

Quantitative Populationsökologie

F. Jeltsch, Vegetationsökologie und Naturschutz

- Teil I: Einführende Bemerkungen zur Biodiversität
- Teil II: Quantitative Beschreibungen von Populationsentwicklungen
- Teil III: Modelle der Populationsentwicklung
- Teil IV: Interaktionen von Populationen – Konkurrenz
- Teil V: Interaktionen von Populationen – Räuber-Beute
- Teil VI: Populationen/Arten in Raum und Zeit (Metapopulationen, Mosaik-Zyklus-Konzept, Inselbiogeographie)

Teil I: Biodiversität – einige Vorbemerkungen



Wieviel Arten gibt es eigentlich?

Bis heute etwa 1,4 Millionen Arten beschrieben

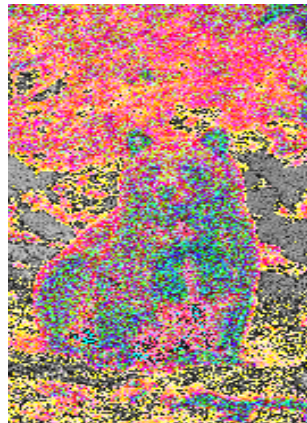
- Insekten: ca. 750.000
- Wirbeltiere: ca. 41.000
- Pflanzen (Gefäßpfl., Moose etc.): ca. 250.000
- + Wirbellose, Pilze, Algen, Mikroorganismen

Vermutete Zahl existierender Arten: 5 Millionen

Schätzungen von 3-30 Millionen (!) und mehr

Beispiele für ausgestorbene Arten- in Deutschland

- Elch (*Alces alces*)
 - Wisent (*Bison bonasus*)
 - Wolf (*Canis lupus*)
 - Braunbär (*Ursus arctos*)
 -
 - Wasserfalle (*Aldrovanda vesiculosa*)
 - Flachsnelke (*Silene gaudinii*)
 - Torfveilchen (*Viola epipsila*)
 -
- usw.



Artensterben

- Erdgeschichtlich: permanentes Entstehen und Aussterben von Arten
- Kurze Perioden erhöhten Aussterbens alle 10-30 Millionen Jahre
- Grosse Naturkatastrophen Ende des Paläozoikums und des Mesozoikums (Meteoriten?)
- Aktuell: vergleichbar rasantes Artensterben zu Katastrophen, aber auch Pflanzenarten stark betroffen
- ca. Faktor 10-1000 beschleunigt
- im wesentlichen anthropogen bedingt (z.B. Abholzung der Regenwälder, Fragmentierung der Landschaft, Klimawandel....)

Artensterben, Beispiel Deutschland

- Farn- und Blütenpflanzen

2476 davon ca. 35 % ausgestorben, aktuell oder potentiell gefährdet (Rote Listen)

- Säugetiere und Vögel:

93 / 255, davon jeweils >50 % ausgestorben oder gefährdet

-

- Eintagsfliegen:

81, davon ca. 70% ausgestorben oder gefährdet

Ist das schlimm? – Vom Wert der Artenvielfalt

- moralisch-ethische Aspekte
- Ökonomische Aspekte
 - Medizin
 - Nutzpflanzen
 - genetische Ressourcen
 -
- Ökosystemfunktionen
 - Stabilität/ Resilienz
 - Produktivität

Der Begriff ‚Biodiversität‘

- ‚National Forum on BioDiversity‘ Sept.1986, Washington
- wissenschaftl. Publikationen:
 - 1988: 4
 - 1994: 1000
 - 2004: 10.000
- _Erhaltung der **Biodiversität** als vorrangiges Naturschutzziel
(Biodiversitätskonvention, Rio 1992)

„Biodiversität ist mehr als die Zahl der Arten auf einer Fläche“ (Harper et al. 1995)

„Biological diversity“ means the **variability among living organisms** from all sources ... and the **ecological complexes of which they are part**; this includes diversity within species, between species and of ecosystems.“

Article 2 of the „Convention on Biological Diversity“ – The Earth Summit 1992, UNEP)

Biodiversitätsforschung: zentrale Aufgaben

1. Erfassung der Biodiversität (v.a. Taxonomen)
2. Bedeutung der Biodiversität (Ökologen, Mediziner, ..)
3. Strategien zur nachhaltigen Nutzung und zum Management (Naturschützer, Ökologen, ..)

dazu gehören Risikoanalysen:

Was passiert bei Global Change

=Klimawandel + Landnutzungswandel + einwandernde
Fremdarten + Stickstoffdeposition?

Erwartete Biodiversitäts-Veränderungen für 2100 (nach Sala et al. 2000)

→ Vorhersage zu summarischen Effekten von Landnutzung, Klima, Stickstoffdeposition, biotische Wechselwirkungen, atmosphärisches CO₂



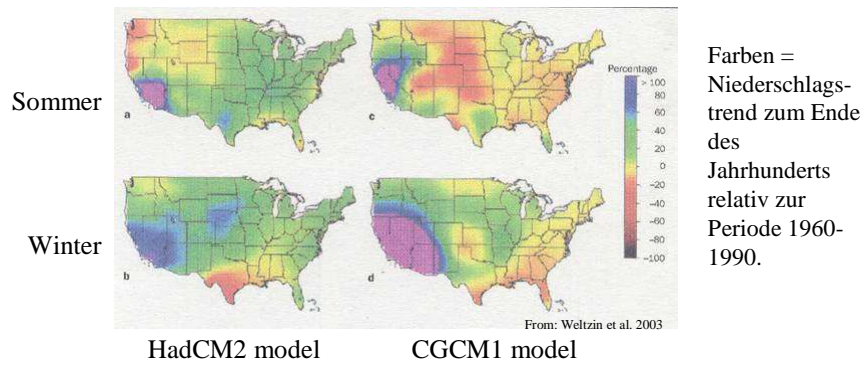
Farben: erwartete Biodiversitäts-Veränderungen relativ zur erwarteten Gesamtänderung.

