

Ein individuenbasiertes Modell zur Beurteilung der Überlebenschancen kleiner Populationen der Mauereidechse (*Podarcis muralis*)

Hanno Hildenbrandt, Carolin Bender, Volker Grimm, Klaus Henle

Synopsis

We present an individual-based simulation model which allows to estimate the mean survival time of small populations of the wall lizard (*Podarcis muralis*). The model takes into account the territorial behaviour of the lizards. For an artificially constructed isolated habitat near Weinsberg (Baden-Württemberg), the mean survival time is estimated as 36 years. The short expected mean survival time is due to the size of the habitat which is far too small. A threefold increase of the habitat size would result in a mean survival time of more than 700 years. Even very small immigration rates of 0.5 individuals per year would lead to a considerable improvement of the survival probability.

Mauereidechse, Territorialverhalten, Überlebenswahrscheinlichkeit, individuenbasiertes Modell, Naturschutz
Podarcis muralis, territorial behaviour, survival probability, individual-based model, nature conservation

1. Einleitung

Im Rahmen einer Rebflurbereinigung im Gewann Ranzenberg bei Weinsberg (Landkreis Heilbronn) wurde 1987 die vorhandene Weinbergmauer zerstört und mit ihr eine große Mauereidechsenpopulation (*Podarcis muralis*). Um die Population nicht völlig zu verlieren, wurden 1986 Tiere abgefangen und bis zu ihrer Wiedereinbringung im Herbst 1987 gehalten. Insgesamt wurden 132 Mauereidechsen verschiedenen Alters, jedoch vorwiegend adulte Tiere, in einem neu angelegten Ersatzhabitat ausgesetzt. Dieser »Eidechengarten« besteht aus 14, in Terrassen angeordneten Trockenmauern, die ca. 14 m lang und 1 – 1,6 m hoch sind. Der »Eidechengarten« liegt inmitten intensiv bewirtschafteter Rebflächen, die keinen Lebensraum für *P. muralis* bieten, so daß von einer vollständig isolierten *Habitatinsel* ausgegangen werden kann. Um die Entwicklung der Population zu beurteilen, wurden seit 1988 Bestandsaufnahmen der Population durchgeführt (vgl. KUBACH & EHRL 1988, HENLE & al. 1990, BENDER 1992, 1993). Diese Untersuchungen führten zu der pessimistischen Prognose, daß die Überlebenschance der Popu-

lation im »Eidechengarten« längerfristig gesehen gering ist. Das Habitat ist zu klein, um einer überlebensfähigen Population Raum bieten zu können.

Mit dem im folgenden vorgestellten Simulationsmodell wird der Versuch unternommen, diese Prognose zu quantifizieren. Es soll dazu dienen, die »mittlere Überlebensdauer« T_m der Population am Ranzenberg zu berechnen, d.h. die Zeit, die diese Population *wahrscheinlich* überdauern wird (vgl. WISSEL & ZASCHKE 1992). Außerdem ermöglicht es, den Einfluß verschiedener Parameter wie z.B. der Habitatgröße, aber auch von Managementmaßnahmen, auf die mittlere Überlebensdauer zu untersuchen.

2. Das Modell

Den Ausgangspunkt für die Modellbildung stellt das ausgeprägte Territorialverhalten von *P. muralis* dar (EDSMAN 1990). Um dieses Verhalten angemessen berücksichtigen zu können, wurde ein individuenbasierter Ansatz gewählt, d.h. das Leben und das idealisiert beschriebene Verhalten eines jeden einzelnen Individuums der Population wird im Modell verfolgt.

Für eine isolierte Population von *P. muralis* umfaßt das Modell fünf Komponenten (Abb. 1). Die Individuen werden drei unterschiedlichen Altersgruppen innerhalb der Population zugeordnet: Juvenile, Subadulte und Adulte. Die Zuordnung ist streng altersabhängig: Geburtsjahr: juvenil; 1. Jahr: subadult; 2. Jahr und folgende: adult. In Abb. 1 ist dies und die Nachführung des Alters der Tiere unter »Gruppenverwaltung« zusammengefaßt. Die Altersgruppe »Adulte« ist in die beiden *sozialen* Teilgruppen der Revierbesitzer bzw. die der Adulten, die (noch) kein Revier besitzen untergliedert. Letztere sind im Gegensatz zu Revierinhabern weder lokalisiert noch tragen sie zur Reproduktion bei – Tiere dieser Gruppe werden im folgenden »Floater« genannt (EDSMAN 1990).

