

Thomas Hovestadt

Die Bedeutung zufälligen Aussterbens für die Naturschutzplanung

Die Geschwindigkeit, mit der Arten von der Erdoberfläche verschwinden, nimmt ständig zu und hat ein Ausmaß erreicht, das in der gesamten Erdgeschichte keine Parallele findet (MYERS 1980; FRANKEL u. SOULÉ 1981, Kap.2; KING 1985; SIMBERLOFF 1986a). Dies gilt insbesondere für die Tropen, aber auch für Mitteleuropa. Zum Beispiel ist der Artenschwund bei Vögeln in der BRD ungebrochen, trotz einer mindestens hundertjährigen Geschichte des Naturschutzes (ERZ 1976; BERTHOLD et al. 1988). Es stellt sich somit die Frage, wie der Naturschutz wirksam den weiteren Verlust von Arten verhindern bzw. bei uns verlorengegangenen Arten in der Zukunft neue Chancen eröffnen kann.

1 Gefährdete Inselarten

Arten, die in ihrem Vorkommen auf eine oder wenige Inseln beschränkt waren, stellen einen besonders hohen Anteil der ausgestorbenen Arten (KING 1985; VERMEIJ 1984). Drei Faktoren tragen zu dieser Tatsache bei:

- anthropogene Einflüsse wie Zerstörung der Habitate, Jagd und das Einschleppen faunenfremder Organismen (ZISWILER 1967; KING 1985);
- erhöhte Anfälligkeit von Inselarten gegenüber solchen Eingriffen (SOULÉ 1983);
- die Tatsache, daß diese Arten nur durch eine oder wenige Populationen repräsentiert werden. Im Gegensatz zu kontinentalen Arten ist Aussterben einer Inselpopulation dann gleichbedeutend mit dem Aussterben der Art (SOULÉ 1983).

Tatsächlich ist Aussterben von Populationen auf einzelnen Inseln auch ohne menschliche Eingriffe nicht selten (SCHOENER 1983; TOFT u. SCHOENER 1983; DIAMOND 1984). Vergleichbare Befunde finden sich auch auf dem Festland. Zum Beispiel beobachteten Paul Ehrlich und seine Mitarbeiter (EHRlich et al. 1972 und 1980) wiederholt Aussterben und Neugründungen von Schmetterlingspopulationen in Kalifornien. Ähnliches fanden Holmes und Mitarbeiter für diverse Vogelarten in britischen Laubwaldfragmenten (HOLMES et al. 1986).

Das Vorkommen der meisten Arten ist demnach nicht statisch, sondern einem ständigen Wechsel in seiner räumlichen Ausdehnung unterworfen. Erst in Folge zunehmender Verkleinerung und Fragmentierung kontinentaler Lebensräume, verbunden mit einer entsprechenden Verinselung des Vorkommens vieler Arten, gewinnt das Aussterben lokaler Populationen Bedeutung für den Naturschutz.

2 Warum sterben Populationen aus?

SHAFFER (1981) nennt zwei Kategorien von Ursachen, die zum Aussterben von Populationen führen können. Einerseits handelt es sich um systematische Prozesse, wie z. B. Jagd, Habitatzerstörung, Umweltverschmutzung oder langfristige Klimaveränderungen, andererseits um zufällige Ereignisse, die eine Population auch in einem geeigneten Habitat zum Aussterben bringen können. Voraussetzung für wirkungsvollen Naturschutz ist das Aufdecken und Unterbinden von systematischen Einflüssen, die die Existenz einer

Art bedrohen. Die Beantwortung der Frage nach der Größe der Flächen, die für den wirkungsvollen Schutz einzelner Arten erforderlich sind, setzt ein Verständnis der zufälligen Ereignisse, die das Überleben einer Population beeinflussen, voraus. Mit diesen Faktoren befaßt sich der vorliegende Artikel.

Als Beispiel, wie unvorhersehbare Ereignisse zum Aussterben einer Population führen können, mag das Schicksal des ostamerikanischen Präriehuhnes (*Tympanuchus cupido cupido*) dienen (Abb.1; nach Angaben aus SIMBERLOFF 1986b). Am 11.3.1932 wurde das einzige verbliebene Männchen dieser Art zum letzten Mal auf der kleinen Insel Martha's Vineyard gesehen, obwohl bereits seit 1908 weder Jagd noch Veränderung des Habitats die dort existierende Restpopulation beeinträchtigt.

3 Voraussetzungen für langfristiges Überleben einer Population

Das Los des ostamerikanischen Präriehuhns weist uns darauf hin, daß die Population einer Art auch in einem geeigneten und beständigen Habitat groß genug sein und damit über genügend Platz verfügen muß, um langfristig zu bestehen. Wie groß ist „groß genug“? In den letzten Jahren entstand das theoretische Konzept der „Minimum Viable Population“ (MVP), das es erlaubt, diese Frage quantitativ zu untersuchen: Eine MVP für eine bestimmte Art in einem bestimmten Habitat ist die kleinste isolierte Population mit einer definierten Überlebenschance unter Berücksichtigung der absehbaren Effekte von demographischen und genetischen Zufallsprozessen, Umweltschwankungen und Naturkatastrophen auf die Population (nach SHAFFER 1981).

Zwei Bestandteile dieser Definition benötigen weitere Erklärungen:

– das Überlebenskriterium und

– die vier genannten Unsicherheitsfaktoren.

Die Festlegung eines Überlebenskriteriums wäre z. B.: „Die Population soll so groß sein, daß sie mit einer Wahrscheinlichkeit von 95 % die nächsten 100 Jahre überdauert.“ Sie ist im wesentlichen willkürlich und in der Definition austauschbar. Das festgelegte Überlebenskriterium bestimmt sich aus fachlichen Gesichtspunkten, vor allem aber aus den Zielen, die sich die Gesellschaft für den Naturschutz gesetzt hat.

Die Auswirkungen der vier von Shaffer genannten Unsicherheitsfaktoren auf die Überlebenswahrscheinlichkeit einer isolierten Lokalpopulation werden nachfolgend behandelt (vgl. Abb.2a).

