jahren mit sehr geringer Populationsdichte ist Kannibalismus von vornherein ausgeschlossen.

4. In warmen Wintern mit kaum Frost können die überwinternden Grillen auch im Dezember und Januar aktiv sein und in den Fallen gefangen werden. Nach solchen milden Wintern ist die Zahl der Adulten im Mai sehr stark herabgesetzt. Offenbar verbrauchen die überwinternden Larven unter diesen Bedingungen sehr viel mehr Energie als sie möglicherweise im Winter aufnehmen. Die Mortalität ist hoch. Für diese Erklärung sprechen auch experimentelle Befunde, nach denen eine Nahrungsaufnahme und eine Nahrungsverwertung unter  $10^{\circ}\text{C}$  so gut wie ausgeschlossen erscheinen. Dieser Faktor eines warmen Winters ist bisher in der ökologischen Literatur zu wenig berücksichtigt worden. Er ist wahrscheinlich mit für die Insektenarmut boreal-ozeanischer Gebiete (Schleswig-Holstein; s. Tischler, 1949; Emeis, 1952; Abb. 26) verantwortlich.

5. In der Literatur werden manchmal Populationen beschrieben, bei denen die mittlere Entfernung der Grillenlöcher voneinander nur etwa 50 cm beträgt. Unter solchen Bedingungen fand Klopffleisch eine Massenabwanderung (Abb. 120, 121). Eine gravierende Veränderung innerhalb der Population trat am 5. Juni 1972 ein. An diesem Tag kam es, wohl bedingt durch die Dichte der Population, um 12.00 Uhr zu einer Begegnung zweier oder mehrerer Männchen direkt oberhalb des abgesteckten Areals. Leider war es nur möglich, diesen Vorgang akustisch zu verfolgen. Es ertönte sehr heftiger und schriller Rivalengesang. Daraufhin verließen viele Tiere fluchtartig ihre Wohnhöhlen bzw. ihre Höhlenvorplätze und liefen hangabwärts. Schon zwei Minuten später war die Massenabwanderung beendet. Die Geschwindigkeit, mit der der Vorgang ablief und die große Zahl der Abwanderer ließ es

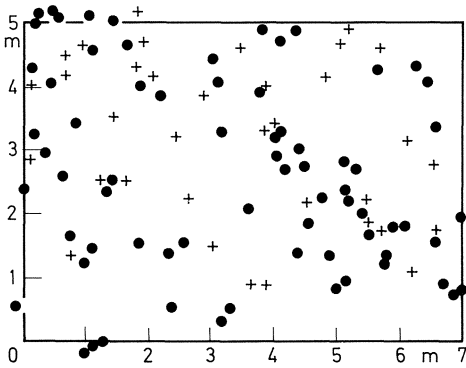


Abb. 120. Standorte männlicher (●) und weiblicher (+) Grillen in einer sehr dichten Grillenpopulation in der schwäbischen Alb. (Nach Klopffleisch, unpubl.)

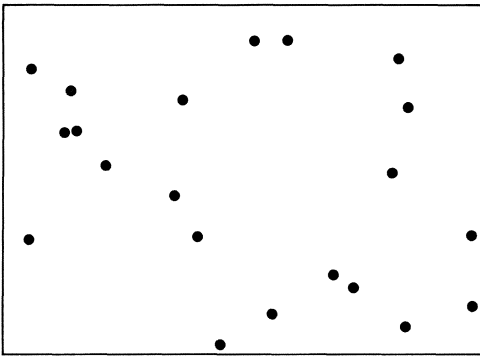


Abb. 121. Standorte männlicher Grillen, nachdem aus der Population Abb. 120 ein Großteil der Männchen in einer Massenemigration ausgewandert waren. (Die Weibchen blieben davon unberührt). Datum der Massenabwanderung: 5. 6. 72 (nach Klopffleisch, unpubl.)

nicht zu, festzustellen, wohin die Tiere liefen. Da aber alle sich im Gebiet befindlichen Tiere markiert waren, konnte anhand der noch zurückgebliebenen Tiere die Anzahl der Abwanderer und ihre Standorte genau festgestellt werden. Es flohen insgesamt 42 männliche Tiere (von 59 auf einem Testareal von 35 m<sup>2</sup>), aber kein einziges Weibchen. Eine derart hohe Besiedlungsdichte wurde in den Untersuchungen im Walberla nicht erreicht. Eine Abwanderung wurde nicht beobachtet.

6. In sehr günstigen Sommern kann die Population durch plötzliche schwere Regenfälle dramatisch geschädigt werden. Nach solchen Regenfällen ist die Anzahl

der Tiere oft auf weniger als  $\frac{1}{10}$  reduziert. Die Tiere scheinen in den Höhlen zu ertrinken. Obwohl die Höhlen in wasserdurchlässigen Böden angelegt werden, scheint bei schweren Regenfällen die Wasserdurchlässigkeit nicht auszureichen. Welche Tiere von dem Regen besonders betroffen werden, hängt allein vom Zufall ab. Höhlen, die gegenüber Räubern besonders widerstandsfähig sind, erweisen sich bei plötzlichen Regenfällen als gefährlich, da aus ihnen das Wasser weniger leicht ablaufen kann. Die Windrichtung und damit die Richtung des Regens spielt eine wesentliche Rolle.

7. Ein weiterer Grund für Mortalität liegt in der genetischen Heterogenität der Population. Die letzte oder vorletzte Larve geht in obligatorische Diapause. In dem warmen Sommer 1976 entwickelten sich einige Tiere jedoch zur Imago weiter: Im September waren auf dem Gesamtgebiet fünf singende — also erwachsene Männchen — vorhanden. Es kann als sicher gelten, daß — ähnlich wie dies Danilewsky bei Schmetterlingen und Sauer bei *Panorpa* gezeigt hat — die Population aus einer Reihe unterschiedlich auf Photoperioden reagierenden Genotypen besteht, die in verschiedenen Jahren, je nach den Witterungsbedingungen verschieden selektioniert werden. Selektioniert werden bedeutet jedoch Mortalität aufgrund von Außenfaktoren. In unserem Fall müssen wir mit 75000 Individuen Anfang September auf dem Untersuchungsgebiet des Walberla rechnen. Davon haben 5 Männchen die Entwicklung bis zum Adulten durchgeführt. Nimmt man die gleiche Anzahl Weibchen an, so ergibt sich, daß 0,013% der Population ohne Diapause sich direkt weiterentwickeln kann und damit unter den anscheinend günstigen Bedingungen des Jahres 1976 noch im Herbst — d. h. zu früh — erscheinen. So dürften in jedem Jahr — je nach Art der herrschenden Umweltbedingungen — jeweils andere Genotypen herausselektioniert werden.