Eine zentrale Stellung nimmt das Reviermodell ein (Abb. 1). Es modelliert das auffallende Territorialverhalten von *P. muralis* (GRUSCHWITZ & BÖHME 1986, HENLE & al. 1990). Das Habitat (Mauer) wird in linear angeordnete Revierparzellen unterteilt (Abb. 2). Die Fläche einer solchen Parzelle entspricht der kleinsten Fläche, die für die Bildung eines Männ-

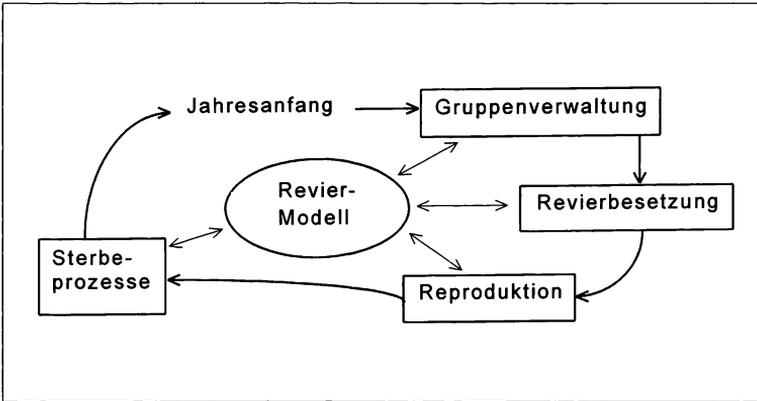


Abb. 1
Modellstruktur. Die einzelnen Komponenten werden innerhalb eines Jahres in der durch die fett gedruckten Pfeile angedeuteten Reihenfolge durchlaufen.

Fig. 1
 Structure of the model. One cycle through the different components is carried out per year in the temporal order indicated by the printed in bold arrow.

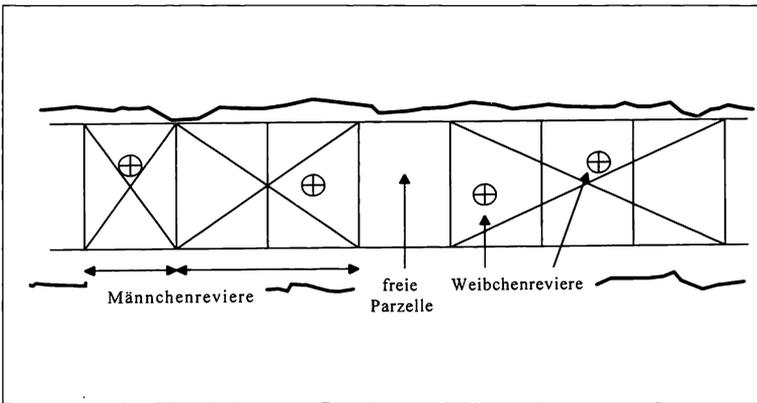


Abb. 2
Unterteilung des Habitats (Mauer) in linear angeordnete Parzellen.

Fig. 2
 Subdivision of the habitat (wall) in linearly arranged plots.

chenreviers benötigt wird. Die tatsächliche Fläche in m^2 hängt von der Qualität des Habitats (Futterangebot, Sonnenplätze, Unterschlüpf, Exposition usw.) ab und kann von Habitat zu Habitat extrem variieren; in der betrachteten Region finden sich *mittlere* Reviergrößen zwischen 10 – 50 m^2 ; (DEXEL 1986, GRUSCHWITZ & BÖHME 1986, HABERBOSCH & MAY-STRÜMER 1987). Die Einführung der willkürlichen Flächeneinheit »Parzelle« vereinfacht die Modellierung und den Vergleich solcher unterschiedlicher Habitate.

Das Territorialverhalten wird mit Hilfe von Regeln beschrieben, die aus den diesbezüglichen bisherigen Kenntnissen für *P. muralis* (GRUSCHWITZ & BÖHME 1986) und insbesondere den Untersuchungen von EDSMAN (1990) abgeleitet wurden. Für Weibchen gilt, daß sie sehr viel kleinere, nicht aneinander grenzende Reviere haben als die Männchen (Abb. 2). Sie orientieren sich bei der Wahl der Standorte für ihre Reviere vorwiegend an der Habitatqualität, die z.B. durch Sonneneinstrahlung und geeignete Eiablageplätze bestimmt wird. Folgender Regelsatz gilt für die Weibchen:

(1) Die Anzahl der gleichzeitig möglichen Weibchenreviere *WR* ist begrenzt.

- (2) Stirbt eine Revierbesitzerin, kann die jeweils älteste Floaterin ein neues Revier gründen (innerhalb einer zufällig gewählten Parzelle).
 (3) Ein Weibchen behält sein Revier, bis es stirbt.
 (4) Zur Reproduktion gelangen nur Weibchen, deren Revier von einem Männchenrevier überdeckt wird.

