

**bio**  
biologie

Thomas M. Smith  
Robert L. Smith

# Ökologie

6., aktualisierte Auflage

Benjamin Cummings

PEARSON  
Studium



läutert, der durchschnittlichen Restlebensdauer in Jahren, die in einem bestimmten Alter noch zu erwarten ist.

## Unterschiedliche Typen von Lebenstafeln unterstützen die Entschlüsselung der Kohorten- und Altersstruktur

# 10.3

Es gibt zwei verschiedene Typen von Lebenstafeln. Der erste ist die **Kohorten-** oder **dynamische („horizontale“) Lebenstafel**. Diesem Typ gehört die ► Tabelle 10.1 mit den Grauhörnchen an. Hierbei wird der Lebenslauf einer Gruppe von Individuen, die zu einem bestimmten Zeitpunkt geboren wurden, von der Geburt bis zum Tod verfolgt, zum Beispiel eine Gruppe von Personen, die 1955 geboren wurden. Eine Modifikation dieses dynamischen Lebenstafeltyps ist die **ge-**

**mischte dynamische Lebenstafel**. Hierbei werden die Kohorten von Individuen mehrerer Jahrgänge eines beieinanderliegenden Zeitraumes zusammengefasst. Mit einer solchen Lebenstafel könnte man beispielsweise das Schicksal einer Gruppe von Menschen der Jahrgänge 1955, 1956 und 1957 verfolgen.

Den zweiten Typ stellen die **statischen („vertikalen“) Lebenstafeln** dar. Er beruht auf einem Querschnitt durch die Population zu einem bestimmten Zeitpunkt. Über Stichproben erhält man auf diese Weise eine Altersklassenverteilung. Obwohl dieser Typ sehr viel einfacher zu erstellen ist, müssen doch vorab eine Reihe von wichtigen Annahmen hypothetisch zugrunde gelegt werden: erstens, dass in der Stichprobe die Altersklassen gemäß ihrer tatsächlichen Verteilung in der Population vertreten sind, und zweitens, dass die altersspezifischen Geburten- und Sterberaten über die Zeit konstant geblieben sind.

Die meisten Lebenstafeln wurden für Wirbeltierarten erstellt, die ein höheres Alter erreichen und überlappende Generationen aufweisen, so auch für den Menschen. Viele Tierarten, insbesondere Insekten, leben dagegen nur eine kurze Zeitspanne, oft nur wenige Tage und Wochen. Da in einem solchen Fall niemals mehrere Generationen synchron nebeneinander vorkommen können, gehören alle diese Individuen derselben Altersklasse an. Zur Ermittlung der  $n_x$ -Werte beobachten wir eine natürliche Population mehrmals im Laufe eines Jahres und schätzen dabei jedes Mal ihre Größe. Bei vielen Insektenarten kann man die  $n_x$ -Werte auch auf die verschiedenen Entwicklungsstadien von Ei, Larve, Puppe bis zum adulten Tier (Imago) ermitteln. Liegen zudem Beobachtungen über Witterungsverlauf, Anzahl von Räubern und Parasiten oder Häu-

Tabelle 10.1

### Lebenstafel für eine Population von Grauhörnchen

x	$n_x$	$I_x$	$d_x$	$q_x$
0	530	1,0	371	0,7
1	159	0,3	79	0,5
2	80	0,15	32	0,4
3	48	0,09	27	0,55
4	21	0,04	16	0,75
5	5	0,01	5	1,0

Tabelle 10.2

### Lebenstafel für eine Population von Schwammspinnern

x	$n_x$	$I_x$	$d_x$	$q_x$
Eier	450	1,000	135	0,300
Larvenstadien I–III	315	0,700	258	0,819
Larvenstadien IV–VII	57	0,127	33	0,582
Vorpuppen	24	0,053	1	0,038
Puppen	23	0,051	7	0,029
Adulttiere	16	0,036	0	1,000

Quelle: Daten aus Sharitz/Campbell, 1969

Tabelle 10.3

### Lebenstafel für eine Population von *Sedum smallii*

x	$I_x$	$d_x$	$q_x$
Produzierte Samen	1,000	0,16	0,160
Keimfähige Samen	0,840	0,630	0,750
Gekeimte Samen	0,210	0,177	0,843
Etablierte Pflanzen	0,033	0,009	0,273
Jungpflanzen	0,024	0,010	0,417
Reife Pflanzen	0,014	0,014	1,000

Quelle: Daten aus Sharitz/Campbell, 1973

## QUANTITATIVE ÖKOLOGIE

### ■ Lebenserwartung



Die meisten von uns sind nicht mit Lebenstafeln vertraut, doch jeder kennt Aussagen wie: „Nach Angaben einer Statistik aus dem Jahr 2000 beträgt die durchschnittliche Lebenserwartung eines neugeborenen männlichen Säuglings in Deutschland 74,4 Jahre und diejenige eines weiblichen Säuglings 80,6 Jahre.“ Was bedeutet dies genau? Was versteht man unter Lebenserwartung? Die Lebenserwartung ( $e_x$ ) gibt üblicherweise die durchschnittliche Lebensdauer in Jahren an, die ein Individuum von seiner Geburt an erwarten kann. Lebenstafeln hingegen dienen zur Berechnung altersspezifischer Lebenserwartungen ( $e_x$ ), das heißt die durchschnittliche Restlebensdauer eines Individuums des Alters  $x$ . Als Beispiel für die Berechnung der Lebenserwartung einer Population können wir die Lebenstafel für die Population von Grauhörnchenweibchen aus Tabelle 10.1 zugrunde legen.

Der erste Schritt zur Ermittlung von  $e_x$  ist die Berechnung von  $L_x$  aus den  $n_x$ -Werten der Lebenstafel.  $L_x$  ist die mittlere Individuenzahl, die in dem Intervall zwischen  $x$  und  $x + 1$  Jahren am Leben ist. Sie wird errechnet aus dem Mittelwert von  $n_x$  und  $n_{x+1}$ . Dabei wird angenommen, dass die Sterblichkeit innerhalb jeder Altersklasse gleichmäßig über das Jahr verteilt ist.

$x$	$n_x$	$L_x$	
0	530	344,5	$= (n_0 + n_1) / 2 = (530 + 159) / 2 = 344,5$
1	159	119,5	$= (n_1 + n_2) / 2 = (159 + 80) / 2 = 64$
2	80	64,0	
3	48	34,5	
4	21	13,0	$= (n_5 + n_6) / 2 = (5 + 0) / 2 = 2,5$
5	5	2,5	

Dann wird aus den  $L_x$ -Werten  $T_x$  die Gesamt-Restlebensdauer aller Individuen der Altersklasse  $x$  berechnet. Hierzu werden alle  $L_x$ -Werte der Tabelle kumulativ von unten nach oben bis zum Alter  $x$  aufaddiert.

$x$	$L_x$	$T_x$	
0	344,5	578,0	$= L_0 + L_1 + L_2 + L_3 + L_4 + L_5$
1	119,5	233,5	$= 344,5 + 119,5 + 64 + 34,5 + 13 + 2,5 = 578$
2	64,0	114,0	
3	34,5	50,0	$= L_4 + L_5 = 13 + 2,5 = 15,5$
4	13,0	15,5	
5	2,5	2,5	$= L_5 = 2,5$

figkeit von Krankheiten vor, dann können die Todesfälle auch mit einer möglichen Ursache in Verbindung gebracht werden.

