

Ein Modell zur Abschätzung des Auslöschungsrisikos von *Alectoris graeca* im Nationalpark Berchtesgaden

Thomas Stephan, Ulrich Brendel und Christian Wissel

Synopsis

A stochastic simulation model for the rock partridge *Alectoris graeca* population in the National Park of Berchtesgaden is developed. As no exact life table data are available, different scenarios of data are included into our model. A first risk analysis is performed by the usual method of calculating the expected mean lifetime of the population. It shows that permanent survival of rock partridge in the research area cannot be guaranteed for the future. In order to obtain a better understanding of the effects of a possible immigration, which might originate from the area of the »Hohen Tauern«, a second risk analysis is performed: We determine the »probability of presence«, i.e. the probability that the population is present at a certain time. This quantity is more suitable to detect the effects of immigration because recolonizations which may happen after the population has gone extinct are taken into account. We find that the probability of presence is remarkably enhanced even at relatively low immigration rates. Thus immigration can play a decisive role for non-permanent survival of rock partridge in our research area.

Steinhuhn, Modell, stochastisch, Simulation, Extinktion, Territorien, Umweltrauschen, Immigration

rock partridge, model, stochastic, simulation, extinction, territories, environmental noise, immigration

1. Einleitung

In den letzten Jahren sind zahlreiche Modelle entwickelt worden, die sich sowohl auf allgemeiner Basis (GOODMAN 1987, WISSEL & STÖCKER 1991, GABRIEL & BÜRGER 1992, LANDE 1993, STEPHAN & WISSEL 1994, FRANK & WISSEL 1994, DRECHSLER & WISSEL 1994) als auch anhand konkreter Fallstudien (LANDE 1988, REED & al. 1988, STELTER & al. 1994, VERBOOM & al. 1991, HILDENBRANDT & al. 1995) mit den Überlebenschancen von Populationen auseinandersetzen. Sinn und Zweck des Modellierens liegt bei den allgemeinen Modellen in der Regel auf der Beantwortung prinzipieller Fragen, auf der Aufdeckung von Faktoren und Mechanismen, die zur Auslöschung einer Population

führen können sowie im Darlegen allgemeiner Trends. Die konkreten Fallstudien orientieren sich an den jeweils zur Verfügung stehenden Daten, mit deren Hilfe das Auslöschungsrisiko für den jeweils vorliegenden Fall abgeschätzt werden soll. Hierbei tritt oft die Schwierigkeit auf, daß nicht alle Daten verfügbar und die verfügbaren Daten mit großen Unsicherheiten belastet sind. Um diese Probleme, die auch in unserem Fall nicht ausbleiben, in den Griff zu bekommen, entwickeln wir verschiedene Szenarien. Diese decken das gesamte realistische Spektrum möglicher Lebensdaten ab.

Die von uns untersuchte Population lebt in einer Höhe von ca. 1600 m auf der »Reiteralpe«, einem Gebirgstock in den Berchtesgadener Alpen. 1993 konnten dort Steinhühner nachgewiesen werden. Das Verbreitungsgebiet der Art reicht vom Balkan (Griechenland, SW-Bulgarien) über Ex-Jugoslawien, Österreich und die Schweiz bis in die französisch-italienischen Westalpen. Ferner gibt es Steinhühner im Apennin und auf Sizilien. Unser Untersuchungsgebiet befindet sich demnach am nördlichen Rand des Verbreitungsgebietes der Art.

Das Simulationsmodell, welches wir für die Steinhuhnpopulation erstellen, wird auf verschiedene Weisen analysiert. Zunächst werden die verschiedenen Szenarien daraufhin getestet, ob sie das (abgeschwächte) Kriterium von SHAFFER (1981) für eine »minimum viable population« erfüllen. Überlebt die Population mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% die nächsten 100 Jahre? Hierzu ist eine mittlere Lebensdauer von $100 / (1 - 0.99) = 10000$ Jahren erforderlich (WISSEL & al. 1994). Bestimmungen von mittleren Lebensdauern machen also den ersten Teil unserer Analyse aus. Wir werden sehen, daß die Ergebnisse es nahelegen, sich im folgenden mit den Auswirkungen von Immigration zu beschäftigen. Daher wird im zweiten Teil mit der Präsenzwahrscheinlichkeit eine neue Größe eingeführt, welche die Konsequenzen von Immigration besser erfaßt als die auf ununterbrochenes Überleben der Population fixierte mittlere Lebensdauer.