Vorhersagen basieren auf:

- **Globalen Szenarien** zu Veränderungen in Umweltbedingungen & Landnutzung
- **Einschätzungen ökologischer Experten** zur Sensitivität der Biodiversität in jedem terrestrischen Biom

Problem 1: Wie gut sind die Szenarien?

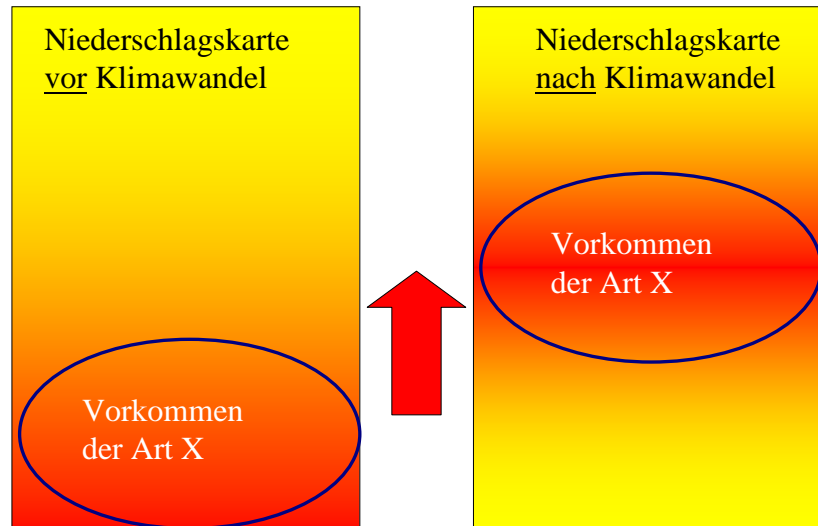
- Szenarien zu spezifischen Regionen noch immer unsicher.
 - Bislang ungeklärte Diskrepanzen zwischen Ergebnissen verschiedener Modelle
- Beispiel: Vorhersagen saisonaler Niederschlagsveränderungen für USA



Widersprüchliche Ergebnisse: Zunahme oder Abnahme der Niederschläge im Südosten und den Great Plains?

Problem 2: Wie können Reaktionen der Arten vorhergesagt werden?

Climate envelope models – Verschiebung der Artenareale



Übliche Methode zur Vorhersage von Klimawandeleffekten

Climate envelope models – Verschiebung der Artenareale

Probleme des simplen Ansatzes:

- kann Ausbreitungsfähigkeit der Art mit Verschiebung der Klimagrenzen mithalten?
- verhindern andere Arten evtl. die Ausbreitung bzw. Etablierung in den ‚neuen‘ Habitaten (Konkurrenz, Räuber-Beute Interaktionen etc.)
- kann sich die Art evtl. am ‚alten‘ Ort an die neuen Bedingungen anpassen (Adaptationen)?

Entscheidend für Vorhersagen sind Kenntnisse über Prozesse auf Individuen, Populations-, und Artengemeinschaftsebene!

Teil II: Quantitative Beschreibungen von Populationsentwicklungen

Wie werden Populationsentwicklungen quantitativ erfasst und beschrieben?

A. Lebensstafeln

Beispiel: Wildschafpopulation in Schottland

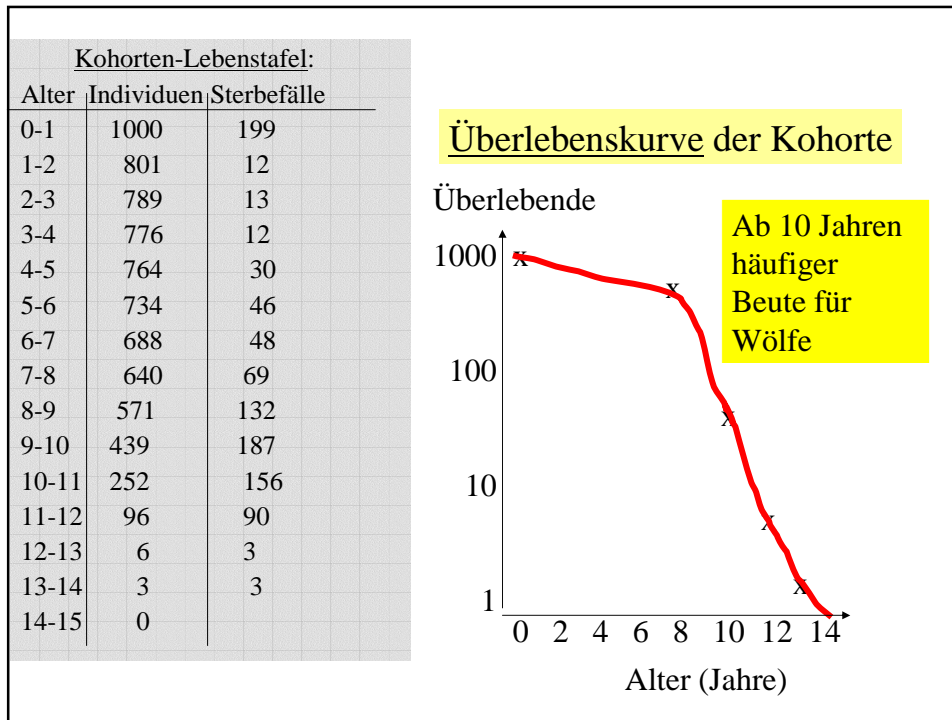
- Kohorten*-Lebensstafel:

Alter	Individuen	Sterbefälle
0-1	1000	199
1-2	801	12
2-3	789	13
3-4	776	usw.



