

## Modellierung der Populationsdynamik von Lachmöwen

Karin Johst und Roland Brandl

### Synopsis

Black-headed gulls (*Larus ridibundus*) breed in colonies. A study of the dynamics of breeding pairs in Bavaria shows tremendous fluctuations in the number of gulls in single colonies, but a logistic growth of total population size. In some cases environmental stochasticity generated local fluctuations, but in most cases the reason remained obscure. It was suspected that dispersal between the colonies may induce fluctuations even within constant environmental conditions. Up to now there is very little information about the exchange of individuals between colonies. Therefore we develop a model which incorporates different dispersal rules during the breeding season. By a kind of experimentation with the model we are able to derive a possible dispersal rule, which may generate fluctuations of local population sizes, even without environmental fluctuations.

*Modellierung, Populationsdynamik, Migration, Lachmöwe.*

*Modelling, population dynamics, migration, black-headed gull.*

### 1. Einleitung

Populationsökologie basierte bisher vor allem auf Untersuchungen lokaler Phänomene über kurze (<10 Jahre) Zeiträume (PIMM 1991). Die meisten dringenden Probleme in Naturschutz und Management von Populationen verlangen aber Entscheidungen mit Auswirkungen über längere Zeiträume und größere räumliche Einheiten. Zudem setzt sich in der Populationsökologie immer mehr die Erkenntnis durch, daß selbst für das Verständnis der lokalen Vorgänge eine Betrachtung größerer räumlicher Einheiten dringend erforderlich ist (BUCKLEY & DOWNER 1992, HASTINGS 1993, PIMM 1991). Dazu benötigt man Informationen über die Wechselwirkung der einzelnen lokalen Bestände, die aber aufgrund der oben genannten Forschungspraxis und prinzipiellen Erfassungsschwierigkeiten meist fehlen.

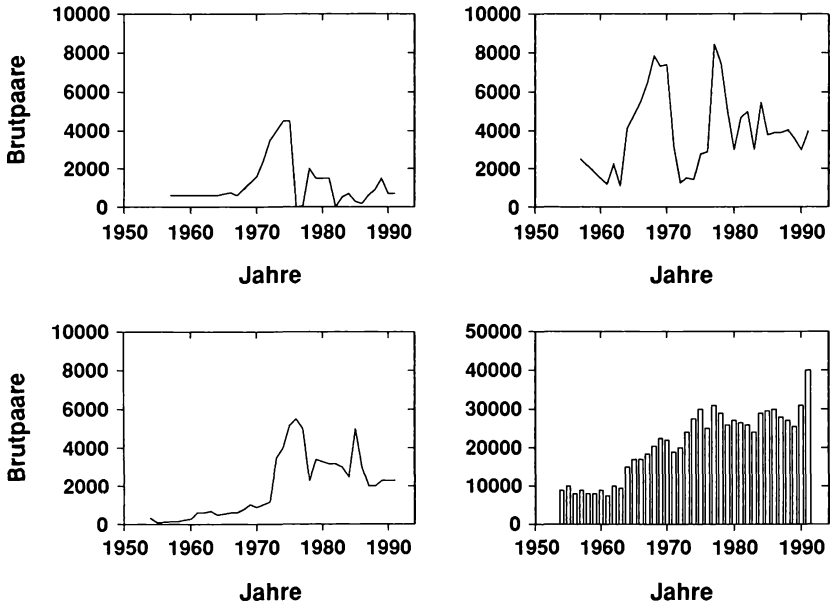
Einen Ausweg aus diesem Informationsdefizit bieten Modelle, die sowohl die lokale Bestandsdynamik als auch den Austausch von Individuen zwischen den lokalen Einheiten beschreiben. Durch das sukzessive Modellieren verschiedener denkbarer Mechanismen für den Austausch kann nun versucht werden, die Dynamik sowohl der lokalen Bestände als auch des Gesamtbestandes zu beschreiben. Dadurch wird es möglich, die Fülle an Denkmöglichkeiten auf diejenigen einzuschränken, die biologisch sinnvolle, den Erfahrungen der Feldarbeit entsprechende Beschreibungen erzeugen. Für künftige Feldforschungen wird damit außerdem eine effektive Planung für die Aufnahme wichtiger Daten zum Test der Hypothesen erleichtert.

Im folgenden beschreiben wir für die koloniebrütende Lachmöwe (*Larus ridibundus*) ein Modell, das durch die Kombination von lokalen Vorgängen mit Mechanismen für den Austausch von Individuen zwischen den lokalen Beständen eine Beschreibung sowohl der lokalen Bestände (Brutpaare je Kolonie) als auch des Gesamtbestandes (Summation über alle Kolonien) liefert. Die Motivation für unseren Modellansatz resultiert aus einem langfristigen Projekt zur Bestandsdynamik der Lachmöwe in Binnenland und Wattenmeer (GORKE & BRANDL 1986, BRANDL 1987, BRANDL & GORKE 1988, NELSON & BRANDL 1988, GORKE 1989, HEINZE 1992). Für Bayern konnte gezeigt werden, daß es für das Gesamtgebiet eine erhebliche Bestandssteigerung von etwa 10000 Brutpaaren Mitte der 50iger Jahre auf derzeit etwa 40000 Brutpaare gegeben hat. Gründe für diesen generell in Europa beobachtbaren Anstieg (ISENMANN & al. 1989) liegen in einer besseren Nahrungsversorgung in den Winterquartieren, aber auch in einer Zunahme der Nahrungsverfügbarkeit im Umfeld der Kolonie durch veränderte Wiesenbewirtschaftung (PFEIFER & BRANDL 1991).

