

Ein Modell über den Einfluß von räumlichen Aspekten auf das Überleben von Metapopulationen

Karin Frank und Christian Wissel

Synopsis

We give a stochastic model for a metapopulation living in a spatially correlated environment. The environmental correlation leads to correlated extinctions, such that, especially in metapopulations with a small number of patches, the resulting synchronization of the extinction processes reduces the number of occupied patches and, therefore, the chance for a successful recolonization. Both, migration and correlation can depend on the spatial arrangement. We study the impacts of migration and correlation on the metapopulation extinction risk and predict some special effects of spatial arrangement. Using a "Unit Construction Principle" we develop a new approach to stochastic modeling and include the effect of spatial heterogeneity on the patch-scale as well as on the landscape-scale.

Modellierung, Auslöschung, Metapopulation, räumliches Arrangement, stochastische Dynamik, korrelierte Umwelt. Ecological modeling, extinction, metapopulation, spatial arrangement, stochastic dynamics, correlated environment.

1. Einleitung

Intensive anthropogene Eingriffe (Industrie, Infrastruktur u. a.) haben im Laufe der Zeit zu einer starken Fragmentierung der Landschaft geführt. Der Lebensraum für viele ohnehin vom Aussterben bedrohte Arten beschränkt sich häufig nur noch auf wenige Resthabitats. Andererseits ist man durch gezielte Naturschutz-Maßnahmen bestrebt, diesen Arten ein Überleben zu ermöglichen. Diese neue Situation hat zum Konzept der Metapopulationen geführt, das erstmals von LEVINS 1970 beschrieben wurde: Subpopulationen einer Art leben in räumlich isolierten Resthabitats - sogenannten Patches - und sind in der Lage, durch Migration bereits ausgelöschte Patches wiederzubesiedeln. Nun können aber andererseits bestimmte, für die Art sensitive Umweltfaktoren stark und räumlich korreliert schwanken, so daß die Dynamik einer Metapopulation wesentlich von Prozessen abhängt, die auf einer großen räumlichen (Landschafts-) Skala ablaufen. Für einen ausführlichen Überblick verweisen wir auf (DOAK & al. 1992).

Gerade für einen effektiven Naturschutz ist es daher wichtig, diese komplexen Prozesse mit Hilfe von Modellen zu untersuchen, um so zu einem besseren Verständnis der Zusammenhänge zu gelangen.

2. Räumliche Prozesse in Metapopulationen

2.1 Räumliche Faktoren und Wiederbesiedelung

Die in Metapopulations-Modellen häufig gemachten Annahmen, daß Individuen entweder nur in die nächstgelegenen Nachbar-Patches oder aber in jedes andere Patch mit gleichem Erfolg einwandern können, entsprechen in der Regel kaum natürlichen Habitat-Arrangements und realistischen Migrations-Mustern. Unterschiedliche Größenverteilungen und Entfernungen zwischen den Patches, das Vorhandensein von Barrieren, Korridoren oder Gradienten, unterschiedliche Auswanderungs- (z. B. Wanderfreudigkeit von Individuen) und Einwanderungs-Bedingungen (Existenz von Wirten, Räubern, Konkurrenten u. ä.) (KAREIVA 1985), aber auch artspezifische Such- und Migrations-Mechanismen (HARRISON & al. 1988) können die Migrations-Bedingungen zwischen zwei Patches sehr verschiedenartig gestalten. All diese Prozesse münden in eine patch-paar-abhängige Kolonisations-Rate m_{ij} , mit der ein leeres Empfänger-Patch i von einem Spender-Patch j aus wiederbesiedelt werden kann.

Eine Wiederbesiedelung ist aber nicht nur von den einzelnen Migrationsraten, sondern im entscheidenden Maße vom jeweiligen Zustand der Metapopulation, d. h. von der Frage abhängig, ob und welche Patches aktuell überhaupt besetzt sind und als Spender fungieren können. Aber nicht nur das Patch-Arrangement und die Migrations-Bedingungen entscheiden über die Zukunft der Metapopulation.

