

ARCHIVIERUNGSEXEMPLAR



UFZ-Bericht

UFZ-Bericht • UFZ-Bericht • UFZ-Bericht • UFZ-Bericht

UFZ-UMWELTFORSCHUNGSZENTRUM LEIPZIG-HALLE GMBH

Nr. 21/1999

Dissertation

Zur Populationsdynamik des
Alpenmurmeltiers:
Modellierung, Gefährdungsanalyse
und Bedeutung des Sozialverhaltens
für die Überlebensfähigkeit

Norbert Dorndorf

ISSN 0948-9452

**Zur Populationsdynamik des Alpenmurmeltiers:
Modellierung, Gefährdungsanalyse und Bedeutung des
Sozialverhaltens für die Überlebensfähigkeit**

Archiv

DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem

Fachbereich Biologie
der
Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Norbert Dorndorf
aus Düsseldorf

Marburg an der Lahn 1999

Umweltforschungszentrum
Leipzig-Halle GmbH
Zentralbibliothek
Permoserstraße 15
04318 Leipzig

99-1176

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg

am 28. Juni 1999 als Dissertation angenommen

Erstgutachter : Prof. Dr. C. Wissel

Zweitgutachter : Prof. Dr. W. Bestgen

Tag der mündlichen Prüfung : 9. Juli 1999

FÜR
JOHANNA
UND
UNSERE
WUNDERBAREN
KINDER
NIK
UND
ANOUK

Inhaltsverzeichnis

I EINLEITUNG	1
II BIOLOGISCHER HINTERGRUND.....	5
II.1 ALLGEMEINES ZUM ALPENMURMELTIER (GESCHICHTLICHE VERBREITUNG).....	5
II.2 FELDSTUDIE	6
II.2.1 Sozialität.....	6
II.2.2 Alter.....	8
II.2.3 Territorium.....	9
II.2.4 Nahrung.....	9
II.2.5 Winterschlaf.....	9
II.2.6 Reproduktion.....	11
II.2.7 Wechsel der territorialen Position.....	11
II.2.8 Abwanderung.....	12
II.2.9 Sommersterblichkeit.....	13
III ENTWICKLUNG UND DARSTELLUNG DES MODELLS	15
III.1 ALLGEMEINES ZUR MODELLKONZEPTION.....	15
III.1.1 Stochastische Modelle.....	16
III.1.2 Individuenbasierte Modelle.....	17
III.1.3 Räumlich-explizite Modelle.....	18
III.2 STRUKTUR DES MURMELTIERMODELLS	20
III.3 PROZESSE DES MURMELTIERMODELLS	22
III.3.1 Wintermortalität.....	22
III.3.2 Vertreibung.....	28
III.3.3 Vererbung.....	28
III.3.4 Abwanderung.....	29
III.3.5 Wiederbesiedlung.....	29
III.3.6 Reproduktion.....	30
III.3.7 Sommermortalität.....	31
III.3.8 Simulationsablauf.....	32
III.4 ABSCHLIEßENDE BEMERKUNGEN ZUM MODELL UND SEINER UMSETZUNG.....	34
IV ERGEBNISSE	37
IV.1 VALIDIERUNG.....	37
IV.1.1 Mittlere Überlebenszeit T_m	37
IV.1.2 Sensitivitätsanalyse.....	40
IV.1.3 Validierungsschritte.....	43

IV.2 POPULATIONSGEFÄHRDUNGSANALYSE (PVA)	46
IV.2.1 PVA für Berchtesgaden	46
IV.2.2 Bewertung möglicher Managementmaßnahmen	51
IV.3 WEITERE UNTERSUCHUNGEN	54
IV.3.1 Immigration	54
IV.3.2 Metapopulation	56
IV.3.3 Konspezifische Anziehung	59
IV.3.4 Sozialverhalten	61
IV.3.5 Bejagung	65
IV.3.6 Wiederansiedlung	67
V DISKUSSION	69
V.1 DATEN, MODELLSTRUKTUR UND ANNAHMEN	69
V.2 VALIDIERUNG	71
V.3 DEMOGRAPHISCHE STOCHASTIZITÄT	72
V.4 INDIVIDUELLES VERHALTEN UND SOZIALVERHALTEN	73
V.5 METAPOPOPULATION	77
V.6 POPULATIONSGEFÄHRDUNGSANALYSE (PVA)	78
V.7 ZUSAMMENFASSEND E DISKUSSION	81
VI ZUSAMMENFASSUNG	85
VII LITERATUR	87

I Einleitung

Seit der ersten UN-Konferenz zum Schutz der biologischen Vielfalt, die 1992 in Rio de Janeiro stattfand, ist der Begriff *Biodiversität* in aller Munde. Was sich hinter diesem Begriff verbirgt, ist nicht leicht in wenigen Sätzen zu fassen. Unstrittig gehört aber die Erhaltung der Artenvielfalt zum Schutz der Biodiversität. Augenblicklich verliert die Erde Tier und Pflanzenarten mit einer Rate, die dramatisch über dem Niveau der letzten 65 Millionen Jahre liegt. Dabei wird über die Geschwindigkeit des Artenverlusts noch diskutiert und es gibt Schätzungen, die von einem Verlust der Hälfte aller zur Zeit lebenden Arten in den nächsten 50 – 100 Jahren ausgehen (Myers 1981, Simberloff 1986, May 1988, 1990, Wilson 1980, Burgman *et al.* 1993).

Mitte der 80er Jahre hat sich angesichts dieser bedrückenden Zukunftsprognosen die Naturschutzbiologie („*conservation biology*“) als eigenständige „Krisendisziplin“ etabliert (Soulé 1986, 1987). Sie ist eine Synthese aus verschiedenen Disziplinen wie z.B. Ökologie, Biogeographie, Ökonomie und Soziologie und ihr Ziel ist es, genügend Verständnis für die natürlichen ökologischen Systeme zu entwickeln, um ihre Diversität in Anbetracht der explodierenden Weltbevölkerung und der damit verbundenen Gefahren für die Natur zu bewahren (Meffe & Carroll 1994). Die Naturschutzbiologie versucht somit, eine Basis zu schaffen, die ein überlegtes und wissenbasiertes Management z.T. stark gestörter Ökosysteme ermöglicht.

Der Verlust der Biodiversität hat zweifelsfrei mit dem Aussterben von Arten zu tun, weswegen eine der Hauptaufgaben der Naturschutzbiologie darin besteht, so viele Arten wie möglich vor dem Aussterben so lange wie möglich zu bewahren (Burgman *et al.* 1993). Eine der zentralen Verfahrensweisen der Naturschutzbiologie ist dabei die Populationsgefährdungsanalyse, im Englischen „*population viability analysis*“ (PVA) genannt. Solche Analysen basieren nicht auf einer einzigen Methode, sondern auf einer Ansammlung verschiedener Methoden, deren Anwendungen zum Ziel haben, alle Faktoren, die das Aussterben einer Art bzw. Population verursachen können, zu erfassen und zu bewerten (Gilpin & Soulé 1986). Es gibt eine Reihe verschiedener Konzepte, wie eine PVA auszusehen hat. Die meisten PVAs münden jedoch in der Entwicklung von Simulationsmodellen, wie z.B. die erste bekannte PVA, durchgeführt von Shaffer (1981, 1983), der mit Hilfe stochastischer Modelle das Management von Grizzlybären im Yellowstone Nationalpark bewertete. Inzwischen reichen die Modelle von einfachen, deterministischen Matrixmodellen zur Abschätzung von Populationstrends bis zu hochkomplexen, räumlich expliziten, individuenbasierten Land-

schafts- und Populationsmodellen (Beissinger & Westphal 1998). Beklagte Boyce (1992) noch, daß die meisten PVAs nur in internen Berichten veröffentlicht werden, so sind sie heute ein etablierter Bestandteil der wissenschaftlichen Literatur (Groom & Pascual 1998). Eine Reihe exzellenter Arbeiten haben den Nutzen von PVAs demonstriert (vgl. Ehrlich & Murphy 1987, Marcot & Holthausen 1987, Murphy *et al.* 1990, Menges 1990, Stacy & Taper 1992, Stelter *et al.* 1997, Wiegand *et al.* 1998) und die Entwicklung von Standardmodellen und Simulationssoftware wie z.B. VORTEX (Lacy *et al.* 1995), RAMAS (Akçakaya 1994, Lindenmayer *et al.* 1995, Brook *et al.* 1997) und META-X (Lorek *et al.* 1998) erleichtert heute den Einsatz von demographischen Modellen in PVAs. In jüngster Zeit kamen jedoch immer mehr kritische Stimmen zur Anwendung von Simulationsmodellen auf, in denen z.T. eine gewisse Polemik sowie Terminologieunstimmigkeiten zu erkennen waren (vgl. Akçakaya & Burgman 1995, Harcourt 1995b, Walsh 1995). Einerseits wird beklagt, daß bestimmte Studien z.B. zur Erhaltung des Grizzlybärs nicht geeignet sind, um eine PVA durchzuführen (Boyce 1995). Andererseits wird die Verlässlichkeit und die Aussagefähigkeit von PVAs angezweifelt (Taylor 1995, Ralls & Taylor 1997, Beissinger & Westphal 1998, Groom & Pascual 1998, Ludwig 1999). Caughley (1994) bemängelt zudem, daß sich in vielen PVAs zu sehr auf die Entwicklung und Auswertung von Modellen kleiner Populationen konzentriert wird und dabei die Identifizierung der limitierenden und gefährdenden Faktoren vernachlässigt wird.

Die Kritik an der uneingeschränkten Verwendung von PVAs zur Risikoabschätzung von gefährdeten Populationen, zu ihrem Management und zur Ausweisung von Schutzgebieten ist verständlich, wenn man sieht, wie leicht die Genauigkeit und die Aussagekraft der Modelle durch eine Reihe verschiedener Faktoren beeinflusst werden können (Mills *et al.* 1996, Pascual *et al.* 1997). Die vier dominierenden Fehlerquellen sind dabei (1) schlechte Datenbasis, (2) Schwierigkeiten bei der Parameterabschätzung, (3) mangelnde Validierungsmöglichkeiten und (4) Effekte alternativer Modellstrukturen und -annahmen (Beissinger & Westphal 1998). Oft wird bei der Beurteilung der Ergebnisse einer PVA für eine gefährdete Art die schlechte Datenqualität übersehen. Selten gibt es detaillierte Feldstudien mit adäquaten Stichprobengrößen, um Parameterabschätzungen für wichtige Lebensraten wie Reproduktion und Mortalität machen zu können. Häufig wird den quantitativen Vorhersagen einer PVA vertraut, obwohl Validierung und Überprüfung des Modells z.B. aufgrund der komplexen Strukturen unmöglich sind. Als letzter Kritikpunkt sei noch das Fehlen eines anerkannten Standardverfahrens für PVAs genannt sowie die mangelnde Übereinkunft über Stan-

dardprotokolle oder Richtlinien, die eine Qualitätskontrolle einer PVA erlauben würden (Warshall 1994).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, aufbauend auf einer ungewöhnlich detaillierten und langen Feldstudie, eine PVA durchzuführen, die die aufgeführten Kritikpunkte an PVAs explizit berücksichtigt. Mit der hier dargestellten PVA sollen die prinzipiellen Grenzen und Möglichkeiten der PVA an einer Fallstudie klar umrissen werden.

Als Fallstudie dient die PVA einer Population des Alpenmurmeltiers (*Marmota marmota*) im Nationalpark Berchtesgaden. Zu diesem Zweck wird ein Simulationsmodell konzipiert und entwickelt. Erstes Ziel dieses Modells ist es, das bisher bekannte Wissen über die Biologie der Murmeltiere aufzuarbeiten und zu gliedern, so daß die wichtigsten ökologischen Aspekte der Tiere im Modell berücksichtigt werden können. Ein weiteres Ziel besteht darin, die Populationsdynamik der Tiere ausreichend nachzubilden, so daß die Durchführung einer umfassenden PVA möglich wird. Murmeltiere zeichnen sich durch eine Reihe demographischer Besonderheiten aus, wie z.B. das komplexe Sozialsystem. Damit stellt sich die Frage, wie man diesen Besonderheiten in einem Modell am besten gerecht wird. Weil bei der Verwendung einer Standardsoftware zur Gefährdungsanalyse vielen wichtigen biologischen Details keine Beachtung geschenkt werden kann, wird ein spezielles, individuenbasiertes Populationsmodell für die Murmeltiere entwickelt, das gewisse räumliche Strukturen beinhaltet.

Da die mangelnde Überprüfung der Prognosefähigkeit von PVA-Modellen auch eine Ursache für die wachsende Kritik an solchen Modellen ist, liegt bei der PVA für das Murmeltier das Hauptaugenmerk auf der exemplarischen Darstellung eines Prüfungsprotokolls und der zugehörigen Schritte, die empfohlen werden, um sowohl die Qualität als auch die quantitative Aussagekraft einer PVA zu bestimmen. Dieses Protokoll verlangt (1) Darlegung der Fragestellung, (2) Beschreibung des Modells, (3) Auflistung der Parameterwerte und ihrer Datengrundlage, (4) Validierung des Modells und (5) die Untersuchung alternativer Modellstrukturen. Darüber hinaus werden mögliche Fehlerquellen aufgezeigt, die bei der Vernachlässigung wichtiger biologischer Details auftauchen und zu erheblichen Abweichungen bei der Risikoabschätzung führen können. In diesem Zusammenhang wird mittels des Modells die Wirkung verschiedener Verhaltensmuster und zukünftiger Landschaftsveränderungen auf das Aussterberisiko einer Population untersucht.

Die Arbeit beginnt mit einem allgemeinen Überblick über die Biologie des Murmeltiers und den Stand der Feldforschung (Kap. II). Dabei wird besonders auf eine Feldstudie in

Berchtesgaden eingegangen (Arnold 1986, 1990a,b, 1993, 1997, Arnold & Dittami 1997, Frey-Roos 1998), die als Wissensbasis und Datengrundlage für das Simulationsmodell dient. Nachdem kurz auf die „Philosophie“ des Modellierens und die Motivation für den gewählten Modellansatz eingegangen worden ist, wird in Kap. III ausführlich die Organisation und der Ablauf des Simulationsmodells beschrieben. Dabei wird besonderer Wert auf die Modellstrukturen und -prozesse und deren zugrundeliegenden Annahmen gelegt. Zu Beginn des Ergebnisteils (Kap. IV) wird ein Maß zur Bestimmung des Aussterberisikos vorgestellt und danach in verschiedenen Validierungsschritten geprüft, inwieweit das Modell vernünftige biologische Resultate erzeugt. Die Abschätzung des Aussterberisikos der Murmeltierpopulation in Berchtesgaden findet in Kap. IV.2 statt, wobei die endgültige Bewertung erst im Diskussionsteil erfolgt (Kap. V.6). Alternative Modellstrukturen und ihr Effekt auf das Aussterberisiko werden in Kap. IV.3 untersucht. Dabei wird besonders auf die Mechanismen des Sozialverhaltens der Murmeltiere eingegangen. In diesem Kapitel wird auch ein Ausblick auf zukünftige Anwendungsmöglichkeiten des Simulationsmodells gegeben. In der Diskussion (Kap. V) finden sich die kritische Hinterfragung der verschiedenen Ergebnisse und der eigentlichen PVA sowie der Vergleich mit Beispielen aus der Literatur und die zusammenfassende Diskussion, bevor die Arbeit mit einer kurzen Zusammenfassung schließt (Kap. VI).

II Biologischer Hintergrund

II.1 Allgemeines zum Alpenmurmeltier (Geschichtliche Verbreitung)

Das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*) gehört zu der Familie der Hörnchen (*Sciuridae*), zu der z.B. auch das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) gezählt wird. In der nördlichen Hemisphäre gibt es 14 Arten des Murmeltiers (*Marmota* spp.), wobei in Deutschland nur das Alpenmurmeltier vorkommt (Müller 1996). Auf der Südhalbkugel fehlen sie ganz.

Historisch war das Alpenmurmeltier weiter verbreitet als heute. Im späten Pleistozän erstreckte sich sein Verbreitungsgebiet über weite Teile Zentraleuropas. Wegen seiner guten Anpassung an Kälte bewohnte es offene Gebiete an den Rändern der großen Gletscher (Rassmann *et al.* 1994). Mit dem Zurückweichen der Gletscher im frühen Holozän (vor ca. 10000 Jahren) und dem Vordringen des Waldes wurde es in sein heutiges, enges Verbreitungsgebiet der Alpen und Karpaten zurückgedrängt (Zimina & Gerasimov 1973, Forter 1975). Zunächst kam es nur oberhalb der Baumgrenze vor, aber mit dem Beginn der Almwirtschaft und der Rodung von Bergwäldern für Weideflächen begann es, auch diese Flächen zu besiedeln (Ramousse & Le Berre 1993). Heute findet man Alpenmurmeltiere in den Alpen und Karpaten auf einer Höhe zwischen 1000 m und 3200 m (Forter 1975).

Neben der Vegetationsveränderung hatte auch die intensive Bejagung durch den Menschen einen entscheidenden Einfluß auf die Entwicklung der Murmeltierbestände in den Alpen. Die Bejagung ging so weit, daß das Murmeltier in vielen Gebieten in den Alpen ausgestorben war (Preleutner 1993). Das Murmeltierfleisch diente als Nahrung und dem Murmeltierfett wurden große Heilkräfte zugeschrieben (Ramousse & Le Berre 1993). Heute wird das Murmeltier nur noch lokal bejagt oder es kommt zu Sonderabschüssen, wenn es in landwirtschaftlich genutzte Flächen wie z.B. Mähwiesen vordringt.

Vor rund hundert Jahren setzten Bemühungen ein (teilweise vom Naturschutzgedanken getragen, teilweise mit der Motivation, ein beliebtes Jagdwild wieder seßhaft zu machen), die Verbreitung des Murmeltiers durch Schutzmaßnahmen und Wiederansiedlung zu fördern (Müller 1996). Ansiedlungsversuche fanden quer durch den ganzen Alpenraum statt und waren auch an Orten erfolgreich, wo es früher keine Vorkommen gab. Inzwischen ist das Murmeltier wieder im ganzen Alpenraum verbreitet und die meisten Populationen werden in ihrer Größe als konstant oder leicht anwachsend eingeschätzt (Ramousse & Le Berre 1993). In Deutschland steht das Murmeltier auf der „Roten Liste“, ist aber in der Gefährdungskategorie R eingestuft, die extrem seltene Arten und Arten mit geographischer Re-

striktion umfaßt, d.h. Arten mit sehr wenigen überlebensfähigen Populationen (Boye *et al.* 1998).

II.2 Feldstudie

Empirische Grundlage für das hier entwickelte Modell zur Simulation der Populationsdynamik des Alpenmurmeltiers sind hauptsächlich Ergebnisse einer intensiven 15-jährigen Untersuchung einer vollständig markierten Murmeltierpopulation (Arnold 1986, 1990a,b, 1993, 1997, Arnold & Dittami 1997, Frey-Roos 1998). Dabei galt das Hauptinteresse dieser Arbeiten weniger der Durchführung einer PVA als vielmehr den ökosozioologischen Besonderheiten der Murmeltiere.

Das Untersuchungsgebiet liegt im Nationalpark Berchtesgaden, östlich des Königssees (Abb. 1). Es wird zwischen dem etwa 1 km² großen Kernuntersuchungsgebiet, das auf einer Höhe zwischen 1000 m und 1480 m über dem Meeresspiegel liegt, und dem angrenzenden Gelände unterschieden (Abb. 2). Beide Gebiete zusammengefaßt bilden das Gesamtuntersuchungsgebiet (600 bis 2350 m ü. M., 32.78 km²). Auf der Kernuntersuchungsfläche, die vor allem Almflächen umfaßt, wurden regelmäßige, intensive Untersuchungen wie z.B. Bestimmung der Sterbe- und Geburtsraten durchgeführt; während sich Habitataufnahmen und Telemetrieuntersuchungen über das Gesamtgebiet erstreckten. In dem Zeitraum der Studie wurden über 500 Tiere gefangen und markiert. Von den markierten Tieren wurden 98 mittels Telemetrie verfolgt. Für weitere Informationen wird auf die zitierten Arbeiten verwiesen.

II.2.1 Sozialität

Alpenmurmeltiere leben in Gruppen bzw. Familienverbänden, die aus bis zu zwanzig Tieren bestehen können, wobei die durchschnittliche Gruppengröße vier bis fünf Tiere beträgt (Arnold 1993). Diese Gruppen besetzen Territorien, die vor allem vom dominanten Männchen und Weibchen gegenüber gleichgeschlechtlichen, gruppenfremden Tieren verteidigt werden (Arnold 1993). Bisher nahm man an, daß in den Gruppen nur die beiden dominanten α -Tiere zur Reproduktion kommen. Inzwischen gilt diese Annahme nur noch für die α -Weibchen, die eventuellen Nachwuchs anderer Weibchen totbeißen. Für die Männchen gilt das nicht mehr. DNA-Untersuchungen konnten belegen, daß ca. 17% des Nachwuchses nicht vom α -Männchen, sondern von einem seiner erwachsenen Söhne gezeugt wurden (Klinkicht 1993).

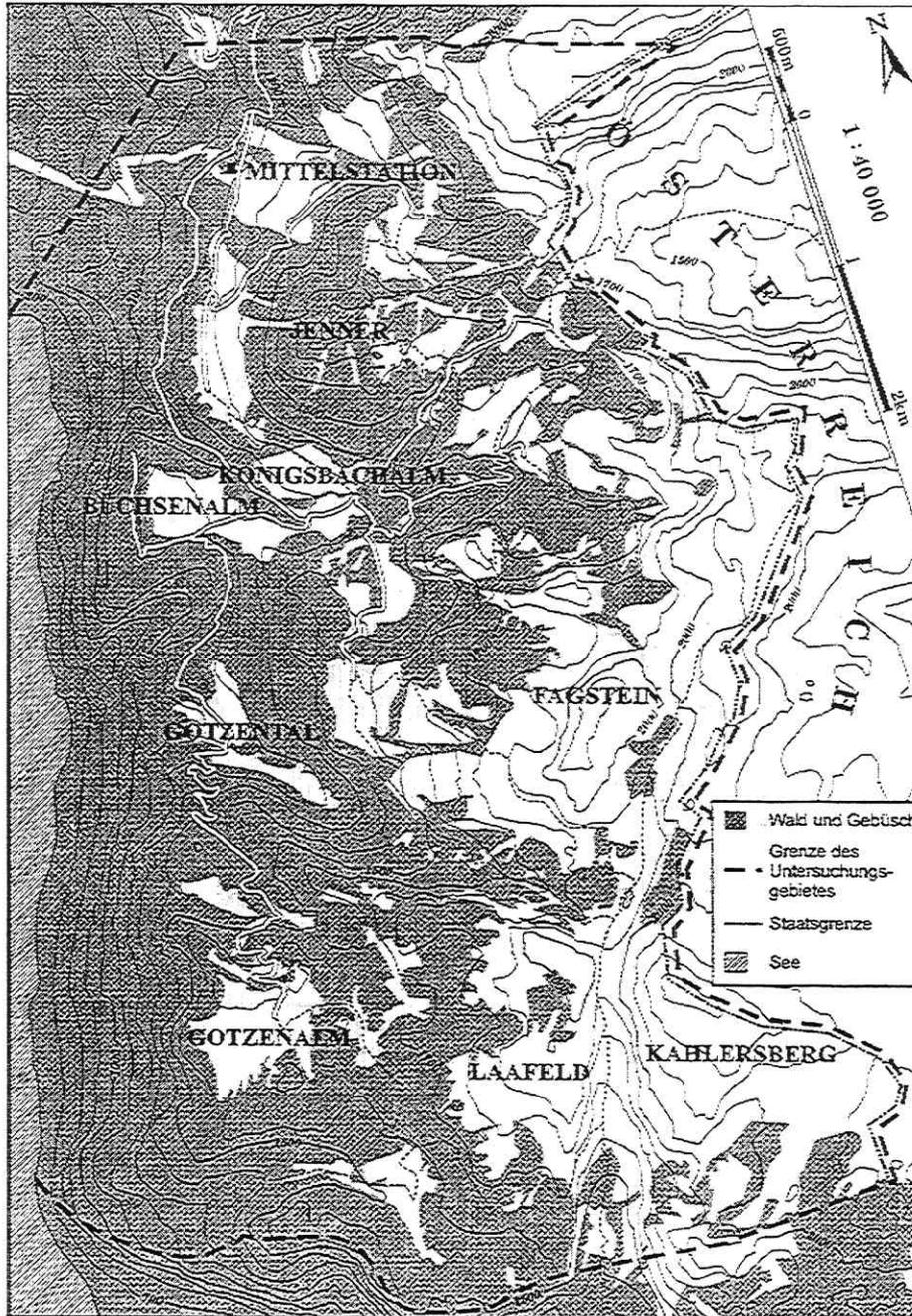


Abb. 1: Übersicht über das Gesamtuntersuchungsgebiet im Nationalpark Berchtesgaden (aus Frey-Roos 1998).

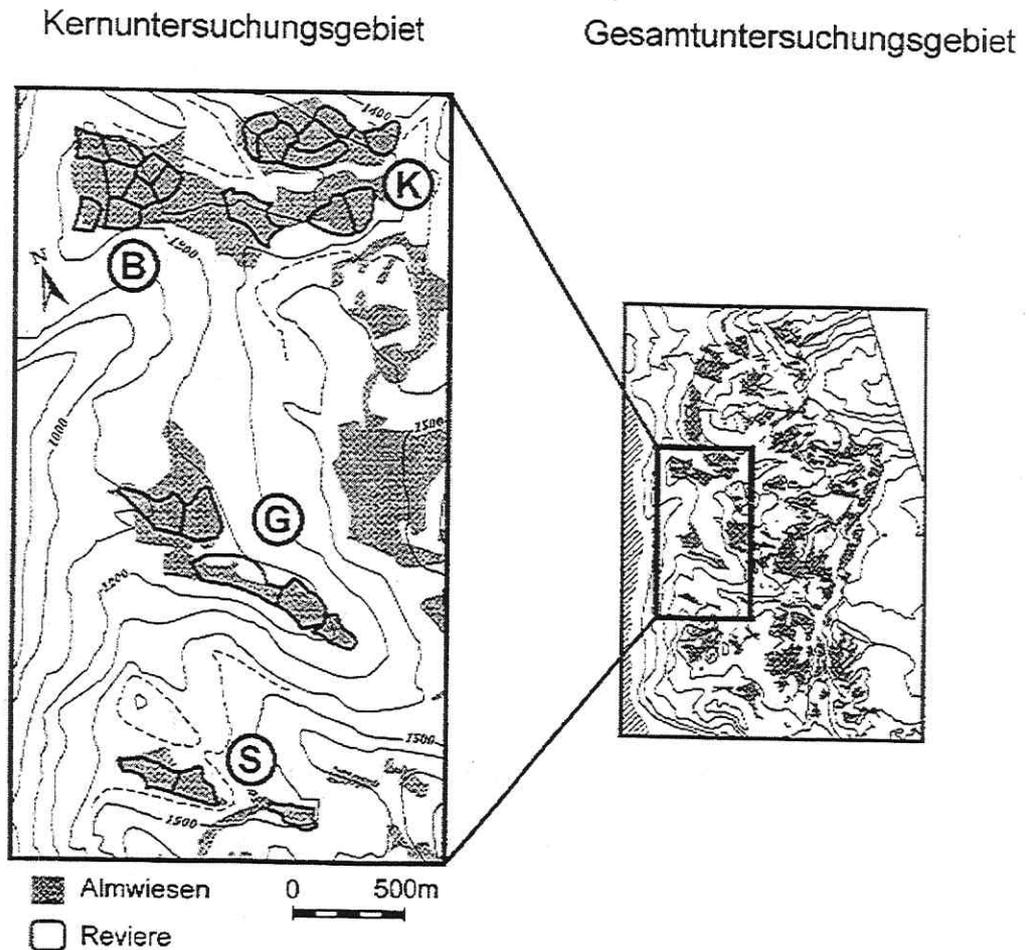


Abb. 2: Kernuntersuchungsgebiet und Territorienverteilung auf der Königsbachalm (K), Büchsenalm (B), Gotzenalm (G) und Seeau (S) (aus Frey-Roos 1998).

II.2.2 Alter

Murmeltiere werden maximal zwölf Jahre alt und erreichen ihre Geschlechtsreife mit dem Alter von zwei Jahren (Arnold 1990a). Im weiteren Verlauf der Arbeit wird zwischen folgenden drei Altersklassen unterschieden: (1) Adulte, (2) Jährlinge und (3) Neugeborene. Als adult werden alle Tiere bezeichnet, die zwei Jahre oder älter sind und somit fortpflanzungsfähig. Jährlinge haben bereits eine Sommer- und Winterperiode überlebt und sind ein Jahr alt,

während die Altersklasse „Neugeborene“ Tiere umfaßt, die im Frühjahr geboren wurden, aber noch keinen Winter überstanden haben. Die Gruppe der adulten Tiere, die im selben Territorium leben, wird unterteilt in *territoriale* bzw. *dominante* α -Tiere und *subdominante* Tiere. Murmeltiere, die ihre Heimatteritorien verlassen haben und noch auf der Suche nach einem neuen Territorium sind, d.h. die noch keine neue dominante Position eingenommen haben, werden als „Floater“ bezeichnet.

II.2.3 Territorium

Ein Territorium umfaßt im Mittel ein Gebiet von ca. 2.6 ha und besitzt einen Winterbau, der ein bis drei Meter unter der Erdoberfläche liegt (Arnold 1993). Manchmal kann es vorkommen, daß zwei Gruppen fusionieren und zwei Territorien zu einem vereinigt werden. Dieser Zusammenschluß hält meist einige Jahre an, bevor es wieder zu einer Aufteilung der Gruppe kommt (F. Frey-Roos, persönliche Mitteilung). Territorien werden bevorzugt auf Almweiden und alpinen Rasen oberhalb der Baumgrenze angelegt. Geschlossener Wald wird von den Murmeltieren gemieden, aber manchmal gibt es Versuche, Windbrüche zu besiedeln. Dieses Habitat ist aber nur suboptimal und wird oft nach wenigen Jahren wieder aufgegeben (F. Frey-Roos, persönliche Mitteilung). Es liegt zwar keine Präferenz der Murmeltiere für die Exposition ihrer Territorien vor, doch wurde festgestellt, daß größere Murmeltiergruppen an südlichen Hängen vorkommen, was mit der geringeren Wintersterblichkeit, auf die weiter unten eingegangen wird, zusammenhängt (Forster 1975). Nördlich ausgerichtete Territorien haben während des Sommers den Vorteil, daß sie eine längere Tagesaktivität, sprich Nahrungsaufnahme erlauben, da sie kühlere Temperaturen aufweisen (Türk & Arnold 1988). Murmeltierterritorien kann man in den Alpen zwischen 1000 m und 3200 m ü. M. finden (Frey-Roos 1998).

II.2.4 Nahrung

Das Murmeltier ist tagaktiv und ernährt sich von Gräsern und Kräutern, wobei es nicht auf bestimmte Pflanzenarten spezialisiert ist (Bassano *et al.* 1992). Es frißt am Tag etwa 1 bis 1.5 kg Pflanzenmasse, aber das Nahrungsangebot scheint über das ganze Jahr gesehen kein limitierender Faktor für das Vorkommen von Murmeltieren zu sein (Müller 1996).

II.2.5 Winterschlaf

Murmeltiere verbringen über die Hälfte des Jahres im Winterschlaf, um die vegetationsfreie Zeit im Gebirge zu überbrücken. Im Herbst ziehen sie sich in ihren Winterbau zurück und tauchen erst wieder im nächsten Frühjahr zu Beginn der neuen Vegetationsperiode auf.

Während des Winterschlafs nehmen die Murmeltiere keine Nahrung auf, sondern leben von den Fettreserven, die sie während des Sommers angelegt haben. Aufgrund der Länge der Überwinterung und den extremen Umweltbedingungen beinhaltet diese Lebensphase ein hohes Sterberisiko für die Murmeltiere. Sie können erfrieren oder vor Erschöpfung sterben, wenn ihre Energiereserven aufgebraucht sind. Manchmal treten auch kleinere Katastrophen wie z.B. Einsturz oder Flutung des Winterbaus auf, die zum Aussterben der gesamten Gruppe führen können. Das größte Sterberisiko während eines Winters haben Neugeborene, deren Fettreserven wesentlich geringer sind als die älterer Tiere, und territoriale Elterntiere, die die größten Energiekosten haben (Arnold 1990b). Wenn die Temperatur im Bau unter 5°C fällt, unterbrechen die territorialen Tiere ihren Winterschlaf und kurbeln ihren Energiestoffwechsel vorübergehend wieder an, um nicht zu erfrieren. Außerdem steigern sie regelmäßig zwei-, dreimal im Monat ihren Energieumsatz, so daß sie ein paar Stunden lang eine normale Körpertemperatur aufrechterhalten (Arnold 1990b).

Der wichtigste Umweltfaktor, der die Sterblichkeit aller Tiere in einem Winterbau betrifft, ist die Winterhärte, die von Jahr zu Jahr schwankt. Ein gutes Maß dafür ist der Zeitpunkt, wann auf einem Territorium die Schneeschmelze einsetzt. Dieser Zeitpunkt korreliert stark mit der mittleren Bodentemperatur in der Umgebung des Winterbaus (Arnold 1990b). Je länger der Schnee liegen bleibt, desto tiefer ist die mittlere Umgebungstemperatur und um so größer ist der Energieaufwand der Murmeltiere während des Winters, was eine erhöhte Sterblichkeit zur Folge hat. Die Winterhärte variiert aber nicht nur von Jahr zu Jahr, sondern auch von Territorium zu Territorium. Auf Territorien mit südlicher Exposition oder in niedriger Höhe setzt die Schneeschmelze früher ein als auf nördlicheren bzw. höher gelegenen Territorien.

