

Genügt die Modellierung der Habitatsqualität durch eine einzige Kapazität, um die Populationsdynamik von Schmetterlingen zu verstehen?

Christian Stelter

Synopsis

Does the modelling of habitat quality by a single capacity suffice for understanding the population dynamics of butterflies?

Usually the habitat quality is modelled by a single capacity. But caterpillars and adults have completely different demands on their habitats. The fact, that they require different resources, is generally disregarded. Here these two life stages including different types of competition are considered explicitly. Effects on the viability of butterfly populations can be shown: Female competition may have a positive effect on the population persistence as it may suppress scramble fluctuations due to larval competition. Consequently a paradoxon of enrichment can be observed: Enlarging female resources reduces female competition, leads to stronger scramble fluctuations and hence diminishes persistence. In a metapopulation the scramble fluctuations occur asynchronously such that recolonizations of empty patches are possible and the extinction of the metapopulation is prevented.

Schmetterling, Simulationsmodell, Ressourcen, Konkurrenz, Scramblefluktuationen, Extinktion

Butterfly, simulation model, resources, competition, scramble fluctuations, extinction

1 Einleitung

Obwohl die Problematik innerartlicher Konkurrenz, insbesondere von Scramble-Konkurrenz, seit langem bekannt ist (NICHOLSON 1954), ist diese Thematik in den letzten Jahren stark vernachlässigt worden. Ihre Relevanz soll hier exemplarisch anhand der Populationsdynamik von Schmetterlingen aufgezeigt werden. Das Charakteristikum von Scramble-Konkurrenz ist regelloser Wettbewerb etwa gleichstarker Individuen mit der Konsequenz, daß sich bei hohen Individuendichten sogar die stärksten Individuen weniger Ressourcen aneignen können. Dem steht als anderes Extrem Contest-Konkurrenz gegenüber, bei der sich die stärksten Individuen soviel von den Ressourcen nehmen können, wie sie benötigen, während für die

schwächeren Individuen keine Ressourcen übrig bleiben (NICHOLSON 1954; HASSEL 1975; WISSEL 1989).

Raupen und Falter stellen völlig unterschiedliche Ansprüche an ihr Habitat und weisen unterschiedliche Konkurrenzmechanismen auf. Während Raupen eher Scramble-Konkurrenten sind, sind Weibchen eher Contest-Konkurrenten. Bei der Beschreibung der Habitatsqualität durch eine einzige Kapazität werden diese unterschiedlichen Verhaltensweisen vernachlässigt. Wird durch diese Vereinfachung möglicherweise ein zentrales Element der Schmetterlingspopulationsdynamik übergangen, so daß sich eine falsche Einschätzung der Überlebenschance einer Population ergeben kann? Dem wird hier nachgegangen, indem beide Lebensstadien explizit in einem Populationsdynamik-Modell berücksichtigt werden.

Neben einer zeitlich variablen biotischen und abiotischen Umwelt und stochastischen demographischen Prozessen, die als Umweltrauschen und Demographisches Rauschen bezeichnet werden (WISSEL 1989), kann insbesondere intraspezifische Konkurrenz um die jeweiligen Ressourcen zu Populationsfluktuationen führen, die eine Extinktion der Population zur Folge haben können. Nicht betrachtet werden Räuber-Beute-, Wirt-Parasitoid- und Verbraucher-Ressourcen-Dynamiken, die zwar ebenfalls Populationsfluktuationen hervorrufen können (WISSEL 1989), sich jedoch nur unter ganz speziellen Bedingungen ausbilden. Auch ohne zusätzliche stochastische Prozesse tritt bei ausgeprägter Scramble-Konkurrenz in einer sehr großen Population eine sehr hohe Mortalität ein, was zu einem Populationszusammenbruch führt. Die nunmehr kleine Population unterliegt keiner Konkurrenz mehr, so daß sich ein Populationsaufbau anschließen kann und bald wieder hohe Individuenzahlen erreicht werden (vgl. NICHOLSON 1954). Dieses Wechselspiel aus Populationsaufbau und Populationszusammenbruch wird hier als »Scramblefluktuationen« bezeichnet. Da diese chaotische Zeitreihe deterministisch festgelegt ist, handelt es sich um ein Beispiel von deterministischem Chaos (vgl. MAY 1975, 1976; SVITANOVIC 1984; SCHUSTER 1988). Da in natura immer auch Umweltrauschen und Demographisches Rauschen eintreten, ergibt sich hier jedoch eine stochastische Zeitreihe.

Nach der folgenden Vorstellung des Modells wird zunächst der Einfluß von Weibchenkonkurrenz auf die Stärke von Scramblefluktuationen betrachtet. Zweitens werden Konsequenzen für die Persistenz untersucht. In diesem Rahmen stößt man auf das Paradoxon der Anreicherung (ROSENZWEIG 1971). Drittens wird analysiert, wie die Persistenz von den verschiedenen Ressourcen abhängt. Schließlich werden auch Fraßressourcenwechsel berücksichtigt und somit möglichen Effekten von Konkurrenz um drei limitierende Ressourcen nacheinander nachgegangen. In der Diskussion wird die Relevanz der Resultate für den praktischen Naturschutz und die theoretische Ökologie herausgearbeitet.

