

Populationsbiologische Grundlagen des speziellen Artenschutzes

Reiner Cornelius

Synopsis

The literature concerned with the population biology of endangered plant species is reviewed. In spite of the increasing numbers of papers published on topics such as life history, regeneration, competition, and demographic models only little is contributed to aspects of nature conservation. Nevertheless, some papers showed that the population view of vegetation dynamics may be of great promise for research engaged in problems of nature management. Important questions such as the expected development of local populations, the size of the minimal viable population, and the abiotic and biotic factors controlling population growth may be answered. Thus, population biology may be a powerful instrument for the development of strategies for nature conservation.

endangered plant species, population biology, life cycle models, matrix projection models, interference, minimal viable population

1. Einleitung

Die entscheidenden Impulse für die Entwicklung des wissenschaftlichen Naturschutzes stammen bisher aus dem Bereich der biocoenologischen und ökosystemaren Forschung. Hierdurch fand das Konzept zum Schutz des Lebensraums breite Anwendung in der Naturschutzarbeit. Obwohl die Einführung dieses Konzeptes gegenüber der früheren Naturschutzarbeit als entscheidender Fortschritt zu werten ist, konnte ein weiterer Populationsrückgang gefährdeter Arten nicht verhindert werden. Die unter Schutz gestellten oder auch neu geschaffenen Biotope waren entweder zu klein und zu isoliert oder ihr Zustand entsprach aufgrund mangelnder Pflegemaßnahmen nicht in vollem Umfang den Nischenansprüchen der gefährdeten Arten. SUKOPP & al. vertraten daher bereits 1978 die Ansicht, daß die Naturschutzarbeit neben dem Biotopschutz auch den speziellen Artenschutz umfassen muß. Nach SOULE (1987) können beide Wege des Naturschutzes, der Ökosystemschutz und ein auf der Populationsebene angesiedelter spezieller Artenschutz gut zusammenfinden. Die Überprüfung der Überlebensfähigkeit gefährdeter Schlüsselarten stelle im Sinne einer Bioindikation zugleich eine Erfolgskontrolle des Ökosystemschutzes dar, und mit der Erarbeitung von Maßnahmen zum Erhalt überlebensfähiger Populationen gefährdeter Arten könne zugleich ein Beitrag zu sinnvollen Biotoppflegekonzepten geleistet werden. Die wissenschaftlichen Grundlagen des speziellen Artenschutzes von Gefäßpflanzen sind nach KORNECK & SUKOPP (1988) jedoch noch immer völlig unzureichend. Ansatzpunkt des speziellen Artenschutzes ist die Biologie der gefährdeten Art, die weitgehend mit den Habitatbedingungen übereinstimmen muß. Die Umweltansprüche einer Art lassen sich dabei auf der Ebene des Individuums nicht hinreichend beschreiben. Ein vollständiges Bild erfordert zusätzlich die Einbeziehung populationsbiologischer Merkmale. Dies trifft in besonderem Maße für das Reproduktionsverhalten, die Durchsetzungsfähigkeit gegenüber Konkurrenten und die zum Überleben notwendige minimale Populationsgröße zu. Der wissenschaftliche Naturschutz muß daher prüfen, in welchem Umfang populationsbiologische Arbeitsweisen und Fragestellungen zu einer Weiterentwicklung der Naturschutzarbeit führen können. Einen Beitrag in diese Richtung soll die vorliegende Literaturzusammenfassung zum Themenkomplex Populationsbiologie/Naturschutz darstellen. Die Recherche konzentriert sich dabei auf das Gebiet Mitteleuropas.

2. Forschungsstand

2.1 Regeneration

Der Regenerationserfolg einer Art wird durch die Einpassung sehr unterschiedlicher Lebensphasen in das Standortgefüge bestimmt. Eine Schlüsselstellung nehmen dabei die Samenausbreitung, die Keimungsvorgänge, die Keimlingsetablierung und die Diasporenproduktion ein.

a) Samenausbreitung

Um die Bedeutung von Sameneinträgen für die Eroberung neuer Standorte und für die Regeneration lokaler Populationen einschätzen zu können, müssen die artspezifischen Potentiale zur Fernausbreitung sowie die Zusammensetzung und die für eine Regeneration notwendige Dichte des Diasporenniederschlags bekannt sein. Umfangreiche Artenlisten mit Angaben zu den jeweilig vorherrschenden Ausbreitungsformen existieren bei MÜLLER-SCHNEIDER (1986) und FRANK & KLOTZ (1990). Messungen zum Diasporenniederschlag innerhalb eines ehemals extensiv beweideten Kalkmagerrasens (*Gentiano-Koelerietum*) wurden von FISCHER (1987) durchgeführt. FISCHER fand, daß die höchsten Gräser *Phleum phleoides* und *Trisetum flavescens* im Samenniederschlag 20mal stärker vertreten waren als es der etablierten Vegetation entsprach. Die Samenproduktion seltenerer Arten wurden somit in einem überproportionalen Maß durch den Diasporenniederschlag häufigerer Arten überdeckt. Weiterhin fand FISCHER, daß lediglich 3,3 % der in einer Falle gesammelten Diasporen von Arten stammten, die weiter als 50 cm entfernt waren und bestandfremde Arten nur ausnahmsweise eingetragen wurden. Dies zeigt, daß der Erfolg von Bestandesregeneration gefährdeter Populationen über Samenausbreitung zusätzlich durch geringe Wanderungsraten begrenzt ist. Ein Beispiel für die begrenzten Fernausbreitungsmöglichkeiten zurückgehender Arten bietet die Gattung *Rhinanthus*. Bei allen europäischen Arten dieser Gattung kann nach BORG (1985) davon ausgegangen werden, daß 90 % der Samen im Umkreis von 0,25 m der Mutterpflanze entfernt zu Boden fallen. Erst durch die Heuernte werden sie einige Meter weit verbreitet. Ohne Management ist damit eine Wiederbesiedlung des Standortes, ausgehend von einer Restpopulation, nur innerhalb sehr langer Zeiträume möglich. Dies bestätigen auch die Untersuchungen von GRAHAM & HUTCHINGS (1988 a, b) auf dem Standort eines ehemaligen Kalkmagerrasens: eine natürliche Wiederbesiedlung von aufgelassenem Ackerland durch Arten der Kalkmagerrasen fand nur in sehr geringem Umfang statt, obwohl Samen-spender in unmittelbarer Nachbarschaft vorhanden waren. GRAHAM & HUTCHINGS folgerten, daß eine Reetablierung von Magerrasenarten ohne Einsaat nicht erfolgen könne. Die Immigrationsraten der Kalkmagerrasenarten seien zu gering, der Standort werde statt dessen von Ruderalarten erobert.

