Räuber-Beute Systeme

Prädation und Parasitismus sind anthagonistische ökologische Interaktionen, in denen eine Art Vorteile aus einer anderen Art zieht.

Prädatoren: Beute nur als Nahrungsquelle (‚Fuchs und Huhn‘)

Parasiten: Wirte als Nahrungsquelle UND Habitat (‚Floh und Hund‘)

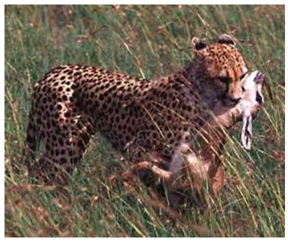
Warum ist ein Verständnis von R.B. Systemen wichtig?

Bei vielen Arten ist Prädation (bzw. Parasitismus) der wichtigste ökologische Prozess.

→ Populationsdynamik

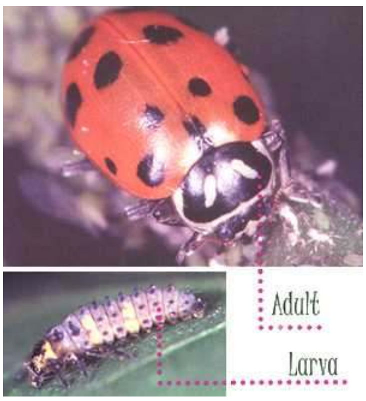
→ räumliche Verbreitung

→ Verhalten



Schädlinge (Insekten, Unkräuter) können mit Hilfe natürlicher Feinde kontrolliert werden (**biol. Schädlingskontrolle, s. auch vorher: invasive Arten**)

Beispiel: Marienkäfer als nützlicher Räuber



Nutzen: Attackiert Blattwanzen, Motten, Insekteneier und kleine Insekten.

- kann täglich sein eigenes Gewicht in Blattläusen fressen

Natürliche Feinde können **Nebeneffekte** in Pestizidanwendungen bewirken: Reduktion der natürlichen Feinde durch Pestizide kann ungewollte Zunahme der Schädlinge bewirken (Beispiel: Pestizideinsatz bei Reisanbau auf den Philippinen)

Beispiel: **'Mange'-Milbe (*Sarcoptes scabiei*), Rotfuchs (*vulpes vulpes*) und Berg-Hase (*Lepus timidus*) in Schweden**

Erster **Milbenbefall**

von Füchsen ca. 1975;

Folgen: Haarverlust,

Hautveränderungen,

Tod

Rasche Ausbreitung

über das ganze Land:

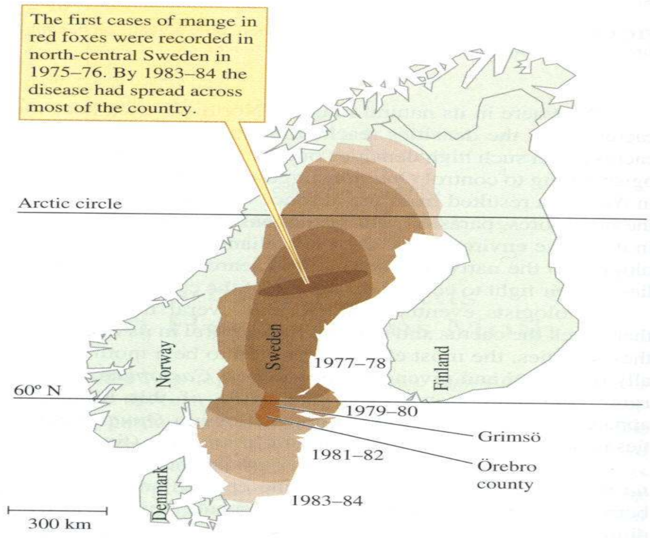


FIGURE 11.12 *The spread of mange in red foxes across Sweden from 1975 to 1984 (data from Lindström et al. 1994).*

Welche Konsequenzen hatte das für die Beute, z.B. die Berghasen?

Dramatische Zunahme mit abnehmendem Räuberdruck (Wieso dann wieder Abnahme?)

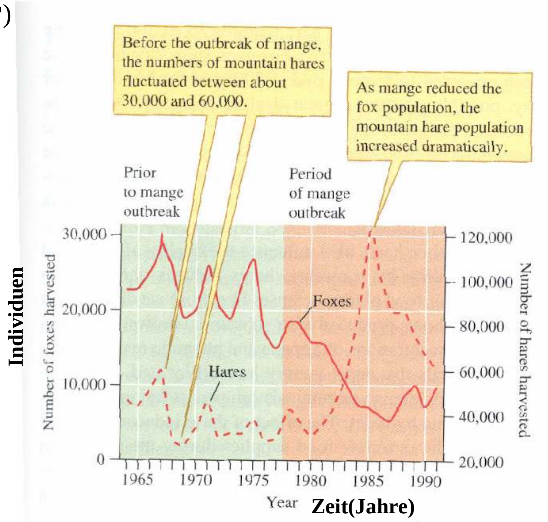


FIGURE 11.13 *The numbers of foxes and mountain hares in five counties in Sweden estimated from hunters' harvest records (data from Lindström et al. 1994).*

Wie stabil sind Räuber-Beute Beziehungen?

Kann ein einfaches System aus einer Räuber- und einer Beutepopulation überdauern?

