

John Bernstorff Nielsen
og Per Kim Nielsen

Lærebog i

S. 115-120

økologi

NNE

5. Populationer

Indledning

Et bestemt antal mennesker, der lever inden for et afgrænset område, kaldes for områdets befolkning. Danmarks befolkning var pr. 1. januar 1983 i alt 5.116.464 mennesker. Hvis der havde været tale om en dyreart, ville man have kaldt individgruppen for en bestand, hvorimod man for planters vedkommende ofte taler om en bevoksning.

Vi skal her indføre fællesbetegnelsen 'en population' for ovennævnte individgrupper. En population er mængden af samtlige individer tilhørende samme art, der lever inden for et afgrænset område (lat. *populus* = befolkningsgruppe). Populationer kan således bestå af mennesker, planter, dyr, mikroorganismer eller

lignende. Rådyrene i en skov udgør således en population, gedderne i en sø og lyngplanterne på en hede er andre eksempler på populationer.

Populationen er en vigtig biologisk enhed i ethvert økosystem. Økosystemets mange forskellige populationer arbejder sammen, supplerer hinanden, undergår forandringer med tiden, men enhver population har i modsætning til det enkelte individ visse gruppsegenskaber, der karakteriserer den givne population.

Disse populationsegenskaber af økologisk betydning er først og fremmest *populationsstørrelsen*, *aldersfordelingen*, *kønsfordeling* samt *udbredelsesmønsteret*.

Egenskaber

Populationens vigtigste egenskab er *dens størrelse*. Antallet af individer af den pågældende art pr. arealenhed (eller rumfangsenhed) kaldes populationstætheden. Hvorledes denne bestemmes, samt hvilke faktorer der regulerer populationstætheder, skal vi se på i de følgende afsnit. Her skal vi først se på nogle forhold af generel betydning for populationstætheden.

Enhver population har på et givet tidspunkt en bestemt størrelse (N). Popula-

tionen tilføres individer via fødsler og immigration (indvandring), samtidig med at populationen mister individer via dødsfald og emigration (udvandring).

Populationens størrelse er således en tilstand, der ustandselig varierer, hvorfor man i matematisk sprogbrug betegner N som en tilstandsvariabel. Fødsler, dødsfald, immigration og emigration er derimod processer, der tilfører/fjerner individer fra populationen, og disse faktorer kan ligeledes variere meget med tiden,

hvorfor disse værdier i matematiske populationsmodeller betegnes procesvariable.

Ved en fødselsrate forstås antal fødsler pr. tidsenhed pr. individ i populationen (evt. pr. 1.000 individer), hvorimod dødsraten angiver antal dødsfald pr. tidsenhed pr. individ i populationen. På lignende måde kan immigrations- og emigrationsrater defineres. En populations størrelse på et givet tidspunkt er lig det oprindelige antal individer (N_0) + fødselstilskuddet ($N_0 \cdot f$) + immigrationstilskuddet ($N_0 \cdot i$) - dødsfald ($N_0 \cdot d$) - emigrationen ($N_0 \cdot e$):

$$N = N_0 (1 + f - d + i - e)$$

hvor f , d , i og e står for ovennævnte rater. Størrelsen af disse værdier fremgår for den danske befolknings vedkommende af tabel 25.

Populationens størrelse på et givet tidspunkt kan beregnes ud fra dens størrelse på et tidligere tidspunkt samt værdien af raterne i det mellemliggende tidsinterval.

Ophæver de fire rater hinanden er populationsstørrelsen konstant; man siger, at der er tale om en dynamisk ligevægt. Antallet af individer er uforandret, men det er ikke de samme individer, der findes i populationen; ved dynamisk ligevægt ophæver processerne tilgang og frafald blot hinanden.

I naturen er populationsstørrelser ofte, men langt fra altid, nogenlunde konstante dvs. i dynamisk ligevægt. Ofte ændrer populationsstørrelsen sig en smule omkring en bestemt værdi fra år til år. Denne værdi betegnes *områdets bæreevne*, og mindre svingninger omkring denne værdi betegnes fluktuationer. Ved et områdes bæreevne forstås den populationsstørrelse, som et område igennem længere tid har plads, føde og andre ressourcer til.

Ringelmose Skov nær Vildtbiologisk Station på Kalø havde i 1950 en population af rådyr, som man af jagtmæssige grunde bortskød i det pågældende år. Populationen viste sig at være på 107 dyr fordelt over et areal på ca. 400 ha., svarende til en tæthed på ca. 0,25 dyr pr. ha. Man udsatte herefter nyt råvildt med bedre egenskaber set ud fra jægerens synspunkt, og længe efter (i 1965-67) studerede man igen rådyrpopulationen. Det viste sig, at populationen med mindre udsving holdt sig nogenlunde konstant - områdets bæreevne var åbenbart nået igen, og populationen var i ligevægt.

