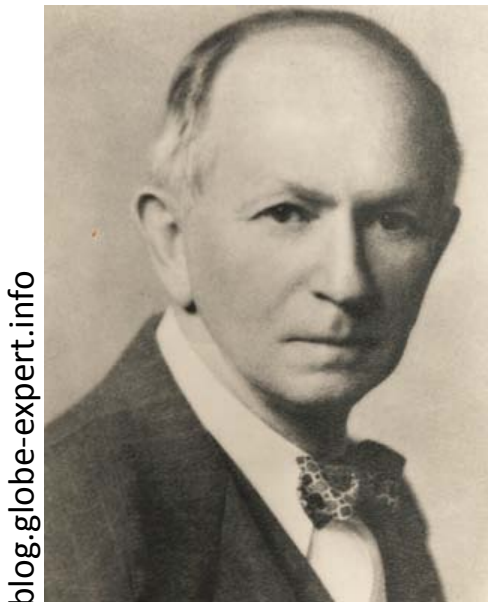


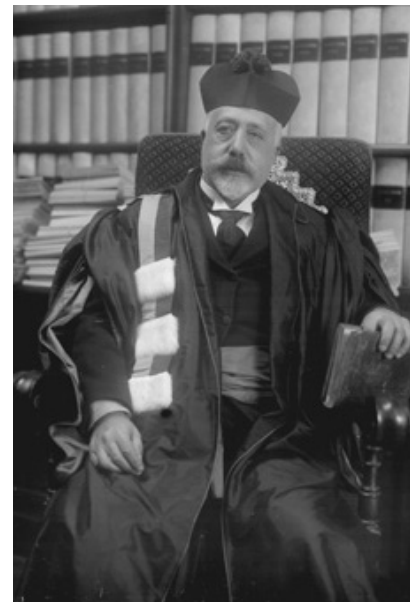
Das Lotka-Volterra-Modell: Einfluss biotischer Interaktionen auf Populationen

- Um 1920, unabhängig voneinander entwickelt, aus Beobachtungen an Tierpopulationen
- Ressourcen nicht explizit berücksichtigt
- Für alle Wechselwirkungs-Formen anwendbar, nicht nur Konkurrenz



blog.globe-expert.info

Alfred James Lotka
(1880-1949)



brera.unimi.it

Vito Volterra
(1860-1940)

Einige Kenngrößen zur Demographie

Spezifische Geburten- und Immigrationsrate b (*birth*)

Zunahmerate der Population (pro Individuum und Zeiteinheit)
⇒ wirkt populationserhöhend

Spezifische Sterbe- und Emigrationsrate d (*death*)

Abnahmerate der Population ⇒ wirkt populationsvermindernd

Daraus: Maßzahl für Veränderung der Populationsgröße ⇒

Intrinsic rate of natural increase r ($r = b - d$)

- ***r = spezifische Wachstumsrate*** oder ***biotisches Potential***
- „innere Vermehrungskapazität“ eines Organismus, die in Umwelt ohne begrenzende Faktoren realisiert wird

Grundgleichung des Populationswachstums

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

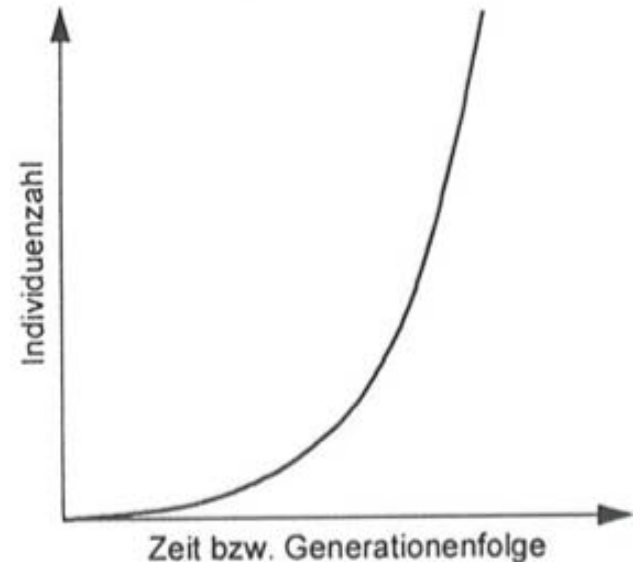
N – Individuenzahl

r – intrinsische Wachstumsrate

t – Zeit

Mathematische Beschreibung

- Populationsentwicklung ohne begrenzende Faktoren
- einzig Lösung: Exponentialfunktion
 - ⇒ **exponentielles Wachstum**
 - ⇒ positive Rückkopplung
- real: nur kurzzeitig – frühe Wachstumsphase, geringe Dichte
- später: Ressourcenmangel (= Konkurrenz)
 - ⇒ **carrying capacity K**



Tragekapazität K (*carrying capacity*)

- Obergrenze der Populationdichte, die dauerhaft überleben kann, ohne System für die Population negativ zu verändern
- begrenzender Faktor – Ressourcengewinn aus Umgebung
- bei $N = K$ gilt für Ressourcen:
Verbrauch = Nachlieferung (*consumption rate = supply rate*)

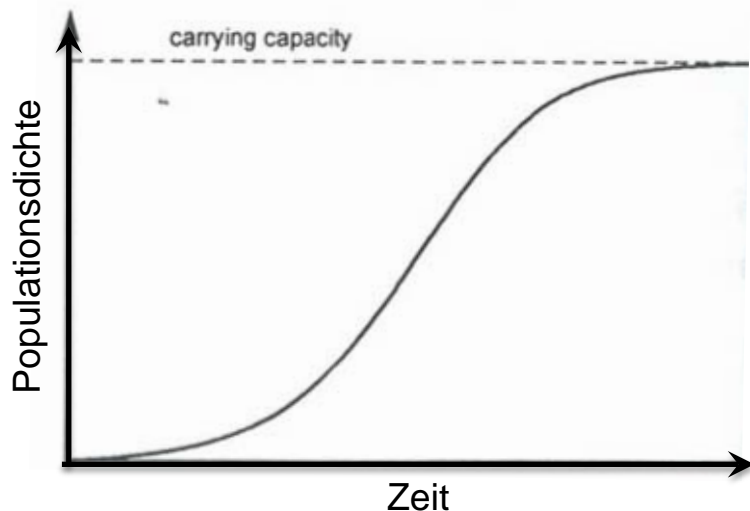
Wenn $N \rightarrow K$:

- zunehmende Wirkung **intraspezifischer Konkurrenz**
- **dichteabhängige Hemmung** des Populationswachstums
(\rightarrow negative Rückkopplung)
- Term $(K - N)/K \cong$ relativer Abstand der aktuellen Dichte N zur potentiellen Umweltkapazität K

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$

- $N \rightarrow 0$: $(K-N)/K \approx 1 \Rightarrow dN/dt \approx rN$
 \Rightarrow ungehemmtes Wachstum
- $N \rightarrow K$: $(K-N)/K \approx 0 \Rightarrow dN/dt \approx 0$
 \Rightarrow kein Wachstum

- Ergebnis: rasches (exponentielles) Wachstum zu Beginn
- zunehmende Abflachung der Kurve mit $N \rightarrow K$
- **logistische** bzw. **sigmoide** Wachstumskurve



Sigmoide Wachstumskurve

- sehr allgemein gültig – Entwicklung von Populationen
- aber: beide Modelle (exponentiell, sigmoid) nur Extremfälle der Überlebensstrategie
- nicht berücksichtigt: **inter**spezifische Effekte

Das r - K -Kontinuum der Lebenszyklus-Strategien

bei Annäherung an bzw. Überschreiten von K :

r -Strategen: keine internen

Regulationsmechanismen

- maximale Zuwachsrate r
- N fluktuiert stark
- nach exponentieller Wachstumsphase \Rightarrow Ressourcenerschöpfung bei $N > K$
- K oft nicht erreicht – N durch Wechsel der Randbedingungen reduziert = **extrinsisch**
- rasche, effiziente & kurzfristige Ressourcennutzung
- Organismen klein, kurzlebig
- viele Nachkommen mit möglichst wenig Aufwand

K -Strategen: regulieren Dichte

\rightarrow intraspezifische Faktoren

- N relativ konstant, $N \approx K$
- oft Strategien zur Erhaltung der Ressourcen
- große Organismen, langlebig
- wenige Nachkommen
- diese mit größerer Überlebenschance (größere Samen mit hohem Nährstoffvorrat, Brutpflege...)

Sigmoidales Wachstumsmodell mit interspezifischen Effekten

2 Arten, jede Population wächst sigmoidal:

Art 1:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right)$$

intraspezifische Konkurrenz

Art 2:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right)$$

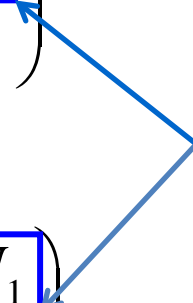
- Interspezifische Konkurrenz (bzw. sonstige Wechselwirkung) muss zusätzlich einbezogen werden!
- **Interaktionskoeffizient α** : Intensität der Wechselwirkung zw. 2 Arten, relativ zur jeweils innerartlichen Konkurrenz
⇒ Verhältnis zw. inter- und intraspezifischer Konkurrenz

Dann ändern sich die Gleichungen zu:

Art 1:
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{1\leftarrow 2} N_2}{K_1} \right)$$

Art 2:
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{2\leftarrow 1} N_1}{K_2} \right)$$

interspezifische Konkurrenz



mit den Interaktions-Koeffizienten:

- $\alpha_{1\leftarrow 2}$ = Einfluss von Art 2 auf Wachstumsrate von Art 1
- $\alpha_{2\leftarrow 1}$ = Einfluss von Art 1 auf Wachstumsrate von Art 2
- im einfachsten Fall: $\alpha_i = \text{const.}$
oder auch variable Funktionen: $\alpha_i(t, N, \text{Temp}, \text{pH} \dots)$

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Ökologische Bedeutung der α_i

- relative Bedeutung, *pro Individuum*, von inter- vs. intraspezifischer Konkurrenz
- $\alpha_{i \leftarrow j} > 1$: interspezifische Konkurrenz **stärker** als intraspezifische
- $\alpha_{i \leftarrow j} < 1$: interspezifische Konkurrenz **schwächer** als intraspezifische

$$\text{Art 1:} \quad \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2}{K_1} \right)$$

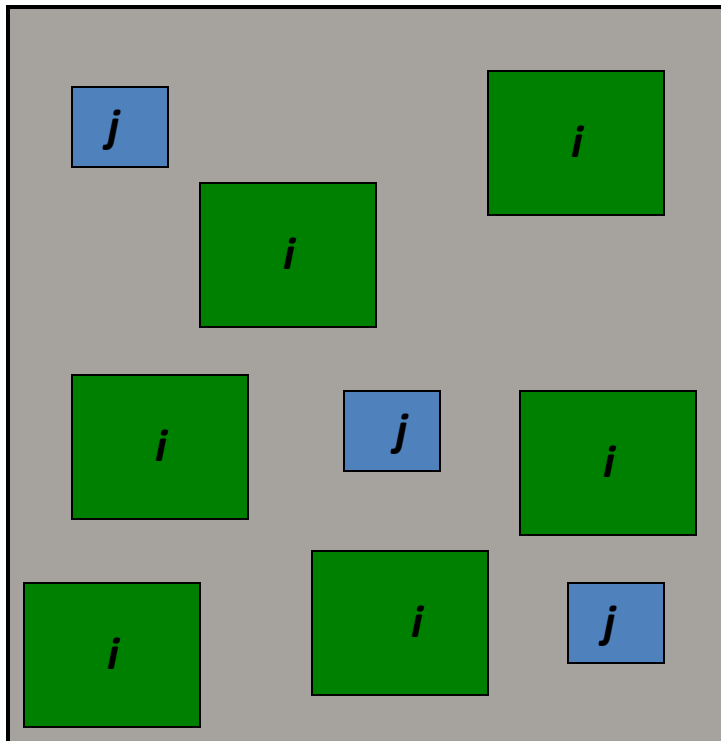
$$\text{Art 2:} \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1}{K_2} \right)$$

Lotka-Volterra-Modell allgemein gültig: **alle Interaktionstypen** können damit modelliert werden (Konkurrenz, Epitismus, Mutualismus)

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

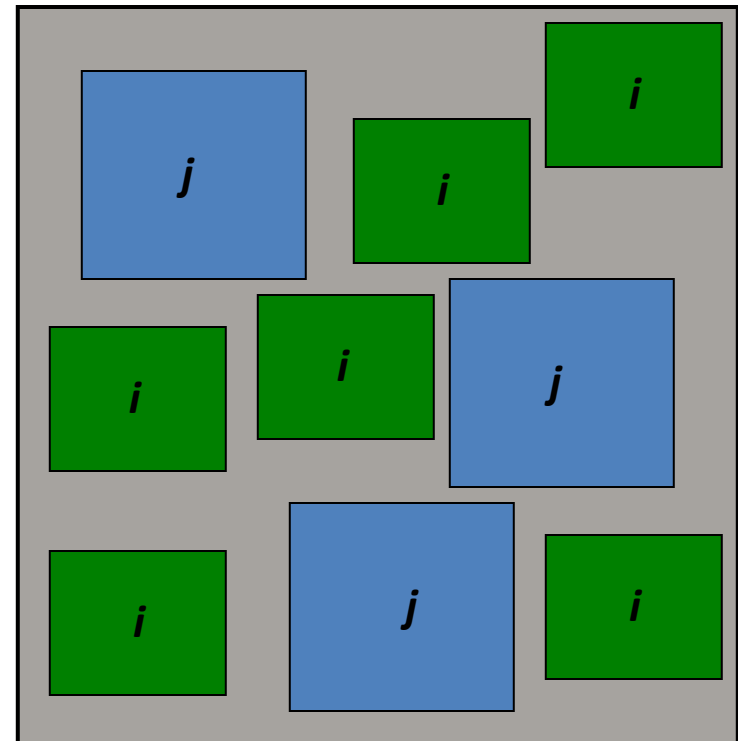
Eine einfache Analogie der Konkurrenz-Koeffizienten

$$\alpha_{i \leftarrow j} < 1$$



Einfluss von Art *j* auf Art *i* **geringer** als von Individuen der Art *i* untereinander.
Art *i* nutzt **mehr** der Ressourcen (grau) *per capita* als Art *j*

$$\alpha_{i \leftarrow j} > 1$$



Einfluss von Art *j* auf Art *i* **größer** als von Individuen der Art *i* untereinander.
Art *j* nutzt **mehr** der Ressourcen (grau) *per capita* als Art *i*

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Welche Populationsdichten zweier interagierender Arten werden von diesem Modell vorhergesagt?

Grundgedanke: **Gleichgewichts**-Lösungen – wann wachsen/schrumpfen Populationen beider Arten nicht mehr weiter?

