

Biodiversität braucht Platz

Stefan HALLE

Gliederung

1. Einleitung
2. Die Arten-Areal-Beziehung
3. Patchyness der Kulturlandschaft
4. Probleme kleiner Populationen
5. Das Konzept der *Minimum Viable Population*
6. Das Metapopulationskonzept und *SLOSS*
7. Korridore und Biotopverbundsysteme
8. *EMS*-Studien zur Landschaftsökologie
9. Beziehung zur Biodiversität
10. Einfluss auf die Struktur von Lebensgemeinschaften
11. Zusammenfassung
Literatur

1. Einleitung

Die Landschaftsökologie beschäftigt sich als relativ neues Teilgebiet der Ökologie (FORMAN & GODRON 1986) mit der Frage, wie sich die strukturellen Eigenschaften von Landschaften auf die Populationsdynamik von Pflanzen und Tieren auswirken. In diesem Beitrag wird ein Überblick über die theoretischen Konzepte zur Beziehung zwischen Flächengröße und Extinktionsrisiko von Populationen gegeben, was bislang selten in einen direkten Zusammenhang mit der Biodiversität gestellt wird, letztendlich aber die Grundlage zur Sicherung von Artenvielfalt bildet. Auf dem Gebiet der Landschaftsökologie hat es in den vergangenen 15 Jahren enorme Fortschritte im Verständnis ökologischer Prozesse gegeben, durch die die bis dahin vorherrschenden Sichtweisen teilweise grundlegend verändert wurden (NAVEH & LIEBERMAN 1993, FORMAN 1995, HANSSON et al. 1995). Außerdem ist die Landschaftsökologie und die damit eng verbundene Metapopulationsdynamik ein gutes Beispiel dafür, wie Erkenntnisse aus der theoretischen Ökologie unmittelbar in die Praxis des Naturschutzes einfließen können (SOULÉ 1986, 1987, SIMBERLOFF 1988).

2. Die Arten-Areal-Beziehung

Eine frühe Beobachtung in der Ökologie war, dass auf größeren ozeanischen Inseln der Tendenz nach eine höhere Artendiversität zu finden ist als auf kleinen. Dieser Zusammenhang, der in ganz unterschiedlichen Organismengruppen festgestellt wurde, ist auf abgelegenen Inselgruppen mit Inseln unterschiedlicher Größe besonders deutlich (z.B. Hawaii, Azoren, Westindische Inseln, Solomon-Inseln; einen Überblick gibt Kapitel 23 in BEGON et al. 1996). Die Gründe für diesen Zusammenhang sind vielfältig, doch werden vier als besonders wichtig angesehen:

(1) Größere Inseln weisen eine größere Vielfalt von Habitaten und Mikrohabitaten auf (größere Habitat-heterogenität), wodurch sie mehr Arten mit leicht unterschiedlichen Habitatsansprüchen einen Lebensraum bieten. (2) Es ist ein einfacher Effekt der Stichprobengröße gegeben, denn auf kleinen Inseln ist die absolute Anzahl der dort lebenden Individuen ebenfalls klein, wodurch die Wahrscheinlichkeit sinkt, unterschiedliche Arten nachzuweisen. (3) Die Grundfläche der Insel muss wenigstens dem Mindestareal einer Art entsprechen, um ein Vorkommen zu ermöglichen. (4) Kleine Inseln stellen nur ein begrenztes Ressourcenangebot zur Verfügung, so dass die dort lebenden Populationen ebenfalls klein sind. Kleine Populationen tragen grundsätzlich ein erhöhtes Extinktionsrisiko (siehe unten), so dass vorkommende Arten immer wieder aussterben werden.

Der Zusammenhang zwischen Inselgröße und Arten-diversität ist heute durch das Arbeitsgebiet der Inselbiogeographie recht gut verstanden und wird durch einen Modellansatz von MACARTHUR & WILSON 1967 beschrieben, der ein von der Inselgröße und dem Abstand zum Festland abhängiges Gleichgewicht der Raten von Kolonisation und Extinktion annimmt. Eine weitergehende Bedeutung dieses Ansatzes ergibt sich aus der Tatsache, dass er nicht nur für ozeanische Inseln, sondern in gleicher Weise auch für terrestrische Lebensräume gilt, sofern diese abgegrenzte Einheiten bilden. Dies trifft z. B. für Berge in einer Ebene, für Feldgehölze in einer Agrarlandschaft, für fleckenhafte Vegetationsstrukturen oder für Seen zu. Auch für diese inselartigen Habitate, die sogenannten *Patches*, die in einer dem Meer entsprechenden Grundstruktur, der sogenannten *Matrix* liegen, ist ein positiver Zusammenhang zwischen Flächengröße und Artendiversität bei unterschiedlichen Organismengruppen zu beobachten, der auf entsprechenden Mechanismen beruht wie bei ozeanischen Inseln. Es handelt sich also um eine Grundgesetzmäßigkeit in der Ökologie, die als *Arten-Areal-Beziehung* bezeichnet wird (Übersicht b. WILLIAMSON 1981).

3. Patchyness der Kulturlandschaft

In der Kulturlandschaft führt die intensive Nutzung durch den Menschen dazu, dass der Grad der *Patchyness* zunimmt, indem ursprünglich homogene bzw. feinkalig heterogene Habitate zunächst zerschnitten und schließlich auf kleine Resthabitate beschränkt werden. Für Mitteleuropa bedeutet dies, dass große zusammenhängende Waldgebiete schon seit Jahrhunderten durch Rodung und Urbarmachung zunehmend

durch Felder, Äcker und Wiesen zergliedert wurden, was zu einer Verinselung der ursprünglichen Lebensräume führte. Dieser Prozess wird als *Habitatfragmentation* (FORMAN & GODRON 1986, WILCOVE et al. 1986, SAUNDERS et al. 1991, OPDAM et al. 1993) bezeichnet und ist weltweit in allen vom Menschen intensiv genutzten Landschaften zu beobachten, in Agrarlandschaften ebenso wie in forstwirtschaftlich intensiv genutzten Waldgebieten (Abb. 1).