2 Das Modell

Einerseits nehmen Raupen und Falter eine völlig unterschiedliche biologische Funktion wahr: Während

in der Larvalphase der Großteil der Nahrung aufgenommen wird, dient die Imaginalphase der Reproduktion und Ausbreitung. Andererseits stellen sie völlig unterschiedliche Ansprüche an ihr Habitat. Die in den Larvalstadien limitierende Ressource ist vielerorts die jeweilige Fraßpflanze, während für Falter häufig Sonnen- und Rendezvous-Plätze sowie die Nektar- und übrige Nahrungsversorgung die begrenzenden Faktoren sein können (DEMSTER 1983; EBERT & RENNWALD 1991). Im hier verwandten individuen-orientierten Simulationsmodell zur Populationsdynamik von Schmetterlingen (STELTER & al. 1996; STELTER 1997) werden beide Lebensstadien berücksichtigt (Abb.1). In räumlicher Hinsicht wird ein Szenarium aus mehreren Kleinpopulationen betrachtet, die miteinander in begrenztem Individuenaustausch stehen, also eine Metapopulation bilden:

Während der **Präimaginalentwicklung** (Raupe und Puppe) verringert sich die Individuenzahl im allgemeinen deutlich. Ihr zentrales Element ist die Prä-

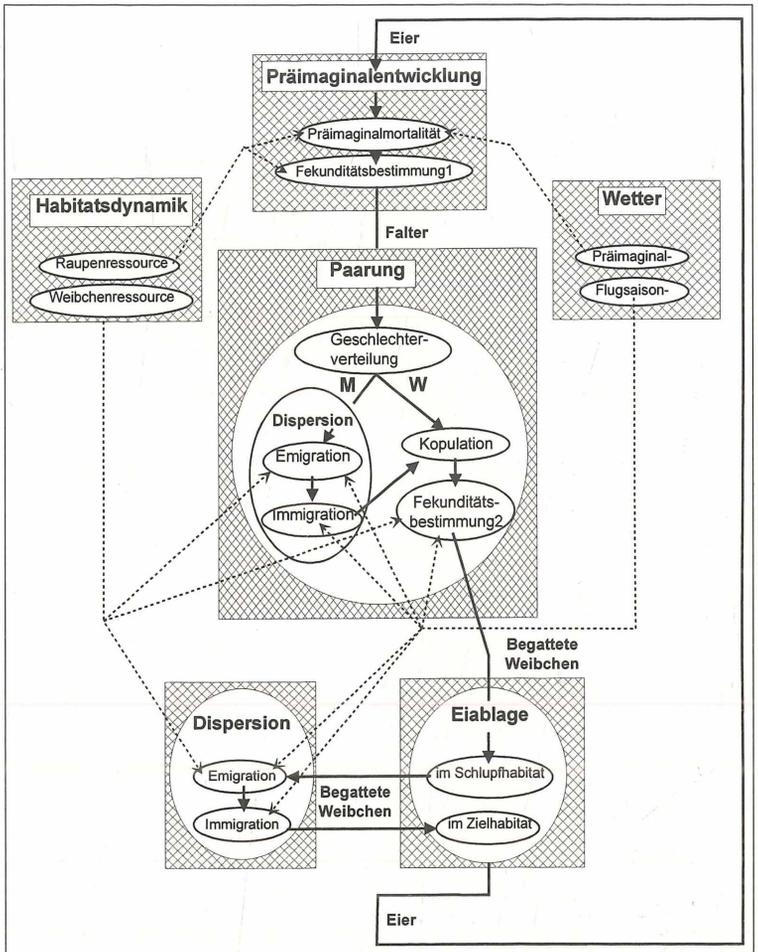


Abb. 1
Graphisches Modell der Populationsdynamik: Der Lebenszyklus (durchgezogene Pfeile) wird stark durch Habitatsdynamik und Wetter beeinflusst (gestrichelte Pfeile).

Fig. 1
Graphic model of the population dynamics: the life cycle (solid arrows) is strongly influenced by habitat dynamics and weather (dashed arrows).

imaginalmortalität, die einen dichteunabhängigen ($RStirb$) und einen dichteabhängigen Anteil ($I-S(R)$) hat. Bei kleinen Individuendichten stirbt demnach eine Raupe mit der Wahrscheinlichkeit $RStirb$. Aufgrund dieses stochastischen Elementes kann die Anzahl der Imagines insbesondere bei geringen Individuendichten stark fluktuieren (Demographisches Rauschen) (WISSEL 1989; BURGMAN & al 1993). Da die mittlere Fekundität $Fekmittl$ der Weibchen (Anzahl der Eier, die ein Weibchen legen kann) auch vom Fraßzustand der Raupen abhängt, wird sie bereits in dieser Lebensphase weitgehend festgelegt. Sie läßt sich als Produkt von maximaler Fekundität und Fekunditätsverlustfaktor $F_1(R)$ (mit Raupenzahl R) darstellen ($Fekmittl = Fekmax * F_1(R)$).