Diese nahezu logistische Bestandssteigerung im Gesamtgebiet war aber nicht immer in den lokalen Beständen, d. h. den einzelnen Kolonien, beobachtbar. Vielmehr zeigten diese mitunter erhebliche Bestandsschwankungen (Abb. 1), die sich nicht immer durch ein verändertes Brutplatzangebot (etwa durch wechselnde Wasserstände) erklären ließen. Da die Bestandsdynamiken benachbarter Kolonien oft gegenläufig sind (BRANDL 1987), liegt der Verdacht nahe, daß diese Fluktuationen durch massiven Individuenaustausch zwischen den Kolonien zustande kommen, obwohl bekannt ist, daß Lachmöwen mehr oder minder kolonietreu sind (z. B. RITTER & FUCHS 1980, HEINZE 1992). Was aber motiviert die Lachmöwen, ihre angestammte Kolonie zu verlassen?

Erste Hinweise ergaben sich daraus, daß in einer gut untersuchten Kolonie mit steigender Zahl an Möwen während der Brutplatzbesetzung im Frühjahr die Anzahl tatsächlich brütender Möwen abnahm (BRANDL 1987). Da über die Mechanismen des Individuenaustausches wenig bekannt ist, war es unser Ziel, durch die Modellierung einzelner Szenarien für den Individuenaustausch dessen Folgen für die lokale Dynamik zu untersuchen. Den Austausch von Individuen zwischen den lokalen Beständen (Kolonien) während der Zeit der Brutplatzsuche bezeichnen wir als Migration.

Aus der Vielfalt der möglichen Migrationsstrategien untersuchen wir in unserem Modell den Einfluß von dichteunabhängiger Migration verschiedener Stärke und den Einfluß von dichteabhängiger Migration in verschiedenen funktionellen Formen auf die lokale Dynamik in den Kolonien. Dadurch können wir die Szenarien herausfinden, die unabhängig von den immer vorhandenen Umweltschwankungen (etwa im lokalen Brutplatzangebot) zu Bestandsschwankungen führen. Deshalb wird Umweltstochastik im Modell zunächst nicht berücksichtigt.



**Abb. 1:** Bestandsfluktuationen in drei Lachmöwenkolonien in Bayern und Wachstum der Gesamtpopulation in Bayern (Daten aus HEINZE 1992), oben: Craimoos-Weiher und Rußweiher-Gebiet, unten: Erlanger-Weihergebiet und Gesamtpopulation.

**Fig. 1:** Natural fluctuations in three colonies of black-headed gull in Bavaria and growth of total population of gulls in Bavaria (data from HEINZE 1992), top: Craimoos-Weiher and Rußweiher, bottom: Erlanger-Weiher and total population.

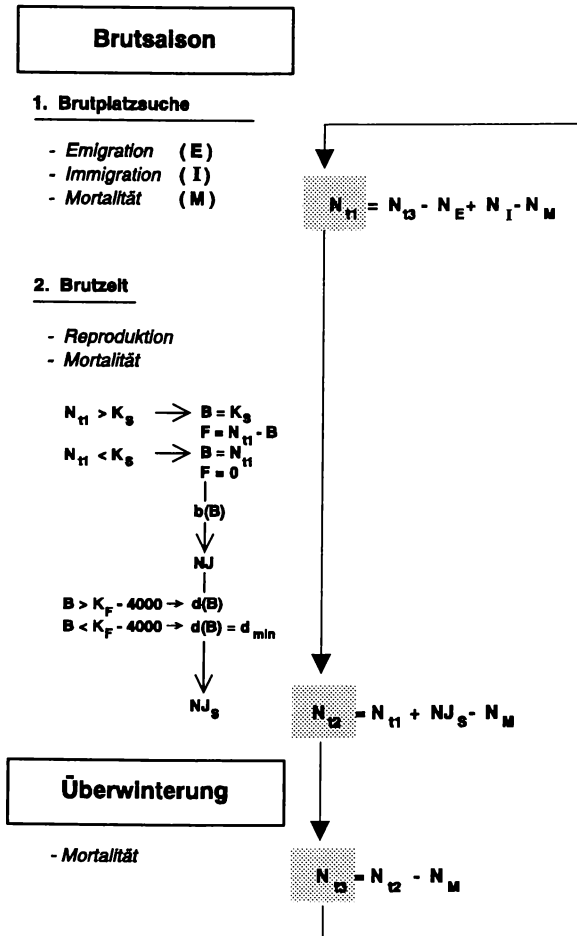
## 2. Modell

Unser Modellsystem besteht aus zehn Kolonien. Wir nehmen an, daß das System geschlossen ist, wobei eine Lockerung dieser Annahme keinen Einfluß auf die grundsätzlichen Ergebnisse hat. Abbildung 2 gibt einen schematisierten Einblick in das Modell, die Details sind im Anhang beschrieben.