Neben der generativen Wiederbesiedlung von Standorten ist prinzipiell auch eine Wiederausbreitung auf vegetativem Weg möglich. Für gefährdete Arten scheinen die Möglichkeiten der Regeneration auf vegetativem Weg jedoch sehr begrenzt zu sein, da sie häufig nur in geringem Umfang über effektive Formen der vegetativen Ausbreitung verfügen. Dagegen besitzen viele der zu Dominanzbeständen neigenden häufigen Ruderalarten über entsprechende Mechanismen (CORNELIUS 1989, CORNELIUS & al., im Druck). Über die vegetative Ausbreitung dieser Arten werden zusätzlich Regenerationsnischen für seltenere Arten vernichtet.

b) Keimung/Samenbank

Die Wiederbesiedlung von Standorten ist auch ohne Diasporeneintrag möglich, vorausgesetzt, daß eine im Boden ruhende Samenbank aktiviert werden kann. Die Fähigkeit der Arten, langfristige Samenbanken aufzubauen, ist jedoch sehr unterschiedlich. In der Hoffnung, mit Hilfe der Aktivierung von Samenbanken verschollene Populationen zu regenerieren, wurden von verschiedenen Autoren durch Nutzungsumstellung veränderte Standorte auf ihr Diasporenreservoir hin untersucht. So konnte SCHUMACHER (1980) zeigen, daß in Äckern gefährdete Wildkräuter sich unverzüglich regenerierten, sobald der Herbizideinsatz unterblieb, auch wenn diese Arten auf den untersuchten Parzellen nicht mehr als etablierte Individuen auftraten. Auch für meliorierte Streuwiesen konnte nachgewiesen werden, daß verschollene Arten noch in der Samenbank vorhanden waren (PFADENHAUER & MAAS 1987, MAAS 1988). GRANSTRÖM (1988) schließlich hebt die Bedeutung von Samenbanken für die Regeneration von Heiden hervor. Die von ihm untersuchten

30- bis 70jährigen Fichtenaufforstungen, die auf Heideflächen gepflanzt worden waren, wiesen eine sehr arme Feldschicht auf: Neben dem Moos *Hypnum cupressiforme* vermochte nur noch *Deschampsia flexuosa*, sich in nennenswerten Populationen zu etablieren. Dagegen konnten in der Samenbank 24 Arten nachgewiesen werden, von denen *Calluna vulgaris* und *Carex pilulifera* den größten Anteil einnahmen. Der überwiegende Teil dieser Arten stammte aus der Zeit vor der Aufforstung. Die Konservierung von Diasporenvorräten von Arten ehemaliger Vegetationseinheiten muß jedoch nicht die Regel sein, wie die Untersuchungen von GRAHAM & HUTCHINGS (1988 a, b) zeigen: In Ackerböden, die auf ehemals extensiv genutzten Kalkmagerrasen entstanden waren, fanden sie kaum noch Arten der ehemaligen Vegetation in der Samenbank. Wiederholte Bodenstörungen hatten die Diasporenvorräte weitgehend vernichtet. Die Autoren verweisen deshalb auf die Notwendigkeit, zur Schonung der Samenbanken gefährdeter Arten in bestimmten Bereichen Bodenverwundungen zu vermeiden.

Ist der Nachweis erbracht, daß eine verschollene Art Nutzungsänderungen in Form ruhender Samen überdauert hat, so stellt sich für den Naturschutz die Frage, wie die Samenbank aktiviert werden kann. Ein Auflaufen der Samenbank durch Aufgabe der Intensivnutzung, wie etwa in den Ackerparzellen von SCHUMACHER (1980), ist nicht die Regel: PFADENHAUER & MAAS (1987) erzielten auch nach Aushagerung von Fettwiesenflächen nicht die gewünschte Regeneration von Streuwiesenarten, obwohl diese in der Samenbank vorhanden waren. MAAS (1988) erreichte eine Aktivierung der Samenbank von *Primula farinosa* in einer durch Düngung und Entwässerung meliorierten Pfeifengraswiese erst durch einen starken Rückschnitt der Grasvegetation. Auf derselben Fläche und in einem im Vergleich zur Pfeifengraswiese unproduktiven Kopfbinsenried testete MAAS zusätzlich den Erfolg von künstlichen Einsaaten von *Primula*. Sowohl die geringere Produktivität als auch der Schnitt hatten einen positiven Einfluß auf die Keimungsraten der Einsaaten. Beides weist darauf hin, daß eine Keimung von *Primula farinosa* eine lückige Vegetationsdecke erfordert. Die Regeneration verschollener Populationen durch die Aktivierung von Samenbanken oder auch durch Einsaaten erfordert demnach eine Reihe gezielter Biotoppflegemaßnahmen. Die Maßnahmen resultieren dabei aus der Kenntnis der Keimungsansprüche der betreffenden Arten. Als günstig hat sich bisher immer eine Störung des Bodens erwiesen. Allerdings weisen GRAHAM & HUTCHINGS (1988 a) darauf hin, daß die Bodenverwundungen durch unerwünschte ruderales Arten schneller besiedelt werden können als durch die Keimlinge der Zielarten. Eine erfolgreiche Aktivierung von Samenbanken gefährdeter Arten erfordert damit für jeden Standorttyp ein spezielles Maßnahmenprogramm.