In ► Tabelle 10.2 ist das Schicksal einer Kohorte, entstanden aus 450 Schwammspinner-Eiern (*Lymantria dispar*), dargestellt. Als Altersintervalle sind die verschiedenen Entwicklungsstadien angegeben, die jedoch unterschiedlich lang dauern. Die Spalte  $n_x$  gibt die Zahl der Überlebenden in jedem Entwicklungssta-

Bei unseren Grauhörnchen ist  $T_0 = 578$ . Das heißt, die 530 Individuen der Population erlebten insgesamt 578 Lebensjahre (davon einige nur ein Jahr, andere bis zu fünf Jahren).

Nun errechnet man die Lebenserwartung für jede Altersklasse ( $e_x$ ) durch Division der  $T_x$ -Werte durch die entsprechenden  $n_x$ -Werte, das heißt, man teilt die Gesamtzahl der Restlebenserwartungen der Individuen jeder Altersgruppe durch die Zahl der Individuen jeder dieser Gruppen.

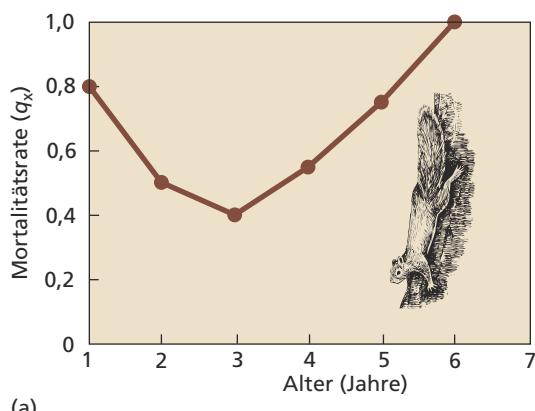
$x$	$n_x$	$T_x$	$e_x$	
0	530	578,0	1,09	$= T_0 / n_0 = 578 / 530 = 1,09$
1	159	233,5	1,47	
2	80	114,0	1,43	$= T_2 / n_2 = 114 / 80 = 1,43$
3	48	50,0	1,06	
4	21	15,5	0,75	
5	5	2,5	0,50	

Man erkennt, dass sich die Lebenserwartung mit dem Alter verändert. Neugeborene Grauhörnchen dieser Population hatten nur eine durchschnittliche Lebenserwartung von 1,09 Jahren. Bei denjenigen, die ihr erstes Lebensjahr vollendeten, stieg die Lebenserwartung jedoch auf 1,47. Auch für die Altersklasse der Zweijährigen blieb die Lebenserwartung hoch. Sie sank erst danach für die übrigen Altersklassen wieder ab.

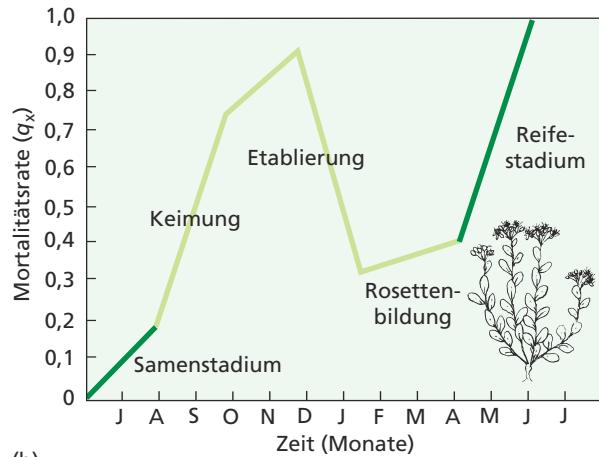
- 1 Warum steigt die Lebenserwartung für die Individuen, die das erste Lebensjahr überlebt haben (von 1,09 für Neugeborene auf 1,47 Jahre)?
- 2 Was hat einen größeren Einfluss auf die Lebenserwartung eines Neugeborenen (Altersklasse 0): ein Rückgang der Sterberate für Individuen der Altersklasse 0 um 20 Prozent ( $x = 0$ ) oder ein gleich hoher Rückgang für Individuen der Altersklasse 4 ( $x = 4$ )? Warum?

dium an, die Spalte  $d_x$  eine Übersicht über die jeweiligen Todesfälle.

Bei der Populationsentwicklung von Pflanzen sind Lebenstafeln für die Untersuchung von drei Fragestellungen besonders nützlich: (1) Überlebensraten von Keimlingen, (2) Populationsdynamik mehrjähriger Pflanzenarten, die als Keimlinge markiert wurden, und (3) Lebenszyklen einjähriger (annueller) Pflanzen. Ein Beispiel für Letztere ist in ► Tabelle 10.3 darge-



(a)



(b)

**Abbildung 10.6:** Beispiele für Mortalitätskurven (a) der Population der Grauhörnchen aus Tabelle 10.1 und (b) der Population von *Sedum smallii* aus Tabelle 10.3.

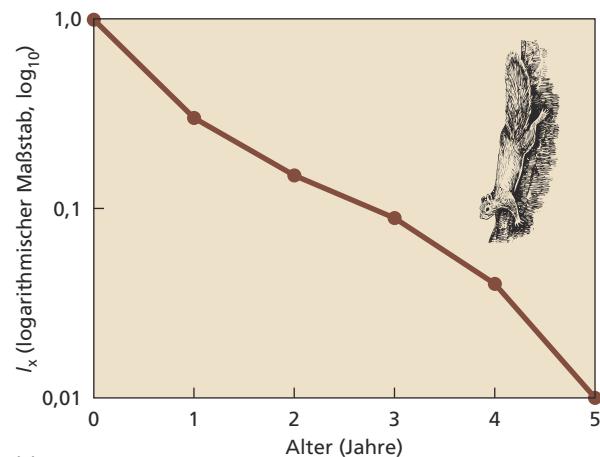
stellt, eine Lebenstafel für den einjährigen Mauerpfeffer *Sedum smallii*. Als Beginn des Lebenszyklus wurde der Zeitpunkt der Samenbildung gewählt. Die Spalte  $I_x$  gibt den Anteil der zu Beginn jedes Entwicklungsstadiums noch lebenden Pflanzenindividuen an und die Spalte  $d_x$  enthält den Anteil der abgestorbenen Pflanzenindividuen – und nicht die absolute Anzahl der Individuen wie in den anderen Beispielen.

## Lebenstafeln liefern Daten für Überlebens- und Mortalitätsdiagramme

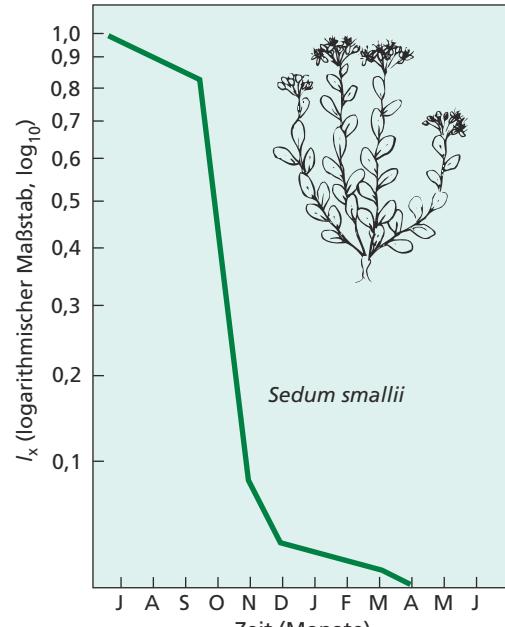
### 10.4

Die Daten aus Lebenstafeln können unterschiedlich grafisch dargestellt werden: als **Mortalitätskurve** auf der Grundlage der  $q_x$ -Werte und als **Überlebenskurve** auf der Basis der  $I_x$ -Daten. Mortalitätskurven stellen die Mortalitätsraten (in Form der  $q_x$ -Werte) in einen Alterszusammenhang. ► Abbildung 10.6 zeigt die Mor-

