



---

# Kleinstmögliche Populationen bei Tieren

---



---

## Kleinstmögliche Populationen bei Tieren

---

Hermann Remmert (Hg.)

Fachbereich Biologie der Universität Marburg

Im Herbst 1990 trafen sich eine Reihe von Biologen auf Einladung und mit Unterstützung der Werner-Reimers-Stiftung in Bad Homburg, um hier Fragen kleinstmöglicher Populationen zu besprechen (2. Bad Homburger Symposium über Fragen der aktuellen Ökologie; 1. Symposium beinhaltete das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme). Eine Reihe von Arbeiten, die hier besprochen wurden, wird in diesem Band vorgestellt, der übrige Teil der Arbeiten ist in englischer Sprache im Springer-Verlag (Ecological Studies erschienen).

Impressum:

Nationalpark Berchtesgaden  
Forschungsbericht 27/1994

Herausgeber:  
Nationalparkverwaltung Berchtesgaden  
im Auftrag des Bayerischen Staatsministeriums  
für Landesentwicklung und Umweltfragen

Alle Rechte vorbehalten!

ISSN 0172-0023  
ISBN 3-922325-29-7

Satz und Druck:  
Druckerei Plenk, Berchtesgaden

# Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung von Hermann Remmert †	5
The Viability of Small Populations of Birds: an Empirical Investigation of Vulnerability. P. G. Ryan and W. R. Siegfried	6
Die Lebensfähigkeit kleiner Populationsgrößen von Vogelarten: eine empirische Untersuchung der Anfälligkeit von P. G. Ryan and W. R. Siegfried	20
Faunistische Befunde zum Konzept „Kleinstmöglicher Populationen“ von Wolfgang Scherzinger	32
Aussterben oder Überleben: Das Schicksal kleiner Populationen von Rauhfußhühnern in Mitteleuropa von Siegfried Klaus	42

# Einleitung

Hermann Remmert †

In den letzten Jahren sind eine Reihe von Darstellungen über mögliche Effekte kleinster Populationen erschienen. Fast immer aber wurde dabei die genetische Seite besonders stark betont und die mehr ökologische Seite wurde fast vernachlässigt. Auf der einen Seite ist es klar, daß eine sehr kleine Population eines Organismus sehr leicht durch Katastrophen wie Waldbrände oder Vulkanausbrüche vernichtet werden kann. Auf der anderen Seite scheinen in der freien Natur sehr kleine Populationen durchaus sehr langfristig überleben zu können. Die aufregendsten Beispiele dafür sind meines Erachtens die neuen Untersuchungen aus der Gruppe von Prof. Siegfried auf der Inselgruppe von Tristan da Cunha, wo eine Artbildung ähnlich wie auf Galapagos stattgefunden hat. Offenbar gibt es dort gattungsmäßig und artlich unterschiedene Singvögel, von denen nie mehr als ungefähr 40 Paare existiert haben. Vermutlich ähnlich sieht das mit den Bartgeiern in heutigen manchen Rückzugsgebieten von Südafrika, von Sardinien und Korsika oder von Spanien aus. Ähnliches gilt wahrscheinlich auch für Kolkraben der Schettlands oder Faröer. Daß solche kleinen Populationen sich auch wieder erholen können, ist durch die großartigen Bücher über Verfrachtungen von Säugetieren und Vögeln gut bekannt: wohl alle auf dieser Welt gehalte-

nen Goldhamster (und das sind sicher hunderttausende) stammen von einem trächtigen Weibchen aus der syrischen Wüste ab. Wohl alle Hasen Argentiniens – und das sind so viele, daß Argentinien heute beträchtlich exportiert – stammen von nicht einmal 20 dort ausgesetzten Tieren ab und die Bisamratten Europas sind ein ähnliches Beispiel. Wir kennen aber noch wesentlich mehr Beispiele aus wesentlich anderen Regionen. Bei Truthühnern liegt das gleiche vor, denn diese Art war in Amerika weitgehend ausgerottet und fast alle heute wieder am ursprünglichen Lebensraum lebenden Tiere stammen von wenigen Aussetzungen aus wenigen Arealen ab. Die Sorge des Naturschutzes bei Aussetzungen und bei kleinen Populationen in relativ kleinen Schutzgebieten sollte also vermutlich weniger der Möglichkeit eines Aussterbens durch Inzucht als durch Vernichtung der letzten Exemplare durch die verschiedensten Eingriffe gelten. Wir haben in einem Symposium in der Reimers-Stiftung (Bad Homburg) diese Phänomene ausführlicher diskutiert. Die wichtigsten Ereignisse werden in den *Ecological Studies* im Springer-Verlag in englischer Sprache publiziert werden. Um die Ergebnisse jedoch auch in Deutschland einem größeren Kreis vorstellen zu können, haben wir uns entschlossen, mit Hilfe des Nationalparks Berchtesgaden eine gekürzte deutsche Ausgabe zu veranstalten. Wir danken unserem Symposiumsteilnehmer und Direktor des Nationalparks Dr. Hubert Zierl für die Eröffnung dieser Möglichkeit.

Marburg, Mai 1993

Die Beiträge dieses Bandes fassen Gedanken und Ergebnisse einzelner Kollegen zusammen, die von Hermann Remmert zu dem oben angesprochenen Seminar eingeladen worden waren. Es war eine der letzten Zusammenkünfte in einer Atmosphäre, wie sie in den Akademien geherrscht haben mag, die Hermann Remmert organisiert hat. Es wurde kritisch sogar kontrovers ein Thema aus unterschiedlichster Sicht behandelt. Bei aller Diskussion war uns stets ein Ziel klar vor Augen. Bei diesen Seminaren ging es darum nach Konzepten für die Ökologie zu suchen. Hermann Remmert hatte durch seine immerwährende Bereitschaft unkonventionelle Gedanken zu formulieren die Notwendigkeit erkannt, Ökologen aus unterschiedlichsten Schulen und Sektoren der Ökologie zusammenführen zu müssen. Er wehrte sich gegen zu starr fixierte Festlegungen, durchbrach gelegentlich die Grenzen des ihm von anderen zugeordneten Wissensbereichs und sorgte für Unruhe. Dies war sein Bestreben, er wollte Verkrustungen aufbrechen oder hinterfragen und Sackgassen erkennen. Dabei war die zentrale Frage, ob es für die Ökologie, die von vielen als ungeheuer komplex dargestellt wird, nicht doch generell gültige „essentials“ gibt.

Das Folgetreffen zu einem weiteren breit gefaßten Thema war bereits in der Vorbereitung. Hermann Remmert wollte mit diesem Seminar seinen Beitrag in diese Richtung beenden. Nach Ende seiner Laufbahn als Hochschullehrer wollte er sich wieder mit zoologischen Fragen beschäftigen.

Doch wir können nur planen, fundamentale Entscheidungen werden anderswo getroffen. Hermann Remmert verstarb am 23. 6. 1994, er hat vieles auf den Weg gebracht, womit sich die Ökologen noch eine geraume Zeit auseinandersetzen werden müssen.

Werner d'Oleire-Oltmanns, im März 1995

# The Viability of Small Populations of Birds: an Empirical Investigation of Vulnerability

P. G. Ryan and W. R. Siegfried

**Abstract:** In the absence of detailed information on the biology of most organisms, minimum-viable-population-size (MVP) theory offers a potentially useful tool for limiting the loss of biological diversity, as large areas of natural habitat are transformed. We review the persistence of bird populations as a function of population size, to examine whether there are broadly applicable thresholds above which the risk of extinction decreases markedly. The theory underpinning current MVP estimates is summarized, and is then compared with the performance of bird populations to test the validity of theoretical assumptions.

Population size is the primary determinant of the likelihood of extinction in virtually all studies, providing empirical support for a MVP concept. However, several other factors, either alone or in concert, also influence population vulnerability, precluding the identification of well-defined MVP thresholds. Some of the factors affecting vulnerability show consistent trends, and can thus be used to predict species prone to extinction (e.g. species with very low and/or highly variable reproductive rates, species that require groups of conspecifics for successful foraging or breeding, and species dependent on other vulnerable species). In the majority of cases, however, stochastic processes (i.e. those not predictable at our current level of understanding), such as the loss of genetic heterogeneity, inbreeding depression, chance demographic events, and environmental variability, play the greatest role in the extinction of small populations.

Empirical evidence from wild birds suggests that environmental variability poses the greatest threat, in as much as it can influence relatively large populations. A mean population size of approximately 5000 is necessary to have a good probability of surviving environmentally-induced fluctuations (in the absence of active management), whereas other stochastic processes only become important at much smaller population sizes. Research is needed to identify indices of environmental variability, which are likely to differ between habitats and between guilds, and could be used to refine MVP estimates. The problems associated with genetic stochasticity may have been overstated, particularly as regards inbreeding depression. The impact of reduced heterogeneity on a population's evolutionary potential should be experimen-

tally determined (especially for  $N > 50$ ). The persistence of bird taxa for evolutionary periods with  $N < 500$  demonstrates the ability of at least some small populations to survive and play significant roles in their ecological communities. MVP guidelines should not be used to „write-off“ critically threatened species.

## 1 Introduction

The likelihood of the extinction of a significant portion of the world's biota during the next several decades is cause for concern. This has given rise to the discipline of conservation biology, with the concomitant attempt to predict minimum viable population sizes (MVP) as one of its central themes. A substantial literature on MVP has arisen in the decade since the concept was introduced (SHAFFER 1981; SCHONEWALD-COX et al. 1983; SOULÉ 1986, 1987 a; SIMBERLOFF 1988), but guidelines for estimating MVP have been based primarily on theoretical considerations (SIMBERLOFF 1988; THOMAS 1990). There are good reasons for this bias.

Apart from the prohibitive scale necessary for experimental investigation of MVP (SIMBERLOFF 1988), extinction is a probabilistic event at our current level of understanding (e.g. SHAFFER 1987), confounding attempts to predict the behaviour of one population on the known performance of a similar population. A case in point is the extinction of two House Sparrow *Passer domesticus* populations introduced to the east coast of North America prior to the species' successful introduction of 1853 (LONG 1981). Moreover, models estimating MVP are far from perfect (HARRIS et al. 1987; SOULÉ 1987b). They are based on numerous assumptions which, while describing general trends, may be misleading when applied to individual cases. For example, MVP model predictions for a particular species ignore interactions with other species which can play important roles in the maintenance or extinction of populations (e.g. MAYFIELD 1983; LOVEJOY et al. 1984; ZIMMERMANN and BIERREGAARD 1986). Hence, it is now generally accepted that only a detailed investigation of all the factors affecting a population (population viability analysis, PVA) can assess the risk of extinction (GILPIN and SOULÉ 1986; SHAFFER 1990), al-

though even PVA fails to incorporate unprecedented events which, by definition, cannot be predicted (SIMBERLOFF 1988). However, for most threatened species, a suitable data-base is lacking for undertaking PVA, and there is neither the time nor the support available for such data to be collected (GILPIN 1987; SHAFFER 1987). Consequently, there is a need to provide nature-conservation managers with broad guidelines to estimate MVP for any given population.

Studies of the dynamics of „real“ populations (i.e. specific case histories of populations) can prove to be valuable, by allowing an independent examination of the reliability of MVP guidelines derived from population theory (PIMM et al. 1988; THOMAS 1990). This is particularly important given the large population sizes predicted by some models to be necessary to have a reasonable chance of a population with evolutionary potential surviving over even a modest time span (e.g. LEIGH 1981; BELOVSKY 1987; GOODMAN 1987a). The predictions of such models have been used to justify disregarding the protection of very small populations or closing small nature reserves (SIMBERLOFF 1988), despite SOULÉ's (1987b) assertion that there are no hopeless cases.

Here, we report on an empirical examination of the vulnerability of small populations of birds. The focus on birds has two advantages: birds are one of the best studied groups of animals, and, as relatively large organisms, they can be useful target species for the conservation of ecosystems. It is emphasized that the purpose of this review is in no way prescriptive: we do not attempt to provide revised estimates of MVP. The aim is rather to draw attention to some possible inadequacies of current MVP models and, thus, provide a more balanced perspective potentially useful to nature-conservation managers who are obliged to make decisions regarding the fate of small populations in the absence of adequate information.

## 2 The Theory of Small Population Extinctions

The factors which combine to enhance the risk of extinction in small populations have been extensively reviewed (e.g. GILPIN and SOULÉ 1986; SOULÉ 1987; SIMBERLOFF 1988). We shall only briefly consider the main points here. Three types of chance events influence the likelihood of extinction: genetic, demographic, and environmental stochasticity (SHAFFER 1981, 1987). However, due to the frequent confusion between demographic and environmental factors (SIMBERLOFF 1988) and the tendency to model genetic effects independently from demographic/environmental effects (EWENS et al. 1987), it is simpler to consider two levels of stochastic events: those operating at the level of the gene-pool (genetic effects), and those at the level of the indi-

vidual (demographic and environmental effects). It must be borne in mind, however, that these factors act in concert (the so-called „extinction vortex“) to increase the likelihood of extinction of small populations (GILPIN and SOULÉ 1986).

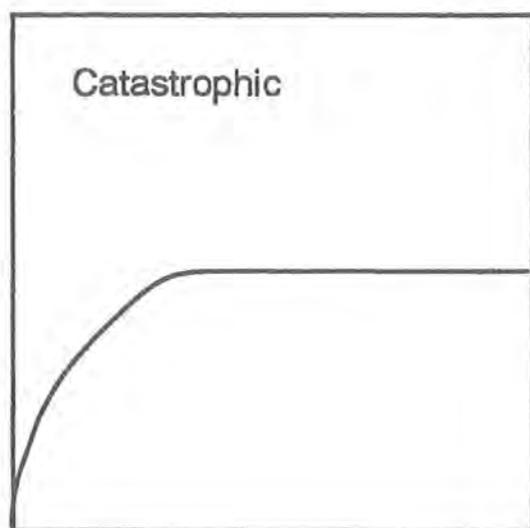
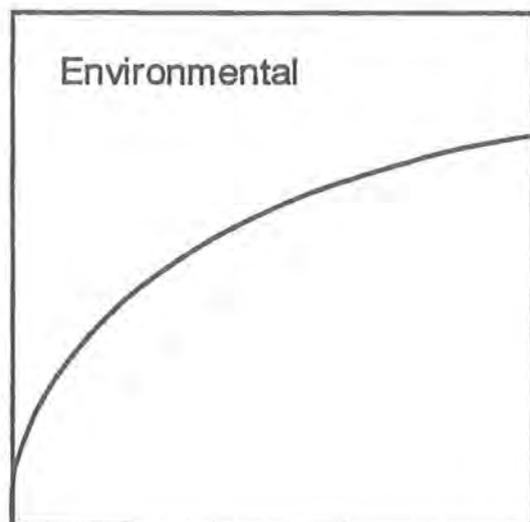
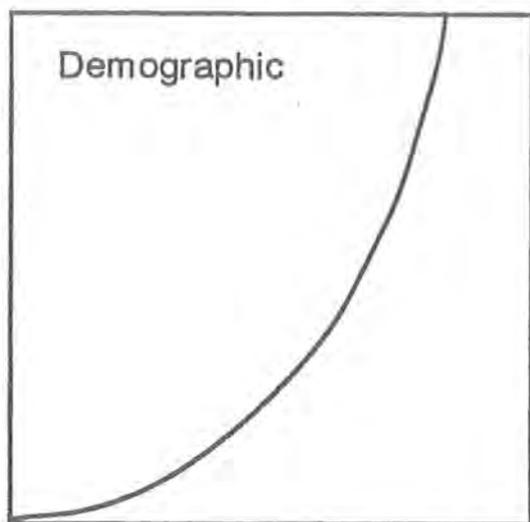
### 2.1 Genetic Stochasticity

In sexually reproducing populations, genetic variation is gradually reduced by chance events (drift, through sampling error) in the absence of mutation, migration and selection. This loss of genetic diversity reduces the potential for evolutionary responses to changing environmental conditions, and may lower fitness through the loss of heterozygosity. Models estimating the rate of loss of quantitative genetic variation suggest that, at equilibrium, an effective population size  $N_e$  of the order of 500 is sufficient for mutation to counter drift, even under conditions of stabilizing or fluctuating directional selection (LANDE and BARROWCLOUGH 1987; but see LANDE 1988 for a discussion of the limitations of this number). A much larger population size (of the order of  $10^5$ ) is required to counter the loss of neutral alleles, but this probably has less evolutionary significance than variability in quantitative traits (SIMBERLOFF 1988). There is considerable loss of genetic diversity when population size is temporarily very small (a „bottleneck“), particularly when recovery is slow or bottlenecks are repeated (MOTRO and THOMSON 1982; LANDE and BARROWCLOUGH 1987). This should favour species with faster rates of reproduction  $r$ , which can rapidly increase population size after a bottleneck. Founder events, when a small number of individuals colonizes a new area, form a subset of population bottlenecks.

A related threat facing small populations at the genetic level is inbreeding depression. This occurs when genetically-similar individuals inter-breed, either as a result of small population size or breeding with close relatives, and results from the expression of deleterious alleles (LANDE and BARROWCLOUGH 1987). In small populations, some deleterious alleles can become fixed by chance if they are not lethal when homozygous, reducing the fitness of the entire population. However, a population can adapt to high levels of inbreeding, especially if population size decreases gradually (TEMPLETON and READ 1983; SIMBERLOFF 1988).

The inbreeding coefficient ( $F$ ) increases by  $\frac{1}{2} N_e$  per generation and, based on observations by animal breeders that increases in  $F > 1\%$  per generation are unacceptable, it has been suggested that inbreeding is a problem only when  $N_e$  is 50 or less (e. g. FRANKLIN 1980; SOULÉ 1980). It should be noted that the calculation of inbreeding  $N_e$  differs from va-

Time to extinction  $T$



$N_m$

Fig. 1. Relationships between  $T$ , time to extinction, and  $N_m$ , maximum population size, used to model demographic, environmental, and catastrophic stochasticity.

variance  $N_e$  used to estimate the effects of genetic drift (see CROW and KIMURA 1970). However, the importance of inbreeding depression on recruitment is unresolved in species which produce several offspring per breeding attempt. Given density-dependent mortality of immatures, inbreeding depression may have little influence on the numbers of recruits to the breeding population, because most adverse effects arise during the early stages of development (Shields 1982; GREENWOOD 1987; but see CHARLESWORTH and CHARLESWORTH 1987).

Estimation of  $N_e$  requires detailed demographic data, including the type of breeding system, numbers of breeding males and females, and variability in lifetime reproductive success (LANDE and BARROWCLOUGH 1987). For birds,  $N_e$  for any given generation is generally less than half the total population size  $N$ , as a result of the large proportion of non-breeding birds and the considerable inter-individual variation in lifetime reproductive success (e.g. NEWTON 1989; GRANT and GRANT 1989). When population size fluctuates, long-term  $N_e$  is approximated by the harmonic mean of successive generations'  $N_e$  (CROW and KIMURA 1970). This results in small population sizes having a disproportionately large influence on long-term  $N_e$ , which is consistent with extensive drift occurring during bottlenecks and founder events.

## 2.2 Demographic and Environmental Stochasticity

At the level of the individual, several factors together influence the probability of a population becoming extinct. In the absence of environmental variation, demographic stochasticity, which results from demographic „accidents“ (e.g. whether individuals live or die, and the number and sex ratio of their offspring), rarely results in extinction unless the population size is very small (40 or less, depending on the population-growth rate  $r$ ). This is because the time to extinction  $T$  increases as a function of a constant to the power  $N_m$ , the maximum population size (GOODMAN 1987b, Fig. 1). For any given  $N_m$ , persistence time, in numbers of generations, increases with increasing  $r$  (LEIGH 1981). Since longevity and body size are negatively correlated with  $r$ , small, fast-reproducing organisms tend to persist longer than large, slower-reproducing organisms (PIMM et al. 1988).

Environmental stochasticity encompasses a continuum of disturbances ranging from short-term fluctuations to long-term variation and catastrophes. SHAFFER (1981, 1987) considered catastrophes to be distinct from environmental stochasticity, but there is no clear division between these categories which are dependent in part on scale (e.g. a heavy downpour of rain to a large organism could be a catastrophic flood to a population of small organisms, cf.

SIMBERLOFF 1988). The risk of extinction from environmental stochasticity is less sensitive to population size than is the risk resulting from demographic stochasticity, but this varies in relation to the severity of the perturbation. Models of the effect of moderate environmental disturbances on the risk of extinction have assumed the time to extinction  $T$  to be a function of the logarithm of  $N_m$  (LEIGH 1981, Fig. 1), whereas catastrophes have been assumed to cause extinction irrespective of  $N_m$  (PIMM et al. 1988, Fig. 1). Clearly these models are simplistic, given a continuum of perturbation severity. An alternative approach is to use population variabilities recorded for natural populations over long intervals to determine the approximate limits of environmental stochasticity for model simulations (PIMM and READFEARN 1988; THOMAS 1990). Other factors being equal, a larger temporal variance in population size should increase the risk of extinction (PIMM et al. 1988).

### 3 Evidence from Birds: Genetic Effects

Given this brief overview of the factors known to influence the risk of extinction, we can examine the performance of small populations of birds to assess the relative importance of these factors. There are two sources of evidence: controlled experiments and inference from natural populations. Given the relatively

long generation times of birds, there have been few controlled studies of their populations. No experiment has directly addressed the risk of extinction of different bird populations, but there have been several experiments involving birds that provide insight into the theoretical background outlined above, particularly as regards genetic effects.

#### 3.1 Evolutionary Potential

It is well established that the potential for evolution is restricted by the degree of heritable variability, but how marked is the effect of small population size on this potential? VASQUEZ and BOHREN (1982) showed that among three populations of leghorn chickens *Gallus domesticus* with  $N_e = 3.6, 7.3$  and  $14.6$ , the response to a constant selection pressure for larger body mass increased as a function of  $N_e$ . However, the difference in response was most marked between the two smallest population sizes (Fig. 2) suggesting that for  $N_e > 10$  there is considerable scope for an evolutionary response. This result applies to short-term selection pressures on populations with a large initial population size. There would probably have been much less response if populations had been maintained at a small size for several generations prior to selection; experimental confirmation of this point is warranted.

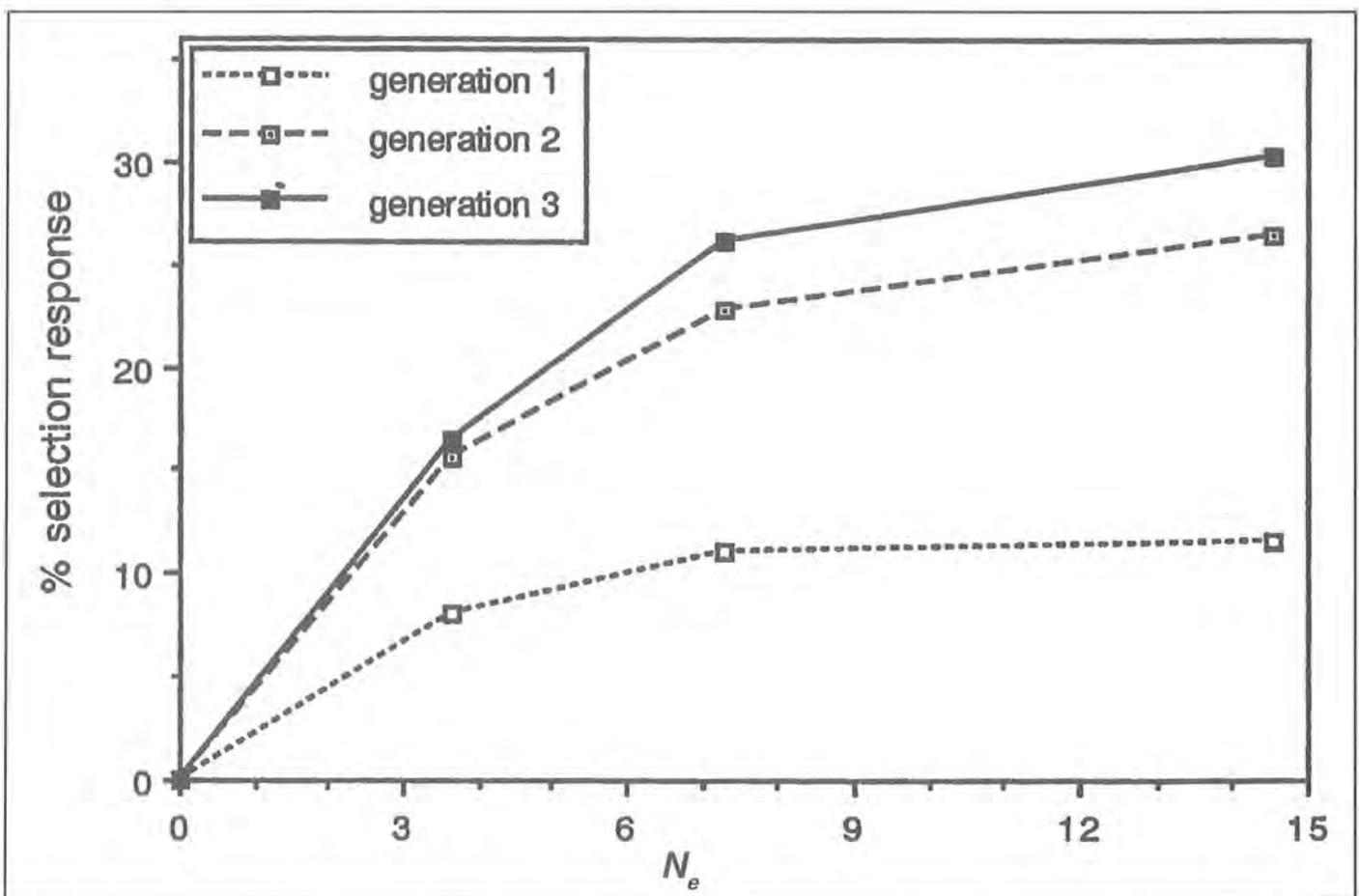


Fig. 2. Selection response among successive generations of leghorn chickens as a function of effective population size (after VASQUEZ and BOHREN 1982).

In addition to the magnitude of response, the duration of response to selection varied in relation to  $N_e$ . All three population sizes of leghorn chickens showed reduced response by the third generation, with the smallest population size showing virtually no response after the second generation (Fig. 2). There have been no long-term studies on birds, but those on mice found that only populations with  $N_e > 40$  showed a significant response to continuous selection after 14 generations (EISEN 1975). Inferences of the evolutionary potential of small naturally-occurring populations based on their morphological variability are presented below.

### 3.2 Inbreeding Depression

There is experimental evidence that inbreeding depression is an important factor among small captive populations of birds, affecting, inter alia, male fertility, clutch size and egg hatchability (e.g. SITTMAN et al. 1966; SOULÉ 1980; GREENWELL et al. 1982). These results suggest that inbreeding between close relatives can significantly reduce fitness and, thus, is likely to be selected against in natural populations. Close inbreeding (full sibling or parent-sibling, cf. RALLS et al. 1986) may be avoided by kin recognition; BATESON (1982) demonstrated that individuals in a captive population of Japanese Quails *Coturnix japonica* mated preferentially with individuals that differed slightly from their parents, discriminating on the basis of plumage differences. Other criteria such as song structure could also be used to discriminate closely-related kin, even though the criteria used need not be under direct genetic control (GRANT and GRANT 1989).

But how important is inbreeding among natural populations? One line of evidence involves inference from the observed frequency of inbreeding. There have been few studies of inbreeding among natural bird populations (RALLS et al. 1987; GREENWOOD 1987; GIBBS and GRANT 1989), but the low frequency with which close inbreeding typically occurs (generally < 3 %) has been interpreted as the result of selection against inbreeding (RALLS et al. 1987). Also, KOENIG and PITELKA (1979) suggested that there were behavioural mechanisms to reduce close inbreeding among cooperatively-breeding Acorn Woodpeckers *Melanerpes formicivorus*. However, the few studies that have compared the frequency of inbreeding with that expected by random assortment have found no evidence of avoidance (VAN NOORDWIJK and SCHARLOO 1981; GIBBS and GRANT 1989).

More direct evidence of the cost of inbreeding can be obtained by comparing the survival and reproductive success of inbred and non-inbred individuals. No dif-

ferences were found between highly and less inbred Splendid Wrens *Malurus splendens* (ROWLEY et al. 1986), but this species has a relatively high level of inbreeding (RALLS et al. 1986) and, thus, is likely to be adapted for inbreeding depression (cf. TEMPLETON and READ 1983). SIMILARLY, CRAIG and JAMIESON (1988) found no adverse effects of inbreeding among Pukeko *Porphyrio porphyrio*, with 70 % of pairs closely related.

Results vary among species characterized by infrequent inbreeding. GIBBS and GRANT (1989) detected no impact of inbreeding on the reproductive success of a population of Medium Ground Finches *Geospiza fortis*, whereas VAN NOORDWIJK and SCHARLOO (1989) found a marked decrease in egg hatchability with increasing levels of inbreeding among Great Tits *Parus major*. This difference may result from the finch population having reduced heterozygosity and fewer deleterious alleles relative to the tit population, as a consequence of greater historical isolation of the finches (GIBBS and GRANT 1989; but see below). However, despite the lower hatchability of inbred tit eggs, there was no difference in the number of recruits to the breeding population from inbred and non-inbred tits (VAN NOORDWIJK and SCHARLOO 1981).

### 3.3 Evidence from Island Populations

Island populations typically should have less genetic diversity than mainland populations, because of bottlenecks during colonization (founder effects) and during subsequent population fluctuations (BOAG 1988). Very high levels of inbreeding among many island populations (CRAIG and JAMIESON 1988; CRAIG in press; but see BOAG 1988; GIBBS and GRANT 1989) should also reduce heterozygosity. Most island populations of birds conform to this prediction (e.g. GYLLENSTEN et al. 1985; BAKER et al. 1990; FLEISCHER et al. in press), although they are not as homozygous as many island populations of mammals (KILPATRICK 1981; BOAG 1988). The greater heterozygosity of bird populations relative to island populations of mammals may be due in part to their greater vagility.

The Galápagos ground finches *Geospiza* spp. are unusual in having an average heterozygosity equivalent to that of continental taxa (YANG and PATTON 1981; BOAG 1988). This may result from introgression, the incorporation of genes from other species; interspecific hybridization occurs relatively frequently within *Geospiza* (GRANT 1986; GRANT and GRANT 1989). Introgression may be an important source of genetic variation for small populations, increasing their evolutionary potential (e.g. GILL 1980; CADE 1983; GRANT and GRANT 1989). However, there

remains the vexing question of loss of genetic identity as a result of excessive introgression. Presumably introgression should be discouraged when it results from secondary contact brought about by human activities (e.g. introductions or range changes resulting from habitat modification).

#### 4 Persistence of Small Populations

There is a large literature on the persistence of small populations of birds, based on observations of natural populations (e.g. WILLIS 1974; JONES and DIAMOND 1976; SCHOENER 1976; Terborg and WINTER 1980; KARR 1982a,b; DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988; SOULÉ et al. 1988, NEWMARK 1991). Early studies focussed primarily on species turnover, in the light of island biogeographic theory (MacArthur and WILSON 1967), but recently greater emphasis has been placed on comparing the attributes of species which persist with those that become extinct, in an attempt to identify factors influencing the risk of extinction.

##### 4.1 Population Persistence in Habitat Islands

Studies of population persistence are either direct (i.e. based on long-term observations of population dynamics) or indirect (i.e. infer extinction rates from species loss (= relaxation) in habitat fragments of known age, such as land-bridge islands or manmade habitat islands). Direct observations allow estimates of actual extinction rates, but the long persistence times of all but the smallest populations restrict analyses to very small populations (PIMM et al. 1988). Indirect studies are less exact, because assumptions have to be made regarding the size and composition of the pre-isolation community. However, such studies allow examination of the persistence times of larger populations, and may provide further insight into specific attributes that influence the risk of extinction.

There are relatively few long-term data sets for population dynamics of birds that are suitable for measuring extinction rates of known population sizes (JONES and DIAMOND 1976; DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988). The most extensive data set comes from censuses of breeding land birds at islands off the coast of Britain, which clearly demonstrates that persistence time of bird populations is a function of population size (DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988; Table 1). Populations with a mean size of fewer than 10 breeding pairs are likely to become extinct within decades, whereas larger populations seldom become extinct within this time frame (JONES and DIAMOND 1976, DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988). Several indirect studies have also concluded that rar-

**Table 1.** Persistence time  $T$  of land-bird populations as a function of population size at small islands off the British coast (calculated from PIMM et al. 1988). No extinctions were recorded for populations larger than 18 breeding pairs.

Population size (no. breeding pairs)	Sample size	1/T (years)		
		Mean	s.d.	Range
< 2	122	0.532	0.358	0.0–1.0
2–3.9	76	0.245	0.303	0.0–1.0
4–6.9	53	0.063	0.150	0.0–1.0
7–11.9	35	0.025	0.058	0.0–0.25
12–18	30	0.012	0.038	0.0–0.17

ity (i.e. small initial population size) is the major determinant of extinction during relaxation in habitat fragments (e.g. TERBORGH and WINTER 1980; DIAMOND 1984, BOLGER et al. 1991; NEWMARK 1991), but other factors may become more important as population size increases (cf. KARR 1982 a,b).

