

# Populationsgefährdungsanalyse (PVA): ein Überblick über Konzepte, Methoden und Anwendungsbereiche

Volker GRIMM

## Einleitung

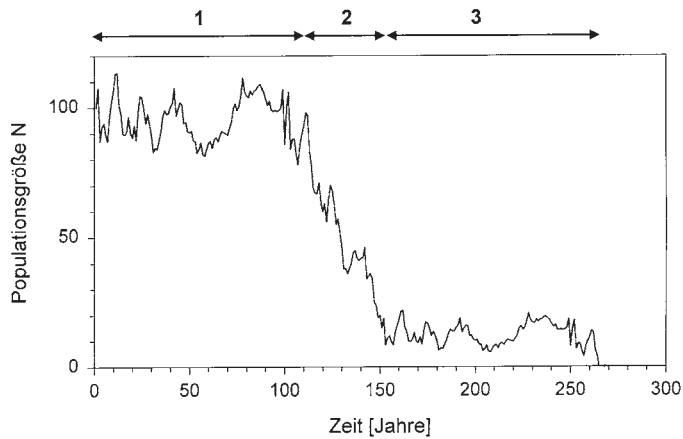
Aufgrund menschlicher Eingriffe in die Natur sind bereits dramatisch viele Arten unwiderruflich ausgestorben, aber der für die nächsten Jahrzehnte vorhergesagte Artenverlust ist noch dramatischer und erreicht die Dimension der bisherigen fünf Massenerstirbungen in der Geschichte des Lebens auf der Erde (MYERS 1981, SIMBERLOFF 1986, MAY 1988, 1990, WILSON 1988, BURGMAN et al. 1993). Vor allem die Zerstörung von Lebensraum hat dazu geführt, dass heute viele Populationen nur noch auf kleine Resthabitats beschränkt sind, so dass auch die Restpopulationen meist klein sind. Kleine Populationen aber sind vom Aussterben bedroht, selbst wenn sie auf den Resthabitats im Mittel günstige Lebensbedingungen vorfinden. Aber warum bedeutet „klein sein“ ein hohes Aussterberisiko, und was heißt überhaupt „klein“? Intuitiv ist klar, dass kleine Populationen im Gegensatz zu großen leichter infolge zufälliger Schwankungen aussterben. Aber dieser Intuition ist nur begrenzt zu trauen, da sich unser Denken äußerst schlecht zur Beurteilung von Risiken, d.h. von Wahrscheinlichkeiten eignet. Darüber hinaus lässt sich im Naturschutz, d.h. im weitesten Sinne bei Maßnahmen oder Entscheidungen, die dem Schutz von Populationen dienen, mit verbalen Einschätzungen des Aussterberisikos kaum etwas bewegen. Einschätzungen wie „extrem gefährdet“ oder „zu klein“ haben gegenüber den gesellschaftlichen und wirtschaftlichen Kräften, die das Kleinwerden von Populationen verursachen, zu wenig Gewicht. Der Naturschutz braucht deshalb zweierlei: zum einen Quantifizierungen des Aussterberisikos, d.h. Zahlen statt verbaler Einschätzungen, und zum anderen eingehende Analysen der Faktoren und Prozesse, die das Aussterberisiko von Populationen bestimmen.

Seit Mitte der 80er Jahre versucht die Naturschutzbiologie („conservation biology“) diese beiden Ziele mit Hilfe der *Populationsgefährdungsanalyse* („population viability analysis“, PVA) zu erreichen (SOULÉ 1986, 1987, GOODMAN 1987a,b, BOYCE 1992, BURGMAN et al. 1993, BEISSINGER & WESTPHAL 1998). Das Hauptwerkzeug der PVA sind ökologische Modelle von Populationen oder Metapopulationen, wobei in der Regel Zufallseinflüsse berücksichtigt werden. Während BOYCE (1992) noch beklagte, dass die meisten PVAs nur in Form öffentlich unzugänglicher Berichte dokumen-

tiert seien, sind Arbeiten über PVAs heute etablierter Bestandteil der ökologischen und Naturschutzliteratur (BEISSINGER & WESTPHAL 1998). Aber obwohl die PVA mittlerweile immer stärker in die Anwendung drängt, fehlt bei den Anwendern doch oft ein grundlegendes Verständnis der verwendeten Methoden und Konzepte, sowie der tatsächlichen Ziele einer PVA, da ökologische Modellierung bisher an deutschen Universitäten kaum gelehrt wird. Deshalb verfolgt der vorliegende Beitrag das Ziel, die wichtigsten Methoden, Konzepte und Ziele der PVA zu erläutern und an Beispielen zu demonstrieren. Darüber hinaus liefert dieser Beitrag den theoretischen und praktischen Hintergrund der drei weiteren Beiträge in diesem Heft, die sich mit PVA beschäftigen (DORNDORF et al. 2000, DRECHSLER 2000, STEPHAN et al. 2000). Es sei aber betont, dass hier nur ein grober Überblick gegeben werden kann. Als weiterführende Literatur sei auf zwei didaktisch hervorragende Lehrbücher hingewiesen, die sich ausdrücklich an Biologen/innen wenden und die Bereiche Modellbildung (STARFIELD & BLELOCH 1991) sowie Risikobeurteilung im Naturschutz (BURGMAN et al. 1993) behandeln. Theoretische Grundlagen zu PVA-Modellen finden sich in WISSEL (1989), WISSEL et al. (1994). Die aktuellste und umfassendste Überblicksarbeit über PVAs ist BEISSINGER & WESTPHAL (1998).

## Anwendungsbereich und Ziele der PVA

Bei der zeitlichen Entwicklung von Populationen, die aufgrund irgendwelcher - meist anthropogener - Faktoren klein werden, kann zwischen drei Phasen unterschieden werden (Abb. 1): Zunächst ist die Population so groß, dass sie nach menschlichem Ermessen nicht vom Aussterben bedroht ist. Zwar schwankt die Größe der Population aufgrund von Schwankungen z.B. des Wetters, aber im Mittel bleibt die Population konstant oder wächst sogar an. Alle Modelle der klassischen theoretischen Ökologie (z.B. WISSEL 1989) beziehen sich auf Populationen in diesem gesicherten Zustand, denn sie sind alle deterministisch, d.h. sie ignorieren Zufallsschwankungen. In der zweiten Phase beginnt die Größe der Population im Mittel abzunehmen, d.h. es liegt ein deterministischer Trend vor, der sich in einer im Mittel negativen Wachstumsrate der Population ausdrückt. Die Ursachen hierfür können natürlicher Art sein (z.B. Suk-



**Abbildung 1**

**Typischer Verlauf der Dynamik einer Population, die ausgestorben ist.** Die Pfeile über dem Diagramm deuten drei typische Phasen an: In Phase 1 ist die Population noch so groß, dass Zufallsschwankungen keine Gefahr darstellen. In Phase zwei nimmt die Population aus irgendeinem Grund rapide ab; in diese Phase ist die Wachstumsrate der Population negativ. In Phase 3 ist die Wachstumsrate wieder Null oder positiv, aber die Population ist so klein, dass sie aufgrund von Zufallsschwankungen ausstirbt. PVA beschäftigt sich vornehmlich mit Phase 3.

zession, Klimaänderung, Etablierung neuer Arten), heutzutage sind es aber meist anthropogene Ursachen (vor allem Übernutzung, Vergiftung, Einschleppen von Fremdarten sowie Habitatzerstörung und -fragmentierung). Nach CAUGHLEY (1994) ist es primäre Aufgabe der Naturschutzbiologie, in jedem Einzelfall die Ursache des Rückgangs zu identifizieren mit dem Ziel, diese Ursache abzustellen. Würde der negative Trend der zweiten Phase anhalten, würde die Population früher oder später mit Sicherheit aussterben. Wenn z.B. der Bejagungsdruck auch bei kleinen Populationen unvermindert anhält, dann wird die Population mit Sicherheit bald ausgerottet sein. Meist aber ist es so, dass die Ursachen des Populationsrückgangs bei kleinen Restpopulationen nicht mehr greifen. So wird oft die Nutzung aufgegeben, weil sie sich nicht mehr lohnt. Resthabitats bleiben übrig, weil sie nur schwer zugänglich sind, oder weil sie aus Sicht der betreffenden Art so optimal sind, dass sie trotz der negativen Einflüsse nicht weiter abnimmt. All dies bedeutet, dass eine Population in der dritten Phase (Abb. 1) zwar klein ist, aber nicht mehr dem negativen Trend unterliegt, d.h. sie hat im Mittel eine Null- oder sogar positive Wachstumsrate. Aussterbeursache sind in dieser Phase nur noch die Zufallsschwankungen, denen jede Population unterliegt. Mit genau dieser Situation beschäftigt sich in der Regel die PVA. Sie versucht das Aussterberisiko kleiner Populationen mit nicht negativer Wachstumsrate zu quantifizieren. Außerdem sollen die Faktoren besser verstanden werden, die das Aussterberisiko beeinflussen, z.B. die Stärke der Umweltschwankungen, die Größe des Lebensraumes, die Anbindung an andere Restpopulationen, oder auch die Eigenschaften der betrachteten Art selbst, z.B. ihr Verhalten (DORN-DORF et al. 2000).

