

Nomadisieren und Schwarmbildung von Vögeln als Überlebensstrategie in stark variierender Umwelt – ein Modell zum Vergleich verschiedener Hypothesen

Lorenz Fahse und Christian Wissel

Synopsis

Nomadism and flocking of birds as a survival strategy in highly variable environment – a model comparing different hypotheses

Some bird species live in an extremely varying environment where they can find only temporarily and locally limited reproduction areas. Some lark species (Alaudidae) in the semi-arid desert Nama-Karoo (South Africa), for example, depend on sufficient rain fall that leads to grassy areas. Only a grass area provides a sufficient amount of arthropodes for feeding the young. Rain fall in that region is patchy; thus, the potential breeding areas are just like small 'patches' in the landscape. It is observed that the larks move to and fro in the Karoo and in general build up flocks (DEAN 1995). We present a model in order to assess whether several hypothetical strategies on the flocking and migration behaviour constitute possible survival strategies in the permanently changing environment of the Nama-Karoo. We address questions like: Which advantages or disadvantages has the strategy of nomadism over site fidelity? Which mechanisms play a role here? What consequences can be drawn for conservation management? Our approach links dynamics on the individual level to the dynamics on the total population level. We determine the carrying capacity of the total population as a function of several parameters describing individual behaviour. Especially, the carrying capacities are compared that derive from three different moving scenarios. The results show that in all cases a high mobility of the birds is the best strategy, provided that potential breeding areas remain suitable for the start of a breeding session within a limited period of time. Furthermore, the consequences for the conservation management are discussed.

Individuen-basiertes Modell, nomadisierende Vögel, Verhalten, Schwarmbildung, Suchstrategie, räumlich und zeitlich variierende Umgebung.

Behaviour, flocking, foraging strategy, nomadic birds, individual-based modelling, patchy environment, dynamic environment.

1 Einleitung

Im Zusammenhang mit der Planung von Schutzmaßnahmen für nomadisierende Lerchen (Alaudidae) in Südafrika (DEAN 1995; FAHSE & al. 1998a), die zunehmend durch Viehhaltung bedroht werden (DEAN 1995), traten folgende grundlegende Fragen der Verhaltensbiologie in den Vordergrund: Welche Zugstrategien sind für Vögel in einer hochvariablen Umwelt vorteilhaft? Welche Strategien sind geeignet, die negativen Einflüsse einer stochastisch sich ständig verändernden Umwelt auf den Reproduktionserfolg am besten abzupuffern? Unter welchen Bedingungen ist ein Umherziehen der Vögel in Schwärmen gegenüber einer relativen Ortstreuung von Nutzen? Welche Konsequenzen sind u.U. für den Artenschutz daraus zu ziehen? usf. Bei der Untersuchung dieser Fragen wurde deutlich, daß notwendigerweise die Auswirkungen des *individuellen* Verhaltens auf die *Gesamt*population auch *quantitativ* beurteilt werden müssen. Wir fragen nicht nur nach den Vorteilen, die der einzelne Vogel aufgrund seiner Verhaltensstrategie hat, sondern interessieren uns auch für die Auswirkungen eines solchen Verhaltens auf die gesamte Populationsdynamik. Zu diesem Zweck wurde ein Simulationsmodell entwickelt, das unten beschrieben wird. Die Aufgabenstellung bezieht sich auf zwei Ebenen: Das Verhalten der Vögel soll auf individueller Ebene simuliert werden, wo Prozesse wie Mortalität, Zug- und Schwarmverhalten usw. ablaufen, und es sollen die quantitativen Auswirkungen auf die Populationsebene untersucht werden, deren Dynamik durch Größen wie Kapazität, intrinsische Wachstumsraten, mittlere Überlebenszeiten etc. charakterisiert wird. Generell ist das Verhältnis zwischen individuellem Verhalten und der Dynamik der Gesamtpopulation bisher kaum verstanden und wird in der letzten Zeit in der Populationsökologie zunehmend diskutiert (HASSEL & MAY 1985, KOEHL 1989, DE ROOS & al. 1991, LAWTON 1991, KOIJMAN 1994, GOSS-CUSTARD & al. 1995a, GOSS-CUSTARD & al. 1995b). Das hier vorgestellte regel- und individuenbasierte Modell liefert mit seinen Ergebnissen einen Beitrag zu dieser allgemeinen Problematik. Obwohl es speziell für die nomadisierenden Lerchen in der Nama-Karoo konzipiert worden ist, liegt seine Struk-

tur auch anderen Systemen zugrunde. Insbesondere soll an dieser Stelle dargestellt werden, ob und warum in einer sehr variablen Umwelt ein hohes Maß an individueller Mobilität die Populationsdynamik positiv beeinflussen kann. Aus Platzgründen beschränken wir uns hier auf die Untersuchung, inwiefern die Größe der Gesamtpopulation im Gleichgewicht (die »Kapazität«) von diesem Faktor abhängt.

