

Management-Hinweise für Metapopulationen – Analyse eines stochastischen Modells

Martin Drechsler & Christian Wissel

Synopsis

We continue the model analysis of the extinction of metapopulations (DRECHSLER & WISSEL 1994). We concentrate on the question when which population dynamical factor has the largest influence on metapopulation persistence. The parameter space of our model is classified to obtain a set of reasonable scenarios. This set is reduced to four representative scenarios. For each of these we give ratios for the relative influences of those three parameters which can be affected by man. We find, e.g., that habitat capacity is always of great importance. As a consequence from our results a scenario-dependent answer to the SLOSS (»single large or several small habitat patches«) problem is given.

Metapopulation, Auslöschung, Naturschutz, Migration, Stochastik, Modell.

Metapopulation, extinction, nature conservation, dispersal, stochastic, model.

1. Einführung

Die Fragmentierung von Lebensräumen durch den Menschen ist eine der Hauptursachen für das Aussterben von Arten (SIMBERLOFF 1988, SHAFER 1990). Habitate werden durch die Fragmentierung verkleinert und zunehmend von anderen Habitattteilen isoliert. Auf diese Weise sind einzelne Habitattinseln oder »Patches« entstanden. Die dort lebenden Kleinpopulationen sind einem hohen Extinktionsrisiko unterworfen (WISSEL & al. 1994). Falls jedoch ein Individuenaustausch zwischen verschiedenen Patches möglich ist, können leergewordene Patches wiederbesiedelt werden. Die Kleinpopulationen in diesen Patches sind dann nicht mehr als Einzelpopulationen aufzufassen, sondern als Teile – Subpopulationen – einer größeren Einheit, einer Metapopulation (Hanski 1991).

Für den Naturschützer stellt sich die Frage, wie vom Aussterben bedrohte Metapopulationen geschützt werden können. Sollte man beispielsweise

1. Habitat-Management betreiben, d.h. die Patches vergrößern oder die Habitatqualität erhöhen,

2. die Wanderungsbedingungen, durch Korridore o.ä. verbessern (»qualitativer« Biotopverbund) oder
3. die Zahl der verfügbaren Patches vergrößern (»quantitativer« Biotopverbund)?

Welche der drei Maßnahmen unter welchen Bedingungen den größten Erfolg erwarten läßt, soll hier mit Hilfe eines Modells (Abschnitt 2) untersucht werden. Patchgröße und Habitatqualität werden in diesem Modell summarisch durch die **Patchkapazität** beschrieben. Der »**Wanderungsfaktor**« (Das ist die Chance für ein wanderndes Individuum, ein anderes Patch zu erreichen.) repräsentiert die Wanderungsbedingungen, die **Patchzahl** gibt die Zahl der verfügbaren Patches an.

Ziel ist die Erstellung eines in sich geschlossenen Katalogs von Management-Strategien für unterschiedliche Umweltbedingungen (Szenarien). Dazu begrenzen wir in Abschnitt 3.1 die Menge der mathematisch möglichen Modell-Parameterkombinationen auf einen für den Naturschutz relevanten Bereich und teilen diesen Bereich grob in verschiedene Teilbereiche oder Szenarien ein. Eine entscheidende Rolle als Referenzgröße wird dabei der zeitliche Mittelwert der potentiellen Wachstumsrate spielen.

Für die verschiedenen Szenarien wird in Abschnitt 3.2 der relative Einfluß der drei oben aufgezählten Management-Einflußgrößen ermittelt. Dabei stellt sich heraus, daß alle Szenarien in vier repräsentative Szenarien zusammengefaßt werden können.

Aus der Diskussion unserer Ergebnisse (Abschnitt 4), die unter anderem die stets herausragende Bedeutung der Habitatkapazität betonen wird, werden wir abschließend eine allgemeine – den Umweltbedingungen angepaßte – Antwort zu der viel diskutierten SLOSS-Problematik (»single large or several small patches«, BURKEY 1987, 1993, HANSKI 1989) geben.