- Daraus entwickelt sich die Überlebenskurve der Kohorte:
- = Zahl der überlebenden Individuen vs. Alter

*Kohorte = Individuen mit ‚gleichzeitiger‘ Entstehung



B. Überlebenskurven

Obwohl Arten sehr unterschiedlich sein können, sehen Überlebenskurve oft ähnlich aus:

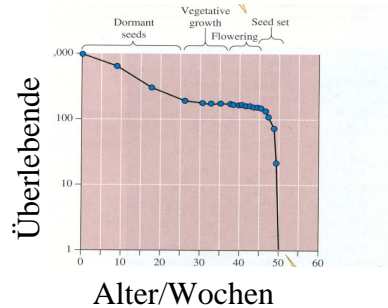
z.B. Charakteristika

Geringe Mortalität in der Jungphase und hohe Mortalität in der Altersphase

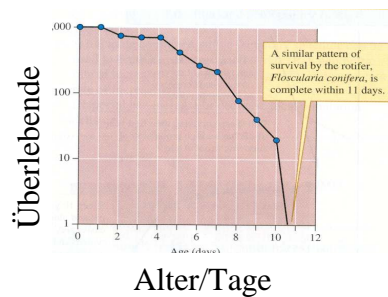
Beispiel einer einjährigen Pflanze und einer Rotifere

B1. hohe Mortalität in der Altersphase

Annuelle *Phlox drummondii*



Rotifere *Floscularia confiera*



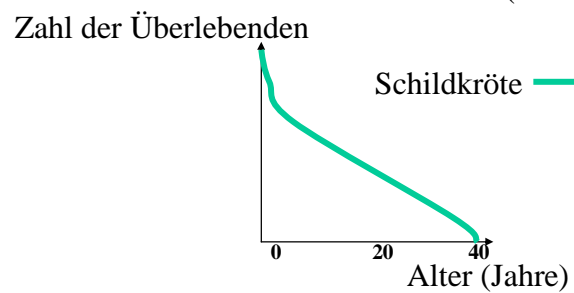
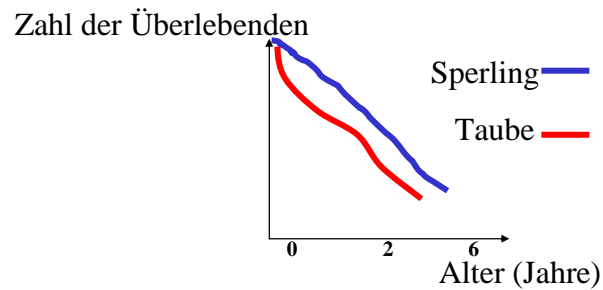
B2. Konstante Überlebensraten

Bei einigen Arten sind die Überlebensraten (oder Mortalitäten) kaum altersabhängig, z. B. :

- Weißkroniger Sperling *Zonotrichia leucophrys nuttalli*
- Amer. Wanderdrossel *Turdus migratorius*
- Sumpfschildkröte *Kinosternon subrubrum*



B2. Konstante Überlebensraten

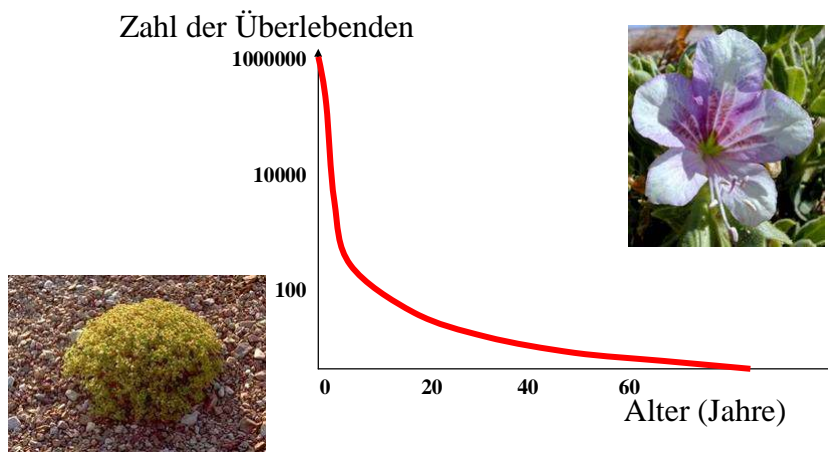


B3. Hohe Mortalität in der Jungphase

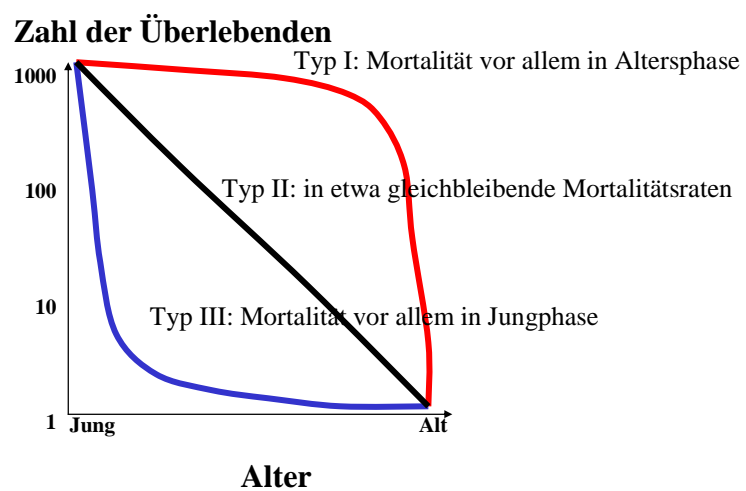
- Einige Organismen produzieren extrem hohe Zahlen an Nachkommen mit hohen Mortalitätsraten
- z.B. Makrelen (*Scomber scomber*) – einige Millionen Eier: Von 1 Mill. Nachkommen sterben 999,990 in den ersten 70 Tagen (als Ei, Larve, Juvenile), danach etwa konstante Mortalitätsraten.



Ähnlich: Wüstenstrauch *Cleome droserifolia* - von 1 Millionen Samen ,überleben‘ etwa 39 das erste Jahr (als Pflanze).