Die Frage, welche Bedeutung der Aktivierung von Diasporenvorräten verschollener Arten im Rahmen des Naturschutzes zukommt, kann auf der Basis der vorliegenden Arbeiten noch nicht abgeschätzt werden. Zu wenig ist über das Vorkommen von Samenreservoirs gefährdeter Art und über ihre Keimungsbedingungen bekannt. Untersuchungen zur Keimungsregulation bedrohter Arten, wie die von PEGTEL (1988) zu *Arnica montana* und *Antennaria dioica* oder die Untersuchungen SCHÜTZ (1988) über alpine Arten stellen Ausnahmen dar. Weitere Untersuchungen auf diesem Sektor erscheinen erforderlich.

c) Keimlingsetablierung

Ungeachtet der großen Bedeutung der Keimlingsetablierung für den Regenerationserfolg existieren bisher nur wenige Untersuchungen über diese Lebensphase der gefährdeten Arten. MAAS (1988) bestimmte die Etablierungsrate von Streuwiesenarten nach Ansaat in einem Kopfbinsenried im bayrischen Voralpenland in Abhängigkeit zur Mahd. Vergleichbare Untersuchungen führte RYSER (1990) in einem Trespens-Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) in der Schweiz durch, wobei er die Arten in künstlich erzeugte Mikrostandorte einsäte. SILVERTOWN & SMITH (1989) untersuchten innerhalb eines Naturschutzgebietes den Einfluß unterschiedlicher Schafbeweidungsformen auf die Etablierungsraten von *Cirsium vulgare*. Obwohl ihr Untersuchungsziel auf eine häufige, ruderales Art ausgerichtet war, ist diese Arbeit in Hinblick auf den Einfluß differenzierter Pflegemaßnahmen von Bedeutung.

Die Etablierungsphase ist nicht nur von Interesse für die Populationsentwicklung einzelner Arten, sondern auch für die Entwicklung von Konkurrenz- und Dominanzverhältnissen zwischen den Arten. FISCHER (1987) konnte auf Störungsflächen innerhalb eines *Gentiano-Koelerietums* zeigen, daß den sich zuerst etablierenden Pflanzen eine herausragende Stellung für künftige Populationsentwicklungen zukommt. Die räumlichen Verbreitungsmuster verschiedener Arten werden

im Zuge einer Wiederbesiedlung sehr frühzeitig festgelegt. Auch GRAHAM & HUTCHINGS (1988 a) weisen auf den Dominanzeffekt der Erstbesiedlung hin.

d) Blütenbildung/Samenproduktion

Arbeiten zur Blütenbildung setzen in den meisten Fällen auf der individuellen Untersuchungsebene an. Ziel ist es dabei, Fruchtbarkeitszeitpläne und Kosten der Reproduktion zu analysieren. Beobachtungen auf Populationsebene helfen dagegen, den Einfluß externer Faktoren (Klima, Konkurrenz) auf die Blütenbildung zu verstehen. Dabei werden folgende Fragen gestellt:

1) Wieviele Pflanzen blühen im Verhältnis zur Gesamtpflanzenzahl?

2) Welchen Schwankungen ist dieses Verhältnis von Jahr zu Jahr ausgesetzt?

Eine der wenigen Arbeiten auf diesem Gebiet wurde von INGHE & TAMM (1988) publiziert. Die Autoren beobachteten das Blühverhalten von *Orchis mascula*, *Dactylorhiza sambucina*, *Listera ovata*, *Hepatica nobilis*, *Sanicula europaea* und *Primula veris* im Rahmen einer vier Jahrzehnte langen Daueruntersuchung. Während bei *Dactylorhiza*, *Listera* und *Sanicula* die Blütenbildung durch klimatische Faktoren erheblich beeinflusst wird, konnte bei *Hepatica* ein starker Einfluß von Konkurrenz- und Störfaktoren nachgewiesen werden. Bei *Sanicula* schließlich wurde die Blütenbildung vor allem durch interne Faktoren gesteuert. Die Steuerung der Blütenbildung ist also sehr variabel und muß von Art zu Art untersucht werden. Eine geeignete Methode scheint der von INGHE & TAMM eingeschlagene korrelativ-statistische Weg zu sein.

Eine erfolgreiche Samenproduktion stellt die Grundvoraussetzung für die Regenerationsprozesse dar. Die produzierte Samenmenge kann unter Umständen zum limitierenden Faktor bei der Regeneration werden. Untersuchungen zur Reproduktionsleistung gefährdeter Arten sowie deren Abhängigkeit von ökologischen Faktoren liegen jedoch auch hier nur in geringer Zahl vor (LUFTENSTEINER 1980, MATTHIES 1986).

2.2 Interferenz

Neben der Regeneration hat die Konkurrenzfähigkeit einen entscheidenden Einfluß auf den Populationserfolg der gefährdeten Arten. Ungeachtet dessen existieren nur wenige populationsorientierte Arbeiten zur Interferenz von Wildarten. Dies trifft sowohl für demographische Freilandbeobachtungen als auch für experimentelle Untersuchungen zu. Unter den demographischen Arbeiten ist die Untersuchung von SYMONIDES (1979 a) über die Verdrängung seltenerer Arten durch *Carex arenaria* in einem *Festuco-Koelerietum glaucae* hervorzuheben. Die experimentellen Arbeiten zur Interferenz von Wildarten wie die von SCHMIDT (1981, 1983), CORNELIUS & MARKAN (1984), GOLDBERG (1987), MILLER & WERNER (1987), AARSEN (1988), AUSTIN & al. (1988) sowie CORNELIUS & FAENSEN-THIEBES (1990) beschränkten sich auf die Analyse der Durchsetzungsstrategien konkurrenzstarker Matrix-Arten. Experimentelle Untersuchungen zur Interferenz zwischen gefährdeten und häufigen Matrix-Arten liegen dagegen bisher nicht vor. Dies ist um so bedauerlicher, als auf vegetationskundlicher Seite bereits umfangreiche Beobachtungen zur Verdrängung seltener Arten im Zuge der Veränderung von Dominanzverhältnissen existieren. Aus diesen Beobachtungen lassen sich Hypothesen über die Steuerungsmechanismen der Verdrängungsprozesse aufstellen, die es gilt, mit Hilfe populationsökologischer Arbeitsansätze zu überprüfen. Die Kenntnis dieser Konkurrenzmechanismen kann dazu dienen, Methoden des Managements zu entwickeln mit deren Hilfe eine Sukzessionslenkung möglich wird. Ohne den Einsatz populationsökologisch fundierter Pflegemaßnahmen besteht die Gefahr, daß nur wenige dominante und daher unerwünschte Arten auftreten. Diese Gefahr trifft in besonderem Maße für Renaturierungsmaßnahmen im urbanen Bereich zu, wo es häufig zu Entwicklungen kommt, die nicht zu der erhofften Wiederherstellung artenreicher, typischer Pflanzengemeinschaften führen (MÜLLER & ROSENTHAL, im Druck). Neben den einheimischen Arten sind hier im verstärkten Maße Neophyten an der Ausbildung von Dominanzbeständen beteiligt. Eine Übersicht über die durch Neophyten ausgelösten Probleme im Bereich des Naturschutzes liefern die Publikationen des Scope-Programms (MOONEY & DRAKE 1986, GROVES & BURDON 1986, KORNBERG & WILLIAMSON 1986).