2. Modell

Da das verwendete Modell bereits ausführlich vorgestellt worden ist (DRECHSLER 1994; DRECHSLER & WISSEL 1994), soll hier aus Platzgründen nur auf die

für das Verständnis unmittelbar wesentlichen Aspekte eingegangen werden:

Größe und Habitatqualität eines Patches (Nahrungsangebot, ggf. Brutplätze, etc.) bestimmen die Patchkapazität K_p , d.h. die Zahl der Individuen, die in einem solchen Patch auf Dauer maximal überleben können. Das Subpopulationswachstum wird von einer potentiellen Wachstumsrate bestimmt, deren zeitlichen Mittelwert wir mit r bezeichnen. Die Wachstumsrate schwankt aufgrund von Umwelteinflüssen (Witterung, Räuber, Konkurrenten, Krankheiten) zufällig mit einer Varianz σ^2 (GOODMAN 1987, WISSEL & al. 1994). Die entstehenden Individuenzahlschwankungen in den Subpopulationen werden als Umweltschwankungen bezeichnet. Weitere – sog. demographische – Schwankungen der Individuenzahl einer Subpopulation resultieren aus der zufälligen Abfolge von Geburts- und Sterbeereignissen. Wenn es die Umweltbedingungen zulassen und die betrachtete Art mobil ist, gibt es einen Individuenaustausch zwischen verschiedenen Patches. Die charakteristische Größe, die schließlich in unsere Betrachtungen eingehen wird, ist dabei die Immigrationsrate im . Sie ist das Produkt aus der Rate, mit der Individuen aus einer Subpopulation emigrieren, der Zahl der vorhandenen Subpopulationen, der Wahrscheinlichkeit γ , ein anderes Patch zu erreichen und – bei gleichmäßiger Verteilung aller Migranten auf alle Patches – der inversen Patchzahl $1/s_0$. Den Faktor γ bezeichnen wir der Kürze halber in Zukunft auch als Wanderungsfaktor. Die so beschriebene stochastische Dynamik einer Subpopulation – auch als lokale Dynamik bezeichnet – läßt sich für nicht zu starke Umweltschwankungen ($\sigma^2 \leq r$) und nicht zu starke Migration ($im \leq 0.1r$) in zwei zeitlich konstante stochastische Größen zusammenfassen: eine Rate ρ , mit der eine bestimmte Subpopulation irgend ein Patch besiedelt, und eine Extinktionsrate ν , mit der eine Subpopulation ausgelöscht wird.

Wir nehmen an, daß alle Patches dieselben Eigenschaften besitzen, daß keine Umweltkorrelationen zwischen unterschiedlichen Patches bestehen (FRANK & WISSEL 1994), und daß die Ausbreitung der Migranten weitreichend ist (vor allem Vögel oder Insekten). Dann sind die beiden Raten ρ und ν für alle Patches nahezu identisch. Sie bestimmen vollständig die Dynamik aus Auslöschungen und Wiederbesiedelungen. Mit ihrer Hilfe wird schließlich die Wahrscheinlichkeit berechnet (DRECHSLER 1994), daß sie einen bestimmten Zeitraum, beispielweise $100/r$ überlebt (Wählt man für die mittlere potentielle Wachstumsrate einen typischen Wert von $r = 1/100$ (DRECHSLER & WISSEL 1994), so entspricht der genannte Zeitraum 100 Jahren). Im betrachteten Modell-Parameterbereich kann die Überlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation (für beliebige Zeiträume) leicht durch die mittlere Lebensdauer der Metapopulation ausgedrückt werden (DRECHSLER & WISSEL 1994). Da letztere leichter zu handhaben ist als die Überlebenswahrscheinlichkeit selbst, stützen wir unsere folgenden Untersuchungen auf die Betrachtung dieser mittleren Lebensdauer.

3. **Resultate**

3.1 Orientierung in der Menge der möglichen Szenarien

Bevor mit dem Vergleich der verschiedenen Management-Maßnahmen begonnen werden kann, ist der Bereich der mathematisch möglichen Parameterkombinationen auf einen für den Naturschutz relevanten Bereich einzuschränken und in kleinere Teilbereiche (Szenarien) einzuteilen. Dabei orientieren wir uns an folgenden Aussagen:

1. Die Lebensdauer T_{sub} einer überlebensfähigen Metapopulation muß wenigstens (einige) $10/r$ betragen. Subpopulations-Lebensdauern von vielen $100/r$ dagegen liegen oberhalb des Bereichs, den wir für naturschutzrelevant halten (DRECHSLER & WISSEL 1994).
2. Die Kolonisationsrate ρ einer überlebensfähigen Metapopulation kann nicht kleiner als die Extinktionsrate ν sein (LEVINS 1969). Letztere ist das Inverse der Lebensdauer einer Subpopulation und damit größer als etwa $0.01r$ (s. Punkt 1). Damit darf die Kolonisationsrate und ebenso die Immigrationsrate im einer überlebensfähigen Metapopulation nicht kleiner als $0.01r$ sein. Die Immigrationsrate darf aber auch nicht größer als $0.1r$ sein (s. Abschnitt 2).
3. Man kann zeigen, daß bei sehr starken Umweltschwankungen ($\sigma^2 > 2r$) sehr große Individuenzahlen von vielen 100 Individuen pro Patch nötig wären, um in die Nähe der in Punkt (1) genannten Mindest-Lebensdauern der Subpopulationen (und damit einer sinnvollen Diskussion der Überlebenschancen von Metapopulationen) zu gelangen. Arten mit solch hohen Individuenzahlen sind aber selten Zielarten für den Naturschutz.
4. Der Einfluß der Patchzahl ist gegenüber dem Einfluß anderer Parameter bei Patchzahlen $s_0 > 10$ sehr gering (DRECHSLER & WISSEL 1994).

Aus jedem der vier Punkte ergibt sich je eine Einschränkung und Aufteilung des relevanten Parameterbereichs:

1. Subpopulationen langlebig/kurzlebig:

$$T_{sub} = 300/r / T_{sub} = 60/r$$

2. Individuenaustausch hoch/gering:

$$im = 0.1r / im = 0.01r$$

3. Umweltschwankungen stark/schwach:

$$\sigma^2 = r / \sigma^2 = 0.2r$$

4. Patchzahl groß/klein:

$$s_0 = 15 / s_0 = 3$$

(Die Patchkapazität einer »langlebigen« Subpopulation liegt bei starken/schwachen Umweltschwankungen grob bei 500 bzw. 30 Individuen, die einer »kurzlebigen« Subpopulation grob bei 250 bzw. 20 Individuen.)

Wie man sieht, ist (Patchzahl s_0 ausgenommen) für die Einteilung des Parameterraums nicht die absolute Größe der verschiedenen Parameter entscheidend, sondern ihre Größe im Vergleich zur mittleren potentiellen Wachstumsrate r . Die mittlere potentielle Wachstumsrate r bildet damit die Basis- oder Referenzgröße, die darüber entscheidet, ob einer der anderen Parameter als groß oder klein zu bezeichnen ist.

Das heißt beispielsweise, daß eine vom Standpunkt des Beobachters große Immigrationsrate im im populationendynamischen Sinn durchaus klein sein kann – wenn nämlich die mittlere potentielle Wachstumsrate so groß ist, daß sich auch eine große Immigrationsrate kaum auf die lokale Dynamik in einer Subpopulation auswirkt.

3.2 Der relative Einfluß der drei Parameter Patchkapazität, Wanderungsfaktor und Patchzahl

Für jede der Parameter-Kombinationen oder Szenarien, die nach dem vorangegangenen Unterabschnitt, Punkte 1 bis 4 gebildet werden können, ist nun zu untersuchen, welche Management-Maßnahme die Überlebenschance einer Metapopulation am stärksten/wenigsten erhöht. Durch Management verändert werden können dabei nach Abschnitt 1 die drei Parameter Patchkapazität K_p , Wanderungsfaktor γ und Patchzahl s_0 . Für jedes Szenarium ist der relative Einfluß jedes der drei Parameter im Vergleich zu den beiden jeweils anderen Parametern zu bestimmen. Die Vorgehensweise ist für jedes Szenarium die folgende:

Das Managementziel, die Erhöhung der Lebensdauer der Metapopulation um einen Faktor F_t , kann beispielsweise durch eine Erhöhung der Patchkapazität (Patchgröße oder Habitatqualität) um einen Faktor F_k erreicht werden. Dasselbe Ziel könnte man aber auch durch Erhöhen des Wanderungsfaktors (Anlegen von Korridoren o.ä.) um einen Faktor F_w erreichen (Zu

beachten ist allerdings, daß dieser nie größer als eins werden kann.). Beide Faktoren F_k und F_w hängen davon ab, um welchen Faktor F_t die Lebensdauer der Metapopulation erhöht werden soll. Um den Einfluß der beiden Parameter Patchkapazität und Wanderungsfaktor zu vergleichen, bilden wir den logarithmischen Quotienten

$$\frac{E_w}{E_k} = \frac{\ln F_k}{\ln F_w}$$

Im Gegensatz zu dem Quotienten F_w/F_k stellt sich dieser als unabhängig von F_t heraus und ist damit gut zu interpretieren: Ist E_w/E_k (viel) größer/ kleiner als eins, so ist der Einfluß des Wanderungsfaktors (viel) größer/kleiner als der Einfluß der Patchkapazität.