Problem: Räuber frisst alle Beuteindividuen: beide sterben aus

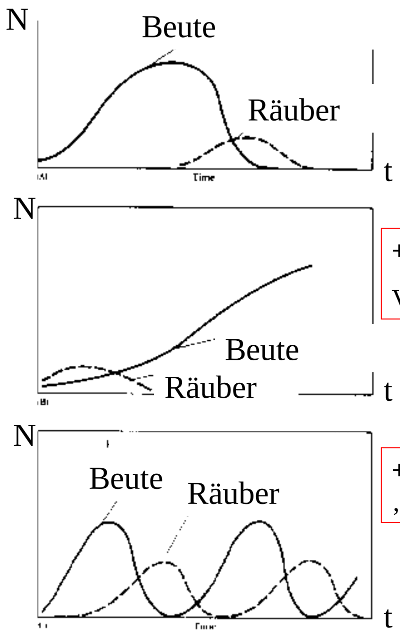
Räuber-Beute Interaktionen

Gause 1934 - Einzeller im Labor:

Paramecium (Beute, Pantoffeltierchen)

Didinium (Räuber, Ciliate)

Beobachtete Dynamiken:



+ Beute-Verstecke

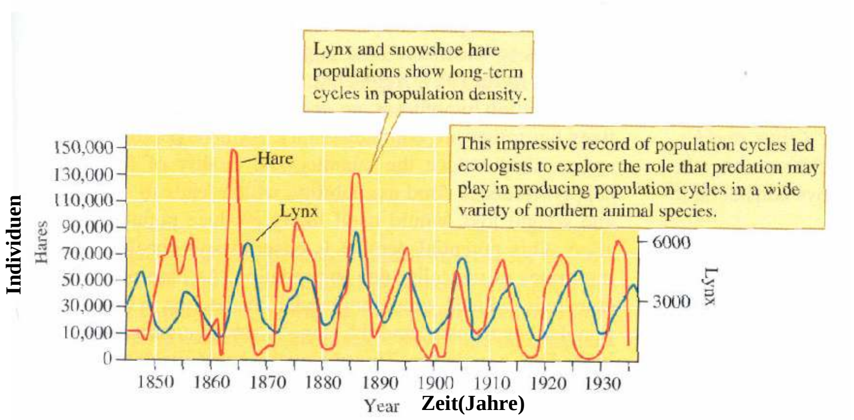
+ ‚Immigration‘

Oszillationen in Räuber-Beute Beziehungen:

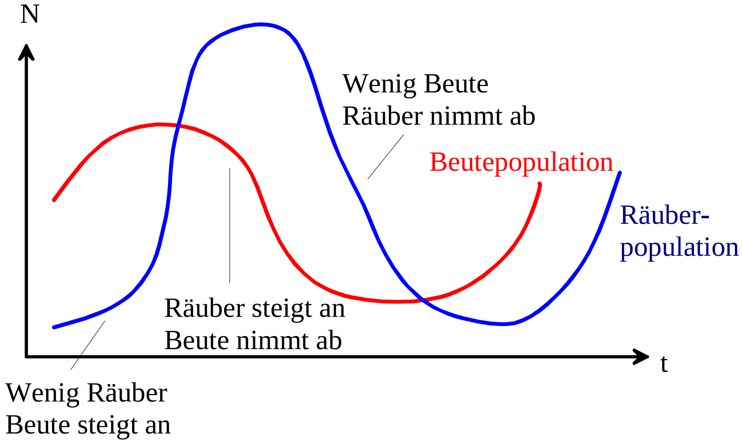
Häufig sind die Abundanzen (Individuenzahlen) in Räuber-Beute Systemen nicht konstant sondern **fluktuieren** (d.h schwanken mehr oder weniger regelmäßig)

- berühmtes Beispiel: Luchs-Hasen- Zyklen (hare-lynx cycle) (aus Daten der Hudson Bay Company - Pelzfang)

Ursachen der Zyklen noch umstritten



Sind beobachtete Oszillationen von außen gesteuert (Wetter etc.), braucht es immer 'Immigrationen' oder kann allein die biol. Wechselwirkung Oszillationen erklären?



Oszillationen in Räuber-Beute Beziehungen lassen sich allein durch interne Wechselwirkungen erklären. Allerdings: in der Realität oft komplexer, z.B. Beutenahrung als weiterer dynamischer Faktor

Quantitative Beschreibung der Räuber-Beute Beziehungen - das Loktka-Volterra Räuber-Beute Modell

Wovon hängen aktuelle Veränderungen in der Beutedichte B ab?

$$dB/dt = ?$$

(i) der eigenen Populationsdynamik (z.B. exponentielles Wachstum mit pro-Kopf-Wachstumsrate r) $dB/dt = r\cdot B$ ....

(ii) der Dichte der Räuberpopulation R

(iii) der Zahl der Kontakte mit Räubern (Produkt aus Räuberdichte und Beutedichte): $R\cdot B$

(iv) dem Erfolg der Räuber bei diesen Kontakten: aRB (Parameter a beschreibt, welchen Effekt die Kontake zwischen Räubern und Beutetieren auf die Beutepopulation haben)

ALSO: $\boxed{dB/dt = r\cdot B - a\cdot R\cdot B}$

D.h. ohne Räuber würde sich die Beutepopulation exponentiell vermehren. Der Räuber reduziert die Beute aber immer wieder.

Problem: exponentielles Wachstum ohne Dichteregulation!