2.2 Räumliche Bedingungen und Umwelt-Schwankungen

Aus der Populationsökologie ist sehr gut bekannt, daß Aussterbe-Prozesse von Einzel-Populationen wesentlich von Umweltschwankungen beeinflußt werden (GOODMAN 1987, WISSEL & al. 1991). In Metapopulationen besitzen diese Schwankungen eine doppelte Bedeutung:

1. Lokale Extinktion: Einerseits bewirken Umweltschwankungen in jedem einzelnen Patch je nach lokaler Dynamik, Kapazität und Qualität des Habitates (vorhandene Refugien o.ä.) bzw. Stärke der Fluktuationen (die regional sehr unterschiedlich sein können) Populations-Schwankungen, die schließlich zur lokalen Extinktion mit einer patch-spezifischen Extinktions-Rate μ_i führen (GOODMAN 1987, LEIGH 1981, MacARTHUR & al. 1967, WISSEL & al. 1991, 1993).
2. Korrelierte Extinktion: Andererseits können Umweltfaktoren räumlich korreliert schwanken und so simultane, korrelierte Extinktionen auslösen. In bisherigen Metapopulations-Modellen wurde dieser Sachverhalt kaum oder nur für homogene Bedingungen ohne expliziten räumlichen Bezug untersucht (HARRISON & al. 1989, GILPIN 1990). Je nach Art der Schwankungen kann diese Korrelation jedoch distanzabhängig sein (weit voneinander entfernte Patches sind weniger korreliert), so daß unterschiedliche Patch-Arrangements zu unterschiedlichen Korrelations-Mustern führen können.

Da Korrelationen einerseits eine Synchronisation der Extinktions-Prozesse und somit eine Verringerung der Wiederbesiedelungs-Chance bewirken - zwei Patches, die nacheinander aussterben, können sich gegenseitig wiederbesiedeln, was bei einer gleichzeitigen Extinktion nicht mehr möglich ist -, und andererseits wie die Migration vom räumlichen Arrangement abhängen, stellen sie einen sensitiven Faktor für die Metapopulation dar.

2.3 Strategie und Zielstellung

Wir haben ein stochastisches Modell erarbeitet, das es ermöglicht, die Wechselwirkungen zwischen Migration, Korrelation und räumlichem Arrangement zu untersuchen, um so Aufschluß darüber zu bekommen, welchen Einfluß diese Faktoren einzeln und in ihrem Zusammenspiel auf das Überleben der Metapopulation haben. Dabei kommt es uns zunächst darauf an, folgende für eine Risiko-Analyse (Extinktions-Risiko, mittlere Lebensdauer) wichtige Fragen zu untersuchen:

- Haben verbesserte Migrations-Bedingungen in jedem Falle einen positiven Effekt?
- Welche Rolle spielen dabei räumlich korrelierte Umweltschwankungen?
- Wann kann das Überleben vom expliziten räumlichen Arrangement abhängen?

3. Die mathematische Modellierung

3.1 Modell-Philosophie

In unserem Modell-Ansatz werden wir auf die Modellierung der expliziten lokalen Dynamik verzichten und uns auf die wesentlichen Prozesse auf der größeren räumlichen (Landschafts)-Skala konzentrieren. Dabei werden wir mit "resultierenden" Modell-Parametern arbeiten, die einerseits wesentlich für die System-Dynamik sind, andererseits selbst diverse Parameter, Prozesse, Mechanismen in sich vereinigen können (siehe 2.1, 2.2). Parameter für unser Metapopulations-Modell werden sein:

- die Kolonisations-Matrix (m_{ij}),
- die lokalen Extinktions-Raten (μ_i),
- die Korrelations-Matrix (c_{ij}).

Ein derartiges Vorgehen ermöglicht es,

- einerseits zu sehr generellen Aussagen über die Rolle der einzelnen Faktoren und Prozesse zu gelangen, Konstellationen der abstrakten Parameter nach ihrer Wirkung zu charakterisieren und
- andererseits je nach Fragestellung mit Hilfe von Submodellen Details, Mechanismen, verschiedene Szenarien beliebig fein zu modellieren, die abstrakten Parameter mit Leben zu erfüllen und durch bereits getroffene generelle Aussagen die konkrete biologische Situation zu bewerten.

3.2 Das Master-Gleichungs-Modell

Wir betrachten eine Metapopulation mit n Patches und nehmen an, daß sich jedes von ihnen entweder im Zustand $x_i = 1$ (besetzt) oder $x_i = 0$ (leer) befindet. Der Metapopulations-Gesamtzustand $\underline{x} = (x_1, \dots, x_n)$ definiert sich somit aus den jeweiligen Einzel-Zuständen.

Die Wahrscheinlichkeit $P(\underline{x}, t | \underline{y})$, mit der eine Metapopulation mit dem Anfangs-Zustand \underline{y} in der Zeit t in einen Zustand \underline{x} übergeht, enthält somit Informationen über die Dynamik des Systems.

