

Können Island-Habitate Populationen auf bedrohten Mainlands retten? – Ein Modell zu einem Fallbeispiel

Uta Berger, Holger Fröbe, Ralf Hohmann, Gottfried Jetschke

Synopsis

We introduce a conceptual model investigating the importance of the island habitat creation in an endangered region for the conservation of a metapopulation. As an example we use a population of the grasshopper species *Oedipoda germanica* living in a limestone quarry near Jena one of its last refuges in Thuringia. In 1992, quarrying in this refuge started again, which will destroy more than 50% of the habitat of *Oedipoda germanica* until 1995. The model shows that if the mainland will not completely be destroyed, artificially created island habitats may help to reduce the extinction risk of the population. An archipelago of islands adjacent to the mainland will in most cases be the optimal spatial configuration. The dependence of this result on different parameters describing the mobility of the species and the particular way in which the mainland habitat is lost is discussed.

Metapopulation, mainland-island, Aussterben, Heuschrecken, Management, Simulationsmodell

metapopulation, mainland-island, extinction, grasshoppers, management, simulation model

1. Einleitung

Das von LEVINS (1969) geprägte »klassische« Bild einer Metapopulation geht davon aus, daß das regionale Überdauern einer Population Ergebnis einer Balance von lokalen Extinktionen und Wiederbesiedlungen ist. Auf der anderen Seite steht das »mainland-island«-Konzept (MacARTHUR & WILSON 1967, HARRISON 1991). »Mainlands« sind danach Gebiete, in denen die Population niemals ausstirbt, sei es aufgrund der Habitatqualität oder einfach aufgrund dessen Größe. Die kleinen *island*-Habitate spielen somit für das regionale Überdauern keine Rolle, sondern allenfalls für die regionale Verbreitung (HASTINGS & HARRISON 1994). Gemeinsam ist beiden Konzepten, daß ihnen ein statisches Bild der Landschaft und auch der mittleren Umweltbedingungen zugrunde liegt. Aber es setzt sich immer mehr die Einsicht durch, daß Landschaften hochdynamisch sind (z.B. REICH 1991, STELTER & al. 1994, GRIMM & al. 1994). »Ewig« existierende *mainlands*

passen nicht in dieses Bild. Außerdem weist THOMAS (1994) zu recht darauf hin, daß lokale Extinktionen meistens primär deterministische Ursachen haben, d.h. konsequent aus der Verschlechterung der Umweltbedingungen im Habitat folgen.

Was passiert nun, wenn es in einer Region nur noch ein *mainland* gibt, und sich ein Trend abzeichnet, der nach einer gewissen Zeit mit großer Wahrscheinlichkeit zum Aussterben der Population auf dem *mainland* führen wird? Ist die Population damit regional zum Aussterben verurteilt, oder könnten die eventuell noch vorhandenen *islands* als »Puffer« fungieren? Zum einen, indem sie das Aussterberisiko auf dem *mainland* durch einen Rückstrom an Individuen verringern (»rescue effect«, BROWN & KODRICK-BROWN 1977), oder indem von ihnen aus das *mainland* wiederbesiedelt wird, nachdem die *mainland*-Population ausgestorben ist.

Für den Artenschutz könnten diese Fragen von Bedeutung sein. Wenn tatsächlich eine Pufferung durch *islands* möglich wäre, dann könnte die Schaffung derartiger *islands* eine Managementoption sein. Aber wie sollten dann die *islands* angeordnet werden, wieviel bräuchte man, für wie lange könnten sie das regionale Aussterben verhindern?

In der vorliegenden Arbeit wollen wir diese Fragen nicht von der grundsätzlichen, theoretischen Seite her angehen, sondern anhand eines Fallbeispiels untersuchen. Zu diesem Zweck wird ein Simulationsmodell erstellt, das für das Fallbeispiel Antworten auf die obigen Fragen liefert.

2. Biologischer Hintergrund

Als Fallbeispiel für die genannte Problematik dient ein Vorkommen der Rotflügeligen Ödlandschrecke *Oedipoda germanica* in einem Kalksteinbruch nahe Jena (WAGNER 1994). Dieses Vorkommen ist eines ihrer letzten Refugien in Thüringen (KÖHLER 1993). Bis vor 20 Jahren wurde *Oedipoda germanica* noch auf verschiedenen anderen Kalksteinhängen um Jena beobachtet. Die Ursachen für das Aussterben auf diesen Flächen sind bis dato noch ungeklärt. Nach heutigen Kenntnissen wären die in Frage kommenden Habitate für eine erneute Besiedlung geeignet, doch was sich aus theoretischer Sicht als simples Metapopulationsproblem darstellt, erweist sich in der Pra-

