

# Ein Fallbeispiel zur Komplexität der Populationsgefährdungsanalyse: Das Alpenmurmeltier

Norbert DORNDORF, Walter ARNOLD, Fredy FREY-ROOS, Christian WISSEL, Volker GRIMM

## Einleitung

Der Einsatz demographischer Modelle zur Abschätzung des Aussterberisikos gefährdeter Populationen ist in Ökologie und Naturschutzbiologie mittlerweile weit verbreitet und gut etabliert (BEISSINGER & WESTPHAL 1998). Es gibt sogar inzwischen eine ganze Reihe von Standardmodellen und Simulationssoftware, die bei Gefährdungsanalysen eingesetzt werden, z.B. VORTEX (LACY et al. 1995) und RAMAS (AKÇAKAYA 1994; LINDENMAYER et al. 1995, BROOK et al. 1997). Ein weiteres Beispiel für ein Simulationswerkzeug wird bei STEPHAN (2000) vorgestellt. Damit solche Modelle eingesetzt werden können, darf die Biologie der betrachteten Art nicht zu komplex sein. Doch welche Lösungsansätze bleiben, wenn das nicht der Fall ist, wenn z.B. ausgeprägtes Sozialverhalten oder spezielle räumliche Ausbreitungsmechanismen wichtige Faktoren für das Überleben einer Tierart sind? Dies trifft sehr häufig gerade für besonders gefährdete Tiere wie z.B. Otter, Luchs oder Braunbär zu. Da man das Aussterberisiko dieser Arten mit Standardmodellen nicht abschätzen kann, bleibt meist nur die Möglichkeit, spezielle Modelle zu entwickeln.

Solche Modelle haben allerdings oft eine sehr komplexe Struktur, was sie möglicherweise unüberschaubar macht und somit zu Schwierigkeiten bei der Auswertung und Überprüfung führt. Sind die Ergebnisse eines Modells aber nicht nachvollziehbar, sollten sie abgelehnt werden, da es dann keinerlei Vertrauen in die Angemessenheit der Ergebnisse geben kann. Am Beispiel eines Populationsmodells für das Alpenmurmeltier soll hier gezeigt werden, wie komplex ein spezielles Modell zur Populationsgefährdungsanalyse („population viability analysis“, PVA) sinnvollerweise noch sein kann, d.h. wieviel Realismus es beinhalten kann. Von entscheidender Bedeutung sind in diesem Zusammenhang Verfahren (Sensitivitätsanalyse, Vergleich mit Daten auf unterschiedlichen Ebenen), die Vertrauen in das Modell und somit auch in seine Quantifizierungen des Aussterberisikos herstellen. Auf die Darstellung dieser Verfahren wird im folgenden besonderes Gewicht gelegt.