Wir nehmen an, daß diese Zustandsänderungen entweder durch Wiederbesiedelung leerer Patches infolge Migration oder durch lokale bzw. korrelierte Extinktion aufgrund von Umweltschwankungen hervorgerufen werden und mit folgenden Raten ablaufen:

Raten der lokalen Extinktion

Sei $\mu_i \Delta t$ die Wahrscheinlichkeit, daß ein zum Zeitpunkt t besetztes Patch i innerhalb der kleinen Zeitspanne Δt ausstirbt. Die lokale Extinktions-Rate ist somit $Ex[i] = \mu_i$.

Raten der korrelierten Extinktion

Wir betrachten zwei Patches i und j , die zur Zeit t beide besetzt sind, und die die lokalen Extinktions-Raten μ_i bzw. μ_j besitzen. Die Wahrscheinlichkeit, daß innerhalb einer kleinen Zeitspanne Δt beide Patches simultan aussterben, ergibt sich bei vollständiger Korrelation aus dem geometrischen Mittel $\sqrt{\mu_i \Delta t} \sqrt{\mu_j \Delta t}$ der beiden lokalen Extinktions-Wahrscheinlichkeiten, während sie bei einem unkorrelierten Verlauf nur verschwindend gering ist. Bei einer Korrelation c_{ij} erhalten wir somit die folgende Rate der korrelierten Extinktion, $Ex[i, j] = c_{ij} \sqrt{\mu_i} \sqrt{\mu_j}$.

Die Wiederbesiedelungs-Rate

$m_{ij} \Delta t$ sei die Wahrscheinlichkeit, mit der innerhalb der Zeitspanne Δt ein leeres Patch i durch Individuen eines Patches j wiederbesiedelt wird. Andererseits können nun Individuen aller zum Zeitpunkt t besetzten Patches den Migrations-Bedingungen entsprechend einwandern, so daß man folgende Wiederbesiedelungs-Rate erhält, $ReCol[i] = \sum_{x_j=1} m_{ij}$ wobei über all die Patches summiert wird, die aktuell besetzt sind.

Da in sehr kleinen Zeiteinheiten immer nur höchstens einer der Prozesse abläuft, wird die Dynamik nun vollständig durch die folgende sogenannte Master-Gleichung (für allgemeine Aspekte siehe GOAL & al. 1974, WISSEL & al. 1991 beschrieben):

$$\begin{aligned} \frac{dp(\underline{x}, t | \underline{y})}{dt} = & \sum_{x_i=0} \mu_i \cdot p(\dots, x_i + 1, \dots, t | \underline{y}) + \sum_{x_i=1} \left(\sum_{x_j=1} m_{ij} \right) \cdot p(\dots, x_i - 1, \dots, t | \underline{y}) \\ & + \sum_{x_i=x_j=0} c_{ij} \sqrt{\mu_i} \sqrt{\mu_j} \cdot P(\dots, x_i + 1, x_j + 1, \dots, t | \underline{y}) \\ & - \left(\sum_{x_i=1} \mu_i + \sum_{x_i=0} \left(\sum_{x_j=1} m_{ij} \right) + \sum_{x_i=x_j=1} c_{ij} \sqrt{\mu_i} \sqrt{\mu_j} \right) \cdot P(\underline{x}, t | \underline{y}) \end{aligned}$$

Für jeden Zustand \underline{x} existiert eine solche Gleichung, so daß wir ein System linearer Differential-Gleichungen erhalten, dessen Lösung (bei uns mit Hilfe des Programm-Paketes "Mathematica") die gewünschte Zeitentwicklung von $P(\underline{x}, t | \underline{y})$ liefert.

Für unseren Extinktions-Wiederbesiedelungs-Prozeß sind dabei das Extinktions-Risiko $P_0(t)$, d. h. die Wahrscheinlichkeit, mit der eine anfangs vollbesetzte Metapopulation innerhalb der Zeit t vollständig ausstirbt (was $P(\underline{x}, t | \underline{y})$ für $\underline{y} = (1, \dots, 1)$ und $\underline{x} = (0, \dots, 0)$ entspricht), aber auch die entsprechende mittlere Lebensdauer T_m , d. h. die Zeit, die im Mittel bis zum Aussterben vergeht, von besonderem Interesse.