CAUGHLEY (1994) kritisierte, dass sich die PVA mit ihren theoretischen Konzepten fast ausschließlich auf die dritte Phase konzentriert, während die eigentlichen Aussterbeursachen doch diejenigen seien, die zum negativen Trend in der zweiten Phase führen (Abb. 1). Dieser Kritik liegt aber ein Missverständnis

zugrunde. Natürlich ist es auch das Ziel jeder PVA, den Ursachen entgegenzuwirken, die Populationen überhaupt erst klein werden lassen. Da hinter diesen Ursachen aber oft - mehr oder weniger berechnete - gesellschaftliche Interessen stehen, z.B. wenn es um Landnutzungen geht, oder um Fischen und Bejagen, dann reicht es nicht zu fordern diese Ursachen abzustellen mit der Begründung dass ansonsten die Populationen zu klein würden. Man braucht quantitative Angaben, wann eine Population als so klein anzusehen ist, dass sie allein aufgrund zufälliger Schwankungen höchstwahrscheinlich aussterben wird. Man braucht gute quantitative Argumente wenn es um Schutzmaßnahmen geht, die das Ziel haben, die Population wieder größer werden zu lassen (indem z.B. größere Schutzgebiete ausgewiesen werden). Bei dem Schutz kleiner Populationen gibt es oft verschiedene teure Eingriffsalternativen. Welche von ihnen ist die erfolgversprechendste? Wie soll man sich also bei Eingriffen überhaupt zwischen Alternativen *entscheiden* angesichts der vielen bestehenden Unsicherheiten, z.B. Zufallsschwankungen? Das wichtigste Ziel von PVAs ist es somit rationale Entscheidungen zu treffen, d.h. Entscheidungen, die trotz der Unsicherheiten mit höchstmöglicher Wahrscheinlichkeit zum Erfolg führen (vgl. EISENFÜHR & WEBER 1994, GRIMM & GOTTSCHALK 1997). PVAs verfolgen letztlich das Ziel, gesellschaftliche Entscheidungen, die das Schicksal von Arten und Populationen betreffen, durch das - wenn auch oft lückenhafte - Wissen und den Sachverstand von Ökologen/innen und Naturschützern/innen zu beeinflussen. Die Naturschutzbiologie versteht sich als Krisendisziplin, d.h. wir können in der Regel nicht warten, bis genügend Daten vorhanden sind, oder bis alle Prozesse im einzelnen verstanden sind, sondern müssen versuchen, aus dem verfügbaren Wissen das Beste zu machen.

### Modelle

Wichtigstes Hilfemittel der PVA sind ökologische Modelle. Vielen Biologen/innen und Naturschüt-

zern/innen ist allerdings unbekannt, was ökologische Modelle eigentlich sind. Oft trifft man zwei unterschiedlich extreme Auffassungen, die beide falsch sind. Die einen glauben, Modelle hätten das Ziel, „realistisch“ zu sein in dem Sinne, dass möglichst viel und umfassend Detailwissen im Modell berücksichtigt werden sollte. Das Modell wird als möglichst naturgetreues Abbild der Natur verstanden. Da Modelle dieses Kriterium aber oft nicht erfüllen, werden Modelle rundweg als zu „unrealistisch“ abgelehnt. Andere wiederum halten sehr viel von Modellen und neigen dazu, Modellen blind zu vertrauen nach dem Motto: „Ihr Modell hat doch gesagt...“.

Die erste Auffassung ist falsch, weil es prinzipiell unmöglich ist, die Natur in all ihren Einzelheiten in eine mathematische Formel oder ein Computerprogramm zu pressen, denn selbst die detaillierteste Feldstudie, auf denen ein Modell ja aufbauen muss, kann nur einen geringen Anteil der Wirklichkeit erfassen. Das Kriterium „realistisch“ im obigen Sinne lässt sich also niemals erfüllen. Wenn aber trotzdem unkritisch alles, was man weiß, in einem Modell berücksichtigt wird, dann wird das Modell sehr schnell genauso kompliziert und schwer zu verstehen wie die Wirklichkeit selbst. Welchen Sinn hätte dann noch das Modell? Modelle im hier vorgestellten Sinn verfolgen das Ziel, bestimmte Probleme zu lösen und Antworten auf bestimmte Fragen zu erhalten. Dabei muss die Bedingung erfüllt sein, dass die resultierenden Problemlösungen und Antworten *verstanden* werden können. Modelle, die als „black box“ daherkommen und deren Antworten man blind vertrauen müsste, sollten abgelehnt werden (WISSEL 1992). Deshalb ist auch die oben genannte zweite Auffassung von Modellen als absoluten, eigenständigen Instanzen, die Wahrheit produzieren, genauso falsch wie die kategorische Ablehnung von Modellen. Entscheidend bei der Arbeit mit Modellen ist, was dabei in unseren Köpfen passiert. Modelle sind niemals Selbstzweck, und Modelle „sagen“ auch niemals etwas, sondern wir sagen etwas mit *Hilfe* der Modelle.

Die Fragestellungen und Probleme, für die ein Modell erstellt wird, entscheiden darüber, welche Faktoren und Prozesse der Wirklichkeit im Modell berücksichtigt werden. Die Schlüsselfrage bei der Modellbildung lautet: welche Faktoren und Prozesse werden im Zusammenhang mit dem anstehenden Problem für wichtig gehalten? Nur diese sollten im Modell berücksichtigt werden. Andere Faktoren bleiben zunächst unberücksichtigt. Natürlich weiß man oft nicht, ob ein bestimmter Faktor wichtig ist oder nicht - aber gerade dazu dient ja ein Modell (STARFIELD 1997). Es soll die Konsequenzen unserer Annahmen über „wichtig“ oder „unwichtig“ aufzeigen. Wenn z.B. eine Modellpopulation völlig andere Eigenschaften zeigt als die reale Population, dann enthalten unsere Annahmen einen Fehler oder sind lückenhaft. Dementsprechend muss der Modellansatz modifiziert werden. So liegen z.B. dem in DORNDORF

et al. (2000) präsentierten Modell zahlreiche derartiger Verbesserungszyklen zugrunde. Modellieren ist ein Prozess (THULKE et al. 1999), von dem sich in Veröffentlichungen aber immer nur eine Momentaufnahme präsentieren lässt.

Zusammenfassend sei hier gesagt, dass Modelle im allgemeinen und ökologische Modelle im besonderen niemals als wie auch immer geartete Maschinen zur Produktion absoluter „Wahrheiten“ aufgefasst werden sollten, sondern als Hypothesen, Gedankenexperimente oder Problemlösungswerkzeuge (STARFIELD 1997). Eine ausgezeichnete Darstellung des Charakters von Modellen und der Modellbildung findet sich in STARFIELD et al. (1990).

### Grundlegende Konzepte

Bevor im nächsten Abschnitt an einem einfachen Beispiel die Grundelemente eines typischen Modells zur PVA vorgestellt werden, sollen hier grundlegende Konzepte bei der stochastischen Modellierung von Populationen vorgestellt werden. Stochastisch bedeutet dabei, dass Zufallseinflüsse berücksichtigt werden.