Für **Paarung** und Eiablage ist von besonderem Interesse, wie viele Männchen und Weibchen sich unter den Imagines befinden. Die Männchen können zunächst dispergieren, bevor es zur Kopulation kommt. Hierbei gelten im Modell alle Weibchen in einer Habitatsinsel als begattet, falls sich dort wenigstens ein Männchen befindet. Auch das Ressourcenangebot während der Imaginalphase hat Einfluß auf die Fekundität der Weibchen: Die in der Präimaginalphase bestimmte Fekundität wird mit einem weiteren Fekunditätsverlustfaktor $F_2(W)$ (mit Weibchenzahl W) multipliziert. Anschließend können die begatteten Weibchen zunächst im Schlupfhabitat den Anteil (1-Fekpropor) ihrer Eier ablegen (**Eiablage**). Sie können emigrieren, in ein Zielhabitat immigrieren und dort ihre restlichen Eier ablegen (**Dispersion**). Die Emigrationswahrscheinlichkeit $DisMig(W)$ hat einen dichteabhängigen und einen dichteunabhängigen Anteil [$DisMig = DUD + DAD(W/W_{Schwelle})$]. Nur dem Anteil $Ankunft$ der Imagines gelingt es, ein Zielhabitat zu erreichen.

Dieser Lebenszyklus wird einerseits durch das jeweilige Ressourcenangebot und somit durch die **Habitatsdynamik** und andererseits durch das **Wetter** stark beeinflusst. Den beiden verschiedenen Lebensstadien entsprechend, wird hierbei die Habitatsqualität in ein Angebot an Raupenressource (z.B. Fraßpflanze) und Weibchenressource (z.B. Nektarpflanze) untergliedert sowie das Präimaginalwetter und das Flugsaisonwetter betrachtet. Das Angebot an Raupenressource bestimmt die Stärke der Konkurrenz der Raupen und entscheidet somit über die dichteabhängige Präimaginalmortalität einerseits und die Fekundität der Weibchen andererseits. Das Angebot an Weibchenressource bestimmt die Konkurrenz der Imagines und wirkt sich so einerseits auf das Emigrationsverhalten von Männchen und Weibchen und andererseits auf die Fekundität der Weibchen aus.

Die Verminderung der Überlebensrate der Raupen sowie der Fekunditätsverlust aufgrund von Raupen- bzw. Weibchenkonkurrenz wird durchgängig

nach demselben Schema modelliert: Konkurrenz zwischen den Individuen setzt erst ein, falls die Individuenzahl I einen gewissen Schwellenwert $I_{Schwelle}$ überschreitet. Folglich ist dieser Schwellenwert ein Maß für die Größe der Ressource. Vereinfachend wird hier von der »Individuenressource $I_{Schwelle}$ « gesprochen. Für größere Individuenzahlen I nimmt die Überlebensrate bzw. die Fekundität im Modell um den Faktor $(I_{Schwelle}/I)^n$ ab (Abb. 2), wobei der Exponent n die Stärke der Zunahme der Konkurrenz mit wachsender Individuenzahl bestimmt. Durch große n läßt sich Scramble-Konkurrenz modellieren, während kleine n ($n=1$) Contest-Konkurrenz darstellt. Die Individuenzahl I steht hierbei nur als Platzhalter für die Raupenzahl R oder die Weibchenzahl W : Werden $S(R)$, $F_1(R)$ und $F_2(W)$ (für $R > R_{Schwelle}$ bzw. $W > W_{Schwelle}$) definiert als:

$$S(R) = \left(\frac{R_{Schwelle}}{R}\right)^n; \quad F_1(R) = \left(\frac{R_{Schwelle}}{R}\right)^k;$$

$$F_2(W) = \left(\frac{W_{Schwelle}}{W}\right)^l,$$

so sinkt, dem anhand der Individuenzahl I erläuterten Konkurrenzprinzip gemäß, für große Raupenzahlen R ($R > R_{Schwelle}$) die Überlebenswahrscheinlichkeit um den Faktor $S(R)$ und die Fekundität um den Fekun-

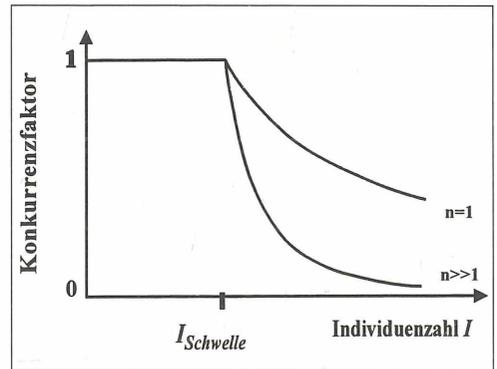


Abb. 2

Modellierung von Konkurrenz: Konkurrenz wird durch einen Faktor (Verminderung der Überlebenswahrscheinlichkeit bzw. der Fekundität) berücksichtigt, der von der Individuenzahl abhängt und oberhalb eines Schwellenwertes $I_{Schwelle}$ mit einem Potenzgesetz abfällt [Contest für Exponent $n=1$; Scramble für Exponent $n \gg 1$].

Fig. 2

Modelling of competition: Competition is considered by a factor (as reduction of the survival probability and the fecundity respectively) which depends on the individual number and decreases above a certain threshold $I_{Schwelle}$ according to a power law [contest for exponent $n=1$; scramble for exponent $n \gg 1$].

ditätsverlustfaktor $F_1(R)$. Für große Weibchenzahlen W ($W > W_{Schwelle}$) reduziert sich die Fekundität z. S. um den Faktor $F_2(W)$. Da Raupen unkoordiniert fressen, muß hier in vielen Fällen von Scramble-Konkurrenz ausgegangen werden. Hingegen ist nicht anzunehmen, daß Weibchen in hohen Dichten so stark konkurrieren, daß die Zahl insgesamt gelegter Eier abnimmt. Somit sind Weibchen im Vergleich zu Raupen eher Contest-Konkurrenten.