Neben dem Alter, dem sozialen Rang und den Winterbedingungen gibt es noch weitere Faktoren, die die Wintermortalität der Murmeltiere beeinflussen. So spielt die Größe und Zusammensetzung einer überwinternden Murmeltiergruppe eine wichtige Rolle (Arnold 1990b, 1993). Die Anwesenheit subdominanter Tiere und Jährlinge erhöht die Winterüberlebensrate innerhalb einer Gruppe. Die Tiere unterbrechen meist gleichzeitig den Winterschlaf und heizen gemeinsam durch Erhöhung ihrer Körpertemperatur den Winterbau auf, wodurch sie Energie sparen. Zugunsten der jüngsten Gruppenmitglieder legen erwachsene Tiere noch ein paar zusätzliche Heizperioden ein. Daran beteiligen sich die Eltern und Geschwister, nicht aber die übrigen Mitbewohner (Arnold 1993).

Über die Wintersterblichkeit von „Floatern“ gibt es keine empirischen Daten. Es wird vermutet, daß sie recht hoch ist, da diese Tiere meist allein in verfallenen oder unvollständigen Erdbauten überwintern (Arnold 1993).

II.2.6 Reproduktion

Die Paarung findet in den ersten Wochen nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf statt und die Jungtiere werden nach einer Tragzeit von 34 Tagen geboren (Psenner 1957). Nach etwa weiteren 40 Tagen tauchen die Jungtiere zum erstenmal außerhalb des Baus auf. Ein dominantes Weibchen kann durchschnittlich jedes zweite Jahr werfen (Arnold 1990a). Wird allerdings während eines Jahres das dominante Männchen durch ein anderes ersetzt, so kann in solchen Fällen keine Reproduktion festgestellt werden (Hackländer 1997). Die mittlere Wurfgröße beträgt 3.32 ($s=1.47$), mit einer maximalen Wurfgröße von sechs Jungen. Das Geschlechterverhältnis ist leicht zugunsten der Männchen verschoben, deren Anteil pro Wurf im Mittel 58% beträgt (Arnold 1986).

II.2.7 Wechsel der territorialen Position

Subdominante Tiere können prinzipiell entweder durch Besetzung einer freien territorialen Position (ca. 40%) oder durch Vertreibung eines dominanten Tieres (ca. 60%) selber dominant werden und damit zur Reproduktion kommen (Arnold 1990a). Bei 113 Wechseln der territorialen Position im Kernuntersuchungsgebiet wurde (1) in 22% der Fälle das Geburtsterritorium übernommen. (2) In 53% der Fälle wurden die Tiere in unmittelbarer Umgebung von 500 m ihres Geburtsterritoriums territorial. (3) In 25% der Fälle war das Tier zuvor abgewandert und fand eine dominante Position in größerer Entfernung als 500 m (F. Frey-Roos, persönliche Mitteilung). Der Grund für eine Unterscheidung zwischen (2) und (3) liegt in dem größeren Risiko, das abgewanderte Tiere eingehen. Murmeltieren können durch kleinere Ausflüge die Territorien in der Nachbarschaft erkunden. Findet sich keine günstige Gelegenheit, eine dominante Position zu übernehmen, so kehren sie in ihr Geburtsterritorium zurück, wo sie den nächsten Winter im Schutz der Gruppe verbringen (Arnold 1990a). Diese Streifzüge sollen im folgenden als „*near-dispersal*“ bezeichnet werden. Im Gegensatz dazu steht das „*far-dispersal*“, dabei besteht für Murmeltiere, die als Floater weiter entfernte Gebiete durchstreifen, nicht mehr die Möglichkeit zur Rückkehr. Wenn sie im laufenden Sommer kein neues Territorium finden, sind ihre Überlebenschancen im nächsten Winter gering (Arnold 1993).

Tab. 1: Zahl und Anteil an subdominanten Tieren, die entweder im Geburtsterritorium geblieben oder abgewandert sind, aufgelistet nach Alter (W. Arnold, unveröffentlichte Daten).

Alter	Nicht abgewandert	Abgewandert
2	129 79%	35 21%
3	35 28%	91 72%
4	16 52%	15 48%
5	1 1%	11 99%

Die Strategie, abzuwandern und Floater zu werden, beinhaltet ein hohes Risiko und scheinbar geringe Gewinnchancen. Zum einen sind die Tiere während ihrer Wanderschaft durch unbekanntes Gelände ungeschützt und besitzen somit eine erhöhte Sommersterblichkeit. Zum anderen sind ihre Chancen, als Floater den nächsten Winter zu überleben, minimal (Arnold 1993). Die Erfolgsaussichten, als Floater ein Territorium einzunehmen, betragen 25% und erscheinen gering im Vergleich zu Tieren, die in ihren Geburtsterritorien verweilen und darauf warten, daß in nächster Umgebung eine dominante Position verfügbar wird. Doch zeigten telemetrische Untersuchungen, die über das Kernuntersuchungsgebiet hinausgingen, daß mehr als 50% der „Floater“ anderswo territorial wurden (F. Frey-Roos, persönliche Mitteilung).

II.2.8 Abwanderung

Die meisten subdominanten Murmeltiere wandern im Frühjahr ab, dabei ist die Abwanderungsrate altersabhängig (Arnold 1993). Verlassen von den 2-jährigen nur ca. 20% ihr Geburtsterritorium, so liegt der Anteil der älteren Tiere z.T. bei weit über 50%. Tiere, die mit fünf Jahren noch keine dominante Position eingenommen haben, wandern mit fast 100% Wahrscheinlichkeit ab (Tab. 1). Dies scheint eine Altersgrenze zu sein. Es konnten auch geschlechtsspezifische Unterschiede im Abwanderungsverhalten nachgewiesen werden (Arnold 1990a). So wandern Weibchen in der Regel früher ab als Männchen. Es gibt zwar Anzeichen, die auf einen Zusammenhang der Abwanderungswahrscheinlichkeit mit der Gruppengröße oder dem Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb einer Gruppe hinweisen, jedoch läßt sich das nicht signifikant belegen (Arnold 1993).

II.2.9 Sommersterblichkeit

Die wichtigsten natürlichen Feinde des Murmeltiers sind Steinadler und Fuchs, die vor allem den Jungtieren nachstellen. Vor allem für den Steinadler bilden während der Jungenaufzucht im Sommer die Murmeltiere die wichtigste Nahrungsgrundlage (Haller 1982). Es gibt Vermutungen, daß der Steinadler die Murmeltierbestände regional erheblich beeinflussen kann (Buchli 1970), aber viele große Murmeltierpopulationen liegen auch außerhalb seines Jagdgebiets (Müller 1996). Die Sommersterblichkeit für Neugeborene wird mit ca. 10% und für Jährlinge mit 6% angegeben (W. Arnold, persönliche Mitteilung). Leider läßt sich die Sterblichkeit der adulten, residenten Tiere im Feld nur schwer feststellen, da eine Unterscheidung zwischen abgewandert bzw. vertrieben und gestorben kaum möglich ist, wenn die toten Tiere nicht gefunden wurden. Es gibt nur vage Angaben über die Sterblichkeit der Floater während der Wanderung. So schätzt Arnold (1993) die Sterblichkeit auf 50% (n=12), wohingegen Frey-Roos (1998) auf ca. 30% (n=22) kommt. Beide Angaben basieren auf telemetrischen Untersuchungen in unterschiedlichen Jahren. Allerdings ist in beiden Fällen die Stichprobengröße sehr klein.

III Entwicklung und Darstellung des Modells

III.1 Allgemeines zur Modellkonzeption

Ein Modell ist eine zielgerichtete Repräsentation eines Problems (Starfield & Bleloch 1991). Die Konzeption eines Modells richtet sich nach der Fragestellung, d.h. je nach Fragestellung kann ein Modell unterschiedlich aussehen. Ist beispielsweise nur die Auswirkung einer bestimmten Managementmaßnahme auf den Trend einer Population von Interesse, so genügt oft ein einfaches Modell, das aus einer Differentialgleichung mit wenigen für die Fragestellung relevanten Parametern besteht. Solch ein Ansatz entspricht dem Grundgedanken der sog. „konzeptionellen Modelle“ (Wissel 1989). Die Idee dabei ist, reale Systeme so weit zu abstrahieren, daß die vermuteten wichtigsten Faktoren isoliert untersucht werden können. Solche Modelle haben nicht das Ziel, realistische Abbilder der Natur zu gestalten, sondern Verständnis zu schaffen und Problemlösungen aufzuzeigen. Der Gewinn an Verständnis und das Aufweisen möglicher Lösungswege sind Kriterien, die auch über die Güte eines Modells mitentscheiden.

Das Hauptziel der vorliegenden Arbeit ist es, mittels eines Modells eine möglichst umfassende PVA für die Murmeltierpopulation im Nationalpark Berchtesgaden durchzuführen, und dabei insbesondere deren Aussterberisiko in Abhängigkeit von Habitatgröße und anderen Faktoren zu bestimmen. In diesem Zusammenhang taucht die Frage auf, wie individuelles soziales Verhalten im Modell berücksichtigt werden kann und welche Auswirkungen es auf das Aussterberisiko der Population hat. Ein weiteres Ziel des Modells ist es, mögliche Effekte von Habitatveränderungen aufgrund von Managementmaßnahmen auf die Überlebenschancen der Population beurteilen zu können.

Um diese Fragen beantworten zu können, wird ein stochastisches Populationsmodell entwickelt, das einen individuenbasierten Ansatz verfolgt und gewisse räumliche Komponenten berücksichtigt. Bei der Entwicklung des Modells wird im Sinne von „konzeptionellen Modellen“ vorgegangen, so einfach wie möglich und so realistisch wie nötig zu modellieren. An Stellen, wo sich die Biologie nicht in einfache Formeln pressen läßt, werden Regeln vom Typ „Wenn-dann“ verwendet, die auch zur Überbrückung von Wissenslücken eingesetzt werden (Starfield 1990).

Die Entwicklung des Modells erfolgt schrittweise, wobei nach jeder Erweiterung die biologische Konsistenz des Modells überprüft wird, d.h. es wird getestet, ob das Modell biologisch sinnvolle Ergebnisse erzeugt. Die erste Phase der Modellentwicklung beschäftigt sich

mit den Geburts- und Sterbeprozessen innerhalb eines Territoriums. In der zweiten Phase werden die Austauschprozessen zwischen mehreren Territorien modelliert.

III.1.1 Stochastische Modelle

Die Berücksichtigung von Zufallsereignissen ist ein unerläßliches Element in jeder Untersuchung von Aussterbeprozessen, denn im weiteren Sinne sind alle ökologischen Prozesse stochastisch, d.h. ihr zeitlicher Ablauf ist nur im begrenzten Maße vorhersagbar (Boyce 1992). Die Unvorhersehbarkeit der Prozesse kann dabei auf purem Zufall, auf zeitliche und räumliche Variabilität der Natur und auf lückenhaftes Wissen beruhen. Shaffer (1981) unterteilt die verschiedenen Zufallseinflüsse, die zum Aussterben einer Population führen können, in vier sehr breit angelegte Klassen. (1) Demographisches Rauschen beruht auf der zufälligen Abfolge von Geburts- und Sterbeereignissen. (2) Umweltrauschen umfaßt alle zufälligen bzw. unvorhersehbaren Umwelteinflüsse wie z.B. Witterungsbedingungen oder Nahrungsangebot. (3) "Katastrophen" bezeichnen Ausnahmereignisse wie z.B. Überschwemmungen oder Dürre, die relativ selten auftreten, aber mit dramatischen Populationsrückgängen verbunden sind. (4) Genetische Zufallseinflüsse sind das Resultat von zufallsbedingten Veränderungen in der genetischen Zusammensetzung einer Population wie z.B. Inzucht oder genetische Verarmung. Soulé und Gilpin (1986) bilden aus diesen vier Klassen und der Gefahr der Verkleinerung des Lebensraums und der Gefahr durch Verlust des evolutiven Anpassungspotentials so genannte "*extinction vortices*", d.h. Aussterbespiralen, die sich gegenseitig durch Rückkopplungseffekte verstärken und somit das Aussterben einer Population beschleunigen.

Da demographische Aspekte bei der Abschätzung des Aussterberisikos sehr viel wichtiger sind als genetische (Lande 1988, Boyce 1992) und sich der Einfluß der Genetik auf das Aussterberisiko nur schwer quantifizieren läßt (Beissinger & Westphal 1998), beschränkt sich das Simulationsmodell für die Populationsdynamik des Murmeltiers auf die Berücksichtigung der beiden ersten Klassen (demographisches Rauschen und Umweltrauschen). Größere Katastrophen, wie z.B. die Ausbreitung einer Seuche, bleiben ebenfalls unberücksichtigt, da dafür keine Daten bzw. Beobachtungen existieren.

Die verschiedenen, zufälligen Einflüsse werden im Modell durch die Verwendung von Zufallszahlen realisiert, die einer bestimmten Zufallsverteilung (z.B. normal- oder gleichverteilt) folgen. So werden z.B. Sterblichkeitsraten als Wahrscheinlichkeiten interpretiert, d.h. es wird für jedes Tier individuell "ausgewürfelt", ob es stirbt oder nicht. Zu diesem Zweck wird eine gleich verteilte Zufallszahl, die vom Computer aus dem Intervall $[0,1[$ gezogen wird, mit der Sterbewahrscheinlichkeit verglichen. Ist die Zufallszahl kleiner als diese Wahr-

scheinlichkeit, dann stirbt im Modell das Tier, ansonsten überlebt es z.B. den betreffenden Winter.

Stochastische Modelle haben den Effekt, daß keine Simulation der anderen gleicht. Es ist deswegen nötig, die Simulation mit der gleichen Belegung der Parameterwerte hinreichend oft zu wiederholen, damit die so erzeugten Daten mit Hilfe statistischer Verfahren bearbeitet werden können. Aufgrund der Stochastik sind auch keine deterministischen Vorhersagen über das Schicksal einer Population mehr möglich, sondern es können nur Risikoabschätzungen und Wahrscheinlichkeiten für bestimmte Ereignisse wie z.B. der Extinktion gemacht werden.

III.1.2 Individuenbasierte Modelle

Aufgrund der komplexen Biologie des Alpenmurmeltiers wurde ein individuenbasierter Ansatz gewählt. Individuenbasierte Modelle (IBM) haben gegenüber traditionellen Populationsmodellen, die meist nur die hochaggregierte Ebene der Gesamtpopulation betrachten, den Vorteil, daß sie explizit das unterschiedliche Verhalten und die Ökologie einzelner Individuen berücksichtigen (DeAngelis & Rose 1992). Klassische Modelle benutzen meist Differentialgleichungen zur Beschreibung der Dynamik einer Population, die jede Menge vereinfachende Annahmen und Abstraktionen beinhalten, da sonst eine mathematische Lösung dieser Gleichungssysteme nicht möglich ist (z.B. May 1972, Wissel 1989). Im Gegensatz dazu wurden in den letzten Jahren Modellierungsansätze entwickelt, die auf der Basis von Individuen versuchen, ökologische Systeme zu beschreiben (Huston *et al.* 1988, DeAngelis & Gross 1992, Uchmanski & Grimm 1996). In einem individuenbasierten Modell besitzen alle Komponenten (Individuen) ein eigenständiges Leben, das in der Summe die Dynamik des Systems ergibt. Das Überleben der Individuen wird beispielsweise nicht durch eine einheitliche, mittlere Überlebensrate beschrieben, sondern jedem Individuum wird ein ganz bestimmtes Maß an Überlebensfähigkeit zugewiesen, so daß sich die Individuen in der Regel voneinander unterscheiden. Es handelt sich dabei um einen reduktionistischen bzw. *bottom-up* Ansatz. Vorteile dieser Modelle liegen in der feineren Auflösung und dem höheren Maß an Realismus gegenüber traditionellen Modellen, was eher die Möglichkeit zu quantitativen Validierungen erlaubt und besonders wichtig im Zusammenhang mit PVAs ist. Doch darin besteht auch eine Gefahr: Je realistischer ein Modell wird, desto höher ist der Preis, den man in Form von einer anwachsenden Menge an Parametern und Regeln bezahlt, für die oft die Daten fehlen (Beissinger & Westphal 1998).

Trotz der in jüngster Zeit enorm gestiegenen Rechnerleistungen von Computern kann es bei der Simulation von individuenbasierten Systemen schnell zu sehr großen Laufzeiten

kommen, die eine genaue Analyse des Systems fast unmöglich machen (Fahse 1998). Deswegen empfiehlt sich die effiziente Ausnutzung der Computerressourcen durch objekt-orientierte Programmier-techniken (Downing & Reed 1996). Solche Techniken führen nicht nur zu sehr flexiblen Computerprogrammen, sondern erlauben auch eine übersichtliche Strukturierung der Programme (Congleton *et al.* 1997). Das hier vorgestellte Modell wurde in der Programmiersprache C++ geschrieben.

III.1.3 Räumlich-explizite Modelle

Rückgang und Fragmentierung des Lebensraumes ist eine der Hauptursachen für das Aussterben von Arten (z.B. Soulé 1986). Deswegen gewinnt die Berücksichtigung von räumlichen Aspekten bei der Erstellung von Gefährdungsanalysen in den letzten Jahren immer mehr an Bedeutung (Beissinger & Westphal 1998). So zeigt Gilpin (1987), daß die räumliche Anordnung von Populationen die Ergebnisse von Gefährdungsanalysen erheblich beeinflussen kann. Auch die räumliche Heterogenität von Ressourcen kann dramatische Effekte auf die Dynamik von Populationen haben (Kareiva 1990, Levin 1992). Um den Einfluß räumlicher Aspekte auf ökologische Systeme untersuchen zu können, werden räumlich-explizite Modelle eingesetzt (Kareiva & Wennergren 1995). In diesen Modellen besitzen die System-einheiten wie z.B. Individuen oder Habitatflächen (Patches) ortsspezifische Eigenschaften, d.h. ihr Aufenthaltsort läßt sich innerhalb einer heterogenen Landschaft jederzeit bestimmen und die räumlichen Verhältnisse zwischen Habitatflächen und Matrix sind bekannt (Dunning *et al.* 1995). Innerhalb eines solchen Systems bewegen sich Individuen von Patch zu Patch durch die Landschaft. Für räumlich-explizite Modelle gelten ähnliche Aussagen wie für individuenbasierte Modelle. Sie erlauben ein höheres Maß an Realismus als traditionelle Modelle, aber sind ebenso „datenhungrig“ wie individuenbasierte Modelle, d.h. eine Unmenge an Wissen und Daten ist für solche Modelle nötig (vgl. Dunning *et al.* 1995, Kareiva *et al.* 1997).

Metapopulationsmodelle sind eine besondere Form von räumlich-expliziten Modellen (Beissinger & Westphal 1998). Sie bestehen aus verschiedenen Subpopulationen, die räumlich voneinander getrennt sind. Der Austausch von Individuen zwischen den einzelnen Subpopulationen beeinflußt deren lokale Dynamik und erlaubt die Wiederbesiedlung von ausgestorbenen Subpopulationen (Hanski & Simberloff 1997). In diesen Modellen werden allerdings die Matrix und ihr Einfluß auf die einzelnen Subpopulationen nicht explizit berücksichtigt (Beissinger & Westphal 1998).

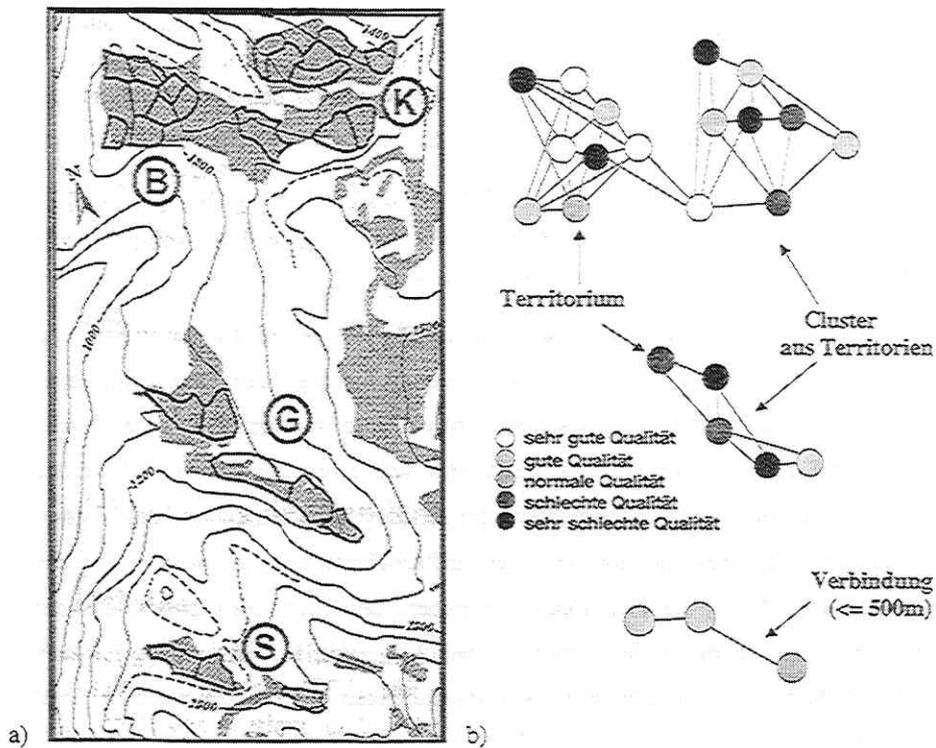


Abb. 3: a) Räumliche Anordnung der Territorien im Kernuntersuchungsgebiet. b) Simulation des räumlichen Musters im Modell. Dabei bilden Territorien, die innerhalb eines Radius von 500 m liegen, einen Cluster. Mehrere Cluster bilden eine Metapopulation. Die Qualität der Territorien wird durch die unterschiedliche Winterlänge in den einzelnen Territorien gekennzeichnet, dabei besitzen Territorien, in denen die Schneeschmelze früher als zum allgemeinen Zeitpunkt einsetzt, eine gute Qualität.

Die räumliche Verteilung der Murmeltierterritorien in Berchtesgaden weist einen relativen Grad an Fragmentierung auf (Abb. 3). Um die Fragmentierung der Population zu simulieren und die Auswirkungen von Veränderungen des Territorienangebots auf dessen Aussterberisiko abschätzen zu können, werden räumliche Aspekte im Murmeltiermodell berücksichtigt.

III.2 Struktur des Murmeltier modells

Nach den allgemeinen Bemerkungen über die verschiedenen Modellansätze beginnt nun die detaillierte Beschreibung des Murmeltiermodells. Die Struktur des Modells besteht aus vier hierarchischen Ebenen, die aufeinander aufbauen: (1) *Individuum*, (2) *Territorium*, (3) (*Meta-*) *Population* und (4) *Umwelt*. Jede Ebene ist als ein Objekt im Modell realisiert, das durch eine Reihe verschiedener Attribute charakterisiert wird.

Die unterste Ebene ist das *Individuum*, das durch eine *Identifikationsnummer*, sein *Geschlecht* und sein *Alter* gekennzeichnet wird; dabei beträgt das maximale Alter zwölf Jahre. Hinzu kommt der *soziale Rang*, der zwischen territorial und subdominant unterscheidet, wobei ein Tier erst mit Erreichen der Geschlechtsreife von zwei Jahren territorial werden kann. Weiter wird der *Aufenthaltort* gespeichert, der die Identifikationsnummer des Heimatterritoriums angibt. Zur Bestimmung der Verwandtschaftsverhältnisse werden in den Attributen *Vater* und *Mutter*, die Identifikationsnummern der Eltern festgehalten, d.h. der territorialen Tiere zum Zeitpunkt der Geburt. Dabei wird auch das *Entwöhnungsgewicht* bestimmt, das wichtig ist für die Überlebenswahrscheinlichkeit der Neugeborenen bei ihrer ersten Überwinterung.

Die nächsthöhere Ebene ist das *Territorium*, das von genau einer Murmeltiergruppe besetzt wird, die aus mehreren Individuen besteht und im Territorium einen gemeinsamen Winterbau besitzt. Ein Territorium ist zunächst charakterisiert durch eine *Identifikationsnummer*, die *Individuenzahl* und einer *Liste der anwesenden Individuen*, d.h. alle Tiere, die dort leben, sind bekannt. Ist die Individuenzahl gleich null, so gilt das Territorium als „ausgestorben“ bzw. nicht belegt. Nicht jedes Territorium bietet die gleichen Überwinterungsbedingungen (Arnold 1990b). So apert beispielsweise Territorien an Nordhängen wesentlich später aus, d.h. werden später schneefrei, als an Südhängen. Dies hat -wie in Kap. II.2.5 bereits erklärt - eine erhöhte Wintersterblichkeit in solchen Territorien zur Folge. Um der räumlichen Heterogenität des Murmeltierhabitats Rechnung zu tragen, wird ein Attribut *Qualität* eingeführt, das angibt, wieviel länger bzw. kürzer der Schnee durchschnittlich auf einem Territorium liegen bleibt. Die *Qualität* eines Territoriums ist eine Konstante, die in Tagen gemessen wird und zu Beginn einer Simulation festgelegt wird. Der Wert wird, wenn nicht anders erwähnt, aus einer Normalverteilung ($Q_{\text{mean}}=0\text{d}$, $Q_s=8.4\text{d}$) gezogen, die die Bedingungen im Kernuntersuchungsgebiet in Berchtesgaden widerspiegelt. Ein negativer Wert für die *Qualität* bedeutet, daß die jährliche durchschnittliche Winterlänge um diesen Betrag verringert wird, d.h. in diesem Territorium sind die Überlebenschancen besser als in

einem Territorium mit einem positiven Wert. Die *Nachbarschaft* ist ein weiteres Attribut eines Territoriums. Dieses Attribut beinhaltet eine Liste mit den Identifikationsnummern der Territorien, die in unmittelbarer Nachbarschaft (<500 m) liegen, d.h. die von den Murmeltieren erreicht werden können, ohne abzuwandern. Die maximale Zahl an Nachbarn beträgt sechs, das entspricht der durchschnittlichen Anzahl an Revieren in einem Nachbarschaftsradius von 500 m (Frey-Roos 1998).

Die *Population* als nächste Ebene setzt sich aus mehreren Territorien zusammen und umfaßt Attribute wie *Populationsgröße*, *Anzahl der Murmeltiergruppen*, *Anzahl* und *Liste der Territorien*. Daneben gibt es einen sogenannten „*Floaterpool*“, in den alle Individuen aufgenommen werden, die aus einem Territorium abgewandert sind bzw. vertrieben wurden und noch kein neues Territorium gefunden haben. Über diesen Pool wird der Austausch von Individuen zwischen den Territorien und die Wiederbesiedlung von unbesetzten territorialen Positionen geregelt. Die räumliche Anordnung der einzelnen Territorien wird durch eine Methode *Vernetzung* zu Beginn einer Simulation realisiert, dabei wird das Attribut *Nachbarschaft* der einzelnen Territorien nach einem vorgegebenen Muster belegt (Abb. 3). Verschiedene Cluster von vernetzten Territorien bilden eine Metapopulation.

Als höchste Ebene im Modell gilt die *Umwelt* und ihre Schwankungen. Für das Überleben der Murmeltiere im Winter ist der entscheidende Faktor die Winterhärte, welche von Jahr zu Jahr schwankt. Sie ist stark korreliert mit dem Ausaperungszeitpunkt bzw. dem Einsetzen der Schneeschmelze im Frühjahr. Um diese Schwankungen zu modellieren, wird pro Jahr aus einer Normalverteilung ein allgemeiner Zeitpunkt der Schneeschmelze bestimmt, wobei für Berchtesgaden eine mittlere Winterlänge WL_{mean} von 117 Tagen ($WL_s=10.3d$) gilt.

```
Global_WL := normal(WLmean, WLs);
```

Die lokale Winterlänge wird über die globale Winterlänge pro Jahr und die Habitatqualität des entsprechenden Territoriums berechnet.

```
Local_WL := Global_WL + Territory[i].Quality;
```

Das Modell ist so angelegt, daß neben der Simulation von zufälligen Umweltschwankungen, was dem Normalfall entspricht, für bestimmte Untersuchungen auch der zeitliche Verlauf der Winterlänge vorgegeben werden kann (siehe Kap. IV.1.3).

III.3 Prozesse des Murmeltier modells

In diesem Abschnitt sollen die Prozesse dargestellt werden, die für die zeitliche und räumliche Dynamik des Modells verantwortlich sind. Innerhalb eines Jahres durchläuft das Modell die folgenden sechs Prozesse in der angegebenen Reihenfolge: (1) *Wintermortalität*, (2) *Vertreibung*, (3) *Vererbung*, (4) *Abwanderung*, (5) *Wiederbesiedlung*, (6) *Reproduktion* und (7) *Sommermortalität*. Im ersten Schritt wird bestimmt, wie viele und welche Tiere im Winterschlaf sterben. Im zweiten Schritt erfolgt die Vertreibung von territorialen Tieren und im dritten kann ein Tier die freie territoriale Position innerhalb seines Geburtsterritoriums erben. Die Abwanderung subdominanter Tiere aus ihren Geburtsterritorien wird im vierten Schritt simuliert und die Besetzung freier α -Positionen erfolgt im nächsten Schritt. Die Geburtsprozesse werden im Schritt *Reproduktion* behandelt und der letzte Schritt befaßt sich mit der Sterblichkeit während des Sommers. Mit Ende des letzten Schritts endet auch die Prozeßkette des Modells, die im nächsten Zeitschritt bzw. Jahr von vorne beginnt.

III.3.1 Wintermortalität

Die Wintersterblichkeit von Murmeltieren hängt von verschiedenen Faktoren ab. Um diese leichter aufschlüsseln zu können und um genügend große Stichproben für die statistische Analyse zu erhalten, wurden gemeinsam überwinternde Murmeltiere in drei Klassen zusammengefaßt: (1) Territoriale Tiere, (2) Neugeborene und (3) Jährlinge und subdominante Tiere. Für diese Klassen wurde mittels multipler logistischer Regressionsanalysen die einzelnen signifikanten Faktoren ermittelt (Tab. 2). Außer der Winterhärte spielen bei der Wintersterblichkeit der territorialen Tiere Alter und Anwesenheit weiterer subdominanter Tiere bzw. Jährlinge eine Rolle. Mit dem Alter steigt das Sterberisiko an (Abb. 4). Als maximale Altersgrenze wird zwölf Jahre angesetzt, d.h. Murmeltiere, die das zwölfte Lebensjahr erreicht haben, überleben den Winter nicht. Wenn neben den Elterntieren weitere subdominante Tiere oder Jährlinge anwesend sind, so wirkt sich das positiv auf die Überlebenschance der territorialen Tiere aus (Abb. 5).

Die Wintersterbewahrscheinlichkeit für territoriale Tiere $P_{territorial}$ wird durch folgende Gleichung berechnet:

$$P_{territorial} = \frac{1}{1 + e^{(6.820 - 0.286 \cdot A - 0.028 \cdot WL + 0.395 \cdot SUB)}} \quad (1)$$

wobei A dem Alter entspricht, WL der territoriumsbezogenen Winterlänge, gemessen in Tagen von Jahresbeginn und SUB der Summe anderer anwesender subdominanter Gruppen-

Tab. 2: Ergebnisse einer multiplen logistischen Regressionsanalyse für die Wintersterblichkeit von dominanten Murmeltieren ($n = 532$), Neugeborenen ($n = 784$) und subdominanten Tieren inklusive Jährlingen ($n=531$) basierend auf Freilandmessungen (W. Arnold, unveröffentlichte Daten).

Variable	B	S.E.	WALD	Sig	R	exp(b)
<u>Dominante Adulte:</u>						
Winterlänge	0.028	0.014	3.926	0.048	0.084	1.029
Alter	0.286	0.082	12.040	0.0	0.1915	1.331
Zahl der Subdominanten	-0.395	0.122	10.517	0.001	-0.176	0.674
Konstante	-6.820	1.876	13.213	0.0		
<u>Neugeborene:</u>						
Winterlänge	0.029	0.014	4.363	0.034	0.086	1.029
Entwöhnungsgewicht	-0.007	0.001	22.670	0.0	0.254	0.993
Konstante	-0.610	1.683	0.131	0.717		
<u>Jährlinge und subdominante Adulte:</u>						
Winterlänge	0.038	0.018	4.402	0.036	0.111	1.039
Konstante	-7.545	2.192	11.840	0.0		

mitglieder und Jährlinge. Es sei erwähnt, daß nur im Parameter SUB der positive Effekt des Sozialverhaltens während der Überwinterung berücksichtigt ist.

Das Überleben der Neugeborenen im Winter hängt neben der Winterhärte von ihrem Gewicht zum Entwöhnungszeitpunkt im vorherigen Sommer ab, das während der Feldstudie innerhalb von zehn Tagen nach dem erstmaligen Erscheinen aus dem Winterbau gemessen wurde. Das bedeutet, je größer und stärker ein Jungtier zum Entwöhnungszeitpunkt ist, desto besser sind dessen Überlebenaussichten im nächsten Winter (Abb. 6). Das Entwöhnungsgewicht WW selber hängt wiederum von der Wurfgröße L ab (Abb. 7). Weibchen können nur eine bestimmte Menge an Milch produzieren, und wenn die Milch auf mehr Geschwister verteilt wird, ist jedes einzelne kleiner.

Die Sterbewahrscheinlichkeit im Winter für die neugeborenen Tiere $P_{newborn}$ wird durch folgende Gleichung bestimmt:

$$P_{newborn} = \frac{1}{1 + e^{(0.610 - 0.029 \cdot WL + 0.007 \cdot WW)}} \quad (2)$$

mit WW für das Entwöhnungsgewicht im vorherigen Sommer.