There is considerable residual variation in persistence times once the effects of population size have been removed. In accordance with models of demographic stochasticity, PIMM et al. (1988) showed that body size (inversely related to  $r$ ) affected the risk of extinction independently of its effect on population density (and hence population size). At population sizes greater than seven breeding pairs, populations of small birds persisted longer than did those of large birds. Below seven breeding pairs, the greater longevity of large birds allowed their populations to persist for longer (in years) than those of small organisms (PIMM et al. 1988). This crossover at small population size presumably would disappear if persistence were expressed in terms of generations.

KARR (1990) suggested that the risk of extinction on Barro Colorado Island, Panama, was greater among species with low adult survival rates. This would appear to counter the relationship between persistence time and  $r$ , because adult survival typically is inversely related to  $r$ . However, KARR (1990) inferred low reproductive success among birds with low adult survival rates, suggesting that some species are „predisposed“ to extinction.

Another Factor which influences the risk of extinction is the degree of temporal variability in population size. Both KARR (1982a) and PIMM et al. (1988) demonstrated that variable populations have a greater risk of extinction than those with less variation in population size. THOMAS (1990) has argued from data in PIMM and READFEARN (1988) that variation in population size measured over 8–10 generations gives a good approximation of medium-term levels of variability, but there are insufficient data sets to search for determinants of population variability.

PIMM et al. (1988) also showed that migratory birds had a greater risk of extinction than resident birds. They suggested that this result may not hold for all

data sets, but it appears plausible for many birds. MAYFIELD (1983) has argued that immature Kirtland's Warblers *Dendroica kirtlandii* fail to recruit because they are less adept at correcting for lateral drift during migration than adult and, thus, often fail to locate the spatially restricted breeding grounds. Small populations dispersed in a patchy environment may experience similar problems finding a mate (e.g. LANDE 1987), but the problem is likely to be exacerbated in migratory species.

Finally, some species are prone to extinction because of intrinsic characteristics of the species' biology, such as obligate communal activities (social dysfunction), reliance on other taxa for some aspect of their life-cycle (secondary extinctions and cascade effects), or complex habitat requirements. Social dysfunction involves a range of group activities including breeding, hunting and defence against predators (e.g. SOULÉ 1983). A classic example of secondary extinction follows the loss of army ants from small forest patches in Amazonia, when several species of ant-following birds disappear (LOVEJOY et al. 1984). Less is known about the absolute habitat requirements of individual species, but KARR (1982b) suggested that many bird extinctions at Barro Colorado Island were of species that regularly moved between habitats; this was not possible after fragmentation (island formation). These types of risks cannot be assessed without detailed knowledge of community interactions.

There is scope for more studies of population persistence times in habitat fragments, which, in addition to the trends already detected, could usefully test for differences between habitats (cf. DIAMOND 1984; SOULÉ et al. 1988) and between guilds (cf. TERBORGH and WINTER 1980; KARR 1982b, NEWMARK 1991). However, while providing valuable insights into the likely persistence times of small populations in isolated nature reserves, these studies have two drawbacks. The first problem is that it is often impossible to estimate the incidence of immigration during the course of the studies. Recent research (e.g. Payne 1990) has shown that earlier calculations of bird movement and, hence, gene flow (e.g. BARROWCLOUGH 1978, 1980), underestimated actual movements by more than an order of magnitude. Immigration would tend to inflate persistence times of small populations by increasing genetic diversity, as well as by boosting population size. Consequently, extinction rates estimated by these techniques must be interpreted as minimum values.

The second problem is more significant; all the studies for which there are adequate controls (i.e. knowledge of the initial, pre-relaxation community) deal with relatively short time frames (all < 100 years). As a result, they give little insight into either the long-term persistence or the evolutionary potential (in terms of

genetic diversity) of small populations. Long-time-base studies of relaxation (e.g. Pleistocene land-bridge islands, WILCOX 1980) give estimates of the rate of species loss, but this cannot be related to population size and, thus, it is of little use for estimating MVP (SHAFFER 1981). Since we cannot afford to wait for long-time series of data to accumulate, we have to use different approaches to investigate the long-term fate of small populations. One approach which has been widely employed is to use simulation models. A second approach involves examining populations that are known to have maintained small population sizes for evolutionary periods (1000+ years).

#### 4.2 Performance of Higher Taxa with Small Populations

We can eliminate the problems of movement between populations and examine long-term persistence by considering taxa above the level of the population. To prove useful, such analyses must exclude taxa that have small populations as a result of human activities (either direct or indirect) or other systematic (i.e. deterministic) pressures (SHAFFER 1981). This largely restricts the choice of species to islands, where the history of human intervention is documented.

There are few naturally-occurring small populations of birds on relatively undisturbed islands. WALTER (1990) showed that the endemic subspecies of Redtailed Hawk *Buteo jamaicensis socorroensis* restricted to Socorro Island, eastern Pacific Ocean, has maintained a population of approximately 20 pairs for at least the last 120 years (40 generations). Occasional immigration from continental populations cannot be excluded, but it is unlikely, and gene flow has been sufficiently slow for the island population to develop unique phenotypic characters (WALTER 1990).

Immigration can be ruled out in the case of endemic island species. Wilkins' Bunting *Nesospiza wilkinsi* has two subspecies, one at each of two islands in the Tristan da Cunha island group, central South Atlantic Ocean. Nightingale Island (3 km<sup>2</sup>) supports ca 30 pairs and Inaccessible Island (14 km<sup>2</sup>) fewer than 100 pairs, with marked differences between the two island populations, suggesting very little movement between islands (COLLAR and STUART 1985; RYAN unpubl. data). The species feeds extensively on the fruit of *Phyllica arborea*, and there is little evidence that habitat availability has altered at the islands during the last 20 000 years (PREECE et al. 1986).

The Mangrove Finch *Cactospiza heliobates* is a similar example, found on two islands in the Galápagos Archipelago. The total population of between 100 and 200 birds is restricted to some 500 ha of mangroves,

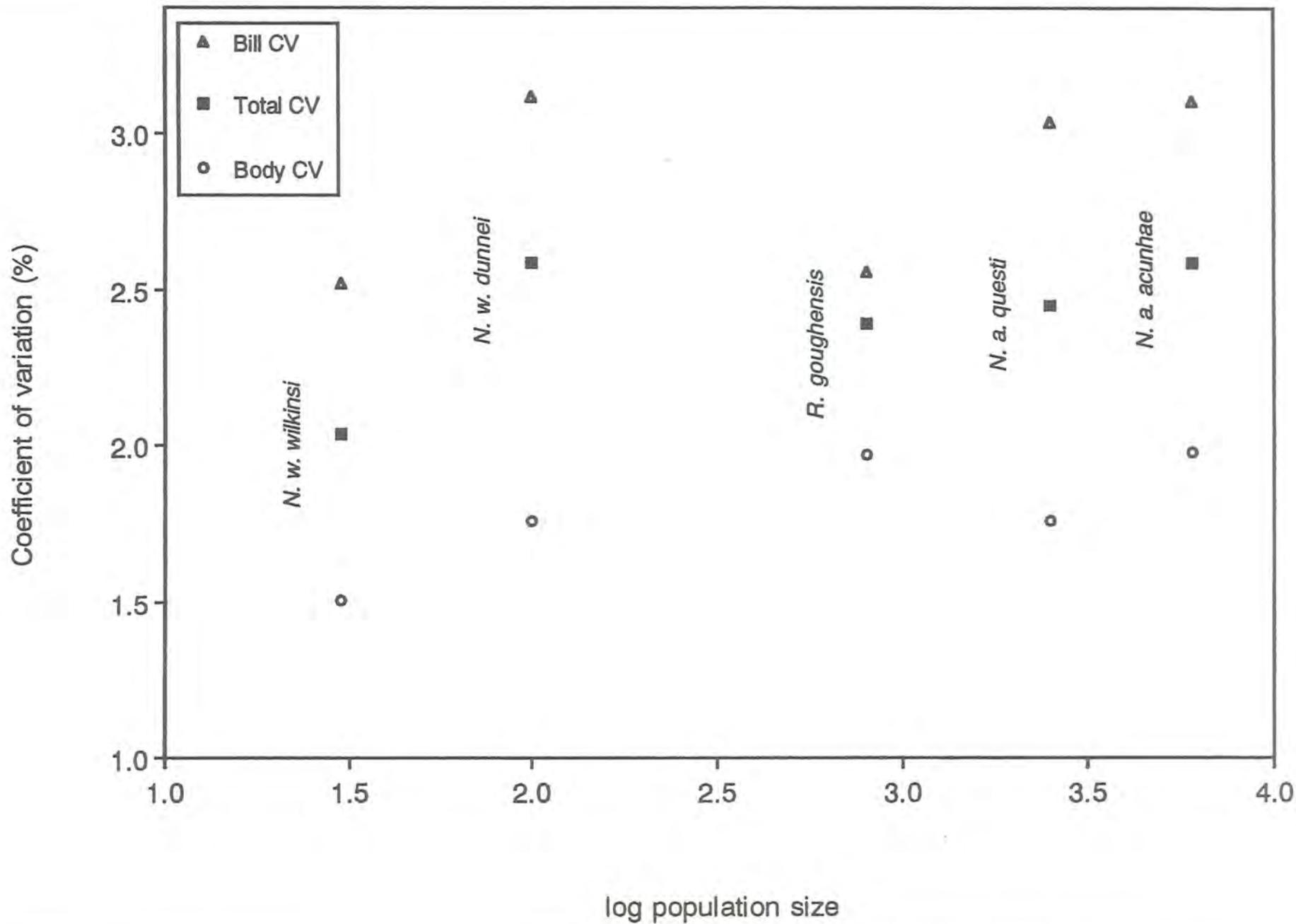


Fig. 3. Coefficients of morphological variation as a function of population size (number of breeding pairs) among closely related populations of finches at the Tristan-Gough islands.

and there is nothing to suggest that the species' range or population size has been substantially reduced in recent times (KING 1981). There are several other examples of endemic species that have apparently persisted at very small population sizes for protracted periods (e.g. WELLER 1980; KING 1981).

How have these species survived for evolutionary periods at population sizes considerably smaller than those predicted by MVP models? It may be that they are simply very lucky; many other species with similarly limited ranges probably have become extinct. Clearly this suggestion is untestable. However, it is useful to question the extent to which these species have been affected by consistently small population sizes. GRANT and GRANT (1989) suggest that relatively low morphological variability among extinct and near-extinct island populations of finches may have resulted from their small population size, and then contributed to their demise through an inability to respond to changes. The choice of species is perhaps questionable, because their decreases resulted from systematic pressures; the Azores Bullfinch *Pyrrhula p. murina* declined primarily as a result of hunting (KING 1981), and the Kona Grosbeak *Chloridops kona* and Greater Koa Finch *Rhodacanthis palmeri*, like all Hawaiian land birds, were severely affected by introductions and habitat destruction (KING 1978; FREED et al. 1987). However, the hypothesis is worth testing: do populations with consistently small populations have less morphological variability than those with larger populations?

The Tristan da Cunha group and nearby Gough Island support three bunting species, two of which have two subspecies. There are no significant relationships between population size and morphological variability within this closely related group of birds (Fig. 3) although the smallest population has the lowest levels of variability. Relative to other island populations of finches, the degree of variability is small (cf. GRANT and GRANT 1989), which could result from the loss of genetic diversity among all populations (see above). However, a substantial proportion of morphological variability is heritable, at least for the most abundant taxon ( $h^2 = 0.48-0.70$ ; RYAN unpubl. data), indicating a genetic basis for much of the variability. Inbred lines can be more phenotypically variable than outbred lines (BEARDMORE 1973; but see HANDFORD 1980), but this is unlikely to be important because the size variation is heritable and the island populations are likely to have adapted to high levels of inbreeding (CRAIG in press; see above).

The only adverse effect of persistently small population size detected among Wilkins' Bunting was a significantly lower breeding success than its much commoner congener (Table 2). Clutch size and hatchability were similar for the two species, but chick mortal-

Table 2. Breeding success of Wilkins' Bunting *Nesospiza wilkinsi dunnei* (N=250) and Tristan Bunting *N. a. acunhae* (N=10000) at Inaccessible Island during 1989-90 (Ryan unpubl. data). Sample sizes are given in parentheses; significance differences between species denoted as follows: \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\* P<0.001 (G and t-tests).

Breeding parameter	Wilkins' Bunting	Tristan Bunting	Significance
Clutch Size	1.88 (8)	1.85 (67)	NS
No. hatching	1.50 (8)	1.52 (67)	NS
% hatching	80.0 (15)	82.2 (124)	NS
No. fledging	0.38 (8)	1.23 (67)	**
% fledging (eggs)	20.0 (15)	66.1 (124)	***
% fledging (chicks)	25.0 (12)	80.4 (102)	***
No. independent a	0.38 (8)	0.98 (66)	*
% independent (eggs)	20.0 (15)	53.3 (122)	*
% independ. (chicks)	25.0 (12)	65.0 (100)	**
% independent (fledglings)	100.0 (3)	81.3 (80)	NS

a number reaching 50 days old, when juveniles are fully grown and parental support ceases

ity was much greater among Wilkins' Buntings, as a result of nest desertion and predation by Tristan Thrushes *Nesocichla eremita*. There was no difference in the proportion of fledglings attaining independence, although sample sizes for Wilkins' Buntings were small (Table 2). It is unclear whether the reduced breeding success results from inbreeding depression and, if so, whether it translates into a smaller number of recruits to the breeding population (cf. VAN NOORDWIJK and SCHARLOO 1981).

The Tristan islands have little seasonal or inter-annual variation in climate (HÖFLICH 1984), which may promote the long-term persistence of small populations (cf. SOULÉ 1987b). By comparison, the Galápagos experience large inter-annual climatic variation associated with El Niño events, and this results in large fluctuations in the population sizes of finches (e.g. GRANT 1986; BOAG 1988; GRAND and GRANT 1989). Seabird populations at the Galápagos also are affected by El Niño events, with numbers of Flightless Cormorants *Nannapterum harrisi* and Galápagos Penguins *Spheniscus mendiculus* being reduced to ca 400 each as a result of the 1982-83 El Niño (CASTILLO 1984). This suggests that these species have been subjected to frequent bottlenecks, and might be expected to have very little genetic diversity. It is particularly likely for the cormorant, given its very limited movements (rarely > 1 km, HARRIS 1979) and high levels of inbreeding (TINDLE 1984).

#### 4.3 Learning from Recent Extinctions

The danger of considering extant taxa with small populations is that success stories predominate; there have been no recent extinctions of bird taxa above the population level which cannot at least in part be attributed to human activities (GREENWAY 1967; KING 1978). However, it remains useful to consider the few well-documented extinctions of natural populations. The best known example is perhaps that

of the Heath Hen *Tympanuchus c. cupido* (GROSS 1932). Formerly widespread and abundant in eastern North America, it was reduced by hunting pressure to only 200 birds on Martha's Vineyard Island in 1890. Further losses were halted in 1908, when a reserve was created for the last 50 birds, and captive breeding and translocations were attempted. By 1915 there were approximately 2 000 Heath Hens on Martha's Vineyard. However, on 12 May 1916 a fire burnt most of the reserve, killing many females on their nests. The 1916 winter was harsh and saw a large influx of avian predators, causing additional mortality. By the spring of 1917 there were only 150 Heath Hens, most of which were males. The final blow was dealt in 1920 when a poultry disease, brought to the island by introduced turkeys, spread among the population. By 1927 there were only 13 birds, 11 of which were males. Despite intensive efforts, the last bird disappeared in 1931.

Numerous factors played a role in the extinction of the Heath Hen, in what is a classic example of the extinction vortex (GILPIN and SOULÉ 1986). An additional factor that may have exacerbated the situation is that the Martha's Vineyard population possibly was introduced to the island (GROSS 1932). This means that it may have undergone a severe bottleneck prior to the events outlined above. SIMBERLOFF (1988) suggests that the population was doomed before 1908, apparently because it became extinct despite cessation of the systematic human pressures. This may be unnecessarily gloomy, given the recovery of species that have been in equally dire straits. For example, the Laysan Finch *Telespyza cantans* population crashed to only a few dozen birds in 1923 after overgrazing by rabbits, but subsequently recovered to its present population of ca 10 000 birds (FLEISCHER et al. in press). Moreover, the species has shown considerable morphological adaptability when introduced to novel habitats (CONANT 1988).

There are virtually no other well-documented accounts of extinctions of small populations of birds. PETTERSSON (1985) recorded the disappearance of an isolated population of Middle Spotted Woodpeckers *Dendrocopos medius*. After persisting for at least 30 years with a population size of 25–35 individuals, the population died out within six years, without significant habitat alteration. Extinction occurred despite supplementary feeding and protection from human disturbance, and seemed to result from a combination of heavy winter mortality and low reproductive success. The proportion of mated birds remained constant throughout the decline, despite very low numbers and fragmented habitat. However, there may have been some difficulty finding mates, because only 62 % of birds were mated. PETTERSSON (1985) invoked inbreeding depression to account for the low reproductive success, although there is little

evidence that egg hatchability was significantly reduced. Alternatively, demographic stochasticity following the series of cold winters could account for the extinction.

## 5 Conclusions

Despite the threat of massive loss of biological diversity and the concomitant burgeoning interest in the novel science of conservation biology (SIMBERLOFF 1988), there has been relatively little advance during the last decade in understanding the extinction process. Sophisticated models such as PVA have teased apart many of the factors affecting specific populations, but few generalized patterns have emerged. Further research on the biological attributes predisposing certain species to the threat of extinction is urgently required (LANDE 1988). However, until we are better able to predict the persistence of populations and communities, such rules of thumb as MVP are useful stop-gaps for practical management.

We have attempted to review the factors affecting the persistence of natural populations of birds in relation to the size of the population, given the absence of systematic pressures such as habitat destruction or direct exploitation. Our main aim has been to contrast the empirical evidence for the persistence and performance of small populations of birds with that predicted by theory. For simplicity, we have focussed on single populations, and have not touched upon such important spatial aspects, as habitat fragmentation, metapopulation theory (e.g. HANSKI and GILPIN 1991), and the associated trade-offs that determine whether it is better to maintain one large or many small populations (e.g. LACY 1987; SHAFFER 1987; GILPIN 1991).

Empirical observations of bird populations suggest that population size is the major determinant of the short-term risk of extinction. Demographic and environmental variability together are likely to cause the extinction of small population sizes (< 20 breeding pairs) within 100 years. However, at larger population sizes, other factors such as differences between species in terms of demographic parameters, intrinsic behavioural traits, and inter-dependence with other taxa/communities preclude the detection of universal thresholds above which the risk of extinction is greatly reduced. Some species have persisted for evolutionary periods at effective population sizes of fewer than 100 birds, but they probably represent only a very small proportion of success stories among large numbers of previous extinctions. For most species a much larger population size probably is needed to ensure a reasonable likelihood of survival in the medium to long-term. Theoretical and empirical evidence together suggest that a population of the order of 5000 indi-

viduals is needed to survive environmental stochasticity, given a single population and no active management (SOULÉ 1987b; THOMAS 1990).

Genetic stochasticity places theoretical constraints on population viability, but its importance needs further verification. The somewhat conflicting evidence on inbreeding depression indicates that this may be less of a problem than has been stated (cf. SOULÉ 1980; RALLS et al. 1986; LANDE 1988). Some species probably could tolerate high levels of inbreeding, but monitoring of key reproductive indicators should be undertaken for threatened populations.

The question of maintaining genetic diversity is more problematic. There are several examples of large mammal populations that persist despite having very little genetic variation (e.g. Polar Bear *Thalarctos maritimus*, ALLENDORF et al. 1979; Cheetah *Acinonyx jubatus*, O'BRIEN et al. 1986), but their evolutionary potential presumably is equally limited. We cannot predict the magnitude of evolutionary responses required for lineages to survive future events, so the ideal situation would be to preserve as much genetic diversity as possible. However, the evolutionary potential of a large proportion of species already has been compromised by the destruction and fragmentation of natural habitats.

A variance effective population size of 500 may be the best minimum requirement (cf. LANDE and BARROWCLOUGH 1987), and this typically means a total population in the low thousands, similar to that needed to survive environmental variability. However, smaller populations retain considerable evolutionary potential, and should not be discarded as having little or no evolutionary role. The „bottom line“ for managers is that populations as small as several hundred individuals have a very good chance of survival, particularly given monitoring of the population's demographic parameters to give early warning of impending problems. Active steps could be taken to help small populations avoid severe bottlenecks, with the concomitant high risk of extinction.

*Acknowledgements:* Financial assistance was provided by the Werner Reimers Foundation, the South African Department of Environment Affairs, the Southern African Nature Foundation, the Foundation for Research and Development, and the University of Cape Town. Additional financial and logistical support was received from Tristan Investments (Pty) Ltd, the American Natural History Museum's Chapman GRANT Fund, and the Wildlife Society of South Africa. Professor W.J. BOND provided useful comments on an earlier draft.

## References

- ALLENDORF, FW, CHRISTIANSEN, FB, DOBSON, T, EANES, WF, FRYDENBERG, O (1979): Electrophoretic variation in large mammals. I. The Polar Bear, *Thalarctos maritimus*. *Hereditas* 91:19–22.
- BAKER, AJ, DENNISON, MD, LYNCH, A, LE GRAND, G (1990): Genetic divergence in peripherally isolated populations of Chaffinches in the Atlantic Islands. *Evolution* 44:981–999.
- BARROWCLOUGH GF (1978): Sampling bias in dispersal studies based on finite area. *Bird-Banding* 49:333–341.
- BARROWCLOUGH, GF (1980): Gene flow, effective population size, and genetic variance components in birds. *Evolution* 34:789–798.
- BATESON, P (1982): Preferences for cousins in Jaganese quail. *Nature* 295:236–237.
- BEARDMORE, JA (1983): Extinction, survival, and genetic variation. Pp. 125–151 In: SCHOENEWALD-COX CM, CHAMBERS SM, MACBRYDE, B, THOMAS, WL (eds) *Genetics and conservation: a reference manual for managing wild animal and plant populations*. Benjamin/Cummings, Menlo Park CA.
- BELOVSKY, GE (1987): Extinction models and mammalian persistence. Pp. 35–57 In: SOULÉ, ME (ed) *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOAG, PT (1988): The genetics of island birds. *Proc. Int. Orn. Congr.* 19:1550–1563.
- BOLGER DT, ALBERTS, AC, SOULÉ, ME (1991): Occurrence of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *Am Nat.* 137:155–166.
- CADE, TJ (1983): Hybridization and gene exchange among birds in relation to conservation. Pp. 288–309 In SCHOENEWALD-COX, CM, CHAMBERS, SM, MACBRYDE, B, THOMAS, WL (eds) *Genetics and conservation: a reference manual for managing wild animal and plant populations*. Benjamin/Cummings, Menlo Park CA.
- CASTILLO, CAV (1984): Breve nota sobre el impacto de El Niño 1982–83 en las poblaciones de aves marinas en las Galápagos. *Bol. ERFEN* 11:18–19.
- CHARLESWORTH, D, CHARLESWORTH, B (1987): Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:237–268.
- COLLAR, NJ, STUART, SN (1985): *Threatened birds of Africa and related islands*. International Council for Bird Preservation and International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Cambridge.
- CONANT, S (1988): Geographic variation in the Laysan Finch (*Telespiza cantans*). *Evol. Ecol.* 2:270–282.
- CRAIG, JL in press. Are small Populations viable? *Proc. Orn. Congr.* 20.
- CRAIG, JL, JAMIESON, IG (1988): Incestuous mating in a communal bird; a family affair. *Am. Nat.* 131:58–70.
- CROW, JF, KIMURA, M (1970): *An introduction to population genetics theory*. Harper & Row, New York.
- DIAMOND, JM (1984): „Normal“ extinctions of isolated populations. Pp. 191–245 In: NITECKI MH (ed) *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago.
- EISEN, EJ (1975): Population size and selection intensity effects on long-term selection response in mice. *Genetics* 79:305–323.
- EWENS, WJ, BROCKWELL, PJ, GANI, JM, RESNICK, SI (1987): Minimum viable population size in the presence of catastrophes. Pp. 59–68 In: SOULÉ ME (ed) *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FLEISCHER, RC, CONANT, S, MORIN, MP in press. Genetic variation in native und translocated populations of the Laysan Finch (*Telespiza cantans*). *Heredity*.
- FRANKLIN, IR (1980): Evolutionary change in small populations. Pp. 135–150 In: SOULÉ, ME, WILCOX, BA (eds) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland MA.
- FREED, LA, CONANT, S, FLEISCHER, RC (1987): Evolutionary ecology and radiation of Hawaiian passerine birds. *Trends Ecol. Evol.* 2:196–203.
- GIBBS, HL, GRANT, PR (1989): Inbreeding in Darwin's Medium Ground Finches (*Geospiza fortis*). *Evolution* 43:1273–1284.
- GILL, FB (1980): Historical aspects of hybridization between Blue-winged and Golden-winged Warblers. *Auk* 97:1–18.
- GILPIN, ME (1987): Theory vs. practice. *Trends Ecos. Evol.* 2:169.
- GILPIN, ME (1991): The genetic effective size of a metapopulation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42:165–175.
- GILPIN, ME, SOULÉ, ME (1986): Minimum viable populations: processes of species extinction. Pp. 19–34 In: SOULÉ, ME (ed) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland MA.
- GOODMAN, D (1987a): How do any species persist? Lessons for conservation biology. *Conserv. Biol.* 1:59–62.
- GOODMAN, D (1987b): The demography of chance extinction. Pp. 11–34 In: SOULÉ, ME (ed) *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRANT, BR, GRANT, PR (1989): *Evolutionary dynamics of a natural population: the Large Cactus Finch of the Galápagos*. University of Chicago Press, Chicago.
- GRANT, PR (1986): *Ecology and evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton.
- GREENWAY, JC (1967): *Extinct and vanishing birds of the World*. Dover, New York.

- GREENWELL, GA, EMERICK, C, BIBEN M (1982): Inbreeding depression in Mandarin Ducks; a preliminary report on some continuing experiments. *Avicult. Mag.* 88:145-148.
- GREENWOOD, PJ (1987): Inbreeding philopatry and optimal outbreeding in birds. Pp. 207-222 In: COOKE F, BUCKLEY, PA (eds) *Avian genetics: a population an ecological approach*. Academic Press, London.
- GROSS, AO (1932): *Tympanuchus cupido cupido* (Linnaeus) Heath Hen. Pp.264-280 in Bent, A.C. *Life histories of North American gallinaceous birds*. U.S. Natn. Mus. Bull. 162.
- GYLLENSTEN, U, RYMAN, N, SAETHER, T (1985): Genetic divergence between Willow Grouse (*Lagopus lagopus*) and Rock Ptarmigan (*lagopus minutus*) and the genetic structure of Scandanavian grouse populations. *Hereditas* 102:47-55.
- HANDFORD, P (1980): Heterozygosity at enzyme loci and morphological variation. *Nature* 286:261-262.
- HANSKI, I, GILPIN, ME (1991): Metpopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42:3-16.
- HARRIS, MP (1979): Population dynamics of the Flightless Cormorant *Nannopterum harrisi*. *Ibis* 121:135-146.
- HARRIS, RB, MAGUIRE, LA, SHAFFER, ML (1987): Sample sizes for minimum viable population estimation. *Conserv. Biol.* 1:72-76.
- HÖFLICH, O (1984): Climate of the South Atlantic Ocean. Pp. 1-195 In: VAN LOON, H (ed) *World survey of climatology volume 15. Climates of the oceans*. Elsevier, Amsterdam.
- JONES, HL, DIAMOND, JM (1976): Short-time-base studies of turnover in breeding bird populations on the California Channel Islands. *Condor* 78:526-549.
- KARR, JF (1982a): Population variability and extinction in the avifauna of a tropical land bridge island. *Ecology* 63:1975-1978.
- KARR, JF (1982b): Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: a reassessment. *Am. Nat.* 119:220-239.
- KARR, JF (1990): Avian survival rates and the extinction process on Barro Colorado Island, Panama. *Conserv. Biol.* 4:391-397.
- KILPATRICK, CW (1981): Genetic structure of insular populations. Pp. 28-59 In: SMITH, MH, JOULE, J (eds) *Mammalian population genetics*. University of Georgia Press, Athens GA.
- KING, WB (1978): Endangered birds of the World and current efforts towards managing them. Pp. 9-17 In: TEMPLE, S.A. (ed) *Endangered birds: management techniques for preserving threatened species*. University of Wisconsin Press, Madison.
- KING, WB (1981): *Endangered birds of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KOENIG, WD, PITELKA FA (1979): Relatedness and inbreeding avoidance in the communally nesting Acorn Woodpecker. *Science* 206:1103-1105.
- LACY, RG (1987): Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. *Conserv. Biol.* 1:143-158.
- LANDE, R (1987): Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am. Nat.* 130:624-635.
- LANDE, R (1988): Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- LANDE, R, BARROWCLOUGH, GF (1987): Effective population size, genetic variation, and their use in population management. Pp. 87-123 In: SOULÉ ME (ed) *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEIGH, EG (1981): The average lifetime of a population in a varying environment. *J. Theor. Biol.* 90:213-239.
- LONG, JL (1981): *Introduced birds of the world*. Universe Books, New York.
- LOVEJOY, TE, RANKIN, JM, BIERREGAARD, RO Jr, BROWN, KS Jr, EMMONS, LH, VAN DER VOORT, ME (1984): Ecosystem decay of Amazon forest remnants. Pp. 295-325 In: NITECKI MH (ed) *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago.
- MACARTHUR, RH, WILSON EO (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MAYFIELD, HF (1983): Kirtland's Warbler, victim of its own rarity? *Auk* 100:974-976.
- MOTRO, U, THOMSON, G (1982): On heterozygosity and the effective size of populations subject to size changes. *Evolution* 36:1059-1066.
- NEWMARK, WD (1991): Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the eastern Usambara Mountains, Tanzania. *Conserv. Biol.* 5:67-78.
- NEWTON, I (1989): Synthesis. Pp. 441-469 In: NEWTON, I (ed) *Lifetime reproductive success in birds*. Academic Press, London.
- O'BRIEN, SJ, WILDT DE, BUSH, M (1986): The Cheetah in genetic peril. *Sci. Am.* 254:84-92.
- PAYNE, RB (1990): Natal dispersal, area effects, and effective population size. *J. Field Ornithol.* 61:396-403.
- PETTERSSON, B (1985): Extinction of an isolated population of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* (L.) in Sweden and its relation to general theories on extinction. *Biol. Conserv.* 32:335-353.
- PIMM, SL, JONES, HL, DIAMOND, JM (1988): On the risk of extinction. *Am. Nat.* 132:757-785.
- PIMM, SL, READFEARN, A (1988): The variability of natural population densities. *Nature* 334:613-614.
- PREECE, RC, BENNETT, KD, CARTER, JR (1986): The Quaternary palaeobotany of Inaccessible Island (Tristan da Cunha group.) *J. Biogeogr.* 13:1-33.
- RALLS, K, HARVEY, PH, LYLES, AM (1986): Inbreeding in natural populations of birds and mammals. Pp. 35-56 In: SOULÉ, ME (ed) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland MA.