Das jahreszeitliche Verhalten der Lachmöwen wird unterteilt in die Überwinterung und die Brutsaison, die in unserem Modell noch genauer aufgeschlüsselt werden muß: in eine Phase der Brutplatzsuche und in die eigentliche Brutzeit.

Da bekannt ist, daß die Individuen relativ kolonietreu sind, wenden sich in unserem Modell während der Brutplatzsuche die Lachmöwen zunächst ihrer Kolonie vom Vorjahr zu, um eventuell unter noch näher zu bestimmenden Umständen zu einer anderen Kolonie abzuwandern. Gleichzeitig können aber auch Lachmöwen, die andere Kolonien verlassen haben, in die betrachtete Kolonie einwandern. Nachdem die Brutplatzsuche abge-

geschlossen ist, beginnt die Brutzeit, in der die Lachmöwe ein Nest mit einem Vollgelege von drei Eiern anlegt, von denen je nach Bestandssituation ein bis zwei Kücken bis zum Ausfliegen überleben. In diesen beiden Zeitabschnitten sowie in der Überwinterungszeit sterben adulte Lachmöwen mit einer Wahrscheinlichkeit, die sich aus der mittleren Lebensdauer ergibt. Nach Ende der Brutzeit werden die Kolonien verlassen, und die Lachmöwen ziehen in die Winterquartiere.



**Abb. 2:** Schematisches Flußdiagramm zur mathematischen Beschreibung des Bestandes einer Kolonie im Verlaufe eines Jahres. Die Zahl von Lachmöwen (als Paarzahl) zu verschiedenen Zeiten innerhalb eines Jahres wird mit  $N_{11}$ ,  $N_{12}$  bzw.  $N_{13}$  bezeichnet, B ist die Anzahl von Brutpaaren in der Kolonie, F ist die Zahl nichtbrütender Lachmöwen. Die Kapazitätsgrenze  $K_S$  beeinflusst das Überleben von Gelegen und kleinen Nestlingen, so daß insgesamt NJ Nestlinge hervorgehen. Die Kapazitätsgrenze  $K_F$  führt dazu, daß statt NJ nur  $N_{J_s}$  Nestlinge ausfliegen können (ausführliche Erläuterungen siehe Anhang).

**Fig. 2:** Flow chart of our model to calculate the number of the breeding pairs in each colony during one year (for explanation see appendix). The number of gulls (as number of pairs) at different times is denoted as  $N_{11}$ ,  $N_{12}$ , and  $N_{13}$ . B is the number of breeding pairs in the colony, F is the number of non-breeding floaters. The capacity  $K_S$  affects the survival of clutches and young nestlings so that NJ nestlings result. The capacity  $K_F$  affects the mortality of these nestlings, so that only  $N_{J_s}$  nestlings fledge.

Das Populationswachstum jeder Kolonie wird durch zwei Kapazitäten bestimmt. Das ist zum einen der zur Verfügung stehende Brutraum in jeder Kolonie, im folgenden als  $K_S$  bezeichnet. Üblicherweise differieren die Kolonien in ihrem natürlichen Brutplatzangebot, so daß auch im Modell sehr unterschiedliche Brutplatzangebote der einzelnen Kolonien angenommen wurden. Wir haben hierfür entsprechend den natürlichen Vorkommen für unser System Werte zwischen 50 und 15000 Brutpaaren gewählt. Beim Erreichen von  $K_S$  befinden sich so viele Brutpaare in der Kolonie, daß sich die Möwen beim Brüten gegenseitig behindern bzw. kleinere Kücken durch aggressive Handlungen sterben.

Lachmöwen ernähren sich von Regenwürmern, die im Umfeld der Kolonie gesucht werden (BRANDL 1986, NELSON & BRANDL 1988). Dabei können sie sich nur bis zu 20 km von ihrem Nest zur Nahrungssuche entfernen, ansonsten wird die Energiebilanz der einzelnen Nahrungsflüge negativ (GORKE & BRANDL 1986, BRANDL & GORKE 1988). Es ist leicht einzusehen, daß sich aufgrund der gegebenen Nahrungszugänglichkeit im Umland einer Kolonie nur eine begrenzte Anzahl von Lachmöwen ernähren kann. Diese zweite Kapazitätsgrenze  $K_F$  spielt natürlich nur dann eine Rolle, wenn der verfügbare Brutraum  $K_S$  diese Kapazität  $K_F$  übersteigt. Aufgrund der in Bayern beobachteten maximalen Koloniegrößen setzen wir  $K_F$  auf 8000 Brutpaare fest. Bei Annäherung an  $K_F$  verhungern mit wachsender Wahrscheinlichkeit Junge aufgrund der limitierten Nahrungszugänglichkeit.

### **3. Ergebnisse und Diskussion**

Im folgenden wird davon ausgegangen, daß zu Beginn der Modellrechnungen eine Kolonie mit 1000 Brutpaaren besetzt war. Andere Anfangsbedingungen haben auf die hier dargestellten Schlußfolgerungen keinen Einfluß. Die Simulation folgender Szenarien sollte klären helfen, ob die beobachteten starken Schwankungen in den lokalen Beständen durch ein bestimmtes Migrationsverhalten ausgelöst werden könnten:

1. Die Migrationswahrscheinlichkeit ist unabhängig von der Belegungsdichte in der Kolonie.
2. Die Migrationswahrscheinlichkeit ist abhängig von der Belegungsdichte in der Kolonie.