Zunächst muss man sich auf einen *Populationsbegriff* einigen. Hier sei zunächst nur von einer räumlich unstrukturierten, also zusammenhängenden Population die Rede. Weiter unten wird auf Metapopulationen eingegangen werden. In der Praxis sind die Grenzen einer Population oft nicht leicht zu ziehen, aber von diesem Problem wollen wir hier absehen. Zusätzlich nehmen wir zunächst an, dass die Population isoliert ist, d.h. dass insbesondere keine Einwanderer von Außen zur Population stoßen. Die Dynamik einer Population, d.h. ihre Veränderung in der Zeit, beruht nun einzig und allein auf der Bilanz aus Reproduktion und Mortalität (vgl. z.B. WISSEL 1989). Alle anderen Prozesse und Faktoren, die für die Population entscheidend sind, z.B. Altersstruktur, Habitatqualität oder Verhalten, wirken sich letzten Endes auf Reproduktion und Mortalität aus. Je nach verfügbarer Information und Zeit werden Reproduktion und Mortalität extrem einfach oder feiner aufgelöst beschrieben. Die einfachste Beschreibungsweise bedeutet konstante Geburts- und Sterberaten anzunehmen. In deterministischen Modellen reicht es nun aus, die Differenz  $r$  aus Geburts- und Sterberate zu betrachten, um das *Gesamtwachstum* der Population zu beschreiben. Dazu wird  $e^r$  mit der Größe der Population multipliziert, um die Größe der Population im nächsten Zeitschritt zu berechnen (z.B. WISSEL 1989). Aufgrund dieses Ansatzes einer einfachen Multiplikation ist man gezwungen, bei der Zustandsvariable  $N$ , die die Größe der Population beschreibt, mit nicht-ganzen, also reellen Zahlen zu arbeiten, da Geburts- und Sterberaten naturgemäß reelle Zahlen sind. Man behilft sich dann mit dem Argument, dass die Zustandsvariable die Dichte der Population, oder

ihre Biomasse beschreibt, nicht aber ihre Individuenzahl.

Bei kleinen Populationen, die Zufallseinflüssen unterliegen, funktioniert dieses Argument nicht mehr. Es wäre absurd, die letzten 12 Individuen einer Population mit einer Wachstumsrate von z.B. 0,13 zu multiplizieren, weil wir dann im nächsten Zeitschritt 13,56 Individuen hätten. Deshalb müssen Modelle über kleine Populationen notwendigerweise diskrete Individuen betrachten, d.h. sie sind - wenigstens im Ansatz - *individuenbasiert* (vgl. UCHMANSKI & GRIMM 1996). Aber wie passt der individuenbasierte Ansatz mit nicht-ganzen Geburts- und Sterberaten zusammen? Dazu sei daran erinnert, wie diese Raten empirisch aufgenommen werden: sie sind Mittelwerte über möglichst viele Individuen und Jahre. Da wir in der Regel aber nicht wissen, welche Individuen in einem bestimmten Zeitschritt reproduzieren und sterben werden, liegt es nahe, beim individuenbasierten Ansatz die Geburts- und Sterberaten als individuelle Wahrscheinlichkeiten zu interpretieren. Wenn z.B. die Geburtsrate 0,15 pro Jahr beträgt, dann hat im Modell jedes (erwachsene) Individuum mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,15 pro Jahr einen (seinerseits fertilen) Nachkommen. Da jetzt Wahrscheinlichkeiten ins Spiel kommen, ist das Modell *stochastisch*, nicht mehr deterministisch.

Wenn eine Population groß ist, dann gibt es kaum einen Unterschied zwischen dem deterministischen und stochastischen Ansatz, weil dann auch beim stochastischen Modell im Mittel die deterministische Gesamtwachstumsrate der Population herauskommt. Wenn sie aber klein ist, z.B. nur noch aus fünf Individuen besteht, kann es passieren, dass zufällig alle Individuen im selben Jahr sterben. Genauso können fünf Würfel dieselbe Zahl zeigen, während dies bei fünfzig Würfeln äußerst unwahrscheinlich ist. Es können aber auch in einem Jahr besonders viele Geburten stattfinden, und im nächsten gar keine, usw. Im Ergebnis schwankt die Größe der Population auch wenn ihre Umwelt im Modell konstant gehalten wird. Man nennt diese Schwankungen *demographische Schwankungen* (auch *demographisches Rauschen* genannt; engl. „demographic noise“). Sie beruhen auf der Individualität und der Diskretheit von Organismen. Sie spiegeln das zum Teil unabhängige Schicksal von Individuen wieder. Bei kleinen Populationen können demographische Schwankungen zum Aussterben führen, bei größeren Populationen ist dies - siehe das Beispiel mit den fünfzig Würfeln - unwahrscheinlich.

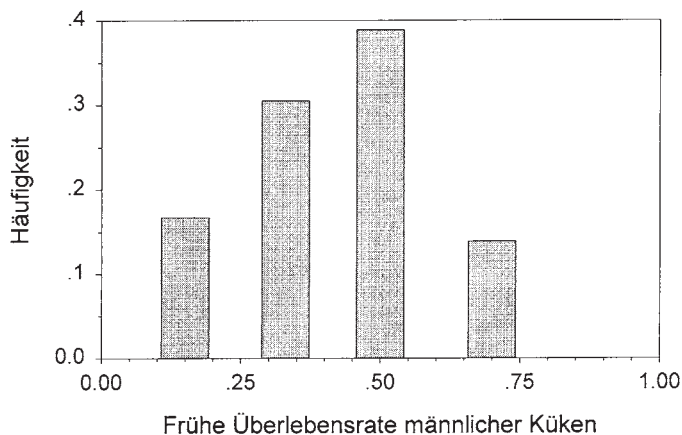
Bisher waren wir von einer konstanten Umwelt ausgegangen, aber für so gut wie alle Populationen gibt es Schwankungen ihrer biotischen und abiotischen Umwelt, die erheblichen Einfluss auf Reproduktion und Mortalität haben können. *Umweltschwankungen* synchronisieren zum Teil das Schicksal der Individuen, was zu einem erhöhten Aussterberisiko führen kann, wenn nach besonders negativen Umweltein-

flüssen die Population so klein wird, dass sie den Risiken des demographischen Rauschens unterliegt.

Das naheliegendste Beispiel für Umweltschwankungen ist das Wetter. So bestimmt z.B. bei Auerhühnern die Niederschlagsmenge in den ersten beiden Lebenswochen der Küken ihre Überlebensrate in dieser Zeit (SCHRÖDER et al. 1982). Bei Murmeltieren hängt die Wintermortalität der  $\alpha$ -Tiere von der Länge des Winters ab (DORNDORF et al. 2000). Für ein Modell bedeutet dies, dass Geburts- und Sterberate bzw. Wahrscheinlichkeit von Jahr zu Jahr, oder von Saison zu Saison, für alle Individuen gleichermaßen schwanken können. Gemäß der oben erläuterten Modellierstrategie wird man nun nicht sämtliche Umweltschwankungen im Modell berücksichtigen, sondern nur diejenigen, die einen besonders drastischen Einfluss auf die Population haben. Zu beachten ist dabei auch, dass mit dem eigentlich irreführenden Ausdruck „Umweltschwankungen“ nicht die absolute Variabilität der Umweltbedingungen gemeint ist, die sich z.B. in einer Wetterstation messen lässt, sondern die Änderung der Umwelt aus Sicht der betrachteten Individuen. Es kann sehr effektive Mechanismen in einer Population geben (z.B. Sozialverhalten), die die physikalischen Umweltschwankungen fast völlig abpuffern (DORNDORF et al. 2000).

Umweltschwankungen (auch *Umweltrauschen* oder „environmental noise“ genannt) werden im Modell mit Hilfe von Wahrscheinlichkeitsverteilungen bestimmt. Im einfachsten Fall „zieht“ man in jedem Jahr den aktuellen Wert der betreffenden Größe (z.B. Sterberate, oder Winterlänge) zufällig aus einem bestimmten Intervall, oder man verwendet eine Normalverteilung mit Mittelwert und Standardabweichung, die aus Daten hergeleitet wurden. Man kann - wenn vorhanden - auch direkt die statistische Verteilung z.B. von Wetterdaten aufnehmen und diese Verteilung im Modell benutzen (Abb. 2). Wenn keine genauen Daten vorliegen, bleibt noch die Möglichkeit, anhand des verfügbaren Wissens über eine Art und ihren Lebensraum abzuschätzen, wie groß z.B. die Mortalität der Adulten in sehr strengen, strengen, normalen, oder milden Wintern ist (s. das Steinhuhn-Modell von STEPHAN et al. 1995).

