

ARCHIVIERUNGSEXEMPLAR



UFZ-Bericht

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

UFZ - Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH

Nr. 17/1998

Dissertation

**Vom Individuum zur logistischen
Gleichung -
ein neues Verfahren zur Bestimmung
der Populationsdynamik aus einem
individuen-basierten Modell**

Lorenz Fahse

ISSN 0948-9452

**Vom Individuum zur logistischen Gleichung –
ein neues Verfahren zur Bestimmung der Populationsdynamik
aus einem individuen-basierten Modell**

DISSERTATION

zur

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

dem

Fachbereich Physik
der
Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Lorenz Fahse
aus Hannover

Marburg an der Lahn 1998

Archiv

| | | |
|-----|---|----|
| 4.5 | Simulationsablauf | 27 |
| 4.6 | Dynamik, Komplexität und Struktur des Modells | 29 |

UFZ-Umweltforschungszentrum
Leipzig-Halle GmbH
Zentralbibliothek
Permoserstraße 15
04318 Leipzig

98-1147 Archiv

Vom Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg

am 1. April 1998 als Dissertation angenommen

Erstgutachter : Prof. Dr. C. Wissel

Zweitgutachter : Prof. Dr. W. Bestgen

Tag der mündlichen Prüfung : 27. April 1998

**Vom Individuum zur logistischen Gleichung –
ein neues Verfahren zur Bestimmung der Populationsdynamik
aus einem individuen-basierten Modell**

Lorenz Fahse

Inhaltsverzeichnis

| | | |
|----------|--|-----------|
| 1 | Einleitung | 1 |
| 2 | Individuelles Verhalten und Populationsdynamik | 3 |
| 3 | Nomadisierende Lerchen in der Nama-Karoo | 5 |
| 3.1 | Die Nama-Karoo | 5 |
| 3.2 | Plek-plek-Regen und das raum-zeitliche Grasarealmuster | 6 |
| 3.3 | Allgemeines zur Biologie der Lerchen | 8 |
| 4 | Entwicklung und Darstellung des Modells | 11 |
| 4.1 | Allgemeines zur Modellkonzeption | 11 |
| 4.2 | Modellierung der Grasarealdynamik | 13 |
| 4.3 | Modellierung der Populationsdynamik | 15 |
| 4.3.1 | Lebensstadien | 15 |
| 4.3.2 | Reproduktion | 16 |
| 4.3.3 | Altersspezifische Mortalität | 18 |
| 4.4 | Schwarmverhalten | 21 |
| 4.4.1 | Die Sichtweite eines Schwarms | 21 |
| 4.4.2 | Aufspalten von Schwärmen | 24 |
| 4.4.3 | Vereinigung von Schwärmen | 26 |
| 4.5 | Simulationsablauf | 27 |
| 4.6 | Dynamik, Komplexität und Struktur des Modells | 29 |

II

| | | |
|----------|---|-----------|
| 5 | Exemplarische Untersuchungen | 35 |
| 5.1 | Die Dynamik des raum-zeitlichen Grasarealmusters | 35 |
| 5.2 | Mittlere Schwarmgrößen | 37 |
| 5.3 | Kapazität K , intrinsische Wachstumsrate r_m und charakteristische Rückkehrzeit T_R | 38 |
| 5.4 | Ergebnisse und Interpretationen | 39 |
| | 5.4.1 Variation der Parameter d_a und $NSplit$ | 40 |
| | 5.4.2 Variation des Parameters $neuGAZahl$ | 42 |
| 5.5 | Diskussion | 47 |
| 6 | Vergleich verschiedener Suchstrategien | 51 |
| 6.1 | Beschreibung der drei Szenarien | 51 |
| | 6.1.1 Das Standard-Szenarium | 51 |
| | 6.1.2 Das hochmobile Szenarium | 52 |
| | 6.1.3 Das ortstreue Szenarium | 52 |
| 6.2 | Ergebnisse | 53 |
| 6.3 | Analysen | 57 |
| 6.4 | Diskussion | 60 |
| 7 | Das Verfahren zur Bestimmung von K, T_R und r_m | 63 |
| 7.1 | Vorbemerkungen | 63 |
| 7.2 | Grundsätzliches zur Bestimmung der Wachstumsraten f und r | 64 |
| 7.3 | Trennung der Zeitskalen | 66 |
| 7.4 | Anwendung auf das Modell | 68 |
| | 7.4.1 Deaktivierung der demographischen Prozesse im Modell | 71 |
| | 7.4.2 Aufnahmen der Brutschwarmgrößen-Verteilung und Bestimmung von $f(N)$ | 72 |
| | 7.4.3 Ableitung der Kapazität K , der charakteristischen Rückkehrzeit T_R und der intrinsischen Wachstumsrate r_m | 74 |
| | 7.4.4 Verifikation des Verfahrens an einzelnen Testläufen | 76 |
| 7.5 | Anmerkungen zum Verfahren | 77 |
| 7.6 | Zusammenfassung und Verallgemeinerungen | 78 |

| | | |
|-----------|--|------------|
| 8 | Beispiele und weitere Auswertungen | 81 |
| 8.1 | Beispiele für typische $f(N)$ - bzw. $r(N)$ -Funktionen | 81 |
| 8.2 | Übergang zur Langevin-Gleichung: Identifikation des Schwarmrauschens | 87 |
| 8.3 | Übergang zur Mastergleichung: Berechnung der mittleren Lebensdauer T_m | 92 |
| 9 | Neue Aspekte im Verhältnis von klassischer und individuen-basierter Modellierung | 95 |
| 10 | Zusammenfassende Diskussion | 99 |
| 11 | Übersicht über die Modellparameter | 105 |
| 12 | Anhang | 107 |
| 12.1 | Relative Standardabweichung einer Binomialverteilung | 107 |
| 12.2 | Berechnung der mittleren Gesamtzahl $\langle \text{GAZahl} \rangle$ an Grasarealen pro Zeitschritt | 107 |
| 12.3 | Modifikation beim ortstreuem Szenarium | 108 |
| 12.4 | Berechnung von p_{find} | 109 |
| 12.5 | Berechnung des Verhältnisses $\alpha^* = N^*_{\text{Juv}} / N^*_{\text{Ad}}$ im Gleichgewicht | 111 |
| 12.6 | Berechnung der mittleren Mortalitätsrate μ^* | 113 |
| 13 | Literatur | 115 |

Danksagungen

IV



Die nomadisierende Lerche *Eremalauda starki* am Nest. Im Hintergrund das für die Karoo typische Gras *Stipagrostis ciliata* (Foto mit freundlicher Genehmigung von Peter Steyn, Newlands, Südafrika).

Sorgt euch nicht!

Seht euch die Vögel an.

Sie säen nicht, sie ernten nicht,

sie sammeln keine Vorräte

– aber euer Vater im Himmel sorgt für sie.

aus Matthäus 6

1 Einleitung

Die zunehmende Bedrohung der nomadisierenden Lerchen in der Karoo durch umherziehende Kleinviehherden führte zu der Frage, auf welche Weise die Lerchen durch die Einrichtung von Reservaten am besten geschützt werden könnten. Die dabei auftretenden Probleme motivierten dazu, die Erforschung dieses einzigartigen Ökosystems auch von theoretischer Seite zu unterstützen. Trotz ausführlicher Feldforschung (Dean 1995) war es kaum möglich, das System in seinen einzelnen Dynamiken zu verstehen, um so z.B. Auswirkungen von Naturschutzmaßnahmen auf die Lerchenpopulationen abzuschätzen. Zunächst wurde ein Modell entwickelt, mit dem verschiedene räumliche Reservatskonfigurationen untersucht wurden (Fahse & Wissel 1995, Fahse et al. 1998). Dieses Modell ließ aber noch viele Komponenten des Ökosystems unberücksichtigt, wie z.B. das Schwarmverhalten der Vögel. Deshalb sollte anhand eines verfeinerten Modells untersucht werden, welche vermuteten Verhaltensmuster der Lerchen in der hochvariablen Umwelt der Karoo überhaupt sinnvoll sein könnten und welche nicht. Von den Ergebnissen erhoffte man sich ein tieferes Verständnis des Systems, so daß die zu ergreifenden Schutzmaßnahmen möglichst effektiv und sinnvoll geplant werden können.

Zu diesem Zweck wurde das in dieser Arbeit dargestellte individuen-basierte Modell konzipiert. Doch schon bald zeigten sich ernste Schwierigkeiten: Die Simulation der vielfältigen Dynamiken des Systems beanspruchte so lange Laufzeiten, daß das Modell kaum zu gebrauchen war. Deswegen scheiterten „klassische“ Auswertungsmethoden, wie z.B. zur Bestimmung der mittleren Lebensdauer oder der Lebenszeitreproduktion. Auf diese Weise stellte sich im Laufe der Zeit immer dringlicher das Problem, ein Maß bzw. eine Systemgröße zu ermitteln, mit der es trotz der langen Laufzeiten möglich sein würde, verschiedene Szenarien des Modells beurteilen und miteinander vergleichen zu können. Die Konstruktion dieses „Meßinstrumentes“ wurde zur eigentlichen Hauptaufgabe. Aus diesem Grund liegt der Schwerpunkt dieser Arbeit nicht auf der Konzeption eines Modells, das dem komplexen Ökosystem der Lerchen in der Karoo in allen Belangen gerecht wird. Der Schwerpunkt liegt dagegen in der Entwicklung des in Kap. 7 dargestellten Verfahrens, mit dem man in die Lage versetzt wurde, populationsdynamische Implikationen individuellen Verhaltens quantitativ zu bestimmen. Die in Kap. 5 und 6 diskutierten Ergebnisse sollen in erster Linie demonstrieren, daß man mit diesem Verfahren ein erfolgreich einsetzbares Werkzeug besitzt, das sinnvolle (d.h. biologisch interpretierbare und nachvollziehbare) Ergebnisse produziert. Das

verallgemeinerte Verfahren (Kap. 7.6) ist nicht nur speziell für die hier betrachtete Lerchenpopulation geeignet, sondern auch für ähnliche Probleme bei anderen Modellen. Diese Arbeit erhebt nicht den Anspruch, das betrachtete Ökosystem erschöpfend analysiert und modelliert zu haben. Sie konzentriert sich auf die allgemeineren Folgerungen für die theoretische Populationsökologie, die sich aus der in Kap. 7 beschriebenen Vorgehensweise ergeben.

Aus diesem Grunde rahmen zwei Kapitel (Kap. 2 und 9), die speziell den konzeptionellen Hintergrund der angesprochenen Problematik beleuchten, den eigentlichen Inhalt der Arbeit ein. Nach einer kurzen Darstellung der wichtigsten Charakteristika der Karoo und der betreffenden Lerchen (Kap. 3) wird in Kap. 4 das Modell vorgestellt. Bevor in Kap. 7 erläutert wird, mit welcher Methode das Modell ausgewertet wurde, werden in Kap. 5 zunächst exemplarische Ergebnisse diskutiert und in Kap. 6 verschiedene (hypothetische) Zugstrategien der Lerchen verglichen und analysiert. Dadurch soll zum einen für den an der abstrakten Methodik weniger interessierten Leser der geschlossene Aufbau Fragestellung – Modellbeschreibung – Ergebnisse – Diskussionen nicht durch ein sehr theoretisch orientiertes Kapitel unterbrochen werden. Zum anderen bekommt man so zunächst einen Eindruck, welche Art von Ergebnissen mit dem dann in Kap. 7 erläuterten Verfahren gewonnen werden können. Es schließt sich ein Kapitel an, das u.a. Beispiele für den Verlauf der Wachstumsraten im System liefert (Kap. 8). Die dort gezeigten überraschenden Ergebnisse bringen neue Aspekte in die Debatte zwischen klassischer und individuen-basierter Modellierung und werden in Kap. 9 ausführlich diskutiert. Die Arbeit schließt mit einer zusammenfassenden Diskussion (Kap. 10).

2 Individuelles Verhalten und Populationsdynamik

In welchem Maße und auf welche Weise beeinflusst das Verhalten der einzelnen Individuen die Dynamik einer Population (Hassell & May 1985, Koehl 1989, de Roos et al. 1991, Lawton 1991, Kooijman 1994, Goss-Custard et al. 1995a, Goss-Custard et al. 1995b) ? Weder der klassische noch der individuen-basierte Ansatz zur Modellierung der Populationsdynamik geben auf diese Frage eine eindeutige Antwort. In klassischen Modellierungsansätzen verwendet man Differentialgleichungen für die Populationsgröße N , wie zum Beispiel bei der logistischen Gleichung:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) = Nr(N) = Nr_m \left(1 - \frac{N}{K}\right) .$$

In solchen Gleichungen wird das individuelle Verhalten in keiner Weise betrachtet, sondern alles wird auf die mittlere individuelle Wachstumsrate $r(N)$ reduziert. Solche Modelle waren sehr nützlich, um verschiedene Konzepte wie Dichteregulation oder intra- und interspezifische Konkurrenz zu entwerfen und zu demonstrieren. Aber klassische Modelle konnten nicht wesentlich dazu beitragen, daß an einem konkreten ökologischen System Voraussagen über sein Verhalten möglich wurden. Sie lieferten häufig im nachhinein eine plausible Erklärung für beobachtete Phänomene und trugen auf diese Weise zu einem Verständnis ökologischer Systeme bei. Die Beschreibungsebene bei klassischen Modellen ist die hochaggregierte Ebene der Gesamtpopulation. Im Gegensatz dazu entstanden in jüngerer Zeit (nicht zuletzt durch die gestiegene Rechenleistung von Computern) individuen-basierte Simulationsmodelle, die auf der Individuumsebene ansetzen (Huston et al. 1988, DeAngelis & Gross 1992, Uchmanski & Grimm 1996). Sie stellen sog. "bottom-up"-Ansätze dar, in denen die einzelnen Individuen oder einzelne Gruppen von Individuen jeweils explizit berücksichtigt werden; d.h. sie besitzen beispielsweise nicht eine einheitliche mittlere Fertilität, sondern jedem Individuum wird ein ganz bestimmtes Maß an Reproduktionsfähigkeit zugeschrieben, so daß die Individuen sich voneinander in der Regel unterscheiden.

Solche individuen-basierten Modelle scheinen wesentlich näher an der Wirklichkeit zu sein als klassische Ansätze. Sie hätten daher im Prinzip das Potential, um die oben gestellte Frage zu klären, welche individuellen Eigenschaften oder Verhaltensweisen die Dynamik der

Population bestimmen. Doch diesem Vorgehen sind in einem konkreten Fall meist methodische und praktische Grenzen gesetzt: Zum einen ist es kaum möglich, alle Verhaltensweisen eines Individuums in allen denkbaren Situationen zu kennen. Oft besitzt man daher nur über einzelne Aspekte eines Systems genauere Informationen. Doch in einem Modell sollte die „Auflösung“ in allen Teilen gleich sein (Starfield & Bleloch 1991). Zum Beispiel ist eine umfassende und detaillierte Modellierung der Reproduktionseigenschaften von Individuen für das Studium der Dynamik der Population sinnlos, wenn demgegenüber nur eine vage Vorstellung über die Mortalitätsfaktoren besteht. Zum anderen scheinen individuenbasierte Modelle zwar aufgrund ihrer größeren Realitätsnähe besser überprüfbar zu sein als klassische Modelle (Murdoch et al. 1992). Doch eine große Realitätsnähe impliziert eine Vielzahl an Modellparametern, die wiederum i.a. mit viel Aufwand gemessen werden müssen – falls sie überhaupt direkt zu bestimmen sind. Ferner besitzen individuenbasierte Modelle aus dem gleichen Grund häufig eine sehr große Anzahl von Regeln und beinhalten Prozesse, die auf kleiner Zeitskala ablaufen. Damit ist zwangsläufig verbunden, daß die Laufzeiten der Simulationen in entsprechender Weise anwachsen. Prinzipiell kann man jedes Modell „verfeinern“ und „noch realistischer“ gestalten. Aber wenn man sich für die Populationsdynamik interessiert, die typischerweise auf der Zeitskala von Jahren abläuft, dann werden schnell sehr große Laufzeiten entstehen, so daß eine genaue Analyse des Systems fast unmöglich wird.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die praktischen und konzeptionellen Probleme noch nicht gelöst sind, die mit der Frage verbunden sind, inwieweit und auf welche Weise individuelles Verhalten die Dynamik einer Population beeinflusst und wie beispielsweise dadurch die Größen K und r_m in obiger Gleichung bestimmt werden. Das Verhältnis von diesen beiden Ebenen ist noch ungeklärt und nicht verstanden. Es handelt sich bei dieser Problematik um ein grundsätzliches Problem, das zur Zeit Thema aktueller Diskussionen ist (beispielsweise findet im August dieses Jahres [1998] eine Tagung zum Thema „From Individuals to Populations“ in Budejovice, Tschechien, statt).

Das in Kap. 4 dieser Arbeit vorgestellte Modell, mit dem die Auswirkungen des individuellen Verhaltens der Lerchen in der Karoo auf ihre Populationsdynamik untersucht werden sollen, gehört zu dieser Thematik. Die Ergebnisse und Einsichten, die am Beispiel dieser Population gewonnen werden, lassen sich, wie in Kap. 9 am Ende der Arbeit diskutiert wird, anschließend auf die hier angesprochene allgemeine Problematik übertragen.

3 Nomadisierende Lerchen in der Nama-Karoo

In diesem Kapitel werden die typischen Charakteristika dieses Ökosystems kurz beschrieben und die Biologie der Lerchen erläutert. Die aufgeführten Prozesse und die zugehörigen Daten fließen später in Kap. 4 in die Entwicklung des Modells und in die Wahl der einzelnen Parameterwerte des Modells ein. Da, wie in der Einleitung betont, der Schwerpunkt der Arbeit nicht auf der biologischen, sondern auf der konzeptionellen Seite liegt, beschränkt sich die Darstellung in diesem Kapitel auf das Notwendigste und stellt keine umfassende Beschreibung des Ökosystems mit Flora und Fauna dar. Der daran interessierte Leser sei auf die sehr gründliche und ausführliche Arbeit von Dean (1995) verwiesen. Im folgenden beziehen wir uns – wenn nicht anders vermerkt – stets auf diese Arbeit oder auf persönliche Mitteilungen des Autors.

3.1 Die Nama-Karoo

Die Karoo bildet zusammen mit der Namib-Wüste und der südlichen Kalahari die südwestliche Trockenzone Afrikas (Werger 1985). Der zentrale und höhergelegene Teil der Karoo wird Nama-Karoo genannt (Abb. 1) und umfaßt zusammen mit der benachbarten Sukkulente-Karoo ein Gebiet von ca. 360 000 km² (Hilton-Taylor & le Roux 1989). Die Landschaft ist größtenteils flach oder leicht gewellt, abgesehen von unvermittelt aus der Ebene ragenden kahlen Tafelbergen („karoo koppies“). Die mittlere jährliche Niederschlagsmenge nimmt innerhalb der Nama-Karoo Werte zwischen 100 mm im westlichen und 500 mm im östlichen Teil an, und die Nama-Karoo stellt somit ein arides bis semi-arides Gebiet dar. Aufgrund der großen relativen Varianz des Niederschlags kann es zu längeren Trockenzeiten kommen, so daß die Nama-Karoo wüstenähnliche Charakteristika aufweist.

Die Flora wird vor allem durch zwei Gattungen bestimmt: Zwergsträucher (Chamaephytes; insbesondere „ankerkaroo“ *Pentzia incana*, „kapokbossie“ *Eriocephalus ericoides* und *Galenia africana*) und Gräser (Hemicryptophytes; insbesondere *Stipagrostis brevifolia*, *S. ciliata* und „blinkhaargras“ *S. uniplumis*). Der Bedeckungsgrad liegt gewöhnlich nur bei ca. 20%, aber er kann nach niederschlagsreichen Perioden schnell auf 80% ansteigen. Diese Eigenschaft ist der entscheidende Zeitgeber für die Reproduktion der nomadisierenden Lerchen, die solche Grasareale zum Brüten nutzen (s.u.).

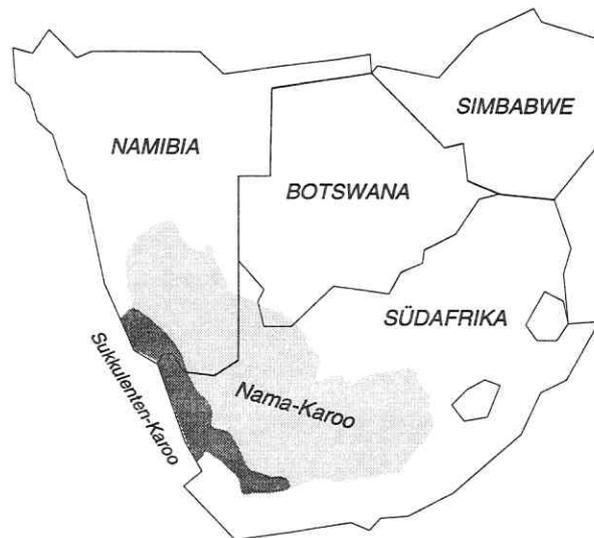


Abb. 1. Ausdehnung der Sukkulente- und der Nama-Karoo
(in Anlehnung an Rutherford & Westfall 1986).

Die Karoo besitzt zwar keine spezielle Avifauna, aber sie zeichnet sich durch eine große Artenvielfalt aus (Winterbottom 1968, Vernon 1986). Allerdings wird diese Vielfalt durch die zunehmende Landnutzung gefährdet. Neben Ackerkulturen und Bergbau stellt die intensivierte Beweidung durch domestizierte Kleinviehherden (Schafe und Ziegen) eine Gefahr speziell für die nomadisierenden Lerchen dar. Diese Herden weiden die potentiellen Brutgebiete der Lerchen ab, wodurch diese Grasareale schneller versteppen und für die Lerchen keine geeigneten Brutgebiete mehr darstellen. Diese Problematik war die ursprüngliche Motivation für die Modellierung der Lerchenpopulation unter der Fragestellung einer optimalen räumlichen Reservatskonfiguration (vgl. Einleitung Kap. 1).

3.2 Plek-plek-Regen und das raum-zeitliche Grasarealmuster

Wenn an einem Ort mehr als 20 mm Niederschlag fällt, dann kommt es zu einer Stimulation des Graswuchses und zur Samenbildung (Maclean 1970a, 1996). Damit einhergehend wachsen auf solchen Grasarealen bestimmte Insektenpopulationen an. Die Lerchen sind bei ihrer Reproduktion ausschließlich auf die Grasareale angewiesen, da sie nur hier eine ausreichende Menge an Insekten finden können, um ihre Nestlinge während der gesamten Aufzuchtphase ernähren zu können (s. Kap. 3.3).

In den Charakteristika des Niederschlags liegt die Eigenart dieses Ökosystems: Besonders im Sommer fällt der Regen in der Nama-Karoo nicht flächendeckend, sondern er ist häufig auf kleine Bereiche lokalisiert (Venter et al. 1986). Diese „fleckenhafte“ Verteilung über die Landschaft wird in Afrikaans veranschaulichend als „plek-plek“-Regen bezeichnet. Die zumeist aus kräftigen Gewitterregen bestehenden Niederschläge erstrecken sich typischerweise über einen Bereich von 1 bis 25 km². Doch es läßt sich prinzipiell nicht vorhersagen, wann und wo ein Grasareal neu entstehen wird: Obwohl die räumliche und zeitliche Verteilung auf regionaler Skala allgemeinen Regeln folgt, ist der Niederschlag auf kleinerer räumlicher und zeitlicher Skala zufällig verteilt. Folglich sind die mit dem Niederschlag korrelierten Grasareale in gleicher Weise fleckenhaft und zufällig über die Nama-Karoo verstreut (Acocks 1953, Hoffman & Cowling 1987). Die Grasareale bleiben nicht unbegrenzt für die Lerchen nutzbar, sondern sie versteppen mit der Zeit. Damit geht eine Abnahme der Insektenpopulationen einher, und die Lerchen finden nicht mehr genügend Nahrung für die Aufzucht ihrer Nestlinge. Man schätzt, daß die Lerchen spätestens bis zu zwei Wochen nach dem Hochwachsen eines Grasareals dort mit einer Brut beginnen müssen, um während der gesamten Aufzuchtzeit geeignete Bedingungen vorfinden zu können. Diese Zeitspanne wird allerdings von der Qualität des Grasareals, d.h. von der Größe der dort vorhandenen Nahrungsressource abhängen. Je mehr Regen dabei zum Hochwachsen eines Grasareals geführt hat, desto besser scheint dabei die Grasareal-Qualität in Hinblick auf das Nahrungsangebot zu sein.

Man vermutet, daß die Lerchen bereits vor Brutbeginn einschätzen können, ob ein Grasareal über die gesamte Dauer einer Aufzuchtphase genügend Nahrung bieten wird oder nicht. Ansonsten würde man des öfteren erfolglose oder abgebrochene Bruten beobachten, was aber nicht der Fall ist (W.R.J. Dean, persönl. Mitteilung). Dieser Umstand erschwert aber die Erhebung von Daten über die Anzahl geeigneter Grasareale in der Nama-Karoo: Mit Hilfe von Luft- oder Satellitenbildern könnte man zwar Grasareale auszählen, die im Moment in der Landschaft zu sehen sind, aber man könnte keine Aussage darüber treffen, wieviele davon tatsächlich den Lerchen eine Reproduktion ermöglichen würden. Aus den gleichen Gründen ließen sich vorhandene Niederschlagsdaten an einzelnen Orten nicht für eine quantitative Abschätzung der Verteilung der Grasareale nutzen.

Zusammenfassend besteht die Umwelt in der Nama-Karoo für die Lerchen aus einem räumlich und zeitlich stark fluktuierenden, fleckenhaften Muster in der Landschaft, bei dem von Tag zu Tag an einzelnen Orten Grasareale als potentielle Brutgebiete neu entstehen,

während an anderen Stellen Grasareale wieder versteppen und für die Lerchen ungeeignet werden.

3.3 Allgemeines zur Biologie der Lerchen

Die in dieser Arbeit angestellten Untersuchungen basieren auf folgenden vier Lerchenarten (Alaudidae) (Dean et al. 1992, Maclean 1993):

- Sclater's lark *Spizocorys sclateri*,
- Stark's lark *Eremalauda starki*,
- greybacked finchlark *Eremopterix verticalis* und
- blackeared finchlark *Eremopterix australis*.

Dabei sind *Spizocorys sclateri* und *Eremopterix australis* endemische bzw. fast-endemische (Dean 1995) Arten in der Karoo.

Lebenszyklus. Die Lerchen durchleben drei Lebensphasen, die später bei der Modellierung berücksichtigt werden: die Nestlings-, die juvenile und anschließend die adulte Phase. Die Nestlingsphase vom Schlüpfen bis zum Flüggewerden dauert im allgemeinen 15–20 Tage (Maclean 1970b, 1993). Die Juvenilen werden nach ca. 6–12 Monaten geschlechtsreif. Der genaue Zeitpunkt des Eintritts in das adulte Stadium wird vermutlich hauptsächlich durch das verfügbare Nahrungsangebot bestimmt.

Nahrung. Alle vier Arten sind granivor; d.h. sie ernähren sich überwiegend von Grassamen und grüner Vegetation, während der Anteil an Insekten klein ist (Dean & Hockey 1989). Die Samen können praktisch überall in der Nama-Karoo in den Samenbänken vorgefunden werden, so daß die adulten Vögel in der gesamten Nama-Karoo überleben können. Dagegen werden die Juvenilen (insbesondere bei *Eremopterix australis* und *E. verticalis*) vor allem mit Arthropoden gefüttert, wie Ameisen, Termiten, Käfern, Grashüpfern, Schmetterlingslarven u.ä. (Dean & Hockey 1989). Einen großen Anteil bildet dabei die Termitenart *Hodotermes mossambica* (Maclean 1970b, Dean et al. 1992).

Brutverhalten. Die Abundanz an Arthropoden und insbesondere von *Hodotermes mossambica* ist dort am größten, wo es vor kurzem geregnet hat und Graswuchs stimuliert wurde (Coaton 1958). Dadurch sind die Lerchen in ihrer Reproduktion ausschließlich auf die oben beschriebenen Grasareale angewiesen. Findet ein Schwarm ein Grasareal, so wird dort

mit einer Brut begonnen. Das Grasareal bietet neben einer ausreichenden Nahrungsressource für die Nestlinge auch den Adulten ein großes Reservoir an Samen sowie ferner Nestmaterial und geschützte Nistplätze. Bei einer Brut beteiligen sich beide Partner in gleicher Weise an der Brut und Aufzucht der Jungen (Maclean 1970b). Tab. 1 gibt eine Übersicht über die Zeitdauern für Nestbau und Brut sowie über die mittleren Gelegegrößen.

| | <i>Eremopt. austral.</i> | <i>Eremopt. vert.</i> | <i>Eremal. starki</i> | <i>Spizoc. sclateri</i> |
|--------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|
| Nestbau (Tage) | 4–5 | 4–5 | – | – |
| Brutdauer (Tage) | 12 +/-1 | 12 +/-1 | 12 +/-1 | mind. 13 |
| mittl. Gelegegröße | 2,1 | 2,1 | 2,3 | 1 |

Tab. 1. Empirische Daten über die vier betrachteten Lerchenarten (–: keine Daten verfügbar; zusammengestellt aus Keith et al. 1992).

Vereinfachend gehen wir im folgenden davon aus, daß alle Lerchenarten im Mittel 4,5 Tage für den Nestbau benötigen, jedes Paar 2 Eier legt und diese über 12 Tage ausbrütet. Da die Aufzucht 15–20 Tage in Anspruch nimmt (Dauer des Nestlingsstadiums; s.o.), kann eine mittlere Aufzuchtzeit von 17,5 Tagen angenommen werden. Insgesamt beträgt die Zeitspanne vom Beginn des Nestbaus bis zum Flüggewerden der Jungen mit diesen Daten im Mittel 4,5 Tage + 12 Tage + 17,5 Tage = 34 Tage.

Mortalität. Adulte Lerchen werden vermutlich gelegentlich von Falken erbeutet, während die Nestlinge auch Füchsen, Wildkatzen und Schakalen zum Opfer fallen können (Maclean 1970a). Über die Mortalitätsraten liegen lediglich grobe Abschätzungen vor. Man schätzt einerseits die Mortalitätsrate bei den Juvenilen auf ca. 40%. Andererseits aber vermutet man eine Dichteabhängigkeit von der Zahl der Brutpaare auf dem Grasareal. Die Elternvögel konkurrieren beim Füttern der Nestlinge um die Insektenressource auf dem Grasareal. Je mehr Brutpaare vorhanden sind, desto geringer ist der Anteil eines Brutpaares an dieser Ressource, und dementsprechend sinkt die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nestlinge. Die Nestlingsmortalität wird deswegen später im Modell mit einer dichteabhängigen Funktion angesetzt (Kap. 4.3.3). Ungefähr 75% der flügge gewordenen Juvenilen erreichen durchschnittlich nach 9 Monaten (s.o.) das adulte Alter. Insgesamt werden die Vögel im Mittel 4–6 Jahre alt. Diese Schätzungen sind bei der Modellierung der Mortalität in Kap. 4.3.3 die Grundlage für die angesetzten Raten.

Zugverhalten. Alle vier Arten nomadisieren durch die Karoo in kleineren oder größeren Schwärmen. Man beobachtet während einer Brut auf einem Grasareal manchmal mehrere hundert Vögel in einer Brutkolonie, während in längeren Trockenzeiten, in denen es kaum zu dem erforderlichen Graswuchs kommt, zumeist kleinere Schwärme durch die Karoo ziehen. Dabei werden aber selten Schwärme unter sechs Vögeln beobachtet. Wie sich im Detail die Such- und Zugstrategien der Lerchen auf der Suche nach Brutgebieten darstellen, ist völlig unbekannt. Zu dieser Frage soll das im nächsten Kapitel entwickelte Modell u.a. einen Beitrag liefern.

Insgesamt bestehen trotz der zum Teil unterschiedlichen Taxonomie große Ähnlichkeiten zwischen den betrachteten Arten, so daß bei der Modellierung keine gesonderte Unterscheidung nötig sein wird. Da das Modell für ein generelles Verständnis der nomadisierenden Lerchen in der Nama-Karoo konzipiert ist, steht im folgenden der Begriff „Lerche“ für eine hypothetische, generalisierte Lerchenart in der Karoo.

4 Entwicklung und Darstellung des Modells

Nach einer kurzen Einführung in die Modellphilosophie wird in diesem Kapitel das Modell für die Lerchen in der Karoo beschrieben. Ausgangspunkt sind dabei die Daten und Fakten über das Ökosystem, die im vorhergehenden Kapitel dargestellt wurden. In Kap. 11 ist eine tabellarische Übersicht der verwendeten Parameter und ihrer Standardwerte gegeben.

4.1 Allgemeines zur Modellkonzeption

In der theoretischen Ökologie entzündet sich ein Disput über ein Modell im Gegensatz zu anderen „klassischen“ Naturwissenschaften wie z.B. der Physik weit weniger häufig an den Resultaten als an der Herangehensweise, d.h. an der Art, *wie* methodisch gearbeitet, also modelliert wird. Im Bereich der theoretischen Physik besteht dieses Problem im Grunde auch, doch hier existiert – wenngleich auch nicht immer – prinzipiell die Möglichkeit, einen mathematischen Ansatz, den man vielleicht als „übersimplifizierend“ klassifizieren würde, im nachhinein durch das Experiment zu rechtfertigen. Dies geschieht beispielsweise in der Festkörperphysik, bei der man hochkomplexe Systeme mit unübersehbaren Mengen an Teilchen und Wechselwirkungen beschreibt. Je nachdem, was man beschreiben will, genügt u.U. schon ein einfaches Modell, das den zu untersuchenden Effekt bestens erklärt (Beispiel: Längenausdehnung beim Erhitzen eines Körpers). Abgesehen von dem entscheidenden Unterschied, daß in der Natur nicht ohne weiteres an einem realen (und meist gegen äußere Einflüsse gerade zu schützenden) Ökosystem Experimente zum Testen von Modellen gemacht werden können, sieht sich die theoretische Ökologie prinzipiell in derselben Situation: Reale Ökosysteme sind hochkomplexe und hochdynamische stochastische Systeme, die sich einer unmittelbaren Beschreibung prinzipiell entziehen. Doch wie in dem angesprochenen Beispiel aus der Festkörperphysik ist es nicht in jedem Fall notwendig, alle Parameter, Dynamiken, Organismen usw. eines Ökosystems zu einer Erklärung eines Effektes oder zur Klärung einer Problematik heranzuziehen, sondern lediglich diejenigen, die für die Fragestellung relevant sind. Dies entspricht dem Grundgedanken der sog. „konzeptionellen Modellen“ (Wissel 1989, Wissel 1992). Sie erheben nicht den Anspruch, ein Ökosystem vollständig in allen Einzelheiten zu beschreiben, sondern sie wollen die Prozesse herausarbeiten, die für die Fragestellung relevant sind und nachvollziehbare Erklärungen für beobachtete Phänomene liefern. Primär steht dabei das Ziel im Vordergrund, einen Zuwachs an Verständnis des Systems zu liefern. Man könnte diesen Sachverhalt damit vergleichen, daß man versucht, einen hochdimensionalen Körper auf eine Hyperebene zu projizieren; beispielsweise ein

dreidimensionales Gebilde auf eine ebene Fläche. Je nachdem, unter welchem Blickwinkel (d.h. unter welcher Fragestellung) man projiziert, wird die Projektion des Gebildes anders aussehen. Einige Eigenschaften machen sich nicht bemerkbar, während andere deutlicher hervortreten.

Doch die Grenze, welche Faktoren in einem System für eine Fragestellung wesentlich sind oder nicht, ist in der Regel nicht klar zu ziehen. So gibt es für Modelle in der theoretischen Ökologie eine große Bandbreite bezüglich ihrer Komplexität: sowohl hochaggregierte Differentialgleichungsmodelle als auch hochaufgelöste Modelle mit einer großen Zahl an Parametern und Regeln werden diskutiert. Im Rahmen dieser Arbeit sind wir nicht daran interessiert, ein Modell zu entwickeln, das dem Anspruch einer in allen Belangen „realistischen“ Beschreibungsweise genügt. Dazu ist der Gegenstand unserer Untersuchungen prinzipiell ungeeignet, da das Ökosystem aufgrund seiner großen regionalen Ausdehnung dafür zu heterogen und unübersichtlich ist. Ferner ist die Datenlage – wie im vorhergehenden Kapitel deutlich wurde – so lückenhaft, daß man hier von vornherein Kompromisse eingehen muß.

Die Fragen, die mit dem zu erstellenden Modell angegangen werden sollen, lauten:

Welchen Einfluß haben verschiedene Strategien des Zug- und Schwarmverhaltens der Lerchen auf die Dynamik der gesamten Population? Inwiefern stellen solche Strategien ein sinnvolles Verhalten in einer hochvariablen und „patchy“ -haften Umwelt dar?

Da dabei das Verhalten jedes einzelnen Vogels eine Rolle spielt, sind hochaggregierte Modelle, wie z.B. Differentialgleichungen für die Populationsgröße N , prinzipiell ungeeignet. Auch andere Ansätze wie z.B. mit „Super-Individuen“ (Scheffer et al. 1995) werden nicht weiter verfolgt, da a priori nicht klar ist, auf welcher Ebene man aggregieren sollte. Aus diesem Grunde haben wir ein individuen-basiertes Modell (s. Kap. 2) erstellt, bei dem die Mobilität sowie die Geburts- und Sterbeprozesse pro Individuum simuliert werden. Dabei nimmt jeder Vogel seine individuelle Umgebung wahr, die wiederum sein Verhalten von Zeitschritt zu Zeitschritt beeinflusst.

In den folgenden Abschnitten werden die einzelnen Komponenten des Modells dargestellt, orientiert an den Ausführungen in Kap. 3.

4.2 Modellierung der Grasarealdynamik

Als erstes soll die Modellierung der abiotischen Umgebung der Lerchen erläutert werden, die sich durch eine große räumliche und zeitliche Stochastizität auszeichnet. Da die Ausdehnung eines Grasareals im Bereich 1 bis 25 km² liegt (Kap. 3.2), gehen wir von einer mittleren Größe von 13 km² aus. Es bietet sich an, die Fläche der Karoo als ein Gitter darzustellen, dessen einzelne Felder ein solches Areal darstellen sollen. Ein Feld repräsentiert somit eine Fläche von ca. 3,6 km × 3,6 km = 13 km². In unserem Modell betrachten wir ein Gitter von 50×50 solcher Felder, was einer Fläche von 180×180 km² entsprechen würde. Gemessen an der Gesamtausdehnung der Nama-Karoo ist das lediglich ein Ausschnitt, aber diese Wahl wurde aus zwei Gründen getroffen: Zum einen betrachten wir auf diese Weise einen kleineren Teil der Nama-Karoo, innerhalb dessen man die mittlere Niederschlagsverteilung in erster Näherung als konstant ansehen kann. Wir berücksichtigen in unserem Modell deshalb keine räumlichen Gradienten des Niederschlages, sondern gehen von einer räumlich homogenen Wahrscheinlichkeit für einen ausreichenden Niederschlag aus (s.u.; in Fahse et al. 1998 wird dagegen ein Modell präsentiert, das auch geographische und jahreszeitliche Charakteristika des Niederschlags berücksichtigt). Zum anderen ist die Größe des Gitters ein ganz entscheidender Faktor für den Speicherbedarf und die Laufzeit einer Simulation, da im Algorithmus eine dementsprechende Vielzahl an Feldern verwaltet werden muß.