Männchen versuchen, möglichst große Reviere zu bekommen. Je größer ein Revier, desto größer die Wahrscheinlichkeit, in ihm auch Weibchenreviere vorzufinden. Für die Männchen wird im Modell folgender Regelsatz angesetzt:

- (5) Die insgesamt zur Verfügung stehende Anzahl an Parzellen ist begrenzt (*Parameter* »Parzellenzahl«).
 (6) Ein Männchenrevier besteht aus 1 – 5 zusammenhängenden Parzellen.
 (7) Um freie Parzellen konkurrieren die Besitzer der benachbarten Reviere und der jeweils älteste Floater (s. unten).
 (8) Die Reviere werden zu 100% erfolgreich verteidigt, d.h. ein Revier kann nur vergrößert werden, nie schrumpfen.
 (9) Ein Männchen behält sein Revier, bis es stirbt.
 (10) Männchen paaren sich ausschließlich mit den

Weibchen, deren Revier innerhalb des eigenen Reviers liegt.

Aufgrund von (2) sind die besetzten Weibchenreviere im Mittel über das Habitat gleichverteilt. Mit (4) bzw. (10) ergibt sich daraus eine lineare Abhängigkeit zwischen der Größe eines Männchenrevieres und der Anzahl der darin befindlichen Weibchen (vgl. EDSMAN 1990, Kapitel I, S. 18). Die Regel (7) ist innerhalb der Modellkomponente »Revierbesetzung« (Abb. 1) wie folgt umgesetzt: Für jede durch den Tod eines Revierbesitzers frei gewordene Parzelle werden zunächst die Bewerber, also evtl. Nachbarn und Floater ermittelt. Existiert nur ein Bewerber, geht die Parzelle sofort in seinen Besitz über. Bei mehreren Bewerbern wird der »Gewinner« anhand Tab. 1 »ausgewürfelt«.

Tab. 1
Chancen zur Übernahme einer freien Parzelle im Falle mehrerer Bewerber.

Tab. 1
Chance to »win« a free plot in the case of more than one competitors.

Bewerber	Übernahmechancen
Nachbar:Nachbar	50:50
Nachbar:Floater	60:40
Nachbar:Floater:Nachbar	40:20:40

Die Übernahmechancen wurden *ad hoc* angesetzt – sie erscheinen uns aber zumindest plausibel. Die in (6) eingeführte Beschränkung der Reviergröße auf 5 Parzellen berücksichtigt, daß Reviervergrößerungen für Männchen mit zunehmenden Kosten verbunden sind (EDSMAN 1990).

In der Modellkomponente »Reproduktion« beschreibt der Parameter C_m die Netto-Anzahl der Nachkommen pro Gelege, d.h. die Zahl an Nachkommen, die das Subadulten-Stadium erreichen. Die Altersgruppe »Juvenile« wird also im Modell nicht explizit berücksichtigt. Jedes Weibchen, für das Regel (4) gilt, produziert ein Gelege pro Jahr. Die Anzahl der Nachkommen aus einem bestimmten Gelege, die das Stadium der Subadulten erreichen, hängt von vielen Faktoren ab. Diese reichen von Umwelteinflüssen bis zur »Qualität« der Nachkommen. Die genauen Auswirkungen der einzelnen Faktoren sind weder bekannt, noch ließen sie sich in ihrer Gesamtheit modellieren. Diese Variabilität wird durch Verwendung einer Poisson-Zufallsverteilung mit Mittelwert C_m berücksichtigt (WISSEL 1989). Für jedes neue

Individuum wird das Geschlecht zufällig zugeordnet, so daß sich im Mittel ein Geschlechterverhältnis der Nachkommen von 1:1 ergibt.

Im letzten Modellteil »Sterbeprozesse« wird mit Hilfe jährlicher Mortalitätsraten M_R , M_F und M_S (die Indizes stehen für Revierinhaber, Floater bzw. Subadulte) für jedes Individuum bestimmt, ob es das betreffende Jahr überlebt oder nicht. Dazu wird am Ende der Aktivitätsphase für jedes Individuum im Computer eine Zufallszahl zwischen 0 und 1 »gezogen«. Nur wenn diese Zahl größer ist als die angesetzte Mortalitätsrate überlebt das Individuum. M_S gilt für Männchen und Weibchen; in den Gruppen »Revierbesitzer« und »Floater« sind die Mortalitätsraten der Weibchen gegenüber M_R bzw. M_F jeweils 5% niedriger angesetzt.

Das Modell verfügt also über sechs Parameter: »Parzellen« (Habitatgröße), WR (Anzahl Weibchenreviere), C_m (mittlere Anzahl Nachkommen pro Gelege), M_R , M_F und M_S (jährliche Mortalitätsraten). Für jeden untersuchten Parametersatz wurden 1000 Simulationen durchgeführt, um trotz der vielen im Modell berücksichtigten Zufallsprozesse statistisch abgesicherte Ergebnisse zu bekommen. Jede Simulation wurde solange fortgesetzt bis die Modellpopulation ausgestorben war.