Sofern die Abstände zwischen den Resthabitaten nicht zu groß und die Bedingungen in der Matrix nicht zu feindselig sind, besteht ein Austausch durch solche Individuen, die aus ihrem ursprünglichen Heimatgebiet abwandern und einen neuen Lebensraum suchen, den sogenannten *Dispersern* (OPDAM 1990, HANSSON 1991). Dies ist beispielsweise ein besonderes Problem in der Großflächenlandwirtschaft Ost- und Mitteldeutschlands mit Schlaggrößen von mehr als 10 ha, teilweise sogar von mehr als 50 ha. An Wald- und Gebüschhabitats gebundene Arten können solche strukturarmen, ausgeräumten Landschaftsteile zumindest zu bestimmten Jahreszeiten, etwa nach der Ernte, nur unter Schwierigkeiten oder gar nicht mehr überwinden, was zu einer nahezu vollständigen Isolation der weitläufig versprengten Restpopulationen in Feldgehölzen oder Gebüschgruppen führt. Aus diesen Landschaften sind einige Arten verschwunden, während andere, für die die großflächig bewirtschafteten Flächen selbst den Lebensraum darstellen, deutlich höhere Dichten aufweisen als bei kleinflächiger Bewirtschaftung (HALLE 1997).

4. Probleme kleiner Populationen

Wenn der Lebensraum in kleine, isolierte Resthabitats aufgeteilt ist, sind zwangsläufig auch die dort lebenden Populationen klein, was aus mehreren Gründen zu einem erhöhten Extinktionsrisiko führt (GILPIN & SOULÉ 1986, LANDE 1993). So können

kleine Populationen durch zufällige Umweltereignisse und Katastrophen (Brände, Überflutungen, Seuchen etc. = *umweltbedingte Stochastizität*) aufgrund der geringen Kopfstärke viel eher ausgelöscht werden als große. Kleine Populationen sind auch anfälliger gegenüber zufälligen Schwankungen der demographischen Grundparameter (Geburten- und Sterberate, Fortpflanzungsleistung und Geschlechterverhältnis der Nachkommen etc. = *demographische Stochastizität*) und können allein aufgrund einer ungünstigen Kombination dieser Größen aussterben, ohne dass eine negative äußere Einwirkung vorliegt.

Schließlich tragen kleine Populationen auch ein größeres langfristiges Extinktionsrisiko, das auf einem zunehmenden Verlust genetischer Vielfalt beruht (ALLENDORF & LEARY 1986, CAUGHLEY 1994, HARRISON & HASTINGS 1996, YOUNG et al. 1996). Bei sehr kleinen Populationen von einigen wenigen reproduzierenden Individuen können aufgrund der zufälligen Partnerwahl Allele, also die genetischen Informationen für bestimmte Merkmalsausprägungen, verloren gehen, ohne dass Selektionskräfte wirken. Schätzungen und Computersimulationen zeigen, dass alle $2N_e$ Generationen ein Allel durch diese sogenannte genetische Drift verloren geht, wobei N_e die theoretische, populationsgenetisch ideale Populationsgröße bezeichnet (siehe hierzu LANDE & BARROWCLOUGH 1987, GILPIN 1991). Ein zweiter Prozess, der auf längere Sicht zu einer Einschränkung der genetischen Variabilität führt, ist die in kleinen isolierten Populationen immer wieder auftretende Inzucht (Paarung von nahe verwandten Individuen, RALLS et al. 1986). Eine verringerte genetische Variabilität bedeutet, dass in einer Population weniger alternative Merkmalsausprägungen vorhanden sind, so dass die Fähigkeit zur Anpassung an zukünftig auftretende massive Änderungen der Umweltbedingungen eingeschränkt ist und dadurch die Wahrscheinlichkeit der Extinktion erhöht wird.



Abbildung 1

Beispiele von Habitatfragmentation durch menschliche Nutzung in einer Agrarlandschaft (a) und in einem forstwirtschaftlich genutzten Waldgebiet (b). Beide Aufnahmen stammen aus dem Tal der Glomma in der Provinz Hedmark/Mittelnorwegen.

Unabhängig vom zugrunde liegenden Mechanismus und von der Zeitskala (kurz- oder langfristig) bleibt festzustellen, dass kleine Populationen in isolierten Resthabitaten immer ein höheres Extinktionsrisiko zu tragen haben als große Populationen in zusammenhängenden Lebensräumen.

5. Das Konzept der *Minimum Viable Population*

Diese Zusammenhänge, die in der Ökologie schon seit längerem bekannt sind und diskutiert werden, haben im Konzept der *Minimum Viable Population (MVP)* eine erste naturschutzbezogene Anwendung gefunden (GILPIN & SOULÉ 1986, SOULÉ 1987, NUNNEY & CAMPBELL 1993). Das Ziel des Ansatzes besteht darin, für eine bestimmte vorgegebene Zeitspanne diejenige Mindestpopulationsgröße zu berechnen, mit der eine ebenfalls vorgegebene Überlebenswahrscheinlichkeit erreicht werden kann. Grundlage dieser Berechnung ist die Abhängigkeit der Extinktionswahrscheinlichkeit von der Zeit (Abb. 2), wobei davon ausgegangen wird, dass jede Population rein zufällig und ohne besondere von außen einwirkende Gründe irgendwann einmal aussterben wird. Da der Kurvenverlauf ganz wesentlich von der Populationsgröße abhängig ist, kann über diesen Ansatz die minimal überlebensfähige Populationsgröße bestimmt werden. Wenn dann noch Informationen über die typische Dichte (Individuen pro Fläche) der betrachteten Art in dem jeweiligen Lebensraum zur Verfügung stehen, kann daraus das benötigte Mindestareal für den Erhalt einer Population (mit einer konkreten Wahrscheinlichkeitsangabe) über den vorgegebenen Zeitraum ermittelt werden, was zum Beispiel als Grundlage für die Ausweisung von Schutzgebieten dienen kann.