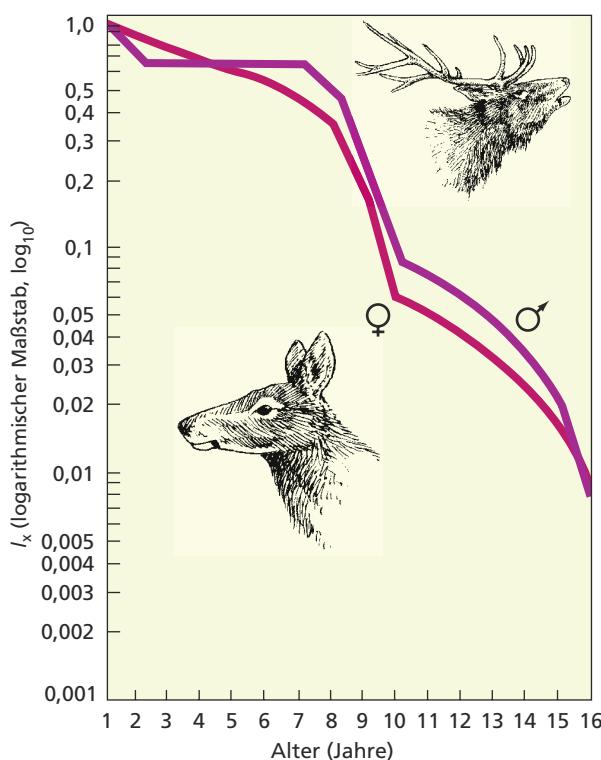
talitätskurven für die Lebenstafeln aus Tabelle 10.1 (Grauhörnchen) und Tabelle 10.3 (*S. smallii*). Bei der Kurve für die Grauhörnchenpopulation (Abbildung 10.6a) kann man zwei Bereiche unterscheiden: eine *juvenile* Phase mit hoher Mortalität (bis ein Jahr) und eine *postjuvenile* Phase (erstes bis drittes Jahr), während der die Sterberate einen Minimalwert erreicht. Danach steigt sie wieder deutlich an. Bei Pflanzenarten können diese Kurven komplexere Muster annehmen, je nachdem, ob die Pflanze ein- oder mehrjährig ist und wie die Altersstruktur der Population aussieht. So



(a)



**Abbildung 10.7:** Überlebenskurven der (a) Population der Grauhörnchen aus Tabelle 10.1 und (b) der Population des Mauerpfeffers *Sedum smallii* aus Tabelle 10.3.



**Abbildung 10.8:** Vergleich der Überlebenskurven von männlichen Rothirschen und Hirschkühen (*Cervus elaphus*) (nach Lowe, 1969).

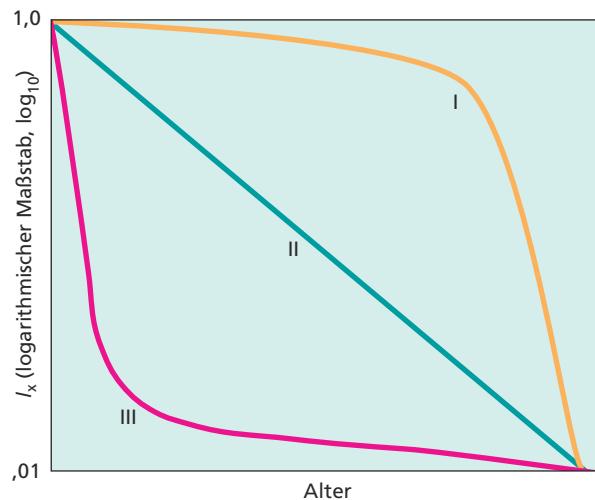
sind die Mortalitätsraten für die *Sedum*-Population in Abbildung 10.6 hoch und sie sinken, wenn sich die Keimlinge erst einmal etabliert haben.

Überlebenskurven bilden die  $l_x$ -Werte aus den Lebenstafeln in Abhängigkeit vom jeweiligen Lebensalter ab. Dabei werden das Zeitintervall auf der x-Achse und die Überlebensrate auf der y-Achse abgetragen. Als Maßstab für  $l_x$  dient allerdings hier der dekadische Logarithmus ( $\log_{10}$ ). ► Abbildung 10.7 zeigt die Überlebenskurven der Lebenstafeln von Tabelle 10.1 (Grauhörnchen) und Tabelle 10.3 (*Sedum smallii*).

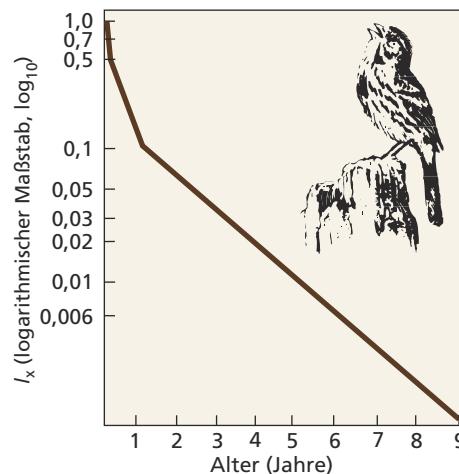
Lebenstafeln und Überlebensdiagramme beruhen auf den Daten der Population einer Art, die zu bestimmten Zeitpunkten und unter bestimmten Umweltbedingungen erhoben wurden. Es handelt sich dabei um jeweilige Momentaufnahmen. Aus diesem Grund sind Überlebenskurven auch zum Vergleich bestimmter Zeitspannen, Lokalitäten oder zwischen Geschlechtern geeignet (► Abbildung 10.8).

**Überlebenskurven** lassen sich einem von drei Grundtypen zuordnen (► Abbildung 10.9). Wenn Individuen in der Regel ihre physiologisch mögliche Lebensspanne ausschöpfen, ist die Überlebensrate über diese gesamte Zeit hoch und sie nimmt erst gegen Ende

rasch ab (Kurventyp I, konvex). Ein solcher Verlauf ist für den Menschen und viele Säugetierarten typisch. Er wurde aber auch bei einigen Pflanzenarten festgestellt. Verändert sich die Überlebensrate mit dem Alter nicht, ist dies im Überlebensdiagramm durch eine Gerade belegt (Typ II). Dieser Verlauf ist charakteristisch für adulte Vögel, Nagetiere und Reptilien sowie für zahlreiche mehrjährige Pflanzenarten. Sind die Mortalitätsraten im Jugendalter extrem hoch – wie zum Beispiel bei Austern, Fischen, vielen wirbellosen Tierarten und den meisten Pflanzenarten einschließlich der meisten Baumarten –, ist der Kurvenverlauf konkav (Typ III). Bei diesen drei Kurventypen handelt es sich um „ideale“ Kurven, mit denen reale Kurven dann ver-



**Abbildung 10.9:** Die drei Grundtypen von Überlebenskurven.



**Abbildung 10.10:** Überlebenskurve für die Singammer (*Melospiza melodia*). Der Kurvenverlauf ist für Vogelarten typisch: Nach einer Phase hoher juveniler Mortalität (Kurventyp III) wird die Kurve linear (Typ II) (nach Johnson, 1956).

glichen werden können. Viele Überlebenskurven entsprechen in verschiedenen Lebensstadien einer Art unterschiedlichen Typen (► Abbildung 10.10).