2. Biologische Voraussetzungen

Das Modell beschreibt die zeitliche Entwicklung des Steinhuhnbestandes. Es werden Zeitschritte von

einem Jahr Dauer gewählt. Die sich in jedem Jahr wiederholenden wesentlichen ökologischen Vorgänge, die in solch einem Zeitschritt integriert sind, sollen im folgenden benannt werden:

Während des Winters leben Steinhühner in Gruppen (Ketten), nach deren Auflösung (etwa ab Ende März) sich die Paare auf die Territorien des Brutgebietes verteilen (HAFNER 1988). Die Tiere sind monogam, gelegentliche Polygynie ist aufgrund von Beobachtungen am nah verwandten Chukarhuhn (*Alectoris chukar*) nicht auszuschließen (GLUTZ & al. 1973). Zur Brutzeit, deren Beginn in den Alpen nicht vor Anfang Juni anzusetzen ist (HAFNER 1988), sind die Hennen der Gefahr ausgesetzt., während der sog. *Legestarre* von einem Räuber (Fuchs, Marder, Steinadler u.a) geschlagen zu werden.

Frish geschlüpfte Jungtiere sind besonders in den ersten zwei Lebenswochen gefährdet. Verluste aufgrund schlechter Witterungsverhältnisse können hier bei 90% oder noch höher liegen. Für adulte Tiere ist die Sterblichkeit während des Sommers gering und praktisch witterungsunabhängig. Die Wintersterblichkeit ist wegen möglichen Futterman-gels sowie aufgrund des dann wesentlich höheren Räuberdrucks erheblich bedeutsamer. Zur Winterzeit unterscheiden sich die Jungtiere, die gegen Ende Oktober das Adultgewicht erreichen (GLUTZ et al. 1973), in physiologischer Hinsicht kaum noch von den Adulten, so daß die Winter-Sterberaten für Jung- und Alttiere etwa gleich groß sein dürften.

Erwähnenswert ist außerdem das Geschlechter-verhältnis, das bei Küken noch 1:1 beträgt und sich bei adulten Tieren auf 1.5:1 zugunsten der Hähne ver-schiebt. Die zusätzliche Gefährdung der Hennen während der Legestarre allein kann das Ausmaß dieser Verschiebung nicht erklären. Es gibt weitere Risiken, welche zu einer höheren Hennensterblichkeit führen, wie z.B. die Beschäftigung mit der Aufzucht der Küken.

3. Das Modell

Das Modell arbeitet mit zwei Altersklassen, Küken und adulten Tieren. Die Zahlen männlicher und weiblicher Individuen werden für beide Klassen ermittelt. Für die Modellierung der Kükenzahlen benötigt man zunächst die Zahl der Brutpaare inner-halb des Habitats, die zu Beginn einer Simulation in der Regel auf den Wert der Kapazität, d.h. der Zahl der Territorien gesetzt wird. Jedem Brutpaar wird ein Eigelege zugeordnet, dessen Größe zwischen 9 und 14 Eiern variieren kann. Wir haben uns hierbei an Daten aus dem Wallis orientiert. 13 Gelege enthiel-ten dort zwischen 9 und 14, im Durchschnitt 10.6 Eier (GLUTZ & al. 1973). Auf dieser Grundlage wird im Modell ein Wert *G* für die Gelegegröße mit der Wahrscheinlichkeit *P_G* ausgewählt (siehe Tab. 1).

Tabelle 1
Wahrscheinlichkeiten PG für die Größe G von Eigelegen.
Die Werte orientieren sich an Daten aus GLUTZ & al. 1973.
Die durchschnittliche Gelegegröße beträgt 10.6.
Table 1
Probabilities PG for sizes G of egg clusters. Values according to GLUTZ & al. 1973. Medium cluster size is 10.6.

<i>G</i>	9	10	11	12	13	14
<i>P_G</i>	0.4	0.15	0.15	0.15	0.075	0.075

Die Schlupfrate beträgt 0.95, denn es werden im Mittel 5% aller Hennen während der Legestarre Opfer von Räubern. Im Simulationsmodell wird da-her jedes Gelege mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.05 zerstört.