zis als eher schwieriger Fall. Eine Vernetzung im Sinne des klassischen Metapopulationskonzeptes von LEVINS ist nicht möglich, da die Abstände zu den geeigneten Habitaten viel zu groß sind, und da außer dem letzten Vorkommen keine weiteren »Quellen« für die Wiederbesiedlung zur Verfügung stehen. Korridore und Trittsteine kommen ebenfalls nicht als Managementoption in Frage, da selbst dazu die Mobilität von *Oedipoda germanica* zu gering ist (WAGNER 1994). Die Aussage nach THOMAS (1994), daß die Aussterbeursache auf den ursprünglich besiedelten Flächen wahrscheinlich deterministische Ursachen hatte, könnte zwar richtig sein, stellt aber lediglich den Fakt fest und ist für den konkreten Fall wenig hilfreich. Die Situation wird zusätzlich dramatisiert, da das Vorkommen im Refugium selbst in seiner Existenz bedroht ist. 1992 wurde der Abbaubetrieb wieder aufgenommen und im Frühjahr 1995 sollen bereits 50% der in Frage kommenden Siedlungsfläche in Mitleidenschaft gezogen, d.h. abgebaggert worden sein. Einerseits bedeutet das eine tatsächliche, physische Zerstörung von Teilflächen (Eiablageplätze, Futterstellen etc.). Durch das Aufschütten von Gesteinsschutt entsteht aber gleichzeitig neuer Lebensraum, der, sofern er von weiterem anthropogenen Einfluß unberührt bleibt und für die Population erreichbar ist, für eine Neubesiedlung geeignet wäre. In Absprache mit dem Bergbaubetrieb wurde vereinbart, daß in der Nähe der verbleibenden ursprünglichen Habitatfläche mehrere Schuttkegel aufgeschüttet werden, die, sofern sie von den Tieren angenommen werden, den Flächenverlust zumindestens kurzzeitig abpuffern helfen sollen. Es liegt hier also ein Fallbeispiel für die oben genannte Fragestellung vor: Ausgangspunkt ist ein einziges *mainland*, das zusammen mit den umge-

benden *islands* isoliert bezüglich weiterer möglicher *mainlands* steht und das darüber hinaus selbst nur noch eine begrenzte Lebensdauer besitzt.

3. Modell

Es muß betont werden, daß es nicht darauf ankommen soll, die spezielle Populationsdynamik von *Oedipoda germanica* im Untersuchungsgebiet zu beschreiben. Primäres Ziel ist es, möglichst übersichtliche und effiziente Aussagen über Sinnhaftigkeit und optimale geographische Anordnung bestimmter *island*-Konfigurationen zu treffen, die eine Abpufferung des durch anthropogenen Einfluß hervorgerufenen *mainland*-Verlustes bewirken können. Zu diesem Zweck wird der Raum in diskrete Einheiten (»Zellen«) unterteilt. Die Größe der Zellen orientiert sich an der Größe der Schuttkegel, wird aber im Modell etwas größer angesetzt, um zu berücksichtigen, daß Individuen von *Oedipoda germanica*, die sich innerhalb eines bestimmten Gebietes um einen Schuttkegel herum befinden, diesen als geeignetes Habitat erkennen können. Die Modell-Zellen sind somit ca. 4 mal 4 m groß. Das *mainland* (Abb. 1a), in seiner Form stilisiert der realen Untersuchungsfläche nachempfunden, denken wir uns aus mehreren derartigen Zellen aufgebaut.

Zunächst wird für jede Zelle des Raumes zwischen »Habitat« und »Nicht-Habitat« unterschieden. Habitat-Zellen sind also Teil des *mainlands* oder sie sind *islands*, der übrige Raum ist »Nicht-Habitat«. Diese Konstruktion erlaubt es, im Simulationsprogramm auf dem Computer flexibel die verschiedensten räumlichen Konfigurationen zu testen. Bei den Habitat-Zellen wird zwischen den Zuständen »be-

Abb. 1

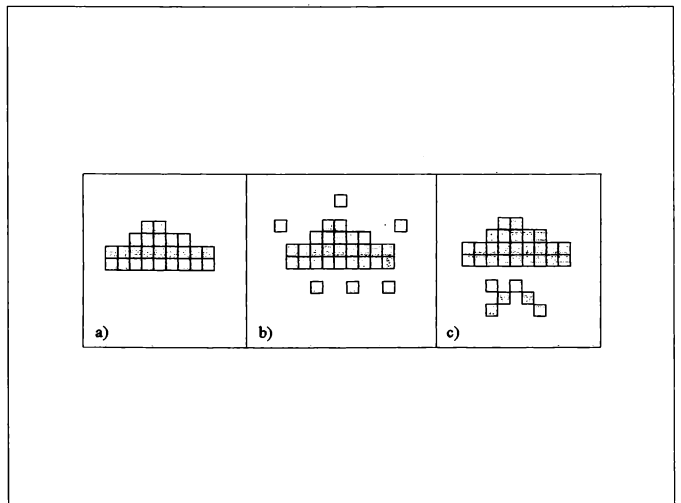
»*mainland-island*«-Konfiguration für die *Oedipoda germanica*-Population im Refugium bei Jena.