Als nächstes ist der Einfluß von Patchkapazität und Patchzahl zu vergleichen. Hierzu sind analog zum obigen Vorgehen die beiden Faktoren F_k und F_z zur Patchkapazitäts- bzw. Patchzahl-Erhöhung zu bestimmen und der Quotient

$$\frac{E_z}{E_k} = \frac{\ln F_k}{\ln F_z}$$

zu bilden. Die Interpretation von E_z/E_k erfolgt analog zu oben: Ist E_z/E_k (viel) größer/kleiner als eins, so ist der Einfluß der Patchzahl (viel) größer/kleiner als der Einfluß der Patchkapazität.

Als Ergebnis des gesamten Verfahrens läßt sich nun aus den beiden Quotienten E_w/E_k und E_z/E_k das Dreifachverhältnis $E_z : E_k : E_w$ bestimmen, das unabhängig von der Management-Zielvorgabe ist. Je größer einer der drei Einfluß-Koeffizienten E_z , E_k und E_w im Vergleich zu den beiden anderen ist, desto größer ist auch der Einfluß des entsprechenden Parameters im Vergleich zu den beiden anderen Parametern.

Für jedes der nach Abschnitt 3.1 möglichen Szenarien werden nach dem beschriebenen Verfahren die drei Einfluß-Koeffizienten bestimmt. Dabei zeigt sich, daß alle Szenarien in vier repräsentative Szenarien zusammengefaßt werden können. Sie sind mit den sich ergebenden Einfluß-Koeffizienten in Abb. 1 dargestellt.

4. Diskussion

Einige generelle Trends für den Einfluß der drei durch Management beeinflussbaren Größen Patchzahl, Patchkapazität (← Patchgröße, Habitatqualität) und Wanderungsfaktor (Chance für ein emigriertes Individuum, ein anderes Patch zu erreichen ← Korridore, Barrieren, etc.) auf die Überlebens-

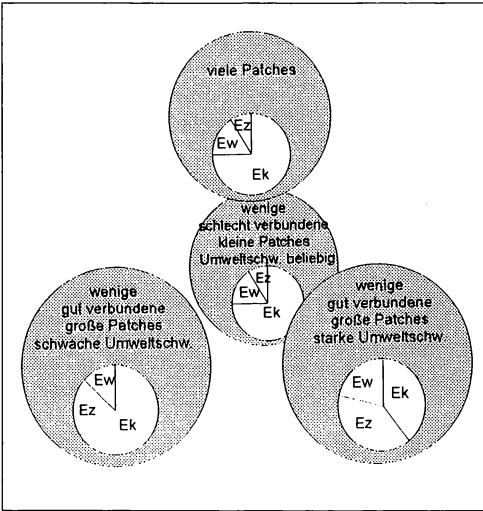


Abb. 1
Für jedes der vier repräsentativen Szenarien bestimmt durch aktuelle Patchzahl, Individuenaustausch, Umweltschwankungen und Patchkapazität zeigt die Abbildung die Einflußkoeffizienten E_z , E_k und E_w in einem Torten-Diagramm. Die Einflußkoeffizienten geben jeweils die relativen Einflüsse der zugehörigen Parameter Patchzahl, Patchkapazität und Wanderungsfaktor wieder.

Fig.1

For each of the four representative scenarios determined by present patch number, dispersal, environmental fluctuations and patch capacity) the figure shows the influence coefficients E_z , E_k and E_w in a pie chart. The influence coefficients respectively give the relative influences of the belonging parameters patch number, patch capacity and dispersal factor.

chance einer Metapopulation können aus der Abbildung abgelesen werden:

1. Die Patchkapazität ist stets mindestens so einflußreich wie die Chance, ein anderes Patch zu erreichen, oder wie die Zahl der Patches, solange ein Mindest-Individuenaustausch von grob $0.01/r$ (r : mittlere potentielle Wachstumsrate) zwischen verschiedenen Patches garantiert ist. Dies gilt nicht nur für kurzlebige, sondern auch für langlebige Metapopulationen. Wir halten daher die Verringerung von Habitatgröße und Habitatqualität für den entscheidenden Faktor, der zur Gefährdung von Arten führt.
2. Der relative Einfluß der Patchzahl nimmt mit zunehmender Patchzahl ab. Sind viele Patches (etwa mehr als 10) für die Metapopulation verfügbar, so hat ein Verändern dieser Patchzahl daher geringeren Einfluß als ein Verändern einer

der beiden anderen Größen Patchkapazität und Wanderungsfaktor um denselben Faktor (obere Kugel in Abb.).