Aus den verbleibenden Eiern schlüpfen männli-che und weibliche Küken im Verhältnis 1:1. Wie bereits oben erwähnt, stellen die ersten 14 Lebenstage eine erste entscheidende Hürde dar. Über viele Jahre hinweg verfolgt, beträgt der Mittelwert der Überlebenswahrscheinlichkeit während dieser zwei Wochen etwa 0.45. In einem bestimmten Jahr kann die zugrundegelegte Überlebensrate jedoch erheblich davon abweichen. So kann sie bei schlech-ten Umweltbedingungen z.B. bei 0.1 liegen, bei guten Bedingungen ist auch eine Rate von 0.7 mög-lich. Da Einzelheiten zu diesen Abweichungen nicht bekannt sind, werden drei Szenarien S1, S2 und S3 entwickelt. Innerhalb dieser Szenarien sollte die Rea-lität zu finden sein. Unsere optimistische Schätzung S1 beschreibt eine relativ enge Verteilung der in einem bestimmten Jahr vorliegenden Überlebensrate um den bei allen drei Szenarien zugrundegelegten Mittelwert 0.45, d.h. hier sind extrem niedrige Raten wie 0.1 und hohe Raten wie 0.7 ziemlich unwahr-scheinlich. S2 gibt eine Wahrscheinlichkeitsvertei-lung mittlerer Breite an, und S3 (pessimistische Schätzung) liefert eine Verteilung, bei der sowohl extrem geringe als auch extrem hohe Überlebensra-ten im Laufe der Jahre verhältnismäßig häufig vor-kommen. Im Sprachgebrauch der Theoretischen Öko-logie beschreibt S1 geringes, S2 mittleres und S3 star-kes Umweltrauschen. Der Begriff *Umweltrauschen* steht hierbei nicht für eine konkrete Modellierung etwa von Witterungsschwankungen, sondern für die Modellierung der *Auswirkungen* von Umwelt-schwankungen auf die untersuchte Population. Diese Auswirkungen werden durch die Überlebenswahr-scheinlichkeiten wiedergegeben. Das Spektrum mög-licher Überlebenswahrscheinlichkeiten wird durch sieben diskrete Werte *u_K* = 0.1, 0.2, ..., 0.7 abge-deckt. Abb. 1 (links) zeigt für die Szenarien S1 – S3 die Wahrscheinlichkeit *W_K*, mit der jede dieser »zu-lässigen« Überlebenswahrscheinlichkeiten auftritt.

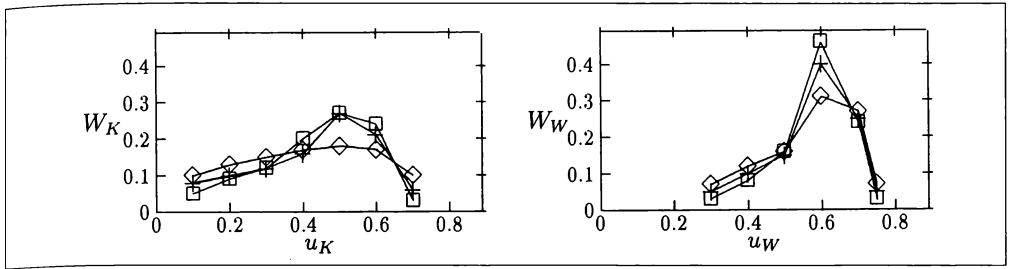


Abb. 1: Szenarien S1 $\square$, S2+ und S3 $\diamond$ für die Überlebenswahrscheinlichkeit der Küken während der ersten zwei Lebenswochen (links) sowie W1 $\square$, W2+ und W3 $\diamond$ für die Überlebenswahrscheinlichkeit juveniler Tiere während des Winters (rechts). Die Überlebenswahrscheinlichkeiten u_K bzw. u_W werden mit den Wahrscheinlichkeiten W_K bzw. W_W angenommen.

Fig. 1 Scenarios S1 $\square$, S2+ and S3 $\diamond$ for the survival probability of juvenile animals during the first two weeks (on the left) and W1 $\square$, W2+ and W3 $\diamond$ for the survival probability of juvenile animals during the winter (on the right). Survival probabilities u_K and u_W are chosen with probabilities W_K and W_W , respectively.

Der Wert $W_K = 0.05$ an der Stelle $u_K = 0.1$ im Szenario S1 bedeutet somit, daß die (sehr schlechten) Umweltbedingungen, die den Küken während der ersten zwei Lebenswochen eine Überlebenschance von nur 10% bieten, hier mit einer Wahrscheinlichkeit von 5%, (d.h. im Mittel einmal in zwanzig Jahren, also recht selten, da optimistische Schätzung) auftreten. Die anderen Punkte sind auf analoge Weise zu interpretieren. Unser Simulationsmodell bestimmt, ausgehend von der Zahl der Gelege und deren Größe, anhand der gezeigten Wahrscheinlichkeitsverteilungen die Zahl sowohl männlicher als auch weiblicher Küken, welche die kritischen ersten 14 Tage überstehen.