(a) *mainland*, aufgebaut aus gedachten »Zellen«; (b) *islands* gestreut um das *mainland* verteilt; (c) *islands* als aggregiertes »Archipel« angeordnet.

Fig. 1

»*mainland-island*« configuration as for the *Oedipoda germanica* population in its refuge near Jena.

(a) *mainland*, subdivided into imaginary »cells«; (b) *islands* scattered around the *mainland*; (c) *islands* arranged as an aggregated archipelago.



setzt« und »unbesetzt« unterschieden. Die Kapazität K einer Habitat-Zelle wurde in der Regel mit 5 Individuen angesetzt. Die Mobilität von *Oedipoda germanica* ist sehr gering. Für die Weibchen wurden mit 5m pro Tag als mittlere Tagesstrecke (»harmonic mean«) darüber hinaus noch einmal signifikant geringere Werte gegenüber den Männchen mit 10 m pro Tag ermittelt (WAGNER, 1994). Auf Grund der Biologie der Tiere und dem vorliegenden Geschlechterverhältnis kann man davon ausgehen, daß jedes Weibchen, sobald es adult ist, auch befruchtet wird. Eine Befruchtung reicht aus, damit es bis zur 6. Woche (ab Befruchtungsdatum) 15 Eier pro Woche, ab der 7. bis zu seinem Tod ca. 10 Eier pro Woche ablegt (WAGNER, 1994). Deshalb gehen wir davon aus, daß für die Besiedlung neuer Habitate die Mobilität der Weibchen die größere Rolle spielt und verwenden im Weiteren den Begriff Individuum synonym für »Weibchen«. Im Falle der Besiedlung einer unbesetzten Habitat-Zelle durch ein (oder mehrere) Individuen befindet sich das Habitat im nächsten Jahr im Zustand »besetzt«.

Da die Populationen auf den *islands* sehr klein sind, unterliegen sie einem hohen Aussterberisiko. Wir setzten dafür pro Jahr eine Wahrscheinlichkeit an,

die umgekehrt proportional zur Größe der Population ist (STELTER et al. 1994, GRIMM et al. 1994). Für die *islands* bedeutet das ein Extinktionsrisiko von $1/K$ bzw. $1/5$ pro Jahr. Beim *mainland* hängt das Risiko von der aktuellen Größe der Gesamtpopulation auf dem *mainland* ab, bei hundert Tieren also z.B. ein Extinktionsrisiko von $1/100$ pro Jahr.

Da hinsichtlich der Mobilität noch nicht auf statistisch gesicherte Werte zurückgegriffen werden kann, wurden die ersten Untersuchungen für verschiedene individuelle Wanderungswahrscheinlichkeiten w von 0,1 bis 0,3 und maximale Wanderungsdistanzen d_{max} von 3, 6 und 9 Zellen durchgeführt. Das bedeutet, daß bei jeder besetzten Zelle für jedes Individuum entsprechend der Wanderungswahrscheinlichkeit w »ausgewürfelt« wird, ob das Individuum wandert oder nicht. Wenn es wandert, dann wird zufällig eine Wanderungsdistanz zwischen 1 und d_{max} bestimmt. Für jeden einzelnen Schritt wird zufällig eine der acht möglichen Wanderrichtungen neu festgelegt. Trifft das Individuum während seiner Wanderung auf eine besiedelbare Zelle, wird die Zelle abgebrochen. War diese Zelle unbesetzt, dann geht sie im nächsten Zeitschritt des Modells, d.h. im nächsten Jahr, in den