4. Ergebnisse

4.1 Korrelation kontra Wiederbesiedelung - Der homogene Fall

In diesem Abschnitt wollen wir einen generellen Aufschluß über das Zusammenspiel von Migration und Korrelation erhalten und gehen deshalb hier von räumlich homogenen Bedingungen aus.

$$\mu_i = \text{const} = 0,5/a, \quad c_{ij} = \text{const} = \text{cor}, \quad m_{ij} = \text{const} = \text{mig}$$

Betrachten wir zunächst den unkorrelierten Fall ($cor = 0$). In Abbildung 1 (a-c) haben wir das Extinktions-Risiko gegen die Zeit für verschiedene Kolonisations-Raten bei unterschiedlichen Patch-Zahlen abgetragen.

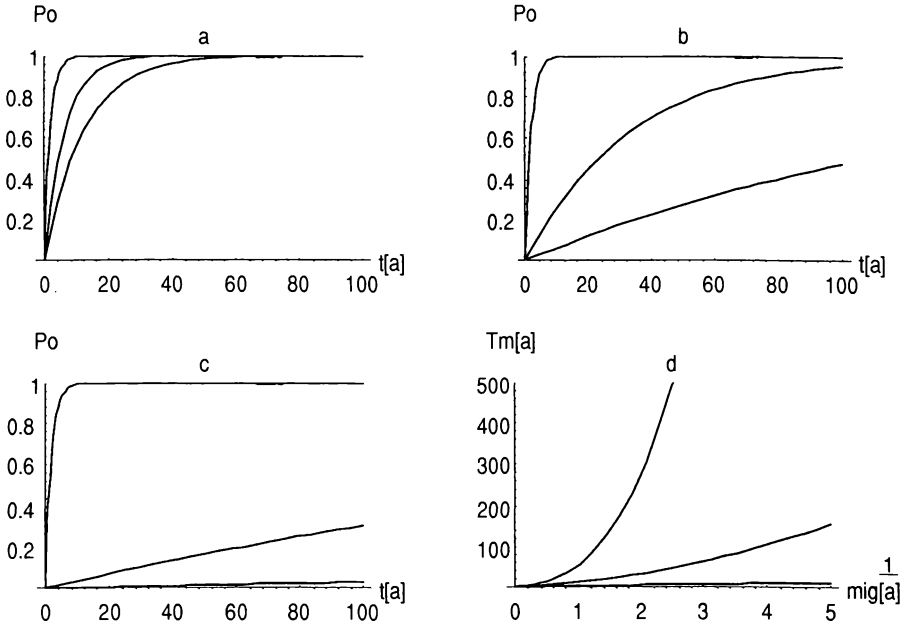


Abb. 1: Ohne Korrelation: Extinktions-Risiko P_0 gegen die Zeit t für Metapopulationen mit 2(a), 3(b) und 4(c) Patches bei zunehmender Kolonisation $mig = (0, 2, 5)$ Ind./a (von oben nach unten) sowie die mittlere Lebensdauer T_m (d) gegen die Kolonisations-Rate mig für 2, 3, 4 Patches (von unten nach oben), $\mu_i = 0,5/a$.

Fig. 1: Without correlation: Extinction risk P_0 versus time t for a metapopulation with 2(a), 3(b), 4(c) patches and increasing colonization $mig = (0, 2, 5)$ ind./a (from top to bottom); d) Mean lifetime T_m versus colonization rate mig for 2, 3, 4 patches (from bottom to top), $\mu_i = 0.5/a$.

Durch die Wiederbesiedelung leerer Patches führt eine Erhöhung der Kolonisations-Raten zu einer drastischen Abnahme des Extinktions-Risikos. Je mehr Patches und damit "potentielle" Wiederbesiedler im System enthalten sind, umso größer wird der Effekt. Diese Aussage wird durch die mittlere Lebensdauer bestätigt (Abb. 1d): Größere Metapopulationen reagieren schneller und stärker auf verbesserte Migrations-Bedingungen.

Migration kann also eine Chance für die Metapopulation sein, was auch von anderen Modellen bestätigt wird (LEVINS 1970, HASTINGS 1982, HARRISON & al. 1989).

Betrachten wir nun eine Metapopulation, die räumlich korrelierten Umwelt-Schwankungen ausgesetzt ist. In Abbildung 2 haben wir für ein System mit 4 Patches das Extinktions-Risiko gegen die Zeit für unterschiedliche Kolonisations-Raten unter zunehmender Korrelation abgetragen.

