

Die Bedeutung der Verhaltensbiologie für den Naturschutz¹

Barbara König, Zürich

Zusammenfassung

Weltweit müssen wir derzeit einen dramatischen Schwund an Arten wahrnehmen, der nicht mehr nur unter engagierten Naturschützern und Biologen tiefe Besorgnis erregt. Ursache dieses Artensterbens ist vor allem Lebensraumzerstörung durch den modernen Menschen. Um Populationen und Arten vor dem Aussterben zu bewahren, sind neben dem Erhalt ihres Habitats gute Kenntnisse ihrer Umweltbedingungen und ihrer Lebensweise erforderlich. An Beispielen wird im folgenden diskutiert, welchen Beitrag verhaltensbiologische Studien zum Erstellen von naturschutzrelevanten Richtlinien für den Schutz bedrohter Arten leisten können.

The importance of behavioural ecology for conservation

We currently have to witness a worldwide and dramatic decrease in species diversity that no longer causes deep concern only among biologists and conservationists. This loss in biodiversity is mainly caused by increasing habitat destruction through modern man. Besides protection of their habitat, a good knowledge of the ecology and biology of a species or population is necessary to save it from going extinct. In the following I will use several examples to illustrate the importance and the role of behavioural ecology for the conservation of endangered species.

1 EINLEITUNG

Verhaltensbiologie und Naturschutz verfolgen prinzipiell unterschiedliche Ziele. Verhaltensbiologen versuchen, einerseits die unmittelbaren (proximaten) Faktoren zu verstehen, die ein Verhalten auslösen, steuern oder beeinflussen. Andererseits wollen sie den Anpassungswert von Verhalten verstehen; sie wollen wissen, wie ein bestimmtes Verhalten den Lebensfortpflanzungserfolg eines Individuums beeinflusst. Hierbei gehen die Wissenschaftler davon aus, dass die Art und Weise, wie Verhalten zur biologischen Fitness eines Organismus beiträgt, von der Ökologie, den herrschenden Umweltbedingungen abhängt (KREBS & DAVIES, 1993; ALCOCK, 1996).

Naturschutz strebt dagegen letztlich den ganzheitlichen Schutz der Natur an. Zu seinen allgemeinen Zielen gehört der Schutz aller Arten vor einer weltweiten Ausrottung in ihren natürlichen Lebensräumen und das Streben nach einer deutlichen Verminderung des regionalen Artenschwundes (REMBERT, 1988; PLACHTER, 1991). Naturschutz umfasst interdisziplinär neben den Naturwissenschaften einige weitere Bereiche wie z. B. Landschaftsökologie, Geographie, Rechts-

wissenschaften, Philosophie, Ökonomie, Soziologie oder Planung. Naturschutz ist handlungsorientiert und besitzt im Gegensatz zur Verhaltensbiologie eine wertende Dimension.

2 DAS AUSSTERBEN VON ARTEN

Die Tatsache, dass Arten aussterben, ist eine evolutive Alltäglichkeit. Evolution ist sowohl durch das Entstehen als auch das Aussterben von Arten gekennzeichnet. Eine gute Anpassung an die momentan herrschenden Umweltbedingungen garantiert nie das Überleben einer Art bei sich ändernden Verhältnissen. Das Artensterben, das wir jedoch momentan beobachten müssen, ist von ganz anderer alarmierender Grössenordnung, so dass es schon als «Umwelt-Apokalypse» bezeichnet wurde. Die Ursache dieses Artensterbens lässt sich leicht ausmachen. Es ist der moderne Mensch, der immer effektiver in die Natur eingreift, immer mehr Raum und Ressourcen für sich beansprucht, in jedem, noch so entfernten Winkel dieser Erde zunehmend deutlicher seine Spuren hinterlässt. Vor allem die verschiedenen Formen der Habitat-

¹ Nach der Antrittsvorlesung vom 20. Oktober 1997 als Extraordinaria an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich.

zerstörung durch den Menschen sind der Auslöser, Habitatzerstörung unter anderem durch Umwandlung in Nutzungssysteme, durch Raubbau, Überdüngung, Vergiftung. Daneben spielen für bestimmte Arten und bestimmte Lebensräume auch die Überjagung, Überfischung und sonstige Formen der intensiven direkten Nutzung von Arten oder Artengruppen eine wichtige Rolle; und schliesslich kann das Einschleppen von exotischen Tieren oder Pflanzen ganze Lebensgemeinschaften zerstören (WILSON, 1995; KÖNIG & LINSENMAYER, 1996).

