

Ausbreitung von Metapopulationen in einer korrelierten Umwelt – Eine Risiko-Analyse

Karin Frank

Synopsis

By means of a stochastic metapopulation model which includes both the environmental and the dispersal pattern, we can show that a metapopulation can survive only if the individuals are able to leave the correlation domain. Only under uncorrelated conditions dispersal can be an effective strategy. Consequences for biotop connection and nature conservation are deduced.

Metapopulation, Ausbreitung, korrelierte Umwelt,

Metapopulation, dispersal, correlated environment, model, conservation

1. Einleitung

Neben der anthropogen verursachten Zerstörung und Isolation von Lebensraum ist die zu verzeichnende *globale* Verschlechterung von Biotop-Qualität eine der wesentlichen Ursachen für den Artenrückgang. Diese neue Situation erfordert neue und wirksame Konzepte für den Naturschutz. Fragmentierung kann aber auch das Resultat natürlicher Prozesse sein. Die Heterogenität der Landschaft und die Habitatansprüche bewirken, daß Arten in Form von *Metapopulationen* existieren. Subpopulationen leben dabei in räumlich isolierten Habitat-Inseln (Patches) und sind dort einem gewissen Extinktionsrisiko ausgesetzt, können aber durch einzelne wandernde Individuen bereits ausgelöschte Patches wiederbesiedeln.

Diese Idee von der Kompensation lokaler Extinktionen durch Wiederbesiedlung ist sicherlich ein Grund dafür, daß mit der Ausbreitung und dem Biotop-Verbund so große Hoffnungen verbunden sind, die Isolation überwinden und so den gefährdeten Arten wenigstens als Metapopulationen ein Überleben sichern zu können. Einerseits hängt es von den *Ausbreitungs*-Charakteristika (Mobilität, Ausbreitungs-Distanz) einer Art ab, wie schnell und erfolgreich ein Patch wiederbesiedelt werden kann, so daß deren Bestimmung eine wesentliche Komponente jeder Risikoanalyse sein wird.

Andererseits findet Ausbreitung nicht im luftleeren Raum, sondern in einer schwankenden Umwelt statt. Gerade bei Arten, die empfindlich auf Umwelteinflüsse reagieren (*r*-Strategen, z.B. Insekten), können starke und räumlich korrelierte Schwankungen

lokale und sogar korrelierte Extinktionen von mehreren Subpopulationen auslösen, so daß die Effekte der Wiederbesiedlung wieder zunichte gemacht werden (HARRISON & QUINN 1989, GILPIN 1990, FRANK & al. 1994). Eine Vernachlässigung der *Umwelt*-Charakteristika (Variabilität, Korreliertheit) kann damit insbesondere unter den Bedingungen der globalen Klimaveränderung zu einem völlig falschen Bild führen. Deshalb werden wir im folgenden erneut die Auswirkungen von Ausbreitung und Biotop-Verbund untersuchen, nun aber im Lichte einer räumlich korrelierten Umwelt. Mit Hilfe eines stochastischen Modells (FRANK & WISSEL 1994) werden wir die Frage beantworten, unter welchen Rahmenbedingungen diese Strategien wirklich einen positiven Effekt für das Überleben bringen können, und folgende Probleme bearbeiten:

- den Effekt von Ausbreitung – die Rolle der Korrelations-Distanz (Kap. 2),
- den Effekt eines punktuellen Habitat-Managements (Kap. 3),
- Konsequenzen für den Naturschutz – die Durchbrechung der Korrelation (Kap. 4).

2. Der Effekt von Ausbreitung in einer korrelierten Umwelt

2.1 Ausbreitung kontra Korrelation – Das Problem

Bereits aus LEVINS (1969) geht hervor, daß Metapopulationen nur dann überleben können, wenn die Wiederbesiedlungen *schneller* als die Extinktionen verlaufen.

Ausbreitung ...

Nicht nur von den Ausbreitungs-Charakteristika einer Art, sondern auch von der *Distanz* zwischen den Patches hängt es ab, ob eine Subpopulation ein Patch tatsächlich schnell genug besiedeln kann.