Wie weiter oben betont, betrachtet die PVA meist nur Populationen, deren Wachstumsrate Null oder positiv ist. Bei positiver Wachstumsrate würde die Population aber im Mittel exponentiell unbegrenzt anwachsen, was sicher unrealistisch ist, denn früher oder später wird irgendeine Ressource limitierend werden. Es ist deshalb unerlässlich, im Modell eine *Dichteabhängigkeit* der Wachstumsrate zu berücksichtigen. Es gibt verschiedene Möglichkeiten hierfür (s. BURGMAN et al. 1993), die alle ihre Vor- und Nachteile haben. In der Regel ist auch nicht genau bekannt, wann und wie bei einer bestimmten Population Dichteabhängigkeit zum Tragen kommt, z.B. ob sie sich in einer erhöhten Mortalität oder einer erhöhten Abwanderung äußert. Die einfachste Mög-



**Abbildung 2**

**Beispiel für eine Möglichkeit, Umweltschwankungen in einem Modell zu berücksichtigen.** Die Häufigkeitsverteilung wurde aus einer Niederschlagszeitreihe von 1961-1996 berechnet, und die verschiedenen Niederschlagsmengen (eingeteilt in vier Größenklassen) wurden der Überlebensrate von Auerhühnküken während ihrer ersten beiden Lebenswochen zugeordnet (nach GRIMM & STORCH 2000).

lichkeit Dichteabhängigkeit zu berücksichtigen, besteht darin, die Größe der Population zu beschränken: sollte die Population größer werden als eine bestimmte, anfangs festgelegte *Kapazität* des Lebensraums, dann wird sie auf die Kapazität verkleinert. Für prinzipielle Zusammenhänge spielt die genaue Form, mit der Dichteabhängigkeit berücksichtigt wird, oft keine Rolle. Für quantitative Einzelaussagen über Aussterberisiken scheint sie aber einen erheblichen Einfluss auf das Ergebnis zu haben (BROOK et al. 1997).

### PVA-Modelle

Mit den eingeführten grundlegenden Konzepten zur stochastischen, individuenbasierten Modellierung einer Populationen unter Berücksichtigung von demographischem und Umweltrauschen sowie Dichteabhängigkeit kann nun ein einfaches Beispielmodell aufgestellt werden. Das einfachste derartige Modell findet sich in BURGMAN et al. (1993), in dem es um Nashörner in einem kleinen Reservat geht (dieses Modell wird auch in GRIMM 1999 verwendet). Im Nashornmodell werden die Individuen nur gezählt, Alter, Geschlecht und sonstige Faktoren bleiben unberücksichtigt. Hier soll kurz ein etwas komplexeres Modell vorgestellt werden. Es dient zur Abschätzung des Extinktionsrisikos von Auerhuhnpopulationen (GRIMM & STORCH 2000). Es muss aber betont werden, dass die im folgenden präsentierten Ergebnisse dieses Modells hier nur zur Demonstration dienen und deshalb keine für die Auerhühner gültigen Ergebnisse sind (s. hierzu GRIMM & STORCH 2000). Für die Abbildungen 3-5 wurden teilweise Parameterwerte verwendet, die für das Auerhuhn nicht zutreffen.

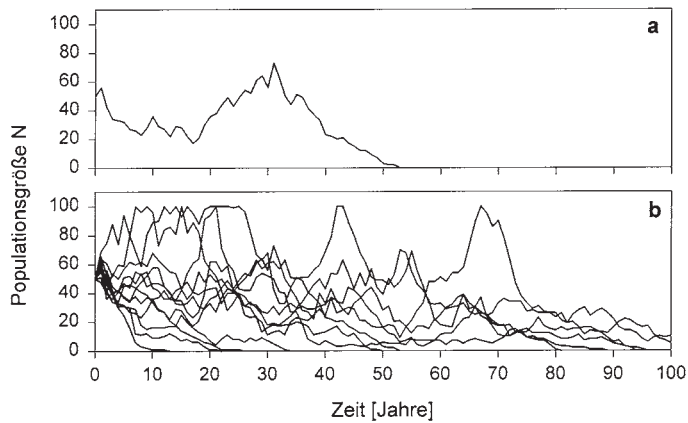
Im Modell wird zwischen Hähnen und Hennen, sowie zwischen Küken, einjährigen Hennen und den übrigen Adulten unterschieden. In jedem Jahr werden nacheinander die folgenden Prozesse abgearbeitet: (1) Eiablage, (2) Nestprädation, (3) frühes Kükenüberleben, (4) Sommer- und Wintermortalität der Küken, (5) Adultenüberleben und (6) Dichteabhängigkeit. Im folgenden sollen nur die Prozesse (3), (5)

und (6) näher erläutert werden. Mit „frühem Kükenüberleben“ sind die oben erwähnten ersten beiden Lebenswochen der Küken gemeint, d.h. in Prozess (3) - und nur hier - werden Umweltschwankungen berücksichtigt.

Anhand von Wetterdaten aus einem bestimmten Untersuchungsgebiet wurde eine diskrete Wahrscheinlichkeitsverteilung erstellt (Abb. 2), aus der in jedem Jahr die aktuelle Niederschlagsmenge „gezogen wird“ (zu technischen Details hierzu, siehe den Anhang von BURGMAN et al. 1993). Die Zuordnung von Niederschlagsmenge zur Kükenüberlebensrate beruht auf Daten und Schätzungen.

Im Programm, das das Modell realisiert, wird dann in einer Schleife für jedes einzelne Küken „ausgewürfelt“, ob es gemäß der Überlebenswahrscheinlichkeit überlebt oder nicht. Zu diesem Zweck wird jeweils vom Rechner eine Zufallszahl  $z$  generiert, die gleichverteilt zwischen Null und Eins liegt. Dann wird folgende *Regel* abgearbeitet: Wenn  $z$  kleiner ist als die Überlebenswahrscheinlichkeit, dann überlebt das Küken, ansonsten nicht. „Sterben“ bedeutet im Programm, dass die Zahl der Küken um Eins verringert wird. Wenn die Überlebenswahrscheinlichkeit z.B. 0,9 beträgt, dann werden die meisten Zufallszahlen (im Mittel 90%) unter diese Schranke fallen und die meisten Küken überleben. Beträgt die Überlebenswahrscheinlichkeit aber nur 0,2, dann ist  $z$  meist größer (im Mittel 80%) und die meisten Küken sterben.

Mit Hilfe der Zufallszahlen und der besagten Regel wird das demographische Rauschen berücksichtigt. Es ist wichtig sich zu vergegenwärtigen, dass das Umweltrauschen alle Küken *gleichermaßen* betrifft, d.h. das Wetter ist für alle entweder schlecht oder gut. Im Rahmen dieser gegebenen Umweltbedingungen geht es einzelnen Küken aber aufgrund individueller Variabilität *verschieden* gut, so dass einige überleben, andere nicht. Diese zufallsbedingte Variabilität kann auf verschiedenen Schlüpfzeitpunkten beruhen, verschiedenen Bereichen des Habitats, in denen die Küken leben, oder auf anderen Faktoren.



**Abbildung 3**

**Typische Populationsdynamiken eines stochastischen Modells, berechnet mit dem im Text erläuterten Modell.** In (a) ist eine einzelne Dynamik gezeigt, die eine bestimmte Sequenz von Zufallsschwankungen widerspiegelt; (b) zeigt Dynamiken, die vom selben Modell produziert wurden, aber für verschiedene Zufallssequenzen der Umwelt- und demographischen Schwankungen.

Das Adultenüberleben, das am Ende eines Modelljahres berechnet wird, fasst summarisch alle Mortalitätsursachen des ganzen Jahres zusammen. Genau wie bei den Küken wird gemäß einer Überlebensrate ausgewürfelt, ob die einzelnen Individuen überleben oder nicht. Im Unterschied zu den Küken wird aber kein Umweltrauschen berücksichtigt, weil angenommen wird, dass es keinen Umwelteinfluss gibt, der vergleichbar drastisch synchronisierende Auswirkungen hat wie die Niederschlagsmenge zu Beginn des Kükenlebens (I. STORCH, pers. Mitteilung).

