

utb.

Bruno Baur

# Naturschutz- biologie



### **Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage**

Böhlau Verlag · Wien · Köln · Weimar

Verlag Barbara Budrich · Opladen · Toronto

facultas · Wien

Wilhelm Fink · Paderborn

Narr Francke Attempto Verlag / expert verlag · Tübingen

Haupt Verlag · Bern

Verlag Julius Klinkhardt · Bad Heilbrunn

Mohr Siebeck · Tübingen

Ernst Reinhardt Verlag · München

Ferdinand Schöningh · Paderborn

transcript Verlag · Bielefeld

Eugen Ulmer Verlag · Stuttgart

UVK Verlag · München

Vandenhoeck & Ruprecht · Göttingen

Waxmann · Münster · New York

wbv Publikation · Bielefeld

Wochenschau Verlag · Frankfurt am Main



Bruno Baur

# Naturschutzbiologie

Haupt Verlag

*Bruno Baur* ist Professor für Naturschutzbiologie und Leiter des Instituts für Natur-, Landschafts- und Umweltschutz an der Universität Basel. Er ist Mitgründer und Mitglied des Beirats des Forums Biodiversität der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften. Seine Forschungsschwerpunkte sind anthropogene Veränderungen der Biodiversität, invasive Arten und die Biologie von seltenen und gefährdeten Arten.

1. Auflage 2021

Information der Deutschen Nationalbibliothek:

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Copyright © 2021 Haupt Bern

Das Werk ist einschließlich aller seiner Teile urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlags unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Umschlagsgestaltung: Atelier Reichert, D-Stuttgart

Umschlagsbild: Bruno Baur, CH-Basel

Satz: Claudia Huber, D-Erfurt

Printed in Germany

UTB-Band-Nr.: 5416

ISBN: 978-3-8252-5416-2

# Inhaltsverzeichnis

<b>Vorwort</b> .....	11
<b>1 Einführung</b> .....	13
1.1 Ein neues Fachgebiet .....	13
1.2 Ziele des Buches .....	16
<b>2 Individuen</b> .....	19
2.1 Verschiedene Betrachtungsebenen .....	19
2.2 Was ist ein Individuum? .....	21
2.3 Genotyp und Phänotyp .....	24
2.4 Ökotyp .....	25
<b>3 Populationen und Metapopulationen</b> .....	29
3.1 Räumliche Verteilung der Individuen .....	30
3.2 Populationsgröße und Populationsdichte .....	31
3.3 Populationsdynamik .....	37
3.4 Ein- und Auswanderung, Ausbreitungsdistanz .....	44
3.5 Räumliche Verteilung der Populationen .....	49
3.6 Quell- und Zuwanderungspopulationen .....	51
3.7 Metapopulationen und deren Dynamik .....	52
<b>4 Eigenschaften von Arten</b> .....	59
4.1 Was ist eine Art? .....	59
4.2 Wie entstehen neue Arten? .....	63
4.3 Unterschiedliche Eigenschaften von Arten .....	67
4.4 Unterschiedlich große Verbreitungsgebiete .....	67
4.5 Endemische Arten .....	68
4.6 Generalisten und Spezialisten .....	70
4.7 Seltenheit .....	72
4.8 <i>Life-history</i> -Merkmale .....	74
4.9 Lebensformen bei Pflanzen .....	76
4.10 Ausbreitungsfähigkeit und Überlebensdauer der Samen .....	77
4.11 Trophiestufen .....	78

<b>5</b>	<b>Genetische Vielfalt und Artenvielfalt</b>	81
5.1	Von der Lebensgemeinschaft zur Biodiversität	82
5.2	Entstehung des Begriffes «Biodiversität»	82
5.3	Genetische Vielfalt	84
5.4	Veränderung der genetischen Vielfalt	89
5.5	Artenvielfalt	90
5.6	Phylogenetische Diversität	97
5.7	Vielfalt der Biotope und Ökosysteme	99
5.8	Qualitative Biodiversitätsindikatoren	99
<b>6</b>	<b>Zeitliche Veränderung und räumliche Verteilung der Biodiversität</b>	105
6.1	Artenvielfalt im Laufe der Erdgeschichte	105
6.2	Wie viele Arten gibt es?	111
6.3	Räumliche Muster des Artenreichtums	113
6.4	Biodiversitäts-Hotspots	118
6.5	Räumliche Muster und ihre zeitliche Organisation	123
<b>7</b>	<b>Funktionelle Diversität und Ökosystemleistungen</b>	127
7.1	Funktionelle Diversität	128
7.2	Ökosystemleistungen	132
7.3	Von der Funktion zur Dienstleistung	141
<b>8</b>	<b>Wert der Biodiversität</b>	145
8.1	Ökonomischer Wert der Ökosystemleistungen	145
8.2	Ökonomischer Wert von Arten	148
8.3	Ethischer Wert der Biodiversität	153
<b>9</b>	<b>Verschiedene Formen von Gefährdungsfaktoren</b>	159
9.1	Lokales, regionales und weltweites Aussterben	160
9.2	Verschiedene Gefährdungsfaktoren	163
9.3	Deterministische Gefährdungsfaktoren	164
9.4	Umweltstochastizität	165
9.5	Natürliche Katastrophen	166
9.6	Demografische Stochastizität	167
9.7	Genetische Stochastizität	169
9.8	Probleme in kleinen Populationen	174

<b>10 Ursachen für die Bedrohung der Biodiversität</b> .....	177
10.1 Weltbevölkerung und Ressourcenverbrauch .....	178
10.2 Zerstörung und Veränderung von natürlichen Lebensräumen ..	183
10.3 Zerstückelung der Lebensräume .....	190
10.4 Verschiedene Formen von Verschmutzung .....	198
10.5 Übernutzung natürlicher Ressourcen .....	207
10.6 Tourismus und Freizeitaktivitäten .....	209
10.7 Neobiota und invasive Arten .....	210
10.8 Klimaerwärmung .....	211
10.9 Wirtschaftliche Entscheidungen reduzieren Sortenvielfalt .....	211
10.10 Abnahme der Insekten .....	212
<b>11 Invasive Arten</b> .....	219
11.1 Herkunft der Organismen .....	219
11.2 Phasen des Invasionsprozesses .....	221
11.3 Zunahme der Neobiota und invasiven Arten .....	222
11.4 Wie gelangen nicht-einheimische Arten in neue biogeografische Regionen? .....	226
11.5 Wirtschaftlicher Schaden durch invasive Arten .....	230
11.6 Beeinträchtigung der Gesundheit der Menschen .....	233
11.7 Ökologische Auswirkungen von eingeführten invasiven Arten ..	234
11.8 Welche Arten werden invasiv? .....	244
11.9 Rechtliche Grundlagen für Maßnahmen gegen invasive Arten ..	247
11.10 Wahrnehmung und Information .....	249
<b>12 Klimawandel</b> .....	251
12.1 Klimawandel im erdgeschichtlichen Kontext .....	252
12.2 Szenarien zur Klimaentwicklung .....	258
12.3 Lebensraumveränderungen durch Klimawandel .....	263
12.4 Änderungen in der Phänologie und bei biotischen Inter- aktionen .....	266
12.5 Physiologische Änderungen .....	268
12.6 Auswirkungen auf die Verbreitung von Arten .....	269
12.7 Indirekte Auswirkungen auf Arten und Lebensräume .....	276
12.8 Maßnahmen zur Milderung der Auswirkungen des Klima- wandels .....	277

<b>13 Renaturierungsökologie</b> .....	283
13.1 Bedeutung der Renaturierungsökologie .....	284
13.2 Gesellschaftliche Aufgabe und gesetzliche Grundlagen .....	285
13.3 Limitierende Faktoren, Ziele der Renaturierung und Monitoring	287
13.4 Wiederherstellung von Ökosystemleistungen .....	288
13.5 Renaturierung stark gestörter Landschaften .....	300
13.6 Artentransfermaßnahmen .....	303
13.7 Neuartige Ökosysteme .....	308
<b>14 Gebiets- und Artenschutz</b> .....	311
14.1 Gebietsschutz und verschiedene Typen von Schutzgebieten .....	312
14.2 Wildnisgebiete und Nationalparks .....	312
14.3 Naturparks und Biosphärenreservate .....	318
14.4 Weitere Typen von Schutzgebieten .....	319
14.5 Grüne Infrastruktur .....	325
14.6 Biotopverbundsysteme und andere Vernetzungskonzepte .....	327
14.7 Segregation und Integration .....	333
14.8 Artenschutz und Artenförderung .....	334
<b>15 Mindestflächengröße und Populationsgefährdungsanalyse</b> .....	343
15.1 Minimaler Flächenbedarf einer Population .....	343
15.2 Mindestgröße einer überlebensfähigen Population .....	346
15.3 Populationsgefährdungsanalysen .....	347
<b>16 Instrumente im Naturschutz</b> .....	353
16.1 Rote Listen .....	354
16.2 Verantwortlichkeitsarten .....	359
16.3 Geschützte Arten und Lebensräume .....	360
16.4 Vogelschutzrichtlinie und Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie .....	362
16.5 Schlüssel-, Schirm- und Flaggschiffarten .....	365
16.6 Zielartenkonzept .....	368
<b>17 Erhaltung der Biodiversität: internationale Abkommen, Strategien und Ziele</b> .....	371
17.1 Argumente zur Erhaltung der Biodiversität .....	372
17.2 Gesetzliche Grundlagen, Biodiversitätskonvention und andere internationale Abkommen .....	374

17.3 Biodiversitätsstrategie .....	382
17.4 Zustandsberichte .....	384
17.5 Nicht-staatliche Natur- und Umweltschutzorganisationen .....	387
17.6 Defizite im Naturschutz und mögliche Verbesserungen .....	388
<b>Glossar</b> .....	397
<b>Internetadressen</b> .....	411
<b>Allgemeine Literatur</b> .....	415
<b>Register</b> .....	435



## Vorwort

Pflanzen- und Tierarten verschwinden mit zunehmender Geschwindigkeit aus unseren Landschaften. Was sind die Ursachen? Was kann dagegen unternommen werden? Naturschutzbiologie ist ein relativ junges Fachgebiet, dessen wichtigstes Ziel die Erarbeitung der wissenschaftlichen Grundlagen für die Erhaltung und Förderung der Biodiversität (Pflanzen- und Tierarten mit ihren Genen, Lebensräumen, Ökosystemen und -prozessen) ist. Aspekte der Naturschutzbiologie werden in verschiedenen Studien-Lehrgängen an Universitäten und Fachhochschulen gelehrt. Ein das Fachgebiet übergreifendes deutschsprachiges Lehrbuch, welches auf die speziellen Bedingungen von Mitteleuropa ausgerichtet ist und lokale Bezüge herstellt, gab es bisher aber nicht. Das Buch soll diese Lücke schließen.