3. Simulationsergebnisse

Zur Simulation der Ranzenberg-Population wurde folgender Parametersatz verwendet: »Parzellen« = 10; $WR = 5$; $C_m = 2,0$; $M_R = 0,35$; $M_F = 0,45$; $M_S = 0,55$. Die ersten drei Parameter wurden basierend auf den Beobachtungen im Rahmen einer Erfolgskontrolle markierter Tiere (KUHACH & EHRL 1988, HENLE et al. 1990) angesetzt. Mortalitätsschätzungen für *P. muralis* sind bisher nicht publiziert (siehe GRUSCHWITZ & BÖHME 1986). Deshalb wurden als erste Näherung Werte der verwandten Ruineidechse (*P. sicula*) (HENLE 1988) verwendet, die nach unserem – subjektiven – Eindruck in ähnlicher Größenordnung zu liegen scheinen.

Die wichtigsten vom Modell für diesen Parametersatz produzierten Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammengefaßt. Abgesehen von der mittleren Überlebensdauer der Population (T_m), Angaben zur statistischen Verteilung der Populationsgrößen (N^* , N_c) und dem Geschlechterverhältnis, beziehen sich alle Werte auf die individuelle Ebene. Diese Werte reagieren z.T. auf recht empfindliche Weise auf Parametervariation, was Rückschlüsse auf Kosten und Nutzen des modellierten *Verhaltens* von *P. muralis* erlaubt. So läßt sich etwa aus der individuellen Lebenserwartung die mittlere effektive jährliche Mortalitätsrate berechnen. Für den angegebenen Parametersatz liegt diese für Weibchen bei etwa 0,4. Diese Größe

reagiert zwar wie erwartet auf die Variation von C_m oder M_S , bleibt aber nahezu konstant bei Variation von M_R und M_F – die Population muß in der Lage sein, ihre Sozial- und Altersstruktur den gegebenen Umständen dynamisch anzupassen! Zur Abschätzung der Überlebenschancen einer *P. muralis*-Population reicht aber zunächst die Angabe von T_m , N^* und N_c .

Die mittlere Populationsgröße von $N^* = 21$ adulten Tieren ergibt, bezogen auf die im »Eidechsengarten« Ranzenberg verfügbare Mauerfläche (270 m²), eine mittlere Dichte von 0,08 Tieren/m². Dieser Wert ist hoch (vgl. DEXEL 1986, GRUSCHWITZ & BÖHME 1986, HABERBOSCH & MAY-STRÜMER 1987). Er legt den Schluß nahe, daß der »Eidechsengarten« Ranzenberg ein Habitat guter bis sehr guter Qualität darstellt.

Die untere Stabilitätsgrenze N_c ist als Schwellenwert zu sehen: Fällt die Populationsgröße unter diesen Wert, so stellt sich eine negative Wachstumstendenz ein, d.h., die Population wird sich kaum mehr erholen und voraussichtlich binnen kurzer Zeit aussterben. Der ermittelte Wert von $N_c = 6,8$ erscheint niedrig und läßt sich als eine gewisse »Robustheit« der Population auslegen. Trotzdem beträgt die mittlere Überlebenszeit T_m lediglich 36 Jahre, so daß die Prognose für diese Population sehr

pessimistisch ausfällt. Das Habitat »Eidechsengarten« Ranzenberg ist für eine isolierte Population zu klein! Dies wird besonders deutlich, wenn man die Abhängigkeit der mittleren Überlebenszeit T_m von der effektiven Habitatgröße betrachtet (Abb. 3): T_m steigt exponentiell mit der Habitatgröße. Das größte betrachtete Habitat (30 Revierparzellen; 15 Weibchenreviere) wäre dreimal so groß wie für den »Eidechsengarten« Ranzenberg veranschlagt und hätte demnach keineswegs unrealistische Ausmaße. Die mittlere Überlebenszeit beträgt dann 730 Jahre (bei einem N^* von 66 adulten Tieren). Wird die Habitatgröße andererseits noch gegenüber der am Ranzenberg weiter verringert, kann sich überhaupt keine wenigstens zeitweise funktionierende Populationsdynamik mehr ausbilden. Dies macht sich dadurch bemerkbar, daß N_c nicht bestimmbar ist, die Population also nur durch bloßen Zufall ein paar Jahre überlebt – ein Effekt, der sich ab »Parzellen« = 6, $WR = 3$ einstellt.

Um zu verhindern, daß sich die (effektive) Habitatgröße des »Eidechsengarten« Ranzenberg verringert, erscheinen die bei HENLE & BENDER (1991) und BENDER (1992) gegebenen Empfehlungen zur Bewirtschaftung der Terrassen und Pflege der Mauern dringend geboten (insbesondere Freihaltung von

Tab. 2: Übersicht über die Simulationsergebnisse mit den Parametern »Parzellen« = 10; $WR = 5$; $C_m = 2,0$; $M_R = 0,35$; $M_F = 0,45$; $M_S = 0,55$.

Tab. 2: Overview of the simulation results with parameters »Parzellen« = 10; $WR = 5$; $C_m = 2,0$; $M_R = 0,35$; $M_F = 0,45$; $M_S = 0,55$.