Das Präimaginalwetter beeinflusst die dichteunabhängige Präimaginalmortalität $RStirb$. Es werden drei verschiedene Wetterklassen (gut, mittel, schlecht) und somit drei verschiedene Präimaginalmortalitäten [$RStirb(gut)$, $RStirb(mittel)$, $RStirb(schlecht)$] modelliert. Das Flugsaisonwetter hat Auswirkung auf das Dispersionsverhalten (Emigration und Immigration) von Männchen und Weibchen und auf die Fekundität der Weibchen: Je »schlechter« das Wetter ist, desto geringer sind Fekundität und Dispersion. Hier werden jeweils 4 Wetterklassen (gut, mittel, schlecht, katastrophal) berücksichtigt (STELTER & al. 1996). Die Witterung stellt einen wesentlichen Beitrag der stochastischen Fluktuationen der biotischen und abiotischen Umwelt da und läßt sich unter das sogenannte Umweltrauschen (WISSEL 1989) subsumieren.

In Tab. 1 werden die Standardwerte der Parameter des Modells aufgelistet, die sich an einer *Parnassius apollo*-Population orientieren (STELTER 1997).

3 Resultate

Im Modell werden drei verschiedene Ursachen von Populationsfluktuationen berücksichtigt: das Demographische Rauschen, das Umweltrauschen und Scramblefluktuationen. Populationsfluktuationen lassen sich durch den Mittelwert und die Standardabweichung der Individuenzahlen charakterisieren. Zunächst wird der Weibchenkonkurrenzexponent l [siehe $F_2(W)$] variiert und für je einen zufälligen Populationsdurchlauf der Mittelwert und die Standardabweichung bestimmt. Um das Phänomen deutlicher zu zeigen, werden hierbei Umweltrauschen und Demographisches Rauschen vernachlässigt. Sowohl für die Eizahl (Abb. 3a) als auch für die Weibchenzahl (ohne Abb.) zeigt sich bei Werten $l \approx 1$ ein deutliches Minimum der Standardabweichung, so daß der Mittelwert erheblich größer als die Standardabweichung ist. In diesem Bereich sind die Populationsfluktuationen gering, weil Weibchenkonkurrenz die Fekundität

Tab. 1
Parameterübersicht: Name mit Standardwert und Bedeutungszusammenhang.

Table 1
Table of parameters: name with standard value and context of meaning.

Parameter	Wert	Bedeutung
$R_{Schwelle}$	800	Raupenressource
$RStirb$	0,85	Präimaginalmortalität
k	2	Raupenkonkurrenz
DUD	16%	dichteunabh. Emigration
$Ankunft$	90%	Immigration
$Fekmax$	160	maximale Fekundität

Parameter	Wert	Bedeutung
$W_{Schwelle}$	50	Weibchenressource
n	3	Raupenkonkurrenz
l	1,5	Weibchenkonkurrenz
DAD	8%	dichteabh. Emigration
$Fekpropor$	50%	Eier im Zielhabitat
WA	33,3%	Weibchenanteil

Abb. 3
Mittelwert (●) und Standardabweichung (■) der Eizahl (a.) sowie mittlere Überlebensdauer T_m (b.) in Abhängigkeit vom Weibchenkonkurrenzexponenten l .

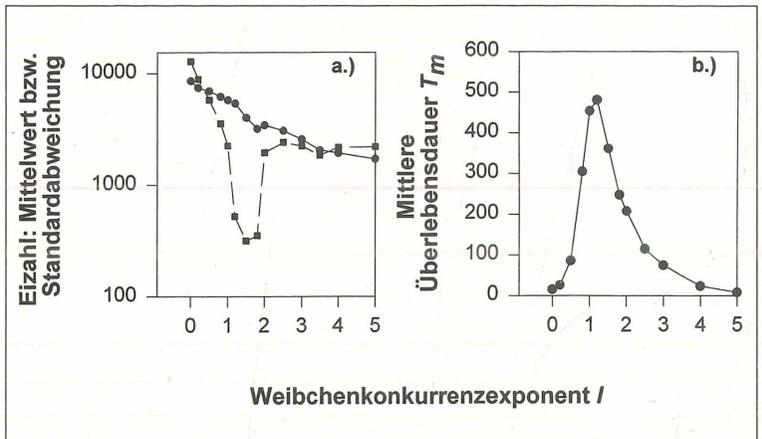


Fig. 3
mean value (●) and standard deviation (■) of the egg number (a.) as well as mean persistence time T_m (b.) with female competition exponent l .

