Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 23, 1994

Ein stochastisches Modell für die Überlebenschancen von Metapopulationen

Martin Drechsler und Christian Wissel

Synopsis
Based on the model by Levins (LEVINS 1969), we develop a metapopulation model which includes stochastic fluctuations of the number of occupied patches. In a submodel the within-patch dynamics is modelled. In this way the behaviour of metapopulations can be related to population dynamical parameters. We explicitely take the movement of individuals into account and deduce the rescue effect in this way. We determine the conditions for long life times of metapopulations.

Metapopulation, Auslöschung, Migration, Rescue-Effekt, Modell, Stochastik, Naturschutz.
Metapopulation, extinction, dispersal, rescue effect, model, stochastics, nature conservation.

1. Einführung

Viele Arten kommen heute nur noch in vereinzelten Habitaten vor, wozu vor allem die Fragmentierung von Landschaften durch den Menschen beigetragen hat. In diesen kleinen Habitatsresten (Patches) besteht eine hohe Gefahr der Auslöschung (WISSEL & ZASCHKE 1992) der dortigen Subpopulationen. Doch besteht unter Umständen die Möglichkeit, daß ein "leeres" Patch von vorhandenen Subpopulationen anderer Patches wiederbesiedelt wird. Die Gesamtheit aller Subpopulationen in den verschiedenen Habitatsinseln (Patches) bezeichnet man als Metapopulationen (HANSKI & GILPIN 1991). Ihre Dynamik ist durch das Wechselspiel von Auslöschung lokaler Subpopulationen und Wiederbesiedelung leerer Patches bestimmt (HANSKI & GILPIN 1991).
Vielfach sind Metapopulations-Modelle nur deterministisch behandelt worden. Sie beschreiben nicht die Schwankungen in der Zahl der besetzten Patches, die vor allem bei geringer Gesamtzahl an verfügbaren Patches zum Aussterben der gesamten Metapopulation führen können. Um dieses Problem systematisch anzugehen, benutzen wir eine stochastische Version des bekannten Modells von Levins (LEVINS 1969), das die grundlegenden Prozesse einer Metapopulationsdynamik auf einfache Weise beschreibt. Seine Parameter werden auf die Dynamik innerhalb der Subpopulationen zurückgeführt. Die Bedingungen für eine lange Lebensdauer der gesamten Metapopulation werden untersucht.

2. Das Modell

2.1 Stochastische Verallgemeinerung des Levins-Modells

Das Modell von Levins enthält nur drei Parameter. Neben der Gesamtzahl s_0 an verfügbaren Patches sind dies die Kolonisationsrate ρ und die Extinktionsrate v. Die Kolonisationsrate ρ ist im deterministischen Modell die Zahl der pro Zeit von einer einzelnen Subpopulation aus besiedelten (leeren oder besetzten) Patches, im stochastischen Fall die Wahrscheinlichkeit pro Zeit für eine derartige Besiedelung. Die Extinktionsrate v gibt den Bruchteil einer Subpopulation an, der pro Zeit ausstirbt, bzw. die Wahrscheinlichkeit pro Zeit, daß eine Subpopulation ausstirbt. Sämtliche Details der Biologie der Individuen sind in diesen beiden Raten zusammengefaßt, so daß das Augenmerk ausschließlich auf dem Zusammenspiel von Kolonisationen und Extinktionen ruht.

Mithin ist die Wahrscheinlichkeit pro Zeit, daß von s vorhandenen Subpopulationen irgendeine ausgelöscht wird, gegeben durch

$$\mu_s = s \cdot v \qquad (1)$$

Die Wahrscheinlichkeit pro Zeit, daß eine weitere Subpopulation entsteht, ist gegeben durch

$$\lambda_s = s \cdot \rho \cdot (1 - s/s_0) \qquad (2)$$

Hierbei ist $(1 - s/s_0)$ die Wahrscheinlichkeit, daß bei der Besiedelung ein freies Patch getroffen wird und somit eine neue Subpopulation entstehen kann.

Um zu einer so einfachen Formulierung zu gelangen, mußten selbstverständlich einige Idealisierungen vorgenommen werden:

- Das Modell vernachlässigt räumliche Aspekte: Es geht nur die Zahl der Patches und der Subpopulationen ein, nicht aber deren räumliche Verteilung. Diese Annahme ist dann gerechtfertigt, wenn die Mobilität der Individuen sehr hoch ist, wie z. B. bei Vögeln.

- Weiterhin ist vorausgesetzt, daß alle s_0 Patches identisch sind. Diese Annahme ist in der Realität im allgemeinen nicht erfüllt. Als erster Schritt für eine mehr qualitativ ausgerichtete Untersuchung ist sie aber geeignet.