Wovon hängt die zeitliche Veränderung in der Räuberpopulation ab?

$$dR/dt = ?$$

(i) ohne Beute verhungern die Räuber mit der Mortalitätsrate d:

$$dR/dt = - d\cdot R \text{ ......}$$

(Beachte: die pro-Kopf Wachstumsrate r setzt sich aus der Geburtsrate b und Sterberate d zusammen: r =b-d. Hier gibt es keine Geburten ohne Beute also r=-d)

(ii) von der Dichte der Beutepopulation B

(iii) von den Kontakten zwischen Räuber und Beute: $R\cdot B$

(iv) von der Effizienz f mit der gefressene Beute in neue Räuber umgesetzt wird: $f\cdot R\cdot B$

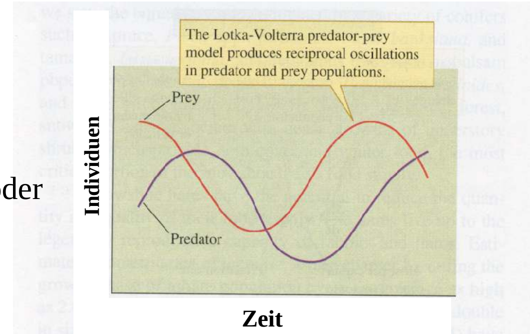
ALSO: $\boxed{dR/dt = -d\cdot R + f\cdot R\cdot B}$

d.h. ohne Beute nimmt die Räuberpopulation exponentiell ab. Mit ausreichender Beute steigt sie wieder an.

Da sich die aktuelle Beutedichte auf die momentaneVeränderung der Räuberdichte auswirkt und umgekehrt ist die Entwicklung der beiden ziemlich dynamisch.....

Das Lotka-Volterra Räuber-Beute Modell führt zu reziproken Oszillationen in den Räuber und Beute Populationen.

Ohne Immigrationen oder äußere treibende Dynamiken!!



Trägt man die Räuberzahl über die Beuteanzahl auf erhält man ein sog. **Phasendiagramm**:

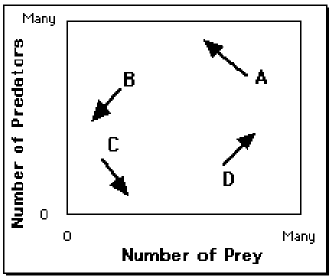
A: zu viele Räuber

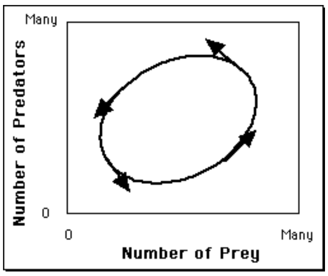
B: zu wenig Beute

C: wenig Beute und Räuber: Beute kann anwachsen

D: wenig Räuber, viel Beute

Die (elliptische) Kurve im Phasendiagramm ist eine **Trajektorie**





Laborversuche (Wirt-Parasitoid):

Bohnenkäfer und Erzwespe

Reziproke Oszillationen von Wirt und Parasit über 112 Generationen oder 6 Jahre

Nicht-konstante Umweltbedingungen (Zufallseinflüsse = Stochastik) erschweren Experimente (auch im Labor)

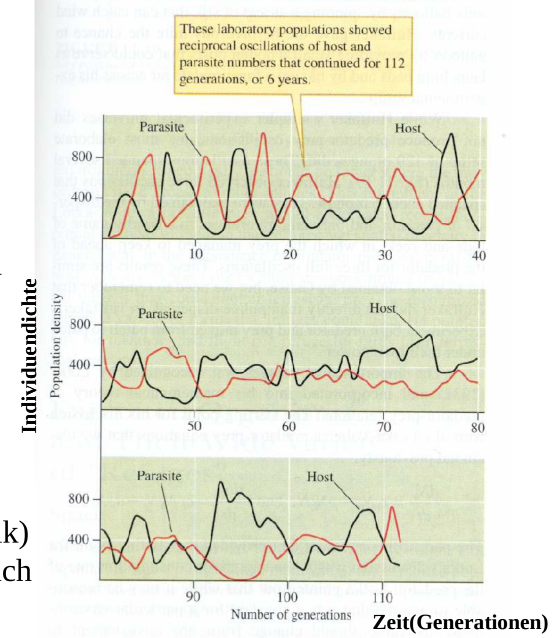


FIGURE 11.17 *Laboratory populations of a host, the adzuki bean weevil, and a parasitoid wasp (data from Utida 1957).*

Lotka-Volterra Räuber-Beute Modell – einige Probleme:

Oszillationen hängen sehr stark von den **Anfangsindividuenzahlen** ab

→ 'strukturell instabil'

Wichtigste Ursache: **keine intraspezifische Dichteabhängigkeit** bzw. Kapazität

Weiteres Problem: Änderungen in einer Population wirken **ohne Zeitverzögerung** auf andere Population

Verschiedene Faktoren können die Stabilität des Systems erhöhen, z.B.:

1. Ineffiziente Räuber (oder Beuteflucht)
2. Externe ökologische Restriktionen für die Populationen => Populationskontrolle
3. alternative Nahrungsressourcen des Räubers
4. Zeitverzögerte Populationsantworten

Räumliche Heterogenität als stabilisierender Faktor: Huffakers (1958) Orangen-Milben-Versuch:

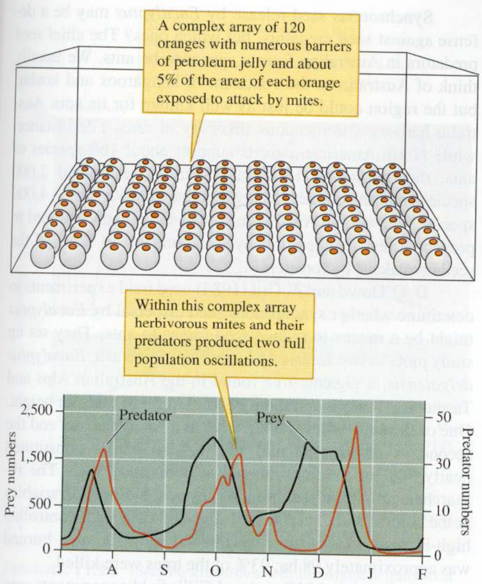


FIGURE 11.19 *Environmental complexity and oscillations in laboratory populations of an herbivorous mite and a predatory mite (data from Huffaker 1958).*

Milben:

Beutemilben: können kriechen oder an Fäden schweben 'Ballooning';

Räubermilben: können nur kriechen

Also: Räumliche Heterogenität kann Koexistenz ermöglichen!

Beispiel: Räuber-Beute-Dynamik als zellulärer Automat

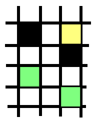
(nach DeRoos et al. 1991)

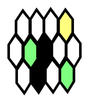
<u>klassisch</u> (z.B. Lotka-Volterra): 'homogene Durchmischung, d.h. sehr hohe Mobilität → Räuber-Beute-Zyklen

Frage: Was ändert sich durch eine lokale, begrenzte Ausbreitung?

Ansatz: seßhafte Beute, begrenzt mobiler Räuber

<u>Diskret im Raum- Gitterzellen (hier: Räuber- oder Beuteindividuum oder beide)</u>





<u>Diskret in der Zeit- ökologische Zustände (hier: vorhanden/ nicht vorhanden)</u>

<u>Regeln für Zustandänderungen : ...</u>

Regelsatz:

(R1) homogener Raum aus Gitterzellen

(R2) mögliche Zustände der Zellen:

leer ■, 1 Räuber ■, 1 Beute ■, 1 Räuber und 1 Beute □

Zustandsänderungen (jeder Zeitschritt):

(R3) Räuber stirbt mit Wahrscheinlichkeit P_d

(R4) Beute produziert 1 Nachkommen in zufällige Nachbarzelle

(falls leer, sonst keine Reproduktion)

(R5) Räuber bewegt sich in zufällig gewählte Nachbarzelle,

falls dort kein Räuber ist

(R6) Räuber-Beute Kontakt: Räuber frißt Beute

(R7) Räuber produziert nach erfolgreichem Beute-Kontakt 1 Nachkommen in zufällige, nicht-besetzte Nachbarzelle

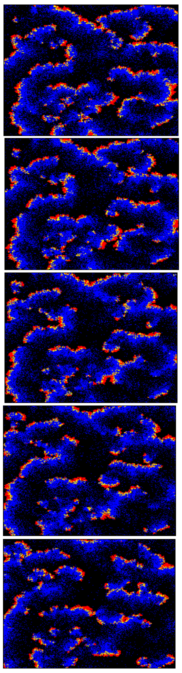
(R8) Bei 'homogener Durchmischung': Bewegung zu zufällig gewählter Zelle in jedem Zeitschritt

Welche Dynamik ergibt sich daraus?

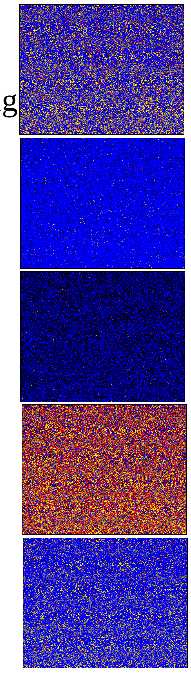
(a) Mit homogener Durchmischung (wie Lotka Volterra)

(b) Mit lokaler Ausbreitung?

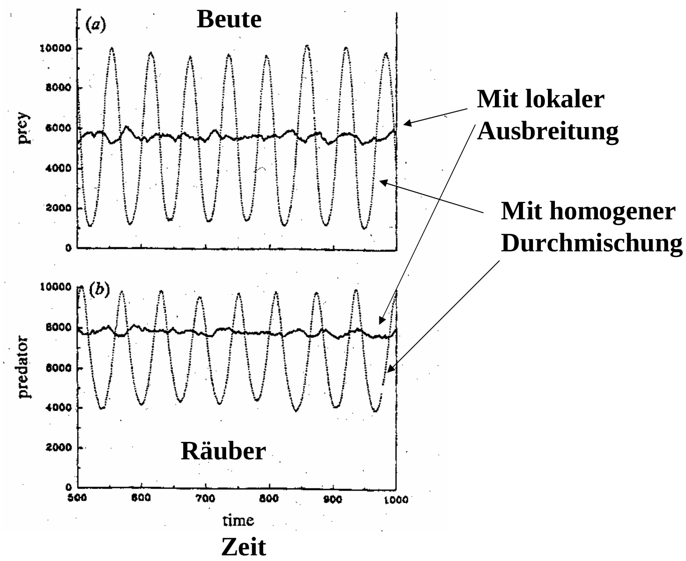
Lokale Ausbreitung



Homogene Durchmischung

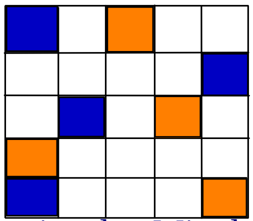


Verlust der Räuber-Beute Oszillation durch lokale Ausbreitung



Ursache: Lokalisierung der Prozesse

→ lokale Zyklen



lokale Zyklen sind 'außer Phase', d.h. im regionalen Mittel keine Oszillation

Die ‚funktionelle Antwort' (functional response)