Auswertegröße	Wert	Einheit
Mittlere Überlebenszeit der Population (T_m)	36	Jahre
Mittlere Populationsgröße (Adulte) N^*	21	Individuen
Untere Stabilitätsgrenze (Adulte) N_c [s. Text zur Erläuterung]	6,8	Individuen
Geschlechterverhältnis Männchen/Weibchen	0,95	–
Individuelle Lebenserwartung der Weibchen	3,36	Jahre
Individuelle Lebenserwartung der Männchen	3,24	Jahre
Erfolgsrate mit der weibliche Revierbesitzerinnen Gelege ablegen (vgl. Regel (4) im Text)	90,3	%
Mittlere Reviergröße (Männchenreviere)	2,93	Parzellen
Mittleres Alter bei der ersten Revierakquirierung (Männchen)	2,41	Jahre
Mittleres Alter bei der ersten Revierakquirierung (Weibchen)	2,42	Jahre
Pro-Kopf-Wachstumsrate (über alle Weibchen gemittelt)	1,92	Individuen
Pro-Kopf-Wachstumsrate (über revierbesitzende Weibchen gemittelt)	5,34	Individuen

Beschattung, Zulassen niedrigen Grasbewuchs am Mauerfuß und seitlich der Mauern).

Einen tieferen Einblick in die Aussterberisiken und Auswirkungen bestimmter Annahmen als die bloße Angabe von T_m erlaubt Abb. 4. Aufgetragen ist die Aussterbewahrscheinlichkeit, d.h. die Wahrscheinlichkeit, daß die Population bis zu einer bestimmten Zeit ausgestorben ist, wobei der zeitliche Bezugspunkt in der Gegenwart liegt. Als zweite unabhängige Größe neben der Zeit fungiert die aktuelle Populationsgröße (Anzahl adulter Tiere N_0). Zwei Beispiele mögen verdeutlichen, wie Abb. 4 zu

sich eine Population demnach auf hohe Populationsgrößen einpendeln, die ein Aussterben eher unwahrscheinlich machen. Andererseits bleibt das Aussterberisiko bei kleinem Besatz hoch (»Allee-Effekt«; vgl. WISSEL 1989). Ein qualitativ anderes Bild ergibt sich bei Immigration (Abb. 4c): obwohl T_m fast identisch zur mittleren Überlebenszeit unter den Bedingungen von Abb. 4b ist. Hier wurde, ausgehend vom Parametersatz für den Ranzenberg, zusätzlich eine konstante jährliche Immigrationsrate von 0,5 Individuen pro Jahr angenommen, d.h. im Mittel immigriert alle zwei Jahre ein Tier, dessen Geschlecht

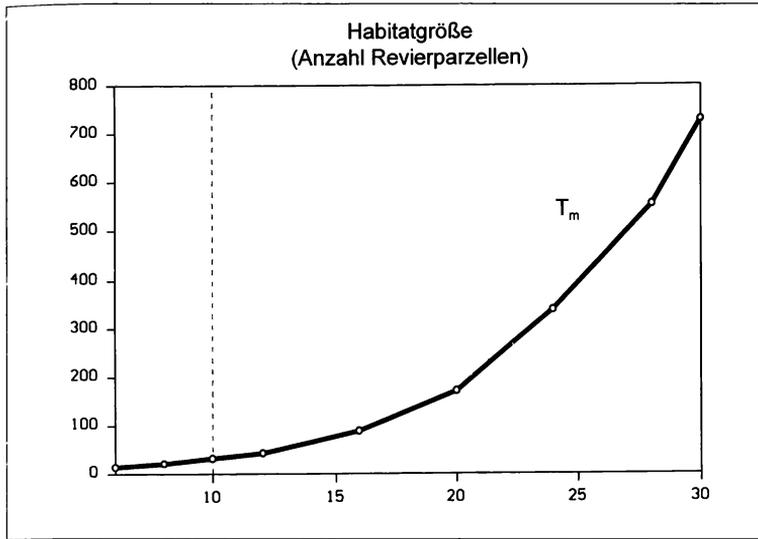


Abb. 3

Mittlere Überlebenszeit T_m in Abhängigkeit von der Habitatgröße. WR wurde zusammen mit »Parzellen« im Verhältnis 1:2 variiert. Alle anderen Parameter entsprechen dem Parametersatz für den »Eidechsgarten« Ranzenberg (s. Text).

Fig. 3

Dependence of mean survival time T_m on habitat size. WR was varied together with »Parzellen« using a ratio of 1:2. All other parameters are as specified for the »Eidechsgarten« Ranzenberg (see text).

lesen ist (Abb. 4a): (1) wenn dieses Jahr ($T=0!$) 10 adulte Tiere gezählt werden, dann wird die Population nach ca. 15 Jahren mit der Wahrscheinlichkeit 1/2 ausgestorben sein; (2) werden dieses Jahr 30 adulte Tiere gezählt, dann beträgt die Wahrscheinlichkeit, daß die Population nach 50 Jahren noch besteht, etwa 1/3. Nun sind wir weit davon entfernt zu glauben, daß das Modell und die verfügbaren Daten solch exakten Prognosen erlauben. Der Sinn dieser Auftragung liegt im Vergleich unterschiedlicher Szenarien.

