

# Zur Gültigkeit der Inseltheorie bei Festland-Ökosystemen - eine kritische Betrachtung für den Naturschutz

ANSELM KRATOCHWIL

**Abstract: On the validity of the "island theory" in land ecosystems  
- a critical evaluation for nature conservation**

With its application also to land ecosystems, the "island theory" has considerably influenced the practical nature conservation and the landscape planning. After a short characterization of the central points of the MACARTHUR-WILSON theory, its range of validity, its applicability for terrestrial habitat islands, as well as its practical and current importance are investigated. Numerous criticisms substantiate its merely limited applicability also to land ecosystems, moreover there are several counter-hypotheses, among especially those with a deterministic reasoning reveal the weak points of the MACARTHUR-WILSON theory. To sum up it can be said that the species-area relationship is as a rule determined by the habitat diversity, that the effect of separation is species-specific and has therefore to be assessed differently, and that the change of species is usually a consequence of an altered environment and not a system-inherent stochastic process. The MACARTHUR-WILSON theory is formulated in a too general way, the parameters are greatly simplified, thus its application in nature conservation seems rather pointless. Examples of studies of e.g. such "island-like" distributed relict coenoses separated for centuries in the north-west German lowlands (coenoses of former grazed pasture woodlands) are presented and the effect of the recent "cross-linkage" of former woodland fragments, the dispersal ability of species, the effect of the isolation on the genetic differentiation and genetic variability as well on the morphometric differentiation of population are discussed. The "island theory" has lost some of its importance due to the metapopulation concept, although the latter is at present exposed to increased criticism as to its practical application in the field of nature preservation.

## 1. Einleitung

Biologen und Geographen haben sich seit den grundlegenden Werken von CHARLES DARWIN (1859), dem Botaniker JOSEPH DALTON HOOKER (1847) und dem Tiergeographen ALFRED RUSSELL WALLACE (1880, 1881) immer wieder mit "Insel-Phänomenen" beschäftigt, sind Inseln doch durch ihre Abgrenzbarkeit (scheinbar) überschaubare Objekte (CARLQUIST 1974, VITOUSEK et al. 1995). Die wohl wichtigsten Belege für die Evolutionsbiologie entstammen Untersuchungen aus dem Bereich ozeanischer Inseln, so z.B. über die Radiation der Darwinfinken (Geospizinae) auf den Galapagos-Inseln (LACK 1947) oder die der Kleidervögel (Drepanidinae) und Taufliegen (Drosophilidae) von Hawaii

*Vegetationsökologie von Habitatinseln und linearen Strukturen.  
Tagungsbericht des Braunschweiger Kolloquiums vom 22.-24. November 1996.  
Hrsg. von Dietmar Brandes.  
Braunschweiger Geobotanische Arbeiten, Bd. 5. S. 7-37.  
ISBN 3-927115-31-2*

© Universitätsbibliothek der TU Braunschweig 1998

(MAYR 1943, CARSON & KANESHIRO 1976, CARSON et al. 1970). Solche Insel-Endemismen und Radiationen sind seit langem bekannt und immer wieder Gegenstand vielfältiger Untersuchungen. Inseln sind als separierte Ökosysteme auch hervorragende Objekte zum Studium z.B. der Ausbreitung von Arten, der Kolonisation und Etablierung, der geographischen Trennung, der Isolation als genetischer Sonderung, der Anpassung (Adaptation), der Einnischung, der Konkurrenz und des Aussterbens von Arten. So begründeten 1963 der Ökologe MACARTHUR und der Systematiker, Ökologe und Biogeograph WILSON den Wissenschaftszweig der "Insel-Ökologie" (MACARTHUR & WILSON 1963). Unter Einbeziehung mathematischer Modelle und im Vergleich mit empirisch gewonnenen Daten stellten sie die "Equilibrium-Theorie der Insel-Zoogeographie" ("The Theory of Island Biogeography") auf (MACARTHUR & WILSON 1963, 1967).

Während man unter einer Insel im geographischen Sinne ein allseitig von Wasser umgebenes Stück Land versteht (ein im Laufe der älteren oder jüngeren Erdgeschichte abgetrennter Festlandteil oder im Falle z.B. der ozeanischen Inseln um vulkanische oder korallogene Neubildungen), hat sich dieser Begriff sehr schnell von seiner ursprünglichen Bedeutung gelöst und wurde vermehrt auf fragmentierte Lebensräume von Festlandbereichen angewendet (s. z.B. WHITTAKER 1960, CULVER 1970, VUILLEUMIER 1970, BROWN 1971, SIMPSON 1974, TERBORGH 1973, 1974b, 1975). Hierzu gehören Berggipfel, Seen, Waldinseln, aber auch Quellen, binnenländische Salzstellen, Höhlen, Oasen, Hochmoore oder Relikt-Standorte der "Steppenheiden" z.B. der Juragebiete. Letztere stellen Reste eines während der postglazialen Wärmezeit großflächiger ausgebildeten Lebensraumes dar. Heute findet man solche "Steppenheiden" in Mitteleuropa nur noch "insulär" an besonders exponierten, bestimmten geologisch und pedologisch charakterisierten Standorten, besiedelt von Zönosen, die auch Arten enthalten, deren Populationen keinen aktuellen Genfluß mehr aufweisen und seit langer Zeit keinen Kontakt mehr mit den Populationen des Hauptverbreitungsgebietes haben. Neben solchen "Inseln" könnte man sogar einzeln stehende Pflanzenbestände und Einzelpflanzen mit ihren oft eigenen, ebenfalls separierten tierischen Chorozönosen als "ökologische Inseln" betrachten, dehnt man den Begriff nur weit genug aus (s. z.B. JANZEN 1968, OPLER 1974, REY 1981, STRONG et al. 1984). In jüngerer Zeit hat die Insel-Ökologie und mit ihr die Theorie von MACARTHUR und WILSON eine besonders aktuelle Bedeutung gewonnen, wenn es um Fragen der Auswirkung der anthropogen bedingten "Verinselung" von einst zusammenhängenden Lebensräumen auf die Pflanzen- und Tierwelt und damit um Naturschutz-Probleme geht (s. z.B. LOESCHKE 1988, SHAFER 1990). Die Frage des Naturschutzes bewegt sich dabei u.a. um die des "design of natural reserves" (DIAMOND 1975a, MAY 1975b). Was ist aus Naturschutzsicht besser: ein großes oder ein kleines Schutzgebiet, ein oder mehrere Schutzgebiete gleicher Größe, zusammenliegende oder weiter entfernt liegende Gebiete, räumlich zueinander orientierte oder eher linear angeordnete Schutzgebiete, voneinander separierte oder miteinander verbundene Gebiete, runde oder längliche Gebietsformen (DIAMOND 1975a, DIAMOND & MAY 1980, TERBORGH 1974a, SIMBERLOFF & ABELE 1976, 1982, MARGULES et al. 1982, BOECKLEN & GOTELLI 1984, ZIMMERMAN & BIERREGAARD 1986)?

Insbesondere der gesamte Fragenkomplex um die sogenannte "Vernetzung" von Biotopen resultiert aus den Grundideen der Inselökologie und den aus ihr gezogenen Schlußfolgerungen. So hat zwangsläufig die "Inseltheorie" in den naturwissenschaftlich orientierten Naturschutz und in die planerische Praxis Eingang gefunden. Begriffe wie "Verinselung" von Lebensräumen (MADER 1980), "Isolationseffekt" (MADER 1983), "Vernetzung" (MADER 1985, HEYDEMANN 1986), "Korridore" (NOSS 1987, SIMBERLOFF & COX 1987, SIMBERLOFF et al. 1992) und "Verbundsysteme" (ANL 1988, PLACHTER 1987, STRAUSS 1988, JEDICKE 1990) sind Allgemeingut geworden.

Im folgenden sei der Inhalt der "Inseltheorie" charakterisiert und geprüft, ob sie mit dem inzwischen angewachsenen Datenmaterial einer wissenschaftlichen Analyse standhält. Hiervon hängt auch ihre praktische Bedeutung für "Vernetzungs"-Konzepte und damit für den Naturschutz ab. Fünf Fragen sollen in diesem Zusammenhang beantwortet werden:



- 1) Welches sind die Kernpunkte der MACARTHUR-WILSON-Theorie und welche Beispiele stützen diese Theorie?
- 2) Läßt sich die MACARTHUR-WILSON-Theorie auch auf "Landinseln" übertragen?
- 3) Wo liegen die Schwachpunkte der "Equilibrium-Theorie", wo setzt Kritik an, gibt es andere Lösungsansätze? Reichen die vorhandenen Kenntnisse aus, um überhaupt von einer "Theorie" zu sprechen oder handelt es sich nur um eine Hypothese?
- 4) Welche Bedeutung hat die "Insel-Ökologie" für den Naturschutz?
- 5) Haben andere Theorien oder Modelle die "Inseltheorie" bereits abgelöst?

## 2. Die Kernpunkte der MACARTHUR-WILSON-Theorie

Drei auf rein deskriptivem Wege gefundene Grundphänomene waren es, die die Begründer dieser Theorie wesentlich beeinflusst haben (Tab. 1):

- 1) Beziehung zwischen Artenzahl und Flächengröße einer Insel
- 2) Wirkung der Separation der Insel von einer Kolonisationsquelle auf die Artenzahl
- 3) Artenwechsel auf einer Insel.

KRITERIEN MACARTHUR-WILSON	INSEL-SITUATION "nicht-geologische" Zeiträume				INSEL-SITUATION "geologische Zeiträume"		KEINE INS.SIT.
	ARTENSÄTTIGUNG ein dynamischer Prozess				KEINE ARTENS	ARTENSÄTTIGUNG dynamisch Evolution	
	NON-EQUILIBRIUM	EQUILIBRIUM	NON-EQUILIBRIUM ERREICHBAR NICHT ERREICHB.		'TAXON-CYCLE'	SPEZIALISATION	
	LANDINS. ANTHROPOG. VER-INSELUNG	OZEANISCHE INSELN, LANDIN.?	MIT EHEMALIGER LANDBRÜCKE	BESTIMMTE LAND-INSELN	MEE-RES-INSELN	MEE-RES-INSELN	
RELATION ARTENZAHL / FLÄCHENGRÖSSE Z-WERT	JA >0,35	JA 0,20-0,35	JA >0,35	JA >0,4	JA VARIAB.	JA VARIAB.	JA 0,12-0,17
ISOLATION BARRIERE-EFF. KOLONISATION EXTINKTION	JA +- - +	JA +- ++ +- KRAK.	JA +- - +	JA ++ - +	JA +- (+)- (-)+	JA ++ - -	NEIN 0 (+) (+)
ARTEN-WECHSEL	NEIN	?	NEIN	NEIN	JA	JA	?

Tab. 1: Die 3 Kriterien der "Inseltheorie": Beziehung zwischen Artenzahl und Flächengröße einer Insel, Wirkung der Isolation der Insel von einer Kolonisationsquelle auf die Artenzahl, Artenwechsel auf einer Insel und ihre Gültigkeit für "Inseln" unterschiedlicher Qualität.

## Zu 1): Die Beziehung zwischen Artenzahl und Flächengröße

Angeregt durch die Untersuchungen von ARRHENIUS (1921) und PALMGREEN (1925) an Pflanzen auf dem Festland werden Arten-Areal-Beziehungen seit langem für verschiedenste Organismengruppen zahlreicher Meeresinseln unterschiedlicher Größe aufgestellt. So konnte DARLINGTON (1957) zeigen, daß mit zunehmender Inselgröße die Artenzahl an Reptilien und Amphibien der Westindischen Inseln ansteigt, ein gleiches Phänomen ist für die Vögel auf den Solomom-Inseln (DIAMOND & MAYR 1976) oder für die Höheren Pflanzenarten der Azoren (ERIKSSON et al. 1974) darstellbar. Weitere Beispiele liegen in großer Zahl vor (DIAMOND 1972, LASSEN 1975, GALLI et al. 1976, AHO 1978, JURVIK & AUSTRING 1979 u.a.).

Eine solche Arten-Areal-Beziehung läßt sich in der einfachen Formel  $S = C \cdot A^z$  fassen, wobei S die Artenzahl, A die Flächengröße der Insel und C eine Konstante darstellt, die vom jeweiligen biogeographischen Bereich des untersuchten Taxons abhängt. Ein weiterer Parameter, der Exponent z, liegt nach empirisch gewonnenen Ergebnissen unabhängig von den jeweils untersuchten Taxozönosen, ob Laufkäfer, Ameisen, Vögel, Säugetiere oder Pflanzen, in der Regel in einem Bereich zwischen 0,20 und 0,35 (CONNER & MCCOY 1979); Tab. 1. Der Exponent z gibt die Neigung der Regressionsgeraden bei Auftrag  $\log S$  gegen  $\log A$  an (PRESTON 1962), wobei die Konstante C diese ebenfalls beeinflusst. Auch innerhalb eines Festlandgebietes steigt mit zunehmender Flächengröße die Artenzahl an, jedoch liegt der z-Wert in diesem Falle weitaus niedriger. Dies belegt z.B. der Vergleich der Beziehung zwischen Fläche und Zahl von Ameisenarten der Ponerinae und Cerapachynae von Faunen verschieden großer Inseln der Mollukken und Melanesiens gegenüber der Arten-Arealkurve unter nicht-separierten Bedingungen z.B. auf Neu Guinea (WILSON 1961). Die Arten-Arealkurven auf dem Festland haben z-Werte von nur 0,12 - 0,17 (s. auch die Zusammenstellung der z-Werte verschiedener taxonomischer Gruppen bei MACARTHUR & WILSON 1967 und MAY 1975a mit Angaben der Original-literatur); Tab. 1.

PRESTON (1962) konnte den z-Wert unter der hypothetischen Annahme, daß sowohl die Arten- als auch die Individuenzahlen in einem Lebensraum lognormal verteilt sind, mathematisch herleiten. Bei einer PRESTON-Verteilung (Abb. 1) sind auf der Abszisse sog. Oktaven abgetragen, wobei eine Oktave einem Intervall entspricht, in dem sich die Anzahl der Individuen pro Art verdoppelt (1-2, 2-4, 4-8, 8-16 usw.) und auf der Ordinate ist die jeweilige Artenzahl pro Oktave angegeben. PRESTON (1962) stellte fest, daß die Anzahl von Arten, die eine bestimmte Anzahl von Individuen umfassen, nach der Formel:  $y = y_0 \cdot e^{-(aR)^2}$  vorhersagbar ist. Dabei entspricht y der Anzahl der Arten in der R-ten Oktave,  $y_0$  der Anzahl der Arten in der Modal-Oktave (Abb. 1). Untersuchungen von PRESTON (1962) an Vögeln, WILLIAMS (1953) an Nachtfaltern und an vielen anderen Tiergruppen untermauern diese Annahme, aber es gibt auch Ausnahmen. PRESTON (1962) berechnete über eine kanonische Verteilung für insulare Zusammenhänge einen z-Wert von 0,263, der den vielen in der Natur festgestellten Werten gut entspricht.

## Zu 2): Die Wirkung der Separation der Insel auf die Artenzahl

Bei gleicher Inselgröße haben Inseln, die weniger separiert liegen, größere Artenzahlen als solche, die weitere Entfernung messen. Dies zeigte z.B. LACK (1969) für die Avifaunen verschiedener Inseln vor Neuguinea. Inseln gleicher Flächengröße hatten in mehr als 3200 km Entfernung vom Festland eine viel geringere Artenzahl als die, die weniger als 800 km entfernt liegen. Eine unterschiedliche "Erreichbarkeit" von Inseln im Falle von immigrierenden Laufkäfern (Carabidae) belegte bereits LINDROTH (1960). Solche Zusammenhänge wurden in der Zwischenzeit in vielen Fällen dargestellt. ROSENZWEIG (1995) weist jedoch darauf hin, daß nicht der Abstand vom Festland als ein allgemein vergleichbares Maß für die jeweilige Artenzahl einer Meeresinsel angesehen werden darf, sondern die indirekt damit in Zusammenhang stehende unterschiedliche Immigrations-Wahrscheinlichkeit. Diese ist jedoch abhängig von der Qualität der "Quelle".