Lösungsansatz: **Nullstellen** der Gleichungen, also:

$$\text{Art 1:} \quad 0 = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2}{K_1} \right)$$

$$\text{Art 2:} \quad 0 = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1}{K_2} \right)$$

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Erste Zwischenbilanz: zwei einfache Gleichgewichte

Art 1:

$$0 = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2}{K_1} \right)$$

Art 2:

$$0 = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1}{K_2} \right)$$

Gleichgewicht #1: $\hat{N}_1 = K_1; \hat{N}_2 = 0$

Gleichgewicht #2: $\hat{N}_1 = 0; \hat{N}_2 = K_2$

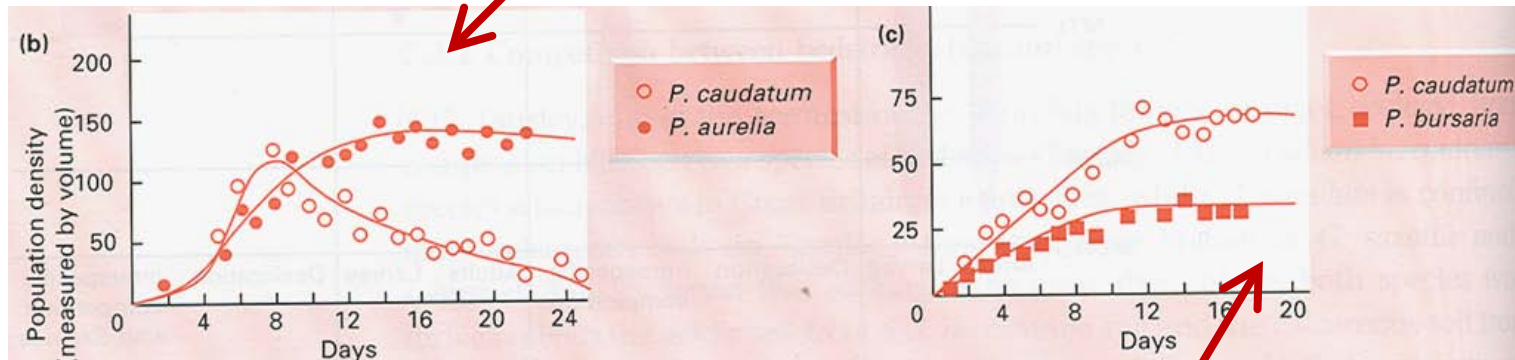
Was bedeuten diese beiden Situationen im Fall der Konkurrenz?

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Gleichgewicht #1: $\hat{N}_1 = K_1; \hat{N}_2 = 0$

Gleichgewicht #2: $\hat{N}_1 = 0; \hat{N}_2 = K_2$

Aussterben jeweils einer Art = **Konkurrenz-Ausschluss**



Gibt es auch ein Gleichgewicht stabiler **Koexistenz** (→ Gause)?

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Lösung des Gleichungs-Systems für alternatives Gleichgewicht

Art 1:

$$0 = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2}{K_1} \right)$$

$$0 = 1 - \frac{N_1 + \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2}{K_1}$$

$$\frac{N_1 + \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2}{K_1} = 1$$

$$N_1 + \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2 = K_1$$

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2$$

Art 2:

Schritt 1 $0 = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1}{K_2} \right)$

Schritt 2 $0 = 1 - \frac{N_2 + \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1}{K_2}$

Schritt 3 $\frac{N_2 + \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1}{K_2} = 1$

Schritt 4 $N_2 + \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1 = K_2$

Schritt 5 $\hat{N}_2 = K_2 - \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1$

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Zweite Zwischen-Bilanz

- Für $N_1 > 0$ und $N_2 > 0$ gibt es stabile **Koexistenzdichten** nur unterhalb der jeweiligen spezifischen Umweltkapazitäten K_1 bzw. K_2
- Ausmaß der Reduktion – abhängig von **Dichte** der konkurrierenden Art
- Ausmaß der Reduktion – abhängig von **Interaktionskoeffizient** α_i

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha_{1 \leftarrow 2} N_2 < K_1$$

$$\hat{N}_2 = K_2 - \alpha_{2 \leftarrow 1} N_1 < K_2$$

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Ermittlung des weiteren Gleichgewichts

Art 1:

Durch Substitution

Art 2:

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha_{1\leftarrow 2} N_2 \quad \hat{N}_2 = K_2 - \alpha_{2\leftarrow 1} \hat{N}_1$$

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha_{1\leftarrow 2} (K_2 - \alpha_{2\leftarrow 1} \hat{N}_1)$$

$$\hat{N}_2 = K_2 - \alpha_{2\leftarrow 1} (K_1 - \alpha_{1\leftarrow 2} \hat{N}_2)$$

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha_{1\leftarrow 2} K_2 + \alpha_{1\leftarrow 2} \alpha_{2\leftarrow 1} \hat{N}_1$$

$$\hat{N}_2 = K_2 - \alpha_{2\leftarrow 1} K_1 + \alpha_{2\leftarrow 1} \alpha_{1\leftarrow 2} \hat{N}_2$$

$$\hat{N}_1 (1 - \alpha_{1\leftarrow 2} \alpha_{2\leftarrow 1}) = K_1 - \alpha_{1\leftarrow 2} K_2$$

$$\hat{N}_2 (1 - \alpha_{2\leftarrow 1} \alpha_{1\leftarrow 2}) = K_2 - \alpha_{2\leftarrow 1} K_1$$

$$\hat{N}_1 = \frac{K_1 - \alpha_{1\leftarrow 2} K_2}{1 - \alpha_{1\leftarrow 2} \alpha_{2\leftarrow 1}}$$

Koexistenz!

$$\hat{N}_2 = \frac{K_2 - \alpha_{2\leftarrow 1} K_1}{1 - \alpha_{2\leftarrow 1} \alpha_{1\leftarrow 2}}$$

Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell

Zusammenfassung der relevanten Gleichgewichte

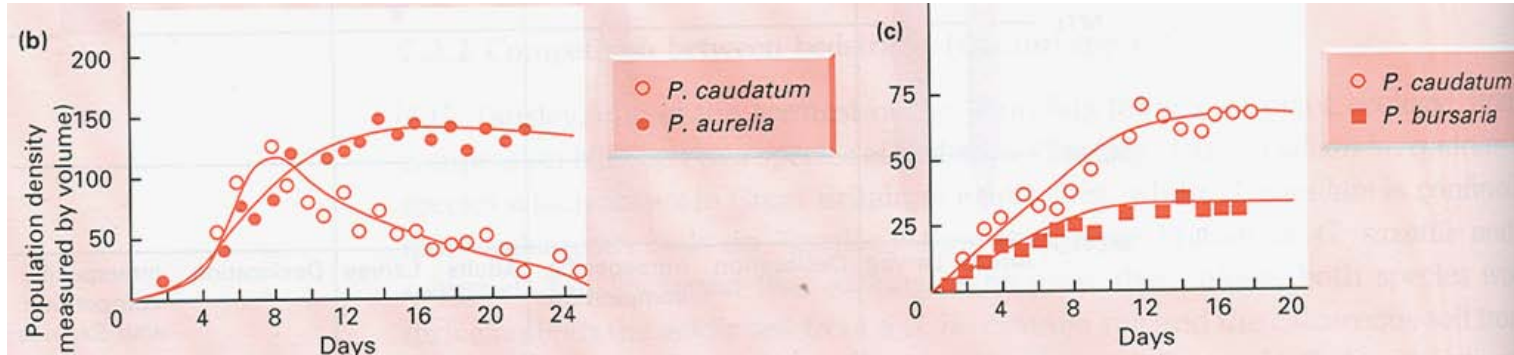
Equilibrium #1: $\hat{N}_1 = K_1; \hat{N}_2 = 0$

Art 1 an Kapazität, Art 2 stirbt aus

Equilibrium #2: $\hat{N}_1 = 0; \hat{N}_2 = K_2$

Art 1 stirbt aus, Art 2 an Kapazität

Equilibrium #3: $\hat{N}_1 = \frac{K_1 - \alpha_{1\leftarrow 2}K_2}{1 - \alpha_{1\leftarrow 2}\alpha_{2\leftarrow 1}}$ $\hat{N}_2 = \frac{K_2 - \alpha_{2\leftarrow 1}K_1}{1 - \alpha_{2\leftarrow 1}\alpha_{1\leftarrow 2}}$ Arten koexistieren in verminderter Dichte



Lotka-Volterra-Modell in Übereinstimmung mit Gause's Experimenten

Synopsis: Lotka-Volterra-Modell

Bedingungen für die Gleichgewichte

Prozess	Bedingungen	Gleichgewicht
Fall 1: Konkurrenz-Ausschluss (Art 2 †)	$K_1 > a_{1\leftarrow 2}K_2 \wedge K_2 < a_{2\leftarrow 1}K_1$	$\hat{N}_1 = K_1; \hat{N}_2 = 0$
Fall 2: Konkurrenz-Ausschluss (Art 1 †)	$K_1 < a_{1\leftarrow 2}K_2 \wedge K_2 > a_{2\leftarrow 1}K_1$	$\hat{N}_1 = 0; \hat{N}_2 = K_2$
Fall 3: Koexistenz	$K_1 > a_{1\leftarrow 2}K_2 \wedge K_2 > a_{2\leftarrow 1}K_1$	$\hat{N}_1 = \frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \wedge \hat{N}_2 = \frac{K_2 - \alpha_{21}K_1}{1 - \alpha_{21}\alpha_{12}}$
Fall 4: Konkurrenz-Ausschluss (Verlierer dichteabhängig)	$K_1 < a_{1\leftarrow 2}K_2 \wedge K_2 < a_{2\leftarrow 1}K_1$	$\hat{N}_1 = K_1; \hat{N}_2 = 0 \vee \hat{N}_1 = 0; \hat{N}_2 = K_2$

Wichtig: die **Wachstumsraten** r_i spielen **keine** Rolle !

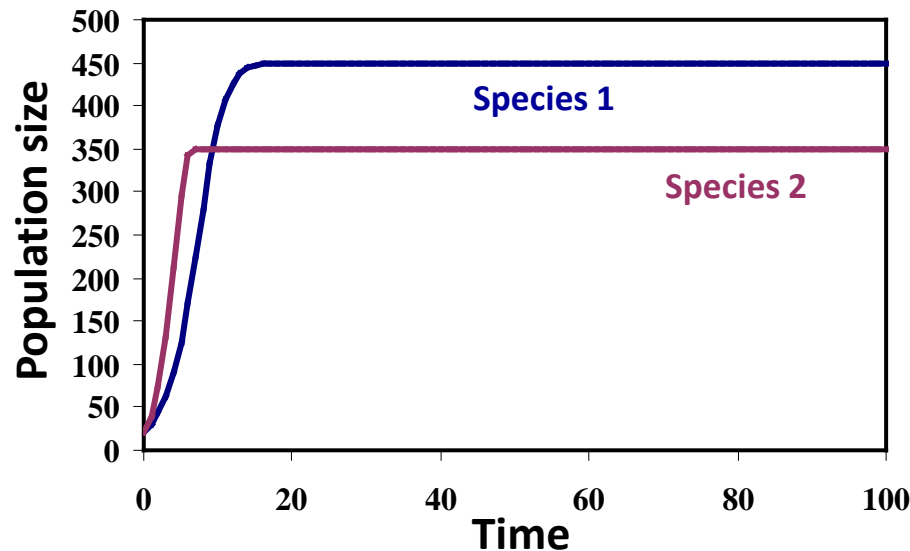
Auch Arten mit geringem r „verlieren“ nicht

Relevant nur: **Ressourcen**bedarf und **Interaktion**stärke

Was geschieht in den einzelnen Fällen? Weiterer Einblick durch Modellierung

Fall A) Keine interspezifische Konkurrenz

$$K_1 = 450, K_2 = 350, r_1 = 0.5, r_2 = 1, \alpha_{1 \leftarrow 2} = 0, \alpha_{2 \leftarrow 1} = 0$$



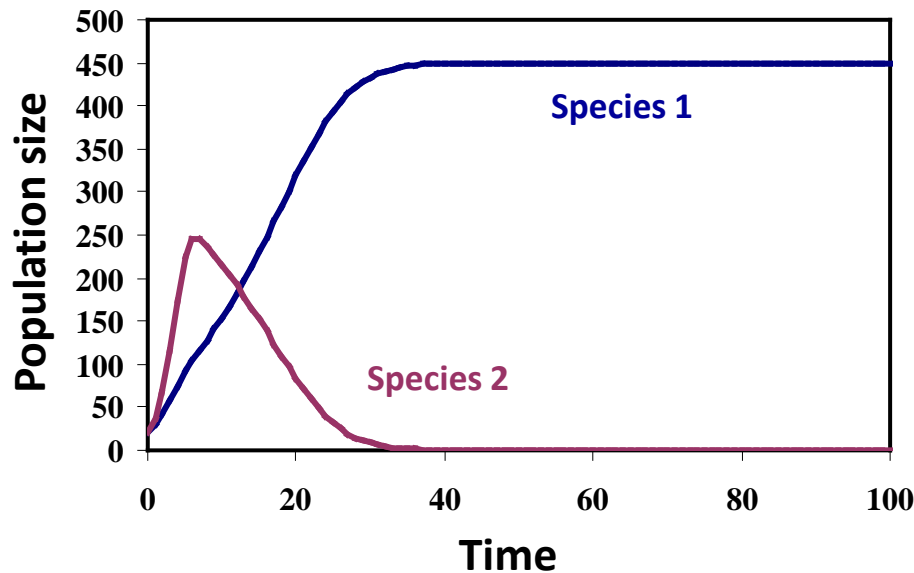
Beide Arten wachsen – sigmoidal – bis zu ihrer spezifischen Tragekapazität

Fall B) Art 1 ist überlegen in Konkurrenz

Art 1: innerartliche Konkurrenz überwiegt Effekt der Art 2;
Art 2: zwischenartliche Konkurrenz überwiegt innerartliche;

$$K_1 > a_{1\leftarrow 2}K_2 \text{ und } K_2 < a_{2\leftarrow 1}K_1$$

$$K_1 = 450, K_2 = 350, r_1 = 0.5, r_2 = 1, \alpha_{1\leftarrow 2} = 0.8, \alpha_{2\leftarrow 1} = 0.8$$



Art 2 stirbt aus, Art 1 wächst sigmoidal bis zur Tragekapazität

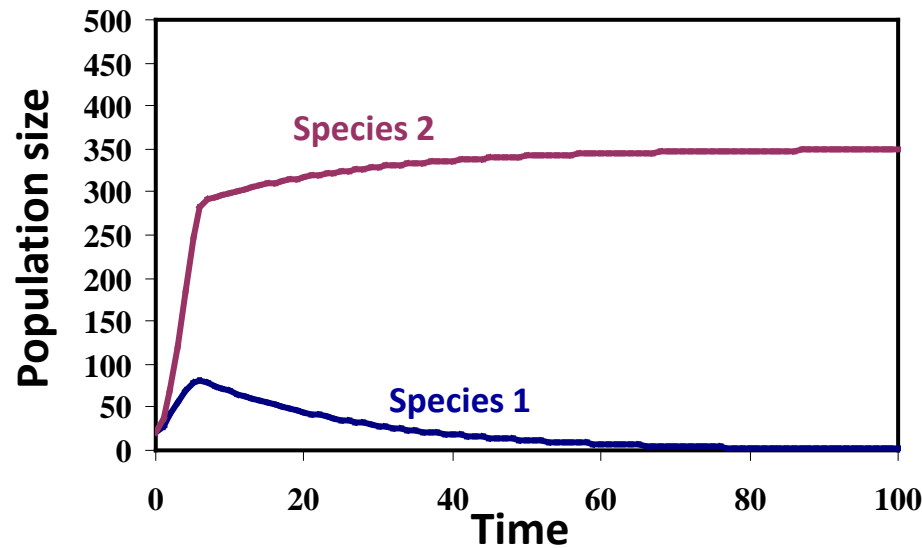
Fall C) Art 2 ist überlegen in Konkurrenz

