

Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen

Christian Wissel und Sören-Helge Zschke

Synopsis

A stochastic model of birth and death processes is introduced which is used to determine the probability of survival of small populations. The importance of environmental and demographic noise is discussed. The dependence of the mean life time of a population on the size of the habitat is deduced. The relation of the concept of "minimum viable population" to the mean life time is shown. The probability of a successful colonization and of recovery from a disturbance is discussed. It is shown that the results are qualitatively different for strong and for small environmental noise.

Kleinpopulation, Überlebenschance, stochastisches Modell, Lebensdauer, Habitatsgröße, demographische Stochastizität, Umweltschwankungen

1. Einleitung

Durch das Wirken des Menschen ist das Überleben vieler Tier- und Pflanzenarten gefährdet. Zum einen wird durch verschiedenartige Belastungen die Qualität von Habitaten verschlechtert. Wenn dadurch die mittlere Geburtsrate einer Art unter die mittlere Sterberate sinkt, stirbt diese Population aus. Eine weitere Gefährdung ist durch die zunehmende Fragmentierung der Landschaft bedingt. Zwar mag die Habitatsqualität von Restflächen so hoch sein, daß die mittlere Geburtsrate die mittlere Sterberate übersteigt. Doch können zufällig auftretende Einflüsse zu Schwankungen der Individuenzahl führen, was schließlich das Aussterben der Kleinpopulation zur Folge haben kann. Die Beschreibung von Populationen unter Zufallseinflüssen kann nur wahrscheinlichkeiththeoretisch mittels stochastischer Modelle erfolgen.

In dieser Arbeit wird ein stochastisches Modell vorgestellt, das die Überlebenschancen von Kleinpopulationen untersucht. Dabei werden folgende Fragen verfolgt: Welche Größen sind zur Beschreibung der Überlebenschancen geeignet? Welche Faktoren sind dabei von entscheidender Bedeutung? Können generelle Trends gefunden werden? Um diese Fragestellung zielstrebig anzugehen, wird ein Minimalmodell benutzt. Das heißt, daß das Modell so einfach wie möglich gehalten wird, um die Schlüsselfaktoren herauszuarbeiten und ihr Zusammenwirken zu verstehen. Sicherlich wäre die Kenntnis und Verarbeitungen vieler anderer Details notwendig, wenn eine quantitative Prognose angestrebt würde.

2. Modell

Die zentrale Größe für stochastische populationsdynamische Modelle ist die Wahrscheinlichkeit $P(n,t)$, in der Population n Individuen zum Zeitpunkt t anzutreffen. Für diese läßt sich mit einfachen Argumenten (GOEL & RICHTER-DYN 1974, WISSEL 1989b) die Gleichung (1) aufstellen

$$dP(n,t)/dt = \lambda(n-1)P(n-1) + \mu(n+1)P(n+1) - [\mu(n) + \lambda(n)]P(n) \quad (1).$$

Hier ist $\lambda(n)$ die Geburtsrate (Wahrscheinlichkeit einer Geburt pro Zeit), falls n Individuen vorhanden sind und $\mu(n)$ die Sterberate. Wie biologisch nicht anders zu erwarten, bestimmen die Geburts- und Sterberaten die gesamte Populationsdynamik.

Um für diese biologisch fundierte Ansätze zu machen, wird als erstes die Differenz $\lambda(n) - \mu(n)$ betrachtet, die ja die mittlere Wachstumsrate beschreibt. Diese muß bekanntermaßen (WISSEL 1989b) eine dichteabhängige Regulation zeigen, um nicht ein biologisch unsinniges, unendliches Wachstum zu erhalten. Gemäß der oben dargelegten Strategie wird die mathematisch einfachste Form, nämlich das logistische Wachstum (WISSEL 1989b)

$$\lambda(n) - \mu(n) = rn(1-n/K) \quad (2)$$

gewählt. Die potentielle Wachstumsrate r , die das konkurrenzfreie Wachstum bei geringer Individuendichte n beschreibt, ist durch die demographischen Parameter in Abhängigkeit von der Habitatsqualität bestimmt. Die Kapazität K ist außerdem durch die zur Verfügung stehende Menge der limitierenden Ressourcen festgelegt. Bei Vergrößerung der Habitatsfläche ohne andere Veränderungen (z.B. der Habitatsqualität) sollte das Ressourcenangebot entsprechend mitwachsen und die Kapazität K deshalb proportional zur Habitatsfläche sein.