- (1) Die Überwindung einer Distanz benötigt Zeit, so daß die *Dauer* bis zur Besiedlung immer weiter zunimmt.
- (2) Jede Wanderung ist aufgrund von Räuber- oder Umwelteinwirkungen mit Gefahren verbunden, was zu einer Reduktion der *Individuenzahlen* führt.
- (3) Bei Carabiden sind es zum Beispiel insbesondere die Spezialisten (ÅS (1992)), die bei wachsenden

Distanzen sogar unter einer Verringerung ihrer *Etablierungsfähigkeit* leiden. In jeder Metapopulation sinkt daher die Besiedlungsrate $m(d)$ mit der zu überwindenden Patch-Distanz d . WOLFENBARGER (1946) konnte für eine Reihe von Kleinorganismen sogar einen exponentiellen Abfall zeigen, so daß man folgende Struktur erhält:

$$m_{ij} = m_0 \cdot \exp(-3d_{ij}/d_0)$$

m_0 bezeichnet dabei die Mobilitätsrate und d_0 die kritische *Ausbreitungs-Distanz*, die maximal überwunden werden kann. Die Naturschutzhypothese, daß Metapopulationen mit möglichst dicht beieinander liegenden Subpopulationen auch die größten Überlebenschancen haben, erscheint zumindest unter dem Blickwinkel einer schnellen Besiedlung durchaus einleuchtend.

... in einer korrelierten Umwelt

Unter Beachtung der korrelierten Umwelt wird jedoch schnell klar, daß man mit der Formel »So dicht wie möglich« zwar schnelle Besiedlungen ermöglicht, dafür aber zunehmend *korrelierte* Extinktionen riskiert. Auch wenn die umweltbedingte Korrelation $c(d)$ der Extinktionsereignisse mit der Patch-Distanz d (beispielweise exponentiell) sinkt, d.h.

$$c_{ij} = \exp(-3d_{ij}/c_0)$$

wird sie ihre Wirksamkeit jedoch erst bei ihrer kritischen *Korrelations-Distanz* c_0 verloren haben. Die

Überlebenschancen einer Metapopulation lassen sich folglich nur dann fundiert bewerten, wenn die Skalen-*Verhältnisse* zwischen Ausbreitungs- und Korrelations-Distanz berücksichtigt werden. Welchen Einfluß kann Ausbreitung in einer korreliert schwankenden Umwelt nun überhaupt noch haben, und was bewirkt eine zunehmende Korrelations-Distanz? Mit Hilfe eines stochastischen **Modells** (FRANK & WISEL (1994)), das aus den lokalen Extinktionsraten e_{ij} , den Besiedlungsraten m_{ij} und den Korrelationen c_{ij} die mittlere Lebensdauer einer Metapopulation berechnen kann (Master-Gleichung), sind wir dieser Frage auf den Grund gegangen.

2.2 Ergebnisse

Untersucht werden zwei Umweltszenarien, die sich in ihrem Verhältnis zwischen der Ausbreitungs-Distanz d_0 und der Korrelations-Distanz c_0 unterscheiden.

1. Szenarium: Kurzreichweitige Umweltschwankungen ($c_0 < d_0$): Hier ist die Korrelations-Distanz geringer als die Ausbreitungs-Distanz. Die Korrelation fällt im Vergleich zur Besiedlungsrate so schnell ab (Abb. 1a), daß die Individuen noch in der Lage sind, das Korrelations-Gebiet zu verlassen. Die Lebensdauer ist in Metapopulationen mit solchen Patch-Distanzen am größten, bei denen die Korrelation nur noch verschwindend gering, die Besiedlungsraten aber noch hinrei-

Abb. 1
Kurzreichweitige Umweltschwankungen:
a) Korrelation $c(d)$ bzw. Besiedlungsrate $m(d)$ gegen Patch-Distanz d . Die Korrelationsdistanz (siehe auch die fette Linie) ist geringer als die Ausbreitungs-Distanz, d.h. die Individuen sind in der Lage, die Korrelationsgebiet zu verlassen.
b) Abgetragen ist die Lebensdauer T_m einer Metapopulation mit dem in a) definierten Profil gegen die Patch-Distanz d .