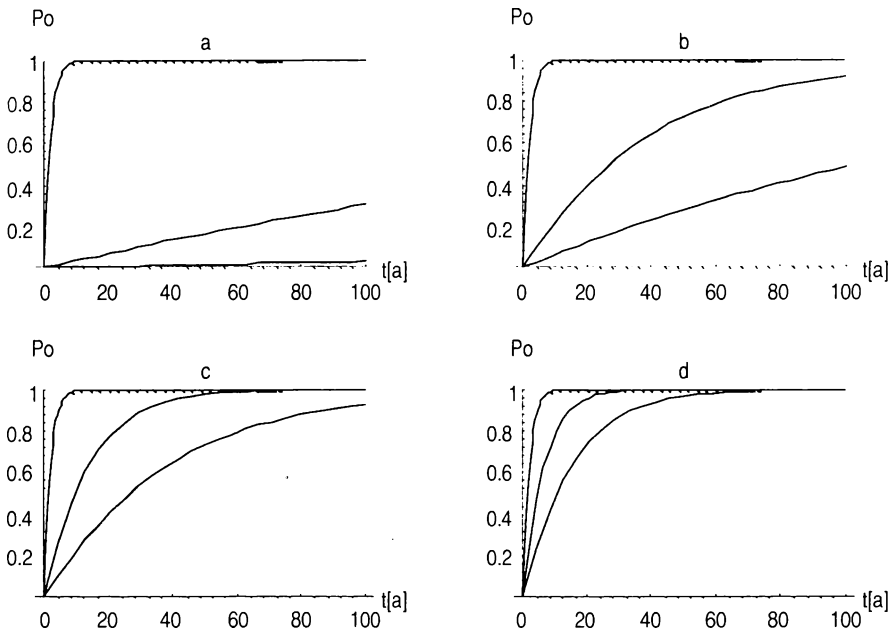


Abb. 2: Mit Korrelation: Extinktions-Risiko P_0 gegen die Zeit t für eine Metapopulation mit 4 Patches, die bei Kolonisations-Raten $mig = (0, 2, 5)$ Ind./a (von oben nach unten) einer zunehmenden Korrelation ausgesetzt ist: a) $cor = 0$; b) $cor = 0,2$; c) $cor = 0,5$; d) $cor = 0,9$, $\mu_i = 0,5/a$.

Fig. 2: With correlation: Extinction risk P_0 versus time t for a metapopulation with 4 patches and colonization rates $mig = (0, 2, 5)$ ind./a (from top to bottom) under increasing correlation: a) $cor = 0$; b) $cor = 0,2$; c) $cor = 0,5$; d) $cor = 0,9$, $\mu_i = 0,5/a$

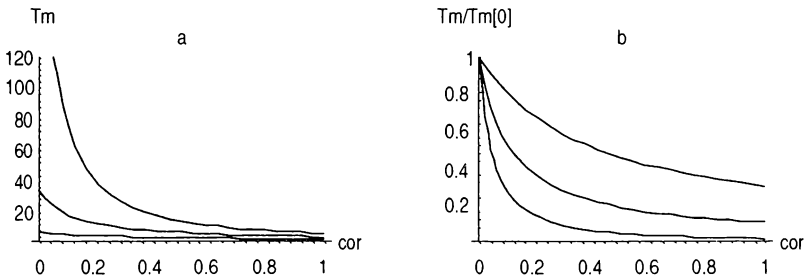


Abb. 3: Mittlere Lebensdauer: a) absolute mittlere Lebensdauer T_m und b) relative mittlere Lebensdauer $T_m/T_m[0]$ gegen die Korrelation cor bei einer Kolonisations-Rate von $mig = 2$ Ind./a und 2, 3, 4 Patches ((a) von unten nach oben und (b) von oben nach unten), $\mu_i = 0,5/a$.

Fig. 3: Mean lifetime: a) Absolute mean lifetime T_m and b) relative mean lifetime $T_m/T_m[0]$ versus correlation cor for a colonization rate $mig = 2$ ind./a and 2, 3, 4 patches ((a) from bottom to top and (b) from top to bottom), $\mu_i = 0,5/a$.

Der "potentielle" Vorteil, den Migration im unkorrelierten Fall (2-a) bringen würde, wird durch die Korrelation systematisch wieder entwertet. Andererseits läßt sich feststellen, daß in den Fällen, wo kaum noch Migration

($m_{ig} = 0$) auftritt, die Korrelation ihren Einfluß verliert. Durch eine simultane, korrelierte Extinktion von Patches reduziert sich in zunehmendem Maße die Zahl der "potentiellen" Wiederbesiedler, so daß die Migration überhaupt nicht mehr zum Tragen kommen kann und immer wirkungsloser wird.