2 Beispiel: nomadisierende Lerchen in der Nama-Karoo

Vier in der Halbwüste Nama-Karoo (Südafrika) vorkommende Lerchen-Species (*Spizocorys sclateri*, *Eremalauta starki*, *Eremopterix verticalis*, *Eremopterix australis*) sind für die Reproduktion in ihrem semi-ariden Lebensraum ausschließlich auf Gebiete angewiesen, in denen es vor kurzer Zeit ausreichend geregnet hat. In solchen Arealen kommt es zu einem kurzzeitigen Keimen und Hochwachsen von Gräsern (hemicryptophytes), die wiederum zu einem Zuwachs der für das Füttern der Nestlinge benötigten Arthropoden führen (MACLEAN 1970, 1996). Die Vögel müssen jedoch spätestens bis nach ca. 14 Tagen in einem solchen Areal mit einer Brut begonnen haben, denn nur dann ist die Nahrungsressource an Ameisen, Termiten, Käfern, Grashüpfern, Schmetterlingslarven u. dgl. für die Nestlinge groß genug, um über die gesamte Aufzuchtzeit von ca. 3 Wochen ausreichend zur Verfügung zu stehen (DEAN 1995), bevor diese Gebiete wieder mit der Zeit versteppen. Das Besondere an diesem Ökosystem ist, daß der Regen in der Region nicht flächendeckend fällt, sondern im allgemeinen sind die sporadisch auftretenden intensiven Regenschauer auf einen kleinen räumlichen Bereich von ca. 10 Quadratkilometer beschränkt (im Afrikaans daher veranschaulichend plek-plek genannt). Die Grasareale, die daraufhin entstehen, besitzen deswegen dieselbe mittlere Größe und wirken aufgrund der großen Ausdehnung der Nama-Karoo von ca. 400kmx400km wie kleine Flecken in der Landschaft. Die Lerchen benötigen zwar die Grasareale zur Reproduktion, aber sie können prinzipiell überall in der Karoo überleben, da sie als Körnerfresser praktisch überall genügend Samen als Nahrung vorfinden (KEITH & al. 1992).

Im folgenden werden die wichtigsten Grundregeln und Mechanismen des Modells kurz erläutert.

Simulation der räumlich-zeitlichen Dynamik der Brutareale und der Reproduktion

Die Karoo wird im Modell durch ein Gitter von 50 x 50 Feldern repräsentiert, die mit einer Größe von 3,5km x 3,5km die mittlere Größe der Grasareale besitzen. Pro Zeitschritt im Modell, der genau einem Tag entsprechen soll, wird mit einer Wahrähnlich-

keit von $p=0,25$ bestimmt, ob ein neues Grasareal irgendwo entstehen soll oder nicht; d.h. ob an einer Stelle in der Nama-Karoo eine ausreichende Menge an Regen gefallen ist. Wenn ja, wird über eine Gleichverteilung innerhalb des 50x50-Gitters das entsprechende Feld zufällig bestimmt. Da für eine erfolgreiche Brut ein Schwarm spätestens bis zwei Wochen nach dem Entstehen das Grasareal gefunden haben muß, »verschwinden« diese Grasareale nach maximal 14 Zeitschritten wieder. Findet ein Schwarm ein solches Brutareal, so hält er sich für eine Zeitdauer von 5 Wochen (KEITH & al. 1992) entsprechend 35 Zeitschritten im Modell dort auf, während der die einzelnen Brutpaare Nestbau, Brüten und Aufzucht der Nestlinge durchführen (jedes Brutpaar brütet dabei im Mittel 2 Eier aus; MACLEAN 1970). Erst mit dem Flüggewerden der Nestlinge bewegt sich der Schwarm zusammen mit den neuen Juvenilen weiter. Diese treten nach ca. 9 Monaten in das adulte Stadium ein. Eine typische Zeitreihe des zeitlich-räumlichen Musters der Grasareale ist in Abb. 1 dargestellt. Dieses ständig sich zufällig verändernde Muster stellt die hochvariable Umwelt für die Lerchen dar.

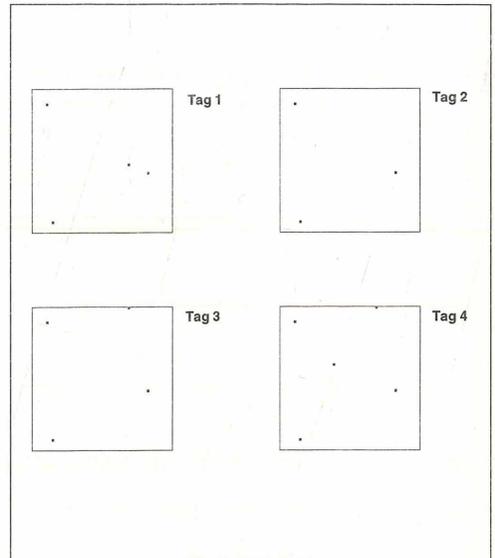


Abb. 1

Typische Dynamik der Grasareale für vier aufeinanderfolgende Zeitschritte. Mit einer Wahrscheinlichkeit von $p = 0,25$ entsteht irgendwo ein neues Grasareal, während zu alt gewordene Grasareale wieder verschwinden.

Fig. 1

A typical scenario of grass patch dynamics for four time steps generated by the model. The probability for one new grass patch is per time step $p = 0.25$, while grass patches that reach the maximum age of 14 days disappear.