## Geburtenraten sind altersabhängig

# 10.5

Übereinkunftsgemäß werden Geburtenraten in Geburten pro 1000 Individuen einer Population und pro Zeiteinheit angegeben. Diese Zahl ermittelt man, indem man die Zahl der Geburten pro Zeiteinheit (in der Regel pro Jahr) durch die Populationsgröße zu Beginn dieses Zeitraums teilt und mit 1000 multipliziert. Diese Zahl ist die **rohe Geburtenrate** oder **allgemeine Geburtenziffer**.

Dieser Wert lässt sich durch Berücksichtigung zweier wichtiger Faktoren noch weiter präzisieren. Erstens bringen in einer sich sexuell reproduzierenden Population (siehe Abschnitt 8.2) nur Weibchen Jungtiere zur Welt bzw. legen Eier. Zweitens variiert die Geburtenrate von Weibchen in der Regel mit dem Lebensalter. Daher kann man die Geburtenrate genauer in Form der Anzahl der Geburten pro Weibchen des Alters  $x$  angeben. Da der Populationszuwachs eine Funktion der Reproduktion der Weibchen ist, kann man zudem die altersspezifische Geburtenrate noch weiter präzisieren, indem man nur den Mittelwert der Anzahl der weiblichen Nachkommen berücksichtigt, die ein Weibchen einer bestimmten Altersgruppe produziert ( $b_x$ ). Eine Lebenstafel für diese **altersspezifische Geburtenrate** bei der Population der Grauhörnchen (*Sciurus carolinensis*) aus Tabelle 10.1 würde dann wie folgt aussehen:

$x$	$b_x$
0	0
1	2
2	3
3	3
4	2
5	0
$\Sigma$	10

In der Altersklasse 0 gebären die Weibchen noch keine Jungen, daher ist hier der  $b_x$ -Wert gleich 0. Die durchschnittliche Anzahl weiblicher Nachkommen eines Weibchens der Altersklasse 1 ist gleich 2. Bei Weibchen der Klasse 2 und 3 steigt dieser Wert auf 2 und 3. Bei den vierjährigen Weibchen fällt er dann wieder auf 2 zurück. Fünfjährige Weibchen reproduzieren sich nicht mehr; der  $b_x$ -Wert ist hier gleich 0.

Die Summe der  $b_x$ -Werte aller Altersklassen (be-

zeichnet durch den griechischen Großbuchstaben  $\Sigma$  [Sigma]) liefert eine Schätzung der durchschnittlichen Zahl der weiblichen Nachkommen, die ein Weibchen in seiner Lebenszeit hervorbringen kann, die so genannte **Bruttoreproduktionsrate**. In unserer Grauhörnchenpopulation beträgt dieser Wert 10. Der Wert beruht jedoch auf der Voraussetzung, dass jedes Weibchen tatsächlich mindestens fünf Jahre alt wird. Wichtig wäre es jedoch, einen Wert für die Nettoreproduktionsrate zu erhalten, der nicht nur die altersspezifische Geburtenrate berücksichtigt, sondern auch die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Weibchen bis zu einem bestimmten Alter tatsächlich überlebt.

## Geburten- und Überlebensrate bestimmen die

# Nettoreproduktionsrate 10.6

Wir können nun die Werte unserer Grauhörnchenpopulation auch zur Aufstellung einer **Fekunditätstafel** nutzen (► Tabelle 10.4). In eine Fekunditätstafel gehen die Daten der Überlebensraten ( $I_x$ ) und die altersspezifischen Geburtenraten ( $b_x$ ) aus der oben aufgeführten Lebenstafel ein. Obwohl  $b_x$  zunächst mit dem Alter steigen kann, nimmt doch die Überlebensrate ( $I_x$ ) mit jeder Altersklasse ab. Um eine zunehmende Mortalität zu berücksichtigen, multiplizieren wir daher alle  $b_x$ -Werte mit den zugehörigen  $I_x$ -Werten, den Überlebensraten. Der daraus resultierende Wert,  $I_x b_x$ , bezeichnet die durchschnittliche Anzahl der in jeder Altersgruppe geborenen Weibchen unter Berücksichtigung der jeweiligen Überlebenswahrscheinlichkeit der Muttertiere.

**Tabelle 10.4**

### Fekunditätstafel für die Grauhörnchenpopulation aus Tabelle 10.1

$x$	$I_x$	$b_x$	$I_x b_x$
0	1,0	0,0	0,00
1	0,3	2,0	0,60
2	0,15	3,0	0,45
3	0,09	3,0	0,27
4	0,04	2,0	0,08
5	0,01	0,0	0,00
$\Sigma$		10,0	1,40

So ist für einjährige Weibchen der  $b_x$ -Wert gleich 2. Unter Berücksichtigung der Überlebenswahrscheinlichkeit ( $I_x$ ) fällt der Wert jedoch auf 0,6.  $b_x$  für die Altersklasse 2 beträgt 3, doch  $I_x b_x$  ist nur noch 0,45, was die geringe Überlebenschance für adulte Weibchen widerspiegelt. Nun werden die  $I_x b_x$ -Werte für alle Altersklassen addiert und man erhält die **Nettoreproduktionsrate  $R_0$** . Sie ist definiert als die Gesamtheit der weiblichen Nachkommen bezogen auf die Anzahl der Weibchen der Elterngeneration. Ist der  $R_0$ -Wert gleich 1, wird jedes Weibchen im Durchschnitt sich selbst reproduzieren (genau eine Tochter zur Welt bringen). Ist der  $R_0$ -Wert kleiner als 1, sinkt die Zahl der Weibchen, ist er größer als 1, steigt sie. In unserer Grauhörnchenpopulation deutet ein  $R_0$ -Wert von 1,4 auf eine Zunahme der Zahl der Weibchen hin. Beachten Sie den signifikanten Unterschied zwischen Brutto- und Netto-reproduktionsrate (10 zu 1,4). Die Differenz zwischen Brutto- und Nettoreproduktionsrate hängt damit zusammen, dass nur sehr wenige Weibchen die gesamte Lebensspanne überleben und tatsächlich zehn weibliche Nachkommen produzieren können.

Da der  $R_0$ -Wert von der altersspezifischen Geburten- und Überlebensrate abhängt, spiegelt er auch die in Kapitel 8 besprochenen Eigenschaften bei der Reproduktion und Entwicklung wider: die Investition von Ressourcen in die Reproduktion, den Zeitpunkt der Reproduktion, den artspezifischen „trade-off“ zwischen Anzahl und Größe der Nachkommenschaft und den Umfang der Brutpflege. Daher stellt die Nettoreproduktionsrate  $R_0$  sowohl für die individuelle Fitness als auch für die Reproduktion und Entwicklung der Gesamtpopulation ein gutes Maß dar.

## Altersspezifische Mortalitäts- und Geburtenraten können zur Vorhersage des Populationswachstums dienen

# 10.7

Die altersspezifischen Mortalitätsraten ( $q_x$ ) der Lebens-tafeln lassen sich gemeinsam mit den altersspezifischen Geburtenraten ( $b_x$ ) dazu verwenden, die Entwicklung der Populationsgröße zu prognostizieren. Um das Verfahren zu vereinfachen, werden zunächst die altersspezifischen Mortalitätsraten in altersspezifische Überlebensraten transformiert: Wenn  $q_x$  den Anteil der Individuen einer Altersklasse darstellt, die vor

Tabelle 10.5

### Altersspezifische Überlebens- und Sterberaten für die Grauhörnchen-population aus Tabelle 10.1

$x$	$I_x$	$q_x$	$s_x$	$b_x$
0	1,0	0,7	0,3	0,0
1	0,3	0,5	0,5	2,0
2	0,15	0,4	0,6	3,0
3	0,09	0,55	0,45	3,0
4	0,04	0,75	0,25	2,0
5	0,01	1,0	0,0	0,0

dem Erreichen der nächsten Altersklasse sterben, dann ist  $1-q_x$  der Anteil, der bis in das darauffolgende Jahr weiterlebt (► Tabelle 10.5). Dieser Wert wird mit  $s_x$  bezeichnet. Mit den altersspezifischen Werten für  $s_x$  und  $b_x$  können wir das Populationswachstum prognostizieren, indem wir eine **Populationsprognosetafel** erstellen.