8. Ein warmer, trockener Sommer begünstigt adulte Tiere und ihre Larven. Die Ei-

ablage erfolgt sehr massiert, ebenso erfolgt das Wachstum der Larven rasch und synchron.

9. Ein synchrones Wachstum der Larven, wie es für den Faktor 8 gegeben ist, verhindert larvalen Kannibalismus und steigert damit die Populationsdichte.

10. Kalte Winter mit einer Schneedecke senken die Wintermortalität. Die Fänge des Winters 1972/73 deuten darauf hin, daß hier die Mortalität zu vernachlässigen war, während sie in den folgenden Wintern sehr stark war.

11. Eine dichte Vegetation hindert Räuber (Faktor 1) beim Verfolgen von Grillen. Grillen suchen regelmäßig Gebiete mit dichter Vegetation von 15–30 cm Höhe auf. Gemähte oder abgeweidete Flächen werden weitgehend verlassen. Das gleiche gilt, wenn unter bestimmten Bedingungen (warme Winter) die Vegetation aufreißt und ein Deckungsgrad von nur 60–80% erreicht ist. Derartige Gebiete werden von den Grillen gemieden.

Eine Zusammenfassung dieser Faktoren nach ihrer Wichtigkeit ist nicht möglich. Lediglich die Rolle der Räuber kann als unwesentlich eingestuft werden. Andere Faktoren können nur zusammen gesehen werden (warme und trockene Sommer mit synchronem Wachstum der Larven; kühle und feuchte Sommer mit differenziellem Wachstum der Larven). Günstige Jahre können durch einen einzigen Regenguß zur ungünstigen Zeit in ungünstige verkehrt werden. Die Dichteregulierung der Grillen scheint daher überwiegend allein durch das Klima zu erfolgen. Die Mortalität ist allein aufgrund klimatischer Bedingungen fast immer sehr hoch. Tatsächlich wird die im Labor ermittelte Optimaltemperatur (27–34° C) so gut wie nie erreicht. In Gebieten mit dieser Temperatur wird *Gryllus campestris* bereits durch *Gryllus bimaculatus* ersetzt, die hier konkurrenzüberlegen ist. Hinsichtlich ihrer Temperaturansprüche besiedelt also *Gryllus campestris* suboptimale Gebiete — obwohl das Walberla eigentlich als der typische Grillenbiotop zu gelten hat. Eine dichteabhän-

gige Emigration dürfte nur außerordentlich selten auftreten. Dazu sind eine Reihe von günstigen Faktoren über mehrere Jahre hinweg notwendig: Aufgrund eines kalten Winters muß eine hohe Larvenpopulation überwintert haben. Diese muß in einem warmen und trockenen Sommer, ohne plötzliche Regenfälle, synchron viele Eier und Larven mit synchronem Wachstum hervorgebracht haben. Ein zweiter strenger Winter muß ohne wesentliche Mortalität diese dichte Population über den Winter hinübergebracht haben. Dann muß ein zweiter warmer Sommer eine derart hohe Population bis zur Hauptbalz ermöglicht haben. Das dürfte nur als seltener Ausnahmefall zu werten sein. In der Regel dürfte in Gebieten mit derartigen Bedingungen *Gryllus bimaculatus* anstelle von *Gryllus campestris* auftreten. Dies Beispiel zeigt die unerhörte Komplexität von Wetterfaktoren und anderen, die Populationsgröße beeinflussenden Mechanismen. Die überraschende Tatsache, daß Kannibalismus — im allgemeinen ein typischer Selbstregulationsfaktor bei zu hoher Dichte — gerade bei geringer Dichte auftritt, als ein Mechanismus, mit dem das Überleben weniger Tiere ermöglicht wird, zeigt die Problematik von Verallgemeinerungen.

Zugleich wird deutlich, welche geradezu ungeheuren Schwankungen der Populationsgröße unter ganz normalen Bedingungen vorkommen. Es sei noch einmal wiederholt: Durch drei Jahre waren die Bedingungen derart, daß der Bestand ziemlich gleichmäßig sank — um dann aufgrund eines günstigen Sommers in einer Generation von 200 auf 25 000 Tiere pro ha heraufzuschwellen! Gebiete, die zu klein für solche Schwankungen sind, deren Populationen also nicht mehrjährige drastisch suboptimale Bedingungen überstehen können, scheiden als Vorkommen aus (tatsächlich sind Feldgrillen in vielen Gebieten Oberhessens in diesen Jahren ausgestorben). Jahre, die in ihrem Klima sehr genau unserem langfristigen Mittel gleichen, führen auf die Dauer zum Aussterben der Grillen. Infolge der exponentiellen Temperaturab-

hängigkeit der Wachstumsvorgänge der Insekten bewirkt ein „zu warmer“ Sommer die geschilderte starke Vermehrung — die ausreicht, mehrere „normale“ oder „kalte“ Sommer zu überdauern.

### 3. Fledermaus-Schmetterling:

#### Die Coevolution eines Räuber-Beute-Systems

Nur wenige Tiere haben den Zoologen so viele Rätsel aufgegeben wie die Fledermäuse. Wie sie sich mit ihrem gering entwickelten Gesichtssystem bei Nacht orientieren und sogar Beute machen konnten: Das war die große Frage. Erst als vor 40 Jahren Griffin der Nachweis eines aktiven Ortungssystems durch Ultraschallpeilung ähnlich dem technischen Radar oder Sonar gelang, war das Prinzip gelöst. Die Einzelforschung brachte dann jedoch noch weiter so erstaunliche Dinge ans Licht, daß die Fledermäuse heute zu den best analysiertesten und faszinierendsten Versuchstieren der Neurobiologie gehören.