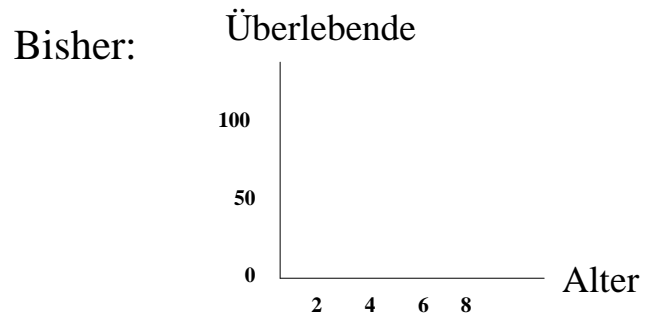


Also: Es gibt 3 prinzipielle Typen von Überlebenskurven



- ~~A. Lebensstafeln~~
- ~~B. Überlebenskurven~~
- C. Altersklassenverteilungen**

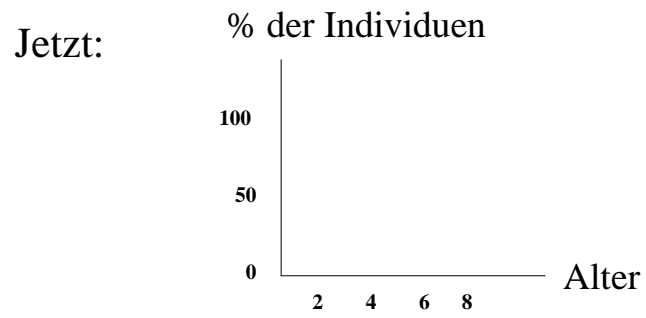
C. Altersklassenverteilungen



d.h. wann wirkt in welchem Maße Mortalität?

Basis: meist langfristige (langjährige)
Beobachtung von Populationen oder Kohorten

C. Altersklassenverteilungen



d.h. Momentaufnahme einer bestehenden Population:
wieviele Individuen sind in welchem Alter?

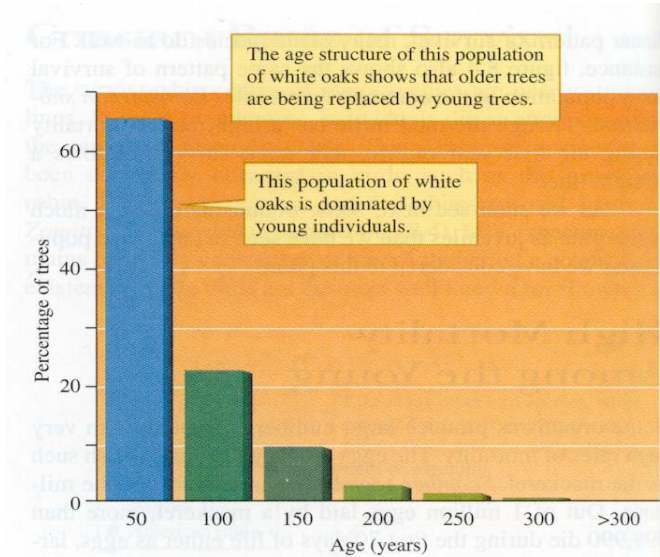
Basis: je nach Methode kurzfristige Datenaufnahme

Beispiel: Dendrochronologie



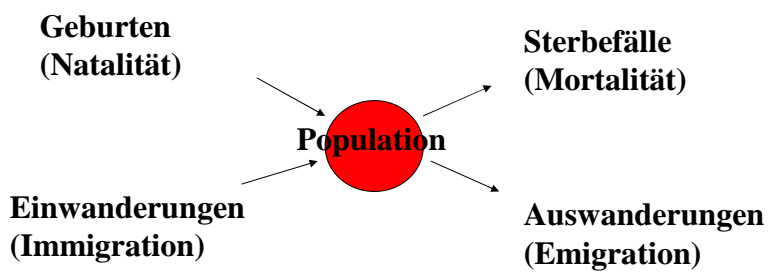
Cores taken from Douglas-fir trees. The "18" marks the year 1800. The dark lines connect contemporary rings.
Photo © H. D. Grissino-Mayer.



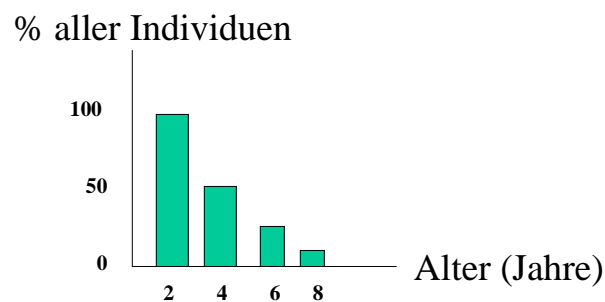


Beispiel: Altersklassen Eichenpopulation

Bilanzierung der Individuenzahl einer Population



Reproduktion und Mortalitäten (und Emigration bzw. Immigration) führen zu jedem Zeitpunkt zu einer spezifischen Altersklassenverteilung in einer Population



Altersklassen bei dynamischen Populationen

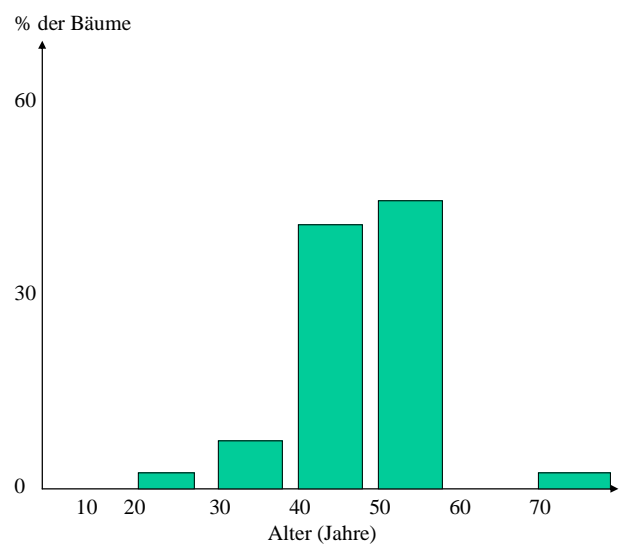
- Statische Altersklassenverteilung: gleichbleibende Reproduktion und Mortalität in allen Altersklassen (zeitlich unverändertes Bild)
- Häufiger sind zeitlich veränderliche (= dynamische) Altersklassenverteilungen