Der Inhalt des Buches und seine Schwerpunktsetzung entwickelten sich über Jahre als Grundlage einer zweistündigen Vorlesung für Bachelor-Studierende an der Universität Basel. Wenn ich das erste Vorlesungsskript von vor 25 Jahren mit dem Text des vorliegenden Buches vergleiche, dann wird offensichtlich, wie schnell und vielfältig sich das Fachgebiet entwickelt hat. Mit diesem Buch möchte ich Studierende, in verschiedenen Berufsbereichen etablierte Fachleute sowie an der Natur interessierte Personen motivieren, sich vertieft mit Aspekten der Naturschutzbiologie zu beschäftigen. Die zahlreichen Referenzen dienen als Starthilfe. Viele Informationen sind über das Internet zugänglich (häufig als PDF-Dokument). Allerdings sind detaillierte Links zu speziellen Dokumenten relativ kurzlebig. Deshalb empfehle ich, mit entsprechenden Suchbegriffen auf der Homepage der Organisation oder des Amtes das gewünschte Dokument anzusteuern.

In der Arbeit an diesem Buch bin ich von vielen Personen unterstützt worden. Ich möchte mich bei allen herzlich bedanken. Besonders hilfreich waren die zahlreichen Diskussionen in Fachgremien wie dem Forum für Biodiversität, der Forschungskommission des Schweizerischen Nationalparks, der wissenschaftlichen Kommission der Vogelwarte Sempach und der Fachgruppe TWF (Tierhaltung, Wissenschaft und Forschung) im Zoologischen Garten Basel. Zahlreiche Institutionen und Privatpersonen unterstützten mich mit Bildmaterial. Diese sind jeweils in den Abbildungslegenden aufgeführt. Bilder ohne Quellenangabe stammen von mir.

Danken möchte ich meinem Sohn Martin Baur, Dr. Brigitte Braschler, Evelyn Meyer und Dr. Hans-Peter Rusterholz, die das ganze Manuskript kritisch begutachteten und wertvolle Anregungen gaben. Dankbar bin ich auch dem

Haupt Verlag für die Aufnahme des Buches in die UTB-Reihe, Dr. Martin Lind (Leiter Lektorat) für die Geduld und angenehme Zusammenarbeit sowie Claudia Huber für das Lektorat.

Das Buch widme ich meiner Frau Anette, die dessen Erscheinen leider nicht mehr erleben konnte.

Basel, 11. August 2020

Bruno Baur

# 1 Einführung

Viele Menschen machen sich zunehmend Sorgen über den Rückgang von Pflanzen- und Tierarten sowie über die Zerstörung ihrer natürlichen Lebensräume. Die Gesellschaft fordert deshalb wissenschaftlich fundierte Lösungen und Maßnahmen, um dem Artensterben Einhalt zu gebieten. Naturschutzbiologie ist eine relativ junge wissenschaftliche Disziplin, welche die jeweiligen Ursachen für die Abnahme einzelner Arten oder der ganzen biologischen Vielfalt untersucht. Es werden auch Maßnahmen zur Reduktion oder gar Vermeidung des weiteren Aussterbens und zur Förderung von gefährdeten Arten und Lebensräumen sowie der gesamten Biodiversität entwickelt. Dabei werden oft inter- und transdisziplinäre Ansätze verwendet. Das einführende Kapitel stellt die Besonderheiten der Naturschutzbiologie vor und umreißt die Zielsetzung dieses Buches.

## 1.1 Ein neues Fachgebiet

Die letzten Jahrzehnte sind weltweit durch ein in diesem Ausmaß **bisher unerreichtes Aussterben** von Pflanzen- und Tierarten gekennzeichnet. Obwohl es in verschiedenen Ländern seit über 100 Jahren Bestrebungen gibt, Gebiete mit wertvollen und intakten Lebensräumen unter Schutz zu stellen und auf diese Weise zu erhalten, wurde mit der Grundlagenforschung für die Art-, Lebensraum- und Ökosystemerhaltung erst ab 1970 begonnen (Primack 1995). Wissenschaftler und Wissenschaftlerinnen aus Fachbereichen wie Ökologie, Populationsbiologie, Biogeografie und Populationsgenetik begannen, über die Anwendungsmöglichkeiten ihrer Forschungsergebnisse für die Erhaltung gefährdeter Arten zu diskutieren (Wilson 1988). Es wurde bald ersichtlich, dass zum Teil **neue Forschungsansätze** in enger Zusammenarbeit mit Fachleuten aus anderen Gebieten wie Risikoanalyse, Ressourcenmanagement, Landschaftsökologie, Invasionsbiologie, Renaturierungsökologie, Geografie, Ökonomie, Anthropologie, Soziologie, Philosophie, Rechtswissenschaften und Ethik entwickelt werden mussten. Dabei wurden auch theoretische Ansätze aus weiteren Fachgebieten berücksichtigt. So entstand mit der Naturschutzbiologie (*Conservation Biology*) eine neue Disziplin, deren wichtigste Ziele die Erhaltung der biologischen Vielfalt (Pflanzen- und Tierarten mit ihren Genen, Lebensräumen, Ökosystemen und -prozessen) und somit der Lebensgrundlagen für den

Menschen sind. Diese Bestrebungen sind aber nicht nur darauf ausgerichtet, Bestehendes zu bewahren oder zu fördern, sondern auch darauf, die **Weiterentwicklung der natürlichen Lebensysteme und -prozesse** auf unserem Planeten nachhaltig zu sichern.

Aufgrund der sehr unterschiedlichen fachspezifischen Vorgehensweisen und Methoden sowie wegen ihrer inter- und transdisziplinären Ansätze ist Naturschutzbiologie eine außergewöhnliche Wissenschaft. Sie wird oft als **aufgabenorientierte Krisendisziplin** bezeichnet, da ihre Ergebnisse von den Anwendern meistens sofort benötigt werden (Soulé 1986). Konkret bedeutet dies, dass häufig Empfehlungen abgegeben oder Voraussagen gemacht werden sollten und sollen, bevor genügend Daten gesammelt und analysiert worden sind. Die Parallelen der Naturschutzbiologie zur medizinischen Krebsforschung sind offensichtlich.

Ein entscheidender Unterschied zwischen Naturschutzbiologie und den traditionellen biologischen Fachgebieten besteht darin, dass Naturschutzbiologie versucht, auf konkrete Fragen Antworten zu finden, die sich in realen Freiland-situationen anwenden lassen. Die nachfolgenden Beispiele zeigen, wie breit dabei das Spektrum der Themen ist:

- Untersuchung der Lebensraumsprüche bedrohter Pflanzen- und Tierarten.
- Auswirkungen intensiver Landnutzung und Lebensraumzerstückelung auf Pflanzen- und Tierarten.
- Auswirkungen der Klimaveränderung auf die Ausbreitung und Abundanz der Pflanzen- und Tierarten.
- Analyse der Bedrohungsfaktoren bei gefährdeten Arten (Abb. 1-1).
- Ausbreitung von invasiven, nicht-einheimischen Pflanzen- und Tierarten und deren Auswirkungen auf einheimische Arten.



**Abb. 1-1:** In der Naturschutzbiologie werden Bedrohungsfaktoren bei gefährdeten Arten untersucht, beispielsweise beim Hirschkäfer (*Lucanus cervus*; Männchen).

- Analyse der genetischen Vielfalt von isolierten Pflanzen- und Tierpopulationen.
- Abschätzung des minimalen Flächenbedarfs für lebensfähige Populationen.
- Langfristige Überlebensanalysen von Populationen gefährdeter Arten.
- Grundlagen zur Bewertung und Auswahl schutzwürdiger Biotope (Abb. 1-2).
- Erarbeitung von Methoden zur Erfolgskontrolle durchgeführter Förderungs- oder Pflegemaßnahmen.
- Entwicklung von Methoden zur Wiederherstellung von degradierten und zerstörten Biotopen und Ökosystemen.
- Planung der unter menschlicher Obhut durchgeführten Zuchten von gefährdeten Arten mit dem Ziel einer späteren Wiederansiedlung in geeigneten Lebensräumen.

Diese beispielhafte Aufzählung ließe sich leicht um ein Mehrfaches erweitern.



**Abb. 1-2:** Erlenbruchwälder gehören zu den seltenen Lebensraumtypen und sind deshalb schutzwürdige Biotope. Im Anhang I der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie der Europäischen Union werden sie als «prioritäre Lebensraumtypen» aufgeführt.

## 1.2 Ziele des Buches

In diesem Buch wird versucht, naturschutzbiologische Phänomene jeweils von der Theorie ausgehend in der realen Situation darzustellen. Die verschiedenen Herangehensweisen der Naturschutzbiologie haben alle das gemeinsame Ziel, Grundlagen für mögliche Maßnahmen zur Erhaltung und Förderung der Populationen, Arten, Biozönosen, Lebensräume, Ökosysteme und/oder Ökosystemprozesse zu erarbeiten. In diesem Sinne gehen Inhalte und Ziele der teilweise immer noch getrennten Fachgebiete Naturschutz und Landschaftspflege nahtlos ineinander über. Die folgenden Kapitel zeigen aber auch deutlich, dass Naturschutz als ausschließlich konservierender, auf natürliche oder naturnahe Ökosysteme beschränkter Handlungsansatz in vielen Fällen weder sinnvoll noch möglich ist. Zeitgemäßer Naturschutz berücksichtigt deshalb auch anthropogene Nutzungsfaktoren, fortschreitende Umweltveränderungen (beispielsweise die Klimaerwärmung) und neu entstehende Ökosysteme, wobei die räumliche und zeitliche Dynamik eine große Herausforderung darstellt. Dies bedingt, dass neben Theorie und Fakten auch Wertungen und Forderungen vorgestellt werden. **Wertungen** werden von Nichtfachleuten oft missverstanden, meistens aus Mangel an Grundlagenwissen. Die Bewertung von Zuständen der Ökosysteme, Biotope oder Lebensräume mithilfe fachspezifischer Methoden ist eine zentrale Aufgabe im Naturschutz. Die dazu erforderlichen biologischen Grundlagen werden in diesem Buch vorgestellt.

Der Fokus des Buches ist auf mitteleuropäische Verhältnisse gelegt. In geeigneten Fällen werden aber auch Beispiele aus weiteren Teilen Europas oder anderen Kontinenten präsentiert. Großes Gewicht wird auf die Analyse der verschiedenen Gründe für den Rückgang und das (lokale) Aussterben von Arten gelegt. Nur wenn die Ursachen bekannt sind, können auch wirksame Maßnahmen eingeleitet werden. Mögliche Maßnahmen zur Reduktion oder gar Vermeidung weiteren Aussterbens von Arten werden vorgestellt wie auch Maßnahmen zur Wiederherstellung von beeinträchtigten oder ganz zerstörten Lebensräumen. Die gesetzlichen Rahmenbedingungen, welche bestimmte Maßnahmen vorschreiben oder wenigstens zulassen, werden kurz dargestellt. Für eine ausführliche Einführung in die Naturschutzinstrumente (Verfahren, Methoden, Standards, rechtliche Regelungen, Organisation, Zuständigkeiten usw.), die nicht in allen Ländern gleich sind, wird aber auf die entsprechenden Fachbücher hingewiesen (Kaule 1991, Plachter et al. 2002, Hampicke 2013).