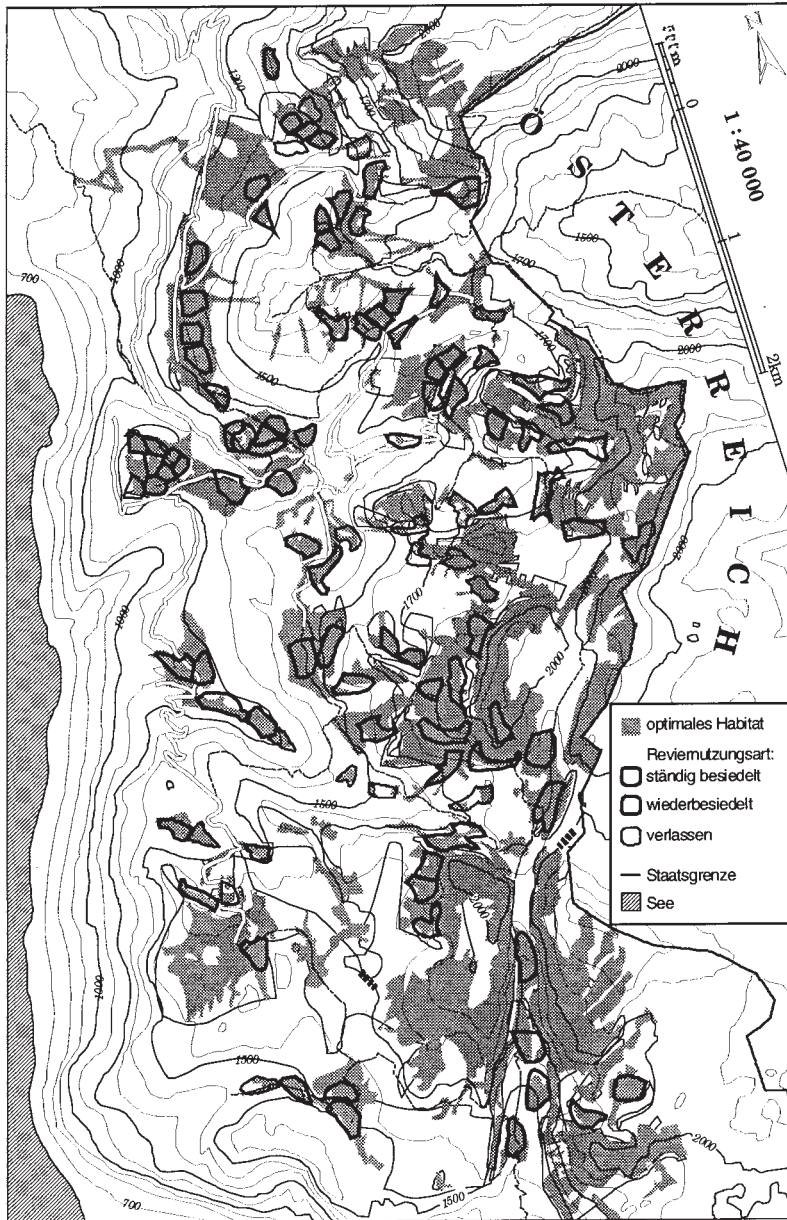
## Biologischer Hintergrund

Das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*) gehört aufgrund seines komplexen Sozialverhaltens zu den Arten, bei denen einfache Standardmodelle nicht mehr ausreichen. Die Tiere leben in sozialen Grup-

pen von bis zu 20 Tieren, in denen nur die dominanten Tiere, d.h. nur das  $\alpha$ -Weibchen bzw. Männchen, zur Reproduktion kommen (ARNOLD 1990a). Die Murmeltiere verbringen ungefähr die Hälfte des Jahres im Winterschlaf, wobei die Wintersterblichkeit nicht nur von der Winterhärte, sondern auch von der Gruppengröße und Gruppenzusammensetzung abhängt (ARNOLD 1990b). Gruppengröße und -zusammensetzung verändern sich aufgrund von Geburten, Sterblichkeit, Abwanderung, Vertreibung von  $\alpha$ -Tieren und durch Wiederbesiedlung von freien  $\alpha$ -Positionen innerhalb besetzter Territorien oder freigewordener Territorien. Das Verbreitungsgebiet ist heterogen, d.h. die einzelnen Territorien unterscheiden sich in ihrer Qualität. Es gibt Territorien, die aufgrund ihrer Lage und Exposition eine geringere Wintersterblichkeit der Murmeltiere aufweisen als andere (ARNOLD 1990b). Murmeltierpopulationen sind z.T. stark fragmentiert (Abb. 1) und die Tiere wandern zwischen den einzelnen Territorien (FREY-ROOS 1998). Diese und auch weitere Punkte müssen in einem Modell berücksichtigt werden, um Aussagen über das Extinktionsrisiko dieser Art machen zu können.

## Vorgehensweise

Die anfängliche Fragestellung, die essentiell für die Form eines Modells ist (WISSEL 1989, BART 1995), umfasste das Aussterberisiko der Murmeltierpopulation in Berchtesgaden und dessen Abhängigkeit von der Habitatgröße und anderen Faktoren. Um diese Fragen beantworten zu können, werden Geburts- und Sterbeprozesse möglichst einfach (durch entsprechende Geburts- und Sterbewahrscheinlichkeiten) dargestellt. Wegen der sozialen Struktur der Murmeltiergruppen wird ein individuenbasierter Ansatz verfolgt (HUSTON et al. 1988, UCHMANSKI & GRIMM 1996, GRIMM 1999), d.h. in dem Modell wird die Population nicht als Ganzes behandelt, sondern als aus einzelnen Individuen zusammengesetzt. Wo sich die Biologie nicht in einfache Formeln pressen lässt, werden Regeln vom Typ „Wenn-dann“ verwendet. Beispiele dafür werden weiter unten gegeben. Da die Wiederbesiedlung von Territorien, die aufgrund des Aussterbens eines Familienverbandes frei geworden sind, wichtig ist für die Überlebenswahrscheinlichkeit der Population, ist das Modell räumlich explizit, d.h. die räumliche Verteilung der Territorien und der Territorienwechsel von Individuen werden explizit berücksichtigt.



**Abbildung 1**

**Verbreitungskarte von Murmeltierterritorien im Jennergebiet des Nationalparks Berchtesgaden (FREY-ROOS 1998).**

Empirische Grundlage für das Modell sind weitgehend die Ergebnisse einer Feldstudie im Nationalpark Berchtesgaden (ARNOLD 1986; 1990a,b; 1993a,b; ARNOLD & LICHTENSTEIN 1993; ARNOLD & DITTAMI 1997; FREY-ROOS 1998), in der Murmeltiere über einen Zeitraum von mehr als 15 Jahren intensiv untersucht wurden. Das Hauptinteresse dieser Arbeiten galt weniger der Durchführung einer Populationsgefährdungsanalyse als vielmehr den ökosozialen Besonderheiten der Murmeltiere. Dass eine PVA auf eine derartig lange und detaillierte Studie aufbauen kann, ist leider eine seltene Ausnahme, weswegen sich hier eine einmalige Gelegenheit ergab zu untersuchen, wie gut sich

eine PVA bzw. ein komplexes Modell bei sehr guter Datenlage absichern lässt.

Aus Platzgründen kann im folgenden nicht das komplette Modell dargestellt werden (s. DORNDORF 1999), vielmehr werden einzelne Komponenten exemplarisch herausgenommen, um die vorgestellte Vorgehensweise zu veranschaulichen.