Obwohl die Berechnung der *MVP* theoretisch durchaus möglich ist, stößt die Anwendung in der Praxis schnell an ihre Grenzen. Der Grund liegt darin, dass die Ermittlung der Kurvenverläufe für die Extinktionswahrscheinlichkeit umfangreiche Kenntnisse der Populationsdynamik einer Art voraussetzt. Derart detaillierte Daten liegen aber nur für wenige Arten vor, und selbst bei diesen ist ungewiss, ob die Ergebnisse aus einem Gebiet auf andere übertragen werden können. Deshalb wird eine genaue Berechnung der *MVP* nur in seltenen Ausnahmefällen möglich sein. Den-

noch ist das Konzept durchaus von Nutzen, da auf seiner Grundlage zumindest grobe Abschätzungen möglich sind. Dies stellt einen deutlichen Fortschritt gegenüber der sonst üblichen Festlegung der Schutzgebietsgröße aus dem Gefühl heraus oder als Kompromiss zwischen unterschiedlichen Interessen dar, weil das eigentliche Schutzziel – der Erhalt lebensfähiger Fortpflanzungseinheiten – als Bewertungskriterium in den Vordergrund gerückt wird.

6. Das Metapopulationskonzept und *SLOSS*

Ist in einem Gebiet tatsächlich nur noch eine einzelne, isolierte Restpopulation vorhanden, kann ein längerfristiges Überleben in der Regel mit vertretbarem Aufwand nicht gesichert werden. Der Naturschutz konzentriert sich daher auf Situationen, wo in einem Gebiet mehrere kleine Populationen vorkommen, die zumindest zeitweise in Austausch miteinander stehen. Diese Konstellation kann durch den derzeit in der Ökologie intensiv diskutierten Ansatz der *Metapopulation* (Abb. 3) erfasst werden (GILPIN & HANSKI

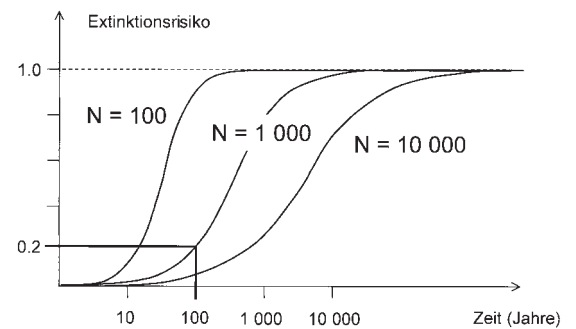
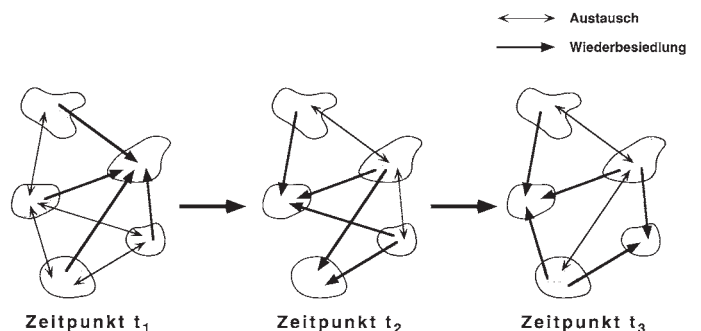


Abbildung 2

Extinktionskurven einer hypothetischen Population, in der das relative Risiko einer zufälligen Extinktion als Wahrscheinlichkeitsfunktion in Abhängigkeit von der Zeit aufgetragen wird. Der Kurvenverlauf ist von der Populationsgröße N abhängig. Anhand derartiger Kurven lässt sich die Minimum Viable Population (*MVP*) bestimmen: für eine Überlebenswahrscheinlichkeit von 80% (relatives Extinktionsrisiko = 0.2) über einen Zeitraum von 100 Jahren müsste beispielsweise eine Mindestpopulationsgröße von 1000 Individuen erreicht werden, wobei sich dieser Wert auf die effektive Populationsgröße N_e bezieht (siehe Text).

Abbildung 3

Schematische Darstellung einer Metapopulation, in der fünf Patches mit lokalen Subpopulationen über Dispersal (abwandernde Individuen) miteinander verbunden sind. Dadurch wird ein genetischer Austausch zwischen den besiedelten Patches (grau) ermöglicht. Die Wiederbesiedlung von zufällig ausgestorbenen Patches (weiß) aus den besiedelten Patches (grau) ergibt ein über die Zeit ständig veränderliches Muster aus besiedelten und unbesiedelten Patches, was als Metapopulationsdynamik bezeichnet wird.



1991, HANSKI 1991, HANSKI & GILPIN 1991, 1996, HANSKI 1999).

Nach Levins, der den Begriff 1970 geprägt hat (LEVINS 1969, 1970), ist eine Metapopulation eine „Population von Populationen“, oder genauer „ein System aus mehreren unabhängigen Fortpflanzungseinheiten, die über Dispersal miteinander in Verbindung stehen“. Die Vorsilbe „Meta-“ bedeutet dabei, dass die nächst höhere Komplexitätsebene oberhalb der Einzelpopulationen betrachtet wird. So wie in einer Population Individuen sterben, können in einer Metapopulation einzelne lokale Populationen aussterben, wobei wiederum davon ausgegangen wird, dass jede Population aus rein zufälligen Gründen irgendwann einmal aussterben wird (die mittlere Zeitspanne bis zum Extinktionsereignis könnte dabei mit der mittleren Lebenserwartung von Individuen auf der Populationsebene verglichen werden). Bis auf seltene, meist katastrophale Ereignisse (den sogenannten *extinction pulses*) werden aber nie alle Subpopulationen einer Metapopulation zur selben Zeit ausgestorben sein, wodurch eine Wiederbesiedlung der ausgestorbenen *Patches* durch Zuwanderung aus den noch besiedelten *Patches* erfolgen kann (dieser Prozess kann auf der Populationsebene mit der Zeugung neuer Individuen durch die derzeit vorhandenen verglichen werden).

Bei den Populationsökologen besteht heute weitgehend Einigkeit darüber, dass die aus Extinktion und Rekolonisation resultierende sogenannte *Metapopulationsdynamik* der Schlüsselprozess ist, um das andernfalls regellos erscheinende Muster aus Erlöschen und Wiederauftauchen von Arten in einem Gebiet sowie deren langfristige Abundanzdynamik zu verstehen. Das Metapopulationskonzept hat außerdem die zunächst überraschend erscheinende Konsequenz, dass das Überleben einer Art, deren Vorkommen in kleine, nicht unmittelbar in Verbindung stehende Subpopulationen zergliedert ist, unter Umständen aufgrund der Risikostreuung besser zu gewährleisten ist als in einer großen, zusammenhängenden Population.