Eine solche Tafel soll hier anhand der Daten aus Tabelle 10.5 für eine hypothetische Population von Grauhörnchen erstellt werden, die sich in einem von dieser Art bisher noch nicht besiedelten Eichenwald ausgebreitet hat. Da die entscheidenden Faktoren für die Reproduktion die Weibchen sind, berücksichtigen wir bei der Erstellung der Tafel nur Weibchen. Das Ausgangsjahr wird als „Jahr 0“ bezeichnet. Die neue Population soll aus 20 juvenilen (Altersklasse 0) und 10 adulten Weibchen (Altersklasse 1 Jahr) bestehen, die Gesamtpopulation im Jahr 0 umfasst also  $N(0) = 30$  Weibchen. Die folgende Tabelle gibt die altersspezifischen Geburtenraten ( $b_x$ ), Überlebensraten ( $s_x$ ) und die Anzahl der Weibchen in jeder Altersklasse ( $x$ ) für das Jahr 0 an. Mit diesen Zahlen kann nun eine Prognose der Populationsgröße des ersten Jahres erstellt werden:

Zahl der Individuen pro Altersklasse ( $x$ ) im Jahr 0		
$x$	$b_x$	$s_x$
0	0,0	0,30
1	2,0	0,50
2	3,0	0,60
3	3,0	0,45
4	2,0	0,25
5	0,0	0,00
Summe 30 38		

$$\begin{aligned} &= (b_1 \cdot 6) + (b_2 \cdot 5) \\ &= (2.0 \cdot 6) + (3.0 \cdot 5) \\ &= 12 + 15 = 27 \end{aligned}$$

$$= 20 \cdot s_0 = 20 \cdot 0.3 = 6$$

$$= 10 \cdot s_1 = 10 \cdot 0.5 = 5$$

Nicht alle Grauhörnchen der Ausgangspopulation (Jahr 0) überleben bis in das nächste Jahr (Jahr 1). Die Überlebensrate der beiden Altersgruppen erhält man durch Multiplikation beider Zahlen mit dem jeweiligen  $s_x$ -Wert. Da  $s_x$  für die ein Jahr alten Weibchen 0,5 beträgt, wissen wir, dass fünf Individuen ( $10 \cdot 0,5 = 5$ ) das Jahr 1 überleben und das Jahr 2 erreichen. Der  $s_x$ -Wert für Jahr 0 beträgt nur 0,3, so dass nur sechs der 20 Weibchen, die jünger sind als ein Jahr, das erste Jahr erleben ( $20 \cdot 0,3 = 6$ ). In Jahr 1 besteht unsere Population also aus sechs ein Jahr und fünf zwei Jahre alten Weibchen, beides reproduzierende Altersklassen. Der  $b_x$ -Wert für die sechs ein Jahr alten Weibchen beträgt 2, das heißt, von ihnen sind zwölf weibliche Nachkommen zu erwarten. Die fünf zwei Jahre alten Weibchen mit einem  $b_x$  von 3 werden 15 weibliche Nachkommen haben. Zusammen bringen diese beiden Altersklassen also 27 junge Weibchen zur Welt, die nun die neue Altersklasse 0 bilden. Die Gesamtpopulation für Jahr 1 beträgt somit  $N(1) = 38$ . Auf diese Weise können die Überlebensrate und die Fekunditätsrate für jedes folgende Jahr weiter bestimmt werden (► Tabelle 10.6). Die Überlebenden rücken in jeder weiteren Spalte eine Zeile nach unten, während die Neugeborenen des Jahres jeweils die neue Altersklasse 0 bilden.

Aus einer solchen Tabelle kann man nun leicht für jedes Jahr die **Altersstruktur** der Population berechnen (siehe Abschnitt 9.5), den Anteil der Individuen verschiedener Altersklassen an der Gesamtpopulation. Hierzu dividiert man die Zahl der Individuen einer Altersklasse ( $x$ ) durch die Gesamtpopulation dieses

Jahres [ $N(t)_x$ ]. Vergleicht man die Altersstruktur der Grauhörnchenpopulation in der Zeitachse (► Tabelle 10.7), so erkennt man, dass die Population im Jahr 7 eine **stabile Altersstruktur** erreicht. Von diesem Jahr an bleiben die Anteile aller Altersklassen an der Gesamtpopulation Jahr für Jahr gleich, auch wenn die Gesamtgröße der Population [ $N(t)$ ] wächst.

Aus Tabelle 10.6 lässt sich noch eine weitere Information entnehmen: ein Schätzwert für das Populationswachstum. Durch Division der Gesamtzahl der Individuen im Jahr  $t + 1$ ,  $n(t + 1)$ , durch die Gesamtzahl des Vorjahrs  $t$ ,  $N(t)$ , erhält man für jedes Zeitintervall einen **Wachstumsfaktor**  $\lambda$  (lambda):

$$\frac{N(t+1)}{N(t)} = \lambda$$

In Tabelle 10.6 sind alle entsprechenden  $\lambda$ -Werte in der untersten Zeile angegeben. Es fällt auf, dass die Werte in den ersten Jahren schwanken. Sobald jedoch die Population eine stabile Altersstruktur erreicht hat, bleibt auch der Wert für  $\lambda$  konstant.  $\lambda$ -Werte größer als 1,0 weisen auf eine wachsende Population hin, Werte kleiner als 1,0 legen eine Abnahme der Populationsgröße nah. Bei  $\lambda = 1,0$  bleibt die Populationsgröße stabil.

Einer solchen Populationsprognosetafel liegen zwei wichtige Annahmen zum Wachstum einer Population zugrunde: erstens, dass der Wachstumsfaktor  $\lambda$  eine Funktion der altersspezifischen Überlebens- und Geburtenraten ( $s_x$  beziehungsweise  $b_x$ ) ist, und zweitens, dass die irgendwann erreichte konstante Wachstumsrate und die stabile Altersklassenverteilung der Popu-

Tabelle 10.6

## Populationsprognosetafel für die Grauhörnchenpopulation aus Tabelle 10.1

Alter	Jahr ( $t$ )										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	20	27	34,1	40,71	48,21	58,37	70,31	84,8	101,86	122,88	148,06
1	10	6	8,1	10,23	12,05	14,46	17,51	21,0	25,44	30,56	36,86
2		5	3,0	4,05	5,1	6,03	7,23	8,7	10,50	12,72	15,28
3	0	0	3,0	1,8	2,43	3,06	3,62	4,4	5,22	6,30	7,63
4	0	0	0	1,35	0,81	1,09	1,38	1,6	1,94	2,35	2,83
5	0	0	0	0	0,33	0,20	0,27	0,35	0,40	0,49	0,59
Summe $N(t)$	30	38	48,2	58,14	68,93	83,21	100,32	120,85	145,36	175,30	211,25
Lambda	$\lambda$	1,27	1,27	1,21	1,19	1,21	1,20	1,20	1,20	1,20	1,20

**Tabelle 10.7****Entwicklung einer stabilen Altersklassenverteilung bei der Grauhörnchenpopulation aus Tabelle 10.1**

Alter	Anteil jeder Altersklasse pro Jahr										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	0,67	0,71	0,71	0,71	0,69	0,70	0,70	0,70	0,70	0,70	0,70
1	0,33	0,16	0,17	0,17	0,20	0,17	0,17	0,18	0,18	0,18	0,18
2		0,13	0,06	0,07	0,06	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07
3			0,06	0,03	0,03	0,04	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03
4				0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
5					0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01

lation das Ergebnis der für jede Altersklasse ebenfalls konstanten Überlebens- und Geburtenraten sind.

