

Auslöschung von Populationen: Ein Modell mit Berücksichtigung einer Ressource

Thomas Stephan und Christian Wissel

Synopsis

We present a stochastic simulation model for a single population. The population is assumed to gain food from only one resource. The resulting dynamics of the resource population is modelled explicitly. Birth rates of the consumers depend on the available amount of food and thus vary with time (internal noise). The effect of this noise on the extinction risk of the population is discussed. We compare this effect with the well-known effect of environmental noise and find different results: The mean lifetime of a population grows fast with the capacity in our model including internal noise whereas other models including environmental noise only show a slight growth of the mean lifetime. The consequences of these finding for nature conservation are discussed.

Extinktion, Modell, Räuber-Beute, stochastisch, Umweltrauschen.

Extinction, model, predator-prey, stochastic, environmental noise.

1. Einleitung

Das Thema "Auslöschung" bzw. Überleben einer Population ist sowohl für den praktischen Naturschutz als auch für die allgemeine Ökologie von besonderem Interesse. Hiervon zeugen zahlreiche wissenschaftliche Veröffentlichungen der letzten Jahre. Unter diesen befinden sich auch eine Reihe theoretischer Arbeiten, welche sich mit dem Problem der stochastischen Extinktion einer Population befassen (z. B. GOEL & RICHTER-DYN 1974, GOODMAN 1987, HARRISON & QUINN 1989, WISSEL & STÖCKER 1991, GABRIEL & BÜRGER 1992, WISSEL & ZASCHKE 1993, WISSEL & al. 1993, STEPHAN & WISSEL 1994, WISSEL & ZASCHKE 1994). Stochastische Extinktion bedeutet, daß die Population Bedingungen ausgesetzt ist, die im Mittel zum Überleben ausreichen, es aber durch zufällige Schwankungen der Individuenzahl dennoch zum Aussterben kommen kann. Fluktuationen der Umweltbedingungen können z.B. solche Schwankungen verursachen. Alle in der Literatur existierenden Modelle, die sich mit diesem sog. Umweltrauschen befassen, gelangen zu dem Ergebnis, daß dessen Stärke einen erheblichen Einfluß auf das Aussterberisiko besitzt. So ist bekannt, daß die Extinktionsgefahr einer Population bei schwachem Umweltrauschen sehr schnell abnimmt, wenn die Kapazität des Lebensraums erhöht wird. Bei starkem Umweltrauschen hingegen führt eine Kapazitätserhöhung nur zu einer schwachen Abnahme des in diesem Fall sowieso erheblich höheren Aussterberisikos (GOODMAN 1987, WISSEL & ZASCHKE 1993, WISSEL & al. 1994, STEPHAN & WISSEL 1994, WISSEL & ZASCHKE 1994). "Starkes" bzw. "schwaches" Umweltrauschen bedeutet, daß ein (evtl. auch mehrere) Modellparameter zeitlich schwankt. Dies beschreibt einerseits die Wirkung fluktuierender abiotischer Umweltfaktoren, andererseits auch den schwankenden Einfluß anderer Populationen. Dabei wird in den bisher existierenden Modellen angenommen, daß die betrachtete Population ihrerseits keinen wesentlichen Einfluß auf die Schwankungen jener Populationen der Umwelt hat.

Das hier dargestellte Modell betrachtet eine Situation, die entgegengesetzt zu dieser extremen Annahme liegt: Die Individuen ernähren sich vorwiegend von einer Pflanzen- oder Tierpopulation, was zu einer deutlichen Abnahme dieser Ressourcenpopulation führt. Ihre Regenerationsfähigkeit kann bekanntermaßen (WISSEL 1989) zu Räuber-Beute- bzw. Herbivoren-Pflanzen-Oszillationen führen. Das vorliegende Modell untersucht die Gefahr des Aussterbens durch diese selbstverursachten internen Schwankungen, die auf die wechselseitige Wirkung von Verbraucher- und Ressourcenpopulation zurückzuführen sind.