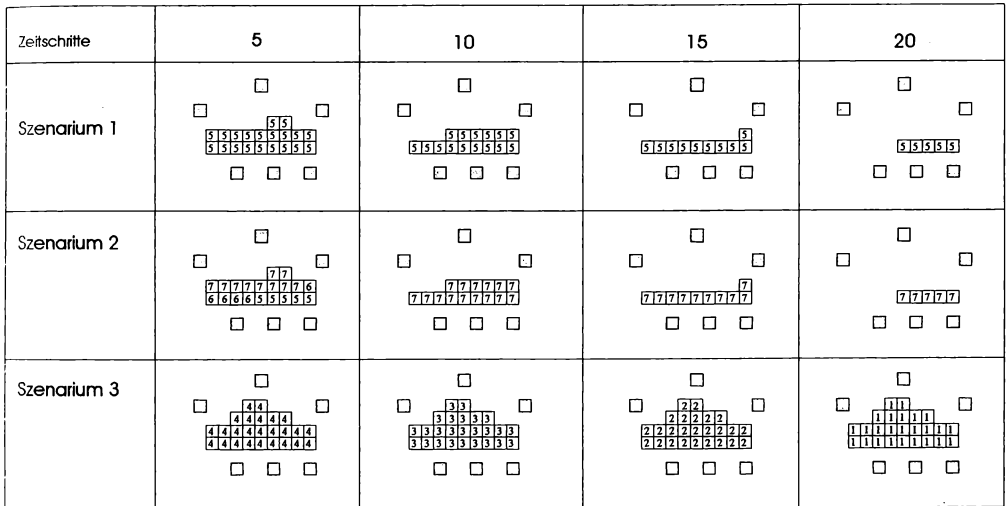


Abb. 2: Szenarien für den Verlust an Lebensraum auf dem *mainland* [die Zahlen in den *mainland*-Zellen geben deren momentane Kapazität an]. (a) Szenarium 1: Die Fläche nimmt pro Jahr um eine »Zelle«, d.h. um eine Kapazität von 5 Individuen ab, die Dichte auf den verbleibenden Flächen bleibt konstant. (b) Szenarium 2: Wie in (a), aber die Dichte auf der verbleibenden Fläche nimmt, solange es die Maximalkapazität pro Zelle zuläßt, um jeweils 5 Individuen pro Gesamtfläche und Jahr zu (in diesem Fall ist die Kapazität der *mainland*-Zellen größer als 5 Individuen). (c) Szenarium 3: Die Fläche bleibt konstant, aber die Kapazität der Fläche und somit die Dichte nimmt ab.

Fig. 2: Scenarios for the habitat loss on the *mainland* [the number in the *mainland*-cells marks their momentary capacity]. (a) Scenario 1: Each year the area decreases by one »cell«, i.e. the overall capacity decreases by 5 individuals per year, but the density on the remaining habitat is constant. (b) Scenario 2: As for (a), but density on the remaining habitat gets higher (in this case the capacity of the *mainland*-cells is greater than 5 individuals). (c) Scenario 3: The area remains constant, but the capacity decreases.

Zustand »besetzt« über. Trifft das Individuum auf seinem gesamten Weg nur auf unbesiedelbare Zellen, ist es verloren, trifft es auf eine besetzte Zelle, hat es keine weiteren Auswirkungen auf die Populationsdynamik. Da in jedem Modell-Zeitschritt die Wanderung vor einem möglichen Aussterben berechnet wird, ist ein sofortiger Rettungseffekt einer ausgelöschten Zelle durch wandernde Nachbarindividuen ausgeschlossen.

4. Ergebnisse

In Anlehnung an die konkrete Situation für *Oedipoda germanica* ist folgendes Grundzenarium denkbar (Abb. 2a, Szenarium 1):

Pro Zeitschritt geht dem *mainland* eine Zelle verloren. Die sich darauf befindlichen Individuen sterben, d.h. die Populationsdichte auf den verbleibenden *mainland*-Zellen bleibt konstant. Als zusätzlicher Parameter wird der »maximale *mainland*-Verlust« eingeführt. Dahinter steht einerseits die Überlegung, daß bei einem 100%igen Verlust der *mainland*-Fläche die *islands* das regionale Aussterben prinzipiell nicht verhindern können. Andererseits dürfte in vielen Fällen ein 100%iger Verlust auch unrealistisch sein. Anthropogene Maßnahmen lohnen sich u.U. ab einer bestimmten Minimalgröße des Resthabitates nicht mehr, und auch wenn Sukzession für den Habitatverlust verantwortlich ist, erfaßt diese in der Regel nicht das ganze Gebiet, und sie kann auch aufgrund von Störungen stellenweise wieder in ihre Anfangsphase zurückversetzt werden.

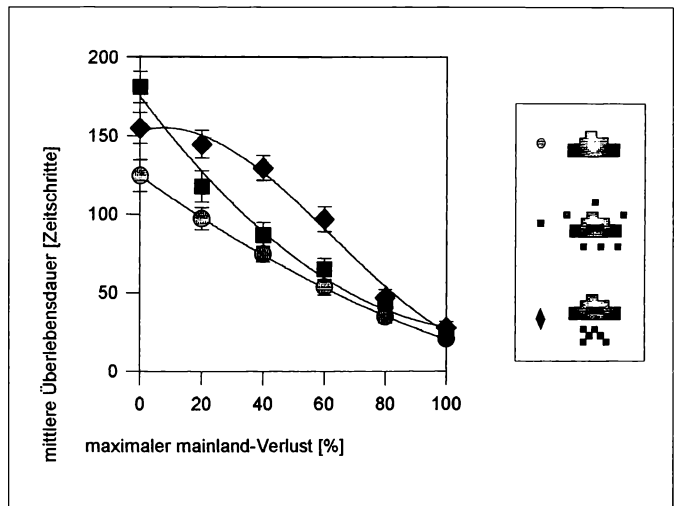
In Abb. 3 ist die mittlere Überlebensdauer der Gesamtpopulation über dem Parameter »maximaler *mainland*-Verlust« aufgetragen.