Diese Überlegungen waren der Ausgangspunkt für eine heftige Kontroverse in den 70er und 80er Jahren, die im wissenschaftlichen wie auch im angewandten Naturschutz mit großer Vehemenz geführt wurde und für die sich das Kürzel *SLOSS* eingebürgert hat (WILCOX & MURPHY 1985, BURKEY 1989, WRIGHT 1990, NUNNEY & CAMPBELL 1993). *SLOSS* steht dabei für *Single Large Or Several Small* und beschreibt die Auseinandersetzung darüber, ob man Schutzbemühungen am sinnvollsten auf wenige große Schutzgebiete, beispielsweise Nationalparks, konzentrieren soll, oder aber auf viele kleine. Die Vertreter der *Several Small Option* führten die Risikostreuung als ein wichtiges Argument an, während die Befürworter der *Single Large Option* darauf verwiesen, dass kleine Populationen grundsätzlich ein höheres Extinktionsrisiko tragen als große (siehe oben). Trotz jahrelanger Debatte auf unterschiedlichen Ebenen, die auch teil-

weise heute noch anhält, kam es zu keiner Annäherung der Standpunkte, so dass man schließlich von unterschiedlichen „Schutzphilosophien“ sprach, die eine Einigung verhindere.

Das Konzept der Matapopulationen hat zwar nicht zu einer abschließenden Lösung des Konfliktes geführt, hat die Diskussion aber wieder erheblich versachlicht. Genaue Analysen des Problems zeigten, dass zwei Aspekte für die „richtige“ Antwort auf die *SLOSS*-Frage eine entscheidende Rolle spielen: (1) Das Verhältnis von umweltbedingter und demographischer Stochastizität ist von grundlegender Bedeutung, da sich in einer Situation mit häufigen und/oder starken Störungen, also bei hoher umweltbedingter Stochastizität, der Vorteil der Risikostreuung eher bezahlt machen wird als in einer relativ konstanten, störungsarmen Umwelt. Doch auch dann dürfen die Teilpopulationen nicht zu klein werden, da sonst die demographische Stochastizität schnell an Bedeutung zunimmt. Mit Hilfe von Metapopulationsmodellen ist es prinzipiell möglich, die kritische Populationsgröße, ab der die demographische Stochastizität zum bestimmenden Faktor wird, zu errechnen. Ebenso wie bei der *MVP* sind allerdings die dafür benötigten populationsdynamischen Grundlagendaten für praktisch keine Art verfügbar, wobei insbesondere die quantitative Abschätzung der Stochastizitätseinflüsse extrem schwierig ist und langfristige Untersuchungen voraussetzt.

(2) Auch das Schutzziel spielt offensichtlich eine wesentliche Rolle in der *SLOSS*-Debatte. Die Befürworter der *Single Large Option* haben als Schutzziel meist den Erhalt einer bestimmten, stark gefährdeten Art vor Augen. Das Argument ist dabei, dass auf Grund der Größe zumindest in einem Gebiet die Regelmechanismen der Populationen halbwegs natürlich ablaufen können und ein maximaler Prozessschutz gewährleistet wird. Den Befürwortern der *Several Small Option* geht es dagegen als Schutzziel häufig um den Erhalt von Biodiversität, mit dem Argument, dass bei vielen kleinen Schutzgebieten eine größere Habitatheterogenität abgedeckt wird und damit mehr Arten einen Lebensraum finden können. Dies würde dann zu einer höheren β -Diversität führen als bei einem einzelnen, großen Schutzgebiet.

Die *SLOSS*-Debatte ist ein inzwischen fast schon klassisches Beispiel dafür, dass wissenschaftlichen Kontroversen, die über viele Jahre ohne Annäherung geführt werden, häufig eine elementare Gesetzmäßigkeit zu Grunde liegt, und dass beide Antworten je nach den Umständen richtig sein können (hier abhängig vom Schutzziel und dem Einfluss der Umweltstochastizität). Die *SLOSS*-Debatte ist darüber hinaus auch ein guter Beleg für den Wert der theoretischen und konzeptionellen Ökologie, die durch eine genaue Analyse zu einer Versachlichung von emotional geführten Diskussionen beitragen kann.

7. Korridore und Biotopverbundsysteme

Eine scheinbar genial einfache Lösung der *SLOSS*-Debatte besteht in der Anlage von sogenannten Biotopverbundsystemen (Abb. 4), in denen mehrere bis viele *Patches* über Korridore, d.h. schmale Habitatstreifen mit großer Längsausdehnung (Abb. 5), miteinander verbunden werden. Da mehrere *Patches* erfasst sind, bleiben die Vorteile der Risikostreuung und der größeren Habitatdiversität erhalten. Andererseits erhöhen die Korridore die Austauschrate, so dass Wiederbesiedlungen ähnlich wie in einem großen zusammenhängenden Habitat vereinfacht und vor allem auch genetische Isolationseffekte vermieden werden (BENNETT 1990a, 1990b). Die unmittelbar einsichtige Logik der Idee hat zu einer Vielzahl von Förderprogrammen, z.B. für die Anlage von Feldhecken, den Erhalt von Uferrandgehölzen, die Vervollständigung bzw. Neuanlage von Alleen und die Herausnahme von Ackerrandstreifen aus der Bodenbearbeitung, geführt, deren gemeinsames Ziel die Schaffung von vernetzenden Strukturen zwischen andernfalls isoliert liegenden *Patches* ist.

Nach einer Phase der Euphorie, in der man glaubte, nahezu jedes landschaftsökologische Strukturproblem mit Korridoren lösen zu können, sind aber auch warnende Stimmen laut geworden, die aus mehreren Gründen zur Vorsicht mahnen (z.B. SIMBERLOFF & COX 1987, BEIER & LOE 1992, HOBBS 1992). Wenn Korridore tatsächlich als verbindende Strukturen wirksam sind, können sich auf diesem Weg auch Störungen leichter ausbreiten, entweder durch ein physikalisches Übergreifen (z.B. Brände) oder durch die erhöhte Austauschrate von Individuen (z.B. Übertragung von Seuchen), wodurch der Vorteil der Risikoverteilung zumindest stark vermindert wird. Außerdem wird der Korridor bei guter Annahme häufiger von wandernden Tieren benutzt als die freie *Matrix*, wodurch er eine erhöhte Attraktivität für Prädatoren erhält. Da die Bewegungs- und Ausweichmöglichkeiten der Beutetiere durch die Schmalheit der Korridore gleichzeitig begrenzt sind, ist von einem relativ hohem Prädations- und Mortalitätsrisiko in Korridoren

auszugehen. Das Überleben im Korridor hängt daher ganz wesentlich von der Fortbewegungsgeschwindigkeit und der Verweildauer ab (ANDREASSEN et al. 1996).