Natürlich ist eine derartige Verbraucherpopulation zunächst einmal ein rein gedankliches Konstrukt. Unser Modell liefert daher allgemeine Ergebnisse, die keiner unmittelbaren Anwendung zugänglich sind. Dennoch lohnt es sich auch aus Sicht des praktischen Naturschutzes, solch eine "Karikatur" natürlicher Verhältnisse im Hinblick auf das Aussterberisiko der Modellpopulation zu studieren. Die Resultate lassen sich mit den Ergebnissen jener bereits vorhandenen Modelle vergleichen. Dies ist besonders deshalb hilfreich, weil die existierenden Modelle Idealisierungen in entgegengesetzter Richtung vornehmen (kein Einfluß der betrachteten Population auf ihre Ressourcenpopulationen). Durch Vergleich der Resultate läßt sich dann das Verhalten realer Populationen, das meist zwischen diesen Extremen liegt, abschätzen, was eine wertvolle Hilfe bei der späteren Konstruktion anwendungsbezogener Modelle sein kann.

2. Modellaufbau

Zur Beschreibung der stochastischen Populationsdynamik der Verbraucher benötigen wir Ausdrücke für die Geburts- und Sterberate eines Individuums. Wir setzen die individuelle Geburtsrate W_g , d.h. die Wahrscheinlichkeit, daß ein Individuum innerhalb eines Zeitschrittes einen Nachkommen gebärt, in Abhängigkeit von der Ressourcenmenge V wie folgt an:

$$W_g(V) = \lambda c V / (V_a + V) \quad (1)$$

In (1) bezeichnet $cV/(V_a+V)$ die Ressourcenmenge, die von einem Individuum pro Zeitschritt verbraucht wird (funktionelle Reaktion vom Typ II, siehe z.B. WISSEL 1989). λ gibt an, wie effektiv verbrauchte Ressourcen in Geburten umgesetzt werden.

Die Wahrscheinlichkeit für eine Geburt steigt also mit wachsender Ressourcenmenge zunächst etwa linear an ($W_g \approx \lambda c V / V_a$ für kleine Ressourcenmengen V). Ist V sehr viel größer als der Modellparameter V_a , so nähert sich die Geburtenrate dem Sättigungswert λc . Somit ist c die maximale Ressourcenmenge, die ein Individuum in einem Zeitschritt konsumieren kann. V_a gibt die Ressourcenmenge an, bei der die Hälfte des Maximums verbraucht wird.

Um das Modell nicht unnötig kompliziert zu machen, verzichten wir darauf, auch die Sterberate W_s , d.h. die Wahrscheinlichkeit für ein Individuum, innerhalb eines Zeitschrittes zu sterben, als Funktion der Ressourcenmenge anzusehen, und setzen diese als konstant an.

$$W_s = \text{const} \quad (2)$$

Die Erfahrung mit anderen stochastischen Populationsmodellen (s. z. B. GOEL & RICHTER-DYN 1974) zeigt, daß diese Idealisierung keine qualitativen Änderungen der Resultate erwarten läßt. Biologisch läßt sich unser Ansatz (1), (2) insoweit rechtfertigen, daß sich ein Ressourcenmangel in jedem Fall in einem Rückgang der Fertilität bemerkbar machen wird, bevor unmittelbare Mortalität eintritt.

Die Entwicklung der Ressourcenpopulation wird deterministisch bestimmt. Wir setzen logistisches Wachstum an für den Fall, daß keine Konsumenten vorhanden sind. Dieses Wachstum vermindert sich um die gemäß (1) von den Konsumenten verbrauchte Menge:

$$dV/dt = gV(1-V/V_b) - NcV/(V_a + V) \quad (3)$$

In Gl. (3) bezeichnet g die potentielle Wachstumsrate und V_b die Kapazität der Ressourcenpopulation im Falle der Abwesenheit von Konsumenten. Dieser einfache Ansatz reicht für unsere Zwecke völlig aus, da es uns lediglich auf das qualitative Verhalten der Ressourcen ankommt.

