

Warum beherbergen viele kleine Flächen mehr Arten als wenige große?

Lenore Fahrig

Geomatics and Landscape Ecology
Laboratory, Department of Biology,
Carleton
University, Ottawa, Ontario, Canada

Correspondence

Lenore Fahrig, Geomatics and
Landscape Ecology Laboratory,
Department of Biology,
Carleton University, Ottawa, Ontario,
Canada K1S 5B6.
Email: lenore.fahrig@carleton.ca

Funding information

Natural Sciences and Engineering
Research
Council of Canada

Editor: David Storch

Aus dem englischen übersetzt von:
Joana-Maria Kröger

Abstract

Hintergrund: Auf Grund des Prinzips, dass eine große Fläche (patch) mit Habitateigenschaften mehr Arten beherbergt als viele kleine Flächen der gleichen Gesamtgröße (SL > SS), bevorzugen Naturschutzorganisationen den Schutz großer, zusammenhängender Flächen. Reviews empirischer Studien stellten allerdings SS > SL fest und regten so die ‚single large or several small‘ oder SLOSS-Debatte an.

Ziele: Review empirischer und theoretischer SLOSS-Literatur; dem SS > SL Muster zugrunde liegende Mechanismen identifizieren; wenn möglich diese evaluieren.

Ort: Global.

Zeitraum: 1976-2018.

Haupttaxa: Pflanzen, Wirbellose, Wirbeltiere.

Methoden: Literatur Review.

Ergebnisse: Wie vorherige Reviews stellte auch ich fest, dass SS > SL die empirische Literatur dominiert. Wenn auch nicht in gleicher Stärke, blieb dieses Ergebnis bei der ausschließlichen Betrachtung von Studien mit einem Stichprobeverfahren proportional zur Flächengröße bestehen. Ich fand sechs Klassen von Theorien und führte fünf vorläufige Auswertungen der jeweiligen Thesen durch. Keine der Thesen ließ sich bestätigen. Das SS > SL Muster bestätigte sich für Spezialisten, was nahelegt, dass es nicht aus der Einwanderung von Generalisten in kleine Flächen resultiert. Ich fand keine Belege für die Prognose, dass das gegenteilige Muster (SL > SS) wegen eines graduellen Artenverlusts auf kleinen Flächen mit der Zeit seit dem Habitatsverlust häufiger auftritt. Ich fand keinen Unterschied zwischen den Ergebnissen für natürliche und anthropogene ‚patches‘. Es gab auch keine Belege für das häufigere Auftreten von SL > SS bei überlebensungünstigeren Matrizen oder bei stabilen im Gegensatz zu kurzlebigen ‚patches‘.

Fazit: Die meisten empirischen Vergleiche stellten SS > SL fest. Obwohl es mehrere potenzielle Gründe dafür gibt, ist mehr empirische Arbeit nötig, um diese zu identifizieren. In der Zwischenzeit ist es von großer Wichtigkeit, dass praktizierende Naturschützer verstehen, dass es keine belastbaren Beweise für ein generelles Naturschutzprinzip gibt, welchen den Schutz großer, zusammenhängender Flächen als wertvoller einstuft als den vieler kleiner Flächen der gleichen Gesamtfläche.

1 | EINFÜHRUNG

Vor mehr als vier Jahrzehnten entwickelte Diamond (1975) das SL > SS Prinzip. Dieses besagt, dass eine große zusammenhängende Fläche (SL für „single large“) mehr Arten beherbergt als mehrere kleine Flächen (SS für „several small“) der gleichen Gesamtfläche. Im Folgenden kann der englische Begriff „Patch“ als Fläche mit Habitateigenschaften verstanden werden, welche sich klar abgrenzen lässt.

Obwohl Diamond sein SL>SS-Prinzip nicht empirisch belegen konnte, begannen Naturschutzverbände schnell das Prinzip anzuwenden, ohne es zu hinterfragen. 1980 nahm die Internationale Union zur Bewahrung der Natur (IUCN) das SL > SS Prinzip in ihre Welt-Naturschutz-Strategie auf. Dabei handelt es sich um ein wichtiges Dokument, welches weltweit als Leitlinie für den Naturschutz genutzt wird.

Frühe Reviews von Diamonds Prinzip ergaben, dass sich das SL > SS Prinzip nicht empirisch belegen lässt (Quinn & Harrison, 1988; Simberloff & Abele, 1982), und lösten die langjährige SLOSS („single large or several small“) Debatte aus. Seit über 40 Jahren gibt es keine ausreichenden empirischen Belege der SL > SS Theorie. Meine Untersuchung zu signifikanten Reaktionen auf Habitatfragmentierung (Fahrig, 2017) umfasste 60 SLOSS-Gegenüberstellungen, die alle mehr Arten auf vielen kleinen Patches fanden als auf wenigen großen der gleichen Gesamtfläche, also SS > SL (s. Abb 1a; s. Abb 9a in Fahrig, 2017). Die Aussage, dass auf vielen kleinen Patches mehr Arten zu finden sind als auf wenigen großen, lässt sich sowohl über eine Vielzahl verschiedener Ökosysteme und räumlicher Ebenen (spatial scales), als auch über eine Vielzahl taxonomischer Gruppen belegen, zum Beispiel: Bäume, andere Gefäßpflanzen, Bryophyten, Lebermoose, Flechten, Porlinge, Wasserpflanzen,

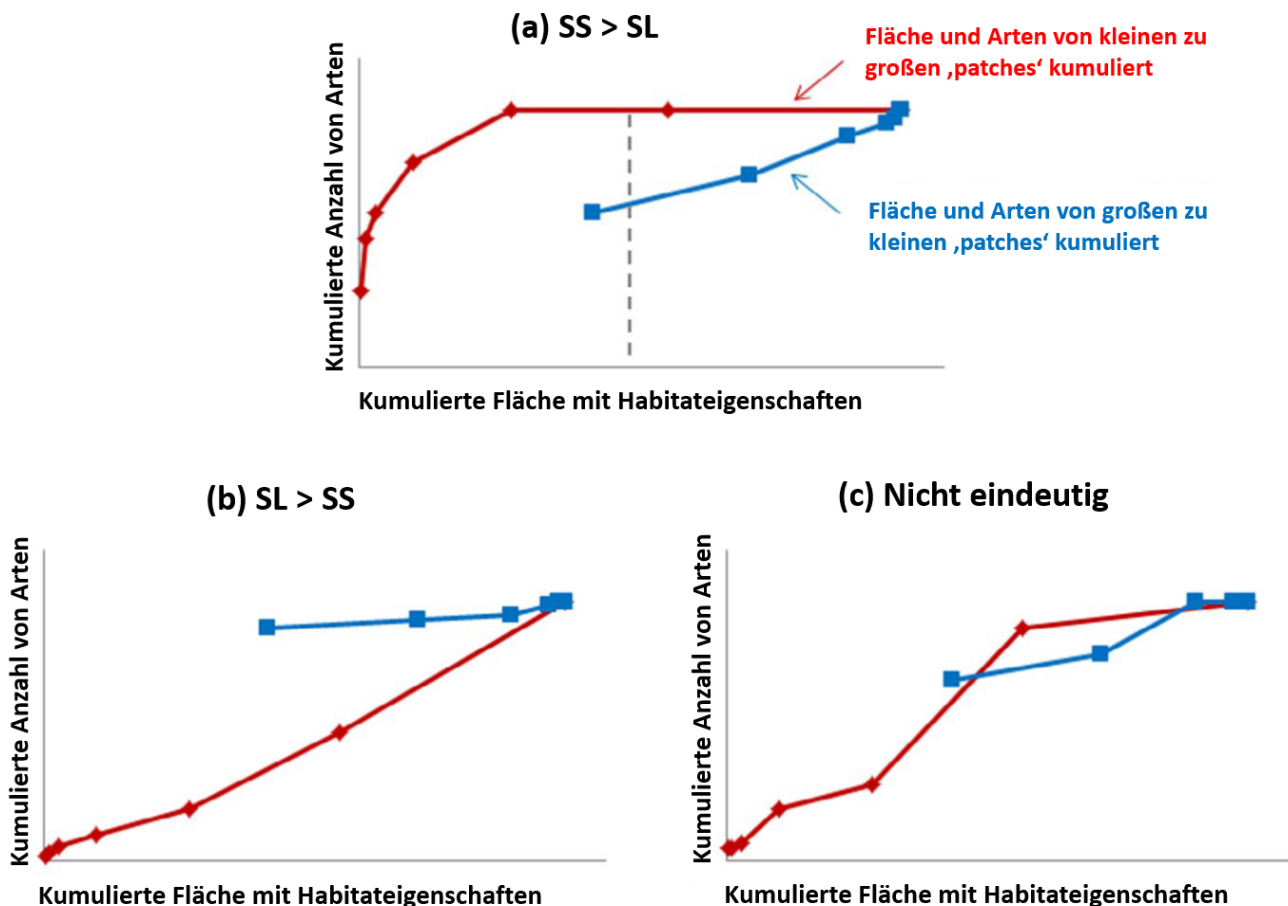


Abb. 1: Empirische ‚single large or several small‘ (SLOSS)-Vergleiche (Quinn & Harrison, 1988). Für den Vergleich wird die Anzahl der Arten in Abhängigkeit von der Flächengröße der ‚patches‘ einmal in Reihenfolge mit aufsteigender ‚patch‘-Größe (rote Kurve) und einmal mit abnehmender ‚patch‘-Größe (blaue Kurve) kumuliert. Die beiden Kurven einer Grafik kumulieren dieselbe Liste von Arten (auf allen beprobten ‚patches‘), sodass das Maximum der Artenanzahl und der Flächengröße der beiden Kurven identisch ist. Gestrichelte graue Linie in Grafik (a): Der Vergleich der beiden Werte kumulierter Artenanzahl bei einer gegebenen Gesamtflächengröße zeigt an, ob die Gesamtanzahl der Arten bei dieser Gesamtflächengröße in vielen kleinen ‚patches‘ größer oder kleiner ist als in wenigen großen ‚patches‘. Grafiküberschriften geben die Schlussfolgerung der jeweiligen Grafik an. Wenn die ‚small-to-large‘ Kurve vollständig über der ‚large-to-small‘ Kurve verläuft (a), gilt SS > SL. Wenn die ‚large-to-small‘ Kurve vollständig über der ‚small-to-large‘ Kurve verläuft (b), gilt SL > SS. Überschneiden sich die beiden Kurven (c), so hat der SLOSS-Vergleich kein eindeutiges Ergebnis.

Gastropoden, Krebstiere, wirbellose Wassertiere, Schmetterlinge, Zwergzikaden, Grillen, Libellen, Ameisen, Laufkäfer, Schlupfwespen, Micro-Arthropoden, Riffische, Amphibien, Eidechsen, Kleinsäuger, Fledermäuse und Vögel.

Trotz dieser großen Übereinstimmung der empirischen Ergebnisse, die auf $SS > SL$ hindeuten, wird über SLOSS fortwährend debattiert (z.B. Kendal et al., 2017; Le Roux, Ikin, Lindenmayer, Manning, & Gibbons, 2015; Lindenmayer, Wood, McBurney, Blair, & Banks, 2015; MacDonald, Anderson, Acorn, & Nielsen, 2018a, 2018b; Rösch, Tschardtke, Scherber, & Batáry, 2015) beziehungsweise gehen Wissenschaftler*innen davon aus, dass es keine eindeutige Antwort auf die SLOSS Frage gibt oder diese von verschiedensten Gegebenheiten abhängt (Kingsland, 2002). Es gibt zwei Gründe für die Diskrepanz zwischen den empirischen Erkenntnissen und den Schlussfolgerungen der Wissenschaftler*innen bezüglich SLOSS. Zum einen wird die Gültigkeit der empirischen SLOSS-Studien in Frage gestellt, so argumentierten Ramsay (1989) und Mac Nally und Lake (1999) das der Quinn und Harrison (1988) ‚Sättigungsindex‘ für die SLOSS-Untersuchung verzerrt ist. Daraus schlossen einige Wissenschaftler*innen fälschlicher Weise, dass auch Schlussfolgerungen auf der Grundlage von Vergleichen der Arten-Akkumulations-Kurve von Quinn und Harrison (1988) (Abb. 1) verzerrt sind. Zusätzlich betonen Gavish, Ziv und Rosenzweig (2011), dass viele empirische SLOSS-Studien eine Verzerrung hin zu $SS > SL$ aufweisen, da auf kleinen Flächen häufig eine intensivere Probenahme stattfindet als auf großen. Der zweite Grund für die Diskrepanz zwischen den immer wieder bestätigten, empirischen Ergebnisse, wonach $SS > SL$, und den Schlussfolgerungen von Forschern über SLOSS ist dem Umstand geschuldet, dass viele Studien nachvollziehbare Überlegungen und Theorien angenommen haben, warum und wie SLOSS von verschiedenen Faktoren abhängen könnte. (z.B. Atmar & Patterson, 1993; Kallimanis, Kunin, Halley, & Sgardelis, 2005; Margules, Higgs, & Rafe, 1982; McCarthy, Thompson, & Williams, 2006; Ovaskainen, 2002; Pelletier, 2000; Tjørve, 2010). Diese haben zu der Erwartung geführt, dass es vorhersehbare Situationen gibt, in denen $SL > SS$ und andere, in denen $SS > SL$ sind.