Abbildung 4b zeigt die Situation für ein »großes« Habitat (»Parzellen« = 20, $WR = 10$). Für kleine N_0 ist das Aussterberisiko dieser Population hoch – bis etwa $N_0 \leq 10$ sogar höher als für die Situation in Abb. 4a. Es fällt dann aber steil ab, um sich ab etwa $N_0 > 50$ auf einem tiefen Niveau zu halten. Noch höhere Werte von N_0 verringern das Aussterberisiko nicht mehr wesentlich. In Abb. 4a (»Eidechsgarten« Ranzenberg) ist der Abfall des Aussterberisikos zu höheren N_0 zwar auch erkennbar, aber nur schwach ausgeprägt. In einem größeren Habitat kann

zufällig bestimmt wird. Abb. 4c zeigt, daß sich durch Immigration vorrangig eine Stabilisierung bei kleinem N_0 ergibt, während eine Population die Immigranten kaum wahrnimmt, wenn N_0 selbst groß ist. Die Kombination von »großen« Habitaten (»automatische« Etablierung bei hohem Besatz) und der Möglichkeit der Migration zwischen Habitaten (»Rettung« bei niedrigem Besatz) wird es sein, die regional gesehen überlebensfähige Populationen garantieren könnte. Unter den derzeitigen Gegebenheiten am Ranzenberg ist jedoch »Immigrationsrate« mit »Einsetzrate« gleichzusetzen, da natürliche Migration in das Habitat auszuschließen ist.

4. Diskussion

Das hier vorgestellte Modell liefert Überlebensprognosen für kleine Mauereidechsenpopulationen und zeigt, wie diese Prognosen von Parametern abhängen, die das Habitat und das Verhalten der Mauereidechsen beschreiben. Aber wie »sicher« sind

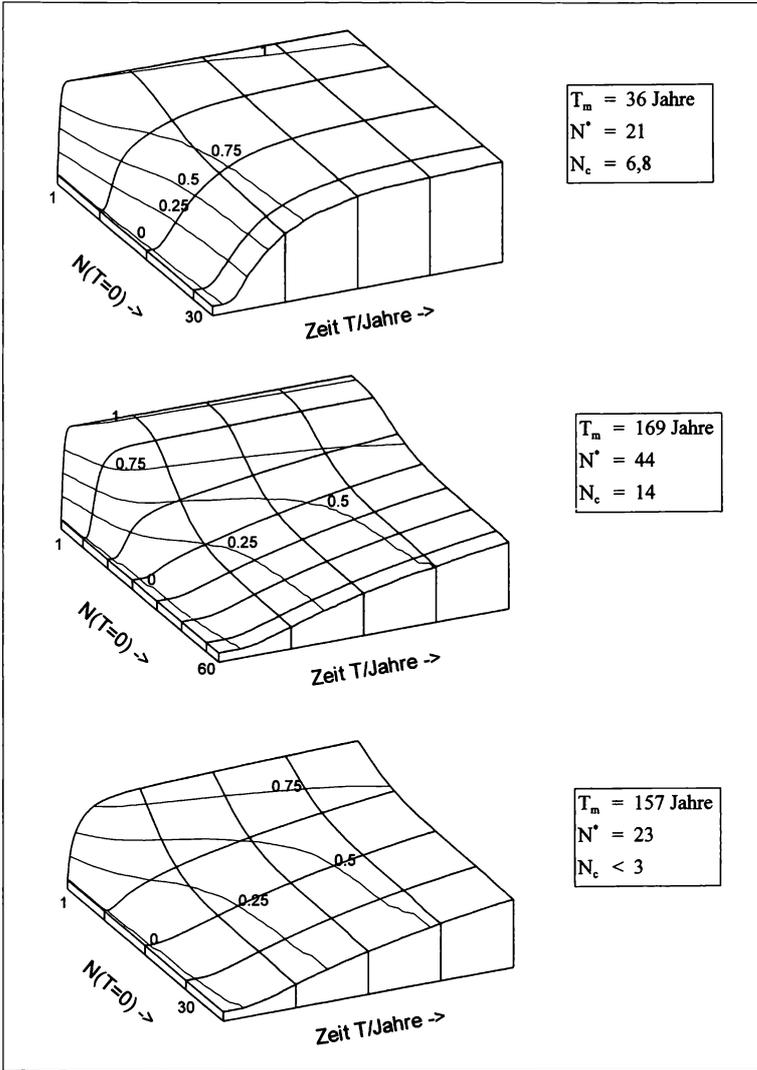


Abb. 4

Wahrscheinlichkeit, bis zur Zeit T (lineare Skala von 1 – 200 Jahre) ausgestorben zu sein, abhängig von der aktuellen Populationsgröße N_0 . (a) Parametersatz für den »Eidechsgarten« Ranzenberg; (b) »Parzellen« = 20, $WR = 10$, alle anderen Parameter wie in (a); (c) wie in (a), jedoch zusätzlich jährliche Immigrationsrate von 0,5 Individuen pro Jahr.