3. Der deterministische Grenzfall

Wir wollen zunächst den deterministischen Grenzfall unseres Modells untersuchen (vgl. z. B. WISSEL 1989). Dieser ähnelt einem von CROWLEY (1978) beschriebenen Modell. Eine Analyse dieses Falles empfiehlt sich aus zwei Gründen:

1. Die deterministische Version beschreibt die mittleren Lebensbedingungen der von uns modellierten Population. Da wir stochastische Einflüsse auf das Extinktionsrisiko untersuchen wollen (hier insbesondere die Wirkung des internen Rauschens), sollten diese mittleren Verhältnisse so sein, daß die Population überleben kann. Die Analyse des deterministischen, "mittleren" Falles gibt uns also Hinweise darauf, in welchen Bereichen die Werte der Modellparameter für die stochastische Version zu wählen sind.
2. Bei der Interpretation der Ergebnisse unseres stochastischen Modells können durch die Stochastik hervorgerufene Effekte klar von bereits im deterministischen Fall vorhandenen Effekten getrennt werden.

Die deterministische Version wird konstruiert, indem wir die Differenz von Geburts- und Sterbewahrscheinlichkeit $W_g - W_s$ bilden und dies mit der deterministischen Wachstumsrate der Population identifizieren. Wir erhalten

$$dV/dt = gV(1-V/V_b) - NcV/(V_a + V) \quad (4)$$

Gemeinsam mit (3) stellt (4) den deterministischen Fall unseres Modells dar. Man erkennt unmittelbar, daß es sich um ein Räuber-Beute-Modell handelt. Dieses ist z.B. in WISSEL (1989) beschrieben. Bekanntermaßen besitzt ein derartiges Räuber-Beute-System einen Gleichgewichtspunkt (N^*, V^*) , welcher sich im N - V -Diagramm als Schnittpunkt der Isoklinen $dN/dt = 0$ (Räuberisokline) und $dV/dt = 0$ (Beuteisokline) darstellt (s. Abb. 1).

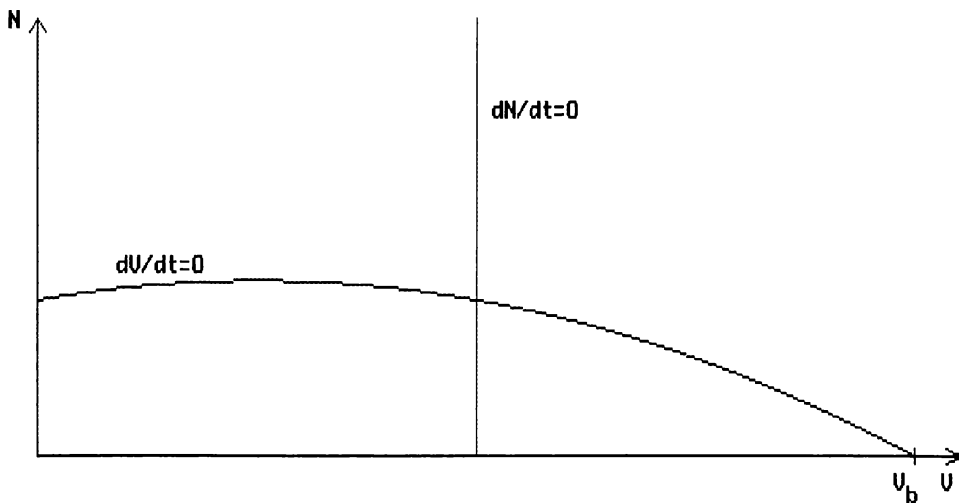


Abb. 1: Isoklinen $dN/dt = 0$ und $dV/dt = 0$ im N - V -Diagramm. Der Schnittpunkt bezeichnet das Gleichgewicht (N^*, V^*) .

Fig. 1: Isoclines $dN/dt = 0$ and $dV/dt = 0$ in the N - V -diagram. At the intersection we find the equilibrium (N^*, V^*) .