Die nächste größere Hürde, die es für die Jungtiere zu überwinden gilt, ist der kommende Winter. Das langjährige Mittel der Winter-Überlebensrate liegt etwa bei 0.6, ist also höher anzusiedeln als die Überlebensrate während der ersten zwei Lebenswochen. Bei sehr schlechten Bedingungen kann diese Rate bis auf ca. 0.3 absinken, unter extrem guten Umständen dürfte sie etwa bei 0.75 liegen. Auch hier wählen wir 3 Szenarien (W1, W2, W3) für die Verteilung der Überlebenswahrscheinlichkeit. Diese sind ebenfalls in Abb. 1 (rechts) dargestellt.

Es fällt auf, daß die Wahrscheinlichkeitsverteilungen für den Winter schmaler sind als die links daneben gezeigten Verteilungen für die ersten zwei Lebenswochen. Dies hat weniger mit absoluten Schwankungen der Witterungsverhältnisse zu tun, sondern beschreibt hauptsächlich deren Auswirkungen auf die jungen Steinhühner. Die Jungtiere des Winters unterscheiden sich physiologisch kaum noch von den Adulten. Sie können mit eventuellen Witterungsunbilden viel besser fertigwerden als die recht hilflosen Küken kurz nach dem Schlüpfen.

Haben die Jungtiere den Winter überstanden, so werden sie zu den adulten Tieren gerechnet. Zu den adulten Tieren des jeweils nächsten Jahres zählen ferner natürlich die überlebenden Adulten des Vorjahres. Um diese zu bestimmen, muß aufgrund des bereits erwähnten unsymmetrischen Geschlechterverhältnisses zwischen Hähnen und Hennen unterschieden werden. Für die Hähne wählen wir, übers ganze Jahr gesehen, die gleichen Überlebensszenarien W1, W2 und W3 wie für die Jungtiere während des Winters. Diese Wahl erscheint deshalb berechtigt, weil die Sommersterblichkeit der Hähne gering ist und die Wintersterblichkeit der »erfahrenen« Tiere nur unwesentlich geringer sein dürfte als bei den »Halbwüchsigen«. Die wahren Verhältnisse sollten von dieser einfachen Beschreibung recht gut wiedergegeben werden.

Für die Hennen muß eine etwas höhere Sterblichkeit angesetzt werden, um die höheren Risiken, denen diese insgesamt ausgesetzt sind, zu berücksichtigen. Um hier das richtige Maß zu finden, orientieren wir uns am Geschlechterverhältnis adulter Tiere von 1.5:1. Dieses läßt sich mit ausreichender Genauigkeit (je nach Parameterkombination zwischen 1.35:1 und 1.5:1) reproduzieren, wenn man die Überlebensraten der Wahrscheinlichkeitsverteilungen W1 – W3 für Hennen um den Faktor 1.2 verringert.

Die Individuendichte wird über die Zahl der Territorien reguliert. Im Untersuchungsgebiet »Reiteralpe« ist die Zahl der Territorien, deren Größe zwischen 250 und 450 ha liegt, auf fünf bis zehn beschränkt. Sofern genügend Individuen vorhanden sind, werden alle Territorien mit jeweils einem Paar besetzt. Nur Territorienbesitzer können sich fortpflanzen. Überschüssige Individuen reproduzieren sich nicht und verlassen die Population im Laufe des

Jahres mit einer höheren Wahrscheinlichkeit als Territorienbesitzer, wobei »Verlassen der Population« entweder Tod oder Emigration eines Individuums bedeutet. Aufgrund fehlender Daten werden auch hierfür verschiedene Szenarien entwickelt. Wir beschränken uns an dieser Stelle auf den Fall, daß die Überlebensrate von Nicht-Territorienbesitzern (Floater) auf das 0.7fache der Überlebensrate für Territorienbesitzer reduziert wird.