- Schließlich wird eine unmittelbare Wechselwirkung der betrachteten Spezies mit anderen Arten vernachlässigt: Der Einfluß anderer Arten ist nur pauschal in der Extinktions- und Kolonisationsrate enthalten. Rückkopplungseffekte wie z. B. Räuber-Beute-Zyklen müssen hingegen ausgeschlossen werden.

Trotz dieser Näherung lohnt es sich, diese stochastische Verallgemeinerung des Levins-Modells zur Untersuchung der Überlebenschancen einer Metapopulation heranzuziehen. Sie vermittelt Einsichten über das Zusammenspiel von Extinktionen und Kolonisationen und ermöglicht erste allgemeine Aussagen.

Die zeitliche Dynamik der Zahl s der Subpopulationen wird durch die beiden Übergangsraten λ_s und μ_s und eine Mastergleichung (GOEL & RICHTER-DYN 1974, WISSEL 1989b, WISSEL & STÖCKER 1991) bestimmt. Da sich Extinktionen und Kolonisationen wahrscheinlichkeitsbedingt in zufälliger Reihenfolge ereignen, schwankt die Zahl der vorhandenen Subpopulationen zufällig. Deshalb sind nur Wahrscheinlichkeitsaussagen möglich. Die Mastergleichung bestimmt die Wahrscheinlichkeit $P_s(t)$, daß zum Zeitpunkt t genau s Subpopulationen vorhanden sind. Ihre mathematische Behandlung ermöglicht die Berechnung zweier für uns wichtiger Größen: Die eine ist die Extinktionswahrscheinlichkeit $P_0(t)$, die angibt, wie groß die Wahrscheinlichkeit ist, daß die Metapopulation zum Zeitpunkt t ausgestorben ist. Die zweite Größe, für die wir uns interessieren, ist die mittlere Lebensdauer T_m der Metapopulation. Sie bestimmt sich in einfacher Weise allein aus den Übergangsraten λ_s und μ_s (GOEL & RICHTER-DYN 1974).

Untersuchungen dieser beiden Größen haben gezeigt (WISSEL 1989a, WISSEL & ZASCHKE 1992), daß P_0 sehr einfach mit T_m über die Gleichung

$$P_0(t) = 1 - \exp(-t / T_m) \qquad (3)$$

zusammenhängt. Deshalb reicht eine Untersuchung der mittleren Lebensdauer T_m aus.

2.2 Modellierung der internen Dynamik der Subpopulationen

Der große Vorteil des Levins-Modells bzw. seiner stochastischen Verallgemeinerung ist seine Einfachheit. Der Nachteil ist seine damit verbundene Abstraktheit und der fehlende konkrete Bezug zur Biologie der Individuen. Um diesen Bezug wieder herzustellen, entwickeln wir Submodelle, die es uns ermöglichen, aus Gesetzmäßigkeiten und Mechanismen, die die Individuen betreffen, die abstrakten Größen Extinkions- und Kolonisationsrate abzuleiten. Die einfache Struktur des Modells bleibt dabei erhalten.

Eine einfache stochastische Modellierung der Dynamik kleiner Populationen, wie sie die Subpopulationen darstellen, kann durch folgende Geburts- und Sterberaten λ_n bzw. μ_n erfolgen (GOODMAN 1987, WISSEL & STÖCKER 1991, WISSEL & ZASCHKE 1992):

$$\lambda_n = 1/2\,[rn\,(1 - n/K_p) + Rn + \sigma^2 n^2] + im \qquad (4)$$

$$\mu_n = 1/2\,[-rn\,(1 - n/K_p) + Rn + \sigma^2 n^2] + em \cdot n \qquad (5)$$

Hierbei beschreibt der erste Term das deterministische Wachstum der Subpopulation in logistischer Form. r ist die potentielle Wachstumsrate und K_p die Kapazität eines Patches, die proportional zur Größe dieses Kleinhabitats ist. Die Größe R ist die Summe der Geburts- und Sterberate pro Individuum ohne den Einfluß intraspezifischer Konkurrenz. Sie gibt die Stärke der demographischen Stochastizität an, die Schwankungen der Individuenzahl durch zufällige Reihenfolge von Geburts- und Sterbeereignissen erzeugt. Der Term $\sigma^2 n^2$ beschreibt den Einfluß zufälliger Umweltschwankungen, wobei σ die Stärke dieses Umweltrauschens angibt.