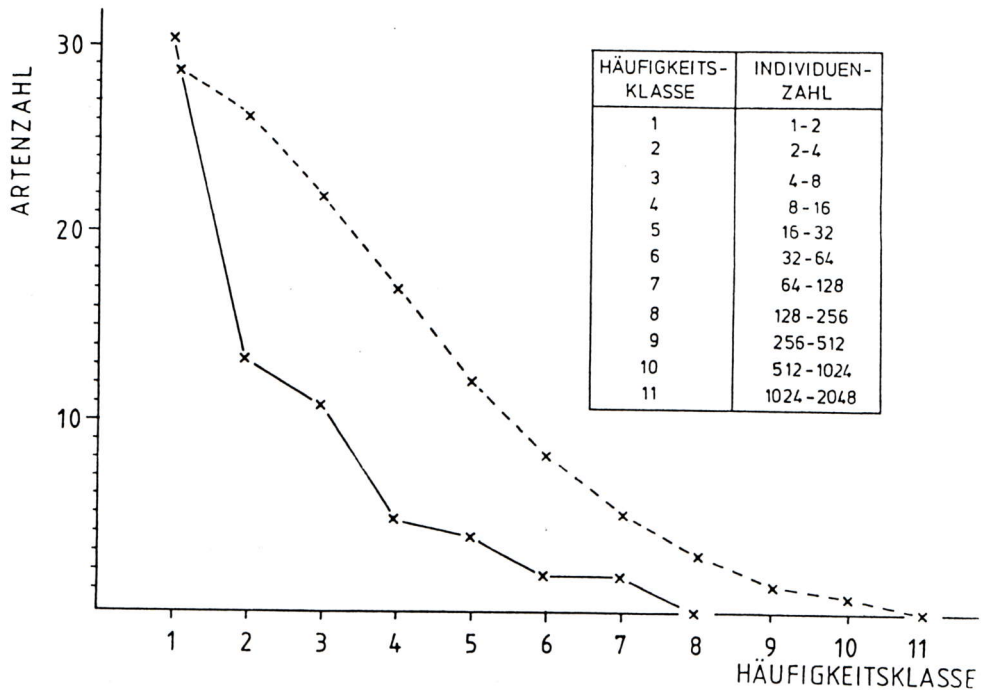


Abb. 1: Arten-/ Individuenzahl-Verteilung nach PRESTON (1949). Auf der Abszisse ist die Anzahl der Individuen pro Art gestaffelt in Häufigkeitsklassen abgetragen, auf der Ordinate die Anzahl der Arten pro Häufigkeitsklasse. Bei diesen Häufigkeitsklassen handelt es sich um eine Reihe von "Oktaven", wobei eine "Oktave" einem Intervall gleichzusetzen ist, in dem sich die Individuenzahl pro Art verdoppelt. Arten, deren Individuenzahl zwei Häufigkeitsklassen zuzuordnen ist (z.B. 2, 4, 8, 16 usw.), werden je Häufigkeitsklasse nur zur Hälfte gewertet. Die ausgezogene Linie stellt die absoluten Werte eines Fallbeispiels dar, die unterbrochene Linie die berechnete Erwartungskurve (zum Rechenvorgang, s. PRESTON 1949).

Zu 3): Artenwechsel auf einer Insel ("equilibrium turnover")

Folgende Zusammenhänge haben MACARTHUR & WILSON (1963) im Rahmen ihrer Theorie für Meeresinseln postuliert (Abb. 2):

- 1) Die Einwanderungs- und Aussterbekurve variiert mit der Anzahl der bereits vorhandenen Arten.
- 2) Der konkave Verlauf der Einwanderungskurve besagt, daß zunächst schneller sich ausbreitende Arten die Insel besiedeln, die Rate jedoch durch die zunehmende Anzahl bereits anwesender Arten abnimmt. Umgekehrt steigt die Aussterberate exponentiell, je mehr Arten anwesend sind. Der Punkt T stellt die Gleichgewichtsrate bei der auf der Insel gesättigten Artenzahl S dar. Aus diesem Grund wird die MACARTHUR-WILSON-Theorie auch als "Equilibrium-Theorie" bezeichnet.
- 3) In Abhängigkeit von Isolationsgrad und Flächengröße der zu besiedelnden Insel ergeben sich bestimmte Abweichungen: So ist z.B. die Artenzahl weit von einer Kolonisationsquelle liegender Inseln geringer, bei nahen Inseln größer. Kleinere Inseln haben eine höhere Aussterberate als große Inseln. Die Aussterberate verringert sich bei beiden mit dem Abstand zur Kolonisationsquelle.

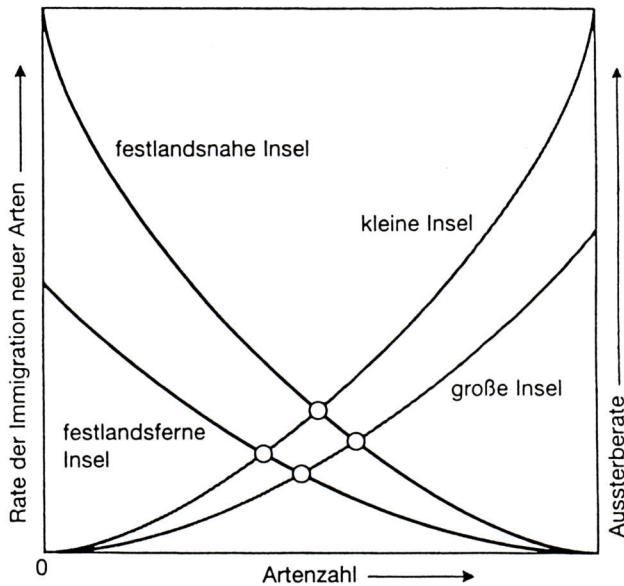


Abb. 2: Modell der MACARTHUR-WILSON-Theorie: Beziehung zwischen Kolonisation und Extinktion auf einer Insel und Bedeutung des Abstandes einer Insel von ihrer Kolonisationsquelle; S1, S2 = Gleichgewichtssituation.

Die dargestellten Zusammenhänge sind von MACARTHUR & WILSON (1963) mit stochastischen Berechnungen geprüft worden, so die Kolonisationsrate, die Artensättigung, der Umschlag zur Extinktion in Abhängigkeit von der Inselgröße und vom Abstand zur Kolonisationsquelle. Eine weiterführende mathematische Behandlung schließt die unterschiedlichen Kolonisationsstrategien von Arten, die Wahrscheinlichkeit des Überlebens einer Art auf einer Insel, den Einfluß kurzfristiger Umweltveränderungen, die Bedeutung der Trittsteine u.a.m. ein.

MACARTHUR & WILSON (1963) wurden hinsichtlich des Artenwechsels auf einer Insel besonders durch die Untersuchungen von DAMMERMAN (1948) beeinflusst, der die Wiederbesiedlung der Vulkaninsel Krakatau (zwischen Sumatra und Java) analysierte. Eine hohe Immigration zeigten in diesem Fall z.B. die Vögel, bei denen bereits nach 37 Jahren eine erste scheinbare Gleichgewichtssituation einwandernder und aussterbender Arten erreicht wurde ("pseudo turnover"). Keine Sättigung ließen zu diesem Zeitpunkt die Höheren Pflanzen und Arthropoden erkennen. Im Falle der Höheren Pflanzen haben nach über 100 Jahren (1883-1992) nur die hydrochoren Arten eine nunmehr konstante Artenzahl, die der anemochoren und zoochoren Arten steigt nach wie vor an (WHITTAKER & JONES 1994).

Untersuchungen, bei denen eine annähernde Gleichgewichtssituation angenommen wird, liegen nur über Vögel und hierbei im wesentlichen in temperaten Gebieten vor (DIAMOND 1969, 1971, 1984, TERBORGH & FAABORG 1973, HUNT & HUNT 1974, JONES & DIAMOND 1976, DIAMOND & MAY 1977, DIAMOND & JONES 1980). DIAMOND (1974a) erkannte, daß das Erreichen eines Equilibriums vom Lebensraum abhängig ist. Seine Untersuchungen der Avifaunen von Inseln im Küstenbereich Neu Guineas erbrachten das Ergebnis, daß r-selektierte "supertramp"-Arten sehr schnell die Tieflandwälder besiedelten, die K-selektierten Vogelarten der montanen Gebirgs-Wälder eine Gleichgewichtssituation hingegen erst viel später erreichten.



### 3. Gültigkeitsbereich der MACARTHUR-WILSON-Theorie

Seit Ende der 60er Jahre setzte eine Vielzahl von Untersuchungen ein, die das Ziel verfolgten, die Theorie von MACARTHUR und WILSON zu überprüfen. Eine Bestätigung der Theorie liegt für zahlreiche Meeresinseln vor, dies gilt für die Beziehung zwischen Artenzahl und Flächengröße und die Wirkung der Separation von einer Kolonisationsquelle, wengleich auch hier Einschränkungen gemacht werden müssen (s.u.). Große Schwierigkeiten liefert auch im Falle von Meeresinseln der Nachweis von "turnover"-Raten, d.h. ein ständiger Artenwandel im Gleichgewichtszustand; hierüber liegen kaum Belege vor. Demgegenüber mehren sich die Untersuchungen, bei denen ein Fehlen eines "turnover" nachgewiesen wurde (z.B. im Falle von Avifaunen: HEATWOLE et al. 1981, MAYER & CHIPLEY 1992).

Auch jüngere Untersuchungen über die Vegetationsentwicklung auf der Insel Krakatau belegen, daß die von MACARTHUR & WILSON prognostizierte Entwicklung zum Gleichgewicht nicht eintritt, sondern es sich um reine Sukzessionsprozesse handelt, die sich den Vorgaben und Ergebnissen der klassischen Insel-Biogeographie entziehen ( WHITTAKER et al. 1989). So wird heute auch die vorläufige Abnahme der Kolonisationsrate der Vögel in den Jahren 1920-1930 auf Krakatau nicht durch die Bildung eines Gleichgewichtszustandes erklärt, sondern durch den zu diesem Zeitpunkt eingetretenen Sukzessionswechsel in der Vegetation (Verlust von Offenlandhabitaten); s. HOOPERWERF (1953) und THORNTON (1984). Eine danach wieder ansteigende Vogelzahl resultiert aus der Zunahme von Waldarten unter den Vögeln bedingt durch die stark sich ausbreitende Waldvegetation. Ein ausgeprägter Arten-"turnover" ist bis heute für die Vögel für Krakatau nicht nachweisbar (THORNTON 1996). So schließen auch WILLIAMSON (1981, 1983, 1989a, 1989 b), SCHOENER (1983) und SCHOENER & SPILLER (1987), daß ein Artenwechsel im Sinne eines "equilibrium turnover" nur eine untergeordnete ökologische Bedeutung hat. Wenn er vorhanden ist, betrifft er seltene Arten oder für den Insel-Lebensraum nicht typische Arten.

In folgenden Fällen trifft die MACARTHUR-WILSON-Theorie nicht zu:

Fall 1: Die Arten-Sättigung auf der Insel ist noch nicht erreicht (Tab. 1).

Es gibt Fälle, wo es (so die Annahme) aufgrund des noch zu kurzen Zeitraumes, wie etwa bei der Wiederbesiedlung der Insel Krakatau, bei den untersuchten Organismen-Gruppen noch zu keinem Gleichgewicht gekommen ist.

Fall 2: Die Inseln zeichnen sich durch eine Arten-Übersättigung aus, das Gleichgewicht ist noch nicht erreicht (Tab. 1).

Die umgekehrte Situation zu Fall 1 liegt bei solchen Meeresinseln vor, wo durch den Anstieg des Meeresspiegels nacheiszeitlich ehemalige Landbrücken in Küstenregionen versunken sind und daraufhin Inseln neu entstanden. DIAMOND (1972, 1973) hat 32 solcher ehemaligen "Landbrücken-Inseln" vor der Küste von Neu Guinea untersucht, die vor etwa 10.000 Jahren noch Festlandverbindung hatten. Die Veränderungen des Meeresspiegels im Bereich der kontinentalen Schelfzone sind hier recht gut belegt; sie betreffen auch unter der Berücksichtigung mehrerer unterschiedlicher Analysen durch verschiedene Autoren in den letzten 10.000 Jahren Schwankungen um mindestens 60 Meter. Die avifaunistische Untersuchung von DIAMOND (l. c.) erbrachte nur einen Zusammenhang zwischen Artenzahl und Flächengröße; der z-Wert liegt bei über 0,35. Durch Meeresspiegelanstieg, Zerstörung der ehemaligen Landbrücke und dadurch bedingte Lebensraumverkleinerung sind diese Inseln, die vorher zum Festland gehörten - sodie Hypothese -, zunächst artenübersättigt. Durch die nun geringere Flächengröße kann sich auf lange Zeit nach der Arten-Areal-Beziehung nur eine geringere Artendiversität halten. Die Extinktion herrscht bis zum neu erreichten Equilibrium vor; hinzu kommt der Barriere-Effekt, der eine weitere Kolonisation einschränkt. Die gleichen Ergebnisse liefert die

Untersuchung von TERBORGH (1974a) über die Avifauna fünf neotropischer Landbrücken-Inseln (s. auch KARR 1981).

DIAMOND (l. c.) hat den Zeitraum berechnet, an dem das Gleichgewicht auf einzelnen Inseln erreicht sein wird. Die z.T. berechneten Zeiträume belaufen sich auf mehrere tausend Jahre. Ähnlich hohe Werte erhielt CASE (1975) für das Erreichen des Artengleichgewichtes von Reptilien-Gemeinschaften auf Landbrücken-Inseln im Golf von Kalifornien. Die Voraussetzung, daß das Makroklima im Laufe von Zeitspannen von über 5000 Jahren konstant bleibt, erscheint unrealistisch.

Fall 3: Die Inseltheorie besitzt keine Gültigkeit (Tab. 1).

Keine Übereinstimmung mit der Theorie von MACARTHUR und WILSON liegt im Falle von solchen Meeresinseln vor, die besonders stark "separiert" sind und ein hohes Alter haben (geologische Zeiträume). Hier ist eine Artensättigung nicht durch Kolonisation, sondern durch Speziation (Artbildung) und dabei besonders über adaptive Radiation bestimmter Taxa erfolgt. Über ökologische Sonderung und Artbildung konnten die hier lizenzierten ökologischen Nischen realisiert werden. Die Evolution "ersetzt" in diesem Falle die Kolonisation.

Eine Zwischenstellung nehmen solche Fälle ein, wo es zu einem sog. "taxon cycle" kommt, bei dem Kolonisatoren (in der Regel r-Strategen und häufig oft weitverbreitete, ökologisch undifferenzierte Arten) auf Inseln zu geographischen Rassen (geographische Unterarten) werden, sich dann stärker differenzieren und spezialisieren (K-selektiert werden) und dadurch eine Evolution auf einer Insel auslösen, die in einen Endemismus münden kann (WILSON 1961, RICKLEFS & COX 1972). Letztlich kommt es zur Auslöschung der auf der Insel evoluierten hochspezialisierten Formen durch den Konkurrenzdruck neubesiedelnder Arten. Mit einem neuen Kolonisator beginnt der Zyklus von vorne. Beispiele für einen "taxon-cycle" finden sich für Vögel (Westindische Inseln) (RICKLEFS & COX 1972) und Ameisen (Melanesien) (WILSON 1961), die Beweisführung erfolgt über einen aktualistischen Vergleich (KRATOCHWIL 1991).