Eine normal jagende Fledermaus fliegt — wie man leicht beobachten kann — sehr genau die gleiche Bahn immer wieder ab. Sie tut das „blind“, und man kann sie durch in den Weg gestellte Netze relativ leicht fangen. Denn auf diesem dem Tier gut bekannten Flugweg stößt sie normalerweise keine Ortungslaute aus. Ortungslaute, die ihr ein Hindernis verraten könnten,

werden nur dann ausgestoßen, wenn sie wirklich aktiv auf Nahrungssuche ist oder in einem unbekanntem Areal. Dann hat jede Art ihr eigenes artspezifisches Lautmuster (Abb. 122). Diese Töne werden teilweise durch den Mund, teilweise durch die Nase ausgestoßen. Die Tonabgabe durch die Nase ist durchweg mit der Ausbildung eines Nasenaufsatzes korreliert, der die Töne bündelt. Dieser Aufsatz ist allgemein bekannt: Die Hufeisennasen haben ihren Namen danach. Diese Tiere behalten das Maul für das Ergreifen von Beutetieren frei, während die anderen ihre Beute auf andere Weise erhaschen müssen. Die Zwergfledermaus beispielsweise „schau-felt“ ihre Beute in die Flughaut des Schwanzes und nimmt sie dann mit dem Maul aus dieser Tasche heraus.

Wir werden uns im folgenden auf die große Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) beschränken, die durch die Arbeiten der Gruppen von Neuweiler und Schnitzler gut bekannt ist (Neuweiler, 1978; Schnitzler, 1978). Das Tier stößt also einen Ultraschall-Ortungsruf aus. Es orientiert sich — wie allgemein bekannt — nach dem Echo. Ultraschall ist günstig, weil sich die Schallwellen relativ geradlinig ausbreiten im Gegensatz zu dem für uns hörbaren Schall, der in alle Richtungen ziemlich gleichmäßig streut. Ultraschall hat den Nachteil, daß „man“ ihn nicht hören kann. Die Fledermäuse können es: Sie hören in

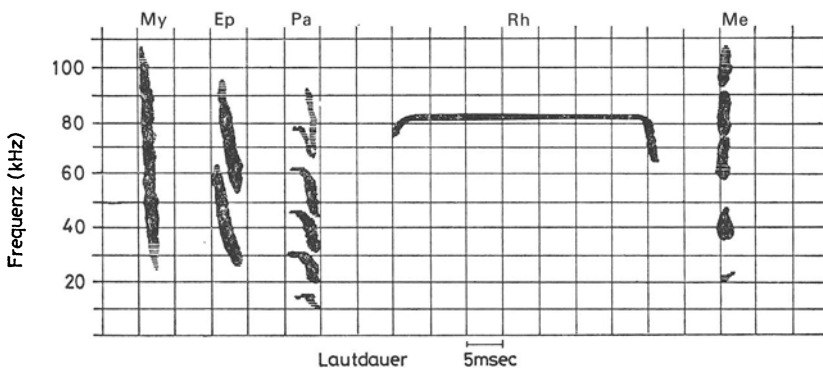
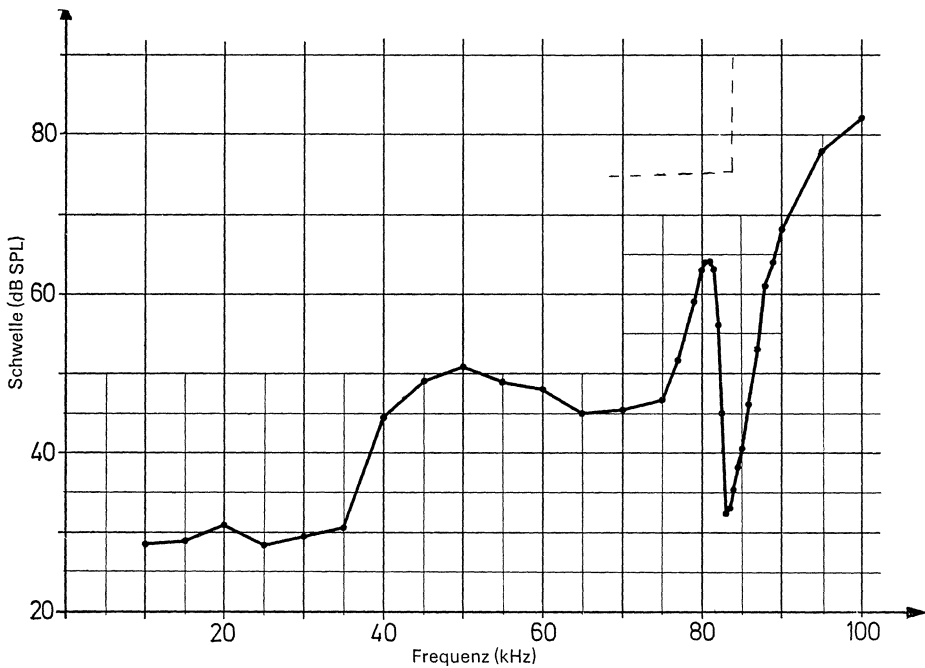


Abb. 122. Ortungslaute von 5 verschiedenen Fledermausarten: *My* = *Myotis myotis* (FM-Lauttyp), *Ep* = *Eptesicus fuscus*, *Pa* = *Paphozous melanopogon*, *Rh* = *Rhinolophus ferrumequinum* (CF-FM-Lauttyp), *Me* = *Megaderma lyra* (HF-FM-Lauttyp). (Nach Neuweiler, 1978)