Es ist wichtig festzuhalten, dass es sich bei SLOSS nicht einfach nur um eine abstrakte, akademische Frage handelt. Die globale Biodiversität ist stark gefährdet und das in erster Linie auf Grund des Verlusts natürlicher Habitats (Butchart et al., 2010). Die Antwort auf die SLOSS-Frage ist von großer Bedeutung für die Bewahrung der Biodiversität, denn bei Entscheidungen über den Schutz von Lebensräumen halten sich Naturschutzorganisationen bisher weltweit an das $SL > SS$ Prinzip. Auf der Grundlage dieses Prinzips priorisieren

Naturschutzorganisationen den Schutz von großen zusammenhängenden Flächen und gehen davon aus, dass kleine Flächen nicht schützenswert sind (Fischer & Lindenmayer, 2002; Hernández-Ruedas et al., 2014; Hill et al., 2018) auch wenn diese in der Summe die gleiche Größe hätten wie die großen zusammenhängenden Flächen. Sollte das $SL > SS$ Prinzip nicht korrekt sein, wäre die kumulative Auswirkung des Verlusts kleiner Habitatflächen auf die Biodiversität deutlich größer als von den Naturschutzorganisationen angenommen.

Mein Ziel in dieser Arbeit ist es zu verstehen warum vorherige empirische Untersuchungen immer wieder $SS > SL$ feststellten. Zu diesem Zweck führte ich eine Untersuchung von sowohl empirischen SLOSS-Studien als auch SLOSS-Theorien durch, um: (a) zu eruieren ob dieses Schema ($SS > SL$) auch auf Studien zutrifft, die mit unverzerrten Probenahmen bzw. Probenahmen proportional zur Flächengröße durchgeführt wurden; (b) Theorien zu finden, die dieses Schema erklären könnten und (c) wenn möglich die empirischen Studien für Evaluationen der Theorien zu nutzen.

2 | LITERATUR SUCHE

Das Ziel dieser Literatur Arbeit ist es ein vollständiges Bild der SLOSS-Literatur bis zum Ende 2018 zu erlangen, dabei geht es sowohl um empirische Studien als auch um SLOSS-Theorie. Ich begann das „Web of Science“ mit folgenden Suchbegriffen zu durchsuchen: („several small“ OR „several-small“ OR „SLOSS“) und („single large“ OR „single-large“ OR „SLOSS“), und filterte bei der Suche nach Umweltwissenschaften und Biodiversität und Naturschutz. Ich sammelte alle Arbeiten, die SLOSS-Theorie oder SLOSS-Daten beinhalteten. Literaturdurchsichten nutzte ich nicht. Da die SLOSS-Debatte um die Frage von Artenreichtum geht, nutzte ich nur jene empirischen Arbeiten, die Artenreichtum evaluieren. Allerdings basieren die meisten SLOSS-Theorien auf Modellen und Mechanismen (Ovaskainen, 2002), die auf einzelne Arten bezogen sind und auf den Artenreichtum extrapoliert werden. Daher nutzte ich sowohl SLOSS-Theorien, die auf einzelne Arten bezogen sind, als auch solche die auf mehrere Arten bezogen sind.

Um die Vergleichbarkeit der empirischen Studien sicherzustellen, verwendete ich nur Studien die nach dem Schema in Abb. 1 (Quinn & Harrison, 1988) oder äquivalent durchgeführt wurden, das heißt, dass Artenlisten der Patches kumuliert wurden um Artenreichtum auf vielen kleinen Flächen im Gegensatz zu wenigen großen Flächen zu vergleichen. Im Folgenden werde ich den Begriff „SLOSS-Vergleich“ für Vergleiche auf der Basis von Quinn und Harrisons Arten-Akkumulations-Kurve (Abb. 1) verwenden. SLOSS-Vergleiche werden in der Regel als

Abbildungen dargestellt, manchmal aber auch als Text oder Tabelle. Arbeiten, die nur den Quinn und Harrison (1988) Sättigungsindex (saturation index) angaben ohne eine Arten-Akkumulations-Kurve verwendete ich nicht, da wie bereits erwähnt dieser Index häufig verzerrt (biased) ist.

Zusätzlich zu meiner Suche im „Web of Science“ suchte ich auch nach Arbeiten die Quinn und Harrison (1988) zitieren, da dies die Quelle für die graphische Methode von Arten-Akkumulations-Kurven (Abb. 1) ist. Ich suchte auch in den Verweisen der bereits gesammelten Arbeiten nach weiteren Studien. In Arbeiten, in denen entsprechende Daten vorhanden waren, aber kein graphischer SLOSS-Vergleich (Abb. 1) extrahierte ich die Daten und erstellte einen SLOSS-Vergleich. Bei Arbeiten, die weder Daten noch SLOSS Vergleich beinhalteten, kontaktierte ich die Autor*innen und bat um die Daten und/oder den SLOSS-Vergleich. Manche Autor*innen reagierten nicht, manche sandten mir die Daten sodass ich den SLOSS-Vergleich vornehmen konnte und manche sandten mir einen oder mehrere SLOSS-Vergleiche. In manchen Fällen handelte es sich hierbei nur um Teile der Vergleiche, die in den Arbeiten erwähnt wurden. Ich habe keine SLOSS-Vergleiche verwendet, die in Arbeiten erwähnt wurden, ohne dass ich die SLOSS-Vergleiche oder die Daten hatte. Ich habe keine SLOSS-Vergleiche aus Reviews genutzt, um zu vermeiden Vergleiche doppelt zu zählen. Ich nahm verschiedene Datenunterteilungen der Autor*innen unabhängig voneinander auf. Wenn zum Beispiel ein*e Autor*in separate Abbildungen für Generalisten und Spezialisten verwendete, nahm ich diese als zwei verschiedene SLOSS-Vergleiche auf. Wenn möglich nahm ich auch verschiedene Vergleiche für verschiedene Habitattypen auf (z.B. natürliche versus vom Menschen geschaffene Steinhabitats in Douglas & Lake, 1994), oder für Patches in verschiedenen Lebensräumen (z.B. Matrix einer Kiefernplantage versus Weideland in Fischer & Lindenmayer, 2002). Dies tat ich, um es mir möglich zu machen manche der Theorien aus der Literaturdurchsicht zu evaluieren. Es ist mir dabei bewusst, dass diese Auswertungen nur vorläufig sind, da mehrere Vergleiche der gleichen Studie nicht unabhängig voneinander sind. Wenn in einer Studie mehrere Vergleiche zur gleichen Artengemeinschaft auf der gleichen Fläche nur in verschiedenen Jahren, verschieden zusammengelegten Gesamtflächen (es sei denn, es lagen verschiedene Habitattypen vor) oder verschiedenen Regionen (es sei denn, die Autor*innen nannten Unterschiede der Regionen bezüglich der Habitattypen oder Lebensräume) hatte, habe ich diese nicht als verschiedene Vergleiche aufgenommen. Da es für SLOSS-Vergleiche keine Effektgröße und keinen statistischen Test gibt, ordnete ich jeden SLOSS-Vergleich in eine der drei Kategorien ein, die in Abbildung 1 zu sehen sind. Wenn

die „small to large“ Kurve vollständig über der „large-to-small“ Kurve verläuft, gilt $SS > SL$. Wenn die „large-to-small“ Kurve vollständig über der „small-to-large“ Kurve verläuft, gilt $SL > SS$. Wenn sich die Linien schneiden, ordnete ich den Vergleich als ergebnislos ein. Es gab zwei Fälle bei denen ich den Vergleich trotz Überschneiden der Linie nicht als ergebnislos einordnete, da das Überschneiden ein Resultat vom Verbinden von Punkten mit geraden Linien sein könnte. Wenn Autor*innen den ersten Punkt der „large-to-small“ Kurve mit dem Ursprung verbanden, und sich die beiden Kurven nur in diesem ersten extrapolierten Segment schnitten, habe ich dies auch nicht als Schneiden der Kurven angesehen (z.B. Abb. 2f in MacDonald et al., 2018a). Ebenso wenig stufte ich einen Vergleich als ergebnislos ein, wenn sich die Linien nur zwischen dem vorletzten und letzten Punkt der „small-to-large“ Kurve überschneiden (z.B. Abb. 4 in Lizee, Taton, & Deschamps-Cottin, 2016). Ersteres würde zur Nicht-Beachtung von 4 $SL > SS$ Fällen führen und letzteres zur Nicht-Beachtung von 5 $SS > SL$ Ergebnissen.

3 | ERGEBNISSE UND DISKUSION

3.1 | Untersuchung empirischer Studien

Ich fand 157 SLOSS-Vergleiche aus 58 Studien (Daten sind in Tabelle S1 zu finden; Quellenangaben zu allen Studien sind unter Referenzen bzw. im Anhang zu finden). 72% der SLOSS-Vergleiche schließen auf $SS > SL$, 22% sind nicht eindeutig (Arten-Akkumulations-Kurve „small-to-large“ und „large-to-small“ überschneiden sich) und 6% ergeben $SL > SS$ (Abb. 2a – links). Dieses Muster ist ähnlich bei einer Betrachtung auf Studienebene: 81% der Studien enthalten mindestens einen Vergleich mit dem Ergebnis $SS > SL$, 33% der Studien enthalten mindestens einen Vergleich ohne eindeutiges Ergebnis und 9% der Studien enthalten mindestens einen Vergleich mit dem Ergebnis $SL > SS$ (Abb. 2a – rechts); diese Prozentsätze ergeben mehr als 100 % da manche Studien mehrere Vergleiche mit verschiedenen Ergebnissen beinhalten. Von den Vergleichen, die einen deutlichen Unterschied zwischen SS und SL aufweisen, kommen 93% zu dem Ergebnis $SS > SL$ (Abb. 2a – links). Die Erkenntnis, dass $SS > SL$ die Literatur dominiert, wird durch die Ergebnisse vorheriger Untersuchungen bestätigt.

Es gibt keine ersichtlichen Gemeinsamkeiten der Studien, die mindestens ein Vergleichsergebnis von $SL > SS$ hatten. Sie sind sehr unterschiedlich bezüglich der untersuchten Organismen (wirbellose Wassertiere, Schmetterlinge, Waldvögel und Gefäßpflanzen sowie exotische Pflanzen), der Habitatstruktur (tatsächliche Inseln und natürlich entstandene sowie vom Menschen geschaffene Habitatinseln (Flächen)), und der Lebensräume (Wald, Wasser, Agrarland).