#### 4. Zur Übertragbarkeit der Inseltheorie auf "Landinseln"

Bei Artenzählungen auf Flächen zunehmenden Umfanges auf derselben Insel oder auf dem Festland sind die z-Werte wesentlich kleiner: Sie liegen bei 0,12 - 0,17 (Tab. 1); VUILLEUMIER (1970). Durch zunehmenden Einfluß der Flächen untereinander kommt es zu einer Vielzahl gemeinsam auftretender Arten, dadurch steigt mit zunehmender Flächengröße die Artenzahl nur langsam an. Die geringere Separation führt darüber hinaus zu höheren Artenzahlen als dies bei Meeresinseln aufgrund des Barriere-Effektes der Fall wäre. Solche Phänomene können auch bei Meeresinseln auftreten, die so nah beieinander liegen, daß keine Barriere-Situation vorliegt (z.B. im Falle von Insel-Archipelen). Es handelt sich dann ökologisch gesehen um eine Insel. Aus diesen Gründen dürfte man nur dann von "Festlandinseln" ("Festland-Inselarchipelen") sprechen, wenn aufgrund eines Barriere-Effektes, sei es durch bestimmte physiographische Faktoren, sei es durch das Angrenzen eines in Artensatzusammensetzung, Struktur und Genese völlig abweichenden Ökosystems, eine "insuläre" Situation entsteht. In solchen Fällen müssen folglich höhere z-Werte vorliegen. Das folgende Beispiel stellt einen solchen Fall dar (nach BROWN 1971).

Aus dem Großen Becken in den westlichen USA erheben sich 17 Bergzüge mit Höhen von über 3000 m. Die boreo-alpinen Lebensräume auf den Gipfeln dieser Berginseln sind heute von trockenheißen Lebensräumen umgeben. Eine Verbindung mit den ausgedehnten Rocky Mountains und der Sierra Nevada war nur im Pleistozän vorhanden. Auf diesen Gipfeln leben heute 13 Kleinsäugetier-



Arten, je nach "Inselgröße" in sehr unterschiedlicher Zahl. Die eingetretene Lebensraumverkleinerung, die fehlende Kolonisationsmöglichkeit und Kolonisationsfähigkeit der Arten haben zu einer Reduzierung der jeweiligen Artenzahl durch Extinktion geführt. Die Wirkung des Barriere-Effektes schlägt sich in einem sehr hohen z-Wert von 0,43 nieder (Tab. 1). Hieraus geht hervor, wie auch aus einer Vielzahl anderer Beispiele (BROWN 1971), daß sich besonders Reliktarten- und Reliktarten-Gemeinschaften in solchen Isolaten, hier solche des Pleistozäns, der Equilibrium-Theorie entziehen, da unter rezenten Bedingungen eine Kolonisation nicht mehr möglich ist. Solche Fälle natürlicher und nicht anthropogen bedingter Separation von Landinseln treten oft auf.

Weitaus häufiger sind in heutiger Zeit solche "Festlandsinseln", die anthropogenen Ursprungs sind, wo es erst durch Lebensraum-Verkleinerung (Fragmentation) zu einer "Insel-situation" gekommen ist (s. z.B. WHITCOMB et al. 1981, WILCOVE et al. 1986, SOULÉ et al. 1992, ANDRÉN 1994). Hier ähnelt das Phänomen dem der Meeresinseln, die einst durch Landbrücken eine Festlandverbindung hatten. Im Unterschied dazu liegen jedoch völlig andere Zeiträume vor. Fälle von Landinseln, die weder Reliktsituationen darstellen, noch anthropogen bedingt sind und die einer "Equilibrium-Theorie" entsprechen, scheinen eher die Ausnahme zu sein.

## 5. Begriffliches

Allgemein stellt sich die Frage, ob der Begriff "Insel", der sich primär auf Meeresinseln bezieht, auch für Festlandbereiche Anwendung finden sollte. Wie aus der synoptischen Gegenüberstellung verschiedener Charakteristika für Meeres- und Festlandsituationen bei HAEUPLER (in diesem Band) hervorgeht, sind die Unterschiede in der Regel von so elementar gegensätzlicher Art, daß man im terrestrischen Bereich den Begriff "Insel" vermeiden sollte (s. dagegen MADER 1984). Leider spricht auch MACARTHUR (1972) von "mainland islands".

Sowohl für den marinen als auch für den terrestrischen Bereich könnten 2 Begriffe Verwendung finden, denen auch eine unterschiedliche Bedeutung beizumessen ist: Isolate (Isolation) und Separate (Separation). Die Begriffe "Isolation" und "Separation" sind bereits in der Evolutionsbiologie eingeführt (OSCHE 1966, MAYR 1967). Unter Isolation versteht man die genetische Trennung von homotypischen Populationen, unter Separation nur die geographische. "Separation ist der initiale Vorgang, der die Trennung der Populationen schafft und ihr anschließendes Differentwerden ermöglicht... Isolation dagegen bedingt, daß die different gewordenen Populationen auch different bleiben... Da es sich zur Vermeidung von Mißverständnissen empfiehlt, hier eine möglichst präzise Terminologie anzuwenden, sei im folgenden zwischen Separation und Isolation unterschieden" (OSCHE 1966: 862). Leider folgen nur sehr wenige Biologen dieser Terminologie (z.B. WEHNER & GERING 1990). In der Regel werden sie in der Literatur heute synonym gebraucht.

Nun läge es nahe, die Orte entsprechend als "Isolate" bzw. "Separate" zu bezeichnen. MAYR (1975) trennt beide Begriffe nicht und spricht von geographischen und genetischen Isolaten. Da der Evolutionsbiologe die Situation nur auf Taxa bezieht, nicht jedoch auf Syntaxa oder Biozönosen, müßten die Begriffe "Isolate" und "Separate" bezogen auf Ökosystemebene in diesem Sinne eine Erweiterung erfahren.

Isolate: Der Schwerpunkt liegt hierbei auf der langen entwicklungsgeschichtlichen Eigenständigkeit eines Raumes, dies gilt z.B. für eine Meeresinsel, aber auch für bestimmte terrestrische Lebensräume, deren Populationen auf Reliktstandorten vorkommen (z.B. Hochmoore der Mittelgebirge, weiter auseinanderliegende Steppenheide-Standorte in Mitteleuropa) und genetisch von ihren Hauptarealen abgekoppelt sind. Ihre Größe und die Abstände untereinander haben sich im Laufe der Geschichte mit

wechselnder Makroklima-Situation (bei uns vom Postglazial bis heute) verändert. Isolation steht hier für genetisches "Losgelöstsein" vom Hauptareal.

Der Begriff "Disjunktion" bezieht sich auf eine geschichtlich bedingte Auftrennung des Verbreitungsareals in der Regel einer Art in mehrere Teilareale, die ebenfalls durch die üblichen Ausbreitungsmöglichkeiten einer Art nicht überbrückt werden können (SCHAEFER 1992).

Separate: Der Schwerpunkt liegt hier in der geographischen Eigenständigkeit des jeweiligen Objektes. Separate können Isolate sein, müssen es jedoch nicht. Meeresinseln wären in diesem Sinne immer gleichzeitig auch Separate, es sein denn, es handelt sich um sehr nah beieinanderliegende "Flächen" ("Archipele").

Der Begriff der "Segregation" im Sinne einer räumlichen Trennung von Lebensräumen sollte in diesem Zusammenhang keine Verwendung finden. Er wurde im Rahmen von Raumkonzepten im Naturschutz geprägt (Segregations-/Integrationskonzept); s. HAMPICKE (1988). Bei SCHAEFER (1992) werden die Begriffe "ökologische Isolation", "ökologische Separation" und "ökologische Segregation" nur auf Art-Ebene verwendet und darüber hinaus synonym gebraucht.

Fragmente: Ein weiterer in diesem Zusammenhang in der Literatur auftretender Begriff ist der des Fragmentes (Fragmentation). Von Fragmentation kann man nur dann sprechen, wenn einst größere, zusammenhängende Gebiete insbesondere durch menschlichen Einfluß verkleinert wurden (z.B. einst größere Waldgebiete). In diesem Sinne verwenden auch DOAK & MILLS (1994) den Begriff "habitat remnants". Vorausgesetzt werden muß, daß keine langzeitigen Prozesse damit gemeint sind, sonst wären die oben erwähnten Steppenheide-Flächen auch Fragmente. Der Begriff "Fragmentation" kann somit nur für terrestrische Bereiche gelten, auch sollte er sich nur auf anthropogen bedingte Prozesse beziehen. Problematisch ist die Einschränkung des Begriffes "Fragment" auf Räume, deren Arten- bzw. Zönosenbestand "unvollständig" ist, das Minimumareal einer Biozönose bzw. eines Biozönosenkomplexes nicht erreicht ist. Auf der Ebene von Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen reicht der Wissensstand zur Bestimmung einzelner Minimumareale aus, sie ist sogar Voraussetzung zur vollständigen Erfassung einer Pflanzengesellschaft (DIERSCHKE 1994) bzw. eines Vegetationskomplexes (SCHWABE i. Dr.). Für Zootaxozönosen oder Biozönosen fehlen ausreichende Kenntnisse, um Minimumareale abzugrenzen.

In diesem Zusammenhang bedarf es auch einer kritischen Überprüfung des Habitat-Begriffes, der ebenfalls sehr unterschiedlich definiert ist: ursprünglich autökologisch im Sinne von Teillebensraum einer Art (Teil des Monotops), dann vor allem im angloamerikanischen Sprachraum synökologisch als Lebensraum der Lebensgemeinschaft (Biotop). So findet man in der Literatur u.a. auch die Begriffe "Biotopinsel" bzw. "Inselbiotope" (PRIMACK 1995). In der Realität handelt es sich bei den analysierten Gebieten aber immer um Biotopkomplexe und nicht nur um einen einzelnen Biotop (s. auch die Diskussion um die Schwierigkeit der Erfassung der Lebensraum-Diversität bei MACARTHUR & WILSON 1963). Da einerseits der Habitat-Begriff, andererseits der Begriff "Insel" für Festlandsituationen ungenau, z.T. auch unzutreffend sind, sollte der Begriff "Habitatinsel" nicht mehr verwendet werden.



## 6. Kritikpunkte zur MACARTHUR-WILSON-Theorie

### a) Beziehung zwischen Artenzahl und Flächengröße einer Insel

1) Die z-Werte stellen keinen präzisen Vergleichs-Maßstab für eine Korrelation von Artenzahl und Flächengröße dar. Die Methode einer doppelt logarithmischen Darstellung ist sehr ungenau, die z-Werte sind zu grob oder gar mathematische Artefakte (CONNOR & MCCOY 1979, MAY 1975a; Gegendarstellung bei SUGIHARA 1980) und die Unterschiede zwischen verschiedenen analysierten Organismen-Gruppen nicht signifikant genug (s. dazu MARTIN 1981).

2) Die Hypothese einer lognormalen Verteilung von Arten- und Individuenzahl muß nicht zutreffen. Bei der mathematischen Ableitung des z-Wertes geht PRESTON (1962) von der hypothetischen Voraussetzung aus, daß sowohl die Arten- als auch die Individuenzahlen in einem Lebensraum lognormal verteilt sind. Das Beispiel Wildbienen (Hymenoptera Apoidea) zeigt (Abb. 3), daß dies nicht zutreffen muß (Daten aus KRATOCHWIL 1984). Diese Tiergruppe ist durch eine sehr steile Kurve charakterisiert, bei ihr ist der Anteil individuenarmer Arten besonders groß. Für sie ist auch ein zweiter Kurvengipfel charakteristisch, hervorgerufen durch die höheren Individuenzahlen der sozialen Wildbienen-Arten. In den niederen Häufigkeitsklassen finden sich hingegen ausschließlich solitär lebende Arten, die keine Völker aufbauen. Hier geht in die Verteilung gleichzeitig auch eine unterschiedliche Lebensweise "solitär/sozial" mit ein. Die Kurve kann deshalb nicht lognormal verteilt sein.

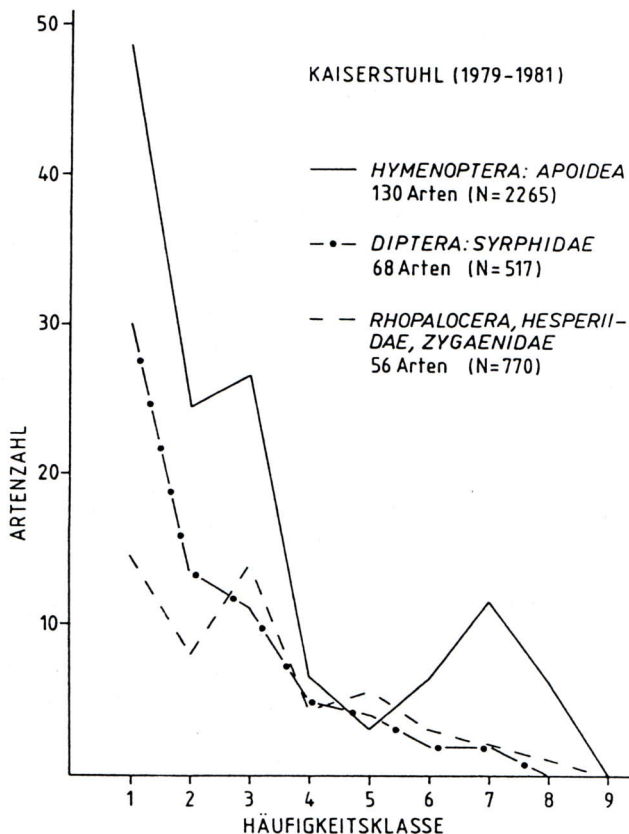


Abb. 3: Die PRESTON-Verteilungen von 3 verschiedenen Zootaxozönosen der Blütenbesucher-Gilde eines versäumten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl (Hymenoptera: Apoidea; Diptera: Syrphidae, Lepidoptera: Rhopalocera, HesperIIDae, ZygaenIDae); nähere Angaben s. KRATOCHWIL (1984).

3) Eine PRESTON-Verteilung ist immer Tiergruppen-spezifisch.

Die Abb. 3 zeigt die Verteilung von drei Zoo-Taxozöosen der Blütenbesucher-Gilde eines Kaiserstühler Halbtrockenrasens (KRATOCHWIL 1984). Die PRESTON-Verteilung der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) ist flacher als die der Wildbienen (Hymenoptera Apoidea), noch flacher die der tagfliegenden Schmetterlinge (Rhopalocera, Hesperiiidae, Zygaenidae). Je intensiver und genauer das Arten- und Individueninventar erfaßt wird, um so deutlicher nimmt die Arten-Kurve eine Glockenform an (für Diatomeen-Gemeinschaften: PATRICK et al. 1954, PATRICK 1967, 1968, für Boden-Arthropoden: HAIRSTON & BYERS 1954). Die Verteilung bei den Schmetterlingen läßt auf einen solchen Zusammenhang schließen. Ob dieser Glockenkurven-Verlauf jemals z.B. auch bei den Wildbienen erreicht wird, ist fraglich. Vielleicht gilt für diese Gruppe eher die Theorie von FISHER et al. (1943), die besagt, daß der Anteil der seltenen Arten in einem Lebensraum immer am größten ist. Aber auch diese Aussage kann natürlich in ihrer pauschalen Art und Weise so keine Allgemeingültigkeit haben; sie trifft für einige, aber nicht alle Fälle zu.