- ROWLEY, I, RUSSELL, E, BROOKER, M (1986): Inbreeding: benefits outweigh costs. *Anim. Behav.* 34:939–941.
- SCHOENER, TW (1976): The species-area relation within archipelagoes: models and evidence from island land birds. *Proc. Int. Orn. Cong.* 16:629–642.
- SCHOENEWALD-COX, CM, CHAMBERS, SM, MACBRYDE, B, THOMAS, WL (eds) 1983. *Genetics and conservation: a reference manual for managing wild animal and plant populations.* Benjamin/Cummings, Menlo Park CA.
- SHAFFER, ML (1981): Minimum population sizes for species conservation. *Bio Science* 31:131–134.
- SHAFFER, ML (1987): Minimum viable populations: coping with uncertainty. Pp. 69–86 In: SOULÉ, ME (ed) *Viable populations for conservation.* Cambridge University Press, Cambridge.
- SHAFFER, ML (1990): Population viability analysis. *Conserv. Biol.* 4:39–40.
- SHIELDS, WM (1982): Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex. State University of New York Press, Albany NY.
- SIMBERLOFF, D (1988): The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:473–511.
- SITTMANN, K, ABPLANALP, H, FRASER, RA (1966): Inbreeding depression in Japanese Quail. *Genetics* 54:371–379.
- SOULÉ, ME (1980): Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. Pp. 151–169 In: SOULÉ ME, WILCOX BA (eds) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective.* Sinauer, Sunderland MA.
- SOULÉ, ME (1983): What do we really know about extinction? Pp. 111–124 In: SCHOENEWALD COX, CM, CHAMBERS SM, MACBRYDE, B, THOMAS, WL (eds) *Genetics and conservation: a reference manual for managing wild animal and plant populations.* Benjamin/Cummings, Menlo Park CA.
- SOULÉ, ME (Ed) (1986): *Conservation biology: the science of scarcity und diversity.* Sinauer, Sunderland MA.
- SOULÉ, ME (Ed.) 1987a. *Viable populations for conservation.* Cambridge University Press, Cambridge.
- SOULÉ, ME (1987b): Where do we go from here? Pp. 175–183 In: SOULÉ, ME *Viable populations for conservation.* Cambridge University Press, Cambridge.
- SOULÉ, ME, BOLGER, DT, ALBERTS, AC, WRIGHT, J, SORICE, M, HILL, S (1988): Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conserv. Biol.* 2:75–92.
- TEMPELTON, AR, READ, B (1983): The elimination of inbreeding in a captive herd of Speke's Gazelle. Pp. 241–261 In: SCHOENEWALD-COX, CM, CHAMBERS, SM, MACBRYDE, B, THOMAS, WL (eds) *Genetics and conservation: reference manual for managing wild animal and plant populations.* Benjamin/Cummings, Menlo Park CA.
- TERBORGH, J, WINTER, B (1980): Some causes of extinction. Pp. 119–133 In: SOULÉ, ME, WILCOX, BA (eds) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective.* Sinauer, Sunderland MA.
- THOMAS, CD (1990): What do real population dynamics tell us about minimum viable population sizes? *Conserv. Biol.* 4:324–327.
- TINDLE, R (1984): The evolution of breeding strategies in the Flightless Cormorant (*Nannopterum harrisi*) of the Galápagos. *Biol. J. Linn. Soc.* 21:157–164.
- VAN NOORDWIJK, AJ, SCHARLOO, W (1981): Inbreeding in an island population of the Great Tit. *Evolution* 35:674–688.
- VASQUEZ, CG, BOHREN, BB (1982): Population size as a factor in response to selection for eight-week body weight in white leghorns. *Pult. Sci.* 61:1273–1278.
- WALTER, HS (1990): Small viable population: the Red-tailed Hawk of Socorro Island. *Conserv. Biol.* 4:441–443.
- WELLER, MW (1980): *The island waterfowl.* Iowa state University Press, Ames.
- WILCOX, BA (1980): Insular ecology and conservation. Pp. 95–117 In: SOULÉ, ME, WILCOX, BA (eds) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective.* Sinauer, Sunderland MA.
- WILLIS, EO (1974): Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monogr.* 44:153–169.
- YANG, SY, PATTON, JL (1981): Genic variability and differentiation in the Galápagos finches. *Auk* 98:230–242.
- ZIMMERMANN, BL, BIERREGAARD, RO (1986): Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *J. Biogeogr.* 13:133–143.

Anschrift der Autoren:  
P. G. Ryan and W. R. Siegfried,  
FitzPatrick Institute,  
University of Cape Town,  
Rondebosch 7700,  
South Afrika

# Die Lebensfähigkeit kleiner Populationsgrößen von Vogelarten: eine empirische Untersuchung der Anfälligkeit

P. G. Ryan und W. R. Siegfried

übersetzt von Dr. Rutz

*Abstract:* Bei fehlender Detailinformation über die Biologie der meisten Organismen bietet die Theorie der kleinsten überlebendigen Population (MVP) eine geeignete Methode, den Verlust an biologischer Vielfalt zu begrenzen. Dies ist umso bedeutender, als sehr viel natürlicher Lebensraum verlorengeht. In diesem Artikel wird eine Literaturübersicht über den Erhalt/Beständigkeit von Vogelpopulationen als eine Funktion der Populationsgröße gemacht. Dies wird untersucht mit dem Ziel, herauszufinden, ob diese Daten geeignet sind, Grenzen zu finden, bei denen das Risiko des Aussterbens bedeutend gemindert wird. Die Theorie der gegenwärtigen Meinung über MVP-Schätzungen wird zusammengefaßt und wird dann verglichen mit der Entwicklung von Vogelpopulationen, um die Validität der Hypothesen zu überprüfen.

Die Populationsgröße ist der primäre Faktor über die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens in fast allen Studien, die bisher gemacht worden sind und die empirische Unterstützung des MVP-Konzepts geben. Jedoch gibt es verschiedene andere Faktoren, die entweder allein oder im Zusammenhang mit anderen Faktoren, die Anfälligkeit von Populationen gegenüber dem Aussterben beeinflussen und es ist wichtig, diese zu nutzen, um ganz klar die Grenzwerte über die MVP-Größe festzustellen. Manche dieser Faktoren, die die Anfälligkeit von Populationen über ihr Aussterbensrisiko beeinflussen, zeigen beständige Tendenzen und können daher benutzt werden, um Arten herauszufinden, die zum Aussterben neigen (z. B. Arten mit sehr niedrigen oder sehr unterschiedlichen Vermehrungsraten oder Arten und Gruppen von Arten, die auf andere Arten angewiesen sind, um erfolgreich bei der Nahrungssuche oder beim Bruterfolg zu sein sowie Arten, die von anderen, ebenfalls anfälligen Arten, abhängig sind). In den meisten Fällen jedoch sind es irgendwelche stochastischen Prozesse (z. B. diejenigen, die zur Zeit noch nicht voraussehbar sind bei unserem Kenntnisstand), sowie der Verlust an genetischer Heterogenität, Inzucht-Depression, Zufallsergebnisse, die Umweltveränderungen, welche die Hauptrolle spielen beim Aussterben von kleinen Populationen.

Empirische Ergebnisse von Untersuchungen an wilden Vogelarten zeigen, daß die Umweltvariabilität die größte Bedrohung darstellt, in dem Sinne, daß sie auch relativ große Populationen beeinflussen kann. Eine durchschnittliche Populationsgröße von ca. 5000 ist notwendig, um eine gute Wahrscheinlichkeit zu haben, daß, diese Arten auch Umweltveränderungen und Schwankungen überleben können (bei fehlenden aktiven Managementkonzepten), wobei andere stochastische Prozesse nur bei viel kleineren Populationsgrößen an Bedeutung gewinnen. Forschung ist notwendig, um die Indikatoren für die Umweltvariabilität zu identifizieren, die sich zwischen den Lebensräumen der Arten und zwischen den einzelnen Vogelgruppierungen unterscheiden. Diese können dann benutzt werden, um verbesserte MVP-Schätzungen durchzuführen. Die Probleme, die mit der genetischen Stochastizität zusammenhängen, wurden wahrscheinlich überschätzt, besonders im Bezug auf Inzucht-Depressionen. Der Einfluß reduzierter Heterogenität auf die populationsevolutionäre Entwicklung und Potential sollte experimentell bestimmt werden, besonders für Arten, bei denen die Zahl größer als 50 ist. Das Fortbestehen von Vogelarten für längere Evolutionsperioden, bei denen die Zahl kleiner als 500 ist, zeigt, daß diese wenigen kleinen Populationen die Möglichkeit haben zu überleben und eine wichtige Rolle spielen in ökologischen Gesellschaften. Die MVP-Richtlinien sollte man nicht dazu benutzen, manche kritisch bedrohten Arten einfach abzuschreiben.

## 1 Einführung

Die Wahrscheinlichkeit des weltweiten Aussterbens einer Vielzahl von Arten in den nächsten 20 Jahren ist besonders besorgniserregend. Diese Tatsache hat zu der Disziplin eines neuen Forschungsgebietes „Konservations- oder Erhaltungsbiologie“ geführt. Dabei ist man bemüht, die kleinste überlebendige Population = MVP, zu schätzen. Dies ist ein zentrales Thema dieser Forschungsrichtung. Eine erstaunlich große Literatursammlung über das Thema MVP ist in den letzten zehn Jahren entstanden, seitdem dieses

Konzept erstmals vorgestellt worden ist (SHAFFER 1981; SCHONEWALD-COX et al. 1983; SOULÉ 1986, 1987a; SIMBERLOFF 1988). Richtlinien, um MVP zu schätzen, basieren hauptsächlich auf theoretischen Überlegungen (SIMBERLOFF 1988; THOMAS 1990). Es gibt gute Gründe für diese einseitige Betrachtung.

Unabhängig von der sehr umfangreichen und teuren experimentellen Forschung, die notwendig ist, um MVP besser zu verstehen (SIMBERLOFF 1988), ist das Aussterben ein Wahrscheinlichkeitsereignis bei unserem heutigen Grad des Verständnisses für diese Tatsache (e.g. Schaffer 1987). Dies hat dazu geführt, daß es sehr schwierig ist, das Verhalten einer Population auf der Basis von dem bekannten Verhalten einer anderen ähnlichen Population vorauszusagen. Ein klassisches Beispiel ist das Aussterben von zwei Hausspatzenpopulationen, die an der Ostküste von Nordamerika eingeführt worden sind, bevor die Art im Jahr 1953 erfolgreich eingeführt worden ist (LANG 1981). Weiterhin sind Modelle, die die MVP schätzen soll, bei weitem nicht perfekt (HARRIS et al. 1987, SOULÉ 1987b). Sie basieren auf einer Vielzahl von Vermutungen, die, weil sie allgemeine Tendenzen beschreiben, zu falschen Ergebnissen führen, wenn sie auf spezifische Fälle eingesetzt werden, zum Beispiel: MVP-Modellschätzungen für eine bestimmte Art ignorieren die Zusammenhänge mit anderen Arten, die auch eine wichtige Rolle spielen können im Erhalt oder im Aussterben von Populationen (e. g. Mayfield 1983; LOVEJOY et al. 1984; ZIMMERMANN und BIERREGAARD 1986). Daher ist es erforderlich, daß eine sehr detaillierte Untersuchung aller Faktoren, die eine Population beeinflussen können, durchgeführt werden muß (eine Populations-Lebensfähigkeit Analyse PVA), um das Risiko des Aussterbens zu schätzen. (GILPIN und SOULÉ 1986; SHAFFER 1990). Auch PVA bietet nicht die Möglichkeit, unvorhersehbare Ereignisse mit in die Analyse einzubauen, die per Definition nicht vorausgesagt werden können (SIMBERLOFF 1988). Jedoch fehlt für die meisten bedrohten Arten eine Datenunterlage, um eine PVA-Analyse durchzuführen oder es ist meistens weder die Zeit noch die finanzielle Unterstützung vorhanden, um Daten, die für eine ausreichende Analyse notwendig sind, zu sammeln (GILPIN 1987; SHAFFER 1987). Daher ist es dringend erforderlich, Managern im Bereich der Erhaltung der Natur breite Richtlinien zu geben, um MVP für jegliche Populationen festzustellen und vorauszusagen.

Untersuchungen über das dynamische Verhalten von echten Populationen (detaillierte Ergebnisse von geschichtlichen Untersuchungen) können sehr wertvoll sein, in dem sie eine unabhängige Untersuchung der Zuverlässigkeit der MVP-Richtlinien, die von der Populationstheorie entstanden sind, geben (PIMM et al. 1988; THOMAS 1990). Dies ist besonders wichtig im Hinblick auf die großen Populationsgrößen, die bei

einigen Modellen als notwendig erachtet werden, um eine reelle Überlebenschance zu besitzen (z. B. LEIGH 1981, BELOVSKY 1987; GOODMAN 1987a). Die Voraussagen von solchen Modellen wurden nämlich auch benutzt, um eine Berechtigung zu liefern, daß der Schutz einer kleinen Population nicht sinnvoll erscheint oder daß ein kleineres Naturschutzgebiet geschlossen wird (SIMBERLOFF 1988), obwohl SOULÉ's (1987b) behauptet, es gäbe keine hoffnungslosen Fälle.

In diesem Artikel berichten wir über eine empirische Untersuchung über die Anfälligkeit kleinerer Populationen von Vögel. Daß wir uns in diesem Artikel mit Vogelarten beschäftigen, hat zwei Vorteile: Vögel sind die am meisten studierte Gruppe von Tieren und da sie relativ große Organismen sind, sind sie auch wichtige sog. Zielarten für die Erhaltung von Ökosystemen. Es soll hier nochmals betont werden, daß das Ziel dieses zusammenfassenden Artikels nicht ein Rezept über die Erhaltung sein soll und wir wollen nicht den Versuch machen, veränderte Schätzungen von MVP abzuleiten.

Das Ziel unserer Arbeit ist eher, auf mögliche Unzulänglichkeiten der derzeit bestehenden MVP-Modelle hinzuweisen und so eine besser balancierte Perspektive für den Naturschutzmanager zu bieten, welcher gezwungen ist, bei fehlender Information Entscheidungen über die Zukunft von kleineren Populationen zu treffen.

## **2 Die Theorie des Aussterbens kleinerer Populationen**

Die verschiedenen Faktoren, die zusammen die Wahrscheinlichkeit des Risikos des Aussterbens von kleineren Populationen verursachen, wurden bereits zusammengefaßt (GILPIN und SOULÉ 1986; SOULÉ 1987; SIMBERLOFF 1988). Wir werden hier nur kurz die Hauptpunkte berühren.

Drei verschiedene Arten von Zufallsereignissen beeinflussen die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens: Genetik, Demographie und Umweltzufallsereignisse (SHAFFER 1981, 1987). Da es jedoch häufig Verwirrung gibt zwischen demographischen Faktoren und Umweltfaktoren (SIMBERLOFF 1988) und die Tendenz, genetische Effekte unabhängig von demographischen und Umwelteffekten zu modellieren (EVENS et al. 1987), ist es einfacher, zwei verschiedene Stufen von stochastischen (Zufalls) Ereignissen zu betrachten: Die, die auf der Stufe des Genpools (genetische Effekte) und die, die auf der Stufe des Individuums (demographische und Umwelteffekte) operieren. Man muß bedenken, daß diese Faktoren zusammen aktiv sind (der sog. Extinktionsvortex [Spirale]), und so die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens kleinerer Populationen erhöhen (GILPIN und SOULÉ 1986).

## 2.1 Genetische Stochastizität

Bei sich generativ vermehrenden Populationen wird die genetische Variation bei fehlender Mutation, Migration und Selektion langsam durch Zufallsereignisse reduziert (genetische Drift, Fehler durch die Probenahme). Dieser Verlust an genetischer Diversität reduziert das Potential für weitere Anpassungsvorgänge auf wechselnde Umweltbedingungen und kann die Fitness der Populationen durch den Verlust der Heterozygotie reduzieren. Modelle, die die Verlustrate an quantitativer genetischer Variation schätzen, schlagen vor, daß im Gleichgewicht eine effektive Populationsgröße  $N_e$  um die 500 groß genug ist, daß Mutation gegen Drift wirksam werden kann, sogar unter Bedingungen stabilisierender oder fluktuierender Richtungsselektionen (LANDE und BARROW-CLOUGH 1987). LANDE 1988 diskutiert die Begrenzung von dieser Zahl. Eine wesentlich größere Population (die Zahl  $10^5$ ) ist notwendig, um dem Verlust an neutralen Allelen entgegenzuwirken, aber diese Wahrscheinlichkeit hat weniger evolutionäre Bedeutung, als die Variabilität in den quantitativen Merkmalen (SIMBERLOFF 1988). Ein großer Verlust an genetischer Diversität wird verzeichnet, wenn die Populationsgröße vorübergehend sehr klein ist, ein sog. „bottleneck“, also ein Flaschenhalseffekt. Das ist besonders der Fall, wenn die Erholung sehr langsam ist oder wenn solche Flaschenhälse sich wiederholen (MOTRO und THOMSON 1982; LANDE und BARROWCLOUGH 1987). Dies würde Arten bevorteilen, die eine schnellere Vermehrungsrate „ $r$ “ haben, deren Populationsgröße aber schnell zunimmt, nachdem sie durch einen „Flaschenhals“ gegangen sind. „Gründerereignisse“, wenn eine kleine Anzahl von Individuen ein neues Gebiet erobert, bilden eine Variante, ein „subset“ des Flaschenhalseffektes.

Eine ähnliche Bedrohung, die kleinere Populationen auf der genetischen Stufe beeinflußt, ist Inzuchtdepression. Dies kann vorkommen, wenn genetisch sehr ähnliche Individuen sich kreuzen, entweder durch eine kleine Populationsgröße oder durch enge Verwandte und kommt durch schädliche Allele zum Ausdruck (LANDE und BARROWCLOUGH 1987). In kleineren Populationen können einige schädliche Allele durch Zufall fixiert werden, wenn sie nicht lethal und homozygot sind. Dies reduziert die Fitness der gesamten Population. Jedoch kann sich eine Population an einen hohen Grad von Inzucht adoptieren, besonders wenn die Populationsgröße langsam abnimmt (TEMPLETON und READ 1983, SIMBERLOFF 1988).

Der Inzucht-Koeffizient ( $F$ ) steigert sich pro Generation um  $\frac{1}{2} N_e$ . Auf der Basis von Beobachtungen, die bei Tierzüchtern gemacht wurden, daß Steigerungsraten von  $F$  größer als 1 % pro Generation unakzeptabel sind, wird davon ausgegangen, daß Inzucht nur

ein Problem ist, wenn  $N_e = 50$  oder weniger ist (z. B. FRANKLIN 1980, SOULÉ 1980). Es soll hier vermerkt werden, daß die zur Schätzung der Inzucht verwendete effektive genetische Populationsgröße  $N_e$  sich von der von CROW und KIMURA (1970) als „Varianz  $N_e$ “ bezeichnete Größe unterscheidet. Die Bedeutung der Inzuchtdepression beim Rekrutieren von neuen Individuen ist noch ungeklärt bei Arten, die mehrere Nachkommen pro Brutversuch produzieren. Nimmt man die Zahl der abhängigen Sterblichkeitsrate der jüngeren Individuen, dann kann es sein, daß die Inzuchtdepression einen geringeren Einfluß auf die Zahl der Zuwanderer zu den brütenden Populationen hat, denn die meisten negativen Effekte kommen während der früheren Stadien der Entwicklung (SHIELDS 1982; GREENWOOD 1987, aber siehe auch CHARLESWORTH UND CHARLESWORTH 1987).

Eine Schätzung von  $N_e$  erfordert detaillierte demographische Daten die auch folgende Faktoren beinhalten: Art des Vermehrungssystems, Zahl der brütenden männlichen und weiblichen Individuen und die Variabilität des Vermehrungserfolgs in ihrer Lebensspanne (LANDE und BARROWCLOUGH 1987). Bei Vögel ist  $N_e$  für jede Generation meistens weniger als die Hälfte der Gesamtpopulationsgröße  $N_e$ , da es eine große Zahl von nichtbrütenden Vögel gibt und es eine erhebliche interindividuelle Variation in dem Reproduktionserfolg über ihre Lebensspanne gibt (Newton 1989; Crant und GRANT 1989). Wenn die Populationsgröße fluktuiert, wird Langzeit- $N_e$  geschätzt durch den harmonischen Mittelwert von den sukzessiven Generationen  $N_e$  (CROW und KIMURA 1970). In kleinen Populationen führt dies zu verfälschten Werten des Langzeit- $N_e$ , ähnlich wie bei extensiver Drift durch Flaschenhals- oder Gründerereignisse.

## 2.2 Demographische und Umweltzufallsereignisse (Stochastizität)

Auf der Stufe des Individuums gibt es verschiedene Faktoren, die zusammen die Wahrscheinlichkeit, daß eine Population ausstirbt, beeinflussen. Bei fehlender Umweltvariation sind demographische Zufallsereignisse (Stochastizität) selten die Ursache, daß eine Population ausstirbt, es sei denn, die Bevölkerungsgröße ist sehr klein (40 oder weniger, abhängig von der Populationsvermehrungsrate  $r$ ). Demographische Zufallsereignisse resultieren meistens von sog. „demographischen Unfällen“ (das bedeutet, ob ein Individuum lebt oder stirbt und die Zahl der Nachkommen und ihr Geschlechtsverhältnis). Dies ist dadurch verursacht, daß die Zeit zum Aussterben  $T$  zunimmt, als eine Funktion von einer Konstanten zur Potenz  $N_e$ .  $N_e$  ist die maximale Populationsgröße (GOODMAN 1987b, Abb. 1). Für jeden gegebenen  $N_e$ , steigert sich die Überlebenszeit in Zahl der Generationen mit wach-

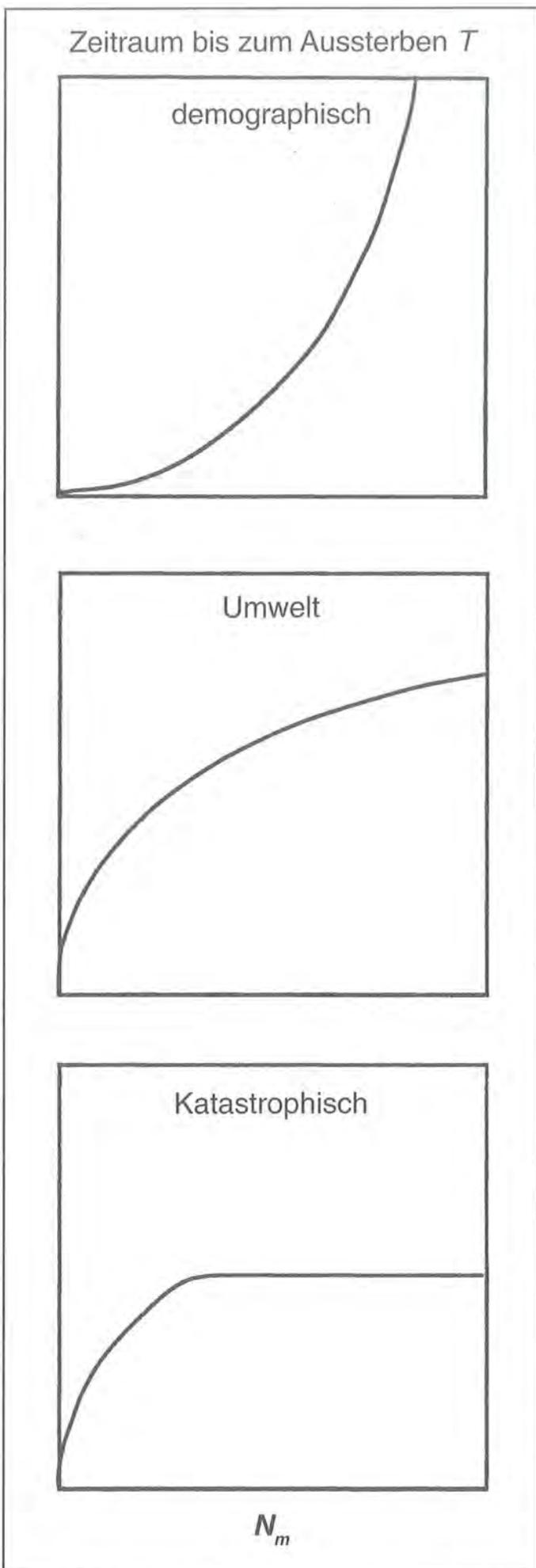


Abb. 1: Relation zwischen  $T$ , Zeit bis zum Aussterben und  $N_m$  maximale Populationsgröße zur Modellierung demographisch, umwelt und katastrophisch beeinflusster Gleichungen.

sendem  $r$  (LEIGH 1981). Da Langlebigkeit und Körpergröße negativ mit  $r$  korreliert sind, bleiben kleine, schnell reproduzierende Organismen meistens länger erhalten, als größere, langsam reproduzierende Organismen (PIMM et al. 1988).

Umweltzufallsereignisse oder Stochastizität beinhalten ein Kontingent von Störungsfaktoren, die Kurzzeitfluktuationen bis Langzeitvariationen und Katastrophen beinhalten. SHAFFER (1981, 1987) betrachtete Katastrophen als was eigenständiges und sie waren klar zu trennen von Umweltstochastizität, aber es gibt keine klare Trennung zwischen diesen zwei Kategorien, die zum Teil skalaartig (Bezugsgröße) voneinander abhängig sind. (z. B. ein starker Niederschlag oder Regen der für einen großen Organismus wenig bedeutet, könnte eine katastrophale Überschwemmung sein für eine Population von kleineren Organismen, siehe auch SIMBERLOFF 1988). Das Risiko des Aussterbens durch Umweltstochastizität ist weniger mit der Populationsgröße in Zusammenhang, als das Risiko durch demographische Stochastizität. Letztere jedoch variiert stark mit der Intensität der Perturbation (der Störung).

Modelle, die den Einfluß moderater Umweltstörungen auf das Extinktionsrisiko schätzen, nehmen an, daß  $T$  eine logarithmische Funktion von  $N_m$  ist (LEIGH 1981, Abb. 1), während bei Katastrophen davon ausgegangen wird, daß  $T$  unabhängig ist von  $N_m$  (PIMM et al. 1988, Abb. 1). Klar sind diese Modelle eine Vereinfachung, wenn man denkt, daß sich diese Störungen in ihrer Stärke auch wiederholen können. Eine Alternative ist deshalb die Langzeitbeobachtung der Populationsvariabilität, um so die Grenzen der Umweltstochastizität für Modellsimulationen neu festzulegen (PIMM und REDREARN 1988, THOMAS 1990). Wenn alle Faktoren gleich sind, dann wird eine größere zeitliche Varianz in der Populationsgröße das Risiko des Aussterbens steigern (PIMM, et al. 1988).

### 3 Beweise von Vögeln: Genetische Effekte

Mit diesem kurzen Überblick über Faktoren, welche das Risiko des Aussterbens beeinflussen, können wir das Abschneiden einiger kleiner Vogelpopulationen untersuchen, um die Bedeutung dieser Faktoren zu bewerten. Es gibt zwei Quellen dieser Information: Kontrollierte Experimente und Schlußfolgerungen von natürlichen Populationen. Wenn man die relativ lange Generationszeit von Vögeln betrachtet, wurden bisher wenige kontrollierte Untersuchungen über deren Populationsentwicklung durchgeführt. Kein Experiment hat sich bisher direkt mit dem Risiko des Aussterbens verschiedener Vogelpopulationen befaßt. Jedoch wurden einige Experimente an Vogelarten durchgeführt, die einen Einblick in die obengenannten theoretischen Hintergründe erlauben, besonders in Bezug auf genetische Effekte.

### 3.1 Evolutionäres Potential

Es ist wohl bekannt, daß das Evolutionspotential durch den Grad der vererbaren Variabilität begrenzt ist; aber wie bedeutend ist der Einfluß der kleinen Populationsgröße auf dieses Potential? VASQUEZ und BOHREN (1982) zeigten das zwischen drei Populationen von „Leghorn Hühnern“ (*Gallus domesticus*) mit  $N_e = 3.6, 7.3$  und  $14.6$  die Reaktion auf einen konstanten Selektionsdruck für eine größere Körpermasse sich steigerte als eine Funktion von  $N_e$ . Jedoch war der Unterschied in den Reaktionen am deutlichsten zwischen den zwei kleinsten Populationen (Abb. 2). Dies deutet daraufhin, daß es für  $N_e > 10$  noch ein erhebliches Maß an Bewegungsspielraum gibt für eine evolutionäre Reaktion. Diese Ergebnisse beziehen sich auf kurzzeitigen Selektionsdruck auf Populationen mit einer größeren Ausgangspopulation. Die Reaktion wäre wahrscheinlich wesentlich geringer, wenn die Populationen für mehrere Generationen auf einer niedrigen Zahl vor der Selektion gehalten worden wären. Experimentelle Bestätigung dieser Tatsache ist gewährleistet.

Neben der Stärke der Reaktion variierte auch die Zeitdauer der Reaktion in bezug auf  $N_e$ . Alle drei

Hühnerpopulationen zeigten eine reduzierte Reaktion in der dritten Generation, wobei die kleinste Population schon keine Reaktion mehr nach der zweiten Generation zeigte (Abb. 2). Es gibt keine Langzeitstudien mit Vögeln, jedoch mit Mäusen fand man nur in Populationen mit  $N_e > 40$  eine signifikante Reaktion auf eine kontinuierliche Selektion nach 14 Generationen (Eisen 1975). Schlußfolgerungen über das evolutionäre Potential kleiner, natürlicher Populationen, basierend auf ihrer morphologische Variabilität nachfolgend dargestellt.

### 3.2 Inzuchtdepression

Es gibt experimentelle Beweise, daß die „Inzuchtdepression“ ein wichtiger Faktor ist unter kleinen gefangengehaltenen Vogelpopulationen, die auch die Fertilität, Brutgröße und den Bruterfolg beeinflusst (e. g. SITMANN et al. 1966; SOULÉ 1980; GREENWELL et al. 1982). Diese Ergebnisse deuten daraufhin, daß Inzucht zwischen nahen Verwandten die Fitnesswerte signifikant reduzieren kann und daß daher in natürlichen Populationen dagegen selektiert wird. Enge Inzucht (Geschwister oder Eltern-Kinder, cf. RALLS et al. 1986) kann vermieden werden durch

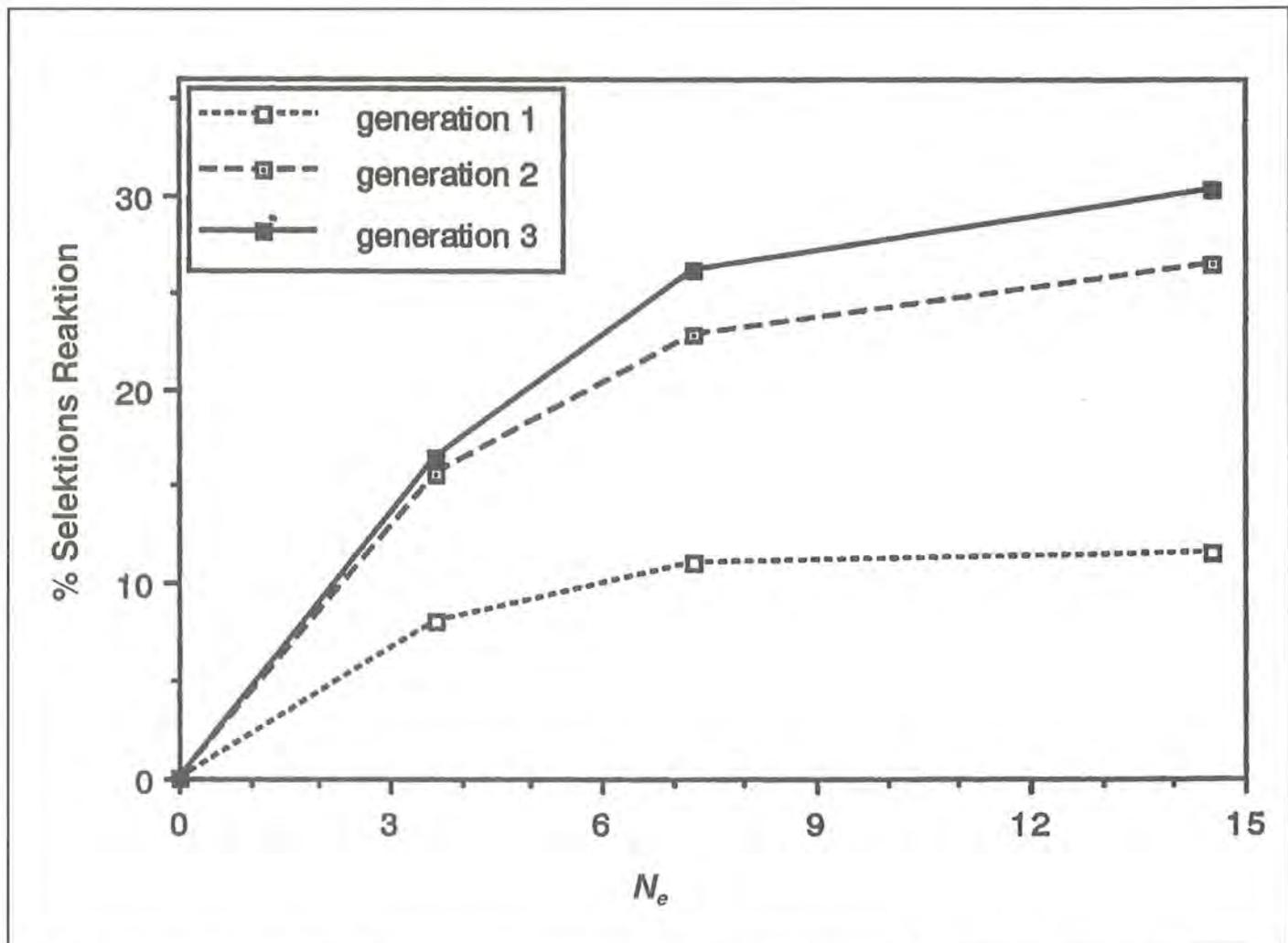


Abb. 2: Selektionsreaktion zwischen aufeinanderfolgenden Generationen von „Leghorn“-Hühnern als Funktion der effektiven Populationsgröße (nach VASQUEZ und BOHREN 1982).