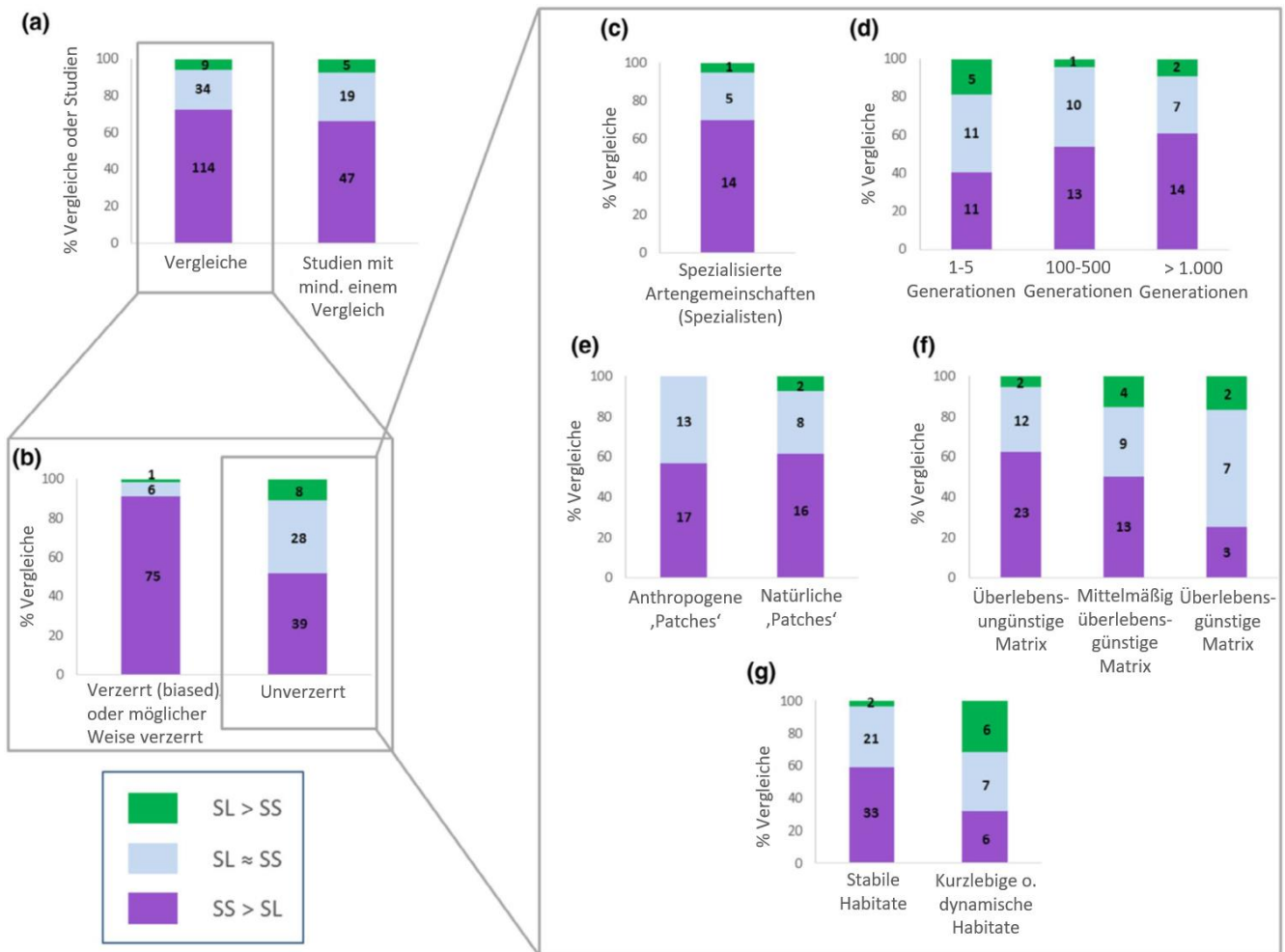


Abb. 2: (a) ‚Several small > single large‘ (SS > SL) Ergebnisse dominieren die empirische Literatur. Von 157 ‚single large or several small‘ (SLOSS)-Vergleichen ergeben 72% SS > SL, 22% haben kein eindeutiges Ergebnis und 6 % ergeben SL > SS. Von den Vergleichen, bei denen einen deutlicher Unterschied zwischen SL und SS vorliegt, ergeben 93% SS > SL. Dieses Muster ist ähnlich auf der Ebene der Studien. Von den 58 Studien, enthalten 81% mindestens einen Fall von SS > SL, 33% enthalten mindestens einen Fall ohne eindeutiges Ergebnis und 9% enthalten mindestens einen Fall von SL > SS. (Diese Angaben ergeben aufsummiert mehr als 100% da manche Studien mit mehreren Vergleichen auf mehr als ein Ergebnis kommen.) (b) Stichprobenverzerrung (sampling bias) sorgt in der empirischen Literatur für eine Überrepräsentation des SS > SL Ergebnisses, dennoch ist SS > SL das dominante Muster. Knapp unter der Hälfte der SLOSS-Vergleiche stammen aus unverzerrten Studien, also aus Studien in denen Stichprobeintensität proportional zur Flächengröße zunimmt. 52% dieser Vergleiche unverzerrter Studien ergeben SS > SL und 11% ergeben SL > SS, ungefähr eine fünffache Differenz. 91% der Vergleiche der übrigen Studien – verzerrte oder möglicher Weise verzerrte Studien – ergeben SS > SL. (c) Es gibt keine Belege für die These, dass SS > SL durch die Besiedelung kleiner ‚patches‘ durch Generalisten zu erklären ist. 70% der Spezialisten/bedrohten Artengemeinschaften weisen SS > SL auf, im Vergleich zu 52% aller Artengemeinschaften (vergl. (b) – unverzerrt). (d) Es gibt keine Belege für die These, dass SL > SS mit der Zeit seit der Verinselung durch Habitatverlust häufiger auftritt. Wenn überhaupt, scheint das Gegenteil der Fall zu sein. Jede Studie ist in eine von vier ungefähren Kategorien, variierend nach Größenordnung und Generationen der Artengemeinschaft seit Habitatverlust, eingestuft: 1-5 Generationen; 10-50 Generationen; 100-500 Generationen; > 1.000 Generationen. (e) Die Proportion der SS > SL Ergebnisse ist ungefähr die gleiche bei anthropogenen und natürlichen ‚patches‘. Kurzlebige oder hoch dynamische Habitats sind bei dieser Auswertung ausgeschlossen. (f) Es gibt keine Belege für die These, dass SL > SS stärker vertreten ist, wenn die Matrix überlebensungünstig ist bzw. die ‚patches‘ weit voneinander entfernt sind. Wenn überhaupt, scheint das Gegenteil der Fall zu sein. (g) Es gibt keine Belege für die These, dass SS > SL häufiger bei kurzlebigen und dynamischen Habitats auftritt als bei stabilen. Anmerkung: Die Auswertungen (c) bis (g) basieren nur auf den Studien, bei denen das Stichprobefahren proportional zur Flächengröße, also unverzerrt ist.

3.2 | Effekt der Stichprobenverzerrung (bias)

Gavish et al (2011) gibt zu bedenken, dass bei vielen SLOSS-Studien eine Verzerrung (bias) hin zu SS > SL vorliegt, da die Anzahl der Stichproben pro Flächeneinheit mit steigender Patch-Größe abnimmt. Somit würden bei einem Zusammenlegen von Patches in Flächensets gleicher Gesamtgröße die Sets, die sich aus kleineren Patches zusammensetzen, intensiver beprobt werden als die, die sich aus wenigen großen Patches

zusammensetzen. Auf den Sets, auf denen mehr Stichproben pro Flächeneinheit genommen werden, würde auch die Wahrscheinlichkeit steigen eine gegebene Art zu finden.

Um herauszufinden, ob diese Verzerrung der Grund für das Überwiegen von SS > SL Ergebnissen in der empirischen Literatur ist, habe ich die Studien entsprechend ihrer Stichprobefahren in vier Kategorien eingeteilt: (a) keine Stichprobenverzerrung, das heißt entweder wurde die Stichprobennahme proportional zur Flächengröße ausgeführt oder auf den Flächen wurde eine Vollaufnahme durchgeführt; (b) Beprobungsintensität nahm mit

zunehmender Flächengröße ab aber es gab Anstrengungen die mögliche Verzerrung auszugleichen; (c) die Anzahl der Stichproben war auf jeder Teilfläche die gleiche (starke Verzerrung); oder (d) das Verhältnis von Stichprobenintensität und Flächengröße war unklar.

Etwas weniger als die Hälfte der SLOSS-Vergleiche entstammen Studien mit eindeutig unverzerrten Stichprobeverfahren. 52% dieser Vergleiche kommen zu dem Ergebnis $SS > SL$ (Abb. 2b - rechts), während 91% der übrigen Vergleiche (verzerrt oder möglicherweise verzerrt) $SS > SL$ ermitteln (Abb.2b – links). Elf Prozent der unverzerrten Vergleiche ergeben $SL > SS$ während nur 1% der potenziell verzerrten Vergleiche $SL > SS$ ermitteln (Abb. 2b).

Obwohl sich also das vorherrschende Ergebnis $SS > SL$ nicht allein durch eine Versuchsverzerrung erklären lässt, so führt diese Verzerrung offenbar zu einer Überrepräsentation dieses Ergebnisses in der empirischen Literatur. Zukünftige SLOSS-Studien müssen sicherstellen, dass die Stichprobennahme proportional zur Flächengröße ist.

Die SLOSS-Vergleiche unverzerrter Studien weisen eine große Bandbreite von untersuchten taxonomischen Gruppen, Habitaten und Matrixtypen/Lebensräumen auf. Unter den taxonomischen Gruppen befinden sich: Vögel, Schmetterlinge, Pflanzen, Fische, Pilze, Flechten, Bryophyten, Schalentiere, Orthopteren und Milben; unter den Habitaten: Korallenriffe, Wälder, Steppen, Bäume, Moos, Steine, Sümpfe und wahre Inseln; und unter den Matrixtypen: Wasser, Kahlschläge, Feuchtgebiete, Wälder, landwirtschaftliche Flächen, Fels und urbane Gebiete.

Alle meine vorläufigen Beurteilungen von Prognosen der SLOSS-Thesen (Abb. 2c-g) beziehen sich ausschließlich auf 75 Vergleiche der unverzerrten Studien.

3.3 | Untersuchung von SLOSS-Thesen und Prognosen, und einige Auswertungen

Während meiner Durchsicht von SLOSS-Theorien, fand ich eine Vielzahl von Thesen, die Prognosen über Gegebenheiten abgeben, unter denen man $SS > SL$ oder $SL > SS$ erwarten könne. Diese Thesen wurden über einen Zeitraum von 40 Jahren veröffentlicht und bisher nicht mit empirischen Belegen abgeglichen. Alle bisherigen Untersuchungen der empirischen SLOSS-Vergleiche, einschließlich dieser, stellen fest, dass $SS > SL$ die Ergebnisse dominiert. Unter den 75 unverzerrten SLOSS-Vergleichen fand ich fünfmal so viele $SS > SL$ Ergebnisse wie $SL > SS$ Ergebnisse (Abb. 2b – rechts). Vor diesem Hintergrund ist der nächste Schritt zur Lösung der SLOSS-Debatte herauszufinden welche Mechanismen für dieses empirische Muster verantwortlich sind.

Im Folgenden werde ich die gefundenen Theorien zusammenfassen und jeweils Prognosen angesichts der Ergebnisse der empirischen Untersuchungen extrahieren. Für ein Paar der Prognosen sind ausreichend Informationen aus den empirischen Untersuchungen vorhanden, um eine Auswertung durchzuführen (Abb. 2c-g). Diese Auswertungen sind vorläufig, da die Zahl der Vergleiche klein ist und mehrere Vergleiche aus der gleichen Studie nicht unabhängig voneinander sind. Auch für diese Auswertungen nutzte ich nur die 75 Vergleiche der Studien, bei denen die Stichprobennahme eindeutig proportional zur Flächengröße war, das heißt bei denen ein unverzerrtes Stichprobeverfahren vorliegt (siehe 3.2).