Obwohl es insbesondere in der westlichen Karoo im Winter durch ausgedehnte Regenfronten auch in größeren Gebieten zu Graswuchs kommen kann, beschränken wir uns im Modell auf die Charakteristika des Sommerregens. Dieser zeichnet sich durch seine Lokalität („patchiness“) und durch eine große Intensität aus, durch die das Hochwachsen der Grasareale häufig initiiert wird. Der Sommerregen fällt typischerweise überwiegend im Osten der Karoo, so daß das Modell hauptsächlich die Verhältnisse in dieser Gegend beschreibt. Entscheidend für die Lerchen ist allerdings nicht, wo es wieviel geregnet hat, sondern wo letztendlich neue Grasareale als potentielle Brutgebiete entstanden sind. Wie bereits in Kap. 3.2 ausgeführt, gibt es leider auf regionaler Skala keinerlei Daten, die ein verlässliches Maß für die Anzahl neuer Grasareale liefern. Wir sind daher bei der Modellierung gezwungen, diese Zahl willkürlich anzunehmen und bei den Simulationen entsprechend zu variieren.

Im Modell setzen wir an, daß pro Tag (= 1 Zeitschritt im Modell) die mittlere Zahl *neuGAZahl* an *neuen* Grasarealen konstant ist. Standardmäßig werden die Fälle *neuGAZahl*=0,25; 0,5; 1,0 und 2,0 betrachtet, wobei man nach folgendem Algorithmus verfährt:

1. Ist $\text{neuGAZahl} < 1$, so wird mit einer Wahrscheinlichkeit von $p = \text{neuGAZahl}$ bestimmt, ob überhaupt in einem Zeitschritt *ein* neues Grasareal entsteht. Falls ja, dann wird der Ort dieses Grasareals zufällig (gleichverteilt) auf dem 50×50 -Gitter festgesetzt.
2. Ist $\text{neuGAZahl} = 1,0$ bzw. $2,0$, so wird über eine Gleichverteilung eine Zahl n aus der Menge $\{0, 1, 2\}$ bzw. $\{0, 1, 2, 3, 4\}$ bestimmt, die die Anzahl der neuen Grasareale in diesem Zeitschritt angibt. Anschließend werden wie bei Punkt 1. die Orte dieser n Felder festgesetzt.

Mit diesem Verfahren ist gewährleistet, daß im Mittel neuGAZahl an neuen Grasarealen pro Zeitschritt entstehen. Allerdings bleiben diese nicht dauerhaft für eine Brut geeignet, sondern brutbereite Lerchen müssen die Grasareale innerhalb einer gewissen Zeit anfliegen, um eine erfolgreiche Aufzucht der Jungen durchführen zu können (s. Kap. 3.2). Außerdem sind nicht alle Grasareale von gleicher Qualität, sondern bieten – je nachdem, wieviel Regen zu ihrem Entstehen beigetragen hat – unterschiedliche Bedingungen für die Reproduktion. Im Modell berücksichtigen wir die Qualität in der „Lebensdauer“ eines Grasareals: Damit ist weniger die Zeitspanne der Existenz gemeint als vielmehr die biologisch entscheidendere Zeitspanne, innerhalb derer die Lerchen ein solches Grasareal angefliegen haben müssen, um eine Brut erfolgreich beenden zu können. Anders gesagt gibt die „Lebensdauer“ eines Grasareals an, nach wieviel Tagen das Grasareal nicht mehr für den Beginn einer Reproduktion geeignet ist, da es ab diesem Zeitpunkt nicht mehr für die gesamte Dauer einer Brut- und Aufzuchtperiode (34 Tage; s. Kap. 3.3) genügend Ressourcen bietet. Von Biologen wird diese Zeit auf ca. 2 Wochen geschätzt, wobei aber keine Aussage über die Qualität der Brutbedingungen gemacht wird. Wir setzen im Modell an, daß die „Lebensdauer“ eines Grasareals aus einer Gleichverteilung über der Menge $\{1; 2; 3; \dots; 14\}$ an Tagen gezogen wird. Es gibt also beispielsweise Grasareale, die nur für 2 Tage für die Lerchen attraktiv sind, andere dagegen bis zu 14 Tagen. Für jedes nach obigen Verfahren neu entstandene Grasareal wird auf diese Weise eine solche Lebensdauer bestimmt.

Anschaulich bedeutet dies, daß in der Karoo (d.h. auf dem 50×50 -Gitter) an verschiedenen Stellen immer wieder neue Grasareale entstehen und gleichzeitig „zu alt“ gewordene verschwinden. Abb. 2 gibt einen Eindruck über die räumlich-zeitliche Dynamik der Grasareale im Modell. Die Tatsache, daß die Grasareale nicht nur im aktuellen Zeitschritt im Modell für die Lerchen attraktiv sind, sondern je nach Lebensdauer mehr oder weniger lange

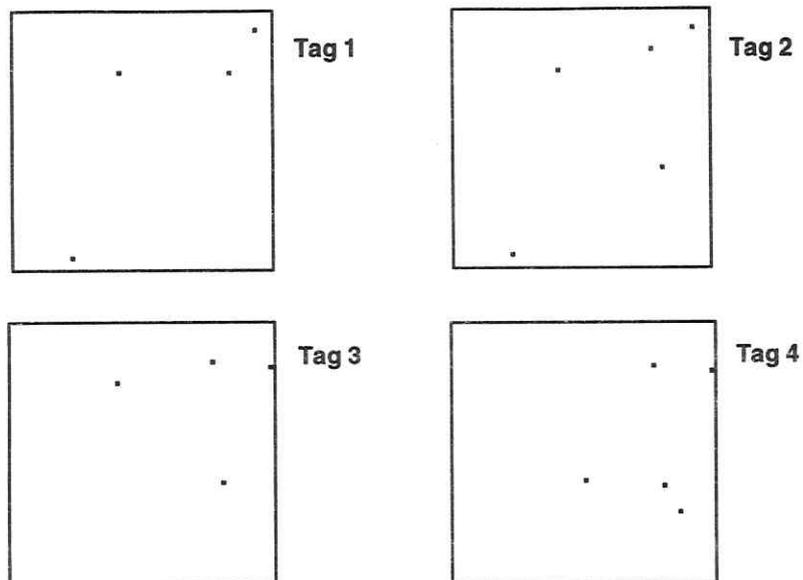


Abb. 2. Räumlich-zeitliche Dynamik der Grasareale. Pro Zeitschritt (=1 Tag) entstehen gemäß Parameter neuGAZahl eine zufällige Zahl an Grasarealen neu, während andere verschwinden, sobald sie entsprechend der für sie bestimmten Qualität („Lebendauer“; maximal 14 Tage) nicht mehr für eine Reproduktion der Lerchen geeignet sind.

im System verbleiben, stellt einen „Memory-Effekt“ dar, dessen Bedeutung sich später als entscheidend bei der Untersuchung verschiedener Zugszenarien herausstellen wird (Kap. 6.3). Diese zeitliche und räumliche Dynamik bildet den Hintergrund, vor dem sich die Populationsdynamik der Lerchen abspielt. Findet ein Schwarm ein Grasareal, so beginnt er dort mit der Reproduktion (s.u.).

4.3 Modellierung der Populationsdynamik

Bevor beschrieben wird, wie die einzelnen Vögel auf dem 50×50-Gitter umherziehen, werden in diesem Abschnitt der Lebenszyklus, die Reproduktion und die Mortalität der Lerchen im Modell erläutert.

4.3.1 Lebensstadien

Bei der Modellierung werden grundsätzlich drei Lebensstadien der Lerchen unterschieden: Nestlinge, Juvenile und Adulte (s. Kap. 3.3). Als Nestlinge ziehen die Vögel noch nicht umher, sondern befinden sich bis zum Flügengeworden im Alter von 18 Tagen zusammen mit



Abb. 3. Übersicht über die Dauer der einzelnen Lebensphasen einer Lerche (in Tagen).

ihren Eltern auf dem entsprechenden Grasareal. Daher brauchen die Nestlinge bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht explizit im Modell als einzelne Individuen berücksichtigt werden. Dies geschieht erst, nachdem am Ende einer Aufzucht die Zahl der überlebenden Nestlinge, die aus einem brütenden Schwarm neu entstanden und gerade flügge geworden sind, bestimmt worden ist (s.u.). Diese Jungvögel sind dann in die juvenile Phase eingetreten, und ab diesem Zeitpunkt können sie sich als „selbständige“, nomadisierende Individuen in der Folgezeit ggf. von ihrem Elternschwarm abspalten (s.u.). Die juvenile Phase dauert ca. 6–12 Monate (Kap. 3.3). Im Modell nehmen wir den Mittelwert und gehen davon aus, daß die Juvenilen im Alter von genau 9 Monaten (=39 Wochen=273 Tagen) adult werden; d.h. daß insgesamt das juvenile Stadium (ohne die Nestlingsphase) 273–18 Tage=255 Tage dauert. Anschließend treten die Juvenilen in die Geschlechtsreife ein und werden adult. Das maximale Alter eines Vogels liegt im Modell bei 6 Jahren=6·364 Tage=2184 Tage. In Abb. 3 ist eine Übersicht über die Dauer der einzelnen Lebensphasen gegeben.

4.3.2 Reproduktion

Da der entscheidende Zeitgeber für die Reproduktion der Lerchen in der Karoo nicht die Jahreszeit, sondern das Auffinden eines zum Brüten geeigneten Grasareals ist, soll im Modell dementsprechend angenommen werden, daß ein Schwarm *immer* mit einer Brut beginnt, sobald er ein Grasareal gefunden hat. Wie oben ausgeführt, werden bei der Simulation der Dynamik der Grasareale ausschließlich „geeignete“ Grasareale berücksichtigt; zu alt gewordene, d.h. für eine Brut „ungeeignete“ Grasareale, die nicht mehr genügend Ressourcen bieten, verschwinden dagegen sofort aus dem System. Diese Annahme erscheint zunächst etwas unrealistisch: Die Lerchen werden sicherlich auch von solchen ungeeigneten Grasarealen angezogen, die in der Landschaft weithin sichtbar bleiben, bevor sie ganz vertrocknet sind. Doch die Lerchen scheinen ganz offensichtlich in der Lage zu sein, noch vor Brutbeginn einschätzen zu können, ob die Ressourcen in einem Grasareal über die gesamte

Dauer der Aufzuchtzeit ausreichend sind. Ansonsten würde man viel häufiger erfolgloses Brüten beobachten, aber dies ist nicht der Fall (W.R.J. Dean, pers. Beobachtung).

Wie in Kap. 3.3 ausgeführt, wird unmittelbar nach dem Auffinden eines Grasareals mit der Reproduktion begonnen: Balz, Nestbau, Legen und Ausbrüten der Eier und Aufzucht der Jungen bis zum Flüggewerden beanspruchen insgesamt eine Dauer von 34 Tagen. Daneben wurden für die Modellierung der Reproduktion noch folgende Überlegungen angestellt:

1. *Für jeden brütenden Schwarm wird ein Geschlechterverhältnis von 1:1 angenommen.* Wir gehen demnach im Modell davon aus, daß sich in einem Schwarm, der aus n Adulten besteht, stets $n/2$ Brutpaare bilden (ggf. nach unten abgerundet). Diese Annahme ist weit weniger künstlich, als sie auf dem ersten Blick erscheint. Geht man davon aus, daß die Wahrscheinlichkeit für ein bestimmtes Geschlecht jeweils gleich groß ist, so wird bei großen Schwärmen die Zahl der Brutpaare in der Tat mit großer Wahrscheinlichkeit im Bereich von $n/2$ liegen, wie im Anhang 12.1 gezeigt ist. Dagegen wird es bei kleinen Schwärmen häufiger vorkommen, daß ein Ungleichgewicht in den Geschlechtern vorliegt (z.B. 5 Weibchen und 1 Männchen oder umgekehrt). Da für die Aufzucht der Nachkommen stets beide Eltern zur Nahrungsbeschaffung benötigt werden, wäre folglich die kleinere Geschlechtsgruppe der limitierende Faktor in der Anzahl der Brutpaare, was wiederum einen bedeutenden Einfluß auf den Reproduktionserfolg und auf die Populationsdynamik hätte. Trotzdem läßt sich die Annahme eines gleichen Geschlechterverhältnisses im Modell mit folgendem Argument rechtfertigen: Kleinere Schwärme entstehen vor allem durch Abspaltung von größeren Schwärmen (s.u.). Es ist kaum anzunehmen, daß ein Vogel sich einem abspaltenden kleineren Schwarm anschließt, wenn dieser sich vornehmlich aus gleichgeschlechtlichen Vögeln zusammensetzt. Das Abspalten vom Hauptschwarm geschieht gerade sinnvollerweise mit dem Ziel, den individuellen Reproduktionserfolg zu erhöhen. Mit unserer Modellannahme unterstellen wir im Grunde den Vögeln in diesem Punkt ein sinnvolles Verhalten, das sich indirekt in einem gleich großen Geschlechterverhältnis äußert. Allerdings kann eine Verschiebung des zahlenmäßigen Verhältnisses auch durch die Mortalität bedingt sein. Diese ist allerdings für Männchen und Weibchen gleich groß (s.u.), so daß die Modellannahme zumindest eine gerechtfertigte Näherung darstellt, da im Mittel stets gleich viele Männchen wie Weibchen pro Zeitschritt sterben.
2. *Ein Schwarm mit n Adulten produziert n Nestlinge* (ohne Mortalität der Nestlinge; s.u.). Nach Kap. 3.3 ist bekannt, daß im Mittel ein Lerchenweibchen ungefähr 2 Eier legt. Bei

$n/2$ Brutpaaren führt dieser Umstand also zu $2n/2 = n$ Eiern, aus denen n Nestlinge schlüpfen. Im Modell betrachten wir bei der Zahl der Eier keine stochastischen Schwankungen, sondern subsumieren diesen Effekt unter die Nestlingsmortalität (s.u.). Die Zahl n an Adulten wird dabei erst *am Ende* der Aufzuchtzeit bestimmt, da es aufgrund der Adultenmortalität durchaus vorkommen kann, daß Eltern während der Aufzucht sterben; ihre Nachkommen haben dann keine Überlebenschance mehr.

Insgesamt wird ein Reproduktionsvorgang im Modell somit folgendermaßen simuliert:

Findet ein brutbereiter Schwarm ein Grasareal, so verbleibt er für die Dauer von 34 Tagen (Zeitschritten) dort. Anschließend zieht der Schwarm weiter, wobei er zusätzlich aus einer neuen juvenilen Kohorte besteht. Die Größe dieser Kohorte bestimmt sich aus der Zahl n an Nestlingen (wobei n = Zahl der Adulten am Ende der Aufzuchtzeit) und der Nestlingsmortalität (s.u.), die individuell bestimmt wird.

4.3.3 Altersspezifische Mortalität

In diesem Abschnitt wird die Simulierung der Mortalität der Vögel in den einzelnen Lebensstadien erläutert. Dabei orientieren wir uns an den im Kap. 3.3 aufgeführten Daten. Da die Juvenilen und Adulten im Gegensatz zu den Nestlingen im Modell einzeln explizit simuliert werden, ist ihre Mortalität in gleicher Weise individuell und pro Zeitschritt zu bestimmen. Dagegen kann die Nestlingsmortalität pauschal am Ende der Nestphase simuliert werden. Im Detail geschieht das folgendermaßen:

Überlebensrate der Juvenilen: Da ca. 75% der Juvenilen das adulte Stadium erreichen und die juvenile Phase im Modell 255 Tage andauert, ergibt sich daraus pro juveniles Individuum eine Überlebenswahrscheinlichkeit von $\sigma_{\text{Juv}} = 0,75^{1/255} = 0,99887$, ob es einen Tag (=1 Zeitschritt im Modell) überlebt oder nicht.

Überlebensrate der Adulten: Da man das mittlere Alter der Vögel auf 4–6 Jahre schätzt, wird im Modell angenommen, daß nach 4 Jahren = 4·364 Tagen im Mittel die Hälfte einer adulten Alterskohorte gestorben sei. Demnach beträgt die Überlebenswahrscheinlichkeit σ_{Ad} eines Adulten pro Zeitschritt $\sigma_{\text{Ad}} = 0,5^{1/(4 \cdot 364)} = 0,99952$. Außerdem soll im Modell eine Lerche prinzipiell nicht älter als 6 Jahre = 6·364 Tage = 2184 Tage werden. Zieht man von dieser

Zeitspanne die Dauer der Nestlings- und der juvenilen Phase ab (273 Tage), so ist ein Vogel maximal 1911 Tage adult (Abb. 3).

Allein aus Gründen der Einfachheit erscheint es aber sinnvoll, die Mortalität der Juvenilen und Adulten durch eine einheitliche Überlebenswahrscheinlichkeit σ zu modellieren. Die Werte von σ_{Juv} und σ_{Ad} unterscheiden sich nicht wesentlich voneinander, so daß eine solche Näherung vor dem Hintergrund der sowieso unsicheren Datenlage gerechtfertigt ist. Zur Festlegung von σ werden σ_{Juv} und σ_{Ad} jeweils mit der Dauer der entsprechenden Phase gewichtet, und man erhält für die individuelle Überlebenswahrscheinlichkeit eines Vogels pro Zeitschritt

$$\sigma = \frac{255 \cdot \sigma_{Juv} + 1911 \cdot \sigma_{Ad}}{255 + 1911} = 0,999447$$

bzw. für die Sterbewahrscheinlichkeit

$$\mu = 1 - \sigma = 0,000553 \quad .$$

Im Modell wird gemäß dieser konstanten Wahrscheinlichkeit μ pro Zeitschritt und pro Vogel (nicht für Nestlinge; s.u.) bestimmt, ob er stirbt oder nicht.

Simulation der Nestlingsmortalität: Auf einem Grasareal stehen die brütenden Elternvögel in einer Konkurrenz um die Nahrungsressource für ihre Nestlinge (Kap. 3.3). Wir setzen im Modell deshalb an, daß die Überlebenswahrscheinlichkeit NestSurv der Nestlinge (= die Wahrscheinlichkeit, daß aus einem Ei ein flügger Juveniler entsteht) eine Funktion der sog. „Brutkoloniegröße“ bcs (breeding colony size) ist. Diese Zahl wird als die Gesamtzahl aller auf diesem Grasareal vorhandenen Vögel (ohne Nestlinge) definiert. Wie in Kap. 3.3 bereits diskutiert, ist die Wahrscheinlichkeit für einen Nestling, seine Nestphase zu überleben, umso geringer, je größer die Brutkolonie ist. Diese Konkurrenz der Eltern, die sich auf den Reproduktionserfolg auswirkt, entspricht einer Dichteregulation und stellt letztendlich die *Kosten* für einen adulten Vogel dar, daß er sich einem Schwarm angeschlossen hat (über die Vorteile s.u.). Da quantitativ die Größe dieses Effektes nicht bekannt ist, machen wir im Modell den einfachsten Ansatz einer mit der Brutkoloniegröße bcs linear abnehmenden

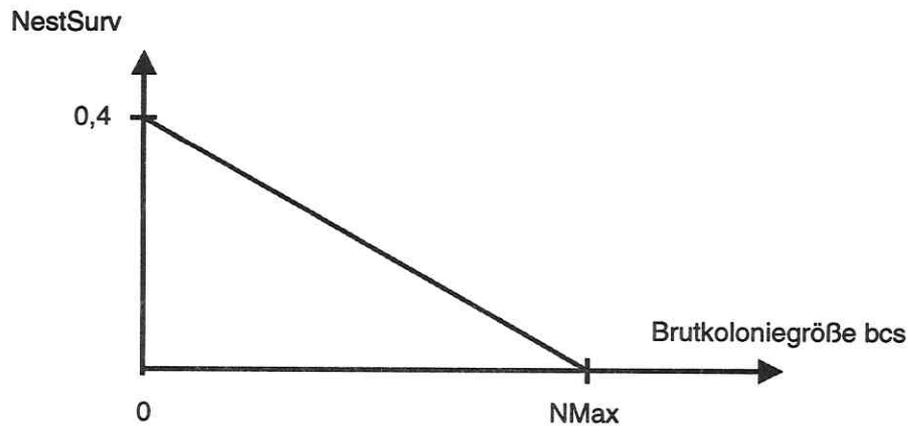


Abb. 4. Die Wahrscheinlichkeit NestSurv, daß ein Nestling das juvenile Stadium erreicht in Abhängigkeit von der Brutkoloniegröße bcs (=Gesamtzahl aller Vögel auf dem entsprechenden Grasareal). Wegen der Konkurrenz der Elternvögel um die Nahrungsressource der Nestlinge ist NestSurv umso kleiner, je größer die Brutkolonie ist. $NMax$ besitzt standardmäßig den Wert $NMax=100$.

Überlebenswahrscheinlichkeit NestSurv der Nestlinge. Der maximale Wert von NestSurv sei 0,4, was im Rahmen der bekannten Felddaten liegt (Kap. 3.3). Standardmäßig soll im Modell die Überlebensrate ab einer Brutkoloniegröße von $NMax=100$ Vögeln Null werden. Dieser Wert ist im Prinzip willkürlich gewählt und begrenzt die Nutzbarkeit eines Grasareals. Er ist bewußt niedriger angesetzt als es in der Natur wahrscheinlich der Fall ist, wo durchaus größere Brutkolonien vorkommen können. Doch muß man beachten, daß in unserem Modell die Größe der Grasareale der *mittleren* Größe von 13 km^2 entsprechen soll (s.o.), und daß überdurchschnittlich große Brutkolonien sicherlich auf den größeren Grasarealen beobachtet werden, die – wie oben erwähnt – bis zu 25 km^2 groß werden können. Insgesamt ergibt sich für die Überlebenswahrscheinlichkeit NestSurv der in Abb. 4 dargestellte Verlauf der Form

$$NestSurv(bcs) = \begin{cases} \frac{-0,4}{NMax} \cdot bcs + 0,4 & \text{für } 0 < bcs \leq NMax \\ 0 & \text{sonst} \end{cases}$$

(bcs : Brutkoloniegröße; s.o.).

Beendet ein Brutpaar seine Aufzucht der Jungen, so wird im Modell gemäß dieser Wahrscheinlichkeit NestSurv bestimmt, wieviel seiner Nestlinge (2, 1 oder keines) das juvenile Stadium erreichen und flügge werden.

Man beachte dabei, daß sich die Brutkolonie i.a. aus Schwärmen zusammensetzt, die nicht alle gleichzeitig, sondern jeweils während der „Lebensdauer“ des Grasareals (Kap. 3.2) eintrafen, um eine Brut zu beginnen. Deswegen kommt es nicht zu einer vollständigen Vereinigung aller Schwärme einer Brutkolonie (vgl. Kap. 4.4.3); d.h. die Größe bfs eines brütenden Schwarms ist (in der Regel) stets kleiner als die der Brutkolonie bcs.

4.4 Schwarmverhalten

4.4.1 Die Sichtweite eines Schwarms

Interpretiert man die mit der Brutkoloniegröße bcs steigende Mortalitätsrate für Nestlinge unter dem Blickwinkel eines einzelnen adulten Vogels, so bedeutet für ihn diese Dichteregulation eine Verminderung seines Reproduktionserfolges. Das Ausmaß dieser Verminderung hängt von der Zahl seiner Konkurrenten im Brutgebiet, dem Grasareal, ab. Die Zahl seiner Konkurrenten, d.h. die Größe bcs der Brutkolonie, wird durch die Größe des Schwarms mitbestimmt, in dessen Verband der einzelne Vogel ein Brutgebiet angefliegen hat, denn die anderen adulten Vögel im Schwarm nutzen in gleicher Weise das Grasareal zum Brüten. Dieser Aspekt hat für den einzelnen Vogel zur Folge, daß er einen „Preis“ bezahlen muß, wenn er sich einem Schwarm anschließt, dessen Mitglieder gemeinsam nach Grasarealen suchen. Insgesamt stellt somit die Nestlingsmortalität die *Kosten* der Schwarmbildung für die Vögel dar, die einem Schwarm angehören. Hätte eine Lerche allerdings nur Nachteile, wenn sie sich einem Schwarm anschließen würde, so würde man in der Karoo vornehmlich einzelne Vögel bzw. Brutpaare und kaum umherziehende Schwärme beobachten. Es muß folglich auch für die einzelnen Vögel Vorteile haben, sich zu Schwärmen zusammenzufinden, die den *Nutzen* dieser Strategie ausmachen und die auch im Modell berücksichtigt werden müssen. Ein denkbarer Nutzen wäre beispielsweise eine verminderte Mortalität der Juvenilen und Adulten innerhalb von Schwarmverbänden aufgrund von vermindertem Räuberdruck (z.B. durch gegenseitiges Warnen vor Falken etc.) und anderen positiven Effekten. Doch anstatt in entsprechender Weise die Mortalitätsrate der Juvenilen und Adulten zu vermindern, wollen wir bei der Modellierung die Vorteile der Schwarmbildung von Vögeln durch folgende Regel implementieren, die die Reproduktion positiv beeinflusst: Je größer ein Schwarm, desto „weiter“ kann er nach Grasarealen Ausschau

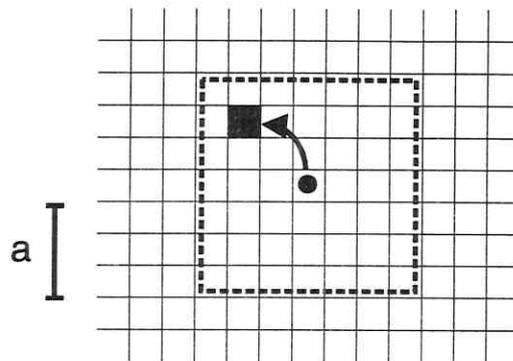


Abb. 5. Sichtweite a eines Schwarms. Befindet sich zu einem Zeitpunkt t innerhalb des Suchgebietes (gestrichelt) eines Schwarms (Kreis) ein Grasareal (Quadrat), dann wird es sofort angefliegen, und der Schwarm beginnt dort mit einer Brut. Die Größe des Suchgebietes beträgt $(2a+1)^2$ Felder.

halten; d.h. desto „effektiver“ und „besser“ suchen die Vögel nach Brutgebieten zur Reproduktion. Unter diese Modellregel subsumieren wir alle denkbaren positiven Effekte, die eine Suche im Schwarmverband für einen einzelnen Vogel bedeutet. Anschaulich besagt sie, daß „viele Augen mehr sehen als zwei“. Dieser Effekt wird tatsächlich auch von Experten als realistisch angesehen (Dean 1995, S.70) und kann als eine Art *Kooperation* interpretiert werden: je mehr Vögel kooperieren, desto mehr Vorteile besitzt der einzelne Vogel bei der Suche nach Brutgelegenheiten. Konkret wird die Modellregel folgendermaßen realisiert:

Es wird angenommen, daß ein Schwarm für das Auffinden der zum Brüten benötigten Grasareale eine bestimmte Sichtweite a besitzt; d.h. er „überblickt“ innerhalb eines Zeitschrittes im Modell ein Suchgebiet von $(2a+1) \times (2a+1)$ Feldern, innerhalb dessen er eventuell vorhandene Grasareale gezielt anfliegt (Abb. 5). Befinden sich mehrere Grasareale im Suchgebiet, so wird eins davon zufällig bestimmt, das für eine Brut genutzt wird. Die Sichtweite a soll jetzt eine mit der Schwarmgröße zunehmende Funktion sein, und wir setzen dafür den in Abb. 6 gezeigten Verlauf an. Der für die Kooperation charakteristische Parameter im Modell ist die Größe da , die angibt, wieviele Individuen benötigt werden, damit die Sichtweite a eines Schwarms in Abb. 5 um 1 Feld anwächst. Sinnvollerweise wächst die Sichtweite nicht bis unendlich, sondern erreicht bei einem bestimmten Wert ein Maximum, das wir im Modell auf 5 Felder gesetzt haben. Hinter Abb. 6 steht letztendlich wieder ein einfacher linearer Ansatz, der wegen der diskreten Abstände auf dem 50×50 -Gitter zu einer Treppenfunktion wird. Der Parameter da ist rein empirisch kaum zu bestimmen und wird daher in den einzelnen Simulationsläufen häufig variiert werden. Wichtig ist dabei im

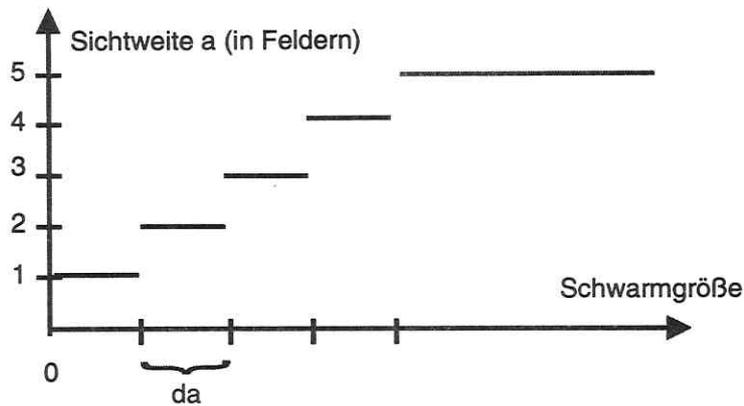


Abb. 6. Die Sichtweite a eines Schwarms in Abhängigkeit von seiner Größe. Der Parameter da gibt an, um wieviel Vögel ein Schwarm anwachsen muß, um seine Sichtweite a um 1 Feld zu erhöhen (vgl. Abb. 5). Je kleiner da , desto mehr kooperieren die Vögel innerhalb eines Schwarms und desto höher ist für einen Schwarm bestimmter Größe die Sichtweite a (maximal 5 Felder). Die Größe da ist ein Maß für die Kooperationsfähigkeit und beschreibt den Nutzen für den einzelnen Vogel im Schwarmverband.

folgenden, daß da als ein Maß für den „Individualismus“-Grad der Vögel angesehen werden kann; umgekehrt gesagt ist damit ausgedrückt, daß ein kleiner Wert für da eine gute Kooperation innerhalb eines Schwarms bedeutet; dagegen ein großer Wert für da eine schlechte, weil eine entsprechend höhere Schwarmgröße nötig ist, um die gleiche Sichtweite zu erreichen.

Es bleibt die Frage offen, wie sich ein Schwarm verhält, wenn er in einem Zeitschritt gerade kein Grasareal sichten kann. Weil die Zahl an Grasarealen im System im Vergleich zur Anzahl der Felder ($50 \times 50 = 2500$) sehr klein ist (s. Kap. 5.1/Tab. 2), wird dieser Fall häufig vorkommen. Im Modell verhält sich ein Schwarm dann nach folgender Regel: Befindet sich in einem Zeitschritt kein Grasareal im Suchgebiet eines Schwarms, so wird ein Feld innerhalb des aktuellen Suchgebiets des Schwarms aus einer Gleichverteilung zufällig bestimmt, auf das der Schwarm zieht. Von diesem Feld aus wird er im nächsten Zeitschritt mit einem „neuen“ Suchgebiet weitersuchen (Abb. 7).

Diese Regel bezeichnen wir im folgenden als das sog. „Standard-Szenarium“. Im Kap. 6 untersuchen wir noch andere Verhaltensweisen, die mit Hilfe des Modells miteinander verglichen werden sollen.

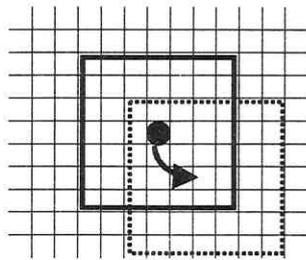


Abb. 7. Zugstrategie eines Schwarms, wenn in einem Zeitschritt t kein Grasareal im Suchgebiet vorhanden ist (sog. „Standard-Szenarium“). Der Schwarm zieht im Zeitschritt $t+1$ auf ein zufällig gewähltes Feld seines alten Suchgebietes (durchgezogen) und sucht von dort weiter (gestricheltes Suchgebiet).

4.4.2 Aufspalten von Schwärmen

Oben wurden im Modell Prozesse und Regeln eingeführt, die den Nutzen und die Kosten der Schwarmbildung der Vögel beschreiben. Zusätzlich muß noch berücksichtigt werden, daß natürlicherweise ein Vogel bestrebt ist, den Nachteilen aktiv auszuweichen: Warum sollte ein Vogel ein Interesse haben, sich einem sehr großen Schwarm anzuschließen bzw. ihn nicht zu verlassen, wenn mit ihm zwar die Chance zum Auffinden eines Grasareals zum Brüten wegen der hohen Sichtweite recht hoch ist, andererseits er aber aufgrund der erhöhten Mortalität seiner Nestlinge wenig Aussichten auf eine erfolgreiche Reproduktion hat? Es ist kaum anzunehmen, daß ein solcher Vogel diese Gefahr nicht „sieht“; sondern es ist zu erwarten, daß er sich zusammen mit anderen Vögeln absplattet, die ähnlich „denken“ wie er selbst, um dem Konkurrenzdruck zu entgehen. Wenn man den Vögeln unterstellt, daß sie sinnvoll handeln und in entsprechender Weise auf ihre Umgebung aktiv reagieren, dann ist davon auszugehen, daß ein Vogel einen Anreiz hat, seinen aktuellen Schwarm zu verlassen, der umso höher sein wird, je größer dieser Schwarm ist.

Im Modell soll dieser Umstand wiederum mit einer Wahrscheinlichkeit beschrieben werden, die mit p_{Split} bezeichnet wird. Gemäß p_{Split} wird pro Individuum und pro Zeitschritt bestimmt, ob sich ein Vogel von seinem aktuellen Schwarm absplattet oder nicht. Für diese Wahrscheinlichkeit muß jetzt ein sinnvoller Verlauf als Funktion der Schwarmgröße gefunden werden.

Zunächst legen wir fest, daß sich pro Zeitschritt von einem bestehenden Schwarm höchstens nur 1 weiterer Schwarm absplattet; d.h. alle Vögel, die sich in einem Zeitschritt von einem

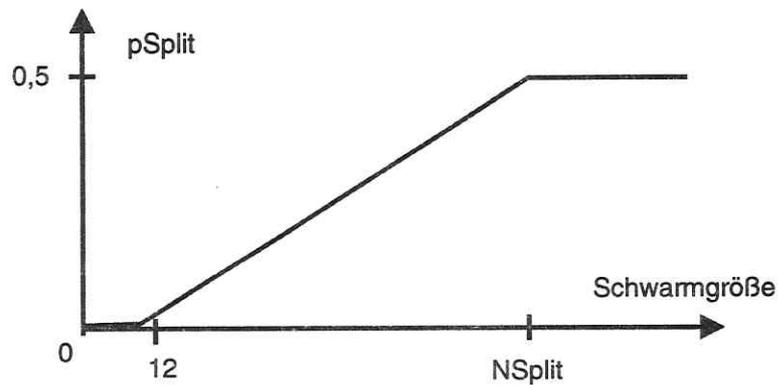


Abb. 8. Wahrscheinlichkeit p_{Split} , daß ein Vogel sich von einem Schwarm einer bestimmten Größe abspaltet. Je größer N_{Split} , desto geringer ist p_{Split} für die Vögel des Schwarms. Details siehe Text.

bestimmten Schwarm abspalten wollen, ziehen *gemeinsam* los und bewegen sich ab diesem Zeitpunkt unabhängig von dem Schwarm, den sie verlassen haben; sie gelten als ein eigenständiger Schwarm. Aber schon im nächsten Zeitschritt können sich von diesem Schwarm wieder Vögel abspalten usw.

Grundlegend für diesen Prozeß ist dabei, daß in der Karoo kaum Schwärme beobachtet werden, die kleiner als sechs Vögel sind. Es scheint demnach eine untere Grenze für die Schwarmgröße zu geben, ab der sich die Vögel nicht mehr trennen, da es für sie mit entscheidenden Nachteilen verbunden wäre. Die Wahrscheinlichkeit p_{Split} , daß ein Vogel sich von seinem aktuellen Schwarm abspalten will, sollte daher für Schwärme, die aus weniger als $2 \cdot 6 = 12$ Vögeln bestehen, Null sein – denn sonst wäre entweder der sich abspaltende oder der verbleibende Schwarm kleiner als 6 Vögel. Andererseits braucht der maximale Wert von p_{Split} nur 0,5 zu betragen, denn ob sich beispielsweise von einem Schwarm mit 100 Individuen die Vögel mit 40- oder mit 60-prozentige Wahrscheinlichkeit abspalten, ist unerheblich: in beiden Fällen werden im Mittel 2 Schwärme mit jeweils 40 und 60 Individuen entstehen. Charakterisiert wird der Verlauf von p_{Split} durch den Wert N_{Split} , ab dem $p_{\text{Split}} = 0,5$ gilt. Für den Zwischenbereich $\{12, \dots, N_{\text{Split}} - 1\}$ nehmen wir wiederum einen einfachen linearen Zusammenhang an. Insgesamt ergibt sich der in Abb. 8 dargestellte Verlauf.

Doch noch ist das Modell nicht konsistent: Zwar ist $p_{\text{Split}} = 0$ für Schwärme, die kleiner als 12 Vögel sind, aber dennoch können Schwärme entstehen, die aus weniger als 6 Vögeln bestehen: p_{Split} ist eine individuelle Wahrscheinlichkeit, so daß es durchaus vorkommen

kann, daß sich auch bei einem größeren Schwarm weniger als 6 Vögel abspalten wollen. Biologisch ist dies aber aus oben genannten Gründen nicht sinnvoll. Deswegen führen wir eine weitere Regel in das Modell ein: Nur dann kommt es tatsächlich zu einer Abspaltung von einem Schwarm, wenn *mindestens* 6 Vögel ihn verlassen wollen.

Wenn bestimmt ist, ob und wieviele Vögel sich von einem Schwarm abspalten, dann sollen sich diese Vögel gemeinsam auf ein Feld bewegen, das sich gemäß des oben beschriebenen Standard-Szenariums innerhalb des Suchgebietes des alten Schwarms befindet (Abb. 7). Dieses Feld wird aus einer einfachen Gleichverteilung bestimmt und ist i.a. nicht mit dem Feld identisch, das auf dieselbe Weise für den verbleibenden Hauptschwarm gezogen wurde (s. Ende von Kap. 4.4.1; in seltenen Fällen kann für den abspaltenden und für den Hauptschwarm zufällig dasselbe Feld bestimmt werden, so daß eine Abspaltung de facto unterbleibt). Doch wenn sich dagegen im aktuellen Zeitpunkt innerhalb des Suchgebietes eines Schwarms ein Grasareal befindet, so soll sinnvollerweise keine Abspaltung stattfinden: *alle* Vögel nehmen die (seltene) Gelegenheit zur Reproduktion wahr. Falls sich – was entsprechend noch seltener vorkommen wird – 2 oder mehr Grasareale innerhalb des Suchgebietes eines Schwarms befinden, kann es allerdings u.U. doch zu einer Aufspaltung kommen, wenn für den abspaltenden Schwarm und für den verbleibenden Hauptschwarm zufällig verschiedene Grasareale bestimmt werden.

Zusammenfassend wird das Schwarmverhalten im Modell folgendermaßen beschrieben:

Pro Vogel wird in jedem Zeitschritt anhand der Wahrscheinlichkeit p_{Split} bestimmt, ob er seinen aktuellen Schwarm verläßt oder nicht. p_{Split} besitzt dabei die in Abb. 8 gezeigte Abhängigkeit von der Größe des Schwarms, dem der entsprechende Vogel im Moment angehört. Sind bei einem Schwarm weniger als 6 Vögel bereit, den Schwarm zu verlassen, so kommt es in diesem Zeitschritt bei diesem Schwarm zu keiner Abspaltung. Anderenfalls ziehen diese Vögel getrennt von ihrem ursprünglichen Schwarm weiter, wobei für den abspaltenden Schwarm gemäß des Standard-Szenariums (s. Kap. 4.4.1) ein beliebiges Feld im Suchgebiet des alten Gesamtschwarms ausgewürfelt wird.

