

Überleben von Arten in fragmentierten Landschaften – vom Fallbeispiel zur Faustregel

Klaus HENLE & Karin FRANK

1. Einleitung

Trotz zahlreicher Anstrengungen in der jüngsten Vergangenheit verläuft der Verlust der natürlichen Vielfalt noch ungebremst. Lebensraumverlust und die Verinselung der verbliebenen Flächen gehören zu den Hauptursachen für diesen Rückgang (HENLE & STREIT 1990, KAULE 1991, GROOMBRIDGE 1992). So verschwanden in den letzten 150 Jahren in verschiedenen Regionen der Schweiz bis zu 100% der Feuchtgebiete (Zusammenfassung in HONEGGER 1982). Streuwiesen und Wachholderheiden gingen in Süddeutschland gebietsweise um 48 - 87% zurück (KAPFER 1993), und entsprechende Verluste treten für viele Lebensräume in unserer Kulturlandschaft auf (WILCOVE et al. 1986, MÜHLENBERG & SLOWIK 1997). Selbst in Flächenstaaten wie Bayern sind nur noch verschwindend kleine Gebiete weiter als 40 km von der nächsten vierspurigen Straße entfernt (BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN 1998). Landschaften mit unzerschnittenen naturnahen Lebensräume sind aus Mitteleuropa weitgehend verschwunden und gehören somit zu den wertvollsten Schutzgütern (WATERSTRAAT et al. 1996). Ähnliche Trends sind weltweit zu beobachten (HOBBS & SAUNDERS 1993, MCDADE et al. 1994).

Kleine Inselpopulationen sind gegenüber vielen Einflüssen anfälliger als eine große Population (WISSEL et al. 1994, STRIJBOSCH & VAN GELDER 1997). Mit dem Verlust und der zunehmenden Verinselung der Restflächen werden daher zunehmend selbst die Ansprüche von kleineren Tierarten unterschritten, die erfüllt sein müssen, damit deren Populationen langfristig eine ausreichende Überlebenschance besitzen (HOVESTADT et al. 1991, SETTELE et al. 1996b, AMLER et al. 1999).

Der praktische Naturschutz versucht seit langem, diesen negativen Veränderungen entgegenzuwirken. Dazu stützt er sich vorwiegend auf zwei Strategien. Zum einen wurden in Deutschland und in vielen anderen Ländern zahlreiche Naturschutzgebiete ausgewiesen (in Deutschland 5314, Stand 31.12.1994; BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 1996), die jedoch fast alle viel zu klein sind, um Arten mit größerem Raumanspruch langfristig eine Überlebenschance zu bieten (BELOVSKY 1987, HOVESTADT et al. 1991). Zum anderen wird versucht, mit der Schaffung von „Biotopverbundsystemen“ die negativen Auswirkungen der Landschaftsfragmentierung zu beseitigen.

In der Vergangenheit verfügte die Praxis hierfür nur über wenig konkrete Anleitungen seitens der angewandten ökologischen Forschung, die zur Prognose der Auswirkungen von Managementmaßnahmen oder Eingriffen auf die Tier- und Pflanzenwelt und damit zur Bewertung von Planungsalternativen herangezogen werden konnten. Daher ist es verständlich, daß entsprechende Maßnahmen häufig stereotyp durchgeführt wurden und nicht immer den erwarteten Erfolg zeigten. So wurde beispielsweise durch eine Heckenpflanzung entlang von Gräben im Rahmen eines „Biotopverbundsystems“ eine der letzten seltenen Falterarten der Filderebene (Baden-Württemberg), der Wiesenknopf-Ameisenbläuling (*Glaucopsyche nautithous*), im Gemeindegebiet dezimiert (SETTELE et al. 1996a).

In den letzten zwei Jahrzehnten wurden jedoch ausgehend von der Metapopulationstheorie (REICH & GRIMM 1996) zunächst in den USA und in Australien (BOYCE 1992, LINDENMAYER & POS-SINGHAM 1996), inzwischen aber auch in Europa und in Deutschland (VERBOOM et al. 1991, FRANK et al. 1994, SETTELE et al. 1996b, HANSKI & GILPIN 1997, DRECHSLER & WISSEL 1998, FRANK & WISSEL 1998, AMLER et al. 1999) umfangreiche anwendungsrelevante Erkenntnisse erarbeitet und ein Instrumentarium entwickelt, mit dem die Überlebenswahrscheinlichkeit von Populationen in den verbliebenen Resthabitaten und die Wirksamkeit von Habitatverbundmaßnahmen eingeschätzt werden können. [Der Begriff Habitatverbund ist dem Begriff Biotopverbund vorzuziehen, da er einen direkten Bezug zur Metapopulationstheorie sichtbar macht (vgl. HENLE & RIMPP 1993).] Dieses Instrumentarium wird als Populationsgefährdungsanalysen (PVA = population viability analysis) bezeichnet.

Obwohl inzwischen bereits Standard-Software zur Analyse der Auswirkungen von Eingriffen oder Managementmaßnahmen auf die Überlebenschancen von Tierpopulationen verfügbar ist, zum Beispiel die Computerprogramme ALEX, VORTEX, RAMAS und META-X (LINDENMAYER et al. 1995, LOREK et al. 1998), bleiben PVAs in der Regel aufwendig, um die erforderlichen populationsbiologischen Grundlagen zu erarbeiten. Der praktische Naturschutz steht jedoch laufend unter Entscheidungszwang und kann es sich nicht immer leisten, für jede Entscheidung in der Praxis eine detaillierte Populationsgefährdungsanalyse durchzuführen. Die modellbasierte Ableitung von Faustregeln zur Beurteilung alternativer Maßnahmen, zur Einschätzung der Überlebensfähigkeit von

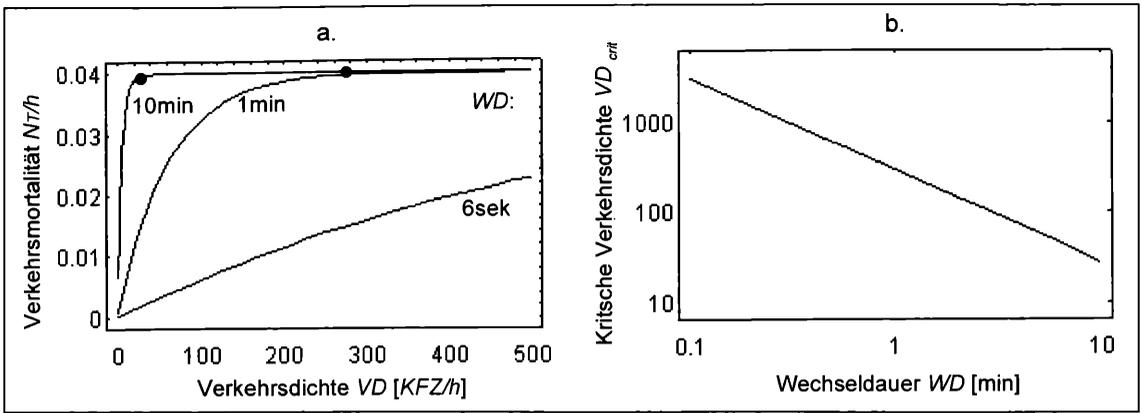


Abbildung 1a

Simulierte Verkehrsmortalität N_T/h in Abhängigkeit von der Verkehrsdichte VD für verschiedene Werte der Wechseldauer WD . Die Punkte markieren die kritische Verkehrsdichte VD_{crit} (siehe Text).

(Meta-)populationen oder zur Planung zielführender Freilanduntersuchungen könnten hier der Praxis wertvolle Entscheidungshilfen liefern. Anhand von zwei Fallbeispielen soll in diesem Beitrag gezeigt werden, wie modellbasiert Gefährdungsanalysen durchgeführt werden können und wie man von Fallbeispielen zu Faustregeln gelangen kann.