Ein weiterer in diesem Zusammenhang wichtiger Gesichtspunkt umfaßt die Frage, welche Arten in einer Analyse Berücksichtigung finden dürfen (s. dazu auch DOAK & MILLS 1994). Beschränkt sich das Artenspektrum nur auf die für den Lebensraum typischen euzöen Arten (stenöke Standorts-Spezialisten mit den zönobionten = spezifischen Arten, die ausschließlich oder nahezu ausschließlich in einer bestimmten Zönose vorkommen, und den zönophilen = präferenten Arten, die sich in einer bestimmten Zönose optimal entwickeln, aber auch in anderen vorkommen)? Oder dürfen auch die tychozöen, azöen und xenzöen Arten mitgerechnet werden? Zu den tychozöen Arten gehören solche, die aufgrund ihrer großen ökologischen Amplitude in vielen verschiedenen Zönosen vorkommen können (euryöke Arten). Azöne Arten (Ubiquisten) zeigen keine erkennbare Bindung an eine Zönose, zu den xenzöen Arten gehören zufällig in der betreffenden Zönose auftretende Arten (Irrgäste). DOAK & MILLS (1994) schreiben hierzu: "The usual approach for both species-area and nested subset applications (s.u.) is to include only 'specialists' to the habitat type present in the remnant".

4) Der Kurvenverlauf ist von der Anzahl der Daten abhängig.

Der Verlauf von PRESTON-Kurven wird durch die zugrundeliegende Anzahl der Daten beeinflusst; s. Abb. 4 für Schwebfliegen. Die Kurve 1 beruht auf ca. 500 Daten, die Kurve 5 auf 8700. Bemerkenswert ist das Ergebnis, daß die gewonnenen Artenzahlen nahe beieinanderliegen. Die Erhöhung der Fangzahl um das fast 17-fache schlägt sich nur in einer Zunahme von weiteren 14 Arten nieder. Deutlich werden jedoch die Kurven flacher und streben wahrscheinlich einer Gaußverteilung zu.

5) Der Lebensraumbezug ist von großer Bedeutung.

PRESTON-Verteilungen sind nicht nur Tiergruppen-spezifisch, sondern auch durch den jeweiligen Lebensraum bedingt. Die Abb. 5 stellt die Verteilungen der Wildbienen-Gemeinschaften verschiedener Rasengesellschaften dar: die eines Volltrockenrasens (Xerobrometum), einer Pfeifengraswiese (Cirsio-Molinietum), eines Halbtrockenrasens (Mesobrometum) und einer einschürigen und zweischürigen Glatthaferwiese (Arrhenatheretum salvietosum); s. KRATOCHWIL (1989a). Der Volltrockenrasen hat nicht nur eine reichere Artenausstattung, sondern ist auch durch eine größere Zahl stenöker Arten gekennzeichnet als die zweischürigen Glatthaferwiesen, deren Artengemeinschaft auch durch viele aus der Umgebung einwandernde Arten charakterisiert wird (KRATOCHWIL 1989b). Solche Phänomene lassen sich auch für andere Zootaxozöosen belegen.



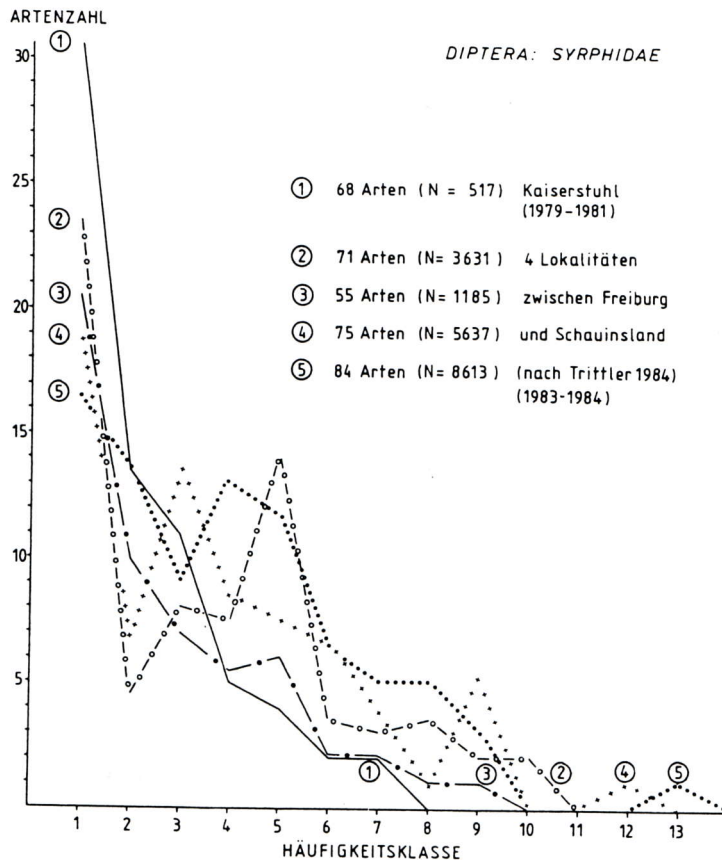


Abb. 4: Vergleich der PRESTON-Verteilungen 5 verschiedener Schwebfliegen-Erhebungen mit unterschiedlichen zugrundeliegenden Beobachtungszahlen (Angabe der absoluten Werte); Kurve 1 basierend auf eigenen Erhebungen, Kurven 2-5 nach TRITTLER (1984).

### b) Wirkung der Separation der Insel von einer Kolonisationsquelle auf die Artenzahl und den Artenwechsel auf einer Insel

Es stellt sich grundsätzlich die Frage, ob es überhaupt zu einer Gleichgewichts-Situation kommen muß. Theoretisch bestünde auch die Möglichkeit, daß nach Artensättigung, besonders unter dem Gesichtspunkt der am besten an die jeweilige Habitatsituation der Insel angepaßten Arten, kein ständiger Wechsel von immigrierenden und emigrierenden Arten mehr eintritt. Sterben also letztlich so gut wie überhaupt keine Arten oder nur sehr wenige aus, da alle ökologischen Nischen realisiert sind? Abgesehen davon ist allein schon die Beantwortung der Frage, wann man von einer lokal ausgestorbenen Art auf einer Insel sprechen darf, sehr schwierig. Darf z.B. eine Vogelart, die nur gelegentlich auf einer Insel oder gar zufällig dort brütet, mitgerechnet werden oder nicht? Wie lange muß sie dort gebrütet haben, um sie als "etabliert" zu bezeichnen?

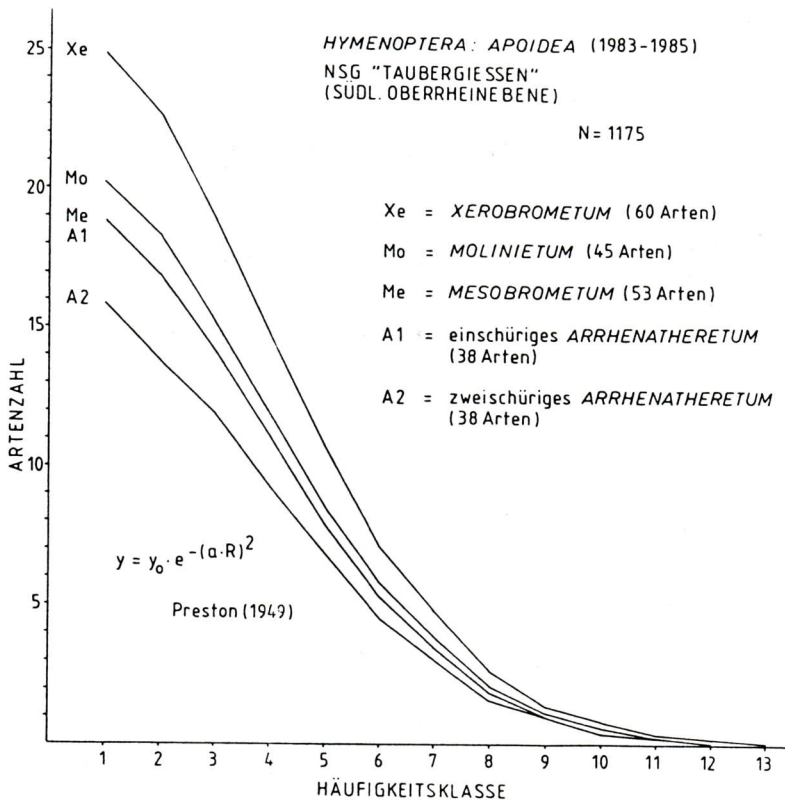


Abb. 5: Die PRESTON-Verteilungen von Wildbienen-Gemeinschaften (Hymenoptera: Apoidea) 4 unterschiedlicher Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet "Taubergießen" (Südliche Oberrhein-ebene). Aufgetragen sind die nach den absoluten Werten errechneten Erwartungskurven; nähere Angaben s. KRATOCHWIL (1989a).

## 7. Gegenhypothesen zur MACARTHUR-WILSON-Theorie

a) Signifikante Arten-Areal-Beziehungen können auch mit anderen stochastischen Modellen erklärt werden, bei denen der Extinktion keine so bedeutende Rolle beigemessen wird.

1) "Passive sampling hypothesis" (CONNOR & MCCOY 1979, HAILA 1983)

Irgendein Platz oder eine Insel stellt einen Ausschnitt aus einer großen Gemeinschaft dar und kann somit als eine "Stichprobe" der gesamten Arten-Abundanz-Verteilung betrachtet werden. Wenn die Individuenzahl überall in einem proportionalen Verhältnis zur Flächengröße steht, so sollte die erwartete Artenzahl mit verringerter Flächengröße zurückgehen, da in einer kleineren Stichprobe mehr Arten fehlen werden als in einer größeren. Diese Hypothese geht von einer gleichmäßigen Arten- bzw. Individuen-Verteilung aus, die jedoch in der Natur nie vorliegt. Die in dieser Hypothese weniger starke Gewichtung der Extinktion ist berechtigt.



2) "Random placement hypothesis" (COLEMAN 1981, COLEMAN et al. 1982)

Für eine gegebene Anzahl von Individuen, die entsprechend einer Arten-Abundanz-Verteilung auf einzelne Arten bezogen sind, kann man annehmen, daß die Wahrscheinlichkeit, einen bestimmten Platz zu kolonisieren, proportional zu seiner Fläche ist. Diese Annahme gilt, so lange die Individuen unabhängig voneinander eine Insel kolonisieren. Dieses Modell berücksichtigt die unterschiedliche Besiedlungsfähigkeit von Arten nicht. Gleiches gilt auch für die folgende Hypothese.

3) "Target area hypothesis" (GILPIN & DIAMOND 1980)

Bei dieser Hypothese hängt die Kolonisationsrate weniger von der Populationsgröße der Ausgangspopulation ab, sondern korreliert mit der Flächengröße und der Form der Insel. Beide bestimmen die "Auftrittswahrscheinlichkeit" einer immigrierenden Art.

4) "Stochastic extinction hypothesis" (DIAMOND 1984, WILCOX & MURPHY 1985)

Große Inseln ermöglichen große bzw. viele Populationen, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Extinktion herabgesetzt wird. Bei dieser Hypothese hat die Kolonisation eine geringere Bedeutung.

b) Signifikante Arten-Areal-Beziehungen können auch mit deterministischen Modellen erklärt werden. Bei allen zuvor genannten Hypothesen handelt es sich, wie auch im Falle der Equilibrium-Theorie, um rein stochastische Modelle. Folglich fehlt die Berücksichtigung deterministischer Zusammenhänge, denen qualitative (s.u.) und/oder historische Gegebenheiten zugrunde liegen können. Solche Charakteristika entziehen sich weitgehend auch einer mathematischen Behandlung. Auf die Nichtreduzierbarkeit stochastischer Methoden auf deterministische hat POPPER (1972: 360) hingewiesen, somit hätte die MACARTHUR-WILSON-Theorie wie alle stochastischen Annäherungen zunächst nur heuristische Bedeutung. Streng genommen handelt es sich auch nur um ein Hypothese, nicht um eine Theorie und erst recht nicht um ein Gesetz ("Law of island biogeography", s. WISSEL & MEIER 1992), abgesehen davon, daß es keine biologischen Gesetze gibt, sondern höchstens partikuläre Allsätze (MOHR 1970).

## 8. Kritikpunkte zur MACARTHUR-WILSON-Theorie

Folgende wichtige Kritikpunkte resultieren aus der Nichtberücksichtigung deterministischer Zusammenhänge:

a) Mit zunehmender Flächengröße nimmt oft auch die Lebensraum-Diversität zu.

Der Zusammenhang zwischen Artenzahl, zunehmender Flächengröße und der Zunahme der Lebensraum-Diversität wird in der Literatur vielfach dargestellt, erhebliche Unterschiede bestehen jedoch in der Beurteilung der Bedeutung und Gewichtung der einzelnen Faktoren. Manche Autoren betrachten die Arealgröße und die Lebensraum-Diversität als austauschbare Größen (HAMILTON et al. 1964, JOHNSON & RAVEN 1973, SIMBERLOFF 1974). Andere wiederum sehen die beiden als sich bedingende hochgradig korrelierende Faktoren an, wobei einmal der eine, ein anderes Mal der andere Faktor als die wichtigere Determinante angesehen wird (die Lebensraum-Diversität im angloamerikanischen Schrifttum als "Habitatdiversität" bezeichnet bei: JOHNSON & SIMBERLOFF 1974, SIMBERLOFF 1974, REED 1981, LYNCH & WHIGHAM 1984; die Arealgröße bei: HAMILTON et al. 1964, JOHNSON & RAVEN 1970, BROWN 1971).

Aufbauend auf den Ideen von DEAN & CONNELL (1987a, b) entwickelte O'CONNOR (1991) 2 Alternativ-Hypothesen, die den Zusammenhang zwischen Artendiversität und Arealgröße erklären könnten.

Bei der "sampling phenomenon hypothesis" ist der Zusammenhang zwischen der Zunahme der Habitatdiversität und der Zunahme der Artenzahl allein von der Größe der Untersuchungsfläche und der damit wachsenden Anzahl bereits vorhandener Ressourcen bestimmt (DOUGLAS & LAKE 1994). Bei der "resource availability hypothesis" hingegen sind es die neuen Ressourcen-Qualitäten, die die Zunahme bewirken ("niche availability hypothesis" im Sinne von DEAN & CONNELL 1987a, b). Auch BUCKLEY (1982, 1985) weist darauf hin, daß nicht unmittelbar die gesamte Lebensraum-Diversität entscheidend ist, sondern die Qualität einzelner Lebensraum-Typen. Im Falle der Wiederbesiedlung von Krakatau durch Schmetterlinge ließ sich nachweisen, daß ihre Diversität im wesentlichen von der Existenz bestimmter Pflanzengesellschaften abhängt, weniger von der Inselgröße oder von der allgemeinen Lebensraum-Diversität (BUSH 1986).