Die Beutegleichung bei Lotka-Volterra lautete:

$$dB/dt = r \cdot B - \mathbf{a \cdot B} \cdot R$$

a·B beschreibt die Rate, wie sich die Beuteentnahme durch den Räuber mit der Beutedichte ändert = **funktionelle Antwort** des Räubers.

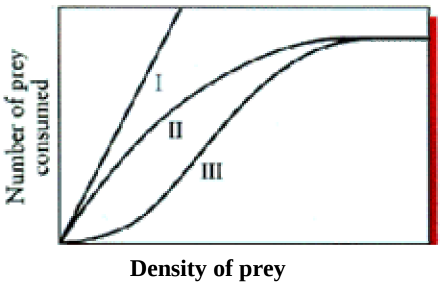
Hier proportional zur Beutedichte (Kontakte Beute/Räuber)

Allgemein:

funktionelle Antwort = Beziehung zwischen individueller Fressrate und Nahrungsdichte

Es werden drei prinzipielle Beziehungen unterschieden (nach Holling 1959 etc.)

Functional Response



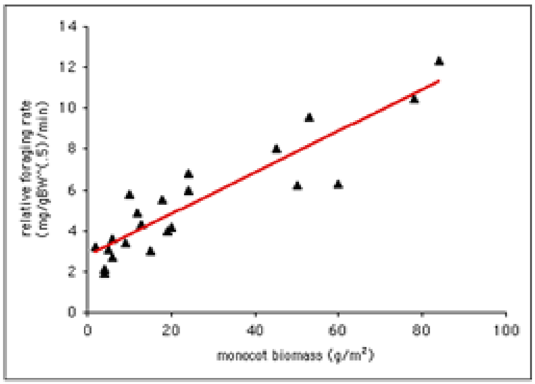
Type I: Prädations-/Fressrate steigt linear mit Beuteverfügbarkeit

Type II: Anstieg der Prädations-/Fressrate nimmt mit Beutedichte ab – Sättigungseffekt

Type III: Geringe Prädations-/Fressrate bei geringer Beutedichte: Beute ist unattraktiv oder 'Beutesuchbild' fehlt

Beispiel Typ I (meist Herbivoren, oder ‚filternde' Räuber)

Frage: Wie müsste die Kurve aussehen bei noch höheren Nahrungsdichten?



Batzli *et al*. (1981): Funktionelle Antwort der Braunen Lemminge in der arktischen Tundra ('Beute' – überwiegend Gräser)

Typ 1 wirkt meist stabilisierend auf die Populationsdynamik

Typ I: ein konstanter Anteil der Beute wird gefressen

$\boxed{y = ax + b}$

mit

y = Prädationsrate/Fressrate

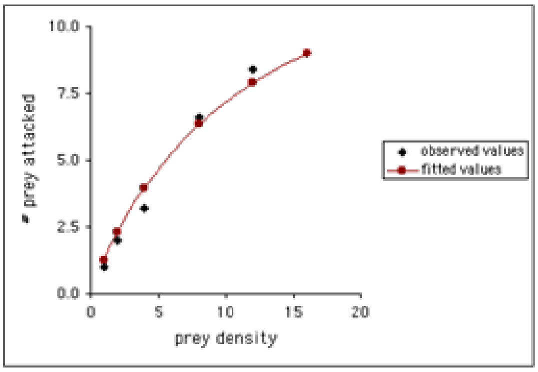
a = Steigung

x = Beutedichte

b = Schnittpunkt mit y-Achse (Frage: was bedeutet b>0 ?)

Beispiel Typ II (am häufigsten beobachtet)

Frage: Was können Gründe für das Abflachen der Kurve sein?



Wiedenmann & O'Neil (1991): Experimente mit räuberischer Stinkwanze *Podisus maculiventris* und Larven des Mexikanischen Bohnenkäfers (*Epilachna varivestis*).

Typ II: die Suche nach der Beute und deren ‚handling' braucht Zeit!