Die Summe $\lambda(n) + \mu(n)$ gibt die Varianz der Wachstumsrate an (GOEL & RICHTER-DYN 1974, GOODMAN 1987a,b). Mit verschiedenen Argumentationen (WISSEL & SCHMITT 1987, GOODMAN 1987b) ist auf zwei unterschiedliche Weisen dafür folgender Ausdruck deduziert worden:

$$\lambda(n) + \mu(n) = Rn + \sigma^2 n^2 \quad (3).$$

Dabei wird R die Stärke des demographischen Rauschens (Stochastizität) genannt. Dieses resultiert aus der Variabilität der Individuen. Geburts- und Sterbefälle treten in unregelmäßiger Reihenfolge auf, was zu Schwankungen der Individuenzahl n führt. Der zweite Term berücksichtigt implizit die zeitliche Variabilität der biotischen und abiotischen Umwelt. Dies führt zu zeitlichen Schwankungen der Wachstumsrate. Also gibt σ die Stärke des Umweltrauschens an, wobei zu bedenken ist, dass diese das Ausmaß der Umweltschwankungen sowie die Stärke ihrer Auswirkung auf die Population beschreibt. Zum Beispiel werden sich die selben Witterungsschwankungen bei Insekten und großen Säugetieren meist sehr verschieden auswirken.

Mit Gl. (2) und (3) sind die Geburts- und Sterberaten $\lambda(n)$ und $\mu(n)$ vollständig festgelegt und durch Gl. (1) ist dann auch die Wahrscheinlichkeit $P(n,t)$ für die Individuenzahl n zur Zeit t im Prinzip berechenbar.

3. Berechenbare Größen

Für die mittlere Lebensdauer T_K einer Population, die Individuenzahlen in der Nähe der Kapazität K aufweist, gibt es eine geschlossene Formel (GOEL & RICHTER-DYN 1974, WISSEL 1989b). Obwohl diese Größe mehrfach diskutiert wurde (GOODMAN 1987a, WISSEL & STÖCKER 1991, WISSEL 1989b) fehlt bisher eine systematische Untersuchung. Auch gibt es einige Fehler in den bisherigen Abhandlungen.

Noch gar nicht untersucht wurde bisher die Wahrscheinlichkeit R_n , daß eine Population der gegenwärtigen Größe (Individuenzahl) n die Kapazität K erreicht, statt vorher auszusterben. Auch für diese Größe gibt es eine geschlossene Formel (GOEL & RICHTER-DYN 1974, WISSEL 1989b), die sich numerisch leicht auswerten läßt. Zum einen beschreibt sie die Wahrscheinlichkeit, daß eine Population nach einer Kolonisation mit zunächst kleiner Individuenzahl n sich zu einer voll etablierten Größe bei der Kapazität K entwickelt. Andererseits mag die Individuenzahl z.B. durch Katastrophen oder den Eingriff des Menschen (Bejagung) vorübergehend auf den Wert n reduziert sein. Dann beschreibt R_n die Wahrscheinlichkeit, daß sich diese Population wieder auf die Größe K erholt, statt auszusterben. Dabei ist zu bedenken, daß auch bei K die Population nicht völlig sicher ist, sondern nach einer mittleren Zeit T_K ausstirbt.

Zwar gibt die mittlere Lebensdauer T_K einige Auskunft über die Überlebenschance einer Population. Doch da sie nur eine mittlere Größe ist, kann eine Population mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit schon viel eher aussterben. Darüber gibt die Wahrscheinlichkeit $P(O, t)$, daß die Population zum Zeitpunkt t bereits ausgestorben ist, Auskunft. Mit einem seminumerischen Verfahren (WISSEL 1989a) kann sie berechnet werden.