Da bekannt ist, daß die Lachmöwen relativ kolonietreu sind, wurde mit sehr kleinen dichteunabhängigen Migrationswahrscheinlichkeiten begonnen, wobei sich aber für alle Kolonien nur ein logistisches Wachstum ergab. Auch bei Erhöhung der Migrationswahrscheinlichkeit zeigte sich in jedem Falle logistisches Wachstum der Einzelkolonien (siehe Abb. 3).

Deshalb wurden verschiedene Funktionen für die Dichteabhängigkeit der Migration modelliert. Einige Beispiele sind in Abbildung 4 dargestellt.

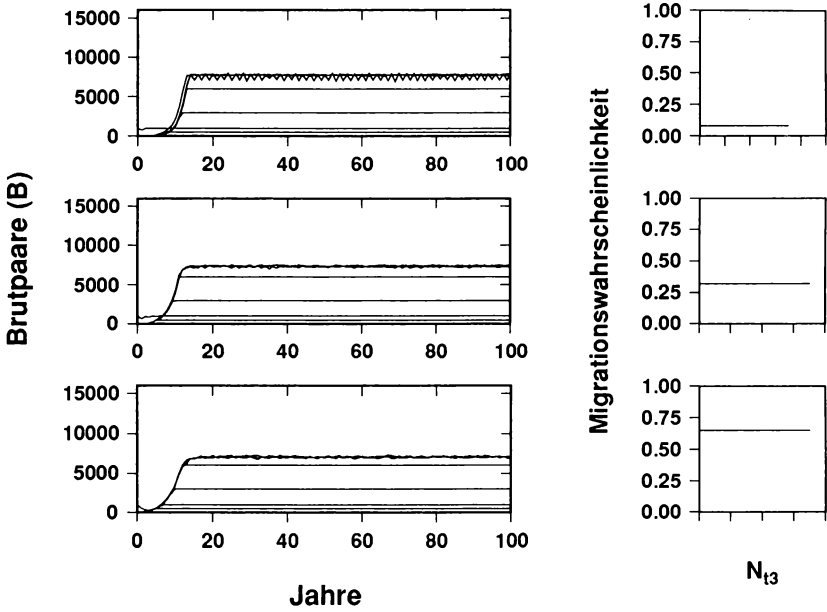
Starke Schwankungen in den einzelnen Kolonien ergaben sich nur unter der Annahme, daß die Lachmöwen erst dann ihre Kolonie verlassen, wenn die Anzahl der brutwilligen Paare Werte nahe der Kapazität  $K_S$  erreicht (vgl. PULLIAM 1988). Die mathematische Beschreibung eines solchen Migrationsverhaltens durch eine Stufenfunktion, d. h. ein plötzliches Umschalten des Migrationsverhaltens bei  $K_S$ , stellt dabei eine sehr vereinfachte Näherung dar. Weitere Modellrechnungen zeigten, daß eine relativ sprunghafte Steigerung der Migrationswahrscheinlichkeit in einem Bereich um  $K_S$  ausreicht, um Schwankungen zu erzeugen, falls die Steigerung ausreichend hoch ist. Dann setzen die Schwankungen schon bei Werten unterhalb  $K_S$  ein und sind nicht so regelmäßig. Bezieht man zusätzlich Umweltschwankungen bezüglich der Größe des Brutraumes bzw. der Nahrungszugänglichkeit in die Rechnungen mit ein, dann sind die Schwankungen noch ungleichförmiger und qualitativ gut mit Felddaten vergleichbar.

Die Gesamtpopulation wächst trotz der starken lokalen Schwankungen jedoch logistisch.

Ist der Anstieg der Migrationswahrscheinlichkeit um  $K_S$  nicht ausreichend stark, dann schwanken nur kleinere oder mittelgroße Kolonien (vgl. Abb. 4-Mitte mit Abb. 4-unten). Für das vorliegende Modellsystem beträgt die notwendige Steigerung etwa 50 Prozent, damit auch die größten, sich im System befindenden Kolonien Bestandsschwankungen zeigen. Dieser Zahlenwert hängt natürlich von den Eigenschaften des Systems ab (Anzahl und Größe der Kolonien, Geschlossenheit, Stärke der Schwankungen im Brutplatzangebot, Reproduktionserfolg).