#### **Modellstruktur**

Das Modell besteht aus den folgenden vier hierarchischen Ebenen, die aufeinander aufbauen: Individuum, Territorium, Population, und Umwelt. Die unterste Ebene ist das Individuum, gekennzeichnet durch eine Reihe verschiedener Attribute wie z.B.

Identifikationsnummer, Alter, Geschlecht und Aufenthaltsort, die es ermöglichen, die einzelnen Tiere zu unterscheiden. Hinzu kommt der soziale Rang, der zwischen subdominanten und dominanten Tieren innerhalb einer Gruppe unterscheidet. Die Berücksichtigung des sozialen Rangs ist z.B. wichtig für die Reproduktion. Murmeltiere werden mit zwei Jahren geschlechtsreif, aber nur dominante Tiere können sich fortpflanzen. Subdominante Tiere bleiben von der Reproduktion ausgeschlossen.

Die nächste Ebene ist das Territorium, das von genau einer Murmeltiergruppe besetzt wird, die aus mehreren Individuen besteht und im Territorium einen gemeinsamen Winterbau besitzt. Ein Territorium ist zunächst charakterisiert durch Identifikationsnummer, Individuenzahl und Liste der anwesenden Individuen. Ist die Individuenzahl gleich null, so gilt das Territorium als „ausgestorben“ bzw. nicht belegt. Durch die Einführung eines Attributs „Qualität“ wird räumliche Heterogenität modelliert, d.h. die Überlebenswahrscheinlichkeiten der einzelnen Gruppen bzw. die Wintersterblichkeit der Individuen ist von Territorium zu Territorium in Abhängigkeit vom jeweiligen lokalen Qualitätswert verschieden.

Die Population als nächsthöhere Ebene setzt sich aus mehreren Territorien zusammen und umfasst Attribute wie Populationsgröße, Anzahl der Murmeltiergruppen, Anzahl und Liste der Territorien. Daneben gibt es einen sog. „Floaterpool“, in den alle Individuen aufgenommen werden, die aus ihren Geburts-territorien abgewandert sind und noch keine neuen Territorien gefunden haben. Die räumliche Struktur des Habitats wird durch die Vernetzung und die Konfiguration der einzelnen Territorien berücksichtigt. Zusammenhängende Territorien können von den Tieren direkt erreicht werden, ohne dass sie den Gefahren einer Abwanderung ausgesetzt sind (FREY-ROOS 1998). Der Grund hierfür ist die Fähigkeit der Murmeltiere, bis zu einem Abstand von ca. 500 m die Geschehnisse in der unmittelbaren Umgebung ihres Heimterritoriums beobachten zu können, d.h. ein Tier kann eine freie  $\alpha$ -Position in der Nachbarschaft wahrnehmen und besetzen. Dies ist allerdings nicht mehr möglich für Territorien, die weiter entfernt sind. Um solche Territorien besetzen zu können, muss das Tier erst auswandern und besitzt damit ein erhöhtes Sterberisiko (FREY-ROOS 1998).

Als höchste Ebene im Modell gilt die Umwelt und ihre Schwankungen. Für das Überleben der Murmeltiere im Winter ist ein mitentscheidender Faktor die Winterhärte, welche von Jahr zu Jahr schwankt. Sie ist stark korreliert mit dem Einsetzen der Schneeschmelze im Frühjahr (ARNOLD 1990b). Um diese Schwankungen zu modellieren, wird pro Jahr aus einer Normalverteilung ein allgemeiner Zeitpunkt der Schneeschmelze bestimmt. Statt der zufälligen Umweltschwankungen können aber auch gemessene Wetterdaten eingesetzt werden.

## Dynamik

In diesem Abschnitt sollen die Prozesse kurz dargestellt werden, die für die zeitliche und räumliche Dynamik des Modells verantwortlich sind. Innerhalb eines Jahres durchläuft das Modell die folgenden sechs Prozesse in der angegebenen Reihenfolge: (1) Wintermortalität, (2) Vertreibung, (3) Abwanderung, (4) Wiederbesiedlung, (5) Reproduktion, und (6) Sommermortalität. Im ersten Schritt wird bestimmt, wie viele und welche Tiere im Winterschlaf sterben. Die Vertreibung von dominanten Tieren wird im zweiten Schritt simuliert und im nächsten, welche subdominanten Tiere aus ihren Geburtsterritorien abwandern. Die Besetzung von freien  $\alpha$ -Positionen erfolgt im vierten Schritt. Die Geburtsprozesse werden im Schritt „Reproduktion“ behandelt und der letzte Schritt befasst sich mit der Sterblichkeit während des Sommers. Mit Ende des letzten Schritts endet auch die Prozesskette des Modells, die im nächsten Zeitschritt bzw. Jahr von vorne beginnt.