Beispiele: Pappelpopulation, Kaktusfinken

Dominanz alter Individuen: Rio Grande Baumwollpappeln *Populus deltoides*

Reproduktion in Abhängigkeit saisonaler Überflutungen. 1. freie Standorte zur Etablierung der Keimlinge; 2. ausreichende Feuchtigkeitsversorgung zur Etablierung

Altersstruktur als Folge anthropogener Veränderungen: Dämme zur Verhinderung der Flutungen



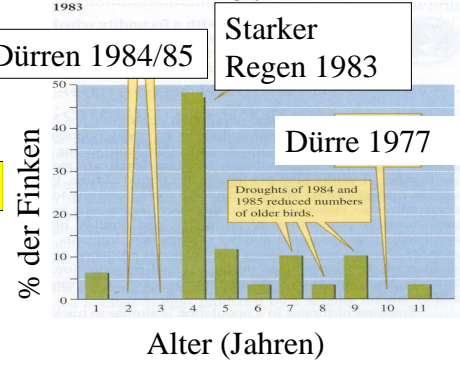
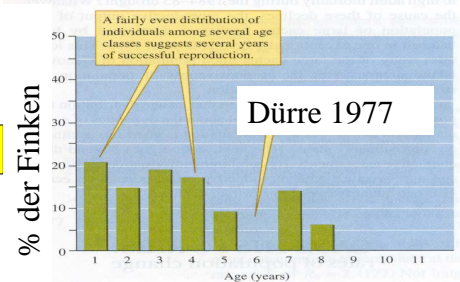
Dynamische Population in variablem Klima: Beispiel Kaktusfinken auf Galapagosinsel Genovesa



1983

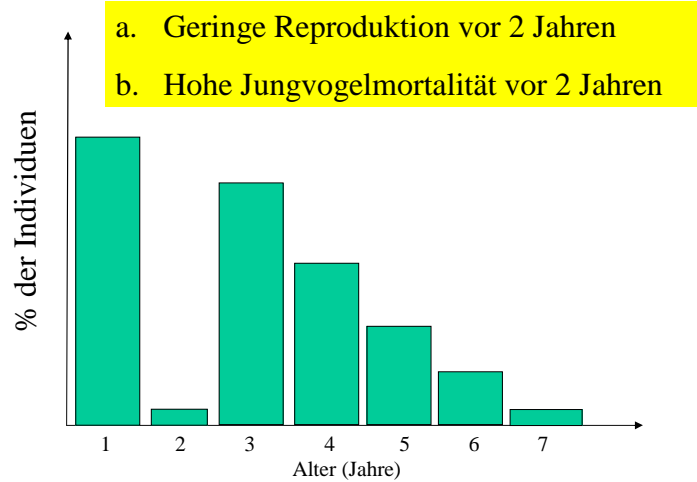
1987

Altersstruktur ist immer nur eine Momentaufnahme! Sie enthält aber Informationen über die Vergangenheit!



Beispielfrage:

Welche Ursachen kann folgende Altersklassenverteilung einer Steinkauzpopulation in Brandenburg haben?



~~A. Lebensstadien~~

~~B. Überlebenskurven~~

~~C. Altersklassenverteilungen~~

D. Überlebensraten und Reproduktion

D. Überlebensraten und Reproduktion

Neben Individuenzahlen und Überlebensraten (s. vorher) können Lebensstafeln auch Reproduktionsdaten enthalten

- Beispiel: Einjähriger Phlox

Alter (Tage)	Zahl der Überlebenden bis zum Tag x	Anteil, der bis zum Tag x überlebt hat	Mittlere Zahl der Samen pro Individuum im Zeitintervall m_x	Anteil Überlebende mal Produktion $l_x \cdot m_x$
x	n_x	l_x		
0-299	966	0,966	0,0	0,0
299-306	158	0,158	0,34	0,05
...

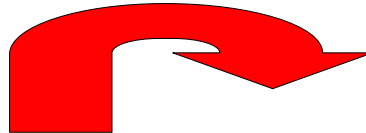
Wichtige Größen – D1: Gesamtproduktion

- Die Summe der von den Überlebenden im jeweiligen Zeitintervall produzierten Nachkommen (hier Samen) aufsummiert über alle Zeitintervalle ist die Gesamtproduktion

$$\sum n_x m_x = R_{\text{gesamt}}$$

(im Beispiel: = Samengesamtproduktion = Samen, die für die nächste Generation zur Verfügung stehen)

$$\sum n_x m_x = R_{\text{gesamt}}$$



Alter (Tage)	Zahl der Überlebenden bis zum Tag x	Anteil, der bis zum Tag x überlebt hat	Mittlere Zahl der Samen pro Individuum im Zeitintervall	Anteil Überlebende mal Produktion
x	n_x	l_x	m_x	$l_x \cdot m_x$
0-299	966	0,966	0,0	0,0
299-306	158	0,158	0,34	0,05
...

Wichtige Größen – D2: Nettoreproduktionsrate

- Jedes Individuum produziert im Mittel

$$R_0 = R_{\text{gesamt}} / \text{Anfangsindividuenzahl Nachkommen (hier: Samen)}$$

⇒ R_0 heisst Nettoreproduktionsrate

(R_0 errechnet sich auch aus der Summe aus dem Anteil der Überlebenden l_x und der mittleren Reproduktion pro Individuum m_x :

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

(Summe über alle Zeitintervalle)

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

Alter (Tage)	Zahl der Überlebenden bis zum Tag x	Anteil, der bis zum Tag x überlebt hat	Mittlere Zahl der Samen pro Individuum im Zeitintervall m_x	Anteil Überlebende mal Produktion $l_x \cdot m_x$
x	n_x	l_x		
0-299	966	0,966	0,0	0,0
299-306	158	0,158	0,34	0,05
...

Beispiele zu Nettoreproduktionsraten

- 1. Beispiel *Phlox drumondii* $R_0 = \sum l_x m_x = 2,4177$
D.h. jedes Individuum einer Kohorte produziert im Mittel 2,4177 Samen
- reicht das zum Überdauern der Population???
- 2. Beispiel Schlammschildkröte (überlappende Generationen !!)