3.1 Überleben als isolierte Lokalpopulation

3.1.1 Demographische Zufallsprozesse

Zufallsbedingte individuelle Unterschiede im Überleben und Fortpflanzungserfolg führen zu Schwankungen verschiedener für die Population charakteristischer Parameter wie Geschlechterverhältnis, Aufbau der Alterspyramide und Geburten- und Todesrate (SHAFFER 1981; SIMBERLOFF 1986b). Werden z. B. pro Generation N Nachkommen produziert, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß alle Individuen vom selben Geschlecht sind, $1/2^{N-1}$. Die Gefahr des Aussterbens allein infolge eines solchen Ereignisses ist für kleine

Populationen erheblich höher als für große Populationen. Im Falle der Präriehühnpopulation waren 11 der 13 letzten Individuen Männchen. Erhöhung des Anteils von männlichem Nachwuchs könnte auch ein Ergebnis von Inzucht sein (s.u.). Für Populationen mit mehr als 20 Individuen besteht nur eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit, infolge demographischer Zufallsprozesse auszusterben (MacARTUR u. WILSON 1967; RICHTER-DYN u. GOEL 1972).

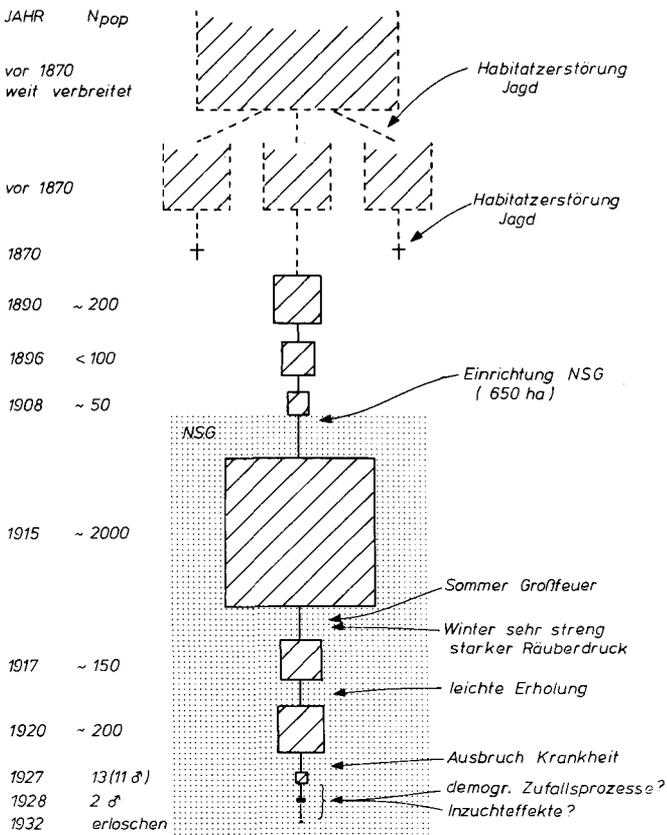


Abb. 1: Entwicklung der Populationsgröße (N_{pop} , dargestellt durch die schraffierten Kästen) der letzten ostamerikanischen Population von Präriehühnern (*Tymanuchus cupido cupido*) zwischen 1870 und 1932. Im Jahre 1908 wurde ein bewachtes Naturschutzgebiet eingerichtet. Verschiedene Prozesse oder Ereignisse (Pfeile) waren in ihren Auswirkungen so gravierend, daß die Population im Jahre 1932 ausstarb. Ursprünglich war die Art häufig und im gesamten Osten Nordamerikas verbreitet.

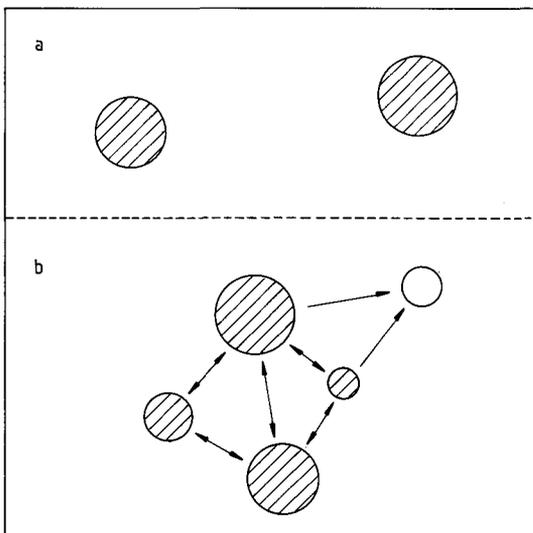


Abb. 2: Schematische Darstellung von a) zwei isolierten Lokalpopulationen und b) einer Metapopulation, die aus mehreren Subpopulationen besteht. In einem der Habitats ist die Subpopulation ausgestorben (leerer Kreis), kann aber durch Wiederbesiedlung neu gegründet werden.

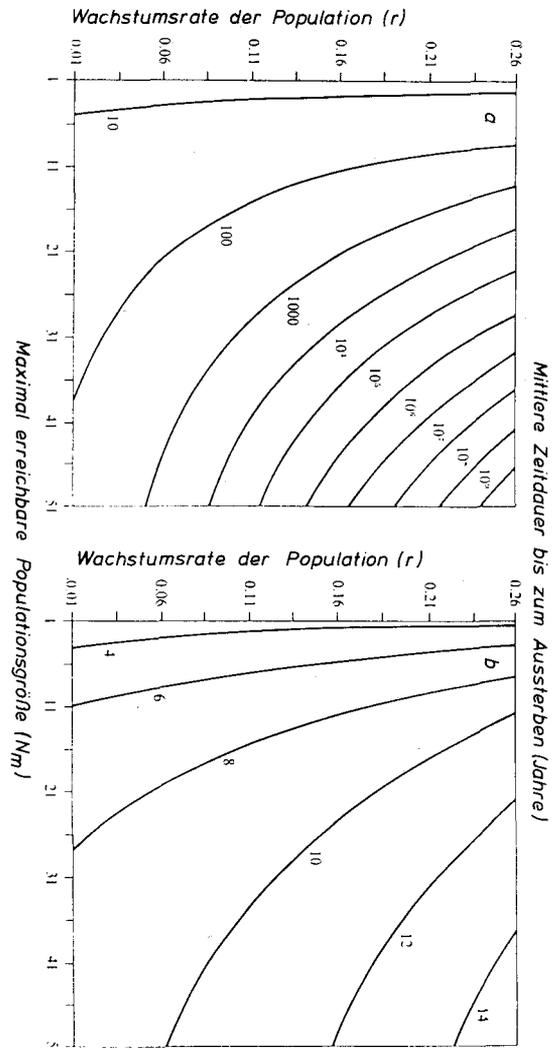


Abb. 3: Ergebnis einer Computersimulation zur Auswirkung von a) demographischer und b) umweltbedingter Varianz auf die durchschnittliche Überlebenszeit der Population (Konturlinien) in Abhängigkeit von der mittleren Wachstumsrate (r) und der maximal erreichbaren Populationsgröße N_m . Aus der Abbildung ist klar zu entnehmen, daß sich Schwankungen in den Umweltbedingungen wesentlich stärker auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Population auswirken als demographische Schwankungen (aus GOODMAN 1987).