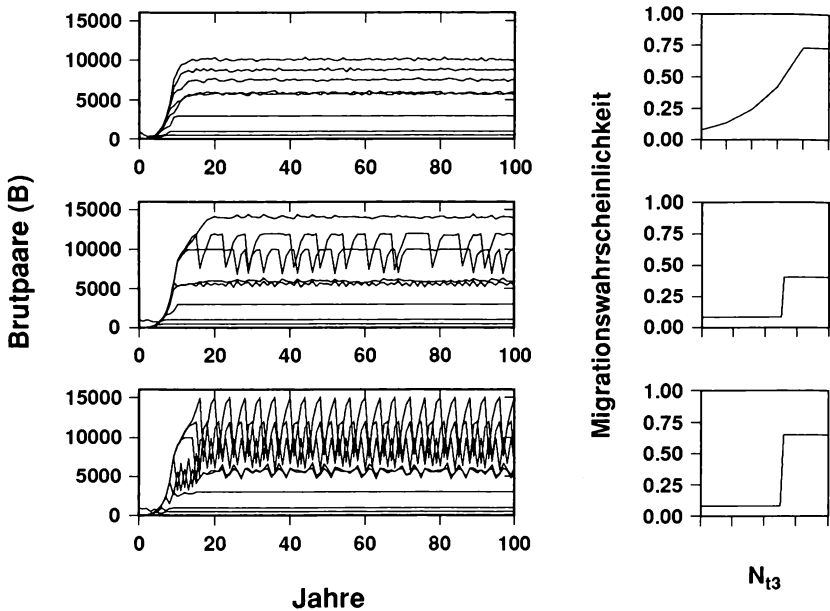
Um zu klären, ob eine dichteabhängige Migration in Form einer näherungsweise Stufenfunktion die einzige Voraussetzung für das Entstehen von Schwankungen ist, die nicht von Umweltschwankungen verursacht werden, wurde eine Reihe von Parametern variiert. Starken Einfluß hatte die Wahl der Koloniegrößen  $K_S$  in Relation zu  $K_F$ . Hier sind drei verschiedene Szenarien denkbar:

1. Alle Kolonien haben ein  $K_S$  kleiner als  $K_F$
2. Alle Kolonien haben ein  $K_S$  größer als  $K_F$
3. Es treten Koloniegrößen mit einem Brutplatzangebot  $K_S$  größer und kleiner als  $K_F$  auf.



**Abb. 3:** Anzahl der Brutpaare in den einzelnen Kolonien unseres Modellsystems pro Jahr bei dichteunabhängiger Migration. Die außenstehenden Graphiken zeigen die Stärke der Migration relativ zur Belegungsdichte der Kolonie. Die Migrationswahrscheinlichkeit ist unabhängig von der Anzahl brutwilliger Paare ( $N_{13}$ ) und nimmt von oben nach unten zu. Es zeigt sich in allen Fällen logistisches Wachstum.

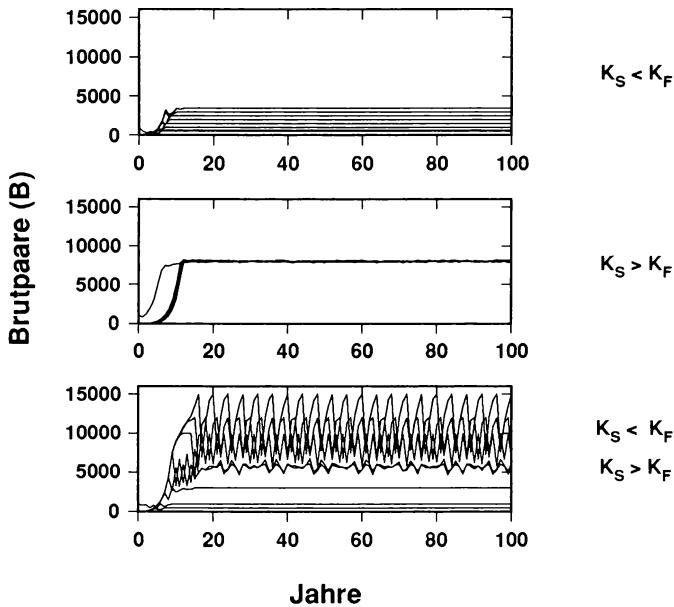
**Fig. 3:** Modelled dynamics of breeding pairs in the different colonies assuming density-independent migration. The outssets show dispersal in relation to local population size. It is independent of the number of potential breeding pairs ( $N_{13}$ ) in the colony, and increases from top to bottom.



**Abb. 4:** Anzahl der Brutpaare in den einzelnen Kolonien unseres Modellsystems pro Jahr bei dichteabhängiger Migration. Die außenstehenden Graphiken zeigen verschiedene funktionelle Abhängigkeiten der Migrationswahrscheinlichkeit von der Anzahl brutwilliger Paare ( $N_{13}$ ). Im oberen Bild ist eine exponentielle Abhängigkeit angenommen, wobei nach Erreichen von  $K_S$  die Migrationswahrscheinlichkeit konstant bleibt. Das mittlere und untere Bild zeigen eine stufenförmige Abhängigkeit, d. h. die Lachmöwen entschließen sich erst dann zu einem Koloniewechsel, wenn die zur Verfügung stehenden Brutplätze ( $K_S$ ) auf der Kolonie nicht mehr ausreichen. Die Lage der Stufenfunktion wechselt dabei von Kolonie zu Kolonie entsprechend ihrem jeweiligen Brutplatzangebot ( $K_S$ ). Die Höhe der Stufe spielt für das Auftreten von Schwankungen in den einzelnen Kolonien eine wichtige Rolle. Das wird durch einen Vergleich zwischen dem mittleren und dem unteren Bild deutlich.