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Untersuchungen wird nicht präzise gefaßt, ob die Unterschiede in den Artenzahlen auf Veränderung der Flächengröße bei konstant bleibender Lebensraum-Diversität oder auf ihrer Veränderung mit zunehmender Flächengröße beruhen. MACARTHUR & WILSON (l. c.) begründen dies damit, daß die Lebensraum-Diversität nicht oder nur unzureichend meßbar wäre. Dies liegt aber auch daran, daß von vielen Ökologen oft versucht wird, eine Charakterisierung von Biotopen mit mathematisch-statistischen Methoden zu erzwingen (KOHN & WALSH 1994). Besser wäre es, sich z.B. pflanzensoziologisch-vegetationskundlicher induktiver Methoden zu bedienen. Darüber hinaus ist es von großer Bedeutung, ob bei der Wahl einer Untersuchungsfläche das Minimumareal einer Lebensgemeinschaft (Biozönose) Berücksichtigung findet oder nicht. In einem von den Standortbedingungen her homogenen Bestand steigt die Artenzahl (Pflanzenarten und Tierarten) auch bei erheblicher Vergrößerung der Untersuchungsfläche nicht oder kaum mehr an (VESTAL & HEERMANS 1945, VESTAL 1949, GOODALL 1952, GREIG-SMITH 1964, FORMAN et al. 1976, DIERSCHKE 1994). Insofern ist die Aussage falsch, daß bei einer Verzehnfachung der Inselgröße immer eine Verdopplung der Artenzahl zu erreichen ist, bzw. umgekehrt bei einer Reduzierung um 90 % eine Halbierung erfolgt (DIAMOND 1974b, PRIMACK 1995).

Kritik übte bereits GLEASON (1922) an der mathematischen Herleitung der Arten-Areal-Beziehung von ARRHENIUS (1921). Er zeigte, daß sie für sehr große Gebiete keine Gültigkeit hat. Erst in jüngster Zeit wird versucht, diesem Zusammenhang auch bei der mathematischen Behandlung der Arten-Areal-Beziehung Rechnung zu tragen (WILLIAMS 1995). Es ist entscheidend, das Minimumareal einer Pflanzengesellschaft bzw. Biozönose zu kennen, über dessen Arealgrenze die Artenzahl der typischen und diese Gesellschaft charakterisierenden Arten nicht mehr steigt. Dasselbe gilt auch für die Anzahl der Gesellschaften, die typisierbare Vegetationskomplexe aufbauen, auch sie variiert für eine spezifische Landschaft in ihrer Zahl nur geringfügig (SCHWABE & KRATOCHWIL 1994). Hinzu kommt, daß die Lebensraum-Dynamik, die Sukzession, bei den bisherigen Analysen, die sich mit der Inseltheorie beschäftigt haben, oft ausgeklammert bleibt, ebenso der Zustand des zu analysierenden Ökosystems (s. auch die Kritik an der MACARTHUR-WILSON-Theorie durch WHITTAKER et al. 1989 im Falle der Vegetationsentwicklung auf Krakatau). Analog zum Grad der soziologischen Progression einer Pflanzengesellschaft oder eines Vegetationskomplexes in der Pflanzensoziologie (DIERSCHKE 1994) existiert auch ein unterschiedlicher Grad der biozönotischen oder ökosystemaren Progression zwischen verschiedenen Lebensgemeinschaften. Man versteht darunter:

- Ortsbeständigkeit der Mehrzahl der Individuen einer Gesellschaft, aber auch ihrer Bestände bzw. Gesellschaften einschließlich der Dichte ihres Zusammenschlusses
- Wechselbeziehungen zwischen den Individuen verschiedener Arten und Gesellschaften
- Vielfalt des Schichtenaufbaus, Mannigfaltigkeit der Gestaltstypen
- große Lebensdauer der Bestände.



In der Mehrzahl der Fälle trifft die sicher wichtigste Gegenhypothese zur MACARTHUR-WILSON-Theorie, die "habitat diversity hypothesis" von LACK (1976) zu (s. dazu auch HAMILTON et al. 1963, SIMBERLOFF 1974, 1976a, TANGNEY et al. 1990, HART & HORWITZ 1991, KOHN & WALSH 1994).

b) Das unterschiedliche Verhalten der Arten geht bei der Equilibrium-Theorie nicht ein; alle Arten werden gleich behandelt.

Eine mathematische Behandlung setzt voraus, daß diesen Arten innerhalb der untersuchten Bestände eine qualitativ gleichwertige Bedeutung zugemessen wird. Ohne diese Rahmenbedingung dürfen sonst weder Arten- und Individuensummen gebildet, noch Divisionen oder Multiplikationen durchgeführt werden. So bleibt bei solchen Vorgaben z.B. die ökologische Amplitude der einzelnen Arten unberücksichtigt. Dies gilt auch für die MACARTHUR-WILSON-Theorie. Eine Einschränkung wird i.d.R. darin gemacht, daß man sich auf bestimmte Taxozönosen beschränkt. Hierbei zeigt es sich, daß sich verschiedene Taxozönosen sehr unterschiedlich verhalten können. Während im Falle der erwähnten Gebirgsinseln im Großen Becken Nordamerikas die Säugetiere so stark separiert sind (BROWN 1971), daß aufgrund des Ausbleibens einer Kolonisation die Equilibrium-Theorie versagt, kommt es bei den Vögeln zu hohen Kolonisationsraten. Da für Vögel hier keine Barrieren vorliegen, ist der z-Wert entsprechend niedriger. In diesem Beispiel ist sogar der hohe Artenreichtum der Vögel auf den Inseln nur durch eine zielgerichtete lebensraumspezifische Kolonisation erklärbar. Ein stochastisches Modell versagt hier völlig, nur ein deterministisches ist realistisch. Die Schmetterlingszönosen müssen bei diesen Gebirgsinseln in diesem Beispiel sogar in 3 Gruppen aufgeteilt werden: stenöke Standortspezialisten, Arten mit einer breiteren ökologischen Amplitude und Wanderfalter. Jede Gruppe folgt einer anderen "Theorie" (Übersättigung, Equilibrium, keine Barriere). Hier fehlt bei der Formulierung eines Modells der gesamte Bezug zu einer biozönotischen Sichtweise.

Jüngere Modelle versuchen, dem Anspruch einer präziseren Beurteilung der Artunterschiede gerecht zu werden. Untersuchungen von PATTERSON & ATMAR (1986) belegen am Beispiel von Säugetierarten auf Berggipfeln der südwestlichen USA, daß ihre Artenzusammensetzung nicht der Stichprobe einer Grundgesamtheit entspricht. Jedoch sind alle auf einer bestimmten kleineren "Insel" vorkommenden Arten auch auf den größeren vorhanden. Diese "nested subset analysis" von PATTERSON & ATMAR (1986) baut auf den Grundlagen der Inselbiogeographie auf, berücksichtigt jedoch nicht nur die Artenzahl, sondern auch die Artenidentität von Inseln eines Archipels. Das Fehlen bestimmter Arten auf kleineren Inseln wird als eine Folge ihrer größeren Extinktions-Anfälligkeit betrachtet (PATTERSON 1987, CUTLER 1991). Aber auch diese Hypothese hält einer kritischen Analyse hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Naturschutz-Praxis nicht stand (DOAK & MILLS 1994); Korrelationen mit der Inselgröße und Lebensraum-Diversität müssen nicht unbedingt bestehen.

Bei einer näheren Analyse verschiedenster Fallbeispiele, die eine zweistellige Zahl weit übersteigt, zeichnet es sich ab, daß die Equilibrium-Theorie in besonderem Maße bei "Landinseln" nicht die Regel darstellt. Entweder sind die Barrieren zu groß oder es gibt keine. Eine Beurteilung einer "Insel-Situation" kann immer nur art- und biozönosenspezifisch erfolgen.

Es bleiben bei dieser Theorie unberücksichtigt:

1) Die autozoische, autophytische und genetische Ausgangssituation. Unter autozoisch bzw. autophytisch versteht man das gesamte morphologische und physiologische, bei Tieren auch ethologische Anpassungssyndrom einer Tier- bzw. Pflanzen-Art.

- Stenökiegrad (Standortsspezifität, Grad der Habitatbindung)
- Fortpflanzungsbiologie (Nachkommenzahl, Geschlechterverhältnis u.a.)

- Lebensstafel (Alterspyramide, maximales Alter u.a.)
- Populationsgröße ("minimal viable population size"; SHAFFER 1981, GILPIN & SOULÉ 1986)
- Populationsdynamik (s. z.B. DOAK & MILLS 1994)
- genetische Variabilität (Heterozygotiegrad, genetische Drift u.a.)
- Ausbreitungsfähigkeit
- Etablierungsfähigkeit
- Aktionsraum-Bedarf ("minimum dynamic area")
- notwendige Habitatdiversität (räumlich und zeitlich)
- spezifische Ansprüche an eine bestimmte abiotische Umwelt
- Stellung der Art innerhalb des biozönotischen Konnexes
- Anfälligkeit gegenüber Konkurrenten, Prädatoren u.a.m.

## 2) Die abiotischen und biotischen Faktorenkonstellationen der zu besiedelnden Insel.

Ob die Präadaptationen der kolonisierenden Arten in Übereinstimmung mit der ökologischen Situation der "Insel" stehen, ob sich die Kolonisatoren auch langfristig etablieren können, ist ohne die Kenntnis beider Parameter schwer einzuschätzen. Aber auch vorausgesetzt, alle Potenzen einer Art (morphologische, physiologische, ethologische Adaptationen) und alle Valenzen, die Umweltvariablen, auf einer Insel sind bekannt, so bedeutet dies noch lange nicht, daß aufgrund einer gegebenen "Insel"-Situation die Prognosen, geschlossen aus dem bekannten Verhalten der Art, auch eintreffen werden. Die Arten verhalten sich, da sie in ein anderes Biozönosegefüge eintreten, nach der Kolonisation häufig anders als vorher, da die Umweltsituation eine andere ist. So sind folgende Veränderungen im Verhalten von Arten festgestellt worden (Beispiel Vögel), die mit einem auf einer Insel veränderten Konkurrenzdruck zusammenhängen (s. z.B. CROWELL, 1962, GRANT 1966, KEAST 1968, KREBS et al. 1969, DIAMOND 1970, MACARTHUR et al. 1972, YEATON 1974, CASE 1975):

- Veränderung in der Individuenzahl (i.d.R. höher)
- Nischenerweiterung (Ausfall des "character displacement")
- Besiedlung verschiedener Lebensräume, Erweiterung des Nahrungsspektrums u.a.

Ähnliche Situationen betreffen Neophyten bzw. Neozoen, von denen ein solches verändertes Verhalten hinlänglich bekannt ist. Auf die Nichtberücksichtigung floren- und faunengeschichtlicher Gesichtspunkte sowie evolutiver Veränderungen wurde bereits hingewiesen. Ebenfalls nicht berücksichtigt bleiben allgemein biozöologische Zusammenhänge.

Zusammenfassend ist festzustellen:

- 1) Die Arten-Areal-Beziehung wird i.d.R. durch die Lebensraum-Diversität bestimmt.



- 2) Die Wirkung der Separation (Barriere-Effekt) ist artspezifisch sehr unterschiedlich zu beurteilen.
- 3) Artenwechsel ist die Folge einer veränderten Umweltsituation und kein systemimmanenter, stochastischen Gesetzen folgender Vorgang.

Eine detaillierte Auseinandersetzung mit der MACARTHUR-WILSON-Theorie muß zwangsläufig zu dem Schluß führen, daß sie zu allgemein formuliert ist, und deshalb der Mannigfaltigkeit biologischer Systeme nicht gerecht wird, zumal sie noch nicht einmal in der Mehrzahl der Fälle zutrifft. So ist sie auch eher eine "Hypothese", die aufgrund ihrer großen angewandten Bedeutung eine paradigmatische Entwicklung durchlaufen hat. Ihr heuristischer Wert bleibt unbestritten; sie hat zu einer besonders intensiven wissenschaftlichen Auseinandersetzung geführt, die notwendig ist für jeden Wissenschaftsprogress. Eine Anwendung der Equilibrium-Theorie für Naturschutzfragen ist aufgrund der Übervereinfachung der Rahmenbedingungen wenig sinnvoll (s. dazu auch die kritische Analyse von SHAFER 1990). Eine nach rein geometrischen Prinzipien ausgerichtete Naturschutzplanung in konsequenter Anwendung der MACARTHUR-WILSON-Theorie ohne Berücksichtigung wichtiger biologischer Inhalte und biologischer Vielfalt muß abgelehnt werden. Dennoch empfiehlt z.B. "The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources" (IUCN), daß Kriterien zur Planung von Schutzgebieten und Pflegemaßnahmen mit der Equilibrium-Theorie übereinstimmen sollten (I.U.C.N 1980 nach BOECKLEN & SIMBERLOFF 1986; s. dazu auch WHITTAKER 1992). Viele auch aus der Inseltheorie erwachsene Kontroversen, so z.B. die SLOSS-Problematik: Single Large or Several Small Reserves (TERBORGH 1974b, 1976, DIAMOND 1975b, 1976, WILSON & WILLIS 1975, SIMBERLOFF 1976b, SIMBERLOFF & ABELE 1982), haben heute keine aktuelle Relevanz mehr (WILCOX & MURPHY 1985, SOULÉ & SIMBERLOFF 1986, MURPHY & WILCOX 1986, HALLE 1996). Eine Zusammenfassung der Kritikpunkte liefert WORTHEN 1996. SAUNDERS et al. (1991) schreiben zutreffend: "...while of theoretical interest, most of these issues are of little practical value in managing fragmented systems...the species-area equation, for example, may give a manager a rough idea of how many species will be maintained on a remnant of a given area, but will yield absolutely no information on the practical issue of which habitats contribute most to species richness or which species are most likely to be lost from the remnant".

## **9. Reliktzöosen im nordwestdeutschen Tiefland: Untersuchungen zur Separation und Isolation von Populationen auf dem Festland**

Der Mensch hat seit dem Atlantikum die Waldvegetation auch im norddeutschen Tiefland stark zurückgedrängt. Das Ausmaß der Waldverwüstung war hier recht unterschiedlich: Im Weser-Ems-Gebiet blieben nur sehr wenige und darüber hinaus auch nur sehr kleine Reliktwälder übrig, im Weser-Elbe-Gebiet hingegen war der relative Waldanteil größer. Die Waldverwüstungsphasen erreichten ihren Höhepunkt in der Mitte des 18. Jahrhunderts (HESMER & SCHRÖDER 1963). Wenige Wälder blieben verschont, dabei auch einige, die sich bereits seit Beginn des 12. und 13. Jahrhunderts in herrschaftlichem Bann befanden und mindestens seither, z.T. wahrscheinlich sogar ununterbrochen seit dem Postglazial Wald tragen.