Art 2: innerartliche Konkurrenz überwiegt Effekt der Art 1;

Art 1: zwischenartliche Konkurrenz überwiegt innerartliche;

$$K_1 < a_{1\leftarrow 2}K_2 \text{ und } K_2 > a_{2\leftarrow 1}K_1$$

$$K_1 = 450, K_2 = 350, r_1 = 0.5, r_2 = 1, \alpha_{1\leftarrow 2} = 1.4, \alpha_{2\leftarrow 1} = 0.7$$



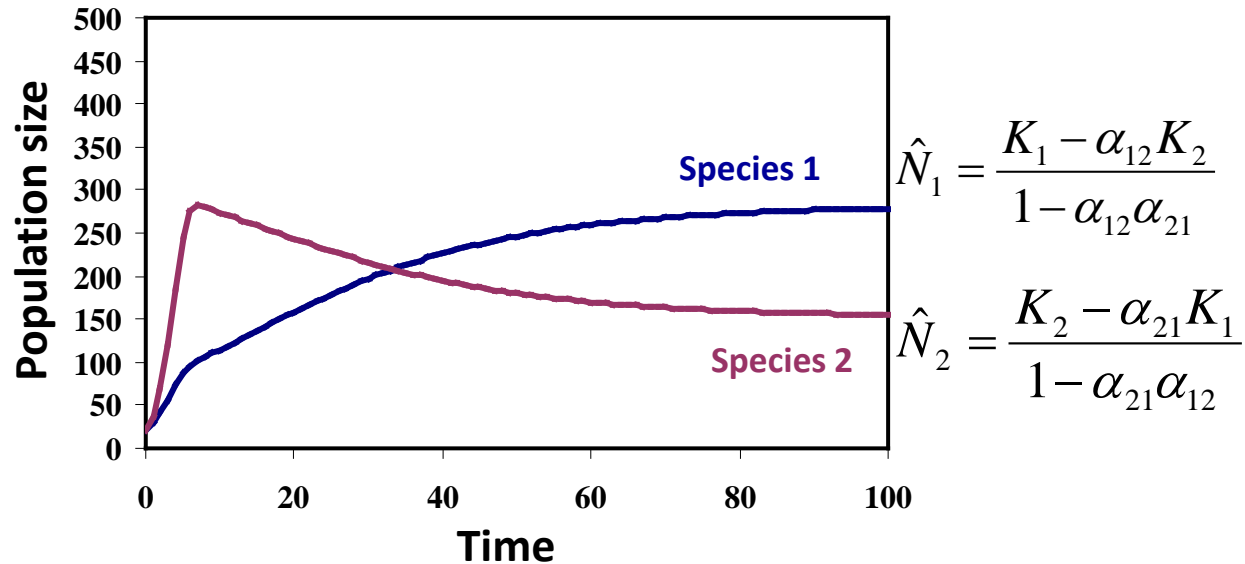
Art 1 stirbt aus, Art 2 wächst sigmoidal bis zur Tragekapazität

Fall D) Keine Art ist überlegen in Konkurrenz

Innerartliche Konkurrenz in beiden Fällen stärker als zwischenartliche

$$K_1 > \alpha_{1\leftarrow 2}K_2 \text{ und } K_2 > \alpha_{2\leftarrow 1}K_1$$

$$K_1 = 450, K_2 = 350, r_1 = 0.5, r_2 = 1, \alpha_{1\leftarrow 2} = 1.1, \alpha_{2\leftarrow 1} = 0.7$$



Beide Arten wachsen bis zu ihrer reduzierten Tragkapazität

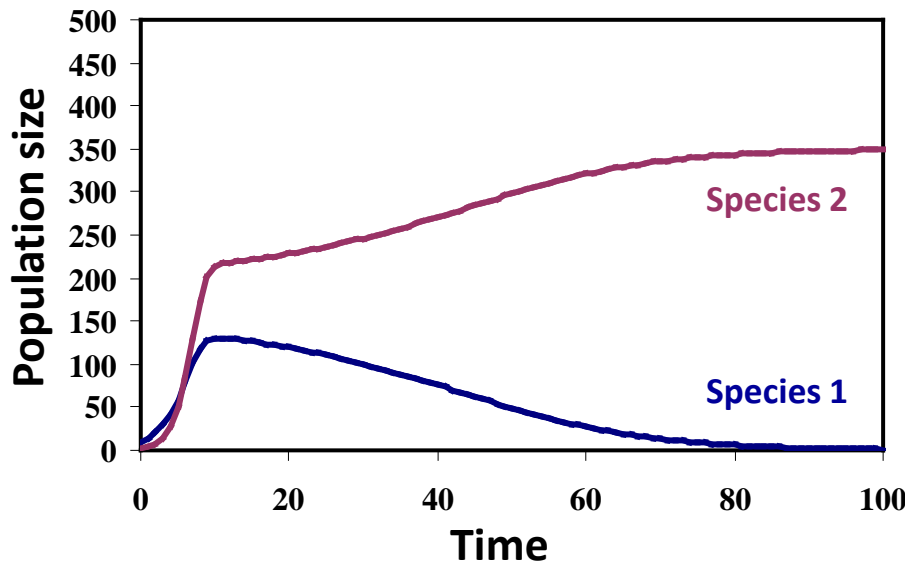
Fall D) Keine Art ist überlegen in Konkurrenz

Zwischenartliche Konkurrenz stärker als innerartliche

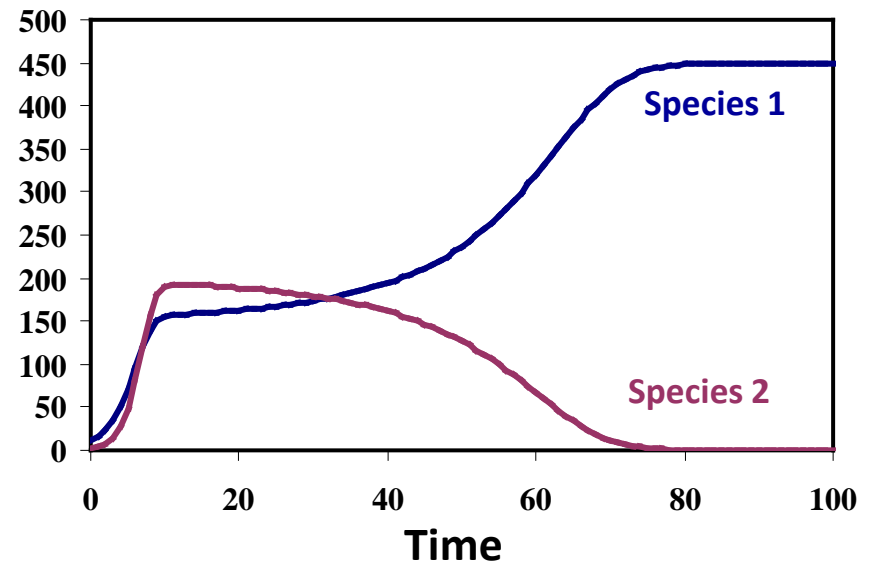
$$K_1 < \alpha_{1 \leftarrow 2} K_2 \text{ und } K_2 < \alpha_{2 \leftarrow 1} K_1$$

$$K_1 = 450, K_2 = 350, r_1 = 0.5, r_2 = 1, \alpha_{1 \leftarrow 2} = 1.5, \alpha_{2 \leftarrow 1} = 1$$

$$N_1(0) = 9, N_2(0) = 2$$



$$N_1(0) = 11, N_2(0) = 2$$



Eine der Arten stirbt aus – abhängig von anfänglicher Dichte

⇒ *instabiles Gleichgewicht*

Was folgt daraus für Koexistenz?

Mit $K_1 > \alpha_{1 \leftarrow 2} K_2$ und $K_2 > \alpha_{2 \leftarrow 1} K_1$ gilt:

$$\alpha_{1 \leftarrow 2} < \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\alpha_{2 \leftarrow 1}}$$

Nutzen beide Arten weitgehend gleiche Ressourcen (= besetzen sehr ähnliche Nischen), sollten $\alpha_{1 \leftarrow 2}$ und $\alpha_{2 \leftarrow 1}$ nahe bei 1 liegen, z. B.:

$$0.95 < \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{0.95} \Leftrightarrow 0.95 < \frac{K_1}{K_2} < 1.05$$

enger Koexistenz-
Bereich

Nutzen sie sehr unterschiedliche Ressourcen (= sehr verschiedene Nischen), werden $\alpha_{1 \leftarrow 2}$ und $\alpha_{2 \leftarrow 1}$ weit von 1 entfernt sein, z. B.:

$$0.05 < \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{0.05} \Leftrightarrow 0.05 < \frac{K_1}{K_2} < 20$$

breiter Koexistenz-
Bereich

Je ähnlicher zwei Arten in ihren ökologischen Ansprüchen, desto ähnlicher müssen Tragekapazitäten sein für stabile Koexistenz

Das Lotka-Volterra-Modell

- **Standardmodell** für die Analyse **biotischer Interaktionen** auf **Population**sniveau: Konkurrenz, Prädation, Mutualismus ...
- Einsichten – Grundprinzipien der Populations**regulation**
- Vereinbar mit: Nischentheorie, Evolutionsbiologie (*r-K*-Kontinuum)
- Multiple **Gleichgewichte**: Ausschluss \leftrightarrow Koexistenz
- Unabhängig von *r*, **Parametrisierung**: *K* und α
- Für **Mehrarten**-Systeme bzw. **variable** Umwelten – Lösung nur über numerische Methoden \Rightarrow Näherungslösungen
- Anwendbarkeit – Systeme **weitab vom Gleichgewicht**?



Wie kommt es zu (sehr) artenreichen Gemeinschaften ?

Lebensgemeinschaften und Biodiversität

Organismen-Arten – stets in (unterschiedlich komplexen)
Vergesellschaftungen → **Lebensgemeinschaft**
(= Biozönose, = *community*)

Karl Möbius
1825-1908



Möbius (1877): „... eine den **durchschnittlichen** äußeren **Lebens-
verhältnissen** entsprechende **Auswahl** und **Zahl** von **Arten** ..., welche
sich **gegenseitig bedingen** und durch Fortpflanzung in einem
abgemessenen Gebiete **dauernd erhalten** ...“

Kernfragen der **Community Ecology**

- (1) Nach welchen **Regeln** bilden sich Biozönosen aus?
- (2) Wie kann man Biozönosen **charakterisieren**?

Biozönosen (im Sinne von Möbius)

- 1.) „**durchschnittlich**“ \Rightarrow Idealtypen (z. B. Pflanzengesellschaften)
Abweichungen \Leftrightarrow (Umwelt-)Varianz oder „Zufall“ ?
Auslenkung \Leftrightarrow Rückkehr zum „Gleichgewicht“ ?
- 2.) Welche Arten und wie viele? „**Auswahl**“ aus *Metacommunity*:
Nischenpassung – Lebensraumbedingungen als Filter;
assembly rules – **Zufallsprozesse** (Besiedlung & Extinktion)
- 3.) „**gegenseitig bedingen**“ \Leftrightarrow biotische Interaktionen \Rightarrow **Funktion**
- 4.) „**dauernd erhalten**“ \Leftrightarrow Zufallsgäste, periodisch oder epochal auftretende Organismen? \Rightarrow **Gleichgewicht**

Oder auch ... (M. Schaefer, Wörterbuch der Ökologie)

„... **gemeinsames Vorkommen** von Organismen, die **zufällig** oder wegen **biologischer Beziehungen** zusammentreffen, sich infolge **ähnlicher Umweltansprüche** und einseitiger oder gegenseitiger **Abhängigkeit** im Lebensraum **halten können** und in erster Linie durch **trophische Abhängigkeit** ein Verknüpfungsgefüge bilden ...“

- 1.) **Gemeinsamkeit** (Ort & Zeit) \Leftrightarrow Interaktionen vs. „Zufall“
- 2.) (funktionale) „**Abhängigkeit**“ vs. (zufällige) Nischenüberlappung
- 3.) **Funktion** \Rightarrow **Nahrungsnetze**, Flüsse (Stoffe, Energie, Information)

Biozönosen und das Nischen-Konzept

- **heterogene** Umweltbedingungen (→ physische Inhomogenität der Erde)
⇒ **ungleichmäßiges Vorkommen** der Arten in Raum & Zeit
- **ähnliche** Umweltbedingungen ⇒ Vorkommen **ähnlicher**
Artengruppierungen = (vorhersagbare) „Vergesellschaftungen“

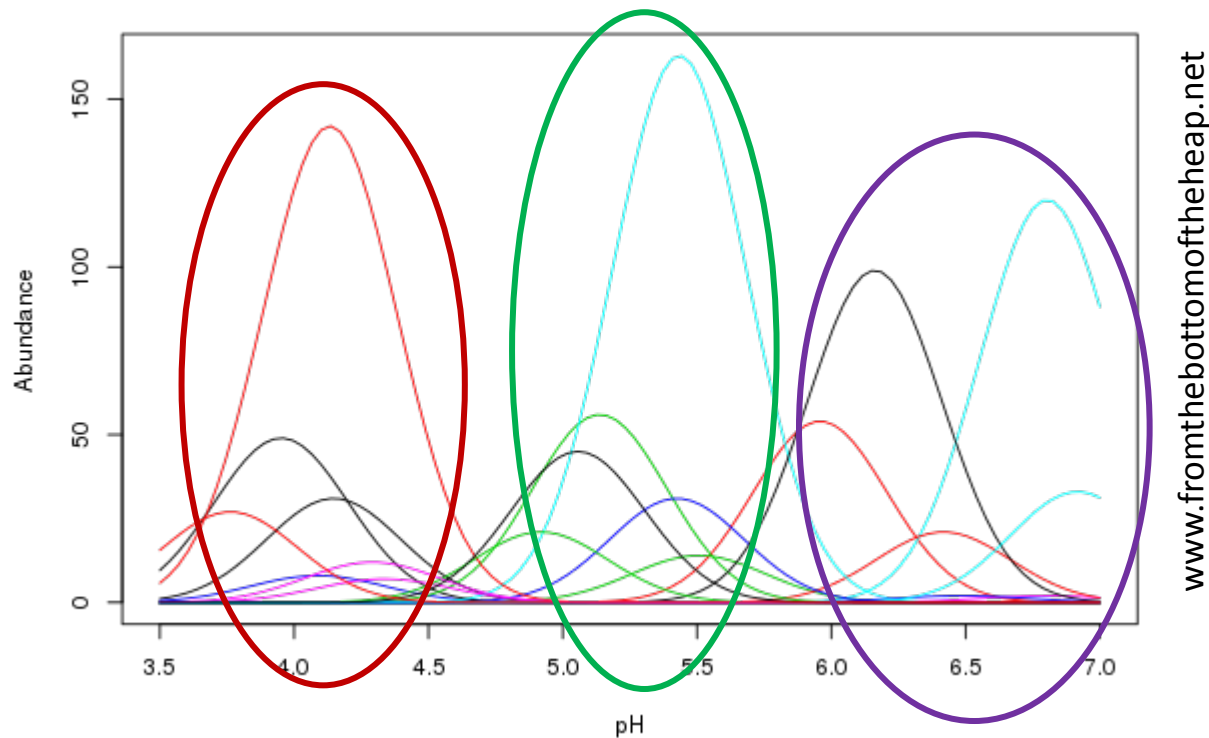
- Arten – reagieren **individualistisch**
- Lebensgemeinschaften als Folge konkordanter Reaktion auf (abiotische) Umwelt