Ved populationsdynamiske undersøgelser er det væsentligt at bestemme fødsels- og dødsrater samt migrationen, når en populations udvikling med tiden ønskes bestemt. Disse rater varierer med tiden,

Tabel 25. Den danske befolknings størrelse

Befolkning 1980	5.122.065	
Fødsler/rate	57.293	11,2 føde/år/1000 pers.
Dødsfald/rate	55.939	10,9 døde/år/1000 pers.
Indvandring/rate	30.311	5,9 indv./år/1000 pers.
Udvandring/rate	29.913	5,8 udv./år/1000 pers.
Befolkning 1981	5.123.817	

Tabel 26. Rådyrpopulationen i Ringelmose Skov. Områdets bæreevne er ca. 100 rådyr. Fluktuationer observeres

År	Antal dyr
1950	107 (bortskudt)
1965	96
1966	112
1967	92

idet de er afhængige af bl.a. det omgivende miljø. De er ofte meget vanskelige at bestemme. Generelt er fødsels- og dødsrater i naturen meget store. Regulering af populationsstørrelser sker helt generelt gennem ændring af de ovennævnte fire rater.

Alders- og kønsfordelingen i populationen er ligeledes af væsentlig betydning for fødsels- og dødsraten og dermed populationens størrelse. Fig. 92 giver et konkret eksempel på alders- og kønsfordeling i en rådyrpopulation fra Kaløskovene.

Det fremgår heraf, at de ialt 213 dyr fordelte sig med 91 hanner og 122 hunner, dvs. en kønsfordeling på 43% ♂ og 57% ♀ (rådyr er polygame, dvs. at én han har flere hunner). Den hyppigste kønsforde-

ling i naturen er lige mange hanner og hunner, men der kan være store forskelle; specielt hos dyr med et skifte mellem partenogenetiske generationer („jomfrufødsel“) og ♂/♀ generationer. For populationer af f.eks. bladlus og dafnier findes der på visse tidspunkter af året kun hunner tilstede i populationen, og formeringen foregår her partenogenetisk, mens der på andre tider tillige er hanner tilstede, så normal kønnet formering kan finde sted.

Aldersfordelinger angives ofte som alderspyramider, hvilket også fremgår af fig. 92. En jævnt aftagende pyramide med en relativ bred basis er karakteristisk for en population i ligevægt. Er ungdomsstadierne i pyramidens bund kraftigt overrepræsenteret er populationen i vækst, mens en population i aftagende er kendetegnet ved overrepræsentation af de senere trin i pyramiden, altså mange ældre individer.

Rådyrpopulationen ses at være i ligevægt. Det kan nævnes, at rådyr bliver kønsmodne som 2-årige. Jo hurtigere hunnerne i en population kan sætte afkom i verdenen, jo hurtigere kan en population vokse. De 2-4 årige unge rådyrhunner er således de vigtigste dyr i populationen for dennes vækst.

Andre dyr kan have en ganske anden fordeling af de forskellige aldersklasser, hvorved udviklingen bliver anderledes. For mange insekters vedkommende følger voksenstadiet og dermed kønsmodningen først efter et ofte længerevarende larve- og puppestadium. Døgnfluer er et ekstremt eksempel herpå, idet larvestadiet er flerårigt, mens voksenstadiet ofte kun varer få timer, hvor forplantningen nødvendigvis må finde sted. Jo kortere generationstid en insektart har, jo hurtigere vokser populationen i antal.

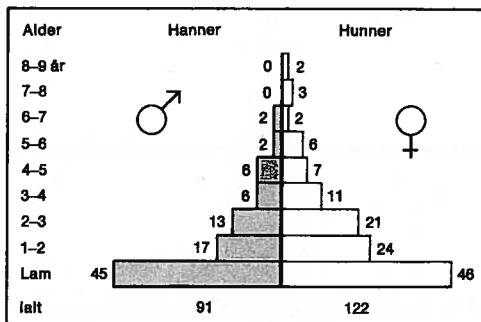


Fig. 92 Alders- og kønsfordeling i en population af rådyr fra Kaløskovene i 1950.

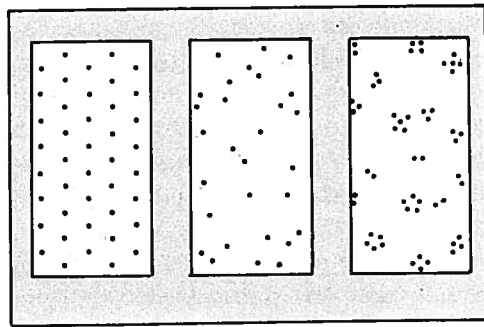


Fig. 93 De tre udbredelsesmønstre for populationer: jævn fordeling, tilfældig fordeling og klumpet fordeling. Hver prik repræsenterer ét individ.