Die Dichteabhängigkeit schließlich wird in der oben beschriebenen, einfachsten Weise berücksichtigt, indem eine Kapazität  $K$  für die Summe aus Hähnen und Hennen angenommen wird. Liegt die Individuenzahl am Ende des Modelljahres, d.h. nachdem Reproduktion und Mortalität berechnet wurden, über dieser Kapazität, dann werden solange Individuen zufälligen Geschlechts und Alters aus der Population entfernt, bis die Kapazität wieder erreicht ist. Dieser extrem einfache Ansatz wurde gewählt, weil unbekannt ist, wie und wann sich bei Auerhühnern Dichteabhängigkeit auswirkt. Zu vermuten wäre eine erhöhte Emigration von Junghähnen und -hennen, aber hierzu gibt es keine verlässlichen Daten. Gleiches gilt für die Balzplätze, die u.U. limitierend sein könnten.

Eine Simulation des Modells startet mit  $K/2$  Individuen zufälligen Geschlechts und Alters. Für die unten besprochene Auswertung des Modells spielt die genaue Art des Anfangszustandes (Individuenzahl, Altersverteilung, Geschlechterverhältnis und dergl.) der Population keine Rolle (STELTER et al. 1997). Die Simulation wird dann Jahr für Jahr solange durchgeführt, bis die Population entweder ausgestorben ist oder bis ein vorher festgelegter Zeithorizont von z.B. 100 Jahren erreicht ist. Abb. 3a zeigt das Ergebnis einer solchen Simulation. Man sieht die erheblichen Schwankungen der Populationsgröße, die auf das Umweltrauschen zurückzuführen ist. Wird nun die Simulation wiederholt, dann verwendet der Rechner eine andere Sequenz von Zufallszahlen, und die Dynamik kann völlig anders aussehen (Abb. 3b).

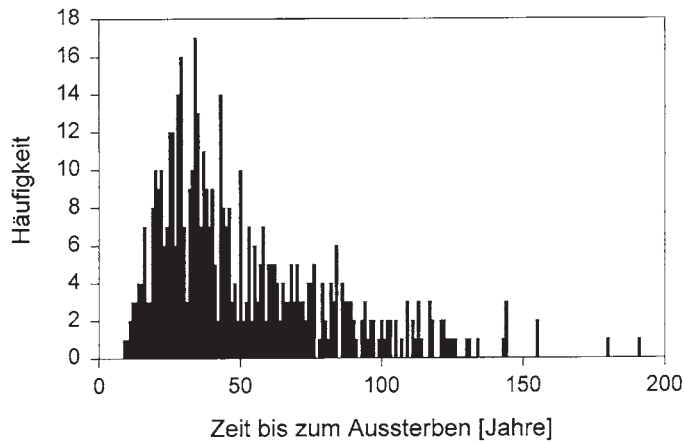
Diese Schwankungen sind kein Artefakt, sondern spiegeln unsere Unwissenheit über künftige Zufallsschwankungen wieder. Die Schwankungen bedeuten auch, dass keine deterministischen Vorhersagen über das Schicksal einer kleinen Population mehr möglich sind, sondern nur noch Wahrscheinlichkeitsaussagen.

### Quantifizierung des Aussterberisikos

Demographische und Umweltschwankungen führen dazu, dass die Zeit  $T$  bis zum Aussterben einer Population von Simulation zu Simulation erheblich variiert. Abb. 4 zeigt die Verteilung der Aussterbe- bzw. Überlebenszeiten des Auerhuhnmodells (hiefür wurde kein fester Zeithorizont mehr gewählt, sondern jede Simulation solange durchgeführt, bis die Population ausstarb). Die Form dieser Verteilung ist bei allen stochastischen Populationsmodellen dieselbe und insbesondere durch einen exponentiell abfallenden Abschnitt rechts vom Maximum gekennzeichnet. Die Gründe für diesen Verlauf lassen sich theoretisch herleiten (STEPHAN 1993, WISSEL et al. 1994). Sie beruhen auf der Tatsache, dass es sich bei zufallsbedingten Populationsdynamiken - d.h. wenn kein Trend vorliegt - um sog. Markow-Prozesse handelt (WISSEL 1989). Die Theorie besagt (WISSEL et al. 1994), dass dann folgende Beziehung gilt:

$$P_0(t) = 1 - c \exp(-t/T_m)$$

Dabei ist  $P_0(t)$  (sprich „P-Null-von-t“) die Wahrscheinlichkeit bzw. das Risiko, dass die Population bis zum Zeitpunkt  $t$  ausgestorben ist (der Index „0“ steht für „ausgestorben“, „P“ für „probability“). Dies ist genau die Größe, die in PVAs interessiert und die für den Naturschutz relevant ist: das Aussterberisiko über einen bestimmten Zeithorizont.  $T_m$  (sprich: „ $T_m$ “) ist die sog. mittlere Überlebenszeit, d.h. der Mittelwert der Verteilung in Abb. 4.  $C$  ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Population ausgehend vom Zustand zur Zeit  $t=0$  die sogenannte etablierte oder quasi-stationäre Dynamik erreicht, die durch typische Schwankungen um einen Mittelwert gekennzeichnet ist. Die Bedeutung dieser Größe näher zu erläutern würde den Rahmen dieses Beitrages spre-



**Abbildung 4**

**Verteilung von Extinktionszeiten, produziert vom selben Modell wie in Abb. 3.** Die Form der Verteilung ist typisch für alle stochastischen Populationsmodelle: Die meisten Populationen sterben recht schnell aus, während es einigen wenigen gelingt, lange zu überdauern.

gen (s. WISSEL et al. 1994). Wir können aber guten Gewissens annehmen, dass  $c=1$  ist, d.h. dass die Population sich zu Beginn einer Simulation bereits in einem Zustand befindet, der Teil der etablierten Dynamik ist. Das ist - vereinfacht ausgedrückt - erfüllt wenn sie nicht extrem klein ist oder extrem unwahrscheinliche Altersverteilungen oder sonstige Eigenschaften aufweist.  $T$  schließlich ist die Länge des Zeithorizontes, den wir betrachten.

Wenn wir annehmen, dass das Aussterberisiko klein ist, dann kann in der obigen Gleichung die Exponentialfunktion durch den Ausdruck  $(1 - t/T_m)$  näherungsweise ersetzt werden, so dass die Gleichung zu

$$P_0(t) \approx t/T_m$$

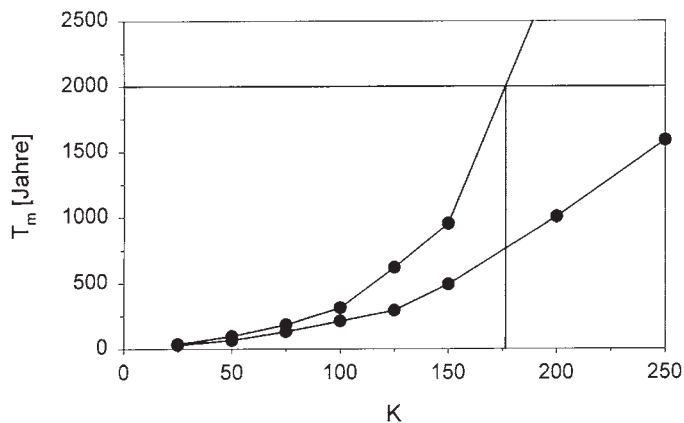
wird (falls  $c=1$ ). Man sieht nun, dass das Aussterberisiko  $P_0(t)$  und die mittlere Überlebenszeit  $T_m$  komplementäre Betrachtungsweisen sind. Mit Hilfe der oben beschriebenen Simulationsmodelle sind diese beiden Größen denkbar einfach zu bestimmen. Für  $P_0(t)$  zählt man, wie oft bei z.B. 100 Simulationen die Population innerhalb des betrachteten Zeithorizontes ausstirbt. Dann ist diese Zahl geteilt durch 100 das Aussterberisiko  $P_0(t)$ . Stirbt die Population in jedem Lauf aus, ist das Risiko gleich Eins, stirbt sie niemals aus, ist es gleich Null.  $T_m$  lässt sich im Prinzip bestimmen, indem man den Mittelwert der Überlebenszeiten bzw. Aussterbezeiten aus z.B. 1000 Simulationen bestimmt. Es gibt aber ein effektiveres Verfahren, das die erste der obigen beiden Gleichungen ausnutzt (STELTER et al. 1997).