Biodiversität kann als wissenschaftliche Messgröße, aber auch als strategisches Konzept zur Erhaltung, Entwicklung und nachhaltigen Nutzung der

verschiedenen Bestandteile der belebten Natur betrachtet werden (Baur 2010). In diesem Buch wird gezeigt, wie Biodiversität entsteht, sich weiterentwickelt und wie sie räumlich auf der Erde verteilt ist. Es werden Methoden zur Erfassung der Biodiversität auf verschiedenen Ebenen (Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften) vorgestellt. Ökosysteme vollbringen Leistungen, ohne die menschliches Leben auf der Erde nicht denkbar wäre. In einem anthropozentrischen Ansatz wird die Nutzbarkeit der Biodiversität ins Zentrum gesetzt und ihre «Dienstleistungen» erfasst, die sie den Menschen bereitstellt. Ökonomisch betrachtet sind die **Ökosystemleistungen** von unermesslichem finanziellen Wert.

Aus ethischer Sicht hat jedes Lebewesen, egal ob Pilz, Pflanze oder Tier, einen Eigenwert und der Mensch hat kein Recht, eine Art auszurotten. Auf die Gewichtung ethischer Argumente bei speziellen Naturschutzmaßnahmen wird eingegangen.

Dieses Buch richtet sich an Studierende der Bachelor- und Master-Lehrgänge mit den Ausrichtungen Naturschutz, Ressourcen-Management oder Nachhaltige Entwicklung. Es bietet aber auch wertvolle Grundlagen für Landnutzer und Landeigentümer, die dem Naturschutz ein gewisses Interesse entgegenbringen, sowie für Fachbehörden, Landschaftsarchitekten und private Planungs- und Ökobüros. Das Buch soll Einblick in die verschiedenen Ansätze und Betrachtungsweisen der Naturschutzbiologie geben und Wissen über bestehende Methoden und Modelle sowie über deren Grenzen vermitteln. Weiterführende Informationen für die Umsetzung von naturschutzbiologischen Erkenntnissen in die Praxis sind in Kaule (1991), Amler et al. (1999), Plachter et al. (2002), Hampicke (2013) und Holderegger & Segelbacher (2016) zu finden. Für ökologische Grundlagen wird auf die Lehrbücher von Begon et al. (2017) und Nentwig et al. (2017) verwiesen, für Störungsökologie auf Wohlgemuth et al. (2019) und für Landschaftsveränderungen auf Poschlod (2015). Nentwig (2010) stellt Auswirkungen von invasiven Arten vor. Grundlagen zur geografischen Verbreitung der Arten (Biogeografie) sind in Beierkuhnlein (2007) zu finden. Wertvolles Wissen über die Renaturierung von verschiedenartigen Ökosystemen wird in Zerbe & Wiegler (2009), Kollmann et al. (2019) und Zerbe (2019) vorgestellt.

## Weiterführende Literatur

- Amler K., Bahl A., Henle K. et al. (1999) Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. Ulmer, Stuttgart.
- Baur B. (2010) Biodiversität. UTB Profile. Haupt Verlag, Bern.
- Begon M., Howart R. W. & Townsend C. R. (2017) Ökologie. 3. Auflage. Springer Spektrum, Heidelberg.
- Beierkuhnlein C. (2007) Biogeographie. UTB Ulmer, Stuttgart.
- Hampicke U. (2013) Kulturlandschaft und Naturschutz – Probleme – Konzepte – Ökonomie. Springer Spektrum, Wiesbaden.
- Holderegger R. & Segelbacher G. (2016) Naturschutzgenetik – Ein Handbuch für die Praxis. Haupt Verlag, Bern.
- Kaule G. (1991) Arten- und Biotopschutz. 2. Auflage. UTB Große Reihe. Ulmer, Stuttgart.
- Kollmann J., Kirmer A., Tischew S. et al. (2019) Renaturierungsökologie. Springer Spektrum, Berlin.
- Nentwig W. (2010) Invasive Arten. UTB Profile. Haupt Verlag, Bern.
- Nentwig W., Bacher S. & Brandl R. (2017) Ökologie kompakt. 4. Auflage. Springer Spektrum, Heidelberg.
- Plachter H., Bernotat D., Müssner R. & Riecken U. (2002) Entwicklung und Festlegung von Methodenstandards im Naturschutz. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 70. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Poschlod P. (2015) Geschichte der Kulturlandschaft. Ulmer, Stuttgart.
- Primack R. B. (1995) Naturschutzbiologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Wohlgemuth T., Jentsch A. & Seidl R. (2019) Störungsökologie. UTB 5018. Haupt Verlag, Bern.
- Zerbe S. (2019) Renaturierung von Ökosystemen im Spannungsfeld von Mensch und Umwelt. Springer Spektrum, Heidelberg.
- Zerbe S. & Wiegand G. (Hrsg.) (2009) Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

## 2 Individuen

Naturschutzbiologie betrachtet drei verschiedene biologische Ebenen: die Ebene der Individuen, der Populationen und der Lebensgemeinschaften. Bei jeder biologischen Ebene können auch zeitliche Aspekte betrachtet werden. Zudem kann jede Ebene auf verschiedenen räumlichen Skalen untersucht werden. Zuerst werden die verschiedenen Betrachtungsebenen kurz vorgestellt. Im Weiteren legt dieses Kapitel den Fokus auf das Individuum. So wird das Konzept der unitaren und modularen Organismen vorgestellt und auf grundsätzliche Unterschiede zwischen den beiden Organismengruppen hingewiesen. Im Gegensatz zu unitaren Organismen ist eine Abgrenzung von Individuen bei zahlreichen Arten von modularen Organismen schwierig. Auf der Individuenebene umfasst der Genotyp die Gesamtheit der Erbinformation eines Individuums und bestimmt seine Entwicklung. Der Phänotyp stellt das sichtbare äußere Erscheinungsbild des Genotyps dar. Unter verschiedenen Umweltbedingungen entstehen aus dem gleichen Genotyp unterschiedliche Phänotypen (phänotypische Plastizität). Im Gegensatz dazu können Anpassungen an klimatische und bodenspezifische Standortbedingungen zu Ökotypen innerhalb einer Art führen. Die Merkmalsunterschiede sind bei den Ökotypen genetisch fixiert. Deshalb sind sie auch noch nach Generationen sichtbar, wenn die verschiedenen Ökotypen bei gleichen Umweltbedingungen aufgezogen worden sind. Ökotypen kommen im Pflanzenreich häufiger vor als im Tierreich. Bei den Pflanzen werden Ökotypen häufig als Untergruppen oder Sippen einer Art bezeichnet. Im praktischen Naturschutz spielen Ökotypen bei Renaturierungs- und Wiederansiedlungsprojekten eine große Rolle.

### 2.1 Verschiedene Betrachtungsebenen

Analog zum Fachgebiet der Ökologie gibt es auch in der Naturschutzbiologie drei verschiedene biologische Ebenen:

- Individuen;
- Populationen (welche aus Individuen derselben Art bestehen);
- Lebensgemeinschaften (welche aus verschiedenen Arten bestehen, die ihrerseits durch verschiedene Populationen mit unterschiedlichen Individuenzahlen vertreten sind).

Auf der **Individuen-Ebene** wird in der Naturschutzbiologie untersucht, in welcher Weise Individuen durch ihre Umwelt beeinflusst werden und wie Individuen die Umwelt selber beeinflussen. Auf der **Ebene von Populationen** beschäftigt sich die Naturschutzbiologie mit Faktoren, welche das Vorhandensein oder Fehlen von Populationen einer Art bestimmen, sowie mit solchen, die das Wachstum der Populationen beeinflussen. Auch die Häufigkeit oder Seltenheit von Populationen einer Art sowie Schwankungen und Trends in der Individuenzahl werden auf dieser Ebene betrachtet. Im Gegensatz zur Ökologie hat die Untersuchung von kleinen Populationen (Populationen mit geringer Individuenzahl) in der Naturschutzbiologie eine große Bedeutung, können doch kleine Populationen durch Zufallsprozesse aussterben (Kap. 9). Auf der **Ebene der Lebensgemeinschaften** werden Faktoren betrachtet, welche die Vielfalt und Zusammensetzung der Arten sowie die Struktur und Funktion der Lebensgemeinschaften bestimmen oder beeinflussen. Ein beträchtlicher Teil dieser Aspekte wird unter dem Begriff «Biodiversitätsforschung» zusammengefasst. Für den Naturschutz ist von Bedeutung, welche Arten eine Schlüsselfunktion in der Lebensgemeinschaft haben und ob verschiedene Arten die gleichen oder ähnliche Funktionen im Ökosystem ausüben und deshalb redundant sind (Kap. 7.2). Verschiedene Arten können aber auch gegenseitig sich ergänzende (komplementäre) Funktionen im Ökosystem ausüben. Ferner ist von Bedeutung, ob eine Lebensgemeinschaft sich nach einer Störung (beispielsweise Überschwemmung oder extreme Trockenperiode) wieder erholen kann und wie schnell der Erholungsprozess abläuft (Kap. 7.2).

Jede der drei biologischen Ebenen kann auch auf verschiedenen räumlichen Skalen betrachtet werden. So können beispielsweise Faktoren untersucht werden, die das Vorkommen einer Flechtenart auf einem Eichenstamm beeinflussen. Dabei dürften das Alter der Eiche, biologische Eigenschaften dieser Flechtenart sowie das Vorkommen und die Häufigkeit der Flechtenart im Wald eine Rolle spielen. Im Weiteren lässt sich auch die Anzahl der Individuen dieser Art auf dem ausgesuchten Baumstamm ermitteln (Populationsgröße; Kap. 3.2) oder das Wachstum der Population erfassen. Zudem können die verschiedenen, gemeinsam vorkommenden Flechtenarten und ihre Häufigkeiten auf dem gleichen Baumstamm protokolliert werden (Ebene der Lebensgemeinschaft). Räumlich können alle diese Ansätze erweitert werden, indem der ganze Eichenbestand eines Waldes untersucht wird oder sogar sämtliche Eichenwälder in einer Region.

Auf allen drei biologischen Ebenen können auch zeitliche Aspekte untersucht werden, beispielsweise die fortschreitende Besiedlung einer renaturierten Grube nach Abschluss des Kiesabbaus oder die Weiterentwicklung früher Sukzessionsstadien auf Sanddünen. Es ist wesentlich, die Auswirkungen der drei Betrachtungsebenen und Beziehungen zwischen diesen Ebenen zu erkennen.