Geht man von einer stabilen Altersklassenverteilung aus, bei der  $\lambda$  konstant bleibt, kann man dieses  $\lambda$  als Multiplikator zur Prognostizierung der Populationsgröße im nächsten Zeitschritt  $N(t+1)$  verwenden. Das lässt sich sehr einfach beweisen, indem man beide Seiten der obigen Gleichung für  $\lambda$  mit der aktuellen Populationsgröße  $N(t)$  multipliziert:

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

Dann ergibt sich die Populationsgröße im Jahr 1 durch eine Multiplikation der ursprünglichen Populationsgröße  $N(0)$  mit  $\lambda$ , und die im Jahr 2 durch Multiplikation von  $N(1)$  mit  $\lambda$ :

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

$$N(2) = N(1)\lambda$$

Durch Ersetzen von  $N(1)$  durch  $N(0)\lambda$  (siehe oben) kann man die Gleichung für  $N(2)$  folgendermaßen formulieren:

$$N(2) = [N(0)\lambda]\lambda = N(0)\lambda^2$$

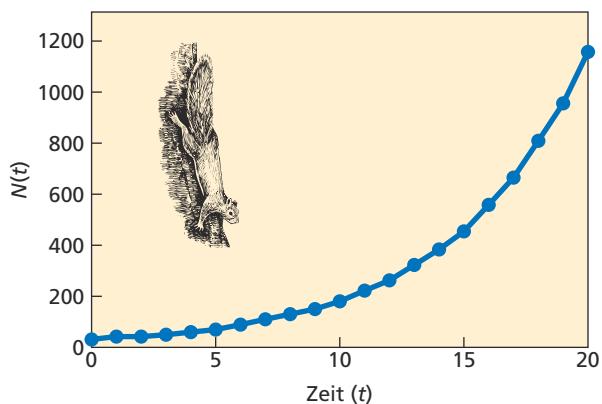
Tatsächlich lässt sich die Populationsgröße für jedes beliebige zukünftige Jahr berechnen, indem man die folgende verallgemeinerte Form dieser letzten Gleichung verwendet:

$$N(t) = N(0)\lambda^t$$

Bei unserer Grauhörnchenpopulation können wir die Populationsgröße im Jahr 0,  $N(0) = 30$ , mit  $\lambda = 1,20$  multiplizieren, dem entsprechenden Wert aus der Populationsprognosetafel. Wir erhalten dann eine Populationsgröße für das Jahr 1 von 36. Durch erneute Multiplikation von 36 mit 1,20 oder der ursprüng-

lichen Populationsgröße mit  $\lambda^2$  ( $1,20^2$ ) erhalten wir eine Populationsgröße von 43 für das Jahr 2 und analog ergibt sich durch Multiplikation der ursprünglichen Populationsgröße von 30 mit  $\lambda^{10}$  eine Populationsgröße von 186 für das Jahr 10 (► Abbildung 10.11). Diese Zahlen stimmen nicht exakt mit den oben errechneten überein, weil  $\lambda$  in den ersten Jahren leicht um den späteren Endwert schwankt. Erst wenn die Population eine stabile Altersverteilung erreicht hat, gilt ein konstantes  $\lambda = 1,20$  für weitere Projektionen in die Zukunft.

Die Gleichung  $N(t) = N(0)\lambda^t$  beschreibt einen Wachstumsverlauf (Abbildung 10.11), der dem des exponentiellen Wachstums aus Abschnitt 10.1 ähnelt.



**Abbildung 10.11:** Berechneter zeitlicher Verlauf der Populationsgröße  $N(t)$  für die Grauhörnchenpopulation aus Tabelle 10.1. Die Schätzwerte der Kurve beruhen auf der Annahme eines geometrischen Populationswachstums [ $N(t) = N(0)\lambda^t$ ] mit einer anfänglichen Populationsgröße  $N(0) = 30$  und einer aus der Populationsprognosetafel (Tabelle 10.6) abgeleiteten geometrischen Wachstumsrate  $\lambda = 1,2$ .

Bei der Verwendung diskreter Zeitintervalle kommt es zu einem **geometrischen Populationswachstum**, das heißt, die Zuwachsrate bleibt konstant. Im vorliegenden Beispiel entspricht das diskrete Zeitintervall ( $\Delta t$ ) einem Jahr, diejenige Zeitspanne ( $x$ ), die auch der Erstellung der Lebens- und Fekunditätstafeln zugrunde lag, aus denen letztlich  $\lambda$  abgeleitet ist.

Die Gleichung zur Berechnung der Populationsgröße unter Verwendung der geometrischen Wachstumsrate  $\lambda$  weist eine ähnliche Form auf wie die in Abschnitt 10.1 entwickelte Formel zur Beschreibung des exponentiellen Wachstums:

$$N(t) = N(0)\lambda^t \quad (\text{geometrisches Populationswachstum})$$

$$N(t) = N(0)e^{rt} \quad (\text{exponentielles Populationswachstum})$$

Tatsächlich illustrieren die beiden Gleichungen auch die Beziehung zwischen  $\lambda$  und  $r$ :

$$\lambda = e^r \quad \text{oder} \quad r = \ln \lambda$$

Für die Grauhörnchenpopulation können wir daher den Wert von  $r$  auch folgendermaßen berechnen:  $r = \ln 1,20 = 0,18$ .

Anders als bei der Berechnung von  $r$  für die Population von Süßwasserpolyphen in Abschnitt 10.1 steht dieser Schätzwert für das individuelle Populationswachstum zudem nicht unter der Annahme, dass sich alle Individuen der Population identisch verhalten.  $r$  ist hier von  $\lambda$  abgeleitet und stellt, wie wir gesehen haben, einen Schätzwert für das Populationswachstum auf der Grundlage der altersspezifischen Geburten- und Sterberaten der Population dar. Allerdings wird auch bei dieser Berechnungsmethode davon ausgegangen, dass die altersspezifischen Geburten- und Sterberaten in der Population konstant sind und sich nicht im Laufe der Zeit verändern. Ferner gilt die Annahme, dass die Population letztlich einer konstanten Altersverteilung und einem stabilen  $\lambda$  zustrebt.

Die bis hierher entwickelten Modelle für exponentielles und geometrisches Populationswachstum liefern uns einen wichtigen theoretischen Rahmen für das Verständnis derjenigen populationsökologischen Prozesse, die auch ihre Dynamik bestimmen. Unter natürlichen Bedingungen sind konstant verlaufende Prozesse selten. So beeinflussen immer wieder einzelne Faktoren eine Population und ihre Parameter – deterministische und zufallsabhängige (stochastische) Faktoren, populationsinterne („intrinsische“) ebenso wie externe (umweltbedingte) Faktoren abiotischen und biotischen Ursprungs.

## Stochastische Prozesse können die Populationsdynamik beeinflussen

# 10.8

Bis jetzt haben wir das Populationswachstum als deterministischen Prozess betrachtet. Da wir davon ausgegangen waren, dass Geburten- und Sterberaten konstante Größen sind, lieferten sowohl das exponentielle als auch das geometrische Wachstumsmodell für jede Kombination bestimmter Ausgangsbedingungen ( $r$ -,  $\lambda$ - und  $N(0)$ -Werte) jeweils immer dasselbe Ergebnis.