2. Gefährdungsfaktor Straße

Fallbeispiel Landschaftszerschneidung durch Straßen und Verkehrstod von Fischottern

Im Rahmen eines Projektes zur Bedeutung unzerschnittener Landschaften für Tierarten mit großen Raumanprüchen (LANDESAMT FÜR UMWELT UND NATUR MECKLENBURG-VORPOMMERN 1996) wurde unter anderem die Gefährdung des Dachses (*Meles meles*) und des Fischotters (*Lutra lutra*) durch Straßen untersucht (vgl. ROTH et al. in diesem Band). Beim Fischotter ist besonders gut dokumentiert, wie in den letzten 50 Jahren die Zahl der verkehrstoten Tiere dramatisch in die Höhe geschossen ist: 54% aller 242 in Sachsen zwischen 1950 - 1993 gefundenen Kadaver gehen auf den Straßentod zurück, und seit 1989 stellen Verkehrstopfer 81% der bekannten Todesfälle dar (ZINKE 1996). Diese Zahlen decken sich mit den Ergebnissen für Deutschland (REUTHER 1993) und Schottland (KRUUK et al. 1997). In Deutschland zählt der Fischotter bereits zu den vom Aussterben bedrohten Arten (BOYE et al. 1998). Vitale Populationen der semiaquatischen Charakterart fischreicher Gewässer mit mannigfaltig strukturierten Uferzonen finden sich nur noch in Mecklenburg-Vorpommern, Brandenburg und Sachsen (ANSORGE 1994, BINNER 1997, MINISTERIUM FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND RAUMORDNUNG DES LANDES BRANDENBURG 1999). Beim Dachs hat die Verkehrsmortalität in Deutschland zwar noch keine kritische Größe erreicht (ROTH et al. in diesem Band), aber in den Niederlanden ist er durch den Verkehr extrem gefährdet (VERBOOM et al. 1991). Auch für Kleinsäuger und Amphibien gilt der Straßentod in dichter besiedelten Teilen in Deutschland als wesentlicher Gefährdungsfaktor (z.B. MÜNCH 1989). Daher muß dringend geklärt werden, welche

Abbildung 1b

Zusammenhang zwischen kritischer Verkehrsdichte VD_{crit} und Wechseldauer WD (aus FRANK et al. im Druck).

relative Bedeutung die Verkehrsmortalität für das Überleben einer Art hat, welche Rolle dabei das Raumnutzungsverhalten der Art spielt, welche Arten besonders durch Straßenverkehr gefährdet sind, und schließlich welche Managementmaßnahmen dazu geeignet sind, die Verkehrsmortalität effektiv zu reduzieren oder deren negativen Effekt zu kompensieren.

Aus diesem Grund haben wir zunächst für den Fischotter ein Modell entwickelt, um den Einfluß des Verkehrs auf die Mortalität zu analysieren. Das Modell geht vom empirisch festgestellten Verhalten von Fischottern an Straßen aus (HERTWECK unveröff.). Die wesentlichen Ergebnisse wurden in FRANK et al. (in Druck) zusammengefaßt. Bei den Modellanalysen hat sich gezeigt, daß das Modell geeignet war, Faustregeln zu entwickeln, die nicht nur auf den Fischotter zutreffen, und deren Anwendung neben Kenntnissen zum Verkehr nur verhältnismäßig leicht zu gewinnende Informationen über das Verhalten einer Art bei Straßenquerungen erfordert. Wir gehen hierbei der prinzipiellen Frage nach, welchen Einfluß die Charakteristika von Raumnutzung (Wechseldauer, Wechselhäufigkeit) und Straßenverkehr (Verkehrsdichte, räumlich-zeitliche Verteilung des Verkehrsstromes) auf die Verkehrsmortalität haben.

Verkehrsdichte und Wechseldauer. Unsere Modellergebnisse zeigen (Abb. 1a), daß es eine kritische Verkehrsdichte VD_{crit} gibt, oberhalb derer die resultierende Mortalität nahezu konstant ist. (Fast alle wechselnden Tiere fallen dem Verkehr zum Opfer.) Dieser Zusammenhang entspricht empirischen Befunden beim Fischotter in Mecklenburg-Vorpommern (ROTH et al. in diesem Band), und ähnliche Zusammenhänge wurden auch für andere Arten empirisch festgestellt (Übersicht in RECK & KAULE 1993). Das bedeutet insbesondere, daß eine Verkehrsreduktion nur dann zu einem signifikanten Effekt führt, wenn der kritische Schwellenwert VD_{crit} unterschritten wird. Abbildung 1a zeigt aber auch, daß es keine allgemeingültige kritische Verkehrsdichte VD_{crit} gibt, sondern daß sie von der Wechseldauer WD abhängt, d.h. der Zeit, die eine wechselnde Ottergruppe (oder andere Tiere) auf der Straße verbringt. Die Größenordnung der Wech-

seldauer WD (wenige Sekunden, eine Minute, mehrere Minuten) legt die Größenordnung der kritischen Verkehrsdichte VD_{crit} (3000, 300, 30 Kfz pro Stunde) fest (Abb. 1b). Je länger das Wechseln dauert, umso geringer ist die kritische Verkehrsdichte VD_{crit} und damit die Chance, durch Verkehrsreduktion einen spürbaren Rückgang der Verkehrsmortalität zu erzielen. Beim Fischotter (und vermutlich bei anderen in Familienverbänden wechselnden Säugern) hängt die Querungsdauer von der Größe der Gruppe und der Stärke der sozialen Interaktionen zwischen den Gruppenmitgliedern beim Wechsel ab. Für Jungtiere führende Fähen ist die Chance für einen spürbaren Effekt also geringer als für solitäre Männchen.

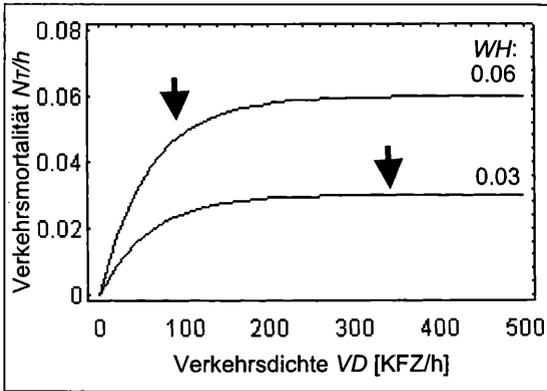


Abbildung 2

Verkehrsmortalität N_T/h gegen Verkehrsdichte VD für verschiedene Wechselhäufigkeiten WH (aus FRANK et al. im Druck).

Verkehrsdichte und Wechselhäufigkeit. Abbildung 2 zeigt die Mortalität-Verkehrsdichte-Kurven für zwei unterschiedliche Wechselhäufigkeiten WH . Die beiden Pfeile machen deutlich, daß die Mortalität in Straßenabschnitten mit geringer Verkehrsdichte, aber hoher Wechselhäufigkeit durchaus höher sein kann als in Abschnitten mit höherer Verkehrsdichte, aber geringer Wechselhäufigkeit. Das heißt, daß eine höhere Wechselhäufigkeit den Vorteil einer geringeren Verkehrsdichte wieder zunichte machen kann. Dieser Sachverhalt hat Konsequenzen für die Frage, in welchen Straßenabschnitten eine Reduktion des Verkehrs von besonderer Wichtigkeit wäre. Insbesondere dann, wenn ein Meidungsverhalten der Tiere festzustellen ist, sollte man sich auf die Straßen geringerer und nicht auf die höherer Verkehrsdichte konzentrieren, was auf den ersten Blick vielleicht etwas unerwartet erscheint. Den weniger befahrenen Straßen ist der Vorzug zu geben, weil dort (a) die Chance höher ist, durch Verkehrsreduktion tatsächlich eine signifikante Mortalitätsreduktion zu erreichen (s.o.), und (b) auch die Notwendigkeit größer ist, da in diesen Straßenabschnitten eine höhere Wechselhäufigkeit zu erwarten ist. Selbst in den Fällen, in denen eine Verkehrsreduktion in den wenig befahrenen Straßen nur durch eine entsprechende Verkehrsverstärkung in den viel befahrenen Straßen realisierbar ist, ist der Gesamteffekt positiv (sofern die Verkehrsdichte der viel befahrenen Straße bereits im kritischen Bereich war). Diese Effekte werden besonders im Zusammenhang mit Fragen einer Verkehrsregulation zur Mortalitätsreduktion interessant.

Der Effekt einer künstlichen Verkehrspulsierung. In den Abschnitten, wo die Verkehrsdichte im kritischen Bereich liegt und eine Verkehrsreduktion nur wenig Wirkung zeigt (s.o.), sind alternative Mechanismen zur Mortalitätsreduktion besonders gefragt. Auch hier bietet das Modell eine gute Möglichkeit, verschiedene Szenarien in Hinblick auf ihren Effekt zu testen. Im Folgenden gehen wir der Frage nach, welche Wirkung eine künstliche Verkehrspulsierung auf die Mortalität hat. Unter einer Verkehrspulsierung in der relevanten Stunde verstehen wir die Schaffung von Verkehrspausen, die durch eine entsprechende Verkehrsverstärkung in der restlichen Zeit ausgeglichen wird, so daß das Gesamtvolumen des Verkehrs unverändert ist. Abbildung 3a zeigt einen pulsierenden Verkehrsstrom mit 50% Pausen, der in seiner Wirkung auf die Mortalität mit einem gleichmäßigen Verkehrsstrom (Abb. 3b) verglichen wird. Die Verkehrspulsierung führt zu einer deutlichen Reduktion der Mortalität, insbesondere bei Verkehrsdichten VD im kritischen Bereich (Abb. 3c-d). Dieser Positiveffekt kommt vor allem bei höheren Wechseldauern WD zum Tragen (Abb. 3d).