Zunächst zeigt sich der unmittelbare Einfluß der *islands* auf die mittlere Überlebenszeit der Gesamtpopulation auch ohne *mainland*-Verlust. Ebenfalls deutlich erkennbar (bei »max. *mainland*-Verlust« = 0%) ist der Vorteil einer *mainland-island*-Konfiguration mit gestreuten *islands* gegenüber der mit einem kompakteren *island*-Archipel. Das begründet sich darin, daß die *islands* zu Beginn unbesiedelt sind und in der gestreuten Konfiguration die Treffer- und damit Erstbesiedlungswahrscheinlichkeit vom *mainland* aus höher ist. Die *islands* können somit früher als in der Archipel-Konfiguration als Puffer für die Rückbesiedlung des *mainlands* wirken. Mit zunehmendem »maximalem *mainland*-Verlust« geht dieser Anfangsvorteil verloren, denn ein Teil der gestreut liegenden *islands* wird nun aufgrund der geringen Mobilität der Individuen ($d_{max}=3$ Zellen) vom *mainland* geographisch isoliert. Da wir in den Szenarien aus Abb. 2 davon ausgehen, daß sich der Abstand des »Archipels« vom *mainland* nicht ändert, ist nun das »Archipel« bevorteilt.

Der Unterschied der beiden Konfigurationen wird durch einen Vergleich der Abb. 4 und 5 deutlich. Aufgetragen ist die Dynamik der Gesamtindividuenzahl, der Zahl der besetzten *islands* und der Zahl der vorhandenen bzw. besetzten *mainland*-Zellen. Wenn das *mainland* auf seine minimale Größe geschrumpft ist, dann wird nur noch selten ein einzelnes *island* vom *mainland* aus besiedelt. Die Populationen auf den *islands* sterben aber bei der gestreuten Konfiguration immer sehr schnell wieder aus (Abb. 4, Mitte). Ein Wiederbesiedeln des leeren *mainlands* von *islands* aus ist deshalb äußerst unwahrscheinlich. In Abb. 5 ist ein derartiger, unwahrscheinlicher Fall gezeigt. Anders für die Archipel-Konfiguration (Abb. 5). Hier kann sich auch wenn das *mainland* seine Minimalgröße erreicht hat, über

Abb. 3
Mittlere Überlebensdauer der Gesamtpopulation (in Jahren) über dem »maximalen *mainland*-Verlust« für die räumlichen Konfigurationen aus Abb. 2. Parameter: $ww=0,2$; $d_{max}=3$.

Fig. 3
Mean survival time of the whole population (in years) vs. the »maximal loss of *mainland* area« as for the three different spatial arrangement shown in Fig. 2. Parameters: $ww=0,2$; $d_{max}=3$.



längere Zeiträume eine *island*-Metapopulationsdynamik entwickeln, was eine Puffer-Wirkung im Falle einer Extinktion der *mainland*-Population wahrscheinlicher macht.

Man beachte auch, daß es für das Überleben der Gesamtpopulation wichtig ist, daß das *mainland* im Falle einer Extinktion möglichst schnell rückbesiedelt wird, denn mit jedem Zeitschritt verringert sich die zur Verfügung stehende Gesamtfläche und somit die Kapazität. Gleichzeitig erhöht sich die Wahrscheinlichkeit einer erneuten Extinktion. Auch dieser Effekt begünstigt die Archipel-Konfiguration, denn diese stellt im Mittel mehr potentielle Wiederbesiedler bereit als die gestreute Konfiguration (siehe auch FRANK (1994)).

Weitere, hier nicht im Einzelnen dargestellte Untersuchungen zeigen den Einfluß der Mobilität, die durch die Wanderwahrscheinlichkeit ww und durch die Wanderdistanz d_{max} bestimmt wird. Je

größer ww bzw. d_{max} , desto weniger macht sich der Anfangsvorteil (s. oben) der gestreuten Konfiguration bemerkbar, denn schon ein »Treffer«, d.h. eine einzige Besiedlung im Archipel kann ausreichen, die Vorteile der Eigen-Metapopulationsdynamik der Archipel-Konfiguration zum Tragen kommen zu lassen.