3.1.2 Zufällige Schwankungen in der Umwelt

Die Umweltbedingungen, denen eine Population ausgesetzt ist, verändern sich ständig, ohne daß damit eine grundsätzliche Veränderung der Umwelt verbunden wäre. Ungewöhnlich kalte Winter treffen die Population hart, oder ein reichhaltiges Angebot an Nahrung ermöglicht ein Anwachsen der Population; Räuber und Parasiten sind häufig oder selten. Das Auftreten dieser Ereignisse ist nicht vorhersehbar, also „zufällig.“ Es hängt sowohl von den betrachteten Umweltfaktoren als auch von der Ausdehnung der Population ab, ob alle oder nur ein Teil der Individuen von einem solchen Ereignis betroffen werden. Auch hier kann das Schicksal der Präriehühner auf Martha's Vineyard als praktisches Beispiel dienen. Ein besonders strenger Winter in Verbindung mit einer ungewöhnlich hohen Zahl von Habichtsen reduzierte die Population drastisch. Drei Jahre später markierte der Ausbruch einer Krankheit „den Anfang vom Ende“ für die Population.

Mit Hilfe einer Computersimulation verglich GOODMAN (1987) die Auswirkungen von demographischen und umweltbedingten Zufallschwankungen auf die Überlebenswahrscheinlichkeit einer lokalen Population. Unter dem Einfluß demographischer Schwankungen wächst die Überlebenswahrscheinlichkeit einer Population mit ansteigender Individuenzahl exponentiell an (Abb. 3a). Bei Einwir-

demnach – gemäß den bisherigen Erkenntnissen – Ne nicht dauerhaft unter einen Wert von 500 und kurzfristig nicht unter einen Wert von 50 absinken. Um dieses Ziel zu erreichen, müssen in der Praxis zum Teil erheblich umfangreichere tatsächliche Populationsgrößen aufrechterhalten werden (s.o.). Für den amerikanischen Weißwedelhirsch läge die kritische Grenze bei mindestens 5000 Individuen (langfristig) und 500 Individuen (kurzfristig).

Zur Bestimmung der Individuenzahl einer MVP ist es erforderlich, sämtliche Faktoren, die Größe und genetische Zusammensetzung beeinflussen, zu erfassen, insgesamt in ihren Auswirkungen auf die Überlebenswahrscheinlichkeit einer Population einer bestimmten Art in einem bestimmten Habitat zu bewerten und diese Bewertung mit einem vorgegebenen Schutzziel zu vergleichen. Aus dem so gewonnenen Wert ergibt sich unter der Berücksichtigung des Raumanspruches (Habitat, Aktionsraumgröße, Sonderansprüche usw.) der Individuen der Flächenanspruch einer MVP. Schließlich sollten Maßnahmen formuliert werden, die geeignet sind, die erforderlichen Flächen bereitzustellen (Abb.4). Die ersten beiden Schritte sind Bestandteil einer „Population Vulnerability Assessment (PVA)“ (GILPIN u. SOULÉ 1986), in etwa mit: „Abschätzung der Populationsgefährdung“ zu übersetzen. Entscheidend ist dabei, daß nicht nur jeder einzelne Risikofaktor für sich, sondern auch ihre wechselseitigen Interaktionen berücksichtigt werden (SHAFFER 1987; GILPIN 1987). Voraussetzung dafür ist sowohl detailliertes Wissen über die Biologie einer Art (Langzeituntersuchungen!) als auch ein umfassendes theoretisches Fundament.

PVAs werden in den USA in zunehmenden Maße durchgeführt (Americ. Inst. of Biol. Sciences Jahresversammlung 1988, Davis CA) und finden Eingang in die praktische Naturschutzplanung. SHAFFER (1983) schätzt die MVP der isolierten Grizzlypopulation (95 % Überlebenswahrscheinlichkeit für die nächsten 100 Jahre) im Yellowstone-Nationalpark bei Berücksichtigung von demographischen Zufallsprozessen und den normalen Umweltschwankungen auf etwa 50–90 Individuen mit einem Flächenanspruch von bis zu 13 000 km². Nach GILPIN (1987, S. 132) weist eine sich verringere Fortpflanzungsrate in dieser Population inzwischen auf negative Inzuchteffekte hin. Es ist zu erwarten, daß die großen Brände im Sommer 1988 die Population spürbar beeinträchtigt haben.

3.2 Überleben als Metapopulation

Viele Tierarten existieren in fleckhaft verteilten Lokalpopulationen, die jedoch untereinander, zumindest gelegentlich, in Individuenaustausch stehen. Ein derartiges Netzwerk von Lokalpopulationen (= Subpopulationen) bezeichnet man als eine Metapopulation (LEVINS 1970; SHAFFER 1985; Abb.2b). Der Schutz einer Population ist möglich, indem die dauerhafte Existenz einer Metapopulation gesichert, das gelegentliche Aussterben von einzelnen Subpopulationen aber toleriert wird. Wie schon bei der Erläuterung der Auswirkungen von Naturkatastrophen angedeutet, sind einzelne Lokalpopulationen mancher Arten grundsätzlich nicht dauerhaft existenzfähig. Solche Arten können somit nur als Metapopulation langfristig geschützt werden. Neben den anderen biologischen Parametern, die die Existenzfähigkeit einer Lokalpopulation bestimmen, spielt für das Überleben einer Metapopulation die Verbreitungsfähigkeit (Migration und Dispersal: Entfernung und Erfolg) der betrachteten Art eine entscheidende Rolle. Geeignete Habitate müssen häufig genug sein und ausreichend nah beieinander liegen, um die dauerhafte Existenz der Metapopulation zu sichern. Aussagen zum Flächenanspruch schließen demnach Angaben über Zahl und Lage (Entfernung) der Habitate mit ein (Abb.4).