Die größte Unsicherheit besteht allerdings darin, dass die Längsstrukturen für einige Arten zwar tatsächlich als Korridore im Sinne von verbindenden Strukturen wirken mögen, für andere Arten aber, die die *Matrix* ansonsten problemlos überwinden können, eine Ausbreitungsbarriere darstellen kann. Indem man für die eine Art einen Biotopverbund schafft, wird für eine – oder mehrere – andere der Lebensraum zerschnitten. Dies wäre dann ein weiteres Beispiel für den nicht ungewöhnlichen Fall, dass sich die Schutzbemühungen für verschiedene Arten bzw. Artengruppen teilweise diametral widersprechen können.

Nach wie vor gelten Korridore und Biotopverbundsysteme als eine gute Idee und eine zwar recht kostspielige, aber erwägenswerte Option im Naturschutz.

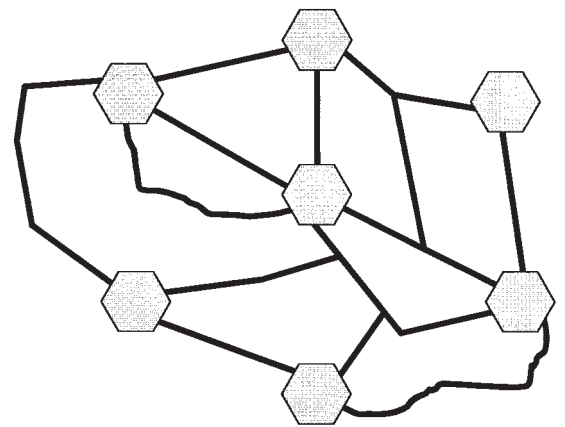


Abbildung 4

Schematische Darstellung eines Biotopverbundsystems, bei dem sieben *Patches* über Korridore, die die *Matrix* durchziehen, miteinander verbunden sind. Korridore können Feldhecken, Alleen, Ackerrandstreifen, Uferrandgehölze oder ähnliche schmale Habitatstreifen sein und bieten Leitlinien, durch die das Dispersal kanalisiert und das Überwinden der *Matrix* erleichtert wird.

Abbildung 5

Beispiel für Korridorstrukturen in einer Agrarlandschaft, durch die zwei große Waldbereiche und einige kleine Feldgehölze miteinander vernetzt werden.

Die Aufnahme stammt aus dem Tal der Glomma in der Provinz Hedmark/Mittelnorwegen.



Gewarnt wird aber vor dem Glauben, hiermit ein Allheilmittel in der Hand zu haben, das ohne großes Nachdenken in allen Situationen angewandt werden kann. Vielmehr gilt es, die möglichen Vor- und Nachteile sorgsam abzuwägen und vor allem die strukturelle Gestaltung der Korridore dem angestrebten Ziel entsprechend zu optimieren. Hier muss allerdings sehr deutlich auf einen ganz erheblichen Forschungsbedarf hingewiesen werden, da die Anlage von Korridoren derzeit bestenfalls aus den Erfahrungen heraus, in der Regel aber nach dem Gefühl oder den Sachzwängen folgend (Finanzrahmen, politische Vorgaben, Besitzverhältnisse) vorgenommen wird. Das bedeutet, dass mit öffentlicher Unterstützung im großen Umfang Strukturen in der Landschaft geschaffen werden, über deren Wirkung man sehr wenig weiß, und die zumindest potentiell durchaus auch negative Auswirkungen haben können. Verschlimmert wird die Situation noch dadurch, dass in den weitaus meisten Fällen zwar die Anlage von Korridorstrukturen finanziell gefördert wird, nicht aber ein anschließendes Monitoring für die Erfolgskontrolle und Wirkungsabschätzung. Deshalb liegen trotz der in den letzten Jahren und Jahrzehnten vielfach geschaffenen Biotopverbundsysteme kaum verlässliche Erfahrungswerte vor, die eine allmähliche Optimierung der Korridorgestaltung erlauben würden (BEIER & LOE 1992).

8. EMS-Studien zur Landschaftsökologie

Schon mehrfach wurde in diesem Beitrag auf die teilweise massiven Wissensdefizite und den enormen Forschungsbedarf bei landschaftsökologischen Fragestellungen hingewiesen. Natürlich ist es völlig unrealistisch, für alle Arten und in unterschiedlichen Gebieten jeweils erst detaillierte mehrjährige Feldstudien zu unternehmen, um anhand dieser Daten abgesicherte Aussagen zur *MVP*, zur umweltbedingten und demographischen Stochastizität oder zum Korridorverhalten zu machen. Von wissenschaftlicher Seite wird daher mit den Fachgebieten der Landschaftsökologie und der Metapopulationsdynamik vielmehr versucht, Grundgesetzmäßigkeiten zu finden, die eine gewisse Allgemeingültigkeit haben und zwischen Arten und Gebieten übertragbar sind.

Der methodische Ansatz für derartige Forschungen ist allerdings schwierig. Landschaften und Metapopulationen sind großskalige und komplexe Systeme, so dass man sie nicht im Laborexperiment untersuchen kann. Die Prozesse spielen sich außerdem auf langen Zeitskalen ab, wodurch auch Feldstudien erheblich erschwert werden. Bei den wenigen verfügbaren Langzeitstudien kommt als zusätzliches Problem hinzu, dass es sich fast immer um deskriptive Einzelfallstudien handelt, deren statistische Aussagekraft und Übertragbarkeit eingeschränkt sind. Aus diesen Gründen spielen Modellierung und Computersimulationen eine herausragende Rolle für die Landschaftsökologie.