3.3.1 | Einwanderung von Generalisten

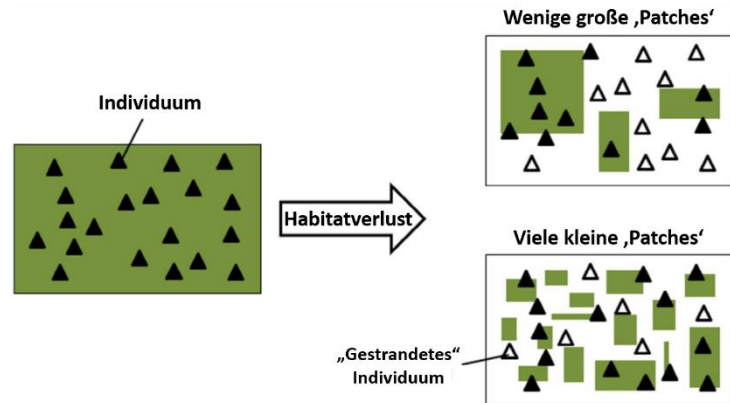
Schon früh fiel den Verfechtern des $SL > SS$ Prinzips auf, dass die Theorien die $SL > SS$ prognostizieren nur auf Arten anwendbar sind, deren Vorkommen hauptsächlich von der Existenz des betroffenen Habitats abhängt (Spezialisten). Sie argumentierten, dass das Vorkommen von Generalisten eine größere Wahrscheinlichkeit auf kleinen Flächen hat als auf großen Flächen. Dies hängt mit dem Rand : Flächen Verhältnis zusammen. Das Innere von großen Flächen wiederum sei das Domizil der Spezialisten einschließlich seltener und bedrohter Arten (Blake & Karr, 1984; Diamond, 1976; Willis, 1984). Dem entsprechend würde die Einwanderung von Generalisten in kleine Flächen hier zu einem erhöhten Artenreichtum führen und damit das Überwiegen von $SS > SL$ erklären.

Sollte dies die Erklärung für das Feststellen von $SS > SL$ empirischer Studien sein, so müsste für Gruppen von Spezialisten mit einer geringen Häufigkeit/Wahrscheinlichkeit $SS > SL$ festzustellen sein als für Gruppen von Generalisten bzw. gemischten Gruppen. Unter den von mir analysierten (unverzerrten) Studien gibt es 20 SLOSS-Vergleiche von Artengruppen, die als Spezialisten gelten oder bedroht sind. 14 dieser Vergleiche ergaben $SS > SL$ und nur eine $SL > SS$. (Abb. 2c). Dem entsprechend lässt sich sagen, dass empirischen Studien die Theorie von $SL > SS$ für Spezialisten und bedrohte Arten bislang nicht unterstützen. Im Gegenteil, Spezialisten und bedrohte Arten weisen eine stärkere Tendenz zu $SS > SL$ auf als die übergreifende Auswertung: Vergleiche Abb. 2c mit Abb. 2b – rechts. Folglich erklärt die Einwanderung von Generalisten in kleine Flächen das $SS > SL$ Schema nicht.

3.3.2 | Mindest-Flächengröße, selektives Aussterben und Geschachtelte Artengemeinschaft (nestedness)

Eines der frühesten Argumente auf das ich während meiner Durchsicht von SLOSS-Theorien traf, ist das Konzept, dass Arten eine Mindest-Voraussetzung der Patch-Größe haben (Hanski,

Abb. 3: Modellierungen und empirische Arbeiten bezüglich einzelner Arten deuten darauf hin, dass bei Habitatverlust und Fragmentierung mehr Individuen ‚gerettet‘ werden, wenn das verbleibende Habitat in vielen kleinen ‚patches‘ angeordnet ist, als wenn es in wenigen großen ‚patches‘ angeordnet ist. Dies ist dadurch zu erklären, dass die in Folge des Habitatverlusts in der Matrix ‚gestrandeten‘ Individuen durch die höhere Randlänge der vielen kleinen ‚patches‘ hier mit einer höheren Wahrscheinlichkeit Habitat finden



1994). Dass also bei dem Entstehen von Patches durch Habitatverlust (Verinselung bzw. Fragmentierung) Arten, die einen großen Flächenbedarf haben auf kleineren Patches selektiv aussterben. Kleine Patches hätten demnach nur eine Teilmenge der Arten vorzuweisen, die auf großen Patches vorhanden sind. Dies würde also über einen gewissen Zeitraum zu einer geschachtelten Artengemeinschaft (nestedness) abhängig von der Patch-Größe führen (Atmar & Patterson, 1993; Margules et al., 1982; Patterson & Atmar, 1986). Ausgehend von der Idee einer Mindest-Patch-Größe prognostiziert Tjorve (2010) anhand eines Zwei-Flächen-Modells, dass selektives Aussterben zu einer höheren Artendichte (Anzahl von Arten pro Stichproben-Plot) auf großen Patches führt als auf kleinen.

Gelegentlich nutzen Autoren diese Theorie um bei einer geschachtelten Artengemeinschaft abhängig von der Flächengröße auf $SL > SS$ zu schließen, ohne jedoch einen tatsächlichen SLOSS-Vergleich vorzulegen (z.B. Hecnar & M'Closkey, 1997). Diese Schlussfolgerung birgt jedoch eine Skalenübergreifende Hochrechnung, da es bei geschachtelten Artengemeinschaften um den Vergleich der Artenzusammensetzung zwischen großen und kleinen Flächen geht, nicht um den Vergleich der Artenzusammensetzung zwischen wenigen großen und vielen kleinen Flächen. Dieserart Skalenübergreifende Hochrechnungen stellt sich problematisch dar (Fahrig et al., 2019). Viele Studien zeigen wenig bis keinen Zusammenhang zwischen geschachtelter Artengemeinschaft und SLOSS auf (Berglund & Jonsson, 2003; Cook, 1995; Cutler, 1994; McLain & Pratt, 1999; Peintinger, Bergamini, & Schmid, 2003; Simberloff & Martin, 1991). Hinzu kommt, dass viele Systeme keine oder nur eine schwach geschachtelte Artengemeinschaft bezüglich der Flächengröße aufweisen (Acosta & Robertson, 2002; Dauber, Bengtsson, & Lenoir, 2006; Hokkanen, Kouki, & Komonen, 2009; Mohd-Azlan & Lawes, 2011; Richardson et al., 2015; Rosch et al., 2015). Dies könnte daran liegen, dass das Vorkommen von Arten nicht nur von lokalem Aussterben, sondern auch von Besiedelung abhängt (siehe 3.3.5). Damit eine stark geschachtelte Artengemeinschaft entsteht müsste lokales Aussterben die Besiedelung überwiegen.

Die Notwendigkeit einer Mindest-Flächengröße und der Mechanismus des selektiven Aussterbens lässt auf $SL > SS$ schließen. Vor dem Hintergrund, dass dies nicht durch empirische Literatur belegbar ist und vor dem Hintergrund, dass Arten in der Tat eine Fläche von mindestens einer bestimmten Größe benötigen um zu überleben (Fahrig, 2001), lässt sich darauf schließen, dass die meisten Arten nicht einen einzigen Patch dieser Mindest-Größe benötigen sondern über mehrere kleine Patches fortbestehen können. Oder in anderen Worten, eine Mindest-Flächengröße bezieht sich auf die Gesamtfläche nicht auf die Größe einzelner Patches. Solange Patches ausreichend vernetzt und nah genug beieinander sind, ist ein Fortbestehen über mehrere Patches hinweg, durch regelmäßige Migration und/oder durch Habitatnutzung, die mehrere Patches einbindet, möglich. Tracking Studien von Säugetier-Prädatoren zum Beispiel zeigen, dass Individuen Patches verbinden und sich durch Nicht-Habitatflächen (die Matrix) hindurchbewegen (LaPoint, Gallery, Wikelski, & Kays, 2013; Scharf, Belant, Beyer, Wikelski, & Safi, 2018; Vanbianchi, Gaines, Murphy, & Hodges, 2018). Die fehlenden Belege für das prognostizierte Überwiegen von $SL > SS$ auf Grund von einer benötigter Mindest-Flächengröße lässt vermuten, dass auch Tjorve's (2010) Prognose einer höheren Artendichte auf großen Flächen als auf kleinen nicht belegbar ist.

Dies würde sich zumindest damit decken, dass die Studien meiner literarischen Untersuchung, die eine Schätzung der Artendichte beinhalteten (zusätzlich zur Artenzahl pro Teilfläche), meistens zu dem Schluss kamen, dass die Artendichte auf der kleinen Fläche größer war als auf der großen.

Acosta und Robertson (2002) stellten eine höhere Artendichte von Fischen in kleinen Riffen als in großen fest; Arroyo-Rodrigues, Pineda, Escobar, und Benitez-Malvido (2009) stellten eine höhere Artendichte von Pflanzen in kleinen Waldflächen fest als in großen und Leavesley and Cary (2013) and Hernandez-Ruedas et al. (2014) stellten keinen Unterschied der Artendichte von Vögeln und Bäumen in Waldflächen fest.

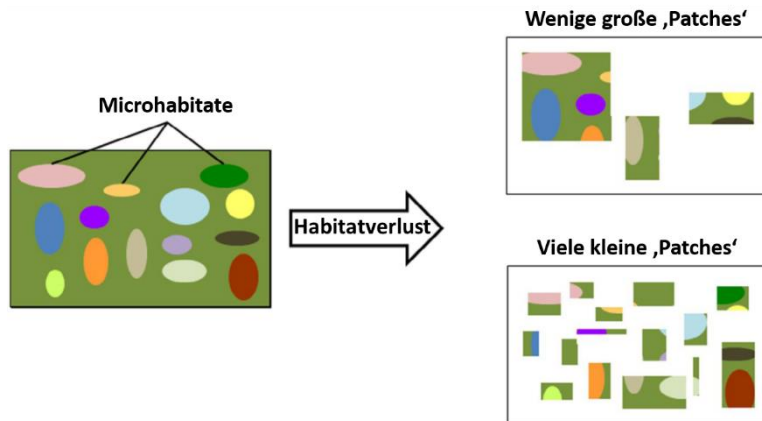


Abb. 4: Bei der Entstehung der ‚patches‘ durch Habitatverlust kann man das SS Flächenset und das SL Flächenset (gleicher Gesamtgröße) als zwei verschiedene Stichproben der vorherigen Verteilung von Vegetationsformen oder Microhabitaten verstehen. Sind die Microhabitats ungleichmäßig verteilt (pachily distributed), so überschneidet das SS Flächenset mehr dieser Microhabitats als das SL Flächenset.

3.3.3 | Zeit nach der Flächenbildung oder Fragmentierung, Akkumulation des Artenverlusts

Sich der mangelnden Belege für $SL > SS$ bewusst entwickelten Soule und Simberloff (1986) die Idee, dass $SL > SS$ möglicherweise erst einige Generationen nach der Entstehung der Patches bzw. der Verinselung gilt. Dies baut auf dem Konzept auf, dass Arten, die große Flächen benötigen, von kleinen Flächen verschwinden würden (s. 3.3.2) und schließlich auf großen Flächen mehr Arten zu finden seien als auf kleinen. Da dieser Artenverlust über einen längeren Zeitraum vorstättengehe, würde sich das $SL > SS$ Schema erst nach einigen Generationen einstellen. Dies führt zu der Annahme, dass die Wahrscheinlichkeit $SL > SS$ festzustellen mit der Länge der Zeit nach der Verinselung zunimmt. Außerdem müsste in natürlicher Weise Inselartigen Habitatanordnungen $SL > SS$ gelten (es sei denn die Inselstruktur ist kurzlebig), da hier die Zeit seit der Inselentstehung am längsten ist und somit die Akkumulation des Artenverlust am weitesten fortgeschritten wäre.

Es ist anzumerken, dass in Soule and Simberloff's Theorie nicht erwähnt wird, dass kurz nach der Verinselung $SS > SL$ gilt. Die häufige Feststellung von $SS > SL$ in der empirischen Literatur lässt sich mit Ihrer Theorie also nicht erklären.

Modellierung und empirische Arbeit bezüglich einzelner Arten lassen darauf schließen, dass – solange die Patches nah genug beieinander sind – bei der Entstehung von vielen kleinen Patches mehr Individuen vor dem Habitatverlust „gerettet“ werden als bei der Entstehung weniger großer Patches. Dies ist dadurch zu erklären, dass mit der größeren Randlänge, die durch viele kleine Patches entsteht, die Wahrscheinlichkeit steigt, dass ein „gestrandetes“ Individuum Lebensraum findet. Diese Wahrscheinlichkeit ist also geringer bei wenigen großen Patches, da es insgesamt weniger Rand gibt (Abb. 3; Grez, Zaviezo, Tischendorf, & Fahrig, 2004; Tischendorf, Grez, Zaviezo, & Fahrig, 2005). Dies sollte kurzzeitig zu einem verstärkten Vorkommen von $SS > SL$ führen.