**Fig. 4:** Modelled dynamics of the breeding pairs in the different colonies assuming density-dependent migration. The outlets show different functions of dispersal in relation to the number of potential breeding pairs in the colony ( $N_{13}$ ). The first panel shows an exponential function of dispersal remaining constant after reaching  $K_S$ . The second and third panel show a step function. Gulls leave their colony only, if the available nest sites are in short supply. The position of the step function differs from colony to colony corresponding to the available nest sites  $K_S$ . It can be seen that the height of the step is important for the appearance of oscillations in all colonies.

Die Modellierung dieser Szenarien zeigte, daß Schwankungen in der Anzahl der Brutpaare - immer eine dichteabhängige Migration in Form einer näherungsweise Stufenfunktion vorausgesetzt - nur dann auftraten, wenn sich trotz unterschiedlicher Gesamtkapazitäten sowohl große als auch kleine Kolonien im Modellsystem befanden (Szenarium 3). Szenarium 2 führte zu logistischem Wachstum aller Kolonien nach  $K_F$ , Szenarium 1 ergab logistisches Wachstum aller Kolonien gegen ihr jeweiliges  $K_S$  (siehe Abb. 5).



**Abb. 5:** Einfluß der Unterschiede im Brutplatzangebot der einzelnen Kolonien auf das Entstehen von Bestandsfluktuationen im betrachteten Modellsystem. Für alle drei Szenarien wird eine dichteabhängige Migrationswahrscheinlichkeit in Form einer Stufenfunktion vorausgesetzt wie in Abbildung 4 unten. Wenn die Kolonien hinsichtlich ihres Brutplatzangebotes  $K_S$  alle sehr klein bzw. alle sehr groß gegenüber der Kapazität der Nahrungsressource  $K_F$  sind, dann wachsen die lokalen Bestände logistisch. Nur wenn im Gesamtsystem sowohl große Kolonien ( $K_S < K_F$ ) als auch kleine Kolonien ( $K_S > K_F$ ) existieren, können starke Schwankungen auftreten.

**Fig. 5:** Effect of the differences in the availability of nest sites at the colonies on the dynamics of our model system. A density-dependent migration probability in form of a step function as in Fig. 4-bottom is assumed. If the available nest sites ( $K_S$ ) of all colonies are smaller or greater than the capacity of food supply ( $K_F$ ) local populations grow logistically. Large fluctuations appear if in the system both, large colonies ( $K_S > K_F$ ) and small colonies ( $K_S < K_F$ ), exist.

Hinter diesen Ergebnissen steht ein Mechanismus der Besiedlung und des Wachstums der großen Kolonien ( $K_S > K_F$ ), der darauf beruht, daß diese Kolonien die Kapazitätsgrenze  $K_F$  nur dann überwinden und ihre Kapazität  $K_S$  erreichen können, wenn sie Immigranten aus den kleineren Kolonien, die dort keinen Brutplatz mehr finden, aufnehmen oder, falls ein offenes System angenommen wird, Lachmöwen von außen zuwandern. Fehlen ausreichend Immigranten oder ist die Migrationswahrscheinlichkeit auch weit unterhalb von  $K_S$  stark, wachsen sie logistisch gegen  $K_F$ .

#### 4. Schlußfolgerungen

Zur Modellierung der Populationsdynamik wurde ein Simulationsmodell entwickelt, welches es erlaubt, verschiedene Szenarien der Wechselwirkung zwischen den einzelnen Kolonien zu untersuchen. Ziel der Rechnungen war es, Auswirkungen des Individuenaustausches auf die lokale und globale Bestandsdynamik zu untersuchen und im qualitativen Vergleich mit Freilandbefunden Rückschlüsse auf die Art der Wechselwirkungen zu ziehen. Dazu wurden sowohl dichteunabhängiges als auch dichteabhängiges Migrationsverhalten getestet. Es zeigte sich, daß im wesentlichen zwei Bedingungen erfüllt sein müssen, damit in einem Modellsystem ohne Umweltfluktuationen starke Schwankungen der Bestände in den Kolonien entstehen können und deren ansonsten logistisches Wachstum stören.

1. Die Lachmöwe wechselt nur dann ihre Kolonie, wenn das Brutplatzangebot nicht ausreicht.
2. Im System müssen hinsichtlich des Brutplatzangebotes sowohl kleine als auch große Kolonien vorhanden sein.

Während die erste Bedingung eine Forderung an das Migrationsverhalten darstellt, d. h. an die im Verhalten begründete Kopplung innerhalb des Gesamtsystems, bezieht sich die zweite Bedingung auf eine (geographische) Eigenschaft des Gesamtsystems selbst. Unsere Modellrechnungen sind damit ein Beispiel dafür, daß für einige Tierarten eine biologisch sinnvolle Interpretation lokaler Bestandstrends ohne Kenntnis der großräumigen Zusammenhänge sowie geographischen Gegebenheiten unmöglich ist (vgl. WIENS 1989). Bedenkt man, daß Felddaten immer nur für einen begrenzten Zeitraum verfügbar sind, so können sich demzufolge in isoliert betrachteten Zeitreihen für einzelne Kolonien konstante Brutpaarzahlen, Zunahmetrends oder Abnahmen ergeben, die häufig mit gewissen Veränderungen im Umfeld der Kolonie in Zusammenhang gebracht werden. Wie unsere Modellrechnungen zeigen, muß dieser Schluß nicht richtig sein.