- Arten – **bedingen einander**
- Lebensgemeinschaften stark mitbestimmt durch **biotische Interaktionen**

- Gradienten → Kontinuum
- statistisch beschreibbare, „unscharfe“ Gruppierungen

- ± distinkte Gemeinschaften
- Wirkeinheiten, „reale“ Objekte

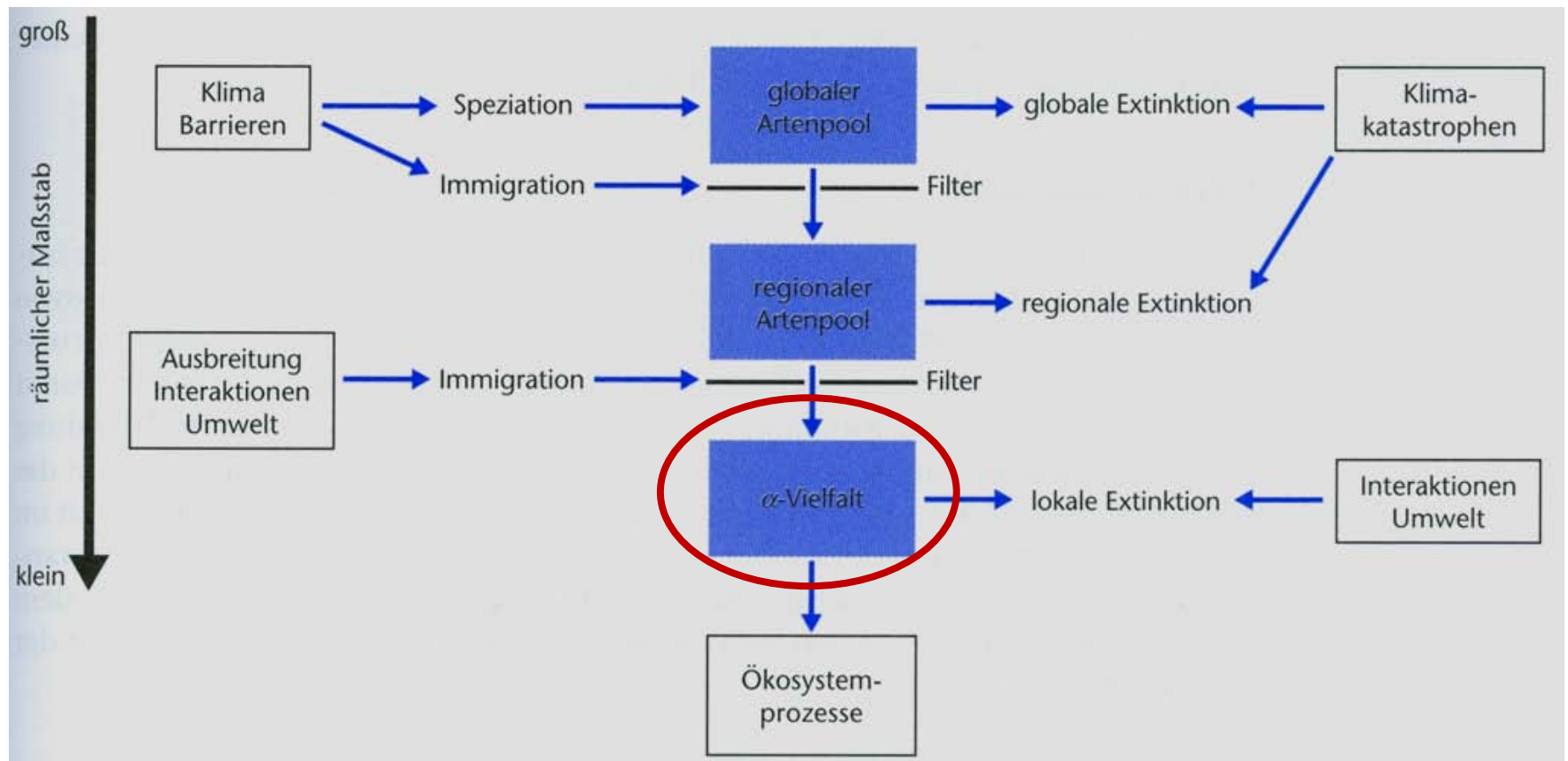
Arten in einem Umweltgradienten



- Modell – Arten mit spezifischen (**individuellen**) Optima
- Reagieren weitgehend unabhängig voneinander
- Resultat: **Gemeinschaften** (Ellipsen) – pH-Wert wirkt als **Filter**

Jede Lebensgemeinschaft charakterisiert:

- (a) Arten**zusammensetzung** (wie viele, welche Arten?)
- (b) **Häufigkeits**verhältnisse der Arten (Abundanz, Biomasse)



Biodiversität – Vielfalt des Lebens

Integrationssebenen der Biodiversität

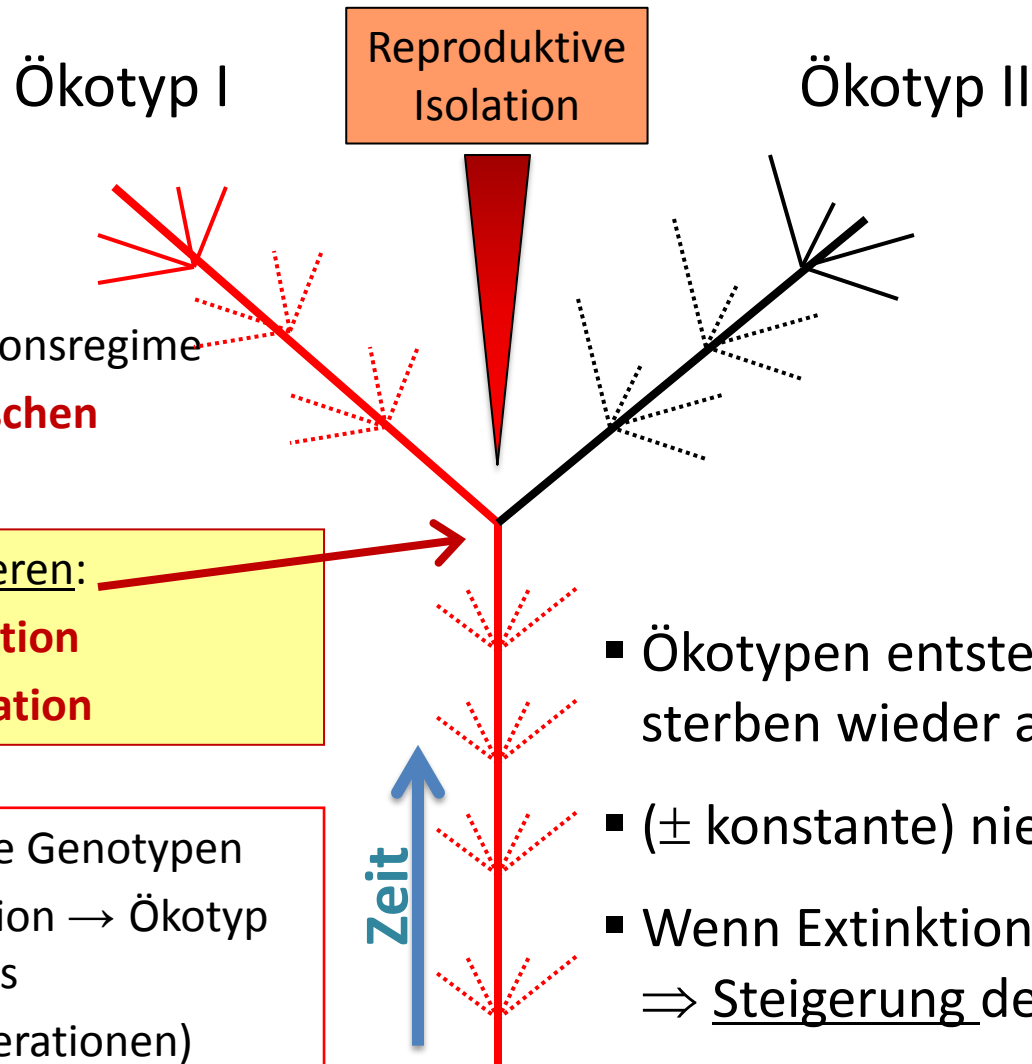
- Innerhalb Populationen: **genetische** Vielfalt
- Innerhalb Biozönosen: Vielfalt der **Arten** & **Funktionen**;
auch: phylogenetische Vielfalt
- Auf Landschaftsebene: Vielfalt der **Lebensräume**



Wieso gibt es Biodiversität?

- **Populationsebene** – Aufkommen neuer Genotypen ↔ **Mutationen**
- **Evolution** – Selektion (& Drift) → geänderte Allelfrequenzen
- **Speziation** (Artbildung) – aus Genotypen können getrennte Genpools = Arten hervorgehen → zunehmende *Artenvielfalt*
- **Arten** – können durch evolutive Neuheiten **neue Funktionen** wahrnehmen → zunehmende *funktionelle Diversität*
- Triebfeder dabei: Wettstreit um **Effizienz** bei Ressourcennutzung
- aber auch: **Extinktion** – vermindert Biodiversität

Speziation – der Elementarprozess zur Zunahme der Biodiversität



- Ökotypen – unabhängige Selektionsregime
- Besetzen **eigene Nischen**

Populationen divergieren:

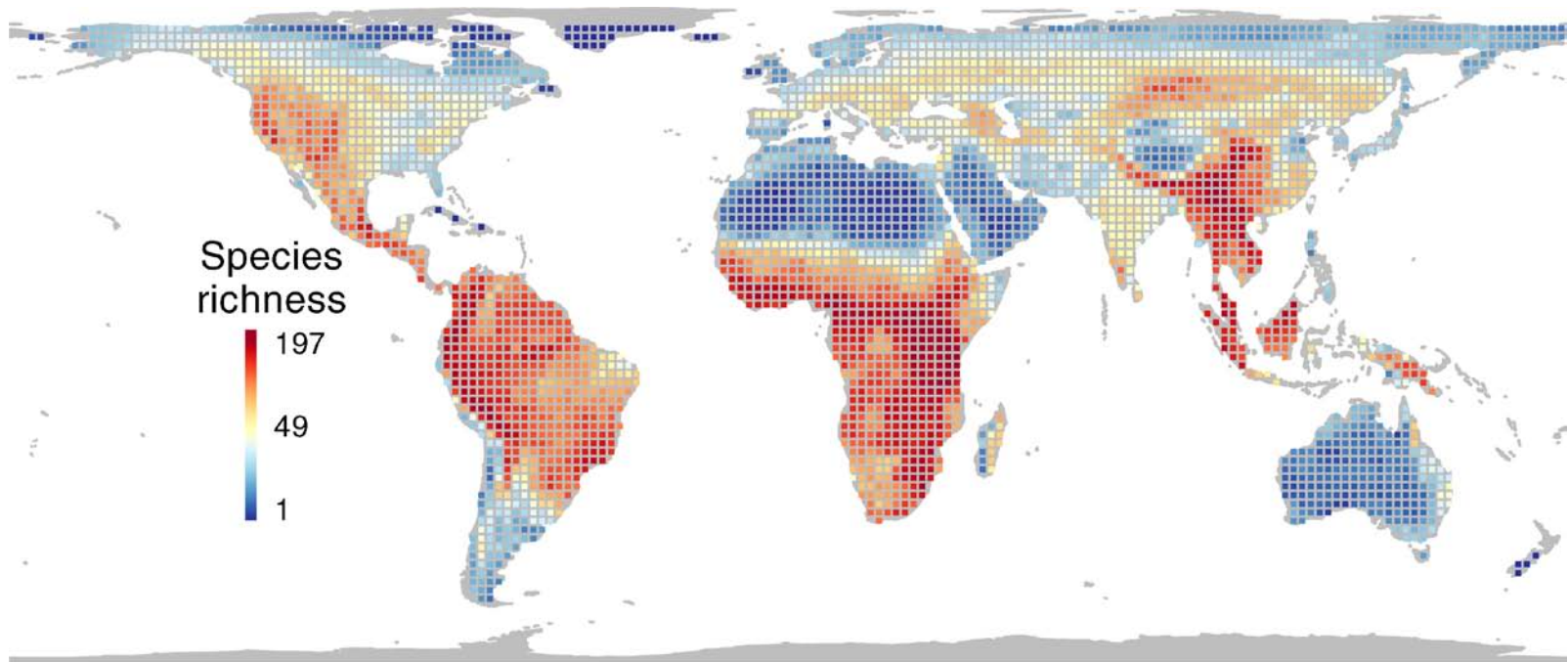
- Ökologische **Innovation**
- Geographische **Isolation**

- **Mutationen** → neue Genotypen
- (Periodische) Selektion → Ökotyp mit optimaler Fitness
- Vertikal (=über Generationen) → **kohärente Population**

- Ökotypen entstehen neu & sterben wieder ab
- (\pm konstante) niedrige Rate
- Wenn Extinktion < Speziation
⇒ Steigerung der Biodiversität