Der Naturschutz, oder genauer, die Gesellschaft ist derzeit mit dem Problem konfrontiert, dass viele Arten nicht in anthropogen veränderten Lebensräumen überleben können. Die flächenmässige Verringerung und auch Aufteilung naturnaher Lebensräume führt dann bei vielen Arten zu einer niedrigeren Gesamtindividuenzahl und zu kleineren Populationen, die aussterbegefährdeter sind als grosse Populationen.

Als Gründe für das Aussterben von Populationen können prinzipiell drei Prozesse herangezogen werden (Tab. 1).

Deterministische (festgelegte) Prozesse wie anhaltende und weiterführende Habitatzerstörung oder Überjagung können Populationen auslöschen. Auf den Ausgang dieses Prozesses hat die Populationsgrösse keinen Einfluss.

Ein weiterer, das Aussterben einer Population bewirkender Prozess, sind *Zufalls-* oder *stochastische Ereignisse*. Diese können einerseits demographischer Natur sein, also zufällige Unterschiede zwischen Individuen in ihren Fortpflanzungs- und Überlebensraten. In kleinen Populationen können solche Effekte weitreichende Folgen haben, da diese von dem Schicksal jedes der relativ wenigen Individuen abhängt. In grossen Populationen wird dagegen die Dynamik durch die durchschnittlichen oder mittleren Werte vieler Individuen bestimmt. Wenn beispielsweise in einer sehr kleinen Population ein Weibchen in drei aufeinanderfolgenden Brutzyklen nur Söhne produziert und dann stirbt, kann dies sogar das Aussterben der Population bewirken. Andererseits kann Umweltstochastizität eine Rolle spielen, die zufällige und nicht

Tab. 1. Gründe für das Aussterben von Populationen.

Fig. 1. Reasons why populations go extinct.

1.	Deterministische Prozesse
2.	Zufallereignisse – demographischer Natur – umweltbedingt
3.	Genetische Gründe – Verlust an genetischer Varianz – Verlust an Heterozygotie (Inzuchtdepression)

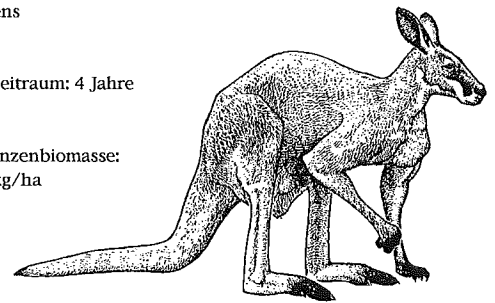
vorhersehbare Variation von Umweltfaktoren, bis hin zu dem Extremfall von natürlichen Katastrophen wie Trockenperioden, Überschwemmungen, Feuersbrünste. So kann beispielsweise die Nahrungsverfügbarkeit von Jahr zu Jahr zwischen den Extremen äusserst mangelhaft bis überreichlich vorhanden schwanken, unabhängig davon, wieviele Individuen sich davon ernähren (siehe Beispiel in Abb. 1).

Schliesslich gibt es noch *genetische Gründe* für das Aussterben von Populationen. Bleibt eine Population über längere Zeit klein, können genetische Probleme entstehen, aufgrund von Verlust an genetischer Varianz und abnehmender Heterozygotie. Voraussetzung für Evolution und Anpassung durch natürliche Selektion ist genetische Variabilität innerhalb einer Population (FUTUYMA, 1990). Tragen über längere Zeit nur sehr wenige Individuen zur nächsten Generation bei, kann verminderte genetische Variabilität in der Population

Rote Riesenkänguruhs (*Macropus rufus*) in einem 800 km² grossen Trocken-
gebiet Australiens

Untersuchungszeitraum: 4 Jahre

Verfügbare Pflanzenbiomasse:
8 bis 1150 kg/ha



Folge für die Wachstumsrate
der Känguruh-Populationen:
 $r = -1,49$ bis $r = 0,40$

Abb. 1. In einem 800 km² grossen Trockengebiet Australiens schwankte die Krautschicht (als verfügbare Nahrung) über vier Jahre zwischen 8–1150 kg/ha als Folge des sehr variablen jährlichen Niederschlags. Diese Umweltstochastizität in der Pflanzenbiomasse wirkte sich auf die Population der davon lebenden Pflanzenfresser, die Roten Riesenkänguruhs (*Macropus rufus*), so aus, dass deren Wachstumsrate zwischen minus 1,5 und plus 0,4 schwankte (CAUGHLEY et al., 1987; in der Populationsbiologie versteht man unter der Wachstumsrate einer Population die über die Zeit – meist von Generation zu Generation – auftretende Änderung in der Individuenanzahl, wobei eine negative Wachstumsrate eine Abnahme der Populationsgrösse bedeutet).