Diese Größe ist die Grundlage für das Konzept der "Minimum viable population". Zunächst ist zu bedenken, daß auf Grund der Zufallseinflüsse eine exakte Aussage über den Zeitpunkt, an dem eine Population aussterben wird, nicht möglich ist. Ebenso kann für einen festen Zeitpunkt nie behauptet werden, daß dann eine Population noch leben wird. Ein gewisses Risiko (Wahrscheinlichkeit) des Aussterbens gibt es für jede Zeit. Deshalb muß man sich einen gewissen Planungshorizont z.B. 500 Jahre und ein Minimalrisiko ϵ z.B. von 1 %, das man tolerieren will, vorgeben. Dann kann man nach der Bedingung z.B. nach der Habitatsgröße fragen, die garantiert, daß die Wahrscheinlichkeit, innerhalb von 500 Jahren auszusterben, den Grenzwert $\epsilon = 0,01$ nicht übersteigt, daß also

$$P(0,500 \text{ Jahren}) < \epsilon \quad (4)$$

ist. Dabei gibt es keine Möglichkeit, die Größe des Planungshorizontes und des tolerierbaren Restrisikos ϵ wissenschaftlich zu bestimmen. Dies ist vielmehr eine wertende Frage.

Eine andere Situation ergibt sich, wenn die Bedingungen, so auch die Habitatsgröße unveränderbar vorgeben sind. Dann kann man nach dem Zeitpunkt t_R fragen, an dem das tolerierbare Restrisiko ε erreicht ist. Das heißt, daß t_R durch

$$P(O, t_R) = \varepsilon \tag{5}$$

bestimmt ist. Da die Wahrscheinlichkeit $P(O, t)$, ausgestorben zu sein, mit der Zeit t anwächst, wird vor dem Zeitpunkt t_R die tolerierbare Risikogrenze nicht überschritten.

4. Ergebnisse

Der Vergleich der demographischen Stochastizität R_n mit dem Umweltrauschen $\sigma^2 n^2$ zeigt, daß das letztere bei hohen Individuenzahlen dominiert. Dort spielt nach dem Gesetz der großen Zahlen die Variabilität der Individuen und somit das demographische Rauschen keine Rolle. Deshalb findet man ohne Berücksichtigung des Umweltrauschens ($\sigma = 0$) für die mittleren Lebensdauern T_K von Populationen, deren Individuenzahlen sich bei nicht zu kleinen Kapazitäten K befinden, astronomische Zeiten (WISSEL 1989b). Erst die Berücksichtigung des Umweltrauschens liefert biologisch vernünftige Zeiten. Das bedeutet, daß bei höheren Individuenzahlen n Stochastizität nur vom Umweltrauschen herrührt und dieses dafür sorgt, daß mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit kleine n erreicht werden. Dort wird dann das demographische Rauschen wichtig und trägt dazu bei, daß sich eine Wahrscheinlichkeit für das Aussterben der Population ergibt. Das heißt, daß die beiden Rauschquellen in unterschiedlichen Bereichen der Individuenzahlen ihre Bedeutung haben. Das Umweltrauschen arbeitet dem demographischen Rauschen zu.

Die große Bedeutung des Umweltrauschens σ wird durch Abbildung 1 verdeutlicht. Bei Variation der Rauschstärke σ variiert die mittlere Lebensdauer T_K über mehrere Größenordnungen.