Die ungleiche Verteilung der Biodiversität

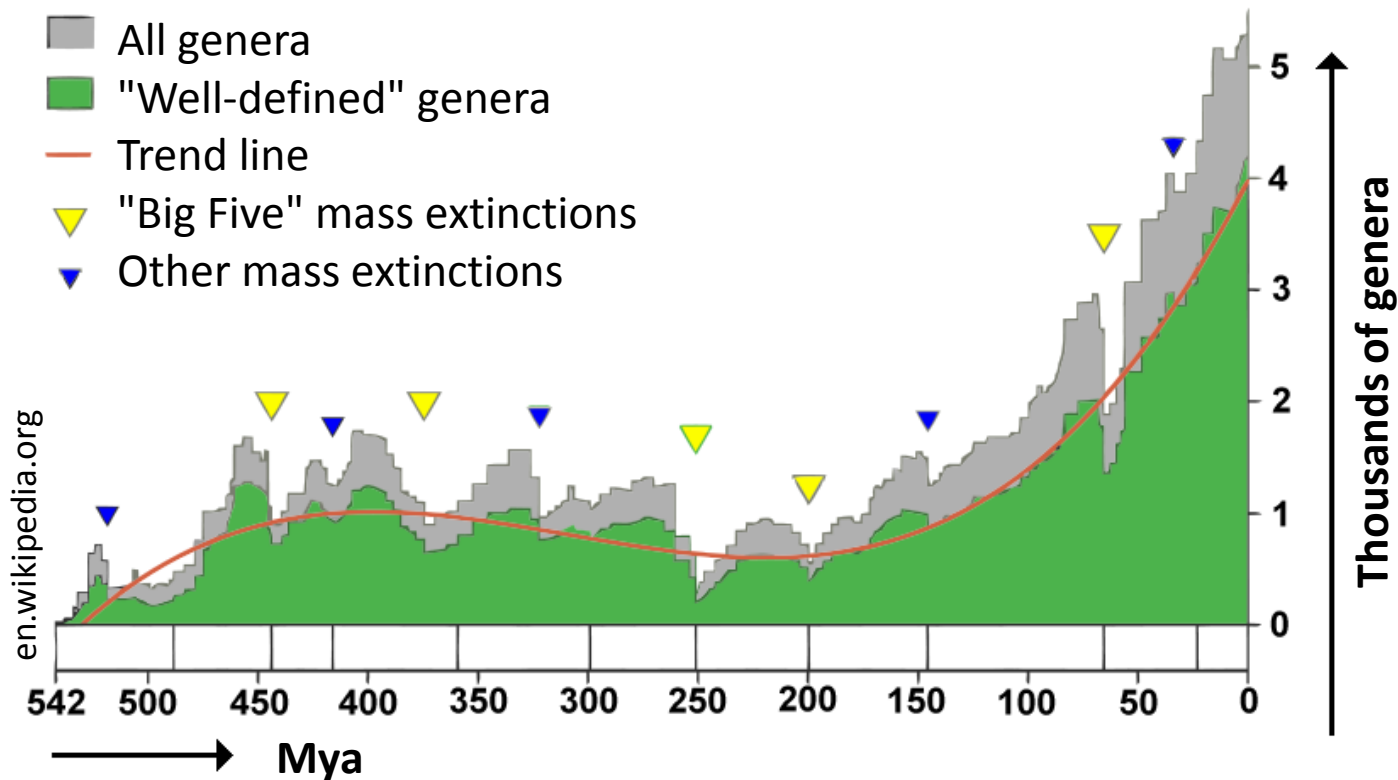
- Ausgeprägte globale Gradienten: polare Regionen → Tropen; Trockengebiete → Feuchtgebiete ⇒ species-energy theory
- Kleine, landferne Inseln → große, landnahe Inseln → Kontinente (*area-taxa relationships*) ⇒ Insel-Biogeographie



Landsäuger-Arten – globale Verteilung

Variation der Biodiversität in der Zeit

- **Massenextinktionen** – globale Klimakatastrophen, Meteoriten etc.
- Ökologisch **junge** vs. alte Lebensräume
Regionen höher Breiten: durch **Vereisung** alle terrestrischen Lebensräume zerstört → seit ca. 12000 Jahren wieder besiedelt
⇒ immer noch im **Ungleichgewicht**



Why and how can so *many* species *co-exist*?

- Warum **nicht** wenige Arten mit besonders hoher Effizienz?
- Warum so großes Spektrum verschiedener Arten?

Nischen-Theorie

- Konkurrenz um Ressourcen
- Spezialisierung
- Effizienzzunahme

Gleichgewicht

Dynamische Modelle

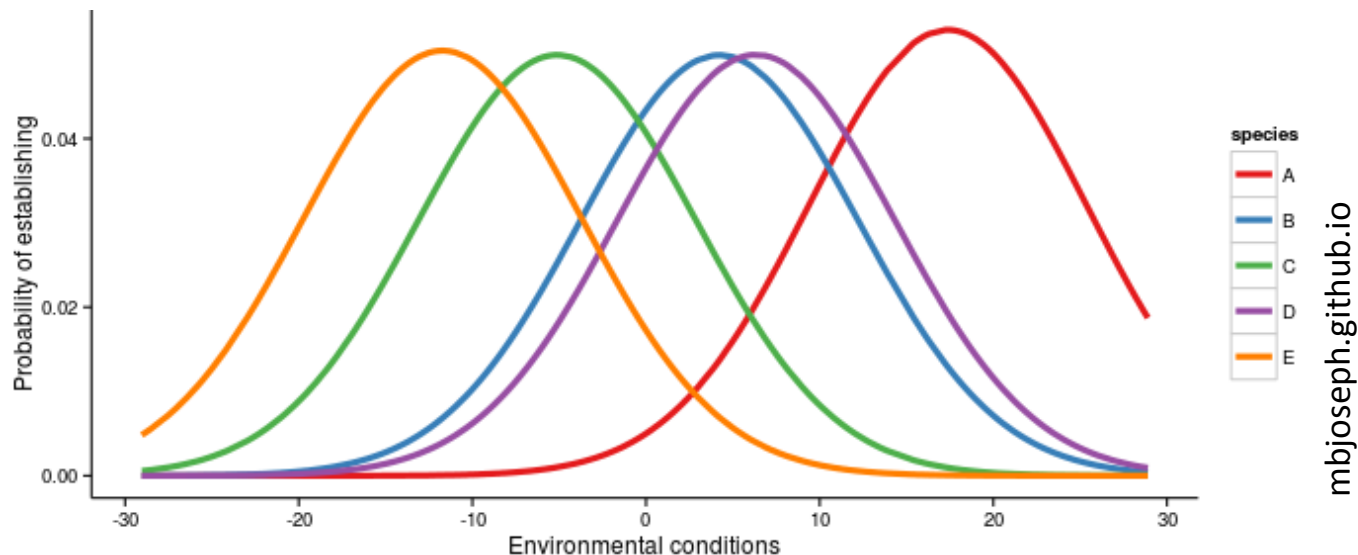
- Besiedlung & Extinktion – Zufall
- Störungen
- Umweltvariabilität

**Nicht-Gleichgewicht
bzw. *Neutralität***

Nischentheorie und Biodiversität

Grundüberlegungen

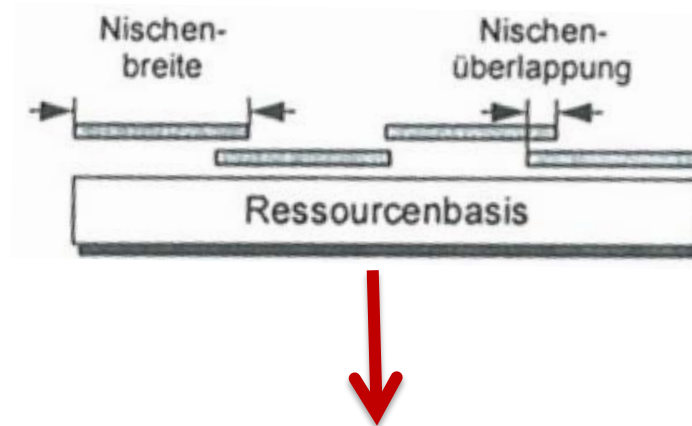
- Ressourcen und deren Nachlieferung begrenzt
- für jede Art ausreichende Ressourcennutzung → Nahrungsminimum
- jede Art nutzt Ausschnitt der Ressourcen → Nischenbreite
- Arten müssen sich in Ressourcennutzung ausreichend unterscheiden → sonst Konkurrenzausschluss
- aber: Nischen können teilweise überlappen



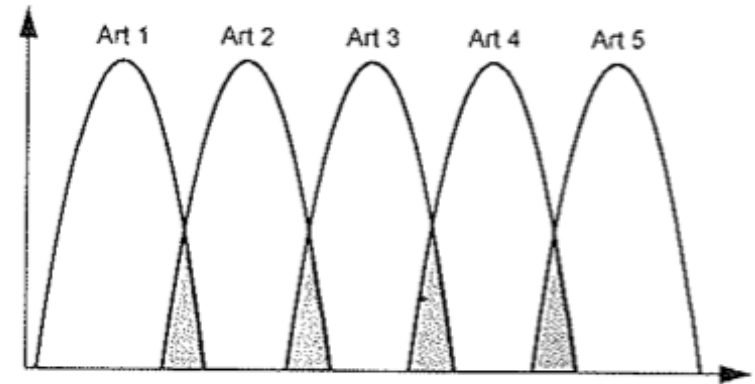
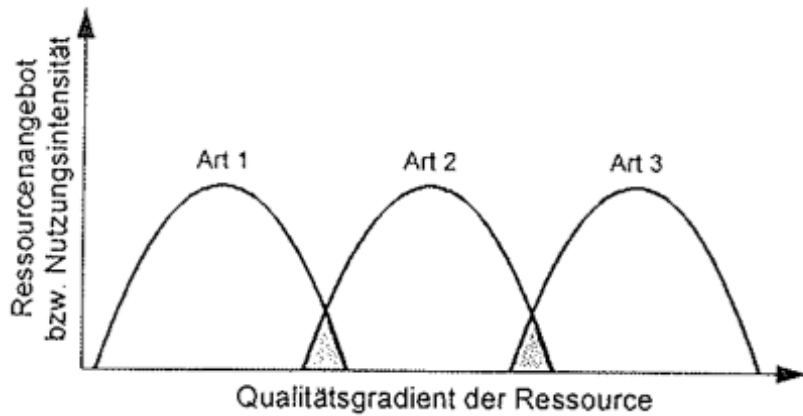
Nischenkonzept: 4 Determinanten der Artenvielfalt

1. Breite der Ressourcenbasis

Bei konstanter Nischenbreite und -überlappung ist höhere Diversität möglich, wenn die Ressourcenbasis breiter ist (= mehr Ressourcen)



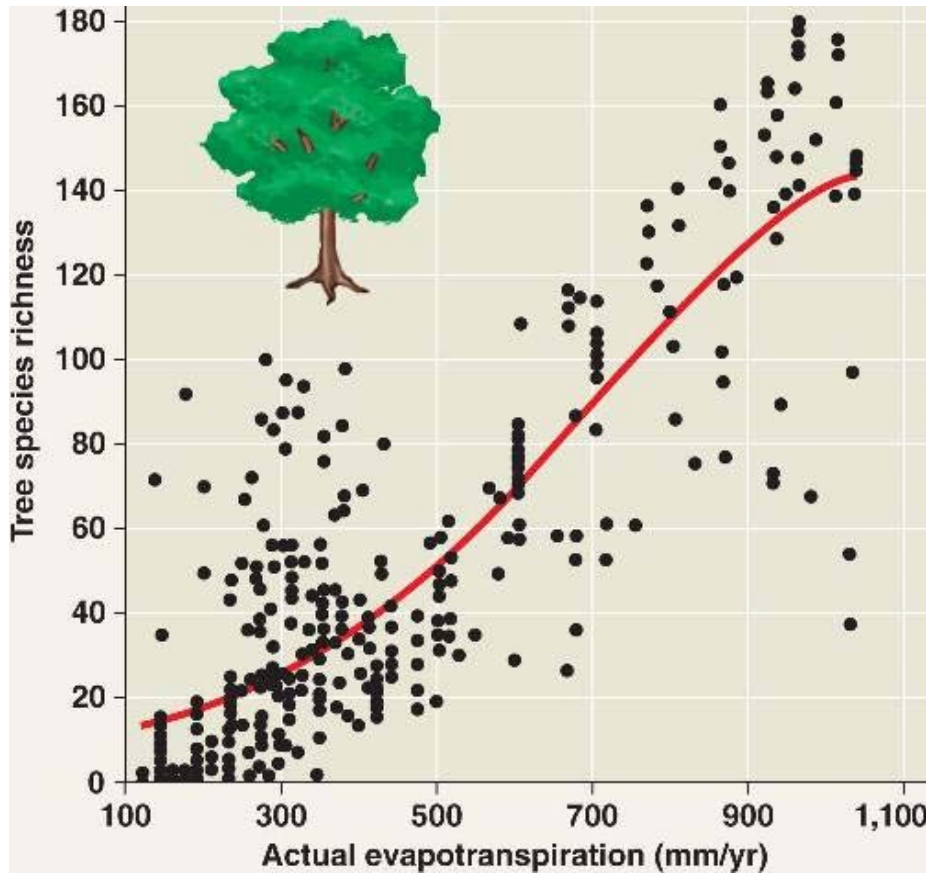
Produktivität und **Biodiversität** grundsätzlich positiv korreliert



- Fläche unter Kurve \leftrightarrow von einer Art genutzte Ressourcenmenge
- darf Minimum-Bedarf der Population nicht unterschreiten
- hohes Ressourcenangebot \rightarrow Minimalmenge bei geringer Nischenbreite entlang Qualitätsgradienten erreichbar \Rightarrow engere Einnischung möglich \Rightarrow Koexistenz vieler **Spezialisten**

Produktivität und Biodiversität

Bäume, Artenreichtum in Nordamerika



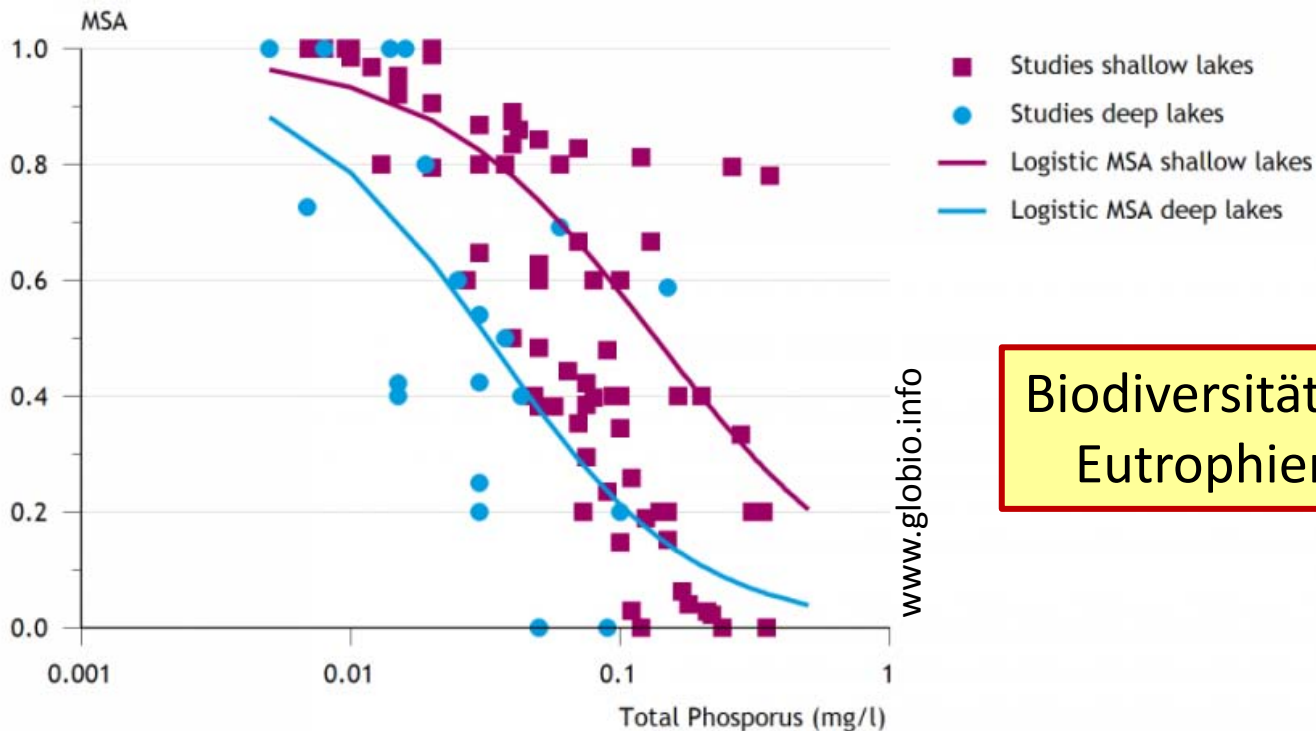
- Evapotranspiration – indirektes Maß für Primärproduktion
- Artenzahl der Bäume (regional) – eng und positiv korreliert