Simulation des Suchverhaltens: Nutzen der Schwarmbildung

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 evtl. vorhandene Grasareale gezielt anfliegt (Abb. 2). Be-

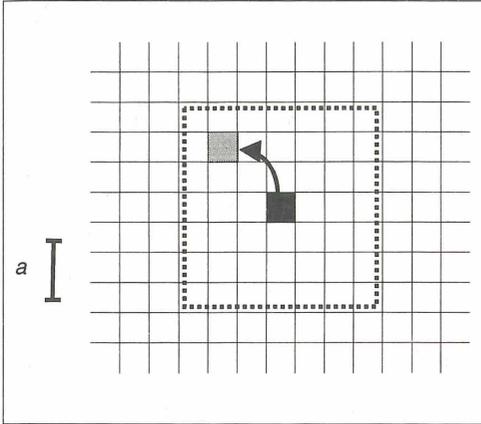


Abb. 2
Im Modell erkennt ein Schwarm (schwarzes Quadrat) Grasareale (graues Quadrat) mit einer Sichtweite a (d. h. innerhalb eines Suchareals mit $(2a+1) \times (2a+1)$ Feldern), die er gezielt anfliegt.

Fig. 2
In the model a flock (black square) can see grassy patches (grey square) from a distance a (i.e. inside a searching area of $(2a+1) \times (2a+1)$ fields). These patches are chosen first and foremost.

findet sich im aktuellen Suchgebiet eines Schwarms dagegen gerade kein Grasareal, so sind verschiedene Szenarien denkbar, die im nächsten Abschnitt diskutiert werden. Es wird davon ausgegangen, daß der einzelne Vogel einen Vorteil besitzt, sich im Schwarmverband fortzubewegen. Dies sind z.B. Effekte wie verminderter Räuberdruck oder Finden eines Partners zur Reproduktion. Im Modell sollen sämtliche positiven Auswirkungen dieser Art unter die Annahme subsumiert werden, daß die Sichtweite eines Schwarms zum Aufspüren von geeigneten Brutplätzen mit zunehmender Schwarmgröße steigt (vgl. DEAN 1995; S.70): Je größer der Schwarm, desto größer soll sein Suchgebiet sein und desto effektiver wird seine Suche nach Grasarealen. Diese Annahme entspricht einer Art *Kooperationseffekt* innerhalb eines Schwarms, der den *Nutzen* für die Vögel im Schwarmverband repräsentiert. Daß es einen solchen Nutzen geben muß, folgt aus der Tatsache, daß die

Lerchen ausschließlich in Schwärmen mit mindestens 6 Vögeln beobachtet werden und nicht als einzelne Paare nomadisieren. Für die Sichtweite a als Funktion der Schwarmgröße wird der in Abb. 3a gezeigte Verlauf angesetzt, wobei die Größe da im obengenannten Sinne ein Maß für den »Individualismusgrad« der Vögel ist: Ist da klein, so vergrößert sich die Sichtweite rasch mit steigender Schwarmgröße, andernfalls wächst die Sichtweite erst bei höheren Schwarmgrößen an.

Dichteregulierung: Kosten der Schwarmbildung

Da die Lerchenpopulation in der Karoo nicht aus einem einzigen großen Schwarm besteht, liegt es nahe zu vermuten, daß dem einzelnen Vogel auch Nachteile daraus erwachsen, daß er sich einem Schwarm mit einer bestimmten Größe anschließt. Nach Meinung der Ornithologen besteht dieser Nachteil hauptsächlich in einer scramble-Konkurrenz (NICHOLSON 1954) der Brutpaare einer Brutkolonie um die Nahrungsressource für die Nestlinge. Wir setzen im Modell deshalb an, daß die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nestlinge (= die Wahrscheinlichkeit, daß aus einem Ei ein flügger Juveniler entsteht) eine linear abnehmende Funktion der Brutkoloniegröße ist (Abb. 3b); d.h. je größer die Brutkolonie, desto geringer wird für alle in dieser Brutkolonie vorhandenen Nestlinge die Wahrscheinlichkeit, die Nestphase zu überleben. Dieser Effekt bildet die *Kosten* der Schwarmbildung in Form einer Dichteregulierung.

Schwarmverhalten

Jeder Vogel wird im Schwarmverband eine Kosten-Nutzen-Abwägung vornehmen (vgl. KREBS & DAVIES 1981): In einem größeren Schwarm hat er zwar aufgrund der größeren Sichtweite eine höhere Chance, eine Brutgelegenheit zu finden, aber dafür verringert sich die Überlebenswahrscheinlichkeit seiner Nestlinge. Wenn in einem großen Schwarm der Reproduktionserfolg aufgrund dieser Dichteregulierung vermindert ist, muß konsistenterweise davon ausgegangen werden, daß ein Vogel sich um so eher von seinem aktuellen Schwarm abspaltet, je größer dieser ist, um dem Konkurrenzdruck zu entgehen.

Im Modell wird deswegen in jedem Zeitschritt für jeden Vogel mit einer Wahrscheinlichkeit $pSplit$ bestimmt, ob er seinen aktuellen Schwarm verläßt oder ob er mit ihm weiterzieht. $pSplit$ wird dabei als eine mit der entsprechenden Schwarmgröße linear zunehmende Funktion modelliert (Abb. 3c). Da wie oben erwähnt Schwärme mit einer Größe unter 6 Individuen nicht beobachtet werden, ist $pSplit=0$ für Vögel, die sich momentan in Schwärmen mit weniger als 12 Vögeln befinden. Die in Abb. 3c definierte Größe $NSplit$ ist ein Maß für die »Schwarmtreue« der Vögel: Je größer $NSplit$, desto eher verbleibt ein Vo-