Die mittlere Lebensdauer (Abb. 3-a) eines Systems mit Migration sinkt mit der Korrelation umso heftiger ab, je mehr Patches vorhanden sind. Bei stärkerer Korrelation ($cor > 0,6$) kann selbst eine Erhöhung der Patch-Zahl keinen Vorteil mehr bringen.

Der relative Verlust in Bezug auf den unkorrelierten Fall (Abb. 3-b) zeigt, daß mit der Größe der Metapopulation auch die Sensitivität bzgl. Korrelation wächst. Bei 4 Patches ($m_{ig} = 2/a$) kann die mittlere Lebensdauer bereits bei einer Korrelation von 0,2 (!) auf 20% absinken.

Fazit:

Die Korrelation entscheidet über die Wirksamkeit von Migrations-Maßnahmen. Durch Synchronisation der Extinktions-Prozesse wird die Wiederbesiedlungs-Chance reduziert und der Vorteil der Metapopulation isolierten Systemen gegenüber zunichte gemacht. Eine Vernachlässigung der Korrelation kann zu völlig unrealistischen Risiko-Abschätzungen führen.

4.2 Distanzabhängige Migrationen und Korrelationen

Die Migration zwischen Patches ist für Tiere immer mit gewissen Gefahren verbunden (ERRINGTON 1946, DAWSON & al. 1987, DOAK & al. 1992). Je größer die Distanzen sind, die die Individuen zu überwinden haben, je länger sie unterwegs sind, umso größer wird das Risiko, unterwegs zu sterben. Die Kolonisations-Raten können somit distanzabhängig sein (HARRISON & al. 1988).

Sowohl die Empirie (WOLFENBARGER 1949, DIAMOND & al. 1976, GILPIN & al. 1976, 1981), als auch die Theorie (KITCHING 1971) legen es nahe, daß für Wanderungen von Tieren zwischen diskreten Habitaten die Kolonisations-Raten mit der Distanz exponentiell abfallen, d. h. für zwei Patches i und j mit der Distanz d_{ij} gilt

$$m_{ij} = \tilde{m} \cdot \exp \left[- \frac{d_{ij}}{D} \right]$$

wobei m die maximale Kolonisations-Rate bei sehr geringen Distanzen ist und D die Entfernung angibt, bei der diese um den Faktor e abgesunken ist.

Im folgenden setzen wir uns mit der Hypothese einer Reihe von Naturschützern auseinander, nach der die Chancen einer Metapopulation immer dann am günstigsten sind, wenn die Habitat-Patches so dicht wie möglich beisammen liegen (WILCOVE & al. 1986) und weisen nach, daß es beim Anlegen von Naturreiservaten sehr ungünstig sein kann, sich ausschließlich auf hohe Migrations-Raten zu konzentrieren.

Wir betrachten den einfachsten Fall einer Metapopulation mit zwei Patches, in der sowohl die Migration, als auch die Korrelation mit der Distanz abnehmen. Die Kolonisations-Rate m_{ij} habe dabei folgende Struktur:

$$m_{ig} [d_{12}] = 5 \cdot \exp \left[- \frac{d_{12}}{3} \right]$$

In einem ersten Szenarium nehmen wir an, daß die Umweltschwankungen nur *kurzreichweitig* sind und die Korrelation schneller als die Migration abfällt.

$$cor 1 [d_{12}] = \exp \left[- \frac{d_{12}^2}{2} \right]$$

Bis zu einer gewissen Entfernung (hier ca. 2 km) wirken sowohl Migration, als auch Korrelation, während weiter außerhalb nur noch die Migration zum Tragen kommt, bis auch sie ihre Wirkung verloren hat (siehe Abb. 4a). Anhand des Extinktions-Risikos und der mittleren Lebensdauer (Abb. 4 b-c) wird deutlich, daß die Chance für die Metapopulation dann am größten ist, wenn die Patches gerade soweit voneinander entfernt sind, daß sie kaum noch korreliert sind, die Migration aber noch relativ gut ist.

Bei geringeren Distanzen leidet die Metapopulation unter der zunehmenden Korrelation, bei größeren Distanzen unter den sich verschlechternden Migrations-Bedingungen. Durch eine geeignete Anordnung der Patches, für die die Faustformel "So dicht wie möglich, aber so weit wie nötig" gelten mag, lassen sich hier positive Effekte erzielen.