Es hängt sowohl von der Biologie der betrachteten Art als auch von der derzeitigen Verbreitung ab, ob die Sicherung einer Metapopulation oder einer einzelnen Lokalpopulation erforderlich bzw. möglich ist. Arten, denen Anpassungen zur Überbrückung von Habitatlücken fehlen, wie z.B. viele Waldarten, finden wir selten als Metapopulation. Metapopulationen sollten immer erhalten werden, wenn es die Bedingungen erlauben, da sie grundsätzlich mehr Sicherheit gegenüber den Auswirkungen von Naturkatastrophen und Epidemien bieten und darüber hinaus eine größere Flexibilität in der Naturschutzplanung ermöglichen.

Als Beispiel für eine Metapopulation mögen die von Paul Ehrlich und seinen Mitarbeitern untersuchten Schmetterlingpopulationen in Kalifornien dienen (EHRlich et al. 1972 und 1980; EHRlich u. MURPHY 1987). Je nach klimatischen Bedingungen sterben einzelne Lokal-

populationen dieser Schmetterlinge aus, während andere Populationen gerade unter diesen Bedingungen florieren (Abb.5). Eine Wiederbesiedlung der geeigneten Habitate erfolgte von den überlebenden Lokalpopulationen aus.

Ein umfassender Versuch, Größe und geometrische Konfiguration einer überlebensfähigen Metapopulation in der Praxis zu bestimmen, wurde und wird bei der Auseinandersetzung um den Schutz des Fleckenkauzes, *Strix occidentalis*, im Nordwesten der USA unternommen (GUTIÉRREZ u. CAREY 1985; SIMBERLOFF 1987; LANDE 1988). Anlaß für diese Untersuchung war der Konflikt zwischen

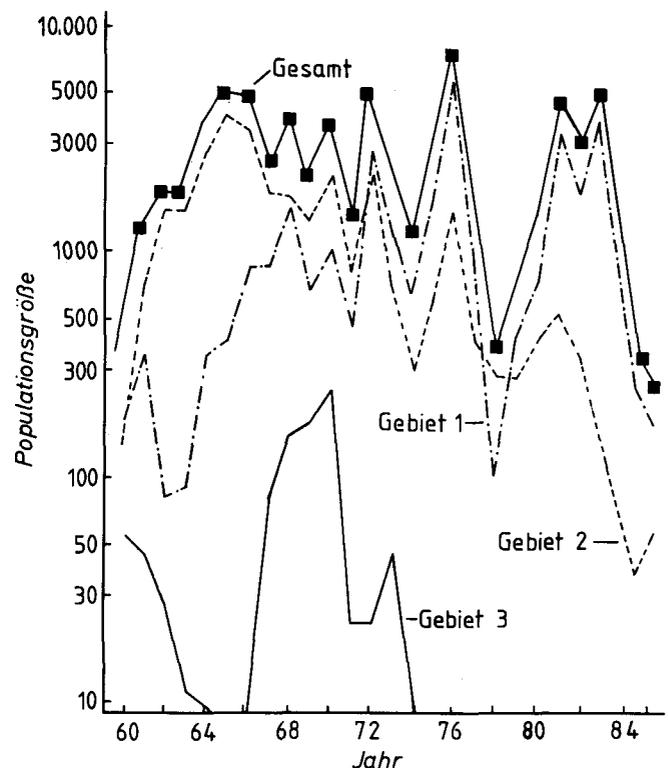
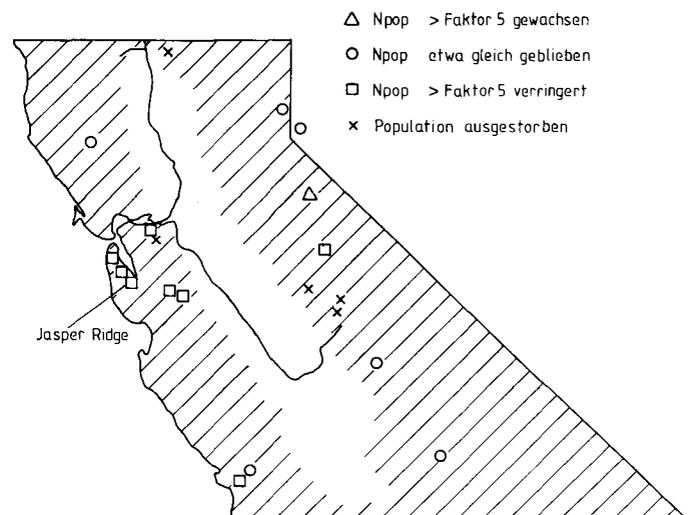


Abb.5: Die Populationsdynamik des Scheckenfalters *Euphydryas editha* (Lepidoptera) in Kalifornien.

a) Die Auswirkung der „Dürre“ von 1975–1977 auf die verschiedenen Populationen. Vor allem Populationen in höheren Gebirgslagen wurden durch die Trockenheit begünstigt, während tiefergelegene Populationen in ihrer Größe abnahmen oder ausstarben (überarbeitet aus EHRlich et al. 1980).

b) Die Schwankungen in der Populationsgröße der genauer untersuchten Metapopulation von Jasper Ridge zwischen 1961 und 1985. Die Subpopulation in Gebiet 3 starb in diesem Zeitraum zweimal aus, einmal davon 1975, während der Trockenperiode (überarbeitet aus EHRlich u. MURPHY 1987).

Naturschützern und Vertretern der Holzindustrie. Mit anwachsender Kenntnis über die Biologie des Fleckenkauzes stieg die Abschätzung der Gesamtfläche alter Nadelwälder, die zu seinem Schutz erforderlich sind, ständig an. 1985 lag der geforderte Wert bei 13 000 km²; nach den neusten theoretischen Überlegungen von LANDE (1988) reicht vermutlich auch diese Fläche zur Erhaltung einer beständigen Metapopulation noch nicht aus.

4 Schlußfolgerungen für die Praxis

Das Konzept der MVP ist noch relativ neu. Insbesondere hinsichtlich der konkreten Anwendung steht die Entwicklung erst in den Anfängen. Sowohl in den theoretischen Grundlagen als auch bei der Modellbildung bestehen noch erhebliche Lücken. Gravierender ist jedoch der Mangel an detaillierten ökologischen Langzeituntersuchungen, die für die Beschaffung des notwendigen Datenmaterials unabdingbar sind.

