

Zum Begriff der Populationsdynamik

Von F. SCHWERDTFEGGER

Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Göttingen¹⁾

I.

Als Population bezeichnen wir die Gesamtheit der Individuen einer Art in einem Raum.

Der Raum kann scharf abgegrenzt sein, wie beispielsweise ein Teich für die in ihm lebenden Karpfen; meist und speziell für die Forstinsekten sind seine Grenzen unscharf oder gar fiktiv.

II.

Abgesehen von der Spezies, der sie angehört, und dem Raum, den sie bewohnt, ist eine Population charakterisiert durch ihre Struktur.

Wenn wir eine Population von *Bupalus piniarius* während der Überwinterung im Puppenstadium — etwa zur Prognose einer drohenden Gradation — näher kennenlernen wollen, versuchen wir, ihre Strukturelemente zu erfassen. Als solche sind zu nennen:

1. die Abundanz oder die Populationsdichte, in unserem Falle die Zahl der Puppen je Quadratmeter.
2. die Dispersion, d. h. die Verteilung der Puppen im Raum. Ihre Kenntnis ist u. a. Voraussetzung dafür, daß die stichprobenartige Suche, die wir durchführen, ein richtiges Bild der Abundanz liefert.
3. der Sexualindex, also der Anteil der Weibchen an der Population, oder das Geschlechterverhältnis.
4. die Natalität, d. h. das Vermögen, Nachkommen zu erzeugen, ausgedrückt durch die (künftige) mittlere Eiproduktion eines Weibchens. Sie kann auf Grund bekannter Beziehungen aus der Größe oder dem Gewicht der weiblichen Puppen näherungsweise erkannt werden. Als Strukturelement hat die Natalität potentiellen Charakter. Sobald die Nachkommen ins Dasein getreten sind, stellen sie Angehörige der Population dar; sie werden dann u. a. durch die Abundanz erfaßt.
5. die Konstitution, also der durch Erbanlage und Umweltverhältnisse bedingte physiologische Zustand der Tiere, der sich in ihrer Reaktion

¹⁾ Die Darstellung wurde auf der Tagung des Internationalen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten in Oxford 1956 der Sektion Forstschutz als Diskussionsgrundlage vorgelegt.

auf Einflüsse, insbesondere solche schädigender Art, äußert. Sie ist im physiologischen Versuch zu erkennen; einen gewissen Aufschluß geben dem Erfahrenen bereits Aussehen und Größe der Puppen.

6. die Morbidität als Ausdruck für den Krankheits- bzw. Gesundheitszustand der Population, gekennzeichnet durch den Prozentsatz der durch Parasitierung oder sonstwie erkrankten, noch lebenden Individuen. Sobald die Krankheit zum Tode führt, scheiden die Individuen aus der Population aus.

Mit diesen Elementen ist die derzeitige Struktur der als Beispiel gewählten *Bupalus*-Population umrissen. In anderen Fällen mögen weitere Strukturelemente in Frage kommen. So können in einer Population von *Cervus elaphus* für den Betrachter von Interesse sein:

7. der Altersaufbau, die anteilmäßige Zusammensetzung aus verschiedenen Altersklassen;
8. bestimmte Gestaltsmerkmale, insbesondere die Ausbildung des vom Jäger als Trophäe geschätzten Geweihes, und
9. das Verhalten, beispielsweise die Rudelbildung oder das Sichabsondern einzelner Individuen, die Rangordnung der Populationsglieder untereinander.

III.

Die Erfassung der Struktur einer Population liefert ein Augenblicksbild, das sich bereits im nächsten Moment ändern kann: das Absterben einer Anzahl weiblicher, kranker Puppen beeinflusst Abundanz, Sexualindex und Morbidität, möglicherweise auch die übrigen Strukturelemente unserer *Bupalus*-Population. Mit allen biologischen Erscheinungen hat die Population eine ständige Dynamik gemein, wobei unter Dynamik die Veränderung ihrer Struktur infolge nie aufgehörender intra- und extrapopulärer Prozesse verstanden wird.

Der Begriff Populationsdynamik schließt also das gesamte In-Bewegung-sein der Population, die Änderungen aller ihrer Strukturelemente ein. Bisher ist das Wort meist — auch vom Verfasser — in enger begrenztem Sinn gebraucht worden: man hat mit ihm lediglich die Änderungen der Populationsdichte bezeichnet, sogar unter Ausschluß der innerhalb einer Generation oder eines Jahres zu beobachtenden intrazyklischen oder intra-annuären Dichteänderungen. Allerdings ist dabei die Dynamik der anderen Strukturelemente nicht unbeachtet geblieben, man hat sie aber selten zum eigentlichen Objekt der Betrachtung gemacht, sondern zur kausalen Erklärung der vorwiegend interessierenden Abundanzdynamik herangezogen.

Der Grund für diese namentlich in der Entomologie zu beobachtende bevorzugte Betrachtung der Dichteänderungen dürfte in der immensen praktischen Bedeutung liegen, welche den Massenvermehrungen der Schadinsekten zukommt; auch interessiert die Frage, wie es trotz ständiger

Dichteschwankungen zu einem Zustand der Ausgeglichenheit, zu einem sogenannten Gleichgewicht kommt.