Aufbauend auf dem bisher betrachteten Grund-szenarium 1 (Abb. 2a) sind natürlich weitere denkbar. Sinnvoll erscheint die Alternative, daß nicht alle Individuen bei einem Flächenverlust verloren gehen, sondern sich durch Flucht retten. Das könnte für *Oedipoda germanica* zutreffen, die extrem empfindlich auf Bodenvibrationen reagiert. In Szenarium 2 (Abb. 2b) nehmen wir als Referenzfall an, daß alle Weibchen der verlorengehenden Zellen auf die umliegenden *mainland*-Zellen fliehen und zwar jeweils ein Individuum auf jeweils eine Nachbarzelle, bis deren maximal zulässige Kapazität erreicht ist. In diesem Fall erhöht sich also mit zunehmendem

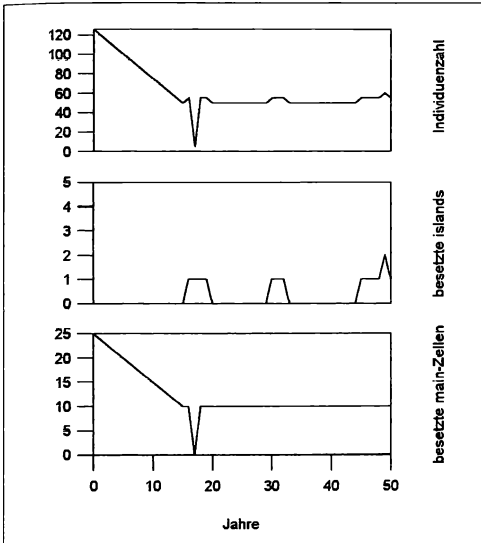


Abb. 4
Dynamik des Systems für die gestreute *island*-Konfiguration (Abb. 1b) für einen typischen Simulationslauf.
Oben: Gesamtindividuenzahl des Systems; Mitte: Zahl an besetzten *islands*; Unten: Zahl der besetzten *mainland*-Zellen. Parameter: $ww=0,2$; $d_{max}=3$; minimale *mainland*-Größe: 10 Zellen.

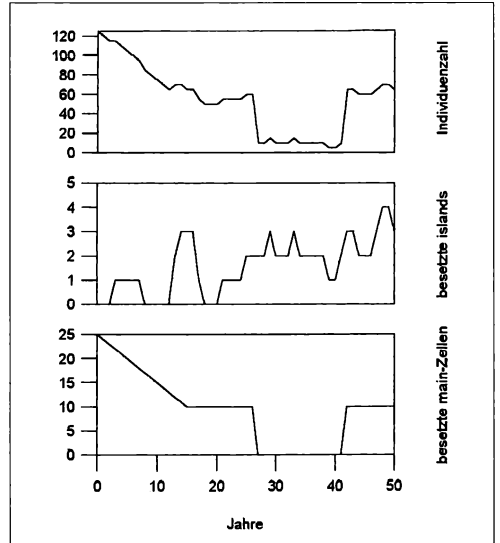


Abb. 5
Wie Abb. 4, aber für die Archipel-Konfiguration (Abb. 1c).
Fig. 5
As Fig. 4, but with the archipelago configuration of the islands (Fig. 1c).

Fig. 4
Dynamic of the system for the scattered island configuration (Fig. 1b) for a typical simulation run.
Upper panel: total number of individuals; middle panel: number of occupied *islands*; lower panel: number of occupied *mainland* cells. Parameters: $ww=0,2$; $d_{max}=3$; minimale *mainland*-Größe: 10 Zellen.

Flächenverlust die Dichte auf dem *mainland*. In einem dritten Szenarium (Abb. 2c) betrachten wir den ebenfalls möglichen, aber für unser Fallbeispiel nicht relevanten Fall einer fortschreitenden Verschlechterung der Habitatqualität z.B. infolge von Sukzession, die u.a. durch erhöhten Stickstoffeintrag aus der Atmosphäre verursacht sein kann. In diesem Fall bleibt die Fläche konstant, aber die Individuendichte sinkt.

Um nun für eine spezielle räumliche *mainland-island*-Konfiguration (Abb. 1) und für einen bestimmten Parametersatz die drei Szenarien vergleichen zu können, verwenden wir ein Maß für die Resistenz des Systems gegenüber dem Flächenverlust: den »maximal abpufferbaren *mainland*-Verlust«, der sich für die entsprechenden Parametersätze aus dem Schnittpunkt einer gedachten Waagerechten durch die mittlere Überlebenszeit des *Mainlands* ohne Flächenverlust und den Kurven *mittl. Überlebenszeit* = $f(\text{max. Flächenverlust})$ für jede untersuchte Konfiguration leicht ermitteln läßt (vgl. Abb.3). Bei einem Vergleich der drei Szenarien für die Konfiguration mit gestreuten *islands* zeigt sich, daß die Resistenz bei Szenarium 2 besonders groß ist, obwohl sich bzgl. der Extinktionswahrscheinlichkeit des isolierten *mainlands* kaum ein Unterschied zeigt (Tab. 1). Mit anderen Worten: Wenn der *mainland*-Verlust eher wie im Szenarium 2 abläuft, dann ist die Schaffung von *islands* besonders wirkungsvoll.