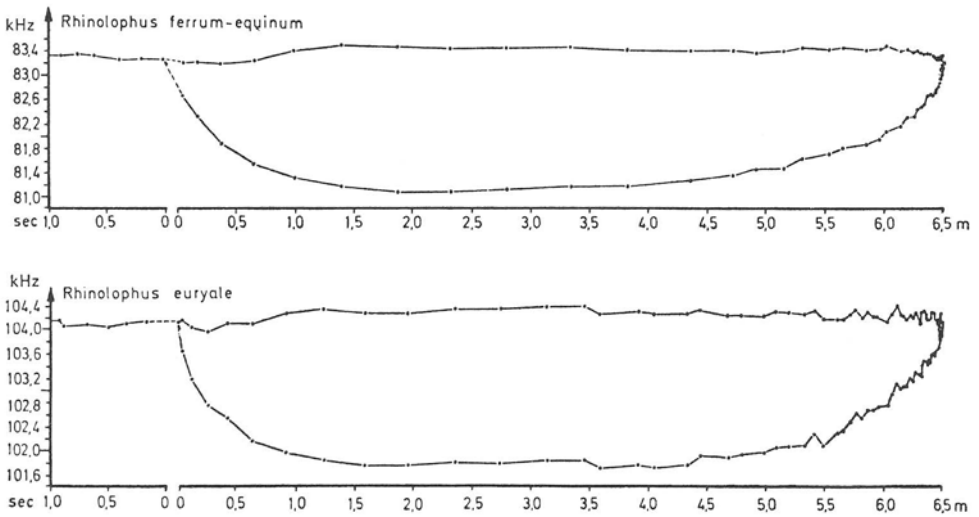


**Abb. 123.** Die Hörschwellenkurve von *Rhinolophus ferrumequinum*. Jeder Meßpunkt ist der Mittelwert aus *Colliculus inferior* — Ableitungen von 10 Tieren. (Nach Neuweiler, 1978)

dem Normalbereich, der eigentlich für alle Tiere wesentliche Informationen bietet, gut, dann zwischen 40 und 80 kHz praktisch nicht; knapp oberhalb von 80 kHz ist das Gehör jedoch wieder extrem empfindlich, um jedoch schon bei etwa 86 kHz wiederum nicht mehr zu reagieren. Die Tiere sind also ganz spezifisch geräuschempfindlich in der Tonhöhe, die ihrem eigenen Ortungslaut entspricht (Abb. 123). Aus der Geschwindigkeit, mit der die Laute zum Gehörorgan zurückkommen, kann die Fledermaus auf die eigene Fluggeschwindigkeit in Beziehung zu einem anderen Objekt schließen. Sie tut das auf besonders raffinierte Weise. Wenn uns ein Eisenbahnzug entgegenkommt und er dabei ein Signal gibt, erscheint uns das Signal sehr hoch, entfernt sich der Zug, so sinkt die Tonhöhe des Signals ab. Dieses Phänomen heißt nach seinem Entdecker Doppler-Effekt. Fliegt die Fledermaus auf einen stehenden Gegenstand zu, so hört sie höhere Töne als sie selbst ausstößt. Sie senkt nunmehr ihre Sendefrequenz von etwa

83,4 kHz auf einen niedrigeren Wert ab, so daß sie wieder ein Echo erhält mit einer Frequenz von 83,4 kHz (Abb. 124). Aus der notwendigen Verlagerung der Stimmhöhe kann sie auf ihre Geschwindigkeit schließen und gleichzeitig schafft sie sich eine konstante Trägerfrequenz.

Diese konstante Trägerfrequenz ist notwendig, weil die Töne nunmehr zusätzlich in einer Weise verändert werden, die die Fledermaus weder kompensieren kann noch will. Je nach beschalltem Objekt wird nämlich nunmehr diese Trägerfrequenz moduliert. Das geschieht besonders, wenn das beschallte Objekt in sich noch einmal Bewegungen zeigt. Jedes fliegende Insekt ist aber nun gerade durch diese Eigenbewegung charakterisiert: durch seinen Flügelschlag. Die Flügel des Insekts sind verschieden groß, verschieden geformt. Sie schlagen je nach Art mit verschiedener Geschwindigkeit auf und nieder. Dies alles moduliert die Trägerfrequenz (Abb. 125), und die Fledermaus sollte in der Lage sein, aus diesen Modulationen recht genau die

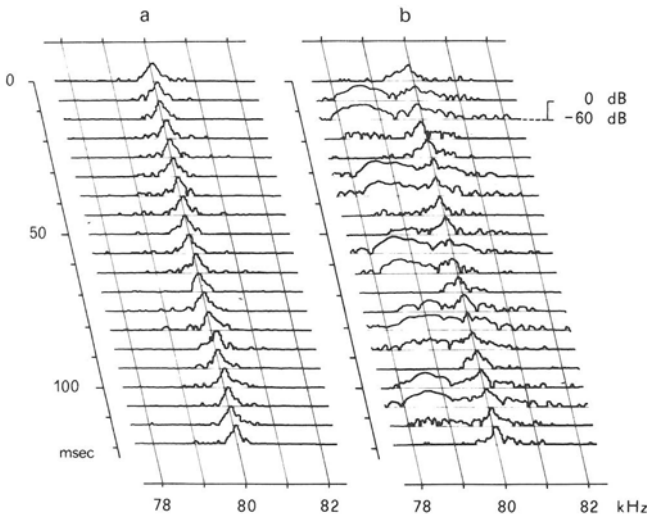


**Abb. 124.** Frequenzen der CF-Teile des Echos (obere Kurve) und der ausgesandten Laute (untere Kurve) von *Rhinolophus* Arten beim Flug über eine 6 m lange Flugstrecke und in der letzten Sekunde vor dem Start (-o-o-o). Die durch die eigene Fluggeschwindigkeit verursachten Dopplerverschiebungen der Echofrequenz werden durch Absenken der Aussendefrequenz kompensiert, so daß die Echofrequenz konstant bleibt. (Nach Schnitzler, 1978)

Art der Beute zu bestimmen. Tatsächlich sind Fledermäuse durchaus in der Lage, zwischen fallenden Blättern und Insekten zu unterscheiden: ein kurzes Anpeilen genügt. Wie genau die Unterscheidung ist und was alles an Information in dem zurückkommenden Echo steckt, ist derzeit

ein wesentlicher Punkt der ökologischen Neurobiologie.