Die Räuberisokline erscheint als senkrechte Gerade entlang des Ressourcen- Gleichgewichtswertes V^* , die Beuteisokline besitzt Parabelform. Für die Betrachtung der Dynamik des Systems sind zwei Fälle zu unterscheiden (WISSEL 1989):

1. Schneidet die bei V^* liegende Gerade die Parabel links von deren Scheitelpunkt V_s , so liegt ein instabiles Gleichgewicht vor. In diesem Fall treten in unserem deterministischen Modell Grenzzyklen auf. Die Zahl der Konsumenten und die Ressourcenmenge schwanken nach Beendigung einer "Einschwingphase" periodisch um das Gleichgewicht (siehe Abb. 2).

Für die später zu untersuchende stochastische Version unseres Modells ergibt sich folgende Konsequenz: Parameterkombinationen, bei denen die im Verlauf des deterministischen Grenzzyklus erreichte minimale Individuenzahl extrem gering ist, sind von einem recht hohen Extinktionsrisiko begleitet (CROWLEY 1978).

2. Liegt der Schnittpunkt wenig rechts vom Scheitel der Parabel ($V^* > V_s$), so ist Abbildung 2 Beispiel für einen Grenzzyklus im deterministischen Modell. Die Parameter wurden so gewählt, daß $V^* = 0,15 V_b$. Mit $V_a = 0,3 V_b$ gilt $V^* < (V_b - V_a) / 2$

Gleichgewicht lokal stabil. Niedrige Individuenzahlen, die für den stochastischen Fall baldiges Aussterben befürchten lassen, können hier z. B. im Verlauf der Einschwingphase nach einer größeren Auslenkung aus dem Gleichgewicht erreicht werden (s. Abb. 3). Dagegen entspricht ein Schnittpunkt, welcher sehr weit rechts vom Parabelschiebel liegt, einem lokal stabilen Gleichgewicht, in das die Population geradewegs hineinläuft. Das Gleichgewicht V^* der Verbraucherpopulation liegt nahe der Kapazität V_b , und der Einfluß der Verbraucher ist gering. Dieser Fall kann durch die bisher existierenden Modelle in guter Näherung abgedeckt werden.

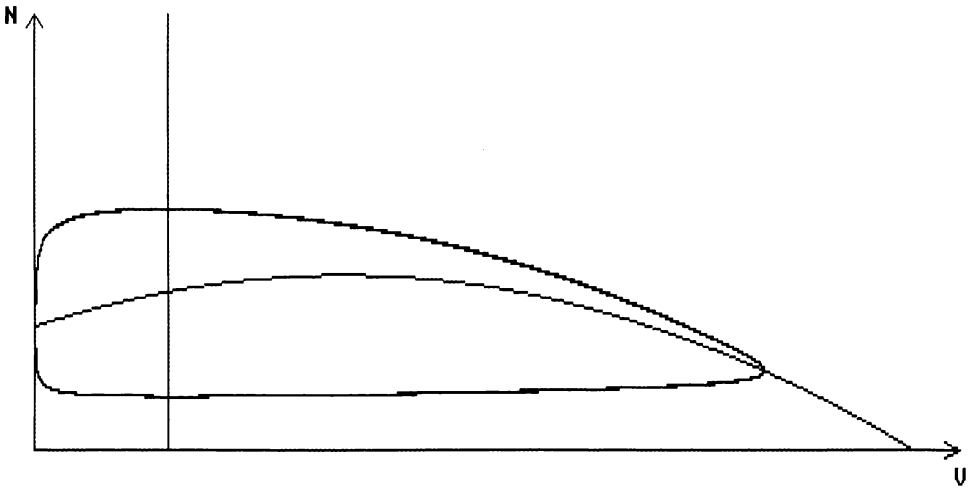


Abb. 2: Beispiel für einen Grenzyklus im deterministischen Modell. Die Parameter wurden so gewählt, daß $V^* = 0,15 V_b$. Mit $V_a = 0,3 V_b$ gilt $V^* < (V_b - V_a) / 2$. Die Individuenzahlen ändern sich entlang der Trajektorie gegen den Uhrzeigersinn.

Fig. 2: Example for a limit cycle in the deterministic model. Parameters were chosen so that $V^* = 0.15 V_b$. With $V_a = 0.3 V_b$ we have $V^* < (V_b - V_a) / 2$. Individual numbers change counter-clockwise along the trajectory.