Erkennung des Verwandten; BATESON (1982) zeigte, daß Individuen in einer gefangengehaltenen Rebhuhn (*Coturnix japonica*) -Population sich bevorzugt mit Individuen paarten, die sich von ihren Eltern etwas unterschieden. Sie diskriminierten auf der Basis der Befiederungsunterschiede. Andere Kriterien wie Unterschiede im Gesang können auch zur Unterscheidung bei engen Verwandten hergenommen werden, obwohl diese Kriterien nicht unbedingt unter direkter genetischer Kontrolle stehen (GRANT and GRANT 1989).

Wie wichtig ist die Inzucht in natürlichen Populationen?

Einige Beweise erhält man von beobachteten Inzuchthäufigkeiten. Es gibt bisher wenige Untersuchungen über die Inzucht innerhalb natürlicher Vogelpopulationen (RALLS et al. 1987; GREENWOOD 1987; GIBBS and GRANT 1989). Jedoch wurde die niedrige Häufigkeit mit denen enge Inzucht auftritt (meistens unter 3 %) interpretiert, als das Ergebnis einer Selektion gegen Inzucht (RALLS et al. 1987). Auch KOENIG und PITELKA (1979) meinten, daß es Verhaltensmechanismen gibt, die eine enge Inzucht zwischen gemeinschaftlich brütenden Eichel-Spechten (*Melanerpes formicivorus*) vermeiden helfen. Jedoch haben die wenigen Untersuchungen, welche die Häufigkeit von Inzuchtpaarung mit der zufällig zu erwartenden Paarung vergleichen, keine Beweise für die gezielte Vermeidung gegeben (VAN NOORDWIJK und SCHARLOO 1981; GIBBS und GRANT 1989).

Direkte Beweise über die „Kosten“ der Inzucht kann man erhalten, indem man das Überleben und den Bruterfolg von Individuen aus Inzucht mit denen aus Zufallspaarung vergleicht. Beim Zaunkönig (*Malurus splendens*) gab es keine Unterschiede bei Individuen aus hoher und wenig hoher Inzucht (ROWLEY et al. 1986). Wahrscheinlich ist diese Species an Inzuchtdepression angepaßt. (df. TEMPLETON and READ 1983). Ähnliche Ergebnisse fanden CRAIG und JAMIESON (1988) bei Pukeko (*Porphyrio porphyrio*) wo 70 % der Paare eng verwandt waren.

Die Ergebnisse bei Arten, bei denen Inzucht selten ist, sind sehr unterschiedlich. GIBBS und GRANT (1989) fanden keinen Einfluß der Inzucht auf den Bruterfolg einer Finken-Population (*Geospiza fortis*). Dagegen fanden VAN NOORDWIJK und SCHARLOO (1981) einen bedeutend reduzierten Bruterfolg, bei steigender Inzuchtrate bei Meisen (*Parus major*). Diese Differenz kann darauf beruhen, daß die Finken eine reduzierte Heterozygotie und weniger schädliche Allele haben, im Vergleich zu der Meisen-Population. Dies könnte das Ergebnis einer längeren historischen Isolierung der Finken sein (GIBBS and GRANT 1989; siehe auch unten). Jedoch trotz des niedrigen Bruterfolgs bei aus der Inzucht stammenden Meiseneiern gab es keinen Unterschied in der

Zahl der Zuwanderer in die Brutpopulation der aus Inzucht und nicht aus Inzucht stammenden Meisen (VAN NOORDWIJK und SCHARLOO 1981).

### 3.3 Beweise aus Insel-Populationen

Insel-Populationen sollten allgemein weniger genetische Diversität aufweisen, als Festland-Populationen, da diese oft den „Flaschenhals“-Effekt während der Besiedelung („Gründer Effekt“) durchgegangen sind und anschließend auch gewissen Populationschwankungen unterlagen (BOAG 1988). Sehr hohe Inzuchtraten bei vielen Inselpopulationen (CRAIG und JAMIESON 1988; Craig im Druck; siehe BOAG 1988; GIBBS und GRANT 1989) sollten auch die Heterozygotie reduzieren.

Die meisten Inselpopulationen bestätigen diese Hypothese (e.g. GYLLENSTEN et al. 1985; BAKER et al. 1990; FLEISCHER et al. im Druck), obwohl sie keinen so hohen Anteil von Homozygoten aufweisen wie Säugetierpopulationen auf Inseln (KILPATRICK 1981; BOAG 1988). Der größere Anteil von Heterozygoten unter Vogelpopulationen im Vergleich zu Säugetieren auf Inseln, kann zum Teil durch ihre größere Beweglichkeit verursacht sein.

Die Galapagos-Finken (*Geospiza* spp.) sind außergewöhnlich, da sie eine durchschnittliche Heterozygotie haben, ähnlich wie Arten vom Festland (YANG und PATTON 1981; BOAG 1988). Dies kann möglicherweise von Introgression stammen – das Aufnehmen von Genen anderer Arten. Hybridisierung zwischen Arten von *Geospiza* ist relativ häufig (GRAND 1986; GRANT und GRANT 1989). Introgression ist möglicherweise eine wichtige Quelle der genetischen Variation kleiner Populationen, was auch deren evolutionäres Potential steigert (eg. GILL 1980; CADE 1983; GRANT und GRANT 1989). Jedoch bleibt die umstrittene Frage über den Verlust der genetischen Identität durch übermäßige Introgression. Vermutlich sollte von der Introgression abgeraten werden, wenn sie durch sekundäre menschliche Aktivitäten verursacht wird (z. B. Einbürgerung oder Territorial-Wechsel durch Lebensraumveränderung).

### 4 Beharrlichkeit kleiner Populationen

Es gibt viele Literaturangaben über die Beharrlichkeit kleiner Vogelpopulationen, welche auf Beobachtungen von natürlichen Populationen beruhen (eg. WILLIS 1974; JONES und DIAMOND 1976; SCHOENER 1976; TERBORGH und WINTER 1980; KARR 1982a,b; DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988; SOULÉ et al. 1988, NEWMARK 1991). Frühere Untersuchungen befaßten sich meistens mit einem Artenwechsel aus der Sicht der biogeographischen Inseltheorie

(MACARTHUR und WILSON 1967). In letzter Zeit wurde mehr Wert auf einen Vergleich der Attribute der einzelnen Arten gelegt, welche überleben und diejenigen, die aussterben. Man versuchte dabei Faktoren herauszufinden, die das Risiko des Aussterbens beeinflussen.

#### 4.1 Beharrlichkeit von Population auf „Lebensraum“-Inseln

Untersuchungen über die Beharrlichkeit von Populationen sind entweder direkt (basierend auf Langzeitbeobachtungen der Populationsdynamik) oder indirekt (schließen die Aussterbensrate vom Artenverlust „relaxation“ = (Entspannung?) auf Lebensraumfragmente bekannter Zeitdauer sowie Land-Brücken Inseln oder von Menschen gestaltete Lebensraum-Inseln). Eine direkte Beobachtung erlaubt eine Schätzung der tatsächlichen Aussterbensrate; aber die lange Beharrlichkeit aller, außer der kleinsten Populationen, beschränkt die Analyse auf sehr kleine Populationen (PIMM et al. 1988). Indirekte Untersuchungen sind weniger exakt, weil Annahmen gemacht werden müssen über die Größe und die Zusammensetzung der Gesellschaft vor der Isolierung. Jedoch erlauben solche Untersuchungen auch einen Einblick in die Beharrlichkeit größerer Populationen und geben einen weiteren Einblick in die verschiedenen Attribute, die das Aussterbensrisiko beeinflussen.

Es gibt relativ wenige Langzeitdaten über die Populationsdynamik bei Vogelarten, die geeignet sind, um Aussterberaten bekannter Populationsgrößen zu messen (JONES und DIAMOND 1976; DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988). Die ausführlichsten Daten stammen von einer Zahlung brütender Landvögel auf Inseln vor der britischen Küste. Diese zeigten eindeutig, daß die Beharrlichkeit von Vogelpopulationen eine Funktion der Populationsgröße ist (DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988; Tabelle 1). Populationen mit einer durchschnittlichen Größe von weniger als 10 Brutpaaren werden wahrscheinlich innerhalb ca. 10 Jahren aussterben. Größere Populationen sterben in diesem Zeitraum selten aus (JONES und DIAMOND 1976; DIAMOND 1984; PIMM et al. 1988).

Einige indirekte Untersuchungen haben zum Ergebnis, daß Seltenheit (z. B. kleine Ausgangspopulation) einer der Hauptbestimmungsfaktoren ist für das Aussterben bei Artenverlust in Lebensraumfragmenten (= Relaxation)? (e.g. TERBORGH und WINTER 1980; DIAMOND 1984; BOLGER et al. 1991; NEWMARK 1991). Andere Faktoren können an Bedeutung gewinnen, wenn die Populationsgröße steigt (cf. KARR 1982a,b).

Es gibt erhebliche Mengen an Restvariation bei der Beharrlichkeit von Populationen, nachdem der Effekt

Tabelle 1: Beharrlichkeit (Fortbestand) Zeit  $T$  von Land-Vogel-Populationen als Funktion Populationsgröße auf kleinen Inseln vor der Küste Großbritanniens (berechnet nach PIMM et al. 1988). Kein Aussterben der Art wurde festgestellt für Populationen die größer waren als 18 Brutpaare.

Populationsgröße (Zahl der Brutpaar)	Größe der Probe	1/T (Jahr)		
		Mittel	Stand-Abweich.	Untersch.
< 2	122	0.532	0.358	0.0-1.0
2-3.9	76	0.245	0.303	0.0-1.0
4-6.9	53	0.063	0.150	0.0-1.0
7-11.9	35	0.025	0.058	0.0-0.25
12-18	30	0.012	0.038	0.0-0.17

der Populationsgröße ausgeschlossen ist. In Übereinstimmung mit Modellen der demographischen Stochastizität, zeigte PIMM et al. (1988), daß die Körpergröße (umgekehrte Relation zu  $r$ ) Wirkung auf das Aussterbensrisiko, unabhängig des Effekts auf die Populationsdichte (daher Populationsgröße) hatte. Populationen von kleineren Vögeln hatten eine längere Beharrlichkeit als größere Vögel, wenn die Population mehr als sieben Brutpaare hatte. Bei Populationen unter sieben Brutpaare war die Relation umgekehrt (PIMM et al. 1988). Dieser Unterschied von kleinen und großen Populationen wurde wahrscheinlich verschwinden, wenn man dies auf Generationen anstatt auf Jahre bezieht.

KARR (1990) deutete daraufhin, daß das Risiko des Aussterbens auf der Barro Colorado-Insel, Panama bei Arten mit einer niedrigen Überlebensrate der erwachsenen Individuen größer war. Dies scheint im Gegensatz zu der Relation zwischen Beharrlichkeit(zeit) und  $r$  zu sein, denn das Überleben von ausgewachsenen Individuen ist eine umgekehrte Relation zu  $r$ . Jedoch KARR (1990) zog die Schlußfolgerung, daß Vögel mit niedrigen Überlebensraten ausgewachsener Vögel auch einen geringeren Bruterfolg haben und daß daher einige Arten zum Aussterben prädestiniert sind.

Ein weiterer Faktor der das Aussterbensrisiko beeinflusst ist der Grad der zeitlichen Variabilität der Populationsgröße. Sowohl KARR (1982a) als auch PIMM et al. (1988) zeigten, daß variable Populationen ein größeres Aussterbensrisiko haben, als diejenigen mit einer geringeren Variation der Populationsgröße. THOMAS (1990) argumentierte auf der Basis von Daten von PIMM und REDFEARN (1988), daß die Variation in der Populationsgröße, gemessen über einen Zeitraum von 8 – 10 Generationen, eine gute Schätzung der mittleren Variabilität gibt. Jedoch gibt es nicht genügend Daten, um die Ursachen der Populationsvariabilität aufzufindig zu machen.

PIMM et al. (1988) zeigten auch, daß Zugvögel ein größeres Aussterbensrisiko hatten, als Standvögel. Sie deuteten daraufhin, daß dies nicht unbedingt für alle Daten haltbar ist, aber es erscheint plausibel für viele Vogelarten. MAYFIELD (1983) argumentierte, daß junge Kirtland's Grasmücken (*Dendroica kirtlandii*) es



---

Nicht nur Inseln im Meer sind für viele dort lebenden Pflanzen und Tiere Inseln in einer für sie nicht bewohnbaren Umwelt. Für manche Hochgebirgsspezialisten, die sich den Lebensbedingungen der Gipfelregionen angepaßt haben und der Konkurrenz in Lebensgemeinschaften tieferer Regionen nicht gewachsen sind, werden die Gipfel der Hochgebirge zu Inseln. In diesen Grenträumen des Lebens sind sie im besonderen Maße auf den Schutz des Menschen angewiesen.

Blick über den Talkessel Berchtesgadens auf den Watzmann (2713 m).

nicht schafften, neue Vögel zu rekrutieren, weil sie während der Jungzeit weniger geschickt sind gegen das Abdriften zu korrigieren, als erwachsene Vögel. Daher schaffen sie es nicht, die räumlich begrenzten Brutstätten zu finden. Kleine Populationen, die über einen fleckenartigen Lebensraum verteilt sind, können ähnliche Probleme haben einen Partner zu finden (e.g. LANDE 1987), aber das Problem ist sicherlich verschlimmert bei Zugvogelarten.

Einige Arten neigen zum Aussterben wegen innerer biologischer Charaktere der Art, wie zum Beispiel verpflichtende Aktivitäten der Gemeinschaft (soziale Disfunktion), Abhängigkeit von anderen Arten in einem Teil ihres Lebenszyklus (Sekundäraussterben und Kaskadeneffekte) oder komplexe Lebensraumbedingungen.

Soziale Disfunktion beinhaltet solche Aktivitäten wie das Brüten, die Jagd und Verteidigung gegen Raubtiere (e.g. SOULÉ 1983). Ein klassisches Beispiel für das sekundäre Aussterben ist das Verschwinden verschiedener Vogelarten, welche von Ameisen abhängig waren, nachdem die Ameisen von kleineren Waldresten verschwunden waren (LOVEJOY et al. 1984). über absolute Lebensraumbedingungen einzelner Arten ist wenig bekannt. KARR (1982b) deutete darauf hin, daß das Aussterben vieler Vogelarten auf der Barro Colorado Insel unter Arten vorkam, die sich regelmäßig zwischen verschiedenen Lebensräumen (Biotope) bewegten, nach der Zersplitterung (sog. Inselbildung) war dies nicht mehr möglich. Diese Risikofaktoren kann man nicht schätzen ohne detaillierte Kenntnisse der artspezifischen gesellschaftlichen Interaktion.

Die Möglichkeiten für weitere Untersuchungen über die Beharrlichkeit von Populationen in Lebensraumfragmenten ist noch nicht erschöpft. Nicht nur die bereits gefundenen Trends, sondern auch die Unterschiede im Lebensraum (cf. DIAMOND 1984; SOULÉ et al. 1988) und zwischen Vogelgruppen (cf. TERBORGH und WINTER 1980; KARR 1982b, NEWMARK 1991) bieten weitere Untersuchungsmöglichkeiten. obwohl diese Untersuchungen wertvolle Einblicke in die wahrscheinliche Beharrlichkeit kleiner Populationen in isolierten Naturreservaten bieten, haben sie zwei Nachteile. Das erste Problem ist, daß es meistens unmöglich ist, daß Ausmaß der Zuwanderung während der Untersuchungen zu schätzen. Neuere Untersuchungen (e.g. Payne 1990) haben gezeigt, daß frühere Berechnungen der Bewegung (Mobilität) von Vögeln und daher Genfluß, die tatsächliche Bewegung erheblich unterschätzt haben. Die Zuwanderung würde die Beharrlichkeit von kleineren Populationen verlängern, indem die genetische Vielfalt gesteigert wird somit eine Erhöhung der Populationsgröße. Die Folge ist, daß Aussterbensraten, die mit diesen Techniken (Mitteln) geschätzt

werden als Minimumwerte betrachtet werden müssen. Das zweite Problem hat eine wesentlich größere Bedeutung; alle Untersuchungen, wo es ausreichend kontrollierbare Bedingungen gibt (z. B. Kenntnisse über die Ausgangsgesellschaft – vor dem Verlust durch Fragmentierung [pre-relaxation]) beziehen sich auf sehr kurze Zeiträume (alle weniger als 100 Jahre). Daher geben sie wenig Einblick in den Langzeiterhalt (Beharrlichkeit) oder das Evolutionspotential (in Bezug auf genetische Vielfalt) kleinerer Populationen. Grundlegende Langzeituntersuchungen über Artenverlust durch Fragmentierung ([relaxation]) (z. B. Landbrücken Inseln im Pleistozän) geben Schätzwerte über Artenverlusten, aber dies kann man nicht auf die Populationsrate beziehen und ist daher kaum brauchbar, um MVP zu schätzen (SHAFFER 1981). Da wir es uns nicht leisten können, auf Daten über längere Zeiträume zu warten, müssen wir das Problem anders angehen, um das Schicksal kleinerer Populationen über längere Zeiträume zu untersuchen. Eine Methode, welche eine breite Anwendung findet ist das Nutzen von Simulationsmodellen. Eine zweite Möglichkeit bietet die Untersuchung von Populationen, die bekanntlich eine kleine Populationsgröße über längere Zeiträume (Evolutionsepochen von über 1000 Jahre) behalten haben.

#### 4.2 Verhalten höher entwickelter Arten mit kleinen Populationen

Wir können das Problem der Bewegung zwischen Populationen eliminieren und den Langzeiterhalt untersuchen, indem wir (Taxa) Arten über der Populationsebene betrachten. Um brauchbar zu sein, müssen solche Untersuchungen Arten ausschließen, die durch menschliche Einflüsse (direkt oder indirekt) zu kleinen Populationen wurden. Ebenfalls auszuschließen sind solche, auf die ein systematischer (sog. deterministischer) Druck ausgeübt wird (SHAFFER 1981). Diese Tatsachen begrenzen die Artenwahl auf Inseln, wo der menschliche Einfluß geschichtlich dokumentiert ist.

Es gibt wenig natürlich vorkommende kleine Vogelpopulationen auf ungestörten Inseln. WALTER (1990) zeigte, daß eine einheimische Unterart des Rotschwanz-Habicht (*Buteo jamaicensis socorroensis*) deren Vorkommen auf die Socorro-Insel im Ostpazifik begrenzt ist, seit mindesten 120 Jahren (40 Generationen) eine Populationsgröße von ca. 20 Paare unterhalten hat. Gelegentliche Zuwanderung von Festlandpopulationen kann zwar nicht ausgeschlossen werden, ist jedoch unwahrscheinlich und der Genfluß war für die Inselpopulation langsam genug, um einzigartige phänotypische Merkmale auszubilden (WALTER 1990).

Zuwanderung kann bei endemischen Inselarten ausgeschlossen werden. Wilkins' Ammer Nesopiza

wilkinsi hat zwei Unterarten, je eine auf zwei Inseln der Tristan da Cunha Gruppe im mittleren Südatlantik. Dreißig Paare befinden sich auf der 3 km<sup>2</sup> großen Nightingale-Insel und weniger als 100 Paare auf der 14 km<sup>2</sup> großen Inaccessible-Insel. Da es deutliche Unterschiede zwischen den beiden Populationen gibt, deutet dies daraufhin, daß es wenig Austausch zwischen den zwei Inselpopulationen gibt (COLLAR und STUART 1985; RYAN, unveröffentl. Daten). Die Art ernährt sich überwiegend von der *Phyllica-arborea*-Frucht und es gibt wenig Beweise, daß sich der Lebensraum wesentlich geändert hat in den letzten 20 000 Jahren (PREECE et al. 1986).

Der Mangroven-Fink (*Cactospiza heliobates*) der auf zwei Inseln des Galapagos Archipels vorkommt bietet ein ähnliches Beispiel. Die Gesamtpopulation zwischen 100 und 200 Vögel ist auf ca. 500 ha Mangroven begrenzt. Es gibt keine Hinweise, daß sich das Verbreitungsgebiet oder die Populationsgröße in letzter Zeit wesentlich verringert hat (KING 1981). Es gibt verschiedene andere Beispiele über endemische Arten, die sich als kleine Population über längere Zeiträume halten konnten (e.g. WELLER 1980; KING 1981).

Wie haben diese Arten längere evolutionäre Zeiträume überlebt mit Populationsgrößen, die erheblich kleiner sind als sie durch MVP-Modellen geschätzt wurden? Es kann einfach sein, daß es ein glücklicher Zufall war, denn viele andere Arten mit einem begrenzten Lebensraum sind wahrscheinlich ausgestorben. Klar, dieser Vorschlag ist nicht prüfbar! Es ist jedoch sinnvoll, nachzufragen, zu welchem Grad diese Art durch wesentlich kleinere Populationsgrößen beeinflusst waren. GRANT und GRANT (1989) schlagen vor, daß die relativ niedrige morphologische Variabilität unter ausgestorbenen oder fast ausgestorbenen Finkenpopulationen auf Inseln ihre Ursache in der geringen Populationsgröße finden und daß dies ihren Rückgang durch mangelnde Anpassungsfähigkeit verursacht hatte. Die Wahl der Arten ist vielleicht fraglich, weil ihr Rückgang durch systematischen Druck verursacht wurde. Der Azoren-Bullfink (*Pyrrhula p. murina*) verzeichnete seinen Rückgang durch die Jagd (KING 1981). Der Kona Kernbeißer (*Chloridops kona*) und der Koafink (*Rhodacanthis palmeri*) verzeichneten ihren Rückgang, wie viele Vögel auf Hawaii, durch die Einführung anderer Arten sowie die Zerstörung ihres Lebensraumes (KING 1978; FREED et al. 1987). Jedoch lohnt es sich die Hypothese zu testen: Haben Populationen mit gleichbleibend kleinen Populationen weniger morphologische Variabilität als solche mit größeren Populationen?

Die Tristan da Cunha-Inselgruppe und die naheliegende Goughinsel beheimaten drei Ammer-Arten, zwei davon haben noch zwei Unterarten. Es gibt keine signifikante Beziehung zwischen Populations-

größe und morphologische Variabilität unter dieser eng verwandten Vogelgruppe (Abb. 3). Jedoch hat die kleinste Population auch die geringste Variabilität. In Bezug zu anderen Finkenpopulationen, die auf Inseln vorkommen ist die Variabilität gering (cf. GRANT und GRANT 1989), was durch den Verlust der genetischen Diversität aller Populationen verursacht worden sein kann (siehe oben). Jedoch ist ein erheblicher Teil der morphologischen Variabilität vererbbar, wenigstens für die häufigsten Arten ( $k^2 = 0,48-0,70$ ; Ryan nicht veröffentl. Daten).

Dies würde auf eine genetische Basis der Variabilität hindeuten. Inzuchtlinien können phänotypisch variabler sein, als die aus Kreuzungen (BEARDMORE 1973, siehe auch HANDFORD 1980). Dies ist jedoch wahrscheinlich von geringer Bedeutung, da die Variation der Größe vererbbar ist und die Inselpopulationen sich auf hohe Inzuchtsraten angepaßt haben (Craig im Druck; siehe oben).

Der einzige Nachteil einer beständigen, kleinen Population den man bei der Wilkins Ammer feststellen konnte war ein signifikant niedrigerer Bruterfolg als bei den häufiger vorkommenden Arten (Tabelle 2). Die Brutgröße und die Zahl der geschlüpften Vögel war ähnlich zwischen den zwei Arten, aber die Todesrate bei den Jungvögeln war wesentlich höher unter der Wilkins Ammer. Die Ursache dafür lag im Verlassen des Nestes und den räuberischen Aktivitäten der Dristan-Drossel (*Nesocichla eremita*). Es gab keine Unterschiede in der Zahl der unabhängig gewordenen Jungvögel, obwohl die Probezahl bei der Wilkins Ammer sehr gering war (Tabelle 2). Es ist unklar, ob der geringere Bruterfolg ihre Ursachen in der Inzuchtsdepression hat und wenn ja, ob dies sich auf eine geringere Zuwanderung zur Brutpopulation übertragen läßt (cf. VAN NOORDWIJK und SCHARLOO 1981).

**Tabelle 2: Bruterfolg von Wilkins' Bunting *Nesospiza wilkinsi dunnei* (N = 250) und Tristan Bunting *N. a. acunhae* (N = 10000) auf der Inaccessible Insel in den Jahren 1989-90 (RYAN nicht publiziert). Probegröße in Klammern; Signifikante Unterschiede zwischen den Arten werden wie folgt bezeichnet: \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\* P<0.001 (G und t-Test).**

Brut-Parameter	Wilkins' Art	Tristan Art	Significance
Brutgröße	1.88 (8)	1.85 (67)	NS
Zahl die schlüpfen	1.50 (8)	1.52 (67)	NS
% die schlüpfen	80.0 (15)	82.2 (124)	NS
Zahl der Jungvögel	0.38 (8)	1.23 (67)	**
% Jungvögel (Eier)	20.0 (15)	66.1 (124)	***
% Jungvögel (Küken)	25.0 (12)	80.4 (102)	***
Zahl der unabhängigen Vögel <sup>a</sup>	0.38 (8)	0.98 (66)	*
% unabhängigen Vögel (bezogen auf Eier)	20.0 (15)	53.3 (122)	*
% unabhängigen Vögel (bezogen auf Küken)	25.0 (12)	65.0 (100)	**
% unabhängigen Vögel (bezogen auf Jungvögel)	100.0 (3)	81.3 (80)	NS

<sup>a</sup> Zahl der Vögel die 50 Tage alt werden, wenn die Jungvögel voll erwachsen sind und die Unterstützung der Eltern aufhört.

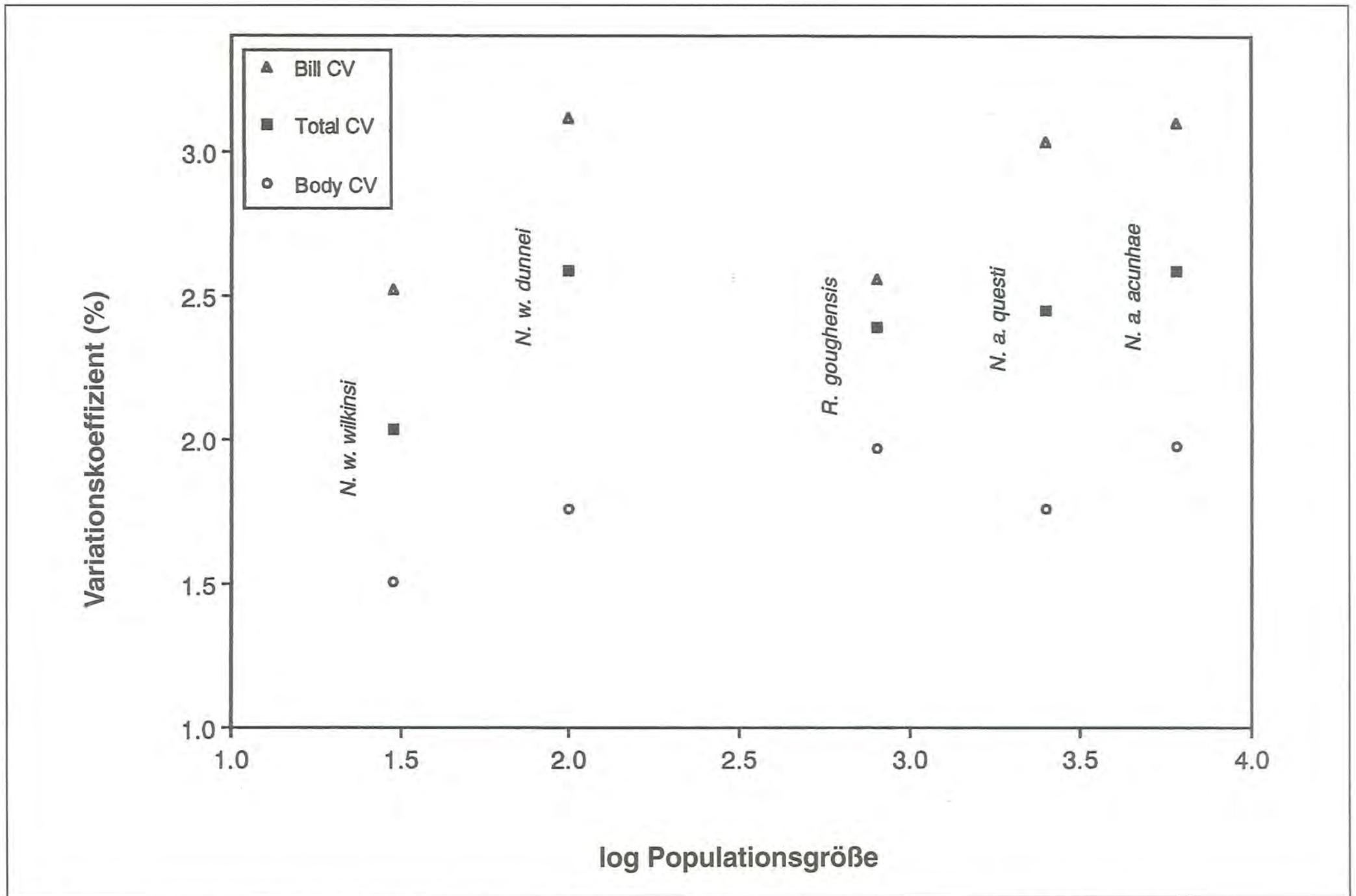


Abb. 3: Koeffizienten der morphologischen Variation als Funktion der Populationsgröße (Zahl der Brutpaare) zwischen eng verwandten Populationen von Finken auf den Tristan-Gough-Inseln.

Die Tristan-Inseln haben geringe jahreszeitliche Klimaschwankungen (HÖFLICH 1984), was zu einem langzeitigen Erhalt kleinerer Populationen beitragen kann (cf. SOULD 1987b). Im Vergleich dazu erfahren die Galapagos-Inseln größere jährliche Klimaschwankungen, die in Zusammenhang mit „El Nino“-Ereignissen stehen. Das Ergebnis sind größere Schwankungen in den Finkenpopulationen (e.g. GRANT 1986; BOAG 1988; GRANT und GRANT 1989). Die Populationsgröße von Seevögeln wird auch durch „El Nino“-Ereignisse beeinflusst. Nach dem „El Nino“-Ereignis 1982–83 wurde die Zahl der nicht flugfähigen Kormorane (*Nannopterum harrisi*) und der Galapagos Pinguine (*Spheniscus mendiculus*) auf ca. jeweils 400 Stück reduziert (CASTILLO 1984). Dies deutet daraufhin, daß diese Arten bereits viele „Flaschenhälse“ durchgemacht haben und das man dadurch eine sehr geringe genetische Vielfalt erwarten kann. Es erscheint besonders wahrscheinlich bei den Kormoranen, da sie eine sehr begrenzte Lebensraummobilität haben (selten über 1 km, HARRIS 1979) und sehr hohe Inzuchtsraten (TINDLE 1984).

#### 4.3 Erfahrungen über das Aussterben in der Gegenwart

Die Gefahr bei der Betrachtung von Arten mit kleineren Populationen ist, daß Erfolge überwiegen. In jüngster Zeit gab es kein Aussterben von Vogelarten über der Populationsgröße hinaus, die nicht zum Teil auf menschliche Aktivitäten zurückzuführen waren (GREENWAY 1967; KING 1978). Jedoch erscheint es sinnvoll, die wenigen, gut dokumentierten Aussterbensereignisse zu betrachten. Das beste Beispiel liefert das Heidehuhn (*Tympanuchus c. cupido*) (GROSS 1932). Das Huhn war früher im östlichen Teil von Nordamerika sehr häufig und weit verbreitet. Durch Bejagung ging die Zahl auf 200 Vögel auf Martha's-Vineyard-Insel im Jahre 1890 zurück. Weitere Verluste wurden mit der in Schutzstellung und der Gründung eines Reservates im Jahre 1908 für die letzten 50 Vögel vermieden. Die Züchtung in der Gefangenschaft und das Aussetzen von Vögeln wurde versucht. Im Jahr 1915 gab es bereits 2000 Heidehühner auf Martha's Vineyard. Jedoch am 12. Mai 1916 brannte ein Feuer große Teile des Reservats ab, wobei viele brütende Hennen auf den Nestern getötet wurden. Der harte Winter 1916 brachte viele Raubvögel, die weitere Verluste verursachten. Im Frühjahr 1917 gab es nur noch 150 Heidehühner, überwiegend Hähne. Das endgültige Aus kam 1920, als eine Hühnerkrankheit durch ausgesetzte Trutzhähne eingeschleppt wurde und sich unter der Heidehuhnpopulation ausbreitete. Im Jahr 1927 gab es nur 13 Vögel, davon 11 männliche. Trotz intensiver Bemühungen verschwand der letzte Vogel im Jahr 1931.