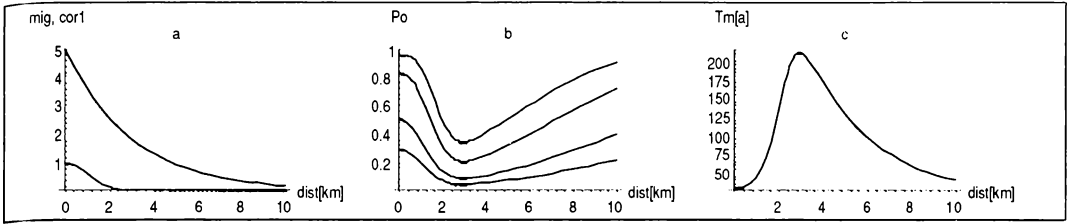


Abb. 4: Szenarium 1: Schneller Abfall der Korrelation, a) Kolonisations-Rate mig und Korrelation $cor1$, b) Extinktions-Risiko P_0 nach (10, 20, 70, 90) Jahren (von unten nach oben) und c) mittlere Lebensdauer T_m gegen die Patch-Entfernung $dist$.

Fig. 4: Szenarium 1: Strong decrease of correlation, a) Colonization rate mig and correlation $cor1$, b) extinction risk P_0 after (10, 20, 50, 90) years (from bottom to top) and c) mean lifetime T_m versus patch distance $dist$.

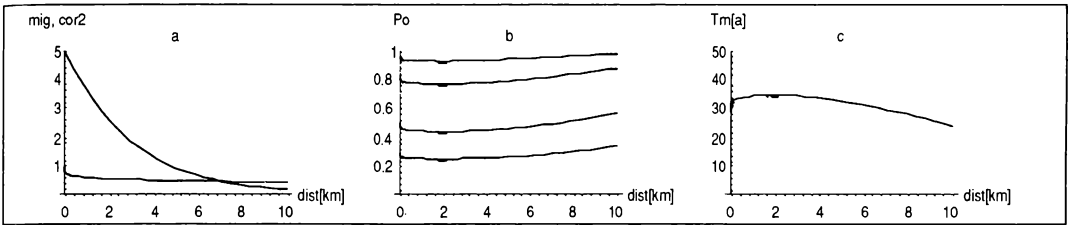


Abb. 5: Szenarium 2: Langsames Abklingen der Korrelation, a) Kolonisations-Rate mig und Korrelation $cor2$, b) Extinktions-Risiko P_0 nach (10, 20, 50, 90) Jahren (von unten nach oben) und c) mittlere Lebensdauer T_m gegen die Patch-Entfernung $dist$.

Fig. 5: Szenarium 2: Slow decrease of correlation. a) Colonization rate mig and correlation $cor2$, b) extinction risk P_0 after (10, 20, 50, 90) years (from bottom to top) and c) mean lifetime T_m versus patch distance $dist$.

Anders hingegen im zweiten Szenarium, in dem die Umweltschwankungen im Verhältnis zur Migration sehr langreichweitig sind:

$$cor2[d_{12}] = \exp\left[-\frac{d_{12}^{0,2}}{2}\right]$$

Die Individuen vermögen es nun nicht mehr, durch natürliche Migration die kritische Korrelations-Distanz zu überwinden (siehe Abb. 5-a), so daß die Patches entweder korreliert oder nicht mehr erreichbar sind. Wie das Extinktions-Risiko und die mittlere Lebensdauer in Abb. 5 (b-c) bestätigen, spielt nun die Distanz keine Rolle mehr. Allein durch die Anordnung der Patches sind hier keine positiven Effekte zu erzielen.

5. Zusammenfassung

Wir haben ein einfaches Modell für eine Metapopulation mit endlich vielen Habitaten vorgestellt, das Migrationen und räumlich korrelierte Umweltschwankungen dem expliziten räumlichen Patch-Arrangement entsprechend berücksichtigt.

Dabei wird mit resultierenden Parametern gearbeitet, die selbst diverse Parameter und Prozesse subsumieren können. Dieses Vorgehen ermöglicht es, sowohl generelle Aussagen für die Überlebens-Chancen abzuleiten, als auch konkrete biologische Situationen und Arrangements mit Hilfe von Submodellen zu diskutieren. Folgende Aussagen können getroffen werden:

1. Migration ist aufgrund der Wiederbesiedelung leerer Patches eine Chance für die Metapopulation, die umso größer ist, je mehr Patches im System enthalten sind.
2. Korrelation entscheidet über die Wirksamkeit der Migrations-Maßnahmen und entwertet den "potentiellen" Vorteil systematisch. Die Sensitivität bzgl. Korrelation nimmt mit der Patch-Zahl zu. Durch simultane Extinktion werden verstärkt "potentielle Wiederbesiedler" vernichtet, so daß die Migration nicht mehr zum Tragen kommen kann.
3. Erst die Wechselwirkung zwischen dem Migrations- und Korrelations-Muster entscheidet darüber, inwieweit ein Überleben der Metapopulation von expliziten räumlichen Arrangement abhängt.