Landschaftlich differenzierte Artenschutzprogramme. Das Modell erlaubt es, alle denkbaren Managementstrategien mit Potential zur Reduktion der Verkehrsmortalität (wie z.B. „Otter-Brücke“) in ihrem Effekt vergleichend zu bewerten und für jeden Straßenabschnitt die beste Variante zu bestimmen. Auf diese Weise lassen sich Managementpläne erstellen, die optimal an die landschaftlichen Besonderheiten und die Raumnutzung der betrachteten Art angepaßt sind.

Ableitung von Faustregeln

Eine Formel für die Verkehrsmortalität. Nach umfangreichen Modellanalysen war es uns möglich, eine Formel für die Verkehrsmortalität [mittlere Zahl toter Otter $N_T(n)$] von Ottergruppen der Größe n in einer bestimmten Stunde an einen bestimmten Straßenabschnitt anzugeben. Im Falle des gleichmäßigen Verkehrsflusses hat die Formel die folgende Struktur:

$$N_T(n) = T(n) \cdot WH(n) \cdot \left[1 - \left(1 - \frac{WD(n)}{60} \right)^{VD} \right] \quad (1).$$

Diese Formel gibt an, wie die Verkehrsmortalität $N_T(n)$ im einzelnen von der mittleren Verkehrsdichte VD und den Charakteristika der Raumnutzung [mittlere Wechselhäufigkeit $WH(n)$, mittlere Wechseldauer $WD(n)$, mittlere Zahl der toten Otter $T(n)$ pro Unfall] abhängt. Auf einen genauen Beweis dieser Formel wird hier aus Platzgründen verzichtet; sie kann in einer weiterführenden Publikation nachgelesen werden (Frank et al. in Vorb.). Alle bisherigen Aussagen spiegeln sich in Formel (1) wider. Insbesondere bestätigt sich der durch unsere Modelluntersuchungen gefundene Zusammenhang zwischen kritischer Verkehrsdichte VD_{crit} [definiert durch $1 - (1 - \frac{WD}{60})^{VD} > 1 - e^{-5}$] und Wechseldauer WD :

$$VD_{crit} \approx \frac{5}{\ln(1 - WD / 60)} \approx \frac{300}{WD} \quad (2).$$

Optimale Verkehrsreduktion. Die gefundene kritische Verkehrsdichte VD_{crit} [Formel (2)] liefert dem

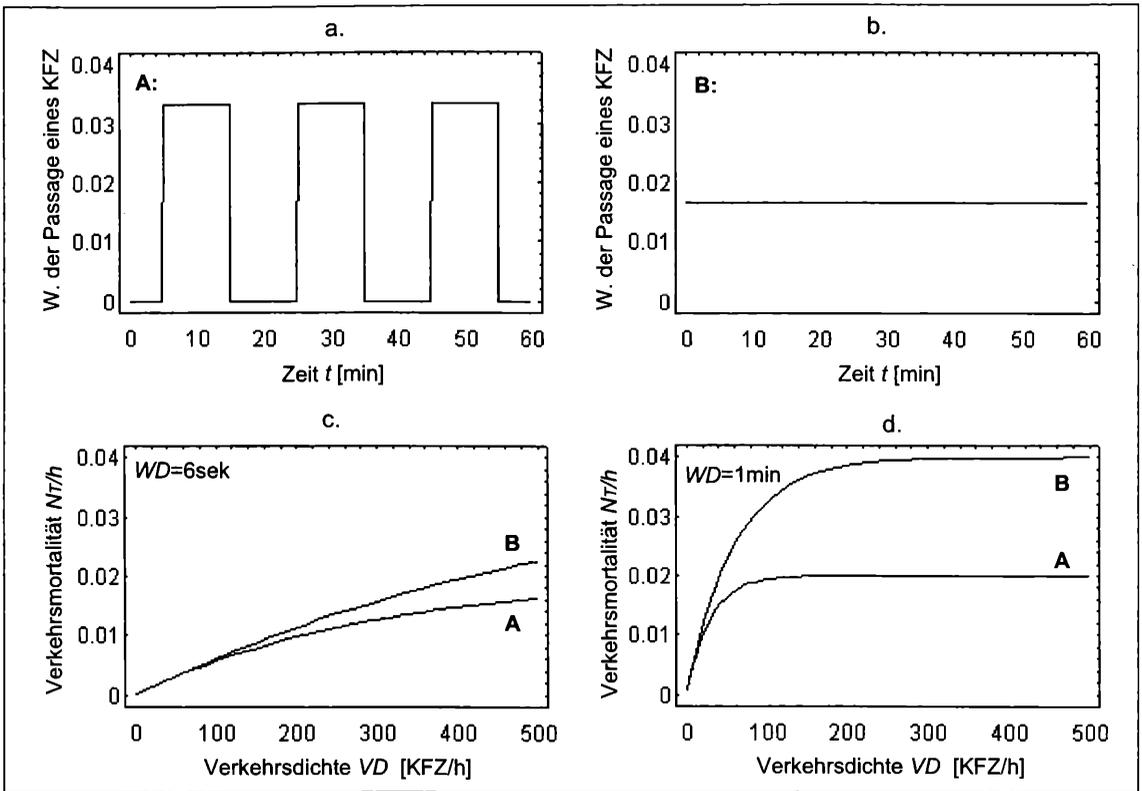


Abbildung 3

Wahrscheinlichkeit der Passage eines KFZ im Verlaufe einer Stunde für einen (a) pulsierenden Verkehr (hier: 50% Verkehrspause) und (b) gleichmäßigen Verkehr sowie resultierende Verkehrsmortalitäten N_p/h für eine (c) kurze und (d) längere Wechseldauer WD (aus FRANK et al. im Druck).

Entscheidungssträger eine Art Bewertungsmaßstab (Faustregel), mit dem er für jeden einzelnen Straßenabschnitt ermitteln kann, ob eine Verkehrsreduktion überhaupt sinnvoll ist. Die kritische Verkehrsdichte kann bei Kenntnis der Wechseldauer einer Art und (regionalspezifischer) Verkehrslasten außerdem für eine Einschätzung benutzt werden, welcher Straßentyp für welche Tierart als Totalbarriere wirkt (vgl. ROTH et al. in diesem Band).

Diese Faustregel gilt natürlich nur für flugunfähige Arten. Für Arten, die Straßen überfliegen, müßte zusätzlich zur Fluggeschwindigkeit die Wahrscheinlichkeit für eine Flughöhe bekannt sein, die zu einem Zusammenstoß mit einem Fahrzeug führen kann. Für Fledermäuse kann diese Wahrscheinlichkeit stark von den umgebenden Strukturen abhängen (RICHARZ 1997); bei Vögeln konnte ein signifikanter Einfluß der Silhouette auf die verkehrsbedingte Mortalität nachgewiesen werden (RECK & KAULE 1993). Weiterhin gilt die Faustregel nicht für Arten, die deutliche Verhaltensreaktionen auf den Verkehr zeigen, zum Beispiel mit der Querung warten, bis sich eine Lücke im Verkehr öffnet oder beim Annähern eines Fahrzeuges starr auf der Straße verharren [kann beim Igel (*Erinaceus europaeus*) der Fall sein]. Für eine Einschätzung der Gefährdung solcher Arten bei der Straßenquerung muß vorläufig noch das Simulationsmodell selbst eingesetzt werden.

Verkehrsregulation als Alternative zu Verkehrsreduktion. Wir haben gesehen, daß durch geeignete Verkehrsregulation (Pulsierung, räumliche Konzentration) spürbare positive Effekte für das Überleben von Arten mit großer Raumnutzung zu erzie-

len sind. Dies gilt für alle Arten, bei denen die verkehrsbedingte Mortalität relevant ist, also auch für Arten, die bei sich nähernden Fahrzeugen erstarren oder mit dem Wechsel warten. Diese Möglichkeit gewinnt vor allem dann an Bedeutung, wenn eine ausreichende Verkehrsreduktion (Absenken unter VD_{crit}) aus irgendwelchen Gründen nicht möglich ist. Auch wenn die Alternativstrategie „Verkehrsregulation“ schwierig umsetzbar sein wird, so bereichert sie doch das Spektrum von Maßnahmen, über die es sich zumindest nachzudenken lohnt. Für Amphibien konnte sie auf einigen untergeordneten Straßen realisiert werden, ist allerdings oft mit starken politischen Konflikten verbunden ist (MÜNCH 1992).