Fig. 1. Over a period of four years the herb layer across a 800 km² area of the Australian arid zone varied between 8–1150 kg/ha as a consequence largely of the highly variable annual rainfall. Such environmental stochasticity in plant biomass caused the annual rate of increase of a population of the main herbivores, the red kangaroos (*Macropus rufus*), to vary between minus 1.5 and plus 0.4 (CAUGHLEY et al., 1987; in population biology the rate of increase or population growth measures the change in the number of individuals over time – often from one generation to the next – with a negative rate indicating a decrease in population size).

die Folge sein. Diese verhindert, dass Organismen sich an veränderte Umweltbedingungen anpassen können. Darüber hinaus kann verminderte genetische Variabilität auch nachteilige Auswirkungen auf die Lebensfähigkeit selbst unter unveränderten Bedingungen haben. Die Ursache ist, dass alle sich sexuell fortpflanzenden Individuen einige bis viele rezessive, nachteilige genetische Anlagen haben, die nur solange keine nachteiligen Auswirkungen für den Träger dieser Eigenschaft haben, wie sie heterozygot vorkommen. Durch Paarung unter genetisch ähnlichen Individuen, wie nahen Verwandten, erhöht sich aber die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Kopien solcher Anlagen in einem Nachkommen homozygot zusammentreffen und dadurch der nachteilige Effekt zum Tragen kommt. Dieses Phänomen bezeichnet man als Inzuchtdepression (SPERLICH, 1988; MAYNARD SMITH, 1989).

3 DIE MINIMALPOPULATIONSGRÖSSE

Insgesamt sollte es demnach für Populationen eine kritische Grösse geben, unter der sie aussterbegefährdet sind. Diese Minimalpopulationsgrösse sollte unbedingt überschritten werden, will man eine Art zumindest vor einem schnellen Aussterben bewahren. Die Grösse variiert von Art zu Art, als Faustregel wurde früher häufig eine Anzahl von 500 Individuen genannt. Solche einfachen (häufig auf Computersimulationen basierende) Daumenpeilungen werden heute als zu simplifizierend betrachtet und daher eher als irreführend eingeschätzt (KÖNIG & LINSENMAIR, 1996). Hier gibt es viele Gesichtspunkte zu beachten. Auf kleinen Inseln lebende Populationen haben wohl oft ihre genetischen Flaschenhälse schon vor längerer Zeit durchlaufen und wahrscheinlich (ohne stärkere Umweltschwankungen) gute Aussichten, mit einigen 100 Individuen längerfristig zu überleben. Ehemals grosse Populationen mit ehemals hohen Heterozygotiegraden und anderen Eigenheiten, die grosse Populationen voraussetzen, brauchen sicher wesentlich höhere Zahlen. MICHAEL SOULÉ (1987) nimmt an, dass bei Wirbeltieren die Mindestpopulationsgrössen einige tausend Individuen umfassen müssen, sollen sie eine 95%ige Wahrscheinlichkeit haben, einige nächste Jahrhunderte zu überstehen – unter der Voraussetzung, die Bedingungen bleiben in etwa so, wie sie in den letzten Jahrhunderten waren.

Wir verstehen jetzt, warum die Populationsgrösse bei der Bewertung, ob eine Art bedroht ist oder nicht, so wichtig ist. Kleine Populationen sind schon ohne anthropogenen Einfluss stark gefährdet auszusterben und ziehen deshalb aus

Sicht des Naturschutzes grosse Aufmerksamkeit auf sich (siehe z. B. CAUGHLEY & SINCLAIR, 1994; CAUGHLEY & GUNN, 1995).

4 DAS BEISPIEL DES GEPARDEN

Im Anhang I des Washingtoner Artenschutzübereinkommens werden alle Arten aufgeführt, die weltweit als von der Ausrottung bedroht gelten (die höchste Gefährdungsstufe). Am Beispiel des Geparden (*Acinonyx jubatus*; Abb. 2) sollen im folgenden einige Aspekte des Beitrags der Verhaltensbiologie zu seinem Naturschutz vorgestellt werden.

Grosse fleischfressende Räuber haben aus mehreren Gründen eine besondere Bedeutung für den biologischen Naturschutz. Erstens leben sie schon ganz prinzipiell in niedrigeren Dichten als die Beutetierarten, von denen sie sich ernähren, und sind schon deshalb gefährdeter, auszusterben.