Nach derzeitigem Wissen bietet das MVP-Konzept die einzige Möglichkeit, um zu quantitativen Aussagen über die Flächenanforderungen des Naturschutzes zu kommen. Die Ableitungen aus der Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeographie haben sich bislang als nicht für die Naturschutzplanung relevant erwiesen (siehe dazu z.B. PICTON 1979; SIMBERLOFF u. ABLE 1976 und 1982; GILBERT 1980; REICHOLF 1982; BLAKE u. KARR 1984; SHAFFER u. SAMSON 1985; QUINN u. HARRISON 1988) und werden zur Zeit kaum weiter verfolgt. Thomas Lovejoy und seine Mitarbeiter versuchen derzeit, auf rein empirischem Weg den Zusammenhang zwischen Arten- und Flächenverlust in Brasiliens Regenwäldern zu ermitteln (LOVEJOY 1980), wobei die Artenzahl in den Tropen überhaupt noch schwer einzuschätzen ist. Dieses Experiment im Amazonasgebiet ist das einzige mir zur Zeit bekannte seiner Art.

Die Bedeutung des MVP-Konzeptes bei Bemühungen zum Schutz einzelner Arten ist evident; es besteht derzeit aber auch weitgehend Einigkeit, daß der Schutz ganzer Ökosysteme über den Schutz ausgewählter Zielarten möglich ist (SOULÉ u. SIMBERLOFF 1986; SOULÉ 1987; AIBS-Konferenz 1988) und somit auch für diese Aufgabe das MVP-Konzept Anwendung findet.

Es erscheint für die praktische Anwendung zunächst notwendig, durch vereinfachende Modellannahmen zu groben Abschätzungen der erforderlichen Populationsgrößen und des Flächenanspruches zu kommen, ohne dadurch detaillierte Untersuchungen ersetzen zu können. BELOVSKY (1987) versucht, in Anlehnung an das Modell von GOODMAN (1987), aus bekannten Beziehungen zwischen Körpergröße, Nahrungsweise, Wachstumsraten und deren Schwankungen und Raumanspruch eine allgemeine Regel für die Bestimmung der MVP und den zugehörigen Flächenanspruch herzuleiten.

Das Wissen über das Ausmaß der Schwankungen in der Populationsgröße könnte erste vorsichtige Ableitungen von MVPs ermöglichen. Zum Beispiel hält REMMERT (1979) für den langfristigen Schutz von Grillenpopulationen in Mittelfrankengebiete erforderlich, die 60- bis 70tausend Individuen beherbergen können, da selbst in solchen Gebieten die Populationsgröße regelmäßig auf wenige hundert Exemplare absinkt. Derartige Abschätzungen können als Grundlage für erste Handlungsanweisungen dienen, die durch eine begleitende Forschung ständig auf ihren Erfolg kontrolliert und verbessert werden. Es ist Aufgabe der Biologen, in der Zukunft praktikable Anweisungen für die Ausführung von PVAs bereitzustellen bzw. sich an der Ausführung derartiger Untersuchungen für ausgewählte Arten in Zusammenarbeit mit den Naturschutzinstitutionen aktiv zu beteiligen.

Die in diesem Artikel vorgebrachten Argumente bzw. Befunde belegen, daß Populationsengrößen von mehreren hundert bis zu einigen hunderttausend Individuen nötig sein werden, um das langfristige Überleben einer Population oder Metapopulation zu ermöglichen. Damit wird klar, daß viele gefährdete Arten kritische Grenzen eindeutig unterschritten haben und die existierenden Naturschutzgebiete in der BRD auch nicht annähernd groß genug sind, um den Artenschwund bremsen oder sogar stoppen zu können.

Vorübergehend können geeignete Managementmaßnahmen vor allem die genetische Situation kleiner Populationen verbessern, und eine Erholung sehr kleiner Populationen ist möglich, wie das Anwachsen der Steinbockpopulationen in den Alpen (HARTL 1986) oder die Erholung des Bestandes des See-Elefanten (BONNELL u. SELANDER 1974) belegen. Auf Dauer kann aber nur die Bereitstel-

lung ausreichend großer Flächen die Existenz der Artenvielfalt sichern. Dies ist kaum noch durch die Schaffung von Naturschutzgebieten, sondern nur durch konsequente Berücksichtigung des Naturschutzes auf den gesamten, nicht überbauten Flächen der Bundesrepublik Deutschland möglich.

Ich glaube, daß die Anwendung des MVP-Konzepts eine Stärkung der Position des Naturschutzes ermöglicht, einerseits, weil Naturschützer die Möglichkeit haben, nach quantitativen Gesichtspunkten zwischen Planungsalternativen zu entscheiden, andererseits, weil das MVP-Konzept eine eindeutige Trennung zwischen politischen Zielvorgaben und deren fachlicher Umsetzung ermöglicht. Darüber hinaus verankert die Anwendung des MVP-Konzepts die Bedeutung der dynamischen Eigenschaften von natürlichen Systemen in der Naturschutzplanung. Die Auswahl von Flächen sollte sich weniger nach der aktuellen als nach der zukünftigen Bedeutung der Fläche für die Erhaltung einer Art richten.

Danksagung

Ich danke Michael Mühlenberg, Johannes Röser und Alexandra Schuster für ihre konstruktive Kritik, die viel zur Verbesserung dieses Manuskriptes beigetragen hat. Die Ausführung des Forschungsprojektes wird durch Mittel des Bundesministeriums für Forschung und Technologie ermöglicht.