Eine weitere zentrale Größe der PVA ist die „minimum viable population“ (MVP), d.h. die Mindestgröße einer überlebensfähigen Population. Dabei wird die Überlebensfähigkeit mit Hilfe des Aussterberisikos definiert. Welches Risiko man hierbei bereit ist anzunehmen, lässt sich wissenschaftlich nicht begründen sondern ist Sache der Konvention. SHAFER (1981) hatte ursprünglich gefordert, dass das Aussterberisiko nicht größer als 1% in 1000 Jahren sein darf. Heute werden oft kürzere Zeithorizonte betrachtet und Risiken von 5% toleriert. Die Frage, die

SHAFER stellte, war: Wie groß muss eine Population heute mindestens sein, damit sie als überlebensfähig anzusehen ist? Ein Beispiel für die Berechnung dieser Mindestgröße gemäß der Definition von SHAFER findet sich in WIEGAND et al. (1998). Die Definition weist aber den Mangel auf, dass die augenblickliche Größe einer Population möglicherweise weniger über ihre prinzipielle Überlebensfähigkeit in einer bestimmten Umwelt aussagt, als dass sie die Geschichte der Umweltschwankungen der letzten Jahre widerspiegelt. Statt dessen lässt sich eine andere Definition verwenden, die nach der Mindestkapazität des Lebensraumes fragt: Wie groß muss eine Population werden *können* (nach einer Reihe guter Jahre), damit sie überlebensfähig ist? Je größer eine Population werden kann, desto schwerer wird es einer Reihe von schlechten Jahren fallen, die Population wieder soweit zu verkleinern, dass sie in den Bereich des demographischen Rauschens kommt.

Ein Zahlenbeispiel soll verdeutlichen, wie sich eine derart aufgefasste MVP mit Hilfe eines Modells bestimmen lässt. Wir fordern z.B., dass das Aussterberisiko nicht größer als 5% in 100 Jahren sein soll. Dann folgt nach obiger Gleichung, dass  $T_m = t / P_0(t) = 100 / 0.05 = 2000$  Jahre sein muss. Durch Berechnung der mittleren Überlebenszeit für verschiedene Kapazitäten  $K$  erhält man die Kurven in Abb. 5. Der Schnittpunkt mit der geforderten 2000 Jahre-Marke gibt dann an, wie groß der Lebensraum mindestens sein muss, um das geforderte Aussterberisiko nicht zu überschreiten.

Abb. 5 zeigt zwei Kurven. Die untere ist für das komplette Modell, d.h. inklusive Umweltschwankungen wie in Abb. 4 angegeben. Für die obere Kurve wurde angenommen, dass keine Umweltschwankungen existieren, sondern nur demographische. Die Wahrscheinlichkeit des frühen Kükenüberlebens wurde also als konstant angesetzt. Ihr Wert ist der Mittelwert der Verteilung aus Abb. 4. Man sieht, dass ohne Umweltrauschen die mittlere Überlebenszeit schnell ansteigt, wenn die Habitatkapazität erhöht wird,



**Abbildung 5**

**Mittlere Überlebenszeit einer Population über der Kapazität des Habitats.** Verwendet wurde das selbe Modell wie in Abb. 3 und 4 (aber für andere Parameterwerte). Die untere Kurve wurde mit, die obere ohne Umweltschankungen berechnet. Der Schnittpunkt mit der  $T_m=2000$  Marke zeigen die kritische Habitatgröße an, die gegeben sein muss, damit ein Aussterberisiko von 5% in 100 Jahren nicht überschritten wird.

während bei starkem Umweltrauschen eine Vergrößerung von K vergleichsweise wenig Erfolg hat. Übersetzt auf unsere Definition einer MVP bedeutet dies, dass bei starkem Umweltrauschen selbst Vergrößerungen um den Faktor zwei (von z.B. 100 auf 200 Individuen) noch keine überlebensfähige Population garantieren.

Bei schwachem Umweltrauschen wird eine Population in einem größeren Habitat sehr bald anwachsen. Dann ist die Wahrscheinlichkeit, dass sie allein aufgrund demographischen Rauschens wieder so klein wird, dass sie letztlich ausstirbt, äußerst gering. Bei starkem Umweltrauschen kann es auch großen Populationen passieren, dass sie nach einer Reihe schlechter Jahre so klein wird, dass sie aussterben kann. Die Lektion für den Naturschutz aus diesen - generell gültigen - Ergebnissen ist, dass der Beurteilung der Auswirkung von Umweltschwankungen auf eine Population höchste Priorität zukommt.

### Erweiterung auf Metapopulation

Bisher wurden nur räumlich unstrukturierte Populationen betrachtet. Meist sind Restpopulationen aber auf ein mehr oder weniger großes Ensemble von Resthabitaten verteilt. LEVINS (1970) führte für diese Konfiguration das Konzept der *Metapopulation* ein als einer „Population von Populationen die lokal aussterben und wiederbesiedelt werden“. Die Idee hinter diesem Konzept ist, dass das Ensemble an lokalen Subpopulationen überdauern kann, obwohl die einzelnen Subpopulationen so klein sind, dass sie recht bald aussterben. Voraussetzung für das regionale Überdauern des Ensembles ist, dass immer genügend besetzte Resthabitats (oder Flecken, engl. „patches“) vorhanden sind, von denen aus leer gewordene „patches“ wiederbesiedelt werden können. Das Metapopulationskonzept hat im Naturschutz das alte, auf die Inseltheorie (MacARTHUR & WILSON 1967) aufbauende Paradigma abgelöst. REICH & GRIMM (1996) geben einen kritischen Überblick über die Bedeutung dieses Konzeptes in Ökologie und Naturschutz. Sie betonen, dass längst nicht alles

Metapopulation ist, was heute so genannt wird. Dabei geht es nicht um definitorische Haarspaltereien, sondern um die durchaus reale Gefahr, dass aus dem Etikett „Metapopulation“ vorschnell Konsequenzen für den praktischen Naturschutz gezogen werden. REICH und GRIMM schlagen deshalb folgende, detaillierte Definition einer Metapopulation vor:

„Eine Metapopulation ist eine (regionale) Population von (lokalen) Populationen, wobei die folgenden vier Bedingungen erfüllt sein müssen:

- (1) Die lokalen Populationen besitzen eine eigene Dynamik, d.h. sie sind von anderen lokalen Populationen abgrenzbar;
- (2) Wenigstens einige der lokalen Populationen sind so klein oder so bedroht, dass früher oder später mit ihrem Aussterben zu rechnen ist;
- (3) Die lokalen Populationen bzw. Habitate stehen durch dispergierende Individuen miteinander in Wechselwirkung;
- (4) Dispergierende Individuen müssen in der Lage sein, infolge Aussterbens leer gewordene bzw. neu entstandene Habitate wiederzubesiedeln bzw. zu besiedeln, d.h. Populationen aufzubauen, die ihrerseits Kolonisatoren bereitstellen können.“ (REICH & GRIMM 1996).

DORNDORF et al. (2000) geben ein Beispiel für eine Population, die sogar auf zwei räumlichen Skalen Metapopulation ist: zum einen auf der Ebene benachbarter Territorien, und auf der Ebene weiter voneinander entfernter Ansammlungen von Territorien.

Für eine PVA macht es keinen prinzipiellen Unterschied, ob eine einzelne Population oder eine Metapopulation untersucht wird. Die oben dargestellten Konzepte und Maße kommen weiter zur Anwendung. Die von LEVINS (1970) eingeführte Analogie „Population von (Sub)Populationen“ ist durchaus angemessen. Sie erleichtert eine Übertragung der Konzepte und Fragestellungen von der Populations- auf die Metapopulationsebene (Tab. 1). Als neues Element bei der Modellierung kommen die Ausbreitung von Individuen und die Wiederbesiedlung hinzu, d.h. die oben gemachte Einschränkung, isolierte Habitate zu betrachten, gilt nicht mehr. Es lässt sich theore-



**Tabelle 1**

**Gegenüberstellung der Aspekte von Population und Metapopulationen, die einander analog sind, d.h. in PVAs analog behandelt werden können.**

Population	Metapopulation
Individuum	Subpopulation
Geburt	Wiederbesiedlung
Sterben	Lokales Aussterben einer Subpopulation
demographisches Rauschen	„turnover“, d.h. zufällige Abfolge von lokalem Aussterben und Wiederbesiedlungen
Umweltrauschen	Im Raum korrelierte Umweltschwankungen
Kapazität (an Individuen)	Zahl der Habitatsinseln oder „patches“
Individuelle Variabilität (Alter Größe, Status, usw.)	Eigenschaften der „patches“ (Größe, Form, Lage, usw.)

tisch zeigen, dass Ausbreitung und Wiederbesiedlung die Schlüsselprozesse für die Überlebensfähigkeit einer Metapopulation sind. Leider gibt es aber gerade hierzu in der Regel nur ungenügende empirische Informationen. Das entwertet nicht den Metapopulationsansatz an sich, mahnt aber zu größter Vorsicht bei der Interpretation quantitativer Aussagen, die aus Metapopulationsmodellen abgeleitet werden.