Fig. 4

Dependence of extinction probability until year T (linear scale covering the years 1 – 200) on current size of the population N_0 . (a) Parameter set for »Eidechsgarten« Ranzenberg; (b) »Parzellen« = 20, $WR = 10$, all other parameters as for (a); (c) as in (a), but in addition, there is an immigration of 0.5 individuals per year.

die Prognosen? Wie sicher kann man sein, daß trotz der stark idealisierten Beschreibung im Modell Ergebnisse wie z.B. » $T_m = 36$ « Jahre auch wirklich zutreffen? Die Antwort auf diese Fragen besteht aus 5 Teilen:

- (1) Überlebensprognosen sind Wahrscheinlichkeitsaussagen. Die Häufigkeitsverteilung der Überlebenszeiten ist in der Regel relativ breit (vgl. Abb. 5 in STELTER & al. 1994). Einzelne Modellpopulationen können schon nach 5 Jahren oder auch erst nach 150 Jahren aussterben. Diese statistische Unsicherheit des Modellergebnisses ist kein Mangel des Modells, sondern spiegelt die Tatsache wider, daß Populationen in der Natur Zufallseinflüssen unterliegen (NISBETH & GUR-

NEY 1982, BURGMAN & al. 1993, WISSEL 1989, WISSEL & al. 1994). Auch bei aut- bzw. populationsökologischen Datengrundlagen, die detaillierter sind als in der vorliegenden Arbeit, können niemals konkrete Überlebenszeiten, sondern nur Überlebenswahrscheinlichkeiten angegeben werden. Eine detailliertere Datengrundlage würde es allerdings ermöglichen, die Überlebensprognose stärker zu konkreten Mechanismen in Beziehung zu setzen, so daß sich insgesamt das Vertrauen in die Prognose steigern ließe (s. Punkt (2), unten). Die mittlere Überlebensdauer T_m sollte aus all diesen Gründen weniger als Angabe einer bestimmten Zeit verstanden werden, sondern als Anhaltspunkt dafür, wie gut oder wie schlecht es um eine Population steht.

Betrachtungen von T_m sind besonders dann sinnvoll, wenn ihre Abhängigkeit von bestimmten Parametern wie z.B. der Habitatsgröße untersucht wird (Abb. 3), denn auf diese Weise erhält man Richtlinien für erfolversprechende Schutzmaßnahmen. Aufgrund der Grenzen der Aussagekraft der Größe T_m wurde die Darstellungsweise von Abb. 4 entwickelt. Sie ist den Anforderungen des Artenschutzes sehr viel näher als Angaben über T_m , denn sie erlaubt Überlebensprognosen, die von der aktuellen Populationsgröße ausgehen.

- (2) Die Modellparameter, insbesondere die individuellen Sterberaten, sind konstant. In Wirklichkeit können Sterberaten selbstverständlich von Jahr zu Jahr variieren, vor allem unter dem Einfluß des Klimas (Strenge des Winters, Zahl der Sonnentage im Sommer). Sind dann konstante Sterberaten überhaupt angemessen? Im Modell sind die Umweltschwankungen durch die Verwendung von *Sterbewahrscheinlichkeiten* berücksichtigt. Was es nicht berücksichtigt sind *extreme*, selten auftretende Umweltbedingungen (extrem harter Winter, extrem nasser Sommer), die unbestritten einen mitentscheidenden Faktor für das Überleben einer Population darstellen können. Der Grund für die Nichtbeachtung ist, daß zur Zeit weder Daten vorliegen über die Häufigkeitsverteilung extremer Umweltbedingungen noch über die Größe der Modellparameter unter solchen Bedingungen. Einige Testläufe des Modells mit *ad hoc* angesetzten Parametern und der Annahme, daß extrem schlechte und extrem gute Jahre gleich häufig auftreten, ergaben, daß die Population soweit von den guten Jahren profitiert, daß die schlechten Jahren ausgeglichen werden können. Dieser *storage effect* (WARNER & CHESSON 1985) führt dazu, daß sich die mittleren Überlebenszeiten nur unwesentlich ändern.
- (3) Wenn die Modellpopulation sich aufgrund von Programmfehlern oder von falschen oder fehlenden Annahmen in einigen Aspekten extrem unrealistisch verhalten würde, dann würde dieses aufgrund des »Sicherheitsnetzes« von individuellen Auswertegrößen (Tab. 2) auffallen.
- (4) Standardverfahren zur Überprüfung der Sensitivität der Modellergebnisse gegenüber Änderungen der Parameter wurden durchgeführt. In keinem Fall konnte ein offensichtlich »falsches« Verhalten des Modells festgestellt werden.
- (5) Die verwendeten Parameterwerte scheinen uns (subjektiv) die tatsächlichen Verhältnisse der Ranzenberg Population zu reflektieren. Sie entsprechen den bestmöglichen Schätzungen, die herpetologisch erfahrene Bearbeiter mit dem Erfassungsaufwand, der in Erfolgskontrollen von Ausgleichsmaßnahmen üblich ist, maximal erzie-