Die Mastergleichung mit diesen Geburts- und Sterberaten ist ausführlich untersucht worden (GOODMAN 1987, WISSEL & STÖCKER 1991, WISSEL & ZASCHKE 1992), um die Aussterbewahrscheinlichkeiten von Kleinpopulationen zu ermitteln. Dabei ist für uns die Berechnung der mittleren Lebensdauer einer Subpopulation von Interesse und die Wahrscheinlichkeit $P_e(t)$, daß die Subpopulation zum Zeitpunkt t ausgestorben ist. Für P_e gilt analog zu den Rechnungen für Metapopulationen

$$P_e(t) = 1 - \exp(-t / T_s) \tag{6}$$

In unserem Modell sind die Geburts- und Sterberaten λ_n und μ_n durch die Terme im und $em \cdot n$, die den Ortswechsel von Individuen beschreiben, ergänzt worden. Zunächst ist für die Mobilität eines Individuums die einfachste Annahme gemacht worden, nämlich daß es das Patch mit einer konstanten Wahrscheinlichkeit pro Zeit em verläßt. Die Sterberate μ_n, die ja die Wahrscheinlichkeit für die Abnahme der Individuenzahl pro Zeit angibt, ist also durch die Wahrscheinlichkeit pro Zeit, daß irgendeines von n Individuen das Patch verläßt, ergänzt worden.

Die Größe im ist die Wahrscheinlichkeit pro Zeit, daß die Individuenzahl eines Patches durch Einwanderung zunimmt. Sie ist das Produkt aus folgenden Faktoren: Wahrscheinlichkeit pro Zeit und Individuum em für das Verlassen eines Patches; mittlere Zahl $\langle n \rangle$ der Individuen in einer Subpopulation - sie läßt sich mit dem obigen Modell für die interne Dynamik einer Subpopulation berechnen; Zahl s der Subpopulationen; Wahrscheinlichkeit γ, daß ein ausgewandertes Individuum ein anderes Patch erreicht; Anteil $1/s_0$ aller Einwanderungen, der auf ein einzelnes der s_0 vorhandenen Patches entfällt:

$$im = em \cdot \langle n \rangle \cdot s \cdot \gamma \cdot 1/s_0 \tag{7}$$

Kann eine Integration der Immigranten in die Subpopulation erfolgen (wovon wir in dieser Arbeit ausgehen wollen), so ist die Geburtsrate λ_n um die Immigrationsrate im erhöht (Glg. 4). Dies führt zu einer Verlängerung der Lebensdauer T_s der Subpopulation, die sich nach GOEL & RICHTER-DYN (1974) berechnen läßt. Wir haben auf diese Weise den Rescue-Effekt (BROWN & KODRIC-BROWN 1977) explizit modelliert. Ein unsicherer ad-hoc-Ansatz (wie z. B. bei HANSKI 1991) ist also nicht nötig.

Die Modellierung der internen Dynamik der Subpopulationen ist damit abgeschlossen. Wir können uns der Frage zuwenden, wie sich daraus die Extinktions- und Kolonisationsrate ν bzw. ρ in den Gln. (1) und (2) für die Metapopulation bestimmen. Wie bei DRECHSLER (1994) gezeigt, folgt aus der Form der Aussterbewahrscheinlichkeit $P_e(t)$ in Glg. (6), daß die einfache Klassifikation der Patches in besetzte und unbesetzte, wie im Levins-Modell geschehen, tatsächlich ausreicht. Es ist diskutiert worden (HANSKI 1985), ob die Klasse der besetzten Patches nicht in solche mit größerer und kleinerer Individuenzahl unterteilt werden müßte. Drechsler zeigt aber, daß auf Grund von Glg. (6) Subpopulationen mit sehr kleiner Individuenzahl so kurzlebig sind, daß sie ohne Fehler im Modell vernachlässigt werden können. Die Form von $P_e(t)$ zeigt außerdem (DRECHSLER 1994), daß die Wahrscheinlichkeit pro Zeit ν für das Aussterben einer Subpopulation (besetztes Patch) gleich $1/T_s$ ist.

Um aus der Immigrationsrate im die Kolonisationsrate ρ zu berechnen, benötigen wir die Etablierungswahrscheinlichkeit E, daß ein auf ein leeres Patch treffendes Individuum in der Lage ist, hier eine volle Subpopulation mit K_p Individuen zu etablieren (GOEL & RICHTER-DYN 1974). Dabei setzen wir voraus, daß die Dynamik der Individuenzahl wie oben durch die Geburts- und Sterberaten in Gln. (4) und (5) festgelegt ist. Einziger Unterschied soll sein, daß aus einer solchen im Aufbau befindlichen Subpopulation keine Individuen emigrieren. Bei der Berechnung (GOEL & RICHTER-DYN 1974, WISSEL & ZASCHKE 1992) der Etablierungswahrscheinlichkeit E ist daher in Glg. (5) em = 0 zu setzen.