Eine Beschränkung auf die Modellierung allein ist allerdings auch nicht möglich, da irgendwann einmal

die so entwickelten Hypothesen an realen Systemen auf ihre Gültigkeit überprüft werden müssen. Hier ist seit den 90er Jahren mit den Experimental Model Systems (EMS) ein neuer methodischer Ansatz in die Diskussion gekommen, mit dem versucht wird, die Vorteile von Feldstudien (Untersuchungen an realen Systemen und Organismen) mit denen von Modellstudien (experimentelle Manipulation, statistische Prüfung, Generalisierbarkeit) zu kombinieren (WIENS & MILNE 1989, WIENS et al. 1993). Dazu werden methodisch gut beherrschbare Modellarten in strukturell stark vereinfachten Modelllandschaften untersucht. Durch die Wahl von relativ kleinen Arten wie Laufkäfer, Schnecken oder Kleinsäuger können auch die Landschaften entsprechend klein sein, so dass mehrere parallele Ansätze möglich werden, was wiederum eine entsprechende Überprüfung der Befunde erlaubt. Schließlich wird durch die gut belegte Koppelung der räumlichen mit der zeitlichen Skala auch die Prozessgeschwindigkeit erhöht, so dass sich Ergebnisse in deutlich kürzerer Zeit erzielen lassen (IMS et al. 1993).

Während Modellversuche in vielen anderen Bereichen wie etwa Technik und Medizin weit verbreitet sind, ist der methodische Ansatz der *EMS*-Versuche in der Ökologie noch relativ jung. Sicher stellen *EMS*-Versuche allein nicht die Lösung aller methodischen Probleme in der Landschaftsökologie dar. Sie bieten aber zusätzlich zu den beiden klassischen Ansätzen der empirischen Feldstudie und der theoretischen Modellierung einen zusätzlichen Weg, dem eine verbindende und ergänzende Funktion zukommt. Die zunehmenden Erfahrungen mit der Methode werden zeigen, ob sich die recht hohen Erwartungen erfüllen. Dabei wird von entscheidender Bedeutung sein, ob sich Grundgesetzmäßigkeiten finden lassen, die unabhängig von der betrachteten Tiergruppe und Skala sind oder sich zumindest gesetzmäßig ändern, was eine zwingende Voraussetzung für die Übertragung der Befunde von einem System auf andere darstellt.

9. Beziehung zur Biodiversität

Die bisherigen Ausführungen haben zunächst scheinbar keinen direkten Bezug zur Biodiversität, da primär das Überleben einzelner Arten in einer Metapopulation und die zugrunde liegenden Landschaftsstrukturen angesprochen wurden. Der Begriff der Biodiversität zielt dagegen auf die Ebene von Lebensgemeinschaften, also dem komplexen Gefüge vieler verschiedener Arten, die untereinander in vielfältiger Beziehung miteinander stehen. Der Verlust von Biodiversität ist aber immer an den Ausfall von Populationen (lokaler Biodiversitätsverlust) oder einer Art (globaler Biodiversitätsverlust) gebunden, so dass der Schutz von Biodiversität direkt mit der Überlebensfähigkeit der Arten in ihren Lebensräumen gekoppelt ist. Der Ausfall einzelner Arten kann entweder zu einem schleichenden Verlust von Biodiversität führen oder aber zu einem lawinenartigen Einbruch, falls Ar-

ten mit einer zentralen Stellung in der Lebensgemeinschaft (z.B. die sogenannten keystone species) betroffen sind. Unabhängig von der Stellung innerhalb der Lebensgemeinschaft ist aber jeder Artenausfall mehr als nur die Reduktion der Artenzahl in einem Gebiet, da natürlich auch alle Wechselwirkungen mit anderen Arten betroffen sind.

Will man eine hohe Biodiversität erhalten, muss zunächst die Diversität der Lebensräume geschützt werden. Der qualitative Schutz allein reicht aber bei weitem nicht aus. Für jeden Lebensraumtyp muss mindestens diejenige Flächengröße zur Verfügung stehen, die als Minimalareal das dauerhafte Überleben der einzelnen Arten in der Lebensgemeinschaft gewährleistet. Die Landschaftsökologie hat aber gezeigt, dass auch das noch nicht reicht, weil man sich nicht auf einzelne Gebiete oder Teillebensräume beschränken kann. Vielmehr muss im Zusammenhang mit der Metapopulationsdynamik das Gesamtsystem der miteinander verbundenen Teilpopulationen erfasst werden. Wird nur ein *Patch* isoliert betrachtet, ist beispielsweise kein Verständnis der Daten zum Vorkommen von Arten möglich, sondern man wird über die Zeit nur ein zufällig erscheinendes Muster vom Verschwinden und Wiederauftauchen von Arten beobachten. Die zugrunde liegenden Mechanismen der lokalen Extinktion und der Wiederbesiedlung aus anderen *Patches* spielen sich aber auf der nächst höheren Ebene der Metapopulation ab und umfassen daher längere zeitliche und vor allem auch größere räumliche Skalen – und deshalb braucht Biodiversität Platz!

10. Einfluss auf die Struktur von Lebensgemeinschaften

In der Biodiversitätsdiskussion wird häufig unscharf mit diesem Begriff umgegangen und als reine Verringerung der Artenzahl verstanden. Im Gegensatz zum Artenreichtum (= Artenzahl) beinhaltet die Artenvielfalt (= Artendiversität) aber auch die Verteilung der relativen Häufigkeiten, also die Frage, wie viele häufige und wie viele seltene Arten in einem Gebiet vorkommen. Ebenso wichtig ist die Frage, welche Arten häufig und welche selten sind, da dies Aufschluss über den Aufbau und das innere Gefüge einer Lebensgemeinschaft gibt.