Zur Veranschaulichung des regelbasierten Modellierens soll auf die Prozesse „Wintermortalität“ und „Reproduktion“ etwas genauer eingegangen werden. Die Wintermortalität wird für vier verschiedene Individuengruppen getrennt bestimmt. Die erste Gruppe umfasst die dominanten Tiere, die während eines Winters am meisten zur Erwärmung des Winterbaus beitragen und somit auch die höchsten „Kosten“ haben. Ihre Wintersterblichkeit nimmt mit dem Alter und mit der Härte eines Winters zu. Die Anwesenheit weiterer subdominanter Tiere, die beim Erwärmen des Winterbaus helfen, vermindert die Wintersterblichkeit der dominanten Tiere (ARNOLD 1990b). Die Wintersterblichkeit wird über eine logistische Regressionsgleichung ermittelt, die aus der statistischen Analyse der Freilanddaten gewonnen wurde. Dabei werden im Modell Sterblichkeitsraten als Wahrscheinlichkeiten interpretiert, d.h. es wird für jedes Tier individuell „ausgewürfelt“, ob es stirbt oder nicht. Zu diesem Zweck wird eine Zufallszahl, die vom Computer aus dem Intervall  $[0,1]$  gezogen wird, mit der Sterbewahrscheinlichkeit verglichen. Ist die Zufallszahl kleiner als diese Wahrscheinlichkeit, dann stirbt im Modell das Tier, ansonsten überlebt es z.B. den betreffenden Winter (vgl. GRIMM 2000).

Ähnlich wird für die Gruppe der Neugeborenen verfahren, bei denen neben Winterhärte und Anwesenheit weiterer subdominanter Tiere auch das Körpergewicht zum Entwöhnungszeitpunkt im vorherigen Sommer eine entscheidende Rolle spielt (ARNOLD & LICHTENSTEIN 1993). Tiere, die zu schwach sind, haben ein erhöhtes Sterberisiko. Für die restlichen Tiere, die innerhalb einer Gruppe überwintern, ist nur die Winterhärte entscheidend. Abgewanderte Tiere, denen es nicht gelungen ist, ein neues Territorium zu besetzen, haben eine sehr hohe Wintersterblichkeit, da sie meist in alten, verfallenen Bauten alleine überwintern müssen (ARNOLD 1993b).



Die einzigen offensichtlichen Regeln im obigen Beispiel sind die Regeln für die Gruppeneinteilung in Abhängigkeit vom sozialen Rang, Alter und Aufenthaltsort. Wenn das Tier dominant bzw. neugeboren ist, dann gilt die Regressionsgleichung für dominante Tiere bzw. Neugeborene, in die weitere Regeln, in diesem Fall Abhängigkeiten beinhaltet sind.

Bei Populationen, die weniger gut empirisch untersucht sind als das Murmeltier in Berchtesgaden – und das sind fast alle gefährdeten Populationen –, ist man in der Regel völlig auf „Wenn-dann“-Regeln der beschriebenen Art angewiesen. Diese Regeln spiegeln einerseits Expertenwissen bzw. -schätzungen wider, aber auch die statistische Unsicherheit, die meist bezüglich der Geburts- und Sterberaten gegeben ist. Dass im vorliegenden Fall die Sterblichkeiten mittels Regressionsgleichungen bestimmt werden können, ist ein selten günstiger Ausnahmefall.

Bei der Reproduktion werden weitere Regeln vom „Wenn-dann“-Typ verwendet. Innerhalb eines Territoriums kann es nur dann zur Reproduktion kommen, wenn sowohl ein territoriales Weibchen als auch Männchen da sind. Dies wird weiter eingeschränkt durch folgende Regel: Wenn ein Wechsel auf der männlichen  $\alpha$ -Position im selben Jahr stattfand, *dann* kann es nicht zur Reproduktion kommen. In diese Regel gehen Feldbeobachtungen ein, die auf möglichen Infantizid durch neue territoriale Männchen hinweisen (HACKLÄNDER 1997). Sind die beiden „Wenn“-Bedingungen erfüllt bzw. nicht erfüllt, kommt es mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zur Reproduktion. In der nächsten Regel wird die Wurfgröße „ausgewürfelt“, die zwischen 1 und 6 liegt, und mit der letzten Regel, die die Reproduktion betrifft, wird das Geschlecht der Neugeborenen bestimmt. Murmeltiere haben ein leicht zu Männchen neigendes Geschlechterverhältnis, d.h. ein Neugeborenes wird mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.58 ein Männchen (ARNOLD 1986).

### Auswertung

Der letzte Abschnitt sollte vor allem einen Eindruck von der Komplexität des Murmeltiermodells vermitteln. Es umfasst ca. dreißig Parameter und erscheint aufgrund seiner Berücksichtigung zahlreicher (aber bei weitem nicht aller) biologischer Details als sehr „realistisch“. Doch wie verlässlich ist nun ein solches Modell, d.h. erlaubt es wirklich glaubwürdige qualitative oder gar quantitative Aussagen über das Aussterberisiko der betrachteten Murmeltierpopulation? BART (1995) listet einen ganzen Katalog von Prüfungsschritten auf, die helfen sollen, die Verlässlichkeit eines Modells und seiner Aussagen zu testen.