Wegen der Immigration von Individuen in Subpopulationen sind die Größen $\langle n \rangle$, T_s und E von der Zahl s der Subpopulationen abhängig. Deshalb hängen auch die Extinktionsrate n und die Kolonisationsrate ρ von s ab:

$$\nu(s) = 1 / T_s(s) \tag{8}$$

$$\rho(s) = em \cdot \langle n(s) \rangle \cdot \gamma \cdot E(s) \tag{9}$$

Es ist nun gelungen, die Raten ν und ρ auf biologische Mechanismen zurückzuführen und eine Brücke zwischen der Dynamik von Auslöschungen und Wiederbesiedelungen und dem Geschehen innerhalb der Subpopulationen zu schlagen. Die Struktur des stochastischen Levins-Modells ist dabei im Vergleich zu Abschnitt 2.1 nur insofern komplexer geworden, als die Raten ν und ρ nun von der Zahl s der Subpopulationen abhängen. Dies bringt aber keine größeren Probleme bei den numerischen Rechnungen.

Mit Hilfe der beiden Raten $\nu(s)$ und $\rho(s)$ können nach der in Abschnitt 2.1 erläuterten Weise die Extinktionswahrscheinlichkeit $P_0(t)$ und die mittlere Lebensdauer T_m für die Metapopulation berechnet werden. Diese beiden Größen hängen nun explizit von den in diesem Abschnitt eingeführten Modellparametern der Subpopulationsebene ab.

3. Resultate

Um Fragen nach der Stabilität - damit meinen wir die Überlebenschance - der Metapopulation beantworten zu können, müssen wir festlegen, wann wir von Stabilität bzw. einer ausreichenden Überlebenschance sprechen wollen. Dies soll mit Hilfe der in Abschnitt 2.1 definierten Extinktionswahrscheinlichkeit $P_0(t)$ und der mittleren Lebensdauer T_m geschehen: Wir wollen eine Metapopulation dann als stabil bezeichnen, wenn die mittlere Lebensdauer T_m größer als 10^3 Jahre ist. Aus Glg. (3) folgt damit, daß die Wahrscheinlichkeit eines Aussterbens der Metapopulation etwa 50 Jahre lang unter der Grenze von 5 Prozent bleibt.

Ferner zeigt unser Modell, daß bei Erfüllung dieser Forderung eine hohe Regenerationsfähigkeit vorliegt: Falls die Zahl der Subpopulationen durch irgendein Ereignis reduziert wird (wobei allerdings wenigstens etwa drei Subpopulationen übrigbleiben müssen), so ist die Wahrscheinlichkeit, auf ein hohes Besetzungszahl-Niveau s zurückzufinden, fast eins.

3.1 Allgemeine Stabilitätsdiskussion

In diesem Abschnitt wollen wir diskutieren, welche Bedingungen an die Extinktions- und Kolonisationsrate ν bzw. ρ und die Patchzahl s_0 des einfachen stochastischen Levinsmodells zu stellen sind, um Stabilität im obigen Sinne zu erhalten. Dabei sind die beiden Raten nach Abschnitt 2.1 zunächst stochastische, aber phänomenologisch vorgegebene Größen. Aus Abschnitt 2.2 übernehmen wir lediglich, daß $\nu = 1/T_s$ der Kehrwert der mittleren Lebensdauer einer Subpopulation ist.

Eine Stabilitätsdiskussion hat nur dann einen Sinn, wenn die Subpopulationen weder extrem kurzlebig noch extrem langlebig sind: Sind die Subpopulationen extrem kurzlebig, so kann man nicht erwarten, daß sie eine stabile Metapopulation bilden können (s. Ende Abschnitt 3.2). Sind sie extrem langlebig, also stabil im obigen Sinne, so ist die Metapopulation (mindestens) ebenso stabil. Wir nehmen für die Subpopulationen beispielsweise einmal eine mittlere Lebensdauer T_s von etwa einem Jahrzehnt an. Eine stabile Metapopulation sollte, wie oben definiert, wenigstens etwa 1000 Jahre leben. Das wäre dann wenigstens etwa das 100-fache der Lebensdauer einer Subpopulation.