Viele Faktoren spielten eine Rolle beim Aussterben des Heidehuhns; es ist ein klassisches Beispiel eines Aussterbens-Vortex (Aussterbensspirale, die immer schneller wird) (GILPIN und SOULÉ 1986). Ein weiterer Faktor der die Situation eventuell verschlimmert hat, ist die Tatsache, daß die Population auf der Martha's-Vineyard-Insel möglicherweise eingeführt wurde (GROSS 1932). Dies bedeutet, daß die Population möglicherweise einen extremen „Flaschenhalseffekt“ vor den oben geschilderten Ereignissen durchgemacht hat. SIMBERLOFF (1988) ist der Meinung, daß die Population schon vor 1908 zum Aussterben verurteilt war, vermutlich, weil die Art ohne jeglichen systematischen menschlichen Druck ausstarb. Das ist vielleicht unnötige Schwarzmalerei, wenn man bedenkt, daß einige Arten sich wieder erholt haben, obwohl in einer ähnlich schrecklichen Lage. Als Beispiel sei genannt der Laysan-Fink (*Telespyza cantans*), dessen Population 1923 nach Überweidung durch Hasen auf nur ein paar Dutzend Vögel zusammenbrach und anschließend sich wieder auf die derzeitige Population von ca. 10000 Vögel erholte (FLEISCHER et al. im Druck). Fernerhin hat die Art erhebliche, morphologische Anpassung gezeigt, wenn sie in neue Lebensräume eingebürgert wurde (CONANT 1988).

Es gibt fast keine anderen gut dokumentierten Schilderungen über das Aussterben kleinerer Vogelpopulationen. PETERSSON (1985) dokumentierte das Verschwinden einer isolierten Population des gefleckten Spechts (*Dendrocopos medius*). Nachdem sie mit einer Populationsgröße von 25 – 35 Individuen über einen Zeitraum von mindestens 30 Jahre erhalten blieb, starb die Population innerhalb 6 Jahre ohne bedeutende Lebensraumveränderungen aus. Obwohl man die Population zusätzlich fütterte und gegen menschliche Störungen schützte, starb sie aus. Die Ursache scheint eine Kombination von hohen Winterverlusten und geringer Vermehrungsrate zu sein. Der Anteil gepaarter Vögel blieb konstant während des Rückgangs, trotz einer niedrigen Zahl und aufgegliederten Lebensraumes. Jedoch war es möglicherweise schwer Partner zu finden, da nur 62 % sich paarten. PETERSSON (1985) meinte, daß Inzuchtsdepression die Ursache für die geringe Vermehrungsrate ist, obwohl es wenig Beweise gibt, daß die Zahl der schlüpfenden Küken sich signifikant reduzierte. Als Alternative könnte die demographische Stochastizität (Zufallsereignisse) nach einer Reihe kalter Winter die Ursache für das Aussterben sein.

## 5 Zusammenfassung

Trotz der Bedrohung eines massiven Verlustes an biologischer Vielfalt und des steigenden Interesses an dem neuen wissenschaftlichen Gebiet der „Er-

haltungsbiologie“ (SIMBERLOFF 1988) hat es in den letzten 10 Jahren wenig Fortschritte in unserem Verständnis über den Aussterbensprozeß gegeben. Hochentwickelte Modelle wie das PVA haben viele Faktoren auseinandergesetzt, welche spezifische Populationen beeinflussen, aber es hat wenige Verallgemeinerungen von Verhaltensmuster gebracht. Weitere Forschungen über die biologischen Aspekte, welche eine Art für das Aussterben anfällig machen, werden dringend benötigt (LANDE 1988). Jedoch bis es uns gelingt, bessere Voraussagen über den Erhalt von Populationen und Gemeinschaften zu machen, sind solche Grobschätzungen (über den Daumen gepeilt) wie MVP eine nutzvolle Alternative für das angewandte Management.

Wir haben versucht, die Faktoren zusammenzufassen, welche den Erhalt von natürlichen Vogelpopulationen im Bezug zu den Populationsgrößen beeinflussen, ohne dabei die systematischen Einflüsse und Bedrohungen, wie Lebensraumverlust oder direkte Ausbeutung (Exploitation) zu berücksichtigen. Unser Hauptziel war der Vergleich empirischer Daten über den Erhalt und der Entwicklung kleiner Vogelpopulationen mit den Voraussagen der Theorie zu vergleichen. Einfachheitshalber haben wir uns auf einzelne Populationen konzentriert und haben nicht solche wichtigen räumlichen Aspekte wie Lebensraumfragmentierung und damit verbundene Ausgleichs berührt, und daher auch nicht die Frage, ob es besser ist eine große, oder viele kleine Populationen zu erhalten (e.g. LACY 1987; SHAFFER 1987; GILPIN 1991).

Empirische Beobachtungen an Vogelpopulationen zeigen, daß die Populationsgröße Hauptverursacher ist für das kurzfristige Aussterbensrisiko. Zusammengekommen sind demographische- und Umweltvariabilität die wahrscheinlichen Verursacher für das Aussterben kleinerer Populationen (unter 20 Brutpaare) innerhalb 100 Jahre. Jedoch bei größeren Populationen schließen andere Faktoren wie z. B. Unterschiede zwischen den Arten in demographischen Parametern innere Verhaltensmerkmale und Abhängigkeit mit anderen Arten/Gesellschaften ein Aufdecken allgemeiner Grenzwerte über denen das Aussterbensrisiko wesentlich reduziert wird aus. Manche Arten haben mit Populationsgrößen von weniger als 100 Vögel über längere evolutionäre Zeiträume überlebt, aber dies sind wahrscheinlich nur ein kleiner Teil unter den vielen, derer die vorher ausgestorben sind. Für die meisten Arten ist eine wesentlich größere Population erforderlich, um mittelfristig bis langfristig zu überleben. Theoretische und empirische Überlegungen und Beweise deuten auf eine Population von ca. 5000 Individuen, die erforderlich ist, wechselnde Umweltbedingungen zu überleben; dies nur in Bezug auf eine Population und kein aktives Management (SOULÉ 1987b; THOMAS 1990).

Genetische Stochastizität bringt theoretische Einschränkungen auf die Lebensfähigkeit einer Population, aber deren Bedeutung muß noch geklärt werden. Gegenteilige Beweise über Inzuchtsdepression zeigen, daß dies möglicherweise ein geringeres Problem ist, als erwartet (cf. SOULÉ 1980; RALLS et al. 1986; LANDE 1988). Manche Arten könnten wahrscheinlich hohe Inzuchtsraten tolerieren, aber das Monitoring von bedeutenden Vermehrungsindikatoren sollte für gefährdete Populationen unternommen werden.

Die Frage über die Erhaltung der genetischen Vielfalt ist problematischer. Es gibt einige Beispiele von Populationen größerer Säugetiere die erhalten bleiben, obwohl sie eine geringe genetische Variation haben (z. B. Eisbär, *Thalarctos maritimus*, ALLENDORF et al. 1979; Gepard, *Acinonyx jubatus*, O'Brien et al. 1986), aber deren Evolutionspotential ist vermutlich gleichermaßen begrenzt. Wir können die Größe der evolutionären Reaktion nicht voraussagen die erforderlich ist, damit einige Zuchtlinien (Genotypen) künftige Ereignisse überleben und damit ist die Ideallösung der Erhalt soviel genetischer Vielfalt wie möglich. Jedoch ist das Evolutionspotential eines Großteils von Arten bereits durch Zerstörung und Teilung des natürlichen Lebensraumes kompromittiert (Tatsache).

Eine variierende, effektive Populationsgröße von ca. 500 ist vielleicht die beste erforderliche Untergrenze (cf. LANDE und BARROWCLOUGH 1987), und dies bedeutet eine Gesamtpopulation und sollten nicht beiseite geschoben werden, da sie vermutlich keine oder nur eine geringe evolutionäre Bedeutung haben. Die sogenannte „Untergrenze“ ist, daß Populationen mit nur wenigen hundert Individuen eine gute Überlebenschance haben, insbesondere wenn monitoring der demographischen Parameter der Population erfolgt, um eine Vorwarnung über mögliche Probleme geben zu können. Aktive Schritte könnten unternommen werden, um ernste „Flaschenhals-Effekte“ bei kleinen Populationen zu vermeiden mit dem begleitenden hohen Risiko des Aussterbens.

## Danksagungen

Finanzielle Unterstützung erfolgte durch Werner Reimers Foundation, South African Department of Environment Affairs, Southern African Nature Foundation, Foundation for Research and Development und der University of Cape Town. Weitere finanzielle und logistische Unterstützung kam von Tristan Investments (Pty) Ltd, dem American Natural History Museum's Chapman Grand Fund, und der Wildlife Society of South Africa. Professor W. J. Bond sei für wertvolle Hinweise und Kommentare zum ersten Entwurf gedankt.

# Faunistische Befunde zum Konzept „Kleinstmöglicher Populationen“

Wolfgang Scherzinger

Aus der Beobachtung der Bestandsentwicklung freilebender Tiere weiß man seit langem um die positive Korrelation von Bestandeshöhe, Siedlungsdichte und Überlebensfähigkeit einer lokalen Population. Seltene, schütter verteilte Arten und kleine Reliktvorkommen haben schlechte Chancen, um Verminderungen von Biotopqualität und -fläche oder anthropogen gesteigerte Mortalität bzw. gesenkte Reproduktion zu verkraften. – Die wachsende Anzahl bedrohter Tierarten („Rote Listen“) in Mitteleuropa verdeutlicht das Problem, das sowohl die intensiv genutzte Kulturlandschaft als auch die in der Regel sehr klein geschnittenen Schutzgebiete betrifft.

Die aus der Feldforschung gewonnene Vorstellung eines numerischen Schwellenwertes als „kritische Dichte“, unter der ein Tierbestand erlischt, erhielt durch moderne Überlegungen der Genetik (z. B. Inzuchtkoeffizient) und der Populationsgenetik (z. B. genetisch determinierter Polymorphismus) aktuelle Unterstützung. – Das Konzept der „Minimum Viable Population“ ist daher ein wichtiger Ansatz zur Kalkulation von Mindestbeständen für die Arterhaltung bzw. von Überlebenschancen bedrohter Wildtiere in Schutzgebieten und in der freien Landschaft.

Grundsätzlich sind Hinweise zur Größe „kleinstmöglicher Populationen“ aus faunistischen Erfassungen realer Tierbestände zu erwarten. Tatsächlich kennen wir Fälle extrem kleiner und völlig isolierter Populationen mit überraschender Langlebigkeit, wie in folgenden Beispielen illustriert sei:

Auf dem Granit-Blockfeld des Lusen-Gipfel/Nationalpark Bayer. Wald lebt die Spinne *Acantholycosa sudetica* als spezialisiertes Eiszeitrelikt in Beständen von 100 bis etwa 1000 Exemplaren, in wenigstens 10000-jähriger Isolation (WEISS, J., 1992).

Das Kantabrische Auerhuhn (*Tetrao urogallus cantabricus*) wurde während der nacheiszeitlichen Waldentwicklung völlig isoliert, konnte aber bis heute mit rund 580 Hähnen überleben (KLAUS et al. 1989). – In den Italienischen Abruzzen hält sich ein isolierter Lokaltyp des Braunbären (*Ursus arctos*) mit etwa 70 bis 100 Individuen. Vom ursprünglichen Verbreitungsgebiet des Alpenbären ist ein extrem kleiner Restbestand von nur 6–14 Tieren in Norditalien (Trentino)

übrig geblieben, der sich dank lokaler Schutzbemühungen auf dieser niedrigen Dichte halten kann (SMIT & WIJNGARDEN 1981).

## THESE 1:

*Die MVP ist eine Funktion der Quantität rezent lebender Individuen; ihre Mindestanzahl stellt eine primäre Voraussetzung für das Überleben bzw. die Neubegründung einer Population einer bestimmten Tierart dar.*

Aus biologischer Sicht wäre – theoretisch – ein einziges Paar fortpflanzungsfähiger Individuen für den Fortbestand einer Lokalpopulation ausreichend. Der Erfolg künstlicher Ansiedlung völlig isolierter Kleinpolygonen mit sehr geringen Individuenzahlen stützt diesen Ansatz: Bereits 10 Jahre nach der Freisetzung von nur 3 Luchspaaren (*Lynx lynx*) in Slowenien (SLO) breiteten sich deren Nachkommen dermaßen aus, daß 120 Luchse außerhalb der strengen Schutzzone erlegt werden konnten (COP 1991).

Nach der gezielten Ausrottung des Rothirsches (*Cervus elaphus*) im Böhmerwald vor der Jahrhundertwende entkamen 8 Individuen aus einem Wildgehege um 1915, Begründer eines heute über 1000-köpfigen Wildbestandes (WOTSCHIKOWSKY 1981). – NIETHAMMER et al. (1963) berichten von Einbürgerungsversuchen in den Österr. Alpen mit Murmeltieren (*Marmota marmota*), bei denen im Mittel jeweils nur 6 – 8 Individuen pro Standort freigelassen wurden. Sie gelten als Eltern von tausenden dieser Nagetiere, deren Population heute weite Alpinbereiche erfaßt. – Dabei ist zu bedenken, daß Murmeltiere nur in Sozialverbänden, mit wenigstens einem adulten Männchen überwintern können (ARNOLD 1986).

Im Vergleich zu Kleinpolygonen in völliger Isolation kann die Individuenzahl eines Lokalvorkommens – als Fragment einer Meta-Polygonen – noch wesentlich niedriger liegen: Der Mornell-Regenpfeifer (*Eudromias morinellus*) z. B. ist über große Areale Mitteleuropas mit Inselvorkommen von jeweils nur 1 – 2 Brutpaaren verstreut (GLUTZ & BAUER 1975). – Das selbe Phänomen zeigt die Alpenbraunelle (*Prunella collaris*) an der Peripherie ihres Hauptareals des Brutvorkommens, wo sich z. B. im Bayerischen Wald

Tab. 1: Computer-Kalkulation für das Wiederansiedlungsprojekt mit Auerhühnern im Nationalpark Bayerischer Wald (SCHERZINGER & LANG, unveröff.).

	Junghühner		fortpflanzungsfähige Hühner					Summe			
	0	1	2	3	4	5	6	S.juv	S.ad	S.1-6J.	
Auswilderung 60 juv./Jahr	1	60							60		0
	2	60	30						90		30
	3	60	30	8					90	8	38
	4	75	30	8	8				105	16	46
	5	90	38	8	8	8			128	24	62
	6	105	45	9	8	8	8		150	33	78
	7	124	52	11	9	8	8	8	176	44	96
	8	131	62	13	11	9	8	8	193	49	111
	9	143	66	15	13	11	9	8	209	56	122
	10	158	71	16	15	13	11	9	229	64	135
	11	173	79	18	16	15	13	11	252	73	152
Stabilisierung	12	126	86	20	18	16	15	13	212	82	168
	13	139	63	22	20	18	16	15	202	91	154
	14	151	69	16	22	20	18	16	220	92	161
	15	150	76	17	16	22	20	18	226	93	169
	16	149	75	19	17	16	22	20	224	94	169
	17	147	74	19	19	17	16	22	221	93	167
	18	141	74	19	19	19	17	16	215	90	164
	19	147	71	18	19	19	19	17	218	92	163
	20	149	74	18	18	19	19	19	223	93	167

(Annahmen: Geschlechterverhältnis = 1:1.

Fortpflanzung der Hennen ab 2. Jahr, der Hähne ab 3. Jahr.

Fortpflanzungserfolg pro Henne = 4 Küken bis zum Winterbeginn.

Mortalität = 50 % im 1., 75 % im 2.-6. Jahr).

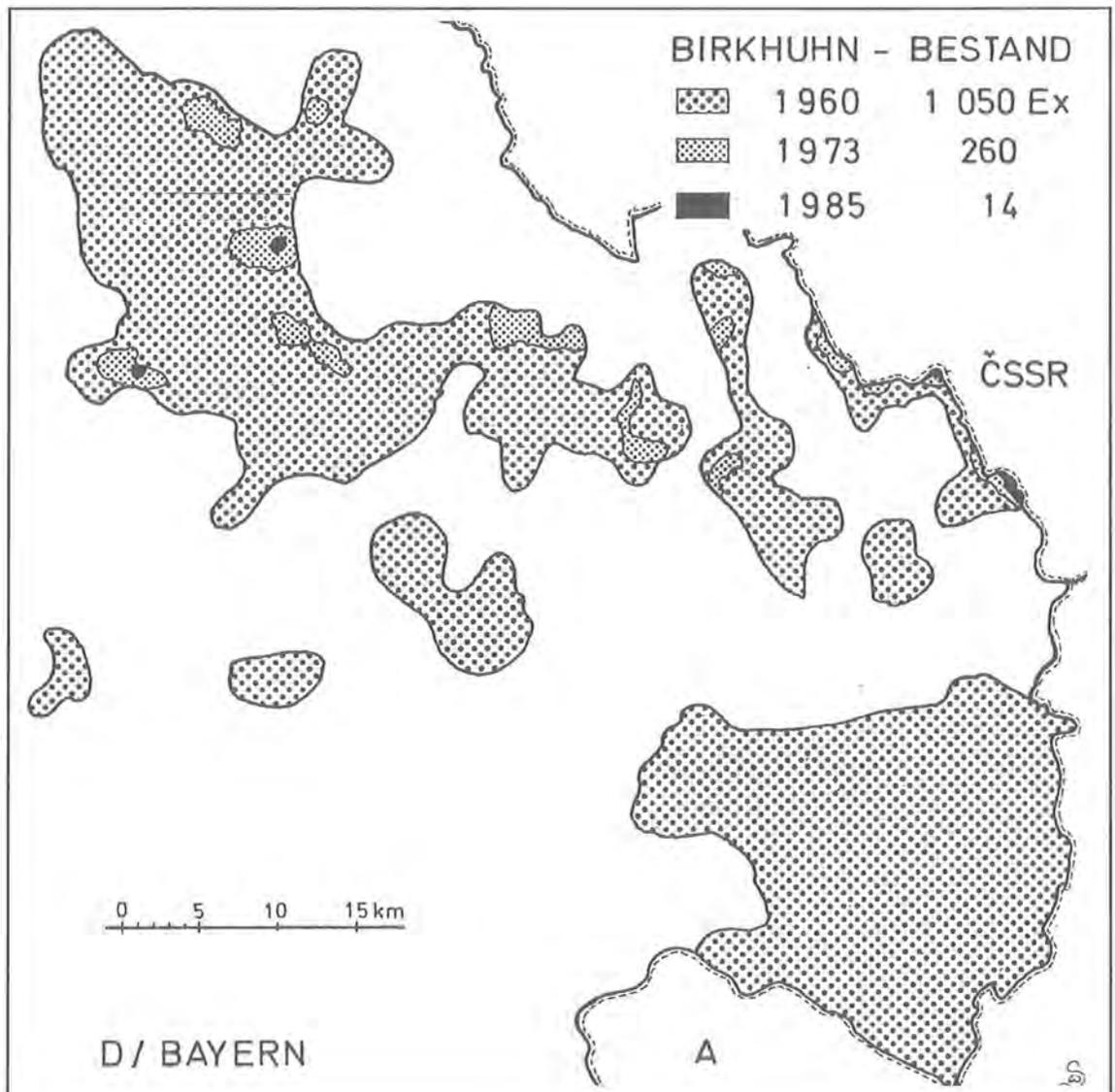


Abb. 1:  
Zusammenbruch  
einer Birkhuhn-  
Population im  
Inneren Bayerischen  
Wald zwischen 1960  
und 1985; aktuell  
leben noch etwa  
10 Vögel im  
Grenzbereich zu  
Tschechien (aus  
SCHERZINGER 1988).

ein isolierter Vorposten mit nur 2 – 3 Brutpaaren langfristig halten kann (SCHERZINGER, unveröff.). – In diesem Mittelgebirge kommt auch der Weißrückenspecht (*Dendrocopos leucotos*) – als spezialisierter Laubwaldbewohner mit hohen Ansprüchen an ein entsprechendes Tothholzangebot – auf buchenreichen Sonnenhängen vor. Bei Wohngebietsgrößen von 200–400 ha/Bp und einer sehr geringen Siedlungsdichte von etwa 20 Paaren auf 400 km<sup>2</sup> sind die Einzelpaare oft viele Kilometer weit voneinander getrennt, so daß der Zusammenhalt der Meta-Population nur sehr lose sein kann (SCHERZINGER 1982).

Im selben Areal besiedelt der Gartenschläfer (*Eliomys quercinus*) waldfreie Biotope auf den sehr seltenen Granit-Blockfeldern innerhalb des Nadelwaldes höherer Lagen, wo jeweils 15 – 20 Tiere – in weitgehender Isolation – ein Fragment der Meta-Population bilden. In manchen Jahren schnellt der Schläferbestand jedoch drastisch hoch, und die Kleinsäuger ergießen sich über weite Waldareale, – eine seltene Gelegenheit, die Wald-Barriere zu überwinden und mit anderen Teilpopulationen in Kontakt zu kommen (MÜLLER-STIESS, in Vorbereitung).

Diese Beispiele dürfen nicht zur Schlußfolgerung verleiten, die Größe der MVP könne mit der kleinen Individuenzahl solcher Lokalvorkommen gleichgesetzt werden. Vielmehr muß die MVP die gesamte Vernetzungs-Struktur einer Meta-Population umfassen!

Dieser Aspekt läßt sich am Beispiel des Niedergangs der Birkhuhn-Population (*Tetrao tetrix*) infolge landschaftlicher Veränderungen im Bayerischen Wald während der letzten 20 Jahre deutlich ableiten: Forcierter Straßenbau, Wiesendrainage und Wiesenaufforstung ließen einen Birkhuhnbestand von 1050 Vögeln (1960) auf nur 14 Tiere (1985) zusammenbrechen. Weder die kleine Anzahl von 2 – 20 Hühnern pro Einzelvorkommen noch die Höhe der Gesamtpopulation mit über 1000 Tieren waren für diese Entwicklung maßgeblich, vielmehr das Zerreißen der fragilen Verbindungsfäden im Netz der Meta-Population (SCHERZINGER 1988)!

MÜLLER (1987) hat den schrittweisen Rückzug des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*) im hessischen Bergland seit 1900 rekonstruiert: Unabhängig von der Biotopqualität eines lokalen Vorkommens erlosch der jeweilige Teilbestand, sobald er durch Verwaissen benachbarter Vorkommen in Isolation geriet. Eine derartige „Verinselung“ war durch die landschaftstypische Fragmentierung der Waldgebiete durch Rodungsflächen sehr begünstigt.

Zu Unrecht sind in letzter Zeit genetische Kriterien für die Kalkulation „kleinstmöglicher Populationen“ in den Vordergrund gestellt worden (z. B. Inzucht, He-

terozygotie, Gendrift). Von größerer Bedeutung für den quantitativen Aspekt der MVP sind zunächst die Mindest-Individuenzahl innerhalb der Einzelfragmente einer Meta-Population, die Mindestanzahl derartiger Populationsteile und deren räumliche Zuordnung bzw. Vernetzung, um dem Risiko zufallsbedingten Aussterbens zu entgehen.

Da Umweltbedingung und Biotopqualität aber keine konstanten Größen sind, unterliegt das Verteilungsmuster einer Meta-Population einem permanenten Wandel – durch Ausdehnung oder Rückzug peripherer Populationsteile, – entsprechend der fluktuierenden Abundanz. Extreme Bestandsfluktuationen sind z. B. vom nordischen Lemming (*Dicrostonyx torquatus*) bekannt, sowie bei allen von diesem abhängigen Predatoren, wie Eisfuchs, Schneeeule, Rauhußbusard oder Raubmöwe.

Infolge eines abrupten Bestandseinbruchs muß jede Population eine „Flaschenhals“-Situation durchstehen. Der Reliktbestand fungiert als Gründerpopulation für die Folgegenerationen, und seine numerische Höhe entscheidet – nach gängigem Modell – über Aussterben oder Überleben. Tatsächlich wird diese Kalkulation aber durch sehr unterschiedliche Kontrollmechanismen verkompliziert:

**Beispiel a):** Die MVP entspricht dem Tiefstand des Kurvenverlaufs, wenn dichte-abhängige Mortalitätsfaktoren greifen (z. B. Nahrungskonkurrenz beim Lemming, Räude- oder Tollwutinfektion beim Rotfuchs) und zum Zusammenbruch während eines Dichtemaximums führen. Die wenigen Überlebenden finden relativ bessere Bedingungen vor und können den „bottleneck“ leicht überwinden. – Eine vergleichbare Situation liegt bei Bestandseinbrüchen durch hohe Wintermortalität vor, wenn auf Grund eines reichen Nahrungsangebots im Frühjahr der Verlust durch gesteigerte Reproduktion wieder wett gemacht werden kann (z. B. Reh). – Für diese Beispiele bliebe ein Abschöpfen „überzähliger“ Individuen während eines Bestandeshochs ohne Auswirkung auf die Überlebenschance der Population.

**Beispiel b):** Die MVP entspricht dem gesamten Kurvenverlauf, wenn die Fluktuation durch einen verminderten Reproduktionserfolg verursacht wurde, z. B. infolge ungünstiger Klimabedingungen (vgl. Auerhuhn in SCHRÖDER, SCHRÖDER & SCHERZINGER 1982). – Verursacht ein strenger Winter eine erhöhte Mortalität sowohl bei Predatoren als auch ihrer Beute, so gelingt die Bestandserholung nur sehr allmählich, wie es z. B. für Steinkauz (*Athene noctua*) und Schleiereule (*Tyto alba*) typisch ist. – Für diese Tierarten kann daher eine anthropogene Bestandsreduktion selbst bei hoher Dichte das Aussterberisiko steigern!

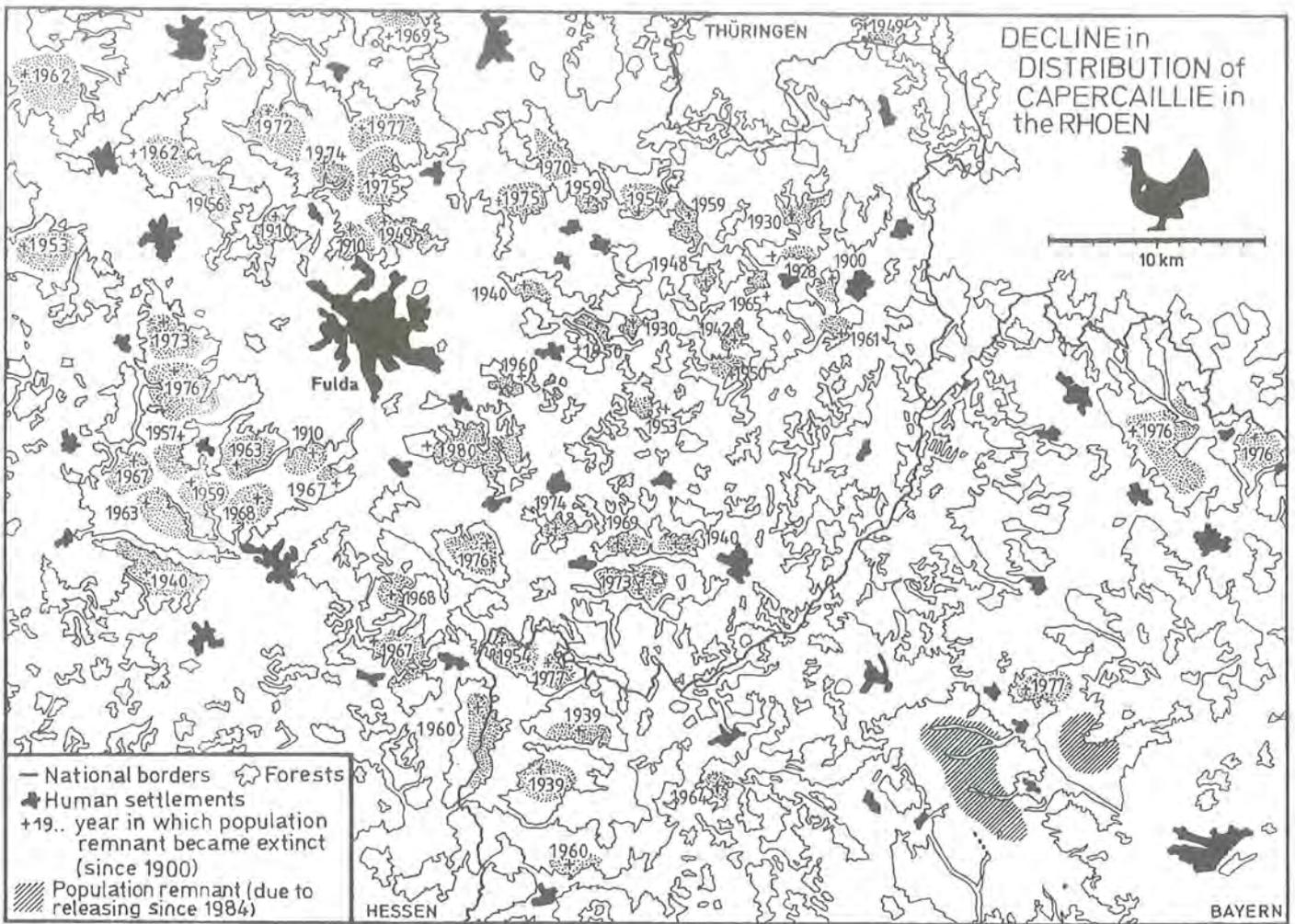


Abb. 2: Sequenz des Arealrückzugs eines Auerhuhnbestandes in der Hessischen Rhön während der Aussterbephase (aus MÜLLER 1987).

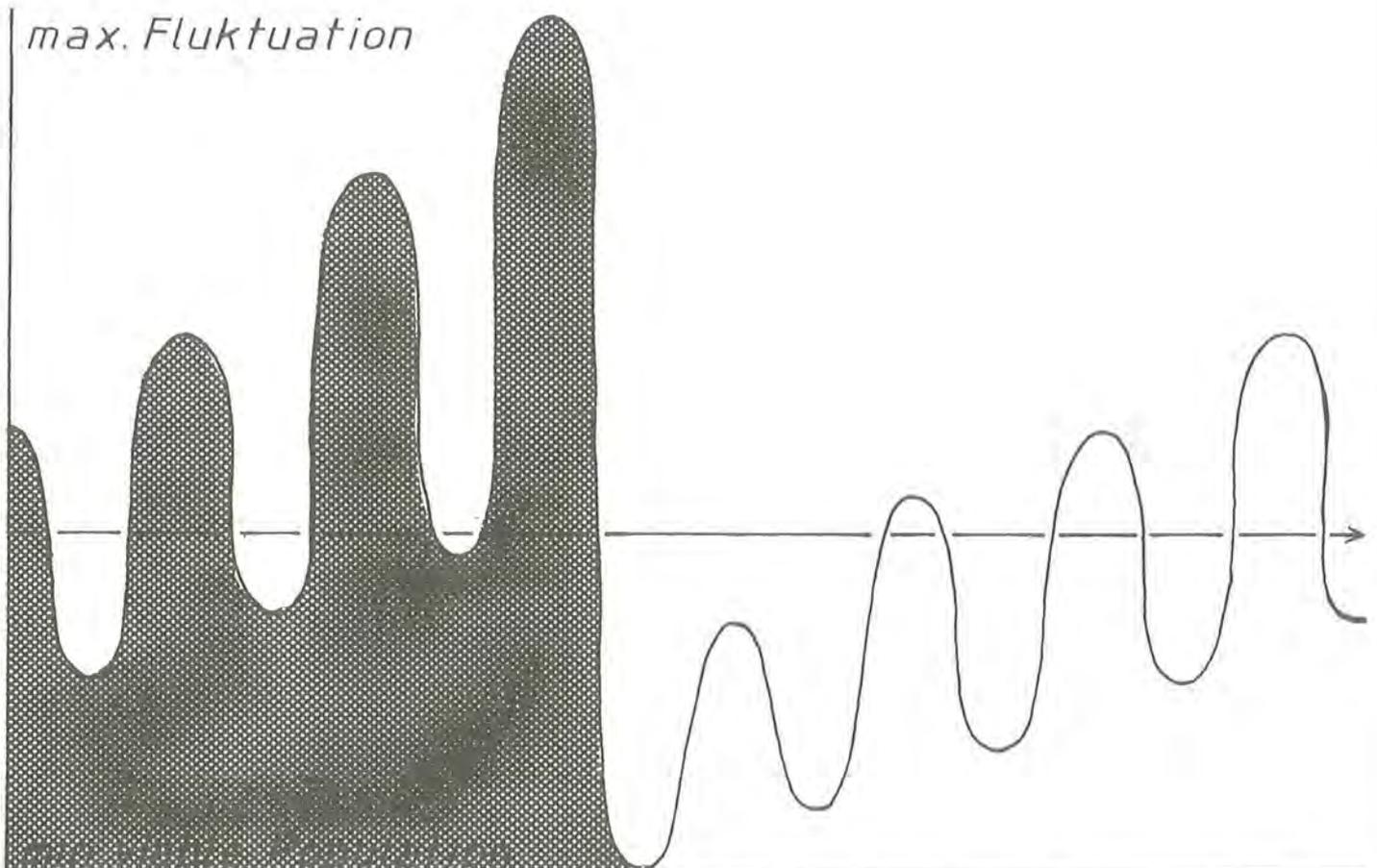


Abb. 3: Die Chance der Erholung einer Population in der Flaschenhals-Situation hängt nicht nur von der Anzahl Überlebender sondern auch von den Ursachen des Bestandeszusammenbruchs ab.