Species-energy theory

DJ Currie, V Paquin (1987) *Nature* **329**: 326-327

- Aber: Zusammenhang Produktivität \leftrightarrow Diversität nur in **evolutionären** Zeiträumen
- Hohe Produktivität allein – „erzeugt“ keine zusätzlichen Arten, schafft nur Voraussetzungen dafür
- Auf **ökologischer** (= kleiner räumlicher bzw. zeitlicher) **Skala**: Düngung steigert Produktivität, wirkt stark Diversität **verringert**
- Wenige Arten profitieren – Konkurrenzausschluss
 \Rightarrow **Eutrophierungs**-Problematik



Biodiversitätsverlust durch Eutrophierung in Seen

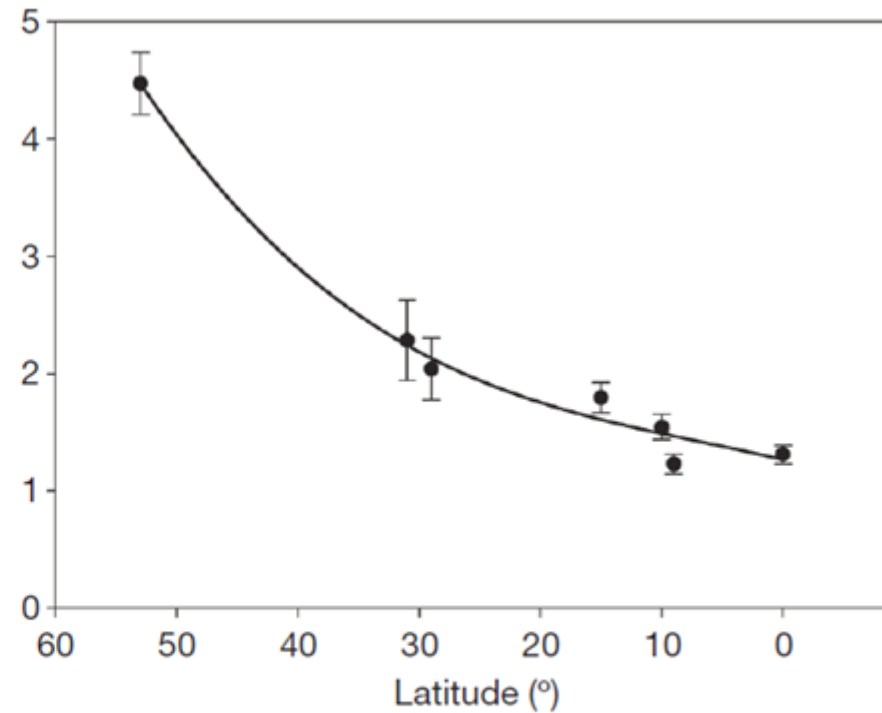
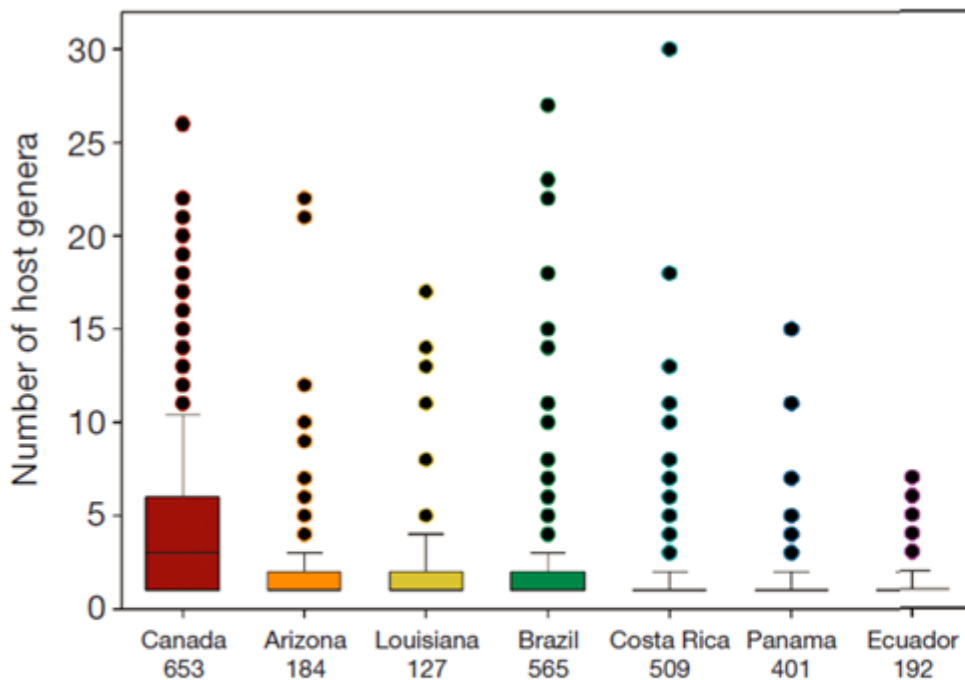
2. Nischenbreite

- konstante Ressourcenbasis und Nischenüberlappung \Rightarrow **höhere Diversität** möglich, sofern Nischen **eng** sind \rightarrow *dense species packing*
- **Spezialisierung** (\approx **Effizienz**steigerung gegenüber Konkurrenten)
 \Rightarrow Trend zur Nischenverkleinerung
- aber: Verringerung der nutzbaren Ressourcenmenge pro Art
 \Rightarrow Grenze = **Nahrungsminimum** für Populationserhalt



Beispiel: Wirtsspektren herbivorer Insekten

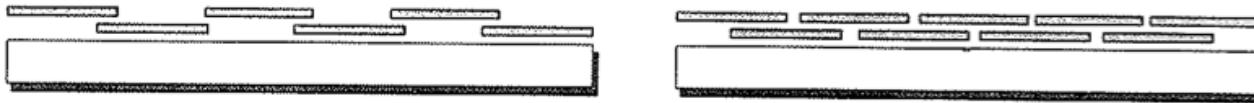
- steiler Diversitätsgradient: Tropen → gemäßigte Zonen
- zugleich: Arten in **hoch diversen** Regionen (Tropen) **enger spezialisiert**
- geringe Nischenbreite ↔ **Koexistenz** vieler Arten



LA Dyer et al (2007) *Nature* **448**: 696-699. doi:10.1038/nature05884

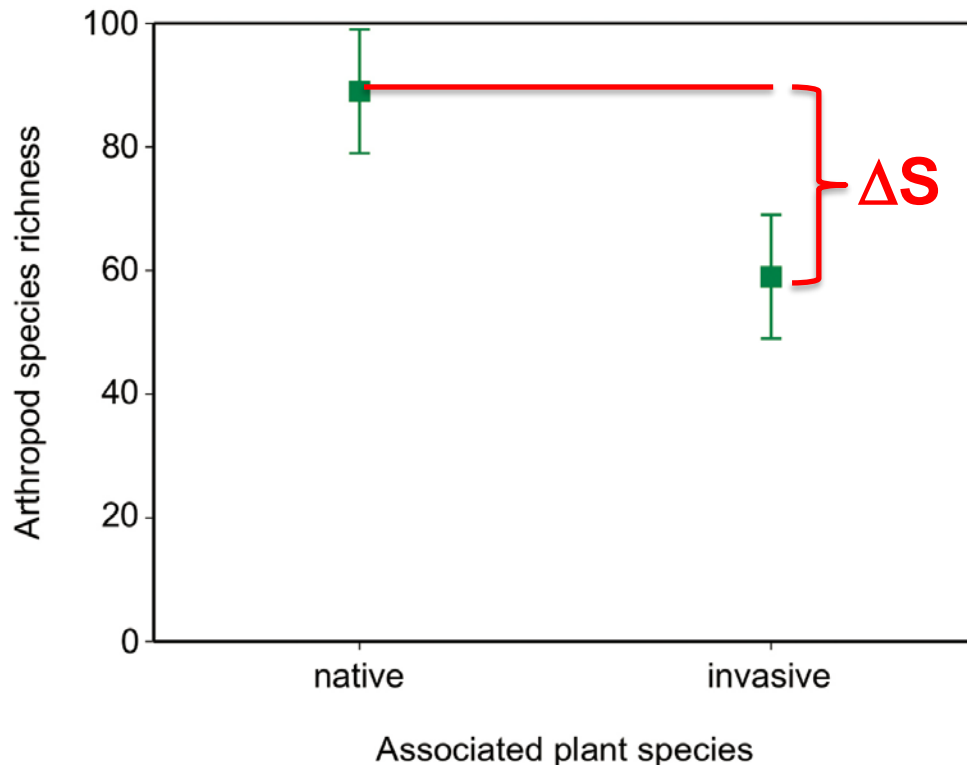
3. Nischenüberlappung

- konstante Ressourcenbasis und Nischenbreite \Rightarrow **hohe Diversität** möglich bei stärkerer Nischenüberlappung
- aber: **Konkurrenzausschluss** \Rightarrow Extinktion der schwächeren Arten
- daher: nur wenn **intra**spezifische K. \gg interspezifische K.
 \Rightarrow trotz großer Überlappung **dauerhafte Koexistenz** möglich
- oder: Nischendifferenzierung entlang **alternativer Dimensionen**



4. Sättigungsgrad der Ressourcennutzung

- Ressourcenbasis, Nischenbreite und Überlappung konstant
⇒ Steigerung der Diversität durch Besetzung **ungenutzter Reste** des Ressourcenkontinuums = „**freie Nischen**“
- reife Systeme ⇒ hohe Ressourcenausbeutung



Beispiel: invasive Pflanzen

- (noch) nicht im Gleichgewicht
- weniger assoziierte Tierarten
→ freie Nischen (= ΔS)
- mit der Zeit: Integration
in Wirtskreise → **Nutzung**

Biodiversität – Systeme abseits vom Gleichgewicht

- Nischentheorie – **Gleichgewichtskonzept** (Lotka & Volterra)
- Intrinsische **Regulation** – intra- und interspezifische Interaktionen
- Aber: stets **Variation** in **extrinsischen** Faktoren
- Periodische Veränderungen: Gezeiten, Tag/Nacht, Saisonen – vorhersagbar (Frequenz & Amplitude) ⇒ **Gleichgewicht** in Evolution erreichbar
- **Störungen** (*disturbances*) – Auslenkungen vom Gleichgewicht, **unvorhersagbar** in Eintreten und Intensität

Wirkungen von Störungen auf **Gemeinschaften** ?

Anthropogene Störungen

- **Mensch**: heute größter „Störfaktor“ der Biosphäre
⇒ „**Anthropozän**“ (Paul Crutzen)
- Einfluss übergreifend auf **alle Ökosysteme**: *global warming, acidification*, Ozon-Loch, Landnutzung, Biodiversitätskrise ...
- Natürliche Störungen: kleinere Skalen → ± rasch überwunden (Waldbrände, Wirbelstürme ...) = **ecosystem resilience**
- Beispiel: mediterrane Föhrenwälder regenerieren rasch nach Waldbränden – regelmäßig vorkommend
tropische Regenwälder haben diese Fähigkeit nicht
- Anthropogene Störungen – wirken erst seit (evolutionär) kurzer Zeit ⇒ (noch) keine „evolutionäre Antwort“

Natürliche Störungen und Biodiversität

Kurzfristig

- immer: **Verringerung** der Artenzahl (Dürre, Frost, Lawinenabgang ...)
- Ursache: Bedingungen jenseits der Toleranz und Zufallseffekte

Langfristig

- Historische Auffassung: **monoton**-reziproke Beziehung zwischen Störungshäufigkeit und Biodiversität
- *Je höher die Störungsfrequenz, desto geringer die Artenzahl*
- ***Stabilität steigert Biodiversität***
- *Diversität in Klimax-Gemeinschaften am höchsten*
- aber: empirische Befunde **oft anders!**
- Beispiel: Buchenwälder – viel geringere Artenzahl als Auwälder (trotz häufiger Störung durch schwankende Wasserstände)

Intermediate Disturbance Hypothesis (IDH)

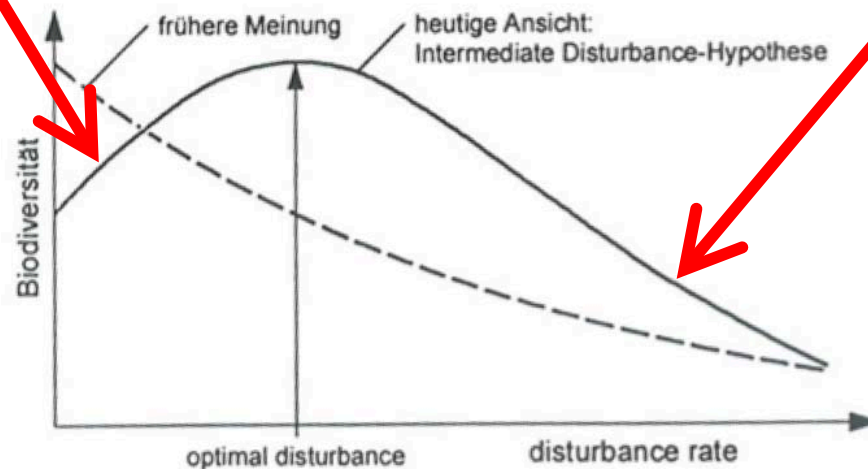
- Zusammenhang zwischen Biodiversität und Störungshäufigkeit hat Form einer **Optimumkurve**
- **Mittlere** Störungshäufigkeit bedingt **maximale** Biodiversität

Störungen selten

- intensive Konkurrenzkonflikte
- *r*-Strategen †

Störungen häufig

- nur Pionierarten überleben
- *K*-Strategen †



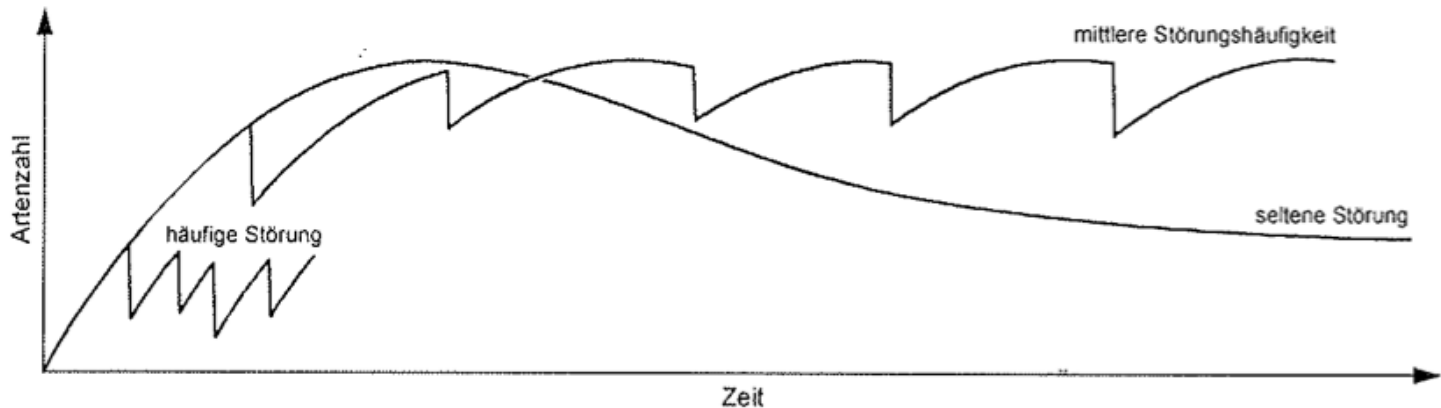
Joseph Connell

Mittlere Störungshäufigkeit

- genügend Zeit für Ausbildung von Nischenoptionen
- auch konkurrenzschwächere Pionierarten können noch überleben
- **Artenfülle** \leftrightarrow Koexistenz **verschiedener *r-K-Strategien***