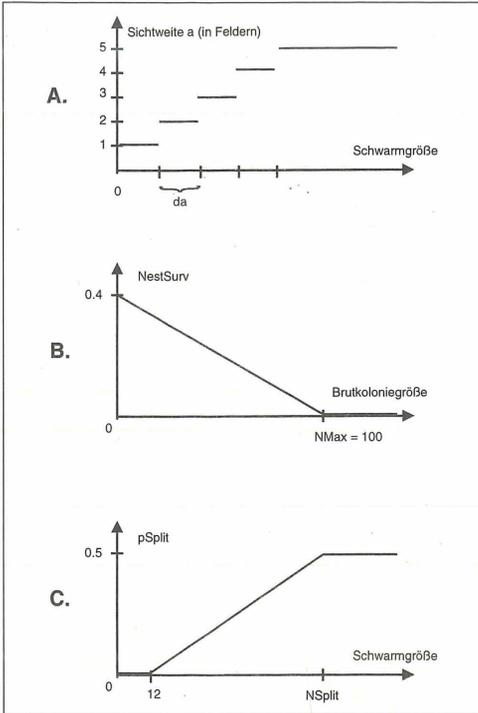


Abb. 3

(a) Die Sichtweite a eines Schwarms (in Feldern; s. Abb. 2) als Funktion seiner Größe. Die Größe da gibt an, wieviele Vögel nötig sind, um die Sichtweite um 1 Feld zu erhöhen. Je größer da , desto größer ist der Individualismusgrad der Vögel innerhalb eines Schwarms (geringere Kooperation). Die maximale Sichtweite beträgt 5 Felder. (b) Wahrscheinlichkeit $NestSurv$, daß ein Nestling flügge wird in Abhängigkeit von der Brutkoloniegroße (= Zahl der dort brütenden Vögel). Die Konkurrenz um die Nestlingsressource wird durch eine linear abnehmende Funktion modelliert. (c) Wahrscheinlichkeit $pSplit$, daß ein Vogel in einem Zeitschritt seinen aktuellen Schwarm verläßt. Je größer der Schwarm, desto eher kommt es zu einer Abspaltung. Ab einer Schwarmgröße von $NSplit$ Vögeln ist $pSplit$ gerade 50%.

Fig. 3

(a) Range of vision a (in fields; see Fig. 2) for a flock versus its flocksize. da indicates the number of birds needed to increase the range of vision by one field. The greater da , the greater is the degree of individualism of the birds in one flock (less cooperation). The maximum value for a is 5 fields. (b) Probability $NestSurv$ that a nestling survives to a fully fledged juvenile versus the actual number of breeding birds in the breeding colony. The linear decreasing function reflects the competition for the nestlings' resources. (c) Probability $pSplit$ that a bird is leaving its present flock in the actual time step. The larger the flock the more likely a bird leaves this flock. Over a flocksize of $NSplit$ the value of $pSplit$ is exactly 50%.

gel bei seinem aktuellen Schwarm, da die Abspaltungswahrscheinlichkeit $pSplit$ kleiner ist.

Im Modell werden alle Vögel, die sich aus ein und demselben Schwarm abspalten, zu einem neuen Schwarm zusammengefaßt, der sich unabhängig vom »Elterschwarm« weiterbewegt. Treffen zum selben Zeitpunkt auf einem Feld mehrere Schwärme zusammen, so sollen sie sich vereinigen; d.h. sie fliegen im nächsten Zeitschritt gemeinsam weiter und bilden *einen* großen Schwarm – von dem sich allerdings wieder mit der Zeit einige Vögel abspalten werden.

Mortalität

Über die Mortalität der Lerchen ist wenig bekannt. Man schätzt, daß die Vögel im Durchschnitt 4–6 Jahre alt werden (W.R.J. DEAN; pers. Mitt.). Im Modell wird individuell für jeden (juvenilen oder adulten) Vogel pro Zeitschritt mittels einer konstanten Wahrscheinlichkeit μ bestimmt, ob er diesen Zeitschritt überlebt oder nicht. Diese Wahrscheinlichkeit ist so gewählt, daß im Mittel 50% einer Alterskohorte nach 4 Jahren gestorben sind; außerdem soll das maximale Alter eines Vogels 6 Jahre betragen. Die Mortalität der Nestlinge wurde bereits in der Dichteregulierung (Abb. 3b) berücksichtigt.

Simulationsablauf

Die Reihenfolge der Prozesse innerhalb eines Zeitschrittes (= 1 Tag) im Modell ist folgende:

Zuerst wird bestimmt, wo ein Brutgebiet neu entsteht und welche Grasareale wieder verschwinden. Anschließend wird gemäß der Sterbewahrscheinlichkeit μ simuliert, welche Vögel im aktuellen Zeitschritt sterben. Überall dort, wo Vögel eine Brut beendet haben, wird dann mittels der Überlebenswahrscheinlichkeit $NestSurv$ der Nestlinge (Abb. 3b) die Zahl der neuen Juvenilen in der Population festgelegt. In einem letzten Schritt wird das Schwarm- und Zugverhalten der Vögel simuliert: Gemäß der Abspaltungswahrscheinlichkeit $pSplit$ (Abb. 3c) teilen sich die Schwärme auf und ziehen jeweils getrennt weiter. Findet ein Schwarm ein Grasareal (Abb. 2), dann wird dort mit einer Brut begonnen.

Abb. 4 vermittelt einen Eindruck der unterschiedlichen Prozesse und der Dynamik des komplexen Systems. Von Tag zu Tag bewegen sich die Schwärme vorwärts, spalten sich auf, beginnen mit einer Brut usw.