2.3 Demographische Studien

Wie die vorhergehenden Kapitel gezeigt haben können die Auslöser von Populationsverschiebungen auf die Beeinträchtigung unterschiedlicher Lebensphasen zurückgeführt werden. Um Diagnosen über die Ursachenbeziehungen bei Artenrückgängen treffen zu können, bedarf es daher demographischer Erhebungen, die zwischen einzelnen Lebensphasen differenzieren. Eine der ersten umfassenden demographischen Erhebungen in Mitteleuropa wurde von SYMONIDES (1979 b) in einer Dünengesellschaft (*Festuco-Koelerietum glaucae*) durchgeführt. Hierbei wurde auch die Populationsentwicklung seltenerer Arten wie *Jasione monata* und *Dianthus deltoides* verfolgt. Eine Arbeit, die direkt in Hinblick auf Probleme des Naturschutzmanagements abzielt, wurde von ERNST & VAN DER DAM (1988) publiziert. Die Autoren untersuchten die Ursachen des Populationsrückgangs von *Schoenus nigricans* in niederländischen Dünen. Im Rahmen dieser Untersuchung wurden die Populationsstrukturen an natürlichen Standorten erfaßt, die Reproduktionsraten bestimmt, die Keimungsansprüche analysiert, die Etablierungsraten und die Wachstumsraten der Keimlinge über zwei Jahre verfolgt und der Einfluß von Tierfraß auf die Fruchtbildung untersucht. Die Ergebnisse zeigen zum einen, daß die Struktur der Populationen durch eine Überalterung gekennzeichnet war. Weiterhin konnte die mangelnde Keimlingsetablierung auf die speziellen Keimungs- und Etablierungsansprüche der Art zurückgeführt werden: Neben einem hohen Grundwasserspiegel benötigt *Schoenus nigricans* auch offene Flächen zur Etablierung. Durch Wassergewinnungsprojekte wurde der Grundwasserspiegel gesenkt, die Sukzession gefördert und die Keimungsnische weitgehend vernichtet. Als weiterer Negativfaktor für die Regeneration der Population kam der Blütenstands- und Keimlingstraß durch stark angewachsene Kaninchenpopulationen hinzu. Aufgrund dieser umfangreichen Untersuchungen waren die Autoren auch in der Lage, differenzierte Pflegemaßnahmen zu empfehlen.

Umfassende demographische Arbeiten liegen auch für einige Orchideenarten vor. HUTCHINGS (1987 a, b) berichtet über eine 10jährige Studie zur Demographie der seltenen und in England stark zurückgehenden Orchidee *Ophrys sphegodes*. Zwei grundsätzliche Ursachenkomplexe werden gemeinhin für den Rückgang dieser Art in England verantwortlich gemacht: Habitatveränderungen und klimatische Veränderungen. HUTCHINGS konnte keinen entscheidenden Einfluß klimatischer Faktoren auf die Populationsparameter von *Ophrys sphegodes* nachweisen. Dagegen zeigte sich, daß auch bei Erhaltung des Kalkmagerrasencharakters des Orchideenhabitats bereits geringe Unterschiede im Management die Populationsentwicklung der Art entscheidend beeinflussten. Ein schwacher Rinderbesatz führte zu einer verminderten Etablierungsrate und insgesamt zu einem Populationsrückgang der Orchidee. Es wurde deshalb eine Schafbeweidung eingeführt, die im Spätsommer nach erfolgter Samenbildung über den Winter bis Mitte April andauerte. Diese zeitliche Begrenzung berücksichtigte zum einen die dreimonatige Reifedauer der Samen, zum anderen aber auch die Notwendigkeit der Schaffung von Regenerationsnischen. falls in England untersuchte WELLS (1967) die Populationsentwicklung der Orchidee *Spiranthes spiralis*. Dabei berücksichtigte er die komplizierte Lebensgeschichte der Orchideen, die durch eine mehr oder weniger lange Mykorrhizomperiode sowie durch zusätzliche Dormanzperioden im Verlauf der etablierten Phase gekennzeichnet ist. *Spiranthes spiralis* durchläuft eine etwa achtjährige Mykorrhizomperiode. Danach bedarf es weiterer drei Jahre, bis es zur Ausbildung einer autotrophen Pflanze kommt. Die demographischen Erhebungen WELLS' zeigten, daß im Gegensatz zu bisherigen Annahmen die Populationen von *Spiranthes spiralis* über längere Zeiträume relativ stabil bleiben können. Wie HUTCHINGS konnte auch WELLS keine Korrelation der Populationsparameter zum Klima feststellen. Variationen in der Blütenbildung scheinen von einem Komplex von Faktoren beeinflusst zu werden, bei dem nach WELLS die Aktivität der Mykorrhiza eine entscheidende Rolle spielt. Als demographisch stabil beschreibt auch KÖCK (1991) die Population von *Orchis morio*, einer weiteren Orchideenart. Die natürlicherweise geringen Mortalitäts-Geburtsraten stellen jedoch eine entscheidende Schwachstelle bei der Bewältigung von Bestandsstörungen dar.