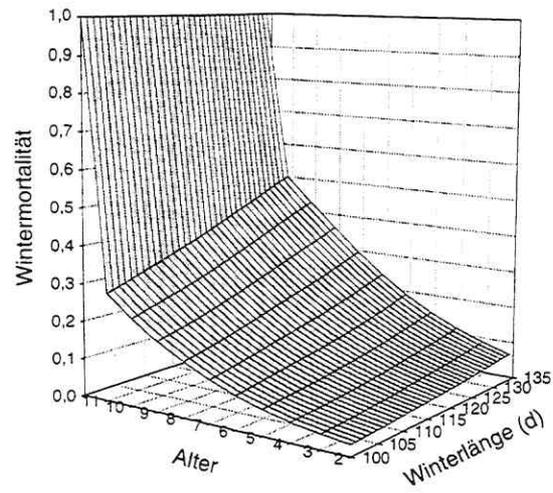


Abb. 4: Die Wintermortalität eines territorialen Murmeltiers $P_{\text{territoriales}}$ in Abhängigkeit des Alters (Jahre) und der Winterlänge (Tage) in Abwesenheit weiterer subdominanter Tiere ($SUB=0$). Die Werte wurden mittels Gleichung (1) errechnet, die auf einer multiplen Regressionsanalyse beruht (vgl. Tabelle 1).

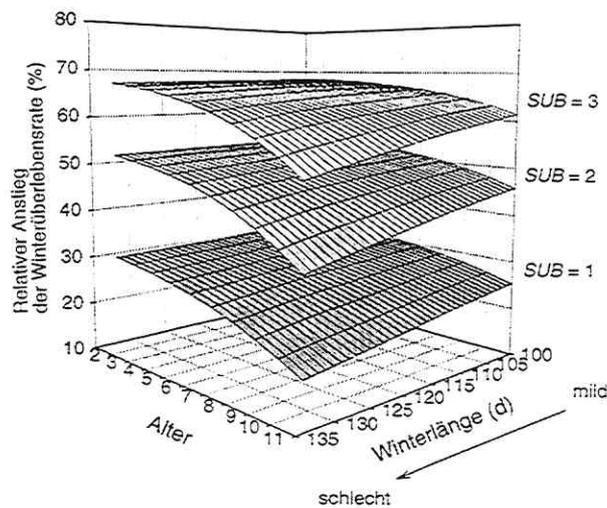


Abb. 5: Relativer Anstieg der Winterüberlebensrate für ein territoriales Murmeltier in Abhängigkeit des Alters (Jahre), der Winterlänge (Tage) und der Abwesenheit von einem, zwei oder drei subdominanter Tieren. Die Werte wurden mittels Gleichung (1) errechnet.

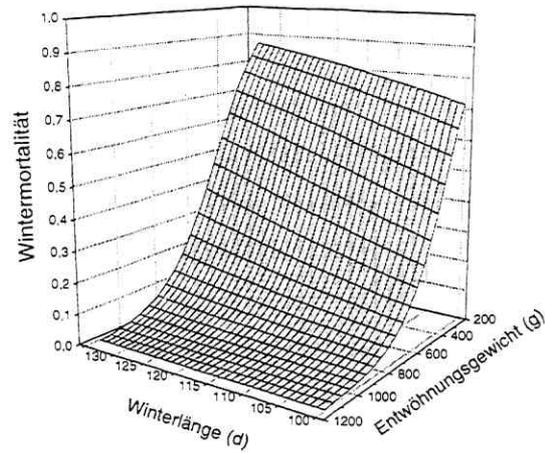


Abb. 6: Die Wintermortalität eines neugeborenen Murmeltiers $P_{\text{hibernans}}$ in Abhängigkeit des Entwöhnungsgewichts (g) und der Winterlänge (Tage). Die Werte wurden mittels Gleichung (2) errechnet, die auf einer multiplen Regressionsanalyse beruht (vgl. Tabelle 1).

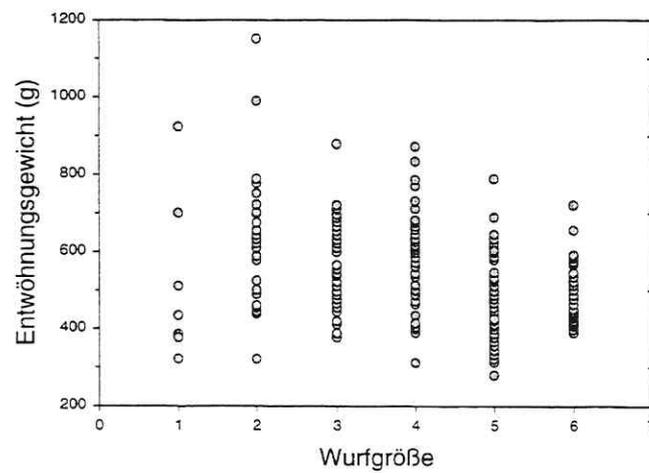


Abb. 7: Graphische Darstellung des Entwöhnungsgewichts (g) in Abhängigkeit von derwurfgröße. Die Daten stammen aus Freilanduntersuchungen (W. Arnold, unveröffentlichte Daten).

Der größte Einflußfaktor für die Wintersterblichkeit der Jährlinge und subdominanten Tiere ist allein die Winterhärte (Tab. 2). Somit gilt für die restlichen Gruppenmitglieder wie folgt:

$$P_{\text{subdominant}} = \frac{1}{1 + e^{(7,545 - 0,038 \cdot WL)}} \quad (3)$$

wobei WL wieder der Winterlänge entspricht.

Um im Modell festzulegen, welche Gleichung für welches Mitglied einer überwinternden Gruppe gilt, werden die individuellen Attribute der jeweiligen Tiere herangezogen. Territoriale Tiere werden über den sozialen Rang ermittelt, Juvenile über ihr Alter und die restlichen Tiere mittels beider Attribute, d.h. ein solches Tier muß mindestens ein Jahr alt sein und darf nicht territorial sein, damit Gl. (3) gilt.

Nach der Berechnung der jeweiligen individuellen Sterbewahrscheinlichkeit P_i wird eine Funktion *Survive* aufgerufen, um das Überleben des Individuums auszuwürfeln:

```
IF (RANDOM < Pi) THEN  Survive := FALSE;
ELSE                    Survive := TRUE;
```

Bei den ersten Probeläufen des kompletten Modells wurde festgestellt, daß zu wenig Gruppen ausstarben, was im Widerspruch zu den Freilandbeobachtungen stand. Deswegen wurde das Modell um zwei zusätzliche Regeln für das Überwintern von Gruppen erweitert.

Bei Durchsicht der Daten fiel auf, daß vor allem territoriale Pärchen, die entweder allein oder nur mit Neugeborenen überwinternten, ein erhöhtes Sterberisiko besaßen. In neun von fünfzig solcher Gruppen starben entweder ein territoriales Tier oder beide territoriale Tiere, wobei in sechs Fällen die gesamte Gruppe den Winter nicht überlebte (W. Arnold, unveröffentlichte Daten). Deswegen wurde im Modell eine Zusatzregel für solche Gruppen eingeführt, die eine vom Schicksal des Partners abhängige Sterbewahrscheinlichkeit P' beinhaltet. Im Modell wird dazu im ersten Schritt das Überleben des Männchens auf der oben vorgestellten Art ausgewürfelt. Stirbt es, dann hat der weibliche Partner eine erhöhte Sterblichkeit P' von 0.66, was einem Verhältnis 6/9 entspricht. Stirbt auch das Weibchen, dann sterben auch die eventuell anwesenden Neugeborenen, die ohne Eltern nicht überleben können.

Mit der Einführung von P' würde sich die Gesamtsterblichkeit der territorialen Tiere $P_{territorial}$ erhöhen, deswegen ist eine Korrektur P'' für den Fall, daß der männliche Partner nicht stirbt, nötig. Es gilt:

$$P_{territorial} = P_{territorial}P' + (1-P_{territorial})P''$$

Die Sterbewahrscheinlichkeit für ein Weibchen P'' , wenn das Männchen im ersten Schritt nicht stirbt, ist:

$$P'' = P_{territorial} \frac{(1-P')}{(1-P_{territorial})} \quad (4)$$

Auf eine Korrektur der erhöhten Sterblichkeit der Neugeborenen $P_{newborn}$ wurde verzichtet, da der Effekt auf die Modellergebnisse vernachlässigbar war.

Während des Untersuchungszeitraums wurde die Überwinterung von 256 Gruppen erfaßt, dabei kam es zum einmaligen Ereignis, daß eine Gruppe, die aus fünf adulten Tieren und einem Jährling bestand, völlig ausstarb (W. Arnold, unveröffentlichte Daten). Da alle Tiere besendert waren, ist das Ereignis gut dokumentiert und als Todesursache wird der Einsturz des Winterbaus angegeben. Das gesamte Aussterben größerer Gruppen war in dem bisherigen Modell, basierend auf den Umweltbedingungen für Berchtesgaden, so gut wie unmöglich. Deswegen wurde als zweite Modellerweiterung ein Parameter P_C eingeführt, der das Aussterben größerer Gruppen simuliert. Bevor das Überleben der einzelnen Gruppenmitglieder abgefragt wird, wird mittels P_C erst einmal ausgelost, ob die gesamte Gruppe ausstirbt. Ist das der Fall, wird die individuelle Sterbewahrscheinlichkeit P_i der Gruppenmitglieder auf 1 gesetzt, d.h. alle Gruppenmitglieder sterben. Als Wert für P_C wurde 0.004 angenommen. Das entspricht ca. einmal in 256 Fällen. Die Einführung von P_C hatte nur eine sehr geringfügige Erhöhung der allgemeinen Wintersterblichkeiten zur Folge, weshalb auf eine Korrektur verzichtet wurde.

Im Gegensatz zu der recht komplexen Berechnung der Wintermortalität von residenten Murmeltieren, die im Schutz der Gruppe überwintern, geschieht dies für die „Floater“, die alleine durch den Winter kommen müssen, recht einfach. Da über deren Sterberisiko ungenügende Daten vorliegen, wird eine Wintermortalität P_{fw} von 90% angenommen (W. Arnold, persönliche Mitteilung).

Für alle Tiere, die den Winter überleben, gilt, daß sie ein Jahr älter werden.

III.3.2 Vertreibung

Die Vertreibung eines territorialen Tieres durch ein subdominantes Tier ist in 60% der Fälle ($n=116$) die Ursache für die Neubesetzung einer territorialen Position. Da es keine Daten über die Vorbedingungen einer erfolgreichen Vertreibung gibt, wird eine Vertreibungswahrscheinlichkeit P_{EV} für ein territoriales Tier von 15% pro Jahr angesetzt. Dies entspricht der gemessenen Wahrscheinlichkeit, daß ein territoriales Tier während eines Sommers verschwindet (F. Frey-Roos, unveröffentlichte Daten). Ob ein dominantes Tier während des Sommers vertrieben wurde oder gestorben ist, läßt sich im Freiland nur schwer beobachten, weswegen in der 15-prozentigen Vertreibungswahrscheinlichkeit P_{EV} eine gewisse Sommermortalität enthalten ist. Die Vertreibung eines territorialen Tieres wird analog zum Überleben eines Tieres ausgewürfelt.

Ein vertriebenes Tier geht in den Floaterpool über und bekommt somit eine Chance, nochmals territorial zu werden. Dies mag eine optimistische Annahme sein, da es nur wenige Feldbeobachtungen dafür gibt, und zusätzlich die Sommermortalität unberücksichtigt bleibt. Allerdings können bei geringen Individuenzahlen territoriale Tiere vertrieben werden, obwohl gar keine Herausforderer vorhanden sind, was zu einer Überschätzung des Aussterberisikos führen würde, falls vertriebene Tiere automatisch stürben, weswegen an der obigen Annahme festgehalten wird.

III.3.3 Vererbung

In den bereits beschriebenen Prozessen *Wintermortalität* und *Vertreibung* werden freie territoriale Positionen geschaffen. In diesem Schritt wird mit deren Wiederbesetzung begonnen. In ca. 22% der Wiederbesetzungen ($n=116$) erbt ein subdominantes Murmeltier die territoriale Position in seinem Geburtsterritorium. In den ersten Tagen nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf ist die Schneedecke oft noch so hoch, daß außer den anwesenden subdominanten Tieren keine weiteren Tiere für die Übernahme der territorialen Position in Frage kommen. Im Modell wird die Wiederbesiedlung vom Standpunkt des Territoriums aus geregelt und nicht vom Standpunkt des Individuums, d.h. ein Territorium hat z.B. die Wahrscheinlichkeit P_{IN} , durch Vererbung wieder besetzt zu werden. Sind allerdings keine subdominanten Tiere vorhanden, so findet eine Wiederbesetzung nicht statt. Mit diesem Trick kann der Wert 22% (s.o.) für P_{IN} übernommen werden. Die Wiederbesetzung wird ebenfalls ausgewürfelt. Kommt es zur Vererbung und sind mehr als ein subdominantes Tier im Territorium vorhanden, so rückt das älteste, subdominante Tier auf die territoriale Position.

Geschieht dies nicht oder ist kein subdominantes Tier anwesend, bleibt die territoriale Position zunächst unbesetzt.

III.3.4 Abwanderung

Im Frühjahr finden auch die meisten Abwanderungen subdominanter Tiere statt. Die Abwanderungswahrscheinlichkeit ist altersabhängig und die Werte aus Tab. 1 werden im Modell übernommen. Abgewanderte Tiere werden in einer Liste aufgenommen, die den „Floaterpool“ darstellt. Über diese Liste wird die weitere Besetzung freier territorialer Positionen geregelt.

III.3.5 Wiederbesiedlung

Neben der Vererbung eines Heimatreviers fanden ungefähr 53% der Revierübernahmen durch Murmeltiere ($n=116$) aus der unmittelbaren Nachbarschaft statt und 25% durch Tiere, die zuvor abgewandert waren und als Floater einem extra Sterberisiko unterlagen. Ca. 30% der Floater starben auf der Wanderschaft während des Sommers. Bei der Wiederbesiedlung wird ähnlich verfahren wie im Fall der Vererbung (s.o.). Eine freie territoriale Position kann nur wiederbesiedelt werden, wenn Floater überhaupt da sind. Im Modell wird die Wiederbesiedlung in drei Schritten realisiert. Dazu wird im ersten Schritt eine freie territoriale Position mit einer Wahrscheinlichkeit $P_N = 0.5$ (entspricht angenähert 53%) durch ein Tier besetzt, das zuvor aus einem Nachbarterritorium abgewandert ist. Dies entspricht dem weiter oben definierten „near-dispersal“ (vgl. Kap. II.2.7). Dazu wird im „Floaterpool“ nach einem Individuum gesucht, dessen Attribut *Aufenthaltsort* (an dieser Stelle entspricht das der Identifikationsnummer des Herkunftsterritoriums) mit einer Territoriumsnummer aus der *Nachbarschaftsliste* des unbesetzten Territoriums übereinstimmt. Falls ein Tier gefunden wird, erfolgt die Abfrage, ob dieses Tier die territoriale Position einnimmt. Glückt die Übernahme nicht, so bleibt die territoriale Position zunächst unbesetzt.

Nachdem diese Abfrage für alle freien territorialen Positionen genau einmal durchgeführt wurde - d.h. ein weiteres Tier aus der Nachbarschaft keine Chance zur Besetzung erhält - werden die restlichen Tiere in der Liste des Floaterpools als „echte“ Floater behandelt (vgl. Kap. II.2.7), d.h. für sie wird im zweiten Schritt ausgewürfelt, ob sie den Sommer überleben. Die Sterbewahrscheinlichkeit P_{fs} beträgt dabei 0.3.

Im dritten Schritt findet nun die Wiederbesiedlung der restlichen freien territorialen Positionen analog zum ersten Schritt statt, wobei diesmal geprüft wird, ob das Individuum *nicht* aus der Nachbarschaft stammt („far-dispersal“). Damit bekommen Murmeltiere aus der

Nachbarschaft, die bereits im ersten Schritt eine Chance hatten, keine zweite. Die Wahrscheinlichkeit der Revierübernahme durch einen Floater P_F wird mit 0.5 angesetzt. Dieser Wert ist ein Kompromiß zwischen den Daten aus der Feldstudie und einer einjährigen, telemetrischen Untersuchung, die über das Kernuntersuchungsgebiet hinausging. Dabei wurden 13 von 22 besenderten „Floater“ während eines Sommers territorial.

Auch dieses Modul mußte nach den ersten Probeläufen des kompletten Modells nachgebessert werden. In dieser Form des Modells kam es vor, daß territoriale Positionen unbesetzt blieben, obwohl ein adultes Tier in dem Territorium vorkam. Um diesen biologischen Artefakt zu beseitigen, wurde eine weitere Regel ähnlich der Vererbung eingeführt, die in einem vierten Schritt ein im Territorium vorhandenes, subdominantes Tier auf die freie territoriale Position setzt.

Sicherlich hätte man den Prozeß *Wiederbesiedlung* auch anders realisieren können, wie z.B. durch die Möglichkeit, daß die Floater individuelle Wahrscheinlichkeiten besitzen, die darüber entscheiden, ob sie eine freie Position besetzen. In einer früheren Modellversion wurde damit experimentiert, allerdings wurde aufgrund der Schwierigkeiten bei der Parameterabschätzung dieser Ansatz verworfen. Die Vorteile der aktuellen Version bestehen darin, daß die Parameterwerte auf gemessenen Daten beruhen und ein „Fitten“ bzw. Anpassen der Parameter nicht nötig war. Der Floaterpool mit seiner Unterteilung in „echte“ und „falsche“ Floater mag im ersten Moment verwirren, doch sind in den Abwanderungsdaten (vgl. Tab. 1) sowohl Tiere enthalten, die aus ihrem Heimatterritorium verschwunden sind, weil sie in der unmittelbaren Nachbarschaft territorial wurden („*near-dispersal*“), als auch Tiere, die wirklich abgewandert sind und damit einem zusätzlichen Sterberisiko ausgesetzt waren („*far-dispersal*“).

III.3.6 Reproduktion

In der Natur paaren sich Murmeltiere kurz nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf, was normalerweise zeitlich vor den oben besprochenen Prozessen *Abwanderung* und *Wiederbesiedlung* geschieht. Im Freiland wurde allerdings beobachtet, daß bei einem Wechsel des dominanten Männchens im selben Jahr keine Reproduktion stattfand (Hackländer 1997). Eine mögliche Erklärung wäre Infantizid, d.h. neue Männchen töten eventuellen Nachwuchs ihrer vertriebenen Vorgänger. Eine andere Erklärung wäre, daß sie die freie territoriale Position erst nach Ende der Paarungszeit erreichen. Um den negativen Effekt des Wechsels des territorialen Männchens auf die Reproduktion berücksichtigen zu können, wurde die Model-

lierung der Revierübernahmen vorgezogen. Im Modell hat ein dominantes Weibchen eine jährliche Reproduktionswahrscheinlichkeit P_R von 0.64, wenn es zu keinem Wechsel kam.

Die mittlere Wurfgröße L_{mean} liegt bei 3.3 Tieren ($n=143$) und ist normal verteilt ($L_s=1.43$), wobei die minimale Wurfgröße ein Tier und die maximale Wurfgröße sechs Tiere beträgt, d.h. wird eine 0 bzw. 7 aus der Normalverteilung gezogen, so wird die Wurfgröße auf 1 bzw. 6 gesetzt. Mit einer Wahrscheinlichkeit P_φ von 0.58 ist ein Neugeborenes männlichen Geschlechts.

Nach der Bestimmung der Wurfgröße L und des Geschlechts der Neugeborenen wird auch deren Entwöhnungsgewicht WW , das wichtig für die Überlebenswahrscheinlichkeit im ersten Winter ist, in zwei Schritten festgelegt. Die Wurfgröße L beeinflusst das individuelle Entwöhnungsgewicht WW , d.h. je größer der Wurf ist, desto kleiner ist das Entwöhnungsgewicht (Abb. 7). Es besteht dabei ein linearer Zusammenhang zwischen dem mittleren Entwöhnungsgewicht WW' und der Wurfgröße L ($n = 143$, Regressionsgleichung: $WW' = 680.23 - 35.24 \cdot L$, $R^2 = 0.143$, $p < 0.001$). Im ersten Schritt wird dazu WW' in Abhängigkeit von L ermittelt. Um WW' als Mittelwert wird im zweiten Schritt eine Normalverteilung gebildet, aus der das individuelle Entwöhnungsgewicht WW gezogen wird. Als Standardabweichung der Normalverteilung dient dabei die Standardabweichung $WW_s = 126.37g$ aller Meßpunkte, für die das mittlere Entwöhnungsgewicht $WW_{mean} 536.03g$ ($n=258$) beträgt.

$$WW' := WW_0 - 35.24 * L;$$

$$Newborn.Weight := ROUND(NORMAL(WW', WW_s));$$

WW_0 beträgt dabei 680.23g und WW_s ist gleich 126.37g. Die Verwendung der Gesamtstreuung WW_s ist eine konservative Annahme, da die Schwankungsbreite des individuellen Entwöhnungsgewichts pro Wurf kleiner ist als WW_s .

Zuletzt werden noch die Attribute *Vater* und *Mutter* des Neugeborenen mit den Identifikationsnummern der beiden territorialen Tiere belegt, damit eine spätere Bestimmung der Verwandtschaftsverhältnisse möglich ist.

III.3.7 Sommermortalität

Für adulte Murmeltiere ist eine Schätzung der Sommersterblichkeit so gut wie unmöglich, da nur schwer festgestellt werden kann, ob ein Tier während des Sommers abgewandert, vertrieben oder gestorben ist. Ein mögliches Sterberisiko ist in den jeweiligen Vertreibungs- bzw. Abwanderungswahrscheinlichkeiten impliziert. Für die standorttreuen Jährlinge und Neu-

geborenen wurde eine Sterbewahrscheinlichkeit von 0.07 ($n=289$) bzw. 0.11 ($n=468$) gemessen (W. Arnold, unveröffentlichte Daten).

III.3.8 Simulationsablauf

Nachdem in den vorherigen Abschnitten die einzelnen Teile (Module) des Modells dargestellt wurden, soll jetzt der Simulationsablauf erläutert werden. Am Anfang jeder Simulation bedarf es einer Reihe von Initialisierungsschritten. So werden im ersten Schritt die Anfangswerte aller Modellparameter mittels einer externen Datei eingelesen. Ebenso wird bei der Festlegung des räumlichen Musters verfahren, das durch die Nachbarschaftsbeziehungen der einzelnen Territorien untereinander entsteht. Normalerweise wird eine Konfigurationsdatei verwendet, die die räumliche Anordnung der Territorien im Untersuchungsgebiet Berchtesgaden widerspiegelt (Abb. 8). Eine Population, bestehend z.B. aus 20 Territorien,

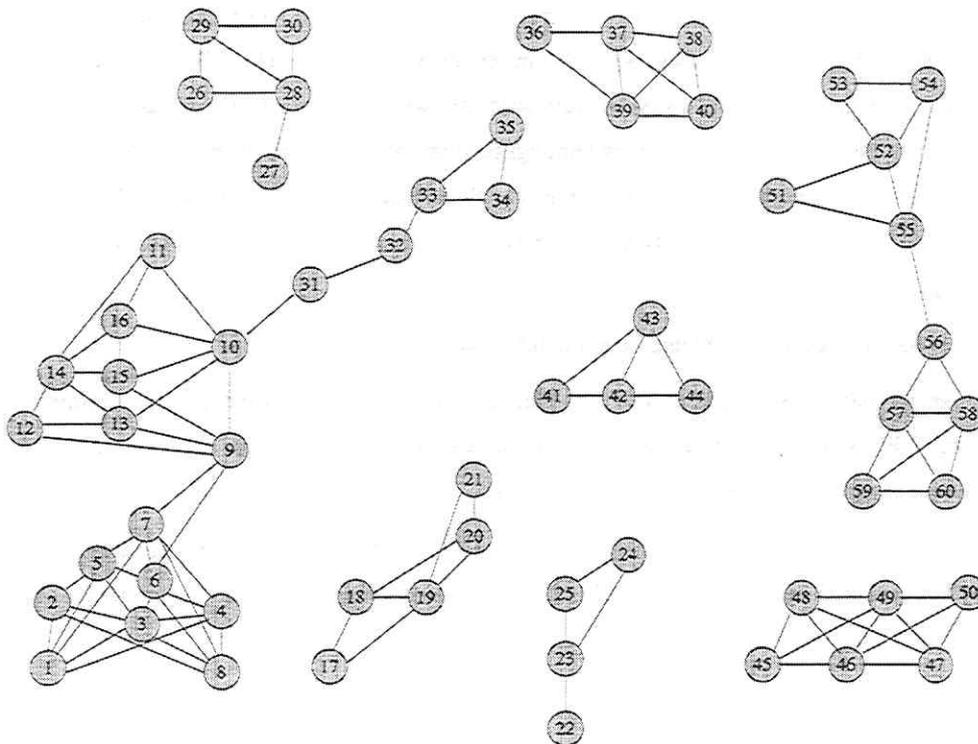


Abb. 8: Typische Verteilung der Territorien, die in den Simulationen normalerweise verwendet wird, falls keine andere Konfiguration angegeben wird. Die Verteilung ist der räumlichen Anordnung der Territorien im Untersuchungsgebiet nachempfunden. Die Territorien werden in der gegebenen Reihenfolge zu Beginn einer jeden Simulation eingelesen. Ist z.B. die Habitatkapazität auf 15 Territorien beschränkt, so wird der Einlesevorgang nach dem 15. Territorium abgebrochen.

wird wie in der in Abb. 8 gegebenen Reihenfolge aufgebaut. Im nächsten Schritt wird die Habitatqualität der Territorien belegt. Diese ist, wenn nicht anders angegeben, normalverteilt. Als letzter Initialisierungsschritt erfolgt die Belegung der einzelnen Territorien. In der Regel wird ein Territorium zu Beginn einer Simulation mit einem dominanten Männchen bzw. Weibchen unterschiedlichen Alters besetzt. Zusätzlich werden noch zwei subdominante Tiere im Alter zwischen zwei und vier Jahren pro Territorium hinzugefügt, um die Einschwingphase kurz zu halten. Zur Bestimmung der mittleren Überlebenszeit T_m (s. Kap. IV.1.1) zeigt jedoch die Theorie, daß die genaue Form der Anfangsverteilung über weite Bereiche irrelevant ist (Wissel *et al.* 1994, Stelter *et al.* 1997).

Neben den oben beschriebenen, üblichen Initialisierungsschritten, die für die meisten Untersuchungen gelten, ist das Modell aber so flexibel angelegt, daß z.B. auch andere räumliche Muster bearbeitet werden können. Ebenso läßt sich die Habitatqualität bzw. die Anfangsbesetzung der einzelnen Territorien explizit variieren, was z.B. bei Fragestellungen zu Wiederansiedlungsprogrammen nützlich ist.

Nach der Initialisierung durchläuft das Modell innerhalb eines Zeitschrittes bzw. Jahres die in den vorherigen Abschnitten beschriebene Prozeßkette, die mit dem nächsten Zeitschritt wieder von vorne beginnt. Dabei werden nicht nur am Ende des Zeitschritts, sondern auch nach Beendigung jedes Moduls verschiedene Zustandsgrößen, wie z.B. *Individuenzahl* und *Territorienbelegung* dokumentiert. Innerhalb eines Jahres kann ein Murmeltier aufgrund der verschiedenen Prozesse seinen Status mehrmals wechseln (Abb. 9). So kann z.B. ein Tier, das am Anfang des Jahres noch *Subdominant* war, aus seinem Heimatterritorium abwandern und den Status *Floater* einnehmen. Gelingt es ihm im Sommer eine freie dominante Stelle zu finden, dann wechselt es in den Status *Territorial'*, aus dem es während des laufenden Jahres nicht mehr vertrieben werden kann. Mit der nächsten erfolgreichen Überwinterung wird das Tier ein Jahr älter und beginnt den Zyklus im Status *Territorial* wieder von vorn.

Am Ende dieses Abschnitt sei noch angemerkt, daß die Abarbeitung sowohl der Individuen als auch der Territorien in den einzelnen Prozessen in zufälliger Reihenfolge erfolgt, um eventuelle Artefakte zu vermeiden, die bei einer synchronen Abarbeitung auftauchen können (Ruxton 1998). Zufallszahlengeneratoren werden verwendet, um die verschiedenen Wahrscheinlichkeitsverteilungen zu realisieren (Burgman *et al.* 1993). Wenn ganze Zahlen verlangt werden, wie z.B. bei der Bestimmung der Wurfgröße, wird die reelle Zahl, ermittelt aus einer Normalverteilung, gerundet.

III.4 Abschließende Bemerkungen zum Modell und seiner Umsetzung

Die Entwicklung des Modells war aufgrund der ungewöhnlich guten Datenlage eine Gratwanderung zwischen der Berücksichtigung zu vieler realistischer Details und der geforderten Abstraktion, um Modelle möglichst einfach und verständlich zu halten (vgl. Wissel 1989, Starfield 1997). Herausgekommen ist dabei ein auf den ersten Blick recht komplexes Simulationsmodell, das 26 Parameter enthält. Allerdings muß dabei hinzugefügt werden, daß die meisten Parameterwerte auf sehr guten Daten beruhen, was die möglichen Freiheitsgrade bei der Parameterabschätzung stark einschränkte. Damit bleibt das Modell noch verwalt- und überprüfbar. Die Wahl des individuenbasierten Ansatzes erleichterte die Übernahme aller verfügbaren Daten und Erfahrungen und ersparte die oft schwierige Parameterumrechnung, die z.B. nötig wird, wenn Standardsoftware oder abstrahierende, generische Populationsmodelle zur PVA verwendet werden. Letztere Modelle hätten auch Probleme, der komplexen Sozialstruktur der Murmeltiere Rechnung zu tragen. Ein weiterer Vorteil des individuenbasierten Ansatzes war der unproblematische Einbau von Zusatzregeln, wie z.B. die Modifikation der Wintersterblichkeit durch das mögliche Auftreten kleiner Katastrophen.

Der Einsatz von logistischen Regressionsmodellen zur Modellierung von multivariablen Prozessen erwies sich als sehr hilfreich, obwohl an einigen Stellen wie z.B. der abhängigen Sterblichkeit für allein überwinterte Elterntiere nachgebessert werden mußte. In der Literatur werden diese Modelle nur sehr selten genutzt (z.B. Letcher *et al.* 1998), was sicherlich mit der oft schlechten Datenlage für gefährdete Arten zu tun hat. Angemerkt sei, daß anfangs die Methode der „*backward-elimination*“ in SPSS® 7.0 für Windows zur Ermittlung der logistischen Regressionsmodelle gewählt wurde, die unbedeutende Variablen schrittweise entfernte. Diese anfänglichen Regressionsmodelle wurden aber später leicht modifiziert, damit sie zu einer besseren Übereinstimmung mit der Zeitreihe der empirischen Populationsentwicklung führten (s. Kap. IV.1.3). Dabei wurde neben der Signifikanz (vgl. Tab. 2) darauf geachtet, daß alle drei statistischen Submodelle der Wintersterblichkeit die Abhängigkeit der Winterlänge beinhalteten. Ohne dieses „Fitten“ wäre der Einfluß der Umweltschwankungen auf die Populationsdynamik zu schwach gewesen, was sich beim Vergleich mit den Freilanddaten zeigte.

Die Verwendung von objektorientierten Techniken erlaubte eine übersichtliche Programmierung des Modells und gewährleistete eine offene Struktur, die spätere Anpassungen und Modifikationen erheblich vereinfachten. Auch wurde damit die Darstellung

und das Nachvollziehen der Modellstrukturen erheblich erleichtert, denn der Aufbau des Computerprogramms entspricht im wesentlichen der Gliederung der Modellbeschreibung.

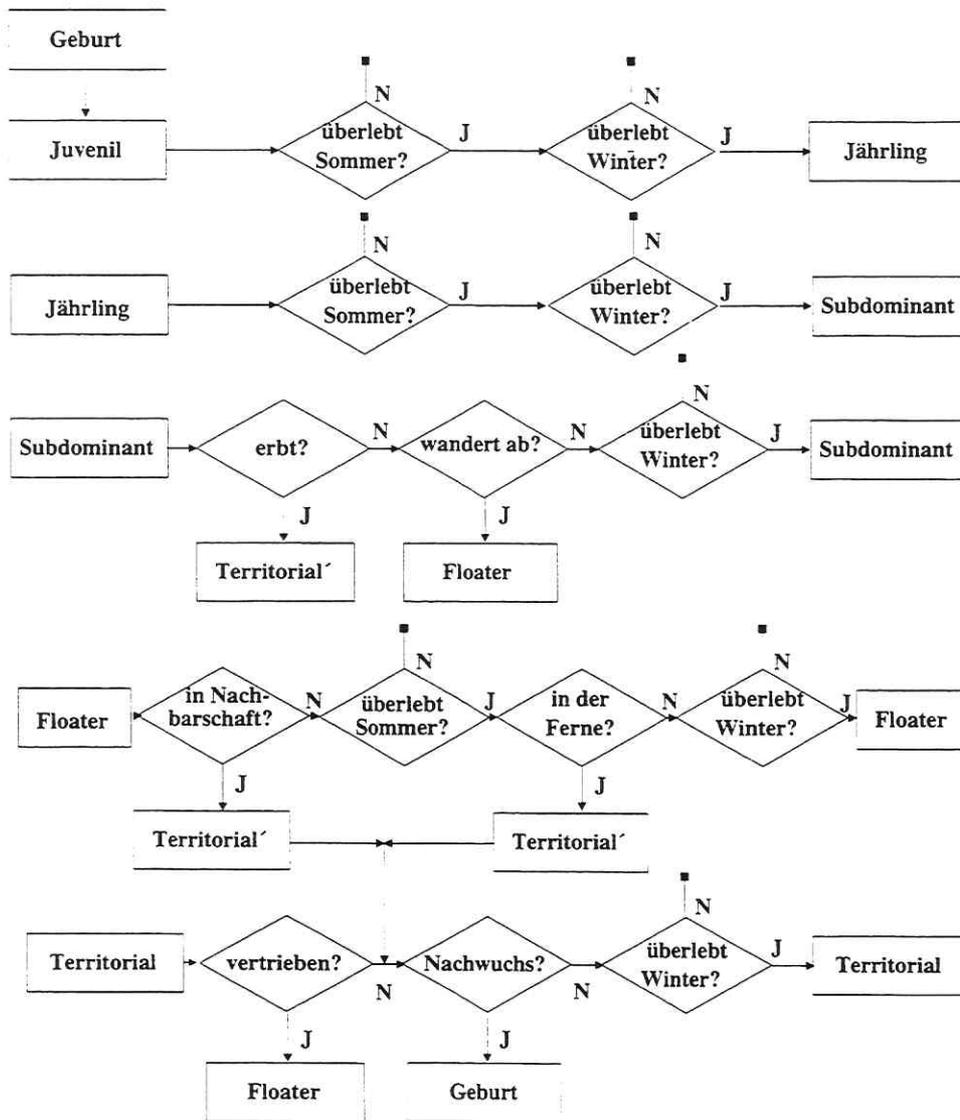


Abb. 9: Flowchart über die verschiedenen Statuswechsel, die ein Murmeltier während eines Zeitschritts bzw. Jahres durchlaufen kann. Tiere auf der rechten Seite sind ein Jahr älter als Tiere auf der linken Seite. Ein freier Pfeil bedeutet, das Tier ist gestorben und scheidet aus dem System aus. Territorial' bezeichnet den Status von Tieren, die erst im Laufe des Jahres territorial wurden und nicht mehr vertrieben werden können.