## 2.2 Was ist ein Individuum?

Organismen können in zwei grundsätzlich unterschiedliche Entwicklungsformen aufgeteilt werden: unitare und modulare Organismen. **Unitare Organismen** sind durch eine genetisch fixierte Form charakterisiert, die relativ wenig Variation aufweist. So haben alle Vögel einen Kopf, einen Schnabel, zwei Flügel und zwei Beine (Abb. 2-1). Die meisten Tiere sind unitar. Andere Organismen, die sogenannten **modularen Organismen**, entwickeln nach einem Grundbauplan aus der Zygote zuerst ein Modul, das danach meist durch Verzweigung viele weitere ähnliche Module bildet. Das Modul weist eine Formkonstanz auf, während das Individuum durch die Zahl der Module und ihre vielfältige Anordnung eine beträchtliche Variabilität zeigen kann. Die meisten Gefäßpflan-



**Abb. 2-1:** Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) gehört zu den unitaren Organismen, die durch ihre genetisch festgelegte Form charakterisiert sind. Foto: Schweizerischer Nationalpark, Hans Lozza.

zen sind modular aufgebaut, wobei Blätter die Module sind. Jeder Baum hat eine andere Anzahl Blätter sowie eine unterschiedliche Anordnung der Blätter an Zweigen und Ästen (Abb. 2-2). Modulare Organismen sind meist verzweigt und sessil (Ausnahmen bilden die Jugendstadien). Im Gegensatz zu unitaren Organismen weisen modulare Organismen eine ausgeprägte Regenerationsfähigkeit auf; sie können auf Verlust von Modulen, z. B. Blättern durch Tierfraß, reagieren und neue Module (Blätter) bilden. Neben den meisten Pflanzen gehören auch viele sessile beziehungsweise koloniebildende Tiere (Schwämme, Korallen, Hohltiere) sowie zahlreiche Pilze zu den modularen Organismen.

Die Abgrenzung von Individuen ist bei unitaren Organismen meist einfach. Individuen sind die für die Population relevanten Elemente. Individuen vermehren sich sexuell oder vegetativ. Bei unitaren Organismen kann die Populationsgröße mithilfe verschiedener Methoden ermittelt werden (Kap. 3.2). Bei modularen Organismen ist eine Abgrenzung von Individuen nicht immer



**Abb. 2-2:** Der Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*) ist ein modularer Organismus. Blätter sind seine Module, die artspezifisch eine gewisse Formkonstanz aufweisen. Innerhalb einer Art unterscheiden sich die Bäume in der Anzahl der Blätter und in der Anordnung der Zweige und Äste.

offensichtlich. Schwierigkeiten ergeben sich dann, wenn modulare Pflanzen oberirdisch und unterirdisch kriechende Seitensprosse (Ausläufer oder Rhizome) bilden und die Verbindungen zwischen diesen später unterbrochen werden. Da die Ausläufer von einem Individuum abstammen, sind sie genetisch identisch. Es handelt sich dabei um klonales Wachstum (um einen Klon). Das ursprüngliche Individuum (die Mutterpflanze) wird als Genet bezeichnet. Die später daraus entstehenden Individuen, die noch zusammenhängen oder auch schon getrennt sein können, werden **Ramete** genannt. So ist beispielsweise eine Erdbeermutterpflanze ein Genet, während alle ihre Ableger Ramete sind und zusammen einen **Klon** bilden. Ebenso ist im durch Stockausschlag verjüngten Niederwald nicht jeder Baumstamm ein Individuum. Alle Stämme, die aus dem gleichen Stock herauswachsen, gehören zum gleichen Individuum. Im Extremfall kann eine aus einem Samen gekeimte Graspflanze (Genet) durch vegetative Vermehrung eine ganze Wiese bilden. Die Population eines modularen Organismus kann also auf zwei Ebenen betrachtet werden, auf der Ebene der Gene (oder Klone) und der Ramete.



**Abb. 2-3:** Bei zahlreichen modularen Organismen, wie beim Rotköpfigen Schleimpilz (*Trichia decipiens*), ist eine Abgrenzung von Individuen nicht offensichtlich. Foto: Armin Coray.

Die in einem Gebiet vorkommende Anzahl von Geneten einer Art kann mithilfe von molekularbiologischen Methoden ermittelt werden. So wurde beispielsweise beim Dunklen Hallimasch (*Armillaria ostoyae*) die Anzahl Gene in einem Bergföhrenwald im Schweizerischen Nationalpark in den Ostalpen erfasst. Dieser aggressive parasitische Pilz wächst vegetativ im Boden und befällt Wurzeln von Bergföhren (*Pinus mugo*), welche in der Folge langsam zersetzt werden. In einer 3 km × 1,2 km großen Waldfläche konnten fünf verschiedene Gene (Klone) nachgewiesen werden (Bendel et al. 2006). Hallimasch-Proben zeigten, dass sich einzelne Pilzindividuen unterirdisch über große Flächen ausgebreitet hatten. Der größte Hallimasch (= ein Genet) hatte eine Ausdehnung von 800 m und erstreckte sich über ein Gebiet von 37 ha. Das Alter dieses Genets wurde auf über 1000 Jahre geschätzt.

### 2.3 Genotyp und Phänotyp

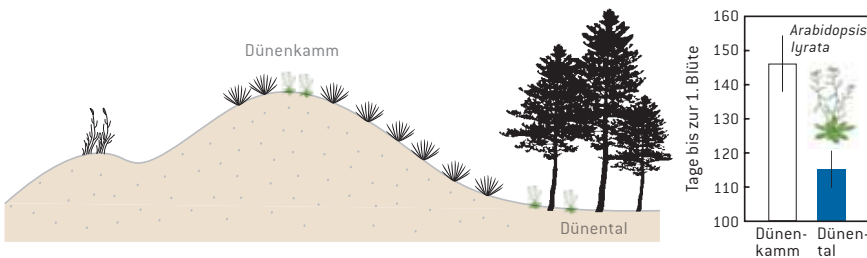
Die Gesamtheit der Erbinformation eines Individuums wird als **Genotyp** bezeichnet. Der Genotyp bestimmt die Entwicklung des Individuums und erzeugt die morphologischen, physiologischen, biochemischen und (bei Tieren) verhaltensbiologischen Eigenschaften (Kap. 5.3). Das sichtbare äußere Erscheinungsbild des Genotyps wird als **Phänotyp** bezeichnet. Die Vielfalt der Erscheinungsbilder (bei verschiedenen Individuen in einer Population oder innerhalb einer Art) wird durch die Gene, die individuelle Entwicklung (Ontogenese) und die vorherrschenden Umweltfaktoren bestimmt. Die Variationsbreite des Phänotyps eines Individuums oder von den Individuen einer Population wird vom Genotyp begrenzt. Das Phänomen, dass ein bestimmter Genotyp unter verschiedenen Umweltbedingungen unterschiedliche Phänotypen entstehen lässt, wird **phänotypische Plastizität** genannt. Gewisse Genotypen zeigen dabei eine große Reaktionsbreite gegenüber Umwelteinflüssen, während andere Genotypen eine eher geringe Reaktionsbreite aufweisen und deshalb phänotypisch wenig variabel sind. Da in der Regel nur ein Teil des Genoms für einen bestimmten Phänotyp umgesetzt wird, können Genotypen eine spezifische phänotypische Reaktion auf unterschiedliche Umweltbedingungen ermöglichen. Dies bedeutet, dass Genotypen sich unter verschiedenen Umweltbedingungen in ihrer phänotypischen Antwort unterscheiden.

Zahlreiche Pflanzenarten weisen eine beträchtliche phänotypische Plastizität auf. So können Individuen einer Art ihre Wuchshöhe, die Blattform sowie

das Verhältnis von reproduktivem zu vegetativem Gewebe je nach Verfügbarkeit von Wasser, Nährstoffen und Licht erheblich variieren. Ein typisches Beispiel für phänotypische Plastizität bei Tieren ist die beschleunigte Larvenentwicklung von Fröschen in austrocknenden Tümpeln (Laurila & Kujasalo 1999).

## 2.4 Ökotyp

Genetisch fixierte Anpassungen an klimatische oder bodenspezifische (edaphische) Standortbedingungen innerhalb einer Art werden als **Ökotyp** bezeichnet. Ökotypen können entstehen, wenn die Individuen im Verbreitungsgebiet einer Art an unterschiedliche Habitate oder Lebensbedingungen angepasst sind. Ökotypen können morphologische Anpassungen der Organismen an bestimmte Umweltbedingungen widerspiegeln, beispielsweise in der Wuchsform. Der Niederliegende und der Aufrechte Strand-Wegerich sind zwei Ökotypen der Art Strand-Wegerich (*Plantago maritima*). Der Niederliegende Strand-Wegerich hat flachliegende Stängel. Individuen von diesem Ökotyp wurden in Spalten exponierter Felsen unmittelbar über der Wasserlinie an der Ostküste von Schottland gefunden (Gregor 1930). Der Aufrechte Strand-Wegerich mit aufrechten Stängeln kommt in einer unmittelbar angrenzenden Grasböschung



**Abb. 2-4:** Pflanzen der Felsen-Schmalwand (*Arabidopsis lyrata*) unterscheiden sich in der Geschwindigkeit der Blütenentwicklung je nach Herkunft aus der Dünenlandschaft, wenn sie in einer gemeinsamen Umwelt aufgezogen werden. Pflanzen von Dünenältern (blaue Säule) blühen bei guten Bedingungen im Gewächshaus rund 1 Monat früher als jene von Dünenkämmen (weiße Säule; Abbildung rechts). Dargestellt sind die Mittelwerte (± Standardfehler) von jeweils 22 Familien. (Quelle: Paccard et al. (2013), Zeichnung: Susanna Riedl.)

vor. Obwohl die Pflanzen nur wenige Meter voneinander entfernt wachsen, sind sie in den beiden Lebensräumen unterschiedlichen Umweltbedingungen ausgesetzt, was zur Entstehung der Ökotypen geführt hat. Es gibt aber auch Ökotypen, die nicht anhand von äußerlichen Merkmalen unterscheidbar sind (z. B. Schwermetalltoleranz oder spezifische Blütezeit bei Pflanzenarten; Abb. 2-4). So kommen beispielsweise bei der Felsen-Schmalwand (*Arabidopsis lyrata*) in Sanddünen am Ufer des Lake Michigan (Vereinigte Staaten) zwei Ökotypen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit in der Blütenentwicklung in unmittelbarer Nähe nebeneinander vor (Paccard et al. 2013). Die Heterogenität der Sanddünen führt auf kleinstem Raum zu unterschiedlichen Anpassungen, weil der Genfluss zwischen den Teilpopulationen gering ist. Pflanzen in Dünentälern haben mehr Schatten durch Sträucher und Bäume sowie eine länger dauernde Schneebedeckung im Frühling als Pflanzen auf Dünenkämmen, was die Blütenentwicklung bei den Ersten verzögert. Pflanzen in Dünentälern entwickeln sich aber im Frühling viel schneller als jene auf Dünenkämmen. Wenn Pflanzen aus beiden Mikrohabitaten unter gleichen Umweltbedingungen aufgezogen werden, dann blühen die Individuen von Dünentälern rund 1 Monat früher als jene von Dünenkämmen (Abb. 2-4, rechts). In der Natur blühen aber beide Morphotypen fast gleichzeitig, da sich die Auswirkungen der beiden verschiedenen Umwelten und der unterschiedlichen Anpassungen gegenseitig ausgleichen.