2.4 Modellierung der Populationsentwicklung

Sind die Organisation des Lebenszyklus sowie Ablauf und Ökologie der einzelnen Phasen innerhalb des Zyklus bekannt, so können, aufbauend auf demographischen Daten, Modelle zur Populationsentwicklung geschaffen werden. Aus den Mortalitätsraten in den einzelnen Lebensphasen sowie den Übergangswahrscheinlichkeiten von einer Lebensphase zur folgenden können mit

Hilfe von Matrix-Modellen die für Populationswachstum oder -rückgang entscheidenden Elemente herausgearbeitet werden. Daneben ermöglichen entsprechende Modelle auch die Simulation des Populationswachstums bei variierenden Standortbedingungen. Somit können Szenarien für das Management einer gefährdeten Art im Modell erstellt werden. Konzeption und mathematische Realisierung solcher als Matrix-Projektion bezeichneter Modelle sind bei GROENENDAEL & al. (1988) und CASWELL (1989) dargestellt. Die Modelle waren zunächst für deterministische Beziehungen ausgelegt. Inzwischen wurden auch stochastische Elemente in die Modellbildung miteinbezogen. Dabei zeigte sich, daß stochastische Variationen einen dramatischen Einfluß auf die Entwicklung von Populationwachstumsraten haben können. Besonders für gefährdete Arten haben diese Betrachtungen große Bedeutung, da auf diese Weise die Auswirkungen zufälliger Witterungseinflüsse oder mechanischer Störungen analysiert, aber auch simuliert werden können. Ein Beispiel für die Analyse des Einflusses stochastisch wirkender klimatischer Faktoren geben DE JONG & KLINKHAMMER (1988 a, b) mit ihren Untersuchungen zum Rückgang einer Dünenpopulation von *Cynoglossum officinale*. Den speziellen Einfluß räumlicher Heterogenitäten auf das Populationswachstum untersuchten GERITZ & al. (1988). Solche Modelluntersuchungen können vor allem für den Naturschutz im urbanen Bereich Bedeutung haben, da hier stochastisch auftretenden mechanischen Störungen eine große Bedeutung zukommt. Die Vegetation im städtischen Umfeld ist neben den mechanischen Störungen auch denen durch Umweltgifte wie Immissionen oder Herbizide ausgesetzt. Arten, die Elemente einer r-Strategie besitzen, können nach CORNELIUS (1987) diesen Einflüssen besser begegnen als Arten, die sich in Richtung einer K-Strategie entwickelt haben. Gefährdete Arten gehören zum größten Teil dem K-Strategie-Typ an und sind nach diesem Modell auf Populationsebene durch Umweltgifte besonders verwundbar.

2.5 Minimale Populationsgrößen

Die Diskussion um theoretische Grundlagen und praktische Berechnungsverfahren zur Bestimmung der zum Überleben einer Art minimal erforderlichen Populationsgröße (MVP = minimal viable population) wird vor allem auf zoologischer Seite geführt. Der derzeitige Stand entsprechender Untersuchungen und Denksätze wird in dem von SQUIRE (1987) herausgegebenen Tagungsband "Viable populations for conservation" zusammengefaßt. Eine Population wird dann als überlebensfähig eingeschätzt, wenn die Mehrzahl der Individuen ihren Lebenszyklus durchlaufen und eine genetische Variabilität erhalten wird, die es ermöglicht, Umweltveränderungen durch natürliche Selektion zu folgen. Entsprechend dieser Definition muß die MVP als eine Langzeitgröße definiert werden. Die für Berechnungsverfahren bisher verwendeten Kurzzeitgrößen tragen lediglich den deterministischen Prozessen der Populationsdynamik Rechnung und vernachlässigen stochastische Elemente und genetische Aspekte. SHAFFER (1987) unterteilt die stochastischen Einflüsse in folgende drei Gruppen:

- 1) Demographische Ungewißheiten, verursacht durch zufällige Ereignisse beim Überleben oder bei der Reproduktion von Individuen
- 2) Zufällige Ereignisse im Bereich der Umweltparameter, insbesondere des Klimas
- 3) Naturkatastrophen wie Überflutungen, Feuer oder extreme Dürren, aber auch durch Tätigkeit des Menschen verursachte Standortvernichtungen

Der prinzipielle Zusammenhang zwischen Überlebensdauer und Populationsgröße wird von SHAFFER für jeden dieser Störungstypen unterschiedlich eingeschätzt. Bei Störungen auf demographischer Ebene soll die Überlebensdauer mit zunehmender Populationsgröße geometrisch ansteigen, während bei zufälligen Variationen klimatischer Parameter Überlebensdauer und Populationsgröße in einem weitgehend linearen Zusammenhang stehen sollen. Beim Auftreten von Umweltkatastrophen schließlich soll die Beziehung logarithmisch sein, was bedeutet, daß immer größere Populationszunahmen notwendig sind, um die Überlebenszeit um einen gleichen Betrag zu verlängern.

Ein allgemeines Berechnungsmodell der MVP, welches auch genetische Effekte integriert, ist bisher nicht in Sicht. Ein solches Modell muß der Tatsache Rechnung tragen, daß bei einer nur geringen Anzahl von Individuen die genetische Variation über einige Generationen hinweg durch die genetische Drift verloren geht. LANDE & BARROWCLOUGH (1987) schlagen ein Maß vor, mit dem die für die evolutiven Anpassungen notwendige genetische Variabilität berechnet werden

kann. Dieses als effektive Populationsgröße bezeichnete Maß ist abhängig von den einwirkenden Selektionsgrößen und den auftretenden Mutationsraten. Gerichtete Selektion innerhalb einer Population kann die Gesamtvariabilität erhöhen. Dies ist besonders dann der Fall, wenn die Gesamtpopulation in Subpopulationen unterteilt ist. Die resultierende Zunahme der genetischen Variabilität der Metapopulation kann jedoch auf Kosten der genetischen Variabilität von Unterpopulationen gehen. Damit wird die Problematik der räumlichen Verteilung der Populationen angesprochen, die nicht nur über genetische, sondern wie weiter unten ausgeführt wird, auch über demographische Aspekte Einfluß auf die MVP hat. Die Erhaltung der genetischen Variabilität sollte insgesamt ein zentrales Thema bei der Planung von Maßnahmen zur Langzeitsicherung von Populationen bilden. Bei Kurzzeitbetrachtung (hiermit sind Zeiträume bis zu 100 Jahren gemeint) bilden die genetischen Aspekte nach LANDE & BARROWCLOUGH (1987) nicht das limitierende Element. Eine Art, die kurz vor dem Aussterben stehe, sei zunächst durch umweltbezogene Populationsaspekte gefährdet. Ist schließlich der Kurzzeiterhalt von auch nur wenigen Individuen einer Art gesichert, so ließen sich durch ein entsprechendes genetisches Management auch wieder variable Populationen aufbauen. Es bleibt für die Naturschutzpraxis die Frage, in welcher Größenordnung die zum Überleben notwendige minimale Populationsgröße liegen muß. Als Orientierungshilfe für den Kurzzeitschutz bis zu 100 Jahren werden hier von SHAFFER (1987) Faustzahlen von mehreren 100 bis zu 1.000 Individuen angegeben. Ebenfalls als Orientierungshilfe müssen die Angaben von BÖHNERT & HAMEL (1988) für den Erhalt von Orchideen gewertet werden. Im Unterschied zu den Angaben von SHAFFER ist dieser Wert aus der praktischen Naturschutzarbeit abgeleitet worden.