IV Ergebnisse

IV.1 Validierung

Das hier vorgestellte Modell besitzt ein außergewöhnliches Maß an Realismus und Komplexität, was sich auch in der Zahl der 26 verwendeten Parameter niederschlägt. Gerade in solch einem Fall, in dem die Wirkungsweisen der verschiedenen Prozesse nicht mehr leicht ersichtlich sind, ist es wichtig, während der Modellentwicklung kontinuierlich zu prüfen, ob das Modell biologisch vernünftige Ergebnisse erzeugt. Aber Konsistenztests allein genügen nicht, um das Modell zu Vorhersagen über Aussterberisiken nutzen zu können. Von vielen Autoren wird darauf hingewiesen, daß es absolut notwendig ist, Simulationsmodelle vor ihrer Anwendung als Prognosewerkzeuge oder zur Beurteilung von Managementmaßnahmen nicht nur gründlich zu testen, sondern auch sorgfältig zu evaluieren (vgl. Gentil & Blake 1981; Raphael & Marcot 1986; Laymond & Barret 1986; Bart 1995; Beissinger & Westphal 1998). In der Literatur existieren verschiedene Vorschläge für Richtlinien wie dabei vorgegangen werden soll (vgl. Russell 1975; Schamberger & O'Neil 1986). Zur Evaluierung des hier vorgestellten Murmeltiermodells wird einem von Bart (1995) vorgeschlagenen Richtlinienkatalog gefolgt. Neben der ausführlichen Beschreibung des Modells, die dessen Ziel, Strukturen und Annahmen beinhaltet, gehört dazu eine Sensitivitätsanalyse des Standardparametersatzes und der Vergleich ausgewählter Modellgrößen, wie z.B. Populationsgröße oder Gruppengrößenverteilungen, mit Werten aus Freilandbeobachtungen oder anderen Experimenten.

IV.1.1 Mittlere Überlebenszeit T_m

Um Aussagen über den Gefährdungszustand einer Population machen zu können, wird ein Maß zur Quantifizierung des Aussterberisikos benötigt. Eines der bekanntesten Maße ist die Wahrscheinlichkeit $P_0(t)$, daß die Population innerhalb des Zeithorizonts von t Jahren ausstirbt (Burgman *et al.* 1993). Zur Bestimmung von $P_0(t)$ macht man mit einem stochastischen Simulationsmodell 100 oder 1000 Durchläufe und zählt die Anzahl der Extinktionen, d.h. wie oft die Population vor Erreichen des Zeitpunkts t ausgestorben ist. $P_0(t)$ erhält man, indem die Anzahl der Extinktionen durch die Zahl der Durchläufe geteilt wird. Ist z.B. $t=100$ Jahre und es kommt zu 10 Extinktionen in 100 Durchläufen, so beträgt $P_0(100) = 0.1$, d.h. die Population hat ein Risiko von 10%, in den nächsten 100 Jahren auszusterben. Problematisch an der Bestimmung von $P_0(t)$ sind die gewählten Anfangsbedingungen, die das Ergebnis für $P_0(t)$ stark beeinflussen können. Es läßt sich nur schwer bestimmen, wie

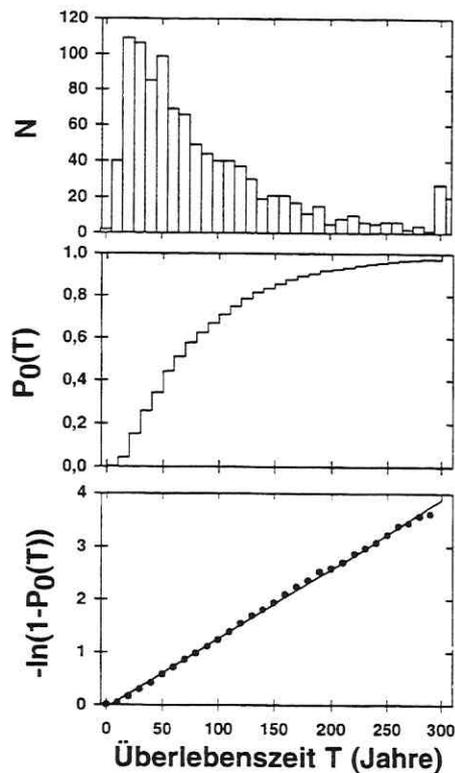


Abb. 10: Die „ $-\ln(1-P_0)$ “-Methode dargestellt in bildlicher Abfolge: a) Häufigkeitsverteilung der Überlebenszeiten T_i . N ist dabei die Zahl der Aussterbeereignisse. b) Nach Aufsummieren der Quotienten T_i/D erhält man die Aussterbewahrscheinlichkeit $P_0(t)$ (D ist die Zahl aller Durchläufe). c) Nach Auftragen von „ $-\ln(1-P_0/T)$ “ gegen T wird aus dem Kehrwert der Steigung der Ausgleichsgeraden die mittlere Überlebenszeit T_m bestimmt (hier: $m=1/76$, $T_m = 76$ Jahre; aus: Stelter *et al.* 1997).

lang die Einschwingphase sein muß, damit die Population einen „etablierten“ bzw. „quasi-stationären“ Zustand erreicht und der Einfluß der Anfangsbedingungen vernachlässigbar ist. Ein weiterer Nachteil dieser Methode ist es, daß $P_0(t)$ in Abhängigkeit des Zeithorizonts t immer wieder neu bestimmt werden muß, d.h. ein gegebenes $P_0(t)$, z.B. $P_0(50)$, läßt sich nicht ohne weiteres in ein P_0 für einen anderen Zeithorizont umrechnen.

Um diese Schwierigkeiten zu vermeiden, bietet sich als weiteres Persistenzmaß die mittlere Überlebenszeit T_m an, die angibt wie lange eine Population im Mittel überlebt (Wissel *et al.* 1994). Die mittlere Überlebenszeit T_m läßt sich mit einer Methode bestimmen, die im

folgenden „ $-\ln(1-P_0)$ “-Methode genannt wird. Dabei geht man wie folgt vor: Im Gegensatz zur Bestimmung von $P_0(t)$ werden jetzt nicht nur die Anzahl der Extinktionen gemessen, sondern auch die Überlebenszeiten T der einzelnen Simulationen (Abb. 10a). Teilt man die Zahl der Simulationen mit der Aussterbezeit T durch die Gesamtzahl der Durchläufe D erhält man die Wahrscheinlichkeit $w(T)$, daß die Population im Jahr T ausstirbt. Summiert man $w(T)$ auf, so erhält man die Wahrscheinlichkeit $P_0(t)$, daß eine Population bis zum Zeitpunkt t ausgestorben ist (Abb. 10b).

$$P_0(t) = \sum_{T=0}^t w(T) \quad (4)$$

Trägt man nun $-\ln(1-P_0(t))$ gegen t auf, so läßt sich aus dem Kehrwert der Steigung der Regressionsgerade die mittlerer Überlebenszeit T_m bestimmen (Abb. 10c).

Die Idee zur „ $-\ln(1-P_0)$ “-Methode basiert auf der Umformung folgender Gleichung zur Berechnung von $P_0(t)$ (Wissel et al. 1994):

$$P_0(t) = 1 - C \cdot e^{(-t/T_m)} \quad (5)$$

Hierbei ist C die Wahrscheinlichkeit, in den „etablierten“ Zustand zu gelangen. Populationen mit kleinen Individuenzahlen sterben entweder mit der Wahrscheinlichkeit $1 - C$ aus oder sie erreichen den „etablierten“ Zustand mit der Wahrscheinlichkeit C . Im „etablierten“ Zustand liegt die Individuenzahl im typischen Schwankungsbereich der Population, d.h. meist nahe der Kapazität des Lebensraums. Im „etablierten“ Zustand ist die Aussterbewahrscheinlichkeit der Population pro Zeitschritt konstant ($=1/T_m$). Durch Umformung von Gl. (5) erhält man

$$-\ln(1 - P_0(t)) = -\ln C + \frac{t}{T_m} \quad (6)$$

Diese Gleichung hat die Form einer Geradengleichung und es wird ersichtlich, daß die Bestimmung von T_m mittels der „ $-\ln(1-P_0)$ “-Methode unabhängig von den Anfangsbedingungen ist. Für den „etablierten“ Zustand ($C=1$) läuft die Gerade durch den Nullpunkt. Für $0 < C < 1$ verschiebt sich die Gerade nach oben. Ist die Population zu Beginn in einem „zu guten“ Zustand, dann verschiebt sich die Gerade nach unten. Der Schnittpunkt mit der Zeitachse gibt dann die Zeit an, die es dauert, bis die Population den „etablierten“ Zustand erreicht hat.

Die Steigung ($1/T_m$) bleibt jedoch in all diesen Fällen unverändert. Im „etablierten“ Zustand ($C=1$) gilt:

$$P_0(t) = t/T_m \quad \Leftrightarrow \quad T_m = t/P_0(t)$$

Damit kann, wenn T_m bekannt ist, die Aussterbewahrscheinlichkeit einer Population für jeden beliebigen Zeitraum bestimmen. Wurde z.B. für eine Population eine mittlere Überlebenszeit T_m von 1000 Jahren errechnet, so beträgt das Aussterberisiko für die nächsten 50 Jahre bzw. 100 Jahre 5% bzw. 10% (50/1000 bzw. 100/1000).

Da T_m wie gesehen nicht vom Anfangszustand abhängt und sich nicht auf einen bestimmten Zeithorizont bezieht, kann man T_m auch als „intrinsische“ Größe bezeichnen und sehr gut zur Bewertung von Aussterberisiken heranziehen. Erhöht beispielsweise eine Managementmaßnahme T_m , dann wird das System persistenter, d.h. das Aussterberisiko nimmt ab. Im folgenden soll T_m die Zielgröße sein, auf die sich die meisten Untersuchungen des Simulationsmodells wie z.B. die Sensitivitätsanalyse beziehen. Zur Bestimmung von T_m wird die oben beschriebene „ $-\ln(1-P_0)$ “-Methode verwendet. Dabei werden für den jeweils gewählten Parametersatz 1000 Simulationsläufe durchgeführt und die Überlebenszeiten festgehalten. Eine Simulation läuft dabei maximal über 300 Zeitschritte bzw. Jahre (Stelter et al. 1997).

IV.1.2 Sensitivitätsanalyse

Die Sensitivitätsanalyse ist eines der Standardverfahren bei der Auswertung von Simulationsmodellen (vgl. Starfield & Bleloch 1991; Burgman *et al.* 1993). Dabei wird ausgehend von einem Referenzparametersatz ein Parameterwert um z.B. 10% verändert und die relative Abweichung der Zielgröße bestimmt. Ist die Abweichung nur gering, so ist das Modell robust im Bezug auf diesen Parameter. Ist die Abweichung jedoch groß, so reagiert das Modell sensitiv auf den Parameter und es sollte größte Sorgfalt auf eine gute Datenerhebung für den entsprechenden Parameter gelegt werden. Aus diesem Grund ist auch die von Bart (1995) geforderte Auflistung der Parameterwerte und die Angabe der Güte ihrer Datengrundlage so wichtig. Ist die Datengrundlage schlecht, aber das Modell robust gegenüber Abweichung des Parameterwertes, so ist das akzeptabel. Ist das Modell aber gegenüber einem Parameter sensitiv, so muß man sich entweder um besser abgesicherte Parameterwerte bemühen oder Aussagen, z.B. über das Aussterberisiko einer Population, können nur mit Vorsicht gemacht werden, da sie mit einer erheblichen Unsicherheit behaftet sind.

Der Standardparametersatz des Murmeltiermodells besteht aus 26 Parametern, für die mehr oder weniger gute Daten vorhanden sind (Tab. 4). Die räumliche Anordnung besteht aus

den ersten 15 Territorien in Abb. 8. Die Sensitivität SI der einzelnen Parameter wird wie folgt ermittelt:

$$SI = \frac{\Delta T_m / T_m}{\Delta P / P}$$

Ein negativer Wert für SI bedeutet, daß eine Erhöhung des Parameters P eine Verminderung von T_m bzw. *vice versa* zur Folge hat.

Wie zu erwarten, haben die Parameter, die die Reproduktion und die Überlebensraten der reproduktiven bzw. neugeborenen Tiere im Winter betreffen, eine hohe Sensitivität. Diese Parameter entscheiden darüber, wie schnell eine Population ab- bzw. zunimmt (Tab. 4). Das gilt auch für die Vertreibungswahrscheinlichkeit P_{EV} , denn wird ein Männchen vertrieben, dann fällt in diesem Jahr trotz möglicher Wiederbesiedlung die Reproduktion aus und das Wachstum der Population verlangsamt sich. Der große Einfluß der Territorienzahl K ist ebenfalls leicht verständlich, da dieser Parameter darüber entscheidet, wie groß eine Population werden und wie viele reproduktive Einheiten es geben kann. Ist die Kapazität zu klein, dann unterliegt die Population trotz positiver Wachstumsrate aufgrund des demographischen Rauschens und des Umweltrauschens einem hohen Aussterberisiko (vgl. Wissel *et al.* 1994). Die Sensitivitäten der Parameter, die bei der Wiederbesiedlung unbesetzter Territorien eine wichtige Rolle spielen, sind bis auf P_N , die Wahrscheinlichkeit für ein Territorium aus der Nachbarschaft besiedelt zu werden, gering. Dies weist darauf hin, daß unter den bestehenden Bedingungen (Referenzparametersatz) genügend Kolonisatoren zur Verfügung stehen und somit der Wiederbesiedlungsprozeß nicht sehr kritisch für das Aussterberisiko ist. Daß die Sensitivität von P_N etwas höher als die der beiden, anderen Wiederbesiedlungsparameter (P_{fs} , P_F) ist, liegt zum einen in der Programmabfolge, indem „*near-dispersal*“ vor „*far-dispersal*“ abgearbeitet wird, d.h. die meisten Wiederbesetzungen finden via „*near-dispersal*“ statt. Zum zweiten wirkt „*near-dispersal*“ direkt, während sich die Wirkung des „*far-dispersal*“ auf die beiden Parameter P_{fs} und P_F aufteilt.

Da vor allem die besonders sensitiven Parameterwerte auf einer verlässlichen Datengrundlage (Güte = +) beruhen und das Modell auf Änderungen der Parameter, die nur geschätzt wurden (Güte = -) oder für die nur wenige Daten vorhanden waren (Güte = +/-), schwach reagiert, läßt sich insgesamt feststellen, daß das Modell für den Referenzparametersatz sehr robust ist. Somit ist mit keinen allzu großen Prognosefehlern zu rechnen, die durch unsichere Parameterwerte verursacht werden könnten. Allerdings ist zu beachten, daß es sich hier um eine lokale Sensitivitätsanalyse handelt und daß ihre Ergebnisse nur für den

Tab. 3: Aufstellung der Prozesse, der zugehörigen Parameter und deren Bedeutung. In der Spalte *Wert* sind die Referenzwerte aufgeführt, die während der Sensitivitätsanalyse verwendet wurden. Die Güte gibt an, wie gut die Datengrundlage für die einzelnen Parameter ist (+ = sehr gute Daten, +/- = einige Daten vorhanden, - = keine Daten). Unter SI ist Sensitivität der Parameter aufgelistet, wie sie sich bei einer 10%igen Abweichung des Parameters vom ursprünglichen Wert einstellt. Wenn nicht anders angegeben, werden in den folgenden Untersuchungen die Referenzwerte aus dieser Tabelle benutzt.

Prozeß/Parameter	Bedeutung des Parameters	Wert	Güte	SI
K	Anzahl der verfügbaren Territorien	15	+	6.24
A_{sex}	Alter der sexuellen Reife	2	+	
A_{max}	Maximales Alter	12	+	
<u>Wintermortalität</u>				
WL_{mean}	Mittlere Winterlänge (d)	117	+	-11.06
WL_s	Standardabweichung (d)	10.2		-4.23
Q_s	Standardabweichung der Habitatqualität (d)	8.4	+	-4.01
WW_o	Entwöhnungsgewicht (g)	680.03	+	8.52
WW_s	Standardabweichung (g)	126.37		1.21
P'	Sterbewahrscheinlichkeit des α -♀♀ in Abhängigkeit vom Überleben des α -♂♂	0.66	-	-2.11
P_C	Aussterbewahrscheinlichkeit eines ganzen Familienverbandes	0.004	-	-0.52
P_{fw}	Wintermortalität der Floater	0.9	-	-2.21
<u>Vertreibung</u>				
P_{EV}	Vertreibungswahrscheinlichkeit eines territorialen Tieres	0.15	+	-4.22
<u>Vererbung</u>				
P_{IN}	Wahrscheinlichkeit, daß ein Territorium von innen besetzt wird	0.22	+	0.92
<u>Abwanderung</u>				
$P_{DS(2)}$	Abwanderungswahrscheinlichkeit im Alter 2	0.15	+	0.21
$P_{DS(3)}$	Abwanderungswahrscheinlichkeit im Alter 3	0.64	+	0.37
$P_{DS(4)}$	Abwanderungswahrscheinlichkeit im Alter 4	0.48	+	0.58
$P_{DS(5)}$	Abwanderungswahrscheinlichkeit im Alter 5	1	+	
<u>Wiederbesiedlung</u>				
P_N	Wahrscheinlichkeit, daß ein Territorium aus der Nachbarschaft besetzt wird	0.5	+/-	3.41
P_{fs}	Sommertotalität der Floater	0.3	+/-	1.43
P_F	Wahrscheinlichkeit, daß ein Territorium durch einen Floater besetzt wird	0.5	+/-	0.97
<u>Reproduktion</u>				
P_R	Reproduktionswahrscheinlichkeit eines territorialen Weibchens	0.64	+	8.75
L_{mean}	Mittlere Wurfgröße	3.3	+	8.53
L_s	Standardabweichung	1.43		3.89
P_δ	Wahrscheinlichkeit des männlichen Geschlechts	0.58	+	0.11
<u>Sommertotalität</u>				
P_{ns}	Sommertotalität der Neugeborenen	0.11	+	-6.71
P_{ys}	Sommertotalität der Jährlinge	0.07	+	1.02

Referenzparametersatz, der die Bedingungen im Kernuntersuchungsgebiet in Berchtesgaden widerspiegelt, gültig sind. Bei veränderten Bedingungen ist eine Änderung der Sensitivität einzelner Parameter durchaus möglich.

IV.1.3 Validierungsschritte

Bart (1995) unterscheidet zwei Validierungsschritte. Im ersten Schritt wird ein Vergleich primärer Modellvorhersagen mit Freilanddaten gefordert - einen sogenannten „reality check“. Unter primären Vorhersagen versteht man Resultate für Zielgrößen, zu deren primären Zweck das Modell wie z.B. die Prognose von Populationstrends entwickelt wurde. Im Fall des Murmeltiermodells wären das die mittlere Überlebenszeit T_m oder die zeitliche Populationsdynamik. Da T_m im Freiland nicht gemessen werden kann, besteht nur die Möglichkeit, eine empirisch ermittelte Zeitreihe der Populationsgröße mit einer Zeitreihe zu vergleichen, die das Modell produziert. Dazu wird im Murmeltiermodell das tatsächliche Wetter, d.h. die jährliche Winterlänge der letzten 15 Jahre, und die räumliche Konfiguration aus Abb. 3b als Input verwendet.

Hierbei treten aber verschiedene Schwierigkeiten auf. Ein Problem ist die Festlegung der Anfangsbedingungen im Jahr 0, weil die genaue Anfangsverteilung in den einzelnen Territorien nicht bekannt ist. Um dieses Problem zu umgehen, wiederholt sich im Simulationsmodell die Wetterzeitreihe, wobei zwischen zwei Zeitreihen immer wieder eine Sequenz von 15 zufälligen Wetterdaten eingesetzt wird, die aus der für Berchtesgaden geltenden Normalverteilung ($WL_{mean}=117d$, $WL_s=10.2d$) gezogen wird. Für den Vergleich der Zeitreihen werden nur Modell-Zeitreihen herangezogen, deren Anfangswerte nicht um mehr als zwei Individuen vom Anfangswert der Freilanddatenreihe ($N=122$) abweichen. Ein weiteres Problem besteht in der Verwendung von Zufallszahlen im Murmeltiermodell. Damit handelt es sich hier um ein stochastisches Modell, d.h. die Modell-Zeitreihen unterscheiden sich von Einzellauf zu Einzellauf des Simulationsprogrammes. Selbst wenn jedesmal dieselbe Wetterzeitreihe verwendet wird. Gerechtfertigt ist deswegen nur ein Vergleich der empirischen Zeitreihe mit dem Mittel vieler Einzelläufe (Abb. 11).

Dieser Vergleich zeigt, bedenkt man die Komplexität und die Zahl der Parameter, daß das Modell im allgemeinen den Trend der Feldpopulation bemerkenswert gut widerspiegelt. Nur im zweiten und im letzten Jahr weichen Modellvorhersage und Freilandmessung deutlich voneinander ab. In beiden Fällen verhält sich jedoch das Modell biologisch vernünftig, denn in harten Wintern sollte aufgrund der erhöhten Wintersterblichkeit die Populationsgröße ab-

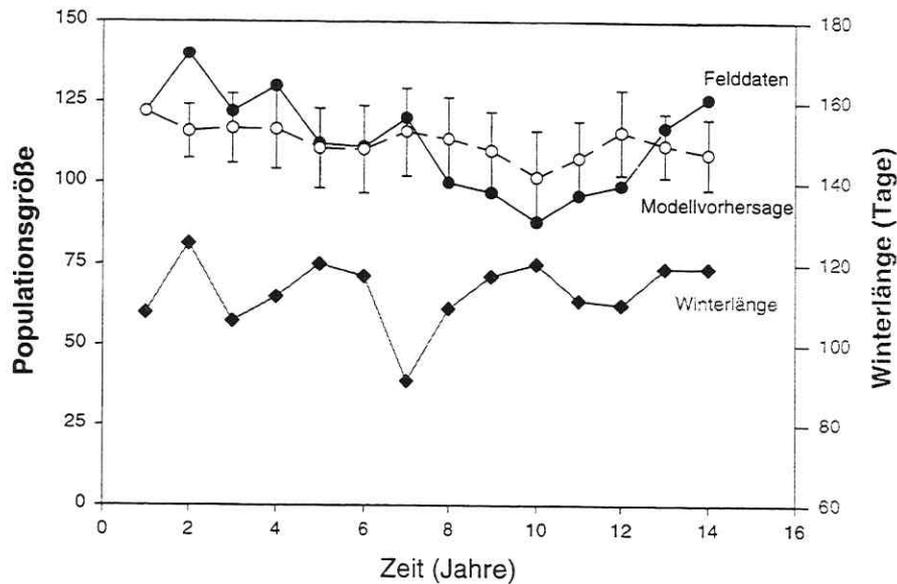


Abb. 11: Vergleich der Modellprognose (weiß) mit der zeitlichen Dynamik der Feldpopulation (schwarz) bei gleichen Winterbedingungen (grau). Die Winterbedingungen entsprechen der jährlich gemessenen mittleren Winterlänge im Kernuntersuchungsgebiet in Berchtesgaden. Die Modellprognose basiert auf dem Mittel aus 50 Simulationsläufen. Die Winterlänge ist mit der Winterhärte korreliert, d.h. je länger der Winter dauert, um so höher ist die Wintersterblichkeit. Die Habitatkapazität K besteht aus 22 Territorien.

sinken. Für die Divergenz im zweiten Jahr läßt sich außer eventuellen Fehlern bei der Datenerhebung, wie sie in der Anfangsphase einer Feldstudie durchaus möglich sind, nur eine ähnliche Erklärung angeben wie für die Abweichung im letzten Jahr. Diese Abweichung könnte aus einer Aufspaltung eines ehemals fusionierten Territoriums, die zwei Jahre vorher stattfand, resultieren. Dadurch stand ein weiteres Territorium zur Verfügung, indem sich ein neuer Familienverband ansiedeln konnte. Das Modell berücksichtigt solche Ausnahmereignisse nicht, da angenommen wird, daß sich Fusionen und Aufspaltungen von Territorien über die Zeit ausgleichen.

Der zweite Validierungsschritt verlangt den Vergleich sekundärer Modellergebnisse mit Zustandsgrößen, auf die man bei der Entwicklung des Modells kein Hauptaugenmerk gelegt hatte. Oft werden einzelne Modellparameter so lange angepaßt (das sogenannte „Fitten“), daß sie die hauptsächlich betrachtete Zielgröße gut wiedergeben. In dem hier vorgestellten Modell wurden z.B. die logistischen Regressionmodelle Gl. (1)-(3) für die Winter-

sterblichkeiten der residenten Tiere so ausgewählt, daß sie eine möglichst gute Übereinstimmung im ersten Validierungsschritt ermöglichten. Doch wie sieht es mit anderen Zustandsgrößen aus? Als Vergleichsmöglichkeit bietet sich die Größenverteilung der Gruppen im Herbst an, da diese sich aus dem Zusammenwirken der verschiedenen demographischen Prozessen im Modell automatisch einstellt. Zu einer Gruppe gehören alle Tiere, die im selben Territorium überwintern. Da bei der späteren Risikoanalyse mit Zufallsverteilungen für die Winterbedingungen gearbeitet wird, wird zur Validierung ebenfalls eine Zufallsverteilung herangezogen, die auf den Winterbedingungen in Berchtesgaden ($WL_{mean}=117d$, $WL_s=10.2d$) beruht. Die vom Modell erzeugte Gruppengrößenverteilung stimmt im wesentlichen mit der empirischen überein, ist aber etwas nach rechts verschoben, d.h. Gruppen der Größen 4-6 kommen häufiger vor (Abb. 12). Bei einer Erhöhung der Wintersterblichkeit, die erreicht wird durch eine Vergrößerung der mittleren Winterlänge WL_{mean} , paßt sie sich mehr der im Feld gemessenen Verteilung an. Das deutet darauf hin, daß im Modell die individuellen Sterblichkeiten und somit das gesamte Aussterberisiko der Murmeltiere eventuell unterschätzt werden.

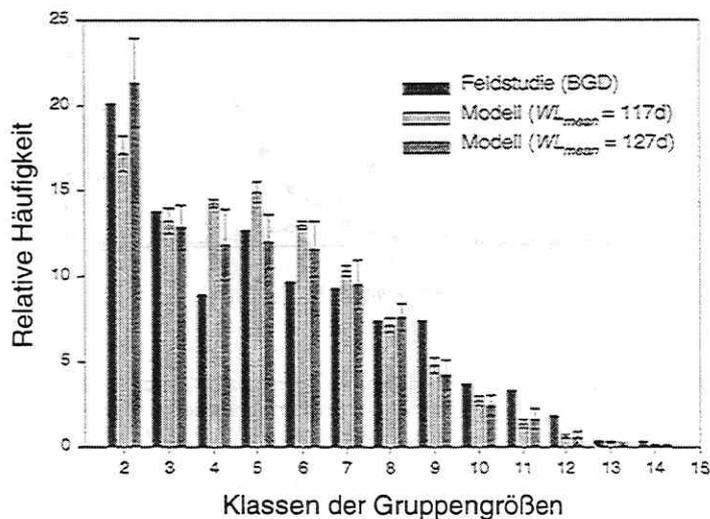


Abb. 12: Vergleich der relativen Gruppengrößenverteilung im Herbst, wie sie im Kernuntersuchungsgebiet beobachtet wurde (schwarz), mit zwei vom Modell prognostizierten Verteilungen. Einmal wurde im Modell der Standardparametersatz (hellgrau) verwendet (vgl. Tab. 3). Im anderen Fall war Winterlänge erhöht (dunkelgrau). Dies wurde durch eine ca. 10%ige Vergrößerung der mittleren Winterlänge erreicht. Die Modellprognosen basieren auf dem Mittel aus 50 Simulationsläufen über 100 Jahre.

IV.2 Populationsgefährdungsanalyse (PVA)

IV.2.1 PVA für Berchtesgaden

Das Aussterberisiko von Populationen wird hauptsächlich durch folgende Faktoren bestimmt: Habitatgröße und die Stärke der Umweltschwankungen (Wissel 1989, Burgman *et al.* 1993, Wissel *et al.* 1994). Um den Einfluß der Habitatgröße auf die Überlebensfähigkeit der Murmeltierpopulation zu ermitteln, wird die Anzahl der verfügbaren Murmeltierterritorien K variiert. Dabei wird die räumliche Konfiguration aus Abb. 8 verwendet. Das Aussterberisiko P_0 für die nächsten 100 Jahre sinkt bei ansteigender Territorienzahl K (Abb. 13), d.h. je größer die Population werden kann, desto geringer ist die Aussterbewahrscheinlichkeit. Um einen Schwellenwert für T_m von 2000 Jahren zu erreichen, d.h. eine 95% Überlebenswahrscheinlichkeit der Population in den nächsten 100 Jahren wie z.B. von Shaffer (1983) gefordert, bedarf es im Fall Berchtesgadens ($K=24$) einer Mindestterritorienzahl $K_c=15$.

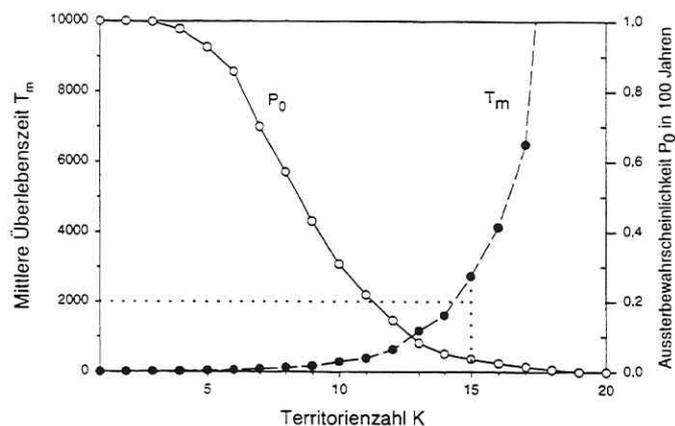


Abb. 13: Graphische Darstellung der mittleren Überlebenszeit T_m (schwarze Punkte) und des Aussterberisikos P_0 nach 100 Jahren (weiße Punkte) in Abhängigkeit von der Territorienzahl K . Für Populationen, die aus mindestens 15 Territorien bestehen, liegt die mittlere Überlebenszeit T_m über 2000 Jahre und damit das Aussterberisiko in 100 Jahren unter 5%. Die Parametereinstellungen entsprechen den Werten des Standardparametersatzes aus Tab. 3 und die räumliche Anordnung der Territorien der Konfiguration aus Abb. 8. Dies gilt auch für die folgenden Untersuchungen, wenn nicht andere Parameterwerte angegeben werden.

Um das Modell auf andere Populationen und veränderte Umweltbedingungen übertragen zu können und um zu allgemeineren Aussagen zu gelangen, werden einer Reihe weiterer Analysen durchgeführt. Die Umweltbedingungen für Berchtesgaden sind bekannt, doch wie reagiert das System auf eventuelle Veränderungen der Umwelt?

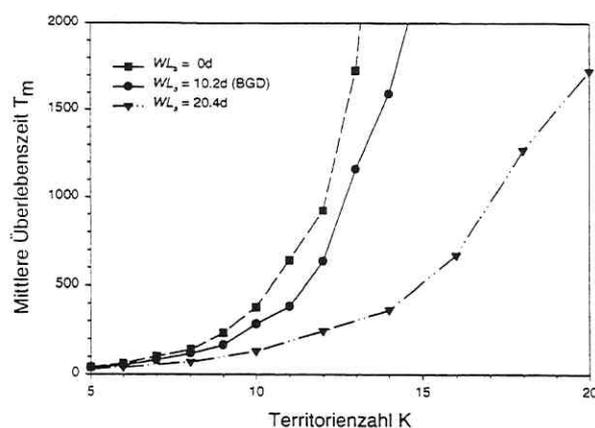


Abb. 14: Bestimmung der mittleren Überlebenszeit T_m in Abhängigkeit von der Territorienzahl K für verschieden starke Schwankungen der Winterlänge WL_s . Die schwarzen Punkte entsprechen den Bedingungen in Berchtesgaden ($WL_s=10.2d$), die Dreiecke einer Verdoppelung des Wertes ($WL_s=20.4d$). Die schwarzen Quadrate berücksichtigen nur demographisches Rauschen ($WL_s=0d$).