3 Vergleich von drei verschiedenen Zugstrategien

Im folgenden werden drei verschiedene Zugstrategien (Szenarien) einander gegenübergestellt und beispielhaft ihr Einfluß auf die Kapazität des Systems (d.h. die Größe der Gesamtpopulation im Gleichgewicht) untersucht. Mit *Zugstrategie* wird insbesonde-

re das Szenarium bezeichnet, wie ein Schwarm sich verhält, wenn er in seinem aktuellen Suchareal *kein* Grasareal vorfindet, das gezielt angefliegen werden kann (vgl. Abb. 2). Dabei sind drei grundsätzliche Strategien denkbar, die von einer niedrigen, mittleren und einer hohen Mobilität der Vögel ausgehen:

Das Standard-Szenarium A: Befindet sich kein Grasareal im Suchgebiet eines Schwarms, so wird ein Feld innerhalb des Suchareals zufällig bestimmt, von dem aus der Schwarm im nächsten Zeitschritt seine Suche fortsetzt (Abb. 5a). Da in diesem Fall die neue Position des Schwarms jeweils stets »in Sichtweite«

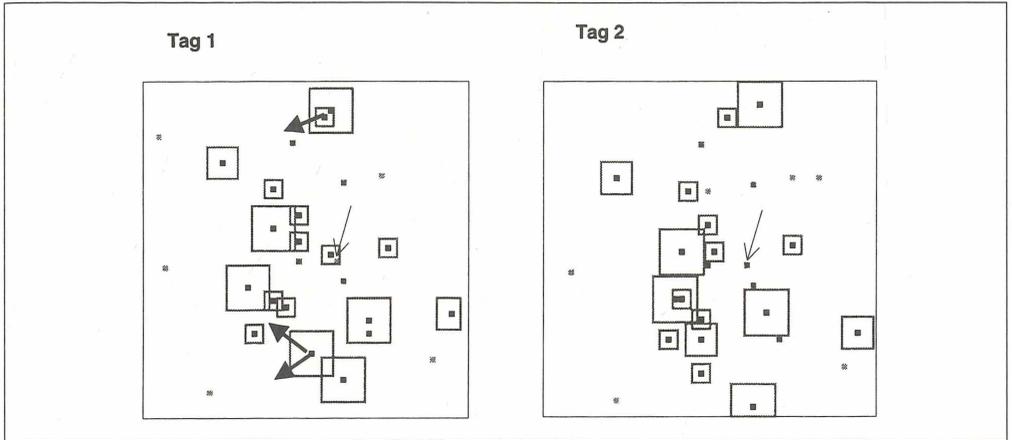


Abb. 4
Typische Zeitreihe der Dynamik des Systems. Für zwei aufeinanderfolgende Zeitschritte sind die Positionen der Schwärme (schwarze Quadrate) und die jeweilige Größe der Suchgebiete (Rahmen) dargestellt. Schwarze Quadrate ohne Rahmen sind brütende (nicht umherziehende) Schwärme. Hellgraue Quadrate bezeichnen Grasareale. Im ersten Bild ist an zwei Schwärmen illustriert, wohin sie sich bewegen bzw. aufspalten (dicke Pfeile; vgl. Tag 2). Ein Schwarm (dünner Pfeil) findet ein Grasareal und beginnt dort im nächsten Zeitschritt (Tag 2) mit einer Brut.

Fig. 4
Typical sequence of the dynamics in the system. Black squares denote the position of the flocks, the frames around them the searching areas. Black squares without frames are breeding, non-moving flocks. Light grey squares give the position of grass areas. In the first picture is exemplarily shown by the thick arrows how the flocks move or split. One flock (thin arrow) finds a grass area and begins a breeding session in the next time step.

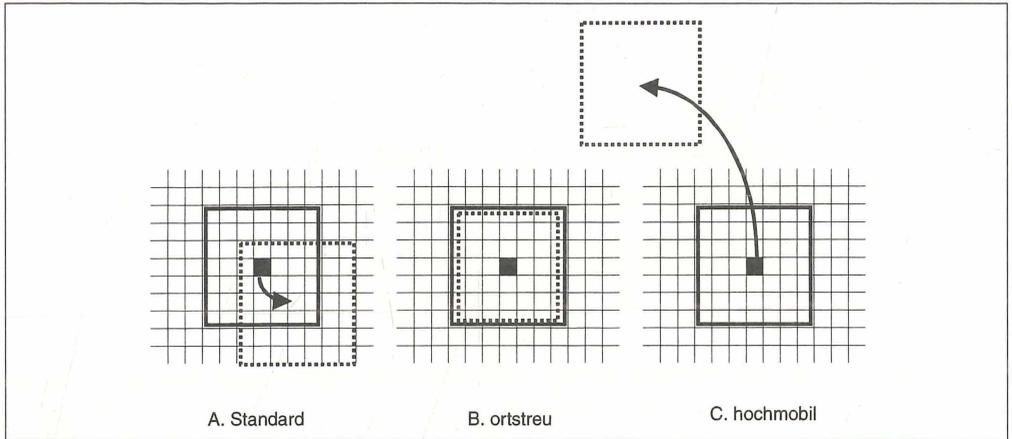


Abb. 5
Verschiedene Zugszenarien, falls ein Schwarm innerhalb seines Suchgebietes *kein* Grasareal vorfindet. Einzelheiten siehe Text.