Besonders in Hinblick auf Umweltkatastrophen ist auch die räumliche Verteilung von Populationen einer Art von Bedeutung (GILPIN 1987). GILPIN warf die Frage auf, ob es besser sei, eine große Population oder eher viele kleine zu schützen. In welcher Verbindung müßten lokalen Populationen zur Metapopulation stehen? Generelle Antworten zu diesen Fragen konnten bisher nicht gegeben werden. Es sollten vielmehr in jedem Einzelfall die demographischen, aber auch die genetischen Folgen abgeschätzt werden. Zu beachten sei dabei nach GILPIN, daß die Wahrscheinlichkeit des Populationsaustausches zwischen lokalen Populationen sich mit der Entfernung exponentiell verringere. Die Austausch- oder auch Rekolonisierungsraten hängen jedoch nicht nur von der Entfernung der Subpopulationen, sondern auch von ihrer Größe, den Wanderungsgeschwindigkeiten der Arten und der geometrischen Anordnung der Metapopulation ab. Danach können kleine Isthmuspulationen eine große Bedeutung für die Metapopulation haben.

Die in diesem Kapitel angesprochenen Fragen haben bisher nur in Ausnahmefällen Eingang in die Untersuchungen zum Artenschutz von Pflanzen geführt. Ein Beispiel für Europa stellen die Untersuchungen von ANDEL & al. (1988) zum Einfluß der Populationsgröße von *Phyteuma nigrum* auf die Wachstumspotenzen der Nachkommen dar. Beispiele für die Nutzung der oben zitierten Konzepte zur Berechnung minimaler Populationsgrößen für gefährdete Pflanzenarten in Europa existieren bisher nicht.

3. Schlußfolgerungen

Die Sichtung der populationsbiologischen Literatur hinsichtlich vorhandener Berührungspunkte zum Artenschutz hat gezeigt, daß von dieser Forschungsrichtung wertvolle Beiträge zu Fragen des speziellen Artenschutz geleistet werden können. Andererseits wurde jedoch offensichtlich, daß wir im Gegensatz zur Zoologie, im Bereich der Botanik erst am Anfang einer populationsbezogenen Naturschutzforschung stehen. Ausgehend von den dargestellten Arbeiten sind Beiträge zu folgenden fünf Fragenkomplexen möglich:

- 1) Wie ist die Populationsentwicklung der gefährdeten Arten innerhalb eines bestimmten Gebietes einzuschätzen? Ist aufgrund ihrer Altersstruktur ein Populationsrückgang zu erwarten, oder kann ein Gleichgewichtszustand diagnostiziert werden?
- 2) Welchen demographischen Parametern und Umweltfaktoren kommt eine Schlüsselrolle bei der Regulation der Populationsgröße gefährdeter Arten zu?
- 3) Welche Populationsgröße ist unbedingt erforderlich, um das Überleben der Art auf dem betreffenden Standort zu sichern?
- 4) Welche Maßnahmen müssen ergriffen werden, um den Bestand gefährdeter Arten innerhalb von Schutzgebieten zu sichern?

- 5) Stellen Erhaltungskulturen außerhalb der Schutzgebiete ein sinnvolles Verfahren dar, um die genetischen Ressourcen vom Auslöschen bedrohter Arten zu retten?

Jeder der fünf aufgeführten Themenkomplexe kann auf die Rettung bestimmter Arten innerhalb eines definierten Landschaftsraums bezogen werden. Die Populationsbiologie kann dabei mit Hilfe demographischer Erhebungen Beiträge zur Beurteilung des Gefährdungsgrades und zur Ursachenanalyse des Populationsrückgangs beitragen. Den ersten Schritt der populationsbiologischen Arbeiten stellt eine detaillierte Analyse des Lebenszyklus der bedrohten Art dar. Diese Analyse bildet die Grundlage für die im nächsten Schritt anstehenden demographischen Erhebungen, wobei die Mortalitäts- und Etablierungsraten, wie von WELLS (1967) und HUTCHINGS (1987 a, b) demonstriert wurde, langfristig erfaßt werden müssen. Die demographischen Daten ermöglichen schließlich die von CASWELL (1989) und GROENENDAEL & al. (1988) beschriebenen Verfahren der Modellbildung der Populationsdynamik, wobei man über Sensitivitätsanalysen diejenigen Faktoren isolieren kann, die die Demographie der betreffenden Art maßgeblich steuern. Hieraus lassen sich spezifische Pflegekonzepte ableiten, die den Konkurrenz- und Regenerationsstrategien der untersuchten Art Rechnung tragen. Die Verfahren zur Bestimmung der minimalen zum Überleben notwendigen Populationsgröße sind im botanischen Bereich noch nicht ausgereift. Es scheint jedoch lohnend, die von SHAFFER (1987), LANDE & BARROWCLOUGH (1987) und GILPIN (1987) vorgestellten Konzepte am Beispiel gefährdeter Pflanzenarten weiter zu entwickeln. Damit werden gleichzeitig weitere wichtige Fragestellungen des Naturschutzmanagements in Angriff genommen: die Fragen nach der notwendigen Größe, Geschlossenheit und Vernetzung von Schutzgebieten. Die Erhaltungskulturen hochgradig bedrohter Arten in botanischen Gärten (EBEL 1984, SUKOPP & AUHAGEN 1988) bieten auf der einen Seite die Möglichkeit, populationsbiologische Grunddaten zu erheben. Auf der anderen Seite stellen gerade diese Untersuchungen die Basis für die wissenschaftliche Begleitung von Wiederausbringungskulturen dar.