Zur Veranschaulichung der Wirkung der Umweltschwankungen wird die Standardabweichung der Winterlänge ($WL_s=10.2d$) einmal verdoppelt bzw. auf Null gesetzt und T_m in Abhängigkeit von K gemessen (Abb. 14). Der Einfluß der Umweltschwankungen nimmt zwar mit der Variabilität der Winterlänge WL_s zu, d.h. je größer die Schwankungen sind, desto mehr Habitatfläche ist nötig, um die Überlebensfähigkeit der Population zu gewährleisten, doch scheint die Stärke des Umweltrauschens für die Population im Kernuntersuchungsgebiet ($WL_s=10.2d$) nicht besonders ausgeprägt zu sein. Denn betrachtet man die Kurve für zeitlich konstante Umweltbedingungen ($WL_s=0d$), bei der nur noch das demographische Rauschen wirksam ist, so reichen in diesem Fall 14 Territorien aus, um den Schwellenwert $T_m=2000$ Jahre zu überschreiten. Dies entspricht gerade einem Territorium weniger als mit Umweltrauschen. Bei 14 Territorien beträgt die mittlere Individuenzahl ca. 70. Da die Lehrmeinung davon ausgeht, daß die demographische Stochastizität nur bei sehr kleinen Individuenzahlen zum Tragen kommt (vgl. Boyce 1992), erscheint es auf den ersten Blick ungewöhnlich, daß die demographische Stochastizität hier noch so durchschlägt. Demographisches Rauschen beruht auf den Effekt kleiner Zahlen und normalerweise auf der zufälligen Abfolge von Geburts- und Sterbeprozessen. Im Falle des Murmeltiermodells sind z.B. die Geburtsprozesse auf die territorialen Tiere begrenzt, die eine Reproduktionseinheit bilden. Die Reproduktionseinheiten sind wiederum durch die Zahl der verfügbaren Territorien beschränkt. Die ist bei 14

Territorien genügend klein. Auch andere zufällige Prozesse wie z.B. die Wiederbesiedlung wirken nur auf die Reproduktionseinheiten. Man könnte deswegen von einem „territorialem“ Rauschen sprechen.

Gilpin (1987) zeigte, daß räumliche Heterogenität ebenfalls mittels stochastischer Effekte die Persistenz eines Systems beeinflussen kann. Um einen solchen eventuellen Effekt für das Murmeltiersystem nachzuweisen, wird die Standardabweichung der Habitatqualität Q_s , die angibt, wie weit sich die einzelnen Territorien in ihren Ausaperungszeitpunkten voneinander unterscheiden, ebenfalls um 100% vom Standardwert ($Q_s = 8.4d$) variiert (Abb. 15). Dabei bedeutet $Q_s = 0d$, daß der Winter auf allen Territorien gleich lang andauert. Der Effekt ist ähnlich dem des Umweltrauschens (vgl. Abb. 14). Mit Zunahme der Qualitätsunterschiede zwischen den einzelnen Territorien nimmt T_m ab. Jedoch läßt sich auch hier sagen, daß Veränderungen der räumlichen Heterogenität unter den gegebenen Bedingungen einen geringen Einfluß auf die Populationsdynamik haben.

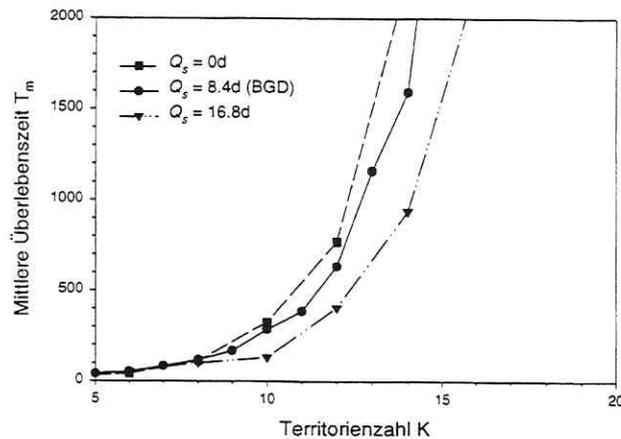


Abb. 15: Die mittlere Überlebenszeit T_m in Abhängigkeit von der Territorienzahl K für unterschiedliche räumliche Heterogenitäten, d.h. die Schwankungsbreite der Qualität der Territorien Q_s ist verändert. Die schwarzen Punkte entsprechen den Umweltbedingungen in Berchtesgaden ($Q_s = 8.4d$); die Dreiecke stehen für eine Verdoppelung des Wertes ($Q_s = 16.8d$). Die Quadrate zeichnen den Fall, in dem die Qualität in allen Territorien gleich ist ($Q_s = 0d$).

Bisher bezog sich die Risikoanalyse nur auf die Population innerhalb des Kernuntersuchungsgebiets in Berchtesgaden, wo die Territorien zwischen 1100 m und 1480 m ü. M. liegen (Frey-Roos 1998). Murmeltiere kommen jedoch im Gesamtuntersuchungsgebiet bis 2000 m ü. M. und im gesamten Alpenraum bis 3200 m ü. M. vor (Forster 1975). Um Aussagen über das Aussterberisiko von Populationen, die in höher gelegenen Gebieten vorkommen, machen zu können, muß ein Zusammenhang zwischen dem Einfluß der Höhe und der damit verbundenen Umweltveränderung hergestellt werden. Nach der Definition der sog. "Standard-Atmosphäre" nimmt die Temperatur pro 100 m Höhendifferenz durchschnittlich um 0.6°C ab. Das erlaubt die Annahme, daß die Winterhärte bzw. der Beginn der Schneeschmelze in höheren Lagen im Mittel zunimmt bzw. später einsetzt. Im Modell lassen sich verschiedene Höhenlagen über die mittlere Winterlänge WL_{mean} simulieren. Um den qualitativen Effekt der veränderten Umweltbedingungen aufgrund der Höhe auf die Persistenz der Population zu bestimmen, wird T_m für verschiedene WL_{mean} berechnet (Abb. 16). Je härter die Winterbedingungen sind, desto mehr Territorien werden

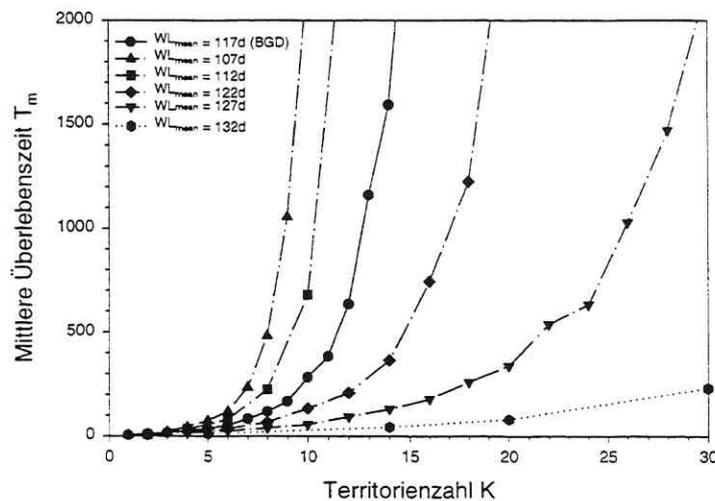


Abb. 16: Einfluß der Winterhärte auf den Zusammenhang zwischen mittlerer Überlebenszeit T_m und Habitatkapazität K . Die Winterhärte wird über die mittlere Winterlänge WL_{mean} verändert. Kürzere Winterlängen entsprechen günstigeren Überwinterungsbedingungen und damit einer niedrigeren Wintersterblichkeit. Die schwarzen Punkte entsprechen den Umweltbedingungen in Berchtesgaden.

benötigt, um das langfristige Überleben einer Population zu garantieren. Der positive Effekt einer Habitatvergrößerung schwächt sich jedoch immer mehr ab, je härter die Winterbedingungen werden (Abb. 16). Laut Modellaussage scheint eine mittlere Winterlänge WL_{mean} von 127 Tagen einen Grenzwert für langfristig lebensfähige Murmeltierpopulationen darzustellen (Abb. 17). Oberhalb dieses Wertes sind die Umweltbedingungen so schlecht, daß nur unter erheblichem Aufwand, d.h. mit großen Habitaterweiterungen ein Aussterberisiko von unter 5% in den nächsten 100 Jahren erreicht werden kann.

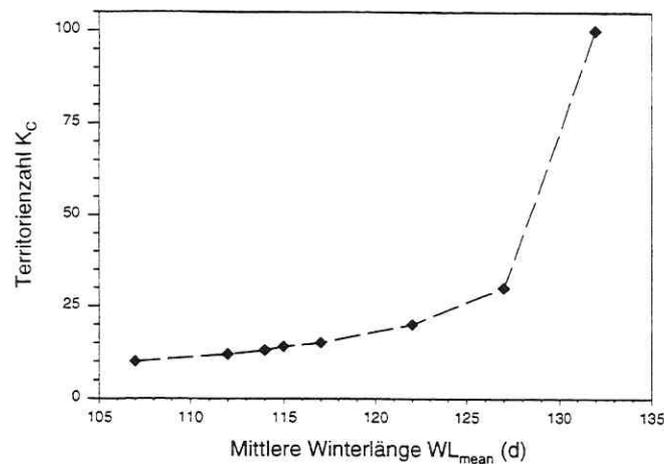


Abb. 17: Bestimmung der Territorienzahl K_C in Abhängigkeit von der mittleren Winterlänge WL_{mean} . Das Aussterberisiko (innerhalb 100 Jahren) einer Population, die aus mindestens K_C Territorien besteht, liegt unterhalb von 5%.

Der Grund, warum das Aussterberisiko mit der Winterhärte zunimmt, liegt in der erhöhten individuellen Wintersterblichkeit, wodurch die mittlere Populationsgröße absinkt (Abb. 18), das wiederum erhöht die Gefahr des Aussterbens aufgrund der demographischen Zufallseinflüsse (Wissel 1989). Hinzu kommt, daß gerade in dieser Situation, wenn aufgrund des Aussterbens einzelner Gruppen der Bedarf an Abwanderern für die Wiederbesiedlung unbelegter Territorien am größten ist, die Zahl der Abwanderern ebenfalls verringert ist. Kommen laut Modell unter normalen Bedingungen noch durchschnittlich fünf Abwanderer auf vier freie Stellen. Mit zunehmender Verschlechterung der Winterbedingungen beginnt sich das Verhältnis umzukehren, d.h. bei der Simulation von sehr langen Wintern überwiegt die Zahl der freien Stellen die Zahl der Abwanderer. Es kommt somit zu einer sich selbst

verstärkenden Erhöhung des Aussterberisikos der Gesamtpopulation, wie sie typisch für eine Metapopulation ist (Frank *et al.* 1994).

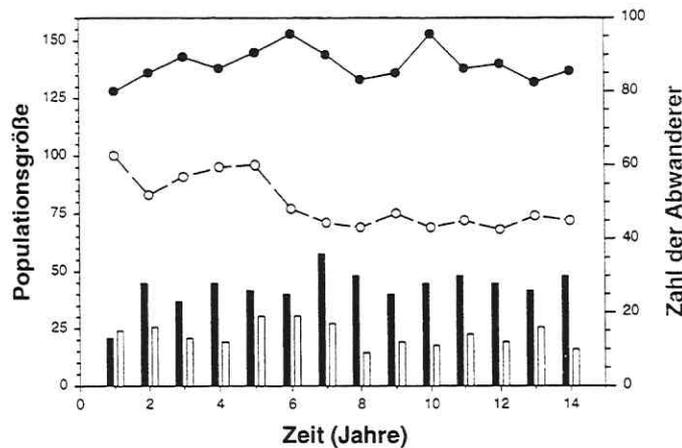


Abb. 18: Vergleich zweier Populationsdynamiken (Punkte) und der pro Jahr erzeugten Abwanderer (Balken) unter unterschiedlichen Umweltbedingungen bei gleicher Lebensraumkapazität, d.h. verfügbarer Anzahl an Territorien ($K=22$). Schwarz steht für normale Umweltbedingungen ($WL_{mean}=117d$), weiß für schlechte Umweltbedingungen ($WL_{mean}=127d$). Unter schlechten Umweltbedingungen ist nicht nur die mittlere Individuenzahl, sondern auch die Zahl der Abwanderer abgesenkt. Beides führt zur einer Erhöhung des Aussterberisikos.

IV.2.2 Bewertung möglicher Managementmaßnahmen

Neben der Beurteilung des augenblicklichen Zustands einer Population gehört zu einer PVA die Bewertung von möglichen Managementmaßnahmen, die das Überleben einer Population sowohl positiv als auch negativ beeinflussen können. Auch wird immer wieder beklagt, daß Risikoprognosen mögliche zukünftige Veränderungen der Habitatqualität bzw. -quantität nicht berücksichtigen (Beissinger & Westphal 1998). In diesem Abschnitt soll ein Beispiel gegeben werden, wie diese beiden Punkte in einer PVA berücksichtigt werden können.

Betrachtet man Abb. 16, so fällt auf, daß für die Situation in Berchtesgaden ($WL_{mean} = 117d$, $WL_s = 10.2d$) die Kurve der Überlebenszeiten am linken Rand liegt und exponentiell ansteigt. Das ist ein Hinweis, daß die Umweltbedingungen im Untersuchungsgebiet sehr günstig sind. Die Murmeltierpopulationen kommen dort vor allem auf Almflächen unterhalb der Waldgrenze vor, für die Pflegemaßnahmen nötig sind, da sie sonst mit Wald

zuwachsen. So fand Frey-Roos (1998) bei seinen Untersuchungen zum optimalen Murmeltierhabitat, daß vor allem in abgelegenen Regionen, wo die einstigen Almweiden schon längere Zeit nicht mehr geschwendet (abgebrannt) wurden, die unter der Waldgrenze liegenden Habitats mehr und mehr verbuschen oder verkrauten. Dies hatte zur Konsequenz, daß Territorien, die in solchen Bereichen lagen, von den Murmeltieren aufgegeben und nicht wiederbesiedelt wurden.

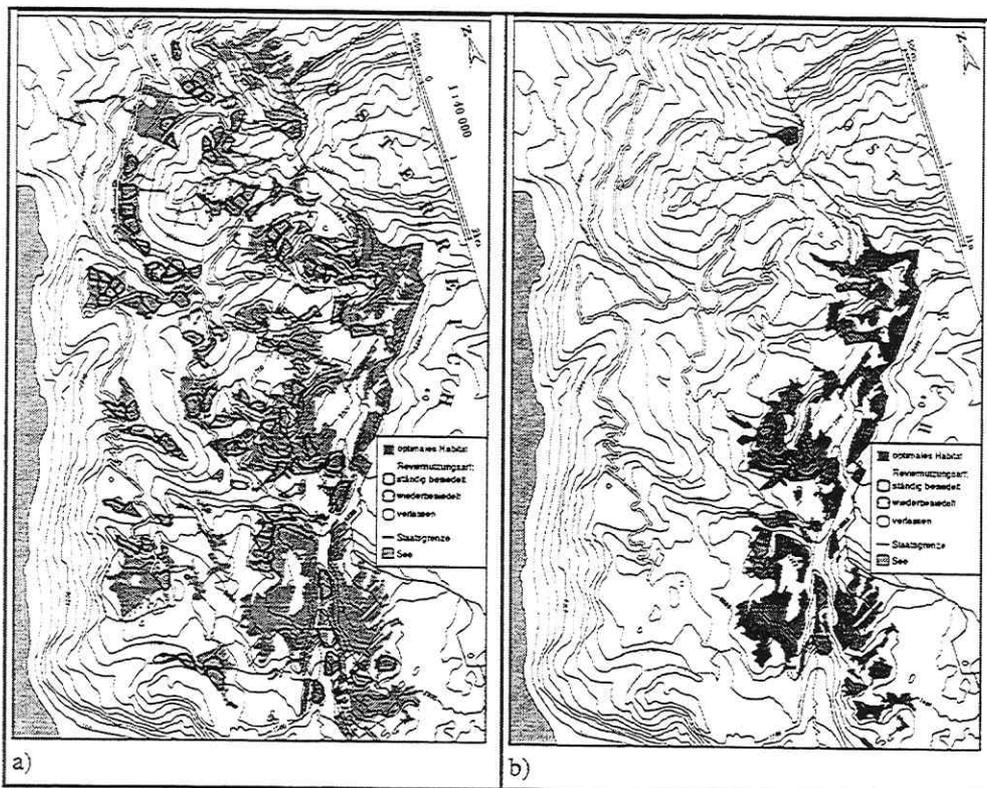


Abb. 19: Potentielles Murmeltierhabitat und Verteilung der Territorien. a) Aktuelle Situation in Berchtesgaden. b) Szenario mit geändertem Management: Die Almweiden als potentielles Murmeltierhabitat fallen aufgrund der Waldsukzession weg, so daß Territorien nur noch oberhalb der Baumgrenze vorkommen (F. Frey-Roos, unveröffentlicht).

Um die Auswirkungen eines veränderten Managements auf die Überlebensfähigkeit der Murmeltierpopulation zu untersuchen, wird folgendes Szenario durchgespielt. Es wird angenommen, daß die Almflächen sich selbst überlassen und nicht mehr gerodet werden, d.h. die Waldsukzession setzt ein und diese Flächen fallen als geeignetes Murmeltierhabitat weg. Dazu wird eine Verbreitungskarte, die auf einer Modellierung des optimalen Habitats in einem geographischen Informationssystem (GIS) beruht (Frey-Roos 1998), so manipuliert, daß potentielles Murmeltierhabitat nur noch oberhalb der Waldgrenze vorkommt (Abb. 19).

Die Zahl der verfügbaren Territorien hätte sich nach heutigem Stand von über 50 auf ca. 20 reduziert, was eine drastische Absenkung der mittleren Überlebenszeit zur Folge hätte (vgl. Abb. 13). Damit liegt die Population zwar noch oberhalb der Mindestterritorienzahl K_C von 15 Territorien und somit noch unterhalb eines 5%igen Aussterberisikos in den nächsten 100 Jahren. Doch neben der Verringerung der Habitatfläche aufgrund der Waldsukzession hätte auch die Qualität der Territorien abgenommen, wenn wie bisher angenommen die Winterhärte in höheren Lagen wirklich zunimmt. Da der quantitative Zusammenhang zwischen Höhenlage und deren Wirkung auf die Wintersterblichkeit der Murmeltiere bisher nicht untersucht wurde, ist nur eine qualitative Abschätzung des Aussterberisikos möglich. Ein Blick auf Abb. 16 läßt jedoch ein erheblich gestiegenes Aussterberisiko vermuten.

IV.3 Weitere Untersuchungen

IV.3.1 Immigration

Ermittelt man für die Population im Kernuntersuchungsgebiet das Verhältnis der Zahl der freien territorialen Positionen zur Zahl der Abwanderer, dann erhält man einen Mittelwert von 0.77 ($s = 0.05$). Das entspricht ungefähr vier freien Stellen auf fünf Abwanderer, d.h. im Mittel gibt es einen Überschuß an Abwanderern, die nicht im Kernuntersuchungsgebiet ansiedeln können. Im Gegensatz dazu beträgt das Verhältnis 1.13 ($s = 0.21$) für härtere Winterbedingungen ($WL_{\text{mean}} = 127\text{d}$), wie sie in höheren Lagen zu erwarten sind. Das bedeutet im Schnitt werden mehr α -Positionen frei als Abwanderer vorhanden sind. An sich ist eine solche Population ohne Zuwanderung langfristig nicht lebensfähig, allerdings muß beachtet werden, daß die freien α -Positionen nicht nur von Abwanderern, sondern auch durch residente, subdominante Tiere eingenommen werden können. Wie bereits erwähnt, wird für die Territorien oberhalb der Baumgrenze eine höhere Wintersterblichkeit vermutet. Das führt zur Frage, ob hier vielleicht eine „source-sink“-Situation vorliegt, in der die Territorien oberhalb der Waldgrenze („sinks“) ohne die Zuwanderung aus den tiefer gelegenen Territorien („source“) nicht lebensfähig wären (vgl. Hanski & Simberloff 1997). Unter solchen Bedingungen hätten eine Landschaftsveränderung aufgrund der Waldsukzession fatale Folgen für die Murmeltierpopulation.

Wie wichtig ist nun die Zuwanderung von Tieren für die Überlebenschancen einer Murmeltierpopulation? Um den Einfluß der Immigration auf T_m zu überprüfen, wird das Modell um eine Regel erweitert, die die zufällige Einwanderung von Männchen und Weibchen steuert. Die Wahrscheinlichkeit P_M gibt an, wie viele Tiere pro Jahr einwandern. Sie setzt sich aus der Einwanderungswahrscheinlichkeit für Männchen und der für Weibchen zusammen, d.h. ein Männchen und Weibchen können per Zufall im selben Jahr auftauchen. $P_M = 1$ bedeutet, daß jedes Jahr ein Männchen und ein Weibchen mit hundertprozentiger Sicherheit der Population hinzugefügt werden. Im Modell erfolgt die Einwanderung im Modul *Wiederbesiedlung* nach der Bestimmung der Sommersterblichkeit der Floater, das bedeutet die Dispersalsterblichkeit der einwandernden Floater ist in P_M enthalten.

Beim Vergleich zweier Umweltszenarien zeigt es sich, daß die Immigration besonders das Aussterberisiko in der ungünstigen Umwelt verringert (Abb. 20). Was nicht überrascht, denn wie bereits festgestellt, werden unter diesen Umständen Kolonisatoren besonders benötigt. Vergleicht man den Einfluß der Immigration auf die Mindestterritorienzahl K_C , die ein Aussterberisiko von maximal 5% garantiert, erkennt man, daß bei einer

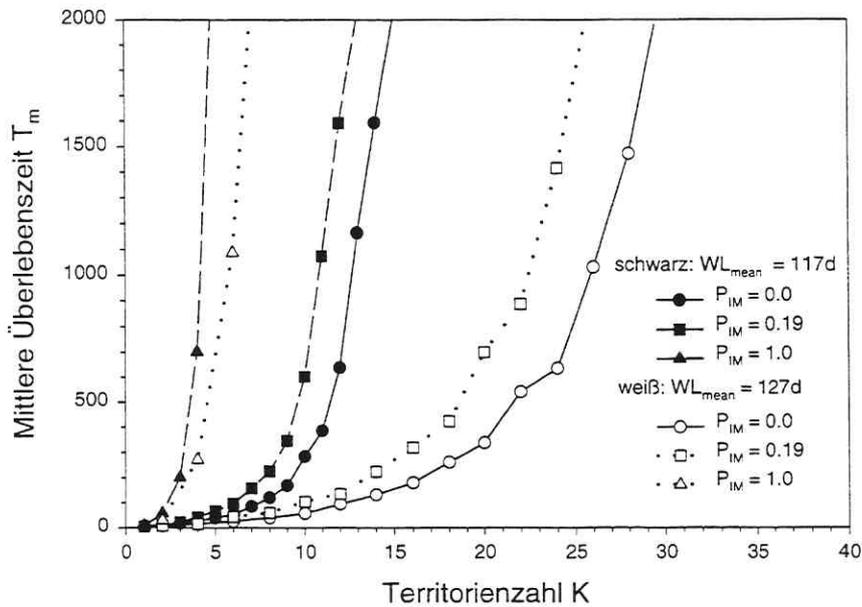


Abb. 20: Effekt der Immigration auf die mittlere Überlebenszeit T_m in Abhängigkeit von der Territorienzahl K für normale ($WL_{\text{mean}}=117\text{d}$) und schlechte ($WL_{\text{mean}}=127\text{d}$) Umweltbedingungen. Eine Immigrationsrate $P_{\text{IM}}=1.0$ bedeutet, daß pro Jahr sowohl ein Weibchen als auch ein Männchen zuwandern. $P_{\text{IM}}=0.19$ entspricht ungefähr der durchschnittliche Zuwanderung eines Pärchens alle 5 Jahre.

Erhöhung der Einwanderungsrate die beiden Kurven für verschiedene Umweltszenarien abfallen und sich annähern (Abb. 21). Populationen, die aus weniger als fünf bzw. sechs Territorien bestehen, sind trotz jährlicher Zuwanderung eines Pärchens nicht langfristig lebensfähig. Weiter läßt sich erkennen, daß eine Population – bestehend aus 20 Territorien – unter härteren winterlichen Bedingungen, wie sie oberhalb der Waldgrenze zu erwarten wären, eine Einwanderungsrate $P_{\text{IM}} = 0.4$ benötigt, um langfristig überleben zu können, d.h. durchschnittlich muß ein Pärchen alle 2.5 Jahre zuwandern. Nach obiger Definition ist eine solche Population als „sink“ zu betrachten, da sie ohne Zuwanderung nicht langfristig lebensfähig ist.

Anzeichen, daß eine solche Situation in Berchtesgaden besteht, liefern auch telemetrische Daten aus dem Kernuntersuchungsgebiet abgewandelter Murmeltiere, die oberhalb der Waldgrenze verfolgt wurden. Im Kernuntersuchungsgebiet beträgt die Wahrscheinlichkeit mittels „far-dispersal“ eine freie territoriale Position einzunehmen nur ca. 20%. Oberhalb

erhöht sich die Chance für Floater jedoch auf über 50%, was darauf schließen läßt, daß dort mehr freie Stellen aufgrund einer größeren Wintermortalität verfügbar sind.

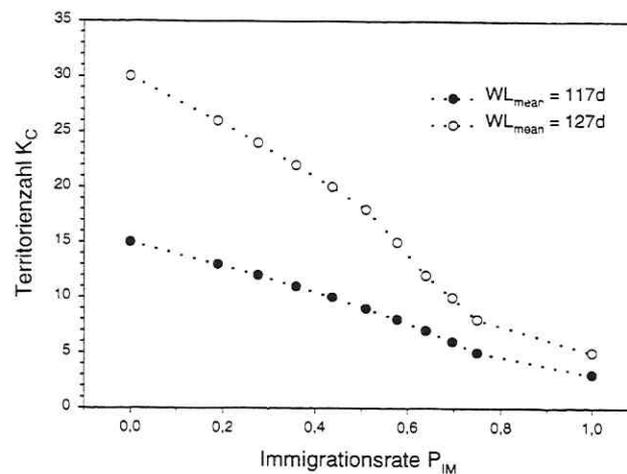


Abb. 21: Die Mindestterritorienzahl K_C , die benötigt wird, damit das Aussterberisiko einer Population in den nächsten 100 Jahren unterhalb von 5% liegt, in Abhängigkeit der Immigrationsrate P_{IM} für normale ($WL_{mean}=117d$) und schlechte ($WL_{mean}=127d$) Umweltbedingungen.

IV.3.2 Metapopulation

Im oberen Abschnitt wurde bereits eine besondere Form der Metapopulation angesprochen - die „source-sink“-Konstellation. In diesem Abschnitt soll auf weitere Aspekte des Murremodell als Metapopulation eingegangen werden. Im Modell ist die Metapopulation auf zwei Ebenen verwirklicht. Einmal auf der lokalen Ebene, in der einzelne Territorien über Nachbarschaftsbeziehungen zu einem Cluster vernetzt sind, worin Tiere ohne Risiko innerhalb eines Radius von 500 m zwischen einzelnen Territorien wechseln können („near-dispersal“). Innerhalb eines solchen Clusters sind lokale Extinktionen und Wiederbesiedlungen möglich und zugleich ist die Dynamik der einzelnen sozialen Verbände teilweise entkoppelt, womit die notwendigen Attribute einer Metapopulation erfüllt sind (vgl. Reich & Grimm 1996, Hanski & Simberloff 1997). Verschiedene Cluster von lokalen Metapopulationen bilden eine regionale Metapopulation. Die Abstände der einzelnen Cluster ist größer

als 500 m, so daß nur abgewanderte Tiere, sprich „echte“ Floater, zwischen den Clustern wandern können. Auf dieser Ebene ist das Modell nicht mehr räumlich explizit, weil die Floater jedes Cluster erreichen können. Murmeltiere können Wanderstrecken bis zu 25 km zurücklegen, jedoch erfolgen diese Wanderungen nicht geradlinig (Frey-Roos 1998). Damit beschränkt sich die Fläche, die mit dem Modell beschrieben werden kann, auf mehrere Quadratkilometer.

In der Sensitivitätsanalyse fiel schon auf, daß die Parameter, die die Wiederbesiedlung betreffen, keinen großen Einfluß auf die Überlebenszeiten haben. Die Umweltbedingungen sind so günstig, daß die lokalen Aussterbeereignisse durch die große Anzahl an potentiellen Kolonisatoren ausgeglichen werden.

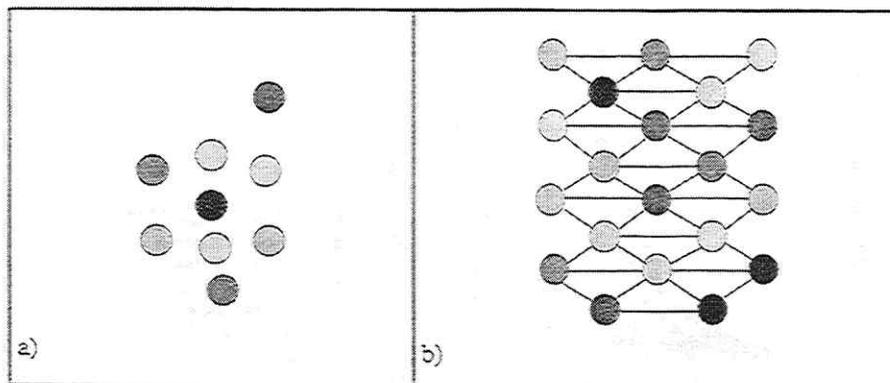


Abb. 22: a) Räumliche Konfiguration einer stark fragmentierten Population. Alle Territorien sind mehr als 500 m von einander entfernt, so daß die Murmeltieren nur mittels „*far-dispersal*“ zwischen den Territorien wechseln können. b) Optimal vernetztes Cluster von Territorien, in dem sich die Murmeltiere nur mittels „*near-dispersal*“ bewegen.

Gilpin (1987) wies darauf hin, daß auch die räumliche Anordnung der einzelnen Subpopulationen die Überlebensfähigkeit einer Metapopulation beeinflussen kann. Das warf die Frage auf, wie sich unterschiedliche räumliche Anordnungen im Murmeltiermodell auswirken? Dazu wird einmal der Fall betrachtet, daß alle Territorien isoliert sind und keine Nachbarschaftsbeziehungen zu anderen Territorien bestehen, d.h. alle Territorien können nur mittels „*far-dispersal*“ erreicht werden ($P_N = 0$). Dies entspricht der räumlichen Konfiguration in Abb. 22a, während der zweite Fall die Konfiguration in Abb. 22b wiedergibt. Hier wird ein zusammenhängendes Cluster betrachtet, in dem nur „*near-dispersal*“ möglich ist ($P_F = 0$). Für beide Fälle wird die Abhängigkeit der Überlebenszeit T_m von der Habitatkapazität K aufgenommen und mit dem Normalfall verglichen (Abb. 23). Unter den in Berchtesgaden herrschenden Umweltbedingungen ist kaum ein Unterschied zwischen „*far-dispersal*“ und „*near-*

dispersal“ zu erkennen. Das Aussterberisiko erhöht sich unwesentlich, wenn nur eine der beiden Dispersalformen zugelassen wird. Daß das „*far-dispersal*“ etwas schlechter abschneidet als das „*near-dispersal*“ liegt an dem zusätzlichen Mortalitätsrisiko der Floater. Weiter läßt sich aus Abb. 23 für Berchtesgaden ablesen, daß ein Cluster bestehend aus mindestens 18 Territorien im Kernuntersuchungsgebiet isoliert, d.h. ohne „*far-dispersal*“, fortauern könnte.

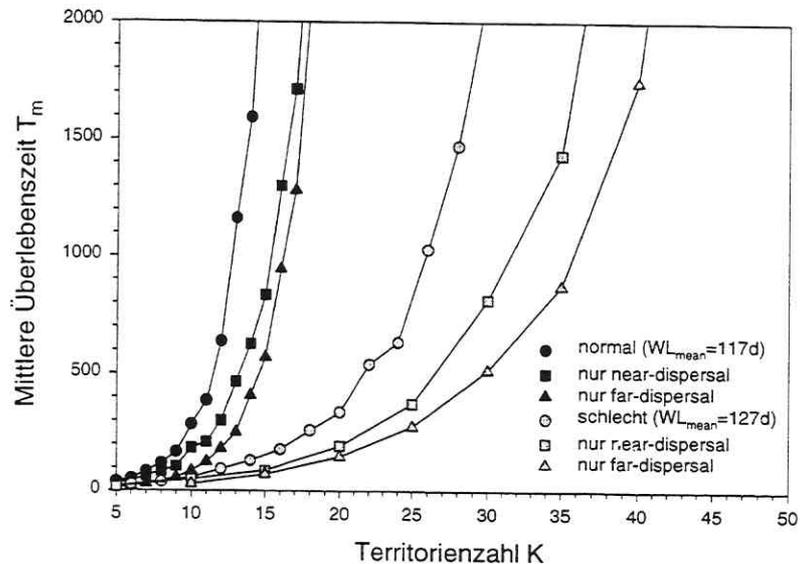


Abb. 23: Effekt der verschiedenen Dispersalformen auf die mittlere Überlebenszeit T_m in Abhängigkeit von der Territorienzahl K für normale ($WL_{\text{mean}}=117\text{d}$) und schlechte ($WL_{\text{mean}}=127\text{d}$) Umweltbedingungen.

Sobald sich die Umweltbedingungen verschlechtern, gewinnen die einzelnen Dispersalformen an Bedeutung und die Sensitivität der einzelnen Wiederbesiedlungsparameter nimmt zu (Tab. 5). Mit ansteigender Winterhärte erhöht sich die Wintermortalität der Murmeltiere und infolgedessen erhöht sich auch die Wahrscheinlichkeit lokaler Extinktionen. Damit gewinnt die Kolonisation, sprich die Wiederbesiedlung der frei gewordenen Territorien für die Überlebensfähigkeit einer Population an Bedeutung (Frank *et al.* 1994). Ohne „*far-dispersal*“ müßte ein Cluster aus 40 Territorien bestehen, das entspricht einer Erhöhung der Mindestterritorienzahl K_C um 30%, um isoliert fortbestehen zu können. Daraus folgt, daß je schlechter die Umweltbedingungen sind und je kleiner die Territoriencluster werden, desto wichtiger wird das „*far-dispersal*“ und desto entscheidender die Dispersalmortalität.