Die altersspezifischen Überlebens- und Geburtenraten, die in den Lebens- und Fekunditätstafeln (Tabelle 10.1 und 10.4) angegeben sind, stellen letztlich jedoch nur Wahrscheinlichkeiten und Mittelwerte dar, die aus der untersuchten Kohorte oder Population abgeleitet wurden. So handelt es sich bei den  $b_x$ -Werten um die durchschnittliche Zahl weiblicher Nachkommen, die ein Weibchen der Altersgruppe  $x$  hervorbringt. Für ein Jahr alte Weibchen beträgt dieser Mittelwert 2,0. Dennoch hatten möglicherweise einzelne Weibchen dieser Altersgruppe tatsächlich vier weibliche Nachkommen und manche gar keine (siehe Quantitative Ökologie auf Seite 274). Das Gleiche gilt für die altersspezifischen Überlebensraten ( $s_x$ ), die die Wahrscheinlichkeit beschreiben, mit der ein Weibchen einer Altersklasse  $x$  die nächste Altersklasse lebend erreicht. So beträgt beispielsweise nach Tabelle 10.5 die Überlebenswahrscheinlichkeit für ein einjähriges Weibchen 0,5 oder 50 Prozent, die gleiche Wahrscheinlichkeit, wie bei einem Münzwurf Kopf oder Zahl zu erhalten.

Obwohl die Überlebens- und die Mortalitätsraten als Wahrscheinlichkeiten ausgedrückt werden, stellen sie für das Individuum diskrete Ereignisse dar – entweder es überlebt und erreicht das nächste Jahr oder nicht, genau so, wie man bei einem Münzwurf entweder Kopf oder Zahl erhält. Bei zehn Münzwürfen erwarten wir jedoch fünfmal Kopf und fünfmal Zahl. Ähnliches gilt, wenn wir die Überlebenswahrscheinlichkeit (0,5) mit der Anzahl der Weibchen in einer Altersklasse (10) multiplizieren, um die Anzahl der Überlebenden für das darauffolgende Jahr (5) in Tabelle 10.6 zu erhalten. Doch sowohl die einzelnen Münzwürfe als auch das Überleben der verschiedenen Individuen sind voneinander unabhängige Ereignisse. Es ist durchaus möglich, viermal Kopf und sechsmal Zahl zu werfen (Wahrscheinlichkeit  $p = 0,2051$ ), ja sogar

zehnmal Kopf und gar keine Zahl ( $p = 9,765 \cdot 10^{-4}$ ). Das Gleiche gilt für die Überlebenswahrscheinlichkeit der Individuen einer Altersklasse. Die Erkenntnis, dass die Populationsdynamik das Ergebnis zahlreicher individueller Wahrscheinlichkeiten ist, hat zur Entwicklung von zufallsabhängigen (stochastischen) Modellen für das Populationswachstum geführt. Bei diesen Modellen dürfen die Geburten- und Sterberaten um einen durch  $b_x$  und  $s_x$  gekennzeichneten Mittelwert schwanken.

Die stochastischen (zufallsbedingten) Schwankungen von Geburten- und Sterberaten, die von Jahr zu Jahr in Populationen auftreten, nennt man **demographische Stochastizität**. Sie sind die Ursache für Abweichungen von den vorhergesagten Wachstumsraten der in diesem Kapitel besprochenen deterministischen Modelle.

Zusätzlich zur demographischen Stochastizität können auch unvorhersagbare Umweltveränderungen, wie Witterungsschwankungen (Temperatur und Niederschlag), oder Umweltkatastrophen, wie Überschwemmungen, Trockenheit und Brände, die Geburten- und Sterberaten einer Population direkt beeinflussen. Solche Einflüsse bezeichnet man als **Umwelt-** oder **exogene Stochastizität**.

Aussterben, wenn diese Ressourcenverluste nicht rechtzeitig wieder ausgeglichen werden und sich die Mitglieder der Population wieder vermehren können. Die als Beispiel für ein exponentielles Wachstum erwähnte Rentierpopulation (*Rangifer tarandus*), die 1910 auf die Insel St. Paul gebracht wurde (Abbildung 10.4), überweidete die Insel derart, dass der Bestand von 2000 Tieren im Jahr 1938 auf nur noch acht Tiere 1950 zurückging (► Abbildung 10.12). Ein solcher Kurvenverlauf ist typisch für eine Population, die die Ressourcen ihrer Umwelt übernutzt: Die Wachstumskurve bricht abrupt an einem Gipfelpunkt ab und die Populationsgröße nimmt angesichts der Ressourcenverknappung dramatisch ab. Bei einer stark reduzierten Populationsgröße kann sie sich entweder wieder erholen und in eine neue Phase des exponentiellen Wachstums eintreten oder sie stirbt aus.

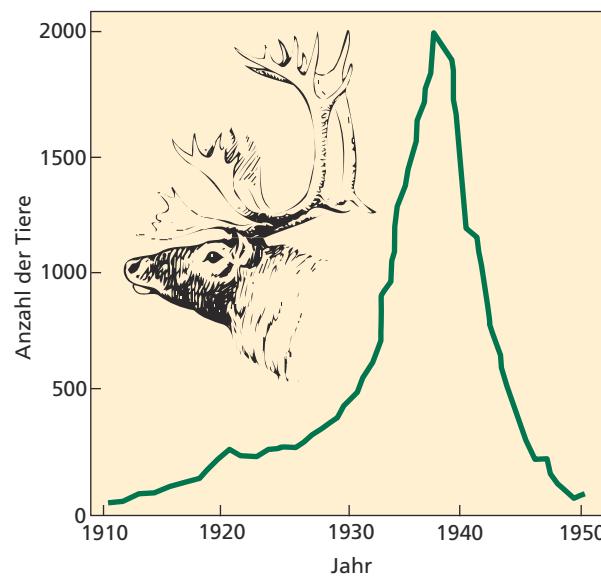
Gelangt eine neue Art in ein Ökosystem, entweder auf natürlichem Wege durch Einwanderung (siehe Abschnitt 9.5) oder eingeschleppt durch den Menschen (siehe Kasten *Ökologie und Mensch* auf Seite 264), kann dies für die bereits vorhandenen Arten und Populationen verheerende Folgen haben. Die Einführung eines neuen Räubers, Konkurrenten, Parasiten oder Krankheitserregers kann die vorhandenen Populationen schwer treffen (siehe Teil V).

## Zahlreiche Faktoren können zum Auslöschen einer Population führen **10.9**

Übersteigen die Todesfälle die Zahl der Geburten, verringert sich die Populationsgröße:  $R_0$  sinkt unter 1,0 und  $r$  wird negativ. Kann die Population diese Entwicklung nicht umkehren, so nimmt ihre Individuenzahl so sehr ab, dass sich die Population letztlich auflöst (Abbildung 10.2).

Das **Aussterben einer lokalen Population** kann eine Reihe von Gründen haben. Extreme Umweltereignisse wie Trockenheit, Überschwemmungen oder starke Hitze oder Kälte können die Mortalitätsrate erhöhen und die Populationsgröße reduzieren. Übersteigen diese Umweltfaktoren die Toleranzgrenzen einer Art (siehe Abschnitt 2.9, Abbildung 2.19), so kann dies zum Auslöschen der lokalen Population führen.