Heute ist der "Inselcharakter" dieser alten Waldstandorte weitgehend verlorengegangen. Mit Beginn der planmäßigen Forstwirtschaft ab etwa 1800 setzte eine intensive Aufforstung insbesondere ehemaliger Heidestandorte ein und es kam zu einer "Vernetzung" einst über Jahrhunderte separierter "Waldparzellen". Den Zustand vor 1800 dokumentiert vor allem altes Kartenmaterial (LECOQ 1805, Kurhannoversche Landesaufnahme 1764-1786), aber auch zahlreiche Archivalien belegen das hohe Alter einzelner weniger Waldstandorte im nordwestdeutschen Tiefland. Die Untersuchungen solcher alter Waldparzellen erbrachten u.a. folgende Ergebnisse:

- Es gibt zahlreiche Tierarten, die sich für das norddeutsche Tiefland als Reliktarten einstufen lassen. Hierzu gehören u.a. die Laufkäfer-Arten *Abax ovalis*, *Abax parallelus*, *Carabus glabratus* (Carabidae), der Hunderfüßer *Lithobius curtipes* (Chilopoda), die Schnegel-Arten *Limax cinereoniger*, *Malacolimax tenellus* (Limacidae) (ABMANN 1994, ABMANN & KRATOCHWIL 1995, VOSSEL & ABMANN 1995, KRATOCHWIL & ABMANN 1995). Während sich zahlreiche Waldarten mit der Ausdehnung der Waldflächen ebenfalls auf jüngere Standorte ausbreiten konnten (z.B. der Laufkäfer *Carabus problematicus*), gilt dies für die benannten Reliktarten nicht. Ein wesentlicher Grund stellt in einzelnen Fällen das eingeschränkte Ausbreitungspotential solcher Arten dar, wie "enclosure"-Versuche und Radarbeobachtungen von ABMANN (1995) belegen. Eine "Biotop-Ver-netzung" führt hier zumindest für den Zeitraum von 200 Jahren zu keiner Arealausdehnung.
- Untersuchungen zur genetischen Differenzierung und Variabilität einer der oben genannten Reliktarten (*Carabus glabratus*) belegen, daß analysierte Populationen (Lüneburger Heide, Niedersachsen) große Übereinstimmungen in den Allelfrequenzen aufweisen. Die Ergebnisse wurden an 2 variablen Enzymen, einer Gewebeesterase (EST-X) und der 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD), gewonnen (VOGT & ABMANN 1995). Erhebliche und langanhaltende Flaschenhalseffekte ("bottlenecks") mit einhergehender starker genetischer Verarmung sind zumindest für die untersuchten *Carabus glabratus*-Populationen in der Lüneburger Heide auszuschließen. Die große Übereinstimmung in den Allelfrequenzen spricht für eine geringe Populationsdynamik. Eine über Jahrhunderte bestandene "Verinselung" hat in diesem Beispiel zu keiner erkennbaren genetischen Verarmung geführt.
- Aufgrund der hohen Separation einzelner *Carabus glabratus*-Populationen erschien es besonders lohnend zu sein, im Populationsvergleich (Metapopulation und Subpopulation) die morphometrische Differenzierung des Exoskeletts zu überprüfen (12 Merkmale, dabei 8 Meßstrecken und 4 Borstenanzahlen; s. STAMM-BEGEMANN 1996). Unterschiede im Ausmaß der flukturierenden Asymmetrie als Zeichen einer "genetischen Verarmung" oder als Zeichen von "Umweltstreß" konnten bei den untersuchten Populationen nicht nachgewiesen werden. Die morphometrische Differenzierung innerhalb von Subpopulationen ist außerordentlich gering, und bei der zugrundegelegten Datenlage sind die Populationen morphometrisch nur in Ausnahmen eindeutig zu trennen. Bei einer Diskriminanz-Analyse gelang sie unter Verwendung von 12 Merkmalen innerhalb von 9 Populationen nur bei dreien (STAMM-BEGEMANN 1996). Bei einer Vermessung einer weitaus größeren Anzahl von Strecken werden jedoch auch lokale Populationen mit großer Wahrscheinlichkeit zu trennen sein (ABMANN mündl. Mitt.).

Eine Vernetzung zur Sicherung der genetischen Variabilität von Relikt-Standorten ist nicht sinnvoll. Die Theorie des "taxon cycle" lehrt von den Gefahren, die weitverbreitet und stark konkurrenzkräftige "Generalisten" ausüben können, wenn sie insbesondere hochgradig evoluierte Systeme nach Überwindung spezifischer Barrieren "angreifen" können. SIMBERLOFF & COX (1987) und SIMBERLOFF et al. (1992) nennen u.a. folgende Nachteile von Korridoren: Ausbreitung von Schädlingen und Krankheiten, Eindringen von starken Konkurrenten, Eindringen von Räufern. Separation ist hier ein wichtiger Schutzmechanismus.

## 10. Neue Hypothesen: Das Metapopulations-Konzept

Weit mehr als durch die Inseltheorie wird die ökologische Forschung, aber auch der Bereich des Naturschutzes heute vom Konzept der "Metapopulationen" beeinflusst (LEVINS 1969, 1970, HANSKI 1985, 1989, QUINN & HASTINGS 1987, HARRISON et al. 1988, HARRISON & QUINN 1989, HASTINGS & WOLIN 1989, HANSKI & GILPIN 1991). PELTONEN & HANSKI (1991) und HANSKI (1989) gehen davon aus, daß die Equilibrium-Theorie durch das Metapopulations-Konzept ersetzt wurde (HANSKI



1989: "...the theory of metapopulation dynamics is replacing the equilibrium theory of island biogeography as the population ecology paradigm in conservation biology,..."). Unter Metapopulation versteht man eine regionale, sich aus zahlreichen lokalen Sub-Populationen zusammensetzende Hauptpopulation. Als Voraussetzung für die Kennzeichnung einer Metapopulation muß gelten, daß ihre einzelnen Sub-Populationen abgrenzbar sind und Eigendynamik besitzen, daß zwischen den Sub-Populationen gelegentlicher Individuenaustausch besteht, daß Sub-Populationen aussterben, aber auch neu wieder gegründet werden können (VERBOOM et al. 1993).

Nach den Vorstellungen von LEVINS (1969, 1970) sterben alle lokalen Populationen früher oder später einmal aus. Dies muß jedoch nicht so sein. Lokales Aussterben von Subpopulationen kann innerhalb einer Metapopulation auch ein sehr seltenes Ereignis darstellen, da durch "rettende" Immigration auch stark reduzierte Populationen sich immer wieder erholen können. HANSKI & GYLLENBERG (1993) haben dieses Phänomen als "rescue-effect" bezeichnet. Unter diesem Gesichtspunkt ist es denkbar, daß Metapopulationen über eine höhere Stabilität verfügen als gleichgroße homogene Populationen. Metapopulationen lassen sich durch eine oder mehrere Kern-Populationen ("core populations") charakterisieren, die sich durch Beständigkeit und mehr oder weniger konstante oder gering schwankende Individuenzahlen auszeichnen sowie durch sogenannte Satelliten-Gebiete ("satellite populations") mit stark variierenden Abundanzen und gelegentlichem Aussterben.

Während die Inseltheorie von einer statischen, im Gleichgewichtszustand befindlichen Einzelpopulation ausgeht, bei der die Kolonisationsrate und die Aussterberate im Equilibrium gleiche Größen darstellen, ist das Metapopulations-Konzept durch Raumdynamik gekennzeichnet. Bei diesem Modell muß zwangsläufig eine höhere Kolonisationsrate der Kern-Populationen vorausgesetzt werden, um das Überleben einzelner Satelliten-Populationen zu gewährleisten (HANSKI 1989, HARRISON & QUINN 1989, GILPIN & HANSKI 1991).

Gerade für den Naturschutz hat das Metapopulations-Konzept vielfache Anwendung gefunden (EHRlich & MURPHY 1987, MENGES 1990, MURPHY et al. 1990, BLEICH et al. 1990, VERBOOM et al. 1991).

Erschwerend ist die Tatsache, daß mit der Zeit der Begriff "Metapopulation" sehr unterschiedlich interpretiert und erweitert wurde und damit heute auch kein einheitliches Konzept mehr vorliegt. Die Beziehungen zwischen den lokalen Sub-Populationen und der Kern-Population können dabei sehr unterschiedlich sein. Beim klassischen Metapopulations-Konzept (LEVINS 1969, 1970) sind die einzelnen Populationen annähernd gleich groß und besitzen alle gleiche relative Aussterbe- und Wiederbesiedlungs-Wahrscheinlichkeit (s.o.). Beim "core-satellite"-Modell (BOORMAN & LEVITT 1973) besteht zwischen den Populationen eine unterschiedlich hohe Überlebens-Wahrscheinlichkeit, auch sind die Lebensraumsinseln von unterschiedlicher Größe. Beim "source-sink"-Modell (PULLIAM 1988) wird zwischen einer zentralen Quell-Population und peripheren, immer wieder aussterbenden Sub-Populationen unterschieden.

Es besteht kein Zweifel daran, daß das Metapopulations-Konzept zu einer Präzisierung populations-ökologischer und besonders populationsdynamischer Prozesse geführt hat, jedoch ist es kein ökosystemares bzw. biozöologisches Konzept, da es zunächst nur 2-Arten-Modelle, in jüngerer Zeit auch nur das Überdauern einer Art beschreibt (s. z.B. CASWELL 1978, HANSKI 1991). Im Augenblick erfährt auch das Metapopulations-Konzept Kritik, sowohl von Seiten der Tierökologen (REICH & GRIMM 1969) als auch besonders von Botanikern (POSCHLOD 1996). Vor einer blinden Anwendung warnen z.B. auch DOAK & MILLS (1994), zumal auch andere Populations-Modelle existieren (HARRISON 1991, TAYLOR, A.D. 1990, 1991). Auch zeigt es sich, daß die verschiedenen Metapopulations-Modelle Eckpunkte eines Kontinuums darstellen, zwischen denen sich einzelne Fallbeispiele einordnen lassen (THOMAS et al. 1992). Die Argumente laufen oft in die ähnliche Richtung, der wesentliche Kritikpunkt liegt in der allzu allgemeinen Formulierung. Die Vielfalt artbezogener und regionaler Spezifika zwingt hingegen immer zur Einzelanalyse, für den praktischen Naturschutz hat deshalb auch

das Metapopulations-Konzept eine weitaus geringere Bedeutung als allgemein angenommen. Im Zusammenhang mit einer kritischen Analyse des Metapopulations-Konzeptes beschreiben REICH & GRIMM (1996) den Weg aktueller Konzepte, Hypothesen und Theorien: zunächst von Theoretikern ausführlich und sinnreich diskutiert, insbesondere auch unter der weitgehend vollständigen Darlegung der Grenzen und Rahmenbedingungen, dann Einzug in die Praxis (in diesem Fall der Naturschutz), mittlerweile ein Paradigma (s. HARRISON 1994 im Falle des Metapopulations-Konzeptes), heute vielfach falsch verstanden und überinterpretiert. Gleiches gilt auch für die Inseltheorie.

In dieselbe Richtung gehen eine Vielzahl sich gleichlautend mehrender Kommentare (ABELE & CONNOR 1979, GILBERT 1980, HIGGS & USHER 1980, HIGGS 1981, HIGGS & MARGULES 1982, SHAFFER & SAMSON 1985, SOULÉ 1987, SIMBERLOFF 1988, GILPIN 1991, TAYLOR, B. 1991, GIBBONS 1992, SOBERON 1992): Die theoretischen Verallgemeinerungen sowohl der Insel-Biogeographie als auch des Metapopulations-Konzeptes sind für den Bereich des angewandten Naturschutzes in der Regel zu ungenau, zu oberflächlich, zu vereinfacht, um Vorhersagen zu erlauben, und häufig sind sie auch kaum beweisbar. Viele sind zum Dogma erhoben worden, ohne der Diversität der ökologischen und historischen Gegebenheiten biologischer Systeme gerecht zu werden (SIMBERLOFF & ABELE 1976, 1982, LANDE 1988, FORMAN 1996).

## 11. Zusammenfassung

Die "Inseltheorie" hat mit ihrer Anwendung auch auf Festlandökosysteme einen erheblichen Einfluß auf die Naturschutzpraxis und auf die Landschaftsplanung genommen. Nach einer kurzen Charakterisierung der Kernpunkte der MACARTHUR-WILSON-Theorie werden ihr Gültigkeitsbereich, Fragen der Übertragbarkeit auf Festlandsinseln, ihre praktische und aktuelle Bedeutung überprüft. Zahlreiche Kritikpunkte untermauern ihre nur eingeschränkte Anwendbarkeit auch auf Landökosysteme, darüber hinaus existieren mehrere Gegenhypothesen, wobei besonders solche mit deterministischen Begründungen die Schwachpunkte der MACARTHUR-WILSON-Theorie offenlegen. Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Arten-Areal-Beziehung in der Regel durch die Lebensraum-Diversität bestimmt wird, die Wirkung der Separation artspezifisch sehr unterschiedlich zu beurteilen ist und der Artenwechsel innerhalb eines Lebensraumes meist eine Folge veränderter Umweltsituationen und kein systemimmanenter, stochastischen Gesetzen folgender Vorgang ist. Die zu allgemeine Formulierung der MACARTHUR-WILSON-Theorie läßt eine Anwendung im Naturschutzbereich aufgrund der Übereinfachung der Rahmenbedingungen als wenig sinnvoll erscheinen. Beispiele von Untersuchungen, z.B. solche über jahrhundertlang separierte, "inselartig" verbreitete Reliktzönosen im nordwestdeutschen Tiefland (Waldzönosen ehemaliger Hudewälder), werden vorgestellt und die Wirkung der "Vernetzung" ehemaliger Waldfragmente in jüngerer Zeit, die Ausbreitungsfähigkeit von Arten, die Wirkung der Separation auf die genetische Differenzierung und Variabilität sowie auf die morphometrische Differenzierung von Populationen diskutiert.

Die "Inseltheorie" hat durch das Metapopulations-Konzept an Aktualität verloren, wenngleich auch letzteres derzeit vermehrter Kritik ausgesetzt ist, wenn es um die praxisbezogene Anwendung im Bereich des Naturschutzes geht.

## 12. Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danke ich Herrn Dr. T. Aßmann, Universität Osnabrück, und Herrn Prof. Dr. H. Haeupler, Universität Bochum.



### 13. Literatur

- ABELE, L.G. & E.F. CONNOR (1979): Application of island biogeography theory to refuge design: making the decision for the wrong reasons. - In: LINN, R.M. (Eds.): Proceeding in the First Conference on Scientific Research in the National Parks. Vol I. - U.S. Dep. of the Interior. Washington D.C.: 89-94.
- AHO, J. (1978): Freshwater snail populations and equilibrium theory of island biogeography. I. A case study in southern Finland. - *Ann. Zool. Fenn.*, 15: 146-154.
- Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL) (Hrsg.) (1988): Biotopverbund in der Landschaft. - *Laufener Seminarbeitr.*, 10/86: 1-114.
- ANDRÉN, H. (1994): Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. - *Oikos*, 71: 355-366.
- ARRHENIUS, O. (1921): Species and area. - *J. Ecol.*, 9: 95-99.
- ABMANN, T. (1994): Epigäische Coleopteren als Indikatoren für historisch alte Wälder der Norddeutschen Tiefebene. - *NNA-Berichte* (Hrsg. Norddeutsche Naturschutzakademie Hof Möhr), 4: 142-151.
- ABMANN, T. (1995): Laufkäfer als Reliktarten alter Wälder in Nordwestdeutschland (Coleoptera: Carabidae). - *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.*, 10: 305-308.
- ABMANN, T. & A. KRATOCHWIL (1995): Biozönotische Untersuchungen in Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. Grundlagen und erste Ergebnisse. - *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.*, 20/21: 275-337.
- BLEICH, V.C., J.D. WEHAUSEN & S.A. HOLL (1990): Desert-dwelling mountain sheep: conservation implications of a naturally fragmented distribution. - *Conserv. Biol.*, 4: 383-389.
- BOECKLEN, W.J. & N.J. GOTELLI (1984): Island biogeographic theory and conservation practice: species area or specious-area relationships? - *Biol. Conserv.*, 29: 63-80.
- BOECKLEN, W.J. & D. SIMBERLOFF (1986): Area-based extinction models in conservation. - In: ELLIOTT, D.K. (Ed.): *Dynamics of extinction*. - New York: 247-276.
- BOORMAN, S.A. & P.R. LEVITT (1973): Group selection on the boundary of a stable population. - *Theor. Pop. Biol.*, 4: 85-128.
- BROWN, J.H. (1971): Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. - *Amer. Nat.*, 105: 467-478.
- BUCKLEY, R.C. (1982): The habitat-unit model of island biogeography. - *J. Biogeogr.*, 9: 339-344.
- BUCKLEY, R.C. (1985): Distinguishing the effects of area and habitat type on island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation. - *J. Biogeogr.*, 12: 527-535.
- BUSH, M. (1986): A biogeographical appraisal of the butterflies of Krakatau. - In: BUSH, M., P. JONES & K. RICHARDS (Eds.): *The Krakatoa Centenary Expedition 1983: final report*. - *Miscellaneous*, 33: 97-112. Dep. of Geograph., Univ. of Hull. England.
- CARLQUIST, S. (1974): *Island biology*. - New York. 660 S.
- CARSON, H.L. & K.Y. KANESHIRO (1976): *Drosophila of Hawaii: systematics and ecological genetics*. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 311-345.
- CARSON, H.L., D.E. HARDY, H.T. SPIETH & W.S. STONE (1970): The evolutionary biology of the Hawaiian *Drosophilidae*. - In: HECHT, M.K. & W.C. STEERE (Eds.): *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky*. - Appleton-Century Crofts: 437-543.
- CASE, T.J. (1975): Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in the Gulf of California. - *Ecology*, 56: 3-18.
- CASWELL, H. (1978): Predator mediated coexistenz: a nonequilibrium model. - *Am. Nat.*, 112: 127-154.
- COLEMAN, B.D. (1981): On random placement and species area relations. - *Math. Biosci.*, 54: 191-215.
- COLEMAN, B.D., M.A. MARES, M.R. WILLIG & Y. HSIEM (1982): Randomness, area, and species richness. - *Ecology*, 63: 1121-1133.