Neben einer ausführlichen und detaillierten Modellbeschreibung, wie oben angedeutet, gehören dazu eine gründliche Sensitivitätsanalyse und die Darstellung der verwendeten Parameterwerte und ihrer Fehlerbereiche. Hinzu kommt die Validierung des

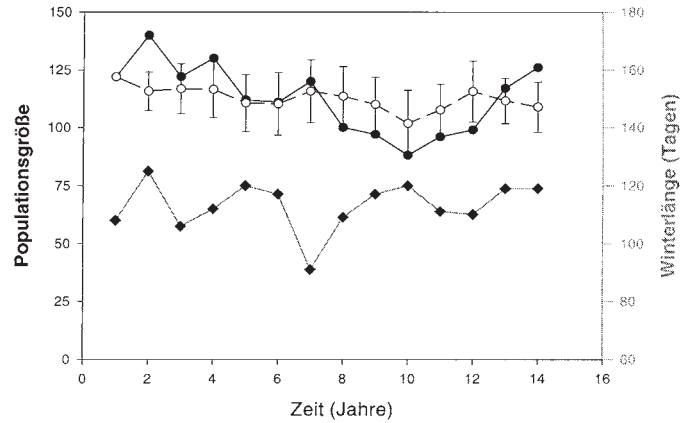
Modells auf verschiedenen Ebenen und das Durchspielen von „best and worst case“-Szenarien, d.h. bei Parametern, für die keine genauen Daten vorliegen, werden optimistische und pessimistische Annahmen eingesetzt und deren Einfluss auf die Ergebnisse ermittelt.

Eine Sensitivitätsanalyse ist eines der Standardverfahren bei der Auswertung von Simulationsmodellen (z.B. HAEFNER 1996). Dabei wird ein Parameterwert um z.B. 5% verändert und die relative Abweichung der Zielgröße bestimmt. Ist die Abweichung nur gering, so ist das Modell robust im Bezug auf diesen Parameter. Ist die Abweichung jedoch groß, so reagiert das Modell sensitiv auf den Parameter und es sollte größte Sorgfalt auf eine gute Erhebung des entsprechenden Parameters gelegt werden. Aus diesem Grund ist auch die von BART (1995) geforderte Auflistung der Parameterwerte und die Angabe der Güte ihrer Datengrundlage so wichtig. Ist die Datengrundlage schlecht, aber das Modell robust gegenüber Abweichung des Parameterwertes, so ist das akzeptabel. Ist das Modell aber sensitiv, so muss man sich entweder um besser abgesicherte Parameterwerte bemühen oder Aussagen, z.B. über das Aussterberisiko einer Population, können nur mit Vorsicht gemacht werden, da sie mit einer erheblichen Unsicherheit behaftet sind.

Eine mögliche Validierung des Modells ist der Vergleich der Modellergebnisse mit Freilanddaten. Im Murmeltiermodell kann beispielsweise das tatsächliche Wetter (hier: Zeitpunkt der Schneeschmelze) der letzten fünfzehn Jahre im Modell als Input verwendet werden. Die resultierende Zeitreihe der Abundanz der Population lässt sich dann mit der empirisch ermittelten Zeitreihe vergleichen. Ein Problem hierbei ist aber, dass es sich aufgrund der Verwendung von Zufallszahlen beim Murmeltiermodell um ein stochastisches Modell handelt, d.h. die Modell-Zeitreihen unterscheiden sich von Einzellauf zu Einzellauf des Simulationsprogrammes, selbst wenn jedesmal dieselbe Wetterzeitreihe verwendet wird. Gerechtfertigt ist dann nur ein Vergleich vieler gemittelter Einzelläufe, z.B. fünfzig, mit der empirischen Zeitreihe (Abb. 2). Dieser Vergleich zeigt, dass das Modell im allgemeinen den Trend der Feldpopulation bemerkenswert gut widerspiegelt. Nur im zweiten und im letzten Jahr weichen Modellvorhersage und Feldergebnis klar voneinander ab, doch in beiden Fällen verhält sich das Modell biologisch vernünftig, denn in harten Wintern sinkt aufgrund der erhöhten Wintersterblichkeit die Populationsgröße ab. Ursachen für die Abweichung könnten hier zum einen ungenaue Daten sein (wie sie zu Beginn einer Studie nicht unwahrscheinlich sind) oder besondere Ereignisse, die im Modell nicht berücksichtigt werden wie z.B. die Fusionierung zweier angrenzender Territorien oder die Teilung eines ehemals fusionierten Territoriums in zwei eigenständige Territorien.

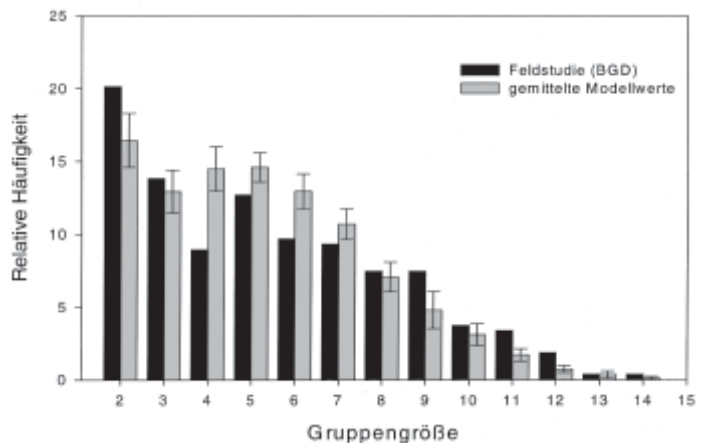
**Abbildung 2**

**Vergleich der Modellprognose mit der zeitlichen Dynamik der Feldpopulation bei gleichen Winterbedingungen.** Die Modellprognose basiert auf dem Mittel aus 50 Simulationsläufen. Die Winterlänge ist mit der Winterhärte korreliert, d.h. je länger der Winter dauert, um so höher ist die Wintersterblichkeit.