3. Flächenbedarf überlebensfähiger Populationen und Habitatverbund

Fallbeispiel Flurbereinigung und Überleben kleiner Mauereidechsenpopulationen

Die in Deutschland über Jahrhunderte gewachsene Weinbaulandschaft war ursprünglich geprägt durch eine außergewöhnlich hohe Strukturvielfalt weinbautypischer Landschaftselemente (vgl. LINCK 1954). Mit der umfassenden Neuordnung der Weinbergslagen in diesem Jahrhundert erfuhren die verschiedenen bundesdeutschen Weinbauregionen allerdings tiefgreifende Veränderungen (SCHMIDT-LOSKE 1997). In Rheinland-Pfalz ist die Flurbereinigung in den Weinbaugebieten bereits soweit fortgeschritten, daß meist nur noch an felsigen Steillagen reich strukturierte Terrassen verblieben sind (SCHNURPEL 1987). Wegen der Mehrarbeit

und -kosten, die etwa das zwei- bis fünffache betragen (SCHMIDT 1993), werden auch diese allmählich aufgegeben.

Reich strukturierte alte Weinberge stellen nicht nur ein wesentliches Kulturerbe dar, sondern bieten Lebensraum für zahlreiche wärmeliebende Arten, von denen viele heute in Deutschland sehr selten oder gar vom Aussterben bedroht sind (vgl. WERNER & KNEITZ 1978). Zu diesen typischen wärmeliebenden Faunenelementen strukturreicher Weinberge gehört auch die Mauereidechse (*Podarcis muralis*) (SCHMIDT-LOSKE 1997). Durch den starken Rückgang der Mauereidechse im Zuge der Rebflurbereinigung – sie wird in Deutschland als stark gefährdet eingestuft (BEUTLER et al. 1998) – ihre große Popularität und weil sie ein typisches Element der alten Kulturlandschaft mit reich strukturierten Weinbergen darstellt, übernahm sie die Rolle einer Schlüsselart für deren Erhaltung (vgl. BLAB et al. 1994).

Trotz ihrer Popularität im Naturschutz waren aufgrund ungenügender Kenntnisse über die Flächenansprüche überlebensfähiger Mauereidechsenpopulationen Ausgleichsmaßnahmen stark umstritten, und Entscheidungen mußten ohne die erforderlichen ökologischen Informationen gefällt werden (BENDER 1995). Dieses Problem ergab sich auch im Rahmen einer Rebflurbereinigung in der Nähe der Stadt Heilbronn, Baden-Württemberg. Der Zusammenbruch der Mauereidechsenpopulation im Ausgleichshabitat war Anlaß, um mit einer Populationsgefährdungsanalyse bessere Grundlagen für die Beurteilung von Landschaftseingriffen auf diese Reptilienart zu schaffen. Die Ergebnisse wurden bereits von HILDENBRANDT et al. (1995) und BENDER et al. (1996, 1999) ausführlich dargestellt und für die Praxis von Rebflurbereinigungen und den Schutz von Mauereidechsen von HENLE et al. (1999a) ausgewertet. An dieser Stelle werden daher nur zwei Aspekte, die für die Ableitung von Faustregeln relevant sind, kurz zusammengefaßt vorgestellt.

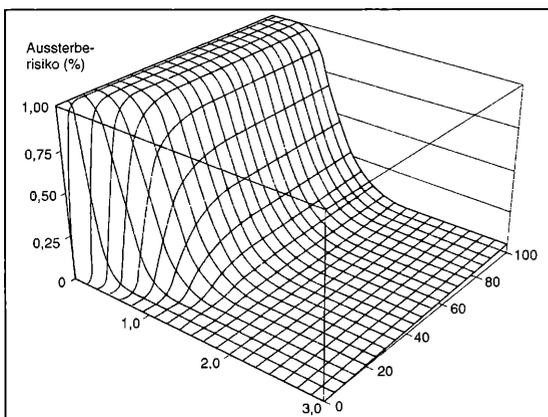


Abbildung 4

Überlebenswahrscheinlichkeit einer wiederangesiedelten Population der Mauereidechse in Abhängigkeit von der Startdichte; Standardparametersatz, mit 40 Parzellen (vgl. Abb. 5) und 20 Weibchenreviere. Man beachte die sehr hohe Aussterbewahrscheinlichkeit bei niedrigen Startdichten und deren rasches Absinken nach Überschreiten eines Schwellenwertes (aus HENLE et al. 1999b; mit freundlicher Genehmigung des Ulmer Vlg.)

Grundlage der Populationsgefährdungsanalyse bildeten demographische Untersuchungen der Mauereidechsenpopulation in einem während der Flurbereinigung angelegten Ausgleichshabitat, bestehend aus 14 Trockenmauern mit einer Gesamtlänge von ca. 200 m. Von 1990-1996 wurde die Populationsdynamik mit Fang-Wiederfang-Methoden erfaßt. Diese Daten sowie empirische Kenntnisse zum Territorialverhalten (EDSMANN 1990), das bei der Mauereidechse besonders ausgeprägt ist, lieferten die Grundlage für die Entwicklung eines individuenbasierten Modells zur Simulation der Überlebensfähigkeit. Mithilfe dieses Modells wurden die Auswirkungen verschiedener Szenarien auf die Überlebensfähigkeit der Mauereidechsenpopulation analysiert. Diese Modellanalysen zeigten für das im Zuge der Flurbereinigung geschaffene Ausgleichshabitat, daß tatsächlich die Überlebenschance der Population mit einer mittleren Überlebenszeit von 40 Jahren und einer Aussterbewahrscheinlichkeit von 39% nach 20 Jahren gering ist. Deswegen wurde der Einfluß einer hypothetischen Vergrößerung des verfügbaren Lebensraumes auf die Überlebensfähigkeit der Population untersucht. Eine Flächenvergrößerung um das vierfache würde zu einer überlebensfähigen Population mit einem Aussterberisiko < 5% in 100 Jahren und einer mittleren Überlebenszeit von 3400 Jahren führen (BENDER et al. 1999; vgl. Abb. 5).

Da im Jahr nach der Freisetzung der Tiere im Ausgleichshabitat die Population – vermutlich aufgrund einer Störung der Sozialstruktur – zusammenbrach (vgl. BENDER et al. 1999), wurde auch der Einfluß der Dichte auf die weitere Überlebensfähigkeit mithilfe des Simulationsmodells analysiert. Damit sollte sowohl die Möglichkeit für eine Prognose der Überlebenschance bei einer vorgefundenen Populationsdichte als auch Grundlagen für eine bessere Planung von Wiederansiedlungsversuchen geschaffen werden. In der Tat zeigte sich ein sehr starker Einfluß der Individuendichte auf die weitere Überlebenschance der Population (Abb. 4). Startet die Population mit einer niedrigen Dich-

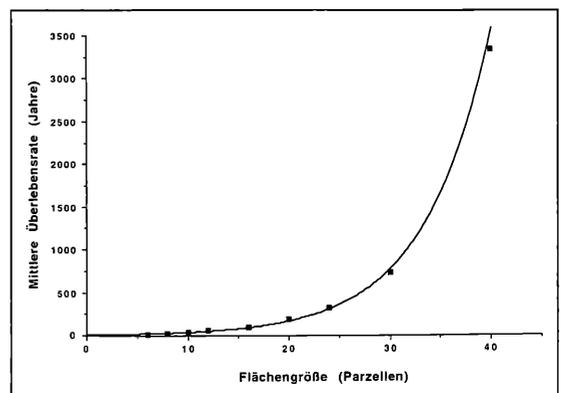


Abbildung 5

Einfluß der Flächengröße (Anzahl Parzellen; eine Parzelle ist die kleinste für ein Revier mögliche Fläche) auf die mittlere Überlebenszeit isolierter Mauereidechsenpopulationen; Standardparametersatz; 50.000 Simulationsläufe [Daten von HILDENBRANDT unveröff. und BENDER (1999)].

te, dann erhöht sich das Aussterberisiko innerhalb von 100 Jahren von 3% auf 78% (BENDER et al. 1999)! Zwei Faktoren sind hierfür verantwortlich. Zum einen bedeutet niedrigere Dichte auch eine geringere Individuenzahl, zum anderen wird das Risiko kleiner Größe zusätzlich verstärkt, wenn das Habitat deutlich unter der Kapazität besetzt und eine Art nur begrenzte Mobilität aufweist, so daß nicht jedes Weibchen ein Männchen zur Fortpflanzung findet. Die Auswertung der Simulationsläufe zeigte zwar, daß sich im Mittel 98% der Weibchen fortpflanzen (BENDER 1999) – aber fehlende Partner treten am ehesten bei niedrigen (Start-)dichten auf.