### **Probleme bei der Umsetzung von PVA'S und ihrer Interpretation**

Mit den bisher dargestellten Konzepten, Maßen und Methoden ist das Grundprinzip der allermeisten existierenden Populationsgefährdungsanalysen beschrieben. Inzwischen gibt es schon so viel Erfahrung mit PVAs, dass zunehmend auch Probleme und Grenzen sichtbar werden.

Ein Hauptproblem ist die Unsicherheit von PVAs: Wie zuverlässig sind die Quantifizierungen des Aussterberisikos? Diese Quantifizierungen sind ja nichts anderes als mit Hilfe von Modellen aufgestellte Vorhersagen. Kann man diesen Vorhersagen trauen (gerade in der Ökologie, deren Fähigkeit zu Vorhersagen doch bekanntermaßen gering ist)? Im allgemeinen wird gefordert, dass Vorhersagen überprüfbar sind, aber Vorhersagen über ein bestimmtes Aussterberisiko lassen sich nicht überprüfen. Beim Modell wertet man 1000 oder mehr Parallelversuche aus, in der Wirklichkeit gibt es aber nur einen einzigen Versuch. Selbst wenn die Vorhersage, dass die mittlere Überlebenszeit 40 Jahre beträgt, völlig richtig wäre, könnte im Einzelfall eine Population schon nach 5 Jahren ausgestorben sein, eine andere aber über 100 Jahre überdauern, und keiner dieser Einzelfälle würde die Vorhersage widerlegen (s. die Verteilung in Abb. 4).

Man muss aber immer davon ausgehen, dass die vorhergesagte Überlebensfähigkeit nicht völlig richtig ist, denn auf allen Ebenen der PVA gibt es erhebliche

Unsicherheiten. Die Daten sind oft lückenhaft oder gar falsch, und auch bei den Modellen gibt es Unsicherheiten darüber, wie bestimmte Prozesse zu beschreiben sind, z.B. Dichteabhängigkeit (s. oben). Aus all diesem folgt, dass die einzelne Zahl, ein isoliertes  $P_0(t)$  oder  $T_m$ , niemals das Ziel von PVAs sein kann, denn diese sind mit zu hohen Unsicherheiten behaftet, als dass man sie allein als Grundlage für Entscheidungen verwenden dürfte. Statt dessen werden von PVAs vergleichende Aussagen angestrebt. Diese können theoretische Fragestellungen betreffen, indem z.B. Situationen mit starkem oder schwachem Umweltrauschen verglichen werden (Abb. 5).

In der Praxis sollen aber häufig Eingriffsalternativen verglichen werden. Glücklicherweise eignen sich die individuen- und regelbasierten Modelle der PVA sehr gut dazu, die verschiedenen Eingriffe zu simulieren (z.B. Habitatvergrößerung, Erhöhung der Vernetzung von Subpopulationen, Aussetzen von gezüchteten Tieren, Eingriffe in die Sukzession, usw.). Für all diese Szenarien wird dann das Aussterberisiko bestimmt, so dass sich eine Rangordnung (engl. „ranking“) der Eingriffsalternativen ergibt. Dieses „ranking“ soll die Entscheidung darüber, welche Alternative man wählen soll, erleichtern. Natürlich kann auch das „ranking“ fehlerhaft sein aufgrund der angesprochenen Unsicherheiten. Es gibt aber Methoden aus der sog. Entscheidungstheorie („decision analysis“), die es erlauben die Auswirkung der Unsicherheiten auf das „ranking“ systematisch zu untersuchen, um doch noch zu rationalen Entscheidungen zu kommen. DRECHSLER (2000) gibt in diesem Heft ein anschauliches Beispiel hierfür. Methoden der Entscheidungstheorie könnten generell dazu beitragen, naturschutzrelevante Entscheidungen transparenter zu machen (vgl. GRIMM & GOTTSCHALK 1997). Denn, wohlgemerkt, PVAs und ihre Modelle nehmen einem die Entscheidung nicht ab, sie sind nur Werkzeuge, um zu möglichst rationalen Entscheidungen zu kommen.

Ein weiteres Problem von PVAs ist die Tatsache, dass sie zu aufwendig sind, als dass sie für jeden Einzelfall von Modellierern/innen durchgeführt werden könnten. So war z.B. die von DORNDORF et al. in diesem Heft ausschnittsweise präsentierte PVA Gegenstand einer ganzen Dissertation. Hinzu kommt das Problem, dass wissenschaftlich gesehen PVAs früher oder später ihren Reiz verlieren werden, weil die Methoden und das Konzept dann so etabliert sind, dass es sich oft nur noch um reine Anwendung handeln wird. Es wird also zunehmend schwerer werden, Wissenschaftler/innen zu finden, die bereit sind, sich an einer PVA zu beteiligen. STEPHAN (2000) präsentiert in diesem Heft einen Ausweg aus diesem Dilemma: Fertige PVA-Programme für Anwender/innen. In diesen kann die Modellstruktur nur noch begrenzt geändert werden. Deshalb sind sie möglichst allgemein gehalten und erlauben längst nicht so detaillierte Abgleiche mit Daten wie das Modell von DORNDORF et al. Fertige PVA-Programme sind somit immer eine Kompromisslösung: Ein maßgeschneidertes Modell wäre in vielen Einzelfällen sicher zufriedenstellender, aber andererseits erlauben die Programme einem weiten Kreis von Anwendern, PVAs durchzuführen, um so ihre Entscheidungen wenigstens teilweise auf quantifizierten Aussagen aufbauen zu können. Wichtig bei Programmen dieser Art ist, dass sie den vergleichenden Aspekt von PVAs dem Anwender möglichst deutlich vor Augen führen. Das von STEPHAN vorgestellte Programm EXI erfüllt diese Forderung, ebenso wie das für Metapopulationen entwickelt META-X (LOREK et al. 1998).

## Ausblick

PVAs und die Modelle, derer sie sich bedienen, sind aus der ökologischen und Naturschutzliteratur nicht mehr wegzudenken. Sie führen langsam zu einem Umdenken im Naturschutz, bei dem der Risikobegriff und die Möglichkeit, Risiken einzuschätzen, eine entscheidende Rolle spielen. Theoretisch und auch bezogen auf konkrete Populationen hat die PVA in nur etwas mehr als zehn Jahren eine stürmische Entwicklung durchgemacht. Was noch aussteht ist eine kritische Beurteilung der Rolle, die PVAs im praktischen Naturschutz wirklich spielen, d.h. wie sehr sie Entscheidungsprozesse tatsächlich beeinflussen und welche Folgen diese Entscheidungen hatten. Hier stehen wir vor einem ähnlichen Problem wie dem von BOYCE im Jahr 1992 beklagten: Damals waren kaum PVAs veröffentlicht worden, heute fehlen Veröffentlichungen über den Entscheidungsprozess selbst und über die Konsequenzen der getroffenen Entscheidungen. Solange aber PVAs immer kritisch hinterfragt werden und nur als Entscheidungshilfen aufgefasst werden, und nicht als Vorhersagemaschinen, dürften Entscheidungen, die unter Zuhilfenahme von PVAs getroffen werden, in der Regel besser sein als intuitive Entscheidungen.

## Danksagung

Ich danke Norbert Dorndorf und Martin Drechsler für die kritische Durchsicht dieses Beitrages.