In anderen Teildisziplinen der Zoologie, namentlich der Ichthyologie, der Ornithologie und der Mammologie hat man sich intensiver mit den Änderungen der Dispersion bzw. des von der Population eingenommenen Wohnbereichs befaßt; es sei an die zahlreichen Untersuchungen über das Wandern der Fische, über Territorien und Zug der Vögel, über die Ortsbewegungen der Lemminge erinnert. In der angewandten Entomologie wurde die Dispersionsdynamik Objekt der Untersuchung bei Wanderheuschrecken und Blattläusen.

Infolge ihrer hervorstechenden wissenschaftlichen und praktischen Bedeutung wird auch in Zukunft die Dynamik sowohl der Abundanz als auch der Dispersion bevorzugtes Objekt der Populationsforschung bleiben. Es sollte darüber aber nicht die Dynamik der übrigen Elemente der Populationsstruktur vernachlässigt werden. Insbesondere sollten unter dem Begriff Populationsdynamik alle Wandlungen innerhalb der Population, die Veränderungen ihrer sämtlichen Strukturelemente verstanden werden. Zur Kennzeichnung der vorzugsweise untersuchten Änderungen der Abundanz und der Dispersion werden die bereits benutzten Bezeichnungen Abundanzdynamik und Dispersionsdynamik vorgeschlagen.

IV.

Unter Abundanzdynamik verstehen wir also die innerhalb der allgemeinen Populationsdynamik sich abzeichnenden Veränderungen der Populationsdichte. Sie sind zunächst eine Folge der quantitativen Unausgeglichenheit von Fertilität und Mortalität, die wiederum aus Sexualindex und Natalität bzw. aus Konstitution und äußeren Einflüssen resultieren. Hielten sich Fertilität und Mortalität laufend die Waage, würde es nicht zu Änderungen der Populationsdichte kommen. Ihre Unausgeglichenheit führt zu einer Dynamik der Abundanz, die als Fluktuation oder auch mit der im deutschen Schrifttum eingebürgerten Bezeichnung Massenwechsel bezeichnet wird.

In der Regel sind Geburten und Sterbefälle nicht gleichmäßig über das Jahr verteilt, sondern in bestimmten Zeit- oder Entwicklungsabschnitten gehäuft oder allein vorkommend. Bei *Bupalus piniarius* und bei *Cervus elaphus* tritt Fortpflanzung nur in der engbegrenzten Zeitspanne weniger Wochen, bei *Microtus agrestis* dagegen viele Monate hindurch ein, während Abgang durch Tod im ganzen Jahr, bei den Säugern wohl gehäuft im Winter stattfindet. Dieses zeitliche Auseinanderklaffen von Zu- und Abgang führt zu kurzfristigen, innerhalb eines Jahres oder einer Generation sich abspielenden Schwankungen der Fluktuationskurve, welche als intra-annuäre oder intrazyklische Bevölkerungsbewegungen bezeichnet wurden. Es wird vorgeschlagen, ihnen die kürzere Bezeichnung Oszillation zu geben.

Dann wären unter Fluktuation die mehr oder weniger langfristigen Dichteänderungen zu verstehen, welche aus der quantitativen Unausgeglichenheit von Fertilität und Mortalität, von Zu- und Abgang resultieren, und unter Oszillation die innerhalb der Fluktuationsbewegungen auftretenden kurzfristigen Schwankungen, die bedingt sind durch das zeitliche Auseinanderklaffen von Geburten und Sterbefällen. Liegt ein solches Auseinanderklaffen nicht vor, wie näherungsweise in menschlichen Populationen, so tritt keine Oszillation auf.

Fluktuation und Oszillation zusammen bilden die Abundanzdynamik, die ein Teilphänomen der alle Strukturelemente umfassenden Populationsdynamik ist.

Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der postembryonalen Entwicklung der Insekten

Die Gradient-Faktor-Theorie der Insektenmetamorphose

Von VLADIMÍR J. A. NOVÁK

Biologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag

(Mit 10 Textfiguren)

(Schluß)

Entstehung und Entwicklung der Metamorphose

Die Gradient-Faktor-Theorie ermöglicht nicht nur eine einfache Erklärung für die Gesetzmäßigkeiten der Metamorphose in der Ontogenese, sondern gibt auch Aufschluß über Vorgänge und Hauptursachen, welche zur Entstehung und Entwicklung dieser Art der Morphogenese im Verlauf der Phylogenese der Insekten mit Verwandlung führten. Im vorhergehenden Kapitel wurde gezeigt, daß alle mit der Metamorphose verbundenen Geschehnisse (mit Ausnahme der sekundären Anpassungen) notwendige Folgerscheinungen der Einwirkung des Juvenilhormons sind und sich gesetzmäßig aus seiner Wirkungsart ergeben. Man muß sich dessen bewußt sein, daß jene Eigenschaft der Insekten mit Verwandlung, die sie von den Apterygoten und anderen Gliederfüßlern unterscheidet, nicht in der Formverwandlung als solchen besteht. Diese ist eigentlich nur die letzte Phase der embryonalen Formenentwicklung, die an das Ende der postembryonalen Periode der Formenentwicklung verschoben ist, der Formenentwicklung, welche im wesentlichen allen vielzelligen Lebewesen gemeinsam ist. Als unterscheidende Eigenschaft der Pterygoten ist im Gegenteil die Larval-