Acinonyx jubatus

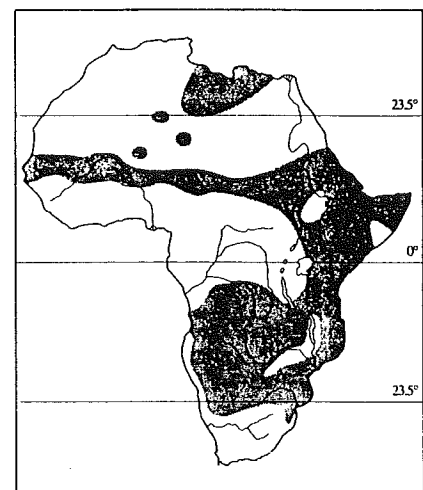


Abb. 2. Das Verbreitungsgebiet des Geparden in Afrika (verändert übernommen aus ESTES, 1991).

Fig. 2. Distribution of the cheetah in Africa (modified from ESTES, 1991).

Da sie zweitens an der Spitze der Nahrungspyramide stehen, ist ihr Vorhandensein oder Überleben davon abhängig, dass die darunterliegenden trophischen Ebenen (also ihrer Nahrung) intakt sind und bleiben. Drittens können sie deshalb gute Anzeiger für Störungen des Ökosystems sein, da Änderungen im Fortpflanzungsverhalten und in der Populationsgrösse eines Räubers vermutlich leichter festgestellt werden können als diejenigen der Beute oder der Vegetation. Und viertens sind grosse Raubtiere «Flaggschiff-Arten», die vergleichsweise viel Aufmerksamkeit und auch finanzielle Unterstützung auf sich ziehen können.

Vor 20 Jahren wurde die Gesamtanzahl von Geparden in Afrika auf 7300–22950 geschätzt (es gibt vermutlich noch kleine Reliktpopulationen im Iran und im nordwestlichen Afghanistan, die aber zahlenmässig zu vernachlässigen sind). Schätzungen aus den 90er Jahren liegen bisher nicht vor, vermutlich gibt es heute nur noch in sieben afrikanischen Staaten Sub-Populationen von 250 oder mehr Individuen (CARO, 1994).

Geparden werden häufig als Paradebeispiel dafür angeführt, dass genetische Faktoren die Gefährdung und Kleinheit dieser Art bedingen, da bei ihnen eine vergleichsweise geringe genetische Variation festgestellt wurde. Der individuelle Heterozygotiegrad wurde insgesamt auf 1,3% aller Genorte geschätzt, was im Vergleich zu anderen Säugern oder Vögeln gering ist, die im Mittel elektrophoretisch heterozygot an 3–4% ihrer Genorte sind. Da an homozygoten Genorten schädliche rezessive Anlagen zum Tragen kommen, schlossen verschiedene Autoren, dass die geringe Populationsgrösse von Geparden eine genetische Ursache hat und dass Populationen (und die gesamte Art) aufgrund der hohen Homozygotie ausserdem anfällig für Aussterben durch Krankheitserreger sein sollten (O'BRIEN et al., 1983). Wenn dies stimmt, sollte das Problem gelindert werden können, indem man Tiere aus anderen Gebieten einführt oder untereinander austauscht, um so ein grösseres Mass an Genfluss zu gewährleisten.

Im Ökosystem Serengeti (Fläche: 25000 km²) leben derzeit 300–500 adulte Geparden; im Vergleich dazu gibt es auf derselben Fläche etwa 2800 Löwen, 800–1000 Leoparden und 9000 Tüpfelhyänen (SINCLAIR & ARCESE, 1995). Schon Anfang der 70er Jahre schloss der bekannte Verhaltensbiologe GEORGE SCHALLER, dass «irgendein unbekannter Faktor die Populationsgrösse von Geparden auf einem niedrigen Wert hält». 1980 begann der Engländer TIM CARO eine verhaltensökologische Langzeitstudie an Geparden in der Serengeti und hat sich mit seinen Mitarbeitern u.a. intensiv der Frage gewidmet, wieviele Nachkommen ein Weibchen pro

Jahr und im Laufe seines Lebens aufziehen kann. Sie haben Weibchen mit Radiosendern versehen und konnten sie somit regelmässig in ihren 800 km² grossen Aufenthaltsbereichen lokalisieren und den Zeitpunkt der Geburt von Würfen sowie die Verstecke der Neugeborenen feststellen (CARO, 1994).