Holling's Scheibengleichung (Typ II):

Räuber auf Nahrungserwerb verbraucht Zeit **T** mit Suche und Handhaben der Beute: $T=T_{suchen} + T_{handhaben}$

Er fängt in der gesamten Zeit N_e Beutetiere, für das Handhaben jedes Beutetieres braucht er die Zeit T_h. Dann ist die gesamte Handhabungszeit des Räubers: $T_{handhaben} = T_h N_e$

Während der Suche durchstreift Räuber pro Zeiteinheit Fläche **a** und frisst dort alle Beute (**a: Angriffsrate oder Sucheffizienz**). Während Suchzeit T_{suchen} durchsucht Räuber die Fläche aT_{suchen} und frisst $N_e=aNT_{suchen}$ Beutetiere, wobei **N** die Beutedichte pro Fläche ist. Oder umgeformt:

$$T_{suchen}=N_e/aN$$

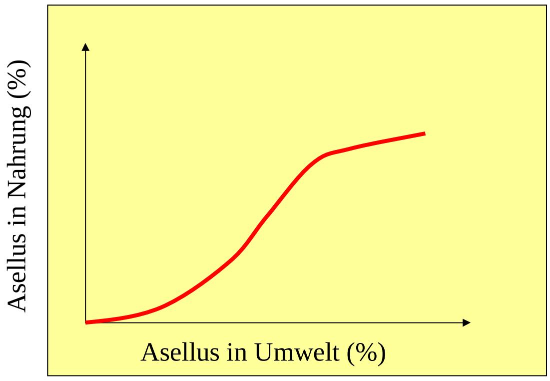
Damit ergibt sich das gesamte Zeitbudget:

$$T = T_{suchen} + T_{handhaben} = N_e/aN + T_h N_e$$

Nach der Anzahl der Beutetiere Ne aufgelöst, die der Räuber während T gefressen hat, ergibt sich **Hollings Scheibengleichung**:

$$\boxed{N_e = aTN/(1+aT_n N)}$$

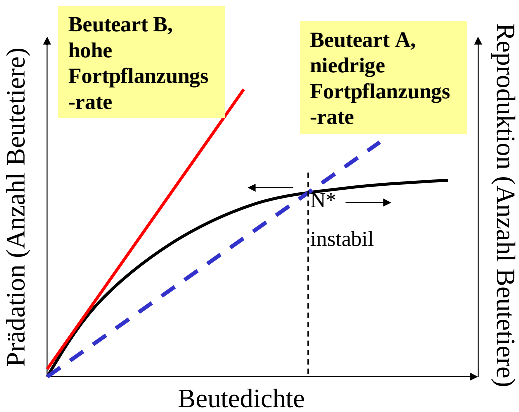
Typ III: ‚wenige Beutetiere sind unattraktiv oder fallen nicht auf‘



Spezialisierung von Rückenschwimmern (*Notonecta glauca*) auf jeweils einen Beutetyp, der jeweils häufig ist: Fütterung mit Mischung aus Wasserasseln (*Asellus*) und Eintagsfliegenlarven (*Cloeon*) wobei Gesamtsichte konstant gehalten wurde (nach Lawton et al. 1974)

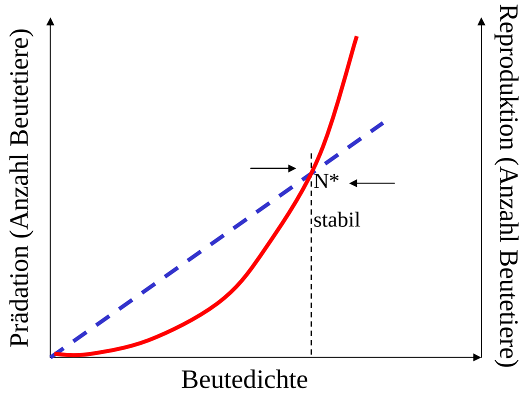
Nochmal: wann ist eine Räuber-Beute Beziehung stabil?

Beispiel funktionelle Reaktion vom Typ II:

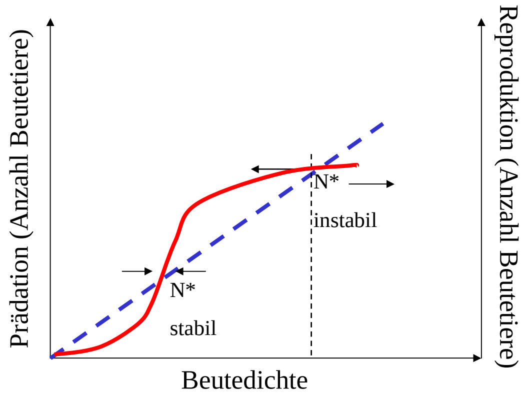


Gleichgewicht nur bei Schnittpunkt der Prädationsrate und Reproduktionsrate (instabil!); Beuteart B wächst dem Räuber davon

Wie müsste die funktionelle Reaktion aussehen, damit eine stabile Gleichgewichtssituation ermöglicht wird?



Also bei der funktionellen Reaktion Typ III: 1 stabiles und ein instabiles Gleichgewicht möglich



Beispiel Tollwut –

Virus/ Wirt System

Dichtekonturlinien aus Baden-Württemberg (133 km x 133km) zeigen fluktuierende Dichteschwankungen