Tab. 4: Ergebnisse unterschiedlicher Sensitivitätsanalysen der Dispersalparameter. SI(1) entspricht den Werten aus Tab. 1, während SI(2) die Sensitivitäten der Dispersalparameter unter schlechten ($WL_{\text{mean}}=127\text{d}$) Umweltbedingungen angibt. Unter SI'(1) werden die Sensitivitäten der Dispersalparameter unter normalen ($WL_{\text{mean}}=117\text{d}$) Umweltbedingungen aufgeführt, dabei sind allerdings alle Patches isoliert, so daß ein Austausch der Individuen nur mittels *far-dispersal* stattfindet. SI'(2) ist analog zu SI'(1), wobei schlechte Umweltbedingungen berücksichtigt wurden.

Prozeß/Parameter	Bedeutung des Parameters	SI(1)	SI'(1)	SI(2)	SI'(2)
<u>Wiederbesiedlung</u>					
P_N	Wahrscheinlichkeit, daß ein Territorium aus der Nachbarschaft besetzt wird	3.41		6.01	
P_{fs}	Sommertiermortalität der Floater	1.43	2.17	2.64	9.59
P_F	Wahrscheinlichkeit, daß ein Territorium durch einen Floater besetzt wird	0.97	1.91	1.53	12.57

IV.3.3 Konspezifische Anziehung

In den meisten PVA-Modellen wird das Geschlecht vernachlässigt und es wird nur der weibliche Anteil der Population modelliert (z.B. Shaffer 1983, Verboom *et al.* 1991, Lamberson *et al.* 1994, Akçakaya *et al.* 1995, Wiegand *et al.* 1998). Aus der Theorie ist jedoch bekannt, daß sowohl die Wachstumsrate einer Population (Lande 1987) als auch die Extinktionsrate (Verboom *et al.* 1991, Wissel *et al.* 1994) entscheidend von den Annahmen über das Paarungssystem oder von der Berücksichtigung beider Geschlechter abhängen kann. Verboom (1996) gibt ein Beispiel für eine Metapopulation von Dachsen (*Meles meles*), in der sich die Kolonisierungsrate und damit auch die Überlebenswahrscheinlichkeit der Population verschlechtert, wenn sowohl Weibchen als auch Männchen berücksichtigt werden.

Im Murremodell ist eine sehr vorsichtige Annahme realisiert, der zufolge die Wiederbesiedlung der Territorien willkürlich erfolgt, d.h. freie Territorien und Territorien, in denen bereits ein Paarungspartner sitzt, werden gleich behandelt. Verschiedene Verhaltensformen können aber die Territorienauswahl bzw. -suche eines wandernden Murre beeinflussten. So können sich Tiere z.B. an akustischen Signalen oder Duftmarkierungen orientieren und dadurch Territorien mit Paarungspartnern gezielt aufsuchen. Das bevorzugte Aufsuchen von Territorien, die bereits mit Artgenossen besetzt sind, wird im Englischen

„*conspecific attraction*“ genannt. Um den Effekt der konspezifischen Anziehung auf das Extinktionsrisiko zu verdeutlichen, wird der Prozeß *Wiederbesiedlung* des PVA-Modells modifiziert und mit dem ursprünglichen Modell verglichen. Dazu wird eine Regel eingeführt, die die Wiederbesiedlung von freien territorialen Positionen neben einem territorialen Paarungspartner bevorrechtigt behandelt. So werden erst die Territorien mit einer einzelnen freien territorialen Position besetzt, bevor die Territorien mit zwei freien Positionen besiedelt werden. Die beiden Modellversionen werden wieder in zwei verschiedenen Szenarien verglichen, wobei sowohl normale ($WL_{\text{mean}} = 117\text{d}$) als auch schlechte ($WL_{\text{mean}} = 127\text{d}$) Umweltbedingungen simuliert werden (Abb. 22). In beiden Fällen unterscheiden sich die Ergeb-

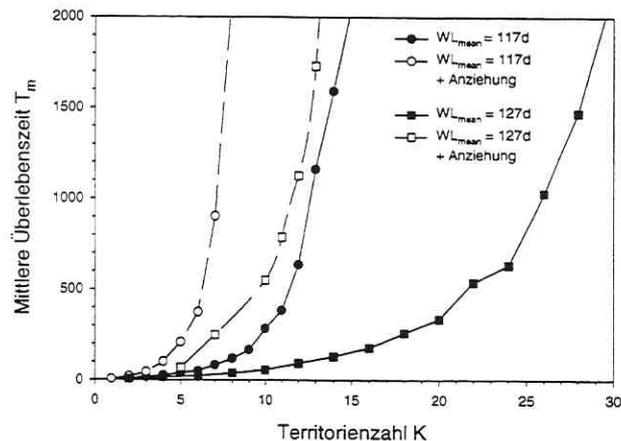


Abb. 24: Einfluß der konspezifischen Anziehung auf das Aussterberisiko. Die mittlere Überlebenszeit T_m ist gegen die Territorienzahl K für normale ($WL_{\text{mean}}=117\text{d}$) und schlechte ($WL_{\text{mean}}=127\text{d}$) Umweltbedingungen aufgetragen. Schwarz repräsentiert den Normalfall, d.h. die Wiederbesiedlung der freien territorialen Positionen erfolgt gleichwahrscheinlich. Weiß steht für eine bevorzugte Besiedlung der Territorien, in denen bereits ein Paarungspartner sitzt.

nisse der Risikoprognose enorm und die Mindestterritorienzahl K_C würde sich mindestens halbieren, wenn es den Murmeltieren möglich wäre, Paarungspartner über größere Distanzen auf sich aufmerksam zu machen. Die Erklärung für diesen frappierenden Unterschied ist recht einfach. Durch die konspezifische Anziehung werden die abgewanderten Murmeltiere zielgerichtet und effektiver auf die frei gewordenen α -Stellen verteilt, so daß die Zahl der Wiederbesiedlungen durch reproduktionsfähige Pärchen höher ist als im Fall ohne Anziehung. Daß dieser Effekt für die schlechten Umweltbedingungen noch stärker ist, liegt daran, daß hier, wie bereits besprochen, aufgrund der größeren Wintersterblichkeit die Kolonisation

ausgestorbener Territorien noch wichtiger ist. Unter diesen Bedingungen werden aber auch mehr Territorien benötigt, um das Aussterberisiko zu verringern. Besteht die Population jedoch aus einer großen Zahl an Territorien, dann verkleinert sich ohne konspezifische Anziehung bei kleinen Individuenzahlen die Wahrscheinlichkeit für das Zusammentreffen eines Männchens und eines Weibchens im selben Territorium. Mittels konspezifischer Anziehung wird dieser negative Zerstreuungseffekt aufgehoben.

Für die Murmeltiere liegt die Wahrheit sicherlich irgendwo zwischen den beiden Extremen, denn Tiere, die in Gegenden wanderten, wo bereits früher ein anderes vorbeizog, benutzten wenigstens in einzelnen Abschnitten dieselben Wanderrouten und vielfach die selben Übernachtungslöcher (Frey-Roos 1998). Finden sie ein freies Territorium, dann können sie mittels Pfeifen auf sich aufmerksam machen und einen möglichen Paarungspartner in der Umgebung anlocken. Bleibt ihr Werben allerdings erfolglos, wandern sie nach wenigen Tagen weiter.

IV.3.4 Sozialverhalten

Die Berücksichtigung des Sozialverhaltens in einem Modell kann die Ergebnisse einer Risikoprognose entscheidend verändern (Caro & Durant 1995, Harcourt 1995), dabei ist die Wirkungsweise des Sozialverhaltens oft unklar. Im vorliegenden Modell wird angenommen, daß nur für die territorialen Murmeltiere ein positiver Effekt des Sozialverhaltens besteht. Ihre Wintersterblichkeit wird durch die Zahl der anwesenden Jährlinge und subdominanten Tiere unabhängig von den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der überwinternden Gruppe verringert. Arnold (1993) konnte jedoch zeigen, daß in Gruppen mit Juvenilen die Anwesenheit verwandter, subdominanter, erwachsener Murmeltiere im Winterbau einen signifikanten positiven Effekt auf die Überlebensraten aller Gruppenmitglieder hatte. Der gleiche Effekt wurde auch für verwandte Jährlinge gefunden, erreichte jedoch keine statistische Signifikanz. Um den Effekt der Sozialität auf T_m zu bestimmen, werden drei verschiedene Modellvarianten untersucht: (1) Es wird angenommen, daß nur Jährlinge und Subdominante, die mit den territorialen Tieren verwandt sind, diesen beim Aufheizen des Winterbaus helfen. (2) In der zweiten Variante haben nur adulte, subdominante Tiere einen positiven Effekt auf die Wintersterblichkeit der territorialen Tiere, dabei bleibt das Verwandtschaftsverhältnis unberücksichtigt. (3) Auf den positiven Sozialitätseffekt wird ganz verzichtet. In jedem der drei Modellvarianten gelten andere Auswahlkriterien, die darüber entscheiden, welche Individuen in die Variable SUB der logistischen Regressionsgleichung (Gl. (1)) eingehen.

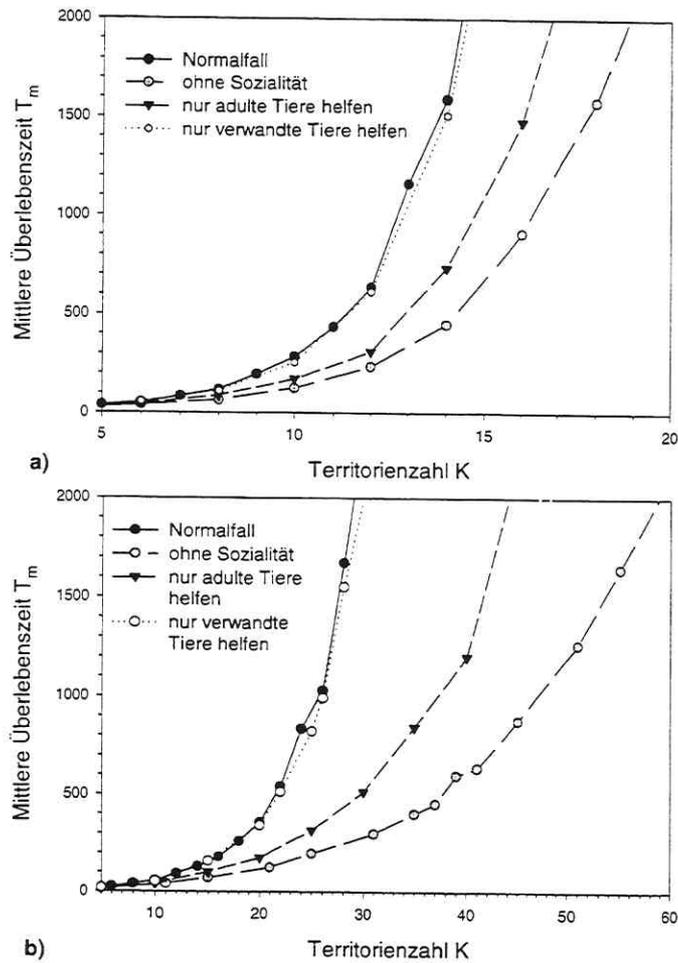


Abb. 25: Effekt des Sozialverhaltens auf den Zusammenhang von mittlerer Überlebenszeit T_m und Territorienzahl K . Die verschiedenen Modellvarianten unterscheiden sich in den Auswahlkriterien für die Tiere, deren Anwesenheit im Winterbau die Sterblichkeit der territorialen Tiere erniedrigt. a) Normale Umweltbedingungen ($WL_{\text{mean}}=117\text{d}$). b) Schlechte Winterbedingungen ($WL_{\text{mean}}=127\text{d}$).

Das Sozialverhalten hat einen beachtlichen Effekt auf die Überlebenschancen der Murmeltierpopulation, der in dieser Ausprägung nicht zu erwarten war (Abb. 25). Der Unterschied zwischen dem Standardmodell und der Modellvariante (3) ohne sozialen Effekt ist vergleichbar der Änderung der Überlebenszeiten infolge unterschiedlicher Umweltbedingungen (vgl. Abb. 16). Bleibt das Sozialverhalten unberücksichtigt, verringert sich die Überlebensfähigkeit der Population erheblich. Auch die Auswahlkriterien für die Helfer können

die Berechnung des Extinktionsrisikos stark beeinflussen. Zwar gilt das nicht für Variante (1), in der nur verwandte Subdominante berücksichtigt werden, aber für Variante (2), bei der nur adulte Tiere einen positiven Effekt haben. Für Variante (1) ist kaum ein Unterschied zu den Überlebenszeiten im Standardmodell zu erkennen, was darauf hindeutet, daß die meisten sozialen Gruppen nur aus Tieren bestehen, die entweder mit dem territorialen Männchen oder dem territorialen Weibchen verwandt sind. In der Modellvariante (2) ist der positive Effekt des Sozialverhaltens auf T_m klar reduziert und es wird ersichtlich, daß die Jährlinge einen wesentlichen Anteil an dem Sozialeffekt haben, da durch ihren Ausschluß die Zahl der Helfer stark vermindert ist.

Wie kommt es nun zu einem solch starken Effekt der Sozialität auf die Persistenz? Man könnte vermuten, daß es sich dabei um einen komplizierten und schwer verständlichen synergistischen Mechanismus handelt, aber der Hauptmechanismus ist recht einfach: Das Sozialverhalten verringert die Wintersterblichkeit der territorialen Tiere (Abb. 26) und hat, wie man in Gl. (1) erkennen kann, einen analogen Effekt zur Verbesserung der Umweltbedingungen. Ein zusätzliches, subdominantes Murmeltier im Winterbau kann die Überlebensrate eines Elterntiers um bis zu 30% verbessern und ein weiteres Tier erhöht die Überlebenschancen um fast 50% (vgl. Abb. 5). Dies gilt aber nur für sehr junge α -Tiere unter günstigen Umweltbedingungen, wenn z.B. der Winter sehr milde ist.

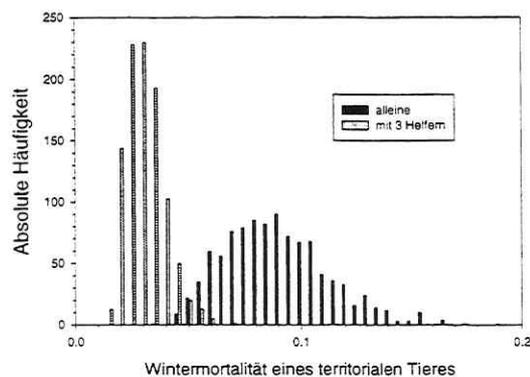


Abb. 26: Absolute Häufigkeit der individuellen Mortalitäten für 4-jährige, territoriale Murmeltiere, die alleine bzw. mit drei Helfern überwintern, d.h. im ersten Fall gibt es keinen positiven Sozialitätseffekt. Die Verteilung basiert auf einer Simulation über 1000 Jahre, in der die mittleren Winterlängen aus einer Normalverteilung ($WL_{\text{mean}}=117\text{d}$, $WL_s=10.4\text{d}$) gezogen wurden, und die jeweiligen Mortalitäten mittels Gl. (1) berechnet wurden.

Es kommt aber noch ein weiterer, positiver Effekt des Sozialverhaltens hinzu. Nimmt man die Häufigkeit der individuellen Mortalitäten, die für 4-jährige, territoriale Murmeltiere unter schwankenden Umweltbedingungen auftreten, einmal ohne Helfer und einmal mit drei Helfern auf (Abb. 26), zeigt sich, daß die Breite der Umweltschwankungen durch die Sozialität abgepuffert wird, d.h. die Varianz der Wintermortalität wird mit Sozialeffekt kleiner.

Was sich nicht aus Gl. (1) ableiten läßt, ist die relative Häufigkeit der Gruppen mit einem, zwei oder drei Helfern, weil diese Verteilung erst aus dem Zusammenspiel der verschiedenen Modellprozesse entsteht. Abb. 27 zeigt diese Verteilung sowohl für die Situation in Berchtesgaden als auch unter widrigeren Umweltbedingungen ($WL_{\text{mean}} = 127d$). Man kann erkennen, daß mehr als 70% der Gruppen mindestens ein helfendes und damit sozial wirksames Tier beinhalten. Selbst unter schlechten Umweltbedingungen beträgt der Anteil an Gruppen mit Unterstützung noch ca. 60%.

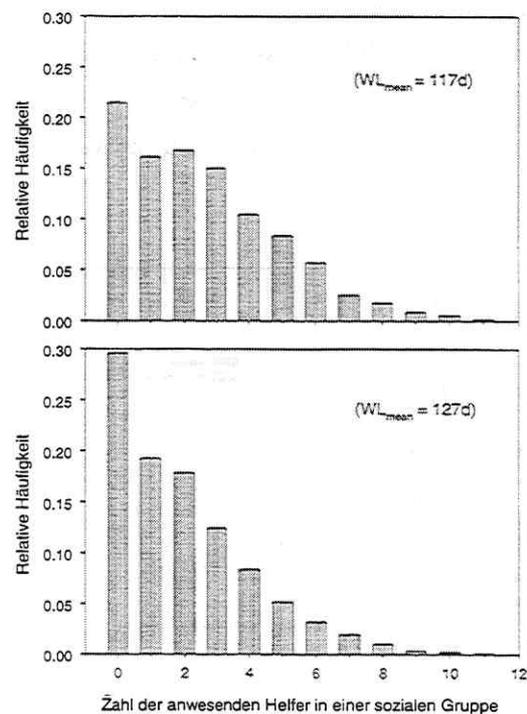


Abb. 27: Relative Häufigkeit der Anzahl an sozial wirksamen, subdominanten Murmeltieren in Überwinterungsgruppen für normale ($WL_{\text{mean}}=117d$) und schlechte ($WL_{\text{mean}}=127d$) Umweltbedingungen, die sich während einer Simulation über 1000 Jahre einstellt.

IV.3.5 Bejagung

In den nächsten beiden Abschnitten sollen zukünftige Anwendungsmöglichkeiten des Simulationsmodells kurz angerissen werden. Dabei soll es sich nicht um gezielte Untersuchungen, sondern um kleine Beispiele handeln, die zeigen sollen, wie das Modell durch einige Modifikationen bei weiteren Fragestellungen dienlich sein kann.

In der Schweiz sind die Murmeltierpopulationen in einigen Gebieten stark angewachsen, so daß dort ein gewisses Interesse besteht, die Murmeltiere wieder zur Jagd freizugeben. Dabei möchte man aber die lokalen Bestände nicht gefährden. Ohne vorherige Untersuchungen in den betroffenen Gebieten, ob dort ähnliche Bedingungen wie in Berchtesgaden bestehen, darf das Simulationsmodell und der zugehörige Parametersatz nicht einfach übertragen und zu quantitativen Aussagen herangezogen werden. Allerdings kann das Modell um eine Komponente *Jagd* erweitert werden und deren qualitativen Auswirkungen auf das Aussterberisiko analysiert werden. Da hier keine Daten über Jagdzeiten und Abschlußraten vorliegen, wird von dem einfachsten Fall ausgegangen. Jedes Jahr soll genau ein Murmeltier zum Abschluß freigegeben werden. Die Entnahme kann zu drei verschiedenen Zeitpunkten während des Simulationsablaufs geschehen: (1) Gleich nach der Überwinterung und vor der Abwanderung und Reproduktion (Jagd im Frühjahr), d.h. nur Tiere innerhalb der Territorien können ausgewählt werden. (2) Das Tier wird im Sommer nach der Reproduktion entfernt (Jagd im Sommer) und kann dabei entweder aus einem Territorium oder aus dem Floaterpool stammen. (3) Nur Tiere aus dem Floaterpool sind von der Jagd betroffen (Jagd im Herbst).

Auch hier zeigt sich, wie unterschiedlich die Risikoprognose in Abhängigkeit der verschiedenen Jagdannahmen ausfallen kann (Abb. 28). Der Abschluß von Floatern hat keine Konsequenzen, da diese Tiere am Ende des Jahres überschüssig sind und den Winter ohnehin kaum überlebt hätten. Ganz anders sieht es für die beiden Fälle aus, in denen auch Tiere innerhalb der Territorien von der Jagd betroffen sind. Der Abschluß eines territorialen Tieres gleich nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf hat den größten negativen Effekt. Der Verlust eines adulten Tieres zu diesem Zeitpunkt wirkt sich nachteilig auf die Reproduktion und damit auf die Wachstumsrate aus. Die Population muß wesentlich größer sein, um die Verluste durch die Jagd kompensieren zu können. Zwar ist im zweiten Fall die Reproduktion nicht direkt betroffen, da die Tiere erst nach der Geburt der Juvenilen geschossen werden. Doch in diesem Fall kann die soziale Struktur innerhalb eines Familienverbandes so verändert werden, daß die Überlebenschancen der territorialen Tiere wie auch deren Nachwuchs im kommenden Winter sinken.

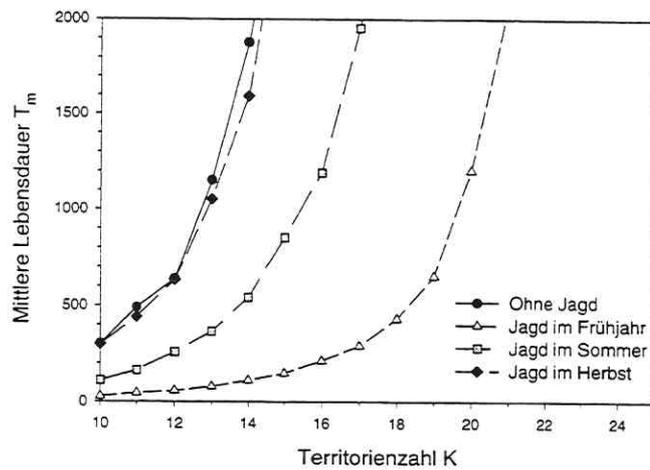


Abb. 28: Effekt verschiedener Jagdstrategien auf die mittlere Überlebenszeit T_m . Pro Jahr wird nur ein Tier geschossen. Die Entnahme kann zu drei verschiedenen Zeitpunkten während des Simulationsablaufs geschehen: (1) Gleich nach der Überwinterung und vor der Abwanderung und Reproduktion (Jagd im Frühjahr), d.h. nur Tiere innerhalb der Territorien können ausgewählt werden. (2) Das Tier wird im Sommer nach der Reproduktion geschossen (Jagd im Sommer) und kann dabei entweder aus einem Territorium oder aus dem Floaterpool stammen. (3) Nur Tiere aus dem Floaterpool sind von der Jagd betroffen (Jagd im Herbst).

Es wurde nur eine sehr einfache Jagdstrategie implementiert. Das Modell kann jedoch bei Bedarf ohne Probleme auch an ausgefeiltere Jagdstrategien angepaßt werden und deren Effekt auf den Fortbestand der Population analysieren.

IV.3.6 Wiederansiedlung

Für diesen Abschnitt gilt gleiches wie für den vorherigen Abschnitt. Hier soll nur ein zukünftiges Anwendungsbeispiel und keine ausführliche Untersuchung präsentiert werden. Bisher wurden (Wieder-)Ansiedlungsprogramme von Murmeltieren in den Alpen und Vogesen auf gut Glück durchgeführt, wobei die Erfolgsergebnisse selten dokumentiert wurden (Ramousse & Le Berre 1993). Für zukünftige Versuche könnte das Modell die Erfolgsaussichten einer Aussetzung prognostizieren. Da der Ansiedlungserfolg von verschiedenen Faktoren, wie z.B. Individuenzahl, Alter und Geschlechter- bzw. Verwandtschaftsverhältnis, abhängt, könnte das Modell helfen, die optimale Zusammensetzung einer zur Aussetzung bestimmten Gruppe zu finden. Auf die Vorbedingungen, die für eine erfolgreiche Wiederansiedlung erfüllt sein müssen, soll nicht weiter eingegangen werden, sondern es wird auf Ramousse & Le Berre (1993) verwiesen.

Im Beispiel wird davon ausgegangen, daß die Habitatkapazität groß genug ist, um eine lebensfähige Population zu unterhalten. Zu Beginn der Ansiedlung besteht das Gebiet aus 60 unbesetzten Territorien, die alle bereits einen Winterbau und Fluchtlöcher besitzen. Somit bleibt eine erhöhte Sterblichkeit aufgrund mangelnder Fluchtmöglichkeiten oder unvollständiger Winterbauten unberücksichtigt. Der Ansiedlungserfolg, gemessen als Überlebenswahrscheinlichkeit in den nächsten 100 Jahren, wird in Abhängigkeit von der Zahl der ausgesetzten Individuen sowohl für günstige als auch ungünstige Winterbedingungen dargestellt (Abb. 29). Dabei wird zwischen 2er-Gruppen, bestehend aus je einem vierjährigen Männchen bzw. Weibchen, und 4er-Gruppen, die zusätzlich zu den beiden adulten Tiere noch zwei Jährlingen besitzen, unterschieden. In Abb. 29b sind die Erfolgchancen nochmals in Abhängigkeit der Anzahl an ausgesetzten Gruppen aufbereitet.

Geht man bei der Bemessung der Ansiedlungschancen nur nach der Individuenzahl, dann ist es am besten, so viele reproduktive Tiere wie möglich freizulassen. Ist jedoch die Zahl der Gruppen der Maßstab, dann ist es vorteilhafter, größere Gruppen anzusiedeln, da einmal die Wintersterblichkeit wegen der sozialen Thermoregulation vermindert ist und zweitens die Population aufgrund der höheren Individuenzahl von Anfang an größer ist und damit ein geringeres Aussterberisiko besitzt. Der Vorteil von größeren Gruppen ist etwas stärker in einer harschen Umwelt. In einer freundlichen Umgebung reichen bereits 20 Murmeltiere aus, um einen 90% Erfolg zu garantieren. Unter schlechten Bedingungen bedarf es ca. 50 Individuen. Eine weitere Erhöhung der Individuenzahl darüber hinaus ändert die Erfolgsaussichten nur minimal.

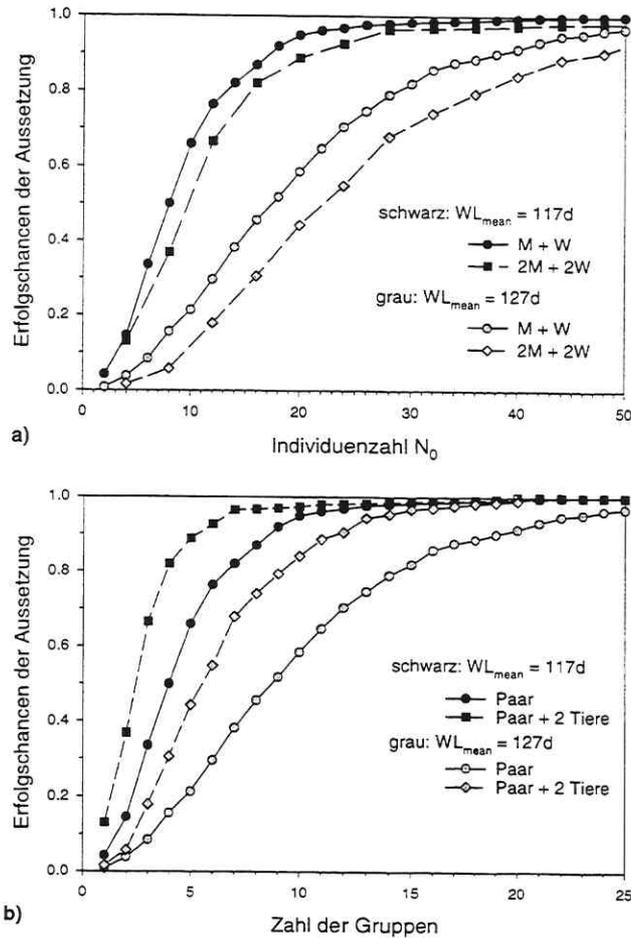


Abb. 29: a) Ansiedlungserfolg, gemessen als Überlebenswahrscheinlichkeit $1-P_0(100)$ in den nächsten 100 Jahren, dargestellt in Abhängigkeit der Zahl an ausgesetzten Individuen sowohl für normale ($WL_{\text{mean}}=117\text{d}$) als auch ungünstige ($WL_{\text{mean}}=127\text{d}$) Winterbedingungen. Dabei wird zwischen 2er-Gruppen, bestehend aus einem vierjährigen Männchen und Weibchen, und 4er-Gruppen, die zusätzlich zu den beiden adulten Tiere noch zwei Jährlingen besitzen, unterschieden. b) Analog zu a), wobei die Erfolgchancen einer Ansiedlung in Abhängigkeit der ausgesetzten Gruppen aufgetragen sind.

V Diskussion

V.1 Daten, Modellstruktur und Annahmen

Wie bereits weiter oben erwähnt, variieren die verschiedenen Simulationsmodelle, die in Gefährdungsanalysen eingesetzt werden, in ihrem Grad an Komplexität und Realismus (Beissinger & Westphal 1998). Das hier vorgestellte Populationsmodell für Murmeltiere liegt sicherlich am äußeren Rand der Komplexität, wie sie für Modelle noch zu empfehlen ist. Nur die außergewöhnlich gute Datenlage machte die Entwicklung eines Modells möglich, das sehr detailgetreu und realistisch erscheint. Gemäß Caughley (1994): „Eine gute Datenlage erlaubt sehr komplexe Modelle, allerdings ist jedes komplexe Modell basierend auf schlechten Daten zu vermeiden, da es ins Nichts führt“.

Obwohl die Feldstudie, aus der die empirischen Daten stammen (Arnold 1986, 1990a,b, 1993, 1997; Arnold & Dittami 1997; Frey-Roos 1998), als primären Zweck nicht die Durchführung einer PVA hatte, waren die Daten hervorragend für eine PVA geeignet, da sie zum einen zu den wichtigen, demographischen Prozessen gute Parameterabschätzungen zuließen, denn die Stichprobengröße für die meisten Parameter war sehr hoch. Dies ist leider für viele PVA-Modelle die Ausnahme, denn selten werden detaillierte Feldstudien mit adäquater Stichprobengröße für die Abschätzung der mittleren Lebensraten benutzt und Ursache und zeitliches Eintreffen der Sterbeereignisse bleiben oft unbekannt (Beissinger & Westphal 1998). Die Eignung der Daten für eine PVA zeigt sich zum anderen darin, daß der Erhebungszeitraum über 15 Jahre ging und somit lang genug war, damit der Einfluß der Umweltschwankungen auf die demographischen Prozesse bestimmt werden konnte. Laut einer Studie scheint die Abschätzungen der demographischen Varianzen relativ insensitive gegenüber der Länge einer Feldstudie, wohingegen verlässliche Abschätzungen der umweltbedingten Varianzen einen Zeitraum von mindestens 15 Jahren verlangt. (Sæther *et al.* 1998). Auch dies ist für viele PVA-Modelle, sofern sie überhaupt Umweltschwankungen berücksichtigen, selten erfüllt (Beissinger & Westphal 1998). Der individuenbasierte Ansatz erlaubte die direkte Übernahme vieler im Freiland gemessener Daten und gewonnener Informationen, ohne daß eine Umrechnung in abstraktere Modellparameter nötig war.

Trotz der Detailfülle besitzt das Modell eine Reihe einschränkender Annahmen. Erstens blieb die genetische Struktur der Population und ihre möglichen Effekte auf das Aussterberisiko unberücksichtigt, weil keine Informationen darüber vorlagen. In einer zukünftigen Version des Modells könnten aber ohne Probleme genetische Aspekte, beispielsweise zur

Bestimmung der effektiven Populationsgröße, eingebaut werden. Dazu müßte die Datenstruktur des Individuums nur um ein Attribut erweitert und dessen Vererbung im Prozeß *Reproduktion* geregelt werden. Zweitens ist die Realisierung des „*far-dispersal*“ nicht räumlich explizit, d.h. ein Floater kann alle Territorien gleich wahrscheinlich erreichen. Mit ca. 30% Anteil des optimalen Habitats an der Gesamtfläche (Frey-Roos 1998) liegt die Murmeltierpopulation in Berchtesgaden an der Grenze, oberhalb der die Dispersaleigenschaften weniger relevant sind (Kareiva *et al.* 1997). Bei einem Flächenanteil von mehr als 30% ist die Fragmentierung einer Landschaft so gering, daß die Abstände zwischen den einzelnen Fragmenten klein sind und der Austausch der Individuen zwischen den Fragmenten weitgehend unabhängig von den Dispersaleigenschaften erfolgt. Unter Dispersaleigenschaften wird in diesem Zusammenhang die Fähigkeit eines Individuums verstanden, sich durch die Landschaft zu bewegen und neue Habitatflächen aufzusuchen. Wie weiter oben besprochen, reicht für Berchtesgaden die vereinfachende Annahme der gleichwahrscheinlichen Erreichbarkeit aus. Bei einer Übertragung des Modells auf andere Gebiete, die stärker fragmentiert sind, mag das jedoch nicht mehr gelten. Auch das „*far-dispersal*“ räumlich explizit zu gestalten, wäre in einer erweiterten Modellversion problemlos möglich. Dazu könnte z.B. jedes Territorium eine ortsspezifische Kolonisationswahrscheinlichkeit erhalten, womit einige Territorien isolierter und schwerer zu erreichen wären. Eine andere Möglichkeit - ähnlich der Implementierung des „*near-dispersal*“ - könnte die Herkunft eines Floaters berücksichtigen und mittels eines Koordinatensystems die Erreichbarkeit der einzelnen Territorien für den Floater z.B. über einen Abstandsalgorithmus regeln.

Einschränkend sei aber zu den erwähnten Verbesserungsvorschlägen bemerkt, daß sie auf irgendeine Art von Information wie Daten oder Erfahrungen beruhen sollten. Denn für systematische Untersuchungen dieser Prozesse ohne jegliche, biologische Grundlage ist das Modell zu komplex und zu unhandlich, so daß neue und verallgemeinbare Erkenntnisse nur schwierig und mühselig zu erreichen sind. Weiterhin würde der Datenmangel auch die Prognosefähigkeit einer solchen erweiterten Modellversion schwer einschränken, denn der Ausbreitungsvorgang von Arten in fragmentierten Landschaften ist sehr komplex und kann von vielen Faktoren stark beeinflusst werden (vgl. Dunning *et al.* 1995; Kareiva *et al.* 1997).