Die Bezugnahme auf das Gesamtsystem ermöglicht es, sowohl die Wechselwirkungen zwischen lokal unterschiedlichen Gruppen durch Individuenaustausch zu berücksichtigen als auch Eigenschaften der Gesamtsystems (Metapopulation) wie räumliche Anordnung oder qualitative und quantitative Unterschiede der lokalen Einheiten einzubeziehen. Gerade bestimmte Eigenschaften des Gesamtsystems erwiesen sich in unseren Rechnungen als grundlegend für die Beurteilung der Ergebnisse. Im Gegensatz dazu vernachlässigen Modelle zur Beschreibung von Metapopulationen jedoch oft die lokale Dynamik und geographische und biologische Gegebenheiten des Gesamtsystems. Unsere Modellstudie zeigt, daß ein solches Vorgehen zu verzerrten Aussagen über reale Systeme führen kann.

Die Schwankungen werden in unserem Modell nur durch ein sehr spezielles Migrationsverhalten sowie durch starke Unterschiede im Brutplatzangebot der einzelnen Kolonien erzeugt. Während die Verteilung des Brutplatzangebotes aus Felduntersuchungen gut begründbar ist (HEINZE 1992), fehlen Hinweise auf die Steuerung des Migrationsverhaltens völlig. In einem nächsten Schritt muß nun geprüft werden, ob das von uns postulierte Verhalten bei der Lachmöwe überhaupt nachzuweisen ist. Theoretische Ansätze und Feldarbeit können sich so sinnvoll ergänzen.

## Literatur

- BUCKLEY, P. A. & R. DOWNER, 1992: Modelling metapopulation dynamics for single species of seabirds. - In: MCCULLOUGH, D. R. & R. BARRET, (ed.): Wildlife 2001: Populations. - Elsevier Applied Science: 563-585.
- BRANDL, R., 1987: Warum brüten einige Vogelarten in Kolonien? - Beziehungen zwischen Koloniegröße, Nahrungsressource und Verhalten am Beispiel der Lachmöwe. - Verh. Orn. Ges. Bayern 24: 347-410.
- BRANDL, R. & M. GORKE, 1988: How to live in colonies: foraging range and patterns of density around a colony of black-headed gulls *Larus ridibundus* in relation to the gull's energy budget. - Ornis Scandinavia 19: 305-308
- GORKE, M. & R. BRANDL, 1986: How to live in colonies: spatial foraging strategies of the Black-headed Gull. - Oecologia 70: 288-290.
- GORKE, M., 1989: Die Lachmöwe (*Larus ridibundus*) in Wattenmeer und Binnenland. - Diss. Univ. Bayreuth: 109 S.
- HASTINGS, A., 1993: Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. - Ecology 74 (5): 1362-1372.
- HEINZE, G., 1992: Die Bestandsentwicklung der Lachmöwe (*Larus ridibundus*) in Bayern von 1959-1991. - Dipl. Arbeit, Univ. Bayreuth: 106 S.
- ISENMANN, P., LEBRETON, J. D. & R. BRANDL, 1989: The Black-headed Gull in Europe. - Acta XX Cong. Intern. Orn.: 2384-2389.
- NELSON, I. & R. BRANDL, 1988: Utilization of different diets by hand-reared Black-headed Gull nestlings (*Larus ridibundus*). - Zool. Anz. 220 (5/6): 291-299.
- PFEIFER, R. & R. BRANDL, 1991: Der Einfluß des Wiesenmahdtermins auf die Vogelwelt. - Orn. Anz. 30: 159-171.
- PIMM, S. L., 1991: The Balance of Nature? - Univ. Chicago Press, Chicago and London: 434 S.
- PRESS, W. H., FLANNERY, B. P., TEUKOLSKY, S. A. & W. T. VETTERLING, 1989: Numerical Recipes. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PULLIAM, H. R., 1988: Sources, sinks, and population regulation. - American Naturalist 132: 652-661.
- RITTER, M. & E. FUCHS, 1980: Das Zugverhalten der Lachmöwe *Larus ridibundus* nach schweizerischen Ringfunden. - Der Ornithologische Beobachter 77: 219-229.
- WIENS, J. A., 1989: The Ecology of Bird Communities. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.



# Anhang: Beschreibung des Modells

## 1. Eigenschaften des Gesamtsystems

Unser Modellsystem besteht aus zehn Kolonien. Diese werden zum einen durch ihre Kapazität  $K_S$  (Brutplatzangebot) charakterisiert, für die entsprechend den natürlichen Vorkommen Werte zwischen 50 und 15000 Brutpaaren gewählt wurden. Die Kapazität  $K_F$ , die sich aus der begrenzten Nahrungszugänglichkeit ergibt, wurde aufgrund von Freilandbeobachtungen auf maximal etwa 8000 Brutpaare geschätzt.

Wir beginnen unsere Rechnungen mit 1000 Brutpaaren auf einer Kolonie mit  $K_S = 1000$ , alle anderen sind zum Anfangszeitpunkt unbesetzt. Weiterhin nehmen wir unser Gesamtsystem als geschlossen an, d. h. keine Individuen verlassen das System bzw. kommen von außerhalb in das System hinein. Diese Annahmen haben keinen Einfluß auf die dargestellten Schlußfolgerungen.