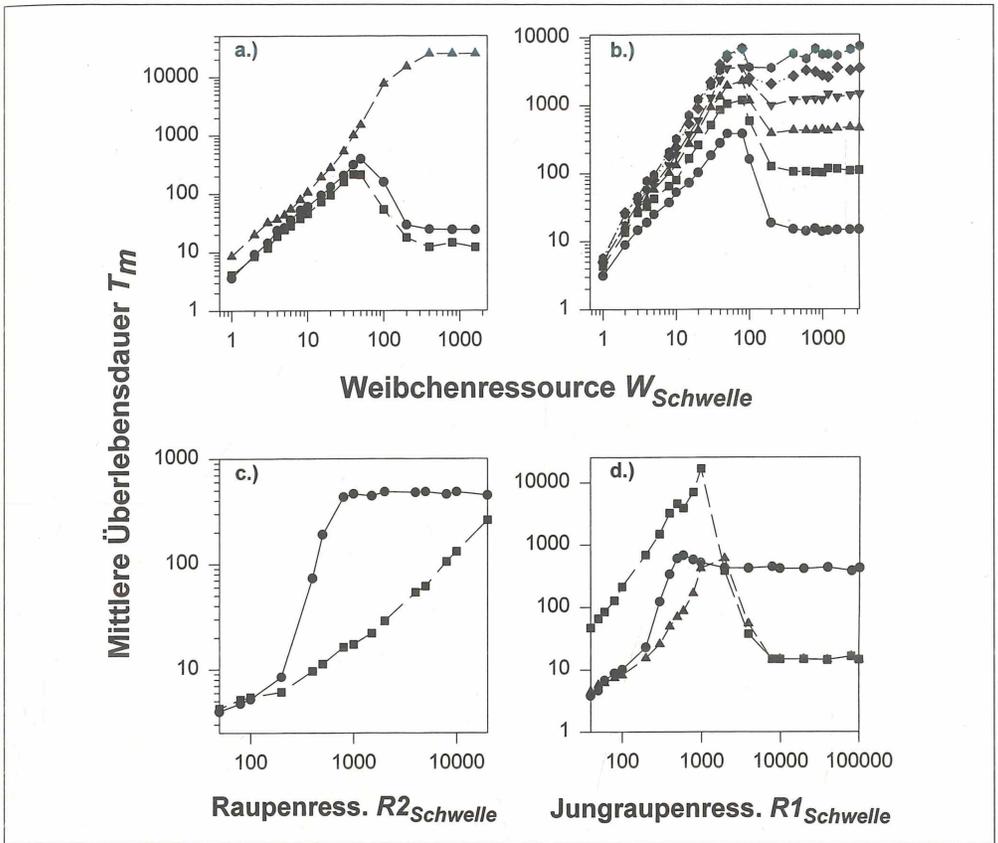


Abb. 4

Mittlere Überlebensdauer T_m in Abhängigkeit von

a.) Weibchenressource $W_{Schwelle}$ (\blacktriangle $n=1, k=0, l=1$; \bullet Standard; \blacksquare Standard mit fluktuierenden statt konstanter Ressourcen)

b.) Weibchenressource $W_{Schwelle}$ (Kurven von unten nach oben: $N=1$ bis $N=6$)

c.) Raupenressource $R2_{Schwelle}$ (\bullet mit Weibchenkonkurrenz [$W_{Schwelle}=50$]; \blacksquare ohne Weibchenkonkurrenz [$W_{Schwelle}=90000$])

d.) Jungrauenressource $R1_{Schwelle}$ (\bullet $n_1=n_2=3$ mit Weibchenkonkurrenz; \blacktriangle $n_1=n_2=3$ ohne Weibchenkonkurrenz; \blacksquare $n_1=1,5; n_2=3$ ohne Weibchenkonkurrenz)

Fig. 4

mean persistence time T_m in dependence of

a.) female resource $W_{Schwelle}$ (\blacktriangle $n=1, k=0, l=1$; \bullet standard; \blacksquare standard with fluctuating instead of constant resources)

b.) female resource $W_{Schwelle}$ (curves bottom up: $N=1$ up to $N=6$)

c.) larval resource $R2_{Schwelle}$ (\bullet with female competition [$W_{Schwelle}=50$]; \blacksquare without female competition [$W_{Schwelle}=90000$])

d.) early instar larval resource $R1_{Schwelle}$ (\bullet $n_1=n_2=3$ with female competition; \blacktriangle $n_1=n_2=3$ without female competition; \blacksquare $n_1=1,5; n_2=3$ without female competition)

vermindert, hierdurch hohe Raupendichten nicht eintreten können und somit ein Populationszusammenbruch vermieden wird. Auf diese Weise verhindert Weibchenkonkurrenz Scramblefluktuationen.

Um prüfen zu können, ob dies einen Einfluß auf die Persistenz hat, werden (bei Scramble-Raupenkonkurrenz: $n=3; k=2$) für jeden Wert des Weibchenkonkurrenzexponenten l je 1000 Simulationsläufe (über einen Zeitraum von maximal 300 Jahren) durchgeführt und die jeweilige Überlebensdauer aufgenommen.

In Abb. 3b ist die mittlere Überlebensdauer T_m (STEPHAN 1992; STELTER & al. 1997) in Abhängigkeit vom Weibchenkonkurrenzexponenten l aufgetragen. Im Bereich $l \approx 1$, in dem die Standardabweichung minimal ist, zeigt sich deutlich ein Maximum der Persistenz. Weibchenkonkurrenz kann also die Persistenz vergrößern, indem sie die Scramblefluktuationen dämpft, die auf Raupenkonkurrenz zurückzuführen sind.