Ein weiterer Gesichtspunkt, der ebenfalls weitreichende Konsequenzen hat, wird in der Biodiversitätsdiskussion oftmals gar nicht bedacht. In einer Gemeinschaft aus vielen Arten wird es immer einige geben, die besonders empfindlich auf Änderungen in der Landschaftsstruktur – beispielsweise durch Habitatfragmentation – reagieren, während andere mit den Veränderungen besser zurecht kommen. Ändern sich die Strukturmerkmale des Lebensraumes so stark, dass Arten aus diesem Grund ausfallen, so werden zunächst die empfindlich reagierenden Arten betroffen sein. In der Kulturlandschaft bleiben dann zunehmend Restlebensgemeinschaften aus solchen Arten

übrig, die gut an stark fragmentierte Lebensräume angepasst sind. Auch bei weiterer Nutzungsintensivierung ist dann zunächst nicht mit einem Verlust an Biodiversität zu rechnen – einem scheinbar positiven Effekt – doch ist die ursprünglich vorhandene Struktur der Lebensgemeinschaft bereits nachhaltig verändert worden. Noch einmal muss daran erinnert werden, dass mit dem Ausfall einer jeden Art auch ein Verknüpfungspunkt in dem komplexen Netz von Wechselbeziehungen verloren geht.

Die Sorge der Ökologen um Biodiversität und die Forderung nach mehr Platz zu ihrem Schutz entspringt also nicht primär dem Wunsch, möglichst viele Arten zu erhalten. Vielmehr gilt die Sorge vorrangig der strukturellen Funktionsfähigkeit von Lebensgemeinschaften und Ökosystemen.

11. Zusammenfassung

Die Arten-Areal-Beziehung beschreibt den positiven Zusammenhang zwischen Flächengröße und Artendiversität. Diese ursprünglich für ozeanische Inseln diskutierte Gesetzmäßigkeit gilt auch für „patchy“ strukturierte terrestrische Lebensräume und ist insbesondere in den Kulturlandschaften von Bedeutung, wo es durch die Nutzung in großem Umfang zur Habitatfragmentation kommt. Die kleinen Populationen in den Resthabitatflächen sind einem hohen Extinktionsrisiko ausgesetzt, da zufällige demographische Schwankungen und Umwelteinflüsse einen starken Einfluss haben. Außerdem können Inzucht und genetische Drift zu einem Verlust von genetischer Vielfalt führen, was langfristig zum Aussterben durch mangelnde Anpassungsfähigkeit führen kann.

Im praktischen Naturschutz haben diese Überlegungen in den Konzepten der minimal überlebensfähigen Populationsgröße (MVP) und der Metapopulation, vor allem aber in der Debatte um die Schutzgebietsgröße (SLOSS) Eingang gefunden. Durch die Anlage von Korridoren wird versucht, verstreut liegende Habitatsinseln zu Biotopverbundsystemen zu vernetzen, um so der Fragmentierung der Lebensräume entgegenzuwirken. Trotz der erheblichen Fortschritte, die in den letzten Jahren hinsichtlich der Entwicklung von theoretischen Konzepten in der Landschaftsökologie gemacht wurden, stößt ihre praktische Umsetzung an Grenzen, da die benötigten Grundlagendaten fehlen und aufgrund mangelnder Erfolgskontrollen von durchgeführten Maßnahmen auch keine schrittweise Optimierung erfolgen kann.

Die Konzepte der Landschaftsökologie setzen zwar primär am Überleben einzelner Arten an, in der Summe der Einzeleffekte auf die verschiedenen Arten einer Lebensgemeinschaft haben sie aber direkten Einfluss auf die Biodiversität. Da Arten unterschiedlich sensibel auf die Flächengröße reagieren, ist ein auch unmittelbarer Bezug zur Struktur und Funktionsfähigkeit von Lebensgemeinschaften gegeben. Für den Schutz und Erhalt von Biodiversität ist es uner-

lässlich, die Ebene der Metapopulationsdynamik einzubeziehen, da sich die Prozesse der lokalen Extinktion und Wiederbesiedlung auf dieser großräumigen und langfristigen Skala abspielen.

Literatur

- ALLENDORF, F.W. & R.F. LEARY (1986): Heterozygosity and fitness in natural populations of animals.- in: SOULÉ, M. E. (ed.): Conservation Biology - The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland. pp 57-76.
- ANDREASSEN, H.P.; S. HALLE & R.A. IMS (1996): Optimal width of movement corridors for root voles: not too narrow and not too wide.- *J. Appl. Ecol.* 33, 63-70.
- BEGON, M.; J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND (1996): Ecology: Individuals, Populations and Communities.- Blackwell, Oxford.
- BEIER, P. & S. LOE (1992): A checklist for evaluating impacts to wildlife movement corridors.- *Wildl. Soc. Bull.* 20, 434-440.
- BENNETT, A.F. (1990a): Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment.- *Landscape Ecol.* 4, 109-122.
- (1990b): Habitat Corridors: Their Role in Wildlife Management and Conservation.- Conservation & Environment. Department of Conservation and Environment, Melbourne.
- BURKEY, T.V. (1989): Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments.- *Oikos* 55, 75-81.
- CAUGHLEY, G. (1994): Directions in conservation biology.- *J. Anim. Ecol.* 63, 215-224.
- FORMAN, R.T.T. (1995): Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions.- Cambridge University Press, Cambridge.
- FORMAN, R.T.T. & M. GODRON (1986): Landscape Ecology.- Wiley, New York.
- GILPIN, M.E. (1991): The genetic effective size of a metapopulation.- *Biol. J. Linnean Soc.* 42, 165-175.
- GILPIN, M.E. & I. HANSKI (1991): Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations.- Academic Press, San Diego.
- GILPIN, M.E. & M.E. SOULÉ (1986): Minimum viable populations: processes of species extinction.- in: SOULÉ, M.E. (ed.): Conservation Biology - The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland. pp 19-34.
- HALLE, S. (1997): Das Problem der Flächengröße aus landschaftsökologischer Sicht.- 1. Agrarökologischen Kolloquium „Einfluss der Großflächen-Landwirtschaft auf die Fauna“. Thüringer Ministerium für Landwirtschaft, Naturschutz und Umwelt. pp 28-33.
- HANSKI, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations.- *Biol. J. Linnean Soc.* 42, 17-38.
- (1999): Metapopulation Ecology.- Oxford University Press, Oxford.
- HANSKI, I. & M.E. GILPIN (1991): Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain.- *Biol. J. Linnean Soc.* 42, 3-16.
- (1996): Metapopulation Biology - Ecology, Genetics, and Evolution.- Academic Press, London.
- HANSSON, L. (1991): Dispersal and connectivity in metapopulations.- *Biol. J. Linnean Soc.* 42, 89-103.
- HANSSON, L.; L. FAHRIG & G. MERRIAM (1995): Mosaic Landscapes and Ecological Processes.- Chapman & Hall, London.
- HARRISON, S. & A. HASTINGS (1996): Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure.- *TREE* 11, 180-183.
- HOBBS, R.J. (1992): The role of corridors in conservation: solution or bandwagon?- *TREE* 7, 389-392.
- IMS, R.A.; J. ROLSTAD & P. WEGGE (1993): Predicting space use responses to habitat fragmentation: can voles *Microtus oeconomus* serve as an experimental model system (EMS) for capercaillie grouse *Tetrao urogallus* in boreal forest?- *Biol. Cons.* 63, 261-268.
- LANDE, R. (1993): Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes.- *Amer. Naturalist* 142, 911-927.
- LANDE, R. & F. BARROWCLOUGH (1987): Effective population size, genetic variation, and their use in population management.- in: SOULÉ, M.E. (ed.): Viable Populations for Conservation. Cambridge University Press, Cambridge. pp 87-123.
- LEVINS, R. (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control.- *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15, 237-240.
- (1970): Extinction.- Lectures on Mathematical Analysis of Biological Phenomena. Ann. New York Acad. Sci., pp 123-138.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967): The Theory of Island Biogeography.- Princeton University Press, Princeton.
- NAVEH, Z. & A.S. LIEBERMAN (1993): Landscape Ecology: Theory and Application.- Springer, Heidelberg.
- NUNNEY, L. & K.A. CAMPBELL (1993): Assessing minimum viable population size: demography meets population genetics.- *TREE* 8, 234-239.
- OPDAM, P. (1990): Dispersal in fragmented populations: the key to survival.- in: BUNCE, R.G.H. & D.C. HOWARD (eds.): Species Dispersal in Agricultural Habitats. Belhaven Press, London. pp 3-17.
- OPDAM, P.; R. VAN APELDOORN, A. SCHOTMAN & J. KALKHOVEN (1993): Population responses to landscape fragmentation.- in: VOS, C.C. u. OPDAM, P. (eds.): Landscape Ecology of a Stressed Environment. Chapman & Hall, London. pp 147-171.
- RALLS, K.; P.H. HARVEY & A.M. LYLES (1986): Inbreeding in natural populations of birds and mammals. - in: SOULÉ, M.E. (ed.): Conservation Biology - The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland. pp 35-56.