Die MVP darf deshalb nicht als universelle, numerische Größe verstanden werden: vielmehr entspricht sie einem spezifischen Punkt auf der Kurve der Bestandsentwicklung. – Daraus resultiert:

## THESE 2:

*Die MVP ist eine Funktion der Populations-Dynamik, wie sie durch die Proportionen von Reproduktion und Mortalität beschrieben wird.*

Die Flaschenhals-Situation kann von den *r*-Strategen unter den Tierarten meist rasch überwunden werden, wie für Kleinsäuger, Singvögel oder Rehe bekannt. Aber selbst *K*-selektierte Arten können ihre Wiederausbreitung nach erheblichem Arealverlust bewerkstelligen, wenn im Ursprungsgebiet – über entsprechende Zeiträume – ein Reproduktions-Überschuß erzielt wird, wie es die Rückkehr des Schwarzstorchs (*Ciconia nigra*) nach Mitteleuropa seit etwa 1970 belegt. – Viel auffälliger ist aber die spontane Einwanderung der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*) seit der Jahrhundertwende, die über Kleinasien ganz Europa besiedeln konnte, ohne daß eine entsprechende Biotopveränderung vorausgegangen wäre.

Für die Problemarten des Naturschutzes gilt aber in der Regel die gegenteilige Entwicklung, verursacht durch eine erhöhte Mortalität in einer vom Menschen gemachten Umwelt: Unfallopfer durch Straßenverkehr, Stauseen, Stromleitungen oder Abschuß. – Aber noch massiver dürfte die anthropogene Bedrohung durch indirekte Steigerung des Predationsdrucks sein (über wildernde Hunde, durch Förderung des Habichtbestandes über intensive Taubenhaltung, durch Müllkippen als künstliche Futterquellen für Krähen, Füchse oder Steinmarder), nicht zu vergessen die Störung von Balz- oder Brutplätzen durch den Tourismus etc.. (vgl. INGOLD et al. 1992).

Die emissionsbedingte Luftverschmutzung kann – als indirekte Bedrohung von Wildtierbeständen – sehr komplexe Irritationen des Chemismus eines Lebensraumes initiieren: So belastet z. B. der „Saure Regen“ die Laichgewässer der Amphibien in den Hochlagen des Bayerischen Waldes, wo Laich und Kaulquappen durch Absenkung des pH-Wertes unter 5,5 zerstört werden (SCHERZINGER 1991). – In der Tundra Norwegens wurde eine Auswaschung von Cadmium aus dem Grundgestein durch „Sauren Regen“ bestätigt, das von den Moorschneehühnern (*Lagopus lagopus*) über Gastrolithen aufgenommen wird und als giftiges Schwermetall zu schweren Störungen des Reproduktionsverhaltens führt (WILLEBRAND, WPA-Symp./Elverum 1990).

Aber schon die Veränderung der landschaftlichen Proportionen durch menschliche Landnutzung kann Wildtiervorkommen bedrohen: z. B. durch Fragmentierung des Lebensraumes (wodurch die Nachbar-

schafts-Distanzen zwischen den Teilarealen eines Vorkommens vergrößert werden), durch Beseitigung wichtiger Korridore bzw. durch Errichtung neuer Ausbreitungsbarrieren (was zur Isolation der Teilareale führt; vgl. ANDREN 1986). – Im Synergismus mit der Palette natürlicher Gefährdungen senkt die Nutzlanschaft die Überlebenschancen für Kleinpopulationen erheblich!

Da die Dynamik der Bestandsfluktuationen von Fitness, Verhalten und Überlebensrate der Individuen abhängt, muß die Mindestgröße einer überlebensfähigen Population folgerichtig ebenfalls von diesen Qualitätsmerkmalen abhängen:

## THESE 3:

*Die MVP ist eine Funktion individueller Qualität der Tiere.*

Die Computer-Kalkulation zur potentiellen Bestandsentwicklung von Auerhühnern im Rahmen eines Wiederansiedlungsprojektes im Nationalpark Bayerischer Wald machte überraschenderweise deutlich, da die Chance der Etablierung einer überlebensfähigen Population nicht so sehr von der Anzahl freigelassener „Begründer“ als von der reproduktiven Fitness der angesiedelten Hennen abhängt: Wenn der durchschnittliche Aufzueherfolg unter 4 Küken pro Henne sinkt, stirbt der neu begründete Bestand wieder aus (SCHERZINGER & LANG, unveröffentlicht)!

Innerhalb der langfristigen Bestandeszyklik beim Schottischen Moorschneehuhn (*Lagopus scoticus*) zeigen Vögel, die in Mangeljahren aufwuchsen, gesteigertes Aggressivverhalten und verminderte Nachwuchsraten im Vergleich zu Hühnern aus nahrungsreichen Jahrgängen. BENDELL (IOC/Ottawa 1986) führt auch beim Kragenhuhn (*Bonasa umbellus*) die Produktion kleinerer Eier („bad eggs“), aus denen Küken mit verminderter Überlebensrate schlüpfen, auf Deprivation durch Mangelernährung während der Ontogenese der Mutter zurück.

Ein vergleichbarer Effekt wurde von KÖRPIMÄKI (Int. Congr. Greife u. Eulen/Berlin 1992) vom Raufußkauz (*Aegolius funereus*) beschrieben: Bruten nach dem Zusammenbruch der Nagetier-Population sind durch kleinere Eier und geringere Fortpflanzungsleistung der daraus schlüpfenden Jungtiere gekennzeichnet! – Wegen dieser Langzeitwirkung einer Mangelsituation erholt sich die Population der Eulen deutlich langsamer als die der Beutetiere. Nach einem derartigen „Flaschenhals“ können deshalb sehr kleine Bestände – trotz günstiger werdender Umweltbedingungen – sogar aussterben.

Die unterschiedlichen Ernährungsbedingungen während der Jugendentwicklung wirken sich bei einigen Vogelarten derart gravierend auf die individuelle Fit-



Fig.1 - *Tourterelle turque* (*Streptopelia decaocto*).



Fig. 3 - *Râles de genêts* (*Crex crex*).

Abb. 4: Die gegenläufige Entwicklung der Verbreitungsbilder von Türkentaube und Wachtelkönig in Frankreich macht deutlich, daß das Problem der MVP nicht auf eine numerische Größe reduziert werden kann (aus DUBOIS 1989).

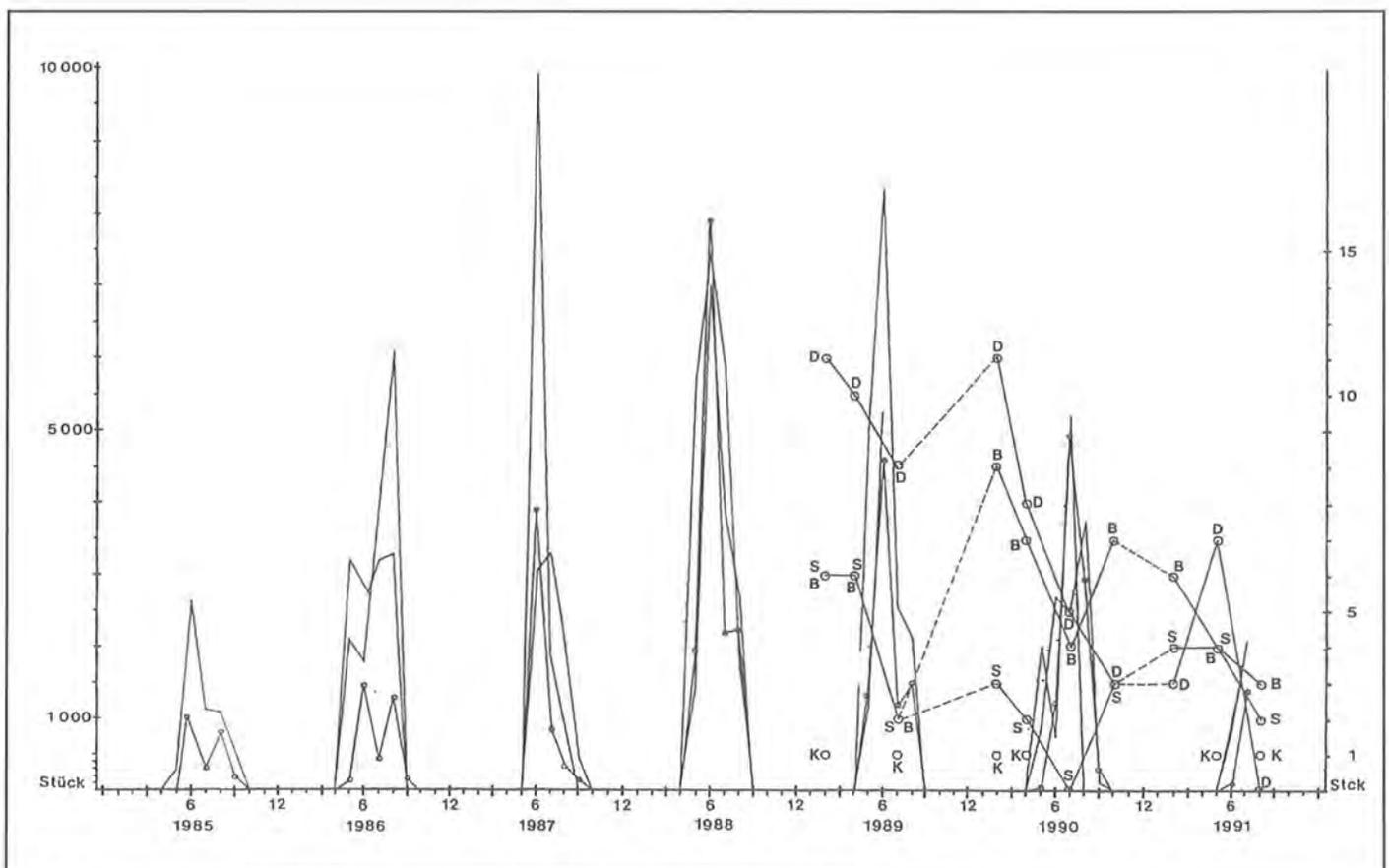


Abb. 5: Monitoring der Borkenkäferentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald als Folge eines Sturmereignisses 1983 und ungewöhnlich warmer Sommer (Fangergebnisse der Pheromonfallen in 1000 m – 1200 m Seehöhe).

ness aus, daß der gesamte Bruterfolg einer Lokalpopulation von letztlich nur wenigen, besonders erfolgreichen Einzelpaaren dominiert wird. – Solche „Kasten“ von „Nachschub“-Produzenten („recruit-makers“), die selbst aus Füllejahren stammen, haben NEWTON (IOC/Ottawa 1986) für den Sperber (*Accipiter nisus*) und GEHLBACH (Int. Congr. Greife u. Eulen/Berlin 1992) für die Schreieule (*Otus asio*) beschrieben: Sie sind durch größere Lebenserwartung, höheres Körpergewicht, früheren Eiablagebeginn, größere Eier und Gelege sowie einen höheren Anteil lebensstüchtiger Nestlinge charakterisiert. – Diese „Super-Vögel“ bestreiten zusammen mit ihren Nachkommen den Hauptanteil der Reproduktion in der Population. Da ihr zahlenmäßiger Anteil sowohl die Größe der „effektiven“ Population als auch – bei Kleinstpopulationen – über deren Schicksal bestimmt, wird deutlich, da die Größe der MVP nicht als absolute Individuenzahl eines Mindestbestandes ausgedrückt werden kann.

Die Gesamtdiversität an Qualitäten und Merkmalen der Individuen einer Population stellt deren Anpassungspotential gegenüber einer sich fortwährend ändernden Umwelt dar; wie Polymorphismus auf der Ebene der Genetik oder Lernen, Prägung und Tradition auf der Verhaltensebene. – Während z. B. ein drastischer Bestandesrückgang aller Populationen der Kanincheneule (*Athene cunicularia*) zwischen Kanada und Mittelamerika auf Grund gravierender Biotopveränderungen festgestellt werden muß, zeigte ein sehr kleines Lokalkommen in Florida eine überraschende Fähigkeit, sich an die anthropogenen Lebensraumbedingungen anzupassen: In kurzer Zeit hat sich hier in dem spezifischen Habitat der Gartensiedlungen – aus wenigen Gründer-Individuen – eine Population von mehr als 1000 Eulen ausbreiten können (MILLSAP & BEAR Raptor Res. Found./Seattle 1992)!

Mit dieser Diskussion sollte verdeutlicht werden, daß das Konzept der MVP ein extrem variables System umfaßt, entsprechend der Größe, Qualität und Dynamik von Kleinstbeständen – in ihrer Abhängigkeit von einer breiten Palette unterschiedlichster, aber synergistisch wirkender Umweltfaktoren. – Die individuelle Qualität (z. B. Ernährungszustand) und die Populationsentwicklung (z. B. Klimafaktoren) stehen ja in dauernder Abhängigkeit von Umweltbedingungen, sei es das abiotische oder biotische Umfeld, in Zusammenhang mit Größe und Qualität des Habitats, mit Feinddruck, Konkurrenz, Nahrung und limitierten Ressourcen.

#### THESE 4:

*Die MVP ist eine Funktion der Umweltbedingungen.*

Das Schicksal einer Kleinpopulation in der Flaschenhals-Situation wird in erster Linie durch die Umfeldbedingungen entschieden; ob sie sich erholt, eventu-

ell sogar ausbreitet oder ausstirbt bleibt zunächst unabhängig von der Anzahl der Überlebenden.

Die laufende Bekämpfung des Borkenkäfers (*Ips typographus*) durch die Forstwirtschaft führte zu einer breitgefächerten Verteilung kleinster Populationsteile, als sogenannter „eiserner“ Bestand. Derart kleine Rückzugsräume reichen aus, um bei entsprechend günstigen Konditionen (z. B. Sturmholz, Waldbrand, Dürre) eine dramatische Kalamität hervorzubringen (vgl. SCHOPF 1992).

Ein prägendes Kriterium für die Populationsentwicklung der meisten Tierarten ist das Wetter. So kann z. B. die Kükenmortalität beim Auerhuhn durch naßkalte Witterung während der ersten Lebenswoche (meist im Juni) drastisch ansteigen. In einer Computer-Simulation (auf der Basis 100-jähriger Wetteraufzeichnung) zeigt die Bestandsfluktuation balzender Hähne eine strenge Korrelation zur Überlebensrate der Küken, wie sie durch die Juni-Temperaturen bestimmt wird (SCHRÖDER, SCHRÖDER & SCHERZINGER 1982).

Aus dem Vergleich der Bestandesentwicklung zweier Kleinst-Populationen des Steinkauzes (*Athene noctua*) soll beleuchtet werden, daß die MVP ein Spiegelbild der Lebensraum-Bedingungen sein kann: Im Bodenseegebiet/Deutschland konnte ein isoliertes Steinkauz-Vorkommen von nur 8 Vögeln mit Hilfe von Artenschutzmaßnahmen (z. B. Nistkästen) auf 60 Tiere angehoben werden. Als Folge strenger Winter erlosch aber der gesamte Bestand, da jegliche Anbindung an eine Meta-Population fehlte (KNÖTZSCH 1988). – Auf der anderen Seite reichte aber die Umsiedlung einer Gruppe von nur 18 Steinkäuzen aus Europa 1906–1910 aus, um in Neuseeland erfolgreich die jungen Kulturlandschaften zu besiedeln, an die die heimischen Vogelarten nicht angepaßt waren (SCHÖNN et al. 1991).

Ein anderes Beispiel stellt die autochthone Population des Weißrückenspechtes (*Dendrocopos leucotos*) in Finnland in Vergleich, welche in diesem Jahrhundert einen bestürzenden Rückgang von rund 1000 auf 30–40 Paare durchgemacht hat, vor allem als Folge intensivierten Aushiebs der Birke (TIAINEN 1990). – Genau dieselbe Dichte von 30–40 Brutpaaren erreichte eine neu begründete Population des Schwarzspechtes (*Dryocopus martius*), die von nur 2–3 eingewanderten Paaren auf der bislang Schwarzspechtfreien Insel Bornholm/Dänemark begründet worden war (HANSEN 1990).

Es entscheidet demnach der Trend – und nicht die absolute Anzahl an Individuen –, ob eine Kleinst-Population überleben kann oder nicht. – Wildtierbestände identischer Größe und Dichte können trotz identischer Habitats eine völlig konträre Entwicklung durchmachen, speziell unter vom Menschen massiv beeinflussten Umweltbedingungen.

**Tab. 2: Vergleich der Bestandesentwicklung zweier Populationen des Steinkauzes (*Athene noctua*).**

Bodensee/DEUTSCHLAND	NEUSEELAND
Habitat anthropogen überliefertes Vorkommen	Habitat anthropogen künstliche Einbürgerung
Bestandsgröße = 8 Indiv. nach Artenschutz = 60 Indiv.	Gründerbestand = 18 Indiv. keine Schutzmaßnahmen
<u>Zusammenbruch</u> der isolierten Population	<u>Ausbreitung</u> zur Meta-Population
MVP = mindestens 60 Indiv.	MVP = maximal 18 Indiv.
Flaschenhals-Situation Inzucht hohe Dispersionsverluste hohe Winterverluste ungleiches Geschlechterverhältnis	Gründer-Effekt Inzucht Dispersion von Pionieren
(KNÖTSCH 1988)	(SCHÖNN et al. 1991)

**Tab. 3: Vergleich der Bestandesentwicklung der Populationen zweier Spechtarten.**

WEISSRÜCKENSPECHT/Finnland ( <i>Dendrocopos leucotos</i> )	SCHWARZSPECHT/Dänemark ( <i>Dryocopus martius</i> )
Skandinavisches Festland großräumiger Borealwald autochthone Population Rückgang seit 1900 1950 = 1000 Brutpaare 1990 = 30-40 Brutpaare vom Aussterben bedroht !	Insel Bornholm Kiefern-Anpflanzung Neubesiedlung durch Einzelvögel Anstieg seit 1960
MVP = 30-40 Paare?	MVP = 2-3 Paare?
Inzucht möglich Standvogel Bruthöhle kurzlebig Habitatverlust durch Birkenaustrieb Großkahlschläge Wald-Fragmentierung	Inzucht bestätigt Standvogel Bruthöhle langlebig Habitatbegründung durch Aufforstung kleine Bestandseinheiten Wald-Fragmentierung
(TIAINEN 1990)	(HANSEN 1990)

**Tab. 4: Entscheidende Parameter der MVP**

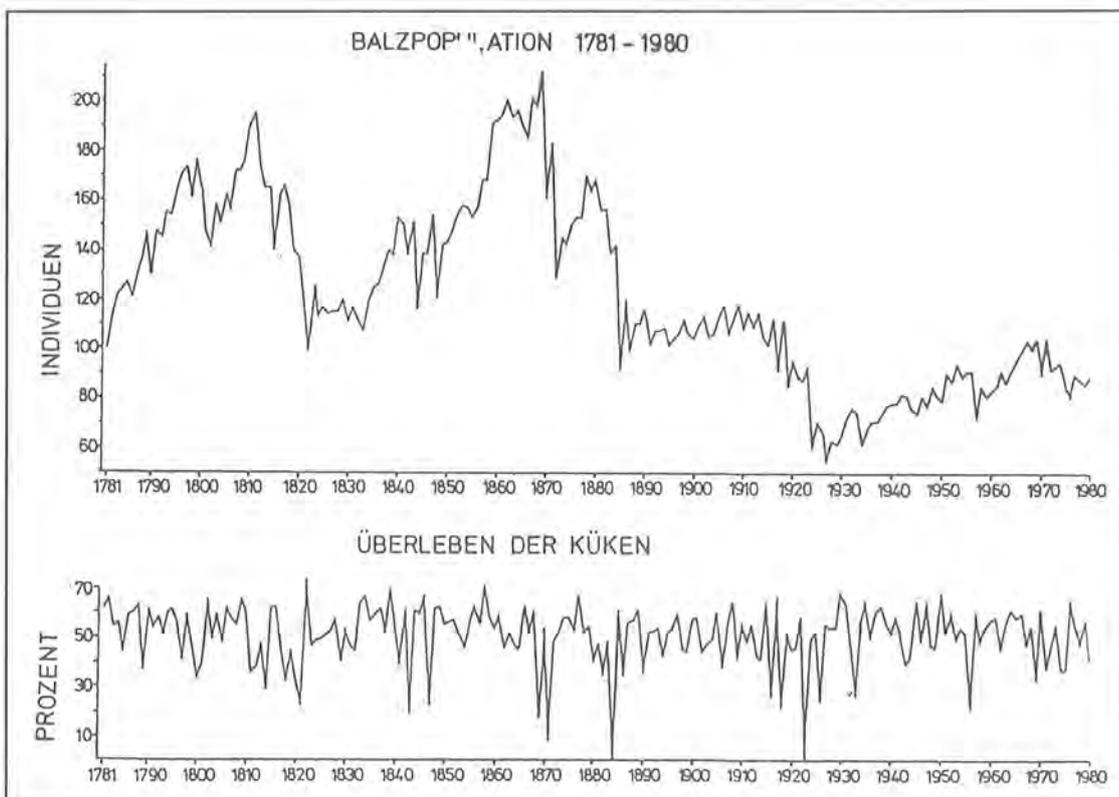
MINIMUM VIABLE POPULATION	
QUANTITÄT	Genpool, Gründer, Inzucht, Anpassungspotenz effektive Populationsgröße dominante Reproduzenten Verhältnis der Geschlechter und Altersklassen  Chance für Predation oder Überleben Chance für Sozialkontakte und Paarung Chance für Entdecken und Überwältigen von Beute
QUALITÄT	Grad von Heterozygotie oder Polymorphismus reproduktive Fitness Spezialisierungsgrad für Habitat, Nahrungswahl, Brutplatz, Sozialsystem, zwischenartliche Kooperation, Helfersysteme etc. r- oder K-Strategie (bzw. Wechsellmöglichkeit) Fähigkeit zu Dispersion bzw. Migration Pionierart oder standorttreu  Erfahrungsgrad, Erziehungs- bzw. Trainingsstand Ernährungsbedingung während der Jugendentwicklung (Deprivation)
Dynamik	Flaschenhals-Situation und Gründer-Effekt Abwanderung Bestandsfluktuation Plastizität von Gelegegröße bzw. Wurfgröße Lebenserwartung und Generationswechsel  Variabilität der Umweltbedingungen

## Synopsis

Die Ausrichtung der Populationsdynamik wird von Wechselwirkungen zwischen abiotischer und biotischer Umwelt, bzw. zwischen Lebensraum und Individuen einer Tierart bestimmt. Die Vielfalt steuernder Umweltfaktoren ist nicht annähernd befriedigend erarbeitet, speziell Aspekte der Synökologie und des Verhaltens fanden noch zu wenig Beachtung.

Die Kriterien der Genetik, nach denen die Anpassungspotenz von Kleinpopulationen auch für künftige

**Abb. 6:** Computer-Simulation der Bestandesentwicklung von Auerhühnern, entsprechend der erwarteten Kükenmortalität auf Grund 100-jähriger Wetteraufzeichnungen (aus SCHRÖDER, SCHRÖDER & SCHERZINGER 1982).



Bedingungen erhalten werden kann, sind ohne Zweifel sehr wichtig, für das aktuelle Schicksal kleiner Tierbestände während einer Flaschenhals-Situation aber sicher nicht entscheidend. Vielmehr wird die Größe der MVP durch die jeweiligen Synergismus-Effekte hochvariabler Parameter aus Umwelt und Innenwelt bestimmt, wie Zufallsereignisse, Umwelt-Prozesse, artspezifische Merkmale und Störungen durch den Menschen. Die MVP darf daher nicht als Standardgröße gesehen werden, muß sie ja – als hochkomplexe Antwort auf einen sich jeweils neu formierenden Umweltkontext – extrem variabel ausfallen.

Das Konzept der MVP gilt als wichtige Stütze in der Langzeitkonzeption von Arterhaltungs-Projekten, doch muß ihre Größe für jeden aktuellen Fall eigens kalkuliert werden. Es wäre nämlich verfehlt, aus taktischen Gründen eine allgemein gültige Mindestgröße für bedrohte Populationen – quer durch das Tierreich – zu benennen. Durch die Kalkulation von Mindestbeständen nach den Genetik-Konzepten zur Vermeidung von Heterozygotie-Verlusten hat sich die Diskussion auf einem falschen Schwerpunkt festgefah-

ren; tatsächlich ist das Problemfeld um die MVP wesentlich vielfältiger – und auch die Tierarten sind meist sehr viel flexibler.

Tab. 5: Trend-entscheidene Merkmale der Umwelt und Innenwelt

UMWELT	TIERART	POPULATION
<b>abiotisch</b> Wetter, Klima Jahreszeiten Katastrophen Arealgröße Wasser und Mineralstoffe Zufallsereignisse	<b>genetisch</b> Heterozygotie Polymorphismus effektive Pop. Größe r- oder K-Strategie Seltenheit	<b>Häufigkeit</b> Fluktuation Zyklen Meta-Population Verbreitungsbild
<b>biotisch</b> Habitat-Qualität Habitat-Quantität limitierte Ressourcen Nahrungsangebot und Nahrungserreichbarkeit  Predation, Parasiten Konkurrenz Krankheiten  Zufallsereignisse	<b>ökologisch</b> euryök, stenök Migration, Dispersion Lebenserwartung Trophie-Ebene sozial. territorial Paarungs-System symbiotisch Anpassungsfähigkeit  Fortpflanzungsalter reproduktive Fitness	<b>Vermehrung</b> Sterblichkeit Populationstrend

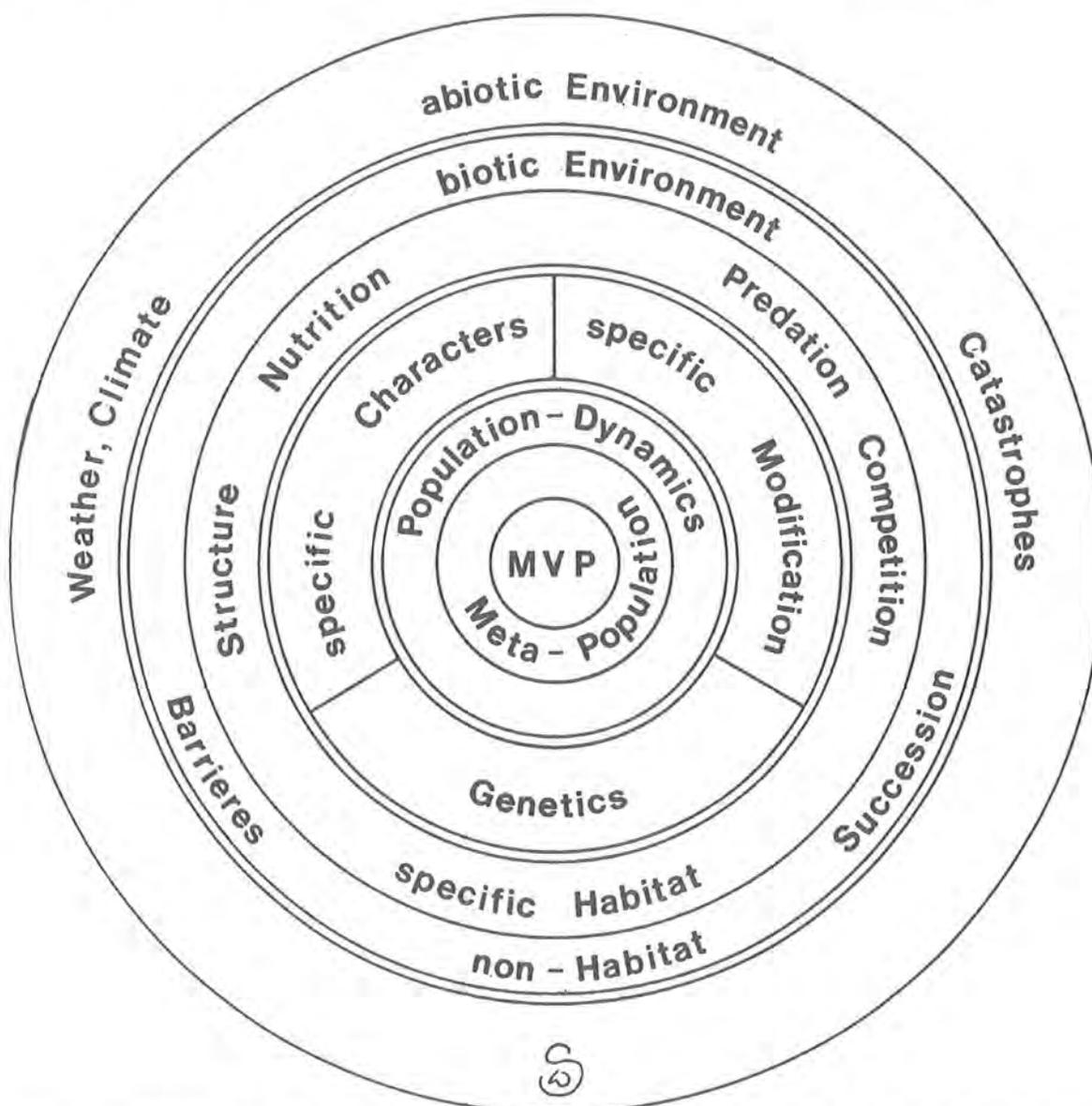


Abb. 7: Schematische Ableitung der MVP aus der komplexen Wechselwirkung zwischen abiotischer Umwelt, den Bedingungen des Lebensraums, den spezifischen Merkmalen der Tierart und dem Populationsgeschehen.

# Literaturverzeichnis

- ANDREN, H. (1986): Habitat heterogeneity and landscape fragmentation – consequences for the dynamics of populations. *Intr. Res. Essay/Univ. Uppsala* 37: 31 S.
- ARNOLD, W. (1986): Vortragsbericht zur Murmeltierforschung im NP Berchtesgaden. *Nationalpark/Grafenau* 50: 6–7.
- COP, J. (1991): Reintroduction of Lynx (*Lynx lynx* L.) in Yugoslavia. *Seevogel* 12/Sonderh. 1: 19–21.
- DUBOIS, PH.-J. (1989): Analyse de l'expansion et de la regression de quelques especes en France. *Aves* – 26: 57–68.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & K. BAUER (1975): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 6, Akad. Verlagsanstalt/Wiesbaden.
- HANSEN, F. (1990): Some aspects of the dynamic of an isolated Black Woodpecker population on the island of Bornholm. In: CARLSON, A. & G. AULEN: Conservation and management of woodpecker populations. *Swedish Univ. Agric. Sc. Report* 17:57–62.
- INGOLD, P., B. HUBER, B. MAININI, H. MARBACHER, P. NEUHAUS, A. RAWYLER, M. ROTH, R. SCHNIDRIG & R. ZELLER (1992): Freizeitaktivitäten – ein gravierendes Problem für Tiere? *Ornith. Beob.* 89: 205–216.
- KLAUS, S., A. ANDREEV, H.-H. BERGMANN, F. MÜLLER, J. PORKERT & J. WIESNER (1989): Die Auerhühner. *Neue Brehm-Bücherei/Wittenberg-Lutherstadt*: 280 S.
- KNÖTZSCH, G. (1988): Die Bestandsentwicklung einer Nistkasten-Population des Steinkauzes im Bodenseegebiet. *Vogelwelt* 109: 164–171.
- MÜLLER, F. (1987): Habitat linking – a means of saving remnant grouse population in Central Europe. *WPA – Int. Grouse Symp./Lam* 4: Ref. 32.
- NIETHAMMER, G., J. NIETHAMMER & J. SZIJJ (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. *Hamburg-Berlin*: 319 S.
- SCHERZINGER, W. (1982): Die Spechte im Nationalpark Bayerischer Wald. *Wiss. Schriftenr. Bayer. Staatsmin. ELF* 9: 119 S.
- SCHERZINGER, W. (1988): Vom Kulturfolger zum Kulturflüchter – Das Birkhuhn im inneren Bayerischen Wald. *Berichte der NNA/Schneverdingen* 2: 114–117.
- SCHERZINGER, W. (1991): Problemgruppe Lurche im Bereich des Nationalparks Bayerischer Wald. *Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltsch./München* 113: 13–36.
- SCHÖNN, S., W. SCHERZINGER, K.-M. EXO & R. ILLE (1991): Der Steinkauz (*Athene noctua*). *Neue Brehm-Bücherei/Wittenberg-Lutherstadt* 606: 237 S.
- SCHOPF, R. (1992): Forschungsprojekt Borkenkäferentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald; Zwischenbericht/St. Oswald.
- SCHRÖDER, W.J. SCHRÖDER & W. SCHERZINGER (1982): Über die Rolle der Witterung in der Populationsdynamik des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*). *J. Ornith.* 123: 287–296.
- SMIT, C. & A. WIJNGAARDEN (1981): Threatened mammals in Europe. *Akad. Verlagsges./Wiesbaden*: 258 S.
- TIAINEN, J. (1990): Distribution changes and present status of *Dendrocopos leucotos* in Finland. In: CARLSON, A. & A. AULEN: Conservation and management of woodpecker populations. *Swedish Univ. Agric. Sc., Report* 17: 21–28.
- WEISS, I. (1992): Die Spinnen und Weberknechte des Nationalpark Bayerischer Wald. *Zwischenbericht, unveröff.*
- WOTSCHIKOWSKY, U. (1981): Rot- und Rehwild im Nationalpark Bayerischer Wald. *Wiss. Schriftenr. Bayer. Staatsmin. ELF* 7: 111 S.