Fig. 5
Different scenarios if no grass area can be found by a flock: (A) Standard ; (B) site fidelity; (C) high mobility. For details see text.

seiner alten bleibt, entspricht dies (im Vergleich zu den beiden nächsten Szenarien) einer »mittleren« Mobilität.

Das ortstreu Szenarium B: In diesem Fall bleibt ein Schwarm grundsätzlich an seiner momentanen Position und bewegt sich nur dann, falls ein Grasareal innerhalb seines Suchgebietes neu entstehen sollte (Abb. 5b).

Das hochmobile Szenarium C: Sichtet ein Schwarm kein Grasareal in seiner Umgebung, so bewegt er sich in diesem Fall eine bestimmte Strecke fort, so daß er ein völlig »neues« Suchgebiet über- sieht (Abb. 5c).

4 Ergebnisse

Mit diesen drei verschiedenen Zugstrategien A, B und C für die einzelnen Vögel wurden mit dem Modell Simulationen unternommen und untersucht. Mittels einer dazu entwickelten Methodik (FAHSE & al. 1998b) lassen sich die die Populationsdynamik charakterisierenden Größen bestimmen, wobei an

dieser Stelle ausschließlich die Kapazität (Größe der Gesamtpopulation im stochastischen Gleichgewicht) diskutiert werden soll. Abb. 6 zeigt die Ergebnisse für die Kapazität K in Abhängigkeit vom Individualismusgrad (Parameter da ; s. Abb. 3a) und von der Schwarmtreue (Parameter $NSplit$; s. Abb. 3c).

In Abb. 6a und 6b (Szenarium A bzw. B) zeigt sich, daß die Kapazität K mit abnehmendem Individualismusgrad da und konstanter Schwarmtreue ($NSplit = const.$) generell steigt (sofern die Kapazität K nicht Null ist). Dagegen zeigen die Abhängigkeiten der Kapazität K von der Schwarmtreue $NSplit$ bei konstantem Individualismusgrad da keinen einheitlichen Trend: Beispielsweise fällt in Abb. 6a die Kapazität K mit der Schwarmtreue $NSplit$ bei einem geringen Individualismusgrad ($da=5$ und $da=10$) streng monoton ab mit Ausnahme des ersten Wertes bei $NSplit=15$. Aber für $da=15$ ergibt sich genau der umgekehrte Fall einer Zunahme der Kapazität K mit steigender Schwarmtreue $NSplit$. Beim hochmobilen Szenarium C (Abb. 6c) liegen alle Werte für die Kapazität K auf sehr hohem Niveau, ohne daß eine signifikante Abhängigkeit von der Schwarmtreue $NSplit$

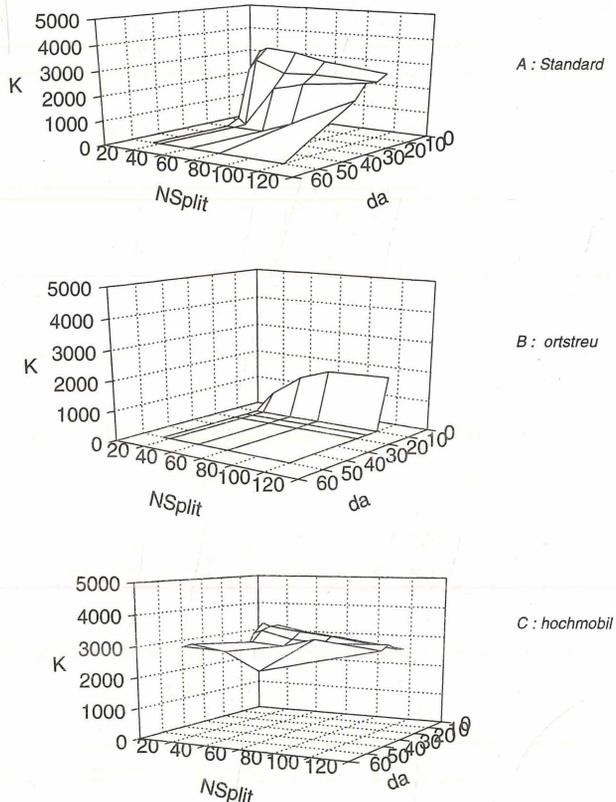


Abb. 6
Die Kapazität K als Funktion der Parameter da und $NSplit$ (s. Abb. 3) für die drei verschiedenen Zugstrategien aus Abb. 5. [$da=5, 10, 15, 20, 50$ Vögel; $NSplit=15, 20, 40, 60, 100$ Vögel]

Fig. 6
Carrying capacity K versus the parameters da and $NSplit$ (see Fig. 3) for three different scenarios from Fig. 5. [$da=5, 10, 15, 20, 50$ birds; $NSplit=15, 20, 40, 60, 100$ birds]

oder vom Individualismusgrad da festzustellen wäre. Dagegen nimmt K beim ortstreuen Verhalten lediglich bei sehr großer Kooperation zwischen den Vögeln (d.h. wo der Individualismusgrad da klein ist) Werte größer Null an. Das Szenarium A liegt dazwischen: Bei hohem Individualismusgrad da ist auch hier die Kapazität K gleich Null, aber ansonsten werden Werte von 2000–3000 Vögeln erreicht.