V.2 Validierung

Durch die hier gewählte Darstellung könnte leicht der Eindruck entstehen, daß die Entwicklung und Überprüfung des Modells getrennt voneinander geschahen. Dies war jedoch nicht der Fall, sondern wie bereits an einigen Stellen angedeutet, erfolgte die Entwicklung des Modells in Rückkoppelung mit der Überprüfung und Validierung des Modells. Eventuelle Inkonsistenzen oder Abweichungen führten so zu fortlaufenden Verbesserungen und Modifikationen.

Die Notwendigkeit der Validierung von Simulationsmodellen wird immer wieder in der Literatur betont (vgl. Gentil & Blake 1981; Raphael & Marcot 1986; Laymond & Barret 1986; Bart 1995). Doch ist das oft mit unterschiedlichen Schwierigkeiten verbunden, wie z.B. Mangel an Vergleichsmöglichkeiten, so daß die Validierung von PVA-Modellen nur ungenügend ausfällt (Beissinger & Westphal 1998). Bart (1995) hat einen Richtlinienkatalog aufgestellt, wie eine mögliche Modellvalidierung aussehen könnte. In seinem Beispiel, einem Modell für den nordamerikanischen Fleckenkauz (*Strix occidentalis caurina*), verzichtet er jedoch selber auf die Darstellung der Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse und der geforderten Validierungsschritte. Für das hier vorgestellte Simulationsmodell wurden alle Punkte des Katalogs abgehandelt.

Die lokale Sensitivitätsanalyse des für Berchtesgaden gültigen Referenzparametersatzes ergab, daß die Faktoren, die die Überlebensraten der reproduktiven bzw. der neugeborenen Tiere bestimmen, einen starken Einfluß auf die Überlebenszeit T_m haben. Dies steht im Einklang mit anderen Arbeiten (z.B. Boyce 1992; Letcher *et al.* 1998). Daß die Lebensfähigkeit einer Population sehr sensitiv gegenüber der Habitatkapazität ist, zeigen beispielsweise McCarthy *et al.* (1994). Für die hohe Sensitivität der Vertreibungswahrscheinlichkeit gibt es in der mir bekannten Literatur kein direktes Vergleichsbeispiel, doch ist der Effekt leicht verständlich, da durch die Häufigkeit der Wechsel auf der männlichen α -Position die Reproduktion und damit die Wachstumsrate der Population eingeschränkt wird. Lamberson *et al.* (1994) untersuchten in ihrer Arbeit zum Design von Schutzgebieten für territoriale Arten eine Konstellation, die der im Modell realisierten ähnelt. Für diesen Fall wurde ebenfalls ein markanter Einfluß des Parameters, der die Erfolgswahrscheinlichkeit des „near-dispersal“ regelt, gefunden. Nimmt man diese bestätigenden Vergleichsbeispiele aus der Literatur und die bereits oben angesprochene Güte der einzelnen Parameterwerte zusammen, dann läßt sich auf ein sehr robustes Simulationsmodell schließen.

Das Ergebnis des ersten Validierungsschrittes war angesichts der Komplexität des Modells positiv. Der prognostizierte, mittlere Populationsverlauf stimmte weitgehend mit den Freilanddaten überein (vgl. Abb. 11) und in den Punkten, in denen Abweichungen zwischen Modellvorhersage und Feldbeobachtung vorkamen, verhielt sich das Modell biologisch nachvollziehbar. Es kann deswegen davon ausgegangen werden, daß das Modell die Dynamik der Murmeltierpopulation in Berchtesgaden für die Ziele einer PVA angemessen repräsentiert. Der zweite Validierungsschritt, der Vergleich der Gruppengrößenverteilung im Herbst (vgl. Abb. 12), fiel ebenfalls positiv aus, denn es wurden keine deutlichen Diskrepanzen zwischen Modellaussage und Freilanddaten gefunden. Doch deutet der Vergleich der Gruppengrößenverteilung an, daß das Modell die individuellen Sterberaten möglicherweise unterschätzt. Auf eine mögliche Erklärung für diese Abweichung wird weiter unten eingegangen (siehe Kapitel V.4). Leider wurde in der Literatur über PVA-Modelle keine ähnlichen Validierungen gefunden, so daß der kritische Vergleich mit anderen Modellen nicht möglich war.

V.3 Demographische Stochastizität

Bevor die Ergebnisse der eigentlichen PVA diskutiert werden, soll noch auf die Erkenntnisse der weiterführenden Untersuchungen eingegangen werden, da sie zur Beurteilung der PVA und ihrer Aussagen hilfreich sind. Wie bereits mehrfach angesprochen, können verschiedene Modellannahmen die Resultate einer PVA stark beeinflussen. Immer wieder wird in der Literatur darauf hingewiesen, daß Fehler und Unwissen bei der Berücksichtigung demographischer Prozesse zur Unterschätzung des Aussterberisikos führen können (vgl. McCarthy *et al.* 1994, Harcourt 1996, Beissinger & Westphal 1998).

Demographische Stochastizität wird bei begrenzt großen Populationen wichtig. Sie ist das Resultat von Schwankungen in der Wachstumsrate aufgrund von unabhängigen und zufälligen Geburts- und Sterbeereignissen (Lande *et al.* 1998). Aus theoretischen Untersuchungen ist bekannt, daß die demographische Stochastizität vernachlässigbar ist, außer die Populationen sind sehr klein (vgl. Boyce 1992, Burgman 1993). Meffe & Carroll (1994) geben beispielsweise eine Grenze von 50 Individuen an, unterhalb der die demographische Stochastizität nur zum Tragen kommt. Um zu zeigen, daß die demographische Stochastizität auch bei größeren Individuenzahlen noch wirkt, präsentierten McCarthy *et al.* (1994) fünf verschiedene Modelle für eine in Australien heimische und vom Aussterben bedrohte Art der Honigfresser (*Lichenostomus melanops cassidix*). Mit jedem Modell nahm der Grad an

Realismus zu, indem ein weiteres Detail der Populationsdynamik hinzugefügt wurde (zwei Geschlechter, Territorialität, eingeschränkte Reproduktion, abhängige Sterblichkeit). Dabei fiel auf, daß mit jedem zusätzlichen Detail die Stärke der demographischen Stochastizität und damit das Aussterberisiko zunahm, so daß sie schließlich größer war als traditionelle Modelle vermuten ließen. Alle aufgezählten Details sind auch im Murmeltiermodell vorhanden. So hängt die Fortpflanzung davon ab, ob ein adultes Murmeltier mit einem Paarungspartner innerhalb eines Territoriums zusammentrifft. Die Reproduktion wird weiterhin durch die Annahmen eingeschränkt, daß sie ausfällt, wenn im laufenden Jahr ein neues Männchen die territoriale Position übernommen hat, oder daß der Nachwuchs den ersten Winter nicht überlebt, wenn beide Eltern gleichzeitig sterben. Schließlich als letzter Punkt ist die Wintersterbewahrscheinlichkeit eines Elterntiers vom Überleben seines Partners abhängig. Alle diese Details und noch andere, wie z.B. die Abwanderung aus einem Territorium oder die Wiederbesiedlung freier territorialer Stellen, werden als Zufallsereignisse behandelt, die den Effekt der demographischen Stochastizität über kleine Individuenzahlen hinaus anwachsen läßt. Nimmt man die Verhältnisse in Berchtesgaden als Grundlage und schaltet das Umweltrauschen ab, dann ist eine Murmeltierpopulation, die sich auf 14 Territorien verteilt und im Mittel aus ca. 70 Individuen besteht, allein aufgrund der demographischen Stochastizität gefährdet (vgl. Abb. 14). Das Murmeltiermodell ist ein weiterer guter Beleg, wie durch steigende Komplexität und Realismus der Einfluß demographischer Zufallsereignisse auf das Aussterberisiko anwächst. Oder andersherum gesprochen, durch die Vernachlässigung demographischer Aspekte einer bedrohten Art kann die Prognosefähigkeit eines PVA-Modells beachtlich verfälscht werden. Aus diesem Grunde muß vor fehlerhaften PVA-Modellen gewarnt werden, denen es an notwendigen, realistischen Details mangelt.

V.4 Individuelles Verhalten und Sozialverhalten

Bisher wurden nur die demographischen Zufallseinflüsse besprochen, aber auch individuelles Verhalten und Sozialstruktur können das Aussterberisiko beeinflussen. Dabei ist es oft nicht immer klar, ob diese Einflüsse negativ oder positiv wirken. Durant & Mace (1994) zeigen, daß beispielsweise das Abwanderungsverhalten der Mönchsrohe (*Monachus monachus*) negative Effekte hat, weil die Tiere in unbewohnte Gebiete verschwinden können, die für die Reproduktion ungeeignet sind. Andererseits können abwandernde Berggorillas (*Gorilla gorilla*) einen positiven Effekt haben, da sie neue Fortpflanzungsgruppen gründen.

Ein weiteres ambivalentes Beispiel ist die konspezifische Anziehung. In einer frühen theoretischen Arbeit zur Dynamik von Metapopulationen weisen Ray *et al.* (1991) einen nachteiligen Effekt nach, da abgewanderte Tiere vor allem in bereits besetzte Patches einwandern und damit seltener unbesetzte bzw. ausgestorbene Patches wiederbesiedeln. Im Gegensatz dazu behaupten Stacey *et al.* (1997), daß konspezifische Anziehung eine positive Wirkung hat, da sich durch Zuwanderung das lokale Aussterberisiko verringert. Für das Murmeltiermodell gilt, daß konspezifische Anziehung zwar nicht das lokale Aussterberisiko eines Familienverbandes vermindert, aber es erhöht die Wahrscheinlichkeit der erfolgreichen Wiederbesiedlung ausgestorbener Territorien (vgl. Abb. 24). Lande *et al.* (1998) zeigen in einem theoretischen Modell beide positiven Wirkungsweisen. Allerdings sollte man ihre Schlußfolgerung, daß bei Vernachlässigung dieser beiden Effekte die mittlere Überlebenszeit einer Metapopulation stark unterschätzt wird, besser umkehren. Denn Modelle, die nur Weibchen berücksichtigen und eine konspezifische Anziehung implizieren, ohne daß diese nachgewiesen ist, können das Aussterberisiko erheblich unterschätzen. Da im Falle des Murmeltiers die Stärke der konspezifischen Anziehung nicht quantifiziert werden konnte, wurde im Modell die konservative Variante gewählt, in der eine mögliche konspezifische Anziehung nicht berücksichtigt ist.

In der Literatur wird der mögliche Einfluß des sozialen Verhaltens und der Sozialstruktur auf die Persistenz einer Population erwähnt (vgl. Caro & Durant 1995; Beissinger & Westphal 1998), wurde aber selten untersucht. Eine Ausnahme bildet Vucetic *et al.* (1997) mit einem PVA-Modell für eine kleine Wolfspopulation (*Canis lupus*), die auf der Insel Isle Royal im Oberen-See/Michigan lebt. Die Zahl der Rudel (1 bis 5 Rudel), in die sich die Wolfspopulation aufteilt, hängt von der Nahrungsressource - alterschwache Elche (*Alces alces*) - und der Größe der Wolfspopulation ab. Ähnlich wie bei den Murmeltieren gibt es pro Rudel nur ein reproduktives α -Pärchen. In dieser Untersuchung wird angeführt, daß die Sozialstruktur die Bedeutung der demographischen Stochastizität erhöht, da nicht die Zahl der Individuen entscheidend ist, sondern die Zahl der Reproduktionseinheiten. Beispielsweise hat eine größere Wolfspopulation (z.B. 45 im Jahr 1976) bestehend aus drei Rudeln, das gleiche Reproduktionspotential (ein Wurf pro Rudel pro Jahr) wie eine kleinere Population (z.B. 14 im Jahr 1982), die ebenfalls aus drei Rudeln besteht. Es wird darum argumentiert, daß die Sozialstruktur die Zahl der Reproduktionseinheiten und damit die mittlere Überlebenszeit beschränkt. Vucetic *et al.* (1997) kommen zur folgenden Schlußfolgerung: „Populations that are characterized by reproductive suppression and comprise a moderate number of

individuals, and thus a small number of social groups, will suffer significant extinction risk due to demographic stochasticity alone.“

In Anbetracht der Modellergebnisse für das Murmeltier kann man dieser Folgerung zu einem gewissen Maß zustimmen, wie bereits im vorherigen Abschnitt diskutiert. Allerdings muß bezweifelt werden, ob diese Schlußfolgerung im allgemeinen gilt und ob sie den vollen Zusammenhang zwischen dem Sozialverhalten, verbunden mit der Unterdrückung der Reproduktion anderer adulter Tiere, und der Überlebensfähigkeit einer Population erfaßt. Denn eine andere Komponente des Sozialverhaltens kann, wie in Abb. 25 gesehen, auch einen positiven Effekt auf die Persistenz einer Population haben, wobei dieser Effekt auf drei Mechanismen beruht. Einmal erhöht sich durch die Anwesenheit weiterer subdominanter Tiere im Winterbau die Überlebenswahrscheinlichkeit der Elterntiere und damit auch die des Nachwuchses. Als Konsequenz steigt sowohl die Reproduktionsrate als auch die Populationswachstumsrate an und damit verringert sich wiederum der Einfluß des Umweltrauschens. Der Begriff „Umweltrauschen“ ist leicht mißverständlich, weil es nicht auf die Umweltschwankungen *per se* ankommt, welche relevant sind für die Persistenz, sondern auf die Schwankungen der Populationswachstumsrate, d.h. die Veränderungen der Geburts- bzw. Sterberaten aufgrund von Umweltstörungen. Die Wirkung des Umweltrauschens ist das Verhältnis der Varianz der Populationswachstumsrate und der potentiellen Wachstumsrate (Wissel *et al.* 1994). Eine höhere potentielle Wachstumsrate vermindert daher den Einfluß des Umweltrauschens. Mit Hilfe des Murmeltiermodells ist es möglich, diese phänomenologischen Betrachtungen in einen wirklichen Mechanismus zu übersetzen. Die Winterhärte ist der entscheidende Faktor in der Umwelt der Murmeltiere und sie schwankt beachtlich von Jahr zu Jahr. Subdominante Tiere erhöhen die Überlebensfähigkeit des reproduzierenden Pärchens und damit die potentielle Wachstumsrate. Als Konsequenz ist es der Population möglich, sich von kleinen Individuenzahlen, wie sie durch ungünstige Umweltbedingungen gelegentlich entstehen können, schneller zu erholen (Wiegand *et al.* 1998). Zweitens ist die Erhöhung der Überlebensrate der Elterntiere mit einer verminderten Varianz der Überlebensraten verbunden (vgl. Abb. 26). Der positive Effekt des gemeinschaftlichen Überwinterns mit subdominanten Tieren puffert die Schwankungen in der Sterberate der territorialen Tiere ab. Die Konsequenzen sind analog zum ersten Mechanismus. Es wäre durchaus möglich, daß der Puffereffekt der Sozialität, wie hier im Murmeltiermodell demonstriert, eine entscheidende Rolle für die Persistenz aller Tierarten mit Sozialstruktur und reproduktiver Unterdrückung spielt.

Drittens liefert die soziale und räumliche Struktur der Murmeltierpopulation einen Mechanismus, der die rasche Wiederbesetzung aufgrund der Wintermortalität frei gewordener

territorialer Positionen bewerkstelligt. Subdominante Tiere können entweder innerhalb einer Gruppe (s. Kap. III.3.3) oder durch Zuwanderung von außerhalb (s. Kap. III.3.5) in eine freie, territoriale Position aufrücken. Zwar ist die Zahl der Reproduktionseinheiten reduziert im Vergleich zu einem hypothetischen Szenario, in dem alle geschlechtsreifen Tiere reproduzieren können, allerdings wird im Gegensatz zum nicht-sozialen Szenario der Totalausfall einer Reproduktionseinheit gewöhnlich vermieden. Sozialität ist somit eine Art Rückversicherung auf der Ebene der Reproduktionseinheiten, die dem scheinbaren Anstieg der Stärke der demographischen Stochastizität entgegenwirken sollte. Tatsächlich haben Vucetich *et al.* (1997) einen ähnlichen Mechanismus in ihrem Model. Denn stirbt ein Rudel aus, dann bilden das jüngste Männchen aus dem Rudel mit den meisten Männchen und das jüngste Weibchen aus dem Rudel mit den meisten Weibchen unmittelbar ein neues Rudel und ersetzen somit die verlorene Reproduktionseinheit.

Der oben geschilderte Puffereffekt der Sozialität läßt für das Management folgenden Schluß zu: Eine Daumenregel im Naturschutz sagt, daß sich eine Habitatvergrößerung als Managementmaßnahme zur Verringerung des Aussterberisikos nur auszahlt, wenn die Umwelteinflüsse schwach sind, d.h. wenn die individuellen Überlebensraten nicht zu stark aufgrund von Umweltschwankungen wie z.B. Wetter variieren (Wissel *et al.* 1994). Wegen des gezeigten Puffereffekts hieße das für bedrohte Tierarten mit Sozialverhalten, daß die Vergrößerung des Habitats in jedem Fall eine wirkungsvolle Möglichkeit ist, das Aussterberisiko zu vermindern. Dies zeigt sich auch in allen Darstellungen der mittleren Überlebenszeit T_m in Abhängigkeit der Territorienzahl K , in denen T_m exponentiell mit der Habitatkapazität zunimmt.

Nach diesen theoretischen Betrachtungen noch einmal eine kritische Anmerkung zum Murmeltiermodell. Aus Abb. 25 wird ersichtlich, daß vor allem die Jährlinge einen wesentlichen Anteil am positiven Effekt der Sozialität haben. Dies mag ein Artefakt des logistischen Regressionmodells (Gl. (1)) sein, da dieses Ergebnis im Widerspruch mit einer anderen Auswertungsweise der Freilanddaten steht: Arnold (1993) konnte zwar einen Zusammenhang zwischen der Anwesenheit von Jährlingen und der Absenkung der Wintersterblichkeit zeigen. Anscheinend war jedoch die Wärmeproduktion der kleineren Jährlinge ungenügend, um die Wintersterblichkeit so zu vermindern, das sie statistische Signifikanz in der gegebenen Stichprobengröße erreichte. Auch von der Logik macht es keinen Sinn, daß die Jährlinge, die kleiner sind als ausgewachsene Tiere, den gleichen Beitrag zur Wärmeproduktion leisten. Dies könnte beispielsweise die Ursache für die unterschätzte individuelle Sterblichkeit sein, die im zweiten Validierungsschritt vermutet wurde.

V.5 Metapopulation

Ob es sich bei dem Simulationsmodell für die Populationsdynamik des Murmeltiers wirklich um eine Metapopulation handelt, könnte von Puristen angezweifelt werden. Laut Hanski & Simberloff (1997) scheint bei einer Abwanderungsrate von über 50% und einer unbegrenzten Ausbreitungsentfernung der Metapopulationsansatz von wenig Nutzen. Im nächsten Satz schreiben sie aber auch, daß das fundamentale Kriterium darin liegt, ob dieser Ansatz bei der Beantwortung der zugrundeliegenden Fragestellung hilft.

Für die beiden Ebenen des Murmeltiermodells, auf denen eine Metapopulationsstruktur vorliegt, gilt jeweils nur eine der beiden Einschränkungen. Auf der lokalen Ebene liegt die Abwanderungsrate für Murmeltiere, bezogen auf ihr Geburtsterritorium, sicherlich über 50%, allerdings ist einmal die Ausbreitungsentfernung eines Individuums auf 500 m und zweitens die Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit eines Territoriums auf 50% eingeschränkt. Auf der regionalen Ebene, d.h. über die Distanz der 500 m hinaus, liegt die Abwanderungsrate unterhalb der 50%. Hier ist jedoch die Ausbreitungsfähigkeit nur durch die Dispersalmortalität, nicht aber durch die Entfernung limitiert. Dabei ist hier die Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit eines Territoriums ebenfalls auf 50% beschränkt. Wie weiter oben bereits angesprochen, kann das Modell dahingehend verbessert werden, diese Parameter räumlich explizit zu gestalten. Jedoch war das für das Untersuchungsgebiet in Berchtesgaden nicht nötig, da die Entfernungen zwischen den einzelnen Clustern von einem Murmeltier mühelos überwunden werden konnten (Frey-Roos 1998).

Wie hilft nun der Metapopulationsansatz bei der Frage nach dem Aussterberisiko der Murmeltierpopulation? Bisher wurde bei der Risikoanalyse immer von der Mindestterritorienzahl K_C gesprochen, die nötig ist, damit eine Population mit 95% die nächsten 100 Jahre überlebt. Dies entspricht dem Konzept der minimalen Metapopulationsgröße, im Englischen „*minimum viable metapopulation*“ (MVM) genannt (Hanski *et al.* 1996). Im Gegensatz zur „*minimum viable population*“ (MVP) von Shaffer (1981), die nur die Individuenzahl einer Population berücksichtigt, schließt MVM sowohl die Zahl der lebensfähigen Subpopulationen, hier Familienverbände, als auch die Verfügbarkeit geeigneter und räumlich getrennter Habitatflächen ein. Im Fall der Murmeltiere macht die Bestimmung einer MVP allein keinen Sinn, entscheidend ist viel eher, wie viele Territorien sind vorhanden und wie viele sind mit zwei territorialen Tieren, die zur Reproduktion fähig sind, besetzt.

Zweitens hilft das Metapopulationskonzept bei der Erklärung des Aussterbeprozesses im Simulationsmodell. Je größer die allgemeine Wintermortalität, desto häufiger kommt es

zum lokalen Aussterben einzelner Familienverbände, und wie gesehen, nimmt unter diesen Bedingungen die Bedeutung der Wiederbesiedlungsparameter zu (Tab. 5). Mit der Reduzierung der Familienverbände sinkt gleichzeitig die mittlere Populationsgröße und die Zahl der Abwanderer. Dies kann über eine Rückkopplung zu einer Situation führen, in der das Verhältnis besetzter und unbesetzter Territorien so ungünstig wird, daß die Zahl der lokalen Extinktionen die der Kolonisationen dauerhaft übertrifft und die Population als ganze ausstirbt (Lande *et al.* 1998).

Ein weiterer Metapopulationsaspekt zeigt sich bei der vermuteten „*source-sink*“ Konstellation zwischen den Territorien ober- und unterhalb der Waldgrenze. Diese Konstellation ließe sich im Freiland schwer feststellen, da durch die Zuwanderung der Murmeltiere aus den tiefer gelegenen Territorien die Zahl der lokalen Extinktionen herabgesetzt wäre. Der „*rescue effect*“ würde die wahre Zahl der lokalen Extinktionen ohne Zuwanderung verdecken. Unter „*rescue effect*“ versteht man die „Rettung“ einer vom Aussterben bedrohten lokalen Population durch immigrierende Individuen (Hanski & Gyllenberg 1993). Im Fall der Murmeltiere wäre das beispielsweise ein territoriales Weibchen, dessen Partner im Winter zuvor gestorben ist und zu dem sich ein eingewandertes Männchen gesellt, um gemeinsam zu überwintern und im nächsten Frühjahr Nachwuchs zu zeugen. Fallen die tiefer gelegenen Gebiete weg, so erhöht sich das Aussterberisiko für die restliche Metapopulation erheblich.

V.6 Populationsgefährdungsanalyse (PVA)

Neben den theoretischen Untersuchungen und empirischen Vergleichen gibt es noch weitere Erfahrungen aus dem Freiland, die zeigen, daß das Simulationsmodell biologisch vernünftige Ergebnisse erzielt. So läßt sich aus Abb. 17 ablesen, daß in höheren Lagen langfristig lebensfähige Populationen aus mehr Territorien bestehen müßten als in tiefer gelegenen Gebieten. Diese Vorhersage wird durch Beobachtungen von höher lebenden Murmeltierpopulationen in der Schweiz und Österreich bestätigt, die größer sind und dichter zusammenliegen als in Berchtesgaden (F. Frey-Roos, persönliche Mitteilung). Auch das Ergebnis, daß es sich im Kernuntersuchungsgebiet um eine gesättigte Population handelt, d.h. daß es mehr Anwärter auf territoriale Positionen als freie Positionen gibt, wird in der Dissertationsarbeit von Frey-Roos (1998) bestätigt. An einer Stelle schreibt er: „*Aufgrund der Randlage des Kernuntersuchungsgebiets und der darin vorkommenden vergleichsweise hohen Revierdichte, ist anzunehmen, daß die hier vorgestellte Population eher eine Quelle (source population) für andere Reviere bildet.*“ Diese Annahme wird durch die Modelluntersuchungen unterstützt.

Diese Beispiele und der Vergleich der Modellergebnisse mit anderen empirischen und theoretischen Untersuchungen in den vorhergehenden Abschnitten zeigt, daß das Simulationsmodell konsistent ist und keine unvernünftigen Resultate liefert. Gestützt auf diese Erkenntnis und in Anbetracht der guten Datenbasis für die verwendeten Parameterwerte und der erfolgreichen Validierung ist das Vertrauen in die Prognosefähigkeit des Modells sehr hoch, so daß eine verlässliche Quantifizierung des Aussterberisikos der Population in Berchtesgaden möglich scheint.

Trotzdem darf die Zahl von 15 Territorien als einer minimalen lebensfähigen Metapopulation (MVM) für Berchtesgaden nicht als absoluter Wert gesehen werden, sondern nur als Anhaltspunkt. Caughley & Gunn (1996) geben in ihrem Lehrbuch ein Beispiel zur Abschätzung der Mindestreservatsfläche, damit eine fiktive Känguruh-Population die nächsten 100 Jahre mit 99% Wahrscheinlichkeit überlebt. Dabei schlagen sie vor, ähnlich wie ein Statiker vorzugehen, der Sicherheitspielräume bei der Belastbarkeit einer Brücke einräumt, d.h. er plant die Brücke für das doppelte Maximalgewicht als sie später ausgewiesen wird. Der Wert für die Mindestreservatsgröße, der durch eine Gefährdungsanalyse gewonnen wurde, wird danach einmal verdoppelt für eventuelle negative, unbekannte Einflüsse, die im Modell nicht berücksichtigt wurden. Der neue Wert wird nochmals verdoppelt, um sich gegen mögliche Fehler in der Datenerhebung im Freiland oder eventuelle Programmierfehler im Computerprogramm abzusichern. Ein letztes Mal soll der Wert verdoppelt werden, damit zukünftiges fehlerhaftes Management aufgrund von unfähigen bzw. unerfahrenen Biologen und Parkmanagern einkalkuliert ist.

Sicherlich bedarf es für die Murmeltiere in Berchtesgaden aus den bereits erwähnten Gründen keiner Fehlerberücksichtigung vom Faktor 8 für die Prognose der MVM. Doch sollten einige mögliche Fehlerquellen nochmals erwähnt werden. Im zweiten Validierungsschritt deutete sich zum einen an, daß das Modell die individuellen Sterblichkeiten leicht unterschätzt. Eine mögliche Ursache mag in der Überschätzung des Beitrags der Jährlinge zum puffernden Sozialeffekt während der Überwinterung sein. Der eventuelle Fehler für die mittlere Überlebenszeit T_m würde ca. 60% betragen, wenn die Jährlinge gar keinen Einfluß auf die Winterüberlebenswahrscheinlichkeit der Elterntiere hätten (vgl. Abb. 25). Auch wurde im Modell die mögliche Fusionierung zweier Territorien nicht berücksichtigt. Dies setzt die Habitatkapazität herab und damit die Zahl der Reproduktionseinheiten. In Abb. 13 hätte das eine Reduzierung der mittleren Überlebenszeit von ca. 40% zur Folge. Betrachtet man jedoch nur die MVM, dann würde sie sich um zwei bzw. ein Territorium erhöhen. Dies entspräche einer Abweichung um ca. 14% bzw. 7%.

Bei den wenigen Annahmen, bei denen kaum bzw. keine Daten vorhanden waren, wie z.B. die Wintersterblichkeit der Floater oder die konspezifische Anziehung, wurde die jeweils konservativste Annahme, d.h. die Annahme, die das Aussterberisiko erhöhen würde, im Modell realisiert. Dahinter steckte die Absicht, daß das Modell das Aussterberisiko eher überals unterschätzen sollte. Aus diesem Grund gibt es etwas Spielraum bei der Abschätzung der MVM. Unter Berücksichtigung aller möglichen Fehlerquellen scheint ein Sicherheitsfaktor 2 angemessen, d.h. für das Gesamtuntersuchungsgebiet in Berchtesgaden reicht eine Habitatfläche aus, die 30 geeignete Territorien umfaßt, um das langfristige Überleben der Murmeltierpopulation zu gewähren. Da die heutige Murmeltierpopulation im Gesamtuntersuchungsgebiet aus mehr als 50 Territorien (vgl. Abb. 19) besteht, darf sie unter den gegebenen Umständen als nicht gefährdet eingestuft werden. Zu einer MVM von 30 Territorien sei aber einschränkend gesagt, daß sie nur vor den demographischen und umweltbedingten Risiken schützt, nicht aber vor den möglichen Gefahren, die durch genetische Störungen, wie z.B. Inzucht oder genetischer Verarmung, oder durch Katastrophen, wie z.B. Seuchen, hervorgerufen werden können (vgl. Shaffer 1981, Boyce 1992). Da über diese Risiken und ihren Effekt auf die demographischen Prozesse keine Daten oder Erfahrungen vorliegen, können sie auch nicht quantifiziert werden.

Zukünftige Landschaftsveränderungen aufgrund der Auflassung der Almweiden gefährden die Murmeltierpopulation in Berchtesgaden in doppelter Weise. Einmal wäre das Murmeltierhabitat so stark reduziert, daß nur noch 20 Territorien zur Verfügung stünden (Abb. 19), damit wäre die MVM von 30 unterschritten. Zweitens wäre auch die Qualität dieser Territorien vermindert, da mit Zunahme der Höhenlage eine Zunahme der durchschnittlichen Wintermortalität und deswegen ein erhöhtes Aussterberisiko zu erwarten ist (Abb. 16). Aus diesen Gründen sind Pflegemaßnahmen zur Erhaltung der Almwiesen unterhalb der Waldgrenze empfohlen. Dabei müssen aber nicht alle Almwiesen erhalten bleiben. Sehr wahrscheinlich würde ein Teil der Territorien im Kernuntersuchungsgebiet ausreichen, um als „source“ genügend Immigranten für die höher gelegenen Territorien zu liefern und deren Aussterberisiko drastisch zu mindern (Abb. 20). Leider läßt sich die Aussage nicht quantifizieren, da bisher Daten fehlen, die einen Zusammenhang zwischen Höhenzunahme und Wintersterblichkeit belegen.

Die Wiedereinführung der Jagd kann, wie gesehen (vgl. Abb. 28), ganz unterschiedliche Auswirkungen auf die Lebensfähigkeit einer Murmeltierpopulation haben. Dabei spielt die Berücksichtigung des Sozialverhaltens eine wichtige Rolle bei der Risikoeinschätzung der verschiedenen Jagdstrategien. Je mehr dominante Tiere gejagt werden, desto häufiger wech-

selt das territoriale Männchen innerhalb eines Territoriums. Dies hat einen negativen Effekt auf die Wachstumsrate, weil die Reproduktion in den betroffenen Territorien ausfällt. Als Ursache für den Reproduktionsausfall bei Eintreffen eines neuen territorialen Männchens wird Infantizid vermutet. Für Löwen und Leoparden, bei denen ein ähnliches Verhalten beobachtet wurde (Packer & Pusey 1983, Caro & Durant 1995), wurde die Empfehlung ausgesprochen, die Jagd in geschützten Zonen auszusetzen. Die Jagd kann aber nicht nur zur einer möglichen Erhöhung der Infantizidrate führen, sondern auch zur Veränderung der Sozialstruktur und zur Verkleinerung der überwinternden Gruppen, was wiederum eine verminderte Überlebensrate der territorialen Tiere zur Folge hätte. Um eine lebensfähige Murmeltierpopulation durch Bejagung nicht zu gefährden, wäre es, ähnlich der Empfehlung für Löwen und Leoparden, ratsam, eine bestimmte Zahl von Territorien von der Jagd auszunehmen. Die Zahl der geschützten Territorien sollte dabei der MVM für das betreffende Gebiet entsprechen.

Zum Abschluß sei noch einmal darauf verwiesen, daß das Modell nur für die Situation in Berchtesgaden für eine quantitative Risikoprognose verwendet werden kann. Eine Übertragung auf andere Gebiete ist sicherlich ohne größere Modifikationen möglich, doch ist es dafür wichtig zu prüfen, wie weit sich dort die sensitiven Parameter der Wintersterblichkeit und der Reproduktion ändern.