## Literatur

- BEISSINGER, S. R. & M. I. WESTPHAL (1998): On the use of demographic models of population viability in endangered species management.- *J. Wildlife Manage.* 62: 821-841.
- BOYCE, M. S. (1992): Population viability analysis.- *Annual Review in Ecology and Systematics* 23: 481-506.
- BROOK, B. W.; L. LIM, R. HARDEN & R. FRANKHAM (1997): Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclater).- *Biological Conservation* 82: 119-128.
- BURGMAN, M. A.; S. FERSON & H. R. AKÇAKAYA (1993): Risk assessment in conservation biology.- Chapman & Hall, London.
- CAUGHLEY, G. (1994): Directions in conservation biology.- *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- DORNDORF, Norbert; Walter ARNOLD, Fredy FREYROOS, Christian WISSEL & Volker GRIMM (2000): Ein Fallbeispiel zur Komplexität der Populationsgefährdungsanalyse: Das Alpenmurmeltier.- *Laufener Seminarbeiträge* 3/00: 83-89.
- DRECHSLER, M. (2000): Artenschutz bei ökologischer Datenunsicherheit: eine modellbasierte Entscheidungshilfe.- *Laufener Seminarbeiträge* 3/00: 91-98.
- EISENFÜHR, F. & M. WEBER (1994): *Rationales Entscheiden* (2. Aufl.).- Springer, Heidelberg.
- GOODMAN, D. (1987a): Consideration of stochastic demography in the design and management of biological reserves.- *Nat. Res. Model.* 1: 205-234.
- (1987b): The demography of chance extinction.- Aus: M.E. SOULÉ (Hrsg.), *Viable populations for conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, S. 11-34.
- GRIMM, Volker (1999): Grundlegende Techniken und Konzepte bei der Abschätzung von Extinktionsrisiken mit Hilfe ökologischer Modelle.- *Berichte der Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (NNA)* 2/99: 22-29.
- GRIMM, Volker & Eckhard GOTTSCHALK (1997): Ein Workshop über Entscheidungstheorie im Naturschutz am UFZ Leipzig-Halle. - *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 6: 253-255.
- GRIMM, Volker & Ilse STORCH (2000): Minimum viable population size of capercaillie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model.- *Wildlife Biology* (in press).
- LEVINS, R. (1970): Extinction.- Aus: M. GERSTENHABER (Hrsg.): *Some mathematical questions in biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island.

- LOREK, Helmut; Karin FRANK, Frank KÖSTER, Ute VOGEL, Volker GRIMM, Christian WISSEL & Michael SONNENSCHNEIDER (1998):  
Die Entwicklung eines Computer-Werkzeugs für Naturschutz und Landschaftsplanung.- Aus: HAASIS, H.-D. & K.C. RANZE (Hrsg.): Umweltinformatik '98. Vernetzte Strukturen in Informatik, Umwelt und Wissenschaft. Metropolis, Marburg, S. 475-488.
- MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967):  
The theory of island biogeography.- Princeton University Press, Princeton,
- MAY, R. M. (1988):  
How many species are there on earth?- Science 241: 1441-1449.
- (1990):  
How many species?- Philosophical Transactions of the Royal Society London B 330: 293-304.
- MYERS, N. (1981):  
Conservation needs and opportunities in tropical moist forests.- In: H. SYNGE (Hrsg.): The biological aspects of rare plant conservation. Wiley, New York: 141-154.
- REICH, Michael & Volker GRIMM (1996):  
Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme.- Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 5: 123-139.
- SCHRÖDER, W.; J. SCHRÖDER & W. SCHERZINGER (1982):  
Über die Rolle der Witterung in der Populationsdynamik des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*).- J. Ornithologie 123: 287-296.
- SHAFFER, M. L. (1981):  
Minimum population sizes for species conservation.- BioScience 31: 131-134.
- SIMBERLOFF, D. (1986):  
Are we on the verge of a mass extinction in tropical rain forests?- In: D. K. ELLIOTT (Hrsg.): Dynamics of extinction. Wiley, New York: 165-180.
- SOULÉ, M. E. (Hrsg.) (1986):  
Conservation biology: the science of scarcity and diversity. - Sinauer, Sunderland MA.
- (1987):  
Viable populations for conservation.- Cambridge University Press, Cambridge.
- STARFIELD, A. M. (1997):  
A pragmatic approach to modeling for wildlife management.- J. Wildl. Manage., 61, 261-270.
- STARFIELD, A. M.; K.A. SMITH & A. L. BLELOCH (1990):  
How to model it: problem solving for the computer age.- McGraw-Hill, New York.
- STARFIELD, A. M. & A. L. BLELOCH (1991):  
Building models for conservation and wildlife management.- 2nd ed. Burgess International, Edina, Minnesota.
- STELTER, Christian.; Michael REICH, Volker GRIMM & Christian WISSEL (1997):  
Modelling persistence in dynamic landscapes: lesson from a metapopulation of the grasshopper *Bryodemus tuberculata*.- Journal of Animal Ecology 66: 508-518.
- STEPHAN, Thomas (1993):  
Stochastische Modelle zur Extinktion von Populationen.- Dissertation Philipps-Universität Marburg.
- (2000):  
Ein Simulationswerkzeug zur Populationsgefährdungsanalyse.- Laufener Seminarbeiträge 3/00: 79-84.
- STEPHAN, Thomas; U. BRENDEL & Christian WISSEL (1995):  
Ein Modell zur Abschätzung des Auslöschungsrisikos von *Alectoris graeca* im Nationalpark Berchtesgaden.- Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 24: 161-167.
- THULKE, Hans; Michael S. MÜLLER, Volker GRIMM, Lutz TISCHENDORF, Christian WISSEL & Florian JELTSCH (1999):  
From pattern to practice: a scaling-down strategy for spatially explicit modelling illustrated by the spread and control of rabies.- Ecol. Model. 117: 179-202.
- UCHMANSKI, Janusz & Volker GRIMM (1996):  
Individual-based modelling in ecology: what makes the difference?- Trends in Ecology & Evolution 11: 437-441.
- WIEGAND, Thorsten; Javier NAVES, Thomas STEPHAN & Alberto FERNANDEZ (1998):  
Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain.- Ecological Monographs 68: 539-570.
- WILSON, E. O. (1988):  
The current state of biological diversity.- In: E. O. WILSON & F. M. PETER (Hrsg.): Biodiversity.- National Academy Press, Washington: 3-18.
- WISSEL, Christian (1989):  
Theoretische Ökologie - Eine Einführung. Springer, Berlin.
- (1992):  
Aims and limits of ecological modelling exemplified by island theory.- Ecol. Model. 63: 1-12.
- WISSEL, Christian; Thomas STEPHAN & Sören-Helge ZASCHKE (1994):  
Modelling extinction and survival of small populations.- Aus: Hermann REMMERT (Hrsg.), Minimum animal populations (Ecological Studies 106). Springer, Berlin, S. 67-103.

**Anschrift des Verfassers:**

Volker Grimm  
UFZ Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle  
Sektion Ökosystemanalyse  
Postfach 2  
D-04301 Leipzig



## **Zum Titelbild:**

**Historische Darstellung des Waldrapps** (*Geronticus eremita*) aus GESNER (1669): Vollkommenes Vogel-Buch, 2. Aufl., unveränderter Nachdruck der Ausgabe von 1669; Hannover (Schlüter).  
(Foto: Dr. Walter Joswig, Aufnahme im Alpenzoo Innsbruck, 1994)

Der Waldrapp war im Mittelalter im Mittelmeergebiet weit verbreitet und kam auch in den Alpenländern, in Bayern und Baden-Württemberg vor. Eine Abkühlung des Klimas und die Verfolgung durch den Menschen wegen seines schmackhaften Fleisches führten jedoch bereits im siebzehnten Jahrhundert zum Aussterben der süddeutschen und alpinen Populationen. Im zwanzigsten Jahrhundert bewirkte vor allem der Einsatz von DDT und anderen Bioziden weitere Bestandsverluste. Nachdem 1989 auch die türkische Population erlosch, existieren heute nur noch drei kleine Bestände von insgesamt wenigen hundert Tieren in Marokko.

Mit Informationskampagnen in der Bevölkerung und strengen Schutzbestimmungen in den noch existierenden Habitaten wird seit 1992 versucht, diese hochgradig gefährdete Art vor dem endgültigen Aussterben zu bewahren. In Deutschland ist vor allem die Stiftung Europäisches Naturerbe, Radolfzell, an den Schutzmaßnahmen aktiv beteiligt.

## **Laufener Seminarbeiträge 3/00**

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3-931175-58-8

---

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

---

Schriftleitung und Redaktion: Dr. Notker Mallach (ANL, Ref. 12) in Zusammenarbeit mit Dr. Josef Heringer (ANL)  
Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Referenten verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen – auch auszugsweise – aus den Veröffentlichungen der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege sowie deren Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen der schriftlichen Genehmigung.

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Farbseiten: Hans Bleicher, Laufen

Druck und Bindung: .....

Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)