Insgesamt zeigt sich bei allen Parameterkombinationen für $NSplit$ und da , daß

1. die Kapazität K jeweils für das hochmobile Szenarium C stets höher ist als für die Strategien A und B; und
2. daß in allen Fällen das ortstreu Verhalten nach Strategie B Kapazitäten unterhalb von denen bei A und C liefert.

Anschaulich ausgedrückt:

C > A > B;
bzw. hochmobil > mäßig mobil > ortstreu.

5 Analyse

Die Ergebnisse zeigen einheitlich, daß mit steigender Kooperation innerhalb der einzelnen Schwärme (d.h. mit kleiner werdenden da) die Größe der Kapazität ansteigt. Dieser anschaulich nachvollziehbare Effekt folgt aus dem einfachen Sachverhalt, daß die Schwärme bei kleinem da (Abb. 3a) im Mittel ein größeres Suchgebiet besitzen als bei großem da und somit bei der Suche nach Grasarealen zum Brüten erfolgreicher sind. Dies führt zu einer höheren Reproduktionsrate, die solange zu einem Anstieg der Population und damit verbunden zu höheren mittleren Schwarmgrößen führt, bis die Dichteregulierung (Abb. 3b) ein weiteres Anwachsen verhindert. Auf die komplexere Interpretation des Einflusses von Parameter $NSplit$ kann an dieser Stelle aus Platzgründen nicht näher eingegangen werden.

Dagegen soll genauer untersucht werden, warum das hochmobile Szenarium C gegenüber den beiden anderen Szenarien A und B generell weit vorteilhafter für die Vögel zu sein scheint. Wichtig wird in diesem Zusammenhang die oben erwähnte Eigenschaft der Grasareale, daß sie noch bis zu 14 Tagen nach ihrem Entstehen den Lerchen geeignete Bedingungen für einen Brutbeginn liefern. Dieser Umstand stellt einen sog. »Memory-Effekt« im System dar, der sich wie folgt auswirkt: Die drei Zugszenerien beschreiben prinzipiell denkbare Verhaltensweisen der Vögel, falls sie in einem Zeitpunkt *kein* Grasareal innerhalb ihres Suchgebietes finden können (s. Abb. 5). Der entscheidende Unterschied liegt in dem Ausmaß, inwieweit sich dabei die Suchgebiete eines Schwarms von Zeitschritt zu Zeitschritt überlappen. Dies ist in Abb. 7 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. 7 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 abgesucht 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; s.o.) dort ein Grasareal hochgewachsen ist, das im Zeitpunkt $t+1$ immer noch eine Brutmöglichkeit bietet. Ermittelt man bei den Szenarien A, B und C den mittleren Grad an Überlappung der Suchgebiete eines Schwarms für 2 aufeinanderfolgende Zeitschritte, so erhält man die in

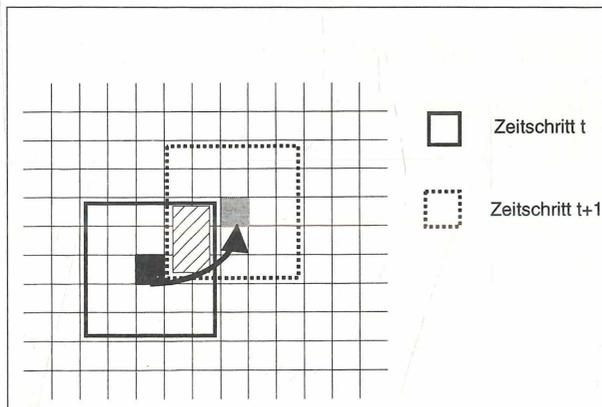


Abb. 7

Bei nicht zu hoher Mobilität eines Schwarms kommt es von Zeitschritt zu Zeitschritt zu einer Überlappung des neuen Suchgebietes (gestrichelt) mit dem alten (durchgezogen), was zu zeitlichen Korrelationen in der Populationsdynamik führt. Näheres siehe Text.

Fig. 7

If the mobility of a flock is not too high, there will be an overlap of the new (dotted) and the old (straight line) searching area from time step to time step leading to temporal correlations in the population dynamics. For details see text.

Tab. 1

Mittlerer Überlappungsgrad der Suchgebiete eines Schwarms in zwei aufeinanderfolgenden Zeitschritten t und $t+1$ (s. Abb. 7) für die Zugscenarien A, B und C (s. Abb. 5).

Table 1

Mean degree of overlap of two searching areas of a flock in two timesteps t and $t+1$ (see Fig. 7) for the migration scenarios A, B and C (see Fig. 5).

Zugstrategie	Überlappungsgrad	Bemerkung
Szenarium A	≈ 50 %	Mittelwert aus allen möglichen Feldern innerhalb des Suchgebietes im Zeitpunkt t ; s. Abb. 5a
Szenarium B	100 %	Schwarm bleibt an seinem Ort; s. Abb. 5b
Szenarium C	0 %	Schwarm fliegt weiter weg; s. Abb. 5c

Tab. 1 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 Zugstrategie der Überlappungsgrad hoch, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß er auch im nächsten Zeitschritt *keine* Brutmöglichkeit finden wird, groß. Dieser Umstand stellt eine zeitliche Korrelation negativer Effekte für die Populationsdynamik dar, die dementsprechend zu geringeren Kapazitäten führen.