**Abbildung 3**

**Vergleich der relativen Gruppengrößenverteilung im Herbst.** Wiederum basiert die Modellprognose auf dem Mittel aus 50 Simulationsläufen.



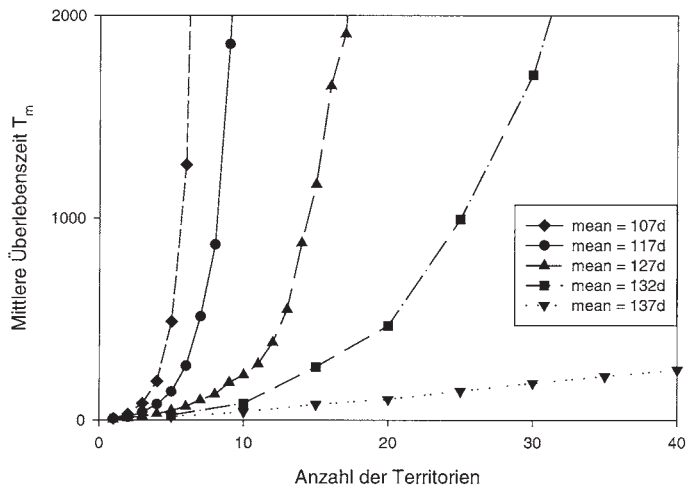
Ein weiterer Validierungsschritt ist der Vergleich von Zustandsgrößen, auf die man bei der Entwicklung des Modells kein Hauptaugenmerk gelegt hatte. Oft werden einzelne Modellparameter so lange angepasst (das sog. „Fitten“), dass sie die hauptsächlich betrachteten Zielgrößen gut wiedergeben. Doch wie sieht es dann mit anderen Zustandsgrößen aus? Ein Beispiel dafür ist der Vergleich der Gruppengrößenverteilung im Herbst (Abb. 3). Die vom Modell erzeugte Verteilung stimmt im wesentlichen mit der empirischen überein, ist aber etwas nach rechts verschoben. Bei einer Erhöhung der Wintersterblichkeit passt sie sich mehr der im Feld gemessenen Verteilung an. Das deutet darauf hin, dass im Modell die individuellen Sterblichkeiten und somit insgesamt das Aussterberisiko der Murmeltiere eventuell unterschätzt werden.

Fiel die Validierung zufriedenstellend aus, kann man sich an die Messung der mittleren Überlebenszeit  $T_m$  heranwagen (Abb. 4; s. GRIMM 2000). Das Aussterberisiko, das invers zur mittleren Überlebenszeit ist (GRIMM 2000), sinkt bei wachsender Territorienzahl, d.h. je größer die Population, umso geringer ist die Aussterbewahrscheinlichkeit. Je stärker die Umweltschwankungen aber ansteigen, umso gerin-

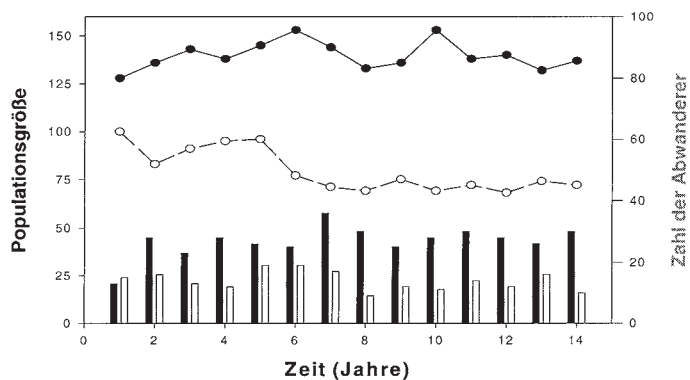
ger ist der Effekt einer Habitatsvergrößerung. Dies sind Ergebnisse, die im Einklang stehen mit generellen theoretischen Überlegungen (BURGMAN et al. 1993, WISSEL et al. 1994).

Interessant ist, dass sich die Bedingungen in Berchtesgaden (mittlere Winterlänge = 117d) fast am Optimum der Überlebenszeiten befinden (vgl. Abb. 4). Das dortige Untersuchungsgebiet zwischen 1.100 m und 1.500 m Höhe liegt am unteren Bereich des Verbreitungsgebiets der Murmeltiere. Das Modell sagt voraus, dass in höheren Lagen überlebensfähige Populationen aus mehr Territorien bestehen müssten. Diese Vorhersage wird durch Beobachtungen von höher lebenden Murmeltierpopulationen in der Schweiz (F. FREY-ROOS, pers. Mitteilung) und in Österreich bestätigt.