In Abb. 4a wird verglichen, wie die mittlere Überlebensdauer T_m von den verschiedenen Konkur-

renztypen abhängt, falls die Weibchenressource $W_{Schwelle}$ variiert wird: Für Contest-Raupenkonkurrenz und Contest-Weibchenkonkurrenz (\blacktriangle) steigt die Persistenz monoton mit der Weibchenressource an (Abb. 4.a). Hier wirkt sich Weibchenkonkurrenz offenbar nur schädlich aus. Anders verhält es sich für Scramble-Raupenkonkurrenz und Contest-Weibchenkonkurrenz [Standard] (\bullet), bei der die Persistenz bei größeren Weibchenressourcen mit zunehmender Größe der Weibchenressource sinkt. Dieses zunächst unerwartete Phänomen läßt sich unter die Paradoxa der Anreicherung (ROSENZWEIG 1971) subsumieren. Es läßt sich wie folgt erklären: Je größer die Weibchenressource, desto weniger konkurrieren die Weibchen, desto größer die Reproduktionsrate, desto stärker können sich Scramblefluktuationen ausbilden, desto geringer ist die Persistenz. Als zweites werden die Resultate für bisher konstant gehaltene Ressourcen (\bullet) mit denen für nach einer Gaußverteilung fluktuierenden Ressourcen (\blacksquare) verglichen, um exemplarisch zu testen, ob diese größere Realitätsnähe in bezug auf die Persistenz zu qualitativ anderen Effekten führt. Abb. 4.a (\bullet & \blacksquare) zeigt, daß obiges Phänomen (in qualitativer Hinsicht) invariant unter Ressourcenfluktuationen ist.

Die Verringerung der Persistenz bei großen Weibchenressourcen wird im folgenden erneut thematisiert, indem neben der Weibchenressource auch die Habitatsanzahl N von $N=1$ bis $N=6$ variiert wird (Abb. 4.b): Die Verringerung der Persistenz bei großen Weibchenressourcen $W_{Schwelle}$ nimmt für zunehmende Habitatsanzahlen N ab. Ursache hierfür ist, daß die Scramblefluktuationen auf den verschiedenen Habitatsinseln asynchron eintreten, so daß nach einer Extinktion eine Wiederbesiedlung möglich ist. Dies hat zur Konsequenz, daß in hinreichend räumlich strukturierten Habitaten das obige Phänomen nicht leicht beobachtet werden kann.

Als nächstes wird die Weibchenressource konstant gesetzt ($W_{Schwelle} = 50$) und die mittlere Überlebensdauer T_m in Abhängigkeit von der Raupenressource $R_{Schwelle}$ betrachtet (Abb. 4.c). Die Persistenz wächst zunächst monoton mit $R_{Schwelle}$ und erreicht anschließend einen Sättigungswert, in dem nur noch die Weibchenressource limitiert (\bullet). Falls die Weibchenressource jedoch sehr groß ist und somit keine Weibchenkonkurrenz eintreten kann, vollzieht sich der Anstieg der Persistenz deutlich langsamer (\blacksquare). Im relevanten Bereich steigert Weibchenkonkurrenz die Persistenz um eine gute Größenordnung.

Die bisherigen Untersuchungen führen in ein Dilemma: Sowohl durch Vergrößerung der Raupenressource als auch der Weibchenressource läßt sich die Persistenz jeweils nur bis zu einem Maximalwert vergrößern. Der Ausweg ist leicht zu finden. Denn indem beide Ressourcen gleichzeitig und proportional vergrößert werden, lassen sich größere Persistenzen erzielen.

Bisher wurde lediglich Konkurrenz um Ressourcen in zwei verschiedenen Lebensstadien betrachtet. Einige Raupen nehmen jedoch einen Fraßressourcenwechsel vor. Besonders spektakulär sind die Glaucopsyche [Maculinea]-Raupen, die sich zunächst von Blütenknospen und später von Ameisenbrut ernähren (SBN 1987; MASCHWITZ & FIEDLER 1988). Führt auch die Modellierung von drei Ressourcen (Jungraupenressource $R1_{Schwelle}$, Raupenressource $R2_{Schwelle}$ und Weibchenressource $W_{Schwelle}$) zu neuen Phänomenen? Raupenkonkurrenz und Weibchenkonkurrenz werden wie oben modelliert. Anders als die Konkurrenz der Raupen $R2$ hat die Konkurrenz der Jungraupen $R1$ jedoch keinen Einfluß auf die spätere Fekundität der Weibchen. Ein schlechter Ernährungszustand der Jungraupen läßt sich noch durch ein gutes Angebot am Raupenressource $R2_{Schwelle}$ ausgleichen. Deswegen wirkt sich die Junggraupenressource $R1_{Schwelle}$ nur als Mortalität ($1-S_1(R1)$) aus, die nach dem obigen Konkurrenzprinzip modelliert wird:

$$S_1(R1) = \left(\frac{R1_{Schwelle}}{R1}\right)^{n_1}; \quad S_2(R2) = \left(\frac{R2_{Schwelle}}{R2}\right)^{k_2};$$