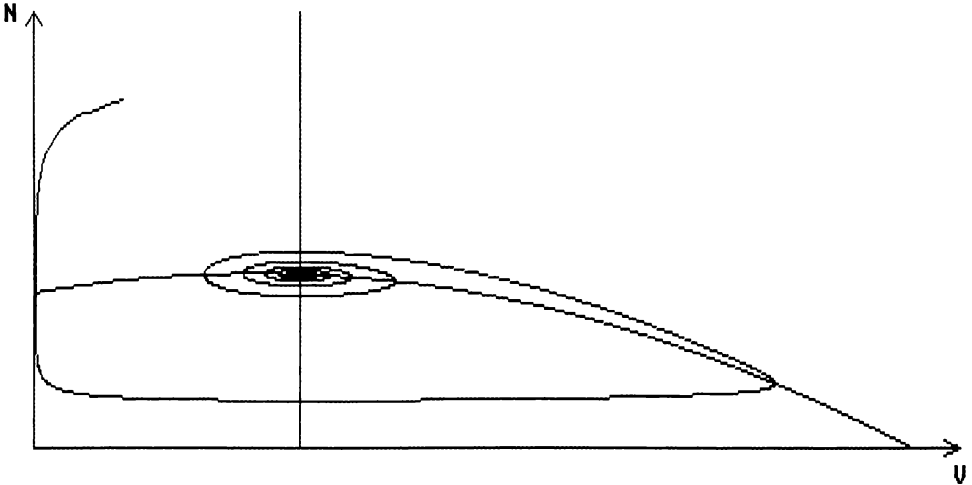


Abb. 3: Beispiel für Einlaufen in ein lokal stabiles Gleichgewicht im deterministischen Modell. Die Parameter wurden so gewählt, daß $V^* = 0,3 V_b$. Die Anfangswerte sind: $N_0 = 2 N^*$, $V_0 = 0,1 V_b$. Mit $V_a = 0,5 V_b$ gilt $V^* > (V_b - V_a) / 2$.

Fig. 3: Example for moving into a locally stable equilibrium in the deterministic model. Parameters were chosen so that $V^* = 0.3 V_b$. Initial values are: $N_0 = 2 N^*$, $V_0 = 0.1 V_b$. With $V_a = 0.5 V_b$ we have $V^* > (V_b - V_a) / 2$.

- Wie sehen nun Parameterkombinationen aus, die zu den besprochenen Grenzyklen führen? Einfache Rechnungen (vgl. WISSEL 1989) zur Lage der Isoklinen zeigen, daß Grenzyklen umso eher vorliegen, je
- höher die Effektivität λ
 - höher die maximal pro Individuum konsumierte Ressourcenmenge c
 - höher die Kapazität V_b der Ressourcenpopulation
 - geringer der Halbsättigungswert V_a der Ressourcenmenge
 - geringer die Sterberate W_s

ist. Die Verhältnisse werden also stets dann "instabiler" (zyklische Schwankungen), wenn die Parameter so geändert werden, daß man intuitiv auf eine Verbesserung der

Lebensverhältnisse unserer Modellpopulation schließen würde (Paradoxon der Anreicherung, ROSENZWEIG 1971, WISSEL 1989). In diesen Fällen treten periodisch immer wieder kleine Individuenzahlen auf (interne Schwankungen). Dann ist bekanntermaßen die Wirkung der demographischen Stochastik groß, was ein hohes Aussterberisiko nach sich zieht (CROWLEY 1978, WISSEL & ZASCHKE 1993).

4. Ergebnisse des stochastischen Falls

Im folgenden soll die Wirkung dieser internen Schwankungen (internes Rauschen) mit dem Einfluß von externen Umweltschwankungen (Umweltrauschen), die in bisherigen Modellen berücksichtigt wurden, verglichen werden. Dazu wird eine stochastische Simulation der Geburts- und Sterbeprozesse der Verbraucherpopulation gemäß der Geburts- und Sterbewahrscheinlichkeit in (1) und (2) durchgeführt. Die dabei unregelmäßig, zufällig auftretenden Geburts- und Sterbefälle bedingen das demographische Rauschen. Wir untersuchen die mittlere Lebensdauer T einer Population in Abhängigkeit von der Kapazität (die hier dem Gleichgewichtswert N^* entspricht) für ein typisches Beispiel mit ausgeprägtem internen Rauschen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 dargestellt. Als Anfangsindividuenzahl wurde stets N^* gewählt.