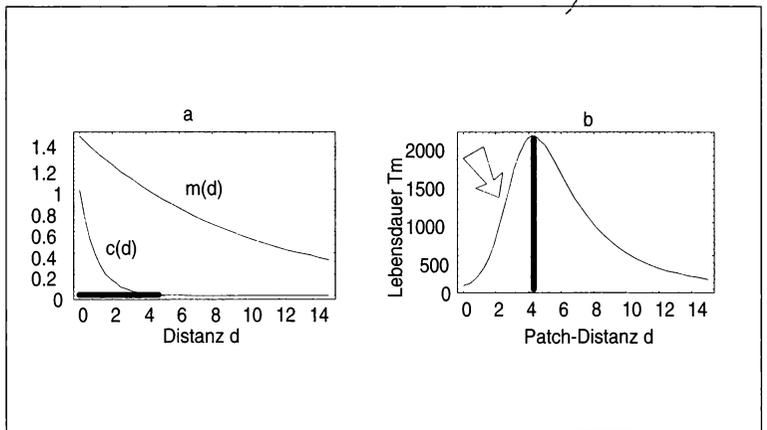


Fig. 1
Short-range environments: a) Correlation $c(d)$ and dispersal rate $m(d)$, respectively, versus patch-distance d . The correlation distance is shorter than the dispersal distance, such that the individuals are able to leave the correlation domain.
b) Mean lifetime T_m for a metapopulation with a profile given by a) versus patch-distance d .

Abb. 2

Langreichweitige Umweltschwankungen:

a) Korrelation $c(d)$ bzw. Besiedlungsrate $m(d)$ gegen Patch-Distanz d . Die Korrelationsdistanz hat die Ausbreitungsdistanz bereits überschritten, d.h. die Individuen sind nun nicht mehr in der Lage, das Korrelationsgebiet zu verlassen.

b) Abgetragen ist die Lebensdauer T_m einer Metapopulation mit dem in a) definierten Profil gegen die Patch-Distanz d .

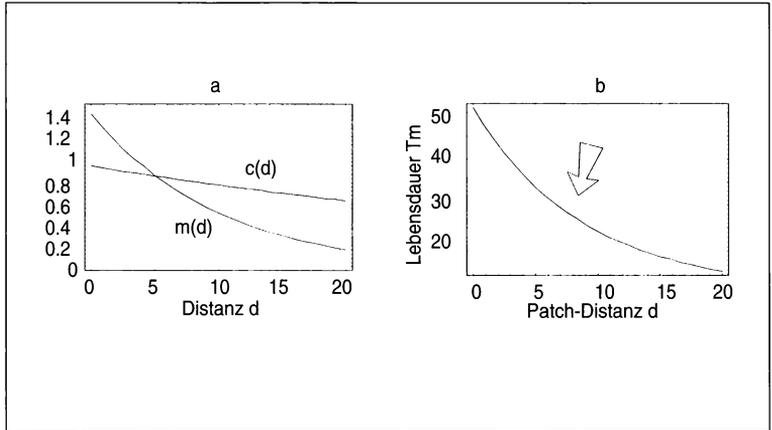


Fig. 2

Wide-range environments: a) Correlation $c(d)$ and dispersal rate $m(d)$, respectively, versus the patch-distance d . Now, the correlation distance exceeds the dispersal distance, such that the individuals have no chance to leave the correlation domain.

b) Mean lifetime T_m for a metapopulation with a profile given by a) versus patch-distance d .

chend groß sind, nämlich bei $d \approx c_0$. Bei Distanzen unterhalb der Korrelations-Distanz dominiert die Korrelation so stark, daß sie auch nicht von den höheren Besiedlungsraten kompensiert werden kann. Bei Distanzen oberhalb leidet sie unter den sich verschlechternden Besiedlungschancen (Abb. 1b).

In einer nur kurzreichweitig korrelierten Umwelt kann Ausbreitung durchaus zu hohen Lebensdauern führen. Ihr Erfolg hängt dabei maßgeblich von der räumlichen Anordnung der Patches ab (FRANK & al. 1994). Die Korrelations-Distanz definiert eine Art Sperrzone: nur solche erreichbaren Patches, die außerhalb dieser Sperrzone liegen, kommen auch zum Tragen. Als Faustformel für den Biotop-Verbund gilt daher: »So dicht wie möglich, aber so weit entfernt wie nötig«.

2. Szenarium: Langreichweitige Umweltschwankungen ($c_0 > d_0$): Die Korrelations-Distanz hat nun die Ausbreitungs-Distanz überschritten, was qualitativ zu einem völlig neuen Bild führt. In diesem Fall klingt die Korrelation so langsam ab, daß die Individuen nicht mehr in der Lage sind, auf natürliche Weise das Korrelations-Gebiet zu verlassen (Abb. 2a). Die Metapopulation leidet einerseits unter den gleichmäßig schlechten Umweltbedingungen, was zu verstärkten Extinktionen führt, und bei zunehmender Distanz zusätzlich unter den sich verschlechternden Besiedlungschancen. Die ohnehin nur niedrigen Lebensdauern sinken mit wachsender Distanz immer weiter ab (Abb. 2b).