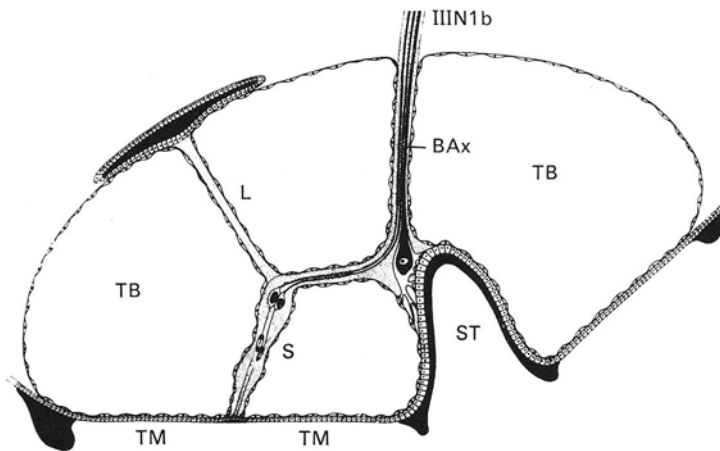
Daß die Fledermäuse geschickte Flieger sind, wissen wir alle. Bei so viel Anpassung an die nächtliche Lebensweise sollte kein Nachtschmetterling, kein nächtlich fliegender Käfer eine Chance haben. Aber er



**Abb. 125.** Echtzeitspektren der von einem nichtfliegenden (a) und einem fliegenden (b) Oleanderschwärmer (*Daphnis nereis*) zurückkommenden Echos bei Beschallung mit einer Trägerfrequenz von 80 kHz aus 45° C seitlich vorn. (Nach Schnitzler, 1978)

hat sie, denn im Laufe der Evolution haben sich die Tiere mit den Fledermäusen evoluiert. Welche Möglichkeiten gibt es? Zunächst ist die Möglichkeit gegeben, einfach schlecht zu schmecken: Ein Verfahren, das wir ja bei vielen Insekten kennen. Das nutzt unserem Schmetterling aber nur, wenn er diese Tatsache der Fledermaus rechtzeitig mitteilen kann. Die viel diskutierten Lautäußerungen mancher Nachtschmetterlinge während des Fluges dürften eine akustische Wartracht sein. Und hier gibt es sogar eine akustische Mimikry. Einige Arten, die offenbar sehr wohlschmeckend sind, rufen ebenfalls während des Fluges. Eine zweite Möglichkeit besteht theoretisch in einer Störung der Fledermausrufe. Diese Methode scheint sich nicht entwickelt zu haben, sie würde sehr hohe und sehr spezifische Schallenergie voraussetzen. Eine dritte Möglichkeit ist, die Signale so schlecht zu reflektieren, daß eine Ortung danach kaum mehr möglich ist. Die sehr dichte Behaarung mancher Spinner ist vielfach so gedeutet worden, ein Beweis dafür steht allerdings noch aus. Besonders interessant ist jedoch die Möglichkeit, die Ortungslaute der Fledermäuse zu hören und darauf zu reagieren. Diese Tat-

sache hat der Zoologie durch viele Jahre ähnlich große Probleme geliefert wie das Ortungssystem der Fledermäuse: Man fand bei Nachtschmetterlingen aus der Familie der Eulen (Noctuidae) und Spanner (Geometridae) Organe, die nach ihrem gesamten Bau nichts anderes sein konnten als Gehörorgane, und sie liegen an einer Stelle, an der bei Insekten vielfach Gehörorgane entwickelt sind: an der Taille, wo Thorax und Abdomen miteinander verbunden sind. Nur: die Tiere reagierten auf keinen Ton, und es gab auch keinen Hinweis auf Lauterzeugung in diesen Gruppen. Heute wissen wir, daß es sich bei diesen Tympanalorganen um spezifische Ultraschallempfänger handelt (Abb. 126). Man kann dies leicht vorführen. Um eine Straßenlaterne schwirren im Sommer ziemlich regelmäßig einige Nachtschmetterlinge aus den Familien der Eulen und Spanner herum. Klappert man nun mit einem Schlüsselbund oder dreht einen Korben mit einer feuchten Flasche (so daß es quietscht), so entsteht neben den für uns hörbaren Tönen Ultraschall: Die Tiere um die Lampe geraten in Panik. Bei den Eulen enthält das Tympanalorgan nur drei Sinneszellen, von denen die eine (die B-Zelle)

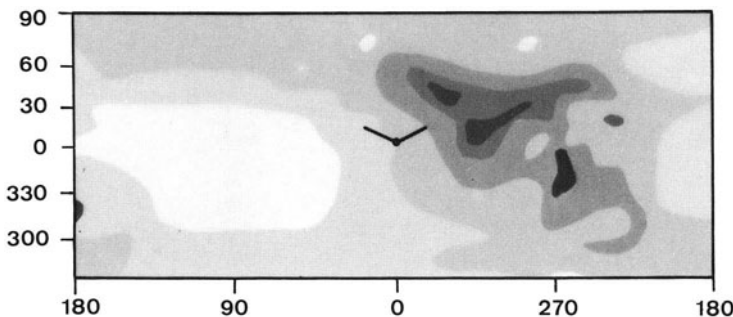


**Abb. 126.** Schema des Tympanalorgans einer Eule (Noctuidae). Das Sensillum *S* enthält ein Paar akustische Rezeptoren oder A-Zellen. Es ist an der Tympanalmembran *TM* befestigt und in der luftgefüllten Tympanalblase *TB* an dem Ligament *L* und seinem Nerv, der zur Skelettstütze *ST* zieht, aufgehängt. Bei *ST* laufen die A-Fasern dicht an der B-Zelle vorbei, sie ziehen dann zusammen mit dem B-Axon *BAx* weiter. Diese drei Fasern zusammen bilden den Tympanalnerv *III N 1b*. (Nach Roeder, 1969)