Tab. 1: Mittlere Lebensdauer T (in Einheiten der Lebensdauer $1/W_s$ eines Individuums) einer anfänglich aus N^* Individuen bestehenden Population in Abhängigkeit vom Gleichgewichtswert (Kapazität) N^* . Parameterwerte sind: $\lambda = 0,8$; $W_s = 0,01$; $V_b = N^*$; $V_a = 0,5 N^*$; $g = 0,078$; $c = 0,044$. Diese Werte führen im deterministischen Modell zu einem Grenzyklus.

Tab. 1: Mean lifetime T (in units of the lifetime $1/W_s$ of an individual) of a population initially consisting of N^* individuals dependent on the equilibrium (capacity) N^* . Parameter values are: $\lambda = 0,8$, $W_s = 0.01$, $V_b = N^*$, $V_a = 0.5 N^*$, $g = 0.078$, $c = 0.044$. These values cause a limit cycle in the deterministic model.

N^*	15	20	25	30	35
$T \cdot W_s$	100	350	900	3800	14000

Man erkennt, daß die mittlere Lebensdauer bei Erhöhung der Kapazität stark anwächst, in grober Näherung liegt eine exponentielle Abhängigkeit vor. Dieses Resultat, das eine Konsequenz jener internen Schwankungen (Grenzyklen) ist, unterscheidet sich fundamental von den Ergebnissen anderer Modelle, die externes Umweltrauschen untersuchen. Bei starkem Umweltrauschen zeigen diese nur eine schwache Zunahme (annähernd linear oder logarithmisch mit der Kapazität wachsend) der mittleren Lebensdauer (GOODMAN 1987, WISSEL & ZASCHKE 1993, WISSEL & al. 1994, STEPHAN & WISSEL 1994, WISSEL & ZASCHKE 1994).

Der starke Anstieg der mittleren Lebensdauer mit der Kapazität im hier vorgestellten Modell erklärt sich folgendermaßen: Im Gegensatz zum stochastischen, unvorhersagbaren Umweltrauschen beruht das interne Rauschen auf einem deterministischen Prozeß, nämlich der Ressourcenknappheit bei hoher Populationsdichte der Konsumenten. Entscheidend für das Aussterberisiko ist in diesem Fall, welche Individuenzahl im deterministischen Prozeß minimal erreicht werden kann (CROWLEY 1978). Die demographische Stochastik, aufgrund derer die Population letztendlich ausstirbt, ist nämlich nur bei sehr geringen Individuenzahlen wirksam (WISSEL 1989, WISSEL & ZASCHKE 1993). Demnach sinkt das Aussterberisiko schnell ab, sobald die minimale Individuenzahl des im deterministischen Fall vorliegenden Grenzyklus erhöht wird. Genau dies passiert aber bei einer Kapazitätserhöhung, welche ja nichts weiter als eine Vergrößerung des gesamten Systems bei der Populationen darstellt. Mit dieser Vergrößerung werden alle Populationsgrößen erhöht, auch die periodisch auftretenden Minima der Verbraucherpopulation.

Ein typisches Simulationsbeispiel, wie es sich für das stochastische Modell ergibt, zeigt Abbildung 4. Man erkennt starke Fluktuationen der Individuenzahl, welche durch das interne Rauschen hervorgerufen werden, und kleinere Schwankungen, die auf demographische Stochastik zurückzuführen sind. Bei der Interpretation stark schwankender Populationsgrößen im Freiland ist also Vorsicht geboten. Basierend auf den bisher vorhandenen Modellen (siehe oben) würde ein unbefangener Beobachter diese Fluktuationen auf die Wirkung starker Umweltschwankungen zurückführen. In diesem Fall würde eine Vergrößerung des Habitats wenig bewirken (WISSEL & ZASCHKE 1993). Ist jedoch, wie in diesem Modell, das interne Rauschen für die Schwankungen verantwortlich, erhöht eine Vergrößerung des Habitats die Überlebensdauer wesentlich (siehe Tab. 1).