len können. Eine künftige, detaillierte populationsdynamische Analyse muß zeigen, inwieweit die vorliegende Einschätzung, die einer biologischen Schnellprognose im Sinne von HOVESTADT et al. (1991) entspricht, die tatsächlichen Verhältnisse für die Naturschutzpraxis ausreichend gut wiedergibt.

Literatur

- BENDER, C., 1992: »Eidechsenarten« Ranzenberg – Entwicklung der Mauereidechsenpopulation 1992 (Abschlußbericht). – Unveröff. Gutachten i.A. des Regierungspräsidiums Stuttgart.
- BENDER, C., 1993: »Eidechsenarten« Ranzenberg – Entwicklung der Mauereidechsenpopulation 1993 (Abschlußbericht). – Unveröff. Gutachten i.A. des Regierungspräsidiums Stuttgart.
- BURGMAN, M.A., FERSON, S. & H.R. AKÇAKAYA, 1993: Risk Assessment in Conservation Biology. – Chapman & Hall, London.
- DEXEL, R., 1986: Zur Ökologie der Mauereidechse *Podarcis muralis* an ihrer nördlichen Arealgrenze. II. Populationsstruktur und -dynamik. – Salamandra 22: 259–271.
- EDSMAN, L., 1990: Territoriality and Competition in Wall Lizards. – Doctoral Diss., Univ. Stockholm.
- GRUSCHWITZ, M. & W. BÖHME, 1986: *Podarcis muralis* (LAURENTI, 1768) -Mauereidechse; in W. BÖHME (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. – Aula, Wiesbaden: 155–208.
- HABERBOSCH, R. & G. MAY-STRÜMER, 1987: Ökologische Ansprüche der Mauereidechse *Podarcis muralis* an Weinbergmauern auf der Gemarkung Heilbronn. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad. – Württ. 41: 407–426.
- HENLE, K., 1988: Dynamics and ecology of three Yugoslavian populations of the Italian Wall Lizard (*Podarcis sicula campestris* DE BETTA) (Reptilia: Lacertidae). – Zool. Anz. 220: 33–48.
- HENLE, K., BENDER, C. & G. KUBACH, 1990: »Eidechsenarten« Ranzenberg -Entwicklung der Mauereidechsenpopulation 1990 (Abschlußbericht). – Unveröff. Gutachten i.A. des Regierungspräsidiums Stuttgart.
- HOVESTADT, T., ROESER, J. & M. MÜHLENBERG, 1991: Flächenbedarf für Tierpopulationen. – Forschungszentrum, Jülich: 277 S.
- KUBACH, G. & A. EHRL, 1988: Zur Wiederansiedlung von Mauereidechsen im Rebflurbereinigungsgebiet Ranzenberg bei Weinsberg/Landkreis Heilbronn. – Unveröff. Gutachten i.A. des Regierungspräsidiums Stuttgart.
- NISBET, R.M. & W.S.C. GURNEY, 1982: Modelling Fluctuating Populations. – J.Wiley & Sons, Chichester.

- STELTER, C., REICH, M., GRIMM, V. & C. WISSEL, 1994: Ein Modell zur Dynamik einer Metapopulation von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae): Kann diese Art überleben? – Verh. Ges. Ökol. 23: 383–390.
- WARNER, R.R. & P.L. CHESSON, 1985: Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. – Amer. Nat. 125: 769–87.
- WISSEL, C., 1989: Theoretische Ökologie – Eine Einführung. – Springer, Berlin: 299 S.
- WISSEL, C., STEPHAN, T. & S.-H. ZASCHKE, 1994: Modelling extinctions of small populations; in H. REMMERT (ed.): Minimum Animal Populations (Ecological Studies 106). – Springer, Berlin: 67–103.
- WISSEL, C. & S.-H. ZASCHKE, 1992: Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen. – Verh. Ges. Ökol. 22: 469–474.

Adressen

Hanno Hildenbrandt, Volker Grimm,
Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle,
Sektion Ökosystemanalyse, PF 2, D-04301 Leipzig.

Carolin Bender, Universität Frankfurt, Zoologisches
Institut, Siesmayerstr. 70, D-60054 Frankfurt.

Klaus Henle, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle,
Projektbereich Naturnahe Landschaften,
PF 2, D-04301 Leipzig.