Der Grund, warum das Aussterberisiko mit der Winterhärte zunimmt, liegt in der erhöhten individuellen Wintersterblichkeit, wodurch die mittlere Populationsgröße absinkt (Abb. 5), was wiederum die Gefahr des Aussterbens aufgrund des „demographischen Rauschens“ (GRIMM 2000) erhöht. Hinzu kommt, dass gerade in dieser Situation, wenn aufgrund des Aussterbens einzelner Gruppen der Bedarf an Abwanderer für die Wiederbesiedlung unbesetzter Terri-



**Abbildung 4**  
**Bestimmung der mittleren Überlebenszeit  $T_m$  in Abhängigkeit von der Lebensraumkapazität bzw. der Zahl der verfügbaren Territorien unter verschiedenen Umweltbedingungen.** Die Umweltbedingungen verschlechtern sich mit ansteigender mittlerer Winterlänge. Ein  $T_m$  von 2000 bedeutet eine 95%ige Überlebenswahrscheinlichkeit der Population in den nächsten 100 Jahren.



**Abbildung 5**  
**Vergleich zweier Populationsdynamiken (Punkte) und der pro Jahr erzeugten Abwanderer (Balken) unter unterschiedlichen Umweltbedingungen bei gleicher Lebensraumkapazität, d.h. verfügbarer Anzahl an Territorien.** Schwarz bedeutet normale Umweltbedingungen, weiß schlechte Umweltbedingungen.

torien am größten ist, die Zahl der Abwanderern ebenfalls abgesenkt ist. Es kommt somit zu einer sich selbst verstärkenden Erhöhung des Aussterberisikos der Gesamtpopulation.

Für Berchtesgaden lässt sich aufgrund der Modellergebnisse feststellen, dass die dortige Murmeltierpopulation, mit der ihr heute zur Verfügung stehenden Habitatfläche, nicht gefährdet ist. Die dortige Population besteht aus weit mehr als den 10 Territorien (vgl. Abb. 1; FREY-ROOS 1998), die benötigt werden, um das Aussterberisiko der Population in den nächsten 100 Jahren unterhalb von 5% zu halten (s. Abb. 4). Das Aussterberisiko könnte sich jedoch dramatisch erhöhen, wenn durch geändertes Management die Almwiesen der Sukzession überlassen werden und das potentielle Murmeltierhabitat sich nur noch auf Flächen oberhalb der Baumgrenze, d.h. auf höhere Lagen beschränkt. Für genauere Aussagen sind weitere Untersuchungen nötig, die aber mit dem vorgestellten Modell ohne weiteres durchgeführt werden können. Desweiteren bietet das Modell die Möglichkeit, Pläne für die Wiederansiedlung und Bejagung von Murmeltieren zu entwickeln, als auch mit geringfügigen Modifikationen evolutionäre Fragestellungen zu untersuchen (DORNDORF 1999).

### Zusammenfassung

Normalerweise bemüht man sich bei Modellen, die einer Populationsgefährdungsanalyse dienen sollen, diese möglichst einfach und überschaubar zu halten und auf existierende Modelle zurückzugreifen. Oft erlaubt aber die komplexe Biologie der betrachteten Art die Anwendung von Standardmodellen und -software nicht, so dass detailliertere Modelle entwickelt werden müssen – falls die hierfür erforderlichen Datengrundlage wenigstens teilweise vorhanden ist (vgl. STARFIELD 1997). Gestiegene Rechnerkapazitäten und verfeinerte Modellieretechniken wie individuen- und regelbasierte Ansätze und die Berücksichtigung räumlich-expliziter Strukturen erlauben den Einsatz solcher komplexen Modelle in der Populationsgefährdungsanalyse. Diese Modelle werden aber aufgrund ihrer Komplexität leicht unübersichtlich und man darf ihnen sicher nicht blind vertrauen. Nur wenn existierende Prüfungsprotokolle wie z.B. Sensitivitätsanalyse und verschiedene Validierungsverfahren sorgfältig angewendet werden, kann man, wie hier am Beispiel eines Murmeltiermodells veranschaulicht, zu glaubwürdigen Ergebnissen und insbesondere Risikoabschätzungen kommen.