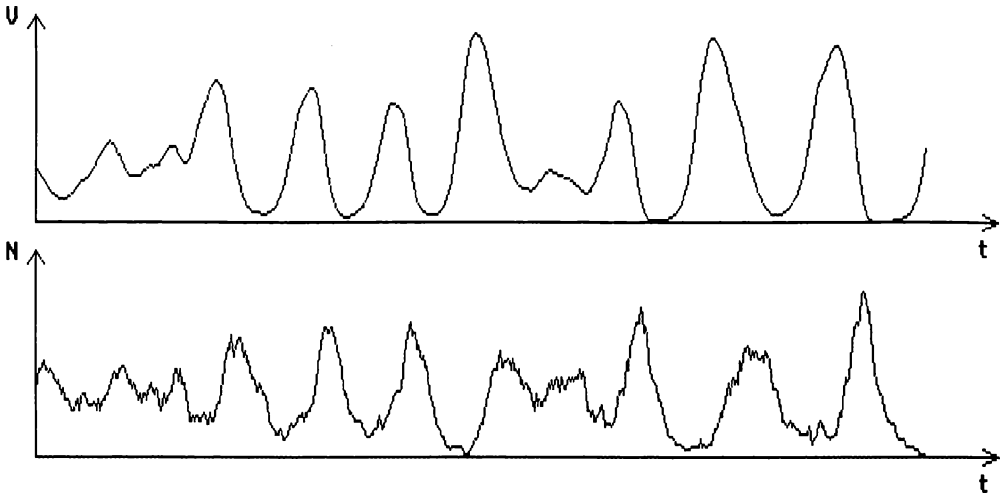


Abb. 4: Ergebnisse einer stochastischen Simulation für Ressource (oben) und Population (unten). Die Parameter wurden so gewählt, daß sich im deterministischen Modell ein Grenzyklus ergibt: $\lambda = 0,11$; $W_s = 0,1$; $c = 2,7$; $g = 0,3$; $V_b = 320$; $V_a = 80$.

Fig. 4: Stochastic simulation results of resource (above) and consumer (below) using parameter values that cause a limit cycle in the deterministic model: $\lambda = 0.11$, $W_s = 0.1$, $c = 2.7$, $g = 0.3$, $V_b = 320$, $V_a = 80$.

5. Diskussion

Es wurde ein stochastisches Modell vorgestellt, welches die Dynamik sowohl einer Verbraucher- als auch der Ressourcenpopulation beschreibt. Es ist möglichst einfach gehalten, um eine prinzipielle Frage allgemeingültig zu beantworten. So haben wir gesehen, daß die Berücksichtigung der Dynamik der Ressourcenpopulation zu Schwankungen (internes Rauschen) führen kann, welche einen erheblichen Beitrag zum Aussterberisiko einer Population liefern. Auf der anderen Seite abstrahieren die bestehenden Modelle durch den gängigen Einbau einer Dichteregulation völlig von der Dynamik der ausgebeuteten Ressource und zeigen deshalb kein internes Rauschen. Doch auch bei der Ausbeutung mehrerer Ressourcenpopulationen kann deren Dynamik zu internen Schwankungen führen. Andererseits ist ein gewisses Maß an zufälligen Umweltschwankungen immer vorhanden und trägt zu den Fluktuationen der Populationsgröße bei.

Auch wenn beide Rauschtypen auf den ersten Blick die gleichen Konsequenzen - vorübergehend niedrige Individuenzahlen - nach sich ziehen, so sind die Konsequenzen für den Naturschutz recht unterschiedlich. Rühren die Schwankungen der Population hauptsächlich von Umweltfluktuationen her, ist die Habitatsvergrößerung keine gute Strategie zum Schutz einer Population. Sind die Schwankungen hingegen vor allem interner Art, erhöht diese Maßnahme die Überlebenschance der Population erheblich. Bei der Interpretation von Felddaten ist es also wesentlich, die Ursachen für die Individuenzahlschwankungen zu ergründen, um geeignete Managementmaßnahmen treffen zu können.