4.4.3 Vereinigung von Schwärmen

Umgekehrt kann es natürlicherweise auch zu Vereinigungen von Schwärmen kommen, wo sie sich zufällig treffen: Im Modell werden grundsätzlich alle Schwärme, die *zum selben Zeitpunkt* auf demselben Feld zusammentreffen, im folgenden wie ein einziger Schwarm

behandelt; d.h. sie ziehen (falls sie nicht auf einem Grasareal brüten) im nächsten Zeitschritt gemeinsam weiter. Allerdings können sich von diesem Schwarm wieder mit der Zeit einige Vögel gemäß des beschriebenen Algorithmus abspalten usf. Wie in Kap. 5.2 näher ausgeführt wird, kommt den Grasarealen bei der Vereinigung von Schwärmen eine entscheidende Bedeutung zu.

4.5 Simulationsablauf

Nachdem in den vorherigen Abschnitten die einzelnen Teile (Module) des Modells dargestellt worden sind, soll jetzt der Gesamtaufbau des Modells erläutert werden.

Abb. 9 zeigt die einzelnen Schritte im Simulationsablauf. Zu Beginn werden verschiedene Initialisierungen vorgenommen. Diese betreffen hauptsächlich den Altersklassenaufbau der Population und die Positionen der einzelnen Vögel. Als Anfangswerte können die Zahl der Juvenilen und der Adulten gewählt werden. Juvenile Vögel sind zwischen 18 und (273–1) Tagen alt, Adulte zwischen 273 und (2184–1) Tagen (s.o.). Innerhalb dieser Altersgrenzen werden die einzelnen Vögel gemäß ihrer Lebensphase (adult oder juvenil) zu Beginn sukzessiv und periodisch auf die Altersklassen verteilt: die „ersten“ 255 Juvenile kommen jeweils in die Altersklassen 18, 19, 20,...272; der 256. Juvenile wieder in die Altersklasse 18 usf. Mit den Adulten wird analog verfahren. Eigentlich wäre eine exponentielle Altersklassenverteilung wegen der konstanten Sterbewahrscheinlichkeiten realistischer, aber der Unterschied wird sich kaum bemerkbar machen, da sich die Altersklassenverteilung durch die Mortalitäts- und Reproduktionsprozesse schon nach wenigen Jahren eingependelt haben wird (man beachte dabei, daß eine Lerche maximal nur 6 Jahre alt wird). Dieser Altersklassenaufbau zu Beginn einer Simulation gewährleistet, daß die Einschwingphase des Systems relativ kurz bleibt. Ebenso kann auch die Zahl der Schwärme als Anfangsgröße vorgegeben werden. Für jeden Schwarm wird dabei zu Beginn die gleiche Größe angenommen (evt. übrigbleibende Vögel werden ebenfalls zu einem Schwarm zusammengeschlossen). Für jeden Schwarm wird dann ein Feld auf dem 50×50-Gitter zufällig aus einer Gleichverteilung bestimmt.

Zusammenfassend die Reihenfolge der Prozesse *pro Zeitschritt* (=1 Tag) im Modell (Abb. 9):

1. Grasarealmuster

Bestimmung der Zahl neuer Grasareale (neuGAZahl) und ihrer Positionen.

2. Mortalität

Jeder Vogel stirbt mit der Wahrscheinlichkeit μ im aktuellen Zeitschritt.

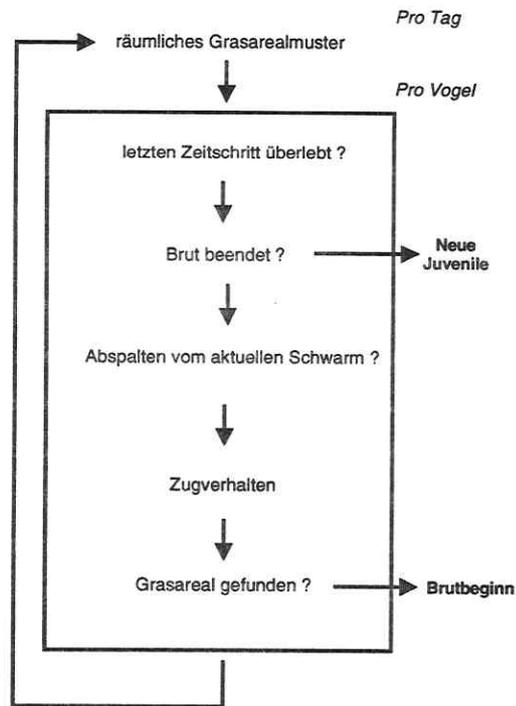


Abb. 9. Gesamtaufbau des Modells. Nach diesem Schema werden pro Zeitschritt (=1 Tag) die einzelnen Prozesse im Modell simuliert

3. Neue Juvenile?

Falls irgendwo eine Brut erfolgreich beendet wurde: Bestimmung der Zahl der in das juvenile Stadium eintretenden Nestlinge gemäß der Überlebenswahrscheinlichkeit $NestSurv(bcs)$ (Abb. 4).

4. Schwarmverhalten

Pro (nicht brütendem) Schwarm wird anhand der Wahrscheinlichkeit $pSplit$ (Abb. 8) ermittelt, wieviel (und welche) Individuen ihre Schwärme verlassen wollen. Neue Schwärme entstehen nur dort, wo sich mehr als 6 Vögel von ihrem aktuellen Schwarm abspalten.

5. Zugverhalten

Für jeden (nicht brütenden) Schwarm Bestimmung einer neuen Position gemäß dem Standard-Szenarium (Abb. 5, 6 und 7).

6. Brutbeginn?

Falls ein Schwarm ein geeignetes Grasareal zum Brüten gefunden hat, bleibt dieser Schwarm für die Dauer der Aufzuchtzeit (34 Zeitschritte) auf diesem Feld.

4.6 Dynamik, Komplexität und Struktur des Modells

Der oben aufgeführte Algorithmus des in den vorherigen Abschnitten entwickelten Modells erscheint auf den ersten Blick nicht sonderlich kompliziert. Die Modellregeln sind noch überschaubar und anschaulich. Doch man muß beachten, daß sie im Grunde lediglich Regeln für das Verhalten *eines* Individuums sind. Unser Modell ist individuen-basiert, und die Frage ist, wie sich Regeln, die das Verhalten eines Individuums beschreiben, auf die Dynamik des gesamten Systems auswirken, wenn eine große Anzahl von Individuen sich gemäß dieser Regeln verhält. Mit unserem Modell soll schließlich nicht das Leben einer oder weniger Lerchen „nachgespielt“ werden, sondern wir wollen Lerchenpopulationen betrachten, die sich wie in der Karoo über einen sehr großen regionalen Bereich erstrecken – und daher nicht aus wenigen, sondern aus Hunderten und Tausenden von Vögeln bestehen, die alle miteinander agieren und interagieren. Wir sind an den synergistische Effekten des Systems interessiert, die auftreten, wenn viele Vögel in gleicher Weise auf eine stochastische Umwelt reagieren. Außerdem besitzt das System eine Komplexität, die letztendlich in den Wechselwirkungen der Populationsdynamik mit der räumlich und zeitlich variierenden Struktur der Umgebung begründet liegt: Pro Zeitschritt muß bei der Simulation von jedem Individuum die unmittelbare Umgebung analysiert werden, denn ausschließlich die momentane räumliche und soziale Umwelt, die das einzelne Individuum wahrnimmt (Grasareale, die in Sichtweite sind bzw. Vögel, die demselben Schwarm angehören), beeinflußt die Reaktion und das Schicksal eines Individuums. Außerdem ist in diesem Zusammenhang noch zu bedenken, daß das Verhalten der Vögel auf bestimmte Umweltbedingungen nicht deterministisch festgelegt ist, sondern daß jeder Vogel sich gemäß gewisser Wahrscheinlichkeiten verhält.

Abb. 10 vermittelt einen Eindruck, was von Zeitschritt zu Zeitschritt im System „passiert“. Eine relativ kleine Zahl an Vögeln (ca. 600) ist in Schwärmen über die gesamte Karoo verstreut. Die unterschiedliche Schwarmgrößen sind indirekt aus der Größe der jeweiligen Suchgebiete ableitbar (vgl. Abb. 6: große Suchgebiete bei großen Schwärmen und umgekehrt). Auf der Suche nach einer Brutgelegenheit verändern die Schwärme nach dem oben skizzierten Standard-Szenarium von Zeitschritt zu Zeitschritt ihre Positionen. Dabei kommt es gelegentlich zu Aufspaltungen und manchmal werden Grasareale gefunden und mit einer Brut begonnen (Pfeile). All das geschieht vor dem Hintergrund der räumlich und zeitlich zufälligen Verteilung der Grasareale (vgl. Abb. 2).

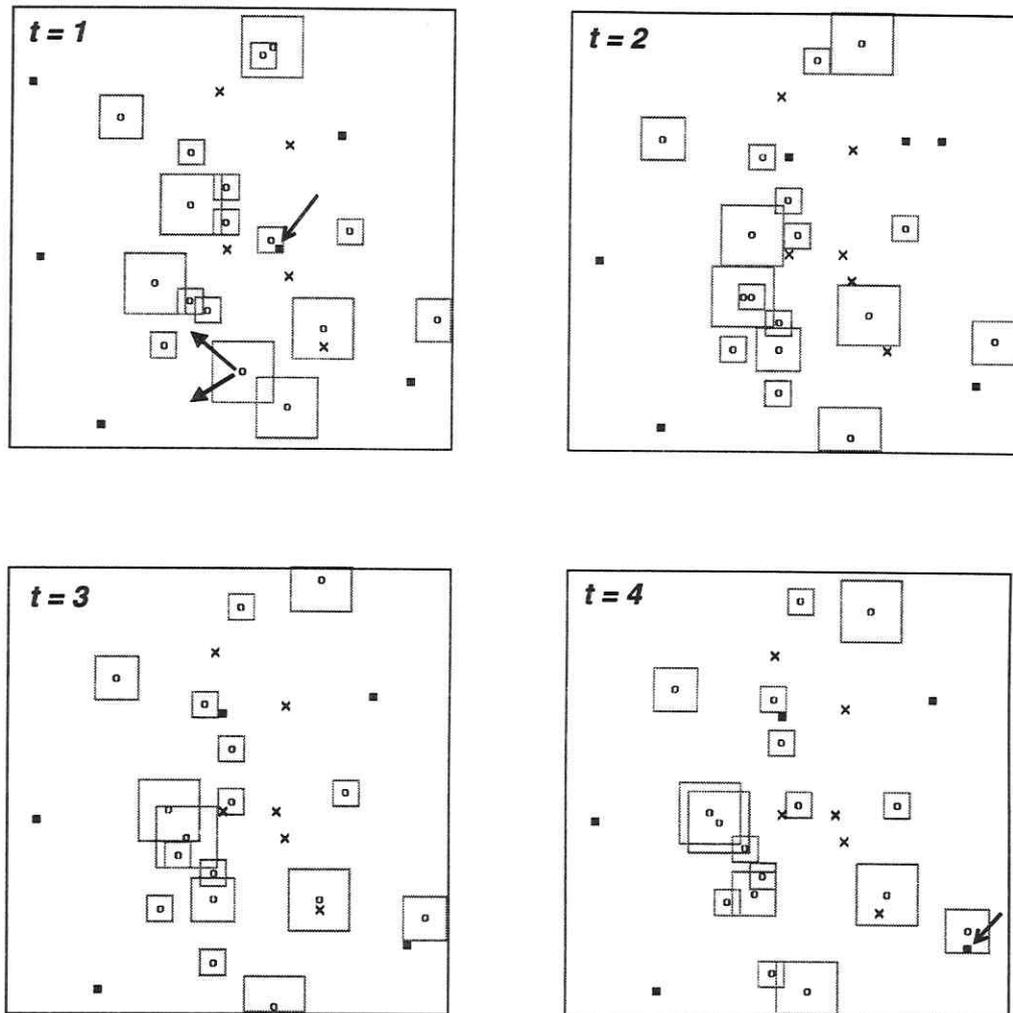


Abb. 10. Die verschiedenen Dynamiken im System während 4 aufeinanderfolgenden Zeitschritten. Die Schwärme (Kreise) sind auf der Suche nach Grasarealen (schwarze Quadrate). Befindet sich eins davon im Suchgebiet eines Schwarms (graue Rahmen), so wird es sofort angefliegen (schmale Pfeile in $t=1$ und $t=4$). In $t=2$ kommt es zu einer Aufspaltung eines Schwarms (angedeutet durch die Pfeile in $t=1$). Die Kreuze bezeichnen Positionen, auf denen gerade gebrütet wird. [Standard-Szenarium, $da=10$, $NSplit=100$, $neuGAZahl=1,0$, 616 Vögel.]

Anhand von Abb. 11 soll aufgezeigt werden, wie schwierig bzw. unmöglich es ist, a priori Aussagen über die Dynamik des Systems zu machen:

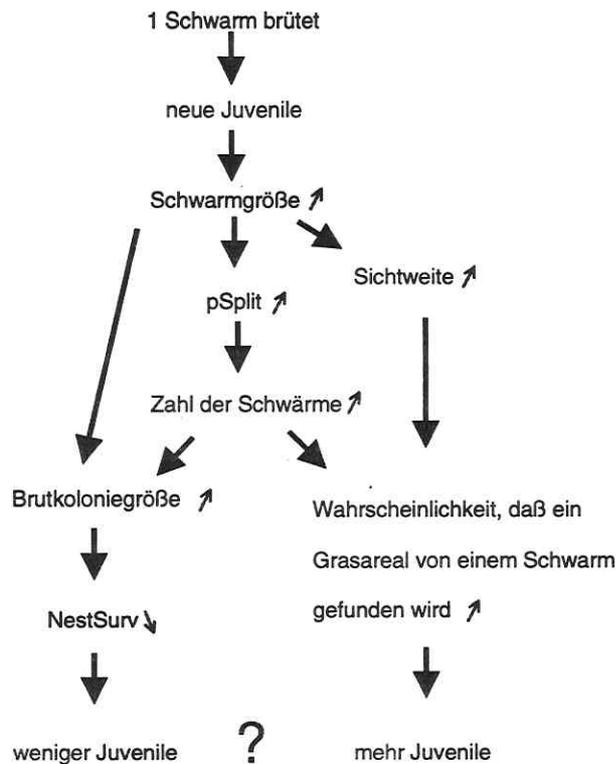


Abb. 11. Komplexität des Modells bei der Voraussage der Populationsdynamik. Die kleinen Pfeile bedeuten „steigt“ bzw. „sinkt“. Siehe Text.

Nehmen wir an, daß ein beliebiger Schwarm gerade eine Brut beendet hat und daß daraus neue Juvenile hervorgegangen sind. Da der Schwarm jetzt aus einer neuen juvenilen Kohorte besteht, hat er sich vergrößert: seine Schwarmgröße steigt. Damit steigt auch seine Sichtweite (s. Abb. 6) und damit seine Fähigkeit, weitere Grasareale zur Reproduktion zu finden. Also wird es tendenziell auch weiterhin erfolgreiche Reproduktionen geben, die Population wird weiter anwachsen. Andererseits kann man auch argumentieren, daß mit einer steigenden Schwarmgröße automatisch auch die Brutkoloniegröße ansteigt und die Überlebensrate NestSurv der Nestlinge bei einer weiteren Brut aufgrund der Dichteregulation (Abb. 4) eher niedriger sein wird (ggf. gegen Null geht). Allerdings könnte man auch argumentieren, daß es bei einer gestiegenen Schwarmgröße gleichzeitig wahrscheinlicher geworden ist, daß dieser Schwarm sich in zwei kleinere aufspalten wird, da pSplit ansteigt (Abb. 8). Die Zahl der Schwärme im System wird somit steigen, und wieder kann man nicht entscheiden, ob das ein Vorteil oder ein Nachteil für die Populationsentwicklung ist: Je mehr Schwärme im System,

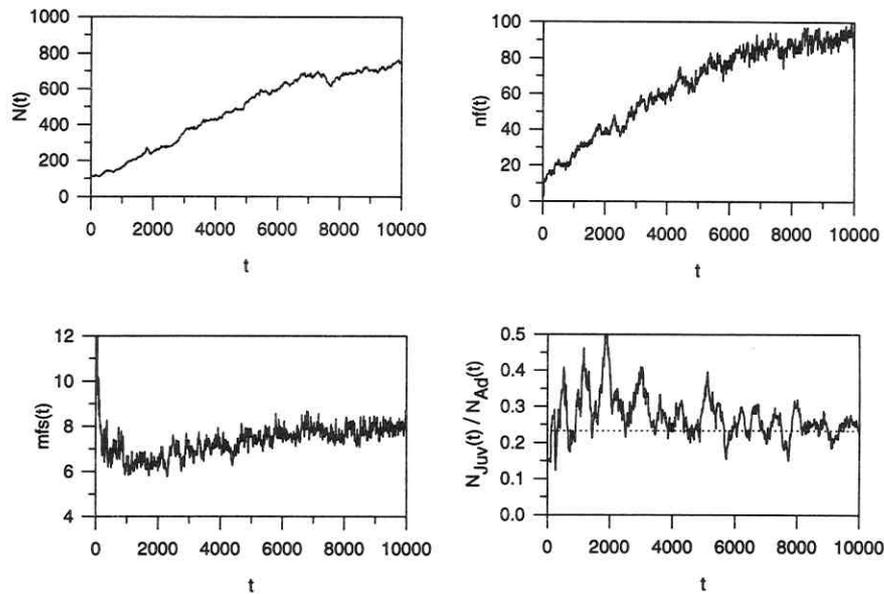


Abb. 12. Beispiel für die zeitliche Entwicklung der Gesamtpopulationsgröße $N(t)$, der Zahl der Schwärme $nf(t)$, der mittleren Schwarmgröße $mfs(t)$ und des Verhältnisses $\alpha(t) = N_{Juv}(t)/N_{Ad}(t)$ bei einer einzelnen Simulation mit 100 Adulten und 15 Juvenilen bei $t=0$. Zu $\alpha(t)$ siehe später auch Anhang 12.5. [Standard-Szenarium, $da=10$, $NSplit=10$, $NMax=20$, $neuGAZahl=0,5$]

desto seltener tritt der Fall ein, daß ein Grasareal entsteht und vergeht, ohne daß es überhaupt für eine Reproduktion genutzt worden wäre. Doch umgekehrt bedeutet eine hohe Anzahl von Schwärmen im System, daß sich auch mehr Schwärme im „Einzugsbereich“ eines neu entstandenen Grasareals befinden und dieses orten und anfliegen werden. Als Folge steigt wiederum die Brutkoloniegröße, und der Reproduktionserfolg bei der neuen Brut ist vermindert.

Es wird deutlich: Ein analytischer Zugang und bloßes Nachdenken führen nicht weit. Ohne die explizite Simulierung jedes einzelnen Individuums im System lassen sich kaum relevante Aussagen aus dem Modell gewinnen.

Abb. 12 zeigt exemplarisch einen Simulationsverlauf des Modells anhand des zeitlichen Verlauf der für das System charakteristischen typischen Größen. Neben der Populationsgröße $N(t)$ sind dies die Zahl der Schwärme $nf(t)$ (number of flocks) und die mittlere Schwarmgröße

$mfs(t)$ (mean flock size), die sich aus $N(t)/nf(t)$ berechnet. Außerdem ist das Verhältnis $\alpha(t)=N_{Juv}(t)/N_{Ad}(t)$ (N_{Juv} : Zahl der Juvenilen; N_{Ad} : Zahl der Adulten) dargestellt, um eine grobe Vorstellung vom Altersaufbau der Population zu erhalten. Die hier dargestellten Größen werden in Kap. 7 eine große Bedeutung gewinnen.

Zum Abschluß dieses Kapitels soll zusammenfassend noch auf die generelle Struktur des Systems „Lerchen in der Karoo“ eingegangen werden. Grundlegend für die Populationsdynamik ist das räumlich und zeitlich stark variierende Grasarealmuster. Es ist der Zeitgeber für die Reproduktion. Daneben entscheidet die Zahl der im System zur Verfügung stehenden Grasarealen, welche Reproduktionsrate maximal erreichbar ist. Im weitesten Sinne stellt also das Grasarealmuster eine limitierende *Ressource* im System dar. Die Schwierigkeit liegt aber in diesem Fall darin, daß nicht von vornherein angegeben werden kann, wieviel Individuen sie maximal auf Dauer tragen kann. Diese Populationsgröße wird außerdem entscheidend davon beeinflusst, in welchem Maße die Vögel die Ressource „räumlich und zeitlich variierendes Grasarealmuster“ überhaupt ausbeuten können. Dieses Vermögen hängt in unserem Modell von den Verhaltensregeln und von den Interaktionen der Vögel ab. Die entsprechenden Parameter hierfür sind $NSplit$, $NMax$ und da , die die Abspaltungswahrscheinlichkeiten $pSplit$, die Überlebenswahrscheinlichkeiten $NestSurv$ und die Sichtweite a charakterisieren (Abb. 4, 6 und 8). Diese Parameter beschreiben aber allesamt Prozesse, die auf der Individuums- oder auf der Schwarmebene ablaufen. Aus ihnen läßt sich nicht unmittelbar eine „carrying capacity“ K für das Gesamtsystem ablesen, die die Ressource „Grasarealmuster“ zutreffend beschreibt. Den Einfluß dieser Größen auf die Populationsebene zu untersuchen, dazu ist das hier vorgestellte Modell entwickelt worden.

5 Exemplarische Untersuchungen

In diesem Kapitel sollen Ergebnisse und Analysen des Modells vorgestellt werden. In den ersten beiden Unterkapiteln werden zwei spezielle Prozesse des Systems untersucht und – wenn möglich – mathematisch beschrieben. Dabei ist beabsichtigt, das System in seinen Teilen zu veranschaulichen und den Charakter der einzelnen Prozesse zu verstehen. Es folgen exemplarische Untersuchungen am sog. „Standard-Szenarium“. Wie bereits in der Einleitung (Kap. 1) betont, liegt der Schwerpunkt dieser Arbeit mehr auf der konzeptionellen Seite, so daß die hier und im nächsten Kapitel dargestellten Untersuchungen nicht den Anspruch erheben, das System in all seinen Facetten zu beleuchten. Sie sollen in diesem Sinne als Beleg dafür verstanden werden, daß das in Kap. 7 entwickelte Verfahren, mit dem wir das System untersuchen, tatsächlich erfolgreich anwendbar ist.

5.1 Die Dynamik des raum-zeitlichen Grasarealmusters

In Kap. 4.2 wurde der Algorithmus beschrieben, wie im Modell das Auftreten der Grasareale in Raum und Zeit in der Karoo simuliert wird: Vorgegeben ist die mittlere Anzahl an neuen Grasarealen pro Zeitschritt, und spätestens nach 14 Tagen soll ein Grasareal nicht mehr für den Beginn einer Brut geeignet sein. Pro Zeitschritt wird die tatsächliche Zahl neuer Grasareale sowie deren Position auf dem 50×50-Gitter und die jeweilige Qualität (= die „Lebensdauer“) gemäß der angesetzten Wahrscheinlichkeitsverteilungen zufällig bestimmt. Für die Zeitspanne von 1000 Tagen zeigt Abb. 13 den zeitlichen Verlauf der Anzahl der zum Brüten geeigneten Grasareale (vgl. mit Kap. 4.2/Abb. 2) während eines speziellen Simulationsdurchlaufes. Es wird deutlich, daß eine ausgeprägte Stochastizität diesen Prozeß charakterisiert. Von Zeitschritt zu Zeitschritt können schlagartig große Unterschiede in der Zahl der zur Verfügung stehenden Grasareale bestehen. Dieser Effekt liegt nicht nur an der konkreten Zahl der pro Zeitschritt neu entstehenden Grasareale, sondern auch an den unterschiedlichen Lebensdauern der Grasareale. Dadurch können viele Grasareale gleichzeitig im System sein, die aber zu ganz unterschiedlichen Zeiten vorher entstanden sind. Umgekehrt ist es dadurch auch möglich, daß zufällig viele Grasareale im selben Zeitschritt zu alt werden. Entsprechend hoch ist die Varianz in Abb. 13. Doch selbst wenn relativ viele Grasareale vorhanden sind, ist nicht garantiert, daß diese Areale auch tatsächlich von einem Schwarm gefunden werden. Oftmals entstehen und vergehen Grasareale, ohne daß sie zwischenzeitlich zu einer Brut genutzt wurden (s. ungenutzte Grasareale in Abb. 10).

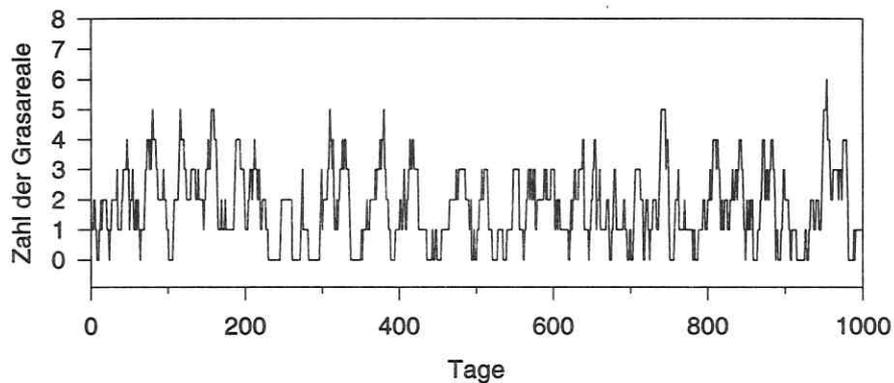


Abb. 13. Zeitlicher Verlauf der Gesamtzahl der Grasareale im System bei einem speziellen Simulationsdurchlauf. Die mittlere Anzahl neuer Grasareale pro Zeitschritt beträgt $neuGAZahl=0,25$ (vgl. Tab. 2).

Die mittlere Anzahl an Grasarealen im System kann als Funktion des vorgegebenen Mittels $neuGAZahl$ der Zahl neuer Grasareale pro Zeitschritt und der maximalen Lebensdauer (Qualität) $GAMaxAlter$ (hier 14 Tage) berechnet werden, wie es im Anhang 12.2 dargestellt ist. Es ergibt sich der einfache lineare Zusammenhang

$$\langle GAZahl \rangle = \frac{1}{2} \cdot neuGAZahl \cdot (GAMaxAlter + 1) .$$

Für den Standardwert $GAMaxAlter=14$ Tage zeigt Tab. 2 einzelne Werte von $\langle GAZahl \rangle$.

| | | | | |
|--------------------------|-------|-------|-----|------|
| $neuGAZahl$ | 0,25 | 0,5 | 1,0 | 2,0 |
| $\langle GAZahl \rangle$ | 1,875 | 3,750 | 7,5 | 15,0 |

Tab. 2. Mittlere Gesamtzahl $\langle GAZahl \rangle$ der Grasareale im System bei vorgegebenen $neuGAZahl$ (Berechnung gemäß der Formel aus Anhang 12.2).

Diese Mittelwerte wurden in Testläufen des Modells sehr gut bestätigt. Insbesondere wird an Tabelle 2 deutlich, daß der Grasarealanteil an der Gesamtfläche ($50 \times 50 = 2500$ Felder) verschwindend gering ist. Er liegt nur im Promille-Bereich.

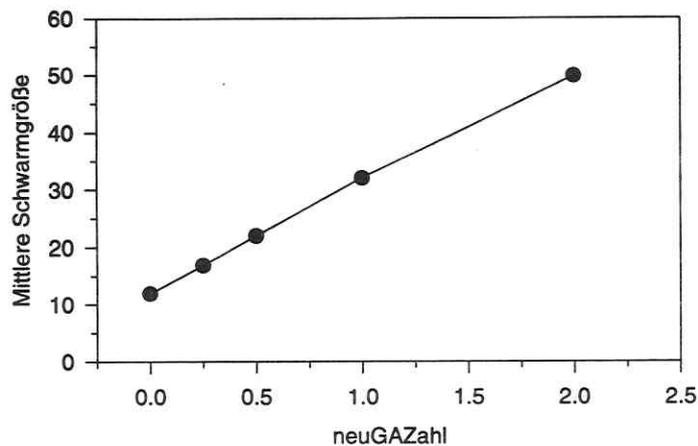


Abb. 14. Mittlere Schwarmgrößen in Abhängigkeit von der mittleren Zahl an neuen Grasarealen pro Zeitschritt (neuGAZahl; vgl. Tab. 2 in Kap. 5.1). Die Populationsgröße beträgt in allen Fällen 9857 Individuen ($da=5$, $NSplit=15$; die Werte wurden mit dem sog. „Verhaltensmodell“ [Kap. 7.4.1] über eine Spanne von 1000 Zeitschritten ermittelt). Die fast exakt lineare Abhängigkeit von neuGAZahl zeigt die Bedeutung der Grasareale bei der Vereinigung von Schwärmen (Details siehe Text).

5.2 Mittlere Schwarmgrößen

Die Grasarealdynamik stellt also einen stochastischen Hintergrund dar, vor dem sich die Populationsdynamik der Lerchen abspielt. In erster Linie fungieren die Grasareale als Zeitgeber für die Reproduktion; d.h. ein Reproduktionsvorgang wird bei den Lerchen ausschließlich durch das Auffinden eines geeigneten Grasareals initiiert. Daneben besitzen diese Areale noch eine weitere wichtige Funktion, die sich aus Abb. 14 ableiten läßt. Dort ist über den Parameter neuGAZahl (s.o.) die mittlere Schwarmgröße für eine bestimmte Populationsgröße abgetragen. Es zeigt sich ein Anstieg der mittleren Schwarmgröße mit der Zahl der im System im Mittel vorhandenen Grasareale: Je mehr Grasareale vorhanden sind, desto größer sind im Mittel auch die Schwärme.

Die Abb. 14 verdeutlicht, daß den Grasarealen eine entscheidende Funktion bei der *Vereinigung* von Schwärmen zukommt: Tritt an einer Stelle ein Grasareal auf, dann zieht es anschaulich gesprochen während seiner Lebensdauer alle Schwärme in der Umgebung an, in

deren Suchgebiet es liegt. Diesen Effekt kann man auch in Abb. 10 erkennen. Dort sind in der näheren Umgebung zum Brüten geeigneter Grasareale kaum Schwärme anzutreffen, da die Vögel solche Gebiete sofort anfliegen (Kreuze in Abb. 10; aber nicht jedes Kreuz bezeichnet ein noch geeignetes Grasareal!). Auf diese Weise kommt es unter Umständen auf solchen Arealen zu sehr großen Ansammlungen von Vögeln, die in der Natur auch durchaus beobachtet werden. Grasareale wirken quasi als „Kondensationskeime“ für die Lerchenpopulation. Durch diesen Effekt steigt insbesondere die Wahrscheinlichkeit, daß zwei Schwärme dort im selben Zeitpunkt mit einer Brut beginnen und folglich auch gleichzeitig die Brut und Aufzucht beenden. Sie werden dann gemäß der Modellregeln im weiteren Verlauf der Simulation wie *ein* großer Schwarm gemeinsam behandelt. Diese Vereinigungsprozesse bilden den Gegenpart zum Abspaltungsprozeß, der durch den Parameter p_{Split} charakterisiert wird (Kap. 4.4.2). Beide Prozesse stehen miteinander in einer Art dynamischem Gleichgewicht, das die mittlere Schwarmgröße bedingt. In der Tat beobachtet man in der Nama-Karoo während gelegentlicher Trockenzeiten, in denen keine neuen Grasareale entstehen, daß vor allem kleine Schwärme durch die Gegend ziehen (R. Dean, persönl. Mitteilung). Dies kann man als Hinweis werten, daß unser Modell mit den Beobachtungen konform geht und dieses Muster (im Sinne eines „pattern“, Grimm et al. 1996) richtig erklärt.

5.3 Kapazität K , intrinsische Wachstumsrate r_m und charakteristische Rückkehrzeit T_R

In diesem Kapitel werden Ergebnisgrößen vorgestellt, deren Werte mit Hilfe eines in Kap. 7 beschriebenen Verfahrens gewonnen wurden. Um den geschlossenen Aufbau Fragestellung – Entwicklung des Modells – Resultate – Diskussion nicht durch ein sehr theoretisches Kapitel über die „Meßmethoden“ am Modell zu unterbrechen, wird dieser methodische Teil erst in Kap. 7 ausführlich erläutert. Das Kapitel 7 stellt den eigentlichen Kernpunkt dieser Arbeit dar, während hier anhand der diskutierten Ergebnisse insbesondere demonstriert werden soll, daß das in Kap. 7 dargestellte Verfahren zu biologisch sinnvoll interpretierbaren Resultaten führt und erfolgreich angewendet werden kann.

Mit Hilfe dieser Methodik werden im folgenden für verschiedene Parametersätze Simulationen mit dem Modell durchgeführt. Ermittelt werden dabei folgende drei Größen:

- die Kapazität K des Systems,
- die intrinsische Wachstumsrate r_m und

- die charakteristische Rückkehrzeit T_R .

Mit der Kapazität ist hier die durchschnittliche Größe der Population im Gleichgewichtszustand gemeint, bei dem sich die Reproduktions- und die Mortalitätsprozesse im Mittel die Waage halten. Diese Definition unterscheidet sich von anderen, die die Kapazität eher als einen dem Modell prinzipiell frei vorgebbaren Parameter definieren, der die Limitierung des Systems durch Ressourcen beschreibt. Dabei kann die Kapazität K unter Umständen bei stochastischen Systemen von der mittleren Größe $N^* = \langle N(t) \rangle_t$ der Population im Gleichgewicht durchaus verschieden sein (s. May 1976a, S.21; Dorndorf 1990, S.59ff). Aus Gründen, die in Kap. 8.1 diskutiert werden, wollen wir im Rahmen dieser Arbeit aber dennoch den Begriff der Kapazität wie oben definiert gebrauchen. Die Kapazität des Systems ist bei unserem Modell nicht als Wert vorgegeben, sondern aus dem Modell zu ermitteln.

Unter der intrinsischen Wachstumsrate r_m (intrinsic rate of natural increase) versteht man die individuelle Wachstumsrate im System, wenn aufgrund geringer Populationsdichten noch keine Dichteabhängigkeiten wirksam sind. Mathematisch ausgedrückt entspricht dies dem Grenzwert $r_m := \lim_{N \rightarrow 0} r(N)$. Klassischerweise wird r_m in der logistischen Gleichung verwendet: $r(N) = r_m(1 - N/K)$. r_m ist ein Maß, wie „gut“ ein System von kleinen Populationszahlen auf größere anwachsen kann. In diesem Sinne kann es außerdem als ein Maß für die Kolonisationsfähigkeit von Individuen interpretiert werden.

Die charakteristische Rückkehrzeit T_R beschreibt, innerhalb welcher Zeitspanne typischerweise ein System nach einer (kleinen) Auslenkung in seinen Gleichgewichtszustand zurückkehrt. Sie ist ein Maß für die „Resilienz“ des Gleichgewichts gegenüber Störungen (s. Grimm 1994a, 1996).

Eine genaue Beschreibung, wie diese Größen aus dem Modell bestimmt wurden, ist in Kap. 7.4.3 zu finden. Die Kapazität K , die intrinsische Wachstumsrate r_m und die Rückkehrzeit T_R charakterisieren das System auf der *Populationsebene*. Es sind Größen, deren Werte sich aufgrund vielfältiger synergetischer Prozesse und Interaktionen der vielen Individuen innerhalb des Modells bestimmen.

5.4 Ergebnisse und Interpretationen

Der Einfluß folgender Parameter auf K , r_m und T_R soll insbesondere untersucht werden:

- $NSplit$ (= Größe eines Schwarms, ab der die Wahrscheinlichkeit $pSplit$, daß ein Vogel sich absplaltet, 50% beträgt; Kap. 4.4.2/Abb. 8)

- da (Kooperationsmaß; = Zahl der Vögel, um die ein Schwarm anwachsen muß, damit sich seine Sichtweite a um 1 Feld vergrößert; Kap. 4.4.1/Abb. 6)
- neuGAZahl (= mittlere Zahl der pro Zeitschritt neu entstandenen Grasareale; Kap. 4.2, Formel in Kap. 5.1)

Diese Parameter sind in der Natur kaum meßbar, und wir sind deswegen an den Abhängigkeiten der Resultate von diesen Größen besonders interessiert. Die anderen Parameter sind auf ihre Standardwerte gesetzt, die in Kap. 11 tabellarisch zusammengefaßt sind.

5.4.1 Variation der Parameter da und NSplit

Abb. 15 zeigt die Kapazität, d.h. die mittlere Größe der Gesamtpopulation im Gleichgewichtszustand, in Abhängigkeit von NSplit und da. Die mittlere Anzahl neuGAZahl an neuen Grasarealen pro Zeitschritt besitzt dabei überall den Wert neuGAZahl = 0,25. In diesem Fall sind gemäß Tab. 2 im Durchschnitt lediglich 1,875 Grasareale pro Zeitschritt vorhanden. Hier wie auch im folgenden werden die Simulationen standardmäßig für da = 5, 10, 15, 20 und 50 sowie NSplit = 15, 20, 40, 60 und 100 durchgeführt. Wie in Kap. 4.4.2 bereits diskutiert, bedeutet dabei ein hoher Wert von NSplit gemäß Abb. 8, daß die Abspaltungswahrscheinlichkeit pSplit eines Vogels, der sich in einem Schwarm der Größe n befindet, geringer ist als bei kleinem NSplit. Ein kleiner Wert für da (Kap. 4.4.1/Abb. 6) entspricht einem hohen Kooperationsgrad der Vögel bei der Suche nach Schwärmen, ein großes da dagegen einem geringen Kooperationsgrad.

Die Kapazität K nimmt Werte in einem großen Bereich von 0 bis über 3000 Vögeln an. Sie fällt für festes NSplit mit da monoton bzw. streng monoton ab, während sich die Abhängigkeit der Kapazität von NSplit bei festem da nicht in eindeutiger Weise charakterisieren läßt: Es gibt Bereiche sowohl streng monotoner Abnahme (z.B. bei da=5 oder 10 für NSplit \geq 20) als auch streng monotoner Zunahme (z.B. bei da=15 für NSplit \geq 20).

Die biologische Interpretation der qualitativen Kapazitätsabhängigkeit von Parameter da bei festem NSplit in Abb. 15 ist offensichtlich: Je kleiner da, desto mehr kooperieren die Vögel innerhalb eines Schwarms miteinander, denn es werden weniger Vögel benötigt, um die Sichtweite um 1 zu erhöhen (Abb. 6). Ein Schwarm einer bestimmten Größe n hat dadurch im Mittel ein größeres Suchgebiet als bei großem da. Als Folge sinkt die Wahrscheinlichkeit, daß im System ein Grasareal neu entsteht und wieder vergeht, ohne von den Vögeln für eine Brut genutzt worden zu sein: die „Ressource“ Grasareale wird besser „ausgebeutet“.