Wenn verschiedene Ökotypen von einer Art, z. B. Pflanzen aus verschiedenen Habitaten, in ein gemeinsames Habitat versetzt werden, dann werden die verschiedenen Ökotypen auch noch nach zwei und mehr Generationen vorhanden sein. Wäre das unterschiedliche Aussehen der Pflanzen in den verschiedenen Habitaten das Ergebnis phänotypischer Plastizität, dann wären diese Unterschiede nach dem Versetzen in ein gemeinsames Habitat in der nächsten Generation nicht mehr sichtbar.

Im Pflanzenreich ist die Ausbildung von Ökotypen wegen der eher geringen Mobilität stärker verbreitet als im Tierreich. So sind beispielsweise von der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*) weltweit mehr als 750 Ökotypen bekannt, viele davon sind geografische Lokalformen. Bei verschiedenen Pflanzenarten wurden lokale Spezialisierungen in der Toleranz gegenüber Schwermetallen (Blei, Zink, Kupfer) nachgewiesen (Begon et al. 2017). Am Rande von Gebieten, die durch den Abbau von Erzen kontaminiert worden waren, ändert sich der Selektionsdruck auf Genotypen abrupt. Populationen auf kontaminierten Flächen können sich in ihrer Schwermetalltoleranz über Distanzen von weniger als 100 m wesentlich unterscheiden, wie beim Gewöhnlichen Ruch-

gras (*Anthoxanthum odoratum*) nachgewiesen wurde (Antonovics & Bradshaw 1970). Bei den Pflanzen werden Ökotypen auch häufig als Untergruppen oder Sippen einer Art bezeichnet.

Bei den Tieren lässt sich beispielsweise der weltweite Bestand des Großen Schwertwales (*Orcinus orca*), auch Orca genannt, in verschiedene Ökotypen aufteilen, deren Individuen sich im Körperbau, in den Lautäußerungen, im Jagdverhalten sowie in der Beutepräferenz unterscheiden. Die Individuen eines Ökotyps jagen überwiegend Robben und andere Wale, die Individuen eines anderen Ökotyps jagen hauptsächlich Fische im Küstenbereich, während diejenigen eines weiteren Ökotyps vorwiegend im offenen Ozean leben und sich von Fischen, Kopffüßlern und anderen Meeressäugern ernähren. Einzelne Tiere verschiedener Ökotypen treten kaum mit anderen Orcas in Kontakt. Es gibt auch keine Paarungen zwischen verschiedenen Ökotypen.

Im praktischen Naturschutz spielen Ökotypen bei Renaturierungs- und Wiederansiedlungsprojekten eine bedeutende Rolle. So sollte bei Wiederherstellungsmaßnahmen ausschließlich Saatgut vom gleichen Ökotyp (gleicher Habitattyp sowie aus derselben Region) verwendet werden (Kap. 13). Bei Zuchtprojekten mit dem Ziel, Tiere später in die Wildnis freilassen zu können, sollten keine Elterntiere aus verschiedenen Regionen miteinander verpaart werden (Kap. 13.6).

## Weiterführende Literatur

Begon M., Howart R. W. & Townsend C. R. (2017) Ökologie. 3. Auflage. Springer Spektrum, Heidelberg.

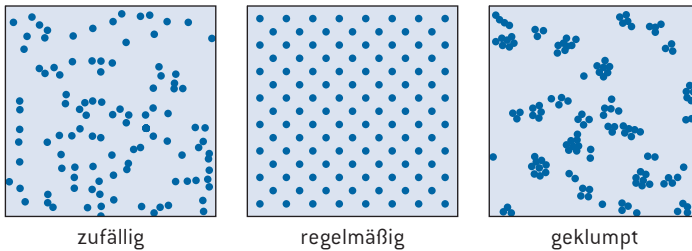


### 3 Populationen und Metapopulationen

Eine Population lässt sich anhand verschiedener Eigenschaften charakterisieren. Dazu gehören die räumliche Verteilung der Individuen, die Populationsgröße (Anzahl Individuen), Populationsdichte (Anzahl Individuen pro Flächeneinheit), Wachstumsrate, demografische Eigenschaften, die Ein- und Auswanderungsrate sowie die Lage der Population im Bezug zu anderen (benachbarten) Populationen (Grad der Isolation). Die Populationsgröße und deren Veränderung über die Zeit (Populationsdynamik) sind für den praktischen Naturschutz von großer Bedeutung. Bei vielen Pflanzen- und Tierarten lassen sich aber die absoluten Größen der Populationen kaum ermitteln. Deshalb wird häufig die Populationsdichte als Indikator für die Populationsgröße erfasst. Aus populationsgenetischer Sicht wird die effektive Populationsgröße  $N_e$  bestimmt, welche nur die fortpflanzungsfähigen Individuen der Population und ihren Beitrag an der gesamten Reproduktion berücksichtigt. Zwei grundlegende Modelle des Populationswachstums werden vorgestellt. Das ungebremste (exponentielle) Wachstum ist in der Natur nur unter speziellen Bedingungen und während kurzer Zeitspannen möglich. Die ungebremste Wachstumsphase wird abrupt gestoppt, wenn die vorhandenen Ressourcen aufgebraucht sind; die Population bricht zusammen. Beim dichteabhängigen (logistischen) Wachstum verlangsamt sich die ursprünglich exponentielle Wachstumsrate, wenn die Ressourcen knapper werden. Die Populationsgröße nähert sich so langsam derjenigen der tragbaren Kapazität der Umwelt  $K$  an. Populationen, die eine höhere Geburten- als Sterberate aufweisen, werden Quellpopulationen genannt. Aus diesen Populationen kann ein Teil der Individuen abwandern. Im Gegensatz dazu werden Populationen mit einer höheren Sterbe- als Geburtenrate als Zuwanderungspopulationen bezeichnet. Da diese Populationen ihre Verluste nicht durch Reproduktion ausgleichen können, sind sie auf Zuwanderung von Individuen angewiesen. Zuwanderungspopulationen kommen oft in Lebensräumen von geringer (oder abnehmender) Qualität oder am Rand des Verbreitungsgebietes der Art vor. Ein Teil der Populationen (oder Teilpopulationen) kann durch Ein- und Auswanderung von Individuen miteinander verbunden sein. Eine solche Gruppe von (Teil-)Populationen bildet zusammen eine Metapopulation. Die langfristige Dynamik von Metapopulationen kann mit unterschiedlich komplexen Modellen analysiert werden.

### 3.1 Räumliche Verteilung der Individuen

Für viele Aspekte des Naturschutzes ist es unerlässlich, die Anzahl Individuen einer Population zu ermitteln. Eine wichtige Grundlage dazu ist die räumliche Verteilung der Individuen. Innerhalb einer Population sind die Individuen in der Regel nicht gleichmäßig in ihrem Lebensraum verteilt. Es können drei Typen der Verteilung im Raum unterschieden werden: Die Individuen einer Population können **zufällig** (*random*), **regelmäßig** (gleichmäßig, *uniform*) oder **geklumpt** (aggregativ, *clumped*) verteilt sein (Abb. 3-1).



**Abb. 3-1:** Typische Verteilungsmuster von Individuen in einer Population.

Eine **zufällige** Verteilung ergibt sich, wenn jedes Individuum mit gleicher Wahrscheinlichkeit jeden beliebigen Punkt im Raum besetzt und wenn die Anwesenheit eines Individuums jene eines anderen nicht ausschließt. Eine zufällige Verteilung beruht auf stochastischen Ereignissen und ist relativ selten. So kann die Ausbreitung von Pflanzensamen durch den Wind einem zufälligen Muster folgen.

Regelmäßig verteilte Individuen halten mehr oder weniger gleich große Abstände voneinander ein. Eine **regelmäßige** Verteilung ergibt sich, wenn jedes Individuum versucht, allen anderen auszuweichen, und ist somit eine Folge von negativen Interaktionen zwischen Individuen. Regelmäßige Verteilungen kommen häufig in Populationen von Tieren vor, in welchen Individuen ein Gebiet (Revier oder Territorium) ausschließlich zur eigenen Nutzung verteidigen. Weitere Beispiele für regelmäßige Verteilungen sind die Nester von koloniebrütenden Vogelarten oder die Anordnung von Pflanzen bei Arten mit ausgeprägter Konkurrenz um Bodenressourcen wie Wasser in Trockengebieten.

Bei einer **geklumpten** Verteilung treten die einzelnen Individuen einer Population gruppenweise auf. Diese Gruppen entstehen, wenn alle Individuen von einer speziellen Eigenschaft der Umwelt angezogen werden, wenn die Anwesenheit eines Individuums andere Individuen anzieht oder wenn ein Individuum selbst neue Individuen an diesem Ort produziert. Geklumpte Verteilungen kommen häufig vor und können unterschiedliche Ursachen haben. So können Ressourcen (Nährstoffe, Wasser), die punktuell in einem größeren Gebiet vorkommen, zu einer geklumpten Verteilung der von der Ressource abhängigen Organismen führen. Auch das Aufsuchen von schutzbietenden Ruhe- oder Überwinterungsplätzen resultiert in einer geklumpten Verteilung von Individuen. Bei vielen Tierarten werden soziale Gruppen gebildet (Formation von Vogel- und Fischschwärmen, Zebraherden) oder die Jungtiere bleiben in der Nähe ihrer Mutter. Pflanzenarten, welche sich vegetativ vermehren, können größere zusammenhängende Cluster ausbilden, wenn eine Mutterpflanze sich entweder über Rhizome oder Ausläufer ausbreitet.

Der Verteilungstyp hängt auch von den räumlichen Verhältnissen oder der betrachteten räumlichen Skala ab. Die Untersuchungseinheit (meistens eine Probefläche) spielt dabei eine bedeutende Rolle (Southwood & Henderson 2000). Von der Größe der Probefläche unabhängig ist die *nearest-neighbour*-(nächste Nachbar-)Methode, die bei stationären Organismen wie Pflanzen, Bäumen oder sessilen Tieren angewendet werden kann, wenn deren Populationsdichte (Kap. 3.2) bekannt ist. Dabei wird bei zufällig ausgewählten Individuen die Distanz zum jeweils am wenigsten weit entfernten Individuum gemessen. Aus dem Verhältnis von der Varianz der Verteilung der *nearest-neighbour*-Distanzen zu deren Mittelwert kann der Typ der räumlichen Verteilung der Individuen abgeleitet werden (Clark & Evans 1954).

### 3.2 Populationsgröße und Populationsdichte

Die Größe einer Population ist durch die Anzahl der im Lebensraum vorhandenen Individuen gegeben. In der Praxis ist die **absolute Populationsgröße** oft schwierig zu bestimmen. Am einfachsten ist das Auszählen der Individuen in einem definierten Gebiet. Dies ist aber nur möglich, wenn die räumliche Abgrenzung der Population bekannt ist und alle Individuen zum gleichen Zeitpunkt sichtbar sind. Ein zeitlich verzögertes Auftreten von Individuen (bei-

spielsweise von blühenden Pflanzen) oder ein über mehrere Jahre betrachtet unregelmäßiges Auftreten von langlebenden Individuen führt zu einer unpräzisen Erfassung der Populationsgröße. So bildet beispielsweise die Bienen-Ragwurz (*Ophrys apifera*) nicht jedes Jahr Blattrosetten aus. Einen Stängel mit Infloreszenz (Blütenstand) produziert die Orchidee sogar nur jedes dritte oder vierte Jahr. Somit ist zu jedem Zeitpunkt einer Erfassung nur ein Teil der Population für den Menschen sichtbar; die anderen Individuen überdauern als Knollen im Boden. Um die Größe einer Bienen-Ragwurz-Population ermitteln zu können, müssen die Individuen markiert und über mehrere Jahre verfolgt werden. Die so erhaltenen Langzeitdaten erlauben mithilfe von Modellen eine Schätzung der Populationsgröße (Box 3.1).