En væsentlig egenskab ved populationen, specielt når dennes størrelse ønskes bestemt, er, hvorledes de enkelte individer er fordelt på udbredelsesområdet, det så-

kaldte *udbredelsesmønstre*. Der findes tre udbredelsesmønstre for populationer: jævn fordeling, tilfældig fordeling samt klumpet fordeling. Betydningen heraf fremgår af fig. 93.

Den jævne fordeling, hvor afstanden mellem de enkelte individer er den samme, forekommer uhyre sjældent, og den tilfældige fordeling forekommer praktisk taget aldrig i naturen. I naturen er organismerne i mere eller mindre udpræget grad klumpet fordelt, tydeligst ses det for floklevende dyrs vedkommende. Grunden til denne sammenklumpning er, at individernes ressourcer af såvel abiotisk som biotisk art er klumpet fordelt på biotopen; eksempelvis kan nævnes ressourcer som lys, næringssalte, føde, redeplads etc.

Bestemmelse af en populations størrelse

Populationstætheden er antallet af individer i den pågældende population pr. arealenhed. Undertiden angives tætheden dog bedst i andre enheder f.eks. biomassen (i tør- eller vådvægt) pr. arealenhed eller energiindhold pr. arealenhed. Mere specielt kan populationstætheden f.eks. for en mikroorganismepopulation være angivet som ATP-mængden pr. rumfangsenhed, eller for en plantepopulation som klorofylmængden pr. arealenhed eller rumfangsenhed, alt efter hvilken plantepopulation, der er tale om.

Der findes ingen generel metode til brug ved bestemmelse af populationstætheder. Man må i hver enkelt tilfælde bruge sin fantasi, og finde den bedst egnede

metode til netop den population, der skal undersøges. Ofte vil én af nedenstående tre metoder kunne tages i anvendelse.

Direkte optælling

Ved direkte optælling inspiceres biotopen, og samtlige individer af den pågældende art optælles i området, hvorefter populationstætheden let beregnes, når områdets areal kendes. Dette lyder ligetil, men er ofte behæftet med store vanskeligheder. Meget store populationer (f.eks. insekter og mikroorganismer) er uoverkommelige eller umulige at optælle; enten er individerne umulige at få øje på, eller også bevæger de sig rundt i området, således at tælling af det samme in-

er findes tre
populationer:
d), samt
ngen heraf

r afstanden
er den sam-
ent, og den
ner praktisk
ren er orga-
te udpræget
t ses det for
nde. Grun-
ing er, at in-
vel abiotisk
rdelt på bio-
nes ressource,
redeplads

lon, der skal
edenstående
vendelse.

ceres bioto-
den pågæl-
et, hvorefter
regnes, når
te lyder lige-
ed store van-
tioner
(mer) er
ge at optæl-
lige at få øje
rundt i om-
et samme in-

divid finder sted flere gange. Selv om optælling kunne finde sted er metoden som regel alt for tidrøvende. Antallet af rådyr i Kaløskovene er ét år blevet bestemt efter bortskydning af samtlige rådyr i området, hvorefter man optalte dem; fiskene i en sø er blevet optalt, efter at man havde tømt søen for vand, men begge metoder er af iøjnefaldende grunde uanvendelige. Herhjemme er populationen af ynglende knopsvaner flere år blevet bestemt ved tælling, idet ornitologer, jægere og andre interesserede har optalt rugende fugle eller ungeførende par, ofte på lang afstand med kikkert eller fra fly; men arbejdet er meget stort, når en population på landsbasis skal skrives i mandtal.

Metoden ved direkte optælling egner sig således bedst til mindre plantepopulationer på et begrænset område, f.eks. birke træer i en mindre skov.

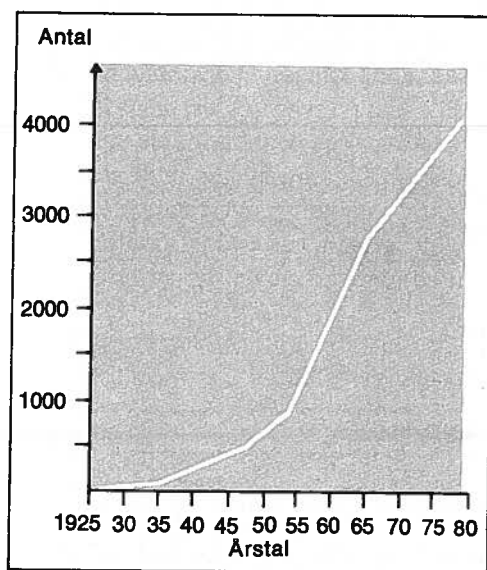


Fig. 94 Populationsstørrelsen af ynglende knopsvaner i søer og langs kysterne i Danmark siden fredningen i 1925.