Was sind nun die wesentlichen Faktoren, die für diesen Effekt verantwortlich sind? Zunächst erhöht sich, bis zu einer vorzuziehenden maximalen Individuenzahl [z.B. 7 Weibchen] pro Zelle die Individuendichte auf dem pro Zeitschritt flächenmäßig verkleinerten *mainland*. Damit steigt – im Vergleich zum Szenarium 1 – die Zahl der potentiellen Emigranten, die vom *mainland* aus die *islands* besiedeln

können. Die Extinktionswahrscheinlichkeit des *mainlands* bleibt durch den Erhalt der Gesamtindividuenzahl zunächst solange konstant, bis auf allen verbliebenen Zellen die Maximaldichte von 7 Weibchen erreicht ist. Erst danach führt der weitere Flächenverlust auch zum Individuenverlust und gleichzeitig zu einer Erhöhung der Extinktionswahrscheinlichkeit.

Um derartige Unterschiede zwischen den Szenarien besser fassen zu können, erscheint es sinnvoll, eine Bewertungsgröße zu entwickeln, die die in Tab. 1 aufgeführte Resistenz des Systems richtig vorher sagt. Dieses gelingt (s. Tab. 1) mit Hilfe der Größe »Besiedlungskraft«, die folgendermaßen definiert ist:

$$\text{»Besiedlungskraft«} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n (\text{Tw}_{ij} * \text{Im}_{ij})$$

mit Tw_{ij} .. Trefferwahrscheinlichkeit von Zelle j auf Zelle i

und Im_{ij} .. Zahl der potentiellen Immigranten von Zelle j in Zelle i.

Bei ihrer Berechnung werden nur die Habitat-Zellen berücksichtigt.

5. Diskussion

Unsere Modell-Untersuchungen zeigten für das konkrete Fallbeispiel *Oedipoda germanica*, daß das Aufschütten kleinerer »Schutt«-*islands* helfen kann, den Flächen- und damit verbundenen Individuenverlust des *mainlands* über einen begrenzten Zeitraum abzupuffern. Bestimmender Faktor ist dabei die sogenannte Besiedlungskraft der *islands*, die maßgeblich von deren geometrischer Anordnung und der

Tab. 1: Vergleich der drei Szenarien aus Abb. 2 bzgl. der Resistenz, gemessen in »maximal abpufferbarem *mainland*-Verlust«, der mittleren Überlebensdauer des *mainlands* selbst, und der »Besiedlungskraft« (s. Text für Erläuterungen), Konfiguration mit gestreuten *islands*, $ww=0,2$, $d_{max}=3$.

Tab. 1: Comparison of the three scenarios from Fig. 2 with respect to the resistance of the system, quantified by the »maximal bufferable loss of *mainland* area«, the mean survival time of the *mainland* population itself, and of the »colonization power« (see text for explanations), configuration with scattered *islands*, $ww=0,2$, $d_{max}=3$.

	Szenarium 1	Szenarium 2	Szenarium 3
Maximal abpufferbarer <i>mainland</i> -Verlust	18,12 %	51,88 %	20,01 %
Ext.wahrscheinlichkeit des <i>mainlands</i>	≈ 0,010	≈ 0,010	≈ 0,012
»Besiedlungskraft«	2,00	2,30	1,90

Zahl der potentiellen Emigranten im System reguliert wird. Bei Kenntnis der empirischen Daten zu Mobilität und Wanderverhalten ist somit eine grobe Vorabschätzung einer optimalen *mainland-island*-Konfiguration möglich.

Es darf aber auf keinen Fall übersehen werden, daß die Schaffung von *islands* als Notmaßnahme nur dann Sinn macht, wenn erstens, kurzfristig gesehen, das *mainland* nicht völlig verschwindet; denn die *islands* allein können sich auf Dauer nicht halten; und wenn zweitens, mittelfristig gesehen, mit der Schaffung, Entstehung oder Erreichbarkeit von *mainlands* der alten Größe und Qualität zu rechnen ist. »Puffer-*islands*« können die Auswirkungen des Flächenverlustes nur verzögern. Sie allein können ein regionales Aussterben aber letztlich nicht verhindern. Als Alternative zur Schaffung von *islands* wäre natürlich immer ein Habitatmanagement des *mainlands* selbst zu nennen. Wenn dieses aber – aus welchen Gründen auch immer – nicht in Frage kommt, in Zukunft aber einmal in Frage kommen könnte, dann wäre die Schaffung von »Puffer-*islands*« in unseren Augen eine sinnvolle Managementmaßnahme.