Die Anknüpfungspunkte zwischen Naturschutz und populationsbiologischer Forschung liegen neben speziellen, auf den Schutz einzelner Populationen ausgerichteten Untersuchungen auch im Bereich allgemeinerer Fragestellungen. So ist die derzeitige Problematik des Artenschutzes verbunden mit einer Erhöhung der Standortdynamik zu der zwei die Demographie von höheren Pflanzen in recht unterschiedlicher Form beeinflussende Faktorenkomplexe gehören: Auf der einen Seite steht die Zunahme von Störungsintensität und Frequenz durch die Urbanisierung der Landschaft. Auf der anderen Seite werden seltene Arten in zunehmenden Maße durch die Konkurrenz mit intoleranten euryöken Arten verdrängt, ein Prozeß, der durch das Aussetzen von Störungen, im Sinne von Nutzungsaufgaben, in Gang gesetzt wird. Dieser Prozeß wird zusätzlich verstärkt durch die von der Landwirtschaft und der industriellen Produktion ausgehenden Eutrophierung unserer Landschaft. Sowohl mit der Störungsbewältigung als auch mit der interspezifischen Konkurrenz sind Themenbereiche angesprochen, zu denen die Populationsbiologie in hohem Maße beitragen kann. Grundsätzliche Konzeptionen zur Theoriebildung und Methodik liegen hier bereits vor. Um diese Ansätze für den Naturschutz zu nutzen, bedarf es jedoch weiterer Forschung auf dem Gebiet der Interferenz von Arten mit unterschiedlichen Populationsstrategien. Arbeiten zur Konkurrenz zwischen den meist schwachwüchsigen gefährdeten Arten und konkurrenzstarken Matrixarten liegen zur Zeit nicht vor. Die Untersuchung der Interferenz darf dabei nicht auf die Ressourcenkonkurrenz beschränkt bleiben, sondern muß in besonderer Weise auch der Einschränkung der Regenerationsmöglichkeiten konkurrierender Populationen Rechnung tragen. Um hier zu realitätsnahen und aussagekräftigen Versuchsansätzen zu gelangen, sollten vegetationskundliche Forschungsarbeiten zu Rate gezogen werden. Eine Verbindung der populationsbiologischen Arbeitsansätze mit den Erkenntnissen der Vegetationskunde mitteleuropäischer Schule könnte dabei für die Forschung im Bereich des Naturschutzes neue Impulse setzen. Die hierbei notwendige Zielrichtung besteht in der bereits von SYMONIDES (1979 c) und WHITE (1985) geforderten Einbindung populationsbiologischer Ansätze in die Analyse der Vegetationsdynamik.

Literatur

- AARSEN, L. W., 1988: "Pecking order" of four plant species from pastures of different ages. *Oikos* 51: 3-12.
- ANDEL, J. VAN, WESSELINGH, R. A. & H. J. VAN DONK, 1988: The performance of progeny from two populations of *Phyteuma nigra*, with particular reference to the change of survival or extinction. *Acta Bot. Neerl.* 37: 165-169.
- AUSTIN, M. P., FRESCO, L. F. M., NICHOLS, A. O., GROVES, R. H. & P. E. KAYE, 1988: Competition and relative yield: Estimation and interpretation at different densities and under various nutrient concentrations using *Silybum marianum* and *Cirsium vulgare*. *J. Ecol.* 76: 157-171.
- BÖHNERT, W. & G. HAMEL, G. 1988: Zur gegenwärtigen Situation des kleinen Knabenkrautes (*Orchis morio* L.) in der DDR - Populationssituation, Schutz und Betreuung. *Arch. Natur-schutz. Landsch.forsch.* 28, Berlin: 101-119.
- BORG, S. J. T., 1985: Population biology and habitat relations of some hemiparasitic Scrophulariaceae. *Handbook of Vegetation Science* 3: 463-487.
- CASWELL, H., 1989: Matrix population models. Sinauer Ass. Inc., Sunderland (Mass.).
- CORNELIUS, R., 1987: Zur Belastbarkeit großstädtischer Ruderalarten. *Verh. Ges. Ökol.* 16: 191-196.
- CORNELIUS, R., 1989: Zum Einsatz populationsbiologischer Konzepte bei der Kausalanalyse urbaner Vegetationseinheiten. *Verh. Ges. Ökol.* 18: 701-709.
- CORNELIUS, R., 1990: The strategies of *Solidago canadensis* in relation to urban habitats. I Resource requirements. *Acta Oecologia* 11: 19-34.
- CORNELIUS, R. & A. FAENSEN-THIEBES, 1990: The strategies of *Solidago canadensis* in relation to urban habitats. II Competitive ability. *Acta Oecologia* 11: 154-153.
- CORNELIUS, R. & K. MARKAN, 1984: Interferenz von *Urtica urens* L. und *Chenopodium album* L. unter Ozoneinfluß. *Angewandte Botanik* 58: 195-206.
- CORNELIUS, R., SCHULTKA, W. & G. MEYER, im Druck: Zum Invasionspotential florenfremder Arten. *Verh. Ges. Ökol.*
- EBEL, F., 1984: Die Bedeutung der Botanischen Gärten für die Forschung - erläutert am Beispiel des Botanischen Gartens der Martin-Luther-Universität Halle in den vergangenen 10 Jahren (1973-1983). *Wiss. Z. Univ. Halle* 23: 3-22.
- ERNST, W. H. O. & N. F. VAN DER DAM, 1988: Population structure and rejuvenation potential of *Schoenus nigricans* in coastal wet dune slacks. *Acta Bot. Neerl.* 37: 451-465.
- FRANK, D. & S. KLOTZ, 1990: Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. *Wiss. Beiträge der Martin-Luther-Univ. Halle*: 32 S.
- FISCHER, A., 1987: Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- GERITZ, S. H. A., METZ, J. A. J., KLINKHAMER, P. G. L. & T. J. DE JONG, 1988: Competition in safe sites. *Theor. Pop. Biol.* 33: 161-188.
- GILPIN, E., 1987: Spatial structure and population vulnerability. In: SOULE, M. E. (ed.): *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sidney: 125-139.
- GOLDBERG, D. E., 1987: Neighbourhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68: 1211-1223.
- GRAHAM, D. J. & M. J. HUTCHINGS, 1988 a: Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *J. appl. Ecol.* 25: 41-252.
- GRAHAM, D. J. & M. J. HUTCHINGS, 1988 b: A field investigation of germination from the seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. *J. appl. Ecol.* 25: 253-263.
- GRANSTRÖM, A., 1988: Seed banks at six open and afforested heathland sites in southern Sweden. *J. appl. Ecol.* 25: 297-306.
- GROENENDAEL, J. M. VAN DE, KROON, H. & H. CASWELL, 1988: Projection matrices in population biology. *Tree* 3: 264-269.
- GROVES, R. H. & J. J. BURDON (eds.), 1986: *Ecology of biological invasions: an Australian perspective*. Cambridge University Press.
- HUTCHINGS, M. J., 1987 a: The population biology of the Early Spider Orchid, *Ophrys sphegodes* Mill: I. A demographic study from 1975 to 1984. *J. Ecol.* 75: 711-727.