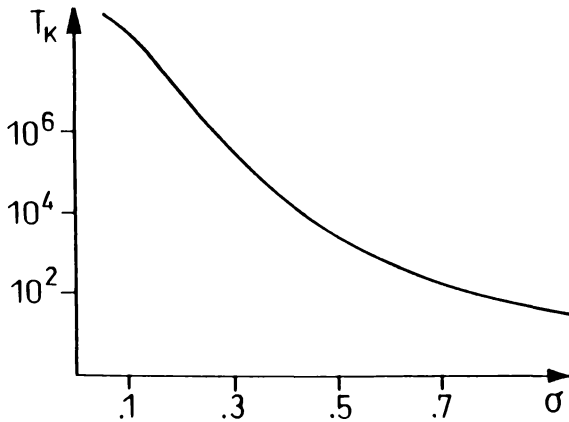


Abb. 1: Mittlere Lebensdauer T_K einer Population, deren Individuenzahl zur Zeit in der Nähe der Kapazität K ist, (in Einheiten von $1/r$) gegen die Stärke σ des Umweltrauschens in Einheiten von \sqrt{r} .
 $K = 20$; $R = 1,1r$.

In Abbildung 2 ist der typische Verlauf der Wahrscheinlichkeit R_n , die Kapazität K zu erreichen, falls zur Zeit die Individuenzahl n vorliegt, dargestellt. Es ergibt sich ein Sättigungsverhalten, so daß oberhalb einer kritischen Individuenzahl n_c praktisch $R_n = 1$ ist. Dies bedeutet, daß eine Population sich wieder erholt, falls ihre Individuenzahl nicht unter n_c absinkt. Unterhalb n_c besteht eine erhöhte Wahrscheinlichkeit für vorzeitiges Aussterben. Für eine Kolonisation ist dies der kritische Bereich.

In Abbildung 3 ist ein Verlauf von R_n für starkes Umweltrauschen σ gezeigt. Dieser zeigt nun kein Sättigungsverhalten mehr und deshalb existiert hier auch kein kritischer Wert n_c für die Individuenzahl. Jede Individuenzahlerniedrigung verursacht eine erhöhte Aussterbewahrscheinlichkeit. Verhalten, wie in Abbildung 2 dargestellt, trifft man nur bei mittlerem und schwächerem Umweltrauschen ($\sigma^2 < 0,3r$) an, während bei stärkerem Umweltrauschen Abbildung 3 typisch ist.

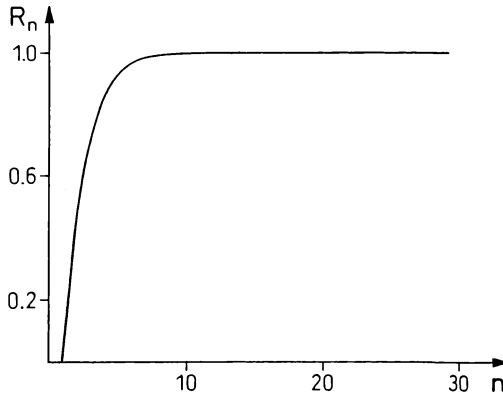


Abb. 2: Wahrscheinlichkeit R_n , daß eine Population mit gegenwärtig n Individuen die Kapazität K erreicht, statt auszusterben, gegen die Individuenzahl n .
 $\sigma^2 = 0,1r$; $R = 2r$; $K = 100$.

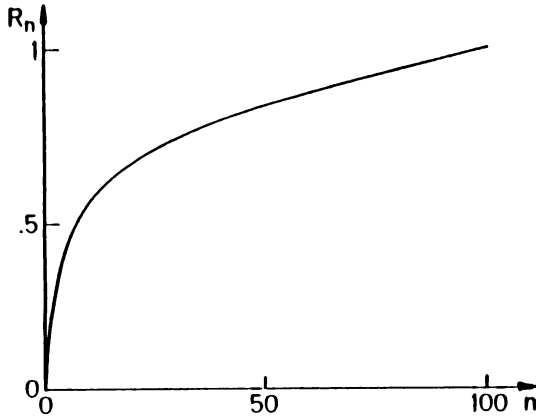


Abb. 3: Wahrscheinlichkeit R_n wie in Abbildung 2 für $\sigma^2 = 1,5r$; $R = 2r$; $K = 100$.