Nur 29% der geborenen Jungen überlebten bis zum Alter von acht Wochen. Bis zum Zeitpunkt der Selbständigkeit (wenn die Jungen alleine jagen können), ein weiteres Jahr später, hatten insgesamt sogar nur 5% der Jungen überlebt. Von 119 verstorbenen Jungen sind die meisten (89%) von anderen Räubern getötet und gefressen worden, überwiegend von Löwen, aber auch von Tüpfelhyänen. In einer vergleichenden Analyse von verschiedenen Schutzgebieten im mittleren und südlichen Afrika stellte sich weiterhin heraus, dass die Populationsdichte von Geparden immer dann gering war, wenn im selben Gebiet eine hohe Dichte an Löwen vorhanden war. Jungensterblichkeit bedingt durch Fressfeinde wie Löwen und Hyänen kann demnach als Erklärung herangezogen werden, warum in vielen Gebieten Afrikas Geparden eine so geringe Populationsdichte haben.

Die These, die Unfähigkeit mit Infektionskrankheiten fertig zu werden sei eine Ursache der niedrigen Populationsdichte, scheint auch nicht haltbar. Vielleicht ist es prinzipiell schon richtig, dass Geparden anfälliger für bestimmte Krankheiten sind als andere katzenartige Räuber (mit einem höheren Heterozygotiegrad), etliche Aspekte des Verhaltens und der Ökologie von Geparden setzen sie jedoch im Freiland nur selten einem Infektionsrisiko aus. Sie leben bei geringer Dichte, sind weitgehend solitär, fressen typischerweise nur Frischfleisch und leben in einem sehr trockenen Klima. Es könnte sein, dass es gerade diese Eigenschaften sind, die es der Art ermöglichen, trotz eines eventuell beeinträchtigten Immunsystems zu überleben.

4.1 Schutzmassnahmen aus verhaltensbiologischer Sicht

Welche Massnahmen erscheinen aus verhaltensbiologischer Sicht sinnvoll, damit mehr Gepardenjunge das kritische Alter überleben und die Populationsdichte von Geparden zunimmt? Löwen und Hyänen zu entfernen wäre sicher keine vom Naturschutzaspekt sinnvolle oder akzeptable Lösung. Der Bau von künstlichen löwen- und hyänensicheren Verstecken wäre vielleicht möglich, aber nicht gerade einfach. Trächtige Weibchen einfangen und sie in ein geschütztes Gehege bringen, in dem sie ihre Würfe zur Welt bringen und bis über das kritische Alter aufziehen können, wäre – abgesehen von den Kosten – ein sehr weitreichender Eingriff in das Sozialverhalten der Tiere mit wohl nur sehr geringer

Aussicht auf Erfolg. Zusätzliche Einbürgerung von Tieren aus anderen Gebieten würde nur Sinn machen, wenn gleichzeitig eine der zuvor genannten zusätzlichen Massnahmen ergriffen wird. Was auch immer man tun oder versuchen würde, man wäre mit der Tatsache konfrontiert, dass eine derartige Hilfsmassnahme nur solange greift, wie sie angewendet wird. Jede durch menschlichen Eingriff in Nationalparks vergrösserte Population würde sofort wieder auf den Ausgangswert hinuntergehen, wenn ein derartiges Programm beendet würde. Jeder sFr. oder US\$, der dafür ausgegeben wird, Geparden innerhalb von Nationalparks zu schützen, oder Tiere aus anderen Gebieten einzubürgern, um die Populationsdichte zu erhöhen, könnte demnach an anderer Stelle vernünftiger eingesetzt werden. Aus verhaltensbiologischer Sicht wäre es sinnvoller, die Toleranz der einheimischen Bevölkerung gegenüber Geparden *ausserhalb* von Schutzgebieten zu wecken und zu fördern (wo andere Grosskatzen eher selten sind und damit als Bedrohung der Gepardenjungen nicht so stark ins Gewicht fallen).

Dieses Beispiel sollte illustrieren, wie wichtig es ist, detaillierte Studien des Verhaltens und der Ökologie von gefährdeten Arten durchzuführen, um in der Lage zu sein, die Ursache kleiner Populationsgrössen herauszufinden. Verhaltensbiologische Projekte erfordern zwar typischerweise viel Zeit zum Sammeln der Daten und sind oft sehr arbeitsaufwendig, dennoch sind sie unerlässlich, will man das Aussterberisiko einer Art verstehen und dann vermindern.