Abbildung 1 zeigt nun, wie groß das Verhältnis $\rho/\nu = \rho \cdot T_s$ in Abhängigkeit der Patchzahl s_0 sein muß, um eine Lebensdauer $T_m = 100 \cdot T_s = 1000\ J$ für die Metapopulation zu erzielen. Oberhalb der Kurve ist die Lebensdauer T_m größer, unterhalb kleiner. Wir bezeichnen diese beiden Bereiche deshalb als stabilen bzw. instabilen Bereich.

Sind nur 5 Patches vorhanden, so sollte das Verhältnis ρ/ν wenigstens etwa bei 8 liegen, d. h. die Kolonisationsbedingungen müssen sehr gut und die Subpopulationen sehr stabil sein. Bei 50 Patches reicht dagegen ein kleines Verhältnis von $\rho/\nu \approx 1{,}5$ aus.
Wegen des flachen Verlaufs der Kurve bei großen Patchzahlen ist der Einfluß der Patchzahl auf die Stabilität der Metapopulation bei großen Patchzahlen relativ gering. Das hat die wichtige Konsequenz, daß eine Metapopulation, die mit vielen (oder trotz vieler) Patches - etwa $s_0 > 10$ - instabil ist (Bereich unterhalb der Kurve und $s_0 > 10$), durch eine alleinige Erhöhung der Patchzahl praktisch nicht stabilisiert werden kann. Der Grund ist, daß die Subpopulationen hier so instabil sind, und ihre Fähigkeit, leere Patches zu kolonisieren, so gering ist, daß die Metapopulation das zusätzliche Angebot an Patches gar nicht nutzen kann (s. a. Abschnitt 3.2). Ein Hinzufügen von Patches hat erst dann einen Sinn, wenn das Verhältnis aus Kolonisations- und Extinktionsrate einen Mindestwert von etwa $\rho/\nu \approx 1{,}5$ übersteigt.

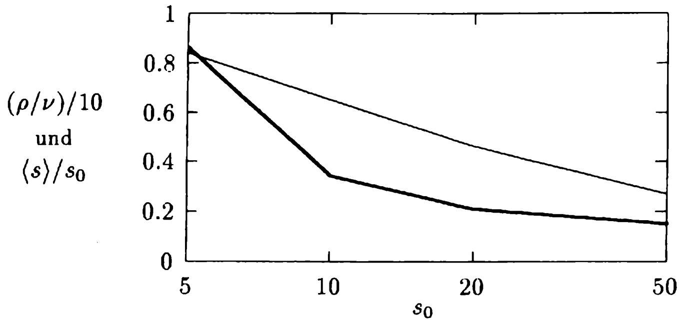

Abb. 1: Kritisches Verhältnis ρ/ν aus Kolonisations- und Extinktionsrate in Einheiten von 10, das notwendig ist, um für die Metapopulation eine mittlere Lebensdauer von $T_m = 100 \cdot T_s$ zu erzielen (dicke Linie), als Funktionen der Patchzahl s_0 in logarithmischer Auftragung. Die dünne Linie gibt die sich dabei einstellende mittlere relative Besetzungszahl $\langle s\rangle/s_0$ an.

Fig. 1: Critical ratio ρ/ν of colonization and extincion rate in units of 10 which is necessary to obtain a mean life time for the metapopulation of $T_m = 100 \cdot T_s$ (fat line) as a function of the number of patches s_0 in logarithmic scale. The thin line represents the appearing mean relative occupation number $\langle s\rangle/s_0$.

Für die mittlere Zahl $\langle s\rangle$ der vorhandenen Subpopulationen (Abb. 1), die sich bei einer Metapopulation an der "Stabilitätsgrenze" $T_m = 100 \cdot T_s$ einstellt, zeigt sich ähnliches wie für das oben betrachtete Verhältnis ρ/ν. Bei wenigen Patches braucht man im Mittel eine hohe Besetzungszahl von 80 Prozent aller Patches. Bei vielen Patches reicht eine geringere Besetzung von 30 Prozent. Das entspricht bei 50 Patches einer Zahl von etwa 15 Subpopulationen.

3.2 Detailliertere Stabilitätsdiskussion

In diesem Abschnitt wird untersucht, welche Bedingungen auf der Ebene der Subpopulationen erfüllt sein müssen, um eine gute Überlebenschance für die Metapopulation zu gewährleisten. Dabei ist hier nun der Rescue-Effekt (BROWN & KODRIC-BROWN 1977) mit eingeschlossen (s. Abschnitt 2.2). Das bedeutet, daß die Immigration neben der Wiederbesiedelung von unbesetzten Patches auch die Lebensdauer T_s der Subpopulationen vergrößert. Außerdem erhöht sie die mittlere Individuenzahl $\langle n\rangle$ in den Subpopulationen und die Etablierungswahrscheinlichkeit E.