- SAUNDERS, D.A.; R.J. HOBBS & C.R. MARGULES (1991):
Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review.- *Conserv. Biol.* 5, 18-32.
- SIMBERLOFF, D. (1988):
The contribution of population and community biology to conservation science.- *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19, 473-511.
- SIMBERLOFF, D. & J. COX (1987):
Consequences and costs of conservation corridors.- *Conserv. Biol.* 1, 63-71.
- SOULÉ, M.E. (1986):
Conservation Biology - The Science of Scarcity and Diversity.- Sinauer, Sunderland.
- (1987):
Viable Populations for Conservation.- Cambridge University Press, Cambridge.
- WIENS, J.A. & B. T. MILNE (1989):
Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective.- *Landscape Ecol.* 3, 87-96.
- WIENS, J.A.; N.C. STENSETH, B. VAN HORNE & R.A. IMS (1993):
Ecological mechanisms and landscape ecology.- *Oikos* 66, 369-380.
- WILCOVE, D.S.; C.H. MCLELLAN & A.P. DOBSON (1986):
Habitat fragmentation in the temperate zone.- in: SOULÉ, M.E. (ed.): *Conservation Biology - The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland. pp 237-256.
- WILCOX, B.A. & D.D. MURPHY (1985):
Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction.- *Amer. Naturalist* 125, 879-887.
- WILLIAMSON, M.H. (1981):
Island Populations.- Oxford University Press, Oxford.
- WRIGHT, S.J. (1990):
Conservation in a variable environment: the optimal size of reserves.- in: SHORROCKS, B. & T.R.E. SWINGLAND (eds.): *Living in a Patchy Environment*. Oxford University Press, Oxford. pp 187-195.
- YOUNG, A.; T. BOYLE & T. BROWN (1996):
The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants.- *TREE* 11, 413-418.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Stefan Halle
 Institut für Ökologie
 Friedrich-Schiller-Universität Jena
 Dornburger Str. 159
 D-07743 Jena
 e-mail: stefan.halle@uni-jena.de

Zum Titelbild:

Das Titelbild symbolisiert den Planeten Erde mit seiner Vielfalt an Pflanzen und Tieren und die besondere Stellung des Menschen. Als Homo sapiens ist es ihm gelungen, sich von zahlreichen lebenserschwerenden Zwängen der Natur zu befreien und sich eine eigene kostenintensive Welt zu schaffen. In wenigen hundert Jahren ist der Mensch vom physiologisch unbedeutenden Konsumenten zu einem globalen Manipulator geworden, durch welchen die Vielfalt des Lebens in erschreckendem Maße vermindert wird. Diese Entwicklung gefährdet die Erhaltung der uns seit Millionen von Jahren kostenlos zur Verfügung stehenden lebensfreundlichen Eigenschaften der natürlichen Umwelt.

(Titelbildmontage: H. O. Siebeck)

Die Veranstaltung und vorliegende Broschüre wurden mit Mitteln der Europäischen Union gefördert.

Laufener Seminarbeiträge 2/02

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3-931175-67-7

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

Die mit dem Verfassernamen gekennzeichneten Beiträge geben nicht in jedem Fall die Meinung der Herausgeber wieder. Die Verfasser sind verantwortlich für die Richtigkeit der in ihren Beiträgen mitgeteilten Tatbestände.

Die Zeitschrift und alle in ihr enthaltenen einzelnen Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung der AutorInnen oder der Herausgeber unzulässig.

Schriftleitung: Dr. Notker Mallach (ANL, Ref. 12) in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Otto Siebeck

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Farbseiten: Fa. Hans Bleicher, 83410 Laufen

Redaktionelle Betreuung: Dr. Notker Mallach (ANL)

Druck und Bindung: Lippl Druckservice, 84529 Tittmoning

Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)