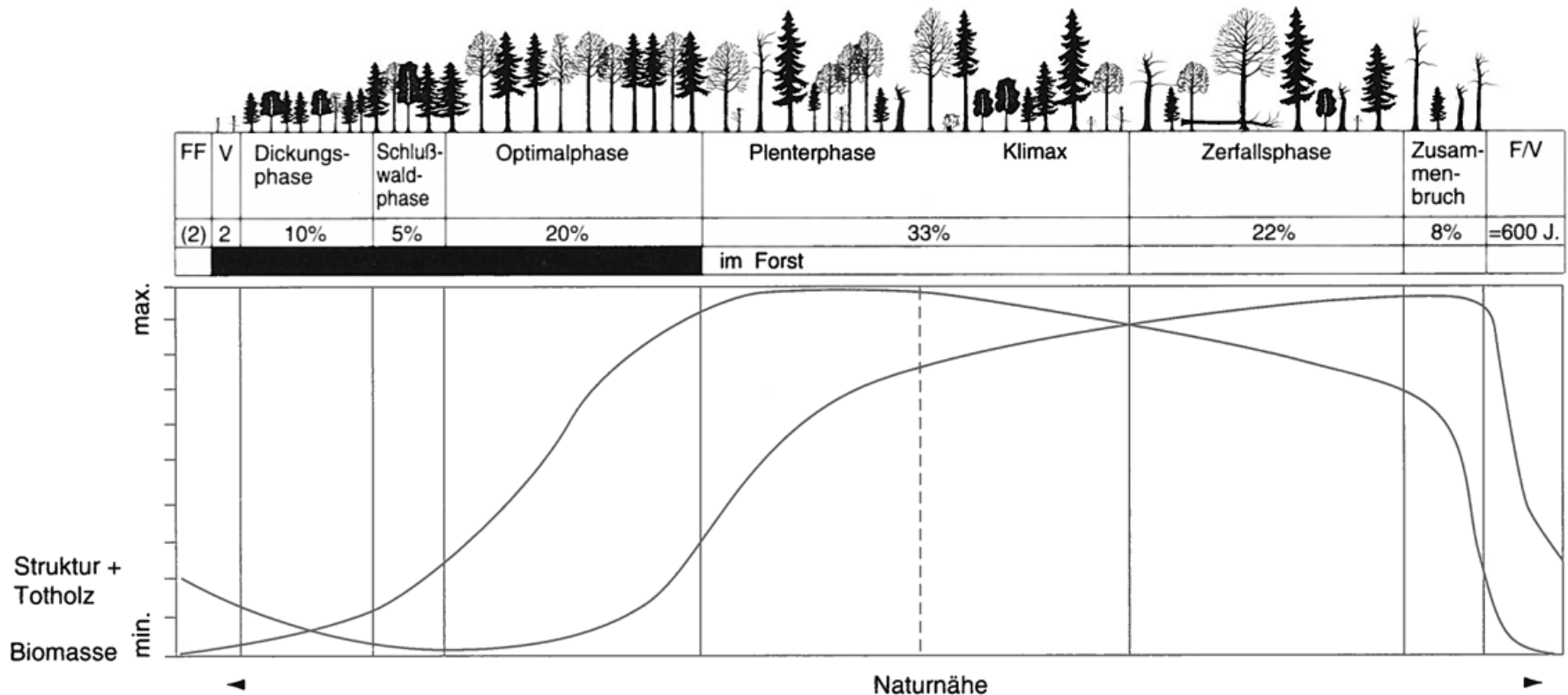
Wirkungsparameter von Störungen

- Störungshäufigkeit (*disturbance rate*)
- Ausmaß (räumlich, zeitlich): Intensität – Amplitude
- Voraussagbarkeit – Risiko der Wiederholung



Räumliches Ausmaß von Störungen

- **kleinräumige** Störungen – initiieren **Sukzessionen**
 ⇒ Landschaftsebene: Mosaik unterschiedlicher Sukzessionsstadien
- **Mosaikzyklus-Konzept**
- Wirkung von Störungen steigt mit Ausmaß
- aber oft: keine monotone Beziehung, sondern **Schwellenwerte**
Folge: **sprunghafte Änderungen** in Auswirkung auf Ökosystem



Hohe Störungsintensitäten

- **Desaster**: intensive Störung, aber einige Organismen überleben
Selektion: Richtung Störungs**resistenz**
Beispiel: Tankerunglück, Tsunami
- **Katastrophe**: völlige Extinktion aller Arten
Wiederbesiedlung aus großräumigem Artenpool → **Stochastizität!**
Beispiel: Explosion des Krakatau-Vulkans 1883 (Indonesien)



Dauer einer Störung – zwei extreme Ausprägungen

Pulse disturbance

- plötzlich auftretende Störungen – ggf. hohe Intensität (Öltanker-Unfall)
- Abstände lang genug \Rightarrow auch hohe Intensitäten nur geringe Wirkung

Press disturbance

- Dauerstress; von Systemen schwer verkraftet
- geringe Intensitäten \Rightarrow große Wirkung (= Änderung der Systemstruktur)

Voraussagbarkeit der Störung

- hohe Voraussagbarkeit verringert Wirkung
- manche Systeme von Störungsinput abhängig \rightarrow **Feuer** in Föhrenwäldern



Pinus banksiana

Feuerkeimer – Zapfen entlässt Samen erst nach Hitzeeinwirkung
Waldverjüngung NUR nach Bränden!
Pinus banksiana (westl. Nord-Amerika)

Sukzession

- (regelhafte) **Abfolge** kurzlebiger Besiedlungsstadien nach Störung
→ charakteristische **Arten-Garnituren**
- führt oft in mehreren Schritten zur **Klimax**
(Ausnahme: Phytoplankton-Sukzession – keine Klimax!)
- Primärsukzessionen ↔ Sekundärsukzessionen

Klimax

- **stabiles**, lange anhaltendes (End-)Besiedlungsstadium



Waldsukzession 10 Jahre nach Feuer (CH)

www.waldwissen.net

Sukzession – z. B. Waldregeneration nach Brand
Sequenz von Artengemeinschaften
Tendenz: *r*-Strategen → *K*-Strategen

Wie entstehen Arten-Gemeinschaften?

community assembly rules

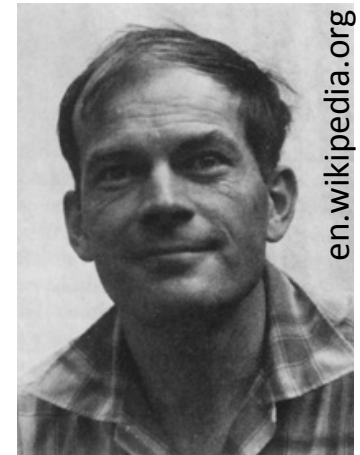
Ein Beispiel – Inseltheorie (*theory of island biogeography*)
Einfluss von Größe und Isolationsgrad eines Lebensraumes auf Biodiversität

- Inseln = räumlich abgegrenzte Bereiche
- analog: inselartige Lebensräume in (radikal abweichender) Matrix
- Moore, Oasen, Seen, Berggipfel, Löcher in Kronendach, ...;
für Parasiten: Wirt = „Insel“



Edward Wilson
1929-...

**Gleichgewichtsmodell: wie viele
Arten können sich etablieren?**



Robert MacArthur
1930-1972

Inseltheorie – Ausgangsüberlegungen

- Artenzahl = **Funktion** von **Immigration** (wirkt Diversität erhöhend) und **Extinktion** (Diversität vermindern)

Immigrationsrate I

- bei niedriger Artenzahl auf Insel **hoch**
→ Immigranten können sich leicht etablieren
- bei steigender Artenzahl **nimmt** sie überproportional **ab**
→ konkurrenzstarke Arten reduzieren Etablierungschance für Neuankömmlinge
- wenn alle Arten aus regionalem Pool auf Insel vertreten → $I = 0$

Extinktionsrate E

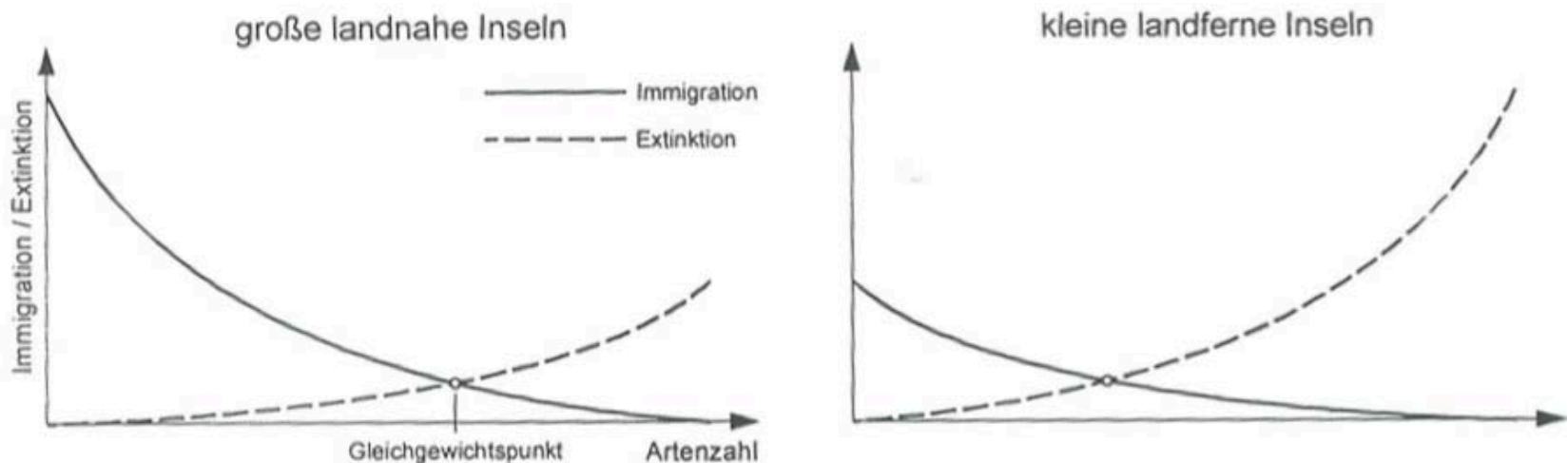
- verhält sich umgekehrt zu Immigrationsrate I
- mit steigender Artenzahl überproportional **größer**:
stärkerer Konkurrenzdruck und kleinere Populationen

Inselgröße

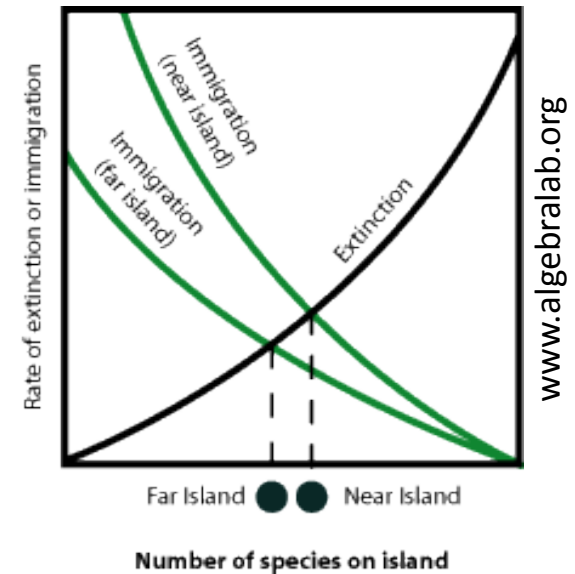
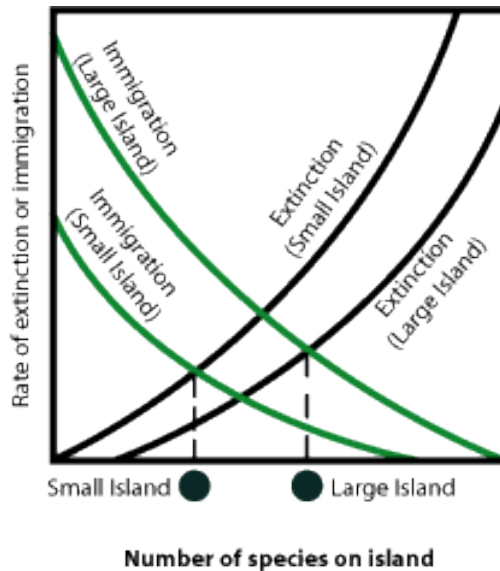
- Immigrationsrate steigt: **höhere Trefferrate** bei Besiedlung
(und: mehr unterschiedliche Lebensräume \approx Umwelt-**Heterogenität**)
- Extinktionsrate sinkt: größere Umwelt**kapazität** (zudem: Heterogenität)

Abstand zur Quelle der Besiedlung

- Immigrationsrate sinkt: **geringere Trefferrate** bei Besiedlung
- Extinktionsrate: bleibt unbeeinflusst



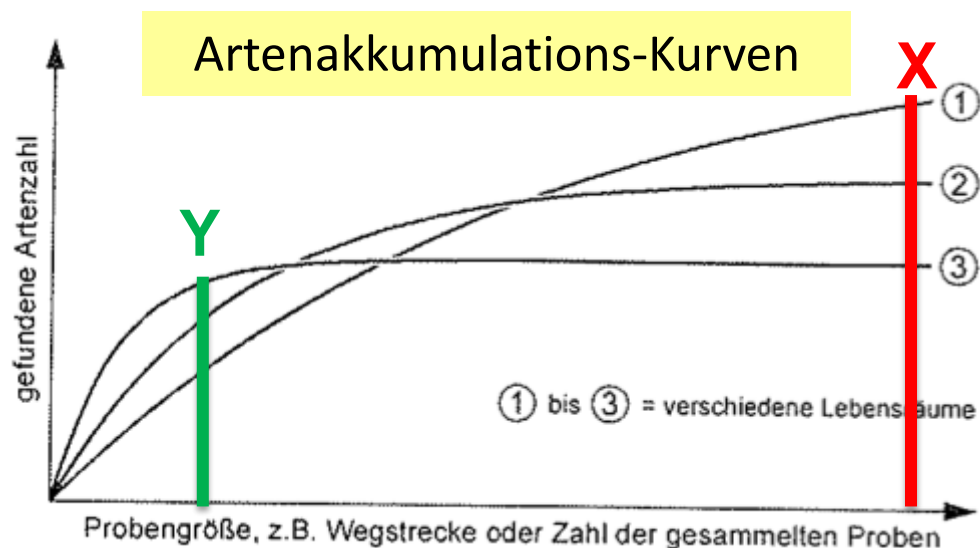
Gleichgewicht: **Schnittpunkt** Immigration \leftrightarrow Extinktion