Es kann hier nicht auf alle Parameter ausführlich eingegangen werden. Die Stärke des demographischen Rauschens ist daher fest gewählt zu $R = 3r$. Dies ist ein biologisch plausibler Wert. Eine (nicht zu starke) Variation dieses Werts hat auf die Ergebnisse nur geringen quantitativen Einfluß. Nach den Ausführungen in Abschnitt 1 lohnt es sich nicht, die Dynamik einer Metapopulation zu diskutieren, wenn die Mobilität der Individuen so gering ist daß sie ohne nennenswerten Einfluß bleibt. Wir wählen für die Mobilität daher einen genügend großen Wert von $em = 0{,}1r$.

Abbildung 2 zeigt, wie groß die Kapazität der Patches K_p in Abhängigkeit der Patchzahl s_0 sein muß, um für die Metapopulation eine mittlere Lebensdauer von $T_m = 1000/r$ zu erzielen. Typische Werte der potentiellen Wachstumsrate r liegen im Bereich $0{,}1/J \le r \le 5/J$ (HASSELL & al. 1976, STEARNS 1992). Bei $r = 0{,}1/J$ entspricht die Zeit $T_m = 1000/r$ einer Zeit von 10^4 Jahren, bei $r = 5/J$ sind es 200 Jahre. Wir wollen nun analog zu Abbildung 2 den Bereich jeweils oberhalb der Kurven mit $T_m > 1000/r$ als stabilen, den Bereich darunter mit $T_m < 1000/r$ als instabilen Bereich bezeichnen.

Man findet, daß bei schwachen Umweltfluktuationen $\sigma/\sqrt{r} = 0{,}4$ die Patchkapazität K_p wenigstens etwa in der Größenordnung von 10 Individuen, bei starken Umweltfluktuationen $\sigma/\sqrt{r} = 1{,}0$ in der Größenordnung von hundert(en) liegen sollte. Die Mindest-Patchkapazität nimmt mit sinkender Patchzahl s_0 und sinkender Erreichwahrscheinlichkeit γ zu (letzteres besonders bei starken Umweltfluktuationen $\sigma/\sqrt{r} = 1$). Daher sollte die Erreichwahrscheinlichkeit wenigstens imProzentbereich liegen; andernfalls wären sehr viel größere Patchkapazitäten erforderlich. Man sieht ferner, daß die erforderliche Patchkapazität ab etwa $s_0 \ge 10$ beinahe unabhängig von der Patchzahl s_0 ist. Das ist ein Indiz dafür, daß eine Zahl von etwa 10 Patches einen guten Mindestwert für eine stabile Metapopulation darstellt (s. auch unten).

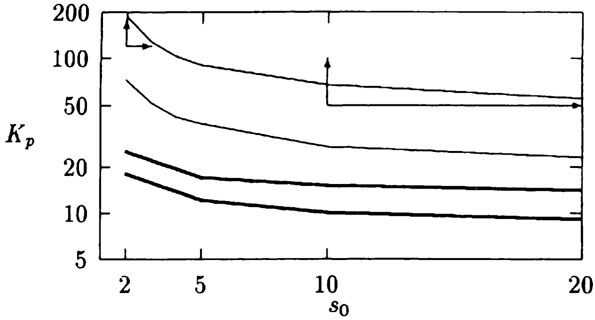

Abb. 2: Kritische Patchkapazität K_p, die notwendig ist, um für die Metapopulation eine Lebensdauer von $T_m = 1000/r$ zu erzielen, als Funktion der Patchzahl s_0. Stärke des Umweltrauschens $\sigma/\sqrt{r} = 0{,}4$ (dicke Linie), $\sigma/\sqrt{r} = 1{,}0$ (dünne Linie); Wahrscheinlichkeit, daß ein ausgewandertes Individuum ein anderes Patch erreicht $\gamma = 0{,}2$ (jeweils obere), $\gamma = 0{,}8$ (jeweils untere Kurve eines Paares). $R = 3r$ und $em = 0{,}1r$. Pfeile: siehe Text.

Fig. 2: Critical patch capacity K_p which is necessary to obtain a mean life time for the metapopulation of $T_m = 1000/r$ as a function of the number of patches s_0. Strength of environmental noise $\sigma/\sqrt{r} = 0.4$ (fat line), $\sigma/\sqrt{r} = 1.0$ (thin line); probability that a disperser reaches another patch $\gamma = 0.2$ (upper curve), $\gamma = 0.8$ (lower curve of each pair). $R = 3r$ and $em = 0.1r$. Arrows: see text.