- HUTCHINGS, M. J., 1987 b: The population biology of the Early Spider Orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. II Temporal patterns in behaviour. J. Ecol. 74: 729-742.
- INGHE, O. & C. O. TAMM, 1988: Survival and flowering of perennial herbs V. Oikos 52: 203-219.
- JONG, T. J. DE & P. G. L. KLINKHAMER, 1988 a: Population ecology of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a coastal sand-dune area. J. Ecol. 76: 366-382.
- JONG, T. J. DE & P. G. L. KLINKHAMER, 1988 b: Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: The importance of water for differential survival and growth. J. Ecol. 76: 393-402.
- KÖCK, U.-V., 1991: Populationsökologische Untersuchungen als Grundlage für einen wissenschaftlich fundierten Artenschutz - Erste Ergebnisse einer Modelluntersuchung an *Orchis morio* L. Verh. Ges. Ökol. 20: 935-944.
- KORNBERG, F. R. S. & M. H. WILLIAMSON (eds.), 1986: Quantitative aspects of the ecology of biological invasions. Philosophical transactions of the royal society of London 314 S.: 501-746.
- KORNECK, D. & H. SUKOPP, 1988: Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. Schriftenr. für Vegkunde 19.
- LANDE, R. & G. F. BARROWCLOUGH, 1987: Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: SOULE, M. E. (ed.): Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sidney: 87-123.
- LUFTENSTEINER, H. W., 1980: Der Reproduktionsaufwand in vier mitteleuropäischen Pflanzengemeinschaften. Pl. Sys. Evol. 135: 235-251.
- MAAS, D., 1988: Keimung und Etablierung von Streuwiesenpflanzen nach experimenteller Aussaat. Natur und Landschaft 63: 411-415.
- MATTHIES, D., 1986: Untersuchungen zur Vergesellschaftung und Populationsbiologie von *Melampyrum arvense* L. Tuexenia 6: 3-20.
- MILLER, T. E. & P. A. WERNER, 1987: Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. Ecology 68: 1201-1210.
- MOONEY, H. A. & J. A. DRAKE (eds.), 1986: Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer Verlag, New York.
- MÜLLER, J. & G. ROSENTHAL, im Druck: Mechanismen der Dominanzentwicklung in Pflanzenbeständen und ihre Bedeutung für die Sukzessionslenkung. Verh. Ges. Ökol.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P., 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 85, Zürich.
- PEGTEL, D. M., 1988: Germination in declining and common herbaceous plant populations co-occurring in an acid peaty heathland. Acta Bot. Neerl. 37: 215-223.
- PFADENHAUER, J. & D. MAAS, 1987: Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. Flora 179: 85-97.
- RYSER, P., 1990: Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 104, Zürich.
- SCHMIDT, W., 1981: Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. Verh. Ges. Ökol. 9: 173-188.
- SCHMIDT, W., 1983: Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. Verh. Ges. Ökol. 11: 373-384.
- SCHÜTZ, M., 1988: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatversuche. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 99, Zürich.
- SCHUMACHER, W., 1980: Schutz und Erhaltung gefährdeter Ackerwildkräuter durch Integration von landwirtschaftlicher Nutzung und Naturschutz. Natur und Landschaft 55: 447-453.
- SHAFFER, M., 1987: Minimum viable populations: Coping with uncertainty. In: SOULE, M. E. (ed.): Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sidney: 69-86.
- SILVERTOWN, J. & B. SMITH, 1989: Germination and population structure of spear thistle *Cirsium vulgare* in relation to experimentally controlled sheep grazing. Oecologia 81: 369-373.
- SOULE, M. E. (ed.), 1987: Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sidney.

- SUKOPP, H. & A. AUHAGEN, 1988: Erhaltungskulturen stark gefährdeter Pflanzenarten. Beilage zu Informationen zur Berliner Landschaft des Senators für Stadtentwicklung und Umweltschutz 30.
- SUKOPP, H., TRAUTMANN, W. & D. KORNECK, 1978: Auswertung der Roten Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen in der Bundesrepublik Deutschland für den Arten- und Biotopschutz. Schriftenr. für Vegkunde 12.
- SYMONIDES, E., 1979 a: The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. loose-sod populations. *Ekologia Polska* 27: 191-234.
- SYMONIDES, E., 1979 b: The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophyte communities. *Ekologia Polska* 27: 235-257.
- SYMONIDES, E., 1979 c: The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. IV. Population phenomena as a phytocenose-forming factor (a summimg up discussion). *Ekologia Polska* 27: 259-281.
- WELLS, T. C. E., 1967: Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962-65. *J. Ecol.* 55: 83-99.
- WHITE, J., 1985: The population structure of vegetation. *Handbook of vegetation science* 3: 1-14.

Adresse

Reiner Cornelius
Technische Universität Berlin
Institut für Ökologie
Rothenburgstr. 12

W - 1000 Berlin 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [20_2_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Cornelius Reiner

Artikel/Article: [Populationsbiologische Grundlagen des speziellen Artenschutzes 905-915](#)