## Literatur

- AKÇAKAYA, H. R. (1994):  
RAMAS/metapop: Viability analysis for stage structured metapopulations (Version 1.1).- Applied Biomathematics, Setauket, NY.
- ARNOLD, Walter (1986):  
Ökosoziozoologie des Alpenmurmeltiers (*Marmota marmota*, Linné 1758).- Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- (1990a):  
The evolution of marmot sociality: I Why disperse late?.- Behav. Ecol. Sociobiol., 27, 229-237.
- (1990b):  
The evolution of marmot sociality: II Costs and benefits of joint hibernation.- Behav. Ecol. Sociobiol., 27, 239-246.
- (1993a):  
Energetics of social hibernation.- Aus: CAREY, C., FLORANT, G.L., WUNDER, B.A. & B. HORWITZ (Hrsg.): Life in the Cold: Ecological, Physiological and Molecular Mechanisms.- Westview Press, Boulder, Colorado, 65-80.
- (1993b):  
Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation.- Verh. Dtsch. Zool. Ges. 86.2, 79-93.
- ARNOLD, Walter & Anja V. LICHTENSTEIN (1993):  
Ectoparasite load decrease the fitness of alpine marmots (*Marmota marmota*) but are not cost of sociality.- Behav. Ecol., 4, 36-39.
- ARNOLD, W. & J. DITTAMI (1997):  
Reproductive suppression in male alpine marmots.- Anim. Behav., 53, 53-66.
- BART, Jonathan (1995):  
Acceptance criteria for using individual-based models to make management decisions.- Ecological Applications, 5(2), 411-420.
- BROOK, B. W.; L. LIM, R. HARDEN & R. FRANKHAM (1997):  
Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Slater).- Biol. Conserv., 82, 119-128.
- BURGMAN, M. A.; S. FERSON & H. R. AKÇAKAYA (1993):  
Risk assessment in conservation biology.- Chapman and Hall, London.
- DORNDORF, Norbert (1999):  
Die Modellierung sozial lebender Tiere in fragmentierten Lebensräumen am Beispiel des Alpenmurmeltiers (*Marmota marmota*).- Dissertation, Philipps-Universität Marburg.
- FREY-ROOS, Fredy (1998):  
Geschlechtsspezifische Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*).- Dissertation, Philipps-Universität Marburg.
- GRIMM, Volker (1999):  
Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned, and what could we learn in the future? Ecological Modelling.
- (2000):  
Populationsgefährdungsanalyse (PVA): ein Überblick über Konzepte, Methoden und Anwendungsbereiche.- Laufener Seminarbeiträge 3/00: 67-77.
- HACKLÄNDER, K. (1997):  
Der Einfluss der Kondition, des Lebensalters und sozialer Faktoren auf die Fertilität beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*).- Diplomarbeit, Philipps-Universität Marburg.
- HAEFNER, J. W. (1996):  
Modeling biological systems: principles and applications.- Chapman & Hall, New York.
- HUSTON, M. A.; D. DEANGELIS & W. POST (1988):  
New computer models unify ecological theory.- BioScience, 38, 682-691.
- LACY, R. C.; K. A. HUGHES & P. S. MILLER (1995):  
VORTEX: A stochastic simulation of the extinction process. Version 7 user's manual.- IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN.
- LINDENMAYER, D. B.; M. A. BURGMAN, H. R. AKÇAKAYA, R. C. LACY & H. P. POSSINGHAM (1995):  
A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations.- Ecol. Model., 82, 161-174.
- STARFIELD, A. M. (1997):  
A pragmatic approach to modeling for wildlife management.- Journal of Wildlife Management, 61, 261-270.
- STEPHAN, Thomas (2000):  
Ein Simulationswerkzeug zur Populationsgefährdungsanalyse.- Laufener Seminarbeiträge 3/00: 79-84.
- UCHMANSKI, Janusz & Volker GRIMM (1996):  
Individual-based modelling in ecology: What makes the difference?.- Trends in Ecology and Evolution, 11, 437-441.
- WISSEL, Christian (1989):  
Theoretische Ökologie – Ein Einführung.- Springer, Berlin.
- WISSEL Christian; Thomas STEPHAN & Sören-Helge ZASCHKE (1994):  
Modelling extinction and survival of small populations. Aus: Remmert Hermann (Hrsg.): Minimum animal populations (Ecological studies; 106). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg; 67-103.

### Anschriften der Verfasser:

Norbert Dorndorf, Christian Wissel, Volker Grimm  
UFZ Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle  
Sektion Ökosystemanalyse  
Postfach 2  
D-04301 Leipzig

Walter Arnold, Fredy Frey-Roos  
Forschungsinstitut für  
Wildtierkunde und Ökologie  
Savoyenstrasse 1  
A-1160 Wien





## **Zum Titelbild:**

**Historische Darstellung des Waldrapps** (*Geronticus eremita*) aus GESNER (1669): Vollkommenes Vogel-Buch, 2. Aufl., unveränderter Nachdruck der Ausgabe von 1669; Hannover (Schlüter).  
(Foto: Dr. Walter Joswig, Aufnahme im Alpenzoo Innsbruck, 1994)

Der Waldrapp war im Mittelalter im Mittelmeergebiet weit verbreitet und kam auch in den Alpenländern, in Bayern und Baden-Württemberg vor. Eine Abkühlung des Klimas und die Verfolgung durch den Menschen wegen seines schmackhaften Fleisches führten jedoch bereits im siebzehnten Jahrhundert zum Aussterben der süddeutschen und alpinen Populationen. Im zwanzigsten Jahrhundert bewirkte vor allem der Einsatz von DDT und anderen Bioziden weitere Bestandsverluste. Nachdem 1989 auch die türkische Population erlosch, existieren heute nur noch drei kleine Bestände von insgesamt wenigen hundert Tieren in Marokko.

Mit Informationskampagnen in der Bevölkerung und strengen Schutzbestimmungen in den noch existierenden Habitaten wird seit 1992 versucht, diese hochgradig gefährdete Art vor dem endgültigen Aussterben zu bewahren. In Deutschland ist vor allem die Stiftung Europäisches Naturerbe, Radolfzell, an den Schutzmaßnahmen aktiv beteiligt.

## **Laufener Seminarbeiträge 3/00**

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3-931175-58-8

---

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

---

Schriftleitung und Redaktion: Dr. Notker Mallach (ANL, Ref. 12) in Zusammenarbeit mit Dr. Josef Heringer (ANL)  
Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Referenten verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen – auch auszugsweise – aus den Veröffentlichungen der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege sowie deren Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen der schriftlichen Genehmigung.

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Farbseiten: Hans Bleicher, Laufen

Druck und Bindung: .....

Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)