Auf Grund früherer Ergebnisse (WISSEL & STÖCKER 1991) läßt sich leicht zeigen, daß für die Wahrscheinlichkeit, zur Zeit t ausgestorben zu sein,

$$P(O, t) = 1 - \exp(-t/T_K) \tag{6}$$

gilt, sofern das Umweltrauschen nicht zu stark ist. Falls $t < 0,1 T_K$ ist, läßt sich die Exponentialfunktion nähern, so daß dort

$$P(O, t) = t/T_K \tag{7}$$

gilt. Legt man, wie bei Gl. (5) dargelegt, eine Risikoschranke ϵ für $P(O, t)$ fest, so ist diese bei der Zeit

$$t_R = \epsilon T_K \tag{8}$$

erreicht. Somit sind Aussagen für die mittlere Lebensdauer T_K auf den Zeitpunkt t_R sofort übertragbar.

Die potentielle Wachstumsrate r legt nur die Zeitskala fest, auf der Veränderung in der Population ablaufen. Alle anderen Größen mit zeitlichem Bezug haben deshalb $1/r$ als natürliche Zeiteinheit. Die Abhängigkeit von der Kapazität K ist von spezieller Bedeutung, da K proportional zur Habitatsgröße ist. Durch analytische Abschätzungen der Summen durch Integrale im Logarithmus von T_K läßt sich zeigen, daß die asymptotische Abhängigkeit der mittleren Lebensdauer T_K für große K durch

$$T_K \sim K^{\alpha-1} \quad \text{für } \alpha > 1 \quad (9)$$

$$T_K \sim \ln K \quad \text{für } \alpha < 1 \quad (10)$$

$$\text{mit } \alpha = 2r/\sigma^2 \quad (11)$$

gegeben ist. Dieser Anstieg mit K ist ab etwa $K = 100$ erreicht. Für kleinere K -Werte ist er geringer.

Schließlich wurde im Modell eine geringe Immigrationwahrscheinlichkeit, die von ihrer Größe her einer Geburtsrate von 3 Individuen entspricht, eingeführt. Dies führt bei starkem Umweltrauschen ($\sigma = 1$) zu einem Anstieg der mittleren Lebensdauer um einen Faktor von etwa 10. Bei geringem Umweltrauschen war er noch größer.

5. Diskussion

Bisher wurde zur Diskussion der Überlebenschancen von Kleinpopulationen hauptsächlich die mittlere Lebensdauer T_K herangezogen. Diese mittlere Größe ist aber nicht ausreichend, wenn die Risiken des Aussterbens eingeschätzt werden sollen. Das Aussterben kann schon vor dem Zeitpunkt T_K mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auftreten. Um zu erfassen, wie lange das Aussterberisiko relativ gering bleibt, ist die in Gl. (5) definierte Zeit t_R , bei der die Aussterbewahrscheinlichkeit den vorgegebenen Grenzwert ϵ erreicht, von Interesse. Nun konnte aber hier gezeigt werden, daß diese Zeit t_R mit der mittleren Lebensdauer T_K auf die einfache Weise (7) verknüpft ist. Damit gibt die Untersuchung von T_K auch sofort Auskunft über t_R , eine Größe die für den Artenschutz von Bedeutung ist. Dieser Zusammenhang (7) ist gültig, sobald das Umweltrauschen nicht zu stark und damit die Überlebensdauer T_K nicht zu kurz ist. Ist aber schon T_K sehr klein, stirbt die Population ohnehin in kurzer Zeit aus, wobei eine genauere Quantifizierung auch nicht mehr interessiert. In der Beziehung (7) geht das Restrisiko ϵ ein, das man zu tolerieren bereit ist. Seine Größe ist eine Frage der Wertung und kann daher nicht wissenschaftlich festgelegt werden.