5 WEITERE VERHALTENSBIOLOGISCHE THEMEN MIT NATURSCHUTZRELEVANZ

Deutlich kürzer sollen noch einige weitere Aspekte angesprochen werden, wie verhaltensbiologische Untersuchungen zum Naturschutz beitragen können –, auch wenn die folgende Auflistung keineswegs vollständig ist.

1. Zentrale Themen der Verhaltensbiologie sind der individuelle *Fortpflanzungserfolg* und der *Lebenszyklus* einer Art (Alter und Grösse bei der Geschlechtsreife, Anzahl und Qualität der Nachkommen, Sterberaten usw.). Daraus erhält man Information über Mittelwert und Variation des individuellen Fortpflanzungserfolgs, was Grundlage ist für die Berechnung der Minimalpopulationsgrösse und auch Information liefert über eine eventuelle Gefährdung durch Umweltstochastizität.

2. Verhaltensbiologen untersuchen die Vor- und Nachteile des *Gruppenlebens*. Anhand der gewonnenen Daten zur Gruppengrösse und Gruppenstruktur können Bestandsaufnahmen der betreffenden Art durchgeführt werden und

Kenntnisse über die genetische Diversität einer Population gewonnen werden. Beides wiederum ist wichtig, um die Überlebenswahrscheinlichkeit einer Population einschätzen zu können. Ist beispielsweise eine Population grossräumig in deutlich voneinander abgegrenzte Gruppen unterteilt, kann eine lokal auftretende Katastrophe zwar eine gesamte Gruppe vernichten, dafür bleiben aber andere völlig unbeeinflusst.

3. In der bisherigen Betrachtung könnte der Eindruck entstanden sein, als ob jedes Individuum innerhalb einer Population gleiche Fortpflanzungsmöglichkeiten hätte. Dies ist im wirklichen Leben aber keineswegs der Fall. Um abschätzen zu können, wie stark eine Population durch genetische Risiken oder demographische Zufallseffekte bedroht wird, reicht es nicht, die Anzahl Individuen einer Art innerhalb eines Gebietes zu zählen. Es dürfen nämlich nur die Mitglieder einer Population herangezogen werden, die sich auch tatsächlich fortpflanzen. Besteht beispielsweise eine Population aus 20 adulten Tieren (10 Männchen und 10 Weibchen) und pflanzen sich diese monogam fort, dann entspricht die *effektive Populationsgrösse*² ($N_e=20$) der aktuellen Populationsgrösse. Haben die Tiere aber eine polygyne Paarungsstruktur (zwei Männchen pflanzen sich mit jeweils fünf Weibchen fort, so dass die restlichen acht Männchen keine Fortpflanzungsmöglichkeit haben), so ist die effektive Populationsgrösse deutlich kleiner, sie beträgt nur noch $N_e=6,7$. Noch drastischer ist der Effekt bei Arten, bei denen Fortpflanzungsunterdrückung untergeordneter Tiere auftritt und sich (wie bei Wölfen, Zwergmangusten, Wildhunden) nur ein dominantes Paar pro Gruppe fortpflanzt. Hier entspricht die effektive Populationsgrösse der Anzahl an Gruppen, und die Population ist demnach viel stärker demographischen Zufallseffekten ausgesetzt als bei anderen Paarungsstrukturen.

4. Das *Abwanderungsverhalten* einer Art hat nicht nur Bedeutung für die Abschätzung der Grösse des Gebietes, die eine Art braucht, um geschützt überleben zu können, sondern es wirkt sich auch auf die genetische Diversität und Überlebenswahrscheinlichkeit einer Population aus.

5. Auch die Grösse und der Überlappungsgrad der *Aufenthaltsbereiche* von Mitgliedern einer Population haben einen Einfluss auf die Grösse von Schutzgebieten und liefern Information über den Bestand der untersuchten Art.

6. Schliesslich soll noch das verhaltensbiologische Thema *Konkurrenz* und *Kooperation* unter Individuen erwähnt wer-

² Die effektive Populationsgrösse wird bei sich sexuell fortpflanzenden Arten nach der Formel berechnet $N_e=4N_mN_w/(N_m+N_w)$, wobei N_m und N_w die Anzahl sich fortpflanzender Männchen und Weibchen sind.

den, die Tatsache, dass Individuen typischerweise intra- und interspezifisch interagieren, was sich vielfältig auf die Überlebenswahrscheinlichkeit von Populationen auswirken kann.