3. Der relative Einfluß des Wanderungsfaktors ist insgesamt in allen Szenarien etwa gleich groß.
4. Der relative Einfluß der Patchkapazität nimmt mit zunehmenden Umweltschwankungen ab. Dies ist eine einfache Folge der bekannten Tatsache (SHAFFER 1990, WISSEL & al. 1994), daß der Einfluß der Habitatkapazität auf die Lebensdauer einer Einzel- (oder hier: Subpopulation) mit zunehmenden Umweltschwankungen abnimmt.
5. Bei starken Umweltschwankungen kann somit der relative Einfluß der Patchzahl groß und damit das Anbinden weiterer Patches sinnvoll sein – allerdings nur, wenn die Subpopulationen nicht zu kurzlebig sind und die Patchzahl selbst nicht zu groß (etwa kleiner als 5 bis 10, s. Punkt 2) ist (rechte vordere Kugel in Abb.). (Man beachte jedoch Punkt 1.)
6. Bei schwachen Umweltschwankungen ist der Einfluß der Patchkapazität sehr hoch (linke vordere Kugel). Daraus folgt, daß hier das Extinktionsrisiko für die Subpopulationen durch Vergrößerung der Patchkapazität stark vermindert werden kann.

Mit Hilfe dieser Ergebnisse (Punkte 1, 5 und 6) können wir eine schnelle Antwort auf die SLOSS-Frage (»single large or several small patches«: Welche räumliche Struktur ist für das Überleben einer Population am günstigsten – ein großes Patch oder mehrere kleine?) geben:

1. Fragmentierung wirkt stets destabilisierend für eine (Meta-) Population, wenn nicht wenigstens ein minimaler Individuenaustausch (s.o.) zwischen verschiedenen Habitat-Fragmenten gewährleistet bleibt.
2. Bei schwachen Umweltschwankungen und ausreichendem Individuenaustausch ist eine Fragmentierung in zwei Patches meist optimal. Stärkere Fragmentierung würde zu sehr kurzlebigen Subpopulationen führen.
3. Bei starken Umweltschwankungen liegt diese optimale Patchzahl statt bei 2 etwa bei 5 bis 10.

Literaturverzeichnis

- BURKEY, T.V., 1989: Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. – *Oikos* 55: 75–81.
- BURKEY, T.V., 1993: Living dangerously but independently, or safely and contingently. – *TREE* Vol. 8, No. 8: 302.
- DRECHSLER, M., 1994: Stochastische Modelle zu den Überlebenschancen von Metapopulationen. Dissertation. – Shaker, Aachen: 141 p.
- DRECHSLER, M. & WISSEL, C., 1994: Ein stochastisches Modell für die Überlebenschancen von Metapopulationen. – *Verh. Ges. Ökol.* 23: 295–302.
- FRANK, K. & WISSEL, C., 1994: Ein Modell über den Einfluß von räumlichen Aspekten auf das Überleben von Metapopulationen. – *Verh. Ges. Ökol.* 23: 303–310.
- GOODMAN, D., 1987: The demography of chance extinction. In: SOULÉ, M.E. (ed.): *Viable populations for conservation*. – Cambridge University Press, Cambridge: 11–34.
- HANSKI, I., 1991: Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. In: GILPIN, M.E. & HANSKI, I. (ed.): *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. – Academic Press, London: 17–38.
- LEVINS, R., 1969: Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biology control. – *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237–240.
- SHAFER, C.L., 1990: *Nature Reserves*. – Smithsonian Institution Press, Washington and London: 189 p.
- SIMBERLOFF, D., 1988: The contribution of population and community biology to conservation science. – *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 19: 473–511.
- WISSEL, C., STEPHAN, T. & ZASCHKE, S.-H., 1994: Modelling extinction and survival of small populations. In: REMMERT, H. (ed.): *Minimum Animal Populations*. – Springer Berlin/London/New York: 67–103.

Adresse

Dr. Martin Drechsler* & Prof. Dr. Christian Wissel,
Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH,
Sektion Ökosystemanalyse,
Permoserstr. 15, D-04318 Leipzig

* derzeitige Adresse

University of Melbourne, School of Forestry
Creswick, Vic 3363
Australia

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Drechsler Martin, Wissel Christian

Artikel/Article: [Management-Hinweise für Metapopulationen - Analyse eines stochastischen Modells 111-115](#)