Eine starke Ressourcenverknappung, hervorgerufen durch extreme Umweltbedingungen oder eine übermäßige Nutzung, bewirkt dann eine Reduktion der Individuenzahl einer Population bis zu ihrem lokalen



**Abbildung 10.12:** Wachstumskurve der auf St. Paul eingeführten Rentierpopulation (siehe auch Abbildung 10.4). Nach einer anfangs exponentiell verlaufenden Populationsentwicklung führte die Überweidung auf der Insel zu einer drastischen Nahrungsverknappung und zu einem nahezu vollständigen Zusammenbruch der Population (nach Scheffer, 1951).

## ÖKOLOGIE UND MENSCH

### ■ Biologische Schädlingsbekämpfung und der Allee-Effekt



Bei der biologischen Schädlingsbekämpfung werden zur Kontrolle von Schädlingen oder Krankheiten bestimmte biochemische Stoffe oder Organismen, die die Schädlingspopulationen dezimieren, eingesetzt. Hierzu zählen beispielsweise Pheromone, worunter man biochemische Verbindungen versteht, die zwischen den Individuen eine bestimmte Reaktion auslösen, zum Beispiel die Sexuallockstoffe. So kann durch bestimmte Pheromone bei Tieren eine Geschlechterfindung gestört werden. Eine andere Möglichkeit sind natürliche Räuber, die die Schädlinge an der Vermehrung hindern. Als vielversprechende Alternative zur konventionellen Schädlingsbekämpfung mit chemischen Pflanzenschutzmitteln oder mechanischen Mitteln wie dem Feuereinsatz wird seit längerer Zeit sehr intensiv über Themen der biologischen Schädlingsbekämpfung geforscht. Biologische Schädlingsbekämpfung ist einer der wenigen Forschungszweige, wo der so genannte Allee-Effekt eine praktische Anwendung findet.

Unter dem **Allee-Effekt** versteht man eine besondere Form des Populationswachstums und der Überlebensfähigkeit einer Population. Während bei hohen und mittleren Individuendichten durch die in der Population wirkenden Regulationsfaktoren ein stabiles Individuen-niveau erreicht wird, kommt es bei niedrigen Individuendichten zur Abnahme der Geburtenrate bis unter einen bestimmten Schwellenwert und dann zum lokalen Aussterben der Population. Dies kann daran liegen, dass bestimmte soziale Interaktionen nicht aufrechterhalten werden können oder es bei niedriger Individuendichte schwierig ist, einen Geschlechtspartner zu finden. Dadurch verringern sich die durchschnittliche Geburtenrate und damit auch die Populationsgröße. Aus diesem Grund wurde auch bei dem ersten erfolgreichen Versuch der biologischen Schädlingsbekämpfung eines Schadinsekts ein künstlicher Allee-Effekt erzeugt.

Die Individuendichte bei Schädlingen ist jedoch in der Regel hoch und damit stellt eine Partnerfindung kein Problem dar. Überschwemmt man dagegen die Population mit sterilen Männchen, kann man dadurch die Wahrscheinlichkeit reduzieren, dass Weibchen auf nicht sterile Männchen stoßen. Das hat die gleiche Auswirkung wie eine Reduktion der Zahl der Männchen und bewirkt damit einen Allee-Effekt.

Diese Technik wurde erstmals gegen die Schraubenwurmfliege (*Cochliomyia hominivorax*) angewandt,

einem für Rinder gefährlichen Parasiten im südlichen Nordamerika. Weibchen dieser Fliegenart legen ihre Eier in offene Wunden ihrer Wirtstiere. Nach dem Schlüpfen ernähren sich die Larven von dem Wirtsgewebe, wodurch sich die Wundstellen weiter vergrößern, was oft zum Tod des Wirtstieres führt. Vor seiner Ausrottung im Südosten der USA verursachte die Schraubenwurmfliege dort alljährlich riesige Verluste unter den Weidetieren.

Bei der damals angewandten Methode wurden zur Bekämpfung des Schädlings sterilisierte Männchen in den natürlichen Populationen ausgesetzt. Die Sterilisation der Männchen erfolgte im Labor durch eine bestimmte Dosis Gammastrahlung, die jedoch lediglich Sterilität verursachte. Von Anfang an wurden wöchentlich bis zu 50 Millionen sterilisierte männliche Fliegen aus Flugzeugen über Florida und den angrenzenden Staaten freigelassen. Nach einer Paarung mit einem sterilen Männchen legen fertile Weibchen nur sterile Eier ab. Da sich Weibchen nur einmal paaren, tragen sie danach nicht mehr zur Vermehrung bei. Schon Anfang 1959 war die Massenvermehrung des Schädlings überall östlich des Mississippi gestoppt.

Diese Methode wird immer noch häufig eingesetzt. So konnte man in den letzten zwanzig Jahren auch erfolgreich die Mittelmeer-Fruchtfliege (*Ceratitis capitata*), einen gefährlichen Schädling von Citrusfrüchten, in Kalifornien unter Kontrolle bringen.

Ein weiterer Aspekt der Bedeutung des Allee-Effektes bei der biologischen Schädlingsbekämpfung betrifft die Mindestzahl von Individuen, die man in einem Gebiet aussetzen sollte, um eine erfolgreiche Ansiedlung einer überlebensfähigen Population sicherzustellen. Eine ungenügende Reproduktionsrate bei zu niedriger Populationsdichte kann ebenfalls zu einem Zusammenbruch der Population führen.

- 1** Welche Konsequenzen hat eine Paarung mit einem sterilen Männchen für das Fliegenweibchen, welche für die Population?
- 2** Von Wildbiologen wurde die Verwendung von Ködern mit Kontrazeptiva (Mittel zur Empfängnisverhütung) zur Kontrolle der weiblichen Fekundität vorgeschlagen, um die Populationen von Schädlingen unter Säugetieren zu dezimieren. Wie würde durch diese Methode ein künstlicher Allee-Effekt bewirkt?

Eine der wichtigsten Ursachen für das gegenwärtige Aussterben von lokalen Populationen ist der **Habitatverlust**, verursacht durch den Menschen. Das Roden von natürlichen und naturnahen Wäldern und die anschließende intensive land- und forstwirtschaftliche

Nutzung haben bereits zu einem erheblichen Rückgang des Lebensraumes vieler Pflanzen- und Tierarten geführt. Sie stellen derzeit die Hauptursache des weltweiten Artensterbens dar (siehe Kapitel 28).

Nicht alle Arten sind im gleichen Maße vom Aus-

# Copyright

Daten, Texte, Design und Grafiken dieses eBooks, sowie die eventuell angebotenen eBook-Zusatzdaten sind urheberrechtlich geschützt. Dieses eBook stellen wir lediglich als **persönliche Einzelplatz-Lizenz** zur Verfügung!

Jede andere Verwendung dieses eBooks oder zugehöriger Materialien und Informationen, einschließlich

- der Reproduktion,
- der Weitergabe,
- des Weitervertriebs,
- der Platzierung im Internet, in Intranets, in Extranets,
- der Veränderung,
- des Weiterverkaufs und
- der Veröffentlichung

bedarf der **schriftlichen Genehmigung** des Verlags. Insbesondere ist die Entfernung oder Änderung des vom Verlag vergebenen Passwortschutzes ausdrücklich untersagt!

Bei Fragen zu diesem Thema wenden Sie sich bitte an: [info@pearson.de](mailto:info@pearson.de)

## Zusatzdaten

Möglicherweise liegt dem gedruckten Buch eine CD-ROM mit Zusatzdaten bei. Die Zurverfügungstellung dieser Daten auf unseren Websites ist eine freiwillige Leistung des Verlags. **Der Rechtsweg ist ausgeschlossen.**

## Hinweis

Dieses und viele weitere eBooks können Sie rund um die Uhr und legal auf unserer Website herunterladen:

**<http://ebooks.pearson.de>**