Faustregeln zum Flächenbedarf und zur Planung eines Habitatverbundes

Sowohl der mit der Flächengröße zunehmende Anstieg der Überlebenschance (Abb. 5) als auch ein Einfluß der Dichte wurde in verschiedenen anderen Fallbeispielen wiederholt festgestellt, obwohl sich die Modelle oft deutlich unterscheiden. Der Anstieg der Überlebenschance mit der Flächengröße hat sogar bereits Eingang in allgemeine ökologische Lehrbücher gefunden (z.B. BEGON et al. 1996). Durch den Vergleich der Ergebnisse vieler modellbasierter Fallbeispiele lassen sich dann Faustregeln ableiten, um in der Praxis nicht auf detaillierte und damit zeit- und kostenintensive Analysen angewiesen zu sein (siehe Kapitel „generelle Prinzipien zur Ableitung von Faustregeln“). Bezüglich der beiden im Fallbeispiel Mauereidechse behandelten Aspekte, dem Zusammenhang zwischen Überlebenschance und Flächengröße bzw. Startdichte, lassen sich aus den ökologischen Kenntnissen zwei Faustregeln ableiten, die zusammen mit den zu beachtenden Rahmenbedingungen und weiteren Faustregeln zum Flächenbedarf und zur Planung von Habitatverbundsystemen ausführlich in HENLE et al. (1999b) dargestellt werden. Nachfolgend werden sie kondensiert wiedergegeben.

Isolierte Populationen und Flächengröße. Zahlreiche Arbeiten haben inzwischen gezeigt, daß sowohl der Anstieg der mittleren Überlebensdauer mit der Flächengröße einem Potenzgesetz folgt (z.B. LUDWIG 1976, LANDE 1993, WISSEL & ZASCHKE 1993, WISSEL & STEPHAN 1994, HANSKI 1997). Dies bedeutet, daß der Anstieg auch sehr viel flacher verlaufen kann als im Fallbeispiel der Mauereidechse. Entgegen manchen zu stark vereinfachenden Darstellungen (z.B. LOESCHKE 1990) hängt dies nicht davon ab, ob Umweltvariabilität vorhanden ist oder fehlt. Vielmehr stellt sich ein nur flacher Anstieg der mittleren Überlebensdauer mit der Fläche dann ein, wenn entweder die durchschnittliche Wachstumsrate der Population $\bar{r} < 0$ ist, das heißt, die Population auch ohne Zufallsschwankungen abnimmt, oder wenn bei $\bar{r} > 0$ die durch Umweltstochastik (d.h. zufällige Schwankungen der Umweltbedingungen) hervorgerufene Variabilität der Wachstumsrate, $\text{Var}(r) > 2\bar{r}$ ist. Dies bedeutet, daß der Effekt zusätzlicher Fläche vom Ausmaß der Umweltvariabilität abhängt.

Dieser Zusammenhang macht deutlich, daß für Arten, auf die sich Umweltstochastik stark auswirkt, eine Vergrößerung des Lebensraumes nur begrenzt

wirksam ist. Für sie ist ein Management, das auf die Abpufferung zufälliger Umweltschwankungen ausgerichtet ist, viel sinnvoller. Es wird auch klar, warum Heterogenität des Lebensraumes vorteilhaft für das Überleben von Populationen ist. Heterogenität puffert für die Gesamtpopulation Schwankungen in der Reproduktion oder der Mortalität ab und reduziert dadurch die Varianz von r . Zahlreiche empirische und theoretische Untersuchungen (z.B. VOGEL 1998, GOTTSCHALK 1997, KRUG et al. 1996) belegen diese Wirkung räumlicher Heterogenität innerhalb einer Population.

Aus den vorangehend vorgestellten Erkenntnissen läßt sich die Faustregel ableiten, daß bei einem geringen Einfluß zufälliger Umweltschwankungen auf die Populationsdynamik die beste Schutzstrategie in einer Vergrößerung (bzw. qualitativen Verbesserung) des verfügbaren Habitates besteht. Für Arten, auf deren Populationsdynamik sich zufällige Umweltschwankungen stark auswirken, stellt dagegen die Schaffung von heterogenen Habitatflächen, die diese Auswirkungen abpuffern, die beste Schutzstrategie dar [siehe HENLE et al. (1999b) für Ergänzungen zu dieser Faustregel (Faustregel III)].

In normalen Jahren suboptimale, aber in Extremjahren günstige Flächen sind also wichtig und sollten nicht vollständig in Flächen umgewandelt werden, die in durchschnittlichen Jahren optimal, aber in Extremjahren weniger günstig sind. Die Faustregel gilt nicht, wenn die Rangfolge der Habitatqualität unter allen Umweltbedingungen dieselbe bleibt. In diesem Fall stellt eine Flächenvergrößerung (und/oder Verbesserung der Habitatqualität) die günstigere Option dar. Die Anwendung der Faustregel erfordert eine Kenntnis der Schlüsselfaktoren für Reproduktion und Mortalität.

Dichteregulation, Überlebenschance und Wiederansiedlungen. Der Einfluß der Dichteregulation des Populationswachstums auf die Überlebenschance isolierter Populationen wurde bisher noch nicht systematisch in Modellanalysen erforscht. Die meisten Modelle nehmen an, daß eine Population keiner Dichteregulation unterliegt, bis sie die Kapazitätsgrenze erreicht hat (HENLE et al. in Vorber.). Modelle mit der realistischeren Annahme einer mit steigender Annäherung an die Kapazitätsgrenze zunehmenden Dichteregulation ergeben eine niedrigere Überlebenswahrscheinlichkeit (FOLEY 1997). Übersteigt also die Anzahl der ausgesetzten Tiere die Kapazität des Lebensraumes, beispielsweise wenn bei Eingriffen Individuen abgefangen und in ein Ersatzhabitat verbracht werden oder sich selbst dort konzentrieren, dann tragen die überzähligen Exemplare im besten Fall nichts zum Überleben der angesiedelten Population bei. Wahrscheinlicher aber reduzieren sie deren Überlebenschance. Im schlimmsten Fall erfolgt ein unmittelbarer Zusammenbruch der Population, wie es im Mauereidechsenfallbeispiel zu beobachten war, der auch zum sofortigen Erlöschen der Population führen kann.

Bei niedrigen Dichten kann dagegen ein Allee-Effekt (ALLEE et al. 1949) auftreten. Dieser hat bisher noch kaum Berücksichtigung in Modellen der

Überlebenschance von Populationen gefunden. Während der Allee-Effekt für Populationen, die mit hohen Individuenzahlen starten, relativ wenig Bedeutung für die Überlebenschance hat (DENNIS 1989, HENLE et al. in Vorber.), steigt die Aussterbewahrscheinlichkeit bei niedrigen Startgrößen erheblich an (STEPHAN & WISSEL 1994; siehe auch Mauereidechsenfallbeispiel). Oberhalb einer bestimmten Schwelle fällt die Wirkung häufig rasch ab (vgl. Abb. 4). Ist die Mobilität einer Art relativ zum verfügbaren Habitat gering, so daß die Partnerfindung erschwert ist, dann erhöht sich dieser Effekt mit zunehmender Flächengröße (HILDENBRANDT unveröff.). Der verbreitete Vorschlag, Populationen in den größten verfügbaren Flächen neu zu gründen (THOMAS & HANSKI 1997), gilt also nur für relativ mobile Arten, bei denen die Partnerfindung auch in größeren Gebieten kein Problem darstellt. Die Kenntnisse zur Auswirkung der Dichteregulation auf die Überlebenschance von Arten lassen sich in der folgenden Faustregel zusammenfassen [umformulierte Faustregel IV von HENLE et al. [1999b)]:

Bei Umsetzungen von Populationen im Rahmen von Ausgleichsmaßnahmen darf die Kapazität im Ersatzlebensraum nicht überschritten werden. Überzählige Tiere sollten für - wissenschaftlich begründete - zusätzliche Neuansiedlungen, Stützungsmaßnahmen anderer Populationen oder für Zuchtprogramme verwendet werden. Steht keine dieser Optionen offen, ist ein humanes Abtöten der überzähligen Exemplare vorzunehmen. Entsprechendes gilt für Wiederansiedlungen; allerdings stellt sich hierbei nur selten das Problem überschüssiger Individuen. Steht nur eine niedrige Individuenzahl zur Verfügung, dann muß für die beste Strategie die Mobilität der Art berücksichtigt werden. Bei im Vergleich zur verfügbaren Flächen mobilen Arten kann dem verbreiteten Vorschlag einer Ansiedlung in der größten verfügbaren Fläche gefolgt werden. Für Arten mit begrenzter Mobilität sollte dagegen eine Ansiedlung in Flächen mittlerer Größe vorgenommen werden, die eine leichte Paarfindung ermöglichen und ausreichend Kapazität für ein längerfristiges Überleben bieten. Nur bzw. erst wenn eine größere Individuenzahl verfügbar ist, sollte eine Wiederbesiedlung großer Flächen angestrebt werden.