Eine Größe, die bisher für die Diskussion der Überlebenschancen von Kleinpopulationen noch nicht benutzt wurde, ist die Wahrscheinlichkeit R_n , daß eine Population der momentanen Größe n bis zur Kapazität K an wächst, statt auszusterben. Für nicht zu starkes Umweltrauschen ($\sigma^2 < 0,3r$) existiert ein kritischer Wert n_c (s. Abb. 2). Wird die Individuenzahl n durch Katastrophen oder den Menschen nicht tiefer als bis zu n_c abgesenkt, so erholt sich die Population wieder und kehrt zur Kapazität K zurück. Das bedeutet aber nicht, daß sie nun vor dem Aussterben sicher wäre. Vielmehr ist dort die eben diskutierte Lebensdauer T_K auch begrenzt. Jedoch befindet sich oberhalb n_c der Individuenzahlenbereich maximaler Sicherheit, d.h. maximaler Lebensdauer. Für Individuenzahlen unterhalb n_c , ist die mittlere Lebensdauer stark verkürzt und eine Rückkehr zur Kapazität immer unwahrscheinlicher. Dieser Bereich unterhalb n_c stellt für eine Population in der Kolonisationsphase den kritischen Bereich dar, von dem aus ein vorzeitiges Wiederaussterben möglich ist. Erst wenn die Individuenzahl n_c überschritten ist, ist die erfolgreiche Etablierung bei der Kapazität K gesichert.

Es ist in einer Population also die momentane Individuenzahl n von der Kapazität K und diese von der kritischen Größe n_c zu unterscheiden. Während K durch die Größe und die Qualität des Habitats bestimmt ist, wird n_c in erster Linie durch die demographischen Parameter r und R festgelegt. Dabei fällt n_c bei wachsendem R/r von Werten bei 100 bis zu Werten bei 10 ab.

Für stärkeres Umweltrauschen ändert sich die Situation grundlegend. Wie Abbildung 3 zeigt, gibt es nun keinen kritischen Wert n_c und damit keinen Bereich maximaler Sicherheit mehr. Jede noch so geringe Erniedrigung der Individuenzahl erhöht das Aussterberisiko. Da bei starkem Umweltrauschen die Lebensdauer ohnehin sehr kurz ist, sind genauere Differenzierungen sowieso überflüssig.

Das vorliegende Modell hat gezeigt, daß für die Einschätzung der Überlebenschance von Kleinpopulation, das Zusammenspiel von demographischem Rauschen, das auf der Variabilität der Individuen beruht, und Umweltrauschen, das durch die zeitlichen Schwankungen der Umwelt bedingt ist, von entscheidender Bedeutung ist. Umweltrauschen dominiert bei höheren Individuenzahlen und bedingt, daß kleinere Individuenzahlen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit erreicht werden. Erst dort kommt das demographische Rauschen ins Spiel und kann mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zum Aussterben führen.

Das Umweltrauschen σ ist sowohl qualitativ als auch quantitativ von überragender Bedeutung. Zum einen hängt die mittlere Lebensdauer T_K und somit auch die Zeit t_R , bis zu der das Aussterberisiko unter einem Schwellenwert ε bleibt (siehe (7)), extrem stark von σ ab (s. Abb. 1). Aber auch qualitative Unterschiede ergeben sich für großes und kleines σ . Nur für geringes Umweltrauschen gibt es eine kritische Individuenzahl n_c , die den Bereich maximaler Sicherheit abgrenzt.

Auch das Anwachsen der mittleren Lebensdauer mit der Kapazität K hängt wegen (8), (9) und (10) stark von σ ab. Für schwaches Umweltrauschen σ ist der Exponent α , der die Stärke des Anwachsens bestimmt, groß. In diesem Fall steigt die Lebensdauer T_K und damit die Zeit t_R mit der Kapazität K , die z.B. auch durch die Habitatsgröße bestimmt wird, stark an. Dieser Fall wurde in früheren Untersuchungen (GOODMAN 1987a) übersehen. Ganz anders für starkes Umweltrauschen. Hier kann $\alpha < 1$ werden und der Anstieg von T_K mit K ist nur noch logarithmisch. In diesem Fall würde ein Anwachsen von $K = 36$ auf $K = 1296$ die Lebensdauer T_K nur um einen Faktor 2 erhöhen. Für starkes Umweltrauschen bringt also die Vergrößerung des Habitats für die Überlebenswahrscheinlichkeit nur einen äußerst geringen Vorteil. Da in diesem Fall die mittlere Lebensdauer auch extrem kurz ist, müssen für Kleinpopulationen unter starken Umweltschwankungen andere Hilfsmaßnahmen als die Vergrößerung des Habitats gefunden werden.