Stikprøvemethoden

Denne metode er en indirekte metode, hvor man tæller samtlige individer på et mindre udsnit af arealet, hvorefter man ganger op med forholdet mellem hele arealet og stikprøvearealet. Metodens nøjagtighed afhænger hovedsaglig af, hvor repræsentativ stikprøvearealet er. Man må her især være opmærksom på populationens udbredelsesmønster. Resultatet bliver temmelig præcist, når fordelingen er jævn, men det forekommer sjældent i naturen. Frugtræer i en stor plantage eller mikroorganismer i et grundigt omrystet næringsmedium kan med rimelighed opfattes som jævnt fordelt.

Den klumpede fordeling er langt den hyppigst forekommende udbredelsesform i naturen. Stikprøver taget i såvel klumpede som tilfældige fordelinger kan således let blive urepræsentative for populationen som helhed, hvorefter multiplikationen giver en meget forkert populationsstørrelse. Dette problem kan naturligvis løses ved at tage flere stikprøver, hvorefter gennemsnittet af disse sandsynligvis bliver repræsentativt for populationen, men generelt kan det være vanskeligt at vurdere den usikkerhed resultatet er behæftet med ved brug af denne metode. Metoden er, trods sine mangler, den mest anvendte til bestemmelse af populationstæthed. Størrelsen af mikroorganismerpopulationer bestemmes således ofte ved denne metode.

I havet kan sildestimers fiskeantal bedømmes ved ekkolod, med netredskaber kan man indsamle og tælle organismer i et bestemt rumfang, eller man kan med bundhenter bringe veldefinerede stykker af bunden op, så de enkelte arter kan optælles. På land kan man som fangstredskaber anvende fælder, lyslokning af insekter, udtørring af jordbundsdyr i en

jordprøve i dertil indrettede apparater, hvorefter optælling af disse stikprøver ofte kan føre til et rimeligt skøn over populationsstørrelsen.

Fangst-genfangst metoden

Denne metode er hovedsaglig anvendelig, når populationsstørrelsen af større dyr, der strejfer frit omkring i et større område, skal bestemmes. Lad os for eksempel forsøge at bestemme antallet af ræve i en skov. Først fanger man så stort et antal ræve, som det er muligt (N_1). Disse ræve mærkes på passende vis f.eks. ved at sætte en metalclips i begge ører (undertiden sker der tab af det ene mærke), hvorefter de mærkede ræve slippes løs igen. – Efter en passende tidsperiode, i hvilken de mærkede ræve har nået at blande sig jævnt med de øvrige ræve i rævepopulationen, fanges der igen ræve i området. Blandt de fangne ræve (N_2) findes både mærkede (M) samt ikke mærkede ræve. Ud fra disse tre tal kan man ved simpel forholdsregning få et rimeligt skøn over den samlede rævepopulation i området, idet der gælder:

$$\frac{N_1}{P} = \frac{M}{N_2} \quad P = \frac{N_1 \cdot N_2}{M}$$

hvor P er den ubekendte, populationsstørrelsen.

Metoden kræver, at de mærkede ræve er i live og ikke emigreret ved genfangsten, at de har fordelt sig jævnt i populationen i tiden mellem fangst og genfangst, samt at de på ingen måde er blevet handicappet ved mærkningen, således at de er lige så lette/svære at fange, som de umærkede ræve. Det har desuden vist sig, at ved små populationer skal en betydelig del af bestanden fanges og mærkes, hvis man skal beregne populationsstørrelsen rimeligt nøjagtigt med denne metode.

Taleksempel. I en skov fanges 25 ræve, der mærkes og udsættes igen. En uge senere foranstaltes genfangst; man fanger denne gang 30 ræve, hvoraf de 15 bærer mærke. Populationsstørrelsen bliver herefter i det pågældende område:

$$\frac{25}{P} = \frac{15}{30}, \text{ altså } P = 50 \text{ ræve}$$

Man kan mærke dyr på mange måder. Rådyr giver man som regel halsbånd på, ringmærkning af fugle er kendt af enhver, også maling kan anvendes. Små biller får en lille klat på rygskjoldet, mens isbjørne får mere maling på deres hvide pels, således at optælling fra fly kan finde sted. Radioaktiv mærkning har været meget anvendt, og man har endog monteret små radiosendere på nogle dyrearter.

En populations vækst. Vækstkurver

En populations størrelse ændrer sig hele tiden. Dette illustreres bedst i et koordinatsystem med tiden ud ad 1. akse og populationens størrelse N ud ad 2. akse. En sådan kurve kaldes en vækstkurve for den pågældende population.

Lineær vækst

Tankeeksempel 1: Lad os forestille os en population på blot 2 individer, en han og en hun. Disse formerer sig, og bliver i løbet af et år til 4 individer, der i de følgende år formerer sig til 6 individer, 8 indivi-