Betrachten wir nun den Einfluß der Parameter Patchkapazität K_p und Patchzahl s_0 anhand der oberen der vier Kurven: Bei großen Patchzahlen $s_0 > 10$ ist (vgl. Abb. 1) die Steigung der Kurven sehr gering. Bei großen Patchzahlen ist es durch alleiniges Erhöhen der Patchzahl (waagerechter Pfeil des rechten Pfeilpaares symbolisiert eine Verdopplung der Patchzahl von $s_0 = 10$ auf $s_0 = 20$) schwer möglich, vom Bereich unterhalb der Kurve in den Bereich darüber zu gelangen, d. h. eine instabile Metapopulation zu stabilisieren. Schärfer formuliert: Ist eine Metapopulation mit etwa 10 Patches instabil, so wird ein reines Hinzufügen von Patches daran im allgemeinen wenig ändern. Das liegt daran, daß die Patchkapazitäten hier sehr klein und die Subpopulationen entsprechend instabil sind, so daß sie kaum in der Lage sind, leere Patches zu besiedeln. Die Metapopulation kann daher das zusätzliche Angebot an Patches nicht nutzen.

Ähnliches hatten wir schon in Abschnitt 3.1 festgestellt. Dort konnte man dem Problem instabiler Subpopulationen (großer Extinktionsrate ν) durch eine hohe Kolonisationsrate ρ begegnen. Hier jedoch hängt die Kolonisationsrate von der Individuenzahl und damit von der Stabilität der Subpopulationen unmittelbar ab (Glg. 9), was für alle realen Metapopulationen gelten sollte. Sind hier die Subpopulationen sehr instabil, so ist auch die Kolonisationsrate klein.
Eine Stabilisierung der Metapopulation kann - vor allem bei hoher Patchzahl - sehr effektiv durch eine Erhöhung der Patchkapazität geschehen: Der senkrechte Pfeil des rechten Pfeilpaares symbolisiert eine Verdopplung der Patchkapazität. Man sieht, daß der stabilisierende Effekt sehr viel größer ist als bei einer Vergrößerung der Patchzahl um denselben Faktor 2. Eine Erhöhung der Patchkapazität ist z. B. durch Vergrößern der Resthabitate oder durch eine Verbesserung der Habitatqualität erreichbar.

Die dritte Möglichkeit, eine Stabilisierung der Metapopulation zu erreichen, ist eine Erhöhung der Erreichwahrscheinlichkeit γ, beispielsweise durch den Bau von Korridoren zwischen den Patches. Sie hat, wie unser Modell zeigt, aber nur begrenzten Einfluß auf die Stabilität der Metapopulation. Das liegt daran, daß erstens bei instabilen Subpopulationen die Zahl der Emigranten gering ist, was den Einfluß von γ mindert, und daß zweitens γ verständlicherweise nie größer als eins werden kann.

Wir können also insgesamt schließen, daß eine stabile Metapopulation auf eine Mindeststabilität bei den Subpopulationen angewiesen ist, die überschritten werden muß, egal wie groß die Patchzahl ist. In unserem Fallbeispiel (obere der vier Kurven) muß die Patchkapazität dazu wenigstens bei etwa 40 Individuen liegen. Solche Mindest-Patchkapazitäten ergeben sich für alle Parameterkonfigurationen.

Man kann ferner die entsprechenden Mindest-Lebensdauern der Subpopulationen berechnen und stellt dabei fest, daß diese allgemein etwa im Bereich $15/r \leq T_S \leq 50/r$ liegen. Dies entspricht bei $r = 0{,}1/J$ einem Bereich zwischen 150 und 500 Jahren, bei $r = 5/J$ einem Bereich von 3 bis 10 Jahren. Metapopulationen mit kurzlebigeren Subpopulationen sind äußerst instabil und können nicht stabilisiert werden, ohne zuerst die Lebensdauer der Subpopulationen zu erhöhen. Bei einem "mittleren" Wert von $r = 1/J$ entsprechen die angegebenen Mindest-Lebensdauern für die Subpopulationen gerade Zeiten von wenigen Jahrzehnten - so wie wir es in Abschnitt 3.1 als sinnvoll angenommen hatten.

Eine andere Situation liegt vor, wenn die Patchkapazität groß, die Umweltfluktuationen stark und die Patchzahl klein ist: Das linke Pfeilpaar zeigt, daß dann eine leichte Erhöhung der Patchzahl durchaus großen Einfluß haben kann, ebenso wie eine Erhöhung der Patchkapazität (in diesem Fallbeispiel beide um den Faktor 3/2).