Literatur

- BEARDMORE, J.A. (1983): Extinction, survival, and genetic variation. In: Genetics and conservation, pp. 125-151. SCHONEWALD-COX, C.M., CHAMBERS, S.M., MACBRYDE, B. u. THOMAS, L. (eds.), Menlo Park CA, Benjamin.
- BELOVSKY, G.E. (1987): Extinction models and mammalian persistence. In: Viable populations for conservation, pp. 35-57. SOULÉ, M.E. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- BERTHOLD, P., QUERNER, U. u. WINKLER, H. (1988): Vogelschutz: 100 Jahre lang bis in die „roten Zahlen“ – ein neues Konzept ist unerlässlich. *Natur und Landschaft* 63 (1), 5-8.
- BLAKE, J.G. u. KARR, J.R. (1984): Species composition of bird communities and the conservation benefit of large versus small forests. *Biol. Cons.* 30, 173-187.
- BONNELL, M.L. u. SELANDER, R.K. (1974): Elephant seals: genetic variation and near extinction. *Science* 184, 908-909.
- CHARLESWORTH, D. u. CHARLESWORTH, B. (1987): Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 237-268.
- CHEPKO-SADE, B.D. u. SHIELDS, W.M. (1987): The effects of dispersal and social structure on effective population size. In: Mammalian dispersal patterns, pp. 287-321. CHEPKO-SADE, B.D. u. HALPIN, Z.T. (eds.), Chicago, Univ. of Chicago Press.
- DIAMOND, J.M. (1984): „Normal“ extinctions of isolated populations. In: Extinctions, pp. 191-246. NITECKI, M.H. (ed.), Chicago, Univ. of Chicago Press.
- EHRlich, P.R., BREEDLOVE, D.E., BRUSSARD, P.F. u. SHARP, M.A. (1972): Weather and the regulation of subalpin populations. *Ecology* 53, 243-247.
- EHRlich, P.R., MURPHY, D.D., SINGER, M.C., SHERWOOD, C.B., WHITE, R.R. u. BROWN, I.L. (1980): Extinction, Reduction, Stability and Increase: The responses of the Checkerspot Butterfly (*Euphydryas*) Populations to the California Drought. *Oecologia* 46, 101-105.
- EHRlich, P.R. u. MURPHY, D.D. (1987): Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies. *Conservation Biol.* 1, 122-131.
- ERZ, W. (1976): Über Veränderungen der Brutvogelfauna in der BRD. *Schr.-R. f. Vegetationsk.* 10, 255-267.
- EWENS, W.J., BROCKWELL, P.J., GANI, J.M. u. RESNICK, S.I. (1987): Minimum viable populations size in the presence of catastrophes. In: Viable populations for conservation, pp. 59-68. SOULÉ, M.E. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- FRANKEL, O.H. u. SOULÉ, M.E. (1981): Conservation and evolution. Cambridge, Cambridge University Press.
- FRANKLIN, I.R. (1980): Evolutionary change in small populations. In: Conservation Biology: an evolutionary ecological perspective, pp. 135-149. SOULÉ, M.E. u. WILCOX, B.A. (eds.), Sunderland MA, Sinauer.
- GILBERT, F.S. (1980): The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeog.* 7, 209-235.
- GILPIN, M.E. (1987): Spatial structure and population vulnerability. In: Viable populations for conservation, pp. 125-139. SOULÉ, M.E. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- GILPIN, M.E. u. SOULÉ, M.E. (1986): Minimum viable populations: processes of species extinction. In: Conservation biology. The science of scarcity and diversity, pp. 19-34. SOULÉ, M.E. (ed.), Sunderland Mass., Sinauer Ass.

kung veränderlicher Umweltbedingungen ist der Anstieg in der Überlebenswahrscheinlichkeit wesentlich geringer und nur noch linear (Abb.3b).

3.1.3 Naturkatastrophen

Überschwemmungen, Lawinen oder – wie im Falle der Präriehühner – Feuer können einzelne Lokalpopulationen völlig auslöschen bzw. mit einem Schlag erheblich reduzieren. EWENS et al. (1987) weisen darauf hin, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Population, eine Naturkatastrophe zu überleben, häufig stärker durch die räumliche Ausdehnung der Population als durch die Zahl der Individuen bestimmt wird. Unter Umständen ist eine einzelne Population somit nicht in der Lage, ein festgelegtes Überlebenskriterium zu erfüllen (SHAFFER 1987). In diesem Fall ist es für einen erfolgreichen Schutz der Art unbedingt erforderlich, mehrere Lokalpopulationen zu erhalten. Grundsätzlich betrachtet, sind Naturkatastrophen Bestandteil der Schwankungen in den Umweltbedingungen. Allein aus pragmatischen Gesichtspunkten ist es günstiger, Naturkatastrophen als eigene Kategorie von Unsicherheitsfaktoren zu berücksichtigen. Während „normale“ Schwankungen in den Umweltbedingungen in ökologischen Untersuchungen miterfaßt werden (können), treten die definitionsgemäß seltenen Katastrophen selbst in Langzeituntersuchungen meist nicht in Erscheinung. Es wird in vielen Fällen der Auswertung historischer Überlieferungen und der Intuition des Forschers überlassen bleiben, die Häufigkeit und Auswirkungen von denkbaren Naturkatastrophen abzuschätzen.

3.1.4 Genetische Zufallsprozesse

Neben Selektion und Mutation verändert die zufällige Auswahl des genetischen Materials einer Generation aus dem Genpool der vorherigen Generation die Häufigkeit einzelner Allele in einer Population. Diesen Vorgang nennt man „genetische Drift.“ Die wesentliche Konsequenz genetischer Drift ist der Verlust von genetischer Vielfalt aus der Population, da die Frequenz einzelner Allele auf 0 sinken kann und diese Allele somit endgültig für die Population verloren sind.

Je kleiner eine Population, um so stärker wird die Bedeutung der genetischen Drift für die genetische Zusammensetzung einer Population (FRANKLIN 1980; FRANKEL u. SOULÉ 1981; LANDE u. BARROWCLOUGH 1987). Das Ausmaß der genetischen Drift richtet sich nicht nach der tatsächlichen Populationsgröße, also nach der Gesamtzahl aller Individuen, sondern nach der „effektiven Populationsgröße (Ne)“, nämlich dem Anteil der Individuen in der Population, die sich tatsächlich fortpflanzen. Diese Zahl, Ne, muß noch korrigiert werden, um – unter anderen Faktoren – die Auswirkungen von Unterschieden beim Fortpflanzungserfolg, Unerwogenheiten im Geschlechterverhältnis oder Schwankungen in der Populationsgröße zu berücksichtigen. Eine umfassende Erklärung, wie sich Ne aus der tatsächlichen Populationsgröße berechnen läßt, findet sich z.B. bei LANDE u. BARROWCLOUGH (1987), CHEPKO-SADE u. SHIELDS (1987) oder in Lehrbüchern der Populationsgenetik. Für die Praxis ist wichtig festzuhalten, daß Ne meistens erheblich unter der tatsächlichen Populationsgröße liegt, zum Beispiel beim amerikanischen Weißwedelhirsch um den Faktor 10 oder bei der afrikanischen Zwergmanguste um den Faktor 2–5 (CHEPKO-SADE u. SHIELDS 1987).