Für eine vorläufige Auswertung teilte ich die unverzerrten Studien in vier Kategorien nach der Anzahl der Generationen der

jeweiligen Artengruppe seit der Verinselung ein: 1-5 Generationen; 10-50 Generationen; 100-500 Generationen; > 1000 Generationen. Es ist anzumerken, dass diese Kategorien nur grobe Annäherungen sind, da die meisten Studien keine genauen Angaben zu der Zeit seit der Verinselung beinhalten und da Artengemeinschaften oft eine Vielzahl von Arten mit unterschiedlichen Generationszeiträumen umfassen. Da die Kategorien aber in der Größenordnung variieren behaupte ich, dass sie eine Variation repräsentieren. Ich möchte betonen, dass es sich bei den Kategorien nicht um Jahre, sondern angenähert um Generationen seit der Verinselung handelt. Zum Beispiel ordnete ich eine Studie über Arthropoden 1-2 Jahre nach der experimentellen Kreation von Stein und Moos Flächen (Douglas & Lake, 1994; Hoyle & Harbone, 2005) in die Kategorie 1-5 Generationen seit der Verinselung ein. Eine andere Studie über Büsche und Bäume auf Inseln, die vor 60 Jahren durch Flutung entstanden, (Hu, Wu, Feeley, Xu, & Yu, 2012) ordnete ich auch in die Kategorie 1-5 Generationen seit der Verinselung ein, da Gehölze relativ lange Generationszeiträume haben. Dies ist eine sehr grobe Kategorisierung, aber auf Grund der großen Variation der Studien, die ich in meiner Durchsicht vorfand, halte ich sie dennoch für sinnvoll. Zusätzlich bestimmte ich für jede Studie ob die Habitats Inseln durch menschliche Aktivitäten entstanden – entweder Habitatverlust oder Veränderung des Lebensraums von natürlicher zu menschlich dominierter Vegetation (oder beides). Ich identifizierte auch die Fälle in denen Habitatinseln kurzlebig oder sehr dynamisch sind, zum Beispiel Steine in intertidalen Zonen (Londoño-Cruz & Tokeshi, 2007), Baumstrukturen, die sich mit Wasser füllen (Vargas et al., 2013)), oder nachwachsende Kahlschlagflächen (Lindenmayer et al., 2015). Ich fand keine Belege für die Annahme, dass mit der Zeit seit der Verinselung $SL > SS$ häufiger auftritt oder dass $SS > SL$ verstärkt kurz nach der Verinselung beobachtet wurde. Interessanterweise war ein gegenteiliges Muster zu erkennen (Abb. 2d).

Ich evaluierte auch die These, dass in natürlicher Weise inselartigen Habitatanordnungen $SL > SS$ zu erwarten wäre,

ausgenommen sind kurzlebige und sehr dynamische Systeme (Abb. 2e). Da in diesen Situationen $SS > SL$ achtmal so häufig vorkam wie $SL > SS$, lässt sich auch diese These nicht bestätigen. Einige Wissenschaftler*innen gehen sogar von der Gegenthese aus, da in natürlicher Weise inselartigen Habitaten die Arten an diese Verhältnisse angepasst seien müssten. Es leuchtet mir nicht ein wieso dies zu einem Überwiegen von $SS > SL$ führen sollte, aber in jedem Falle sprechen die empirischen Ergebnisse bislang nicht für diese Theorie.

3.3.4 | Heterogenität des Habitats, umweltbedingte Verklumpung (clumping)/ räumliche Autokorrelation, ungleichmäßige Artenverteilung

In meiner Durchsicht von SLOSS-Theorien stoß ich auf viele Autoren, die betonten, dass eine vor der Fragmentierung bereits vorhandene räumliche Verteilung von Arten und Habitattypen nach dem Habitatverlust und der Verinselung entweder zu $SS > SL$ oder zu $SL > SS$ führen könnte. Dies hinge zum Einen davon ab ob diese bereits existierende Verteilung räumlich autokorreliert, also verklumpt ist (clumping), dies kann sowohl $SS > SL$ als auch $SL > SS$ bedeuten und zum Anderen von dem Verhältnis der räumlichen Ebene der Verklumpung zur räumlichen Ebene der entstehenden Patches. Diese Idee wurde erstmals von Diamond (1975) impliziert, als dieser das $SL > SS$ Prinzip vorstellte und anmerkte, „das Prinzip B (d.h. $SL > SS$) muss durch die Aussage eingeschränkt werden, dass einzelne Reservate in einer inhomogenen Region das Überleben von verschiedenen Artengemeinschaften begünstigen könnten“. Mit anderen Worten, er erwartete $SL > SS$ nur dann, wenn das Habitat entweder überall homogen war oder wenn die SL Flächen mindestens genauso heterogen waren wie die SS Flächen. Dementsprechend könne $SS > SL$ zutreffen, wenn die SS Flächen eine größere Heterogenität aufweisen als die SL Flächen.

Tatsächlich war dies in meiner Untersuchung von empirischen SLOSS-Studien eine der meist genannten Erklärungen für das Ergebnis $SS > SL$ (Baz & Garcia Boyero, 1996; Dauber et al., 2006; Dzwonko & Loster, 1989; Game & Peterken, 1984; Magura, Kódöböcz, & Tóthmérész, 2001; Martínez-Sanz, Cenzano, Fernández-Aláez, & García-Criado, 2012; McNeil & Fairweather, 1993; Peintinger et al., 2003; Richardson et al., 2015; Saetersdahl, 1994; Seibold et al., 2017; Simberloff & Gotelli, 1984; Tscharnke, Steffan-Dewenter, Kruess, & Thies, 2002; Virolainen, Suomi, Suhonen, & Kuitunen, 1998).

Lasky und Keitt (2013) behaupteten bei der Entstehung von Patches durch Habitatverlust könnten SS Flächensets und SL Flächensets der gleichen Gesamtgröße als zwei verschiedene Stichproben der vorherigen Verteilung von Vegetationsformen interpretiert werden (Abb. 4). Vegetationsformen sind häufig

räumlich autokorreliert und dementsprechend ungleichmäßig verteilt und/oder entlang eines Gradienten verteilt (Margules & Stein, 1989). Abhängig vom räumlichen Maßstab dieser Verteilung in Verhältnis zur Größe der Patches, könne die SS Fläche eine ökologisch umfangreichere Stichprobe darstellen (Lasky & Keitt, 2013) als die SL Fläche, da sich die SS Fläche mit mehr verschiedenen Habitatstrukturen überschneidet. Sie schlossen daraus, dass die SS Fläche insgesamt einen höheren Artenreichtum und eine höhere Beta-Diversität aufweisen sollte, selbst wenn sie auf der Plot Ebene eine niedrigere Alpha-Diversität hat (d.h. Artendichte). Auch Kallimanis et al. (2005) behauptete, dass SLOSS von der Autokorrelation von Störungen abhinge und dass eine hohe räumliche Autokorrelation von Störungen (clumping) zu $SS > SL$ führe.

Auch May, Rosenbaum, Schurr, und Chase (2019) verstanden die zwei Flächensets, aus vielen kleinen oder wenigen großen Patches, als zwei verschiedene Stichproben der vorherigen Landschaft, in diesem Falle der räumlichen Verteilung der Arten. May et al. (2019) prognostizierte $SS > SL$, sollte die Artenverteilung räumlich autokorreliert (clumped) sein. Ihre Argumentation ist prinzipiell die Gleiche wie die von Lasky und Keitt (s.o.) für eine autokorrelierte Verteilung von Vegetationsformen. Allerdings könnte die Argumentation der autokorrelierten Artenverteilung auch anwendbar sein, wenn die Vegetationsformen nicht räumlich autokorreliert sind, die Artenverteilung aber schon. Viele Arten weisen eine konspezifische Attraktion auf (z.B. Peignier et al., 2019; Ramsay, Otter, & Ratcliffe, 1999; Schuck-Paim & Alonso, 2001), dies führt zu einer räumlich autokorrelierten (clumped) Artenverteilung. Abhängig von dem Maßstab und der Überschneidung der räumlichen Autokorrelation und der entstehenden Patches, könnte dies zu $SS > SL$ führen. Betrachtet man die Vorherrschaft von $SS > SL$ in der empirischen Literatur, so lässt May et al.'s „Arten-clumping“ Überlegung darauf schließen, dass bei den meisten SLOSS-Studien eine Artenverteilung vorlag, die den erstandenen Patches entsprach. Ein „Arten-clumping“ unabhängig von der Habitats Heterogenität, könnte also erklären warum einige Studien meiner Untersuchung $SS > SL$ feststellten bei Bedingungen bei denen SL heterogener war als SS (Abele & Patton, 1976; Báldi & Kisbenedek, 2000; Gavish et al., 2011; Hu et al., 2012; O'Connell & Bolger, 1997; Robinson & Quinn, 1988). Um die genannten Hypothesen zusammenzufassen: Wenn die Artenverteilung räumlich autokorreliert (clumped) ist, sollte ein Set von vielen kleinen Patches mehr Arten beherbergen als eines, das aus wenigen großen Patches besteht. Ein Grund für eine autokorrelierte Artenverteilung sind autokorrelierte Umweltbedingungen (z.B. Vegetation). In diesem Fall sollte ein SS Flächenset eine größere Heterogenität aufweisen und somit

mehr Arten umfassen als ein SL Flächenset. Auf Grund der Häufigkeit von räumlicher Aggregation in der Natur, behaupten May et al., dass $SS > SL$ unsere Nullhypothese sein sollte.

3.3.5 | Dominanz der Besiedelung / Einwanderung

Die Anzahl von Arten in einer Teilfläche hängt von dem Gleichgewicht zwischen Besiedelung/Einwanderung und Aussterben ab. Die meisten der Theorien, die ich fand, gingen explizit oder implizit von der Annahme aus, dass das Aussterben dieses Gleichgewicht dominiert (s. 3.3.2). Lässt man den Faktor der Besiedelung/Einwanderung außer Acht und betrachtet einen einzelnen Patch, so hängt die Zeit bis zum vollständigen Aussterben einer einzelnen Art von der Flächengröße ab, da eine kleinere Fläche auch eine kleinere Population enthält. Das hieße, das in der Abwesenheit von Besiedelung/Einwanderung das Aussterben auf einer SS Fläche schneller vorstättenginge als auf einer SL Fläche, denn die Populationen der kleinen Patches würden schneller aussterben als die der großen. Dies würde zu $SL > SS$ führen (Jagers & Harding, 2009; McCarthy, Thompson, & Possingham, 2005).

Allerdings gibt es viele Theorien, die in Situationen, in denen das Aussterben nicht die Besiedelung/Einwanderung überwiegt, $SS > SL$ prognostizieren. Die meisten Theorien, die ich zu diesem Thema fand, beziehen sich auf Modelle einzelner Arten (sieh auch Ovaskainen, 2002). Um Aussagen über SLOSS treffen zu können, mussten diese also extrapoliert werden. Ovaskainen (2002) behauptete, dass der Effekt von Besiedelung/Einwanderung auf das Vorkommen von Arten in SS und SL Flächen von dem Zusammenhang zwischen Flächengröße und (a) Auswanderung, (b) Einwanderung, und (c) Aussterben abhängt. Ein SS Flächenset hat ein höheres Rand : Fläche Verhältnis und somit pro Kopf eine höhere Auswanderungsrate. Auswanderung bedeutet über das Flächenset hinweg eine Reduktion der Population, es sei denn die Auswanderer schaffen es erfolgreich in einen anderen Patch einzuwandern. Andererseits sollte das größere Rand : Fläche Verhältnis der SS Flächensets auch zu einer höheren Einwanderungsrate führen als bei SL Flächensets, solange die Patches nah genug beieinander sind (Bowman, Cappuccino, & Fahrig, 2002; Simberloff & Gotelli, 1984). Dementsprechend prognostizierte Ovaskainen (2002) $SS > SL$, wenn die exponentielle Abnahme der Auswanderung mit der Flächengröße schneller ist als die exponentielle Zunahme der Einwanderung mit der Flächengröße. Zusätzlich prognostizierte er $SS > SL$, wenn die Aussterbewahrscheinlichkeit mit zunehmender Flächengröße wegen einer höheren Einwanderungsrate auf kleinen Patches hyperbelartig abnimmt und nicht linear (Ovaskainen, 2002).