Die bisher beschriebenen Szenarien enthalten keine Immigration. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß die Berchtesgadener Population durch Immigration aus dem Gebiet der Hohen Tauern gespeist wird. Obwohl das Steinhuhn als Standvogel gilt, sind größere Wanderbewegungen durchaus wahrscheinlich, belegt ist eine Gruppe von 11 Tieren, die in 15 km Luftlinie Entfernung vom nächsten potentiellen Brutgebiet angetroffen wurden (Hafner 1988). Um die Auswirkungen einer möglichen Immigration einschätzen zu können, werden nun auch Szenarien mit Immigration entwickelt, die den Bereich »sinnvoller« Immigrationsraten abdecken sollen. Für Hähne werden Raten zwischen 0.1/a (d.h. im Mittel alle 10 Jahre ein Individuum) und 0.4/a angesetzt. Einwanderungsraten für Hennen sollten aufgrund des Männchenüberschusses geringer sein, wir haben sie daher um den Faktor 1.5

reduziert. Natürlich sind auch andere Faktoren denkbar, da aber genauere Daten fehlen, haben wir uns hier an dem bekannten Geschlechterverhältnis für adulte Tiere orientiert.

4. Ergebnisse

Das Simulationsmodell erlaubt die Bestimmung der mittleren Lebensdauer unserer Steinhuhnpopulation für verschiedene Parameterkombinationen. Bisher existierende Modelle (GOODMAN 1987, LANDE 1993, STEPHAN & WISSEL 1994, FRANK & WISSEL 1994, DRECHSLER & WISSEL 1994) zeigen, daß insbesondere die Kapazität (also hier die Zahl der Territorien) und die Stärke des Umweltrauschens (hier beschrieben durch die Szenarien S1-S3 und W1-W3) entscheidend für die Länge der mittleren Lebensdauer sind. Als schwaches Umweltrauschen bezeichnen wir im folgenden die Kombination der Szenarien S1 und W1, starkes Umweltrauschen wird durch die Kombination S3-W3 repräsentiert. Wir konzentrieren uns nun auf diese beiden die Extrema abdeckenden Kombinationsmöglichkeiten.

Tabelle 2 zeigt die Abhängigkeit der mittleren Lebensdauer *T* von der Kapazität *K* und der Immigrationsrate *im*. Bei *im* handelt es sich um den Wert für Hähne, die Rate für Hennen ist, wie erwähnt, um

Tab. 2: Mittlere Lebensdauer *T* und Präsenzwahrscheinlichkeit *P* der Steinhuhnpopulation in Abhängigkeit von Kapazität *K* und Immigrationsrate (Hähne) *im*. Die Immigrationsrate der Weibchen wird um den Faktor 1.5 (Geschlechterverhältnis) geringer angesetzt. Die jährliche Überlebensrate von Nicht-Territorienbesitzern wird auf das 0.7fache der Rate für Territorieninhaber festgelegt.

Tab. 2: Mean lifetime *T* and probability of presence *P* of the rock partridge population in dependence of capacity *K* and immigration rate (cocks) *im*. The immigration rate of females is reduced by a factor of 1.5 (sex ratio). Yearly survival rates of floaters are reduced to the 0.7-fold of territory owners.

K	5	————>	10	5	————>	10
	T			P		
im	schwaches Umweltrauschen					
0	170		2100	-		-
0.1 / a	230		3100	72%		97%
0.2 / a	350		4500	91%		99%
0.4 / a	780		11000	98%		100%
	starkes Umweltrauschen					
0	60		290	-		-
0.1 / a	70		370	39%		75%
0.2 / a	100		560	73%		93%
0.4 / a	210		1200	92%		98%

den vom Geschlechterverhältnis vorgegebenen Faktor 1.5 reduziert worden. Bei der Immigrationsmodellierung wird davon ausgegangen, daß maximal ein Hahn und eine Henne pro Jahr einwandern können. Eine Immigrationsrate im von 0.4 bedeutet also, daß einem einzigen potentiellen männlichen Zuwanderer eine Immigrationswahrscheinlichkeit von 0.4 zugeordnet wird. Andere Varianten, etwa 4 potentielle Zuwanderer mit jeweils einer Immigrationswahrscheinlichkeit von 0.1, weichen im Ergebnis nur unwesentlich von der gewählten Möglichkeit ab. Folgende generelle Trends sind zu konstatieren:

- Aus zahlreichen Modellen allgemeiner Natur (z.B. GOODMAN 1987, LANDE 1993, STEPHAN & WISSEL 1994, WISSEL & ZASCHKE 1994) ist bekannt, daß die mittlere Lebensdauer umso schwächer mit zunehmender Kapazität ansteigt, je stärker das Umweltrauschen ist. Dieser Effekt ist auch hier deutlich spürbar: Eine Erhöhung der Kapazität von fünf auf zehn Territorien führt bei schwachem Umweltrauschen zu einer um eine Größenordnung längeren mittleren Lebensdauer. Bei starkem Umweltrauschen ist dieser Effekt geringer, hier liegt etwa ein Faktor fünf zwischen den mittleren Lebensdauern für $K = 5$ und $K = 10$.
- Starkes Umweltrauschen reduziert die mittlere Lebensdauer bei $K = 10$ Territorien um eine Größenordnung gegenüber dem Wert für schwaches Umweltrauschen. Dieser Wert verringert sich aufgrund des eben erwähnten Effekts mit abnehmender Kapazität.
- Verglichen mit dem Fall ohne Immigration führen Einwanderungsraten von 0.4 für Hähne und $0.4/1.5 = 0.27$ für Hennen zu einer Erhöhung der mittleren Lebensdauer um etwa den Faktor fünf. Dies ist im Rahmen der hier gewählten Parametervariationen nahezu unabhängig vom Wert der Kapazität und der Stärke des Umweltrauschens.
- Die ermittelten mittleren Lebensdauern reichen nur im optimistischsten dargestellten Fall (hohe Kapazität, hohe Immigration und schwaches Umweltrauschen) aus, um ein Überleben der Population für die nächsten 100 Jahre mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% zu garantieren. Hierzu ist (s. Einleitung) eine mittlere Lebensdauer von 10000 Jahren erforderlich. Ohne Immigration wird dieses Ziel in jedem Fall verfehlt.

Wie sind diese Ergebnisse zu bewerten? Auf den ersten Blick wirken sie ein wenig enttäuschend, da das (bei einer Kapazität von 10 – 20 Individuen zu

gegebenenmaßen hochgesteckte) Ziel einer 99%igen Überlebenschance für die nächsten 100 Jahre verfehlt worden ist. Auch Immigration scheint hier nicht viel zu helfen, im Rahmen unserer Szenarien können die mittleren Lebensdauern noch nicht einmal um eine Größenordnung angehoben werden. Es stellt sich jedoch die Frage, ob die Auswertung mittlerer Lebensdauern überhaupt die geeignete Methode ist, Auswirkungen von Immigration angemessen zu erfassen. Die mittlere Lebensdauer mißt ja lediglich die Zeit, die vergeht, bis die Population einmal ausstirbt. Falls keine Zuwanderung möglich ist, bleibt sie dann für alle Zeiten ausgestorben, andernfalls ist jedoch eine Wiederbesiedlung möglich. Um diesen Sachverhalt einzubeziehen, haben wir uns entschlossen, bei der Untersuchung der Modellvarianten mit Immigration neben der »gängigen« mittleren Lebensdauer eine zweite Größe zu untersuchen.

Wir bezeichnen die Wahrscheinlichkeit, die Population zu einem bestimmten Zeitpunkt vorzufinden, als *Präsenzwahrscheinlichkeit*. Zur Ermittlung dieser Wahrscheinlichkeit läßt man eine Simulation über einen sehr langen Zeitraum, der eine Reihe von Auslöschungs- und Wiederbesiedlungsvorgängen umfassen muß, laufen. Die Präsenzwahrscheinlichkeit ergibt sich dann einfach aus dem Quotienten des Zeitraums, während dessen die Population anwesend war, dividiert durch den Gesamtzeitraum. Die Population wird als »anwesend« angesehen, sofern mindestens ein Brutpaar vorhanden ist. Einige Präsenzwahrscheinlichkeiten für verschiedene Modellvarianten sind ebenfalls aus Tabelle 2 ersichtlich.

Betrachtet man sich die Werte, so ergibt sich, verglichen mit der Auswertung der mittleren Lebensdauern, ein anderes Bild. So führt z.B. die Parameterkombination $K = 5$, $im = 0.4/a$ bei starkem Umweltrauschen einerseits auf eine mittlere Überlebensdauer von lediglich 210 Jahren. Das angestrebte Ziel von 10.000 Jahren, welches eine (ununterbrochene) 99%ige Überlebenschance für die nächsten 100 Jahre garantiert, wird also weit verfehlt. Andererseits liegt die Präsenzwahrscheinlichkeit für die gleiche Parameterkombination bei 92%. In 92 von 100 Beobachtungsjahren würde man die Population also antreffen, was durchaus zufriedenstellend erscheint. Die scheinbare Unvereinbarkeit dieser beiden Ergebnisse resultiert daraus, daß die Ermittlung mittlerer Lebensdauern bei Populationen mit Immigration nur sehr bedingt zur Risikoanalyse geeignet ist. Wiederbesiedlungen des Habitats werden hier – im Gegensatz zur Präsenzwahrscheinlichkeit – nicht erfaßt. Wir sehen hier, daß bereits moderate Immigrationsraten zu einem merklichen Anstieg in den Präsenzwahrscheinlichkeiten führen.