Bezüglich niedriger Individuenzahlen gilt diese Faustregel nicht, wenn die ausgesetzten Individuen in einem Teilbereich einer großen Fläche gehalten werden, zum Beispiel durch Einzäunung, und sukzessive einen größeren Bereich der Fläche besiedeln können oder wenn ein enger Zusammenhalt der Mehrzahl der ausgesetzten Tiere durch ihr Sozialverhalten gesichert ist. Dann stellt ein direktes Aussetzen in den größten Lebensraum generell die beste Strategie dar.

4. Einsatz von Faustregeln

In Zusammenhang mit Faustregeln sollte man zwei Einsatzfelder unterscheiden: Zum einen können Faustregeln dazu dienen, die notwendigen art- und landschaftsökologischen Mindestbedingungen zu bestimmen, die erfüllt sein müssen, damit eine geplante Managementmaßnahme überhaupt zu signi-

fikanten Effekten führt (POSSINGHAM et al. 1993, DRECHSLER & WISSEL 1997, FRANK & WISSEL 1998). Diese Informationen sind wichtig, um bereits im Vorfeld Effekte abzuschätzen und gegebenenfalls effektivere Alternativen zu wählen. Zum anderen können Faustregeln beschreiben, wie geplante Managementmaßnahmen im Optimalfall durchzuführen sind, um die angestrebten positiven Effekte zu maximieren (FRANK 1998). Selbst wenn der Optimalfall keine Chance der Realisierung besitzt, kann er die effektivste Richtung für Maßnahmen aufzeigen.

Unsere Faustregeln entstanden aus der Auswertung vergleichender Bewertungen von Management Szenarien mit Hilfe von Modellanalysen. Auf dieser Grundlage wurden ökologische Rahmenbedingungen charakterisiert, unter denen eine geplante Managementmaßnahme günstig ist. Ergebnis waren verbale Faustregeln der Form „unter Bedingung X, wähle Maßnahme Y“, die in sich den gesamten Extrakt der Modellanalyse vereinigen. Manchmal muß eine solche Faustregel noch „übersetzt“, d.h., in einer in der Sprache von Biologen oder Planer verständlichen Anleitung formuliert werden. Eine generelle methodische Anleitung zur Ableitung von Faustregeln wird derzeit von uns entwickelt (FRANK in Vorber.).

Vorteile von Faustregeln sind vor allem ihre direkte Anwendbarkeit. Faustregeln können in der Regel allerdings nur Entscheidungshilfen für die richtige Richtung liefern. Quantitative Bewertungen wie mit Formel (2) für die kritische Verkehrsdichte und Vergleiche alternativer Maßnahmen sind nur in seltenen Fällen möglich. Auch weisen wir ausdrücklich darauf hin, daß sie zu Fehlentscheidungen führen können, wenn die Rahmenbedingungen („unter Bedingung X...“) nicht beachtet werden, unter denen sie aufgestellt wurden. Wir sind davon überzeugt, daß Faustregeln, die im hier beschriebenen Sinne eingesetzt werden, Entscheidungen in der Praxis erheblich erleichtern können, wenn - aus welchen Gründen auch immer - ausführliche Untersuchungen nicht möglich sind.

5. Zusammenfassung

Der praktische Naturschutz steht laufend unter Entscheidungszwang und kann sich häufig keine intensiven und wissenschaftlich fundierten Untersuchungen leisten, wenn es darum geht, in kürzester Zeit zu belastbaren Aussagen zu gelangen. Die modellbasierte Ableitung von Faustregeln zur Beurteilung alternativer Maßnahmen, zur Einschätzung der Überlebensfähigkeit von (Meta-)populationen oder zur Planung zielführender Freilanduntersuchungen können hier der Praxis wertvolle Entscheidungshilfen liefern. Anhand zweier Fallbeispiele, der Gefährdung des Fischotters durch den Verkehr und der Überlebenschance kleiner Mauereidechsenpopulationen bei Ausgleichsmaßnahmen im Rahmen von Rebflurbereinigungen, wird die Ableitung von Faustregeln gezeigt.

Mit einem individuenbasierten Modell wurde der Einfluß der Wechseldauer, der Wechselhäufigkeit, der Verkehrsdichte und des Verkehrsflusses auf die verkehrsbedingte Mortalität des Fischotters analy-

siert. Es zeigte sich, daß eine kritische Verkehrsdichte existiert, deren Größenordnung von der Größenordnung der Wechseldauer abhängt. Kann die Verkehrsdichte nicht unter den kritischen Wert gebracht werden, kann durch Verkehrsreduktion keine Senkung der Mortalität erreicht werden. Bei gleicher Verkehrsdichte tritt bei gepulstem Verkehr eine geringere Mortalität auf als bei konstantem Verkehrsfluß. Diese Erkenntnisse wurden in Faustregeln zur Verkehrslenkung zur Senkung der verkehrsbedingten Mortalität von Tierarten umgesetzt, die Straßen per pedes überqueren.

Ebenfalls mit einem individuenbasierten Modell wurde der Einfluß der Flächengröße und der Startdichte auf die Überlebenschance kleiner isolierter Mauereidechsenpopulationen untersucht. Ihre Überlebenschance wächst exponentiell mit der verfügbaren Flächengröße. Aus den Erkenntnissen zum Einfluß der Flächengröße bzw. der Dichteregulation auf die Überlebenschance isolierter Populationen wurde die Faustregel abgeleitet, daß bei einem geringen Einfluß der Umweltvariabilität auf die Populationsdynamik eine Flächenvergrößerung und bei einem starken Einfluß die Schaffung heterogener Habitatflächen die effektivere Strategie darstellt. Bei niedrigen Startdichten ist auch bei Flächen, die einer etablierten Population ein langfristiges Überleben ermöglichen, ein hohes Extinktionsrisiko vorhanden. Bei Umsiedlungen im Rahmen von Ausgleichsmaßnahmen sollte die Kapazität des Ersatzlebensraumes nicht überschritten werden, da hierdurch die Erfolgchance erheblich reduziert werden kann. Bei Arten mit begrenzter Mobilität wird die Erfolgchance von Wiederansiedlungsversuchen erheblich reduziert, wenn die Startdichte zu niedrig liegt, d.h., die ausgesetzten Individuen sich in einer zu großen Fläche verteilen können.

Unsere Faustregeln können dazu dienen, die notwendigen art- und landschaftsökologischen *Mindestbedingungen* zu bestimmen, die erfüllt sein müssen, damit eine geplante Managementmaßnahme überhaupt zu signifikanten Effekten führt. Zum anderen können sie zeigen, wie geplante Managementmaßnahmen im *Optimalfall* durchzuführen sind, um die angestrebten positiven Effekte zu maximieren.

6. Danksagung

Wir bedanken uns bei Herrn HERTWECK und Frau BENDER, UFZ Leipzig-Halle, für die Fischotter- bzw. Mauereidechsendaten, die den Modellentwicklungen zugrunde liegen, und für zahlreiche wertvolle Diskussionen. Das Mauereidechsenmodell wurde von Herrn HILDENBRANDT, Marburg, entwickelt. Die Untersuchungen wurden vom BMBF als Teile des UZLAR- bzw. FIFB-Projektes unter den Förderkennzeichen 033 9541 (Fischotter) und 0339523A (Mauereidechse) finanziell unterstützt.

7. Literatur

ALLEE, W.C.; A.E. EMERSON, O. PARK, T. PARK & K.P. SCHMIDT (1949):
Principles of Animal Ecology. - Saunders; Philadelphia.

AMLER, K.; A. BAHL, K. HENLE, G. KAULE, P. POSCHLOD & J. SETTELE (1999):

Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. - Ulmer; Stuttgart.

ANSORGE, H. (1994):

Zur Situation des eurasischen Fischotters *Lutra lutra* LINNÉ, 1758 im Raum Oberlausitz-Sachsen. - Säugertierkd. Inform. 3: 617-622.

BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN (1998):

Entwicklung der innerbayerischen Wanderung. Daten & Karten 16: 12.

BEGON, M.; J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND (1996):

Ecology - Individuals, Populations and Communities (3. edn.). - Blackwell; Oxford.

BELOVSKY, G.E. (1987):

Extinction models and mammalian persistence. - Seiten 35-57 in: SOULÉ, E. (Hrsg.): Viable Populations for Conservation. - Cambridge University Press; Cambridge.