- CONNOR, E.F. & E.D. MCCOY (1979): The statistics and biology of the species-area relationship. - *Am. Nat.*, 113: 791-829.
- CROWELL, K.L. (1962): Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. - *Ecology*, 43: 75-88.
- CULVER, D.C. (1970): Analysis of simple cave communities. Caves as islands. - *Evolution*, 29: 463-474.
- CUTLER, A. (1991): Nested faunas and extinction in fragmented habitats. - *Conserv. Biol.*, 5: 496-505.
- DAMMERMAN, K.W. (1948): The fauna of Krakatau 1883-1933. - *Verh. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap. Afdel. Natuurk.*, 44 (2): 1-594.
- DARLINGTON, P.J. (1957): *Zoogeography*. - New York.
- DARWIN, C. (1859): *The origin of species by means of natural selection*. - 1. Aufl. London. 458 S.
- DEAN, R.L. & J.H. CONNELL (1987a): Marine invertebrates in algal succession. I. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109: 217-247.
- DEAN, R.L. & J.H. CONNELL (1987b): Marine invertebrates in algal succession. II. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109: 249-273.
- DIAMOND, J.M. (1969): Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Island of California. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 64: 57-63.
- DIAMOND, J.M. (1970): Ecological consequences of island colonization by Southwest Pacific birds. I. Types of niche swifts. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 67: 529-536.
- DIAMOND, J.M. (1971): Comparison of faunal equilibrium turnover rates on a tropical island and a temperate island. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 68: 2742-2745.
- DIAMOND, J.M. (1972): Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific islands. - *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, 69: 3199-3203.
- DIAMOND, J.M. (1973): Distributional ecology of New Guinea birds. - *Science*, 179: 59-769.
- DIAMOND, J.M. (1974a): Colonization of exploded vulcanic islands by birds: the supertramp strategy. - *Science*, 184: 803-806.
- DIAMOND, J.M. (1974b): Relaxation and differential extinction on land-bridge islands: applications to natural preserves. - *Proc. 16th Int. Ornith. Congr.*: 616-628.
- DIAMOND, J.M. (1975a): The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. - *Biol. Conserv.*, 7: 129-146.
- DIAMOND, J.M. (1975b): Assembly of species communities. - In: CODY, M.L. & J.M. DIAMOND (Eds.): *Ecology and evolution in communities*. - Cambridge, MA: 129-146.
- DIAMOND, J.M. (1976): Island biogeography and conservation: strategy and limitations. - *Science*, 193: 1027-1029.
- DIAMOND, J.M. (1984): "Normal" extinction of isolated populations. - In: NITECKY, M.H. (Ed.): *Extinctions*. - Chicago. 191-246.
- DIAMOND, J.M. & E. MAYR (1976): Species-area relation for birds of the Solomon Archipelago. - *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, 73 (1): 262-266.
- DIAMOND, J.M. & R.M. MAY (1977): Species turnover rates on islands: dependence on census interval. - *Science*, 197: 266-270.
- DIAMOND, J.M. & R.M. MAY (1980): Biogeographie von Inseln und Planung von Schutzgebieten. - In: MAY, R.M. (Hrsg.): *Theoretische Ökologie*. - Weinheim, Deerfeld Beach, Florida, Basel: 147-166.
- DIAMOND, J.M. & H.L. JONES (1980): Species turnover in island bird communities. - *Acta XVII Congressus Internat. Ornithol.*, 2: 777-782.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. - Stuttgart. 683 S.
- DOAK, D.F. & L.S. MILLS (1994): A useful role for theory in conservation. - *Ecology*, 75: 615-626.
- DOUGLAS, M. & P.S. LAKE (1994): Species richness of stream stones: an investigation of the mechanism generating the species-area relationship. - *Oikos*, 69: 387-396.
- EHRlich, P.R. & D.D. MURPHY (1987): Conservation lessons from longterm studies of checkerspot butterflies. - *Conserv. Biol.*, 1: 122-131.



- ERIKSSON, O., A. HANSEN & P. SUNDING (1974): Flora of Macaronesia: Checklist of Vascular Plants. - University of Umeå. Sweden.
- FISHER, R.A., A.S. CORBET & C.B. WILLIAMS (1943): The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. - *J. Anim. Ecol.*, 12: 42-58.
- FORMAN, R.T.T. (1996): Land mosaics. The ecology of landscapes and regions. - Cambridge. 632 S.
- FORMAN, R.T.T., A.E. GALLI & C.F. LECK (1976): Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. - *Oecologia*, 26: 1-8.
- GALLI, A.E., C.F. LECK & R.T. FORMAN (1976): Avian distribution patterns in forest islands of different sizes in central New Jersey. - *Auk*, 93: 356-365.
- GIBBONS, A. (1992): Conservation biology in the fast track. - *Science*, 255: 20-22.
- GILBERT, F.S. (1980): The equilibrium theory of islands biogeography: fact or fiction? - *J. Biogeogr.*, 7: 209-235.
- GILPIN, M.E. (1991): The role of theory in reserve design. - *Conserv. Biol.*, 5: 430.
- GILPIN, M.E. & J.M. DIAMOND (1980): Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. - *Nature*, 285: 567-568.
- GILPIN, M.E. & M.E. SOULÉ (1986): Minimum viable populations: processes of species extinction. - In: SOULÉ, M.E. (Hrsg.): Conservation biology. The science of scarcity and diversity. - Sunderland, M.A.: 19-34.
- GILPIN, M. & I. HANSKI (Hrsg.) (1991): Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. - San Diego. 336 S.
- GLEASON, H.A. (1922): On the relation between species and area. - *Ecology*, 3: 158-162.
- GOODALL, D.W. (1952): Quantitative aspects of plant distribution. - *Biol. Rev.*, 27: 194-245.
- GRANT, P.R. (1966): The density of land birds on Tres Marias Islands in Mexico. I. Numbers and biomass. - *Canad. J. Zool.*, 44: 805-815.
- GREIG-SMITH, P. (1964): Quantitative plant ecology. - London: 151-157.
- HAEUPLER, H. (1997): Ein Vergleich zwischen "echten" Inseln und Habitatisolaten. - *Braunschweiger Geobotanische Arbeiten*, 5:39-60.
- HAILA, Y. (1983): Land birds on northern islands: a sampling metaphor for insular colonization. - *Oikos*, 41: 334-351.
- HAIRSTON, N.G. & G.W. BYERS (1954): The soil arthropods of a field in southern Michigan: a study in community ecology. - *Contrib. Lab. Vertrebr. Biol. Univ. Mich.*, 64: 1-37.
- HALLE, S. (1996): Metapopulationen im Naturschutz - eine Übersicht. - *Z. Ökologie u. Naturschutz*, 5: 141-150.
- HAMILTON, T.H., R.H.Jr. BARTH & I. RUBINOFF (1964): The environmental control of insular variation in bird species abundance. - *Proc. Nat. Acad. Sciences USA*, 52: 132-140.
- HAMPICKE, U. (1988): Extensivierung der Landschaft für den Naturschutz - Ziele, Rahmenbedingungen und Maßnahmen. - *Schr. R. Bayer. Landesamt Umweltsch.*, 84: 9-36.
- HANSKI, I. (1985): Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and abundance. - *Ecology*, 66: 335-343.
- HANSKI, I. (1989): Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same. - *TREE*, 4: 113-114.
- HANSKI, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 17-38.
- HANSKI, I. & M. GILPIN (1991): Metapopulation dynamics: a brief history and conceptual domain. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 3-16.
- HANSKI, I. & M. GYLLENBERG (1993): Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. - *Am. Nat.* 142: 17-41.
- HARRISON, S. (1991): Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 73-88.
- HARRISON, S. (1994): Metapopulations and conservation. - In: EDWARDS, P.J., R.M. MAY & N.R. WEBB (Eds.): Large scale ecology and conservation biology: 111-128.

- HARRISON, S., D.D. MURPHY & P.R. EHRLICH (1988): Distribution of the Bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. - *Amer. Nat.*, 132: 360-382.
- HARRISON, S. & J.F. QUINN (1989): Correlated environments and the persistence of metapopulations. - *Oikos*, 56: 293-298.
- HART, D.D. & R.J. HORWITZ (1991): Habitat diversity and the species-area relationship: alternative models and tests. - In: BELL, S.S., E.D. MCCOY & H.R. MUSHINSKY (Eds.): *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*: 47-68. - London: 47-68.
- HASTINGS, A. & C.L. WOLIN (1989): Within-patch dynamics in a metapopulation. - *Ecology*, 70: 1261-1266.
- HEATWOLE, H., R. LEVINS & M.D. BYR (1981): Biogeography of the Puerto Rican Bank. - *Atoll Res. Bull.*, 251.
- HESMER, H. & F.G. SCHROEDER (1963): Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. - *Decheniana Beih.*, 11: 1-304.
- HEYDEMANN, B. (1986): Grundlagen eines Verbund- und Vernetzungskonzeptes für den Arten- und Biotopschutz. - Landesnaturschutzverband Schleswig-Holstein e.V., Grüne Mappe: 11-22.
- HIGGS, A.J. (1981): Island biogeography theory and nature reserve design. - *J. Biogeogr.*, 8: 117-124.
- HIGGS, A.J. & M.B. USHER (1981): Should nature reserves be large or small? - *Nature*, 285: 568-569.
- HIGGS, A.J. & C. MARGULES (1982): Modern biogeographic theory: Are there any lessons for nature reserve design? - *Biol. Conserv.*, 24: 115-128.
- HOGERWERF, A. (1953): Notes on the vertebrate fauna of the Krakatau Islands, with special reference to the birds. - *Treubia*, 22: 319-348.
- HOOKE, J.D. (1847): On the vegetation of the Galapagos Archipelago. - *Transact. Linn. Soc.*
- HUNT, G.J. & M.W. HUNT (1974): Trophic levels and turnover rates: the avifauna of Santa Barbara Island, California. - *Condor*, 76: 363-369.
- JANZEN, D.H. (1968): Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. - *Amer. Nat.*, 102: 592-595.
- JEDICKE, E. (1990): *Biotopverbund*. - Stuttgart. 254 S.
- JOHNSON, M.P. & P.H. RAVEN (1973): Species number and endemism: the Galapagos archipelago revisited. - *Science*, 179: 893-895.
- JOHNSON, M.P. & D. SIMBERLOFF (1974): Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. - *J. Biogeogr.*, 1: 149-154.
- JONES, H.L. & J.M. DIAMOND (1976): Short-time-base studies of turnover in breeding bird population on the California Channel Islands. - *Condor*.
- JURVIK, J.O. & A.P. AUSTRING (1979): The Hawaiian avifauna: biogeographic theory in evolutionary time. - *J. Biogeogr.*, 6: 205-224.
- KARR, J. (1981): Population variability and extinction in the avifauna of a tropical land bridge island. - *Ecology*, 63: 1975-1978.
- KEAST, A. (1968): Competitive interactions and the evolution of ecological niches as illustrated by the Australian honeyeaters genus *Meliphreptus* (Meliphagidae). - *Evolution*, 22: 762-784.
- KOHN, D.D. & D.M. WALSH (1994): Plant species richness - the effect of island size and habitat diversity. - *J. Ecol.*, 82: 367-377.
- KRATOCHWIL, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesuchergemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - *Phytocoenologia*, 11 (4): 455-669.
- KRATOCHWIL, A. (1989a): Community structure of flower-visiting insects in different grassland types in Southwestern Germany (Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera). - *Spixiana*, 12 (3): 289-302.
- KRATOCHWIL, A. (1989b): Bioökologische Umschichtungen im Grünland durch Düngung. - *NNA-Berichte* (Hrsg. Norddeutsche Naturschutzakademie Hof Möhr), 2/1: 46-58.
- KRATOCHWIL, A. (1991): Zur Stellung der Bioökologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze. - *Verh. Ges. f. Ökologie, Beih.* 2: 9-44.



- KRATOCHWIL, A. & T. ABMANN (1996): Biozönotische Konnexe im Vegetationsmosaik nordwestdeutscher Hudelandschaften. - Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges., 8: 237-282.
- KREBS, C., R. KELLER & R. TAMARIN (1969): *Microtus* population biology. - Ecology, 50: 587-607.
- LACK, D.L. (1947): Darwin's finches. - Cambridge.
- LACK, D.L. (1969): The number of bird species on islands. - Bird Study, 16: 193-209.
- LANDE, R. (1988): Genetics and demography in biological conservation. - Science, 241: 1455-1460.
- LASSEN, H.H. (1975): The diversity of freshwater snails in view of the equilibrium theory of islands biogeography. - Oecologia, 19: 1-8.
- LECOQ, V. VON (1805): Topographische Karte in XXII Blaetter des grösten Theil von Westphalen, so wie auch das Herzogthum Westphalen und einen Theil der Hannövrischen Braunschweigischen und Hesßschen Länder.- Geschrieben und gestochen 1805. - Nachdruck Niedersächsisches Landesamt Hannover.
- LEVINS, R. (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. - Bull. Entomol. Soc. Am., 15: 237-240.
- LEVINS, R. (1970): Extinction. - In: GERSTENHABER, M. (Ed.): Some mathematical problems in biology.- Lect. Math.Life Sci., 2: 77-107.
- LINDROTH, C.H. (1960): The Ground-Beetles of the Azores (Coleoptera: Carabidae) with some reflexions on over-seas dispersal. - Boletim do Museo Municipal do Funchal XIII, Art. 31: 5-48.
- LOESCHKE, V. (1988): Biogeographie und Artenschutz. - Naturwiss. Rdsch., 41 (7): 261-265.
- LYNCH, J.F. & D.F. WIGHAM (1984): Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA - Biol. Conserv., 28: 287-324.
- MACARTHUR, R.H. (1972): Geographical ecology. - New York.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1963): An equilibrium theory of insular zoogeography. - Evolution, 17 (4): 373-387.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967): The theory of island biogeography. - Princeton, NJ. 203 S.
- MACARTHUR, R.H., J.M. DIAMOND & J.R. KARR (1972): Density compensation in island faunas. - Ecology, 53 (2): 330-342.
- MADER, H.-J. (1980): Die Verinselung der Landschaft aus tierökologischer Sicht. - Natur u. Landschaft, 55: 91-96.
- MADER, H.-J. (1983): Größe von Schutzgebieten unter Berücksichtigung des Isolationseffektes. - Schr. R. Dt. Rat f. Landespf., 41: 82-85.
- MADER, H.-J. (1984): Inselökologie - Erwartungen und Möglichkeiten.- Laufener Seminarbeiträge 7/84: 7-16.
- MADER, H.-J. (1985): Welche Bedeutung hat die Vernetzung für den Artenschutz? - Schr. R. Dt. Rat f. Landespf., 46: 631-634.
- MARGULES, D., A.J. HIGGS & R.W. RAFF (1982): Modern biogeography theory: are there any lessons for nature reserve design? - Biol. Conserv., 24: 115-128.
- MARTIN, T.E. (1981): Species-area slopes and coefficients: a caution on their interpretation. - Amer. Nat., 118: 823-837.
- MAY, R.M. (1975a): Pattern of species abundance and diversity. - In: CODY, M.L. & J.M. DIAMOND (Eds.): Ecology and evolution of communities. - Cambridge, Mass.: 81-120.
- MAY, R.M. (1975b): Island biogeography and the design of wildlife preserves. - Nature, 254: 177-178.
- MAYER, G.C. & R.M. CHIPLEY (1992): Turnover in the avifauna of Guana Island, British Virgin Islands. - J. Anim. Ecol., 61: 561-566.
- MAYR, E. (1943): The zoogeographic position of the Hawaiian Island. - Condor, 45: 45-48.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. - Hamburg. 617 S.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. - Hamburg, Berlin. 370 S.
- MENGES, E.S. (1990): Population viability analysis for an endangered plant. - Conserv. Biol., 4: 52-62.
- MOHR, H. (1970): Biologie als quantitative Wissenschaft. - Naturwiss. Rundsch., 7: 779-785.