Tischendorf et al. (2005) und Puckett und Egelston (2016) stellten die Hypothese auf, dass in Systemen mit einer hohen Verbreitungsrate Auswanderer mit einer höheren Wahrscheinlichkeit im System bleiben wenn ein SS Flächenset als wenn ein SL Flächenset vorliegt, auch dies würde auf $SS > SL$ hindeuten.

Die Bedeutsamkeit von Besiedelung/Einwanderung für die SLOSS Frage wurde früh erkannt. Auch Verfechter des $SL > SS$ Prinzips stellten fest, dass wenn eine Matrix (Nicht-Habitats Zwischenräume) relativ günstig/gutartig für das Überleben von Arten ist, die stärkere Besiedelung vieler kleiner Flächen die höhere Aussterberate pro Teilfläche überwiegen könnte (Atmar & Patterson, 1993; Willis, 1984). Allerdings gingen sie davon aus, dass dies die Ausnahme darstelle. Betrachtet man die Dominanz der empirischen $SS > SL$ Ergebnisse, ließe diese Theorie allerdings darauf schließen, dass bei den meisten Arten in den meisten Systemen der Verbreitungserfolg ausreichend ist, sodass die Effekte der Besiedelung und die des Aussterbens überwiegen. Oder um es in anderen Worten zu sagen, die Matrix ist in der Regel relativ überlebensgünstig.

Für eine vorläufige Auswertung dieser Idee, kategorisierte ich die Matrix der empirischen Studien meiner Durchsicht nach der Fähigkeit der jeweiligen Artengemeinschaft diese zu durchqueren, wie folgt: (a) sehr überlebensgünstige Matrix und/oder sehr lange Distanzen zwischen Habitats Flächen, (b) Matrix überlebensgünstig und/oder kleine Distanzen zwischen Habitats Flächen, oder (c) Matrix mittelmäßig überlebensgünstig. Zum Beispiel ordnete ich Agrarland als überlebensgünstig für Waldpflanzen ein, überlebensgünstig für nicht-Waldpflanzen und mittelmäßig für eine Mischung der beiden (Dzwonko & Loster, 1989). Eine urbane Matrix wurde als überlebensgünstig für Pflanzen (Godefroid & Koedam, 2003) aber als mittelmäßig für Vögel eingestuft (Kim, Chae & Koo, 2007). Wasser kategorisierte ich als überlebensgünstig für aquatische Arten, die sich zwischen Korallen bewegen (Acosta & Robertson, 2002), und als überlebensgünstig für terrestrische Pflanzen auf Inseln (Deshaye & Morisset, 1989). Wie auch bei den anderen Auswertungen verwendete ich nur Studien mit unverzerrten Stichprobeverfahren. Eigentümlicherweise verhielten sich die Ergebnisse entgegengesetzt der Prognose (Abb. 2f): Das Ergebnis $SS > SL$ trat häufiger bei einer überlebensgünstigen Matrix auf. Ich fand also keine Belege für die Hypothese, dass $SS > SL$ häufiger ist, wenn die Matrix eine überlebensgünstige ist.

In meiner Durchsicht von SLOSS-Theorien fand ich zwei andere Ideen, die sich auf die Dominanz von Besiedelung/Einwanderung bezogen. Nekola und White (2002) kombinierten die Rollen der Habitats Heterogenität und Besiedelung/Einwanderung und erwarteten $SS > SL$, wenn sowohl die Besiedelung/Einwanderung

hoch ist als auch die Heterogenität in SS Flächensets größer ist als in SL Flächensets. Cole (1981) stellte die Hypothese auf, dass bei ungleicher Besiedlungsfähigkeit der Arten $SL > SS$ zu erwarten ist. Die Arten mit einer niedrigen Fähigkeit zur Besiedelung würden nur in großen Patches vorkommen, während Arten mit einer starken Fähigkeit zur Besiedelung in fast allen Patches vorkommen würden. Dementsprechend basiert Cole's Theorie auf den Mechanismen des selektiven Aussterbens und der geschachtelten Artengemeinschaften (s. 3.3.2). Cole erwartet in keiner Situation $SS > SL$, sollten die Besiedlungsfähigkeit aller Arten identisch sein, so müsste man nach seiner Theorie $SS = SL$ erwarten.

3.3.6 | Variabilität von Populationen und Risikostreuung

Einige Autoren schlossen auf $SS > SL$ auf Grund der Idee, dass fragmentierte Landschaften das Risiko einer Art auszusterben reduzieren, da dieses Risiko auf mehrere Flächen gestreut wird (den Boer, 1968). In einem Model bezogen auf eine einzelne Art schätzten Fovargue, Bode und Armsworth (2018) die Variabilität der Populationsgröße über einen gewissen Zeitraum auf SS Flächensets niedriger ein als auf SL Flächensets. Obwohl der Median der Populationsgröße in beiden Systemen ähnlich war, erhöhte die größere Variabilität auf SL Flächen auch die prognostizierte Aussterbewahrscheinlichkeit.

Tscharntke et al. (2007) prognostizierte in kurzlebigen Patches $SS > SL$, da das Teilen eines Habitats in viele kleine Flächen die Wahrscheinlichkeit verringert, dass sämtliches Habitat welches eine bestimmte Art beherbergt auf einmal verschwindet.

Auch für diese Idee führte ich eine vorläufige Evaluation durch, indem ich Studien mit – relativ zum Generationenzeitraum der untersuchten Artengemeinschaft – kurzlebigen oder dynamischen Habitaten identifizierte. Ich fand keine Belege für die These, dass $SS > SL$ in kurzlebigen Patches häufiger vorkommt als in stabilen (Abb. 2g), sondern wenn überhaupt das Gegenteil.

4 | ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSSFOLGERUNG

Die SLOSS Literatur der letzten 40 Jahre ist reich an empirischen Ergebnissen und theoretischen Arbeiten. Dennoch stellt diese Arbeit den ersten Versuch einer Gegenüberstellung der Theorien und der empirischen Ergebnisse dar. Meine Untersuchung empirischer Studien ergab, dass viele kleine Patches in der Regel mehr Arten enthalten als wenige große Patches der gleichen Gesamtfläche, also $SS > SL$. Auch wenn das Ergebnis in gewisser Weise geschwächt wurde, bleib es bestehen, als ich nur unverzerrte Studien betrachtete, bei denen das

Stichprobenverfahren proportional zur Flächengröße gewählt wurde.

In meinem Review der Theorie fand ich ein weites Spektrum von Prognosen bestimmter Situationen, welche $SL > SS$ erwarten ließen. Situationen, in denen $SS > SL$ prognostiziert wurde gab es im Gegensatz dazu wenige. In vorläufigen Auswertungen, für die ich die unverzerrten Studien meiner empirischen Untersuchung nutzte, fand ich für mehrere der Prognosen keine Belege.

Das $SS > SL$ Muster bestätigte sich für Spezialisten und bedrohte Arten, was darauf hindeutet, dass die Dominanz von $SS > SL$ nicht durch die Einwanderung von Generalisten in kleine Teilflächen zu erklären ist. Auch für die Annahme, dass sich $SL > SS$ wegen einer Akkumulation des Artenverlusts erst nach einer gewissen Zeit nach dem Habitats Verlust einstellt, fand ich keine Belege. Wenn überhaupt schien das Gegenteil der Fall zu sein. Ich fand keine Unterschiede zwischen natürlichen und anthropogenen Patches, diese weisen ein ähnliches Vorkommen von $SS > SL$ auf. Es lässt sich nicht feststellen, dass $SL > SS$ häufiger vorkommt je überlebensungünstiger die Matrix ist oder dass $SS > SL$ häufiger in dynamischen Systemen auftritt als in relativ statischen; in beiden Fällen deuten meine Ergebnisse auf das Gegenteil hin. Diese vorläufigen Auswertungen sollten nicht als endgültig oder belastbar aufgefasst werden, da die Anzahl der vorhandenen und evaluierten Vergleiche relativ klein ist und Vergleiche derselben Studie nicht als unabhängig voneinander angesehen werden können.

Wie in Teil 1 angesprochen, ist die SLOSS Frage für den Naturschutz sehr wichtig. Die häufige Annahme von $SL > SS$ der Naturschutzverbände hat dazu geführt, dass der Schutz großer zusammenhängender Flächen priorisiert wurde und nur wenig bis keinen Schutz von kleinen Flächen stattfand, selbst wenn diese zahlreich waren. Die Ergebnisse meiner Untersuchung zeigen auf, dass diese einseitige Ausrichtung hin zu großen zusammenhängenden Flächen für den Schutz von Biodiversität schädlich ist. Manche Autoren argumentieren sogar, dass kleine Flächen für die Biodiversität eine besonders große Rolle spielen (Bennett & Arcese, 2013; Wintle et al., 2019). Die Ergebnisse dieser Arbeit deuten darauf hin, dass ein deutlich größerer Schwerpunkt auf den Schutz von kleinen Flächen gelegt werden sollte als dies aktuell der Fall ist. In keiner Weise spricht dies gegen die Wichtigkeit eine große Quantität natürlichen Habitats zu schützen, um die Biodiversität zu bewahren. Hinzu kommt, dass sich in manchen Situationen der Schutz großer zusammenhängender Flächen praktikabler gestaltet als der Schutz der gleichen Gesamtfläche verteilt auf viele kleine Patches (Kim, Cho, Larson, & Armsworth, 2014). Es gibt jedoch keine Belege für das generelle Prinzip, dass der Schutz großer zusammenhängender Flächen besser für die Biodiversität ist als

der Schutz kleiner Flächen mit gleicher Gesamtfläche. Die Daten deuten auf das Gegenteil hin. Es ist wichtig, dass die wissenschaftliche Gemeinschaft dies anerkennt und es um der Biodiversitätswillen praktizierenden Naturschützern erklärt.

Durch das Zusammenfassen der Theorie und durch den Beginn eines Prozesses der Gegenüberstellung von Theorie und Daten, öffnen diese Ergebnisse das Tor für ein breites Spektrum von zukünftig notwendiger Forschung mit dem Ziel die Mechanismen zu verstehen, die zu dem dominierenden empirischen Muster von $SS > SL$ führen. Dafür brauchen wir mehr empirische SLOSS Studien, bei denen das Stichprobenverfahren proportional zur Flächengröße ist, insbesondere für Artengemeinschaften, die Habitatspezialisten sind. Diese müssen in einer Vielfalt von Situationen durchgeführt werden, um größere Stichprobenumfänge für Auswertungen von Theorien wie in Abbildung 2c-g zu ermöglichen. Die meisten Kombinationen von Gegebenheiten, die für das gleichzeitige Testen verschiedener theoretischer Prognosen notwendig sind, fehlen bislang in der empirischen Literatur. Dadurch war das, was ich mit meinen vorläufigen Auswertungen erreichen konnte stark eingeschränkt. Insbesondere konnte ich die relative und kombinierte Rolle verschiedener Mechanismen nicht untersuchen. Zukünftige SLOSS Studien, die dafür ausgelegt sind, eben diese Lücken zu schließen, würden solche Evaluationen möglich machen. Im Übrigen müssen wir die verbleibenden Hypothesen (s.3.3) mit empirischen Daten überprüfen. Dafür brauchen wir Langzeitstudien über Populationsdynamik und -fortbestehen auf vielen kleinen versus wenigen großen Patches der gleichen Gesamtgröße. Wir brauchen Vergleiche der Artendichte (gezählte Arten pro Stichproben Plot) in kleinen versus großen Patches. Wir brauchen Studien zur Habitatsheterogenität auf vielen kleinen versus wenigen großen Patches. Wir brauchen Studien zur Nettobewegung (Immigration minus Emigration) auf vielen kleinen versus wenigen großen Patches. Und all diese brauchen wir über ein großes Spektrum ökologischer Situationen, das heißt verschiedene Artengemeinschaften, Habitattypen, Lebensräume und räumliche Ebenen. Zusammenfassend ist zu sagen, dass es keine Belege für die häufige Annahme von $SL > SS$ gibt. Die Mehrheit der empirischen Ergebnisse deuten auf $SS > SL$ hin und bislang gibt es keine eindeutigen Voraussetzungen in denen $SL > SS$ gilt. Um in der SLOSS-Frage weiter zu kommen, müssen wir dieses Datenmuster anerkennen. Außerdem müssen wir die Theorien und Ideen, die in verschiedensten Situationen $SL > SS$ prognostizieren, empirischen Tests unterziehen statt sie ohne Belege hinzunehmen. Ich hoffe, dass diese Arbeit zu weiteren empirischen Tests ermutigt. In der Zwischenzeit ist es von großer Wichtigkeit, dass praktizierende Naturschützer verstehen, dass

es keine belastbaren Beweise für ein generelles Naturschutzprinzip gibt, welchen den Schutz großer, zusammenhängender Flächen als wertvoller einstuft als den vieler kleiner Flächen der gleichen Gesamtfläche.