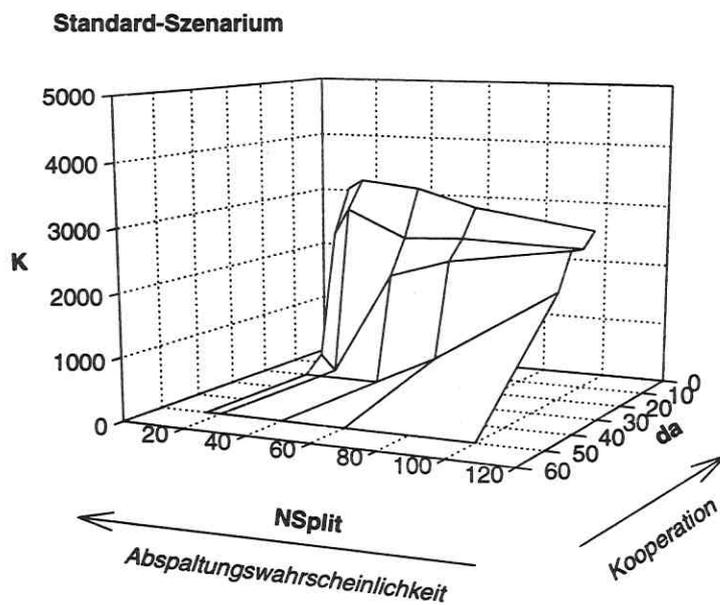


Abb. 15. Ergebnisse für die Kapazität K in Abhängigkeit von $NSplit$ und da falls $neuGAZahl=0,25$ [Standard-Szenarium].

Auffällig ist, daß bei $NSplit=100$ der Anstieg zu hohen Kapazitäten bei $da=20$ erfolgt, während dies bei $NSplit=15$ oder 20 erst bei einer höheren Kooperation mit $da=10$ geschieht. Allgemein kann man aus Abb. 15 ablesen: Je größer $NSplit$, desto eher werden trotz schlechter Kooperation (großes da) Kapazitäten größer Null erreicht.

Auch dieser Effekt läßt sich mit der Anschauung verstehen: Ein kleiner Wert für $NSplit$ bedeutet nach Abb. 8, daß die Wahrscheinlichkeit, daß sich ein Vogel von seinem Schwarm abspaltet, relativ hoch ist. Als unmittelbare Folge werden deswegen vor allem kleine Schwarmgrößen im System realisiert (s. Abb. 16). Kooperieren die Vögel schlecht miteinander (großes da), dann finden diese Schwärme zu selten eine Brutgelegenheit, weil ihre Sichtweite klein ist (Abb. 6). Die schlechte Kooperation kann aber durch hohe Schwarmgrößen ausgeglichen werden, denn dann besitzen einige Schwärme trotz hohem da eine vergrößerte Sichtweite. Solche Schwarmgrößen stellen sich aber gerade bei großem

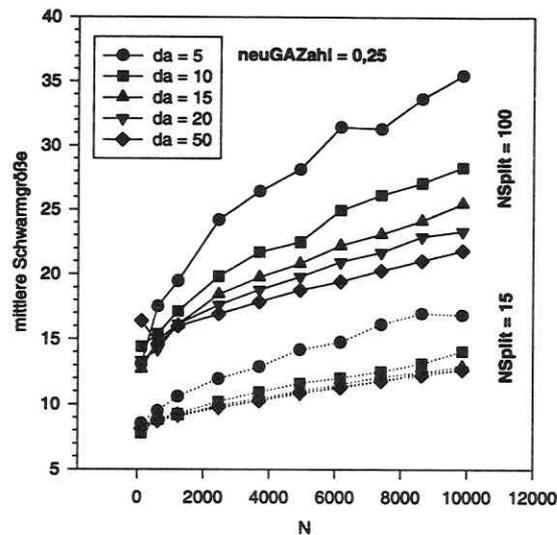


Abb. 16. Mittlere Schwarmgrößen in Abhängigkeit von der Populationsgröße N bei verschiedenen $NSplit$ und da . Je größer $NSplit$ (s. Abb. 8), desto größer sind im Mittel die Schwärme.

$NSplit$ ein, da hier die Abspaltungswahrscheinlichkeit eines Vogels von seinem Schwarm geringer ist. Damit erklärt sich, warum z.B. bei $NSplit=100$ selbst bei schlechter Kooperation den Vögeln der Aufbau einer Population möglich ist.

5.4.2 Variation des Parameters $neuGAZahl$

Die Ergebnisse in Abb. 15 deuten darauf hin, daß die *qualitative* Abhängigkeit der Kapazität von da und $NSplit$ zumindest teilweise auf Kooperationseffekte zurückzuführen sind. Die Dichteregulation wurde bei obiger Argumentation nicht berücksichtigt, obwohl sie natürlich das *quantitative* Niveau, auf dem sich die Kapazität einstellt, entscheidend mitbestimmt. Daß es auch umgekehrt sein kann, nämlich daß die Dichteregulation den qualitativen Verlauf charakterisiert, zeigt sich bei einer Erhöhung von Parameter $neuGAZahl$. Die Ergebnisse sind in Abb. 17 dargestellt. Im Unterschied zu Abb. 15 besteht hier ein viermal größeres Angebot an Grasarealen: die mittlere Zahl geeigneter Grasareale pro Zeitschritt im System ist 7,5 ($neuGAZahl=1,0$ statt 0,25; Tab. 2). Folglich stellt sich die Kapazität insgesamt auf einem viel höheren Niveau als in Abb. 15 ein. Auffällig ist die Tatsache, daß bei $da=50$ die Kapazität

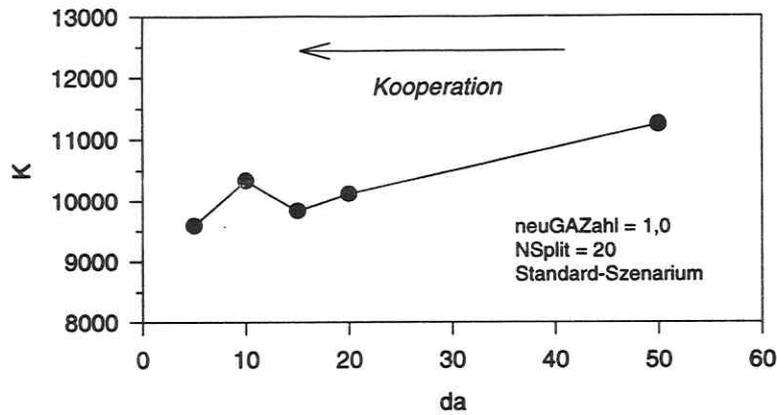


Abb. 17. Kapazität K in Abhängigkeit vom Grad der Kooperation (Parameter da ; Abb. 6). Paradoxerweise steigt K mit abnehmender Kooperation. Dies kann durch Dichteeffekte erklärt werden (Details siehe Text).

einen höheren Wert besitzt als bei kleinem da . Das bedeutet aber, daß die Kapazität paradoxerweise *ansteigt*, obwohl die Vögel *weniger* kooperieren. Verständlich wird dieses Systemverhalten nur, wenn man die Dichteregulation mit ins Spiel bringt und dabei die sog. „Einzugsgebiete“ der Grasareale betrachtet. Unter einem Einzugsgebiet verstehe man den Raumbereich um ein Grasareal, innerhalb dessen dieses Areal durch einen Schwarm mit der Sichtweite a geortet werden kann (Abb. 18). Bei einer größeren mittleren Sichtweite a^* der Schwärme ist das Einzugsgebiet entsprechend größer (man beachte, daß die Größe der Einzugsgebiete *quadratisch* mit a^* ansteigt). Dabei implizieren kleine da -Werte höhere mittlere Sichtweiten der Schwärme (Abb. 6) und dadurch größere mittlere Einzugsgebiete als große da -Werte. Bei kleinem da wird folglich ein Grasareal im Mittel von mehr Schwärmen angefliegen als bei großem da . Folglich steigt für kleines da im Mittel die Brutkoloniegröße, und der Bruterfolg nimmt wegen der Dichteregulation (Abb. 4) ab. Bei großem da dagegen wird im Mittel die Brutkoloniegröße geringer sein, und der einzelne Vogel kann besser reproduzieren. Diese Effekte führen zu dem beobachteten Paradoxon, daß die Kapazität K in Abb. 17 trotz abnehmenden Kooperationsgrades steigt. Voraussetzung dafür ist aber – u.a. neben geeigneten Werten für $NSplit$ –, daß im System ausreichend viele Grasareale vorhanden sind, so daß jeder Schwarm trotz seiner geringen Sichtweite häufig genug Brutgelegenheiten finden kann, um nicht auszusterben. Deswegen tritt dieser scheinbar paradoxe Sachverhalt nur bei größeren $neuGAZahl$ -Werten auf.

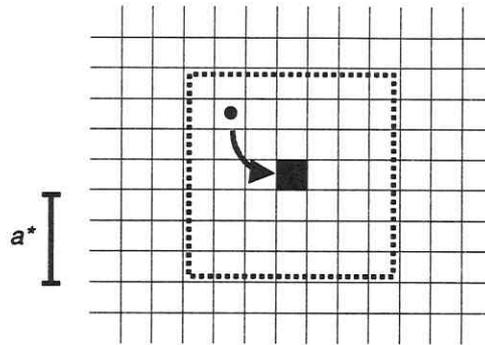


Abb. 18. Das Einzugsgebiet eines Grasareals für eine mittlere Sichtweite a^* der Schwärme. Das gestrichelte Quadrat bezeichnet den Raumbereich, innerhalb dessen ein Schwarm (Kreis) das Grasareal sehen kann (vgl. mit Abb. 5).

Abschließend sollen alle Parameterkombinationen aus Abb. 15 mit Simulationen verglichen werden, bei denen die mittlere Zahl neuGAZahl an neuen Grasarealen pro Zeitschritt sukzessive erhöht wurde: neben $\text{neuGAZahl}=0,25$ aus Abb. 15 sind jetzt zusätzlich die Fälle $\text{neuGAZahl}=0,5$; $1,0$ und $2,0$ betrachtet. Abb. 19, 20 und 21 zeigen die Ergebnisse jeweils für die Kapazität K , die intrinsische Wachstumsrate r_m und die charakteristische Rückkehrzeit T_R , wobei die Graphen für $\text{neuGAZahl}=0,25$ (Abb. 15) der Vollständigkeit halber in die Abbildungen aufgenommen wurden, um eine bessere Übersicht zu geben. Für die folgende Diskussion sei nochmal auf Tab. 2 verwiesen, die einen Überblick über die mittlere Gesamtzahl an Grasarealen bei verschiedenen Werten von neuGAZahl gibt.

Vergleicht man in Abb. 19 die Kapazitäten miteinander, so hat man – salopp gesprochen – den Eindruck eines „fliegenden Teppichs“, der stückweise abhebt. Während bei $\text{neuGAZahl}=0,25$ nicht alle Parameterkombinationen zu von Null verschiedenen Kapazitäten führen, ist dies in den anderen Fällen ausnahmslos der Fall. Je größer neuGAZahl , desto höher liegt das Niveau, auf dem sich die Kapazitäten bewegen: Während bei $\text{neuGAZahl}=0,25$ die höchsten Kapazitätswerte bei unter 4000 Vögeln liegen, werden bei $\text{neuGAZahl}=2,0$ Werte bis zu 20000 Vögeln erreicht. Dabei fällt auf, daß im Grunde keine wesentlichen Abhängigkeiten von NSplit oder da mehr festzustellen sind. Das Angebot an Brutmöglichkeiten ist so groß, daß selbst bei schlechter Kooperation hohe Kapazitäten erreicht werden. Dabei zeigt sich insbesondere der oben diskutierte Effekt, daß eine schlechte Kooperation sogar zu einer Erhöhung von K führen kann (Abb. 17 ist ein Schnitt durch Abb. 19 bei $\text{neuGAZahl}=1,0$ und $\text{NSplit}=20$).

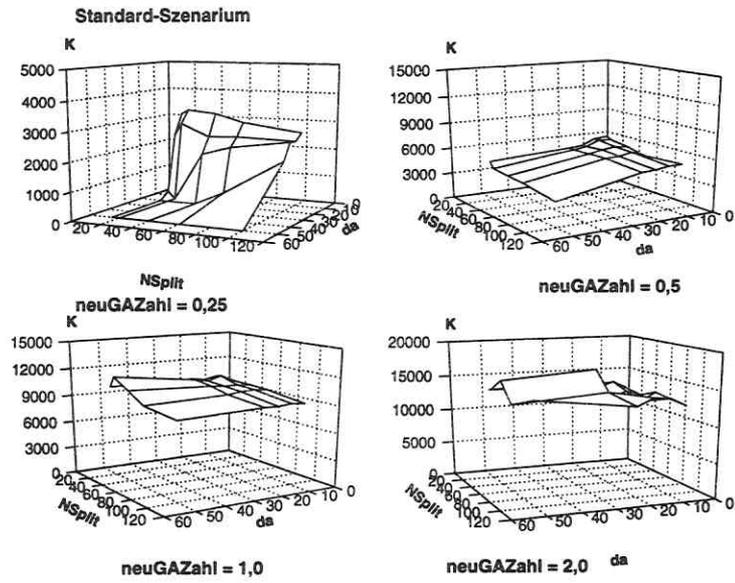


Abb. 19. Kapazität K in Abhängigkeit von $NSplit$ und da für $neuGAZahl=0,25$; $0,5$; $1,0$ und $2,0$ beim Standard-Szenarium ($neuGAZahl=0,25$ ist mit Abb. 15 identisch).

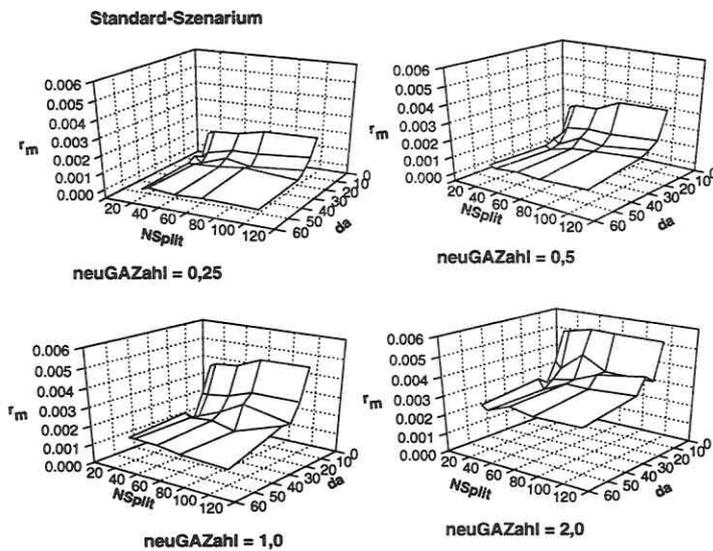


Abb. 20. Intrinsische Wachstumsrate r_m in Abhängigkeit von $NSplit$ und da für $neuGAZahl=0,25$; $0,5$; $1,0$ und $2,0$ beim Standard-Szenarium (r_m in Einheit Individuen/Tag).

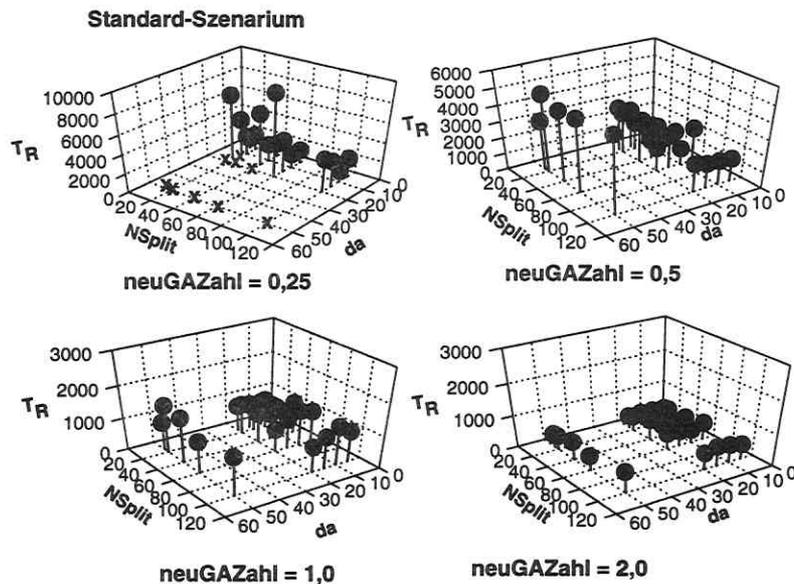


Abb. 21. Charakteristische Rückkehrzeit T_R in Abhängigkeit von $NSplit$ und da für $neuGAZahl=0,25$; $0,5$; $1,0$ und $2,0$ beim Standard-Szenarium (T_R in Tagen). T_R ist nicht abgebildet im Fall $K=0$ (x ;vgl. Abb. 19).

Auch die in Abb. 20 gezeigten intrinsischen Wachstumsraten r_m bewegen sich mit wachsenden $neuGAZahl$ auf immer höherem Niveau. Bei $neuGAZahl=2,0$ werden ca. doppelt so große Werte für r_m realisiert wie bei $neuGAZahl=0,25$. Doch im Gegensatz zu den Kapazitäten behält die Hyperebene ihren qualitativen Verlauf für alle Werte von $neuGAZahl$ bei. Die Kooperation (Parameter da) ist weiterhin sehr entscheidend für die Größe von r_m . Das läßt sich auch theoretisch nachvollziehen: r_m beschreibt gerade die individuelle Wachstumsrate bei geringen Populationsdichten, also in dem Bereich, in dem die Dichteeffekte noch nicht zur Geltung kommen. Dadurch muß hier jede Art der Kooperation einen Vorteil oder einen Nutzen bedeuten, der noch durch keine (dichteabhängigen) Kosten kompensiert wird.

Ein Vergleich der charakteristischen Rückkehrzeiten T_R in Abb. 21 zeigt zum einen, daß T_R mit einer steigenden Anzahl der Grasareale im System um Größenordnungen kleiner wird. Zum anderen können beim gleichen Wert für $neuGAZahl$ im Falle geringer Kooperation der Vögel (großes da) die Rückkehrzeiten T_R um ein Vielfaches über den Werten für kleines da liegen (z.B. bei $neuGAZahl=0,25$ u. $0,5$ in Abb. 21). Abb. 21 macht die Bedeutung des Kooperationsmaßes für die Resilienz des Systems deutlich: T_R zeigt keine ausgeprägte Abhängigkeit vom Parameter $NSplit$; dagegen kann sich T_R durch eine gute Kooperation

(kleines d_a) sehr reduzieren. Auf diese Weise sind die intrinsische Wachstumsrate r_m (Abb. 20) und die charakteristische Rückkehrzeit T_R (Abb. 21) über das Maß der Kooperation miteinander negativ korreliert: für kleines d_a ist r_m groß und T_R klein und umgekehrt. Dies bedeutet anschaulich, daß die Populationsdynamik bei hoher Kooperation (kleines d_a) „schnell“ abläuft, weil die Wachstumsraten bei kleiner Populationsgröße N hoch sind (r_m groß) und bei höheren N -Werten in der Nähe der Kapazität K kleine Rückkehrzeiten T_R existieren. Analog verläuft die Populationsdynamik bei geringer Kooperation generell langsamer (r_m klein und T_R groß).

Insgesamt läßt sich festhalten, daß das Vermögen des Systems, Störungen im Laufe der Zeit wieder auszugleichen, neben dem Ressourcenangebot primär durch den Kooperationsgrad der Vögel untereinander bestimmt wird.

5.5 Diskussion

Bei der Interpretation der obigen Ergebnisse wurde davon ausgegangen, daß es insgesamt „vorteilhafter“ sei, wenn die Population hohe Kapazitäten annimmt anstatt kleine, bzw. daß ein Verhalten „besser“ sei als ein anderes, wenn das entsprechende K größer ist. Man könnte dadurch unterschwellig den Eindruck bekommen, daß es dann auch dem einzelnen Vogel, dem Individuum, „besser“ erginge. An dieser Stelle muß klargestellt werden, daß solche Argumentationen über die Kapazität K immer von der Populationsebene her verstanden werden müssen. Im Gleichgewichtszustand des Systems, dessen Lage durch K beschrieben wird, geht es prinzipiell allen Vögeln gleich gut bzw. gleich schlecht: Die individuelle Wachstumsrate ist Null, und das bedeutet nichts anderes, als daß im Mittel jeder (adulte) Vogel in seinem Leben genau einen (adulten) Nachkommen produziert. Unabhängig vom konkreten Wert für K besteht im Gleichgewicht für den einzelnen Vogel kein Unterschied in Hinblick auf seine Reproduktionsrate. So besitzt beispielsweise ein einzelner Vogel während seines Lebens durchaus eine höhere Reproduktionsrate, wenn die momentane Populationsdichte N etwas *unterhalb* der Kapazität K liegt: dann ist die individuelle Wachstumsrate $r(N) > 0$ (ansonsten wäre K kein stabiler Gleichgewichtspunkt), und die Individuen haben im Durchschnitt mehr als einen (adulten) Nachkommen. Analog ergeht es dem einzelnen Vogel „besser“, wenn die Population noch klein ist und $r_m > 0$ gilt. Um die Größe K richtig interpretieren zu können, muß man deshalb auf der Populationsebene bleiben: Die Kapazität ist definitionsgemäß die Populationsgröße, ab der jede weitere Zunahme zu einer negativen individuellen Wachstumsrate führen würde. K bezeichnet den Punkt, ab

welchem die Dichteregulation so stark ist, daß die Reproduktionsrate nicht mehr die Mortalitätsrate ausgleichen kann. Bei den hier angestellten Untersuchungen ist vor diesem Hintergrund ein hoher Kapazitätswert als Beleg dafür zu werten, daß die Vögel aufgrund ihres Zug- und Schwarmverhaltens im hohen Maße in der Lage sind, die Auswirkungen der Dichteregulation selbst bei hohen Populationsdichten zu kompensieren. Anders ausgedrückt: Ein hoher Kapazitätswert beschreibt Populationen, bei denen die Dichteregulation erst bei sehr hohen Dichten zum Tragen kommt. Dementsprechend hoch liegt die Populationsgröße K , ab der dies nicht mehr der Fall ist. Umgekehrt bedeutet eine kleine Kapazität, daß die Vögel nicht in der Lage sind, der Dichteregulation in geeigneter Weise – sei es durch ihre Kooperation (Parameter d_a) oder durch ihr Abspaltungsverhalten (Parameter $NSplit$) – entgegenzuwirken. Im Sinne dieser Betrachtungen ist die Kapazität als ein geeignetes Maß zur Beurteilung und zum Vergleich verschiedener Szenarien anzusehen.

Die extremen Unterschiede in den Kapazitäten von Abb. 15, die sich über mehrere Größenordnungen erstrecken, zeigen deutlich, wie sehr es auf das Vermögen der Individuen ankommt, eine vorhandene Ressource ausbeuten zu können: Die durchschnittliche Anzahl an zur Reproduktion geeigneten Grasarealen ist für jeden Parametersatz in Abb. 15 zwar dieselbe, aber allein das Verhalten der Vögel (beschrieben durch d_a und $NSplit$) bestimmt letztendlich, wie groß die „carrying capacity“ des Systems ist. Die effektive Größe einer Ressource ist demnach etwas „Subjektives“ und hängt von den Verhaltensstrategien der Vögel ab: Die tatsächliche Anzahl der Grasareale im System ist nicht allein ausschlaggebend, sondern lediglich der effektive Anteil, der „gesichtet“ und genutzt wird. Die Abhängigkeit der intrinsischen Wachstumsrate r_m von der Zahl der Grasareale im System (Abb. 20) beweist, daß r_m im Grunde nicht für eine *Art* „intrinsisch“ ist, sondern vielmehr für die *Art und die Umwelt*, in der sie lebt.

Wie anhand von Abb. 17 gesehen wurde, ist die Schlußfolgerung „bessere Kooperation führt zu höheren Kapazitäten“ nicht allgemeingültig. Während eine solche Aussage auf Abb. 15 zutrifft, stellt Abb. 17 eine Art „Paradoxon der Anreicherung“ (Rosenzweig 1971, May 1976b) im System dar. Die Vögel besitzen zwar eine effektivere Strategie zur Ausbeutung der Grasarealressource, aber das muß nicht bedeuten, daß sie damit automatisch die Dichteregulation besser kompensieren können. Grund dafür ist letztlich, daß *Kooperation* auch *Interaktion* und somit *Konkurrenz* der Individuen bedeutet. Nutzen und Kosten treten

stets zusammen auf, und es hängt von der Umwelt und der verwendeten Such- und Zugstrategie ab, ob die die Kooperation oder die die Interaktion beschreibenden Prozesse im System limitierend wirken. Abb. 15 ist ein Beispiel, daß man die positiven Effekte, den Nutzen, betrachten muß, um das Verhalten des Systems zu verstehen; Abb. 17 bietet ein Beispiel für den limitierenden Einfluß der Kosten.

Anhand der Abb. 21 wird ferner deutlich, daß kleinere Kapazitäten, wie sie z.B. im Fall $\text{neuGAZahl}=0,25$ auftreten (Abb. 19), aufgrund der Größe der zugehörigen Rückkehrzeiten T_R , die im Bereich von einem Jahrzehnt liegen, in der Natur kaum realisiert sein werden. Bevor das gestörte System in seinen Gleichgewichtszustand zurückgekehrt ist, werden sicherlich weitere Störungen geschehen. Für $\text{neuGAZahl}=2,0$ in Abb. 21 betragen die Rückkehrzeiten jeweils maximal nur ein paar Jahre, und das System ist wesentlich resilienter. Die Frage ist, welches Szenarium eher seine Entsprechung in der Natur findet und wie „stabil“ die Lerchenpopulation in der Karoo tatsächlich einzustufen ist. Auch hier besteht ein Datenmangel, der eine solche Abschätzung unmöglich macht. Unabhängig davon kann man aus den Simulationen folgern, daß die Ressource „Grasareal“ das System in jedem Fall stabilisiert: Je mehr Grasareale, desto kürzer waren ganz allgemein die charakteristischen Rückkehrzeiten T_R . Umgekehrt kann man daraus ableiten, daß eine weitere Zunahme der Viehbeweidung in der Karoo, die zu einem weiteren Rückgang der Zahl unbeschädigter Grasareale führt (Kap. 3.1), auf alle Fälle die Lerchenpopulationen nicht nur in ihrer Größe vermindern, sondern zusätzlich auch noch destabilisieren würde. Folglich könnten kleinere Störungen, ob klimatisch oder anthropogen bedingt (soweit darin heutzutage überhaupt noch ein Unterschied besteht), fatale Folgen haben.

6 Vergleich verschiedener Suchstrategien

Nach den exemplarischen Untersuchungen des vorherigen Kapitels soll jetzt eine der Hauptfragestellungen angegangen werden, die wir mit unserem Modell beantworten wollen: Welche Verhaltensstrategien sind in der hochvariablen Umwelt der Karoo für die Lerchen am effektivsten und warum? Wir haben mit dem Modell die Möglichkeit, hypothetische Strategien durchzuspielen und durch die Analyse der Ergebnisse einiges über die wesentlichen Prozesse im System zu lernen.

Zunächst werden zwei weitere Suchstrategien, die neben dem Standard-Szenarium (s. Kap. 4.4.1) für die Lerchen in der Karoo denkbar wären, im Detail erläutert. Anschließend werden die jeweiligen Modellergebnisse für die drei Szenarien einander gegenübergestellt.

6.1 Beschreibung der drei Szenarien

Bei der Entwicklung des Modells wurde in Kap. 4.4 die Simulation des Suchverhaltens der Vögel beschrieben. Demnach besitzt jeder Schwarm ein Suchgebiet, innerhalb dessen er Grasareale orten und anfliegen kann (Abb. 5). Die Größe dieses Suchgebietes bestimmt sich aus der Größe des betreffenden Schwarms (Abb. 6). Die Frage ist, wie sich ein Schwarm verhält, wenn innerhalb seines Suchgebiets gerade *kein* Grasareal zu finden ist. Wie man aus Tab. 2 ablesen kann, ist dieser Fall die Regel, da die Gesamtgrasfläche pro Zeitschritt i.a. nur einige Promille an der Gesamtfläche des 50×50-Gitters ausmacht. Das Auftauchen eines Grasareals innerhalb des Suchgebietes eines Schwarms ist daher ein eher seltenes Ereignis. Folgende drei Szenarien werden mit unserem Modell jeweils betrachtet:

6.1.1 Das Standard-Szenarium

Diese Strategie wurde bereits oben beschrieben (Kap. 4.4.1) und sei der Vollständigkeit halber hier kurz wiederholt:

Befindet sich kein Grasareal im Suchgebiet eines Schwarms, so wird ein Feld innerhalb des aktuellen Suchgebiets des Schwarms zufällig bestimmt, auf das der Schwarm zieht. Von diesem Feld aus wird er im nächsten Zeitschritt mit einem „neuen“ Suchgebiet weitersuchen (Abb. 7 bzw. 22).

Anschaulich gesprochen verbleibt ein Schwarm dabei von Zeitschritt zu Zeitschritt „in Sichtweite“ seiner alten Position, so daß man dieses Szenarium mit einer mittleren Mobilität charakterisieren kann.

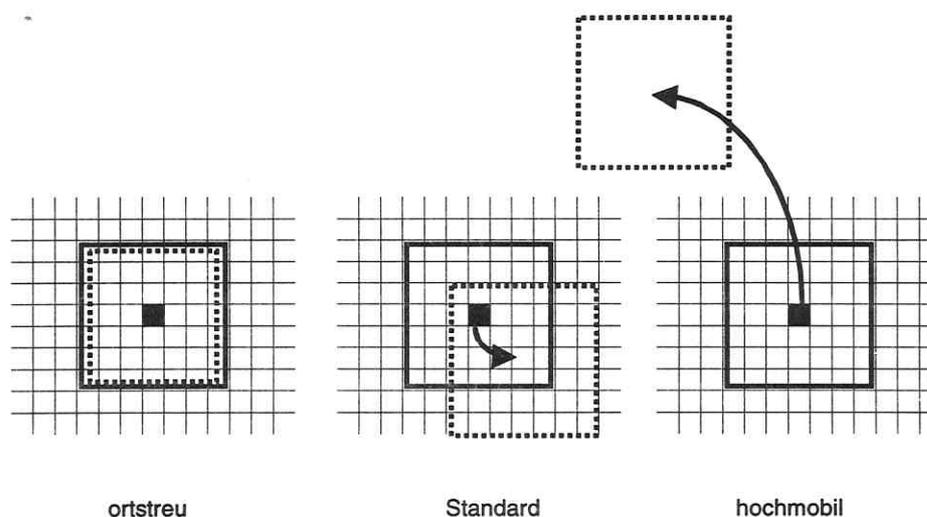


Abb. 22. Die verschiedenen Zugstrategien für den Fall, daß ein Schwarm (schwarzes Quadrat) im aktuellen Zeitschritt t innerhalb seines Suchgebietes (durchgezogene Linie) kein Grasareal findet. Das Suchgebiet im darauffolgenden Zeitpunkt $t+1$ ist gestrichelt gezeichnet. Details siehe Text.

Diesem Standard-Szenarium wollen wir zwei Szenarien gegenüberstellen, die sich in Hinblick auf den Grad der Mobilität voneinander unterscheiden und zwei gegensätzliche Extreme darstellen:

6.1.2 Das hochmobile Szenarium

Bei diesem Szenarium zeichnen sich die Vögel auf der Suche nach Grasarealen durch eine sehr hohe Mobilität aus: Kann ein Schwarm in einem Zeitschritt kein Grasareal in seinem Suchgebiet finden, so fliegt er um eine Strecke weiter, die mindestens doppelt so groß ist wie seine momentane Sichtweite (Abb. 22). Im Gegensatz zum Standard-Szenarium bewegt sich hierbei ein Schwarm grundsätzlich zu einem Feld *außerhalb* des Suchgebietes seiner alten Position.

6.1.3 Das ortstreue Szenarium

Dem hochmobilen Szenarium diametral entgegengesetzt sollen sich bei diesem Szenarium die Vögel sehr „ortstreu“ verhalten (was nicht mit einem Revierverhalten verwechselt werden darf). Sie zeichnen sich durch eine sehr niedrige Mobilität aus: Ist kein Grasareal in Sicht, so behält ein Schwarm einfach seine alte Position bei (er bleibt „sitzen“; Abb. 22). Nur wenn innerhalb seines Suchgebietes ein Grasareal neu entsteht, macht sich der Schwarm dorthin aktiv auf den Weg (Abb. 5). Man könnte das ortstreue Szenarium daher anschaulich mit einer

„Wartesaaltaktik“ vergleichen. Die Vögel warten förmlich auf die Grasareale, die eventuell in ihrer Umgebung entstehen werden.

Falls es in einem Zeitschritt zu einer Aufspaltung von Schwärmen kommt (Kap. 4.4.2), werden beim Standard-Szenarium und beim hochmobilen Szenarium auch die Positionen der sich abspaltenden Schwärme nach den hier dargestellten Regeln bestimmt. Allerdings muß beim ortstreuen Szenarium aus Konsistenzgründen beim Abspaltungsalgorithmus eine Modifikation vorgenommen werden. Dieses für das folgende unwesentliche Detail ist im Anhang 12.3 erläutert.

6.2 Ergebnisse

Abb. 23 zeigt die Ergebnisse für die Kapazität K im Fall $\text{neuGAZahl}=0,25$. Beim ortstreuen Szenarium können die Vögel nur bei sehr guter Kooperation; d.h. bei $d_a=5$ eine Kapazität >0 erreichen. Diese steigt zwar mit NSplit an, aber erreicht nur relativ kleine Werte. Außerdem sind in diesen Fällen die charakteristischen Rückkehrzeiten T_R sehr groß (ohne Abb.), so daß diesen K -Werten keine realistische Bedeutung zukommen kann. Das Standard-Szenarium wurde bereits ausführlich oben diskutiert (der entsprechende Graph in Abb. 23 ist identisch mit Abb. 15). Es erreicht im Vergleich mit dem ortstreuen Szenarium in allen Punkten höhere Werte für die Kapazitäten. Auffällig ist das hochmobile Szenarium: Alle Punkte liegen im Bereich von ca. 3000 Individuen, und die Abhängigkeiten von den Parametern d_a und NSplit sind relativ gering. Zum besseren Vergleich zeigt Abb. 24 einen exemplarischen Schnitt aller drei Graphen durch die Ebene $\text{NSplit}=100$. Hier erkennt man deutlicher die angesprochenen typischen Unterschiede zwischen den Szenarien.

Ähnliche Verhältnisse liegen bei den intrinsischen Wachstumsraten r_m vor: Ein Vergleich in Abb. 25 zeigt in allen drei Strategien denselben qualitativen Verlauf, der bereits oben (Kap. 5.4.2/Abb. 20) diskutiert wurde (Anstieg von r_m mit wachsendem Kooperationsgrad). Der Unterschied zwischen den Szenarien besteht im jeweiligen Niveau: Beim ortstreuen Szenarium liegen außer beim kleinsten d_a -Wert alle r_m im negativen Bereich; d.h. kleine Populationen würden hier aussterben, und es könnte sich, ausgehend von wenigen Individuen, keine Population etablieren. Beim Standard-Szenarium liegen alle Werte für r_m grob um $+0,0008$ Vögel/Tag höher, und nur in Einzelfällen ist hier $r_m < 0$. Die intrinsischen Wachstumsraten des hochmobilen Szenariums liegen dagegen alle im positiven Bereich und um Faktor 2–3 höher als beim Standard-Szenarium.

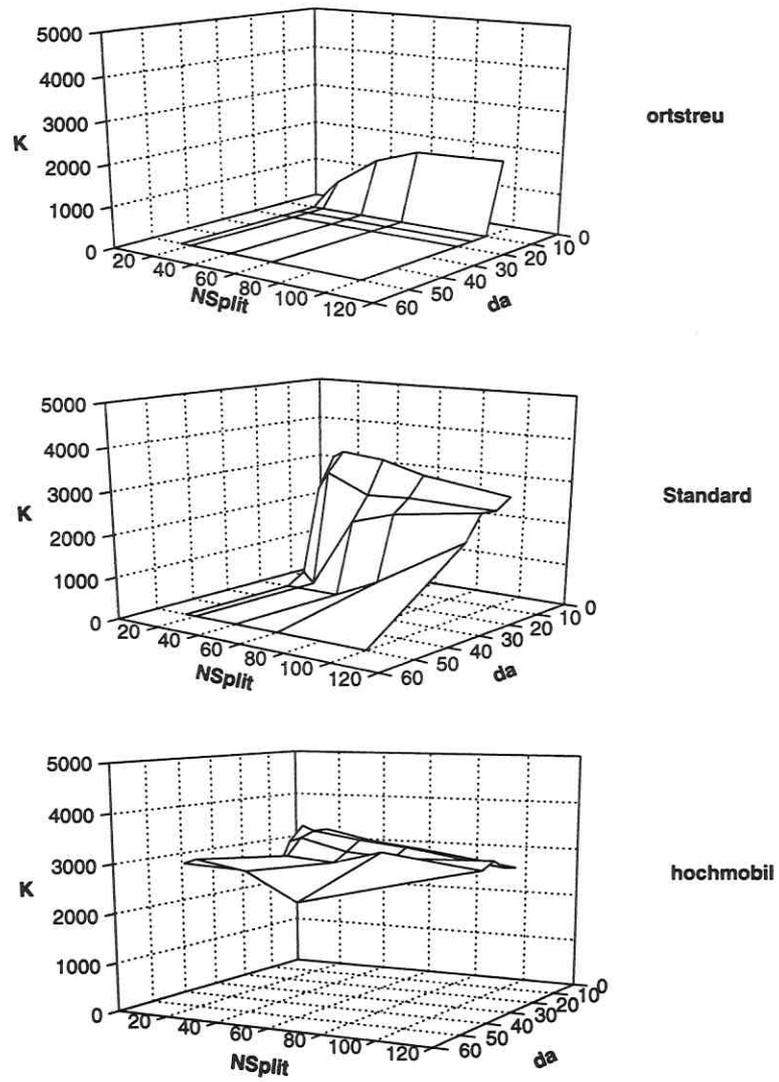


Abb. 23. Kapazitäten K bei den verschiedenen Zugstrategien (neuGAZahl=0,25).

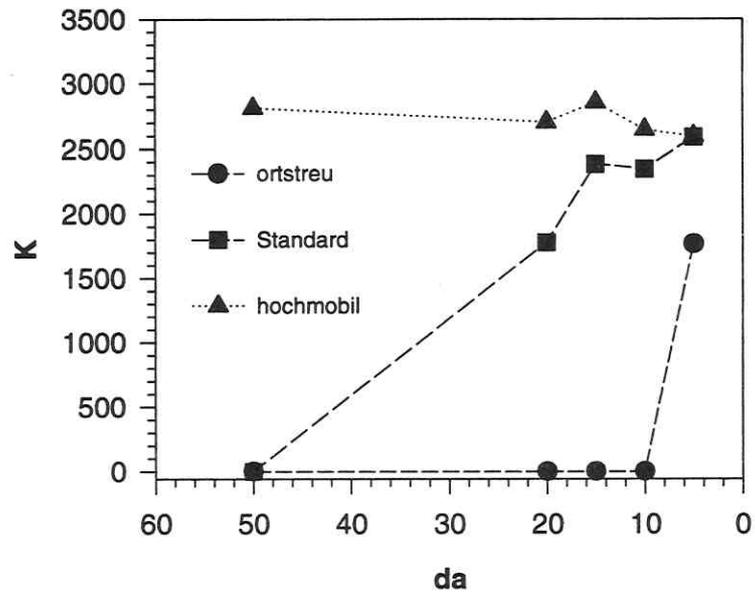


Abb. 24. Zusammenstellung der Kapazitätswerte K aus Abb. 23 für $NSplit=100$ bei den verschiedenen Zugstrategien.