Anschrift des Autors:  
Dr. Wolfgang Scherzinger  
Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald  
Freyunger Straße 2  
94481 Grafenau

# Aussterben oder Überleben: Das Schicksal kleiner Populationen von Rauhfußhühnern in Mitteleuropa

Siegfried Klaus

## Einleitung

Der rasante Verlust naturnaher Lebensräume und ihre fortschreitende Verinselung machen die Frage nach der minimalen Größe noch überlebensfähiger Populationen immer mehr zu einem Zentralthema des Naturschutzes. Das MVP-Konzept („Minimum Viable Populations“, SHAFFER 1981) versucht darauf – meist auf der Basis mathematischer Modelle – Antworten zu geben. Langzeitstudien an isolierten Kleinpopulationen verschiedenster Arten sind gefragt, um Voraussagen der Theorie zur Überlebenswahrscheinlichkeit der Arten zu testen (RYAN & SIEGFRIED 1993).

Zu geringe Populationsgröße, Verlust genetischer Variabilität, Inzucht-Depression, Zufallsereignisse wie natürliche oder menschengemachte Katastrophen und – ganz allgemein – Änderungen der Umweltbedingungen werden als wichtigste Faktoren des Aussterbens kleiner Populationen diskutiert. In diesem Beitrag sollen Beispiele für isolierte Kleinpopulationen von Rauhfußhühnern gegeben werden, die sich hinsichtlich ihrer Überlebensdauer von Fall zu Fall beträchtlich unterscheiden. In einigen Fällen sind sehr kleine Populationen des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) und Auerhuhns (*Tetrao urogallus*) fähig, nach langer Depression wieder zuzunehmen, wenn günstige Lebensräume neu entstanden sind.

Haselhuhn (*Bonasa bonasia*), Auerhuhn und in geringerem Maße auch das Birkhuhn sind extrem seßhafte Vögel. Besonderheiten ihres Verhaltens (relativ eng begrenzte Reviere, langjähriges oft traditionelles Festhalten an einmal gewählten Wohngebieten) aber auch ihrer Morphologie (ungünstiges Flügel-/Körpermaße-Verhältnis, geringes relatives Herzgewicht) und physiologische Eigenarten (energiearme Kost) limitieren weiträumige Ortsbewegungen. Die weit fortgeschrittene Zersplitterung der einst geschlossenen Waldlandschaft Eurasiens führte daher besonders in Mitteleuropa bei diesen Arten zu Habitatsinseln mit voneinander isolierten Subpopulationen. Andererseits sind Rauhfußhühner auch in ihren Primärhabitaten der borealen Taiga nie gleichmäßig über die Fläche verteilt: Das Birkhuhn als Pionierart besiedelt die jüngsten Stadien der Waldentwicklung –

unmittelbar nach Brand, Windwurf, Lawinengang oder Insektenfraß. Das Haselhuhn nutzt Jungwälder im Alter von 10 – 50 Jahren, und das Auerhuhn besiedelt die ältesten Stadien der Waldentwicklung einschließlich der Zusammenbruchphase mit Lücken und Verjüngungseinseln (SWENSON & ANGELSTAM).

Nach eigenen Untersuchungen und Ergebnissen anderer Autoren sind alle drei Arten befähigt, lange Zeit in isolierten oder quasi-isolierten Kleinpopulationen zu überdauern. Das gilt für natürliche Lebensräume aber auch für anthropogen beeinflusste Forsten oder Offenland. Es gibt Beispiele für langes Überdauern aber auch für rapides Aussterben von Kleinpopulationen der Tetraoniden. In den seltensten Fällen gelang es, die Ursachen der Populationsveränderungen zu klären. Für die Naturschutzpraxis ist die Frage nach der minimalen Größe von noch überlebensfähigen Populationen offen. Die hier geschilderten Beispiele lösen diese zwar nicht, sie erlauben aber indirekte Schlußfolgerungen auf mögliche Überlebenschancen kleiner Rauhfußhuhnpopulationen in Mitteleuropa.

## Auerhuhn

Auerhühner besitzen Wohngebiete von ca. 50 ha Größe (MÜLLER 1974, GJERDE 1984, WEGGE & LARSEN 1987), in den Alpen können diese auch größer sein (STORCH, 1993). Junge Hähne besuchen mehrere Balzplätze in 15 km Umkreis um den Schlupf-ort, werden in der Regel im dritten Lebensjahr seßhaft und entfernen sich dann kaum weiter als 4 km vom Balzplatz (WEGGE et al. 1987, Übersicht bei KLAUS et al. 1989). Radiomarkierte Hennen wanderten zwischen 0,6 und 6,6 km, (im Mittel 2,1 km) zwischen Balzplatz und Nistort. Nach ROLSTAD et al. (1989) ist die mittlere Distanz zwischen Balzplatz und Sommerwohngebiet unabhängig vom Alter der Hähne. Sie schwankte zwischen 80 m und 10 km (Mittelwert 1,47 km). Auch in der russischen Taiga (NW-Ural) wurden 90 % der beringten Auerhühner in Entfernungen von weniger als 4 km vom Markierungsort wiedergefunden (ROMANOV 1988). Nur wenige % der Population legte Entfernungen zwischen 20 und 40 km zurück (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973).

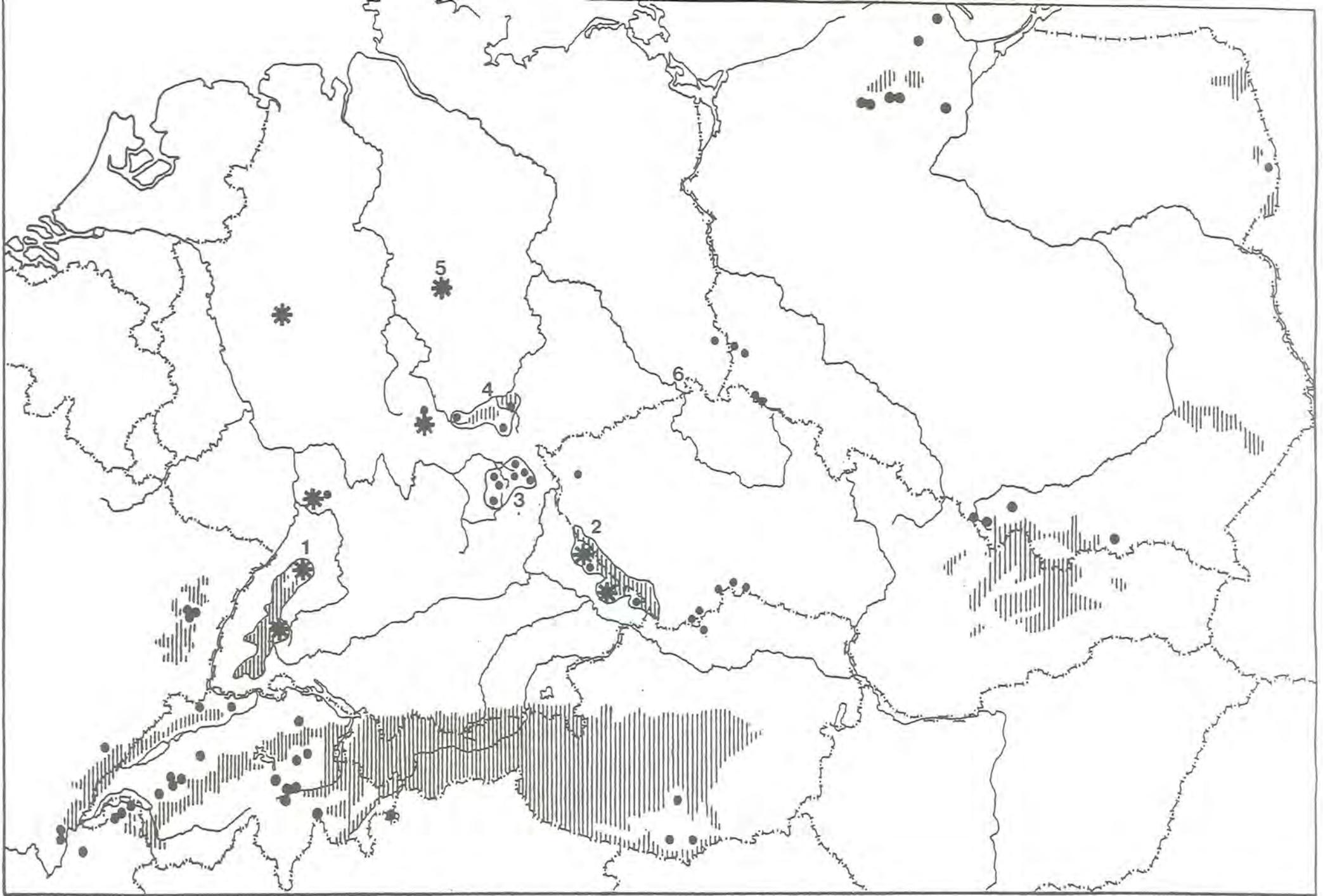


Abb. 1: Verbreitung des Auerhuhns in Mitteleuropa 1992 (KLAUS et al. 1989 und unveröff. Daten). Nummern bezeichnen die hier erwähnten isolierten Populationen: 1 Schwarzwald, 2 Böhmerwald/Bayerischer Wald, 3 Fichtelgebirge, 4 Thüringen, 5 Harz, 6 Sächsische Schweiz (erloschen 1975), Stern: Orte mit Wiederansiedlungsprojekten.

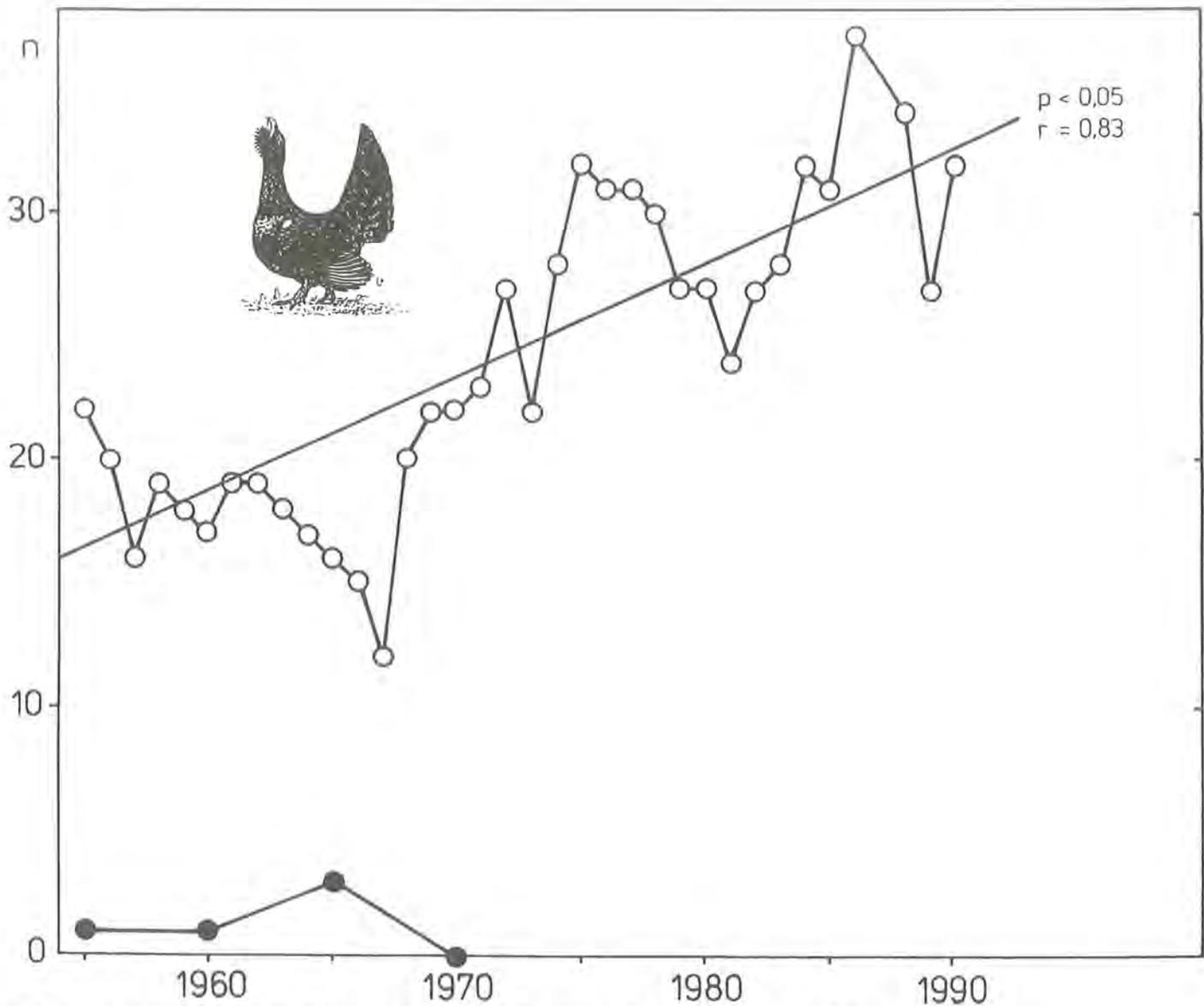


Abb. 2: Zahl balzender Hähne (o---o) und Abschüsse (●---●) im Fichtelgebirge (nach Daten von BACHMANN 1991).

Aus diesen Befunden läßt sich schließen, daß die meisten der in Mitteleuropa verbliebenen Auerhuhnpopulationen genetisch voneinander isoliert sind (Abb. 1). Nördlich der Alpen gibt es in Deutschland isolierte Populationen unterschiedlicher Größe: Im Schwarzwald rechnet man noch mit ca. 1000 Vögeln, im Bayerischen und Böhmerwald mit ca. 60, im Fichtelgebirge mit 60, im Thüringer Wald mit Frankenwald mit 20–30. Im Harz gibt es eine durch Wiederansiedlung neugegründete Population von 40–60 Tieren (HAARSTICK 1979, 1982). Wie Tab. 1 zeigt, nehmen kleinere Populationen wesentlich rascher ab als größere. Eine interessante Ausnahme von dieser Regel wurde aber aus dem Fichtelgebirge bekannt (BACHMANN 1991, HERTEL & BRAUN pers. Mitt.), wo eine Kleinpopulation während der letzten 20 Jahre kontinuierlich zunahm, möglicherweise im Gefolge von Waldschäden, die in der Hochlage die einst geschlossenen Fichtenbestände auflockerten (Abb. 2 und 3). So entstand ein Mosaik von Altholzinseln, Verjüngungsflächen, Gras- und Heidelbeerwüchsen auf Lichtungen und Blößen. Die gegenwärtige Situation ist allerdings äußerst labil. Der zur Zeit praktizierte flächenhafte Unterbau der Fichtenaltholzbestände

mit Laubholzarten kann bereits in wenigen Jahren zum Populationsrückgang führen.

Das Beispiel zeigt aber, daß eine Population von weniger als 40 adulten Auerhühnern, die langjährig von anderen Vorkommen isoliert war, nach einer „Flaschenhals-Situation“ zur Wiederrücknahme gelangen kann, wenn die Waldstruktur – in diesem Fall paradoxerweise durch Waldschäden bedingt – für die Art günstiger wird.

Die umgekehrte Situation wurde in Thüringen festgestellt: Wie Abb. 4 zeigt, nahm die Populationsgröße von etwa 300 (1970) auf nur noch 30 adulte Vögel (1990) ab. Gleichzeitig schrumpfte die Arealgröße von 1200 auf 300 km<sup>2</sup> – das Auerhuhn verließ zunächst die peripheren Arealteile. Die noch besiedelten Räume liegen im Zentrum des früher weit größeren Areals. Die Fragmentierung der Lebensräume durch Übernutzung der Altholzbestände im Kahlschlagbetrieb (Abb. 5 und 6) dürfte der entscheidende Grund des Rückgangs sein (KLAUS 1991a).

Ein Vergleich von Reproduktionsdaten aus Perioden mit hoher (ca. 240 Vögel 1973) und niedriger (75 In-

**Tab.1: Halbwertzeiten (tH) abnehmender Auerhuhnpopulationen.**

Gebiet	Populationsgröße	Jahr	tH	Zitat
Schweiz <sup>1)</sup>	1100 (1970),	600 (1986)	16	MARTI (1986)
Nordschwarzwald <sup>1)</sup>	250 (1971),	125 (1983)	12	ROTH & SUCHANT (1990)
Böhmerwald	300 (1975),	150 (1985)	10	KUCERA (pers. Mitt.)
Thüringen	300 (1970),	150 (1978)	8	KAUS et. al. (1985)
Thüringen	80 (1985),	40 (1989)	4	KLAUS (1991)
Sachsen <sup>2)</sup>	32 (1969),	16 (1963)	3	KLAUS & AUGST (1994)

1) Balzende Hähne

2) Sächsische Schweiz

**Tab. 2: Vergleich zweier Perioden mit hohem und niedrigem Auerhuhnbestand (Daten aus dem gesamten Auerhuhnareal Thüringens).**

Zeitintervall	1971 – 1975	1976 – 1985
Mittlere Gelegegröße	7,6 ± 1,3 (n=14)	7,5 ± 0,5 (n=13)
Schlupfrate (%)	94,6 ± 7,4 (=9)	91,3 ± 12,7 (n=7)
Nestzerstörung (%) <sup>1)</sup>	35,3 (=6)	66,7 (n=10)
Geschlechtsverhältnis ♀/♂ im Gesperre (Sept.)	1,0 ± 0,2 (=8)	2,2 ± 0,8 (n=11)
Geschlechtsverhältnis ♀/♂ <sup>3)</sup> Aldulte zur Blazzeit <sup>2)</sup>	1,1 ± 0,1 (=5)	1,8 ± 0,2 (n=4)

1) Ursachen der Nestzerstörung: Wildschwein 31 %, Fuchs und Marderartige 44 %, Krähenvögel 6 %, Mensch 19 %

2) Berechnet für die Periode 1980 – 1985

3) Adulte zur Balz

dividuen 1982) Populationsgröße wird in Tab. 2 gegeben. Mittlere Gelegegröße und Schlupferfolg sind in beiden Zeitintervallen nicht signifikant verschieden.

Prädation, besonders Gelegezerstörung durch Beutegreifer war aber bei geringerer Populationsgröße wesentlich höher (KLAUS 1984). Die Änderung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Hennen wird durch Lebensraumverschlechterung und/oder Zunahme anthropogener Störungen erklärt, wodurch Hahnenküken eine höhere Mortalität zeigen als Hennenküken (WEGGE 1980).

## Birkhuhn

Birkhühner sind mobiler als Auer- und Haselhuhn. Trotzdem sind die Wohngebiete relativ klein. Im Aletschgebiet der Alpen betrug z. B. das langfristig benutzte Winterwohngebiet einer Gruppe von 10 Hähnen nur 105 ha (MARTI 1985). Die Dispersion junger Birkhühner untersuchte WILLEBRAND (1988) in Schweden mittels Telemetrie. Hennen entfernten sich im Mittel 6,3 km, Hähne noch weniger weit vom Schlupfort. Die größten Ortsbewegungen bringender Vögel betragen in Skandinavien 20–26 km (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1973). Besonders in den Fichtenforsten der Gebirge ist das Birkhuhn außerordentlich seßhaft (PORKERT, pers. Mitt.). Aus diesen Daten kann der Schluß gezogen werden, daß auch



**Abb. 3:** Immissionsbedingte Waldschäden formten den Auerhuhnlebensraum im Fichtelgebirge: Geschlossene Fichten-Monokulturen wurden aufgelockert, Mosaik von Gras- und Heidelbeerflächen wechseln mit Altholz- und Verjüngunginseln ab. (Foto S. Klaus).

Birkhuhnpopulationen in genetische Isolation geraten können, wenn die Entfernung zu anderen Subpopulationen 30 km übersteigt. Beispiele für isolierte Kleinpopulationen des Birkhuhns in Ostdeutschland sind in Abb. 7 dargestellt: Im Osterzgebirge leben 40–60 Vögel, in der Rhön ca. 60, im Thüringer Wald ca. 40. Weitere isolierte Populationen leben auf Truppenübungsplätzen – in Ohrdruf ca. 20, in der Colbitz-Letzlinger Heide 30, in der Muskauer Heide ca. 100 (Abb.11).

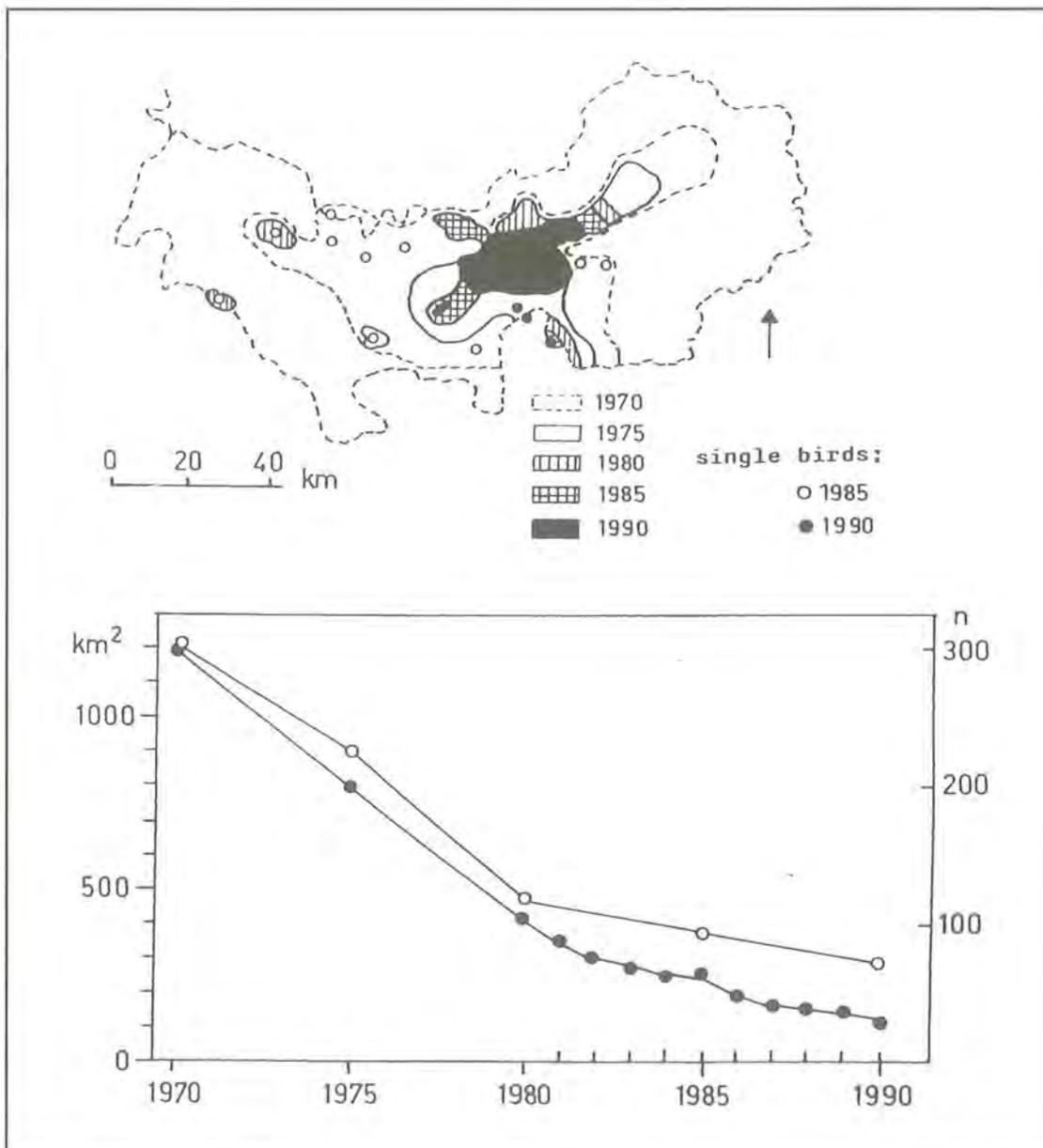
Im Kamm des Thüringer Waldes ergab sich eine interessante Entwicklung nach 1946, als ein Orkan und in dessen Folge Brände und Borkenkäferkalamitäten auf etwa 20000 ha Kahlfelder in den Fichtenforsten erzeugten. Birkhühner lebten vorher nur in geringer Zahl im Umfeld der wenigen Hochmoore (Abb. 10 a). Auf den Kahlfelder wurden zunächst Ersatzwälder aus Eberesche (*Sorbus aucuparia*) und Birke (*Betula pubescens*) gegründet. Nach wenigen Jahren bedeckten solche Sukzessionswälder im Wechsel mit Fichtenverjüngungsinseln und ausgedehnten Gras- und Heidelbeerflächen das Kammgebiet (Abb. 10 b).

Abb. 8 zeigt die Zunahme des Birkhuhnbestands von 10 (1945) auf mehr als 300 (1968).

Gleichzeitig dehnte sich das besiedelte Areal von 4000 ha auf ca. 120000 ha aus. Die expandierende Population begann auch tiefere Lagen, Wiesen, Felder und Kahlschläge zu besiedeln und dehnte sich bis ins Thüringer Schiefergebirge und in den Frankenwald aus.

Durch das Hochwachsen der neu gegründeten Fichtenkulturen und den Aushieb der Weichlaubhölzer als wichtigste Winternahrung des Birkhuhns verschlechterten sich die einst optimalen Habitate so, daß nach 25-jähriger Zunahme ein rapider Bestandsrückgang einsetzte. 1990 wurde etwa der Ausgangsbestand von 1945 wieder erreicht. Die kleinflächigen Hochmoore des Kammgebiets sind auch heute wieder letzte Rückzugsgebiete der Subpopulation.

Es gibt weitere Beispiele dafür, daß das Birkhuhn langfristig in kleinen Restpopulationen auszuharren vermag, bis durch günstige Umweltbedingungen ein



**Abb. 4:** Veränderung des Thüringer Auerhuhnareals (oben) in 5-Jahres-Intervallen. Unten: Abnahme adulter Vögel (●) und Schrumpfung der Arealfläche (o, km²).



**Abb. 5:** Die durch langjährige Streunutzung entstandenen Sekundärhabitats (Heidelbeerkiefern-Forsten) wandeln sich allmählich wieder in laubholzreiche Mischwälder um (Saale-Sandsteinplatte, Foto S. Klaus).



**Abb. 6:** Fragmentierung der Auerhuhnlebensräume durch Kahlschlagsbetrieb im Thüringer Schiefergebirge. (Foto S. Klaus).

Populationswachstum ausgelöst wird. So nahm die Art im Erzgebirge in den siebziger Jahren im Gefolge der Waldschäden rapide ab. Der Ersatz der früheren Fichtenmonokulturen durch Weichlaubhölzer im Wechsel mit offenem Grasland und Heidelbeerflächen führte nach 1980 zu einem Populationsanstieg

(Abb. 12), der bis heute andauert. Auch auf Truppenübungsplätzen Österreichs, Böhmens und Deutschlands leben isolierte Kleinpopulationen des Birkhuhns (zwischen 30 und 200 Individuen), die im Verlaufe von Jahrzehnten nicht abnahmen (HÜPPOP et al. 1988, KLAUS et al. 1990, HOFMANN et al. 1992, BUFKA, CHERVENY, HERTEL, SCHMALZER, pers. Mitt.) oder die von kleinen Gründerpopulationen ausgehend sogar zunahm (BROZIO 1990, SCHWARZ-

MANN 1992). Weitere Beispiele für zunehmende Kleinpopulationen des Birkhuhns stammen aus Aussetzungsexperimenten, die HÖLZINGER (1980) dokumentierte: So wurden im Pfunger Ried, wo die Art 1837/38 ausstarb, 1889 schwedische Wildfänge (18 Hähne, 36 Hennen) ausgesetzt. Im gleichen Jahr wurden sechs Bruten mit 42 Jungen bestätigt und bereits im April 1892 150 Birkhühner gezählt. Das Vorkommen hielt sich immerhin bis 1967.

Im Dornacher Ried genügten offenbar drei Hähne und 6 Hennen (ebenfalls schwedische Wildfänge) als Gründerpopulation (BERTSCH 1918). Die zunehmende Population hielt sich dort bis 1945. Diese Beispiele zeigen, daß auch sehr kleine Gründerpopulationen freigelassener Wildfänge von Rauhuß-

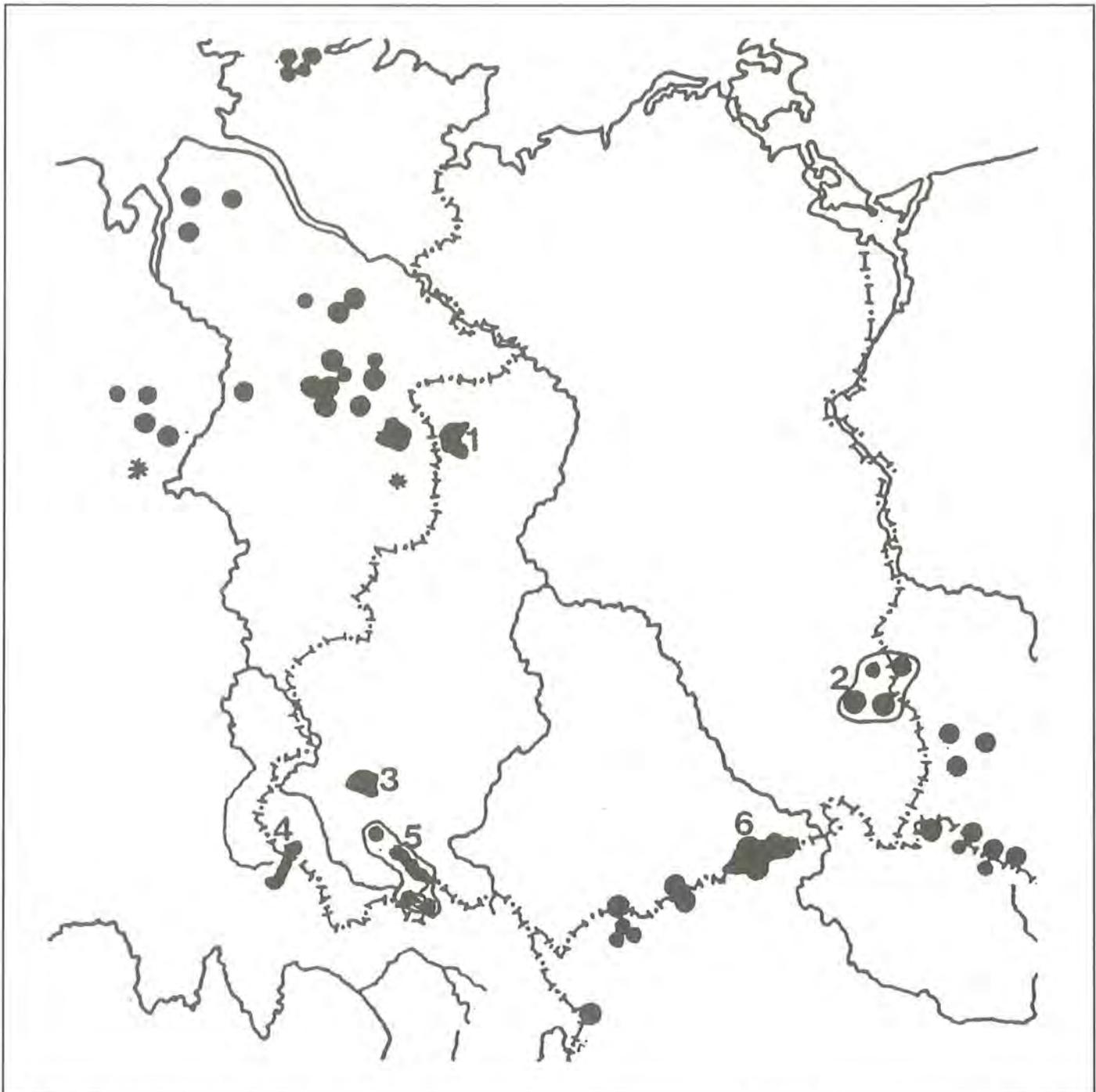


Abb. 7: Birkhuhnverbreitung in der ehemaligen DDR und angrenzender Gebiete Niedersachsens, Bayerns, Böhmens und Polens (nach KLAUS 1991 b). Populationen, die mehr als 30 km voneinander entfernt sind, sind mit Nummern bezeichnet: 1 Colbitz-Letztlinger Heide, 2 Muskauer Heide, 3 TÜP Ohrdruf, 4 Rhön, 5 Thüringer Wald, 6 Osterzgebirge.