BENDER, C. (1995):

Demographische und populationsgenetische Grundlagen zum Schutz der Mauereidechse (*Podarcis muralis*). Verh. Ges. Ökol. 24: 187-191.

— (1999):

Populationsgefährdungsanalyse der Mauereidechse (*Podarcis muralis*): demographische und genetische Grundlagen. - Dissertation, Universität Frankfurt.

BENDER, C.; H. HILDENBRANDT, K. SCHMIDT-LOSKE, V. GRIMM, C. WISSEL & K. HENLE (1996):

Consolidation of vineyards, mitigations, and survival of the common wall lizard (*Podarcis muralis*) in isolated habitat fragments. Seiten 248-261 in: SETTELE, J.; C.R. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (Hrsg.): Species Survival in Fragmented Landscapes. Kluwer; Dordrecht.

BENDER, C.; K. SCHMIDT-LOSKE, U. ASMUSSEN & H. HILDENBRANDT (1999):

6.5.3 PVA-Fallbeispiel 2: Analyse der Gefährdungsursachen von Tiergruppen mittlerer Mobilität am Beispiel der Mauereidechse (*Podarcis muralis*). - Seiten 161-172 in: AMLER, K.; A. BAHL, K. HENLE, G. KAULE, P. POSCHLOD & J. SETTELE (Hrsg.): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. - Ulmer; Stuttgart.

BEUTLER, A.; A. GEIGER, P.M. KORNACKER, K.-D. KÜHNEL, H. LAUFER, R. PODLOUCKY, P. BOYE & E. DIETRICH (1998):

Rote Liste der Kriechtiere (Reptilia) und Rote Liste der Lurche (Amphibia). - Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz 55: 48-52.

BINNER, U. (1997):

Die Verbreitung des Fischotters (*Lutra lutra* L.) in Mecklenburg-Vorpommern. - Natur und Naturschutz in Mecklenburg-Vorpommern 33: 3-41.

- BLAB, J.; R. GÜNTHER & E. NOWAK (1994):
Rote Liste und Artenverzeichnis der in Deutschland vorkommenden Kriechtiere (Reptilia). - Seiten 109-124 in: NOWAK, E.; J. BLAB & R. BLESS (Hrsg.): Rote Liste der gefährdeten Wirbeltiere in Deutschland. - Kilda; Greven.
- BOYCE, M.S. (1992):
Population viability analysis. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 481-506.
- BOYE, P.; R. HUTTERER, H. BENKE (1998):
Rote Liste der Säugetiere (Mammalia). In: BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.) = Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. - Schriftenr. Landschaftspflege Naturschutz 55: 33 - 49.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (1996):
Daten zur Natur. - Bundesamt für Naturschutz; Bonn.
- DENNIS, B. (1989):
Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. - *Natural Resource Modeling* 3(4): 481-537.
- DRECHSLER, M. (1997):
Separability of local and regional dynamics in metapopulations. - *Theor. Pop. Biol.* 51: 9-21.
- DRECHSLER, M. & C. WISSEL (1998):
Trade-offs between local and regional scale management of metapopulations. - *Biol. Conserv.* 83: 31-41.
- EDSMAN, L. (1990):
Territoriality and Competition in Wall Lizards. - Doctoral Diss.; Univ. Stockholm.
- FOLEY, P. (1997):
Extinction models for local populations. - Seiten 215-246 in: HANSKI, I.A. & M.E. GILPIN (Hrsg.): *Metapopulation Biology*. - Academic Press; San Diego.
- FRANK, K. (1998):
Optimizing a network of patchy habitats: from model results to rules of thumb for landscape management. - Seiten 59-72 in: MUNRO, N.W.P. & J.H.M. WILLISON (Hrsg.): *Linking Protected Areas with Working Landscapes Conserving Biodiversity (Proceedings 3rd International Conference on Science and Management of Protected Areas, SAMPA III, Calgary, Canada 1997)*. - SAMPA; Wolfville.
- FRANK, K.; M. DRECHSLER & C. WISSEL (1994):
Überleben in fragmentierten Lebensräumen - Stochastische Modelle zu Metapopulationen. - *Z. Ökol. Naturschutz* 3: 167-178.
- FRANK, K.; P. EULBERG, K. HERTWECK & K. HENLE (im Druck):
A simulation model for assessing otter mortality due to traffic. - *Habitat*.
- FRANK, K. & C. WISSEL (1998):
Spatial aspects of metapopulation survival: from model results to rules of thumb for landscape management. *Landscape Ecol.* 13: 363-379.
- GOTTSCHALK, E. (1997):
Habitatbindung und Populationsökologie der Westlichen Beißschrecke (*Platycleis albopunctata* GOEZE, 1778) (Orthoptera: Tettigoniidae). Eine Grundlage für den Schutz der Art. - Dissertation; Universität Würzburg.
- GROOMBRIDGE, B. (1992):
Global Biodiversity. - Chapman & Hall; London.
- HANSKI, I. (1997):
Metapopulation dynamics from concepts and observations to predictive models. - Seiten 69-91 in: HANSKI, I.A. & M.E. GILPIN (Hrsg.): *Metapopulation Biology*. - Academic Press; San Diego.
- HANSKI, I.A. & M.E. GILPIN (1997):
Metapopulation Biology. - Academic Press; San Diego.
- HENLE, K. & K. RIMPP (1993):
Überleben von Amphibien und Reptilien in Metapopulationen - Ergebnisse einer 26-jährigen Erfassung. - *Verh. Ges. Ökol.* 22: 215-220.
- HENLE, K. & B. STREIT (1990):
Kritische Beobachtungen zum Artenrückgang bei Amphibien und Reptilien und zu dessen Ursachen. - *Natur u. Landschaft* 65: 347-361.
- HENLE, K.; K. AMLER, A. BAHL, E. FINKE, K. FRANK, J. SETTELE & C. WISSEL (1999b):
Faustregeln als Entscheidungshilfen für Planung und Management im Naturschutz. - Seiten 267-290 in: AMLER, K.; A. BAHL, K. HENLE, G. KAULE, P. POSCHLOD & J. SETTELE (Hrsg.): *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren*. - Ulmer; Stuttgart.
- HENLE, K., C. BENDER, K. SCHMIDT-LOSKE & U. ASMUSSEN (1999a):
8.3.2 PVAs in der Eingriffsplanung am Beispiel der Flurbereinigung von Weinbergen. - Seiten 241-248 in: AMLER, K.; A. BAHL, K. HENLE, G. KAULE, P. POSCHLOD & J. SETTELE (Hrsg.): *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren*. - Ulmer; Stuttgart.
- HILDENBRANDT, H.; C. BENDER, V. GRIMM & K. HENLE (1995):
Ein individuenbasiertes Modell zur Beurteilung der Überlebenschancen kleiner Populationen der Mauereidechse (*Podarcis muralis*). - *Verh. Ges. Ökol.* 24: 207-214.
- HOBBS, R.J.; D.A. SAUNDERS, L.A. LOBRY DE BRUYN & A.R. MAIN (1993):
Re-integrating Fragmented Landscapes. Towards Sustainable Production and Nature Conservation. Springer; Berlin.
- HONEGGER, R.E. (1982):
Threatened Amphibians and Reptiles in Europe. - Akad. Verlagsges.; Wiesbaden.
- HOVESTADT, T.; J. ROESER & M. MÜHLENBERG (1991):
Flächenbedarf von Tierpopulationen. Forschungszentrum; Jülich.