5. Diskussion

Unser Simulationsmodell für die Steinhuhnpopulation im Nationalpark Berchtesgaden erweist sich trotz der wenig vielversprechenden Datenlage in manchen Punkten als aussagekräftig. Das Problem der »weichen« Daten wird entschärft, indem verschiedene denkbare Szenarien (Optimum-Pessimum) untersucht werden. Wir haben dies für die Kapazität des Lebensraums, die Stärke des Umweltrauschens und die Immigrationsraten durchgeführt. Da die verschiedenen Szenarien das gesamte Spektrum realistisch erscheinender Lebensdaten abdecken, ergibt sich bei den Ergebnissen ein entsprechend breites Spektrum (60 – 11000 Jahre für die in Tab. 2 dargestellten Parameterkombinationen) möglicher mittlerer Lebensdauern. Ziel unseres Modells kann es daher von vornherein nicht sein, exakt vorherzusagen, wann die betrachtete Population ausstirbt. Dies wäre selbst bei genauerer Kenntnis der demographischen Eingangsdaten unmöglich, da die berechneten Werte lediglich Mittelwerte aus einer großen Anzahl durchgeführter Einzelsimulationen sind. Das Schicksal einer konkreten Population (Ergebnis einer Einzelsimulation) kann hiervon erheblich abweichen. Deshalb kann eine Antwort auf die Frage der Gefährdung einer Population nur in Form einer Wahrscheinlichkeitsaussage gegeben werden, wie sie z.B. durch unsere Forderung nach einer 99%-igen Überlebenswahrscheinlichkeit innerhalb der nächsten 100 Jahre gegeben ist. Als erstes zentrales Resultat ergibt sich, daß diese Forderung ohne Immigration auch bei optimistischster Wahl der demographischen Eingangsdaten nicht erfüllt werden kann.

Nach diesem etwas ernüchternden Ergebnis, welches jedoch aufgrund der geringen Populationsgrößen nicht allzu sehr überrascht, werden Szenarien mit Immigration untersucht. Immigration kann zwar für unseren Fall nicht belegt werden, größere Wanderbewegungen des Steinhuhns sind aber durchaus realistisch (Hafner 1988). Es ist daher möglich, daß keines der Immigrations-Szenarien den wahren Verhältnissen entspricht. Selbst wenn Immigration in unserem konkreten Fall nicht vorkommen sollte, so ist die Analyse dieser Szenarien dennoch geeignet, die Auswirkungen von Immigration auf das Überleben einer Population abzuschätzen und daher von allgemeinem Wert. Die gängige Methode der Risikoabschätzung über die Berechnung mittlerer Lebensdauern erweist sich in diesem Fall als wenig hilfreich, da mögliche Wiederbesiedlungen nach einem Aussterbevorgang nicht erfaßt werden. Die Einführung einer neuen Größe, der *Präsenzwahrscheinlichkeit*, erscheint daher an dieser Stelle angebracht. Mit ihrer Hilfe lassen sich die Auswirkungen möglicher Immigration auf adäquate Weise auswerten. Im Vergleich zur relativ wirkungslos erscheinenden

Erhöhung der mittleren Lebensdauer steigt die Präsenzwahrscheinlichkeit schon bei geringen Immigrationsraten stark an. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, daß Aussterbe- und anschließende Wiederbesiedlungsvorgänge eine wichtige Rolle in der langfristigen Dynamik der untersuchten Population spielen können.

Danksagung

Die Mittelwerte der demographischen Eingangsdaten für unser Modell ergaben sich aus einem Gespräch mit Franz Hafner. Die Stärke möglicher Abweichungen von diesen Werten wurde mit Werner d'Oleire und Ralf Bögel diskutiert. Florian Jeltsch las den ersten Entwurf des Manuskripts und gab hilfreiche Anregungen. All diesen sei herzlich gedankt.