Literatur

- BURKEY, T., 1989: Extinction in nature reserves: The effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. - *Oikos* 55: 75-81.
- DIAMOND, J. M., GILPIN, M. E. & E. MAYR, 1976: Species-distance relation for birds of the Salomon archipelago: the paradox of the great speciators. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73: 2160-2164.
- DAWSON, W. R., LIGON, J. D., MURPHEY, J. R., MYERS, J. P., SIMBERLOFF, D. & J. VERNER, 1987: Report of the scientific advisory panel on the spotted owl. - *Condor* 89: 205-229.
- DOAK, D. F., MARINO, P. C. & P. M. KAREIVA, 1992: Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersing success: Implications for conservation. - *Theor. Pop. Biol.* 41: 315-336.
- ERRINGTON, P. L., 1946: Predation and vertebrate populations. - *Q. Rev. Biol.* 21: 144-177.
- GILPIN, M. E. & J. M. DIAMOND, 1976: Calculation of immigration and extinction curves from the species-area-distance relation. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73: 4130-4134.
- GILPIN, M. E. & J. M. DIAMOND, 1981: Immigration and extinction probabilities for individual species: relation of incidence functions and species colonization curves. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 392-396.
- GILPIN, M. E., 1990: Extinction of finite metapopulations in correlated environments. - In: *Living in a Patchy Environment*. (B. SHORROCKS, Ed.) 177-186.
- GOEL, N. S. & N. RICHTER-DYN, 1974: *Stochastic Models in Biology*. - Academic Press, New York: 270 p.
- GOODMAN, D., 1987: The demography of chance extinction. - In: *Viable Populations for Conservation*. (M. E. SOULÉ, Ed.). - Univ. Press, Cambridge: 11-34.
- HASTINGS, A., 1982: Dynamics of a single species in a varying environment: the stabilising role of high dispersal rates. - *J. Math. Biol.* 16: 49-55.
- HARRISON, S., MURPHY, D. D. & P. R. EHRLICH, 1988: Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: Evidence for a metapopulation model. - *Am. Nat.* 132: 360-382.
- HARRISON, S., 1989: Long-distance dispersal and colonization in the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*. - *Ecology* 70: 1236-1243.
- HARRISON, S. & J. F. QUINN, 1989: Correlated environments and the persistence of metapopulations. - *Oikos* 56: 1-6.
- KAREIVA, P. M., 1985: Finding and losing host plants by *Phyllotreta*: Patch size and surrounding habitat. - *Ecology* 66: 1809-1816.
- KITCHING, R., 1971: A simple simulation model of dispersing of animals among units of discrete habitat. - *Oecologia* (Berl.) 7: 95-116.
- LEIGH, E. G., 1981: The average lifetime of a population in a varying environment. - *J. Pop. Biol.* 90: 95-116.
- LEVINS, R., 1970: Extinction. *Lect. Math. - Life Sci.* 2: 77-107.
- MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967: *The theory of island biogeography*. - Princeton University Press.
- WILCOVE, D. S., McLELLAN, C. H. & A. P. DOBSON, 1986: Habitat fragmentation in the temperate zone. - In: *Conservation Biology* (M. E. SOULÉ, Ed.) - Sinauer, Sunderland: 237-256.
- WISSEL, C. & S. STÖCKER, 1991: Extinction of populations by random influences. - *Theor. Pop. Biol.* 39: 315-328.
- WISSEL, C., STEPHAN, T. & S. H. ZASCHKE, 1993: Modelling extinction of small populations. - In: *Minimum viable populations*. - *Ecological Studies* (H. REMMERT, Ed.) (in press).
- WOLFENBARGER, D. O., 1949: Dispersing of small organisms. - *Am. Mid. Nat.* 35: 1-152.

Adresse

Dr. Karin Frank, Prof. Dr. Christian Wissel, Umweltforschungs-Zentrum Leipzig-Halle GmbH (UFZ), Sektion Ökosystemanalyse, Permoserstr. 15, D-04318 Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Frank Karin, Wissel Christian

Artikel/Article: [Ein Modell über den Einfluß von räumlichen Aspekten auf das Überleben von Metapopulationen 303-310](#)