Sinkt der Bestand einer Population nur vorübergehend ab („Flaschenhals“) so verschwinden zwar einige seltene Gene aus der Population; insgesamt gesehen, verändert sich der Heterozygotiegrad der Individuen in der Population aber kaum (FRANKEL u. SOULÉ 1981). Eine andauernde Reduktion der Populationsgröße, nach vorläufigen Schätzungen unter einen Wert von $Ne = 500$ (FRANKLIN 1980; LANDE u. BARROWCLOUGH 1987) führt jedoch zu einem umfassenden Verlust an genetischer Information aus der Population. Eine derartig genetisch verarmte Population ist nicht mehr so gut in der Lage, auf Änderungen in den Umweltbedingungen adaptiv zu reagieren (BEARDMORE 1983).

Eine anhaltende Reduktion der Populationsgröße hat wahrscheinlich in der Vergangenheit beim Gepard stattgefunden. Tatsächlich sind Geparde genetisch so gleich, daß Hauttransplantationen zwischen einzelnen Geparden beliebig möglich sind, ohne Immunreaktionen auszulösen. Geparde sind im Vergleich zu anderen Raubkatzen ungewöhnlich krankheitsanfällig, haben eine geringe Fruchtbarkeit und weisen sowohl in Gefangenschaft als auch in freier Wildbahn besonders hohe Jungensterblichkeit auf (O'BRIEN et al. 1986).

In kleinen Populationen steigt zwangsläufig das Ausmaß an Inzucht an und erreicht in Populationen mit Ne unter 50 erhebliche Bedeutung (FRANKEL u. SOULÉ 1981). Inzucht führt bei Arten, bei denen normalerweise keine Inzucht stattfindet, zu einer Reduktion des Heterozygotiegrades der Individuen und damit zu vermehrter Expression von homozygot nachteiligen Genen. Sowohl in Gefangenschaft (RALLS u. BALLOU 1983) als auch in freier Wildbahn (CHARLESWORTH u. CHARLESWORTH 1987) führt Inzucht zum Teil zu drastischen Fitnessverlusten. Ein Anstieg des Inzuchtkoeffizienten um 10% ist häufig mit einer entsprechenden Reduktion des Fortpflanzungserfolges um bis zu 25% verbunden (FRANKEL u. SOULÉ 1981). Die Störungen im Paarungsverhalten, der geringfügige Anstieg der Population zwischen 1917 und 1920 und das verschobene Geschlechterverhältnis in der Präriehuhnpopulation können als Anzeichen von Inzucht verstanden werden. In der Bundesrepublik erscheinen in erster Linie die selten gewordenen größeren Säugetierarten gefährdet, es gibt bislang aber kaum verfügbare Daten.

Während der Verlust genetischer Vielfalt durch genetische Drift ein schleichender Prozeß ist, können in kleinen Populationen negative Inzuchteffekte rasch an Bedeutung gewinnen. In einer MVP sollte

Gesellschaftliche Zielsetzung

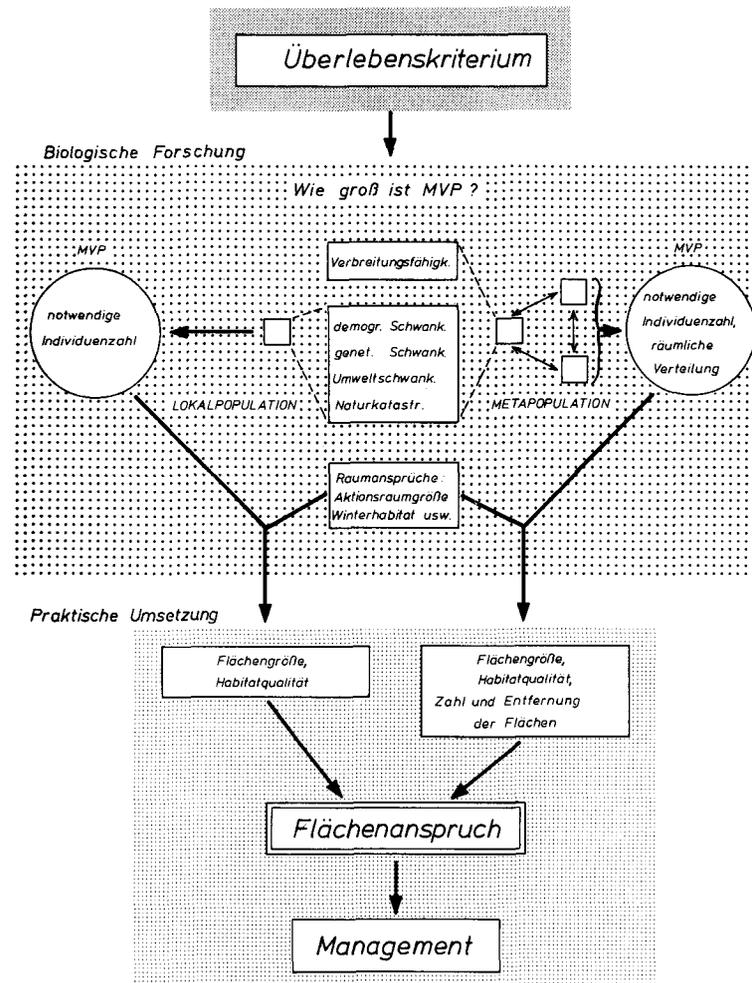


Abb.4: Die Angabe einer Minimalfläche für einen erfolgreichen Artenschutz ist nur in Abhängigkeit von einem gesellschaftlich bestimmten Überlebenskriterium (= für eine Population angestrebte Wahrscheinlichkeit, einen bestimmten Zeitraum zu überleben) möglich, nicht aber aus der Biologie einer Art an sich. Es ist Aufgabe der biologischen Forschung, aus den populationsbiologischen Eigenschaften der betrachteten Population einer bestimmten Art die minimale Größe einer Lokal- oder Metapopulation zu ermitteln, die das festgelegte Überlebenskriterium erfüllt. Zusammen mit dem Wissen über den Raumanspruch einer Reproduktionseinheit (z.B. Brutpaar, Rudel usw.) ergibt sich aus dieser Größe der minimale Flächenbedarf, der für das Erreichen des angestrebten Schutzzieles erforderlich ist.