Die Folgen einer langreichweitig korrelierten Umwelt können also allein durch Ausbreitung **nicht** mehr kompensiert werden. Zusammenfassend kommen wir zu folgenden Ergebnissen:

- Die Fähigkeit der Individuen, das Korrelationsgebiet zu verlassen, ist die Voraussetzung für eine Stabilisierung durch Ausbreitung und die Funktionstüchtigkeit einer Metapopulation schlechthin.

- Abb. 2b liefert ein Indiz dafür, daß Arten, die auf natürliche Weise an eine korrelierte Umwelt adaptiert sind, über andere Überlebens-Strategien als die Ausbreitung verfügen (4.1). Dieser Befund wird auch von der Empirie bestätigt. HANSKI (1991) stellt fest (Abb. 3), daß bei verschiedenen Carabiden immer nur entweder unkorrelierte, langlebige Arten mit hoher Ausbreitung oder korrelierte, kurzlebige Arten mit geringer Ausbreitung gefunden werden konnten.

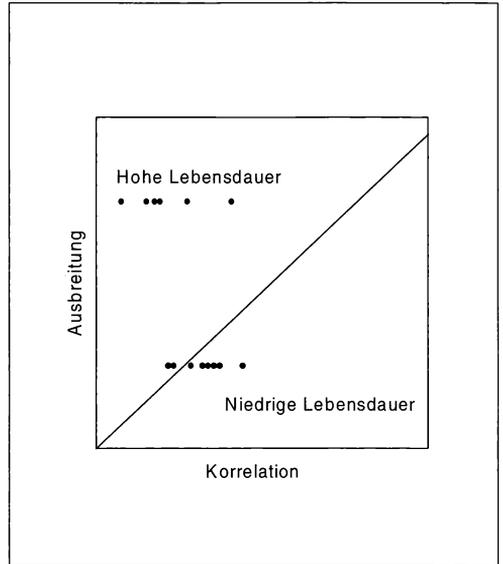
- Sind die korrelierten Extinktionen einer an sich mobilen Art das Ergebnis einer anthropogen verursachten globalen Habitatsverschlechterung, dann besteht die primäre Aufgabe und einzige Chance allein darin, die Korrelation selbst zu durchbrechen (4.2.).

Abb. 3

»Ausbreitung ist Anpassung an eine unkorrelierte Umwelt.«
 HANSKI (1991) stellt in einer Studie von 19 Laufkäferarten fest, daß sie in zwei unterschiedliche Klassen einteilbar sind: Entweder es handelt sich um Arten mit großer Ausbreitung, geringer Korreliertheit und langen Lebensdauern, oder um Arten mit geringer Ausbreitung, hoher Korreliertheit und kurzen Lebensdauern. Im Schema abgetragen sind die Ausbreitung gegen die Korrelation (nach figure 8 in HANSKI 1991).

Fig. 3

»Dispersal is adapted on an uncorrelated environment.«
 Based on a study concerning 19 carabid beetles, HANSKI (1991) became able to introduce two different classes: Only species which are either longliving with low correlation and high dispersal or shortliving with high correlation and low dispersal have been found (after figure 8 in HANSKI 1991).



3. Der Effekt eines punktuellen Habitat-Managements

3.1 Eine Mainland-Island-Studie

Da unter korrelierten Bedingungen der Biotop-Verbund seine Wirksamkeit verliert, stellt sich nun die Frage, inwiefern ein *punktuell*es Habitat-Management, das auf eine Verbesserung der Lebensbedingungen in ausgewählten Subpopulationen abzielt, die Lebensdauer der gesamten Metapopulation effektiv beeinflussen kann.

Diese Situation entspricht einem *Mainland-Island-System* mit einem Mainland endlicher Lebensdauer und sehr kurzlebigen Islands, die vom Mainland wiederbesiedelt werden können (Abb. 4a). Die Frage ist nun, in welchem Maße eine solche Metapopulation von einer Erhöhung der Lebensdauer des Mainlands profitieren kann. Dabei interessieren vor allem folgende Aspekte:

- Wie wichtig ist eine Wiederbesiedlung des Mainlands ?
- Welche Rolle spielen die Islands ?

Eine erste Randbedingung an Islands läßt sich aufgrund unserer jetzigen Kenntnisse (2.2.) sofort ableiten: Um die nötige Unkorreliertheit des Mainlands zu seinen Islands zu sichern, dürfen die Islands nur außerhalb der Korrelations-Sperrzone des Mainlands liegen.