Eine Möglichkeit zeigt die Modellierung einer geringen Immigrationswahrscheinlichkeit auf. Anders als bei der Inselbiogeographie kann diese bei seltenen Arten nicht aus einem großen Reservoir erfolgen. Die einzige Möglichkeit bietet eine Metapopulation, die aus mehreren Subpopulationen besteht, welche in isolierten Habitatsinseln vorhanden sind. Zum einen kann die Immigration von anderen Subpopulationen her die mittlere Lebensdauer in dem Zielhabitat deutlich vergrößern, wie in dieser Arbeit dargelegt wurde. Dies wird Rescue-Effekt genannt. Außerdem muß das Aussterben in einer Habitatsinsel nicht endgültig sein, da eine Neubesiedelung von den anderen Subpopulationen her erfolgen kann. Diese Überlebenschance von Metapopulationen bedarf noch umfangreicher Untersuchungen.

Es ist meist schwierig, die Form der dichteabhängigen Regulation in konkreten Fällen einzuschätzen. Hier wurde zunächst das logistische Wachstum benutzt. Zwar ergeben sich bei anderen Formen der Dichteregulation quantitative Abweichungen in den Ergebnissen, doch blieben die oben diskutierten generellen Trends erhalten. Viel schlimmer ist es, daß eine Abschätzung oder gar Messung der Stärke σ des Umweltrauschens äußerst schwierig, ja oft unmöglich ist, denn diese Größe hat sowohl qualitativ wie quantitativ auf die Ergebnisse extrem starken Einfluß. Dabei ist zu bedenken, daß unter dem Umweltrauschen die zeitlichen Schwankungen aller biotischen und abiotischen Faktoren samt ihrer Auswirkung auf die demographischen Parameter subsumiert sind. Dies kann im Einzelfall eine unüberschaubare Menge sein. Nur wenn einzelne Umweltfaktoren dominieren, kann ihre gezielte Untersuchung weiter helfen. Die Entwicklung geeigneter praktikabler Methoden, um die Stärke des Umweltrauschens abzuschätzen, bleibt daher eine der wichtigsten Aufgaben bei der Einschätzung der Überlebenschancen von Kleinpopulationen.

Literatur

- GOEL, N.S. & N. RICHTER-DYN, 1974: Stochastic models in biology. - Academic Press, New York.
- GOODMAN, D., 1987a: The demographic of chance extinction. - In: SOULE, M.E. (ed.): Viable populations for conservation. - Cambridge Univ. Press.
- GOODMAN, D., 1987b: Considerations of stochastic demography in the design and management of biological reserves. - Nat. Res. Model 1: 205-234.
- WISSEL, C. & T. SCHMITT, 1987: How to avoid extinction of populations optimally exploited. - Math. Biosci. 84: 127-138.
- WISSEL, C., 1989a: Metastability, a consequence of stochastics in multiple stable population dynamics. - Theor. Pop. Biol. 36: 296-310.
- WISSEL, C., 1989b: Theoretische Ökologie. Eine Einführung. - Springer.
- WISSEL, C. & S. STÖCKER, 1991: Extinction of populations by random influences. - Theor. Pop. Biol. 39: 315-328.

Adressen

Prof. Dr. Christian Wissel, Sektion Ökosystemanalyse, UFZ-Umweltforschungszentrum, Leipzig-Halle GmbH, Permoserstr. 15, D-O-7050 Leipzig

Dipl.-Physiker Sören-Helge Zschke, FB Physik, Universität Marburg, Renthof 5, D-W-3550 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [22_1993](#)

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian, Zschke Sören-Helge

Artikel/Article: [Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen
469-474](#)