DANKSAGUNG

Ich bin dankbar für die Kommentare zu einem vorherigen Entwurf von Joe Bennett, Josie Hughes, Jochen Jaeger, Amanda Martin, Jean-Louis Martin, Scott Mitchell, Iman Momeni, Peter Morrison, Anna Tran Nguyen, Dave Omond, Karine Pigeon, Caitlyn Proctor, Lutz Tischendorf, Jaimie Vincent und die Geomatics und Landscape Ecology Laboratory (GLEL) Freitags Diskussionsgruppe. Ich bin auch dankbar für die konstruktiven Kommentare von drei Referenten. Diese Forschungsarbeit wurde unterstützt durch die Förderung von Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada.

DATEN ZUGÄNGLICHKEIT

Die extrahierten Daten aus den rezensierten Arbeiten sind unter den Begleitinformationen Tabelle S1 bereitgestellt.

ORCID

Leonore Fahrig <https://orcid.org/0000-0002-3841-0342>

REFERENZEN

- Abele, G., & Patton, W. K. (1976). The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans. *Journal of Biogeography*, 3, 35–47. <https://doi.org/10.2307/3038097>
- Acosta, C. A., & Robertson, D. N. (2002). Diversity in coral reef fish communities: The effects of habitat patchiness revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 227, 87–96. <https://doi.org/10.3354/meps227087>
- Arroyo-Rodríguez, V., Pidena, E., Escobar, F., & Benítez-Malvido, J. (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 23, 729–739. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01120.x>
- Atmar, W., & Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96, 373–382. <https://doi.org/10.1007/BF00317508>
- Báldi, A., & Kisbenedek, T. (2000). Bird species numbers in an archipelago of reeds at Lake Velence, Hungary. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 451–461.
- Baz, A., & Garcia-Boyer, A. (1996). The SLOSS dilemma: A butterfly case study. *Biodiversity and Conservation*, 5, 493–502. <https://doi.org/10.1007/BF00056393>
- Bennett, J. R., & Arcese, P. (2013). Human influence and classical biogeographic predictors of rare species occurrence. *Conservation Biology*, 27, 417–421. <https://doi.org/10.1111/cobi.12015>
- Berglund, H., & Jonsson, B. G. (2003). Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biological Conservation*, 112, 319–328. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00329-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00329-4)
- Blake, J. G., & Karr, J. R. (1984). Species composition of bird communities and the conservation benefit of large versus

- small forests. *Biological Conservation*, 30, 173–187. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90065-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90065-X)
- Bowman, J., Cappuccino, N., & Fahrig, L. (2002). Patch size and population density: The effect of immigration behavior. *Conservation Ecology*, 6, article 9. <https://doi.org/10.5751/ES-00354-060109>
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., ... Watson, R. (2010). Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Cole, B. J. (1981). Colonizing abilities, island size, and the number of species on archipelagoes. *The American Naturalist*, 117, 629–638. <https://doi.org/10.1086/283749>
- Cook, R. R. (1995). The relationship between nested subsets, habitat subdivision, and species diversity. *Oecologia*, 101, 204–210. <https://doi.org/10.1007/BF00317285>
- Cutler, A. H. (1994). Nested biotas and biological conservation: Metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning*, 28, 73–82. [https://doi.org/10.1016/0169-0246\(94\)90045-0](https://doi.org/10.1016/0169-0246(94)90045-0)
- Dauber, J., Bengtsson, J., & Lenoir, L. (2006). Evaluating effects of habitat loss and land-use continuity on ant species richness in seminatural grassland remnants. *Conservation Biology*, 20, 1150–1160. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00373.x>
- den Boer, P. J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica*, 18, 165–194. <https://doi.org/10.1007/BF01556726>
- Deshaye, J., & Morisset, P. (1989). Species-area relationships and the SLOSS effect in a subarctic archipelago. *Biological Conservation*, 48, 265–276.
- Diamond, J. M. (1975). The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7, 129–146. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(75\)90052-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(75)90052-X)
- Diamond, J. M. (1976). Island biogeography and conservation: Strategy and limitations. *Science*, 193, 1027–1029. <https://doi.org/10.1126/science.193.4257.1027>
- Douglas, M., & Lake, P. S. (1994). Species richness of stream stones: An investigation of the mechanisms generating the species-area relationship. *Oikos*, 69, 387–396. <https://doi.org/10.2307/3545851>
- Dzwonko, Z., & Loster, S. (1989). Distribution of vascular plant species in small woodlands on the western Carpathian foothills. *Oikos*, 56, 77–86. <https://doi.org/10.2307/3566089>
- Fahrig, L. (2001). How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 100, 65–74. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00208-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00208-1)
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-evsols-110316-022612>
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., ... Watling, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230, 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2002). Small patches can be valuable for biodiversity conservation: Two case studies on birds in southeastern Australia. *Biological Conservation*, 106, 129–136. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00241-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00241-5)
- Fovargue, R., Bode, M., & Armsworth, P. R. (2018). Size and spacing rules can balance conservation and fishery management objectives for marine protected areas. *Journal of Applied Ecology*, 55, 1050–1059. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13043>
- Game, M., & Peterken, G. F. (1984). Nature reserve selection strategies in the woodlands of Central Lincolnshire, England. *Biological Conservation*, 29, 157–181. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90075-2](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90075-2)
- Gavish, Y., Ziv, Y., & Rosenzweig, M. L. (2011). Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation Biology*, 26, 150–159. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01799.x>
- Godefroid, S., & Koedam, N. (2003). How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 287–298.
- Grez, A., Zaviezo, T., Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2004). A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia*, 141, 444–451. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1670-8>
- Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63, 151–162. <https://doi.org/10.2307/5591>
- Hecnar, S. J., & M'Closkey, R. T. (1997). Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos*, 80, 371–380. <https://doi.org/10.2307/3546605>
- Hernández-Ruedas, M. A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J. A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., ... Santos, B. A. (2014). Conserving tropical tree diversity and forest structure: The value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE*, 9, e98931. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098931>
- Hill, M., Hassall, C., Oertli, B., Fahrig, L., Robson, B., Biggs, J., ... Wood, P. (2018). New policy directions for global pond conservation. *Conservation Letters*, 11, e12447.
- Hokkanen, P. J., Kouki, J., & Komonen, A. (2009). Nestedness, SLOSS and conservation networks of boreal herb-rich forests. *Applied Vegetation Science*, 12, 295–303. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01031.x>
- Hu, G., Wu, J., Feeley, K. J., Xu, G., & Yu, M. (2012). The effects of landscape variables on the species-area relationship during latestage habitat fragmentation. *PLoS ONE*, 7, e43894. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043894>
- IUCN (1980). *World conservation strategy: Living resource conservation for sustainable development*. Gland, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Jagers, P., & Harding, K. C. (2009). Viability of small populations experiencing recurring catastrophes. *Mathematical Population Studies*, 16, 177–198. <https://doi.org/10.1080/08898480903034694>
- Kallimanis, A. S., Kunin, W. E., Halley, J. M., & Sgardelis, S. P. (2005). Metapopulation extinction risk under spatially autocorrelated disturbance. *Conservation Biology*, 19, 534–546. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00418.x>
- Kendal, D., Zeeman, B. J., Ikin, K., Lunt, I. D., McDonnell, M. J., Farrar, A., ... Morgan, J. W. (2017). The importance of small urban reserves for plant conservation. *Biological Conservation*, 213, 146–153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.007>
- Kim, J., Chae, J., & Koo, T.-H. (2007). Variation in bird diversity in relation to habitat size in the urban landscape of Seoul, South Korea. *Acta Ornithologica*, 42, 39–44.
- Kim, T., Cho, S.-H., Larson, E. R., & Armsworth, P. R. (2014). Protected area acquisition costs show economics of scale with area. *Ecological Economics*, 107, 122–132.
- Kingsland, S. E. (2002). Creating a science of nature reserve design: Perspectives from history. *Environmental Modeling and Assessment*, 7, 61–69.
- LaPoint, S., Gallery, P., Wikelski, M., & Kays, R. (2013). Animal behavior, cost-based corridor models, and real corridors. *Landscape Ecology*, 28, 1615–1630. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9910-0>
- Lasky, J. R., & Keitt, T. H. (2013). Reserve size and fragmentation alter community assembly, diversity, and dynamics. *The*