wohl überwiegend Kontrollfunktion hinsichtlich des Zustandes des Tympanalorgans hat. Die beiden anderen, die A-Zellen, reagieren auf Ultraschall. Ihre Empfindlichkeit ist nicht so eingeschränkt wie etwa die Rufe der großen Hufeisennase es sind: Schließlich müssen sie die Ortungsrufe verschiedener Fledermausarten erkennen, die ja bei verschiedenen Frequenzen senden. Allgemein gilt, daß schon bei 50 kHz die volle Empfindlichkeit da ist. Das alles genügt jedoch nicht zum Entkommen vor einer Fledermaus. Vor allem muß der Schmetterling die Richtung der einkommenden Rufe erkennen, und das ist bei seinen eigenen Flügelbewegungen äußerst schwierig. Nehmen wir an, wir lassen einen solchen Schmetterling im Zentrum eines Globus fliegen und senden nun von den verschiedenen Stellen der Oberfläche des Globus während verschiedener Phasen des Flügelschlages Schallwellen zu seinem Tympanalorgan. Dann wird manchmal der Flügel das Tympanalorgan vollständig bedecken und manchmal vollständig freigeben. Man kann dann aus den erhaltenen Antworten der A-Zellen eine „Weltkarte“ in Mercator-Projektion zeichnen (wie das normalerweise bei Weltkarten geschieht) und erhält ein Bild wie Abb. 127. Dieses Bild ist je nach Flügelstellung verschieden, obwohl die Schallquelle ihre Position nicht geändert hat. Bei der Berechnung der

Richtung, aus der der Schall kommt, muß also nicht nur die Reaktion der A-Zellen der Tympanalorgane auf beiden Körperseiten verglichen werden, sondern dieses Ergebnis muß im Zentralnervensystem außerdem mit der Flügelstellung im Augenblick des Signalempfangs verglichen werden. Offenbar spielt auch dabei die B-Zelle eine Rolle, ebenso wie spezifische Sinneszellen an den Flügelansätzen.

Jetzt kann die Eule den Schall registrieren und seine Herkunft lokalisieren. Nun stehen ihr zwei Möglichkeiten offen, die sie offenbar je nach Lautstärke — d. h. nach Entfernung des Feindes — anwendet. Entweder sie flieht aus der Nähe der Schallwellen oder sie läßt sich in einem trudelnden Flug (fast) zu Boden fallen. Diese Reaktion sehen wir, wenn wir unter einer Lampe mit dem Schlüsselbund klappern. Ein Ortungssystem wurde entwickelt, um eine nächtliche Lebensweise zu ermöglichen. Es wurde in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt. Dieses Ortungssystem ist etwas so spezifisches, daß es aus dem uns gewohnten Sinnesbereich völlig herausfällt. Die von diesem Ortungssystem und ihren Erzeugern betroffenen Tiere entwickelten Abwehrmaßnahmen — schlechter Geschmack; schlechte Echobildung; Gehörorgane bei Tieren, die selbst keine Laute produzieren. Hier haben wir vor uns, was vielfach als Lohn-Preis-Spirale in



**Abb. 127.** Eine Eule (Noctuidae) wurde im Zentrum eines Drahtglobus so aufgehängt, daß sie wie frei „flog“ (Mitte: Flug auf den Beschauer zu). Das rechte Tympanalorgan wurde dann von den verschiedenen Stellen der Oberfläche des Globus beschallt und seine Reaktionsintensität gemessen. Das Resultat ist hier als Landkarte nach der Mercator-Projektion dargestellt. Je dunkler das Areal, um so geringer die Antwort des Tympanalorgans auf den Reiz. (Nach Roeder, 1968). Die Karte gilt natürlich nur bei dieser (hier gezeichneten) Flügelstellung



der Evolution bezeichnet wird. Die beiden Gruppen sind einander ebenbürtig geblieben.

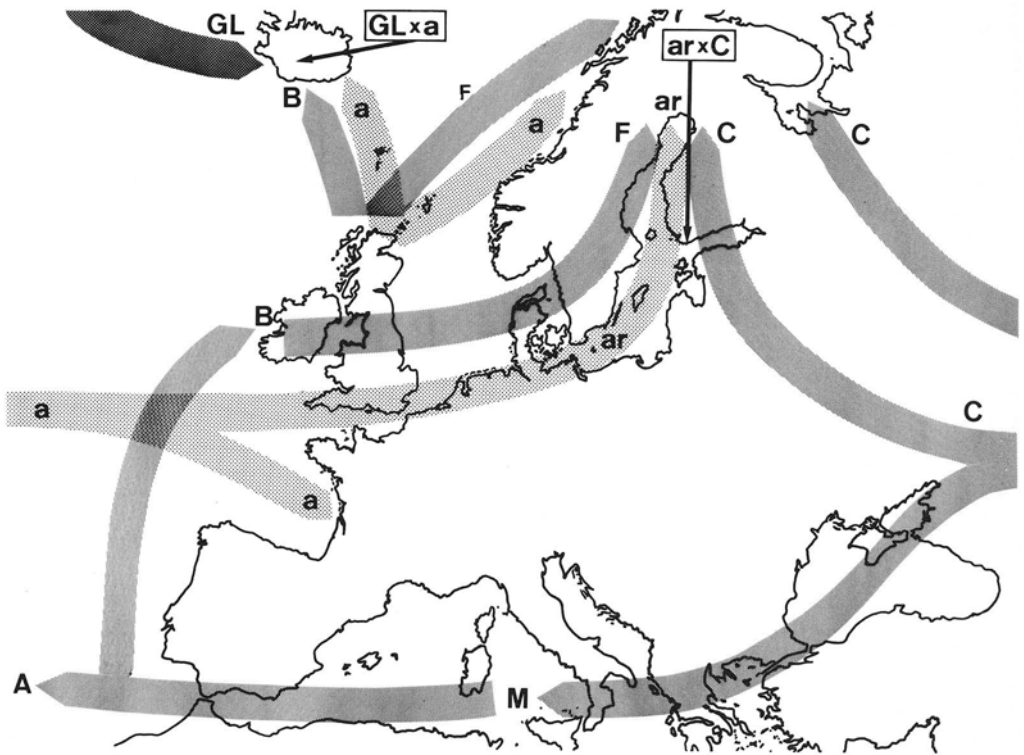
Bei der großen Zahl von nebeneinander im gleichen Lebensraum existierenden Fledermausarten kann man von vornherein ein verschiedenes Nahrungsspektrum annehmen: Daß sich alle Arten gleich ernähren, erscheint geradezu unmöglich. Dann aber ist es wahrscheinlich, daß jede Art spezifische Ortungsmechanismen, d. h. spezifische Ortungslaute und spezifische Verarbeitung dieser Laute für sein spezifisches Beutespektrum entwickelt hat, und daß dies spezifische Beutespektrum auf der anderen Seite wiederum gerade auf diese Laute hin coevoluiert ist. Aber über all das wissen wir nichts — wir kennen nicht einmal Freilandbefunde über die Nahrung verschiedener Fledermausarten im gleichen Bereich.