$$F_1(R2) = \left(\frac{R2_{Schwelle}}{R2}\right)^k,$$

Die beiden Raupenkonkurrenzexponenten werden zunächst gleichgesetzt ($n_1 = n_2 = 3$) und die Junggraupenressource $R1_{Schwelle}$ wird variiert ($R2_{Schwelle} = 800$, $W_{Schwelle} = 50$) (Abb. 4.d \bullet). Auch für diesen Fall wächst die Persistenz zunächst mit $R1_{Schwelle}$ und nimmt für große $R1_{Schwelle}$ einen maximalen Wert an. Die Kurve ähnelt Abb. 4.c (\bullet) in hohem Maße. Der einzige Unterschied liegt in einem kleinen Maximum (bei $R1_{Schwelle} \approx R2_{Schwelle}$). Demnach zeigt sich kein bemerkenswertes neues Phänomen, das die Berücksichtigung von 3 Ressourcen im Modell rechtfertigt. Eine hinreichend große Junggraupenressource ist erstrebenswert, weil so Konkurrenz hierum vermieden werden und im Modell ganz vernachlässigt werden kann. Ist die Junggraupenressource hingegen klein, tritt keine Raupenkonkurrenz ein, so daß $R2_{Schwelle}$ nicht modelliert zu werden braucht.

Die Betrachtung der Junggraupenkonkurrenz führt zu der weiteren Fragestellung, ob auch Junggraupenkonkurrenz allein die Scramblefluktuationen dämpfen kann, d.h. wenn es keine Weibchenkonkurrenz gibt. Für sehr große Weibchenressourcen wird $R1_{Schwelle}$ erneut variiert (mit $n_1 = n_2 = 3$; Abb. 4.d \blacktriangle). Auch hier zeigt sich das Paradoxon der Anreicherung. Demnach kann auch Junggraupenkonkurrenz die Scramblefluktuationen dämpfen. Schließlich wird Junggraupenkonkurrenz von Typ Contest betrachtet ($n_1 = 1,5$ \blacksquare). Der Verlauf ist in qualitativer Hinsicht identisch, weist jedoch einen deutlich größeren Maximalwert der mittleren Überlebensdauer T_m auf. Wie zu erwarten kann Contest-Jung-

raupenkonkurrenz die Scramblefluktuationen besser dämpfen als Scramble-Jungraupenkonkurrenz. Für große $R1_{Schwelle}$ tritt keine Jungraupenkonkurrenz mehr ein, so daß die beiden Kurven ■ und ▲ zusammenfallen.

4 Diskussion

Führt eine Modellierung von mehreren Kapazitäten (bzw. Ressourcen) zu neuen, relevanten Effekten im Vergleich zu der in Modellen üblicherweise verwendeten **einen** Kapazität (z.B. NICHOLSON 1954)? Diese prinzipielle Fragestellung wurde exemplarisch für Schmetterlinge eines bestimmten ökologischen Typs untersucht, hat aber weit darüber hinaus reichende Bedeutung. Die Untersuchungen belegen konsistent, daß die Berücksichtigung der Konkurrenz in den verschiedenen Lebensstadien zu neuen, bedenkenswerten Phänomenen führt, die einerseits von der Art der Konkurrenz (Contest bzw. Scramble) und andererseits von dem relativen Angebot der Ressourcen abhängen. Im einzelnen ergab sich, daß Scramblefluktuationen, die auf Scramble-Konkurrenz (Raupen) beruhen und ein Extinktionsrisiko darstellen, durch Contest-Konkurrenz (Weibchen) um eine andere Ressource gedämpft werden können, falls diese zweite Ressource knapper als die erste bemessen ist. Hierbei ist die zeitliche Reihenfolge unerheblich: Konkurrenz um die zweite Ressource kann vor (z.B. Jungraupen) oder nach (z.B. Weibchen) der Konkurrenz eintreten, die die Scramblefluktuationen hervorruft. Dieses Ergebnis ist jedoch nicht nur von theoretischer Bedeutung, sondern auch von praktischer: Es impliziert ein Paradoxon der Anreicherung: Wenn die Weibchenressource (Contest) vergrößert wird, nimmt die Weibchenkonkurrenz ab und es können sich Scramblefluktuationen herausbilden, wodurch die Persistenz sinkt. Eine ungeschickte Habitatspflegemaßnahme, die sich einseitig auf die Verbesserung des Lebensraums für die Imagines ausrichtet, kann somit zur Extinktion führen. Diese muß nicht in jedem Fall eintreten, wie die Berücksichtigung von Habitatstrukturierung zeigt, und gilt nur für bestimmte Konkurrenzbedingungen. So wird eine größere Metapopulation nicht aufgrund von Scramblefluktuationen aussterben. Dennoch zeigt sich hier eine mögliche Gefahren.

Die Resultate bringen Implikationen für das Habitatmanagement mit sich: Zunächst sollte der Typ der Konkurrenz in den verschiedenen Lebensstadien bestimmt werden. Leider ist jedoch die Art der Konkurrenz oft kaum bekannt. Hier besteht also Forschungsbedarf. Diejenige Ressource, um die am stärksten vom Typ Scramble konkurriert wird (der höchste Konkurrenzexponent), sollte möglichst groß gewählt werden. Wird jedoch versehentlich die falsche Res-

source vergrößert, so kann dies die Extinktion der Population zur Folge haben, falls sich Scramblefluktuationen ausbilden. Falls der Typ der Konkurrenz unbekannt ist, aber akuter Handlungsbedarf besteht, sollten alle Ressourcen, um die konkurriert wird, gleichzeitig und proportional vergrößert werden. Fehlgeschlagene Habitatspflegemaßnahmen sollten auf die Möglichkeit hin überprüft werden, daß durch die Maßnahmen ein Ungleichgewicht der relevanten Ressourcen entstanden ist.