Die Wiederbesiedlung des Mainlands als Schlüsselfaktor

Betrachten wir zunächst den Fall, daß es zu keiner Wiederbesiedlung des Mainlands durch die Islands kommt (Abb. 4b, unterste Kurve). Hier profitiert das Gesamtsystem nur in »einfacher« Form von seinem Mainland. Als reines Besiedlungs-System folgt die Metapopulation dem Mainland, das die Dynamik nur bis zu seiner eigenen Extinktion aufrechterhalten kann.

Ein völlig anderes Bild ergibt sich, wenn die Islands ihr Mainland wiederbesiedeln können (Abb. 4b, obere Kurven). In diesem *Wieder-Besiedlungs-System* kommt es durch den Zyklus Mainland-Island-Mainland zu einer **Rückkopplung**, die es der Metapopulation ermöglicht, mehrmals und damit in »aufgeschaukelter« Form von der erhöhten Lebensdauer des Mainlands zu profitieren. Genau diese Eigenschaft bildet das Grundprinzip jeder funktionierenden Metapopulation. Da die Wiederbesiedlung des Mainlands von der Zahl der Kolonisatoren und damit von der Zahl der Islands abhängt, die zum Zeitpunkt der Mainland-Extinktion überhaupt besetzt sind, werden sowohl die Korrelation als auch die Besiedlung innerhalb der Islands zu wichtigen Faktoren.

Island-Island-Korrelation

Ein Absenken der Korrelation zwischen den Islands bewirkt, daß weniger Islands simultan ausgelöscht werden und damit effektiv mehr besetzt sind als im korrelierten Fall. Je geringer diese Korrelation ist, umso wirksamer wird das Mainlands (Abb. 4c).

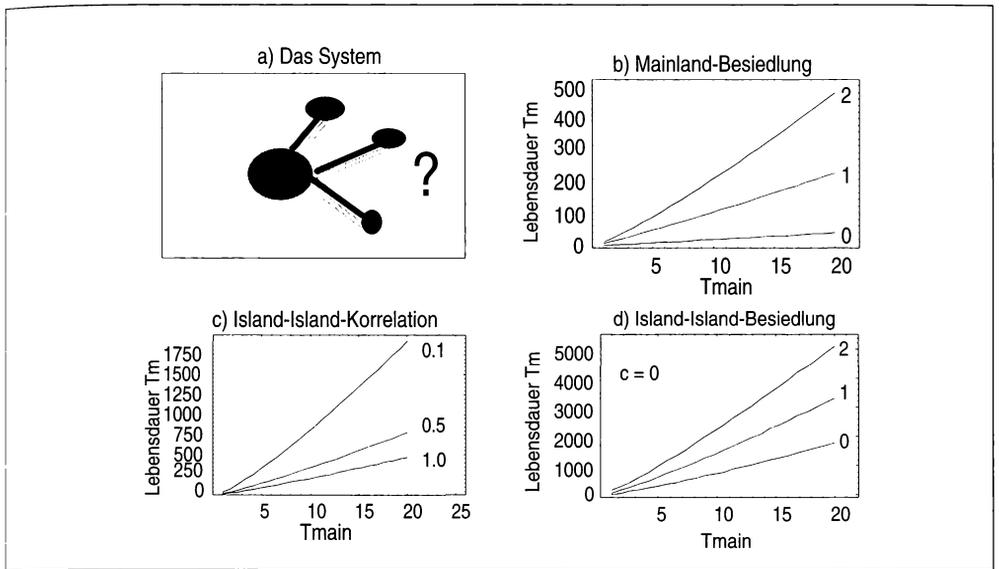


Abb. 4: Eine Mainland-Island-Studie:

a) Dargestellt ist eine Metapopulation mit einem Mainland und kurzlebigen Islands, die von ihrem Mainland besiedelt werden können. Untersucht wird die Lebensdauer T_m der Metapopulation gegen die Lebensdauer T_{main} des Mainlands bei b) zunehmender Besiedlung $m_{m,i}$ des Mainlands durch die Islands, c) sinkender Korrelation $c_{i,i}$ zwischen den Islands und d) zunehmender Besiedlung $m_{i,i}$ zwischen den Islands – jeweils von unten nach oben.