Im Modell tauchen an einigen Stellen Wahrscheinlichkeiten auf. Die Berechnung entsprechender Individuenzahlen erfolgte dann mittels einer Binomialverteilung (PRESS & al. 1989).

## 2. Saisonale Struktur

Die Zeit eines Jahres wurde in eine Brutsaison und die Überwinterung ( $t_3$ ) aufgeteilt. Da der Austausch von Individuen zwischen den einzelnen Kolonien zeitlich begrenzt ist, wurde die Brutsaison in eine Zeit der Brutplatzsuche ( $t_1$ ) und in die eigentliche Brutzeit ( $t_2$ ) unterteilt.

## 3. Migration, Reproduktion und Mortalität

Jede Kolonie wird durch eine Anzahl  $N_{I3}$  Lachmöwenpaare charakterisiert, die von den Überwinterungsgebieten zunächst in diese Kolonie zurückkehren (siehe Abbildung 2, auf eine Indizierung der einzelnen Jahre und Kolonien wurde der besseren Übersichtlichkeit wegen verzichtet).

Während der Brutplatzsuche entschließen sich insgesamt  $N_E$  Lachmöwen mit einer Wahrscheinlichkeit  $m(N_{I3})$ , die von Szenarium zu Szenarium differiert, die Kolonie zu verlassen. Diese Anzahl wird durch Summation über die Emigranten zu den einzelnen Zielkolonien berechnet, wobei alle Zielkolonien als gleichwahrscheinlich angenommen werden. Aus der Anzahl der Immigranten von jeder Kolonie in eine bestimmte Zielkolonie kann die Gesamtzahl der Immigranten  $N_I$  je Kolonie berechnet werden. Eine Anzahl  $N_M$  adulter Lachmöwen stirbt in jedem der drei Zeitabschnitte mit gleicher Wahrscheinlichkeit, so daß sich eine mittlere Lebensdauer von etwa 4 Jahren ergibt. Eine Dichteabhängigkeit der Sterblichkeit wird im Modell nur bei Nestlingen angenommen.

Nach Abschluß der Brutplatzsuche wollen deshalb in der betrachteten Kolonie  $N_{I1}$  Möwen brüten. Der erste Schritt im Reproduktionsgeschehen während der Brutsaison wird durch die Wahrscheinlichkeit  $b_{\max} = 0,9$  beschrieben, ein Nest mit Vollgelege (drei Eier) zu erstellen. Die Anzahl der letztlich überlebenden Jungen hängt davon ab, ob die Kapazitäten  $K_S$  und  $K_F$  wirksam werden, d. h. wieviele Lachmöwen in der Kolonie brüten wollen.

Die Kapazität  $K_S$  begrenzt zum einen die Anzahl der Brutpaare  $B$  in jeder Kolonie ( $B \leq K_S$ ), so daß unter Umständen eine Anzahl  $F$  von Lachmöwen keinen Brutplatz findet. Zum anderen sinkt der Bruterfolg durch Verlust von Eiern und kleinen Jungtieren mit wachsender Belegungsdichte aufgrund aggressiver Handlungen, wenn sich die Brutpaarzahl der Kapazitätsgrenze  $K_S$  nähert. Mathematisch beschreiben wir dies vereinfacht durch eine exponentielle Abnahme der Wahrscheinlichkeit  $b(B)$  von  $b_{\max}$  auf 0,6, wenn die Zahl der Brutpaare ( $B$ ) 90% der Kapazitätsgrenze  $K_S$  erreicht. Sobald die Nestlinge ein bestimmtes Alter überschritten haben, spielen eventuelle Übergriffe der Nachbarn keine so große Rolle mehr, und Junge sterben nur mit einer kleinen Wahrscheinlichkeit  $d_{\min} = 0,2$ , so daß sich in günstigen Situationen ein Bruterfolg von etwa zwei Jungvögeln pro Nest ergibt.

Mit Annäherung an  $K_F = 8000$  BP wird jedoch die intraspezifische Konkurrenz wegen der begrenzten Nahrungszugänglichkeit zunehmen und damit die Nestlingsmortalität größer. Das wird im Modell durch einen Bereich von 4000 BP beschrieben, in dem die Mortalität der Jungen linear von üblicherweise 0,2 auf 0,8 ansteigt und dann für  $B > K_F$  konstant bleibt. Statt  $N_I$  überleben deshalb letztlich nur noch  $N_{J_S}$  Junge die Brutsaison. Insgesamt verlassen damit  $N_{I2}$  Lachmöwen die Kolonie. Nach Abzug der Wintermortalität ergibt sich aus dieser Zahl die Anzahl der Möwen  $N_{I3}$ , die im folgenden Jahr zunächst in die betrachtete Kolonie zurückkehren wollen.

**Adresse**

Karin Johst, Roland Brandl, Umweltforschungszentrum Leipzig/Halle, Sektion Ökosystemanalyse,  
Permoserstr. 15, D-04318 Leipzig.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23\\_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Brandl Roland, Johst Karin

Artikel/Article: [Modellierung der Populationsdynamik von Lachmöwen  
329-338](#)