Literatur

- BURKEY, T. V., 1988: Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. - *Oikos* 55: 75-81.
- CROWLEY, P. H., 1978: Effective size and the persistence of ecosystems. - *Oecologia* 35: 185-195.
- EWENS, W. J., BROCKWELL, P. J., GANI, J. M. & S. I. RESNICK, 1987: Minimum viable population size in the presence of catastrophes. - In: SOULÉ, M. E. (ed.): *Viable populations for conservation*. - Cambridge University Press, Cambridge: 59-68.
- GABRIEL, W. & R. BÜRGER, 1992: Survival of small populations under demographic stochasticity. - *Theor. Pop. Biol.* 41: 44-71.
- GOEL, N. S. & N. RICHTER-DYN, 1974: *Stochastic models in biology*. - Academic Press, New York: 269 p.
- GOODMAN, D., 1987: The demography of chance extinction. - In: SOULÉ, M. E. (ed.): *Viable populations for conservation*. - Cambridge University Press, Cambridge pp. 11-34.
- HARRISON, S. & J. F. QUINN, 1989: Correlated environments and the persistence of metapopulations. - *Oikos* 56: 293-298.
- LANDE, R., 1988: Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). - *Oecologia* 75: 601-607.
- MAY, R. M., 1981: Models for single populations. - In: MAY, R. M.: *Theoretical ecology: principles and applications*. - Blackwell Scientific Publicati., Oxford: 5-29.
- MAY, R. M. & G. F. OSTER, 1976: Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. - *Am. Nat.* 110: 573-599.
- PIMM, S. L., JONES, H. L. & J. DIAMOND, 1988: On the risk of extinction. - *Am. Nat.* 132: 757-785.
- REED, J. M., DOERR, P. D. & J. R. WALTERS, 1988: Minimum viable population size of the red-cockaded woodpecker. - *J. Wildl. Manage.* 52(3): 385-391.
- RICHTER-DYN, N. & N. S. GOEL, 1972: On the extinction of a colonizing species. - *Theor. Pop. Biol.* 3: 406-433.
- ROSENZWEIG, M. L., 1971: Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. - *Science* 171: 385-387.
- SHAFFER, M. L., 1981: Minimum population sizes for species conservation. - *Biol. Conserv.* 31: 131-134.
- SHAFFER, M. L. & F. B. SAMSON, 1985: Population sizes and extinction: a note on determining critical sizes. - *Am. Nat.* 125: 144-152.
- SIMBERLOFF, D., 1988: The contribution of population and community biology to conservation science. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 473-511.
- STEPHAN, T. & C. WISSEL, 1994: Stochastic extinction models discrete in time. - *Ecol. Model.* (in press).
- WISSEL, C., 1989: *Theoretische Ökologie. Eine Einführung*. - Springer, Berlin: 299 S.
- WISSEL, C. & S. STÖCKER, 1991: Extinction of populations by random influences. - *Theor. Pop. Biol.* 39: 315-328.
- WISSEL, C. & S. H. ZASCHKE, 1993: Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen. - *Verh. Ges. Ökol.* 22: 469-474.
- WISSEL, C., STEPHAN, T. & S. H. ZASCHKE, 1994: Modelling extinction and survival of small populations. - In: REMMERT, H. (ed.): *Minimum viable populations. Ecological studies*. - Springer, Berlin: 67-103.
- WISSEL, C. & S. H. ZASCHKE, 1994: Stochastic birth and death processes describing minimum viable populations. - *Ecol. Model.* (in press).

Adresse

Thomas Stephan, Christian Wissel, Sektion Ökosystemanalyse, Umweltforschungszentrum Leipzig/Halle, 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): Stephan Thomas, Wissel Christian

Artikel/Article: [Auslöschung von Populationen: Ein Modell mit Berücksichtigung einer Ressource 391-397](#)