Wegen der erwähnten Schwierigkeiten wird eine Erfassung der absoluten Populationsgröße (Anzahl vorhandener Individuen) relativ selten durchgeführt. Häufig wird die Anzahl Individuen in Größenklassen geschätzt, beispielsweise Populationsgrößen von 1–10, 11–100, 101–1000 oder mehr als 1000 Individuen.

Bei zahlreichen Arten ist die räumliche Abgrenzung einzelner Populationen nicht sichtbar (z. B. bei Pilzen, einigen Pflanzen, bodenlebenden wirbellosen Tieren wie Springschwänzen oder Tausendfüßlern; Abb. 3-2). Dies verunmöglicht eine Erfassung oder Schätzung der Populationsgröße. In solchen Fällen kann die **Populationsdichte** (Anzahl Individuen pro Flächeneinheit, Individuendichte) indirekt Auskunft über die Populationsgröße geben. Zur Ermittlung der Populationsdichte werden üblicherweise die Anzahl Individuen in Probestflächen von festgelegter Größe (je nach Art der Organismen Probestflächen von



**Abb. 3-2:** Bei Tausendfüßlern wie *Polydesmus angustus* und zahlreichen anderen Organismen ist eine Schätzung der Populationsgröße kaum möglich. Bei diesen Arten kann die Populationsdichte (Anzahl Individuen pro Flächeneinheit) Auskunft über die relative Populationsgröße geben. Foto: José D. Gilgado.

100 cm<sup>2</sup>, 0,25 m<sup>2</sup>, 1 m<sup>2</sup> oder 25 m<sup>2</sup>, bei Bäumen 1 ha) gezählt. Die räumliche Verteilung der Probeflächen kann die Ergebnisse beeinflussen, wenn die Individuen im Zentrum der Population dichter beisammen sind als an der Peripherie des von der Population besiedelten Gebietes. Um diesen Fehler möglichst kleinzuhalten, sollte die Populationsdichte anhand von mehreren Probeflächen ermittelt und mit dem Durchschnittswert ausgedrückt werden. Mit diesem Vorgehen lassen sich die Dichten von verschiedenen Populationen derselben Art miteinander vergleichen.

Es gibt zahlreiche Methoden zur Ermittlung der absoluten und relativen Populationsgrößen sowie der Populationsdichte (Southwood & Henderson 2000). Eine Auswahl wird in der Box 3.1 vorgestellt.

### Box 3.1

#### Methoden zur Schätzung von Populationsgrößen und -dichten

- *Auszählen von Individuen auf Fotografien* (Luftaufnahmen, auch von Drohnen): Beispiele: große Säugetiere auf offenen Flächen, Büsche in Savannen.
- *Auszählen von Individuen aus Probeflächen*: Bei sehr großen Populationen von sich nicht bewegenden Organismen können Probeflächen für eine Schätzung der Populationsgröße verwendet werden (Gigon et al. 2004). Dabei wird eine Probefläche von definierter Größe (z. B. 1 m × 1 m) zufällig in der von der Population besetzten Fläche positioniert. Die in der Probefläche vorhandenen Individuen werden gezählt. Dieser Vorgang wird durch erneutes zufälliges Auslegen der Probefläche mehrfach wiederholt (Abb. 3-3). Die durchschnittliche Anzahl Individuen pro Probefläche (m<sup>2</sup>) ergibt eine Schätzung der Populationsdichte. Falls die von der Population besiedelte Fläche bekannt ist, kann die Populationsgröße berechnet werden.
- *Kamerafallen*: Diese fotografieren vorbeiziehende Tiere ohne Störung und ermöglichen so eine relative Dichteschätzung. Bei Tierarten, deren Individuen auf Fotos unterschieden werden können (beispielsweise durch individuelle Fleckenmuster bei Leopard, *Panthera pardus*, und Luchs, *Lynx lynx*), ist es möglich, mittels «Fang-Wiederfang»-Modellen (siehe weiter unten) die Populationsgröße zu berechnen (Begon 1979, Southwood & Henderson 2000).
- *Becherfallen und andere Fallen*: Der Einsatz von Becherfallen (ebenerdig im Boden eingegrabene Becher mit einer Konservierungsflüssigkeit) ermöglicht eine Schätzung der Aktivität der auf der Bodenoberfläche lebenden (epigäischen) Arthropoden. Lebendfallen für Kleinsäuger lassen Schätzungen der Aktivität dieser Artengruppe zu. Für relative Dichteschätzungen von nachtaktiven Insekten können Lichtfallen mit einem hohen Blaulichtanteil und Ultraviolettstrahlung eingesetzt werden. Beim Vergleich verschiedener Standorte kann die jeweils geschätzte Aktivität als ein Maß für die relative Populationsdichte betrachtet werden.
- *Linientransekt-Methode*: Bei dieser Methode werden entlang festgelegter Linien sämtliche beobachteten Individuen einer Art (oder mehrerer Arten) gezählt. So wird beispielsweise



**Abb. 3-3:** Die Populationsdichte der Gewöhnlichen Margerite (*Leucanthemum vulgare*) auf einer Wiese kann durch Zählen der in Probeflächen vorkommenden Individuen ermittelt werden (oben). In diesem Fall wurden Probeflächen von  $50\text{ cm} \times 50\text{ cm}$  an nach dem Zufallsprinzip ausgewählten Positionen untersucht (links).

beim Tagfalter-Monitoring bei günstigen Wetterbedingungen eine in der Landschaft festgelegte Linie abgescritten und alle innerhalb eines Streifens von 2,5 m links oder rechts der abzuschreitenden Linie sowie 5 m vor dem Erfassenden sichtbaren Tagfalter werden registriert. Die Begehung der gleichen Linie findet wöchentlich von April bis September statt ([www.ufz.de/tagfalter-monitoring/](http://www.ufz.de/tagfalter-monitoring/)). Dieses Vorgehen ermöglicht eine Schätzung der relativen Dichte

der im Gebiet vorkommenden Arten und gibt Auskunft über deren jahreszeitliches Auftreten (Phänologie).

- *Revierkartierung*: Mit dieser Methode können die Bestände von Brutvogelarten auf größeren Untersuchungsflächen erfasst werden. Die Brutvogel-Revierkartierung ist ein fester Bestandteil der Ökologischen Flächenstichprobe (ÖFS) und wird auf jeweils 1 km<sup>2</sup> großen Untersuchungsflächen durchgeführt. Dabei werden alle vorkommenden Vogelarten durch mehrere Tages-, Dämmerungs- und Nachtbegehungen – verteilt über die ganze Brutzeit und die ganze Untersuchungsfläche – erfasst. Bei Zielartenkartierungen wird die Untersuchungsfläche gesondert abgegrenzt (beispielsweise auf eine vorhandene Waldfläche oder ein Vogelschutzgebiet). Zielartenkartierung ermöglicht eine relativ genaue Schätzung der Anzahl brütender Paare.
- *Fang-Wiederfang-Methode (Rückfangmethode)*: Bei dieser Methode wird eine Stichprobe von Individuen aus der zu messenden Population gefangen, markiert (mit farbigen Punkten, Ringen oder Zahlen) und wieder freigelassen. Zu einem späteren Zeitpunkt wird eine zweite Stichprobe aus der Population gefangen. Anhand des Anteils der darin markierten Individuen kann mit einer einfachen Formel die Populationsgröße geschätzt werden (*Petersen estimate*; Begon 1979). Bei diesem sehr einfachen Modell können alle Individuen gleich markiert sein. Die Schätzmethode beruht auf verschiedenen Annahmen. So sollten die markierten Individuen sich in der Zeit zwischen Markierung und Wiederfang mit den unmarkierten Individuen räumlich durchmischen. Es sollten keine markierten Individuen die Population verlassen (durch Auswanderung oder Tod) und keine unmarkierten Tiere zur Population hinzukommen (durch Zuwanderung oder Geburt). Auch sollten keine Markierungen verloren gehen. Inzwischen wurde die Fang-Wiederfang-Methode durch das Anwenden von individuellen Markierungen und mehrfache Wiederfänge stark verbessert. Die weiterentwickelten statistischen Modelle erlauben nicht nur eine Schätzung der Populationsgröße, sondern auch der Geburten- und Sterberaten, der Auswanderungs- und Zuwanderungsraten und berücksichtigen dabei auch demografische und artspezifische Eigenschaften der untersuchten Arten (Kéry & Schaub 2012). Für eine Schätzung der Populationsgröße kann auch die DNA einzelner Tiere als «individuelle Markierung» benutzt werden. So werden beispielsweise bei günstiger Schneelage die unter Schlafbäumen der Auerhühner (*Tetrao urogallus*) zu findenden Kotproben gesammelt. Um die Genotypen einzelner Individuen zu beschreiben, wird die im Kot enthaltene DNA im Labor molekulargenetisch untersucht (Segelbacher 2016). Diese Genotypen können als direkte Zählung der «markierten» Individuen betrachtet werden. Mithilfe von Modellen lassen sich dann die Populationsgrößen schätzen. Dieses Verfahren wird heute routinemäßig beim Auerhuhn und anderen Wirbeltierarten in vielen europäischen Ländern angewendet (Segelbacher 2016).

Eine hohe Populationsdichte kann auf eine große Population hinweisen. Hohe Populationsdichten sind oft bei guter Habitatqualität anzutreffen, während geringe Populationsdichten eher auf eine suboptimale Lebensraumqualität hinweisen.

Bei gewissen Fragestellungen, insbesondere bei populationsgenetischen Aspekten und bei Analysen der «Mindestgröße einer überlebensfähigen Population» (*MVP*; Kap. 15.2) kann die Gesamtgröße der Population einer Art irreführend sein, da nicht alle Mitglieder der Population fortpflanzungsfähig sind und ihre Gene somit nicht an die nachfolgende Generation weitergeben können. In diesen Fällen wird häufig das Konzept der effektiven Populationsgröße ( $N_e$ ) angewendet (Box 3.2). Bei der effektiven Populationsgröße werden ausschließlich die fortpflanzungsfähigen Individuen und ihr Beitrag zur Gesamtproduktion der Population berücksichtigt, was die Gesamtgröße einer Population verkleinert. Die effektive Populationsgröße wird zudem reduziert, wenn das Geschlechterverhältnis nicht ausgeglichen ist, sich nachfolgende Generationen überlappen (Möglichkeit zur Verpaarung von Eltern mit ihren Nachkommen), wenn es sehr große Unterschiede in der Anzahl Nachkommen pro Elterntier gibt und wenn die Populationsgrößen zwischen Generationen stark variieren. Die effektive Populationsgröße entspricht häufig 30–70 % der Gesamtgröße einer Population.