Lebensstafel zur Berechnung der
Nettoreproduktion einer
Schlamm Schildkröten-Population
Kinosternon rubrum:



Nettoreproduktionsrate $R_0 = 0.601$

Table 8.2
Calculating net reproductive rate, R_0 , and generation time, T , for a population of the common mud turtle, *K. subrubrum*.

x (years)	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	1.0000	0	0	0
1	0.2610	0	0	0
2	0.1360	0	0	0
3	0.0981	0	0	0
4	0.0786	0.96	0.07546	0.30184
5	0.0689	0.96	0.06614	0.33070
6	0.0603	0.96	0.05789	0.34734
7	0.0528	0.96	0.05069	0.40523
8	0.0463	0.96	0.04445	0.35560
9	0.0405	0.96	0.03888	0.34992
10	0.0355	0.96	0.03408	0.34080
11	0.0311	0.96	0.02986	0.32846
12	0.0273	0.96	0.02621	0.31452
13	0.0239	0.96	0.02294	0.29822
14	0.0209	0.96	0.02006	0.28084
15	0.0183	0.96	0.01757	0.26355
16	0.0160	0.96	0.01536	0.24576
17	0.0141	0.96	0.01354	0.23018
18	0.0123	0.96	0.01181	0.21258
19	0.0108	0.96	0.01037	0.19703
20	0.00945	0.96	0.00907	0.18140
21	0.00829	0.96	0.00796	0.16716
22	0.00725	0.96	0.00696	0.15312
23	0.00635	0.96	0.00610	0.14030
24	0.00557	0.96	0.00535	0.12840
25	0.00487	0.96	0.00468	0.11700
26	0.00427	0.96	0.00410	0.10660
27	0.00374	0.96	0.00359	0.09693
28	0.00328	0.96	0.00315	0.08820
29	0.00287	0.96	0.00276	0.08004
30	0.00251	0.96	0.00241	0.07230
31	0.00220	0.96	0.00211	0.06541
32	0.00193	0.96	0.00185	0.05920
33	0.00169	0.96	0.00162	0.05346
34	0.00148	0.96	0.00142	0.04828
35	0.00130	0.96	0.00125	0.04375
36	0.00114	0.96	0.00109	0.03924
37	<0.00100	0	0	0

Data from Frazer, Gibbons, and Greene 1991.

$$R_0 = \sum l_x m_x = 0.601 \quad \sum x l_x m_x = 6.4$$

The value of R_0 , which is less than 1.0, indicates that this population is declining.

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{R_0} = \frac{6.4}{0.601} = 10.6$$

Dividing $\sum x l_x m_x$ by R_0 gives an estimate of generation time.

The generation time for this population is 10.6 years.

$R_0 = 0,601$, d.h. ein Weibchen produziert im Mittel zu wenig Nachkommen um sich selbst zu ersetzen
d.h. die Population ist im Rückgang (vom Aussterben bedroht)



Wie groß muss R_0 mindestens sein, damit die Population überleben kann?

Wichtige Größen – D3: Mittlere Generationendauer T

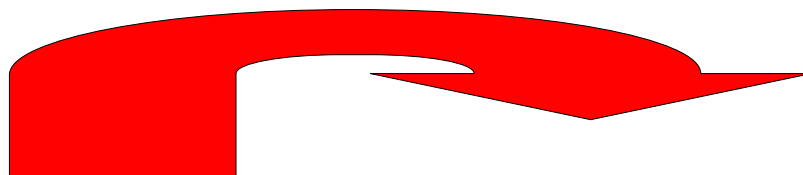
- Neben Überlebensraten und Reproduktion ist auch die Generationenfolge wichtig
- Wie lange dauert es von Ei zu Ei, Samen zu Samen usw.?
- Trivial bei nicht-überlappenden Generationen (z.B. T=1 bei einjährigen Pflanzen)
- **Bei überlappenden Generationen berechenbar aus**

$$T = (\sum x l_x m_x) / R_0$$

x – Alter ; l_x – Anteil Überlebender ; m_x - mittlere Nachkommen pro Individ.;
 R_0 - Nettoreproduktionsrate

Bei der Schlammschildkröte: T = 10,6 Jahre

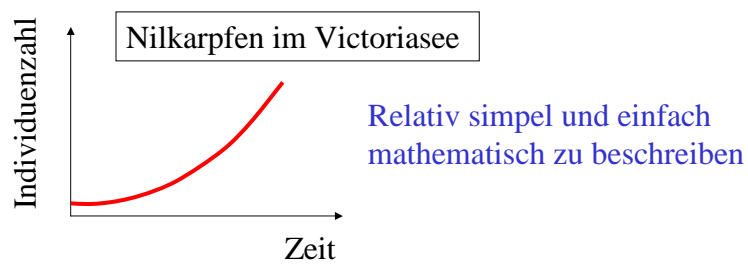
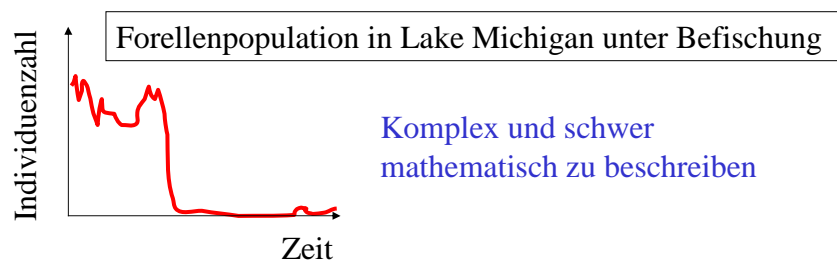
$$T = (\sum x l_x m_x) / R_0$$



Alter (Tage)	Zahl der Überlebenden bis zum Tag x	Anteil, der bis zum Tag x überlebt hat	Mittlere Zahl der Samen pro Individuum im Zeitintervall	Anteil Überlebende mal Produktion
x	n_x	l_x	m_x	$l_x \cdot m_x$
0-299	966	0,966	0,0	0,0
299-306	158	0,158	0,34	0,05
...