In Bezug auf die in der Einleitung genannte Frage können wir festhalten: Das *mainland-island*-Konzept betont zu recht die Bedeutung der Größe, Qualität und räumlichen Anordnung von Habitaten. Aber die Vorstellung »ewig« sicherer *mainlands* dürfte in der Regel nicht haltbar sein. LEVINSs Konzept hingegen zeigt ganz klar, daß auch Ensemble kleiner Habitate eine funktionierende Populationsdynamik aufbauen können. Das heißt nicht, daß Populationen in der Natur so aufgebaut sein müssen. Es bedeutet aber, wie unser Fallbeispiel zeigt, daß *island*-Habitate nicht ohne jede Bedeutung für das regionale Überdauern einer Population sein dürften. Neben der Funktion als vernetzende Trittsteine (VERBOOM et al. 1993) sollte auch ihr möglicher *Puffereffekt* auf sich ändernde *mainlands*, die z.B. der Dynamik der Landschaft folgen, nicht unterschätzt werden. Die gegenwärtigen Diskussionen über Landschaftsfragmentierung und Schaffung von Trittsteinen bzw. Korridoren zu deren Überwindung verschleiern nämlich oft das Wesentliche: eine weitgehende Zerstörung eines *mainlands* für eine Art in der für sie relevanten Zeitskala (THOMAS 1994).

Auch unseren Ergebnisse haben gezeigt, daß in Zukunft insbesondere die Habitatsdynamik stärker in die Metapopulationstheorie integriert werden muß.

Danksagung

Wir danken Volker Grimm für zahlreiche Diskussionen und für hilfreiche Kommentare zu einer früheren Version dieses Artikels.

Literatur

- BROWN, J.H. & A. KODRIC-BROWN, 1977: Turn-over rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. – *Ecology* 58: 445–449.
- FRANK, K. Ausbreitung von Metapopulationen in einer korrelierten Umwelt – Eine Risiko-Analyse, eingereicht in Verh. der GfÖ (dieser Band)
- GRIMM, V., STELTER, C., REICH, M. & C. WISSEL, 1994: Ein Modell zur Metapopulationsdynamik von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae). – *Zeitschrift f. Ökologie u. Naturschutz* 3: 189–195.
- HARRISON, S., 1991: Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. – *Biol. Journ. Linnean Society* 42:73–88.
- HASTINGS, A. & S. HARRISON, 1994: Metapopulation dynamics and genetics. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* (in press).
- KÖHLER, 1993: Die Rotflügelige Ödlandschrecke, *Oedipoda germanica* (LATR.) (Orthoptera Saltatoria), in Thüringen. – *Landschaftspflege u. Naturschutz in Thüringen* 30(3): 67–73.
- LEVINS, R., 1969: Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. – *Bull. Entom. Soc. Am.* 15:237–40.
- MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967: The theory of island biogeography. – Princeton University Press, Princeton.
- REICH, M., 1991: Struktur und Dynamik einer Population von *Bryodema tuberculata* (Fabricius, 1775) (Saltatoria, Acrididae). – Dissertation, Universität Ulm, 105 S.
- STELTER, C., REICH, M., GRIMM, V. & C. WISSEL, 1994: Ein Modell zur Dynamik einer Metapopulation von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae): Kann diese Art überleben? – *Verh. Gesellschaft f. Ökologie* 23:383–390.
- THOMAS, 1994: Extinction, Colonization, and Metapopulations: Environmental Tracking by Rare Species – *Conservation Biology*, Vol.8, No.2, June 1994, 373–378
- VERBOOM, J., METZ, J.A.J. & E. MEELIS, 1993: Metapopulation models for impact assessment of fragmentation. – In : VOS, C.S. & P. OPDAM (eds.): *Landscape ecology of a stressed environment*. – Chapman and Hall, London: 172 – 191.
- WAGNER, G., 1994: Populationsökologische Untersuchungen an der Rotflügeligen Ödlandschrecke, *Oedipoda germanica* (LATR.) (Saltatoria: Acrididae) – eingereicht in Verh. der GfÖ (dieser Band)

Adresse

Dr. Uta Berger, Inst. für Ökologie
FSU Jena, Neugasse 23, D-07743 Jena,
bub@hpux.rz.uni-jena.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): Jetschke Gottfried, Berger Uta, Fröbe Holger, Hohmann Ralf

Artikel/Article: [Können Island-Habitate Populationen auf bedrohten Mainlands retten? - Ein Modell zu einem Fallbeispiel 193-200](#)