Fig. 4: A mainland-island-study: a) A metapopulation with one mainland and some shortliving islands which can be recolonized by the mainland. (b–d): Mean lifetime T_m of the metapopulation versus lifetime T_{main} of the mainland under b) an increasing island-mainland-colonization $m_{m,i}$, c) a decreasing island-island-correlation $c_{i,i}$ and d) an increasing island-island-colonization $m_{i,i}$ – each from bottom to top

Island-Island-Besiedlung

Sofern die Island-Island-Korrelation nur noch verschwindend gering ist, steigt mit der Besiedlungsfähigkeit der Islands untereinander auch die Zahl derer, die trotz fehlenden Mainlands besetzt werden können (FRANK & WISSEL 1994). Je wahrscheinlicher eine Island-Island-Besiedlung wird, umso wirksamer wird das Mainland (Abb. 4d).

Die Fähigkeit der *Islands*, ihr Mainland wiederbesiedeln zu können, entscheidet darüber, in welchem Maße das Gesamtsystem von seinem *Mainland* profitieren kann.

3.2 Mindest-Anforderungen an eine funktionierende Metapopulation

Die Fähigkeit einer Metapopulation, mehrfach von ihren verbesserten Subpopulationen profitieren zu können und damit funktionstüchtig zu sein, hängt von folgendem Rahmen ab:

1. einem geringen Korrelations-Grad und
2. einem hohen Wiederbesiedlungs-Grad, der nicht nur von der Ausbreitung, sondern auch von den Habitat-Bedingungen selbst bestimmt wird :
 - einer *Mindest-Größe*, um überhaupt genügend Kolonisatoren freisetzen zu können, und
 - guten Etablierungs-Bedingungen, die einen schnellen Anstieg der Individuenzahlen sichern sollen. Laut Insel-Theorie (MacARTHUR & al. 1967, STEPHAN & al. 1994) erfordert das
 - den Umweltbedingungen entsprechend hohe *Reproduktions-Raten* und
 - geringe *Mortalitäts-Raten*, was eine gewisse Mindest-Qualität der Habitats erzwingt.

Gerade unter den Bedingungen einer globalen Verschlechterung ist es daher völlig unzureichend, sich ausschließlich auf den Biotop-Verbund zu konzentrieren. *Primäre* Aufgabe muß es sein, die Biotop-Qualität selbst zu weiten Teilen wiederherzustellen und

(korrelierte) Extinktionen zu verhindern (siehe auch BERGER & al. 1994). Darin besteht die einzige Chance!

4. Diskussion und Konsequenzen für den Naturschutz

4.1 Metapopulationen – Anpassungen an eine unkorrelierte Umwelt

An dieser Stelle werden wir zunächst einige evolutionäre Überlegungen anstellen. Arten, die empfindlich auf Umweltschwankungen reagieren, verfügen in der Regel über einen genetischen Polymorphismus. Ein ganzes **Strategien**-Sortiment ermöglicht es ihnen, eine auf die jeweils herrschenden Bedingungen abgestimmte Strategie abzurufen. Jede von ihnen ist dabei durch ihren *Bereich* von Bedingungen, an den sie angepaßt ist, aber auch durch ihre *Grenze*, an der sie ihre Wirksamkeit verliert, bestimmt. Die Gesamtheit der Strategien definiert das natürliche Störungsregime, also das Spektrum der Einflüsse, die von einer Art auf natürliche Weise abgepuffert werden können.

Wird dieses Regime jedoch anthropogen verändert und seine Grenzen überschritten, so verlieren die Strategien ihre Wirkung. Ein Naturschutz, der auf eine *Wiederherstellung* des natürlichen Regimes abzielt, ermöglicht genetisch hinreichend fitten Arten die Nutzung der eigenen Selbstschutzmechanismen. Ein solches Vorgehen setzt allerdings die Kenntnis des artspezifischen Strategien-Sortiments und der Bereiche bzw. Grenzen jeder einzelnen Strategie voraus. Für die Strategie »**Ausbreitung**« erhalten wir diese Informationen aus unserem Modell.