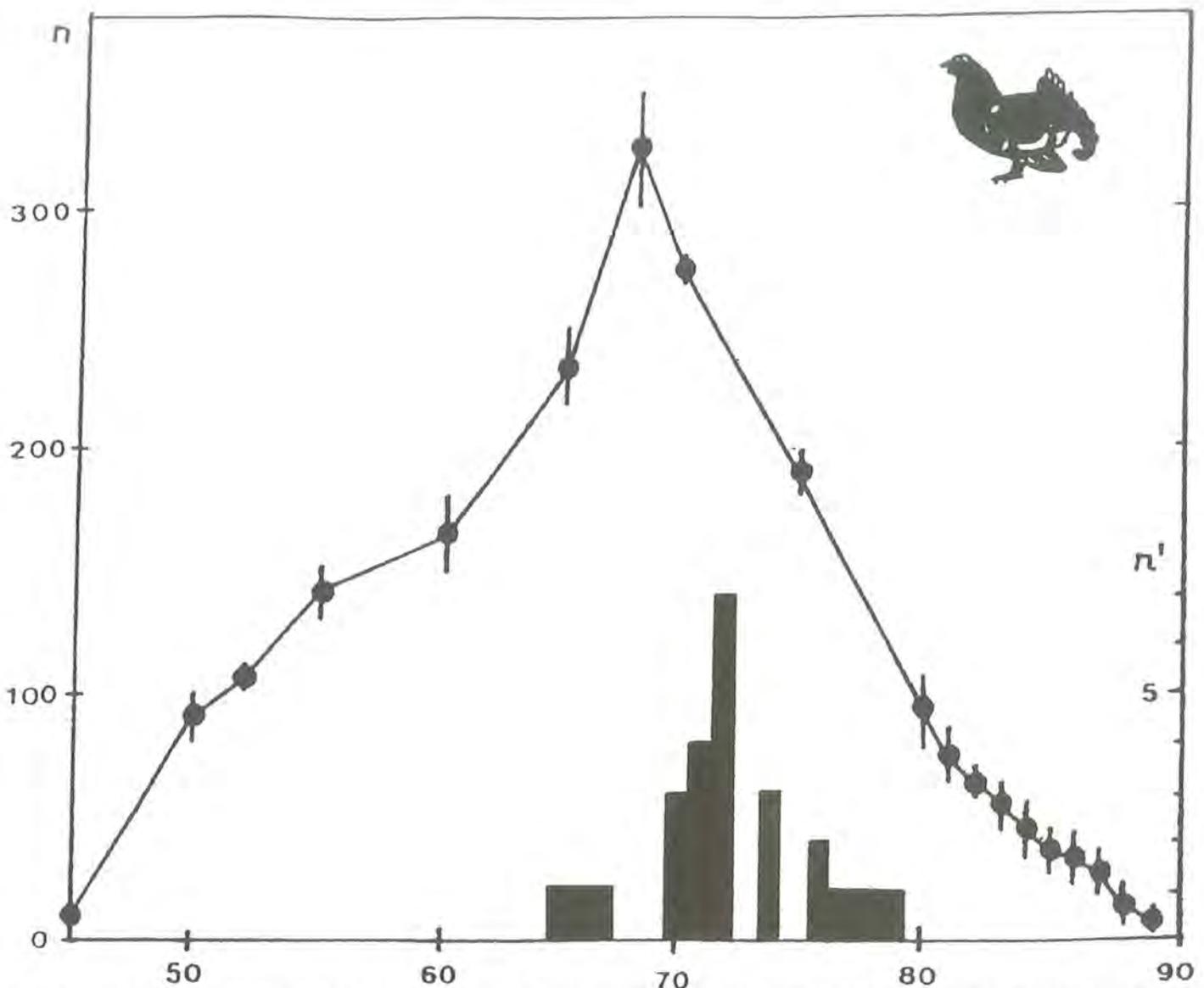


Abb. 8: Birkhuhnbestandsentwicklung im Thüringer Wald (●, Balzzeitzählungen, n linke Ordinate) und durch Beutegreifer verursachte Verluste (Säulen, n', rechte Ordinate), nach KLAUS et al. 1991c).

hühnern zu Populationswachstum und langfristigem Überleben führen können, wenn die entsprechenden Lebensräume günstig sind.

### Haselhuhn

In Deutschland bestehen noch zwei relativ kleine isolierte Haselhuhn-Populationen – eine stark abnehmende im Schwarzwald (30–50 Paare, ASCH, SUCHANT, pers. Mitt., Abb. 15) und eine etwas größere im Rheinischen Schiefergebirge (ca. 120 Paare, SCHMIDT, pers. Mitt.). Eine weitere, stabile Population besiedelt den Bayerischen und Böhmerwald (SCHERZINGER 1976) und umfaßt mehr als 2000 Paare (Abb. 14). Das Haselhuhn ist am seßhaftesten unter den europäischen Tetraoniden: 90 % aller markierten Vögel entfernten sich nicht weiter als 1 km vom Markierungsort (BERGMANN et al. 1982). Neue Ergebnisse von SWENSON (unveröff.), an besonderen Wildvögeln in Schweden erhalten, zeigten, daß Haselhühner offene Flächen meiden, sobald diese breiter als 150 m sind. Das macht das Haselhuhn zu

einem idealen Objekt für das Studium von Inselhabitaten und isolierten Kleinpopulationen von Vögeln.

Eine künstlich gegründete Haselhuhnpopulation (aus gezüchteten Tieren) breitet sich zur Zeit im SW-Harz aus. Auch hier geht das Vorkommen auf eine relativ kleine, genetisch homogene Gründerpopulation zurück. Solche Kleinpopulationen sollten künftig bezüglich ihrer Bestandsentwicklung und Reproduktionsdaten (Gelegegröße, Befruchtungs- und Schlupfrate, Jugendmortalität usw.) gründlich untersucht werden.

### Schlußfolgerungen

Beim Auerhuhn scheint die Bestandsabnahme umso rascher zu erfolgen, je kleiner die Subpopulation ist (Tab. 1). Andererseits zeigt das Beispiel aus dem Fichtelgebirge, daß auch eine isolierte Kleinpopulation nach langjähriger Depression wieder zunehmen kann, wenn sich die Habitatstruktur verbessert (Abb. 2). In Thüringen sanken im Verlaufe der Bestandsabnahme weder Eizahl, noch Befruchtungs-

oder Schlupfrate (Tab. 2), also Parameter, die auf eine mögliche Inzuchtdepression hinweisen können. Hingegen nahmen Nestverluste und Kükenmortalität durch steigende Prädation zu (KLAUS 1984).

Auch das Birkhuhn ist befähigt, in Kleinpopulationen ungünstige ökologische Bedingungen längerfristig zu überdauern und nach einer „Flaschenhalssituation“ relativ rasch zuzunehmen, wie es für Pionierarten (R-Strategen) typisch ist. Das geschieht in der Regel nach „Katastrophen“ wie Windwurf, Brand, Insektenkalamität und/oder immissionsbedingten Waldschäden (SCHULENBURG 1992). In Thüringen nahm die Populationsgröße in nur fünf Jahren um den Faktor zehn zu (KLAUS et al. 1991c). Eine ähnlich explosive Zunahme des Birkhuhnbestands schildert SPERBER (1980), die auf eine massenhafte Vermehrung des Kiefernspanners im Nürnberger Reichswald zurückging. Optimale Habitatqualität und günstige Ernährungsbedingungen im Gefolge von Bränden (Anreicherung von Spurenelementen in Nahrungspflanzen) und Insektenmassenvermehrung (leicht erreichbare

Kükennahrung) sind dafür die möglichen Ursachen. Es ist durchaus möglich, daß in seltenen Fällen Einzelindividuen längere Wanderungen durchführen als in der Literatur beschrieben. Auf diese Weise ist genetischer Austausch zwischen isolierten Subpopulationen möglich. Da aber nach Ring- und Telemetriestudien fernwandernde Vögel nur wenige % der Population ausmachen, muß man von einer relativ weitgehenden genetischen Isolation der hier beschriebenen Kleinpopulationen ausgehen.

Das extrem seßhafte Haselhuhn gerät besonders rasch in genetische Isolation, sobald Waldinseln durch offene Landschaft voneinander getrennt sind. Auch in geschlossenen Wäldern legen Haselhühner nur kurze Entfernungen zurück (SWENSON 1991). Die Entwicklung verschiedener Subspecies dieser Art in Mitteleuropa (BAUER 1960) resultiert möglicherweise aus dieser Besonderheit.

Alle drei Raufußhuhnarten sind in Mitteleuropa in isolierte Populationen zersplittert. Es gibt Beispiele

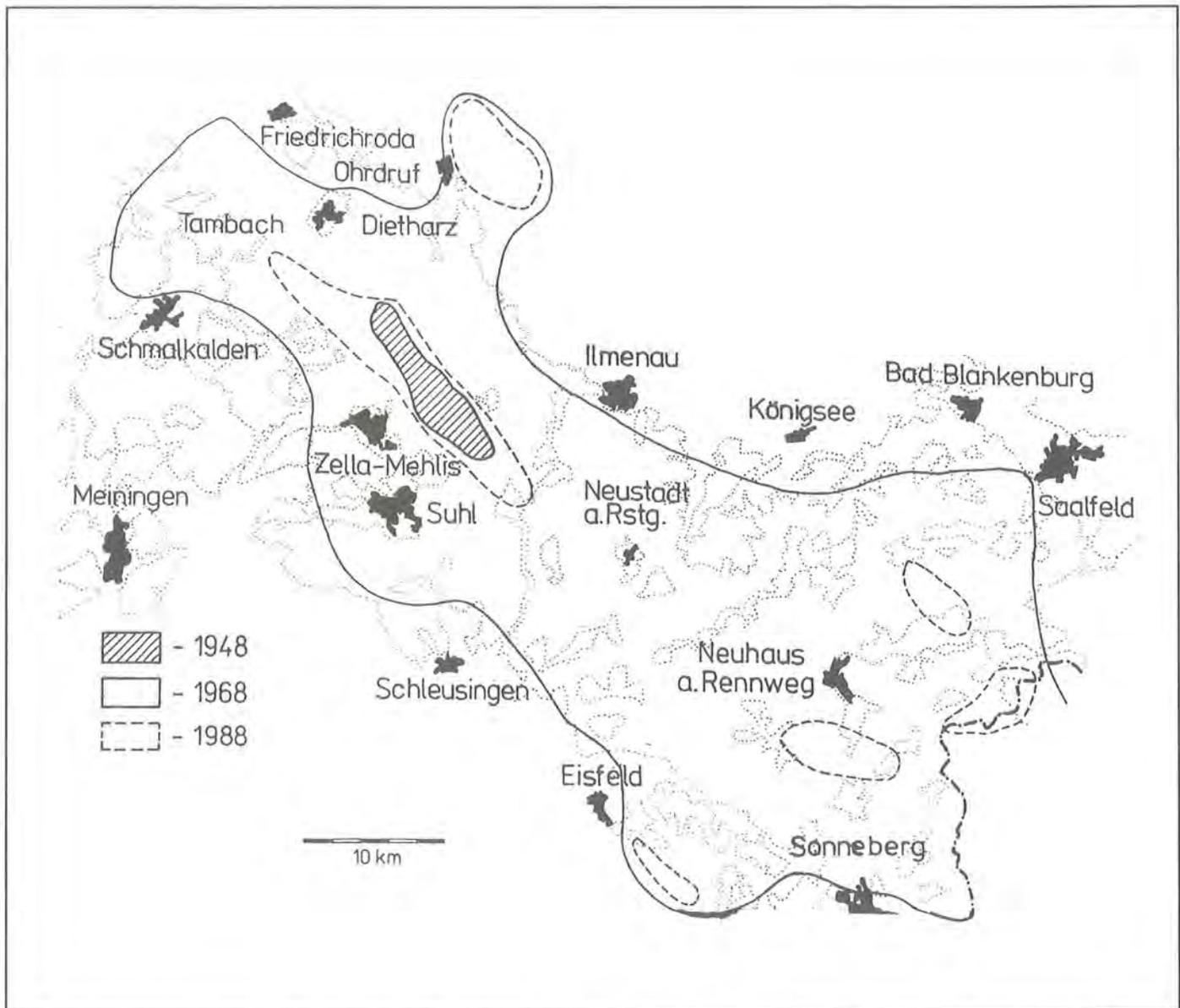


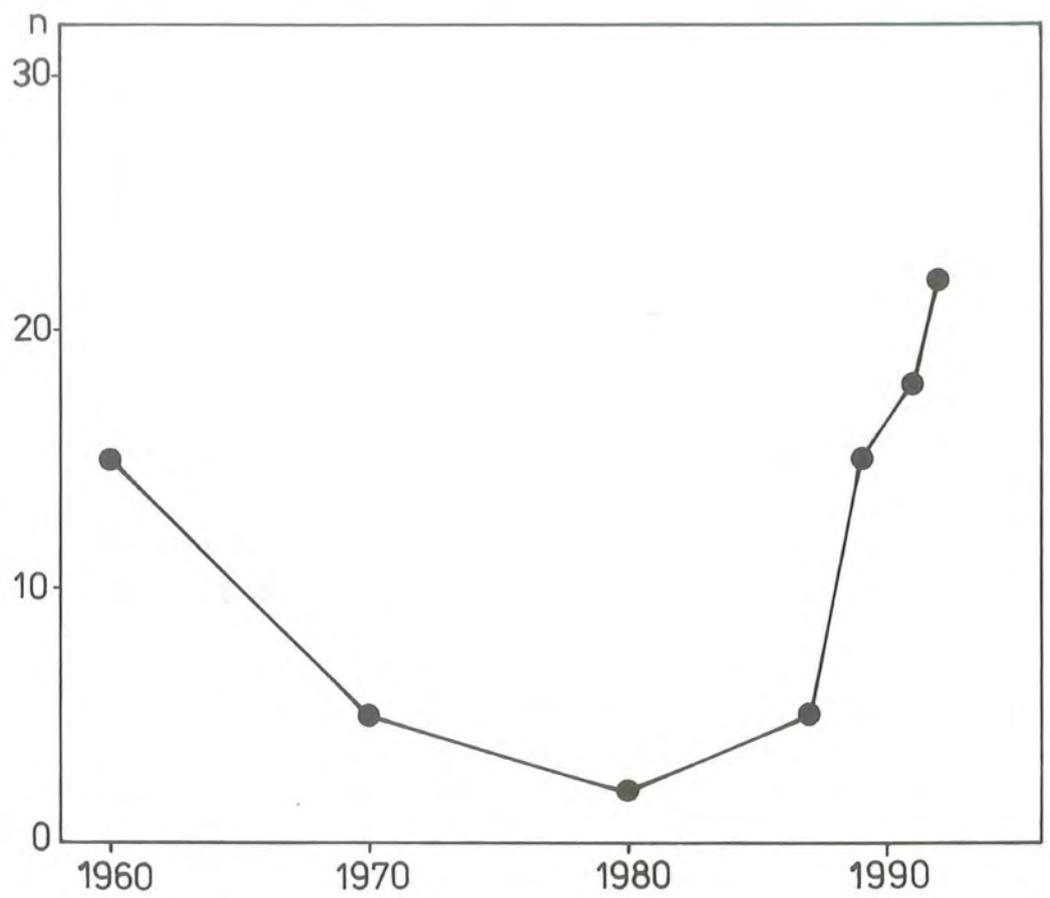
Abb. 9: Ausdehnung und Schrumpfung des vom Birkhuhn besiedelten Areals (KLAUS et al. 1991c): schraffiert, Areal 1948, — Areal zur Zeit des Populationsmaximums 1968, --- Zentren der heutigen Verbreitung.



**Abb. 10:** Birkhuhnlebensräume im Kammgebiet des Thüringer Waldes: oben: Beerbergmoor 1965, Foto H. Schlüter; unten: durch Windwürfe entstandene Offenlandschaft, die den Strukturen an der oberen Waldgrenze ähnelt (1. 8. 1960, Oberer Schmücker Graben, Foto H. Schlüter).



**Abb. 11:** Birkhuhnlebensräume auf militärischen Übungsplätzen zeichnen sich u. a. durch ihren Reichtum an Sukzessionswäldern aus, die nach Bränden aufwuchsen: oben: TÜP Ohrdruf; unten: TÜP Muskauer Heide. (Foto S. Klaus).



**Abb. 12:**  
 Ab- und Wiederzunahme  
 einer Birkuhnpopulation  
 im Osterzgebirge  
 (SCHULENBURG 1991  
 und unveröff.).



**Abb. 13:** Birkuhnl Lebensräume auf dem Erzgebirgskamm: nach dem Einschlag der geschädigten Fichtenforsten wachsen laubholzreiche Sukzessionswälder auf. (Foto S. Klaus).

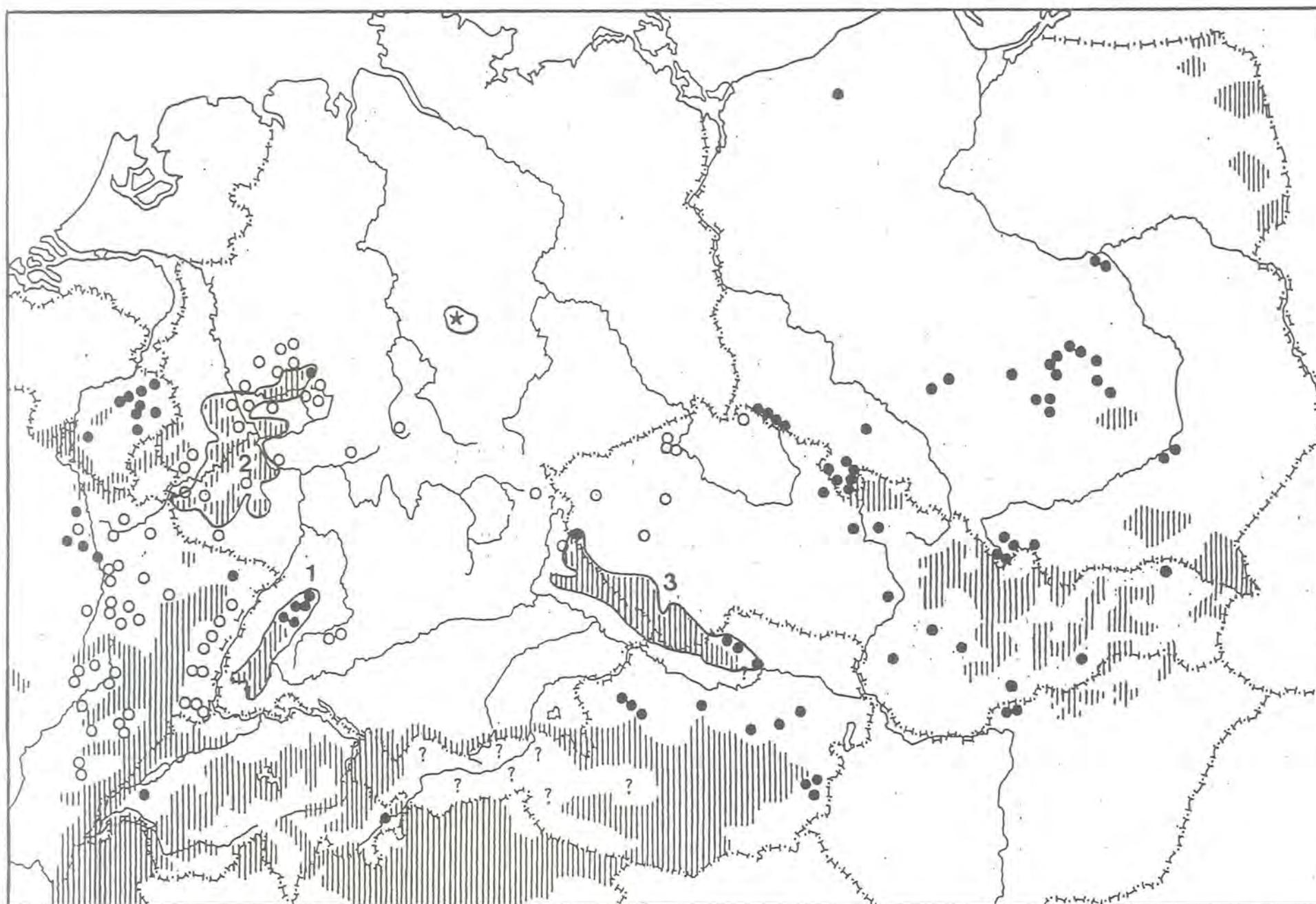


Abb. 14: Isolierte Haselhuhnpopulationen in Mitteleuropa: 1 Schwarzwald, 2 Rheinisches Schiefergebirge, 3 Bayerischer-/Böhmerwald. Symbole: schraffiert: geschlossene Besiedlung, ● 1990/91 noch nachgewiesen o nach 1970 ausgestorben, Stern: Wiederansiedlungsgebiet Harz (nach BERGMANN et al. 1982 und unveröff. Daten).



**Abb. 15:** Haselhuhnlebensraum im Mittleren Schwarzwald: laubholzreiche Mischbestände und sog. Weidfeld-Sukzessionen bilden Zentren der heutigen Verbreitung. (Foto S. Klaus).

für langsames oder schnelles Aussterben einzelner Subpopulationen aber auch Beispiele für kontinuierliche Wiederzunahme langfristig isolierter Kleinpopulationen nach Verbesserung der Habitatsituation. Das gibt dem Naturschützer Grund zur Sorge aber auch Hoffnung: Wir können die verbliebenen Restpopulationen leicht verlieren! Es ist aber auch möglich, durch großflächige Maßnahmen der Habitatverbesserung aus den verbliebenen Populationsresten wieder lebensfähige Populationen aufzubauen. Der Nachweis, daß dabei genetische Probleme (Inzuchtdepression, zu geringe genetische Variabilität eine Schranke darstellen, ist bei Rauhfußhühnern bisher nicht erbracht.

## Danksagung

Für Diskussionen und hilfreiche Kritik bin ich Hans-Heiner Bergmann, Herrmann Remmert †, Jon Swenson und Wolfgang Scherzinger dankbar. Diese Arbeit wurde vom Fonds der Chemischen Industrie gefördert.

Anschrift des Autors:  
Dr. Siegfried Klaus  
Thüringer Landesanstalt für Umwelt  
Prüssingstraße 25  
07745 Jena-Göschwitz

# Literaturverzeichnis

- BACHMANN, J. (1991): Das Auerhuhn im Fichtelgebirge am Beispiel des Ochsenkopfes. Diplomarbeit Weihenstephan.
- BAUER, K. (1960): Variabilität und Rassengliederung des Haselhuhns (*Tetrastes bonasia*) in Mitteleuropa. – Bonner zool. Beitr. 11, 1–18.
- BERGMANN, H.-H., KLAUS, S., MÜLLER, F. & WIESNER, J. (1982): Das Haselhuhn. Wittenberg-Lutherstadt.
- BERGMANN, H.-H., ELSTRODT, W., KÖRNER, S. & KÜNNE, H.-J. (1991): Ein Versuch der Wiederansiedlung des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*), Bedingungen und Methoden. In: Die Lohhecken des Öslings und das Haselhuhn. Seminarbericht Luxemburg.
- BERTSCH, K. (1918): Das Birkhuhn in Oberschwaben. – Orn. Monatber. 26, 142–144.
- BROZIO, F. (1990): Die Flachlandpopulation des Birkhuhn (*Tetrao tetrix* L.) im Kreis Weißwasser. – Abh. Berichte Naturkd. Mus. Görlitz 64, 93–98.
- GJERDE, I., WEGGE, P., PETERSEN, O. & SOLBERG, G.E. (1984): Home range and habitat use of a local capercaillie population during winter in SE-Norway. In: T. LOVEL (ed.), Grouse, Suffolk, p. 247–260.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U., BAUER, K.M. & BEZZEL, E. (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5, Galliformes und Gruiformes, Frankfurt/Main.
- HAARSTICK, K.-H. (1979): Erfahrungen bei der Haltung und Aufzucht von Auerwild (*Tetrao urogallus* L.) in der Aufzuchtstation im Staatlichen Forstamt Lonau/Harz. – Z. Jagdwiss. 25, 167–177.
- HAARSTICK, K.-H. (1992): Die Wiedereinbürgerung des Auerhuhns im Harz – ein Beitrag der Niedersächsischen Landesforstverwaltung zum Artenschutz. – Naturschutzreport 4, 95–102.
- HÖLZINGER, J. (1980): Der Untergang des Birkhuhns *Lyrurus tetrix* in Baden-Württemberg und dessen Ursachen. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. Würt. 16, 123–134.
- HOFMANN, P., KÜSSNER, J. & BELLSTEDT, R. (1992): Voruntersuchungen zur Bedeutung des Truppenübungsplatzes Ohrdruf in Thüringen als Lebensraum bestandsbedrohter Tierarten. – Artenschutzreport H. 2, 60–66.
- HÜPPOP, O., WALTHER, K., HOLZAPFEL, C., VIDAL, S. & WILKENS, H. (1988): Isolierte Vorkommen des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide“: Verhalten, Gefährdung, Schutz und Pflegevorschläge. – Verh. naturw. Ver. Hamburg 30, 319–343.
- KLAUS, S. (1984): Predation among Capercaillie in a reserve in Thuringia. In: T. LOVEL (ed.), Grouse, Suffolk, p. 334–346.
- KLAUS, S. (1991a): Effects of forestry on grouse populations: Case studies from the Thuringian and Bohemian forests, Central Europe. – Ornith. Scand. 22, 218–224.
- KLAUS, S. (1991b): Bestandssituation, Rückgangsursachen und Schutz der Rauhußhühner in der ehemaligen DDR. – Ber. Dt. Sek. Intern. Rat Vogelschutz 30, 107–116.
- KLAUS, S., SEIBT, E. & BOOCK, W. (1991): Zur Ökologie des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) im mittleren Thüringer Wald. – Acta ornithoecol. 2, 211–229.
- KLAUS, S., BOOCK, W., GÖRNER, M., SEIBT, E. WENNRICH, W. (1985): Zur Bestandssituation des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*) in Thüringen. – Veröff. Mus. Gera II, 94–100.
- KLAUS, S., ANDREEV, A.V., BERGMANN, H.-H., MÜLLER, F., PORKERT, J. & WIESNER, J. (1989): Die Auerhühner. Wittenberg-Lutherstadt.
- KLAUS & AUGST (1994): Das Aussterben des Auerhuhns *Tetrao urogallus* L. im Elbsandsteingebirge. Beitr. Tierwelt Elbsandsteingeb., M. 2: 18–46
- MARTI, C. (1985): Unterschiede in der Winterökologie von Hahn und Henne des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Aletschgebiet (Zentralalpen). – Orn. Beob. Bern 82, 1–30.
- MARTI, C. (1986): Verbreitung und Bestand des Auerhuhns *Tetrao urogallus* in der Schweiz. – Orn. Beob. Bern 83, 67–70.
- MÜLLER, F. (1974): Territorialverhalten und Siedlungsstruktur einer mitteleuropäischen Population des Auerhuhns, *Tetrao urogallus major* C. L. Brehm. Dissertation Marburg.
- ROTH, K. & SUCHANT, H. (1990): Bestandsentwicklung des Auerwilds in Baden-Württemberg. In: Auerwild in Baden-Württemberg – Rettung oder Untergang. Stuttgart.
- ROLSTAD, J. (1989): Habitat und range use of capercaillie *Tetrao urogallus* L. in south central scandinavian boreal forests. Dissertation As-NLH.
- ROMANOV, A.N. (1988): Gluchar. Moscow (Russ.).
- RYAN, P. G. & SIEGFRIED, W. R. (1993): The variability of small populations of birds: an empirical investigation of vulnerability.
- SCHERZINGER (1976): Rauhußhühner. – Schriftenreihe Nationalpark Bayerischer Wald, H. 2.
- SCHULENBURG, J. (1992): Zur Bestandsentwicklung des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) in einem immissionsbelasteten Gebiet des östlichen Erzgebirges. – Artenschutzreport I, 47–51.
- SCHWARZMANN, P. (1992): Zu einem Vorkommen des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) bei Gotha. – Abh. Ber. Museum Natur Gotha 17, 99–104.
- SHAFFER, M. L. (1981): Minimum population sizes for species conservation. – BioScience 31, 131–134.
- SPERBER, G. (1980): Die Reichswälder bei Nürnberg – aus der Geschichte des ältesten Kunstforstes. – Mitt. Staatsforstverw. Bayerns. Nürnberg, p. 114–122.
- STORCH, J. (1993): Habitat use and spacing in relation to forest fragmentation patterns. Dissertation München.
- SWENSON, J. (1991): Is the Hazel Grouse a poor disperser?. – Transaction Int. Union Game Biol. Congr. 20, 347–352.
- SWENSON, J. & ANGELSTAM, P. (1993): Habitat separation by sympatric forest grouse in Fennoscandia in relation to forest succession. – Canad. J. Zool 71 : 1303–1310.
- WEGGE, P. (1980): Distorted sex ratio among small broods in a declining capercaillie population. – Ornith. Scand. 11, 106–109.
- WEGGE, P. & LARSEN, B. B. (1987): Spacing of adult and subadult common capercaillie during the breeding season. Auk 104, 481–490.
- WILLEBRAND, T. (1988): Demography and ecology of a Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) population. Dissertation Univ. Uppsala.

In der Reihe der Forschungsberichte sind erschienen:

- Nr. 1 G. Enders  
**Theoretische Topoklimatologie**
- Nr. 2 R. Bochter, W. Neuerburg, W. Zech  
**Humus und Humusschwund im Gebirge**
- Nr. 3 Herausgeber Nationalparkverwaltung  
**Zur Situation der Greifvögel in den Alpen**
- Nr. 4 G. Enders  
**Kartenteil: Theoretische Topoklimatologie**
- Nr. 5 O. Siebeck  
**Der Königssee  
Eine limnologische Projektstudie**
- Nr. 6 R. Bochter  
**Böden naturnaher Bergwaldstandorte  
auf carbonatreichen Substraten**
- Nr. 7 Herausgeber Nationalparkverwaltung  
**Der Funtensee**
- Nr. 8 H. Schmid-Heckel  
**Zur Kenntnis der Pilze in den Nördlichen  
Kalkalpen**
- Nr. 9 R. Boller  
**Diplopoden als Streuzersetzer in einem  
Lärchenwald**
- Nr. 10 E. Langenscheidt  
**Höhlen und ihre Sedimente in den  
Berchtesgadener Alpen**
- Nr. 11 Herausgeber Nationalparkverwaltung  
**Das Bärenseminar**
- Nr. 12 H. Knott  
**Geschichte der Salinenwälder von  
Berchtesgaden**
- Nr. 13 A. Manghabati  
**Einfluß des Tourismus auf die  
Hochgebirgslandschaft**
- Nr. 14 A. Spiegel-Schmidt  
**Alte Forschungs- und Reiseberichte  
aus dem Berchtesgadener Land**
- Nr. 15 H. Schmid-Heckel  
**Pilze in den Berchtesgadener Alpen**
- Nr. 16 L. Spandau  
**Angewandte Ökosystemforschung im  
Nationalpark Berchtesgaden**
- Nr. 17 W. Berberich  
**Das Raum-Zeit-System des Rotfuchses**
- Nr. 18 U. Mäck, R. Bögel  
**Untersuchungen zur Ethologie und  
Raumnutzung von Gänse- und Bartgeier**
- Nr. 19 B. Dittrich, U. Hermsdorf  
**Biomonitoring in Waldökosystemen**
- Nr. 20 F. Kral, H. Rall  
**Wälder – Geschichte, Zustand, Planung**
- Nr. 21 M. Klein, R.-D. Negele, E. Leuner, E. Bohl,  
R. Leyerer  
**Fischbiologie des Königssees:  
Fischereibiologie und Parasitologie**
- Nr. 22 W. Traunspurger  
**Fischbiologie des Königssees:  
Nahrungsangebot und Nahrungswahl  
Bd. I**
- Nr. 23 R. Gerstmeier  
**Fischbiologie des Königssees:  
Nahrungsangebot und Nahrungswahl  
Bd. II**
- Nr. 24 W. Hecht, M. Förster, F. Pirchner  
R. Hoffmann, P. Scheinert, H. Rettenbeck  
**Fischbiologie des Königssees:  
Ökologisch-genetische Untersuchungen  
am Seesaibling und Gesundheitsstatus  
der Fische**
- Nr. 25 G. Hofmann  
**Klimatologie des Alpenparks**
- Nr. 26 K. Rösch  
**Einfluß der Beweidung auf die Vegetation  
des Bergwaldes**
- Nr. 27 H. Remmert, P. G. Rey, W. R. Siegfried,  
W. Scherzinger, S. Klaus  
**Kleinstmögliche Populationen bei Tieren**

Zu beziehen über die  
Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Doktorberg 6, D-83471 Berchtesgaden