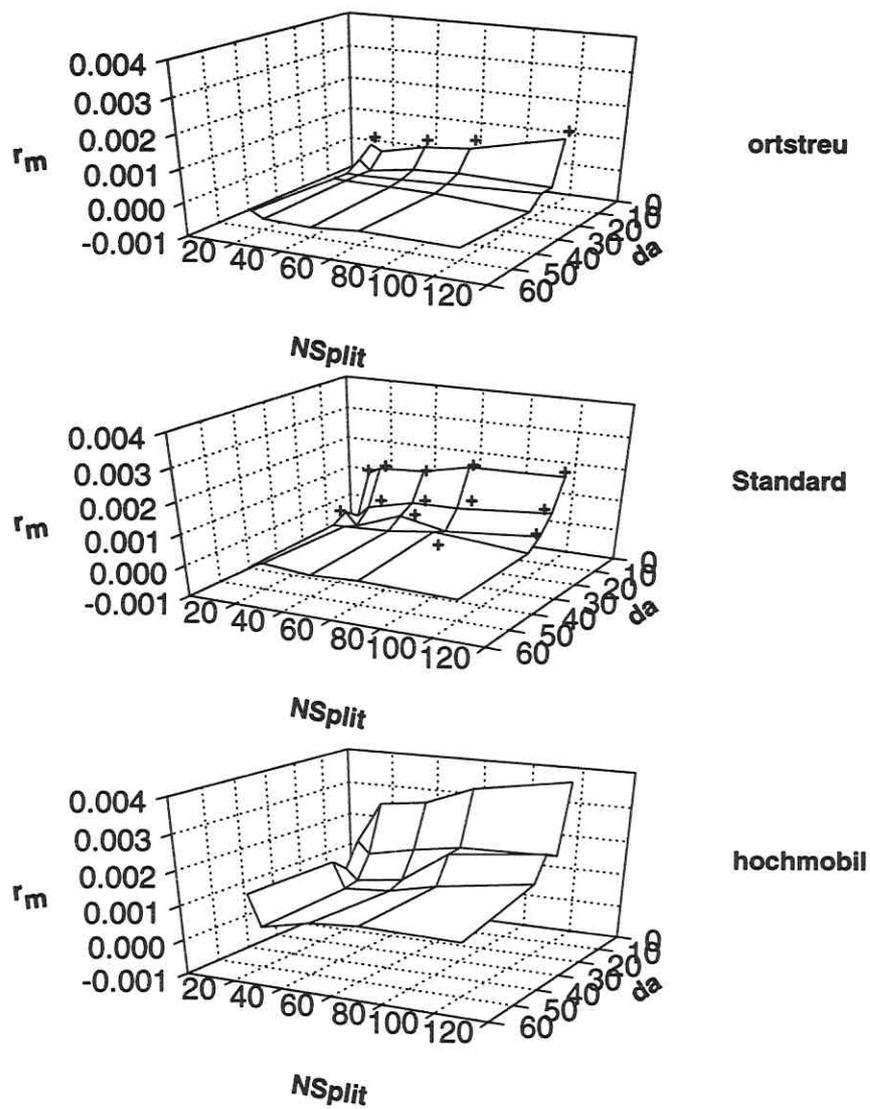


Abb. 25. Intrinsische Wachstumsrate r_m bei den verschiedenen Zugstrategien ($neuGAZahl=0,25$). Die Pluszeichen (+) kennzeichnen beim ortstreuem und beim Standard-Szenarium alle positiven Werte für r_m (die anderen sind negativ). Beim hochmobilen Szenarium ist r_m durchgängig größer Null.

Neben den hier gezeigten Simulationen mit $\text{neuGAZahl}=0,25$ wurden noch analoge für $\text{neuGAZahl}=0,5$; 1,0 und 2,0 durchgeführt. Dabei stieg in entsprechender Weise gemäß Tab. 2 die Zahl der zur Reproduktion potentiell zur Verfügung stehenden Grasareale. In allen Fällen zeigten sich für die einzelnen Strategien dieselben qualitativen Verläufe der Abb. 23 und 25. Dabei stieg das jeweilige Niveau mit der Größe von neuGAZahl . Stets lagen bei jedem Wert von neuGAZahl die Größen K und r_m des hochmobilen Szenariums über den entsprechenden des Standard-Szenariums, und diese wiederum über denen des ortstreu Szenariums. Zusammenfassend kann man suggestiv schreiben:

hochmobil > mäßig mobil > ortstreu.

6.3 Analysen

Es soll genauer untersucht werden, warum das hochmobile Szenarium gegenüber den beiden anderen Szenarien generell weit vorteilhafter für die Vögel zu sein scheint. Wichtig wird in diesem Zusammenhang die in Kap. 3.2 bzw. Kap. 4.2 erläuterte Eigenschaft der Grasareale, daß sie je nach Qualität noch maximal bis zu 14 Tagen nach ihrem Entstehen den Lerchen geeignete Bedingungen für einen Brutbeginn bieten. Dieser Umstand stellt einen „*Memory-Effekt*“ im System dar, der sich wie folgt auswirkt: Die 3 Zugszenarien beschreiben prinzipiell denkbare Verhaltensweisen der Vögel, falls sie in einem Zeitpunkt *kein* Grasareal innerhalb ihres Suchgebietes finden können (s. Abb. 22). Der entscheidende Unterschied liegt in dem Ausmaß, inwieweit sich die Suchgebiete eines Schwarms von Zeitschritt zu Zeitschritt überlappen. Dies ist in Abb. 26 verdeutlicht: Ein Schwarm habe im Zeitpunkt t innerhalb seines Suchgebietes kein Grasareal gefunden und ziehe im Zeitpunkt $t+1$ auf ein Feld in der näheren Umgebung. Bei mäßiger Mobilität wird es dabei zu einer Überlappung der Suchgebiete zu den Zeitpunkten t und $t+1$ kommen. Dieser Bereich ist in Abb. 26 schraffiert. Die Wahrscheinlichkeit, daß der Schwarm innerhalb dieses Überlappungsbereichs ein Grasareal findet, ist gegenüber dem restlichen Teil des Suchgebietes zum Zeitpunkt $t+1$ (gestricheltes Quadrat ohne schraffierten Bereich) vermindert, da es bereits im direkt vorhergehenden Zeitschritt erfolglos abgesehen worden ist. Nur dann wird im schraffierten Überlappungsbereich ein Grasareal zu finden sein, falls dort genau im Zeitpunkt $t+1$ ein Grasareal *neu* entstanden ist. Im übrigen Bereich dagegen besteht *zusätzlich* die Möglichkeit, daß in den *vorhergehenden* 14 Zeitschritten (d.h. während der „Lebensdauer“ eines Grasareals) dort ein Grasareal hochgewachsen ist, das im Zeitpunkt $t+1$ immer noch eine Brutmöglichkeit bietet. Ermittelt man bei den drei Szenarien (hochmobil, Standard und

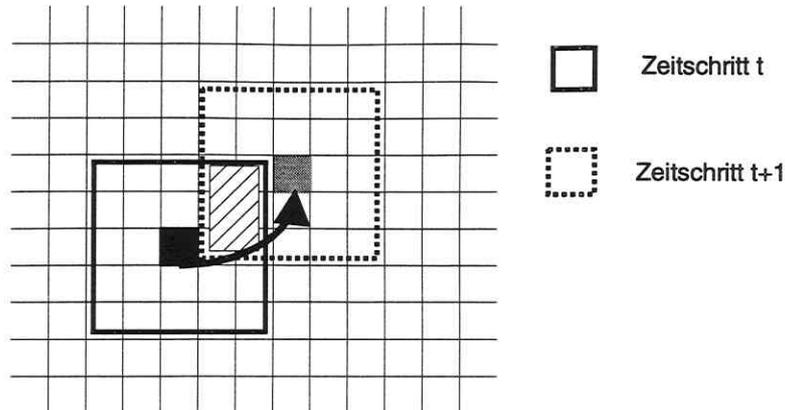


Abb. 26. Überlappung der Suchgebiete eines Schwarms in zwei aufeinanderfolgenden Zeitschritten t und $t+1$. Wurde in t kein Grasareal gefunden, so ist in $t+1$ die Wahrscheinlichkeit dafür im schraffierten Bereich aufgrund des „Memory-Effektes“ kleiner als im restlichen Teil des Suchgebietes. Details siehe Text.

ortstreu) den mittleren Grad an Überlappung der Suchgebiete eines Schwarms für 2 aufeinanderfolgende Zeitschritte, so erhält man die in Tab. 3 dargestellten Werte. Das Ausmaß der Überlappung hat einen direkten Einfluß auf die Effektivität der angewendeten Suchstrategie: Hat ein Schwarm kein Grasareal finden können und ist aufgrund seiner mäßig mobilen Zugstrategie der Überlappungsgrad hoch, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß er auch im nächsten Zeitschritt *keine* Brutmöglichkeit finden wird, groß.

| Zugstrategie | mittlerer Überlappungsgrad u | Bemerkung (vgl. Abb. 22) |
|--------------------|--------------------------------|--|
| Standard-Szenarium | $\approx 50 \%$ | Mittelwert aus allen möglichen Feldern innerhalb des Suchgebietes im Zeitpunkt t |
| ortstreu | 100 % | Schwarm bleibt an seinem Ort |
| hochmobil | 0 % | Schwarm fliegt weit weg |

Tab. 3. Mittlerer Überlappungsgrad u der Suchgebiete in zwei aufeinanderfolgenden Zeitschritten für die in Abb. 22 gezeigten Szenarien (vgl. auch Abb. 26).

Um diesen Effekt auch quantitativ abschätzen zu können, wurde in Anhang 12.4 die Wahrscheinlichkeit p_{find} berechnet, daß ein Schwarm mit Sichtweite a in einem Zeitschritt mindestens ein Grasareal findet, wenn sich seine Suchgebiete im Mittel um einen Bruchteil u überlappen. Man erhält die Formel

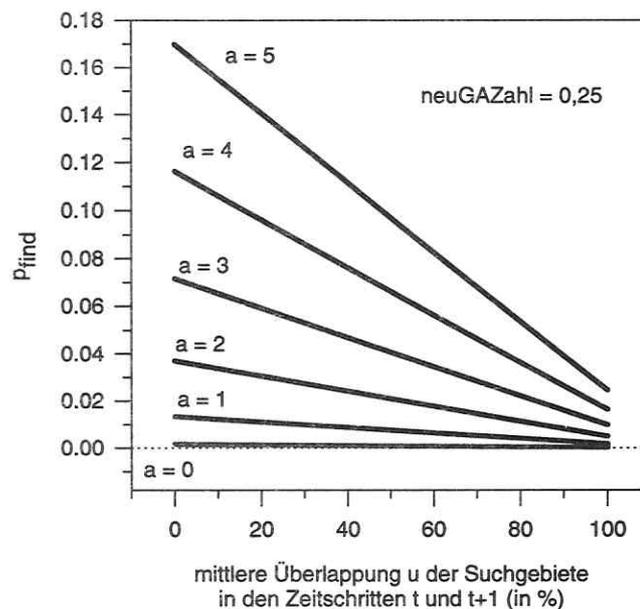


Abb. 27. Wahrscheinlichkeit p_{find} , daß ein Schwarm ein Grasareal findet, wenn sich seine Suchgebiete von Zeitschritt zu Zeitschritt (im Mittel) um den Betrag u überschneiden (vgl. Tab. 3). p_{find} wurde in Anhang 12.4 hergeleitet. (a : mittlere Sichtweite eines Schwarms; s. Abb. 5).

$$p_{find} = 1 - \prod_{i=0}^{n_{neu}-1} \left(1 - \frac{\langle GAZahl \rangle}{F-i} \right) \cdot \prod_{i=0}^{n_{alt}-1} \left(1 - \frac{neuGAZahl}{F-n_{neu}-i} \right)$$

mit

$neuGAZahl$: mittlere Zahl an neuen Grasarealen pro Zeitschritt (Kap. 4.2);

$\langle GAZahl \rangle$: mittlere Gesamtzahl an Grasarealen pro Zeitschritt (s. Kap. 5.1/Tab. 2);

n_{alt} : (mittlere) Zahl an Feldern, die im vorangegangenen Zeitschritt bereits (erfolglos) nach Grasarealen abgesucht worden sind (Größe des schraffierten Überlappungsbereichs in Abb. 26 in Feldern);

n_{neu} : (mittlere) Zahl an Feldern, die „erstmalig“ abgesucht werden (Abb. 26: gestricheltes Suchgebiet ohne Überlappungsbereich);

F : Gesamtzahl der Felder des 50×50-Gitters (F=2 500).

Es gilt $n = n_{neu} + n_{alt}$, wobei $n = (2a+1)^2$ die Größe des Suchgebietes bei einer Sichtweite a ist (Abb. 5).

Das prozentuale Ausmaß der Überlappung u ist mit dieser Nomenklatur $u = n_{alt}/n$. Für verschiedene Sichtweiten a ist p_{find} in Abb. 27 für $n_{neu}/GA_{Zahl} = 0,25$ über u aufgetragen. Je nach Größe der Sichtweite besitzt ein Schwarm eine um ein Vielfaches höhere Chance, ein Grasareal zu finden, wenn er dem hochmobilen Szenarium folgt ($u=0\%$) anstatt dem ortstreuen ($u=100\%$). Dieser Effekt ist umso ausgeprägter, je größer das Suchgebiet ist. Der oben diskutierte Überlappungseffekt hat somit in der Tat einen großen quantitativen Einfluß auf die Effizienz der benutzten Suchstrategie.

6.4 Diskussion

Hat ein Schwarm im aktuellen Zeitschritt kein Grasareal gefunden, dann besteht dazu auch im nächsten Zeitschritt eine *verminderte* Chance, falls es aufgrund seiner Zugstrategie zu einer Überlappung der Suchgebiete kommt. Dieser soeben quantitativ genauer untersuchte Effekt ist nicht nur für den einzelnen Schwarm wichtig, sondern er ist auch in einer ganz anderen Hinsicht interessant: Obwohl die Lerchen im Modell zwar einerseits in einer räumlich und zeitlich *unkorrelierten* Umwelt leben (d.h. es gibt keine „bevorzugten“ Orte und keine „günstigen“ Jahreszeiten oder Jahre für den Graswuchs), ergeben sich andererseits aufgrund der jeweils verfolgten Zugstrategie mit ihrem charakteristischen Überlappungsgrad der Suchgebiete von Zeitschritt zu Zeitschritt *zeitliche Korrelationen* in der Populationsdynamik. Diese Korrelationen betreffen ausschließlich Effekte, die einen „Mißerfolg“ darstellen, sich also negativ auf die Reproduktionsfähigkeit auswirken. Das bedeutet eine *zeitliche Korrelation negativer Effekte* für die Populationsdynamik. Entsprechende Korrelationen positiver Einflüsse gibt es hier nicht: Ein ortstreuer Schwarm hat keine erhöhte Chance, am selben Ort wieder ein Grasareal vorzufinden, denn die Wahrscheinlichkeit für das Entstehen eines Grasareals ist im Modell räumlich und zeitlich homogen. Eine auf regionaler Skala unkorrelierte Umwelt bedeutet daher nicht zwingend, daß im System generell keine Korrelationen für die Individuen auftreten müssen. Ähnlich wie in Kap. 5.5 im Fall der

„effektiven Ressource“ diskutiert, kommt es hier entscheidend auf die „subjektive Wahrnehmung“ der individuellen Umwelt an.

Vor diesem Hintergrund soll noch einmal die Kapazität K in Abb. 23 betrachtet werden. Die hochmobile Zugstrategie „beutet“ die Grasareale so perfekt aus, daß selbst bei starker Kooperation (kleines d_a) der Vögel keine höheren Kapazitäten erzielt werden als mit schlechter (großes d_a). Bei großem d_a war jedoch in Abb. 23 beim Standard-Szenarium die Kapazität i.a. 0, während für kleines d_a Werte um 3000 erreicht wurden. Man kann daraus ersehen, daß es hier zwei grundsätzlich verschiedene Gründe gibt, warum Populationen hohe Kapazitäten erreichen: Entweder die Individuen kooperieren in starkem Maße oder sie verfolgen eine sehr effektive Zugstrategie (in diesem Fall also mit geringem Überlappungsgrad der Suchgebiete). Beides bringt für das einzelne Individuum Vorteile, denn der einzelne Vogel reproduziert besser, und das System läuft insgesamt in ein Gleichgewicht auf hohem Niveau ein.

Eine weiterer Aspekt betrifft die Konsequenzen für das Naturschutzmanagement: Wenn – wie die Modellsimulationen nahelegen – das hochmobile Szenarium einen so großen Vorteil gegenüber anderen denkbaren Szenarien bietet, dann liegt es nahe zu vermuten, daß die Lerchen in der Karoo tatsächlich in dem Maße nomadisierend sind, wie es dem hochmobilen Szenarium entspricht. Im Zuge der Mikroevolution hätte sich eine solche Strategie ohne Zweifel gegen die beiden anderen durchgesetzt, wie es im Rahmen spieltheoretischer Gesichtspunkte nachvollziehbar ist. Die Vorteile dieser Strategie gegenüber dem Standard-Szenarium und erst recht gegenüber dem ortstreuen Szenarium sind in allen Belangen so groß, daß dieses Verhalten eigentlich eine evolutionär stabile Strategie (ESS, Maynard Smith & Price 1973, Maynard Smith 1982) darstellen müßte.

Allerdings haben wir in unserem Modell die Energiekosten für das Individuum nicht berücksichtigt, die ein solch hohes Maß an Mobilität mit sich bringt. Und gerade in diesem Punkt besteht ein riesiger Vorteil des ortstreuen Szenariums gegenüber dem hochmobilen Szenarium. Hier könnten sich mit dem Modell sehr interessante Untersuchungen anschließen, wenn man solche Energiebilanzen für die einzelnen Szenarien explizit im Modell berücksichtigen würde. Im Rahmen dieser Arbeit konnte leider nicht mehr darauf eingegangen werden.

Wenn die Lerchen in der Tat auf einer größeren regionalen Skala mobil sind, dann hat dieses Verhalten Auswirkungen auf die Effektivität der zu ergreifenden Schutzmaßnahmen. Die

Frage, die sich in diesem Zusammenhang stellt, ist, ob mehrere kleinere Reservate eventuell viel besser geeignet sind als ein großes. Dabei soll ein Reservat einfach ein eingezäuntes Gebiet sein, in dem keine Beweidung stattfindet. In Fahse et al. (1998) ist gezeigt, daß der Fragmentierungsgrad der räumlichen Reservatskonfiguration sehr entscheidend ist. Dabei wurde allerdings das Standard-Szenarium für die Lerchen angenommen. Es wäre zu prüfen, ob die Ergebnisse auch auf das hochmobile Szenarium übertragbar wären. Auch diese Frage geht leider über den Rahmen dieser Arbeit hinaus.

7 Das Verfahren zur Bestimmung von K , T_R und r_m

In dem zweiten Hauptteil dieser Arbeit (Kap. 7 und 8) soll dargestellt werden, wie die im vorangehenden Kapitel diskutierten Kenngrößen der Population (die Kapazität K , die charakteristische Rückkehrzeit T_R und die intrinsische Wachstumsrate r_m) erhalten wurden. Obwohl das dazu benötigte Verfahren am Beispiel des im Kap. 4 geschilderten Modells dargestellt wird, ist es unter sehr allgemeinen Bedingungen anwendbar (s. Kap. 7.6).

7.1 Vorbemerkungen

Für die Charakterisierung der Überlebensfähigkeit von Populationen wird häufig die mittlere Überlebenszeit T_m als sog. Persistenzmaß betrachtet (s. Grimm 1994a). T_m ist genau die Zielgröße, die durch einen aktiven Naturschutz maximiert werden soll. Je größer T_m , desto persistenter das System. Zur Bestimmung von T_m macht man mit dem stochastischen Modell hundert oder tausend Durchläufe, wobei jeweils die Initialisierung des Zufallsgenerators verändert wird. Nach einer genügend langen Vorlaufzeit T_a ist der Zustand des Systems unabhängig von den gewählten Anfangsbedingungen und wird „quasistationär“; d.h. die Wahrscheinlichkeit, daß die Population im aktuellen Zeitschritt $t > T_a$ ausstirbt, ist konstant (Wissel et al. 1994). Man nimmt dann pro Lauf i ab diesem Zeitpunkt die Zeitspanne T_i auf, innerhalb derer die betrachtete Population ausstirbt. Der Mittelwert über alle T_i ergibt die mittlere Überlebenszeit T_m . Dieses Verfahren läßt sich mit Hilfe von allgemeinen mathematischen Betrachtungen noch optimieren (sog. $1 - \ln P_0$ - Methode; dargestellt bei Stephan 1993, Stelter et al. 1997), so daß man T_m mit einem leistungsfähigen Werkzeug bestimmen kann.

Doch leider vereiteln in unserem Fall die langen Laufzeiten eine entsprechende Auswertung des Lerchenmodells. Auf einem modernen PC oder einer Workstation benötigt die Bestimmung von T_m für einen einzigen Parametersatz ca. 2 Wochen. Analoge Verfahren zur Bestimmung der Kapazität K oder der mittleren Zahl an Nachkommen pro Vogel scheitern aus denselben Gründen. Zum einen liegt die Ursache für diese Schwierigkeiten darin, daß das Verhalten und das Schicksal jedes einzelnen Vogels simuliert wird. Jeder Vogel trifft pro Zeitschritt Entscheidungen, die nicht nur von seiner abiotischen Umwelt abhängen (z.B. vom durch Regen verursachten aktuellen Grasarealmuster), sondern auch von den Entscheidungen seiner Nachbarn (z.B. beim Abspalten von seinem aktuellen Schwarm). So muß das Programm zwangsläufig in jedem Zeitschritt für jeden Vogel bzw. Schwarm die lokale

Umgebung analysieren. Zum anderen ist das Problem langer Laufzeiten letztlich darin begründet, daß wir es uns bei der Problemstellung (Kap. 4.1) explizit zur Aufgabe gemacht hatten, das Zug- und Schwarm-*Verhalten* der Lerchen zu modellieren. Dies ist aber immanent mit der Modellierung von Prozessen verbunden, die im Vergleich zur Populationsdynamik auf kleinen Zeitskalen ablaufen – und somit lange Laufzeiten implizieren.

Wir stehen demnach vor dem Problem, daß wir zwar ein relativ detailliertes Modell entwickelt haben, mit dessen Hilfe wir das Ökosystem Lerchen in der Karoo untersuchen können, aber es entpuppt sich als äußerst schwerfällig in der Handhabung, da die hohen Laufzeiten standardmäßige Methoden zur Auswertung zunichte machen. Eine der Hauptaufgaben bei der Erstellung dieser Arbeit bestand darin, gerade dieses Problem zu lösen und eine Art „Meßinstrument“ für die Charakterisierung des Systemzustandes bei einem bestimmten Parametersatz zu konstruieren. Diese Aufgabe erforderte – wie bereits erwähnt – einigen Aufwand, so daß die ursprüngliche Absicht, mit Hilfe des Modells das Verhalten der Lerchen genau und umfassend zu analysieren, in den Hintergrund trat. Doch dafür ergaben sich auf methodischer und konzeptioneller Seite neue Einsichten und Erkenntnisse für die theoretische Populationsökologie, die von allgemeinerer Bedeutung sind. Sie sollen daher im Rahmen dieser Arbeit gleichberechtigt neben den verhaltensökologischen (Kap. 5 und 6) dargelegt werden.

Im folgenden wird dargestellt, wie mit Hilfe einer unseres Wissens erstmalig im Zusammenhang mit ökologischen Modellen angewandten Methodik die populationsdynamischen Kenngrößen K , r_m und T_R als Funktionen von Parametern, die das individuelle Verhalten der einzelnen Vögel beschreiben, aus dem Modell bestimmt werden können. Dabei wird die oben genannte Tatsache, daß einzelne Prozesse auf unterschiedlichen Zeitskalen ablaufen, explizit ausgenutzt, um die Dynamik des Systems zu charakterisieren. Ziel ist es in diesem Zusammenhang, die Gesamtwachstumsrate $f(N)$ einer Vogelpopulation der Größe N in unserem System zu ermitteln, um die Größen K , r_m und T_R ableiten zu können.

7.2 Grundsätzliches zur Bestimmung der Wachstumsraten f und r

Die grundlegende Vorgehensweise, wie man die Kenngrößen der Populationsdynamik aus dem Modell heraus bestimmen kann, besteht darin, zuerst die Gesamtwachstumsrate $f = dN/dt$ bzw. die individuelle Wachstumsrate $r=f/N$ am individuen-basierten Modell zu ermitteln. Die Frage hinter der Wachstumsrate f lautet: Um wieviel wird – im Mittel – die Populationsgröße

N abhängig von der aktuellen Populationsgröße N im nächsten Zeitschritt zu- oder abnehmen? Bei unserem Modell ist zu beachten, daß die Wachstumsrate f nicht nur von N und der Mortalität abhängt, sondern auch von der aktuellen Zahl und Größe der Schwärme im System, dem Grad der Kooperation der Vögel untereinander (Parameter d_a), dem Schwarmverhalten (Parameter $NSplit$) und schließlich von der aktuellen raum-zeitlichen Struktur der Grasareale, die eine räumlich und zeitlich variierende Chancenverteilung für die Lerchen vorgibt, ein Brutgebiet zu finden und erfolgreich zu reproduzieren. Ferner ist zu beachten, daß die Populationsgröße N nicht identisch ist mit der Zahl N_{Ad} adulter (d.h. reproduzierfähiger) Vögel, sondern mit der Summe aus juvenilen und adulten Vögeln: $N=N_{Juv}+N_{Ad}$. Obwohl Juvenile nicht reproduzieren, beeinflussen sie die Chance eines Schwarms, ein Grasareal zu finden, da sie mit dazu beitragen, daß sich die Sichtweite eines Schwarms vergrößert (Parameter d_a ; Kap. 4.4.1/Abb. 6).

Insgesamt stellt sich die Funktion der Wachstumsrate f folgendermaßen dar:

$$f=f(N_{Ad}, N_{Juv}, \text{Schwarmgrößenverteilung}, d_a, NSplit, \text{Grasarealmuster}, \text{Mortalität}) .$$

Die explizite Berechnung dieser Funktion in Abhängigkeit von den aufgeführten Parametern erscheint – wenn überhaupt in irgendeiner Weise möglich – zumindest sehr kompliziert. Aber man kann sich fragen, ob es möglich ist, einige dieser Parameter unter einen einzigen Prozeß zu subsumieren, der auf diese Weise eine Art Schlüsselprozeß im System darstellen würde. Falls man in der Lage ist, diesen Schlüsselprozeß mittels einer entsprechenden Größe zu charakterisieren und diese Größe am Modell zu messen, dann ist dadurch die Wachstumsrate f bestimmbar.

Bei unserem System kann dies aufgrund folgender Überlegungen geschehen: Die mittlere Gesamtwachstumsrate f ist die Differenz zwischen der mittleren Zahl B an neuen Nachkommen im System und der mittleren Zahl D an gestorbenen Vögeln zum Zeitpunkt t . Da die Mortalitätsrate μ in unserem Modell konstant angenommen wurde, ist die Zahl D direkt bestimmbar (s.u.). Die Zahl an neuen Nachkommen läßt sich dagegen prinzipiell aus der sog. „Brutschwarmgrößen-Verteilung“ bestimmen. Darunter soll die Zahl und die Größe der Schwärme (d.h. die Häufigkeitsverteilung der Schwarmgrößen) verstanden werden, die im Zeitpunkt t gerade eine Brut beenden. Bei jedem Brutschwarm sei dabei zusätzlich noch die zugehörige Brutkoloniegröße (s. Kap. 4.3.3/Nestlingsmortalität) bekannt. Die Brutschwarmgrößen-Verteilung ist in unserem Modell die oben angesprochene

Schlüsselgröße für die Wachstumsrate, denn anhand dieser Daten ist dann die Bestimmung der Gesamtgeburtsrate B wie folgt möglich: Ein Schwarm, der aus m Adulten besteht und der in einem Grasareal mit einer Brutkoloniegröße von bcs Vögeln brütet, produziert im Durchschnitt m Eier (s. Kap. 4.3.2). Aus diesen m Eiern entstehen m Nestlinge, von denen im Mittel $m \cdot \text{NestSurv}(bcs)$ das juvenile Stadium erreichen. Wenn jetzt die gesamte Brutschwarmgrößen-Verteilung im Zeitschritt t bekannt ist, dann kann man auf diese Weise durch bloßes Aufsummieren die mittlere Gesamtreproduktionsrate B der Population zu diesem Zeitpunkt errechnen. In diese Brutschwarmgrößen-Verteilung gehen implizit die Parameter für das individuelle Verhalten (da und $NSplit$) sowie die räumlich-zeitliche Struktur der Grasareale ein, da sie gerade diese Verteilung bedingen. Man kann demnach die Gesamtwachstumsrate f in der folgenden Form schreiben:

$$f = f(N_{Ad}, N_{Juv}, \text{Brutschwarmgrößen-Verteilung}(da, NSplit, \text{Grasarealmuster}), \text{Mortalität})$$

Selbst wenn es möglich wäre, den Mittelwert und die Varianz der Brutschwarmgrößen-Verteilung in einem Zeitpunkt t rechnerisch zu bestimmen, würde die Kenntnis dieser Größen allein nicht ausreichen, um den wirklichen Reproduktionserfolg B genau zu ermitteln (Man beachte, daß die Funktion $\text{NestSurv}(bcs)$ in Kap. 4.3.3/Abb. 4 im Punkt N_{Max} nicht-linear ist, weswegen man die genaue Häufigkeitsverteilung kennen muß, um B zu bestimmen). Man ist daher bei der Bestimmung von B bzw. der Wachstumsrate f darauf angewiesen, die gesamte Verteilung zu kennen. Doch dies erscheint bei diesem Problem auf mathematischem Wege kaum möglich. Aber es gibt eine aus der Physik bekannte Methode, mit der verschiedene Dynamiken eines Systems entkoppelt werden können und die hier angewendet werden soll: die Trennung der Zeitskalen.

7.3 Trennung der Zeitskalen

In diesem Abschnitt soll die Methodik der Trennung der Zeitskalen erläutert werden, wie beispielsweise Haken sie in seinem Buch „Synergetics“ (Haken 1991) darstellt.

Man betrachte ein dynamisches System, bei dem zwei Variable q_1 und q_2 miteinander in folgender Weise verknüpft sind:

$$(1) \quad \dot{q}_1 = -g_1 q_1 - a q_1 q_2$$

$$(2) \quad \dot{q}_2 = -g_2 q_2 + b q_1^2$$

Dabei soll nun zum einen vorausgesetzt werden, daß Prozeß 1 in Abwesenheit von Prozeß 2 gedämpft ist; d.h. $g_1 > 0$. Zum anderen wird angenommen – und das ist der entscheidende Punkt –, daß sich q_2 wesentlich schneller als q_1 ändert:

$$g_2 \gg g_1 .$$

Prozeß 2 soll also auf einer kleineren Zeitskala als Prozeß 1 ablaufen. Dann kann aber davon ausgegangen werden, daß sich Prozeß 2 im Vergleich mit der Dynamik von Prozeß 1 näherungsweise stets im Gleichgewicht befindet: $\dot{q}_2 \approx 0$. Setzt man dies in (2) ein, so ergibt sich

$$(3) \quad q_2(t) = \frac{b}{g_2} q_1(t)^2 .$$

Anschaulich bedeutet dies, daß Prozeß 2 quasi-instantan Prozeß 1 in seiner Dynamik folgt: q_2 nimmt „sofort“ einen Gleichgewichtswert an, der ihm durch q_1 vorgegeben wird. Dieser Effekt wird von Haken als sog. „Versklavungsprinzip“ bezeichnet. Wichtig ist in diesem Zusammenhang die Anmerkung, daß Prozeß 2 nicht einfach nur einen mit Prozeß 1 assoziierten Nebeneffekt darstellt, sondern seinerseits entscheidend die Dynamik von Prozeß 1 mitbestimmt. Setzt man (3) in (1), so ergibt sich

$$\dot{q}_1(t) = -g_1 q_1(t) - \frac{ab}{g_2} q_1(t)^3 .$$

Dies ist bei Abwesenheit von Prozeß 2 qualitativ von Gleichung (1) verschieden, denn dort würde man mit $q_2=0$ lediglich

$$\dot{q}_1(t) = -g_1 q_1(t)$$

erhalten.

Insgesamt läßt sich festhalten: Wenn q_2 auf einer kleineren Zeitskala als q_1 abläuft, dann ist die zeitliche Dynamik von q_2 gegenüber q_1 vernachlässigbar, und man kann das System näherungsweise so behandeln, als ob q_2 sich stets in einem Gleichgewicht befände, das von q_1 bestimmt wird. Andersherum bedeutet dies, daß zu jedem q_1 genau ein bestimmter Gleichgewichtswert von q_2 existiert, der von q_2 instantan angenommen wird. Damit lassen sich die obigen Gleichungen entkoppeln und die zeitliche Dynamik von q_1 gewinnen.

Das Verfahren der Trennung der Zeitskalen ist aus der Physik lange bekannt und wird auch als Adiabaten-Technik bezeichnet. In der Atomphysik kommt sie u.a. als sog. Born-Oppenheimer-Näherung zur Anwendung.

Im folgenden soll dargestellt werden, wie die Trennung der Zeitskalen auf unser Modell angewendet werden kann.

7.4 Anwendung auf das Modell

Überträgt man die oben ausgeführten Sachverhalte auf unser Modell, so kann man $q_1(t)$ mit der Populationsgröße $N(t)$ und $q_2(t)$ mit der oben erläuterten Brutschwarmgrößen-Verteilung identifizieren – vorausgesetzt, daß gezeigt werden kann, daß die zeitliche Dynamik dieser Verteilung auf einer kleineren Skala abläuft als $N(t)$.

Um dies nachzuprüfen, betrachtet man zuerst die zeitliche Dynamik von $N(t)$ bei einer Simulation mit dem Modell, wobei zu Beginn knapp 10 000 Vögel im System sind. Wie Abb. 28 zeigt, läuft das System auf einer Zeitskala von ungefähr 7 Jahren in das Gleichgewicht ein. Auch bei anderen Simulationen wurde eine Zeitskala von 1–10 Jahren als typisch für die Dynamik von $N(t)$ ermittelt.

Im Vergleich dazu soll jetzt untersucht werden, auf welcher Zeitskala die zeitliche Dynamik der Brutschwarmgrößen-Verteilung im System abläuft. Diese Verteilung ist nach obigen Überlegungen für die Wachstumsrate f der Population entscheidend. Zu diesem Zweck wird zuerst die zeitliche Dynamik der Häufigkeitsverteilung *aller* Schwärme im System betrachtet, da dies leichter möglich ist. Aus ihr kann man dann leicht Rückschlüsse auf die Dynamik der *Brutschwarmgrößen-Verteilung* ziehen (s.u.).

Zu Beginn eines Simulationsdurchlaufes wird ein großer Schwarm bestehend aus 1232 Individuen (1000 Adulte und 232 Juvenile) in die Mitte des 50x50-Gitters gesetzt. Da uns nur die zeitliche Dynamik der Schwarmgrößen und der jeweiligen Schwarmanzahlen interessiert, wird die Zahl der Individuen konstant gehalten, indem die Mortalität und die Reproduktion

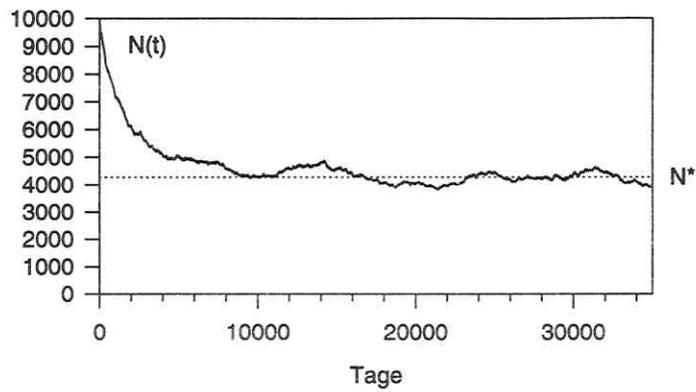


Abb. 28. Typischer zeitlicher Verlauf der Populationsgröße $N(t)$ über einen Zeitraum von 35000 Zeitschritten (Tagen). Diese Zeitskala entspricht ungefähr 96 Jahren. Die Zeitskala beim Einlaufen ins Gleichgewicht N^* beträgt hier ca. 7 Jahre (vgl. mit Abb. 29). [$N(0)=8000$ Adulte + 1857 Juvenile; $da=10$; $NSplit=20$; $neuGAZahl=0,5$; Standard-Szenarium]

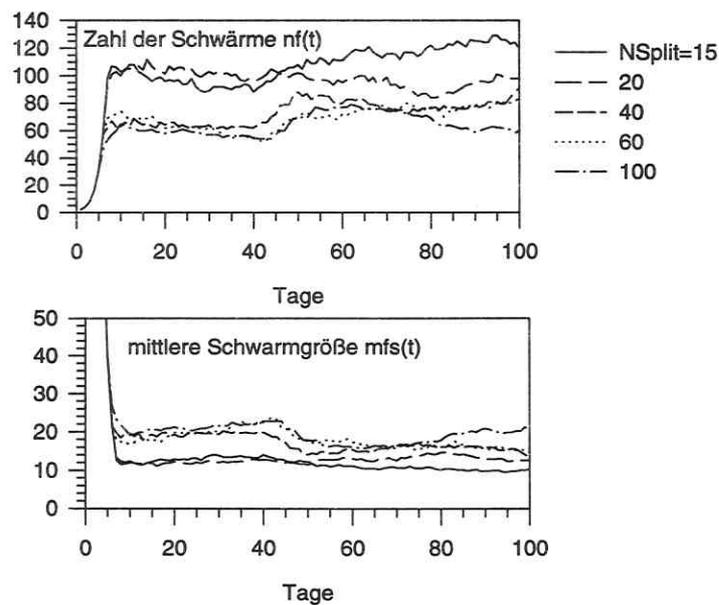


Abb. 29. Typischer zeitlicher Verlauf der Anzahl $nf(t)$ an Schwärmen und der mittleren Schwarmgröße $mfs(t)$. Die Werte wurden mit Hilfe des „Verhaltensmodells“ bei konstantem $N=1232$ (1000 Adulte + 232 Juvenile) gewonnen (Kap. 7.4.1). In allen Fällen wird ein Gleichgewicht innerhalb weniger Tage erreicht, um das herum stochastische Schwankungen stattfinden. [$da=10$; $neuGAZahl=0,5$; Standard-Szenarium]

ausgeschaltet wird (siehe auch unten das sog. „Verhaltensmodell“). Mit der Zeit werden sich einzelne Schwärme gemäß der Wahrscheinlichkeit p_{Split} (Kap. 4.4.2/Abb. 8) von dem großen Schwarm abspalten und mit einer ihrer Schwarmgröße entsprechenden Sichtweite auf die Suche nach Grasarealen machen, wobei sie sich wiederum u.U. teilen oder mit anderen Schwärmen vereinigen usf. In Abb. 29 ist dabei pro Zeitschritt der zeitliche Verlauf der Zahl der Schwärme und der mittleren Schwarmgröße dargestellt. Man erkennt, daß innerhalb weniger Tage jeweils ein Gleichgewichtswert angenommen wird, um den herum lediglich kleinere stochastische Schwankungen stattfinden. Diese Prozesse laufen im Vergleich mit $N(t)$ (Abb. 28) auf wesentlich kleineren Zeitskalen von Tagen bis Wochen ab. Wenn aber die mittlere Zahl an Schwärmen und die mittlere Schwarmgröße „schneller“ als $N(t)$ ihren Gleichgewichtswert annehmen, dann kann dies auch für die gesamte Schwarmgrößen-Häufigkeitsverteilung pro Zeitschritt gefolgert werden, d.h. es existiert eine *mittlere* Häufigkeitsverteilung der Schwarmgrößen, die sich auf einer kleineren Zeitskala als $N(t)$ einstellt.