#### 4. *Larus* oder die Verschmelzung von Arten

In viele Lehr- und Handbücher haben die europäischen Großmöwen als Beispiel für Artbildung Eingang gefunden. Hier soll dieses Beispiel unter ökologischem Blickwinkel wieder einmal aufgerollt werden. Nach allgemeiner Auffassung waren nach der Eiszeit zwei getrennte Populationen von Großmöwen aus der Silbermöwen-Verwandtschaft vorhanden: Im asiatischen Binnenland gelbfüßige Formen und im nordamerikanischen Binnenland sowie an der nordamerikanischen Küste rosafüßige Formen. Die rosafüßigen breiteten sich in Nordamerika aus und über den Atlantik nach Europa. Sie stellen unsere bekannten Silbermöwen *Larus argentatus* mit den Rassen *argenteus* in Irland, den Britischen Inseln, Island, Westnorwegen, Frankreich, Spanien und der Deutschen Bucht sowie *argentatus* in der Ostsee. Von Osten her — also aus dem asiatischen Binnenland — drang ins gleiche Gebiet eine Gruppe gelbfüßiger Formen vor, die über das Mittelmeer (*michahellis*), die atlantischen Inseln (*atlanticus*), die Nordsee ein-

schließlich der norwegischen Küste, über die nordatlantischen Inseln und Island (*britannicus* = *graellsii*) über Dänemark (*intermedius*) bis in die Ostsee (*fuscus*) hin vordrang. Die Formen *fuscus*, *intermedius* und *britannicus* haben einen relativ dunklen Mantel und werden als Heringsmöwen zusammengefaßt, manchmal wird auch *atlanticus* dazu gerechnet. Die Bezeichnung „Heringsmöwe“ als eigene Art erklärt sich aus der Tatsache, daß Silber- und Heringsmöwen vielfach nebeneinander leben, Bastarde kommen praktisch nicht vor. Auch sind Silber- und Heringsmöwen ökologisch gut getrennt. Heringsmöwen sind vor allem Bewohner von Felsküsten und kleinen vorgelagerten felsigen Inseln, während Silbermöwen überwiegend auf Dünen leben. Die östlichen Heringsmöwen (*fuscus*) sind strenge Zugvögel, die durch das Binnenland bis an den Victoria-See wandern, die westlichen Heringsmöwen (*intermedius* und *britannicus*) ziehen die Küste entlang ebenfalls bis Äquatorialafrika, während die Silbermöwen überwiegend in Europa bleiben.

An sich ist das ganze keineswegs aufregend. Eine Fülle von Arten, die durch die Eiszeit in zwei Gruppen gespalten wurde, hat sich in manchen Gebieten wieder übereinander geschoben und zeigt dort, daß inzwischen echte verschiedene Arten aus ihnen geworden sind. Genau das liegt hier vor. Ein schwieriges Problem geht aus den meisten Beschreibungen der Situation jedoch nicht hervor. Die durch Asien nach Westen vordringenden Formen breiteten sich auch an die Eismeer-Küste, an das Weiße Meer und entlang der Flüsse, Moore und Seen in das Binnenland südlich des finnischen Meerbusens aus (Abb. 128). Es handelt sich um hellmantelige Formen, die also Silbermöwen ähnlich sind, die aber gelbe Füße besitzen und damit eindeutig zum Kreis der Heringsmöwen gehören. Die Namen für die Unterarten, die hier im europäischen Bereich vorkommen, werden nicht einheitlich verwendet, vielfach wird als Oberbegriff *cachinnans* genommen. Dieser Bezeichnung wollen wir uns der



**Abb. 128.** Die in Europa brütenden Formen aus der Verwandtschaft von Silber- und Heringsmöwe sowie ihre Ausbreitungsgeschichte. Dazu das Brutvorkommen von Eismöwe (*L. glaucus*). Bastardierungsgebiete  $\square \leftarrow$ . Schraffiert, große Buchstaben: gelbfüßige Formen, C = cachinnans, B = britannicus, M = michahellis, I = intermedius, A = atlanticus, F = fuscus. Punktiert, kleine Buchstaben: rosafüßige Formen: a = argenteus, ar = argentatus. Gerastert, 2 große Buchstaben (GL): Eismöwe *L. glaucus* (= *L. hyperboreus*). Kombiniert nach verschiedenen Autoren

Einfachheit halber anschließen. Vor etwa 100 Jahren stießen diese cachinnans-Möwen bis nach Finnland vor, so daß im Bereich des Finnischen und Bottnischen Meerbusens nunmehr 3 Großmöwen-Formen nebeneinander leben: Cachinnans vor allen Dingen auf Mooren und Moorseen, argentatus an der Küste, vor allen Dingen in Dünengebieten, und fuscus an der Küste, vor allen Dingen auf Felsinseln. Dabei kamen argentatus und fuscus auch in geringer Zahl an den großen finnischen Seen auf entsprechend geeigneten Brutplätzen vor. Auf diese Tatsache hat schon Hartert hingewiesen, in jüngster Zeit ist sie von Voipio immer wieder betont worden. Die starke Vermehrung der Silbermöwen als Kultur-Folger, wie sie überall beobach-

tet wird, fand auch im Raum des Bottnischen und Finnischen Meerbusens statt. Dabei wird fuscus z.T. durch argentatus verdrängt, argentatus breitet sich stärker auf den Binnenseen aus — und cachinnans an die Küste. Heute ist die finnische „Silbermöwen“-Population eine Mischpopulation aus argentatus und cachinnans. Die Vermischung hat vor etwa 40 Jahren begonnen und ist jetzt weitgehend abgeschlossen. Es gibt keinerlei bevorzugte Paarungen, sondern zwischen argentatus cachinnans herrscht vollkommene Panmixie. Noch einmal muß betont werden: Cachinnans ist mit fuscus nächstverwandt. Die Vermischung fand jedoch nicht unter den beiden nächst verwandten, sondern unter den optisch und ökologisch ähnli-

chen, aber relativ entfernt stehenden *argentatus* und *cachinnans* statt. Die ökologische Ähnlichkeit beruht darauf, daß *cachinnans* und *argentatus* stärker als *fuscus* im Küstenbereich und am Land Futter aufnehmen und damit stärker als *fuscus* Kulturfolger sind. *Fuscus* sucht die Nahrung vor allen Dingen auf dem offenen Meer. Wir haben hier also eine Verschmelzung zweier unterschiedlicher Populationen vor uns, wobei eine dritte Population, die einer der beiden nunmehr verschmolzenen phylogenetisch sehr nahe steht, sich wie eine eigene Art verhält.