- American Naturalist*, 182, E142–E160.
<https://doi.org/10.1086/673205>
- Le Roux, D. S., Ikin, K., Lindenmayer, D. B., Manning, A. D., & Gibbons, P. (2015). Single large or several small? Applying biogeographic principles to tree-level conservation and biodiversity offsets. *Biological Conservation*, 191, 558–566. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.08.011>
- Leavesley, A. J., & Cary, G. J. (2013). The effect of patch area on birds in central Australian mulga (*Acacia aneura*) woodland of different timesince-fire. *Pacific Conservation Biology*, 19, 28–38.
- Lindenmayer, D. B., Wood, J., McBurney, L., Blair, D., & Banks, S. C. (2015). Single large versus several small: The SLOSS debate in the context of bird responses to a variable retention logging experiment. *Forest Ecology and Management*, 339, 1–10.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.027>
- Lizee, M.-H., Taton, T., & Deschamps-Cottin, M. (2016). Nested patterns in urban butterfly species assemblages: Respective roles of plot management, park layout and landscape feature. *Urban Ecosystems*, 19, 205–224.
- Londoño-Cruz, E., & Tokeshi, M. (2007). Testing scale variance in species–area and abundance–area relationships in a local assemblage: an example from a subtropical boulder shore. *Population Ecology*, 49, 275–285.
- Mac Nally, R., & Lake, P. S. (1999). On the generation of diversity in archipelagos: A re-evaluation of the Quinn-Harrison “saturation index”. *Journal of Biogeography*, 26, 285–295. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00268.x>
- MacDonald, Z. G., Anderson, I. D., Acorn, J. H., & Nielsen, S. E. (2018a). Decoupling habitat fragmentation from habitat loss: Butterfly species mobility obscures fragmentation effects in a naturally fragmented landscape of lake islands. *Oecologia*, 186, 11–27.
<https://doi.org/10.1007/s00442-017-4005-2>
- MacDonald, Z. G., Anderson, I. D., Acorn, J. H., & Nielsen, S. E. (2018b). The theory of island biogeography, the sample-area effect, and the habitat diversity hypothesis: Complementarity in a naturally fragmented landscape of lake islands. *Journal of Biogeography*, 45, 2730–2743.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13460>
- Magura, T., Ködöböcz, V., & Tóthmérész, B. (2001). Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *Journal of Biogeography*, 28, 129–138.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00534.x>
- Margules, C., Higgs, A. J., & Rafe, R. W. (1982). Modern biogeographic theory: Are there any lessons for nature reserve design? *Biological Conservation*, 24, 115–128.
[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(82\)90063-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(82)90063-5)
- Margules, C. R., & Stein, J. L. (1989). Patterns in the distributions of species and the selection of nature reserves: An example from Eucalyptus forests in South-eastern New South Wales. *Biological Conservation*, 50, 219–238.
- Martínez-Sanz, C., Cenzano, C. S. S., Fernández-Aláez, M., & García-Criado, F. (2012). Relative contribution of small mountain ponds to regional richness of littoral macroinvertebrates and the implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 22, 155–164.
<https://doi.org/10.1002/aqc.2227>
- May, F., Rosenbaum, B., Schurr, F. M., & Chase, J. M. (2019). The geometry of habitat fragmentation: Effects of species distribution patterns on extinction risk due to habitat conversion. *Ecology and Evolution*, 9, 2775–2790.
<https://doi.org/10.1002/ece3.4951>
- McCarthy, M. A., Thompson, C. J., & Possingham, H. P. (2005). Theory for designing nature reserves for single species. *The American Naturalist*, 165, 250–257.
<https://doi.org/10.1086/427297>
- McCarthy, M. A., Thompson, C. J., & Williams, N. S. G. (2006). Logic for designing nature reserves for multiple species. *The American Naturalist*, 167, 717–727.
<https://doi.org/10.1086/503058>
- McLain, D. K., & Pratt, A. E. (1999). Nestedness of coral reef fish across a set of fringing reefs. *Oikos*, 85, 53–67.
<https://doi.org/10.2307/3546791>
- McNeill, S. E., & Fairweather, P. G. (1993). Single large or several small marine reserves? An experimental approach with seagrass fauna. *Journal of Biogeography*, 20, 429–440. <https://doi.org/10.2307/2845591>
- Mohd-Azlan, J., & Lawes, M. J. (2011). The effect of the surrounding landscape matrix on mangrove bird community assembly in north Australia. *Biological Conservation*, 144, 2134–2141.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.003>
- Nekola, J. C., & White, P. S. (2002). Conservation, the two pillars of ecological explanation, and the paradigm of distance. *Natural Areas Journal*, 22, 305–310.
- O’Connell, T., & Bolger, T. (1997). Stability, ephemerality and dispersal ability: Microarthropod assemblages on fungal sporophores. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 111–131. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01617.x>
- Ovaskainen, O. (2002). Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of Theoretical Biology*, 218, 419–433. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(02\)93089-4](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(02)93089-4)
- Patterson, B. D., & Atmar, W. (1986). Nested subsets and the structure of insular faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 65–82.
- Peignier, M., Webber, Q. M. R., Koen, E. L., Laforge, M. P., Robitaille, A. L., & Vander Wal, E. (2019). Space use and social association in a gregarious ungulate: Testing the conspecific attraction and resource dispersion hypotheses. *Ecology and Evolution*, 9, 5133–5145.
<https://doi.org/10.1002/ece3.5071>
- Peintinger, M., Bergamini, A., & Schmid, B. (2003). Species-area relationships and nestedness of four taxonomic groups in fragmented wetlands. *Basic and Applied Ecology*, 4, 385–394. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00181>
- Pelletier, J. D. (2000). Model assessments of the optimal design of nature reserves for maximizing species longevity. *Journal of Theoretical Biology*, 202, 25–32.
<https://doi.org/10.1006/jtbi.1999.1030>
- Puckett, B. J., & Eggleston, D. B. (2016). Metapopulation dynamics guide marine reserve design: Importance of connectivity, demographics, and stock enhancement. *Ecosphere*, 7, e01322. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1322>
- Quinn, J. F., & Harrison, S. P. (1988). Effect of habitat fragmentation and isolation on species richness: Evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, 75, 132–140.
- Ramsay, S. M., Otter, K., & Ratcliffe, L. M. (1999). Nest-site selection by female black-capped chickadees: Settlement based on conspecific attraction? *The Auk*, 116, 604–617.
<https://doi.org/10.2307/4089322>
- Ramsey, F. L. (1989). Comments on a “saturation index”. *Oecologia*, 81, 569–570. <https://doi.org/10.1007/BF00378971>
- Richardson, S. J., Clayton, R., Rance, B. D., Broadbent, H., McGlone, M. S., & Wilmshurst, J. M. (2015). Small wetlands are critical for safeguarding rare and threatened plant species. *Applied Vegetation Science*, 18, 230–241.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12144>
- Robinson, G. R., & Quinn, J. F. (1988). Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. *Oecologia*, 76, 71–82.
<https://doi.org/10.1007/BF00379603>
- Rösch, V., Tschardt, T., Scherber, C., & Batáry, P. (2015). Biodiversity conservation across taxa and landscapes requires many small as well as single large habitat fragments. *Oecologia*, 179, 209–222.
<https://doi.org/10.1007/s00442-015-3315-5>
- Sætersdal, M. (1994). Rarity and species/area relationship of vascular plants in deciduous woods, western Norway:

- Applications to nature reserve selection. *Ecography*, 17, 23–38.
- Scharf, A. K., Belant, J. L., Beyer, D. E., Wikelski, M., & Safi, K. (2018). Habitat suitability does not capture the essence of animal-defined corridors. *Movement Ecology*, 6, article 18.
- Schuck-Paim, C., & Alonso, J. (2001). Deciding where to settle: Conspecific attraction and web site selection in the orb-weaver spider *Nephilengys cruentata*. *Animal Behaviour*, 62, 1007–1012. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1841>
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Fahrig, L., Förster, B., Heurich, M., ... Müller, J. (2017). An experimental test of the habitat-amount hypothesis for saproxylic beetles in a forested region. *Ecology*, 98, 1613–1622. <https://doi.org/10.1002/ecy.1819>
- Simberloff, D. S., & Abele, L. G. (1982). Refuge design and island biogeographic theory: Effects of fragmentation. *The American Naturalist*, 120, 41–50. <https://doi.org/10.1086/283968>
- Simberloff, D., & Gotelli, N. (1984). Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone. *Biological Conservation*, 29, 27–46. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90012-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90012-0)
- Simberloff, D., & Martin, J.-L. (1991). Nestedness of insular avifaunas: Simple summary statistics masking complex species patterns. *Ornis Fennica*, 68, 178–192.
- Soulé, M. E., & Simberloff, D. (1986). What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation*, 35, 19–40. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(86\)90025-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(86)90025-X)
- Tischendorf, L., Grez, A., Zaviezo, T., & Fahrig, L. (2005). Mechanisms affecting population density in fragmented habitat. *Ecology and Society*, 10, article 7. <https://doi.org/10.5751/ES-01265-100107>
- Tjørve, E. (2010). How to resolve the SLOSS debate: Lessons from species-diversity models. *Journal of Theoretical Biology*, 264, 604–612. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.02.009>
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., ... Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43, 294–309.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002). Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, 12, 354–363.
- Vanbianchi, C., Gaines, W. L., Murphy, M. A., & Hodges, K. E. (2018). Navigating fragmented landscapes: Canada lynx brave poor quality habitats while traveling. *Ecology and Evolution*, 8, 11293–11308. <https://doi.org/10.1002/ece3.4605>
- Vargas, R., Gärtner, S., Alvarez, M., Hagen, E., & Reif, A. (2013). Does restoration help the conservation of the threatened forest of Robinson Crusoe Island? The impact of forest gap attributes on endemic plant species richness and exotic invasions. *Biodiversity Conservation*, 22, 1283–1300.
- Virolainen, K. M., Suomi, T., Suhonen, J., & Kuitunen, M. (1998). Conservation of vascular plants in single large and several small mires: Species richness, rarity and taxonomic diversity. *Journal of Applied Ecology*, 35, 700–707. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.355344.x>
- Willis, E. O. (1984). Conservation, subdivision of reserves, and the antidismemberment hypothesis. *Oikos*, 42, 396–398. <https://doi.org/10.2307/3544410>
- Wintle, B. A., Kujala, H., Whitehead, A., Cameron, A., Veloz, S., Kukkala, A., ... Bekessy, S. A. (2019). Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 116, 909–914. <https://doi.org/10.1073/pnas.1813051115>
- KURZLEBENS LAUF**
Lenore Fahrig
 untersucht wie sich Landschaftsstrukturen auf Artenreichtum, verteilung und -diversität auswirken
- UNTERSTÜTZENDE INFORMATIONEN**
 Zusätzliche unterstützende Informationen sind online unter den „supporting information“ zu finden.
- Diesen Artikel zitieren:** Fahrig L. Why do several small patches hold more species than few large patches? *Global Ecol Biogeogr.* 2020;29:615–628. <https://doi.org/10.1111/geb.13059>
- ANHANG**
 Báldi, A., & Kisbenedek, T. (1999). Orthopterans in small steppe patches: An investigation for the best-fit model of the species-area curve and evidences for their non-random distribution in the patches. *Acta Oecologica*, 20, 125–132. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)80025-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)80025-3)
- Beckon, W. N. (1993). The effect of insularity on the diversity of land birds in the Fiji islands: Implications for refuge design. *Oecologia*, 94, 318–329.
- Bouget, C., & Parmain, G. (2016). Effects of landscape design of forest reserves on Saproxylic beetle diversity. *Conservation Biology*, 30, 92–102.
- Celada, C., & Bogliani, G. (1993). Breeding bird communities in fragmented wetlands. *Italian Journal of Zoology*, 60, 73–80.
- Fattorini, S. (2007). Non-randomness in the species-area relationship: testing the underlying mechanisms. *Oikos*, 116, 678–689.
- Gilpin, M. E., & Diamond, J. M. (1980). Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. *Nature*, 285, 567–568.
- Hattori, A., & Shibuno, T. (2015). Total volume of 3D small patch reefs reflected in aerial photographs can predict total species richness of coral reef damselfish assemblages on a shallow back reef. *Ecological Research*, 30, 675–682.
- Higgs, A. J., & Usher, M. B. (1980). Should nature reserves be large or small? *Nature*, 285, 568–569.
- Honnay, O., Hermy, M., & Coppin, P. (1999). Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, 87, 73–84.
- Hoyle, M., & Harbone, A.R. (2005). Mixed effects of habitat fragmentation on species richness and community structure in a microarthropod microecosystem. *Ecological Entomology*, 30, 684–691.
- Hu, G., Wu, J., Feeley, K. J., Xu, G., & Yu, M. (2012). The effects of landscape variables on the species-area relationship during latestage habitat fragmentation. *PLoS ONE*, 7, e43894.
- Järvinen, O. (1982). Conservation of endangered plant populations: Single large or several small reserves? *Oikos*, 38, 301–307.
- Lumaret, R., Guillermin, J.-L., Maillet, J., & Verlaque, R. (1997). Plant species diversity and polyploidy in islands of natural vegetation isolated in extensive cultivated lands. *Biodiversity and Conservation*, 6, 591–613.
- McCoy, E. D., & Mushinsky, H. R. (1994). Effects of fragmentation on the richness of vertebrates in the Florida scrub habitat. *Ecology*, 75, 446–457.
- Mitsuo, Y., Tsunoda, H., Ohira, M., Doi, M., & Senga, Y. (2011). Nested subset patterns of species composition in a pond-dwelling fish fauna. *Ecological Research*, 26, 311–316.
- Oertli, B., Joye, D. A., Castella, E., Juge, R., Cambin, D., & Lachavanne, J.-B. (2002). Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation*, 104, 59–70.
- Ribas, C. R., Sobrinho, T. G., Schoereder, J. H., Sperber, C. F., Lopes-Andrade, C., & Soares, S. M. (2005). How large is

- large enough for insects? Forest fragmentation effects at three spatial scales. *Acta Oecologica*, 27, 31–41.
- Richart, M., & Hewitt, N. (2008). Forest remnants in the Long Point region, Southern Ontario: Tree species diversity and size structure. *Landscape and Urban Planning*, 86, 25–37.
- Struebig, M. J., Kingston, T., Petit, E. J., Le Comber, S. C., Zubaid, A., Mohd-Adnan, A., & Rossiter, S. J. (2011). Parallel declines in species and genetic diversity in tropical forest fragments. *Ecology Letters*, 14, 582–590.
- Sun, Q., Lu, J., Wu, J., & Zhang, F. (2008). Effects of island area on plant species distribution and conservation implications in the Thousand Island Lake region. *Biodiversity Science*, 16, 1–7.