Für die Bestimmung der Zahl B an neuen Nachkommen pro Zeitschritt interessierte uns aber nicht primär die Dynamik der Schwarmgrößen-Verteilung *aller* Schwärme, die wir eben untersucht haben, sondern lediglich die oben genannte *Brutschwarmgrößen*-Verteilung, also die Größenverteilung der Schwärme, die im Zeitschritt t gerade eine Brut beendet haben. Diese Verteilung ist aber nichts anderes als die Größenverteilung aller Schwärme multipliziert mit der Wahrscheinlichkeit, daß ein Schwarm der Größe m in der Vergangenheit ein Grasareal zur Reproduktion gefunden hat und gerade seine Brut in t beendet. Somit kann aus Abb. 29 gefolgert werden, daß auch die gesuchte Brutschwarmgrößen-Verteilung auf einer kleineren Zeitskala als $N(t)$ abläuft.

Aufgrund der im vorhergehenden Abschnitt dargestellten Adiabaten-Technik kann man folglich die Brutschwarmgrößen-Verteilung wie Prozeß q_2 behandeln und in guter Näherung annehmen, daß sie sich stets in einem Gleichgewicht befindet, das durch die Populationsgröße $N(t)$ bestimmt ist. Wenn sich die Populationsgröße N in einem Zeitschritt Δt um ΔN ändert, dann wird sich die Brutschwarmgrößen-Verteilung quasi-instantan auf eine neue Verteilung einstellen, die zu $N+\Delta N$ gehört. Zu jedem N existiert demnach genau *eine* charakteristische mittlere Brutschwarmgrößen-Verteilung. Da man aus ihr wie unten dargestellt (Kap. 7.4.2) die mittlere Anzahl B an neuen Nachkommen berechnen kann, läßt sich folglich zu jeder Populationsgröße N *ein* charakteristischer Wert für B angeben. Außerdem ist ferner im Modell – wie oben bereits erwähnt – die mittlere Zahl D in Zeitschritt t gestorbener Vögel aus

der Mortalitätsrate μ bestimmbar (Kap. 7.4.2), so daß sich daraus prinzipiell die mittlere Wachstumsrate $f=B-D$ berechnen läßt.

Weil eine Trennung der Zeitskalen der verschiedenen Dynamiken im System möglich ist, kommt man erst in die Lage, überhaupt von *einem* charakteristischen mittleren Wert B an neuen Nachkommen pro Zeitschritt sprechen zu können. B ist keine Funktion der aktuellen räumlichen Verteilung der Schwärme und der Grasareale, sondern aufgrund der Adiabaten-Technik in guter Näherung nur eine Funktion von N : $B=B(N)$.

Wenn es also gelingt, die charakteristische Brutschwarmgrößen-Verteilung bzw. die mittlere Zahl an neuen Nachkommen für verschiedene Populationsgrößen N aus dem Modell heraus zu bestimmen, dann ist man mittels der Adiabaten-Technik in der Lage, das *individuen*-basierte Modell auf der *Populationsebene* durch $f=dN/dt$ zu beschreiben. Wie das im einzelnen geschehen kann, soll in den nächsten Abschnitten erläutert werden.

7.4.1 Deaktivierung der demographischen Prozesse im Modell

Die zentrale Idee, um die Zahl der neuen Nachkommen pro Zeitschritt für einen *vorgegebenen* Wert für N zu ermitteln, besteht darin, daß man das individuen-basierte Modell auf ein Modell reduziert, das ausschließlich das *Verhalten* der Lerchen beschreibt. In diesem Modell werden alle Prozesse, die die Populationsgröße $N(t)$ verändern, „ausgeschaltet“ (deaktiviert). Dies sind natürlicherweise die Mortalität und die Reproduktion. Die Vögel verhalten sich aber nach wie vor so, *als ob* sie sich reproduzieren würden: sie fliegen in Schwärmen umher, die sich teilen oder vereinigen, sie suchen nach Grasarealen, verbleiben dort für die Dauer einer Brutperiode, aber wenn sie anschließend weiterfliegen, dann besteht der Schwarm *nicht* noch aus einer zusätzlichen juvenilen Kohorte. Ebenso sterben und altern die Vögel nicht ($\mu=0$; kein juveniler Vogel wird adult, kein adulter wird zu alt). Insgesamt bleibt die anfängliche Größe von $N=N_{Ad}+N_{Juv}$ Vögeln (N_{Ad} , N_{Juv} : Gesamtzahl an adulten bzw. juvenilen Vögeln im System) während einer Simulation unverändert. Dieses reduzierte Modell soll im folgenden das „*Verhaltensmodell*“ genannt werden, im Gegensatz zum sog. „*vollen Modell*“, das wie gehabt auch die demographischen Prozesse beinhaltet.

Mit dem Verhaltensmodell werden Simulationen für $N_{Ad}=100, 500, 1000, 2000, 3000, 4000, 5000, 6000, 7000$ und 8000 gemacht. Die zugehörige Zahl an Juvenilen im System wird dabei gemäß $N_{Juv} = \alpha * N_{Ad}$ gewählt, wobei $\alpha^*=0,2321$ das Verhältnis der Zahl an Juvenilen zur Zahl an Adulten im Gleichgewichtspunkt angibt. α^* läßt sich allein aus der Mortalitätsrate μ und der Länge der einzelnen Lebensphasen der Vögel berechnen, wie es im Anhang 12.5 gezeigt

ist. Die Berücksichtigung der Juvenilen im System ist notwendig, da diese den Reproduktionserfolg auf zweierlei Weise beeinflussen: Zum einen helfen sie in den Schwärmen mit, die Sichtweite a zu vergrößern (Kap. 4.4.1/Abb. 6); zum anderen gehen sie in die Berechnung der Überlebensrate $NestSurv$ der Nestlinge ein (Kap. 4.3.3/Abb. 4). An dieser Stelle soll die Wahl von α^* nicht weiter diskutiert werden, da dies im Moment zu sehr vom Gedankengang ablenken würde. Im Kapitel „Anmerkungen zum Verfahren“ wird dies nachgeholt.

7.4.2 Aufnahmen der Brutschwarmgrößen-Verteilung und Bestimmung von $f(N)$

Für jeden der oben aufgeführten Werte von $N=N_{Ad}+N_{Juv}$ wird ein Simulationsdurchlauf mit dem Verhaltensmodell gemacht. Nach einer Vorlaufzeit von 100 Zeitschritten (um den Einfluß von Einschwingvorgängen und der Anfangsbedingungen zu verhindern) wird über eine Zeitspanne von 1000 Zeitschritten die Brutschwarmgrößen-Verteilung aufgenommen: Jedesmal, wenn im System ein Schwarm eine („virtuelle“) Brutperiode beendet hat (d.h. wenn er ein Grasareal gefunden hat und dort für die Dauer einer Brutperiode – 34 Tage – geblieben ist), wird die Größe m dieses Schwarms und die Größe bcs der entsprechenden Brutkolonie (die Gesamtzahl der auf dem Grasareal anwesenden Vögel) in eine externe Datei aufgenommen. Diese Datei soll im folgenden „*Brutdatei*“ genannt werden. Über die Zeitspanne von 1000 Zeitschritten erhält man somit Zahlenpaare der Form $(m_i | bcs_i)$. Ein typischer Eintrag in eine solche Brutdatei ist in Abb. 30 gezeigt.

Wie oben ausgeführt (Kap. 7.2), läßt sich nun die mittlere Zahl B an neuen Nachkommen anhand der Brutschwarmgrößen aus der Brutdatei leicht bestimmen: Pro Eintrag $(m_i | bcs_i)$ (d.h. pro Brutereignis i) ist die mittlere Zahl an Nachkommen

$$m_i \cdot NestSurv(bcs_i)$$

(s. Kap. 4.3.3/Abb. 4).

Die Summe über die Zahl der Nachkommen aller in der Brutdatei aufgenommenen Brutereignisse i dividiert durch die Zahl der Zeitschritte (hier: 1000) ergibt gerade die Zahl B an mittleren Nachkommen pro Zeitschritt:

$$B(N) = \frac{\sum_i m_i \cdot NestSurv(bcs_i)}{1000} .$$

```

(6|43)  (24|24)  0
0
0
(17|23) 0
(28|28) 0
0
(16|102) 0
0
(27|27)  (26|57)  0
0
0
0
(7|24)  0
(31|31)  (22|28)  (18|39)  0
(13|13)  0
(37|62)  (13|21)  0
0
.
.
.   usf.

```

Abb. 30. Typischer Eintrag in einer sog. Brutdatei. In jeder Zeile stehen die Daten eines einzelnen Zeitschritts. Pro Zeitschritt wird vom Programm die Größe m der Schwärme eingetragen, die in dem entsprechenden Zeitschritt eine Brut beendet haben sowie dazu die Größe bcs der entsprechenden Brutkolonie vermerkt. Dadurch wird jede beendete Brut durch ein Zahlenpaar ($m \mid bcs$) protokolliert. Mehrere Einträge pro Zeile bedeuten, daß an verschiedenen Orten gleichzeitig eine Brut abgeschlossen wurde. Eine Null am Ende jeder Zeile markiert für ein Auswertungsprogramm das Ende eines Datensatzes pro Zeitschritt. Steht außer der Null keine Zahl in einer Zeile, so wurde in diesem Zeitschritt keine Brut beendet.

$B(N)$ ist die mittlere Gesamtproduktionsrate einer Population der Größe $N=N_{Ad}+N_{Juv}$ (mit $N_{Juv}=\alpha \cdot N_{Ad}$; s. Kap. 7.4.1).

Bei der Berechnung der (mittleren) Zahl D der in einem Zeitschritt gestorbenen Vögel muß man beachten, daß D sich nicht ausschließlich durch die Mortalitätsrate μ (Kap. 4.3.3) bestimmt, sondern daß auch die Vögel hinzugenommen werden müssen, die nach 6 Jahren „zu alt“ werden (Kap. 4.3.3). D ist deswegen etwas größer als μN . In Anhang 12.6 wird für den hier betrachteten Fall $N_{Juv}=\alpha \cdot N_{Ad}$ die „effektive“ Mortalitätsrate μ^* berechnet, die auch die zu alt gewordenen Vögel berücksichtigt und die hier zur Berechnung von $f(N)$ benötigt wird. Damit ist $D=\mu^*N$ und insgesamt erhält man auf diese Weise die (mittlere) Gesamtwachstumsrate f zu

$$\begin{aligned}
 f(N) &= B(N) - D(N) \\
 &= \frac{\sum_i m_i \cdot NestSurv(bcs_i)}{1000} - N \cdot \mu^* .
 \end{aligned}$$

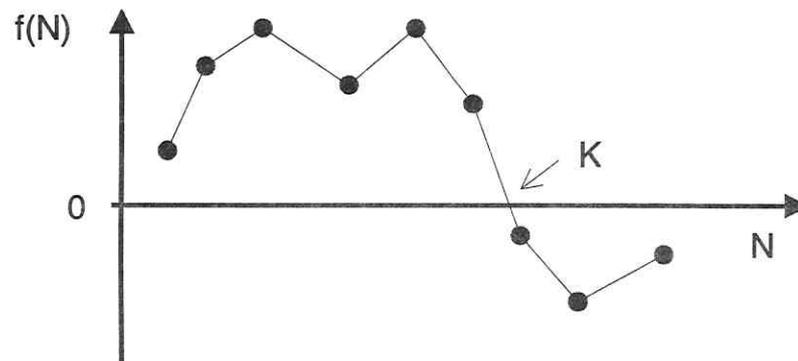


Abb. 31. Mit Hilfe des „Verhaltensmodells“ (Kap. 7.4.1) erhaltene Werte für die Gesamtwachstumsrate $f(N)$ (Skizze). Die durch Interpolation bestimmbare Nullstelle entspricht der Kapazität K (siehe Text).

Wiederholt man dieses Verfahren für andere Werte von $N=N_{Ad}+N_{Juv}$ mit $N_{Juv}=\alpha*N_{Ad}$, so ergibt sich der Verlauf von $f(N)$ als Funktion von N . In Abb. 31 ist ein solcher Verlauf skizziert. Daraus erhält man die individuelle Wachstumsrate $r(N) = f(N)/N = b(N) - \mu^*$, wobei $b(N) = B(N)/N$ die individuelle Geburtsrate ist.

7.4.3 Ableitung der Kapazität K , der charakteristischen Rückkehrzeit T_R und der intrinsischen Wachstumsrate r_m

Die Populationsgröße N^* im Gleichgewicht ist durch die Bedingung $f(N^*)=0$ bzw. $r(N^*)=0$ charakterisiert. Aus Gründen, die in Kap. 8.1 diskutiert werden, wollen wir N^* mit der Kapazität K des Systems identifizieren. K läßt sich aus Interpolation der gewonnenen Werte für $f(N)$ bzw. $r(N)$ leicht ermitteln (s. Abb. 31). Dabei bietet sich oftmals eine einfache lineare Interpolation an (Näheres dazu in Kap. 8.1). Die charakteristische Rückkehrzeit T_R ins Gleichgewicht ist ein Maß für die Stabilität des Gleichgewichts und ist gemäß

$$\frac{1}{T_R} = - \left. \frac{df(N)}{dN} \right|_{N=K}$$

definiert (Wissel 1989). Sie gibt an, wie schnell das System wieder in sein Gleichgewicht zurückkehrt, wenn es daraus um einen nicht zu großen Betrag ausgelenkt worden ist. Wie sich mathematisch leicht zeigen läßt, gilt

$$T_R = \frac{1}{b} ,$$

falls die Regressionsgerade von $r(N)$ um den Gleichgewichtspunkt K in der Form $y=aN+b$ gegeben ist.

Die intrinsische Wachstumsrate r_m ist definitionsgemäß $r_m=r(N=0)$; und beschreibt als Grenzwert die Wachstumsrate des Systems, wenn keinerlei Dichteregulationen vorliegen. Sie ist daher ein Maß für das (Re-)Kolonisationspotential des Systems und spielt bei Aussterbeprozessen eine wichtige Rolle. Je größer r_m , desto eher ist eine Population in der Lage, kurzzeitige Einbrüche wieder auszugleichen, was die mittlere Überlebensdauer vergrößert. Als ungefähren Wert für r_m nehmen wir $r(N=123)$, wobei $N=N_{Ad}+N_{Juv}$ mit $N_{Ad}=100$ und $N_{Juv}=\alpha*N_{Ad}=23$ (s. Kap. 7.4.1). Bei einer so geringen Zahl von Vögeln entstehen aufgrund der geforderten Mindestschwarmgröße von 6 Vögeln nur wenige Schwärme, die auf dem 50×50-Gitter kaum interagieren. Selbst wenn einige von ihnen sich auf einem Grasareal beim Brüten vereinigen, schlägt die Verminderung der Überlebenswahrscheinlichkeit $NestSurv$ durch die Dichteregulation (Abb. 4) kaum zu Buche. Wir können daher mit guter Näherung

$$r_m \approx r(N=123)$$

setzen.

Auf die in diesem Kapitel beschriebene Weise wurden die in Kapitel 5 und 6 dargestellten Ergebnisse erhalten. Nur aufgrund der Trennung der Zeitskalen war es uns möglich gewesen, die Wachstumsrate f als eine alleinige Funktion der Populationsgröße N zu beschreiben. Dies bedeutete eine Subsumption verschiedener Prozesse unter einen Schlüsselprozeß, nämlich die Einstellung eines Gleichgewichtes bei der Brutschwarmgrößen-Verteilung. Bei der Entwicklung des Verhaltensmodells wurde dieser Sachverhalt zur Bestimmung von $f(N)$ explizit ausgenutzt.

Ein bedeutender rein praktischer Vorteil dieses entwickelten Verfahrens liegt in der Zeitersparnis im Vergleich zum standardmäßigen Verfahren der T_m -Bestimmung. Statt tagelanger Simulationen beansprucht dieses Verfahren lediglich ca. 45 min Rechenzeit pro Parametersatz, um die populationsdynamischen Kenngrößen zu ermitteln.

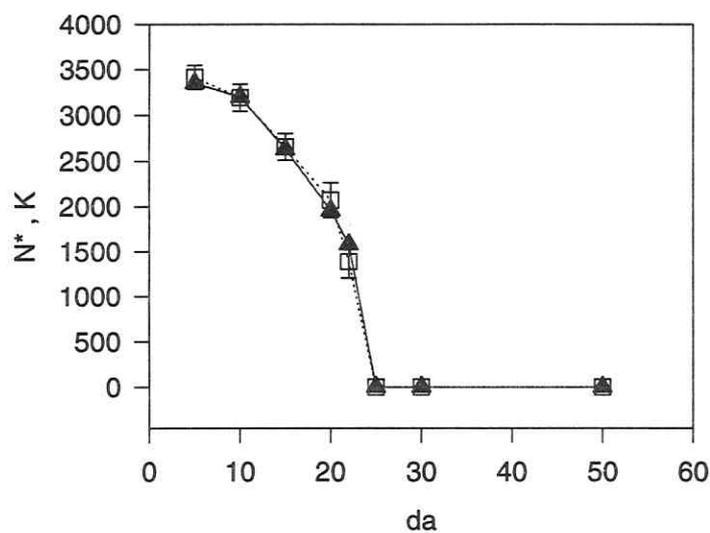


Abb. 32. Exemplarische Verifikation des in Kap. 7 entwickelten Verfahrens mit dem „vollen Modell“ (Kap. 7.4.1) für verschiedene da -Werte. Die Dreiecke geben die Werte der anhand des Verhaltensmodells bestimmten Kapazität K (Kap. 7.4.3) an; die Quadrate die mittlere Populationsgröße N^* (mit Standardabweichungen) bei Simulationsläufen mit dem vollen Modell (Simulationsdauer 65 000 Tage; N^* ist der Mittelwert über die letzten 30 000 Tage). Die Übereinstimmung von K und N^* ist sehr gut und beweist die erfolgreiche Anwendung der Trennung der Zeitskalen. [Standard-Szenarium, $NSplit=100$, $neuGAZahl=0,25$]

7.4.4 Verifikation des Verfahrens an einzelnen Testläufen

Um beurteilen zu können, ob diese Überlegungen korrekt auf unser Modell anwendbar sind, werden Ergebnisse, die gemäß dem soeben beschriebenen Verfahren mit dem Verhaltensmodell gewonnen wurden, mit Simulationen des „vollen Modells“ verglichen, bei dem im Gegensatz zum Verhaltensmodell die Geburts- und Sterbeprozesse explizit simuliert werden und sich die Populationsgröße N mit der Zeit verändert (Kap. 4 bzw. 7.4.1). Solche Simulationen mit dem vollen Modell sind sehr zeitintensiv, so daß nur stichprobenartig einzelne Läufe durchgeführt werden konnten. Zu Beginn dieser Läufe besteht die Lerchenpopulation jeweils aus einem großen Schwarm mit 5000 Adulten und 3000 Juvenilen,

der sich in der Mitte des 50x50-Gitters befindet. Der Simulationszeitraum geht über 65 000 Tage (ca. 179 Jahre), wobei über die letzten 30 000 Tage die mittlere Populationsgröße N^* bestimmt wurde (in allen Fällen befand sich die Population bereits vorher im Gleichgewichtszustand). In Abb. 32 wird N^* für verschiedene Parametersätze mit der Kapazität K verglichen, die wie oben erläutert mit dem Verhaltensmodell ermittelt wurde. Die Übereinstimmung des „theoretischen“ Wertes K und dem „realen“ N^* ist sehr gut. Abb. 32 liefert einen experimentellen Nachweis, daß das entwickelte Verfahren korrekte Werte liefert und daß die Trennung der Zeitskalen in unserem Modell erfolgreich angewendet werden kann.

7.5 Anmerkungen zum Verfahren

Das soeben beschriebene Verfahren wurde mit Hilfe des Verhaltensmodells bei konstanter Populationsgröße $N=N_{Ad}+N_{Juv}$ durchgeführt. Dabei wurde für N_{Ad} die Werte 100, 500, 1000, ..., 8000 gewählt und die Zahl N_{Juv} an Juvenilen daraus gemäß $N_{Juv}=\alpha^* N_{Ad}$ berechnet. α^* ergab sich dabei aus der Bedingung, daß sich im Gleichgewicht die Zahl N_{Ad} an Adulten und die Zahl N_{Juv} an Juvenilen nicht verändert (siehe Anhang 12.5). Unser Modell für die Lerchen in der Karoo ist im Grunde zweidimensional in dem Sinne, daß N_{Juv} und N_{Ad} im Prinzip unabhängig voneinander sind. Unser Verfahren liefert dagegen den Verlauf der Wachstumsrate f als Funktion von jeweils nur *einer* Variablen: $f=f(N)$ mit $N=(1+\alpha^*)N_{Ad}$ bzw. $N=(1+1/\alpha^*)N_{Juv}$, da wir für $\alpha=N_{Juv}/N_{Ad}$ den speziellen Wert α^* gewählt haben. *Mathematisch* bedeutet dies, daß wir einen Schnitt der Hyperebene $f(N_{Ad}, N_{Juv})$ über (N_{Juv}, N_{Ad}) entlang der Geraden $N_{Juv}=\alpha^*N_{Ad}$ betrachten, auf der der gesuchte stabile Gleichgewichtspunkt K liegen muß. Auf mathematischer Seite ist das Verfahren zur Bestimmung von K exakt. *Biologisch* gesehen machen wir bei unserem Verfahren die Näherung, daß keine „pathologischen“ Altersklassenverteilungen betrachtet werden wie z.B. eine Population mit vielen Juvenilen und kaum Adulten oder umgekehrt. Wir nehmen also an, daß im Mittel stets ein bestimmter Anteil $\alpha^*=0,2321$ der Population juvenil ist, der einem „vernünftigen“ mittleren Altersaufbau der Population entspricht. Im Bewußtsein dieser Näherung ist der Verlauf von $f=f(N)$ zu interpretieren. Wenn ferner die charakteristische Rückkehrzeit T_R anhand der Steigung von $f(N)$ an der Nullstelle $N=K$ bestimmt wird, so bedeutet dies im gleichen Sinne eine Auslenkung des Systems entlang der Geraden $N_{Juv}=\alpha^*N_{Ad}$; d.h. es werden zu gleichen Teilen Adulte und Juvenile aus dem System entfernt oder hinzugefügt, so daß sich das

Gleichgewichtsverhältnis α^* nicht ändert. Diese Art der Störung entspricht dem Charakter nach einem Umweltrauschen, das auf alle Individuen in gleicher Weise wirkt.

7.6 Zusammenfassung und Verallgemeinerungen

An dieser Stelle soll noch einmal eine kurze Übersicht über das oben beschriebene Verfahren gegeben werden. Wir waren von dem individuen-basierten Modell für nomadisierende Lerchen in der Karoo ausgegangen, das insbesondere das Verhalten eines einzelnen Vogels simulieren soll. Immanent mit dieser Zielvorgabe verbunden ist der Umstand, daß man dadurch gezwungen ist, Prozesse zu modellieren, die auf einer relativ kleinen Zeitskala ablaufen. Ein Simulationslauf über eine Zeitspanne, auf der die Dynamik der Gesamtpopulation abläuft, beansprucht daher zuviel Rechenzeit, um statistisch abgesicherte Daten zu liefern. Wichtige populationsdynamische Kenngrößen leiten sich aus dem Verlauf der mittleren Gesamtwachstumsrate f ab, nach der sich das System verhält. Mit dem hier vorgestellten Verfahren waren wir in der Lage, f mit Hilfe eines auf das reine Verhalten der Vögel reduzierten Modells zu ermitteln und die Kapazität K , die intrinsische Wachstumsrate r_m und die charakteristische Rückkehrzeit T_R zu bestimmen. Dieses Verfahren beinhaltet vier verallgemeinerungsfähige Schritte und kann dadurch prinzipiell auch auf andere Modelle übertragen werden. In verallgemeinerter Form läßt sich die hier entwickelte Vorgehensweise folgendermaßen formulieren:

1. Identifiziere alle Prozesse p_1, p_2, p_3, \dots , die die Gesamtwachstumsrate f beeinflussen.
 $\rightarrow f = f(N, p_1, p_2, p_3, \dots)$
2. Können die Prozesse p_1, p_2, p_3, \dots unter einen Schlüsselprozeß P subsumiert werden?
 $\rightarrow f = f(N, P(p_1, p_2, p_3, \dots))$
3. Falls dieser Schlüsselprozeß P auf einer kleineren Zeitskala als $N(t)$ abläuft, kann die Methode der Trennung der Zeitskalen angewendet werden: Reduziere das Modell auf ein reines Verhaltensmodell (keine Mortalität, keine Reproduktion) und bestimme die mittlere Anzahl potentieller Nachkommen und gestorbener Individuen pro Zeitschritt als eine Funktion des Gleichgewichtswertes $P^*(N)$ von Prozeß P für verschiedene (konstante) Populationsgrößen N .
 $\rightarrow f = f(N, P^*(N)) = f(N)$
4. Interpoliere die Funktion $f(N)$ oder $r(N)=f(N)/N$.
 $\rightarrow K, T_R, r_m$.

Prinzipiell kann das Verfahren auch angewandt werden, wenn in einem System mehrere Schlüsselprozesse P_i die Geburts- oder die Sterberate beeinflussen. Laufen alle P_i auf einer kleineren Zeitskala als $N(t)$, erhält man analog zu Punkt 3

$$f = f(N, P_1^*(N), P_2^*(N), \dots) = f(N) \quad .$$

In unserem Modell der nomadisierenden Lerchen repräsentiert die Dynamik der Brutschwarmgrößen-Verteilung Prozeß P_1 , während die Mortalität (gemäß der Rate μ^* ; s. Anhang 12.6) Prozeß P_2 entspricht. Da μ^* als konstant angenommen wird, ist für P_2 die Bedingung in Punkt 3 automatisch erfüllt.

Mit dieser Zusammenfassung soll eine Anleitung gegeben werden, mit der das Verfahren auch auf andere Modelle angewandt werden kann. Es ist in seiner Anwendung nicht auf das in Kap. 4 dargestellte Modell beschränkt. Der Kerngedanke dieses Verfahrens, die Trennung der Zeitskalen, wird als allgemeines Konzept in Kap. 9 diskutiert und ist der Hauptgegenstand dieser Arbeit.

8 Beispiele und weitere Auswertungen

In diesem Kapitel sollen im ersten Teil (8.1) einige Beispiele für die (Gesamt-) Wachstumsrate f bzw. $r=f/N$ in Abhängigkeit von der Populationsgröße N gezeigt werden, wie wir sie mit Hilfe des im vorhergehenden Kapitel entwickelten Verhaltensmodelles erhielten. Dabei wird sich herausstellen, daß diese Funktion i.a. einen erstaunlich einfachen Verlauf annimmt. Dieser Sachverhalt bildet auf der methodischen Seite das zentrale Ergebnis dieser Arbeit, das in Kap. 9 ausführlich diskutiert werden wird.

Im zweiten Teil (8.2 und 8.3) wird auf weitere Auswertungen eingegangen, die einen Brückenschlag zu den „klassischen“ stochastischen Differentialgleichungen erlauben.

8.1 Beispiele für typische $f(N)$ - bzw. $r(N)$ -Funktionen

Wenn man das im letzten Kapitel dargestellte Verfahren für verschiedene Populationsgrößen $N=N_{Ad}+N_{Juv}$ (mit $N_{Ad}=100, 500, 1000, \dots, 8000$ und $N_{Juv}=0,2321 \cdot N_{Ad}$; s. Kap. 7.4.1) durchführt, erhält man zunächst für jedes N nach der entsprechenden Auswertung der Brutdatei die (mittlere) Gesamtgeburtsrate $B(N)$. Zieht man davon die (mittlere) Sterberate $D(N)=\mu \cdot N$ ab, ergibt sich die Gesamtwachstumsrate $f(N)=B(N)-D(N)$. In Abb. 33 ist $f(N)$ für einige spezielle Parameterkombinationen abgebildet. Diese ausgewählten Kurven bieten einen repräsentativen Ausschnitt aller erhaltenen Kurven (für jeden Parametersatz in den Abbildungen im Kapitel 5 und 6 wurde eine solche Kurve erstellt und ausgewertet). In allen Fällen der Abb. 33 steigt die Wachstumsrate f erst einmal an und erreicht ein Maximum. Mit weiter zunehmendem N sinkt f und wird bei größeren Populationsgrößen negativ. Der Verlauf von $f(N)$ vermittelt jeweils den Eindruck einer nach unten geöffneten Parabel. Betrachtet man $r=f/N$, d.h. die individuelle Wachstumsrate, so wird die Vermutung, daß f proportional zu N^2 ist, bestätigt (Abb. 34): Es ergibt sich in der Tat für $r(N)=f(N)/N$ jeweils eine abfallende Funktion, die sehr gut durch eine Gerade approximiert werden kann. Gerade diese Tatsache bedeutet aber, daß man die individuelle Wachstumsrate r schlicht in der wohlbekannt Form

$$r(N) = r_m \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

darstellen kann.

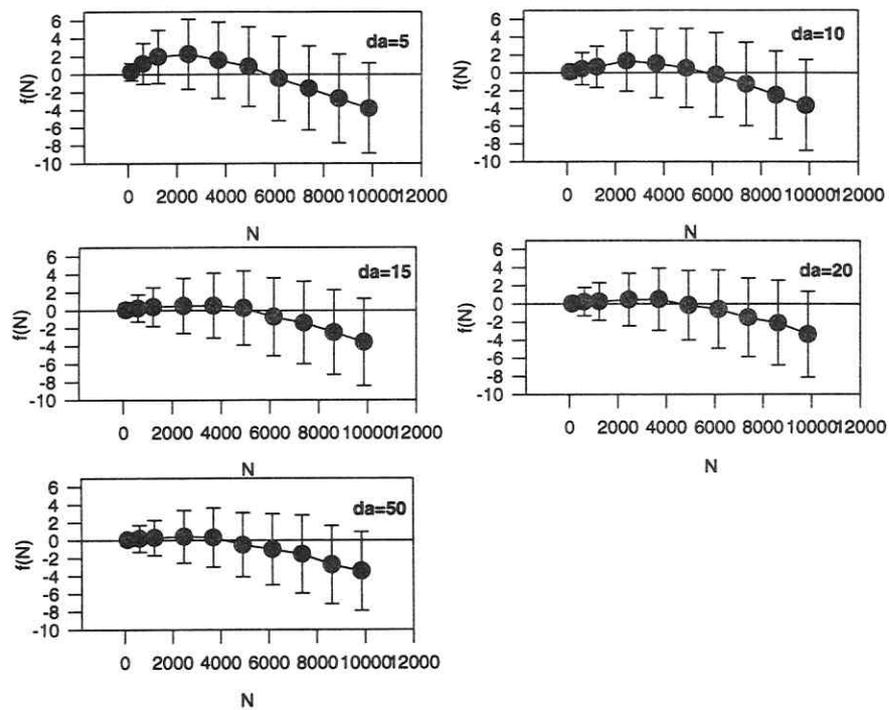


Abb. 33. Beispiele für die Gesamtwachstumsrate $f(N)$, wie sie mit dem in Kap. 7 beschriebenen Verfahren erhalten wurden. Die Bestimmung der Standardabweichungen wird in Kap. 8.2 erläutert. [Standard-Szenarium; neuGAZahl=0,5; NSplit=15]

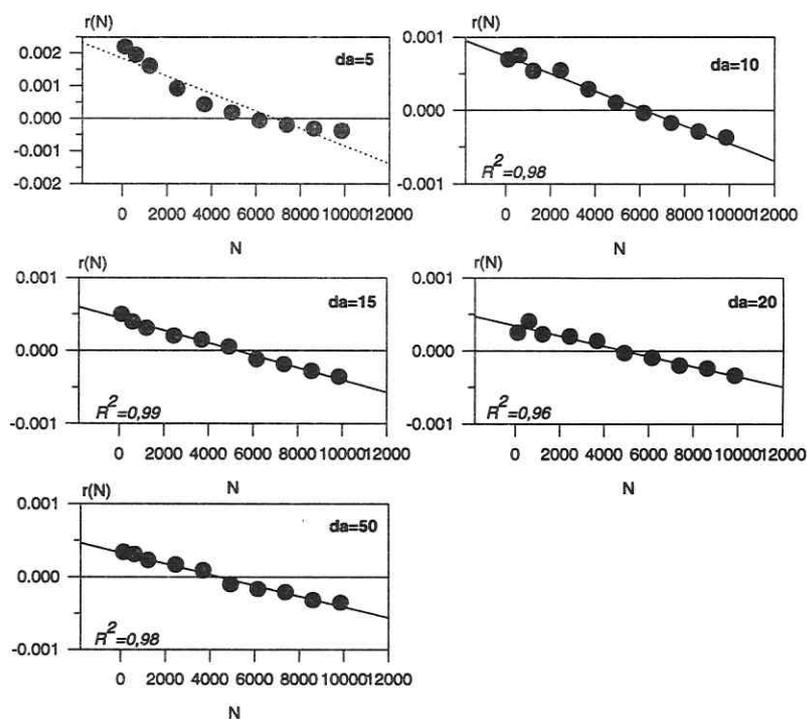


Abb. 34. Beispiele für den Verlauf der individuellen Wachstumsrate $r(N)$, wie sie sich aus Abb. 33 durch $r(N)=f(N)/N$ ergeben. Die Nullstellen sind (neben anderen Datenpunkten) in Abb. 19 (Kap. 5.4.2) abgebildet (neuGAZahl=0,5; NSplit=15); die Werte $r_m=r(N=123)$ (s. Kap. 7.4.3) entsprechend in Abb. 20. Überraschenderweise entsprechen die Kurven in sehr guter Näherung der logistischen Gleichung, wie die eingezeichneten Regressionsgeraden beweisen (R^2 gibt die Güte des Fits an; zu $da=5$ siehe Diskussion zu Abb. 35). Weitere Details siehe Text.

Wir können allgemein festhalten:

Die mittlere individuelle Wachstumsrate, die sich aus den vielfältigen Modellregeln, Prozessen und Interaktionen der Individuen im System insgesamt für die Populationsdynamik ergibt, genügt in vielen Fällen einer einfachen logistischen Gleichung.

Dieser typische Verlauf von $r(N)$ wurde nicht nur in wenigen Fällen gefunden, sondern zeigte sich generell. Aus Platzgründen beschränken wir uns jedoch auf die hier gezeigten Beispiele. Die Analogie zur logistischen Gleichung ist der Grund, warum wir in Kap. 7.4.3 die Nullstelle von $f(N)$ in Abb. 31 als „Kapazität K “ bezeichnet haben, auch wenn dieser Begriff dort nicht im klassischen Sinne gebraucht wurde. Rückblickend ist er aber vor dem Hintergrund dieser Ergebnisse gerechtfertigt, wenn man unter der Kapazität die Populationsgröße versteht, die die Ressource „raum-zeitliches Grasarealmuster“ inklusive der Verhaltensweisen der Lerchen auf Dauer tragen kann.

In Abb. 35 sind zwei Nebeneffekte gezeigt, die (auch einzeln) unter bestimmten Umständen auftraten: Zum einen fällt der Werte von r bei $N=123$ teilweise kleiner aus, als es nach der logistischen Gleichung zu erwarten gewesen wäre, so daß es zu einem kleinen Maximum im unteren Bereich von N kommt. Dies entspricht einem Allee-Effekt (Allee 1931). Er hat seine Ursache in dem Umstand, daß bei kleinem N die Kooperationseffekte (Kap. 4.4.1/Abb. 6) im Verhältnis zur Dichteregulation (Kap. 4.3.3/Abb. 4) noch nicht optimal genutzt werden. Zum anderen stellt man in manchen Fällen wie z.B. in Abb. 35 fest, daß die Werte für r in höheren Bereichen von N etwas größer ausfallen, so daß sich anstelle einer Geraden eine leicht positiv gekrümmte Funktion ergibt. Dieser Effekt tritt nur dann auf, wenn $r(N) = f(N)/N = b(N) - \mu^*$ (Kap. 7.4.2) sich seinem kleinsten möglichen Wert $r_{\min} = -\mu^*$ annähert (die individuelle Geburtsrate b ist natürlicherweise nicht-negativ). Wie groß N auch sein mag, es wird immer dann und wann aufgrund von Zufallsschwankungen im System trotz der Dichteregulierung (Abb. 4) irgendwo eine erfolgreiche Brut möglich sein, und $b(N)$ geht darum lediglich asymptotisch gegen Null. Folglich nähert sich r auch nur asymptotisch gegen $-\mu^*$. Dieser Effekt trat ausschließlich in den Fällen auf, bei denen $b(N)$ für große Werte von N nahe Null war. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn die Nullstelle K klein ist (Abb. 35) oder wenn $r(N)$ mit N schnell abfällt (s. Abb. 34 bei $da=5$: auch dort läßt sich dieser Effekt erkennen). Aber auch bei solchen Kurven ist r in weiten Bereichen in guter Näherung linear (s. z.B. Abb.

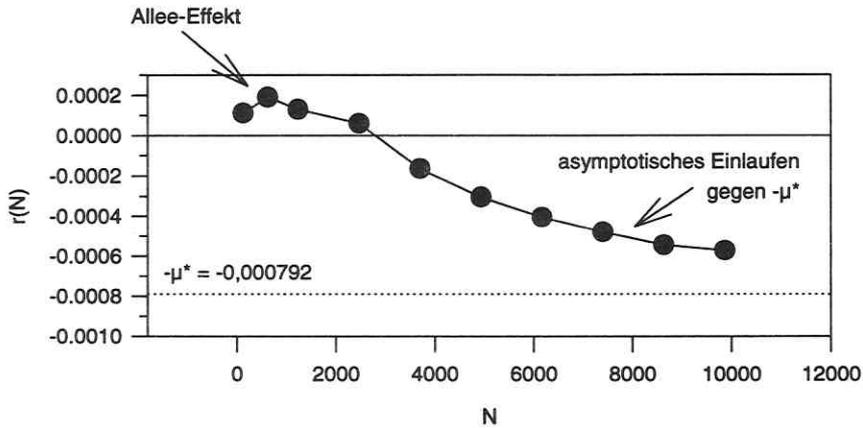


Abb. 35. Zur Diskussion zweier Nebeneffekte, die teilweise beobachtet wurden. Die gestrichelte Linie markiert den kleinstmöglichen Wert $r_{\min} = -\mu^*$, wie er in Anhang 12.6 berechnet wurde. Details siehe Text. [Standard-Szenarium, $da=10$; $NSplit=20$; $neuGAZahl=0,25$]

34 für $da=5$ im Bereich 0–4000 für N), und die Abweichung von der Linearität ergibt sich, wie hier dargelegt, aus mathematischen Gründen.