Im Zuge der starken Vermehrung der Silbermöwen hat diese Art von Südosten aus auch Island besiedelt. Die Besiedlung erfolgte ziemlich gleichzeitig mit *britannicus*, beide sind ökologisch getrennt: *Argentatus* schließt sich mehr dem Menschen an, *britannicus* ist ein Vogel, der auf See Nahrung sucht. Auf Island lebten aus der Großmöwen-Gruppe bereits zwei Arten: die Mantelmöwe *Larus marinus* und die Eismöwe *Larus glaucus* (= *hyperboreus*). Beide sind sehr viel größer als Herings- und Silbermöwe und sind daher vielfach in eine eigene Untergattung gestellt worden. *Marinus* ist ein meist ungeselliger Vogel, der nicht als Kulturfolger zu bezeichnen ist, sondern der auf See oder an den Vogelfelsen seine Nahrung sucht. *Glaucus* dagegen hat sich in der Arktis überall an den Menschen angeschlossen und ist, wie in Europa die Silbermöwe, überall auf Müllhalden anzutreffen. *Glaucus* und die viel kleinere, neu eingetroffene *argentatus* hatten also sehr ähnliche ökologische Ansprüche. In-golfson konnte zeigen, daß inzwischen auf Island weder *glaucus* noch *argentatus* vorhanden sind, sondern eine Bastardpopulation aus beiden Arten. Nur im äußersten Nordwesten Islands, nicht weit von Grönland entfernt, gibt es heute vielleicht noch reine *glaucus*-Kolonien.

Wiederum haben wir also eine Verschmelzung unterschiedlicher Populationen vor uns, in diesem Fall sind es sogar sehr verschiedene Arten (die zum Teil in verschiedene Untergattungen gestellt wurden), die

beim Zusammentreffen bei kaum unterschiedenen Lebensraumsansprüchen die Bastardpopulation bildeten.

Derartige Beispiele sind in der Ornithologie inzwischen in nicht geringer Zahl bekannt geworden (z. B. Immelmann, 1962). Auch bei Insekten gibt es Hinweise auf entsprechende Bastardpopulationen (Remane u. Koch, 1977). Die nah verwandten Zikadenarten *Muellerianella fairmairei* und *M. brevipennis* neigen an Stellen gemeinsamen Vorkommens (Niederlande) zur Bastardierung. Das Resultat ist eine triploide Form, die nur Weibchen enthält und die *fairmairei* ähnlich sieht. Diese triploide Form muß zur Fortpflanzung von Männchen einer der beiden Ausgangsarten begattet werden. Eine Befruchtung findet nicht statt, das Spermium startet lediglich die Embryonalentwicklung der triploiden Nachkommenschaft. So leben also in den Niederlanden 3 Formen nebeneinander, die genetisch voll getrennt sind und ihr Genom unbegrenzt weiter vererben, von denen die eine aber ein Kreuzungspunkt der beiden anderen ist und dauernd Männchen wenigstens einer der Ursprungsarten braucht (Drosopoulos, 1977).

Ähnliche Verhältnisse sind auch bei vielen Fischen bekannt. Der Zahnkarpfen *Poecilia formosa*, der in den Küstengewässern und im Binnenland vom nordöstlichen Mexiko bis Texas vorkommt, besitzt keine Männchen. Diese Tiere zeigen Bastardcharakter und stehen mit ihren Merkmalen genau zwischen *P. sphenops* und *P. latipinna*. Formosaweibchen müssen begattet werden, aber dabei erfolgt keine Befruchtung, sondern nur eine Anregung zur Entwicklung des weiblichen Eies. Aus den sich so entwickelnden Eiern entstehen ausschließlich Weibchen. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Giebel, einer Rasse unseres Goldfisches: In den Randgebieten der Verbreitung der Art kommen nicht mehr Männchen und Weibchen vor, sondern allein Weibchen, deren Eier von Spermien verwandter Fische zur Entwicklung ange-regt werden müssen — also etwa Spermien von Karauschen oder Karpfen. Auch hier

gibt es keine Befruchtung, sondern lediglich eine Anregung.

Derartige Verhältnisse haben für die theoretische Ökologie starke Bedeutung, da hier die Weibchen einer Art offenbar als Parasiten der Männchen einer anderen zu bezeichnen sind, und wenigstens zeitweise im gleichen Lebensraum vorkommen müssen.

Bei räumlich separierten Arten bieten sexuelle Isolationsmechanismen keinerlei Selektionsvorteil. Die Mechanismen, die zu der sexuellen Isolation geführt haben, können jetzt verschwinden. Bei einem Zusammentreffen mit einer anderen ähnli-

chen Art oder mit der Ursprungsart können nun Verwischungen und Bastardpopulationen auftreten.

In der Zoologie steht man diesem Phänomen mit gemischten Gefühlen gegenüber. In der Botanik sind derartige Fälle tägliches Brot. Ich habe hier bewußt zoologische Beispiele herangezogen, um dieses bisher zu wenig beachtete Phänomen in den Blickwinkel zu rücken. Es ist eine bisher zu wenig studierte Methode bei starker Überlappung der ökologischen Ansprüche, dennoch die Genome beider Arten in die Zukunft zu retten — faktisch unter Verschmelzung der beiden Arten.