- GOODMAN, D. (1987): The demography of chance extinction. In: Viable populations for conservation, pp. 11-34. SOULÉ, M.E. (ed.). Cambridge, Cambridge University Press.
- GUTIÉRREZ, R.J. u. CAREY, A.B. (eds.) (1985): Ecology and management of the spotted owl in the Pacific north-west. United States Forest Service Technical Report PNW - 185.
- HARTL, G.B. (1986): Steinbock und Gemse im Alpenraum – genetische Variabilität und biochemische Differenzierung zwischen den Arten. Z. f. Zool. Systematik und Evolutionsforschung 24, 315-320.
- HOLMES, R.T. u. SHERRY, T.W. (1986): Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: long-term trends at Hubbard Brook. Ecol. Monogr. 56, 201-220.
- KING, W.B. (1985): Island birds: will the future repeat the past? In: Conservation of island birds, pp. 3-15. MOORS, P.J. (ed.), Cambridge, IGBP Technical Publication No.3.
- LANDE, R. (1988): Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). Oecologia 75, 601-607.
- LANDE, R. u. BARROWCLOUGH, G.F. (1987): Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: Viable populations for conservation, pp. 87-123. SOULÉ, M.E. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- LEVINS, R. (1970): Extinction. In: Some mathematical questions in biology, pp. 77-107. GUSTENHAVER, M. (ed.) Providence RI, American Mathematical Society.
- LOVEJOY, T. (1980): Discontinuous wilderness: minimum areas for conservation. Parks 5, 13-15.
- MACARTHUR, R.H. u. WILSON, E.O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton New Jersey, Princeton University Press, 203 S.
- MYERS, N. (1980): Conservation of tropical moist forest. Washington D.C., National Research Council.
- O'BRIEN, S.J., WILDT, D.E. u. BUSH, M. (1986): Genetische Gefährdung des Gepards. Spektr. Wissensch. 7/1986, 64-72.
- PICTON, H.D. (1979): The application of insular biogeographic theory to the conservation of large mammals in the northern rocky mountains. Biol. Conserv. 15, 73-79.
- QUINN, J.F. u. HARRISON, S.P. (1988): Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. Oecologia 75, 132-140.
- RALLS, K. u. BALLOU, J. (1983): Extinction: lessons from zoos. In: Genetics and Conservation, pp. 164-184. SCHONEWALD-COX, C.M., CHAMBERS, S.M., MCBRYDE, B. u. THOMAS, L. (eds.), Menlo Park, CA, Benjamin/Cummings.
- REICHHOLF, J. (1980): Die Arten-Areal-Kurve bei Vögeln in Mitteleuropa. Anz. Orn. Ges. Bayern 19, 13-26.
- REMMERT, H. (1979): Grillen – oder wie groß müssen Naturschutzgebiete sein? Nationalpark 1, 6-9.
- RICHTER-DYN, N. u. GOEL, N.S. (1972): On the extinction of a colonizing species. Theor. Pop. Biol. 3, 406-433.
- SCHOENER, T.W. (1983): Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data. Oikos 41, 372-377.
- SHAFFER, M.L. (1981): Minimum population sizes for species conservation. BioScience 31, 131-134.
- SHAFFER, M.L. (1983): Determining minimum viable population size for the grizzly bear. Int. Conf. Bear Res. Manag. 5, 133-139.
- SHAFFER, M.L. (1985): The metapopulation and species conservation: the special case of the northern spotted owl. In: Ecology and Management of the Spotted Owl in the Pacific Northwest, pp. 86-99. GUTIÉRREZ, R.J. u. CAREY, A.B. (eds.), Portland, OR: U.S.D.A. Forest Service, 86-99.
- SHAFFER, M.L. (1987): Minimum viable populations: coping with uncertainty. In: Viable populations for conservation, pp. 69-87. SOULÉ, M.E. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- SHAFFER, M.L. u. SAMSON, F.B. (1985): Population size and extinction: a note on determining critical population sites. American Naturalist 125, 144-152.
- SIMBERLOFF, D.S. (1986a): Are We on the Verge of a Mass Extinction in Tropical Rain Forests? In: Dynamics of Extinction, pp. 165-180. ELLIOTT, D.K. (ed.), John Wiley & Sons.
- SIMBERLOFF, D.S. (1986b): The proximate causes of extinction. In: Patterns and Processes in the History of Life, pp. 259-276. RAUP, D. u. JABLONSKI, D. (eds.), Berlin, Springer-Verlag.
- SIMBERLOFF, D.S. (1987): The spotted owl fracas: mixing academic, applied, and political ecology. Ecology 68, 766-772.
- SIMBERLOFF, D.S. u. ABELE, L.G. (1976): Island biogeographic theory and conservation practice. Science 191, 285-286.
- SIMBERLOFF, D.S. u. ABELE, L.G. (1982): Refuge design and island biogeographic theory: effects on fragmentation. Am. Nat. 120, 41-50.
- SOULÉ, M.E. (1983): What do we really know about extinction? In: Genetics and Conservation, pp. 11-124. SCHONEWALD-COX, C.M., CHAMBERS, S.M., MCBRYDE, B. u. THOMAS, L. (eds.), Menlo Park/CA, Benjamin/Cummings.
- SOULÉ, M.E. (1987): Where do we go from here? In: Viable populations for conservation, pp. 175-183. SOULÉ, M.E. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- SOULÉ, M.E. u. SIMBERLOFF, D.S. (1986): What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? Biol. Conserv. 35, 19-40.
- TOFT, C.A. u. SCHOENER, T.W. (1983): Abundance and diversity of orb spiders on 106 Bahamian islands: biogeography at an intermediate trophic level. Oikos 41, 411-426.
- VERMEIJ, G.J. (1984): The biology of human-caused extinctions of species. In: The preservation of species. The value of Biological Diversity, pp. 28-49. NORTON, B. (ed.), Princeton New Jersey, Princeton University Press.
- ZISWILER, V. (1967): Extinct and vanishing animals. New York, Springer.

Anschrift des Autors:

Thomas Hovestadt
Ökologische Station der Universität Würzburg
Fabriktschleichach
8602 Rauhebrach

Natur und Landschaft

- Schriftleitung:** Dir. u. Prof. Dr. W. MRASS und MARLIES PETZOLDT
Konstantinstr. 110, 5300 Bonn 2
- Erscheinungsweise:** monatlich
- Bezugspreis:** DM 89,— jährlich (einschl. Porto, Versandkosten und Mehrwertsteuer)
- Einzelheft:** DM 8,50 (zzgl. Porto, Versandkosten und Mehrwertsteuer)
33% Rabatt für Studenten

Verlag: W. Kohlhammer GmbH, Max-Planck-Straße 12, Postfach 400263, 5000 Köln 40