Es stellt sich die Frage, worin letztlich die Ursachen für den weitgehend linearen Verlauf von $r(N)$ liegen. Abb. 36 zeigt an einem Beispiel den Verlauf der Größen $B(N)$ und $D(N)$, deren Differenz die Wachstumsraten $f(N)=B(N)-D(N)$ bzw. $r(N)=f(N)/N$ gerade bestimmt (vgl. Abb. 36 mit Abb. 33 für $da=10$). $D(N)=\mu^*N$ ist eine einfache Gerade, während $B(N)$ – wie die Simulationen zeigen – typischerweise parabelförmig verläuft. Will man erklären, warum $r(N)$ der logistischen Gleichung genügt, dann muß man den Verlauf von $B(N)$ auf tieferliegende Prozesse zurückführen. Doch je weiter man dabei in tiefere Ebenen „hinabsteigt“, desto komplizierter werden die Argumentationen und die zu berücksichtigenden Effekte. Es zeigt sich bei einer genaueren Analyse recht bald, daß es nicht ausreichend ist, lediglich die Mittelwerte einzelner Prozeßgrößen zu betrachten. Z.B. erreicht bei größeren Werten von N die mittlere Brutkoloniegröße m_{bcs} , die die Überlebenswahrscheinlichkeit $NestSurv$ der Nestlinge bestimmt, bald einen Wert größer N_{Max} (s. Kap. 4.3.3/Abb. 4). Der „Mittelwert“ $NestSurv(m_{bcs})$, der die mittlere Überlebenswahrscheinlichkeit der Nestlinge mit dem Mittelwert von bcs angibt, wäre dann anscheinend gleich Null. Trotzdem besitzt $B(N)$ stets – wie bereits oben bei einem Nebeneffekt an Abb. 35 diskutiert – aufgrund der stochastischen

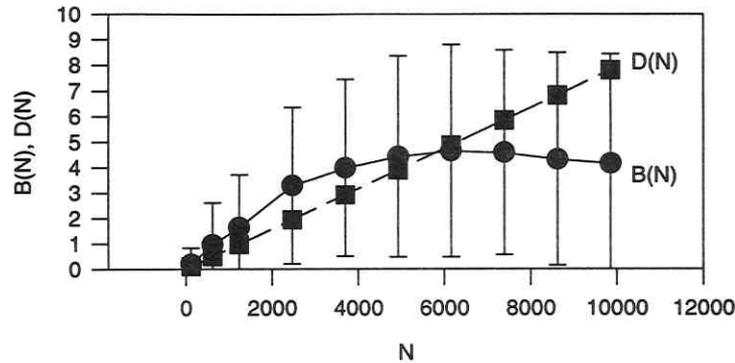


Abb. 36. Verlauf der mittleren Gesamtgeburtsrate $B(N)$ und Gesamtsterberate $D(N)$ für den Fall $da=10$ in Abb. 33 ($f(N)=B(N)-D(N)$). Die Mittelwerte und Standardabweichungen von $B(N)$ ergeben sich aus der Auswertung der entsprechenden Brutdatei (s. Kap. 7.4.2); $D(N)$ berechnet sich zu $D(N)=\mu \cdot N$ (s. Anhang 12.6).

Schwankungen in den Brutkoloniegrößen einen Wert größer Null (Abb. 36). Folglich müssen vollständige Häufigkeitsverteilungen einzelner Größen berücksichtigt werden, weswegen ein analytischer Zugang den Verlauf von $B(N)$ nicht einmal qualitativ erhellt hat. Gerade hier aber zeigt sich, daß das Verhalten des Systems ohne die konkreten Simulationsdurchläufe und ohne die Auswertungen mit Hilfe des entwickelten Verfahrens aus Kap. 7 a priori nicht vorhersagbar gewesen wäre.

Man muß sich vergegenwärtigen, daß keine einzige Modellregel auf der Ebene der gesamten Population arbeitet, sondern daß alle Regeln sich ausschließlich auf das Individuum oder auf den einzelnen Schwarm beziehen (Kap. 4). Trotzdem zeigen die Ergebnisse in Abb. 33 und 34, daß eine Dichteregulation stattfindet, die von der Größe der gesamten Population abhängt. Dabei ist nicht die Existenz einer Dichteregulation erstaunlich (sie folgt indirekt aus der Überlebenswahrscheinlichkeit NestSurv für die Nestlinge; Abb. 4), sondern daß sie *allein* in Abhängigkeit von der Gesamtpopulationsgröße N formuliert werden kann. Eine solche Dichteabhängigkeit wäre bei einem „ad-hoc“-Ansatz der logistischen Gleichung biologisch nicht zu rechtfertigen gewesen, denn keine Lerche ist direkt dem Einfluß *aller* anderen Lerchen in der Population ausgesetzt. Die Dichteregulation der Gesamtpopulation, die sich im Verlauf der Wachstumsraten äußert, ist ein rein synergetischer Effekt. Umgekehrt kann man

bei einer Population aus fehlenden Hinweisen auf Mechanismen, die eine Dichteregulation auf der Ebene der Gesamtpopulation bewirken würden, nicht folgern, daß es deswegen eine solche Dichteabhängigkeit, die allein durch die Größe N der Population beschrieben werden kann, nicht geben kann.

Diese Diskussion und die hier vorgestellten Ergebnisse lassen das Verhältnis zwischen individuen-basierten Modellen und „klassischen“ Differentialgleichungen in einem neuen Licht erscheinen und werden in Kap. 9 genauer diskutiert.

8.2 Übergang zur Langevin-Gleichung: Identifikation des Schwarmrauschens

Vorbemerkung: Im folgenden wird erörtert, daß mit Hilfe des Verfahrens aus Kap. 7 nicht nur eine Bestimmung der (deterministischen) Wachstumsraten f und r möglich ist, sondern daß man zusätzlich die stochastischen Schwankungen quantitativ beschreiben kann. Dadurch gelingt die explizite Konstruktion der Langevin-Gleichung, einer stochastischen Differentialgleichung für die Populationsgröße $N(t)$. Anhand dieser Gleichung gelangt man zu einer Charakterisierung der Zufallseinflüsse auf die Populationsdynamik und zur Identifikation einer neuen Art von Rauschen, dem „Schwarmrauschen“, das zwischen Umwelt- und demographischem Rauschen liegt (s.u.). In einem zweiten Schritt kann man theoretisch die mittlere Lebensdauer der Population berechnen. All diese Ausführungen sollen aber nur skizziert werden. Eine exakte mathematische Beschreibung würde in dem konkreten Modell aus Kap. 4 strenggenommen eine zweidimensionale Langevin-Gleichung erfordern (mit den Variablen N_{Ad} und N_{Juv}). Dies würde aber weit über den Rahmen dieses Kapitels hinausgehen. Bei dem Verfahren in Kap. 7 wird die Wachstumsrate $f(N)$ bzw. $r(N)$ bei einem festen Verhältnis $\alpha^* = N_{Juv}/N_{Ad}$ betrachtet (Kap. 7.4.1). Gemäß den Anmerkungen in Kap. 7.5 stellt aber die hier betrachtete eindimensionale Langevin-Gleichung eine gerechtfertigte Näherung dar. Es soll in diesem Kapitel an erster Stelle deutlich gemacht werden, daß das Verfahren prinzipiell das Potential besitzt, einen Übergang zur Theorie der stochastischen Differentialgleichungen, die auf der Populationsebene arbeiten, zu ermöglichen. Eine exakte mathematische Ausformulierung würde bei dem hier betrachteten Modell aber einen größeren mathematischen Aufwand bedeuten, der zu sehr vom Eigentlichen ablenken würde. Die folgenden Ausführungen sind daher auch als Ausblick zu verstehen.

Die logistische Gleichung der Form

$$\frac{dN}{dt} = Nr_m \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

beschreibt die Dynamik der Populationsgröße $N(t)$ in der Zeit. Der Verlauf von $N(t)$ ist streng deterministisch, da Zufallseinflüsse nicht berücksichtigt werden. Diese werden bei diesem Ansatz „weggemittelt“, und die obige Formel bestimmt in diesem Sinne die zeitliche Dynamik des Mittelwertes der Populationsgröße. Eine explizite mathematische Modellierung von Zufallseffekten kann beispielsweise durch den einfachen Ansatz

$$\frac{dN}{dt} = f(N) + g(N)\xi(t)$$

(z.B. Wissel 1989) geschehen, die allgemein als „Langevin-Gleichung“ bezeichnet wird (Honerkamp 1990). Hier ist im Gegensatz zur logistischen Gleichung der Gesamtwachstumsrate $f(N)$ eine zeitlich zufällig fluktuierende Größe $\xi(t)$ überlagert, die auch „stochastische Kraft“ genannt wird. Der Mittelwert von $\xi(t)$ sei Null, und für $\xi(t)$ wird (vor allem der mathematischen Handhabbarkeit wegen) ein weißes Gauß'sches Rauschen angesetzt; d.h. für festes t ist $\xi(t)$ normalverteilt mit Varianz 1, und für $t_1 \neq t_2$ sind $\xi(t_1)$ und $\xi(t_2)$ unkorreliert ($\text{cov}(\xi(t_1), \xi(t_2))=0$). Durch den dichteabhängigen Vorfaktor $g(N)$ wird berücksichtigt, daß die Wirkung von $\xi(t)$ je nach Populationsgröße verschieden sein kann. Im vorherigen Abschnitt hatten wir gesehen, daß bei Simulationen mit unserem Modell die mittlere Wachstumsrate, die die Dynamik des Mittelwertes von $N(t)$ beschreibt, die Form

$$f(N) = Nr_m \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

besitzt (Kap. 8.1). Diese Gleichung war mit der Methode der Trennung der Zeitskalen gefunden worden. Eine zentrale Rolle bei diesem Verfahren kam dabei den sog. Brutdateien zu (Kap. 7.4.2), die vom Verhaltensmodell jeweils für ein konstantes N erstellt wurden. In diesen Dateien wurden pro Zeitschritt die Größen der Schwärme, die in diesem Zeitschritt

eine Brut beendeten, und die entsprechenden Brutkoloniegrößen eingetragen. Bei der anschließenden statistischen Auswertung erhält man aber nicht nur die Mittelwerte für die Gesamtreproduktionsrate $B(N)$, sondern für jede betrachtete Populationsgröße N auch die entsprechende Standardabweichung von $B(N)$, so daß man die Gesamtreproduktionsrate $B(N)$ in der Form $\langle B(N) \rangle \pm \text{StdAbw}(B(N))$ angeben kann (s. Abb. 36). Dasselbe ist für den stochastischen Mortalitätsprozeß im System möglich: Da μ^* konstant ist, entspricht dieser Zufallsprozeß einer Binomialverteilung mit Mittelwert μ^*N und Varianz $N\mu^*(1-\mu^*)$ bzw. mit Standardabweichung $\sqrt{N\mu^*(1-\mu^*)}$ (für die Sterbewahrscheinlichkeit darf hier nicht der naheliegende Wert $\mu=0,000553$ aus Kap. 4.3.3 verwendet werden, sondern der in Anhang 12.6 berechnete Wert für μ^* ; Details siehe dort). Da die Mortalität und die Reproduktion voneinander unabhängige Zufallsprozesse sind, kann man auf diese Weise für jedes betrachtete N insgesamt die Standardabweichung von $f(N)$ aus dem Modell heraus zu

$$\text{StdAbw}(f(N)) = \sqrt{\text{Var}(B(N)) + N\mu^*(1-\mu^*)}$$

bestimmen. Diese Standardabweichungen sind in Abb. 33 eingezeichnet worden.

Trägt man den Verlauf der Standardabweichungen von $f(N)$ über N auf, so erhält man die Abhängigkeiten, wie sie exemplarisch in Abb. 37 dargestellt sind. Die Standardabweichungen von f genügen in allen von uns untersuchten Fällen für die verschiedensten Parameterkombinationen und Zugstrategien stets der allgemeinen Form aN^b , wobei die Werte der Parameter a und b sich wie in Abb. 37 ermitteln lassen. In Tabelle 4 sind typische Werte gezeigt.

| da | 5 | 10 | 15 | 20 | 50 |
|----|------|------|------|------|------|
| a | 0,52 | 0,29 | 0,24 | 0,23 | 0,13 |
| b | 0,26 | 0,33 | 0,34 | 0,35 | 0,41 |

Tab. 4. Typische Parameterwerte für den Fit $\text{StdAbw}(f(N))=aN^b$, wie sie analog zu Abb. 37 bestimmt worden sind. [NSplit=100, neuGAZahl=0,25, Standard-Szenarium]

Identifiziert man aN^b mit den entsprechenden Standardabweichungen, die sich durch die Zufallseffekte in der Langevin-Gleichung ergeben (d.h. mit $g(N)$, da $\text{Var}(aX+b)=a^2\text{Var}(X)$ und $\text{StdAbw}(\xi(t))=1$), dann erhält man

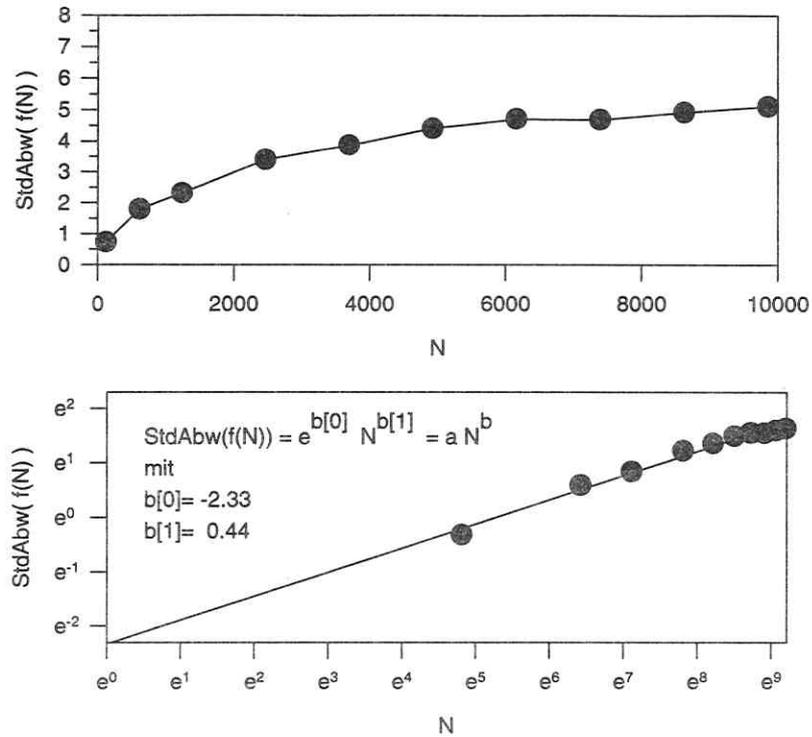


Abb. 37. Die Standardabweichung von $f(N)$ aus Abb. 33 für $da=10$. Der untere Graph ist zur Analyse der Kurvenform eine doppellogarithmische Auftragung der Daten aus dem oberen Graphen mit der entsprechenden Regressionsgeraden (Güte des Fits $R^2=0,98$). Zur genauen Bestimmung der Werte für $\text{StdAbw}(f(N))$ siehe Text.

$$\frac{dN}{dt} = Nr_m \left(1 - \frac{N}{K} \right) + aN^b \xi(t) .$$

Unter Beachtung der Vorbemerkung zu diesem Kapitel ist dies die allgemeine Form der Langevin-Gleichung für unser System. Unter die Werte der Parameter a und b sind die Einflüsse sämtlicher stochastischer Prozesse subsumiert. Im Gegensatz zu mathematischen Modellen in der theoretischen Populationsökologie haben wir hier die Langevin-Gleichung nicht ad hoc angesetzt, sondern anhand des Modells konstruiert. Ein klassischer mathematischer Ansatz lautet (Goodman 1987)

$$\frac{dN}{dt} = f(N) + \sqrt{\sigma^2 N^2 + RN} \xi(t) ,$$

wobei die Terme $\sigma^2 N^2$ das Umweltrauschen und RN das demographische Rauschen beschreiben. Unter dem Umweltrauschen versteht man die Zufallseinflüsse, die auf die Individuen gleichzeitig wirken (z.B. das Wetter), während mit dem demographischen Rauschen die Zufallseinflüsse beschrieben werden, die auf die Individuen unabhängig voneinander wirken (z.B. zufällige Todesfälle, die nicht auf Umwelteinflüssen beruhen). Das demographische Rauschen ist letztlich dem Umstand geschuldet, daß die Geburts- und Sterberaten $B(N)$ und $D(N)$ nicht als deterministische Raten, sondern als Wahrscheinlichkeiten interpretiert werden.

Vergleicht man den Rauschterm in der obigen Gleichung mit den Werten für b bei unserem Ergebnis aN^b (b siehe Tab. 4), so fällt auf, daß die Standardabweichungen in unserem Fall mit einer kleineren Potenz von N ansteigen. Das kann daran liegen, daß beim klassischen mathematischen Ansatz keine Dichteabhängigkeiten für σ^2 und R betrachtet werden, die aber bei unserem Verfahren natürlicherweise berücksichtigt werden. Dieser Sachverhalt macht aber noch einen weiteren wichtigen Punkt deutlich: Er beweist auf mathematischer Ebene, daß die Schwankungen von Zeitschritt zu Zeitschritt in unserem System relativ klein sind. Dies wurde eigentlich schon in Abb. 12 (Kap. 4.6) deutlich, in welcher N über t aufgetragen ist. Daraus kann man folgern:

1. Obwohl die raum-zeitliche Struktur der Grasreale, die die „Umwelt“ für die Lerchen darstellt, sehr stark variiert (Kap. 4.2/Abb. 2, Kap. 5.1/Abb. 13), schlägt dieses Rauschen einerseits kaum bis auf die Populationsebene durch.
2. Andererseits ist der Reproduktionserfolg einer einzelnen Lerche nicht völlig unabhängig von allen anderen Individuen: Da die Vögel stets in Schwärmen unterwegs sind, finden entweder *alle* Mitglieder eines Schwarms eine Brutmöglichkeit mit entsprechender Erfolgsquote oder *kein* Mitglied eines Schwarms kann reproduzieren.

Somit können die Zufallseinflüsse in unserem Ökosystem weder durch die klassische Kategorie „Umweltrauschen“ (vgl. 1.) noch durch die Kategorie „demographisches Rauschen“ (vgl. 2.) ausreichend charakterisiert werden. Die Schwärme bilden eine Art „Meso-Ebene“, die zwischen der Populationsebene und der der einzelnen Individuen liegt. Innerhalb eines Schwarmverbandes sind die Reproduktionsergebnisse hochgradig korreliert, so daß man in diesem Zusammenhang von einem „*Schwarmrauschen*“ sprechen könnte. Da nur diejenigen

Schwärme über die Dichteregulation miteinander interagieren, die gleichzeitig auf einem einzigen Grasareal brüten, schlägt diese Korrelation nicht auf die Ebene der gesamten Population durch.

Dieses Ergebnis ist vor dem Hintergrund überraschend, daß man anfangs niemals behauptet hätte, daß das raum-zeitlich variierende Grasarealmuster *kein* starkes Umweltrauschen darstellen würde. Die Umwelt der Lerchen schwankt stark (Abb. 2 und 13), aber offensichtlich sind die Lerchen aufgrund ihrer Zugstrategie in Schwarmverbänden in der Lage, diese Schwankungen hinreichend abzapfen. Ähnlich wie in der Diskussion in Kap. 5.5 zeigt sich, daß nicht das Umweltrauschen an sich für die Populationsdynamik entscheidend ist, sondern daß es darauf ankommt, wie die Individuen dieses Rauschen wahrnehmen bzw. darauf mit einer bestimmten Strategie reagieren. In diesem Beispiel zeigt sich deutlich, daß das Umweltrauschen, das durch das variierende Grasarealmuster zustande kommt, kaum auf die Populationsebene durchschlägt – es wird durch das Schwarmverhalten der Vögel fast vollkommen gedämpft.

8.3 Übergang zur Mastergleichung: Berechnung der mittleren Lebensdauer T_m

Mit Hilfe unseres Verfahrens (Kap. 7) ist man also in der Lage, eine Brücke zur mathematischen Theorie der stochastischen Differentialgleichungen zu schlagen und das System durch eine Langevin-Gleichung zu beschreiben. Dadurch kann man natürlich ferner alle weiteren Implikationen dieser Theorie ausschöpfen, die im folgenden kurz skizziert werden: Sind die Koeffizienten der Langevin-Gleichung bekannt, so kann man zur Fokker-Planck-Gleichung (oder auch Kolmogorow-Gleichung) übergehen:

$$\frac{\partial P(x,t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}[A(x)P(x,t)] + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2}[B(x)P(x,t)] .$$

Sie ist eine Bestimmungsgleichung für die Wahrscheinlichkeitsverteilung $P(x, t) dx$, die die Wahrscheinlichkeit angibt, zur Zeit t einen Wert für die Individuenzahl $N(t)$ zwischen x und $x+dx$ zu finden. Eine Diskretisierung führt zur Master-Gleichung (Wissel & Stöcker 1991)

$$\frac{dP_{NM}}{dt} = -(\lambda_N + \mu_N)P_{NM} + \lambda_{N-1}P_{N-1,M} + \mu_{N+1}P_{N+1,M}$$

Dabei bezeichnet $P_{NM}(t)$ die (bedingte) Wahrscheinlichkeit, daß zur Zeit t die Individuenzahl N vorliegt, falls sie bei $t=0$ M betrug. $\lambda_{N}dt$ bzw. $\mu_{N}dt$ ist die Wahrscheinlichkeit, daß innerhalb der Zeitspanne dt ein Individuum geboren wird bzw. stirbt, wenn N Individuen vorhanden sind. In Analogie zu Wissel (1989) erhält man in unserem Fall mit $f(N) = N r_m(1 - N/K)$ und $g(N) = aN^b$

$$\lambda_N = \frac{1}{2} \left[(aN^b)^2 + N r_m \left(1 - \frac{N}{K} \right) \right]$$

$$\mu_N = \frac{1}{2} \left[(aN^b)^2 - N r_m \left(1 - \frac{N}{K} \right) \right]$$

Dabei beschreibt die Summe $\lambda_N + \mu_N = (aN^b)^2$ die Stärke der Zufallseinflüsse und die Differenz $\lambda_N - \mu_N = N r_m(1 - N/K)$ die deterministische Drift.

Damit kann man gemäß der Formel (Goel & Richter-Dyn 1974, Leigh 1981)

$$T_m \equiv T_K = \sum_{i=1}^K \sum_{n=i}^{\max} \frac{1}{\mu_n} \prod_{j=i}^{n-1} \frac{\lambda_j}{\mu_j}$$

die mittlere Überlebenszeit T_m der Lerchenpopulation bestimmen, wenn sie sich im etablierten Zustand mit K Individuen befindet.

Die Methode der Trennung der Zeitskalen eröffnet also zumindest theoretisch wieder die Möglichkeit, die mittlere Überlebensdauer der Lerchenpopulation in Abhängigkeit von verschiedenen Modellparametern zu bestimmen, was einem mit dem „vollen Modell“ infolge der langen Laufzeiten verwehrt gewesen ist (Kap. 7.1). Exemplarische Rechnungen ergaben für T_m sehr hohe Werte (mehrere tausend Jahre). Dies ist nicht weiter verwunderlich, denn die stochastischen Schwankungen auf der Populationsebene sind wie oben festgestellt generell gering. Bei schwachem Umweltrauschen ist aber die Wahrscheinlichkeit, daß im Laufe der Zeit eine Population sehr niedrige Individuenzahlen annimmt und dann aufgrund des demographischen Rauschens ausstirbt, sehr gering (Wissel 1989).

Die Ergebnisse dieses Kapitels 8 zeigen auf, daß das Umweltrauschen des Grasarealmusters, wie es in Kap. 4.2 simuliert wurde, durch das Schwarmverhalten der Vögel fast vollkommen abgedämpft wird. Es sind aber noch andere Formen des Umweltrauschens denkbar, die man bei einer Modellierung der Zufallseinflüsse berücksichtigen könnte, wie z.B. eine Variation von Parameter neuGAZahl (Kap. 4.2) von Jahr zu Jahr, wodurch es zu „trockenen“ oder „günstigen“ Jahren mit wenigen oder vielen Grasarealen kommt. Dieser zusätzliche Effekt könnte eventuell weit weniger gedämpft werden und so einen weit größeren Einfluß auf die Populationsdynamik haben als das raum-zeitlich variierende Grasarealmuster mit konstantem neuGAZahl an neuen Grasarealen pro Zeitschritt. Da in unserem Modell als Zeitschritt 1 Tag gewählt wurde, entspräche eine solche Modellregel aus mathematischer Sicht einem „roten“ Rauschen (s. z.B. Steele 1985, Johst & Wissel 1996). Die in Kap. 8.3 dargestellten mathematischen Ausführungen sind dann nicht anwendbar, denn der Übergang von der Langevin-Gleichung zur Fokker-Planck-Gleichung erfordert für $\xi(t)$ weißes Rauschen.

Wir waren in dieser Arbeit primär daran interessiert, mit dem entwickelten Simulationsmodell zunächst die prinzipiellen Strukturen und Dynamiken des Ökosystems zu analysieren, ohne daß ein starkes Umweltrauschen alle interessanten Effekte überdeckt hätte. Weitere Untersuchungen zum Umweltrauschen scheinen interessant, aber auch sie sprengen den Rahmen dieser Arbeit.

9 Neue Aspekte im Verhältnis von klassischer und individuen-basierter Modellierung

Im Kapitel 2 wurde dargelegt, daß zwei Modellkonzeptionen zur Zeit in der theoretischen Populationsökologie nebeneinander stehen: Auf der einen Seite die „klassische“ mathematische Beschreibung der Dynamik einer Population durch (stochastische) Differentialgleichungen, auf der anderen Seite die individuen-basierte Modellierung, bei der jedes Individuum als handelndes Subjekt modelliert wird. Diese beiden Ansätze unterscheiden sich grundlegend, weil sie auf verschiedenen Ebenen arbeiten: Die klassische Modellierungsart nähert sich auf der hochaggregierten Populationsebene dem zu untersuchenden System, individuen-basierte Modelle dagegen setzen auf der Individuumsebene an. Dabei ist das Verhältnis dieser beiden Ebenen bislang noch kaum verstanden. Man weiß wenig, inwieweit individuelles Verhalten auf die Populationsdynamik einwirkt und umgekehrt. Das in dieser Arbeit vorgestellte Verfahren (Kap. 7) vermag eine Brücke zwischen beiden Ebenen zu schlagen. Ausgehend von einem Modell, dessen Prozesse sich allesamt auf der Individuen- oder Schwarmebene abspielen (Kap. 4), gelingt es mit der Methode der Zeitskalentrennung, quantitative Aussagen über die Dynamik der Gesamtpopulation zu treffen. Die erfolgreiche Anwendung des Verfahrens läßt vermuten, daß gerade in der Trennung der Zeitskalen der Schlüssel zu einer konzeptionellen Harmonisierung beider Ansätze liegen könnte: Die Beschreibung der Populationsdynamik mit einfachen Differentialgleichungen, die das individuelle Verhalten nicht explizit berücksichtigen, läßt sich mit dem Argument rechtfertigen, daß die Details des individuellen Verhaltens sich auf der Populationsebene herausmitteln, da sie auf einer kleineren Zeitskala als die Populationsdynamik ablaufen. Es kann daher auf der Populationsebene durchaus ausreichend sein, lediglich die mittleren Geburts- und Sterberaten zu betrachten. Dieses Vorgehen stellt vor diesem Hintergrund keine grobe Simplifizierung mehr dar, sondern nutzt in streng mathematischer Weise eine systemimmanente Eigenschaft aus.

Doch diese Argumentation gilt nur, wenn explizit nachgewiesen werden kann, daß zwei dafür notwendige Bedingungen erfüllt sind: Erstens müssen eindeutige Schnittstellen zwischen der Individuumsebene und der Populationsebene existieren. In unserem Fall war dies zum einen die (mittlere) Häufigkeitsverteilung der Größen der Schwärme, die in einem Zeitschritt eine Brut beenden. Aus ihr ließ sich die mittlere Gesamtgeburtsrate $B(N)$ ermitteln (Kap. 7.4.2). Zum anderen war die Gesamtmortalitätsrate $D(N)$ direkt über die konstante

Sterbewahrscheinlichkeit μ berechenbar. Welche Größen oder Verteilungen eine solche Schnittstelle darstellen, ist allgemein nicht zu sagen. In einem individuen-basierten Modell kann dies z.B. die mittlere Altersverteilung sein, falls die Reproduktion (oder die Mortalität) durch das Alter der Individuen bestimmt ist. Wenn die Reproduktion von der räumlichen Verteilung der Individuen in einer Landschaft mit geeigneten oder weniger geeigneten Habitaten abhängt, dann wäre ggf. die mittlere räumliche Verteilung der Individuen zu betrachten; bei territorialen Arten mit einer sozialen Hierarchie dagegen die mittlere Gruppengröße-Verteilung usf. Welche Prozeßgröße-Verteilung entscheidend ist, wird von den Einzelheiten des Modells abhängen.

Zweitens muß gewährleistet sein, daß die Verteilungen derjenigen Prozeßgrößen, die im obigen Sinne geeignete Schnittstellen darstellen, ihr jeweiliges Gleichgewicht so schnell annehmen, daß sie quasi-instantan jeder Änderung der Populationsgröße folgen – mit anderen Worten, daß diese Zeitskalen von der Zeitskala der Populationsdynamik getrennt werden können.

Sind diese beiden Voraussetzungen erfüllt, dann kann das in dieser Arbeit vorgestellte Verfahren (Kap. 7.6) bei individuen-basierten Modellen erfolgreich angewendet werden. Es läßt sich nicht sagen, wie hoch der Anteil an individuen-basierten Modellen ist, für den dies zutrifft. Es läßt sich aber vermuten, daß diese Voraussetzungen insbesondere in Systemen gegeben sind, bei denen die einzelnen Individuen relativ schnell auf Änderungen der Umwelt reagieren.

Es ist erstaunlich, wie sehr die Kurven der Wachstumsraten in Abb. 33 und 34 der Form einer logistischen Gleichung entsprechen. Keine einzige Modellregel bezieht sich auf die momentane Gesamtgröße N der Population, und trotzdem verhält sich das System so, als gäbe es eine „globale“ Dichteregulation. Niemand hätte ernsthaft versucht, die Dynamik der Lerchenpopulationen in der Karoo auf diese Weise ad hoc zu modellieren, denn mit keiner biologischen Argumentation hätte man eine solche Art von überregionaler Dichteregulation begründen können, weil eine einzelne Lerche nie gleichzeitig mit allen anderen Lerchen interagiert (s.a. Diskussion in Kap. 8.1). Diese Ergebnisse bedeuten allerdings nicht, daß die logistische Gleichung eine Art „theory of everything“ in der theoretischen Populationsökologie darstellt und daß individuen-basierte Modelle überflüssig sind. Ohne das hier vorgestellte individuen-basierte Modell (Kap. 4) hätte es überhaupt keinen Rechtfertigungsgrund für die Annahme gegeben, daß die individuelle Wachstumsrate r eine

mit der Populationsgröße N linear abnehmende Funktion sei, und man hätte keinen Anhaltspunkt für die Abschätzung der Kapazität K und der intrinsischen Wachstumsrate r_m gefunden. Wie in Kap. 8.1 ausgeführt, ist selbst eine nachträgliche analytische Begründung dieses Systemverhaltens kaum möglich, und in anderen Modellen kann $r(N)$ durchaus einen ganz anderen Verlauf besitzen. Es ist daher angebracht, Abb. 33 und 34 in umgekehrter Weise zu interpretieren: Sie veranschaulichen, daß klassische Populationsmodelle wie eben die logistische Gleichung implizit von der Voraussetzung ausgehen, daß das individuelle Verhalten und die Dynamik der Gesamtpopulation auf unterschiedlichen Zeitskalen ablaufen und deswegen getrennt (aber nicht unbedingt unabhängig) voneinander behandelt werden können. Es wird Fälle geben, in denen diese Trennung der Zeitskalen nicht erfüllt ist, und die aus diesem Grunde mit den klassischen Differentialgleichungsmodellen nicht adäquat zu beschreiben sind. Durch unser Verfahren wird aber deutlich, daß individuen-basierte und klassische Modelle in den Fällen, in denen eine Trennung der Zeitskalen möglich ist, auf der Ebene der Population im Grunde äquivalent sind: sie sind zwei Seiten ein und derselben Medaille.

10 Zusammenfassende Diskussion

Zuerst soll an dieser Stelle ein kurzer Rückblick über die Arbeit gegeben werden:

Mit der Entwicklung des in dieser Arbeit dargestellten Modells wurde anfangs das Ziel verfolgt, Antworten auf die Frage zu erhalten, welche vermuteten Verhaltensmuster der Lerchen in der hochvariablen Umwelt der Karoo überhaupt sinnvoll sein könnten und welche nicht (Kap. 1). Schon bald stießen wir in diesem Zusammenhang bei der Modellierung auf ein grundlegendes Problem der theoretischen Populationsökologie: Inwieweit und auf welche Weise beeinflusst das Verhalten der einzelnen Individuen das Ergehen einer gesamten Population (Kap. 2)? In dem in Kap. 4 entwickelten Modell für nomadisierende Lerchen in der Karoo arbeiten die Modellregeln stets auf der Individuumsebene (z.B. bei der Mortalität) oder auf der Schwarmebene (Suchstrategie, Bruterfolg, Aufspaltung), nicht dagegen auf der Ebene der Population (z.B. über eine Dichteregulation, die von der Gesamtzahl N der Individuen abhängt). Obwohl die einzelnen Modellregeln überschaubar und anschaulich gehalten wurden, erwiesen sich die verschiedenen Dynamiken des Modells als sehr komplex und das Modell als Ganzes als sehr schlecht zu handhaben. Insbesondere verhinderten sehr große Rechenzeiten bei den Simulationen eine statistisch abgesicherte Auswertung. Ausgehend von der Methode der Trennung der Zeitskalen konnte ein Verfahren entwickelt werden, das eine Analyse des Modells erst ermöglichte. Dieses in Kap. 7 dargestellte Verfahren stellt eine Art „Meßinstrument“ dar, mit dem man in die Lage versetzt wurde, verschiedene Verhaltensszenarien der Individuen in Hinblick auf ihre Auswirkungen für die Dynamik der Gesamtpopulation zu bewerten und miteinander zu vergleichen. Die in Kap. 5 diskutierten exemplarischen Ergebnisse führten zu einem ersten Verständnis der verschiedensten Effekte und Mechanismen im System. Mit dem Modell wurden ferner mögliche Zugstrategien der Lerchen miteinander verglichen (Kap. 6). Dabei stellte sich heraus, daß das sog. „hochmobile“ Szenarium (Kap. 6.1.2) wegen einer Eigenart des variablen Grasarealmusters in der Karoo (Memory-Effekt) optimal ist. Die Gründe dafür wurden ausführlich analysiert (Kap. 6.3). In Kap. 8 wurde das überraschende Ergebnis dargestellt, daß in vielen Fällen die mit Hilfe des Verfahrens aus Kap. 7 bestimmten Wachstumsraten $f(N)$ bzw. $r(N)$ einen bekannten Verlauf zeigen: Sie entsprechen – trotz der Komplexität der vielfältigen Dynamiken – einer einfachen logistischen Gleichung. Dieses Ergebnis warf ein neues Licht auf das Verhältnis der klassischen Ansätze mittels Differentialgleichungen und einer individuen-basierten Modellierung, wie in Kap. 9 diskutiert wurde.

Insbesondere folgende Aspekte sollen noch einmal herausgestellt werden:

- Die Lage des Gleichgewichts der Population wird sowohl durch Kooperationseffekte als auch durch die Dichteregulation charakterisiert (Kap. 5.4.1/Abb. 15 bzw. Kap. 5.4.2/Abb. 17). Dabei muß ein größerer Kooperationsgrad nicht unbedingt eine höhere Kapazität implizieren, denn Kooperation bedeutet immer auch Konkurrenz.
- In den einzelnen Simulationen waren die resultierenden Kapazitäten z.T. recht unterschiedlich, obwohl im Mittel die Zahl der Grasareale im System jeweils dieselbe war (Kap. 5.4.1/Abb. 15). Daran wird deutlich, daß nicht nur die Menge der Grasareale im System bei den Lerchen entscheidend ist, sondern vor allem ihre Fähigkeit, ob sie das raum-zeitlich variierende Grasarealmuster optimal ausnutzen können. Es kommt auf die „subjektive Wahrnehmung“ der Ressource an.
- Ebenso zeigten die intrinsischen Wachstumsraten r_m eine starke Abhängigkeit von der Zahl der Grasareale im System (Kap. 5.4.2/Abb. 20). Folglich sind r_m und K (s.o.) keine „rein“ intrinsischen Größen der Populationsdynamik, sondern müssen immer im Zusammenhang mit dem individuellen Schwarm- und Zugverhalten der Vögel gesehen werden.
- Beim Vergleich der drei verschiedenen Zugstrategien konnte aufgezeigt werden (Kap. 6.3), daß der Überlappungsgrad der Suchgebiete von Zeitschritt zu Zeitschritt entscheidend ist. Ein großer Überlappungsgrad führt – obwohl die Umwelt räumlich und zeitlich unkorreliert schwankt – zu einer zeitlichen Korrelation negativer Effekte in der Populationsdynamik.
- Die mathematischen Analysen in Kap. 8.2 führten zu einer neuen Kategorie in der Charakterisierung der Zufallseinflüsse bei einer Population: dem Schwarmrauschen. Es liegt zwischen den klassischen Kategorien des Umwelt- und des demographischen Rauschens. Die Größe dieses Schwarmrauschens zeigt auf, daß die starken Umweltschwankungen (raum-zeitliches Grasarealmuster) kaum auf die Populationsebene durchschlagen: Durch das Schwarmverhalten der Lerchen werden diese Schwankungen gedämpft.
- Aus dem Verlauf der Wachstumsraten f und r in Kap. 8.1 (Abb. 33 und 34) ist abzulesen, daß in einer Population eine Dichteregulation vorliegen kann, die ausschließlich durch die Größe der Gesamtpopulation beschrieben wird, auch wenn in der Natur keinerlei Gründe für eine solche Annahme zu finden sind. Oder umgekehrt: Eine „globale“ Dichteabhängigkeit kann festgestellt werden, ohne daß dafür direkte Mechanismen

existieren müssen. Die Dichteabhängigkeit in Abb. 33 und Abb. 34 ist ein synergetischer Effekt.

Das in dieser Arbeit dargestellte Modell ist ein sehr vereinfachtes Abbild der Natur, wie es im Sinne der konzeptionellen Modellierung gefordert wird (s. Kap. 4.1). Es erhebt nicht den Anspruch, daß die Modellregeln den realen Vorgängen in der Natur genau entsprechen. Es soll ein „Denkwerkzeug“ sein, mit dem die Implikationen bestimmter Annahmen über die Lerchen oder über die Umwelt studiert werden können. Seine Ergebnisse sind „Wenn-dann-Aussagen“: Wenn die Lerchen diese Strategie benutzen, dann können sie die Grasareale zur Reproduktion sehr effektiv nutzen etc. Es soll helfen, die wichtigen Prozesse und Faktoren aufzuzeigen, die in diesem System eine Rolle spielen. So konnte man beispielsweise mit Hilfe des Modells prinzipiell verstehen, warum überhaupt ein Nomadisieren in dieser variablen Umgebung eine sinnvolle Strategie darstellt: Hohe Mobilität bewirkt eine Entkoppelung der zeitlichen Korrelationen negativer Effekte in der Populationsdynamik (Kap. 6.4).