- Artenbestand einer Insel – ständiger **Turnover**:
Neubesiedlung \Leftrightarrow Aussterben
- Artenzahl (annähernd) konstant = **dynamisches Gleichgewicht**
- Inselgröße & Landferne bestimmen Immigrations- & Extinktionsrate
 \Rightarrow Lage des Schnittpunktes
- Artenzahl = **charakteristische Größe** einer Insel
- zunehmende Inselgröße bzw. Nähe zum Festland \Rightarrow Artenzahl \uparrow

Messung und Beschreibung der Biodiversität

- (beobachteter) Artenreichtum (*species richness*) – häufigstes Maß
- aber: Ermittlung oft **schwierig** (kleine Organismen, kryptisches Verhalten, Seltenheit usw.)
- Erfassung des Arteninventars über **Stichproben** – meist unvollständig
- erst bei **gesättigter Artenakkumulation**: $S_{obs} = S_{total}$
sonst: S_{obs} oft **unzuverlässiges** Maß der „Diversität“



Erfassung X:

① > ② > ③

Erfassung Y:

③ > ② > ①

- Ergebnis vom Grad der **Erfassung** bestimmt

Maßzahlen für Gemeinschafts-Strukturen

- **Artenreichtum** (beobachtet oder standardisiert) – ignoriert Häufigkeitsverhältnisse der Organismen
- **Dominanz** – relative Häufigkeit einer Art im Lebensraum; Verhältnis ihres Bedeutungswertes zur Gesamtheit aller Arten

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

p_i = Dominanz der Art i

n_i = Bedeutungswert der Art i

N = Gesamtheit der
Bedeutungswerte aller Arten

Bedeutungswert (*importance value*) – alternative Datengrundlagen

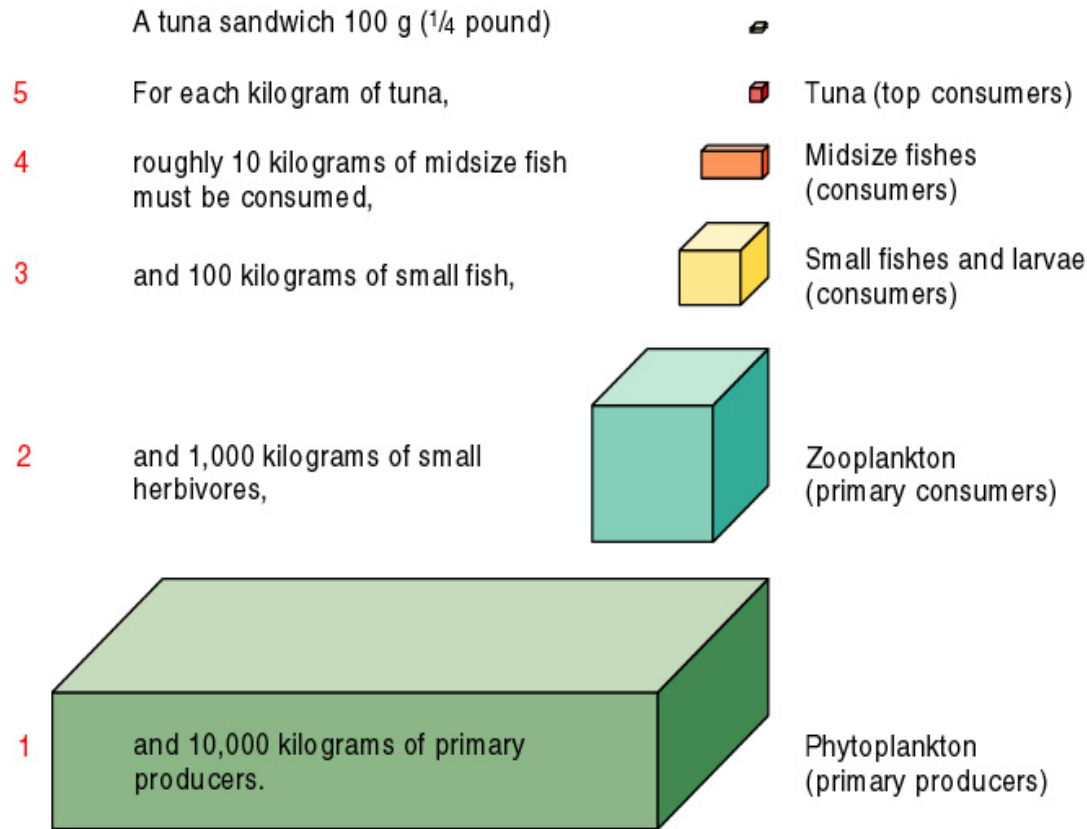
- **Individuenzahl**: etwa gleich große, gleich aktive Individuen
- **Biomasse**: berücksichtigt Körpergrößen, aber nicht immer sinnvoll (z.B.: Masse wichtig für Pools, aber nicht notwendig für Flüsse)
- **Energiefluss**: funktionell repräsentativste Grundlage;
aber: artspezifische Messung schwierig

Ursachen für Dominanz-Unterschiede

- Kontinuum: Häufigkeit ↔ Seltenheit
- **innerhalb Gilde** bzw. Trophie-Ebene – „Passung“ des Lebensraums, Ressourcenverfügbarkeit, Konkurrenzstärke...
- auch Ausdruck der Überlebensstrategie:
häufige Arten → größere Überlebensreserven, können starke Dezimierungen überstehen; aber: attraktives Ziel für Räuber
- **seltene Arten**: unattraktiver als Ressourcen für Räuber
aber: **Zufall**sereignisse führen leichter zu Extinktion
- zwischen Trophie-Ebenen im Nahrungsnetz – **Wirkungsgrad** zu höheren trophischen Niveaus geringer → Organismen seltener
= trophische Pyramide

Trophische Pyramide (*trophic pyramid*)

Trophic Level



© 2002 Brooks/Cole, a division of Thomson Learning, Inc.

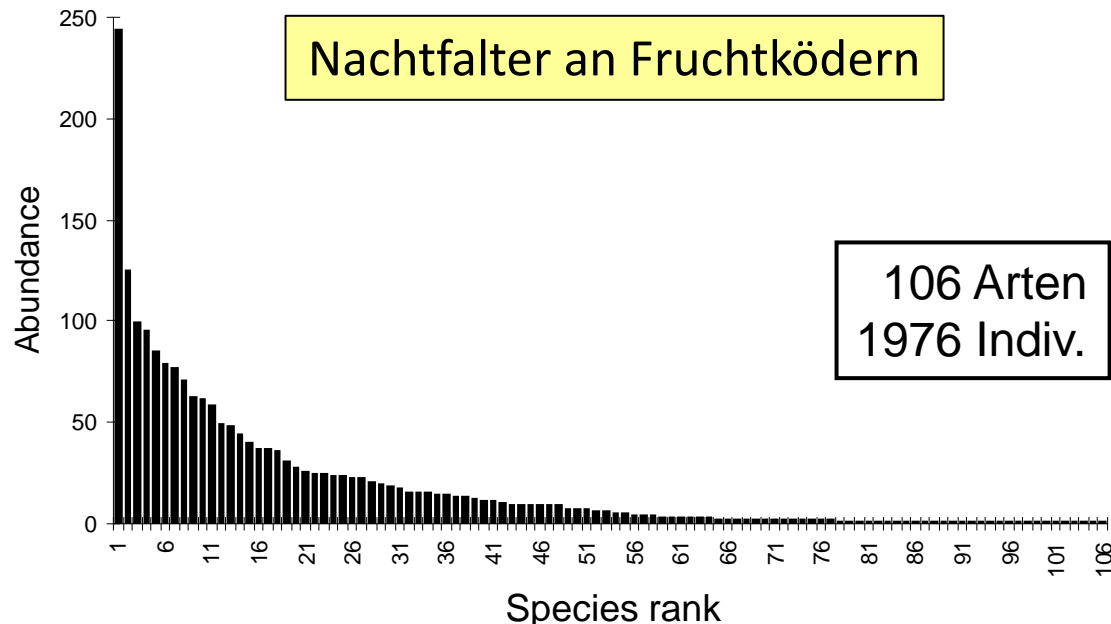
- Nahrungsbeziehungen von Autotrophen und Heterotrophen
- zumeist: **10-fache Abnahme der Biomasse** von einer Trophie-Ebene zur nächst höheren

Dominanz-Diversität

- Verknüpfung der beiden Kenngrößen: **Artenzahl** mit **Dominanz**
⇒ realistischeres Bild der lokalen Biodiversität

Zwei Darstellungsformen

- Rang-Häufigkeits-Diagramme (*rank-frequency distribution*)
- Diversitäts-Indizes – daraus abgeleitet; Geometrie der Verteilungen
- Einsicht in **Prozesse** bei der **Strukturierung** von Gemeinschaften

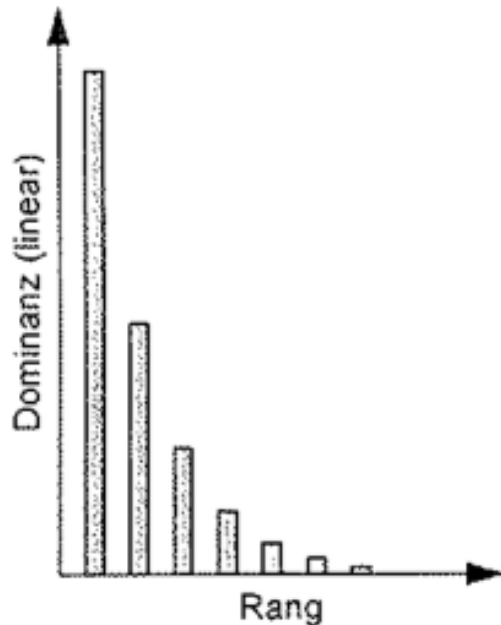


Rang-Häufigkeits-Diagramme (*Rank-frequency distributions*)

Zwei (von vielen) Modell-Typen:

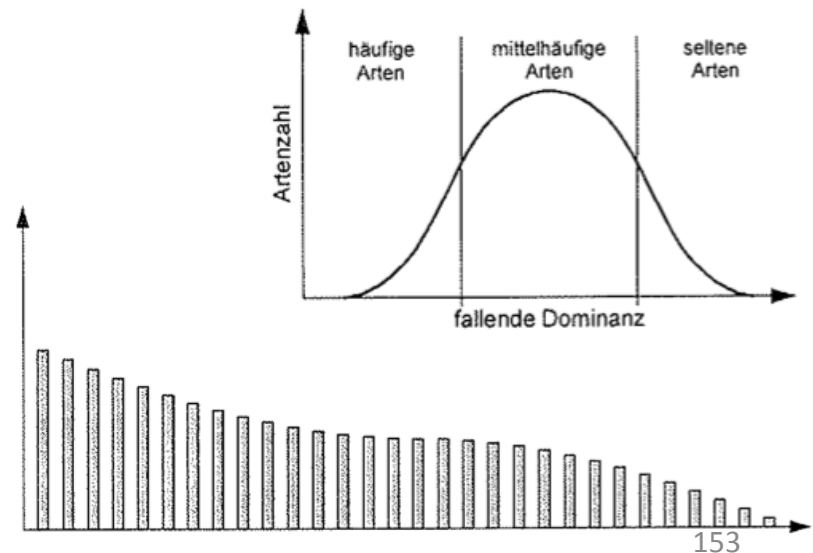
Niche Preemption Model

- eine Art dominiert, sichert sich größten Teil der Ressourcen
- starkes Gefälle der Dominanzen
- artenarme Regionen, gestörte Systeme, frühe Sukzessionsstadien



Broken Stick Model

- Dominanzen \pm Lognormal-verteilt
- wenige Arten dominant, viele Arten mittlerer Abundanz, wenige sehr selten
- hoch diverse Systeme \rightarrow Klimax, „Gleichgewicht“



Diversitäts-Maße

- aus **Form** der Arten-Abundanz-Verteilung – *,true diversity'*
- verschiedene Ansätze (*Hill numbers; Fishers alpha, ...*)
- sehr universell: **Shannon-Diversität H_S**
steigt mit Artenzahl und Gleichverteilung der Arten

$$H_S = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

$$H_{\min} = 0; H_{\max} = \ln S$$

- überlegen: **exponentielle** Form
= *effective number of species*
 $\exp(H_{\min}) = 1; \exp(H_{\max}) = S$

$$\exp(H_S) = e^{H_S} = e^{-\sum p_i \cdot \ln p_i}$$

- dazu **Equitabilität (evenness) E**

Verhältnis zw. errechnetem und bei gegebener Artenzahl maximal möglichem Shannon-Index

→ Maß für **Homogenität** der Abundanzen: $E_{\min} = 0; E_{\max} = 1$

S = Gesamtartenzahl
 p_i = Anteil der Art i an
Gesamtstichprobe

$$E = \frac{H_S}{H_{\max}} = \frac{H_S}{\ln S} \quad \text{bzw.} \quad E = \frac{e^{H'}}{S}$$

Diversität und trophische Struktur

- Artenzahl und Häufigkeitsverhältnisse der Arten innerhalb eines Trophie-Niveaus – variieren zwischen Systemen
- zwei extreme Ausprägungen

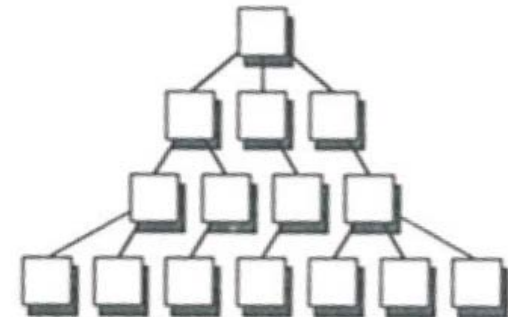
Große horizontale Diversität

- viele Arten innerhalb eines Niveaus
- nur wenige Stufen übereinander
- typisch für *terrestrische* Systeme



Große vertikale Diversität:

- Homogenität des Mediums behindert Nischentrennung
- Konkurrenzausschluss verhindert Entwicklung hoher Diversität auf gleichem Niveau
- typisch für *aquatische* Systeme



Biodiversität – Rückblick

- zentrale Eigenschaft **jeder Lebensgemeinschaft**
- Determinanten: Ressourcen, Abiotik, Besiedlungsdynamik, trophische Gefüge
- **Anzahl, Häufigkeit** und **Verschiedenartigkeit** der Organismen
- Artendiversität → **funktionelle** und **phylogenetische** Diversität
- Bedeutung für **Ökosystem-Funktionalität**

- I. Every species contributes a new function
- II. Many species functionally important
- III. Few species functionally singular