Teil III: Modelle der Populationsentwicklung

Kann man Populationsentwicklungen durch einfache
mathematische Gleichungen beschreiben?



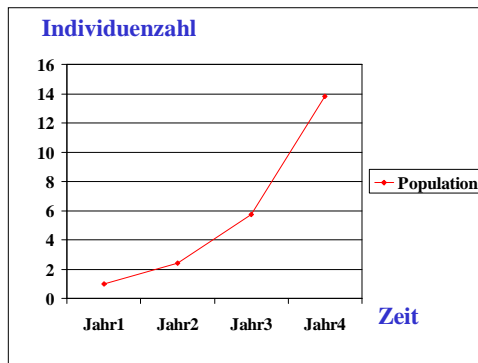
Populationsentwicklung Beispiel *Phlox drummondii*



die Population entwickelt sich so, als ob jedes Individuum 2,4 Samen produziert (real produzieren natürlich wenige Individuen viele Samen)

Also (falls alle Samen zu reproduzierenden Pflanzen werden!):

1 Individuum im 1. Jahr
 $1 \times 2,4 = 2,4$ Individuen im 2. Jahr
 $2,4 \times 2,4 = 5,76$ Individuen im 3. Jahr
 usw.



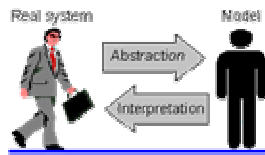
Modell A. Geometrisches Populationswachstum

- Gilt für nicht-überlappende Generationen: z.B. Annuelle
- Größe folgender Populationen steht immer in konstantem Verhältnis (hier: 2,4)

Also: Anfangszahl $N_0 \cdot 2,4 =$ erste Generation N_1
 $N_2 = N_1 \cdot 2,4 = N_0 \cdot 2,4 \cdot 2,4$
 $N_3 = N_2 \cdot 2,4 = N_1 \cdot 2,4 \cdot 2,4 = N_0 \cdot 2,4 \cdot 2,4 \cdot 2,4$
 ...
 $N_t = N_0 \cdot 2,4 \cdot 2,4 \cdot \dots \cdot 2,4 = N_0 \cdot 2,4^t$

Allgemein: geometrisches Wachstum: $N_t = N_0 \lambda^t$
 λ heißt geometrische Wachstumsrate = Nettoreproduktionsrate R_0 bei nichtüberlappenden Generationen

Einschub: Modelle in der Ökologie



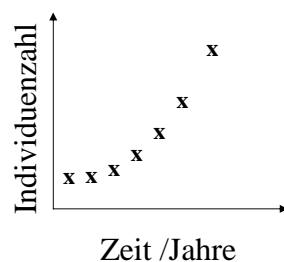
- Naturwissenschaft versucht komplexe Zusammenhänge zu verstehen und zu erklären (= Theorien)
- Dazu muss vom Komplexen abstrahiert werden = Prinzipielles erkennen, das sich wiederholt = Verallgemeinerung auf Kosten der Realitätsnähe
- Modelle sind nichts anderes als solche Abstraktionen auf das Wesentliche (auf Kosten des Realismus!)
- Modelle sind Denk- und Verständnishilfen, keine Abbildungen der Wirklichkeit!

Modell B: Exponentielles Wachstum

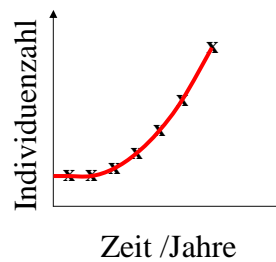
- Exponentielles Wachstum ‚sieht aus‘ wie geometrisches Wachstum
Unterschied:

Geometrisches Wachstum bei nicht-überlappenden Generationen (z.B. einjährige Pflanzen), exponentielles Wachstum bei **überlappenden Generationen** (z.B. bei mehrjährige Pflanzen)

Geometrisches Wachstum ist ‚zeitdiskret‘*



Exponentielles Wachstum ist ‚zeitkontinuierlich‘*



*Konsequenzen davon: in Öko II

Beispiel: Murmeltiere im Nationalpark Berchtesgaden

Murmeltier:

- sozialstruktur, Gruppen < 20 Individ.
- max Alter: 12 y, Geschl.reife: 2 y
- nur alpha Tiere reproduzieren (nach Winter)
- subdominante, floater, Jungtiere
- Überwinterung im gemeinsam. Bau (1/2 Jahr)
- pro Territorium eine Gruppe (je 1 alpha m..+w.)
- Territoriumqualit.: Schneeschmelze



Murmeltier (*Marmota marmota*)



In jedem Jahr sterben einige Individuen,
andere werden geboren:

z.B. Gruppe mit 18 Individuen

harter Winter: 6 Individuen sterben im Mittel,

normaler Winter: 3 Individuen sterben,



Mittlere Sterberate d (d =death):

Harter Winter: $b = 6/18 = 1/3$

Normaler Winter: $b = 3/18 = 1/6$

Nachkommen: im Mittel 5 überlebende Junge
pro Jahr



Mittlere Geburtenrate b (b =birth):

$b = 5/18$

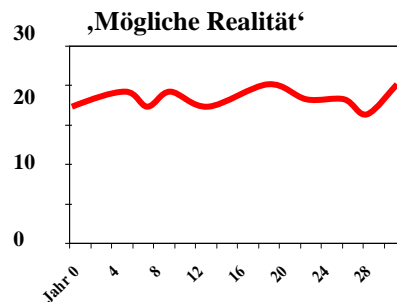
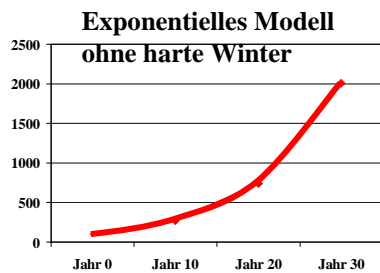


Vereinfachung der Realität auf mittlere Individuen

Die Differenz aus mittlerer Geburts- (b) und Sterberate (d) heißt **mittlere Pro-Kopf-Wachstumsrate r**:

$$r = b - d \text{ (mittlerer Beitrag eines Individuums zur Entwicklung der Population)}$$

- Normales Jahr: $r = 5/18 - 3/18 = 1/9$ ist positiv, also wächst die Population. Wie sähe r bei harten Wintern aus??