### Box 3.2

#### Effektive Populationsgröße

Es kann irreführend sein, die Zahl der in einer Population erfassten Individuen als Populationsgröße zu betrachten, falls nicht alle Mitglieder der Population fortpflanzungsfähig sind und ihre Gene somit nicht an die nachfolgende Generation weitergeben können. Die effektive Populationsgröße ( $N_e$ ) lässt sich nach folgender Formel berechnen:

$$N_e = \frac{4N_f N_m}{N_f + N_m},$$

wobei  $N_f$  die Zahl der fortpflanzungsfähigen Weibchen und  $N_m$  die Zahl der fortpflanzungsfähigen Männchen in der betrachteten Population darstellt. Besteht beispielsweise eine Population aus 200 Tieren, wobei aber nur je 70 Weibchen und 70 Männchen fortpflanzungsfähig sind, dann beträgt die effektive Populationsgröße

$$N_e = (4 \times 70 \times 70) / (70 + 70) = 140,$$

was 70 % der Gesamtpopulation darstellt.

Die effektive Populationsgröße kann zudem durch ein ungleiches **Geschlechterverhältnis** beeinflusst sein. Wenn im oben aufgeführten Beispiel 80 Weibchen, aber nur 60 Männchen fortpflanzungsfähig sind, dann beträgt die effektive Populationsgröße

$$N_e = (4 \times 80 \times 60) / (80 + 60) = 137,$$

das sind 68,5 % der Gesamtpopulation. Bei Tierarten mit Harems-Bildung (z. B. Südlicher See-Elefant, *Mirounga leonina*) oder mit Lek-Verhalten (z. B. Auerhuhn, *Tetrao urogallus*) können sich meistens nur wenige Männchen an der Reproduktion beteiligen, was die effektive Populationsgröße stark reduziert.

Die effektive Populationsgröße wird auch verringert, wenn sich nachfolgende **Generationen überlappen** (Möglichkeit zur Verpaarung von Eltern mit ihren Nachkommen), wenn es sehr große Unterschiede in der Anzahl Nachkommen pro Elterntier gibt und wenn die Populationsgrößen zwischen Generationen stark variieren.

In den meisten Fällen entspricht die effektive Populationsgröße 30–70 % der Gesamtzahl an Individuen in einer Population. Bei Arten mit klonaler Fortpflanzung und solchen mit Selbstbefruchtung kann das Konzept der effektiven Populationsgröße nicht angewendet werden.

Es gibt verschiedene Methoden, um die **effektive Populationsgröße** anhand von molekulargenetischen Daten zu berechnen (Wang 2005). Dabei können Informationen über den Heterozygotenüberschuss, das *linkage disequilibrium*, Veränderungen in Allelfrequenzen sowie Muster in der genetischen Variation innerhalb und zwischen Populationen beigezogen werden.

### 3.3 Populationsdynamik

Ein wichtiger Bereich der Naturschutzbiologie ist die Analyse zeitlicher Veränderungen der Populationsgröße. Die Populationsdynamik beschreibt die Zunahme (das Wachstum) und Abnahme der Population durch Geburten und Sterbefälle sowie durch Ein- und Auswanderung von Individuen.

#### *Ungebremstes (exponentielles) Wachstum*

Wir betrachten eine Population, bei der es keine Ein- und Auswanderung gibt und bei der sich die Individuen in diskreten Zeitschritten fortpflanzen. In dieser Population kann die Zeit in Generationen  $t$  betrachtet werden.  $N(t)$  stellt die Populationsgröße in der Generation  $t$  dar,  $N(t+1)$  in der nächstfolgenden Generation. Damit ist

$$N(t+1) = N(t) + \text{Geburten} - \text{Sterbefälle},$$

wobei die Anzahl der Geburten und Sterbefälle sich auf den gewählten Zeitabschnitt (in unserem Fall ein Jahr) bezieht. Aus der Gleichung lassen sich zwei für das Verständnis der Populationsdynamik wichtige Größen ableiten: die **Wachstumsrate der Population** sowie die **individuelle Wachstumsrate** (Wachstumsrate pro Individuum oder **Pro-Kopf-Wachstumsrate**). Die Wachstumsrate der Population ist die Veränderung der Populationsgröße während eines Zeitschrittes (z. B. während eines Jahres), also von  $t$  nach  $t+1$ .

$$\text{Wachstumsrate der Population} = N(t+1) - N(t) = \text{Geburten} - \text{Sterbefälle}$$

Die Wachstumsrate der Population spiegelt die Differenz zwischen der Anzahl Geburten und der Anzahl Sterbefälle wider. Falls  $N(t+1)$  größer ist als  $N(t)$ , dann nimmt die Populationsgröße zu (mehr Geburten als Todesfälle im vorgegebenen Zeitschritt). Negative Wachstumsraten können auftreten, falls  $N(t+1)$  kleiner ist als  $N(t)$  (weniger Geburten als Sterbefälle). In diesem Fall nimmt die Populationsgröße ab.

Die individuelle Wachstumsrate ergibt sich aus der Wachstumsrate der Population geteilt durch die Populationsgröße zur Ausgangszeit:

$$\begin{aligned} \text{Individuelle Wachstumsrate} &= \frac{\text{Wachstumsrate der Population}}{\text{Populationsgröße}} = \frac{N(t+1) - N(t)}{N(t)} \\ &= \frac{\text{Geburten} - \text{Sterbefälle}}{\text{Populationsgröße}} = \frac{\text{Geburten}}{N(t)} - \frac{\text{Sterbefälle}}{N(t)} \end{aligned}$$

Die individuelle Wachstumsrate ist die Differenz Geburten ( $g$ ) minus Sterbefälle ( $s$ ) pro Individuum. Der Parameter  $g$  wird als **Pro-Kopf-Geburtenrate** bezeichnet,  $s$  als **Pro-Kopf-Sterberate**. Im einfachsten Fall können  $g$  und  $s$  als über die gewählten Zeitschritte konstante Parameter betrachtet werden. Dies bedeutet, dass  $g$  und  $s$  weder durch Umweltfaktoren (beispielsweise Schwankungen in der Temperatur oder in der Niederschlagsmenge) noch durch inner- oder zwischenartliche Interaktionen beeinflusst werden.

Die Multiplikation von  $g$  mit der Populationsgröße  $N(t)$  ergibt die **absolute Zahl an Geburten** in einem Zeitschritt. Die Pro-Kopf-Sterberate  $s$  ist die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Individuum während eines Zeitschrittes stirbt. Die

Multiplikation von  $s$  mit der Populationsgröße  $N(t)$  ergibt die absolute Zahl an Sterbefällen. Somit gibt es folgende Veränderungen der Populationsgröße von Zeitschritt zu Zeitschritt:

$$N(t+1) = N(t) + gN(t) - sN(t)$$

$$N(t+1) = N(t) + (g - s)N(t)$$

Die Differenz  $g - s$  ist die **individuelle Wachstumsrate** und wird mit  $\lambda$  symbolisiert.

$$N(t+1) = N(t) + \lambda N(t) = (1 + \lambda) N(t)$$

Die **Wachstumsrate der Population** ist  $N(t+1) - N(t) = \lambda N(t)$ . Diese Wachstumsrate nimmt linear mit der Populationsgröße zu.

Im Folgenden betrachten wir die **Dynamik der Population**, d.h. die Entwicklung der Populationsgröße mit der Zeit. Bei Kenntnis der anfänglichen Populationsgröße  $N(0)$  und  $\lambda$  möchten wir für jede beliebige Zahl von Zeitschritten die jeweilige Populationsgröße berechnen können.

Die Populationsgröße ist nach einem Zeitschritt

$$N(1) = (1 + \lambda)N(0),$$

nach zwei Zeitschritten

$$N(2) = (1 + \lambda)^2 N(0),$$

und somit nach  $t$  Zeitschritten

$$N(t) = (1 + \lambda)^t N(0).$$

Abhängig von der Größe von  $\lambda$  verändert sich die Populationsgröße:

- Bei  $\lambda > 0$  wächst die Populationsgröße unaufhaltsam und ohne Grenzen an (exponentielles Wachstum).
- Bei  $\lambda = 0$  bleibt die Populationsgröße konstant.
- Bei  $\lambda < 0$  nimmt die Populationsgröße exponentiell ab.

Bisher haben wir das Wachstum der Population in **diskreten Zeitschritten** betrachtet. Dementsprechend waren die Werte der Parameter von der Dauer des gewählten Zeitschrittes abhängig. Viele Organismen (z. B. Bakterien, Bäume, Schnecken, Vögel, Menschen) haben **überlappende Generationen**, d. h. kontinuierliches Populationswachstum. Beim **kontinuierlichen Wachstum** betrachten wir die Wachstumsrate der Population in immer kleiner werdenden Zeitschritten. Der Differenzenquotient

$$\frac{\Delta N(t)}{\Delta t} \text{ geht dann in einen Differenzialquotienten } \frac{dN(t)}{dt} \text{ über.}$$

Analog zum Wachstum mit diskreten Generationen nimmt beim kontinuierlichen Populationswachstum die Wachstumsrate der Population proportional zu  $N(t)$  zu. Beim kontinuierlichen Wachstum ist  $r$  der Proportionalitätsfaktor. Dann ergibt sich

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t).$$

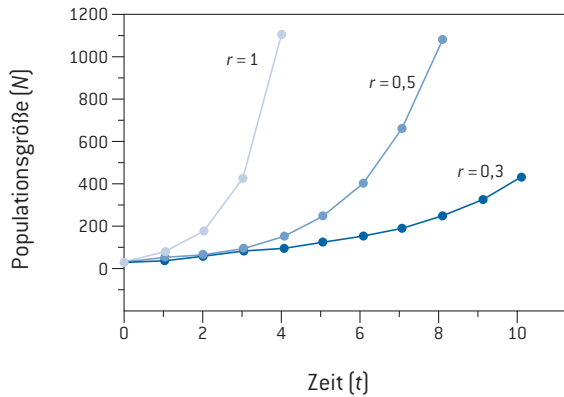
Zur Berechnung der Populationsgröße  $N$  zur Zeit  $t$  müssen wir diese Differenzialgleichung integrieren:

$$N(t) = N(0)e^{rt}$$

Diese Gleichung wird auch exponentielle Wachstumsgleichung genannt. Damit können wir für jede beliebige Zeit  $t$  die Populationsgröße aus der ursprünglichen Populationsgröße mit  $r$  berechnen (Abb. 3-4).  $r$  hat die Einheit (Individuen pro Zeit) und kann daher auf beliebige Zeitschritte umgerechnet werden. Vergleichen wir die Gleichungen für exponentielles Wachstum im diskreten und kontinuierlichen Fall, so gilt

$$\ln(\lambda) = r \text{ beziehungsweise } \lambda = e^r.$$

In der Natur ist **exponentielles Populationswachstum** nur unter **speziellen Bedingungen** und während einer kurzen Zeitspanne möglich. Exponentielles Wachstum ist charakteristisch für Populationen mit wenigen Individuen, für die alle notwendigen Ressourcen im Überfluss vorhanden sind, etwa bei der Besiedlung eines neuen Lebensraumes, welcher noch frei von Konkurrenten ist. Realistisch dauert die exponentielle Wachstumsphase höchstens wenige Generationen. Ein Beispiel für eine exponentiell wachsende Population sind



**Abb. 3-4:** Ungebremstes (exponentielles) Wachstum der Population bei verschiedenen Werten von  $r$ . Größe der Anfangspopulation  $N_0 = 20$  Individuen.