Die *quantitativen* Ergebnisse des Modells stellen keinesfalls „reale Größen“ dar. So dürfen beispielsweise die errechneten Kapazitäten wie z.B. in Abb. 19 nicht in diesem Sinne interpretiert werden. Diese Werte dienen vor allem zum *Vergleich* verschiedener Szenarien. In diesem komplexen Ökosystem existieren viele Prozesse, die miteinander in Wechselbeziehung stehen oder einander kompensieren. Es ist a priori nicht möglich zu entscheiden, welcher der vielen Prozesse und Effekte das Systemverhalten letztendlich charakterisiert (s. Kap. 4.6/Abb. 11). Die Diskussionen der Ergebnisse in Kapitel 5 und 6 zeigen, daß man dies erst *nach* der Auswertung der Simulationen entscheiden kann. Daß das hochmobile Szenarium den anderen weit überlegen ist, mag im nachhinein auch ohne das komplexe Modell einsichtig erscheinen. Aber erst durch die Modellierung wird man zu der richtigen Argumentation geführt, und ohne eine Modellsimulation ist überhaupt nicht abschätzbar, ob der Überlappungseffekt (Kap. 6.3/Abb. 26) tatsächlich große quantitative Auswirkungen hat oder ob er zu vernachlässigen ist. Daß Kooperation „vorteilhaft“ ist, wird sicher nicht bezweifelt, aber erstaunlicherweise spielt dieser Effekt bei bestimmten Zugstrategien (s. hochmobiles Szenarium in Abb. 24) oder bei hoher Grasarealanzahl kaum eine Rolle bzw. er kann sich sogar negativ auswirken (Abb. 17).

In dem Modell sind viele Einflußfaktoren ausgeklammert worden, die man bei einer Weiterentwicklung ggf. noch berücksichtigen sollte. Wie in Kap. 6.4 angesprochen, ist es sicherlich von Bedeutung, die Kosten der Mobilität explizit zu berücksichtigen, wenn man mit

dem Modell untersuchen will, ob eine Zugstrategie evolutionär stabil ist. In gleicher Weise erscheint es sinnvoll, auch eine Kostenfunktion für die Reproduktion einzuführen: Es wird ein Unterschied sein, ob die individuelle Reproduktionsrate eines Vogels durch wenige erfolgreiche Bruten oder durch viele größtenteils erfolglose erreicht wird.

Ein Modell muß bei seiner Entwicklung soweit es geht an der Natur verifiziert werden. In diesem Punkt kann das vorliegende Modell kritisiert werden, weil die dafür nötigen Daten bislang nicht erhoben wurden oder prinzipiell nicht erhebbbar sind. Während der Entwicklung des Modells zeigte sich, daß auf Seiten der Ornithologie zwar relativ viel qualitatives Wissen vorhanden war, aber daß die quantitativen Daten keine echte Verifizierung des Modells leisten konnten. In diesem Fall kann das Modell dennoch Hinweise geben, welche Daten beispielsweise für die Untersuchung des Zugverhaltens der Lerchen erhoben werden sollten und welche dazu nicht unbedingt notwendig sind. Es wäre nicht sinnvoll, Parameter zu messen, die auf die Ergebnisse i.a. keinen großen Einfluß haben (so zeigen die Ergebnisse z.B. nur selten eine ausgeprägte Abhängigkeit von Parameter NSplit, der die Abspaltungswahrscheinlichkeit eines Vogels von seinem Schwarm beschreibt).

Doch wie bereits mehrfach betont, lag das Ziel des in dieser Arbeit vorgestellten Modells nicht hauptsächlich in dem Anspruch, das Ökosystem der nomadisierenden Lerchen im Detail wiederzugeben. Stattdessen ist es im Rahmen dieser Arbeit primär als ein Beispiel für die erfolgreiche Anwendung der Methode der Zeitskalentrennung in der Populationsökologie anzusehen. Im Zuge der Modellierung traten grundsätzliche Probleme in den Vordergrund, durch die der Schwerpunkt dieser Arbeit auf die konzeptionelle Seite verschoben wurde. Ein solches Grundproblem ist die oben angesprochene Frage nach dem Verhältnis von individuellem Verhalten und der Dynamik der Gesamtpopulation. Diese vielleicht recht theoretisch klingende Frage äußerte sich in diesem Fall ganz konkret in immensen Rechenzeiten, die viele Ideen und Konzepte zur Auswertung des Modells zunichte machten. Erst mit der Methode der Trennung der Zeitskalen gelang ein Durchbruch. Obwohl die Darstellung der Ergebnisse in Kap. 5 und 6 die Erläuterung des Verfahrens in Kap. 7 an Umfang übertrifft, ist Kap. 7 als Schwerpunkt dieser Arbeit anzusehen. Die Kap. 5 und 6 sollen vor allem demonstrieren, daß das entwickelte Verfahren ein geeignetes und erfolgreich anwendbares Werkzeug ist, mit dem die Auswirkungen des individuellen Verhaltens auf die Populationsebene nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ bestimmt werden können.

Dies ist zunächst ein rein technischer Aspekt des entwickelten Verfahrens, der aber zwei Konsequenzen hat: Zum einen kann mit dem Verfahren bei individuen-basierten Modellen erreicht werden, daß die Auswirkungen auf die Populationsebene relativ einfach und schnell studiert werden können, wenn Prozesse, die auf der Ebene der Individuen ablaufen, variiert werden. Dadurch gestaltet sich die Modellierung eines Systems wesentlich effektiver. Denn ein Modell wird nicht nur einmal entworfen und implementiert, sondern Modellierung ist ein zyklischer Prozeß (Grimm 1994b), bei dem die Ergebnisse erster Modellversionen bei der Modifikation des Modells immer wieder neu einfließen. Anstatt eventuell tagelange Durchläufe zu starten, könnten ggf. mit unserem Verfahren die Implikationen auf die Populationsdynamik recht schnell ermittelt werden. Dies ist in jeder Hinsicht ein Vorteil, auch wenn die Endversion des Modells u.U. wieder mit ganz anderen Methoden ausgewertet wird. Zum anderen versetzt einen das Verfahren wie im vorliegenden Fall in die Lage, Modelle in vertretbarer Zeit auszuwerten, die ansonsten extrem lange Laufzeiten in Anspruch nehmen, um eine abgesicherte Statistik zu produzieren. Selbst wenn man der Ansicht ist, daß jedes Laufzeitproblem nur eine Frage des aktuellen Hardware-Standards sei, ist man unabhängig davon mit Hilfe des Verfahrens stets „einen Schritt voraus“, und man ist in der Lage, Modelle zu analysieren, die ansonsten nicht mehr zu handhaben wären.

Aber viel bedeutender als dieser technische Aspekt ist der konzeptionelle (Kap. 9): Das Verfahren ist mehr als nur eine reine „Rechen- und Simulationshilfe“ für komplexe Modelle, sondern es ermöglicht mit dem mathematischen Begriff der „Trennung der Zeitskalen“ auf konzeptioneller Ebene eine Charakterisierung des Verhältnisses von klassischen Populationsmodellen und individuen-basierten Modellen. Es kann eine Brücke zwischen zwei verschiedenen Lagern geschlagen werden, die mit ganz unterschiedlichen Begriffen arbeiten und zwischen denen es durchaus zu heftigen Kontroversen kommt. Mit der Methode der Trennung von Zeitskalen können individuen-spezifische Prozesse in Größen transformiert werden, die auf der Ebene der Population arbeiten. Es zeigt sich, daß Prozesse, die auf der Populationsebene ablaufen, als das Ergebnis des Zusammenwirkens von individuellen Dynamiken interpretiert werden können. In unserem Fall ergab sich z.B. auf der Populationsebene eine Dichteregulation, die der logistischen Gleichung entsprach (Kap. 8.1), obwohl sich alle Modellregeln ausschließlich auf das einzelne Individuum oder einen einzelnen Schwarm bezogen, aber nicht *direkt* von der momentanen Gesamtpopulationsgröße abhängig waren.

Mit Hilfe der Trennung der Zeitskalen war es möglich, die Langevin-Gleichung, die unser System einschließlich der Zufallseffekte auf der populationsdynamischen Ebene beschreibt, explizit zu *konstruieren* (Kap. 8.2). Bisher war in der theoretischen Populationsökologie der umgekehrte Weg begangen worden: Die Terme $f(N)$ und $g(N)$ wurden ad hoc angesetzt (Goodman 1987, Wissel & Stöcker 1991), während man hier durch unser Verfahren die entsprechenden Parameter und Funktionalitäten aus einem Simulationsmodell heraus bestimmen kann, dessen Modellregeln ausschließlich auf individueller Ebene wirken. Durch diesen Brückenschlag ist man ferner in der Lage, das ursprünglich individuen-basierte Modell mit Kategorien stochastischer Differentialgleichungen zu charakterisieren und einzuordnen. So war die Identifikation einer neuen Art von stochastischem Rauschen möglich, dem „Schwarmrauschen“, dessen Korrelationsgrad zwischen dem bekannten Umwelt- und dem demographischen Rauschen liegt (Kap. 8.2).

Wie in Kap. 2 ausgeführt, ist der Einfluß des individuellen Verhaltens auf die Dynamik einer gesamten Population und umgekehrt bisher kaum verstanden. Der in dieser Arbeit vorgestellte Ansatz, gemäß der Methode der Trennung der Zeitskalen die Prozesse auf der Individuums- und auf der Populationsebene voneinander getrennt zu betrachten, führt zu einem neuen Verständnis der Relation zwischen dem individuellen Verhalten und der Dynamik der gesamten Population. Das Modell für nomadisierende Lerchen in der Karoo ist ein erfolgreiches Beispiel, daß durch das Konzept der Trennung von Zeitskalen verschiedene Konzepte und Begriffe in der theoretischen Populationsökologie nicht mehr prinzipiell unvereinbar oder in Konkurrenz zueinander stehen müssen. Sie können gegenseitig in Beziehung gesetzt werden und liefern jeweils auf ihrer Ebene sinnvolle und sich gegenseitig ergänzende Beschreibungen ein und desselben Systems.

11 Übersicht über die Modellparameter

| <i>Name</i> | <i>Standardwerte</i> | <i>Bedeutung</i> | <i>Referenz (Kap.)</i> |
|----------------------|----------------------|---|----------------------------|
| <i>neuGAZahl</i> | 0,25; 0,5; 1,0; 2,0 | mittlere Zahl der pro Zeitschritt neu entstehenden Grasareale | 4.2 |
| <i>GAMaxAlter</i> | 14 Tage | Max. Zeitspanne, über die ein Grasareal nach seinem Entstehen für einen Brutbeginn noch geeignet ist („Lebensdauer“ „Qualität“) | 4.2, 5.1 |
| μ | 0,000553 | Wahrscheinlichkeit pro Vogel (kein Nestling), in einem Zeitschritt zu sterben = Mortalitätsrate (Einheit Tag ⁻¹) | 4.3.3 |
| <i>NestSurv(bcs)</i> | | Überlebenswahrscheinlichkeit der Nestlinge in einer Brutkolonie der Größe bcs | 4.3.3/ Abb. 4 |
| <i>NMax</i> | 100 | Größe der Brutkolonie bcs, ab der NestSurv(bcs)=0 ist | 4.3.3/ Abb. 4 |
| <i>a</i> | | Sichtweite eines Schwarms in Feldern (max. 5); vgl. da | 4.4.1/ Abb. 5 |
| <i>da</i> | 5, 10, 15, 20, 50 | Zahl an Vögeln, die benötigt werden, damit sich die Sichtweite a eines Schwarms um 1 Feld vergrößert | 4.4.1/ Abb. 6 |
| <i>pSplit</i> | | Wahrscheinlichkeit für einen Vogel, daß er seinen aktuellen Schwarm verläßt; vgl. NSplit | 4.4.2/ Abb. 8 |
| <i>NSplit</i> | 15, 20, 40, 60, 100 | Größe fs eines Schwarms, ab der pSplit(fs)=50% ist | 4.4.2/ Abb. 8 |

12 Anhang

12.1 Relative Standardabweichung einer Binomialverteilung

Ist die Wahrscheinlichkeit p , ob ein Vogel ein Männchen (ein Weibchen) ist, $p=0,5$, dann ist

$$P(X = k) = \binom{n}{k} \frac{1}{2^n}$$

die Wahrscheinlichkeit, daß in einem Schwarm der Größe n sich k Männchen (Weibchen) befinden. Diese Binomialverteilung besitzt den Mittelwert $\langle X \rangle = n/2$ und die Varianz $\text{Var}(X) = n/4$. Die relative Standardabweichung beträgt

$$\frac{\text{StdAbw}(X)}{\langle X \rangle} = \frac{1}{\sqrt{n}}$$

und nimmt mit steigendem n ab. Der prozentuale Fehler, der bei der Modellannahme, daß ein Schwarm stets aus $n/2$ Brutpaaren bestehen soll (Kap. 4.3.2), gemacht wird, verringert sich demnach mit zunehmender Schwarmgröße.

12.2 Berechnung der mittleren Gesamtzahl $\langle \text{GAZahl} \rangle$ an Grasarealen pro Zeitschritt

Nach dem Algorithmus in Kap. 4.2 wird aus einer Gleichverteilung mit Mittelwert neuGAZahl die Zahl der Grasareale bestimmt, die pro Zeitschritt neu entstehen. Für jedes neu entstandene Grasareal wird aus der Menge $\{1, 2, \dots, 14\}$ die „Lebensdauer“ eines jeden neuen Grasareals bestimmt; d.h. nach wievielen Zeitschritten das Grasareal für eine Reproduktion ungeeignet wird. Die mittlere Gesamtzahl $\langle \text{GAZahl} \rangle$ an Grasarealen pro Zeitschritt ergibt sich allgemein aus der Formel

$$\langle \text{GAZahl} \rangle = \left\langle \sum_{j=0}^{M-1} n_{t-j} a(t, j) \right\rangle .$$

Dabei bezeichnen n_t die Zahl der im Zeitschritt t neu entstandenen Grasareale und $a(t,j)$ den prozentualen Anteil der Grasareale, die im Zeitschritt $t-j$ entstanden sind und zum Zeitpunkt t noch existieren. M gibt das maximal mögliche Alter eines Grasareals an ($M=14$; s.o.). Da n_t und $a(t, j)$ voneinander unabhängige Zufallszahlen sind, ist

$$\langle \text{GAZahl} \rangle = \sum_{j=0}^{M-1} \langle n_{t-j} \rangle \cdot \langle a(t, j) \rangle .$$

Es gilt:

$$1. \langle n_{t-j} \rangle = \text{neuGAZahl};$$

$$2. \langle a(t, j) \rangle = 1 - \frac{j}{M} \quad \text{für } j \leq M \quad (0 \text{ sonst}).$$

Denn: Der mittlere prozentuale Anteil der im Zeitschritt $t-j$ neu entstandenen Grasareale, die im Zeitpunkt t noch existieren, entspricht gerade der Wahrscheinlichkeit $p(q > j)$, daß für eine Lebensdauer q ein Wert $q > j$ ausgewürfelt wird. Da die Lebensdauer aus einer Gleichverteilung über $\{1, \dots, M\}$ gezogen wird, ist

$$p(q > j) = 1 - p(q \leq j) \quad \text{mit } p(q \leq j) = j / M.$$

Mit diesen beiden Punkten folgt die Formel

$$\begin{aligned} \langle \text{GAZahl} \rangle &= \text{neuGAZahl} \cdot \sum_{j=0}^{M-1} \left(1 - \frac{j}{M}\right) \\ &= \frac{1}{2} \text{neuGAZahl} \cdot (M + 1) . \end{aligned}$$

12.3 Modifikation beim ortstreuem Szenarium

Kommt es bei einem Schwarm, der im aktuellen Zeitschritt kein Grasareal in seinem Suchgebiet finden kann, gleichzeitig zu einer Abspaltung, weil sich genügend Vögel gemäß der Wahrscheinlichkeit p_{Split} dazu gefunden haben (Kap. 4.4.2/Abb. 8), dann wird beim Standard-Szenarium und beim hochmobilen Szenarium die neue Position für die sich abspaltenden Vögel nach denselben Regeln wie für den verbleibenden Hauptschwarm ermittelt: Beim Standard-Szenarium ziehen diese Vögel auf ein zufällig bestimmtes Feld

innerhalb der Sichtweite des ursprünglichen Gesamtschwarms, beim hochmobilen Szenarium dagegen auf ein Feld, das entsprechend weit von der alten Position entfernt liegt. Dagegen läßt sich der Algorithmus des ortstreuen Szenariums nicht in analoger Weise auf den sich abspaltenden Schwarm übertragen. Das ortstreue Szenarium zeichnet sich dadurch aus, daß der verbleibende Hauptschwarm „sitzen bleibt“, wenn er im aktuellen Zeitschritt kein Grasareal vorfinden kann. Um die Vorgabe eines ortstreuen Verhaltens anschaulich zu erfüllen, könnte man ansetzen, daß sich der abspaltende Schwarm in unmittelbarer Nachbarschaft zum Hauptschwarm niederläßt, um dort seinerseits auf eine Brutgelegenheit zu warten. Doch diese Nachbarschaft führt dazu, daß sich die Suchgebiete dieser beiden Schwärme zu einem großen Teil überschneiden werden - nicht zuletzt weil der abspaltende Schwarm in der Regel kleiner als der Hauptschwarm ist und dementsprechend ein kleineres Suchgebiet besitzt, das so i.a. ganz innerhalb des Suchgebiets des Hauptschwarms liegen wird. Entsteht jetzt ein neues Grasareal im Suchgebiet des kleineren Schwarms, dann werden sich folglich i.a. sofort *beide* Schwärme dorthin begeben und aufgrund der dadurch bedingten Vergrößerung der Nestlingsmortalität (Kap. 4.3.3/Abb. 4) in Konkurrenz zueinander treten. Dies würde aber wiederum eine Kompensation des Vorteils bedeuten, den sich die Vögel durch das Abspalten gerade sichern wollen, nämlich den Vorteil der Erhöhung des Reproduktionserfolges bei einer Brut. Im ortstreuen Szenarium sollen deshalb Vögel, die sich von einem Schwarm abspalten, in Analogie zum hochmobilen Szenarium mindestens so weit wegziehen, daß eine sofortige Wiedervereinigung mit dem ursprünglichen Schwarm praktisch ausgeschlossen ist. Sie lassen sich also auf einem Feld nieder, das mindestens $2a$ Felder von der Position des ursprünglichen Schwarms entfernt ist, wobei a dessen Sichtweite ist (Abb. 5). Dieses Feld wird im Modell aus einer Gleichverteilung bestimmt. Auch wenn eine solche Zugregel im Modell der Anschauung einer niedrigen Mobilität zu widersprechen scheint, muß sie aus Gründen der Konsistenz eingeführt werden, wenn das Abspalten von Vögeln ein sinnvolles Verhalten darstellen soll. Diese Modellregel gewährleistet, daß die entsprechenden Schwärme nicht wieder auf ein und demselben Grasareal zu Konkurrenten werden.

12.4 Berechnung von p_{find}

Es soll zunächst die mittlere Wahrscheinlichkeit p berechnet werden, daß ein Schwarm mit einer Sichtweite a in einem Zeitschritt mindestens ein Grasareal findet, wenn aufgrund der speziellen Wahl von $neuGAZahl$ im Mittel $\langle GAZahl \rangle$ Grasareale pro Zeitschritt vorhanden

sind (s. Anhang 12.2). $n=(2a+1)^2$ ist die Anzahl der Felder des Suchgebietes, $F=2\ 500$ die Gesamtzahl der Felder auf dem 50×50 -Gitter. Das Problem ist äquivalent zur Berechnung der Wahrscheinlichkeit, daß aus einer Urne mit F Kugeln, von denen $M:=\langle \text{GAZahl} \rangle$ grün sind (der Rest weiß), bei einer Stichprobe von n Kugeln mindestens eine grüne zu ziehen (ohne Zurücklegen). Dazu bestimmt man zuerst die Wahrscheinlichkeit p' , bei der Stichprobe *keine* grüne Kugel zu ziehen:

$$p' = \frac{F-M}{F} \cdot \frac{F-1-M}{F-1} \cdot \frac{F-2-M}{F-2} \cdot \dots \cdot \frac{F-(n-1)-M}{F-(n-1)} = \prod_{i=0}^{n-1} \left(1 - \frac{M}{F-i} \right).$$

Somit folgt p zu

$$p = 1 - p' = 1 - \prod_{i=0}^{n-1} \left(1 - \frac{M}{F-i} \right).$$

Gesucht ist jetzt die Wahrscheinlichkeit p_{find} , daß ein Schwarm, dessen Suchgebiete sich aufgrund seiner Zugstrategie von Zeitschritt zu Zeitschritt überlappen (Kap. 6.3/Abb. 26), im Zeitschritt $t+1$ mindestens ein Grasareal sichtet, wenn er im Zeitschritt t kein Grasareal gefunden hatte. Dazu sei mit n_{alt} die Zahl der Felder innerhalb seines Suchgebietes im Zeitschritt $t+1$ bezeichnet, die bereits in t (erfolglos) abgesucht worden sind (schraffierter Überlappungsbereich in Abb. 26); n_{neu} dagegen gebe die Zahl der Felder an, die im Zeitschritt $t+1$ neu zum Suchgebiet des Schwarms hinzukommen (Suchgebiet im Zeitpunkt $t+1$ ohne schraffierten Bereich in Abb. 26). Mit diesen Bezeichnungen gilt $n=n_{\text{alt}}+n_{\text{neu}}$. In Analogie zur obigen Argumentation erhält man für die Wahrscheinlichkeit p'_{find} , daß der Schwarm in einem Zeitschritt *kein* Grasareal findet:

$$\begin{aligned} p'_{\text{find}} &= \text{W. } p', \text{ kein Grasareal im neuen Teil des Suchgebietes zu finden} \\ &\quad \times \text{ W., kein Grasareal im alten Teil des Suchgebietes zu finden, unter der} \\ &\quad \text{Bedingung, daß im neuen Teil keins gefunden wurde} \\ &= \prod_{i=0}^{n_{\text{neu}}-1} \left(1 - \frac{M}{F-i} \right) \cdot \prod_{i=0}^{n_{\text{alt}}-1} \left(1 - \frac{\text{neuGAZahl}}{F-n_{\text{neu}}-i} \right). \end{aligned}$$

Hieraus folgt das gesuchte $p_{find} = 1-p'$ zu

$$p_{find} = 1 - \prod_{i=0}^{nneu-1} \left(1 - \frac{M}{F-i}\right) \cdot \prod_{i=0}^{nalt-1} \left(1 - \frac{neuGAZahl}{F-nneu-i}\right) .$$

12.5 Berechnung des Verhältnisses $\alpha^* = N^*_{Juv}/N^*_{Ad}$ im Gleichgewicht

In einer Population mit $N=N_{Juv}+N_{Ad}$ Individuen wird gewöhnlich das Verhältnis $\alpha=N_{Juv}/N_{Ad}$ mit der Zeit schwanken. Wenn man aber davon ausgeht, daß sich die Population im Gleichgewicht befindet, dann gilt insbesondere $dN_{Ad}/dt=0$ und $dN_{Juv}/dt=0$, woraus man das Verhältnis $\alpha^*=N^*_{Juv}/N^*_{Ad}$ berechnen kann (die folgenden Argumentationen beziehen sich stets auf die Mittelwerte):

Im Gleichgewicht ist die Zahl N^*_{Ad} an adulten Vögeln konstant. Folglich muß pro Zeitschritt die Zahl der gestorbenen Adulten durch Juvenile ausgeglichen werden, die gerade in das adulte Stadium eintreten. Zunächst soll die Zahl an neuen Adulten pro Zeitschritt berechnet werden: Im Modell besteht für einen Vogel pro Zeitschritt (= 1 Tag) eine Sterbewahrscheinlichkeit von $\mu=0,000553$ (Kap. 4.3.3). Da das juvenile Stadium 255 Tage andauert (Kap. 4.3.1) ergibt sich eine Wahrscheinlichkeit von $s_{Juv}=(1-\mu)^{255}$, daß ein Vogel dieses Stadium überlebt. Bezeichnet man mit b die individuelle Reproduktionsrate der Adulten zur Erzeugung eines Nachkommens, der mindestens die Nestlingsphase überlebt, dann treten pro Zeitschritt im Gleichgewicht $N^*_{Ad} b$ Vögel in die juvenile Phase ein. Die gesuchte Zahl an adult werdenden Juvenilen pro Zeitschritt ergibt sich daraus zu $N^*_{Ad} b s_{Juv}$.

Die Zahl an pro Zeitschritt gestorbenen Adulten ist $N^*_{Ad} \mu$ plus die Zahl der Vögel, die nach 6 Jahren „zu alt werden“ (Kap. 4.3.3). Da das adulte Stadium maximal 1 911 Tage andauert (Kap. 4.3.3), ist die Wahrscheinlichkeit für einen Vogel, dieses Stadium zu überleben $s_{Ad}=(1-\mu)^{1911}$, und dementsprechend werden pro Zeitschritt im Mittel $N^*_{Ad} b s_{Juv} s_{Ad}$ Vögel zu alt und aus der Population genommen. Im Gleichgewicht muß daher insgesamt die Bilanzgleichung

$$N^*_{Ad} b s_{Juv} - N^*_{Ad} \mu - N^*_{Ad} b s_{Juv} s_{Ad} = 0 \quad (1)$$

gelten. Betrachtet man in analoger Weise die Zahl an Juvenilen in der Population für den Gleichgewichtszustand, erhält man die Gleichung

$$N^*_{Ad} b - N^*_{Ad} b s_{Juv} - N^*_{Juv} \mu = 0, \quad (2)$$

wobei $N^*_{Ad} b s_{Juv}$ die Zahl an Juvenilen pro Zeitschritt angibt, die in das adulte Stadium eintreten (s.o.). Aus Gleichung (1) erhält man

$$\frac{b}{\mu} = \frac{1}{(1-s_{Ad}) \cdot s_{Juv}},$$

und aus Gleichung (2)

$$N^*_{Juv} = (1-s_{Juv}) \frac{b}{\mu} N^*_{Ad}.$$

Damit ergibt sich für den Gleichgewichtszustand

$$N^*_{Juv} = \frac{1-s_{Juv}}{(1-s_{Ad}) \cdot s_{Juv}} N^*_{Ad},$$

woraus man mit $\mu=0,000553$ (s.o.) das Verhältnis α^* zu

$$\alpha^* = \frac{N^*_{Juv}}{N^*_{Ad}} = 0,2321$$

berechnet. Dies bedeutet, daß im Gleichgewichtszustand

$$\frac{N^*_{Juv}}{N^*} = \frac{N^*_{Juv}}{N^*_{Juv} + N^*_{Ad}} = \frac{1}{1 + \frac{1}{\alpha^*}} = 0,188 \approx 19\%$$

der Population aus Juvenilen besteht. In Abb. 12 (Kap. 4.6) ist für einen speziellen Simulationslauf mit dem „vollen Modell“ (Kap. 7.4.1) der zeitliche Verlauf von $\alpha(t)$ aufgezeichnet. In der Tat nähert sich $\alpha(t)$ dem hier berechneten Wert 0,2321 an, wenn $N(t)$ in sein Gleichgewicht einläuft.

12.6 Berechnung der mittleren Mortalitätsrate μ^*

Aus den Berechnungen von 12.5 kann man ferner die mittlere Zahl an Vögeln berechnen, die pro Zeitschritt sterben. Diese Zahl ist nicht gleich $N\mu$ (mit $\mu=0,000553$ aus Kap. 4.3.3), weil dabei nicht die mittlere Zahl N'_{Ad} derjenigen Adulten berücksichtigt worden ist, die pro Zeitschritt „zu alt“ werden (s. Kap. 4.3.3). Diese Zahl wurde (falls sich die Population im Gleichgewichtszustand befindet) bei der Argumentation in 12.5 zu

$$N'_{Ad} = N^*_{Ad} b s_{Juv} s_{Ad}$$

bestimmt. Die Gesamtzahl der gestorbenen Vögel pro Zeitschritt im Gleichgewicht ergibt sich mit $N^* = N^*_{Juv} + N^*_{Ad}$ zu

$$\begin{aligned} \mu(N^*_{Juv} + N^*_{Ad}) + N'_{Ad} &= \mu(N^*_{Juv} + N^*_{Ad}) + N^*_{Ad} b s_{Juv} s_{Ad} \\ &\equiv \mu^* N^* \end{aligned}$$

wobei μ^* die gesuchte *Gesamtmortalitätsrate* im Gleichgewicht ist. Mit $N^*_{Juv} = \alpha^* N^*_{Ad}$ folgt daraus

$$\begin{aligned} \mu^* &= \frac{\mu \alpha^*}{1 + \alpha^*} + \frac{\mu + b s_{Juv} s_{Ad}}{1 + \alpha^*} \\ &= 0,000792 \end{aligned}$$

13 Literaturverzeichnis

- Acocks, J. P. H. 1953:** Veld types of South Africa. - *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 28, 1-192.
- Allee, W.C. 1931:** *Animal aggregations. A study in general sociology.* - University of Chicago Press, Chicago.
- Coaton, W.G.H. 1958:** The hodotermitid harvester termites of South Africa. - *Department of Agriculture Science Bulletin* 375, 1-112 (Entomology Series 43).
- Dean, W.R.J. 1995:** Where birds are rare or fill the air: The protection of the endemic and the nomadic avifaunas of the Karoo. - PhD Thesis in the Faculty of Science, University of Cape Town (South Africa): 298 S.
- Dean, W.R.J., C.H. Fry, S. Keith & P. Lack 1992:** Alaudidae. In: S. Keith, E. Urban & C. H. Fry (Eds.): *The Birds of Africa. Vol. 4.* - Academic Press. London: 13-124.
- Dean, W.R.J. & P.A.R. Hockey 1989:** An ecological perspective of lark (Alaudidae) distribution and diversity in the southwest arid zone of Africa. - *Ostrich* 60:27-34.
- DeAngelis, D.L. and L.A. Gross (Eds.) 1992:** *Individual-based models and approaches in ecology.* Chapman and Hall, New York.
- de Roos, A.M., E. McCauley & W.G. Wilson 1991:** Mobility versus density-limited predator-prey dynamics on different spatial scales. - *Proceedings of the Royal Society London B Biology*: 246: 117-122.
- Dorndorf, N. 1990:** Modellpopulationen in einer zeitlich variierenden Umwelt. Diplomarbeit am Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- Fahse, L., W.R.J. Dean & C. Wissel 1998:** Modelling the size and distribution of protected areas for nomadic birds: Alaudidae in the Nama-Karoo, South Africa. - *Biological Conservation* (im Druck).
- Fahse, L. & C. Wissel 1995:** Ein Modell zur Planung von Reservaten für Lerchen in der Nama-Karoo (Südafrika). - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 24:39-43.
- Goel, N.S. & N. Richter-Dyn 1974:** *Stochastic models in biology.*- Academic Press, New York.
- Goodman, D. 1987:** Consideration of stochastic demography in the design and management of biological reserves. - *Natural Resource Modeling*, Vol. 1, 2:205-234.
- Goss-Custard, J.D., R.W.G. Caldow, R.T. Clarke, S.E.A. Durell, le V. dit & W.J. Sutherland 1995a:** Deriving population parameters from individual variation in foraging behaviour. I. Empirical game theory distribution model of oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. - *Journal of Animal Ecology* 64: 265-276.

- Goss-Custard, J.D., R.W.G. Caldow, R.T. Clarke & A.D. West 1995b:** Deriving population parameters from individual variations in foraging behavior. II. Model tests and population parameters. - *Journal of Animal Ecology* 64: 277-289.
- Grimm, V. 1994a:** Stabilitätskonzepte in der Ökologie: Terminologie, Anwendbarkeit und Bedeutung für die ökologische Modellierung. - Dissertation am Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- Grimm, V. 1994b:** Mathematical models and understanding in ecology. - *Ecological Modelling* 75/76: 641-651.
- Grimm, V. 1996:** A down-to-earth assessment of stability concepts in ecology: dreams, demands, and the real problems - *Senckenbergiana maritima* 27: 215-226.
- Grimm, V., K. Frank, F. Jeltsch, R. Brandl, J. Uchmanski & C. Wissel 1996:** Pattern-oriented modelling in population ecology. - *Science of the Total Environment* 183:151-166.
- Haken, H. 1991:** Synergetics. 3rd ed. - Springer-Verlag, New York Heidelberg Berlin Tokyo: 371 S.
- Hassell, M.P. & R.M. May 1985:** From individual behaviour to population dynamics. In: R.M. Sibly & R.H. Smith (Eds.): *Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour.* - Blackwell, Oxford: 3-32.
- Hilton-Taylor, C. & A. le Roux 1989:** Conservation status of the fynbos and Karoo biomes. In: B.J. Huntley (Ed.): *Biotic diversity in southern Africa: concepts and conservation.* - Oxford University Press, Cape Town: 202-223.
- Hoffman, M.T. & R.M. Cowling 1987:** Plant physiognomy, phenology and demography. In: R. M. Cowling & P. W. Roux (Eds.): *The Karoo biome: a preliminary synthesis. Part 2 - vegetation and history.* - South African National Scientific Programmes Report 142: 70-95.
- Honerkamp, J. 1990:** Stochastische dynamische Systeme. - VCH Weinheim.
- Huston, M., D. DeAngelis & W. Post 1988:** New computer models unify ecological theory. - *BioScience* 38: 682-691.
- Johst, K. & C. Wissel 1996:** Extinction risk in a temporally correlated fluctuating environment. - *Theoretical Population Biology* Vol. 52, 2:91-100.
- Keith, S., E. Urban & C.H. Frey (Eds) 1992:** *The Birds of Africa. Vol.4.* - Academic Press, London: 609 S.
- Koehl, M.A.R. 1989:** Discussion: From individuals to populations. In: J. Roughgarden, R.M. May and S.A. Levin (Eds.): *Perspectives in ecological theory.* Princeton University Press, Princeton N.J.: 39-53.
- Kooijman, S.A.L.M. 1994:** Individual based population modelling. In: S.A. Levin (Ed.): *Frontiers in mathematical biology.* - Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York: 232-247.
- Lawton, J.H. 1991:** From physiology to population dynamics and communities. - *Functional Ecology* 5: 155-161.

- Leigh, E.G. 1981:** The average lifetime of a population in a varying environment. - *Journal of Theoretical Biology* 90:213-239.
- Maclean, G.L. 1970a:** The biology of the larks (Alaudidae) of the Kalahari Sandveld. - *Zoologica Africana* 5 (1): 7-39.
- Maclean, G.L. 1970b:** Breeding behaviour of larks in the Kalahari Sandveld. - *Annales of the Natal Museum* 20:381-401.
- Maclean, G.L. 1993:** Roberts' Birds of Southern Africa. - John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- Maclean, G.L. 1996:** *Ecophysiology of desert birds.* - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- May, R.M. 1976a:** Models for single populations. In: R.M. May (Ed.): *Theoretical Ecology. Principles and applications.* - Blackwell, Oxford: 4-25.
- May, R.M. 1976b:** Models for two interacting populations. In: R.M. May (Ed.): *Theoretical Ecology. Principles and applications.* - Blackwell, Oxford: 49-70.
- Maynard Smith, J. 1982:** *Evolution and the theory of games.* - Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. & G.R. Price 1973:** The logic of animal conflict - *Nature* 246:15-18.
- Murdoch, W.W., E. McCauley, R.M. Nisbet, W.S.C. Gurney & A.M. De Roos, 1992:** Individual-based models: Combining testability and generality. In: D.L. DeAngelis & L.J. Gross (Eds.): *Individual-based models and approaches in ecology.* - Chapman & Hall, New York: 18-35.
- Nicholson, A.J. 1954:** An outline of the dynamics of animal population. - *Australian Journal of Zoology* 2:9-65.
- Rosenzweig, M.L. 1971:** Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. - *Science* 171:385-387.
- Rutherford, M.C. & R.H. Westfall 1986:** Biomes of Southern Africa - an objective categorization. - *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 54:1-98.
- Scheffer, M., J.M. Baveco, D.L. DeAngelis, K.A. Rose & E.H. van Nes 1995:** Super-individuals: a simple solution for modelling large populations on an individual basis. - *Ecological Modelling* 80:161-170.
- Starfield, A.M. & A.L. Bleloch 1991:** *Building models for conservation and wildlife management* (2nd ed.). - Burgess Int., Edina, Minn.
- Steele, J.H. 1985:** A comparison of terrestrial and marine ecological systems. - *Nature* 313:355-358.
- Stelter, C., M. Reich, V. Grimm & C. Wissel 1997:** Modelling persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryodemus tuberculata*. - *Journal of Animal Ecology* 66:508-518.

- Stephan, T. 1993:** Stochastische Modelle zur Extinktion von Populationen. Dissertation am Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg/Lahn. Verlag Shaker, Aachen: 85 S.
- Uchmanski, J. & V. Grimm 1996:** Individual based modelling in ecology: what makes the difference? - Trends in Ecology and Evolution 11: 437-441.
- Venter, J.M., C. Mocke & J.M. de Jager 1986:** Climate. In: R.M. Cowling, P.W. Roux & A.J.H. Pieterse (Eds.): The Karoo Biome: a preliminary synthesis. Part 1 Physical environment. - South African National Scientific Programmes Report 124, 39-52.
- Vernon, C.J. 1986:** A preliminary account of the avifauna of the Karoo Biome. - Bontebok 5:52-64.
- Werger, M.J.A. 1985:** The Karoo and the southern Kalahari. In: M. Evenari, I. Noy-Meir & D.W. Goodall (Eds.): Hot deserts and arid shrublands. Vol. 2. Ecosystems of the world, 12 A & B. - Elsevier, Amsterdam: 283-359.
- Winterbottom, J.M. 1968:** A check list of the land and fresh water birds of the western Cape Province. - Annals of the South African Museum 53:1-276.
- Wissel, C. 1989:** Theoretische Ökologie: Eine Einführung. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York: 299 S.
- Wissel, C. 1992:** Aims and limits of ecological modelling exemplified by island theory. - Ecol. Modelling 63: 1-12.
- Wissel, C. , T. Stephan, S.-H. Zschke 1994:** Modelling extinction and survival of small populations. In: H. Remmert (Ed.): Minimum Animal Populations. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg: 156 S.
- Wissel, C. & S. Stöcker 1991:** Extinction of populations by random influences.- Theoretical Population Biology Vol. 39, 3:315-328.

Danksagungen

Herrn Prof. Dr. Wissel danke ich für die gute Betreuung, für das interessante Thema und für den Mut, es mir anvertraut zu haben.

I thank Dr Richard Dean, University of Cape Town, for the productive cooperation. An adequate modelling of the nomadic larks in the Nama-Karoo would have been impossible without his outstanding expertise on these birds.

Furthermore, I have to thank Dr Peter Steyn in Newlands, South Africa, for his generosity in providing me the very fine photograph of a breeding lark (see p. IV), which unfortunately could not be printed in colour.

Bei allen Mitarbeitern der Sektion Ökosystemanalyse am UFZ Leipzig möchte ich mich für die sehr angenehme Arbeitsatmosphäre, für viele fruchtbare Diskussionen und für die verschiedensten Hilfestellungen bedanken. Frau Dr. Karin Frank hatte immer ein offenes und sehr engagiertes Ohr für meine Probleme. Herrn Dr. Volker Grimm danke ich nicht nur für die kritische Durchsicht und Diskussion dieser Arbeit, sondern vor allem für seine Aufmerksamkeit, sich ratlosen Doktoranden zur rechten Zeit anzunehmen. Sein Wissen und sein Humor waren in gleicher Weise sehr aufbauend.

Ebenfalls möchte ich meinem ehemaligen Lehrer, Herrn Studiendirektor Peter Müller, Kaiserslautern, danken, durch den in mir eine Freude an der Physik geweckt worden ist, die mich durch ein ganzes Studium und nun auch noch durch eine Doktorarbeit getragen hat.

Doch besonders gebührt an dieser Stelle (aber nicht nur hier) meinen Eltern Dank, die mich seit Jahren auf vielfältige Weise unterstützt haben. Dasselbe gilt für meinen Bruder Christian und seine Frau Ulrike. Cathrin danke ich sehr, daß sie während der letzten zwei Jahre ihren Verlobten in Liebe mitgetragen hat.

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