- Ihr Anpassungsbereich: Eine stark schwankende Umwelt. Von vielen Arten (insbesondere unter den Insekten) ist bekannt, daß ihre Ausbreitungsfähigkeit der Qualität und Dynamik ihres Habitats angepaßt ist. Die Mobilität und Reichweite von *Schmetterlingen* beispielsweise (SHREEVE (1992)) hängt davon ab, ob ihre Wirtspflanzen kurzlebige r-Strategen oder langlebige K-Strategen sind. Bei den r-Strategen sind Mobilität und Reichweite deutlich höher als bei den K-Strategen. Noch extremer ist die Anpassungsfähigkeit bei *Carabiden* und *Zikaden*, die sich durch eine kurzfristige und reversible Veränderung des Bewegungsapparates sogar physiologisch der Umwelt anpassen können (HANSSON & al. 1992). Ausbreitung ermöglicht eine Realisierung des Prinzips der räumlichen *Risiko-Streuung* (den BOER (1968)), dessen Grundannahme aber gerade darin besteht, daß sich die Bedingungen in

unterschiedlichen Habitaten nicht gleichzeitig ändern (Unkorreliertheit).

- Ihre Grenze: Eine korrelierte Umwelt
Genau diese Risiko-Streuung ist es, die durch eine korrelierte Umwelt wieder zunichte gemacht wird. Die Ausbreitung verliert als Überlebensstrategie ihren Sinn.

Fazit 1: Nur unter *unkorrelierten* Bedingungen ist Ausbreitung eine sinnvolle Überlebensstrategie.

Fazit 2: Metapopulationen sind eine Anpassung an eine *unkorrelierte* Umwelt.

4.2 Möglichkeiten zur Durchbrechung der Korrelation

Eine unkorrelierte Dynamik der Subpopulationen ist für jede funktionierende Metapopulation die Grundvoraussetzung schlechthin. Abschließend werden wir Methoden diskutieren, die zu einer Durchbrechung der Umwelt-Korrelation führen können.

- Qualitätsorientierter Biotop-Verbund
Bei Arten, deren Individuen die Korrelations-Distanz durch (aktive oder passive) Ausbreitung überwinden können (2.2.), läßt sich die Korrelation noch durch einen qualitätsorientierten Biotop-Verbund durchbrechen. Besiedlungsfähige Habitate innerhalb des Ausbreitungs-Gebietes und außerhalb der Korrelations-Sperrzone werden in das System eingebunden und damit ein geringer Korrelationsgrad und ein hoher Wiederbesiedlungsgrad realisiert.
- Habitat-Diversität als Naturschutz-Strategie
Die letzten Bemerkungen sind sicherlich wichtige Hinweise für das Anlegen von Naturschutzgebieten. In den meisten Fällen wird man es jedoch mit einem bereits »festen« Arrangement zu tun haben, so daß sich die Frage stellt, welche Möglichkeiten zur Durchbrechung der Korrelation überhaupt noch bestehen. Die folgenden Überlegungen sind ein Beispiel dafür, wie man mit lokalen Maßnahmen globale Einflüsse wenigstens mildern und abpuffern kann.
Bei Arten wie zum Beispiel Insekten, die empfindlich auf Umwelteinflüsse reagieren, sind es häufig Witterungs-Faktoren, die im Zusammenspiel mit der Topographie des Habitats das Überleben beeinflussen. Hier kann eine topographische Habitat-Diversität, die zur Abpufferung jeweils unterschiedlicher Faktoren führt, die Korrelation der Extinktionen durchbrechen. Genau dieser Effekt wurde bei den Scheckenfaltern *Euphydryas editha bayensis* (HARRISON & al.

(1988)) und *Melitaea dydima* (HENLE, private Mitteilung) beobachtet.

Euph. editha bayensis beispielweise existiert als Mainland-Island-System, besitzt eine Reichweite von ca. 5 km und reagiert sehr empfindlich auf Sonne und Regen. Innerhalb dieser geringen Ausbreitungs-Distanz wirken beide Faktoren natürlich *korreliert*! Aber, es konnte nachgewiesen werden, daß Habitate mit einer unterschiedlichen Topographie (Nordhang, Südhang) auch zu einer Unkorreliertheit der Extinktionen geführt haben.

Die Habitat-Diversität wirkt sich somit doppelt aus:

Einerseits werden wesentliche Umweltfaktoren abgepuffert und damit das Extinktions-Risiko selbst reduziert, andererseits wird Korrelation erfolgreich gebrochen.

5. Zusammenfassung

Mit Hilfe eines stochastischen Modells haben wir die Frage untersucht, wann Ausbreitung, Biotop-Verbund oder punktuell Habitat-Management unter den Bedingungen einer *korreliert* schwankenden Umwelt das Überleben einer Metapopulation noch effektiv beeinflussen können. Das Überleben einer Metapopulation hängt davon ab, ob die Individuen in der Lage sind, die Korrelations-Distanz zu überwinden. Eine korrelierte Umwelt liefert somit eine Art Sperrzone. Durch einen qualitätsorientierten Biotop-Verbund, der besiedlungsfähige Habitate innerhalb des Ausbreitungsgebietes, aber außerhalb der Korrelations-Sperrzone einbindet, können durchaus positive Effekte erzielt werden. Ausbreitung ist eine Anpassung an eine *unkorrelierte* Umwelt.