Insgesamt bedeutet das: Obwohl die Lerchen im Modell zwar einerseits in einer räumlich und zeitlich unkorrelierten Umwelt leben (d.h. es gibt keine für Graswuchs »bevorzugten« Orte und keine »günstigen« Jahreszeiten), ergeben sich andererseits aufgrund der jeweils verfolgten Zugstrategie (mit ihrem charakteristischen Überlappungsgrad der Suchgebiete von Zeitschritt zu Zeitschritt) zeitliche Korrelationen in der Populationsdynamik, die zu einer Verringerung der Reproduktivität und der Populationsgröße führen.

6 Diskussion

Unser Ziel war es zum einen, die Auswirkungen unterschiedlichen individuellen Verhaltens auf die Lerchenpopulation zu untersuchen: Was passiert auf der Populationsebene, wenn auf individueller Ebene jeder Vogel für sich seine eigene, regionale Umwelt wahrnimmt und darauf mit »Entscheidungen« reagiert, die er nach gewissen Wahrscheinlichkeiten trifft. Die Ergebnisse in Abb. 6 zeigen die Abhängigkeit einer Kenngröße der Gesamtpopulationsdynamik (der Kapazität K) von Modellparametern, die auf der Individuums- oder der Schwarmebene arbeiten. Die Ergebnisse stellen dar, auf welchem Niveau sich die Gesamtpopulation einstellt, wenn jedes Individuum seine Möglichkeiten zur Reproduktion ausnutzt und stets mit einer Brut beginnt, sobald es ein Grasareal gefunden hat.

Zum anderen sollte mit diesem Modell ein tieferes Verständnis darüber erlangt werden, welche Verhaltensweisen in einer hochvariablen Umwelt am sinnvollsten erscheinen. Dieses Ziel wurde dadurch

motiviert, daß empirische Untersuchungen, welches konkrete Verhalten die Lerchen in Bezug auf die Suchstrategie und der Schwarmdynamik an den Tag legen, sehr aufwendig und teuer wären – falls überhaupt möglich. Die Ergebnisse und Analysen des Modells zeigen, daß im Ökosystem der Lerchen in der Nama-Karoo der oben erwähnte Memory-Effekt eine entscheidende Rolle spielt: Dieser besteht darin, daß Grasareale für eine Zeitspanne von 14 Tagen noch für einen Brutbeginn geeignet sind und nicht nur für kurze Zeit bzw. einen Zeitschritt. Dadurch erhöht sich für die Vögel die Effektivität ihrer Suche nach einer Brutgelegenheit, falls sie hinreichend mobil sind. Es wird also mit dem Modell verständlich, warum das Nomadisieren der Lerchen in dieser Gegend eine sinnvolle Überlebensstrategie darstellt: es dämpft die aufgrund der Memory-Effekte auftretenden zeitlichen Korrelationen in der Populationsdynamik. Im Modell wurde nicht berücksichtigt, daß eine erhöhte Mobilität für die Lerchen auch mit einem größeren Energieaufwand verbunden ist. Es wird insgesamt zu einem trade-off kommen, so daß ein gewisses Maß an Mobilität nicht überschritten werden wird. Für den Naturschutz hat dies eine große Bedeutung: Wenn die Lerchen – wie es das Modell nahelegt – in der Tat so mobil sind, daß sie auf ihrer Suche nach Grasarealen an einem Tag ohne weiteres mehrere Dutzend Kilometer zurücklegen, dann werden die Lerchen eingerichtete Reservate in Form von eingezäunten, den Viehherden nicht zugänglichen Bereichen immer wieder verlassen. Aus diesem Grund wären mehrere entsprechend weit voneinander entfernte Reservate anstelle von einem durchaus sinnvoll (vgl. zu dieser Problematik FAHSE & al. 1998a).

Literatur

- 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.
- 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.
- FAHSE, L., W.R.J. DEAN & C. WISSEL, 1998a: Modelling the size and distribution of protected areas for nomadic birds: Alaudidae in the Nama-Karoo, South Africa. – Biological Conservation: 85 (1–2): 105–112.
- FAHSE, L., C. WISSEL & V. GRIMM, 1998b: Reconciling classical and individual-based approaches in theoretical population ecology: a protocol for extracting population parameters from individual-based models. – The American Naturalist (im Druck).
- 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.
- HASSEL, 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.
- 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.
- KREBS, J.R. & N.B. DAVIES, 1981: An introduction to behavioural ecology. – Blackwell Scientific Publications Oxford.
- LAWTON, J.H., 1991: From physiology to population dynamics and communities. – Functional Ecology 5: 155–161.
- MACLEAN, G.L., 1970: The biology of the larks (Alaudidae) of the Kalahari Sandveld. – Zoologica Africana 5 (1): 7–39.
- MACLEAN, G.L., 1996: Ecophysiology of desert birds. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- NICHOLSON, A.J., 1954: An outline of the dynamics of animal population. – Australian Journal of Zoology 2:9–65.

Adresse

Dipl.-Phys. Lorenz Fahse
Prof. Dr. Christian Wissel
UFZ – Umweltforschungszentrum
Leipzig-Halle GmbH
Sektion Ökosystemanalyse
PF 2, D-04301 Leipzig, Germany

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [28_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Fahse Lorenz, Wissel Christian

Artikel/Article: [Nomadisieren und Schwarmbildung von Vögeln als Überlebensstrategie in stark variierender Umwelt - ein Modell zum Vergleich verschiedener Hypothesen 191-199](#)