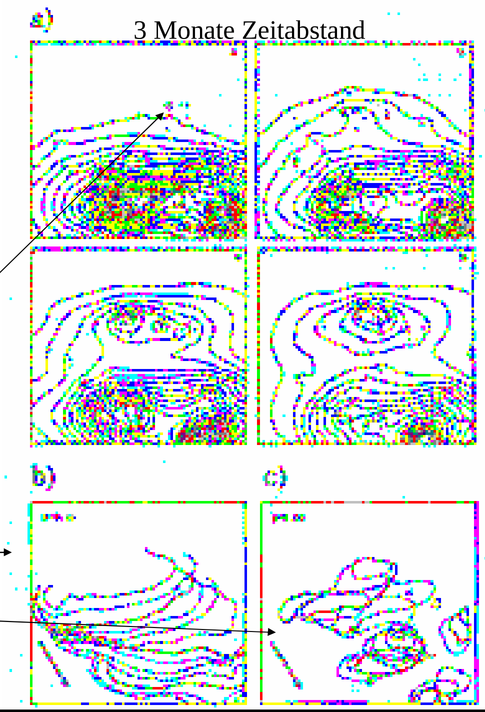
=

Wellenartige Tollwutausbreitung

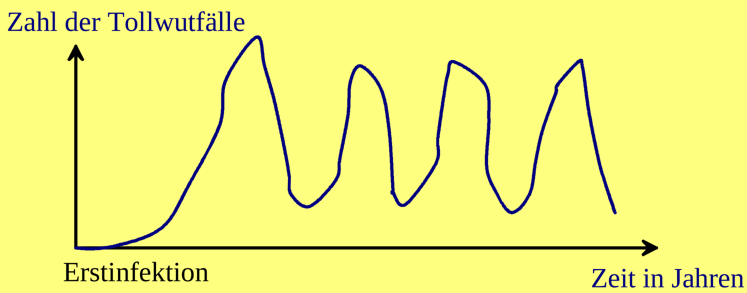
mit vorgelagerten **Foci**

große Skala

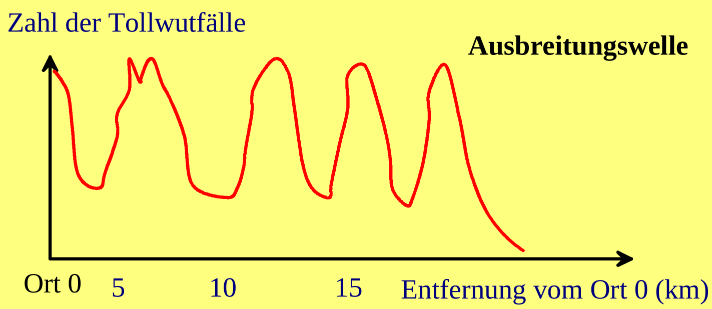
feine Skala



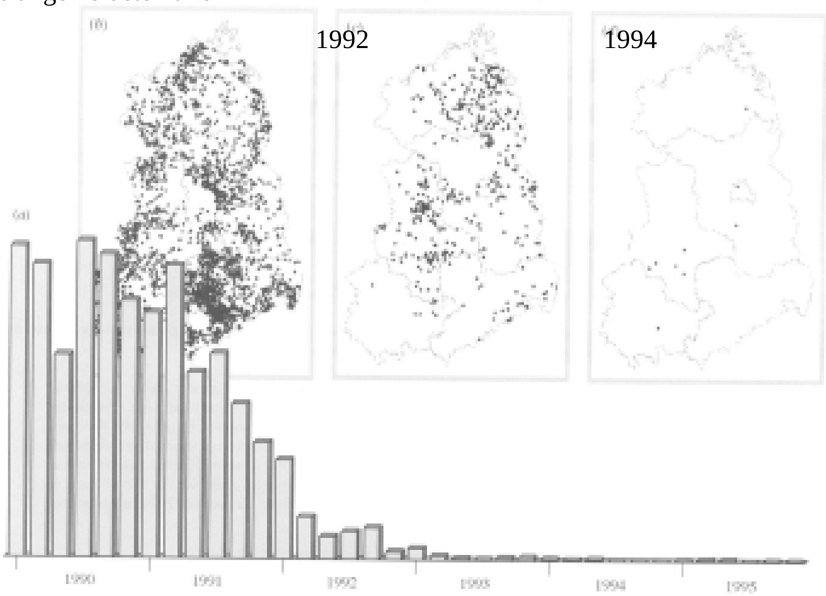
Typischer <u>**zeitlicher**</u> Verlauf des Infektionsgeschehens an <u>**einem Ort :**</u>



Typischer <u>**räumlicher**</u> Verlauf des Infektionsgeschehens<u>**:**</u>



Gemeldete Tollwutfälle in Ostdeutschland: pro 1 Punkt (= gemeldeter Fall) ca. 49 weitere ungemeldete Fälle



Bekämpfung führt zu Rückgang der Tollwut mit Restfällen!

Fuchs-Tollwutvirus-System als Räuber-Beute System auffaßbar

- Wenn in einem Territorium Tollwut auftritt stirbt die **Infektionsgemeinschaft** in 2 - 4 Monaten aus
- Hohe Reproduktionsfähigkeit der Füchse führt zu rascher Wiederbesiedlung freigewordener Territorien
- Aufbau einer Infektionsgemeinschaft – Infektion - lokales Aussterben
- 'Räuber' und 'Beute' koexistieren durch räumliche Dynamik (vgl. Huffaker's Milbenversuch)

Fragestellungen:

- **Was sind Schlüsselprozesse?**
- **Wie kommt es großflächig zu Wellen?**
- **Was kann man aus Dynamik lernen um Bekämpfung effektiver zu gestalten?**

→ **Modelle**

Umsetzung im Raum:

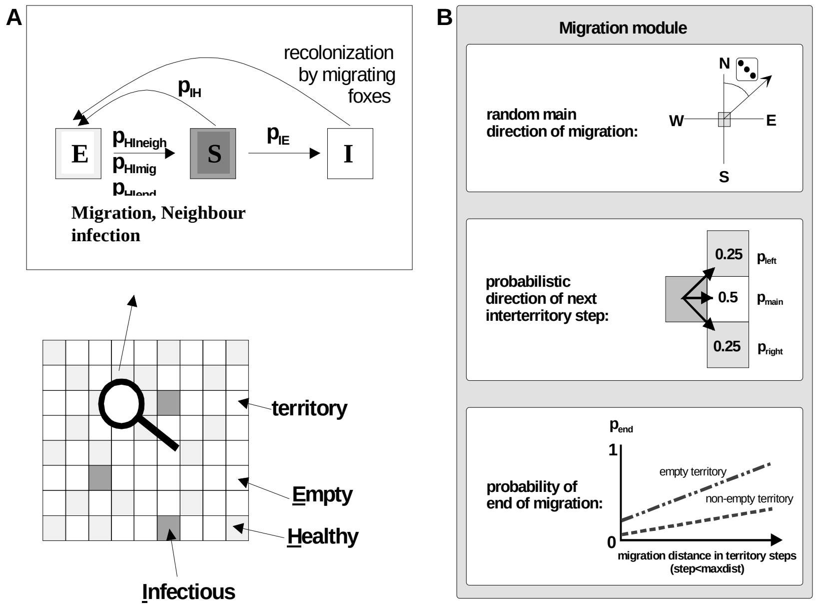
• Infektionsgemeinschaften (Territorien)

• Nachbarinfektion zwischen Infektionsgemeinschaften (benachbarte Territorien)

• Fernausbreitung der Krankheit und Wiederbesiedlung leerer Territorien durch wandernde Jungfüchse

Das potentielle Schicksal einer Infektionsgemeinschaft

Mögliche Zustände ohne Impfung: E-Empty, I - infectious, S - Susceptible



Beispiel:

Simulation

Infektionsgeschehen

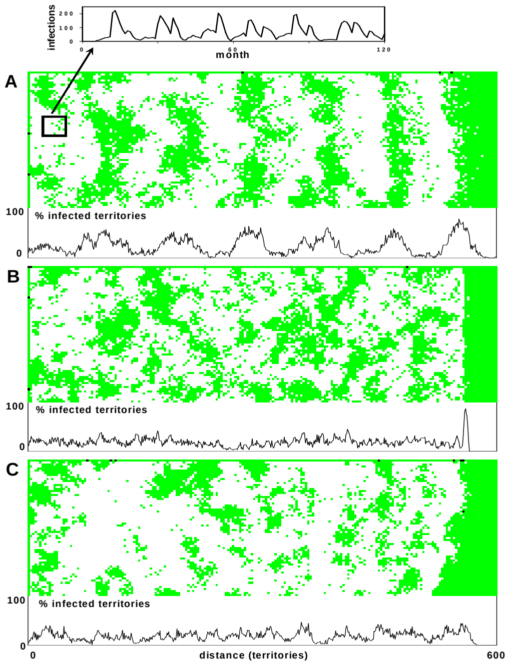
Anfangsverteilung:

Wellenfront am linken Bildrand

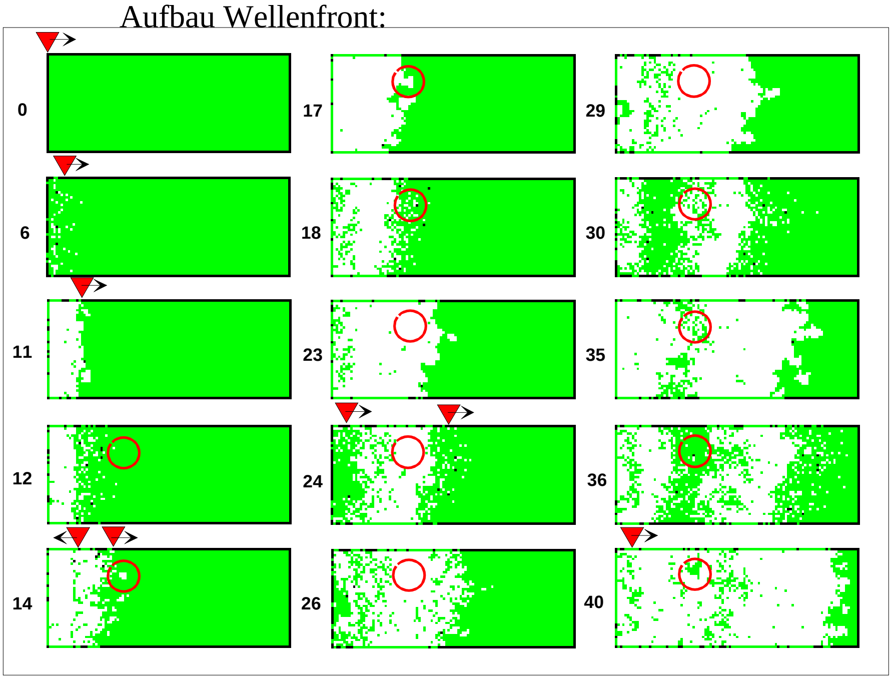
Oben: Gesamtmodell

Mitte: nur Nachbarinfektion

Unten: nur random walk



Aufbau Wellenfront:



Also:

Schlüsselfaktoren der Tollwutausbreitungsstruktur

1. Infektion von Nachbarterritorien
2. seltene Ausbreitungsereignisse:

1 Fernfektion pro Jahr pro 110 km x 110 km reicht aus für

Entstehung der räumlichen Wellenstruktur (!)