Manche mögen die Existenz von Weibchenkonkurrenz und somit den Effekt anzweifeln. Imagines können zwar fliegen und sich so mit Nahrung (z.B. Nektar) versorgen. Da diese Flüge jedoch Zeit in Anspruch nehmen und Energie erfordern, führen sie insgesamt dennoch zu einer Verminderung der Anzahl an Eiern, die ein Weibchen legen kann. Insofern verringert Weibchenkonkurrenz die Fekundität. Von mehreren Schmetterlingsarten werden Fraßressourcenwechsel berichtet. Die Glaucopsyche-[Maculinea]-Arten sind hierfür nur ein besonders bemerkenswertes Beispiel (SBN 1987; MASCHWITZ & FIEDLER 1988). Da Konkurrenz um zwei verschiedene Raupenressourcen hintereinander zu denselben qualitativen Resultaten wie die Konkurrenz um eine Raupen- und eine Weibchenressource führt, ist das Phänomen hier offensichtlich in einem realen System verankert.

Eine Verifizierung von großen Überlebensdauern T_m ist selbstverständlich nur schwer möglich. Die absolute Größe von T_m ist jedoch nicht entscheidend. Vielmehr ist die Zielrichtung der Aussagen ein Phänomen, das sich auch in wenigen Jahren beobachten läßt. Ein Beleg der Modellresultate durch Feld- oder Laboruntersuchungen ist mir nicht bekannt. Deshalb sollen diese Ausführungen Forschungen in dieser Richtung anregen, die die Resultate entweder verifizieren oder falsifizieren. In jedem Fall wird so das ökologische Verständnis von durch Konkurrenz beeinflusster Populationsdynamik erweitert.

Danksagung

Meinem Doktorvater Prof. Dr. Wissel möchte ich herzlich für die großartige Unterstützung bei der Erstellung meiner Doktorarbeit danken, die diesem Artikel zugrunde liegt.

Literatur

- BURGMAN, M.A., S. FERSON & H. R. AKCAKAYA, 1993: Risk assessment in conservation biology. – Chapman & Hall, London: 314 S.
 CVITANOVIC, P. (Ed), 1984: Universality in Chaos. – Hilger, Bristol.

- DEMSTER, J.P., 1983: The natural control of populations of butterflies and moths. – *Biol. Rev.* 58: 461–481.
- EBERT, G. & E. RENNWALD, 1991: Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd.1: Tagfalter I. – Ulmer, Stuttgart: 552 S.
- HASSEL, M.P., 1975: Density-dependence in single-species populations. – *J. Anim. Ecol.* 44: 283–295.
- MASCHWITZ, U. & K. FIEDLER, 1988: Koexistenz, Symbiose, Parasitismus: Erfolgsstrategien der Bläulinge. – *Spektrum der Wissenschaft (Mai)*: 56–66.
- MAY, R.M., 1975: Biological populations obeying difference equations: Stable points, stable cycles and chaos. – *J. Theor. Biol.* 49: 511–524.
- MAY, R.M., 1976: Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459–467.
- NICHOLSEN, A.J., 1954: An outline of the dynamics of animal populations. – *Aust. Journ. Zool.* 2: 9–65.
- ROSENZWEIG, M.L., 1971: Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. – *Science* 171: 385–387.
- SBN (Schweizerischer Bund für Naturschutz), 1997: Tagfalter und ihre Lebensräume. – SBN, Basel, 516 S.
- SCHUSTER, H.G., 1988: Deterministic Chaos. – VCI, Weinheim.
- STELTER, C., J. SETTELE & C. WISSEL, 1996: Die Bedeutung von Störungen und Pflegemaßnahmen für das Überdauern von Schmetterlingen im Kontext eines Modells. – *Verh. Ges. Ökol.* 26: 483–488.
- STELTER, C., 1997: Persistenz von kleinen Schmetterlingspopulationen in dynamischer Landschaft – ein Populationsdynamik-Modell. – Cullivier, Göttingen, 182 S.
- STELTER, C., M. REICH, V. GRIMM & C. WISSEL, 1997: Modelling persistence in dynamic landscapes: lesson from a metapopulation of the grasshopper *Bryodemis tuberculata*. – *J. Anim. Ecol.* 66: 508–518.
- STEPHAN, T., 1993, Stochastische Modelle zur Extinktion von Populationen. – Shaker Aachen, 85 S.
- WISSEL, C., 1989: Theoretische Ökologie – Eine Einführung. – Springer, Berlin: 299 S.

Adresse

Dr. Christian Stelter
 Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle
 Permoserstraße 15
 D-04318 Leipzig

oder
 Am Waldschlößchen 75b
 D-36037 Fulda

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [28_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Stelter Christian

Artikel/Article: [Genügt die Modellierung der Habitatsqualität durch eine einzige Kapazität, um die Populationsdynamik von Schmetterlingen zu verstehen? 161-168](#)