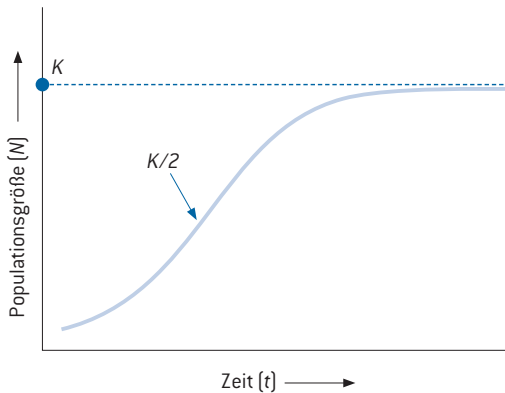
Bakterien auf einem toten Tier. Ist der Kadaver vollständig besiedelt, beginnen die einzelnen Bakterien, um die immer knapper werdende Ressource zu konkurrieren, und dadurch nimmt die Wachstumsrate der Population ab. Jede Population, die utopischerweise über viele Generationen exponentiell wachsen würde, nähme schließlich das Gewicht des gesamten sichtbaren Universums an und würde sich annähernd mit Lichtgeschwindigkeit ausdehnen.

Es muss nochmals betont werden, dass das vorgestellte Modell des ungebremsten (exponentiellen) Wachstums auf mehreren Annahmen basiert:

- Es kommen weder einwandernde noch auswandernde Individuen vor (abgeschlossene Population).
- $\lambda$  und damit die Pro-Kopf-Geburten- und -Sterberate wie auch  $r$  werden als konstant angenommen. Mögliche Umwelteinflüsse auf diese Parameter werden nicht berücksichtigt.
- Alle Individuen sind gleich, d.h. haben die gleichen Pro-Kopf-Geburten- und -Sterberaten. Mögliche genetische Unterschiede zwischen den Individuen werden nicht berücksichtigt. Auch eine allfällig vorhandene Altersstruktur der Population wird vernachlässigt.
- Eine Schwäche des Modells zeigt sich auch bei  $r < 0$ . Bei negativen Werten von  $r$  nimmt die Populationsgröße exponentiell ab. Eine Populationsgröße von 0 wird aber nie erreicht (asymptotische Annäherung an 0). Somit kann das Aussterben einer Population (siehe Kap. 9) nicht mit dem exponentiellen Wachstumsmodell beschrieben werden.

### **Dichteabhängiges (logistisches) Wachstum**

Das Wachstum einer Population ist unter natürlichen Bedingungen durch die zur Verfügung stehenden Ressourcen wie Licht, Nährstoffe, Nahrung, Wasser oder Raum beschränkt. Bei steigender Individuenzahl vergrößert sich auch der gesamte **Ressourcenbedarf**. Übersteigt der Verbrauch die Rate seiner Neubildung, dann nehmen die Vorräte ab und es kommt zu einer **Ressourcenverknappung**. Als Folge davon konkurrieren die Individuen um die noch vorhandenen Ressourcen. Je größer die Population, desto knapper werden die verfügbaren Ressourcen. Dies führt zu einer reduzierten Pro-Kopf-Geburtenrate und zu einer erhöhten Sterberate. Als Ergebnis verlangsamt sich das Populationswachstum. Übersteigt die Sterberate  $s$  die Geburtenrate  $g$ , wird das Populationswachstum negativ; die Populationsgröße nimmt ab. Ist die Geburtenrate  $g$  gleich der Sterberate  $s$ , dann ist die Wachstumsrate gleich Null ( $dN/dt = 0$ ). In diesem Fall wird die maximal mögliche Populationsgröße unter den vorgegebenen Umweltbedingungen erreicht (Abb. 3-5).



**Abb. 3-5:** Gebremstes (logistisches) Populationswachstum. Bei geringer Größe (kleiner  $N$ -Wert) wächst die Population exponentiell, bei zunehmendem  $N$  nimmt die Wachstumsrate ab und erreicht schließlich 0, wenn sich die Populationsgröße der Umweltkapazität  $K$  nähert. Bei  $K/2$  ist die Wachstumsrate am größten.

Die in der jeweiligen Umwelt maximal mögliche Populationsgröße wird **tragbare Kapazität der Umwelt  $K$**  (*carrying capacity*) genannt. Dichteabhängiges, kontinuierliches Populationswachstum, das sich der Umweltkapazität  $K$  nähert, kann mit folgender Gleichung beschrieben werden:

$$\frac{dN}{dt} = rN([K - N] / K),$$

wobei  $t$  einen bestimmten Zeitpunkt bedeutet. Zur Berechnung der Populationsgröße  $N$  zum Zeitpunkt  $t$  müssen wir die Gleichung integrieren und erhalten nach weiteren Schritten

$$N(t) = K / (1 + Ce^{-rt}), \text{ wobei } C = ([K - N(0)] / N(0)).$$

Abbildung 3-5 zeigt, dass praktisch ungehemmtes exponentielles Wachstum herrscht, solange die Anzahl Individuen ( $N$ ) klein im Vergleich zur tragbaren Kapazität ( $K$ ) ist. Mit zunehmender Annäherung an  $K$  geht die Wachstumsrate aber zurück (bei  $N = 1/2K$  ist die Wachstumsrate maximal). Der Populationsverlauf entspricht einer sigmoiden (oder logistischen) Funktion.

Wie das exponentielle Wachstumsmodell basiert auch das logistische Wachstumsmodell auf mehreren vereinfachenden Annahmen (keine Ein- und Auswanderung, alle Individuen haben die gleiche Pro-Kopf-Geburten- und -Sterberate, die wiederum nicht von variablen Umwelteinflüssen beeinträchtigt werden). Allerdings kann die tragbare Umweltkapazität je nach Umweltbedingungen von Jahr zu Jahr variieren. Die aus der Sicht der Naturschutzbiologie schwerwiegendste Vereinfachung ist, dass sich das logistische Wachstumsmodell auf die Vorstellung stützt, die Wachstumsrate sei bei geringen Werten von  $N$  – wenn die Population am Rande des Aussterbens ist – hoch. Wir wissen jedoch, dass Populationen unter solchen Bedingungen häufig mit verschiedenen Problemen konfrontiert sind (Kap. 9.4). So ist es beispielsweise möglich, dass bei geringer Populationsgröße fortpflanzungsfähige Individuen zur Paarungszeit kaum mehr einen Geschlechtspartner finden oder dass Verpaarung mit nahe verwandten Individuen zu negativen Inzuchteffekten in kleinen Population führt (Kap. 9.3).

Wachstumsphasen, während denen hohe Vermehrungsraten (große  $r$ -Werte) auftreten, werden  $r$ -Phasen genannt, Phasen, während denen die Kapazitätsbegrenzung stärker wirksam ist,  $K$ -Phasen. Gewisse Organismen neigen zu temporärem, ungebremstem Maximalwachstum ( $r$ -Phase) mit häufig anschließendem, plötzlichem Populationszusammenbruch (viele Mikroorganismen, Lemminge, Mäuse), andere aber wachsen langsam und steuern asymptotisch auf einen Wert zu, welcher der Umweltkapazität  $K$  entspricht. Auf der Basis derartiger unterschiedlicher Vermehrungs- und Besiedlungsstrategien können einige Organismen dem erstgenannten Verlauf entsprechend als  $r$ -Strategen und andere als  $K$ -Strategen betrachtet werden. Beide Kategorien sind idealisierte Grenzfälle, welche die beiden Endpunkte eines Kontinuums unterschiedlicher Strategien darstellen. In der Wirklichkeit dürften die meisten Organis-

men eine Mischung von verschiedenen Strategien anwenden. Das Konzept der *r*- und *K*-Strategen wird deshalb kaum mehr verwendet.

### 3.4 Ein- und Auswanderung, Ausbreitungsdistanz

Tiere bewegen sich wandernd, kriechend, schwimmend oder fliegend, um Nahrung, Ruhe- oder Schutzplätze zu suchen, eigene Reviere zu gründen, sich fortzupflanzen, Eiablageplätze zu finden und/oder überwintern zu können. Bewegungen von Individuen können sowohl innerhalb einer Population als auch zwischen Populationen stattfinden. Zudem können sich alle Individuen einer Population gemeinsam verlagern, wenn ihre Nahrung saisonal an verschiedenen Stellen vorkommt, wie beispielsweise bei Gnus (*Connochaetes* sp.) in Südafrika. Bartenwale halten sich im Sommer zur Nahrungsaufnahme in kühlen Gewässern in hohen Breitengraden auf, ziehen aber im Herbst in wärmere Gewässer, um Junge zu gebären. Bewegungen innerhalb einer Population ergeben sich meistens bei der Nahrungssuche oder sind das Ergebnis von sozialem Verhalten. Dabei verlassen die Individuen aber eher selten den durch die Population besiedelten Raum.

Aus der Sicht der Populationsdynamik ist es von Bedeutung, ob Individuen in eine Population einwandern (**Ein-** oder **Zuwanderung**, *immigration*) oder ob Individuen die Population verlassen (**Aus-** oder **Abwanderung**, *emigration*). Eine Population ohne Ein- und Auswanderung gilt als isoliert und hat deshalb eine erhöhte Aussterbewahrscheinlichkeit (Kap. 9). Bei kleinen Populationen spielt die Zuwanderungsrate eine wichtige Rolle sowohl für das Überleben der Population als auch für deren genetische Diversität.

Aus der Sicht der Populationsgenetik ist die Distanz von Bedeutung, die ein Individuum zwischen seinem Geburtsort und demjenigen Ort, wo es sich zum ersten Mal erfolgreich fortpflanzt, zurücklegt. Diese **Ausbreitungsdistanz** kann mit verschiedenen Methoden gemessen oder geschätzt werden (Box 3.3). Empirische Studien zeigen, dass die meisten auswandernden (oder verfrachteten) Individuen relativ kurze Distanzen zurücklegen, dafür aber ein paar wenige Individuen sich über sehr große Distanzen vom Ausgangspunkt entfernen. Räumlich gesehen bedeutet dies, dass die allermeisten Individuen innerhalb des Ausbreitungsgebietes der Population bleiben und nur wenige die Population verlassen. Werden die Ausbreitungsdistanzen der Individuen einer Population als Häufigkeitsverteilung aufgezeichnet, ergibt sich häufig eine schiefe