Literatur

- DRECHSLER, M. & C. WISSEL 1994: Ein stochastisches Modell für die Überlebenschancen von Metapopulationen. – In: Verh. GfÖ (23. Jahrestagung Innsbruck 1993) 23: 295–302
- FRANK, K., & C. WISSEL 1994: Ein Modell über den Einfluß von räumlichen Aspekten auf das Überleben von Metapopulationen – In: Verh. GfÖ (23. Jahrestagung Innsbruck 1993) 23: 303–310
- GABRIEL, W. & R. BÜRGER, 1992: Survival of small populations under demographic stochasticity. – Theor. Pop. Biol. 41: 44–71
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U.N., BAUER, K.M. & E. BEZZEL, 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5: Galliformes und Gruiformes.– Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt: 226–242
- GOEL, N.S. & N. BÜRGER-DYN, 1974: Stochastic models in biology. – Academic Press, New York: 269 S.
- GOODMAN, D., 1987: The demography of chance extinction. – In: M.E. SOULÉ (ed.): Viable populations for conservation. – Cambridge University Press, Cambridge pp. 11–34
- HAFNER, F., 1988: Zur Ökologie des Steinhuhns in den Kärntner Nationalparkbereichen. – Interner Zwischenbericht (unveröffentlicht)
- HILDENBRANDT, H., BENDER, C. & V. GRIMM, 1995: Ein individuenbasiertes Modell zur Beurteilung der Überlebenschancen einer Mauer-eidechsen-Population (*Podarcis muralis*) in einer künstlich errichteten Habitatsinsel. – In: Verh. GfÖ (24. Jahrestagung Frankfurt 1994) 24: dieser Band
- LANDE, R. 1988: Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). – Oecologia 75: 601–607

LANDE, R. 1993: Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. – *Am. Nat.* 142: 911–927

MAY, R.M. 1981: Models for single populations. – In: R.M. MAY: Theoretical ecology: principles and applications. – Blackwell Scientific Publicati., Oxford: 5–29

MAY, R.M. & G.F. OSTER, 1976: Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. – *Am. Nat.* 110: 573–599

PIMM, S.L., JONES, H.L. & J. DIAMOND, 1988: On the risk of extinction. – *Am. Nat.* 132: 757–785

REED, J.M., DOERR, P.D. & J.R. WALTERS, 1988: Minimum viable population size of the red-cockaded woodpecker. – *J. Wildl. Manage.* 52(3): 385–391

RICHTER-DYN, N. & N.S. GOEL, 1972: On the extinction of a colonizing species. – *Theor. Pop. Biol.* 3: 406–433

SHAFFER, M.L., 1981: Minimum population sizes for species conservation. – *Biol. Conserv.* 31: 131–134

SIMBERLOFF, D., 1988: The contribution of population and community biology to conservation science. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 473–511

STELTER, C., REICH, M., GRIMM, V. & C. WISSEL 1994: Ein Modell zur Dynamik einer Metapopulation von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae): Kann diese Art überleben? – In: *Verh. GfÖ* (23. Jahrestagung Innsbruck 1993) 23: 383–390

STEPHAN, T. & C. WISSEL, 1994: Stochastic extinction models discrete in time. – *Ecol. Model.* 75/76: 183–192

VERBOOM, J., LANKESTER, K., & J.A.J. METZ 1991: Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. – In: GILPIN, M.E. & I. HANSKI, (ed.): *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations.* – Academic Press, London: 39–55

WISSEL, C., 1989: *Theoretische Ökologie. Eine Einführung.* Springer, Berlin: 299 S.

WISSEL, C. & S. STÖCKER, 1991: Extinction of populations by random influences. – *Theor. Pop. Biol.* 39: 315–328

WISSEL, C. & S.H. ZASCHKE, 1993: Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen. – In: *Verh. GfÖ* (22. Jahrestagung Zürich 1992) 22: 469–474

WISSEL, C., STEPHAN, T. & S.H. ZASCHKE, 1994: Modelling extinction and survival of small populations. – In: H. REMMERT (ed.): *Minimum animal populations. Ecological studies* 106. – Springer, Berlin: 67–103

WISSEL, C. & S.H. ZASCHKE, 1994: Stochastic birth and death processes describing minimum viable populations. – *Ecol. Model.* 75/76: 193–201

WÜST, W., 1981: *Avifauna Bavariae*, Bd. 1.– Ornithologische Gesellschaft in Bayern, München: 459–461.

Adresse

Thomas Stephan, Christian Wissel, Sektion Ökosystemanalyse, Umweltforschungszentrum Leipzig/Halle, PF 2, D-04301 Leipzig
Ulrich Brendel, Nationalparkverwaltung, Doktorberg 6, D-83471 Berchtesgaden

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Stephan Thomas, Brendel Ulrich, Wissel
Christian

Artikel/Article: [Ein Modell zur Abschätzung des Auslöschungsrisikos
von *Alectoris graeca* im Nationalpark Berchtesgaden 161-167](#)