- MURPHY, D.D. & B.A. WILCOX (1986): On island biogeography and conservation. - *Oikos*, 47 (3): 385-387.
- MURPHY, D.D., K.E. FREAS & S.B. WEISS (1990): An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. - *Conserv. Biol.*, 4: 41-51.
- NOSS, R.F. (1987): Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. - *Conserv. Biol.*, 1: 159-164.
- O'CONNOR, N.A. (1991): The effects of habitat complexity on the macroinvertebrates colonizing wood substrates in a lowland stream. - *Oecologia*, 85: 504-512.
- OPLER, P.A. (1974): Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects. - *Amer. Sci.*, 62: 67-73.
- OSCHE, G. (1966): Grundzüge einer allgemeinen Phylogenetik. - *Handbuch der Biologie Bd. III/2*. Frankfurt. 90 S.
- PALMGREEN, A. (1925): Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter. - *Fennia*, 46 (2): 1-144.
- PATRICK, R.A. (1967): The structure of diatom communities under varying ecological conditions. - *Trans. of the New York Acad. of Sci.*, 108: 359-365.
- PATRICK, R. (1968): The structure of diatom communities in similar ecological conditions. - *Am. Nat.*, 102: 173-183.
- PATRICK, R., M. HOHN & J. WALLACE (1954): A new method of determining the pattern of the diatom flora. - *Not. Nat.*, 259.
- PATTERSON, B.D. (1987): The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. - *Conserv. Biol.*, 1: 323-333.
- PATTERSON, B.D. & W. ATMAR (1986): Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. - *J. Linn. Soc.*, 28: 65-82.
- PELTONEN, A. & I. HANSKI (1991): Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. - *Ecology*, 72: 1698-1708.
- PLACHTER, H. (1987): Arten- und Biotopschutzprogramme als umfassende Zielkonzepte des Naturschutzes. - *Jb. Naturschutz Landschaftspfl. ABN*, 39: 106-126.
- POPPER, K.R. (1973): Objektive Erkenntnis. Ein evolutionärer Entwurf. - Hamburg. 480 S.
- POSCHLOD, P. (1996): Das Metapopulationskonzept - eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. - *Z. Ökologie u. Naturschutz*, 5: 161-185.
- PRESTON, F.W. (1949): The commonness and rarity of species. - *Ecology*, 29: 254-283.
- PRESTON, F.W. (1962): The canonical distribution of commonness and rarity. - *Ecology*, 43: 185-215, 410-432.
- PRIMACK, R.B. (1995): *Naturschutzbiologie*. - Heidelberg, Berlin, Oxford. 713 S.
- PULLIAM, H.R. (1988): Sources, sinks, and population regulation. - *Amer. Nat.*, 132: 652-661.
- QUINN, J.F. & A. HASTINGS (1987): Extinction in subdivided habitats. - *Conserv. Biol.*, 1: 198-208.
- REED, T. (1981): The number of breeding landbird species on British islands. - *J. Anim. Ecol.*, 50: 613-624.
- REICH, M. & V. GRIMM (1996): Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme. - *Z. Ökologie u. Naturschutz*, 5: 123-139.
- REY, J.R. (1981): Ecological biography of arthropods on *Spartina* islands in northwest Florida. - *Ecol. Monogr.*, 51(2): 237-265.
- RICKLEFS, R.E. & G.W. COX (1972): The taxon cycle in the land bird fauna of the West Indies. - *Am. Nat.*, 106: 195-219.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995): *Species diversity in space and time*. - Cambridge. 436 S.
- SAUNDERS, D.A., R.J. HOBBS & C.R. MARGULES (1991): Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. - *Conserv. Biol.*, 5: 18-32.
- SCHAEFER, M. (1992): *Ökologie*. - 3. Aufl. - Jena. 433 S. (Wörterbücher der Biologie)
- SCHOENER, T.W. (1983): Rate of species turnover declines from lower to higher organisms: a review of the data. - *Oikos*, 41: 372-377.
- SCHOENER, T.W. & D.A. SPILLER (1987): High population persistence in a system with high turnover. - *Nature*, 330: 474-477.
- SCHWABE, A. (i. Dr.): Spatial arrangements of habitats and biodiversity: an approach to a sigmasociological view. - *Tasks for vegetation science*.



- SCHWABE, A. & A. KRATOCHWIL (1994): Gelten die biozönotischen Grundprinzipien auch für die landschaftsökologische Dimension? Einige Überlegungen mit Beispielen aus den Inneralpen. - *Phytocoenologia* (Festschrift Ellenberg), 24: 1-22.
- SHAFFER, C.L. (1990): Nature reserves: island theory and conservation practice. - Washington, D.C. 189 S.
- SHAFFER, M.L. (1981): Minimum population size for species conservation. - *BioScience*, 31: 131-134.
- SHAFFER, M.L. & F.B. SAMSON (1981): Population size and extinction: a note on determining critical population size. - *Amer. Nat.*, 125: 144-152.
- SIMBERLOFF, D.S. (1974): Equilibrium theory of island biogeography and ecology. - *Ann. Rev. Ecol. and Syst.*, 5: 161-182.
- SIMBERLOFF, D. (1976a): Experimental zoogeography of islands: effects of island size. - *Ecology*, 57: 629-648.
- SIMBERLOFF, D. (1976b): Species turnover and equilibrium island biogeography. - *Science*, 194: 572-578.
- SIMBERLOFF, D. (1988): The contribution of population and community biology to conservation science. - *Ann. Rev. Ecol. System.*, 19: 473-511.
- SIMBERLOFF, D. & L.G. ABELE (1976): Island biogeography theory and conservation practice. - *Science*, 191: 285-286.
- SIMBERLOFF, D. & L.G. ABELE (1982): Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. - *Am. Nat.*, 120: 41-50.
- SIMBERLOFF, D. & J. COX (1987): Consequences and costs of conservation corridors. - *Conserv. Biol.*, 1: 63-71.
- SIMBERLOFF, D., J.A. FARR, J. COX & D.W. MEHLMANN (1992): Movement corridors: Conservation bargains or poor investments? - *Conserv. Biol.*, 6: 493-505.
- SIMPSON, B.B. (1974): Glacial migrations of plants: island biogeographic evidence. - *Science*, 185: 698-700.
- SOBERON, M. (1992): Island biogeography and conservation practice. - *Conserv. Biol.*, 6: 161.
- SOULÉ, M.E. (1987): Where do we go from here? In: SOULÉ, M.E. (Ed.): *Viable populations for conservation*. - Sunderland, Mass.: 175-183.
- SOULÉ, M.E. & D. SIMBERLOFF (1986): What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? - *Biol. Conserv.*, 35: 19-40.
- SOULÉ, M.E., C.A. ALLICON & D.T. BOLGER (1992): The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. - *Oikos*, 63: 39-47.
- STAMM-BEGEMANN, F. (1996): *Morphometrische Variabilität und Differenzierung von Carabus glabratus im nordwestdeutschen Tiefland*. - Diplomarb. Univers. Osnabrück. 74 S.
- STRAUSS, H. (1988): Zur Diskussion über Biotopverbundsysteme - Versuch einer kritischen Bestandsaufnahme. - *Natur u. Landschaft*, 63: 374-378.
- STRONG, D.R. Jr., J.H. LAWTON & T.R.E. SOUTHWOOD (1984): *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. - Oxford.
- SUGIHARA, G. (1980): Minimal community structure: an explanation of species abundance pattern. - *Amer. Nat.*, 116 (6): 770-787.
- TANGNEY, R.S., J.B. WILSON & A.F. MARK (1990): Bryophyte island biogeography: a study of Lake Manapouri, New Zealand. - *Oikos*, 59: 21-26.
- TAYLOR, A.D. (1990): Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. - *Ecology*, 71: 429-436.
- TAYLOR, A.D. (1991): Studying metapopulation effects in predator-prey systems. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 305-323.
- TAYLOR, B. (1991): Investigating species incidence over habitat fragments - a look at error estimation. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 177-191.
- TERBORGH, J. (1973): On the notion of favorableness in plant ecology. - *Amer. Nat.*, 107: 481-501.
- TERBORGH, J. (1974a): Faunal equilibria and the design of wildlife preserves. - In: GOLLEY, F. & E. MEDINA (Eds.): *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*. - New York.

- TERBORGH, J. (1974b): Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species. - *Bioscience*, 24: 715-722.
- TERBORGH, J. (1975): Fauna equilibria and the design of wildlife preserve. In: GOLLEY, F.B. & E. MEDINA (Ed.): *Tropical ecological systems*. - Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.: 369 S.
- TERBORGH, J. (1976): Island biogeography and conservation: strategy and limitations. - *Science*, 193: 1029-1030.
- TERBORGH, J. & J. FAABORG (1973): Turnover and ecological release in the avifauna of Mona Island, Puerto Rico. - *Auk*, 90: 759-779.
- THOMAS, C.D., J.A. THOMAS & M.S. WARREN (1992): Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes.- *Oecologia*, 92: 563-567.
- THORNTON, I.W.B. (1984): Krakatau - the development and repair of a tropical ecosystem. - *Ambio*, 13: 217-225.
- THORNTON, I.W.B. (1996): The destruction and reassembly of an island ecosystem. - Cambridge, Mass. London. 346 S.
- TRITTLER, J. (1984): Beobachtungen zur Phänologie, vertikalen Verbreitung und zum Blütenbesuch von Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) zwischen Freiburg im Breisgau (ca. 300 m ü. NN) und dem Schauinsland (Gipfelbereich ca 1170 m ü. NN) in waldlosem Gelände. - *Staatsex.arb. Univ. Freiburg*. 148 S.
- VERBOOM, J., A. SCHOTMAN, P. OPDAM & J.A.J. METZ (1991): European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. - *Oikos*, 61: 149-156.
- VESTAL, A.G. (1949): Minimum areas for different vegetations: their determination from species-area curves. - *Univ. Ill. Biol. Monogr.* 20 (1).
- VESTAL, A.G. & M.F. HEERMANS (1945): Size requirements for reference areas in mixed forests. - *Ecology*, 26: 122-134.
- VITOUSEK, P.M., L.L. LOOPE & H. ADSERSEN (1995): Islands. Biological diversity and ecosystem Function.- *Ecol. Stud.*, 115: 1-238. - Berlin, Heidelberg, New York.
- VOGT, U. & T. ABMANN (1995): Genetische Variabilität und Differenzierung der Reliktart *Carabus glabratus* in der Lüneburger Heide (Coleoptera, Carabidae). - *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.*, 10: 529-532.
- VOSSEL, E. & T. ABMANN (1995): Die Chilopoden, Diplopoden und Carabiden unterschiedlich genutzter Waldflächen bei Bentheim (Südwest.-Niedersachsen). - *Drosera*, 95 (2): 127-143.
- VUILLEUMIER, F. (1970): Insular biogeography in continental regions: the northern Andes of South Amerika. - *Am. Nat.*, 104: 373-388.
- WALLACE, A.R. (1880): *Island life*. - London.
- WALLACE, A.R. (1881): *Island life, or the phenomena and causes of insular faunas and floras including a revision and attempted solution of the problem of geological climates*. - New York.
- WEHNER, R. & W. GEHRING (1990): *Zoologie*. - Stuttgart, New York. 816 S.
- WHITCOMB, R.F., C.S. ROBBINS, J.F. LYNCH, B.L. WHITCOMB, M.K. KLIMKIEWICZ & D. BYSTRAK (1981): Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. - In: BURGESS, R.L. & D.M. SHARPE (Eds.): *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. - New York: 125-205.
- WHITTAKER, R.H. (1960): Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon, and California. - *Ecol. Monogr.*, 30: 279-338.
- WHITTAKER, R.J. (1992): Guest editorial: stochasticism and determinism in island ecology. - *J. Biogeogr.*, 19: 587-591.
- WHITTAKER, R.J., M.B. BUSH & K. RICHARDS (1989): Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. - *Ecol. Monogr.*, 59: 59-123.
- WHITTAKER, R.J. & S.H. JONES (1994): Structure in re-building insular ecosystems: an empirically derived model. - *Oikos*, 69 (3): 524-529.
- WILCOVE, D.S., C.M. MCLELLAN & A.P. DOBSON (1986): Habitat fragmentation in the temperate zone. - In: SOULÉ, M.E. (Ed.): *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. - Sunderland, MA.: 237-256.



- WILCOX, B.A. & D.D. MURPHY (1985): Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. - *Am. Nat.*, 125: 879-887.
- WILLIAMS, C.B. (1953): The relative abundance of different species in a wild animal population. - *J. Anim. Ecol.*, 22: 14-31.
- WILLIAMS, M.R. (1995): An extreme-value function model of the species incidence and species-area relations. - *Ecology*, 76 (8): 2607-2616.
- WILLIAMSON, M. (1981): *Island populations*. - Oxford.
- WILLIAMSON, M. (1983): The land-bird community of Skokholm: ordination and turnover. - *Oikos*, 41: 378-384.
- WILLIAMSON, M. (1989a): The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial. - *J. Biogeogr.*, 16: 3-4.
- WILLIAMSON, M. (1989b): Natural extinction on islands. - *Philos. Transact. Roy. Ent. Soc. B*, 325: 457-468.
- WILSON, E.O. (1961): The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. - *Am. Nat.*, 95: 169-193.
- WILSON, E.O. & E.O. WILLIS (1961): *Applied biogeography*. - In: CODY, M.L. & J.M. DIAMOND (Eds.): *Ecology and evolution in communities*. - Cambridge, MA: 523-534.
- WISSEL, C. & B. MAIER (1992): A stochastic model for the species-area relationship. - *J. Biogeogr.*, 19: 355-362.
- WORTHEN, W.B. (1996): Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. - *Oikos*, 76: 417-426.
- YEATON, R.I. (1974): An ecological analysis of chaparral and pine forest bird communities on Santa Cruz Island and mainland California. - *Ecology*, 55: 959-973.
- ZIMMERMAN, B.L. & R.O. BIERREGAARD (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.

Prof. Dr. Anselm Kratochwil  
Fachgebiet Ökologie, Fachbereich Biologie/Chemie  
Universität Osnabrück  
Barbarastraße 11

D-49069 Osnabrück