- KAPFER, A. (1993):
Biotopschutz am Beispiel der Wiesen und Weiden.
Beitr. Akad. Natur- u. Umweltschutz Baden-Württemberg 14: 15-37.
- KAULE, G. (1991):
Arten- und Biotopschutz (2. Aufl.). - Ulmer; Stuttgart.
- KRUG, R.; K. JOHST, C. WISSEL & B. MÄRTENS (1996):
Wirkung der räumlichen Heterogenität innerhalb eines Habitats auf die mittlere Überlebensdauer einer Zauneidechsen-Population. - Verh. Ges. Ökol. 26: 447-454.
- KRUUK, H.; C. JONES, G.W. MCLAREN, M.L. GORMAN & J.W.H. CONROY (1997):
Change in age composition in populations of the Eurasian otter *Lutra lutra* in Scotland. - J. Zool. Lond. 243: 853-857.
- LANDE, R. (1993):
Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophe. - Am. Naturalist 142: 911-927.
- LANDESAMT FÜR UMWELT UND NATUR MECKLENBURG-VORPOMMERN (1996):
Die Bedeutung unzerschnittener, störungsarmer Landschaftsräume für Wirbeltierarten mit großen Raumanprüchen - ein Forschungsprojekt. - Schriftenr. Landesamtes für Umwelt Natur Mecklenburg-Vorpommern 1: 1-82.
- LINCK, O. (1954):
Der Weinberg als Lebensraum am Beispiel des Neckarlandes. Verlag der Hohenlohe'schen Buchhandlung F. Rau; Öhringen.
- LINDENMAYER, D.B. & H.P. POSSINGHAM (1996):
Applications of population viability analysis in conservation biology in Australia. - Seiten 24-38 in: SETTELE, J.; C.R. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (Hrsg.): Species Survival in Fragmented Landscapes. Kluwer; Dordrecht.
- LINDENMAYER, D.B.; M.A. BURGMAN, H.R. AKÇA KAYA, R.C. LACY & H.P. POSSINGHAM (1995):
A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations. - Ecol. Modelling 82: 161-174.
- LOESCHCKE, V. (1990):
Evolution und Artenschutz. - Seiten 239-254 in: STREIT, B. (Hrsg.): Evolutionsprozesse im Tierreich. Birkhäuser; Basel.
- LOREK, H.; K. FRANK, F. KÖSTER, U. VOGEL, V. GRIMM, C. WISSEL & M. SONNENSCHNEIN (1998):
Die Entwicklung eines Computer-Werkzeuges für Naturschutz und Landschaftsplanung. Seiten 475-488 in: HAASIS, H.-D. & K. C. RANZE (Hrsg.): Umweltinformatik '98: Vernetzte Strukturen in Informatik, Umwelt und Wissenschaft. - Metropolis; Marburg.
- LUDWIG, D. (1976):
A singular perturbation problem in the theory of population extinction. - SIAM-AMS Proceedings 10: 87-104.
- MCDADE, L.A.; K.S. BAWA, H.A. HESPENHEIDE & G. HARTSHORN (1994):
La Selva - Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. - Univ. Press; Chicago.
- MINISTERIUM FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND RAUMORDNUNG DES LANDES BRANDENBURG (HRSG.) (1999):
Artenschutzprogramm Elbebiber und Fischotter. Potsdam.
- MÜHLENBERG, M. & J. SLOWIK (1997):
Kulturlandschaft als Lebensraum. - Quelle & Meyer; Wiesbaden.
- MÜNCH, D. (1989):
Jahresaktivität, Gefährdung und Schutz von Amphibien und Säugetieren an einer Waldstraße. - AG Amphibien- u. Reptilienschutz; Dortmund.
- . (1992):
Straßensperrungen - Neue Wege im Amphibienschutz. - AG Amphibien- und Reptilienschutz; Dortmund.
- POSSINGHAM, H.P., D.B. LINDENMAYER & T.W. NORTON (1993):
A framework for improved threatened species management using population viability analysis. - Pacific Conserv. Biol. 1: 39-45.
- RECK, H. & G. KAULE (1993):
Straßen und Lebensräume: Ermittlung und Beurteilung straßenbedingter Auswirkungen auf Pflanzen, Tiere und ihre Lebensräume. Forsch. Straßenbau Straßenverkehrstechnik 654: 1-230.
- REICH, M. & V. GRIMM (1996):
Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme. - Z. Ökol. Naturschutz 5: 123-139.
- REUTHER, C. (1993):
Lutra lutra (LINNAEUS, 1758) - Fischotter. - Seiten 907 - 961 in: STUBBE, M. & F. KRAPP (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 5/II Raubsäuger (Teil II). - Aula; Wiesbaden.
- RICHARZ, K. (1997):
Biotopschutzplanung für Fledermäuse. Entwurf eines kurzen Leitfadens zum Schutz der Lebensräume im Sinne des Abkommens zur Erhaltung der Fledermäuse in Europa. - Nyctalus 6(3): 289-303.
- SCHMIDT, H. (1993):
Rechtliche und praktische Aspekte bei der Erhaltung historischer Weinbergslagen in der Flurbereinigung am Beispiel der Verfahren „Ahrweiler“ und Walporzheim. Nachrichten aus der Landeskulturverwaltung (Ministerium f. Landwirtschaft, Weinbau und Forsten Rheinland-Pfalz) 12 (Sonderheft 11): 24-29.
- SCHMIDT-LOSKE, K. (1997):
Some remarks on habitat use by *Podarcis muralis* LAURENTI, 1768 in vine-growing parts of the Ahr valley near Bad Neuenahr-Ahrweiler (Rhineland-Palatinate). Seiten 331-340 in: BÖHME, W.; W. BISCHOFF & T. ZIEGLER (Hrsg.): Herpetologia Bonnensis. - Societas Europaea Herpetologica; Bonn.

- SCHNURPEL, G. (1987):
Flurbereinigung im Weinbau - Entwicklung und aktueller Stand in Rheinland-Pfalz. - Z. Agrargeogr. 5(4): 352-365.
- SETTELE, J., K. HENLE & C. BENDER (1996a):
Metapopulationen und Biotopverbund: Theorie und Praxis am Beispiel von Schmetterlingen und Reptilien. - Z. Ökol. Naturschutz 5: 187-206.
- SETTELE, J.; C. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (1996b):
Species Survival in Fragmented Landscapes. Kluwer; Dordrecht.
- SOULÉ, M.E. (1987):
Viable Populations for Conservation. - Univ. Press; Cambridge.
- STEPHAN, T. & C. WISSEL (1994):
Stochastic extinction models discrete in time. - Ecol. Modelling 75/76: 183-192.
- STRIJBOSCH, H. & J.J. VAN GELDER (1997):
Population structure of lizards in fragmented landscapes and causes of their decline. - Seiten 347-351 in: BÖHME, W., W. BISCHOFF & T. ZIEGLER (Hrsg.): Herpetologia Bonnensis. Societas Europaea Herpetologica; Bonn.
- THOMAS, C.D. & I. HANSKI (1997):
Butterfly metapopulations. - Seiten 359-386 in: HANSKI, I.A. & M.E. GILPIN (Hrsg.): Metapopulation Biology. - Academic Press; San Diego.
- VERBOOM, J.; K. LANKESTER & J.A.J. METZ (1991):
Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. - Biol. J. Linn. Soc. 42: 39-55.
- VOGEL, K. (1998):
Sonne, Ziest und Flockenblumen Was braucht eine überlebensfähige Population des Roten Scheckenfalters (*Melitaea didyma*)? - Cuvillier; Göttingen.
- WATERSTRAAT, A.; H. BAIER, R. HOLZ, H.-J. SPIEB & J. ULBRICHT (1996):
Unzerschnittene, störungsarme Landschaftsräume - Versuch der Beschreibung eines Schutzgutes. - Schriftenr. Landesamtes für Umwelt Natur Mecklenburg-Vorpommern 1: 5-24.
- WERNER, W. & G. KNEITZ (1978):
Die Fauna der mitteleuropäischen Weinbaugebiete und Hinweise auf die Veränderungen durch Flurbereinigungsmaßnahmen - ein Literaturbericht. Bayer. Landwirtschaftl. Jahrb. 55(5): 582-633.
- WILCOVE, D.S.; C.H. MCLELLAN & A.P. DOBSON (1986):
Habitat fragmentation in the temperate zone. - Seiten 237-256 in: SOULÉ, M.E. (Hrsg.): Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity. - Sinauer; Sunderland.
- WISSEL, C. & T. STEPHAN (1994):
Bewertung des Aussterberisikos und das Minimum-Viable-Population-Konzept. - Z. Ökol. Naturschutz 3: 155-159.
- WISSEL, C.; T. STEPHAN & S.H. ZASCHKE (1994):
Modelling extinction and survival of small populations. - Seiten 67-103 in: REMMERT, H. (Hrsg.): Minimum Viable Populations. - Springer; Berlin.
- WISSEL, C. & S.-H. ZASCHKE (1993):
Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen. - Verh. Ges. Ökol. 22: 469-474.
- ZINKE, O. (1996):
5.1 Gefährdungsschwerpunkte und Verlustursachen aus der Totfundanalyse. - Seiten 53-59 in: SÄCHSISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT UND GEOLOGIE (Hrsg.): Artenschutzprogramm Fischotter in Sachsen; Radebeul (Materialien zu Naturschutz und Landschaftspflege).

Anschrift der Verfasser

Klaus Henle¹ & Karin Frank²
¹) Projektbereich Naturnahe Landschaften und Ländliche Räume
²) Sektion Ökosystemanalyse
 Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle
 Permoserstr. 15
 D-04318 Leipzig
 Email: henle@pro.ufz.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [2_2000](#)

Autor(en)/Author(s): Henle Klaus, Frank Karin

Artikel/Article: [Überleben von Arten in fragmentierten Landschaften - vom Fallbeispiel zur Faustregel 109-119](#)