4. Zusammenfassung

Basierend auf dem Modell von Levins haben wir ein stochastisches Metapopulationsmodell entwickelt. Unter Vernachlässigung räumlicher Aspekte haben wir bei der Analyse des Modells festgestellt, daß das Verhältnis aus Kolonisations- und Extinktionsrate wenigstens bei 1,5, bei sehr wenigen (5) Patches sogar bei 8 liegen sollte, um Stabilität für die Metapopulation zu erzielen.

Eine detailliertere Modellierung der Populationsdynamik in den einzelnen Subpopulationen und eine Modellierung der Mobilität der Individuen - inklusive der Immigration in Subpopulationen (→ Rescue-Effekt) - ermöglichte Aussagen über die Stabilität bzw. die Überlebenschancen einer Metapopulation, die nun auf populationsdynamischen Eigenschaften der Subpopulationen beruhen. Eine Metapopulation sollte danach wenigstens etwa 5 bis 10 Patches besitzen, deren Kapazitäten bei schwachen Umweltfluktuationen in der Größenordnung von 10, bei starken Umweltfluktuationen in der Größenordnung von (einigen) 100 Individuen liegen sollten. Die Patches müssen so gut miteinander verbunden sein, daß die Chance für ein Individuum, schadlos von einem Patch zu einem anderen zu gelangen, wenigstens im Prozentbereich liegt.

Der Einfluß der Patchzahl nimmt mit wachsender Patchzahl ab: Ist eine Metapopulation mit etwa 10 Patches instabil, so ändert daran ein reines Hinzufügen weiterer Patches im allgemeinen wenig. Von besonderer Bedeutung für die Stabilität der Metapopulation ist die Patchkapazität und darauf aufbauend die Stabilität der Subpopulationen: Ist diese zu gering, so ist deren Fähigkeit, leere Patches zu besiedeln - ein Schlüsselfaktor in der Dynamik einer Metapopulation - wegen ihrer geringen Lebensdauer und Individuenzahl zu gering. Ein Mindestmaß an Stabilität bei den Subpopulationen ist damit das Fundament, auf dem die Metapopulation ruht. Die erforderliche mittlere Lebensdauer einer Subpopulation ergibt sich aus der modellierten Subpopulationsdynamik größenordnungsmäßig zu etwa einem bis einigen Jahrzehnt(en).

Literatur

BROWN, J. H. & A. KODRIC-BROWN, 1977: Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. - Ecology 58: 445-449.

DRECHSLER, M., 1994: Stochastische Modelle zur Auslöschung von Metapopulationen. - Dissertation, Fachbereich Physik, Universität Marburg.

GILPIN, M. E. & I. HANSKI, (ed.) 1991: Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. - Academic Press, London: 336 p.

GOEL, N. S. & N. RICHTER-DYN, 1974: Stochastic models in biology. - Academic Press, New York.

GOODMAN, D., 1987: Consideration of stochastic demography in the design and management of biological reserves. - Natural Resource Modelling, Vol. 1, No. 2: 205-234.

HANSKI, I., 1985: Single-species dynamics may contribute to long term rarity and commonness. - Ecology 66: 335-343.

HANSKI, I., 1991: Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. - In: GILPIN, M. E. & I. HANSKI, (ed.): Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. - Academic Press, London: 17-38.

HASSEL, M. P., LAWTON, J. H. & R. M. MAY, 1976: Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. - J. Anim. Ecol 45: 471-486.

LEVINS, R., 1969: Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biology control. - Bull. Entomol. Soc. Am. 15: 237-240.

STEARNS, S. C., 1992: The evolution of life histories. - Oxford University Press, Oxford: 249 p.

WISSEL, C., 1989a: Metastability, a consequnce of stochastics in multiple stable population dynamics. - Theoretical Population Biology 36: 296-310.
WISSEL, C. 1989b: Theoretische Ökologie. - Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York: 299 S.
WISSEL, C. & S. STÖCKER, 1991: Extinction of populations by random influences. - Theoretical Population Dynamics 39, No. 3: 315-328.
WISSEL, C. & S. H. ZASCHKE, 1992: Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen. - Verh. Ges. Ökol. 22: 469-474.

Adresse

Dipl. Phys. Martin Drechsler, Prof. Dr. Christian Wissel, Sektion Ökosystemanalyse, Umweltforschungszentrum UFZ Leipzig-Halle GmbH, Permoserstr. 15, D-04318 Leipzig.

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 23_1994

Autor(en)/Author(s): Drechsler Martin, Wissel Christian

Artikel/Article: Ein stochastisches Modell für die Überlebenschancen von Metapopulationen 295-302