Exponentielles Wachstum gibt es in der Natur: Kiefern- und Taubenpopulation nach Neubesiedlung

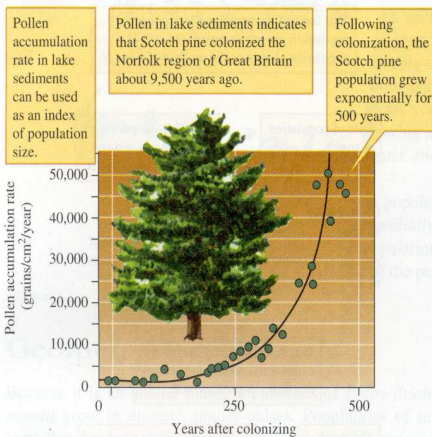


FIGURE 9.5 Exponential growth of a colonizing population of Scotch pine, *Pinus sylvestris*.

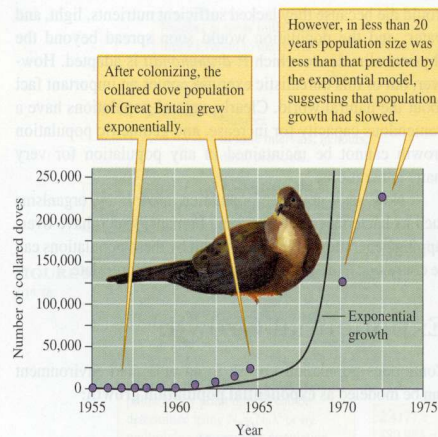
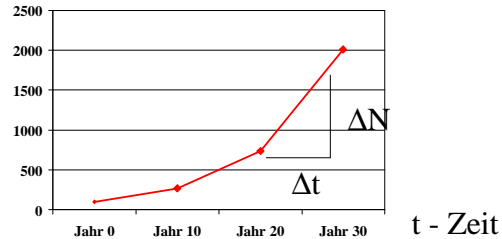


FIGURE 9.6 Exponential growth of the collared dove population of Great Britain (data from Hengeveld 1988).

Mathematische Beschreibung

N - Individuenzahl



Im Zeitintervall Δt ändert sich die Population um ΔN

In gleichen Zeitintervallen ist die Änderung immer $r \cdot N$ (pro-Kopf-Wachstumsrate mal Individuenzahl)

Bei kontinuierlichen Änderungen (Näherung!!!):

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$$

Rate der Populationsänderung Pro-Kopf-Wachstumsrate Individuenzahl zur Zeit t

$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$ ist eine Differentialgleichung

Sie beschreibt die zeitliche Veränderung der Population

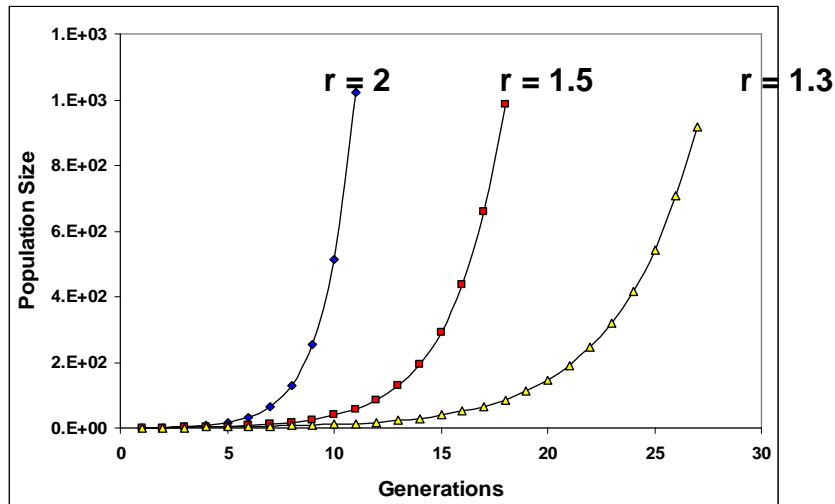
Daraus kann man die Populationsgröße N zu jeder Zeit t berechnen:

$$N(t) = N_0 \cdot e^{rt}$$

(Mathematische Beschreibung des exponentiellen Wachstums einer Population)

Viele einfache Prozesse in der Natur zeigen einen exponentiellen Verlauf: z.B. radioaktiver Zerfall, Zellwachstum in Zellkulturen,

Exponentielles Wachstum



Wie sieht die Kurve bei $r < 0$ aus? Was heißt das?

Beispiel für einfache Berechnung:

Eine in der Region neue Forellenart wird in einem grossen See ausgesetzt. Die Population entwickelt sich exponentiell. Wieviel Individuen habe ich nach 10 Jahren, wenn anfangs 10 Forellen ausgesetzt wurden und die Wachstumsrate bei $r=1$ liegt?

Antwort: $N(t) = N_0 e^{rt}$ also: $N(10) = 10 * e^{1 * 10} = 10 * e^{10} = 22026,4657948067165169579006452842.....$

also etwa 22026 Forellen.

Was macht man, wenn die Geburts- und Sterberate und nicht die Wachstumsrate r vorgegeben sind?

Antwort: Die Wachstumsrate r berechnet sich aus Geburts- und Sterberate: $r = b - d$ (s. vorher)

Probleme des exponentiellen Wachstums

Enorme Vereinfachung der Populationsentwicklung

Einige Beispiel-Probleme:

- keine Variabilität in der Zeit („gute Zeiten, schlechte Zeiten“),
- keine Unterschiede bei den Individuen (z.B. Geschlechter-verhältnis)
- Raum wird nicht berücksichtigt (Partner finden sich immer)
- und vor allem: unbeschränktes Wachstum !!!?

Trotzdem: eine mathematisch sehr einfache (aber stark abstrahierende) Form bestimmte Entwicklungsphasen (!) in Populationen zu beschreiben. Noch immer häufig benutzt!