Eine Metapopulation kann nur dann mehrfach von einem punktuellen Habitat-Management profitieren, wenn im ganzen System ein geringer Korrelations-Grad, ein hoher Wiederbesiedlungs-Grad und eine Mindest-Qualität der Habitate gegeben sind. Die Auswirkungen einer globalen Verschlechterung können *nicht* allein durch einen Biotop-Verbund kompensiert werden, sondern erfordern eine Abpufferung der Einflüsse an sich. Habitat-Diversität bietet eine Möglichkeit, durch Abpufferung unterschiedlicher, an sich korrelierter Umweltfaktoren nicht nur das Extinktions-Risiko zu reduzieren, sondern auch die Korrelation zu durchbrechen.

Literaturverzeichnis

- ÅS, S., BENGTSSON, J. & EBENHARD, T., 1992: Archipelagoes an Theories of Insularity. – In: L. HANSSON (ed.): *Ecological Principles of Nature Conservation*. Elsevier, London. 201–246.
- BERGER, U., JETSCHKE, G., FRÖBE, H. & HOHMANN, R., 1994: Modelle zur Ausbreitung kleiner Populationen in räumlich strukturierter Umwelt. eingereicht in *Verh. der Gfö* (dieser Band)
- den BOER, P.J. 1968: Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* 18: 165–194
- FRANK, K. & WISSEL, C., 1994: Ein Modell über den Einfluss von räumlichen Aspekten auf das Überleben von Metapopulationen. *Verh. der Gfö* 23: 303–310.
- FRANK, K., DRECHSLER, M. & WISSEL, C., 1994: Überleben in fragmentierten Lebensräumen – Stochastische Modelle zu Metapopulationen. *Z. ökologie u. Naturschutz* 3: 167–178
- GILPIN, M.E. 1990: Extinction of finite metapopulations in correlated environments. – In B. SHORROCKS (ed.). *Living in a Patchy Environment*. Oxford University Press. 177–186.
- GOODMAN, D. 1987: The demography of chance extinction. In: M.E. SOULE (ed.): *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press. 11–34
- GRIMM, V., FRANK, K., JELTSCH, F., BRANDL, R., UCHMANSKI, J. & WISSEL, C., 1994: Pattern-Oriented Modelling in Population Ecology. eingereicht in *Science of the Total Environment*.
- HANSKI, I. 1991: Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biol. J. Linnean Society.* 42: 17–38.
- HANSSON, L., SÖDERSTRÖM, L. & SOLBRECK, C., 1992: The ecology of dispersal in relation to conservation. in L. HANSSON (ed.). *Ecological Principles of Nature Conservation*. Elsevier, London. 162–200.
- HARRISON, S., MURPHY, D.D. & EHRLICH, P.R., 1988: Distribution of the Bay Checkerspot Butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: Evidence for a metapopulation model. *Am. Nat.* 132: 360–382.
- HARRISON, S. & QUINN, J.F., 1989: Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos* 56: 1–6
- LEVINS, R. 1969: Some demographic and genetic influences of environmental heterogeneity by biological control. *Bull. of Entomol. Society of America* 15: 237–340
- MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1967: *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

- SHREEVE, T.G. 1992: Monitoring butterfly movements. In R.L.H. DENNIS (ed.): The Ecology of Butterflies in Britain. Oxford University Press. 120–138.
- STEPHAN, T. & WISSEL, C., 1994: Stochastic extinction models discrete in time. Ecological Modelling 75/76: 183–192
- WISSEL, C. & STÖCKER, S., 1991: Extinction of populations by random influences. Theor. Pop. Biol. 39: 315–328
- WOLFENBARGER, D.O. 1946: Dispersion of small organisms. Am. Midl. Nat. 35: 1–152.

Adresse:

Dr. Karin Frank, Umweltforschungszentrum
Leipzig-Halle (UFZ),
Sektion Ökosystemanalyse, Permoserstr. 15,
D-04318 Leipzig, email: karf@oesa.ufz.de

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): Frank Karin

Artikel/Article: [Ausbreitung von Metapopulationen in einer korrelierten Umwelt - Eine Risiko-Analyse 121-128](#)