Viele Arten leben in einer räumlich nicht einheitlichen, sondern heterogenen Umwelt, auffällige Beispiele dafür sind migrierende Arten wie viele Vögel oder Amphibien, die im Jahresverlauf zwischen ihren Brutgebieten und den Überwinterungsgebieten hin- und herwandern. Etliche Watvögel suchen beispielsweise im Herbst und Winter an den Küstengebieten Nord-West-Europas im Gezeitenbereich nach Nahrung. Diese Küstengebiete werden in zunehmendem Masse trockengelegt, bebaut oder sonstwie zerstört. Eine wichtige naturschutzrelevante Frage ist, ob die von solchen Stellen vertriebenen Vögel irgendwo anders nach Nahrung suchen können, oder ob selbst ein kleinflächiger Habitatverlust zu einer Verminderung der Populationsgrösse führt?

Die Mehrzahl der ökologischen Modelle, die für Wirbeltiere angewendet werden, um Populationsgrößen in einer heterogenen Umwelt vorherzusagen, sind von beschreibenden Parametern abhängig, die jedoch nicht das Verhalten, die Wechselwirkungen unter den Populationsmitgliedern berücksichtigen. Zuvor habe ich das Beispiel erwähnt, dass bei Roten Riesenkänguruhs die Populationsgrösse vom Nahrungsangebot abhängt, ohne zu berücksichtigen, wie sich Interaktionen unter den Tieren darauf auswirken, wieviele und wer überlebt. Zwei Faktoren beeinflussen jedoch das Ausmass der Konkurrenz um Nahrung unter Populationsmitgliedern, ihre Nahrungsaufnahmerate und ihre Verteilung auf verschiedene Stellen im Habitat mit unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit: erstens, die gegenseitige Beeinflussung oder *Interferenz*, definiert als die Verminderung der Nahrungsaufnahme aufgrund der Anwesenheit von Artgenossen (bedingt beispielsweise durch Störung oder Aufscheuchen der Beute oder durch Kämpfe um Nahrung); und zweitens, der Verbrauch oder das *Erschöpfen* einer *Ressource* durch die Individuen. Beide Prozesse sind dichteabhängig, also abhängig davon, wieviele Individuen vor Ort sind.

WILLIAM SUTHERLAND hat u.a. ein Werkzeug der Verhaltensbiologie, die *Spieltheorie*, eingesetzt, um diese Verhaltensaspekte in eine Analyse der Populationsgrösse einbeziehen zu können. Spieltheoretische Modelle werden von Verhaltensbiologen verwendet, um Konfliktsituationen unter unterschiedlich konkurrenzfähigen Individuen zu analysieren. Bei wandernden Watvögeln nutzen nun Populationen aus unterschiedlichen Brutgebieten dasselbe Überwinterungsgebiet und verteilen sich dort auf unterschiedlich ergiebige Stellen. Das Ausmass an gegenseitiger Beeinflussung und der Ressourcenerschöpfung, das ein Individuum erlebt, ist dem-

nach auch abhängig von der Grösse anderer Populationen und deren Verteilung auf die verschiedenen Küstenflecken innerhalb des gemeinsamen Überwinterungsgebietes.

Das Modell sagt voraus, dass sogar Populationen, die gar nicht die geschädigte Küstenstelle nutzen, in der Grösse abnehmen können, aufgrund von zunehmender Konkurrenz durch die von diesen Stellen «deplazierten» Individuen. Habitatverlust hat also nicht nur negative Folgen für die Population, die diese Stelle primär zum Überwintern nutzt, sondern wirkt sich sogar *verstärkt* negativ auf andere Populationen derselben Art aus, die an anderen Stellen nach Nahrung suchen. Ein Aspekt, der für den Schutz bedrohter migrierender Arten von weitreichender Bedeutung ist (SUTHERLAND & DOLMAN, 1994; SUTHERLAND & HILL, 1995).