V.7 Zusammenfassende Diskussion

Zufällige Schwankungen machen es unmöglich, das Schicksal von Populationen deterministisch vorherzusagen. Die aus den Zufallsschwankungen resultierenden Prognoseunsicherheiten führen dazu, daß nur Wahrscheinlichkeitsaussagen über das Aussterberisiko einer Population gemacht werden können. Aber wie sicher sind Wahrscheinlichkeitsaussagen von modellgestützten Überlebensprognosen? Wahrscheinlichkeitsaussagen zur Überlebensfähigkeit lassen sich in der Ökologie schwer überprüfen und sind im Zusammenhang mit bedrohten Populationen nur sehr selten möglich. Im Modell kann der zeitliche Verlauf einer Population beliebig oft wiederholt werden. Im Freiland hingegen gibt es meist nur einen einzigen Versuch. Wenn eine Population bereits nach 20 Jahren ausstirbt, obwohl für sie eine mittlere Überlebenszeit von 100 Jahren prognostiziert wurde, so ist das weder ein Beweis noch ein Gegenbeweis für die Richtigkeit der Vorhersage. In der Tat ist die Überprüfbarkeit der modellgestützten Risikoprognosen sehr problematisch, weswegen die Verlässlichkeit und die Aussagefähigkeit von PVAs zunehmend in der Literatur kritisiert wird (Taylor 1995, Ralls

& Taylor 1997, Beissinger & Westphal 1998, Groom & Pascual 1998, Ludwig 1999). Diese Kritik richtet sich vor allem gegen die Vorstellung, daß eine PVA eine absolut richtige Überlebensprognose liefern kann. Aber können die Ergebnisse einer PVA überhaupt absolut richtig sein? Selbst die Ergebnisse der hier vorgestellten PVA kann diesem Anspruch nicht gerecht werden. Dabei bestanden für diese PVA nahezu optimale Voraussetzungen, um zu verlässlichen, quantitativen Vorhersagen über das Aussterberisiko der Murmeltierpopulation im Nationalpark Berchtesgaden zu gelangen. Die Datenbasis war gut. Der Untersuchungszeitraum war lang. Die Parameterabschätzung war unproblematisch. Die Validierung war möglich. Die Effekte alternativer Modellstrukturen bzw. -annahmen wurden untersucht. Somit wurden die laut Beissinger & Westphal (1998) vier dominierenden Fehlerquellen von PVAs vermieden (s. Kap. I). Trotzdem gab es aber noch einige Unsicherheiten in bezug auf die individuellen Sterblichkeitsraten, die vom Modell eventuell unterschätzt wurden. Daher war eine präzise Prognose des Aussterberisikos nicht möglich, so daß bei der Abschätzung der MVM für die Murmeltiere im Nationalpark Berchtesgaden ein Sicherheitsspielraum von 100% eingeräumt wurde. Zudem bewertete die PVA nur die demographischen und umweltbedingten Risiken. Eventuelle genetische Risiken und mögliche Katastrophen blieben unberücksichtigt, womit die Prognosefähigkeit des Modells weiter eingeschränkt ist.

Wenn es selbst unter günstigsten Voraussetzungen nahezu unmöglich ist, genaue und verlässliche Vorhersagen über das Aussterberisiko einer Population zu machen, wo liegt dann der Nutzen in der Durchführung einer PVA? Diese Frage läßt sich leichter beantworten, wenn man zwischen dem Verfahren einer PVA und den Ergebnissen einer PVA unterscheidet. Ralls & Taylor (1997) schreiben: „... *we note that PVA is a process that produces a product. Criticism is generally directed at the product. The process, however, may be useful even when the product is not outstanding.*“ Das Verfahren selber – die Entwicklung eines Simulationsmodells – ist oft schon allein von großem Nutzen, denn dabei wird das eigentliche Problem bzw. die zugrunde liegende Fragestellung klar umrissen. Im Verlaufe der Modellierung wird weiterhin vorhandenes Wissen aufgearbeitet und strukturiert, Wissenslücken und Forschungsbedarf werden aufgezeigt und Verständnis über die Gefährdungsfaktoren und –prozesse wird geschaffen (Starfield 1997). Im Falle des Murmeltiermodells wurde z.B. ein besseres Verständnis über das Sozialverhalten und dessen möglichen Effekt auf das Aussterberisiko gewonnen. Forschungsbedarf wurde beispielsweise für den Zusammenhang zwischen Höhenlage, Habitatqualität und Überlebensraten festgestellt. Dies ist vor allem notwendig, wenn das Modell auf andere Situationen als die in Berchtesgaden angewendet werden soll.

Auch wenn PVA-Modelle keine absolut korrekte Prognosen über den Zeitpunkt des Aussterbens einer Population zulassen, können sie bei der Problemlösung helfen und als Entscheidungshilfen fungieren. Dabei werden nicht immer exakte, quantitative Prognosefähigkeiten von den Modellen verlangt; vielmehr reichen qualitative Aussagen häufig bereits aus. Beissinger & Westphal (1998) empfehlen, die Ergebnisse einer PVA nicht als absolute Nennwerte, die zur Entscheidungsfindung dienen, sondern relativ zu interpretieren, d.h. man vergleicht verschiedene Managementmaßnahmen und deren Effekt auf das Aussterberisiko einer Population. In diesem Zusammenhang schreiben sie weiter: *„In our opinion, the optimal use of PVA is to evaluate relative differences among outcomes. Models are best used to compare the outcomes for different scenarios such as changes in vital rates and habitat quantity or quality resulting from management decisions. Such comparisons should concentrate on how well potential management actions perform relative to the baseline of current decisions.“* So kann z.B. das Murmeltiermodell dabei helfen, eine Jagdstrategie zu entwickeln, die die Überlebenschancen einer Population am geringsten beeinträchtigt. Dazu reicht ein relativer Vergleich zwischen den verschiedenen Jagdstrategien wie in Abb. 28 aus. Wäre allerdings die Frage, wie viele Murmeltiere man maximal abschießen kann, reichen qualitative Ergebnisse nicht mehr aus, sondern quantitative Aussagen wären nötig.

Auch in anderen Situationen reichen qualitative bzw. relative Aussagen über das Aussterberisiko nicht mehr aus. Beispielsweise werden bei der Ausweisung von Schutzgebieten zur Erhaltung einer Art quantitative und verlässliche Risikoprognosen von einer PVA verlangt. Wie aber läßt sich die Prognosefähigkeit eines PVA-Modells begutachten bzw. der Prognosefehler abschätzen? Wie bereits erwähnt, lassen sich modellgestützte Risikoabschätzungen im Freiland nur schwer überprüfen. Deswegen wäre eine Übereinkunft über allgemeingültige Richtlinien, wie eine PVA durchgeführt werden soll, sehr nützlich. Damit wäre einerseits ein kritischer Vergleich verschiedener PVAs möglich und andererseits wären dann auch gewisse Qualitätsstandards gegeben, die zu einer Einstufung der verschiedenen PVA-Modelle befähigen. Zudem könnte ein Richtlinienkatalog, wie von Bart (1995) vorgeschlagen und in dieser Arbeit weitgehend umgesetzt, helfen, die Grenzen der Prognosefähigkeit einer PVA zu bestimmen und Vertrauen in die Modellaussagen zu gewinnen. Im Falle des Murmeltiermodells wurde durch die verschiedenen Validierungsschritte zum einen das Vertrauen, daß das Modell die Dynamik des realen Systems zufriedenstellend widerspiegelt, graduell erhöht. Neben der Sensitivitätsanalyse wurden dabei verschiedene Muster, die im Freiland beobachtet bzw. gemessen wurden, wie z.B. der zeitliche Populationsverlauf, mit den Modellergebnissen abgeglichen. Andererseits war der Vergleich der Gruppengrößenverteilung und das Austesten

alternativer Modellstrukturen, wie z.B. der Effekt der konspezifische Anziehung auf die mittlere Überlebenszeit, hilfreich, die möglichen Abweichungen bzw. Fehler bei der Prognose des Aussterberisikos einzuschätzen. Unter Abwägung des gewonnenen Vertrauens und der ange deuteten Unsicherheiten ist es so möglich, einen Sicherheitsspielraum festzulegen, der bei einer quantitativen Risikoprognose eingeräumt wird.

Zum Abschluß läßt sich anmerken, daß die PVA sicherlich nicht die einzige und beste Methodik zum Management einer gefährdeten Art ist. Sie kann aber in einer Vielfalt von Situationen sehr nützlich sein, so lange man sich der begrenzten Prognosefähigkeit der Simulationsmodelle zur Abschätzung des Aussterberisikos bewußt ist und nicht dem Irrglauben verfällt, daß alle PVA-Modelle exakte und verläßliche Ergebnisse produzieren.

VI Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde ein PVA-Modell für eine Alpenmurmeltierpopulation im Nationalpark Berchtesgaden vorgestellt, das aus mehreren Gründen außergewöhnlich und exemplarisch ist.

(1) Das Modell baut auf eine exzeptionelle und hervorragende Datenbasis auf, die einerseits aus einer genügend großen Stichprobe für die Abschätzung der wichtigsten Lebensraten bestand und andererseits auf einem ausreichend langen Erhebungszeitraum zur Erfassung der Umwelteinflüsse basierte. (2) Die Prognoseunsicherheit des Modells aufgrund unsicherer Parameterabschätzungen wurde mittels einer Sensitivitätsanalyse bestimmt und das Modell selber wurde sorgfältig evaluiert. Dabei wurden sowohl primäre Vorhersagen, zu deren Zweck das Modell entwickelt wurde (zeitliche Populationsentwicklung), als auch sekundäre Vorhersagen wie z.B. die Gruppengrößenverteilung mit empirischen Daten verglichen. Bei diesen Vergleichen konnte eine gute Übereinstimmung festgestellt werden, wodurch ein hohes Vertrauen in die Prognosefähigkeit des Modells erreicht wurde. (3) Die Gefährdungsanalyse für das Gebiet in Berchtesgaden ergab, daß die dortige Population nach heutigen Kenntnissen als nicht gefährdet einzustufen ist. (4) Zukünftige Habitatveränderungen aufgrund der Einstellung von Pflegemaßnahmen, die zum Verlust von Almflächen durch Waldsukzession führen, können jedoch eine erhebliche Gefährdung der Population bewirken.

Neben den speziellen, das Murmeltier betreffenden Erkenntnissen konnten auch einige allgemein gültige Aussagen gewonnen werden. (1) Je höher der Detailgrad in einem Modell ist und je mehr demographische Prozesse stochastisch realisiert werden, desto größer wird der Einfluß der demographischen Stochastizität, so daß sie auch noch bei größeren Individuenzahlen einen starken Einfluß auf das Extinktionsrisiko haben kann. (2) Die Berücksichtigung individueller Verhaltensmuster kann bei der Prognose des Aussterberisikos sehr wichtig sein. Beispielsweise erniedrigt Infantizid nach der erfolgreichen Territoriumsübernahme durch neue α -Männchen die Wachstumsrate und damit das Erholungspotential einer Population. Bleibt ein solches Verhalten in einem PVA-Modell unberücksichtigt, so wird das Aussterberisiko unterschätzt. Territoriales Verhalten, das adulte Tiere, die keine territoriale Position einnehmen, von der Reproduktion ausschließt, wäre ein weiteres Beispiel für den negativen Effekt individuellen Verhaltens auf die mittlere Überlebenszeit einer Population. Territorialität schränkt die Zahl der Reproduktionseinheiten in einer Population ein, womit sich das demographische Aussterberisiko erhöht. (3) Die Implementierung individuellen Verhaltens in PVA-Modellen kann sich ambivalent auf die Prognose des Aussterberisikos auswirken. Neben der Erhöhung des Aussterberisikos gibt es Verhaltensformen, die die Aussterbe-

wahrscheinlichkeit einer Population verringern können. Konspezifische Anziehung, die die Partnerfindung bei der Neubesiedlung eines Territoriums erleichtert, erhöht die Kolonisationswahrscheinlichkeit in Metapopulationen. Die Wiederbesiedlung ausgestorbener Patches mit Reproduktionseinheiten, d.h. von einem Männchen und einem Weibchen im selben Zeitschritt, erfolgt häufiger als ohne Anziehung, weshalb die Überlebensfähigkeit einer Population stark ansteigt. Soziales Verhalten kann das Aussterberisiko ebenfalls beachtlich vermindern, da es den Effekt der Umwelteinflüsse abpuffern kann. Im Falle der Murmeltiere erhöht die gemeinsame Überwinterung mit subdominanten Tieren die Überlebenswahrscheinlichkeit der reproduktiven Tiere. Auf diese Weise haben die Tiere bei gleichen Umweltbedingungen ein wesentlich geringeres Aussterberisiko als ohne Sozialverhalten. (4) Für bedrohte Tierarten mit Sozialverhalten ist aufgrund des Pufferungseffekts die Vergrößerung des Habitats in jedem Fall eine wirkungsvolle Managementmaßnahme, um das Aussterberisiko zu minimieren. (5) Managementmaßnahmen müssen auf ihre Konsequenzen für das individuelle Verhalten überprüft werden. So kann z.B. Jagd, die Zahl der Reproduktionseinheiten unberührt lassen, aber durch Änderung der sozialen Struktur doch zu einer Abnahme der Populationsgröße führen.

VII Literatur

- Akçakaya, H.R. (1994): RAMAS/metapop: Viability analysis for stage structured metapopulations (Version 1.1). - Applied Biomathematics, Setauket, NY.
- Akçakaya, H.R. & Burgman, M. (1995): PVA in theory and practice. - Letters in Conservation Biology, **9**, 705-707.
- Akçakaya, H.R., McCarthy, M.A. & Pearce, J.L. (1995): Linking landscape data with population viability analysis: management options for the helmeted honeyeater (*Lichenostomus melaops cassidix*). - Biological Conservation, **73**, 169-176.
- Akçakaya, H.R. & Atwood, J.L. (1996): A habitat-based metapopulation model of the California gnatcatcher. - Conservation Biology, **11**, 422-434.
- Arnold, W. (1986): Ökosozioologie des Alpenmurmeltiers (*Marmota marmota*, Linné 1758). - Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Arnold, W. (1990a): The evolution of marmot sociality: I Why disperse late? - Behav. Ecol. Sociobiol., **27**, 229-237
- Arnold, W. (1990b): The evolution of marmot sociality: II Costs and benefits of joint hibernation. - Behav. Ecol. Sociobiol., **27**, 239-246
- Arnold, W. (1993): Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. **86.2**, 79-93
- Arnold, W. (1997): Verzögerte Abwanderung und soziales Leben bei Murmeltieren: Strategien des Überlebens im alpinen Lebensraum. - In: Frank, D. (Hrsg.): Verhaltensbiologie. - Thieme, Stuttgart.
- Arnold, W. & Dittami, J. (1997): Reproductive suppression in male alpine marmots. - Animal Behaviour, **53(1)**, 53-66.
- Beissinger, S.R. & Westphal, M.I. (1998): On the use of demographic models of population viability analysis in endangered species management. - Journal of Wildlife Management, **62**, 821-841.
- Bassano, B., Durio P., Gallo Orsi, U. & Macchi E. (1992): Proceedings of the 1st Int. Symposium on Alpine Marmot and gen. *Marmota*. - Torino.
- Boyce, M.S. (1992): Population viability analysis. - Annual Review in Ecology and Systematics, **23**, 481-506.
- Boyce, M.S. (1995): Population viability for grizzly bear (*Ursus arctos horribilis*): a critical review. - Interagency Grizzly Bear Committee, Bozeman, Montana.
- Boye, P., Hutterer, R. & Benke, H. (1998): Rote Liste der Säugetiere (*Mammalia*). - In: Binot, M., Bless, R., Boye, P., Gruttker, H. & Pretscher, P. (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 55, Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Brook, B.W., Lim, L., Harden, R. & R. Frankham (1997): Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclater). - Biological Conservation, **82**, 119-128

- Buchli, Ch. (1970): Zur Brut- und Ernährungsbiologie des Steinadlers im Münstertal. – Diplomarbeit Universität Zürich.
- Burgman, M.A., Ferson, S. & Akçakaya, H.R. (1993): Risk assessment in conservation biology. – Chapman & Hall, London.
- Caro, T.M. & Durant, S.M. (1995): The importance of behavioral ecology for conservation biology: Examples from Serengeti carnivores. – In: Sinclair, A.R.E. & Arcese, P. (Hrsg.): Serengeti II: Dynamics, management, and conservation of an ecosystem. – University of Chicago Press, Chicago, 451-472.
- Caughley, G. (1994): Directions in conservation biology. – *Journal of Animal Ecology*, **63**, 215-244.
- Caughley, G. & Gunn, A. (1996): Conservation biology in theory and practice. – Blackwell Science, Cambridge.
- Congleton, W.R., Pearce, B.R. & Beal, B.F. (1997): A C++ implementation of an individual/landscape model. – *Ecological Modelling*, **103**, 1-17.
- DeAngelis, D.L. & Gross, L.J. (1992): Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities, and Ecosystems. – Chapman & Hall, New York.
- DeAngelis, D.L. & Rose, K.A. (1992): Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? – In: DeAngelis, D.L. & Gross, L.J. (Hrsg.): Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities, and Ecosystems. – Chapman & Hall, New York, 67-87.
- Dorndorf, N., Arnold, W., Frey-Roos, F., Wissel, C. & Grimm V. (1999): Ein Fallbeispiel zur Komplexität der Populationsgefährdungsanalyse: Das Alpenmurmeltier. – Laufener Seminarbeiträge (in Druck).
- Downing, K. & Green, D.G. (1996): Object-oriented migration modelling for biological impact assessment. – *Ecological Modelling*, **93**, 203-219.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Noon, B.R., Root, T.L., Lamberson, R.H. & Stevens, E. (1995): Spatially explicit population models: current forms and future use. – *Ecological Applications*, **4**, 446-460.
- Durant, S.M. & Mace, G.M. (1994): Species differences and population structure in population viability analysis. – In: Olney, P.J.S., Mace, G.M. & Feistner, A.T.C. (Hrsg.): Creative Conservation: Interactive management of wild and captive animals. – Chapman & Hall, London, 67-91.
- Ehrlich, P.R. & Murphy, D.D. (1987): Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies. – *Conservation Biology*, **1**, 122-131.
- Fahse, L. (1998): Vom Individuum zur logistischen Gleichung – ein neues Verfahren zur Bestimmung der Populationsdynamik aus einem individuen-basierten Modell. – Dissertation, Philipps-Universität Marburg.
- Forster, D. (1975): Zur Ökologie und Verbreitungsgeschichte des Alpenmurmeltiers im Berner Oberland. – Dissertation, Universität Bern.
- Frank, K., Drechsler, M. & Wissel, C. (1994): Überleben in fragmentierten Lebensräumen – Stochastische Modelle zu Metapopulationen. – *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, **3**, 167-178.

- Frey-Roos, F. (1998): Geschlechtsspezifische Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). – Dissertation, Philipps-Universität Marburg.
- Garett, M.G. & Franklin, W.L. (1988): Behavioral ecology of dispersal in the black-tailed prairie dog. – *Journal of Mammalogy*, **69**, 236-250.
- Gentil, S. & Blake, G. (1981): Validation of complex ecosystem models. – *Ecological Modelling*, **14**, 21-38.
- Gilpin, M.E. & Soulé, M.E. (1986): Minimum viable populations: process of species extinction. – In: Soulé, M.E. (Hrsg.): *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. – Sinauer, Sunderland MA;19-34.
- Gilpin, M.E. (1987): Spatial structure and population vulnerability. – In: Soulé, M.E. (Hrsg.): *Viable Populations for Conservation*. – Cambridge University Press, Cambridge, 125-139.
- Grimm, V. (1994): Stabilitätskonzepte in der Ökologie: Terminologie, Anwendbarkeit und Bedeutung für die ökologische Modellierung. – Dissertation, Philipps-Universität Marburg.
- Grimm, V., Frank, K., Brandl, F., Uchmanski, J. & Wissel, C. (1996): Pattern-oriented modelling in population ecology. – *Science of the Total Environment*, **183**, 151-166.
- Groom, M.J. & Pascual, M.A. (1998): The analysis of population persistence: an outlook on the practice of viability analysis. – In: Fielder, P.L. & Kareiva, P.M. (Hrsg.): *Conservation biology*. – Chapman & Hall, London, 4-27.
- Haller, H. (1982): Raumorganisation und Dynamik einer Population des Steinadlers, *Aquila chrysaetos*, in den Schweizer Alpen. – *Ornithologischer Beobachter*, **79**, 163-211.
- Hanski, I. (1997): Habitat destruction and metapopulation dynamics. – In: Pickett, S.T.A., Ostfeld, R.S., Shachak, M. & Likens, G.E. (Hrsg.): *The ecological basis of conservation*. – Chapman & Hall, New York, 217-227.
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. (1993): Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. – *American Naturalist*, **142**, 17-41.
- Hanski, I., Moilanen, A. & Gyllenberg, M. (1996): Minimum viable metapopulation size. – *American Naturalist*, **147**, 527-541.
- Hanski, I. & Simberloff, D. (1997): The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. – In: Hanski, I. & Gilpin, M.E. (Hrsg.): *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. – Academic Press, San Diego, 5-26.
- Harcourt, A.H. (1995a): Population viability estimates: theory and practice for a wild gorilla population. – *Conservation Biology*, **9**, 134-142.
- Harcourt, A.H. (1995b): PVA in theory and practice. – *Letters in Conservation Biology*, **9**, 707-708.
- Huston, M.A., DeAngelis, D.L. & Post, W. (1988): New computer models unify ecological theory. – *BioScience*, **38**, 682-691.
- Kareiva, P. (1990): Population dynamics in spatially complex environment: theory and data. – *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **330**, 175-190.
- Kareiva, P. & Wennegren, U. (1995): Connecting landscape patterns to ecosystems and population processes. – *Nature*, **373**, 299-302.

- Kareiva, P., Skelly, D. & Ruckelshausen, M. (1997): Reevaluating the use of models to predict the consequences of habitat loss and fragmentation. – In: Pickett, S.T.A., Ostfeld, R.S., Shachak, M. & Likens, G.E. (Hrsg.): The ecological basis of conservation. – Chapman & Hall, New York, 156-166.
- Klinkicht, M. (1993): Untersuchungen zum Paarungssystem des Alpenmurmeltiers *Marmota m. marmota* (Linné 1758) mittels DNA-Fingerprinting. – Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Lacy, R.C., Hughes, K.A. & Miller, P.S. (1995): VORTEX: A stochastic simulation of the extinction process. Version 7 user's manual. - IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN.
- Lamberson, R.L., Noon, B.R., Voss, C. & McKelvey, K.S. (1994): Reserve design for territorial species: the effects of patch size and spacing on the viability of the northern spotted owl. – Conservation Biology, **8**, 185-195.
- Lande, R. (1987): Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. – American Naturalist, **130**, 624-635.
- Lande, R., Engen, S. & Sæther, B.E. (1998): Extinction times in finite metapopulation models with stochastic local dynamics. – OIKOS, **83**, 383-389.
- Laymont, S.A. & Barrett, R.H. (1986): Developing and testing habitat-capability models: pitfalls and recommendations. - In: Verner, J., Morrison, M.L. & Ralph, C.J. (Hrsg.): Wildlife 2000. – University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 87-92.
- Letcher, B.H., Priddy, J.A., Walters, J.R. & Crowder, L.B. (1998): An individual-based, spatially-explicit simulation model of the population dynamics of the endangered red-cockaded woodpecker, *Picoides borealis*. – Biological Conservation, **86**, 1-14.
- Levin, S.A. (1992): The problem of pattern and scale in ecology. – Ecology, **73**, 1943-1967.
- Lindenmayer, D.B., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R., Lacy, R.C. & Possingham, H.P. (1995): A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations. - Ecol. Model., **82**, 161-174.
- Lorek, H., Frank, K., Köster, F., Vogel, U., Grimm, V., Wissel, C. & Sonnenschein, M. (1998): Die Entwicklung eines Computer-Werkzeugs für Naturschutz und Landschaftsplanung. - In: Haasis, H.-D. & Ranze, K.C. (Hrsg.): Umweltinformatik '98. Vernetzte Strukturen in Informatik, Umwelt und Wissenschaft. - Metropolis, Marburg, 475-488.
- Ludwig, D. (1999): Is it meaningful to estimate a probability of extinction? – Ecology, **80**, 298-310.
- Marcot, B.G. & Holthausen, R. (1987): Analyzing population viability of the Spotted Owl in the Pacific Northwest. – Transactions of the Conference on North American Wildlife and Natural Resources, **52**, 333-347.
- May, R.M. (1973): Stability and Complexity in Model Ecosystems. – Princeton University Press, Princeton.
- May, R.M. (1988): How many species are there on earth? – Science, **241**, 1441-1449.
- May, R.M. (1990): How many species? – Philosophical Transactions of the Royal Society of London, **B 330**, 293-304.

- McCarthy, M. A., D.C. Franklin, and M.A. Burgman. (1994): The importance of demographic uncertainty: an example from the helmeted honeyeater *Lichonostomus melanops cassidix*. - *Biological Conservation* 67:135-142.
- Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (1994): *Principles of Conservation Biology*. - Sinauer, Sunderland, MA.
- Menges, E.S. (1990): Population viability analysis for an endangered plant. - *Conservation Biology*, 4, 52-62.
- Mills, L.S., Hayes, S.G., Baldwin, C., Wisdom, M.J., Citta, J., Mattson, D.J. & Murphy, K. (1996): Factors leading to different viability predictions for a grizzly bear data set. - *Conservation Biology*, 10, 863-873.
- Müller, J.P. (1996): *Das Murmeltier*. - Verlag Bündner Monatsblatt/Disertina, Chur.
- Murphy, D.D., Freas, K.E. & Weiss, S.B. (1990): An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. - *Conservation Biology*, 4, 41-51.
- Myers, N. (1979): *The Sinking Ark: A New Look at the Problem of Disappearing Species*. - Pergamon Press, Oxford.
- Myers, N. (1981): Conservation needs and opportunities in tropical moist forests. - In: Syngé, H. (Hrsg.): *The biological aspects of rare plant conservation*. - Wiley, New York, 141-154.
- Packer, C. & Pusey, A.E. (1983): Adaptions of female lions to infanticide by incoming males. - *American Naturalist*, 121, 716-28.
- Pascual, M.A., Kareiva, P. & Hilborn, R. (1997): The influence of model structure on conclusions about the viability and harvesting of Serengeti wildebeest. - *Conservation Biology*, 11, 966-976.
- Preleuthner, M. (1993): Wie das Murmeltier in die Alpen kam. - *Jagd in Tirol*, 45 (5), 4-5.
- Psenner, H. (1957): Neues vom Murmeltier, *Marmota m. marmota* (Linné, 1758). - *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 5, 4-10.
- Ralls, K. & Taylor, B.L. (1997): How viable is population viability analysis? - In: Pickett, S.T.A., Ostfeld, R.S., Shachak, M. & Likens, G.E. (Hrsg.): *The Ecological Basis of Conservation*. - Chapman & Hall, New York, 228-235.
- Ramousse, R. & Le Berre, M. (1993): Management of Alpine Marmot Populations. - *Oecologia Montana*, 2, 23-29.
- Raphael, M.G. & Marcot, B.G. (1986): Validation of a wildlife-habitat relationship model: vertebrates in a Douglas-fir sere. - In: Verner, J., Morrison, M.L. & Ralph, C.J. (Hrsg.): *Wildlife 2000*. - University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 129-138.
- Rassman, K., Arnold, W. & Tautz, D. (1994): Low genetic variability in a natural alpine marmot population (*Marmota marmota*, *Sciuridae*) revealed by DNA fingerprinting. - *Molecular Ecology*, 3, 347-353.
- Ray, C., Gilpin, M. & Smith, A.T. (1991): The effect of conspecific attraction on metapopulation dynamics. - *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 123-134.
- Russell, C.S. (1975): *Ecological modeling in a resource management framework*. - Resources for the Future Inc., Washington.

- Ruxton, G.D. & Saravia, L.A. (1998): The need for biological realism in the updating of cellular automata models. – *Ecological Modelling*, **107**, 105-112.
- Sæther, B.E., Steinar, E., Islam, A., McCleery, R. & Perrins, C. (1998): Environmental stochasticity and extinction risk in a population of a small songbird, the great tit. – *American Naturalist*, **151**, 441-450.
- Schamberger, M.L. & O'Neil (1986): Concepts and constraints of habitat-model testing. - In: Verner, J. Morrison, M.L. & Ralph, C.J. (Hrsg.): *Wildlife 2000*. – University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 5-10.
- Shaffer, M.L. (1981): Minimum population sizes for species conservation. – *BioScience*, **31**, 131-134.
- Shaffer, M.L. (1983): Determining minimum viable population sizes for the grizzly bear. – *International Conference on Bear Research and Management*, **5**, 133-139.
- Simberloff, D. (1986): Are we on the verge of a mass extinction in tropical rain forests? – In: Elliott, D.K. (Hrsg.): *Dynamics of extinction*. – Wiley, New York, 165-180.
- Soulé, M.E. (1986): *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. – Sinauer, Sunderland, MA.
- Soulé, M.E. (1987): *Viable populations for conservation*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Southerland, W.J. (1996): *From individual behaviour to population ecology*. – Oxford University Press, Oxford.
- Stacey, P.B. & Taper, M. (1992): Environmental variation and the persistence of small populations. – *Ecological Applications*, **2**, 18-29.
- Stacey, P.B., Johnson, V.A. & Taper, M.L. (1997): Migration within Metapopulations: The Impact upon Local Population Dynamics. – In: Hanski, I. & Gilpin, M.E. (Hrsg.): *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. – Academic Press, San Diego, 267-291.
- Starfield, A.M. (1990): Qualitative, rule-based modeling. – *BioScience*, **40**, 601-604.
- Starfield, A.M. (1991): *Building Models for Conservation and Wildlife Management*. (Second edition) – Burgess International, Edina, Minnesota.
- Starfield, A.M. (1997): A pragmatic approach to modeling for wildlife management. - *Journal of Wildlife Management*, **61**, 261-270.
- Stelter, C., Reich, M., Grimm, V. & Wissel, C. (1997): Modelling the persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryodema tuberculata*. – *Journal of Animal Ecology*, **66**, 508-518.
- Türk, A. & Arnold, W. (1988): Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). – *Oecologia*, **76**, 544-548.
- Uchmanski, J. & Grimm, V. (1996): Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? – *Trends of Ecology and Evolution*, **11**, 437-441.
- Verboom, J., Lankester, K. & Metz, J.A.J. (1991): Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 39-55.

- Verboom, J. (1996): Modelling fragmented populations: between theory and application in landscape planning. – IBN Scientific Contributions 3, DLO Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen.
- Vucetich, J.A., Peterson, R.O. & Waite, A. (1997): Effects of social structure and prey dynamics on extinction risk in gray wolves. – *Conservation Biology*, **11**, 957-965.
- Walsh, P.D. (1995): PVA in theory and practice. – *Letters in Conservation Biology*, **9**, 704-705.
- Warshall, P. (1994): The biopolitics of the Mt. Graham red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus grahamensis*). – *Conservation Biology*, **8**, 977-988.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernandez, A. (1998): Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. – *Ecological Applications*, **68**, 539-570.
- Wilson, E.O. (1988): The current state of biological diversity. – In: Wilson, E.O. & Peter, M. (Hrsg.): *Biodiversity*. – National Academy Press, Washington, 3-18.
- Wissel, C. (1989): *Theoretische Ökologie: Eine Einführung*. – Springer Verlag, Berlin.
- Wissel, C., Stephan, T. & Zschke S.H. (1994): Modelling extinction and survival of small populations. – In: Remmert, H. (Hrsg.): *Minimum animal populations*. – Springer, Berlin, 68-103.
- Zimina, R.P. & Gerasimov I.P. (1973): The periglacial expansion of marmots (*Marmota*) in middle Europe during last Pleistocene. – *Journal of Mammalogy*, **54**, 327-340.

Danksagung

Mein erster Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Dr. CHRISTIAN WISSEL. Er hat die Arbeit nicht nur ermöglicht, sondern mich auch immer wieder fachlich und moralisch unterstützt, wenn Schwierigkeiten aufgetaucht sind. Sein begeisternder und zugleich geduldiger Betreuungsstil ist sicher einzigartig. Ferner möchte ich ihm hier noch einmal für die besonderen Erfahrungen und Erlebnisse im Zusammenhang mit Wissenschaft und Naturschutz danken, die er mir in den letzten acht Jahren ermöglicht hat.

Besonders möchte ich mich bei meinem Betreuer Dr. VOLKER GRIMM bedanken, dessen menschliche Eigenschaften seine fachlichen Fähigkeiten und Kenntnisse noch übertreffen. Seine Freundschaft schätze ich sehr und möchte sie nicht mehr missen. Er hatte stets ein offenes Ohr und aufbauende Worte für einen manchmal entmutigten Doktoranden und Familienvater parat. Ohne ihn wäre die Arbeit in dieser Form nie fertig geworden.

Ich danke Prof. Dr. WALTER ARNOLD und Dr. FREDY FREY-ROOS vom Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie in Wien, die mir ihre Daten aus jahrelanger Freilandarbeit bereitwillig und gut aufgearbeitet zur Verfügung gestellt haben. Die Zusammenarbeit und meine Besuche in Wien haben mir immer sehr viel Spaß gemacht.

Der größte Dank gebührt aber meiner Frau Johanna, die trotz ihrer Doppelbelastung durch Beruf und Kindererziehung noch die Geduld und Kraft gefunden hat, mich zu unterstützen. Sie hat in den letzten Jahren immer viel Verständnis für meine wöchentliche Abwesenheit gehabt und nie den Glauben an mich verloren. Nicht nur dafür bewundere und liebe ich sie.

Lebenslauf

Persönliche Angaben:

- Familienstand: verheiratet, 2 Kinder
- Staatsangehörigkeit: deutsch
- Geburtsdatum: 24.11.1963
- Geburtsort: Düsseldorf

Schule:

1970 – 1973	Dalberg-Schule Aschaffenburg
1973 – 1974	Volksschule Kleinostheim
1974 – 1983	Kronberg-Gymnasium Aschaffenburg
1983	Abitur

Studium:

1983 – 1984	Universität Würzburg Studium der Biologie
1984 – 1989	Philipps-Universität Marburg Studium der Biologie mit dem Schwerpunkt Tierökologie bei Prof. Dr. H. Remmert
1989	Diplom-Hauptprüfung mit dem Nebenfach Informatik
1989 – 1990	Diplomarbeit bei Prof. Dr. C. Wissel am Fachbereich Physik in der AG Theoretische Ökologie
1990	Diplom in Biologie

Zivildienst:

1990 - 1991	Nationalpark Berchtesgaden
-------------	----------------------------

Auslandstudium:

1992 – 1993	University of Cape Town (South Africa) Master of Science (M.Sc.) Kurs in Conservation Biology
1993	M. Sc. in Conservation Biologie

Promotion:

1995 – 1999	Umweltforschungszentrum Leipzig Doktorandenstelle bei Prof. Dr. C. Wissel in der Sektion Ökosystemanalyse
-------------	---

UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH
Sektion Ökosystemanalyse
Permoserstraße 15
D-04318 Leipzig
Telefon 0341/235-3245
Telefax 0341/235-3500