6 DAS ARBEITSGEBIET DER NATURSCHUTZ-BIOLOGIE

Ich habe versucht, an einigen wenigen Beispielen zu zeigen, wie wichtig verhaltensbiologische Projekte sein können, um Grundlagen für handlungsorientierten Naturschutz zu schaffen. Ich habe auch Beispiele genannt, wo Lücken im Verständnis des Verhaltens gefüllt werden müssen, um eine Art sinnvoll schützen zu können. Leider stösst man gar nicht so selten auf gegenseitige Skepsis oder fast Antipathien unter Vertretern der beiden Gebiete, sei es, dass Verhaltensbiologen Naturschutz als uninteressant oder als zweitrangiges Gebiet betrachten, oder, dass Naturschützer Verhaltensbiologie und vor allem deren theoretische Grundlagen als esoterisch oder irrelevant ansehen. Doch die Brücke zwischen beiden Gebieten ist bereits geschlagen, in Form des vergleichsweise jungen Arbeitsgebietes der *Naturschutzbiologie*, deren Anliegen es ist, mit naturwissenschaftlichen Methoden naturschutzrelevante Erkenntnisse zu gewinnen (MEFFE & CARROLL, 1994; PRIMACK, 1995). Wünschenswert sind noch viel mehr Zoologinnen und Zoologen, die ihre verhaltensbiologischen Daten auch auf Relevanz für den Naturschutz einer Art hinterfragen, oder die, selbst wenn sie primär an Naturschutzaspekten interessiert sind, nicht vor verhaltensbiologischen oder ökologischen Theorien und Modellen zurückschrecken, sondern Grundlagenforschung als wichtige Voraussetzung für sinnvolle Schutzmassnahmen verstehen. Meiner Einschätzung nach ist dieser Ansatz hilfreich und notwendig, um zumindest einige unserer Mitgeschöpfe vor dem drohenden Schicksal eines anthropogen bedingten Artensterbens zu bewahren.

7 LITERATUR

- ALCOCK, J. 1996. Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. – Gustav Fischer, Stuttgart, 464 pp.
- CARO, T. M. 1994. Cheetahs of the Serengeti Plains. – The University of Chicago Press, Chicago, 478 pp.
- CAUGHLEY, G. & GUNN, A. 1995. Conservation Biology in Theory and Practice. – Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- CAUGHLEY, G. & SINCLAIR, A. R. E. 1994. Wildlife Ecology and Management. – Blackwell Scientific Publication, Oxford, 334 pp.
- CAUGHLEY, G., SHEPHERD, N. & SHORT, J. 1987. Kangaroos. Their Ecology and Management in the Sheep Rangelands. – Cambridge University Press, Cambridge, 253 pp.
- ESTES, R. D. 1991. The Behavior Guide to African Mammals. – University of California Press, Berkeley, 612 pp.
- FUTUYMA, D. J. 1990. Evolutionsbiologie. – Birkhäuser, Basel, 679 pp.
- KÖNIG, B. & LINSENMAIR, K. E. 1996. Biologische Vielfalt. – Spektrum, Heidelberg, 215 pp.
- KREBS, J. D. & DAVIES, N. B. 1993. An Introduction to Behavioural Ecology. Third edition. – Blackwell Scientific Publications, Oxford, 420 pp.
- MAYNARD SMITH, J. 1989. Evolutionary Genetics. – Oxford University Press, Oxford, 325 pp.
- MEFFE, G. K. & CARROLL, C. R. 1994. Principles of Conservation Biology. – Sinauer, Sunderland Massachusetts, 600 pp.
- O'BRIEN, S., WILDT, D. E., GOLDMAN, D., MERRIL, C. R. & BUSH, M. 1983. The cheetah is depauperate in genetic variation. – Science 221, 459–462.
- PLACHTER, H. 1991. Naturschutz. – Gustav Fischer, Stuttgart, 643 pp.
- PRIMACK, R. B. 1995. A Primer of Conservation Biology. – Sinauer, Sunderland Massachusetts, 277 pp.
- REMMERT, H. 1988. Naturschutz. 2. Auflage. – Springer, Berlin, Heidelberg, 202 pp.
- SINCLAIR, A. R. E. & ARCESE, P. 1995. Serengeti II: Research, Management, and Conservation of an Ecosystem. – University of Chicago Press, Chicago, 665 pp.
- SOULÉ, M. E. 1987. Viable Populations for Conservation. – Cambridge University Press, Cambridge.
- SPERLICH, D. 1988. Populationsgenetik. 2. Auflage. – Gustav Fischer, Stuttgart, 240 pp.
- SUTHERLAND, W. J. & DOLMAN, P. M. 1994. Combining behaviour and population dynamics with applications for predicting consequences of habitat loss. – Proc. R. Soc. Lond. B 255, 133–138.
- SUTHERLAND, W. J. & HILL, D. A. 1995. Managing Habitats for Conservation. – Cambridge University Press, Cambridge, 399 pp.
- WILSON, E. O. 1995. Der Wert der Vielfalt. – Piper, München, 512 pp.

Prof. Dr. Barbara König, Verhaltensbiologie, Universität Zürich-Irchel, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich