



Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung
der Universität Osnabrück

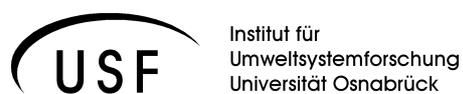
Herausgeber: Prof. Dr. Michael Matthies

Beitrag Nr. 25

Parametrisierung von
Metapopulationsmodellen

Frank Mathias Hilker

März 2003



ISSN-Nr. 1433-3805

**Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung
der Universität Osnabrück**

ISSN 1433-3805

Herausgeber

Prof. Dr. Michael Matthies
Universität Osnabrück
Institut für Umweltsystemforschung
Artilleriestr. 34

D-49069 Osnabrück

Tel. 0541/969-2575
Fax. 0541/969-2599

E-Mail: matthies@uos.de
<http://www.usf.uni-osnabrueck.de>

© USF – Institut für Umweltsystemforschung, Universität Osnabrück

Dieser Beitrag enthält die Diplomarbeit des Verfassers zum Erwerb des Grades eines Diplom-Systemwissenschaftlers, dem Fachbereich Mathematik/Informatik der Universität Osnabrück vorgelegt im Juli 2002.

Gutachter: Prof. Dr. Hans Joachim Poethke
Ökologische Station
Bayerische Julius-Maximilians-Universität Würzburg
Prof. Dr. Horst Malchow
Institut für Umweltsystemforschung
Universität Osnabrück

Die vorliegende Arbeit entstand an der Ökologischen Station der Universität Würzburg unter der Betreuung von Prof. Dr. Hans Joachim Poethke und Martin Hinsch.

Die Daten-CD ist beim Verfasser erhältlich.

Zusammenfassung

Metapopulationsmodelle sind nützliche Werkzeuge für den Artenschutz. Ihre Parametrisierung ist jedoch ein kritischer Schritt in der praktischen Anwendung, da zumeist nur wenige geeignete Daten vorliegen. Das Inzidenzmodell von Hanski (1994b) ignoriert lokale Populationsdynamiken und benötigt zur Abschätzung der metapopulationsdynamischen Prozessparameter lediglich An- und Abwesenheitsdaten der untersuchten Art in den jeweiligen Patches. Settele (1998) hat diesen Modelltyp auf einen rasterbasierten Ansatz übertragen.

In der vorliegenden Arbeit werden die Schätzqualitäten der von diesen beiden Modellen gelieferten Parameterwerte untersucht. Dies geschieht mit Hilfe eines individuenbasierten Modells, das die Metapopulationsdynamik generischer Heuschreckenarten in hochfragmentierten Landschaften simuliert. Auf der Grundlage der Zustandsübergänge und Dispersalereignisse werden in Maximum-Likelihood-Schätzungen und nichtlinearen Fits direkt aus den Simulationsläufen die Metapopulationsparameter extrahiert, die als „wahre“ Werte mit den Parameterschätzern aus den Inzidenzmodellen verglichen werden.

Die geschätzten Metapopulationsparameter weichen teilweise erheblich von den wahren Werten ab. Unter bestimmten Bedingungen liefern sie jedoch konsistente Parameterschätzer, die zur Verwendung in der Populationsgefährdungsanalyse geeignet sind. Dazu ist im Fall des Patch-Matrix-Modells bei der Parameterabschätzung der Migrationsparameter vorzugeben, der entweder aus unabhängigen Daten oder aus einem Initiallauf des Inzidenzmodells bestimmt werden kann. Das Rasterdatenmodell verlangt als zusätzliche Voraussetzung umfangreichere Snapshotdatensätze.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	iii
Abbildungsverzeichnis	ix
Tabellenverzeichnis	xi
1 Einleitung	1
1.1 Problemstellung	1
1.2 Zielsetzung	6
1.3 Gliederung	9
2 Methoden, Modelle und Implementierungen	11
2.1 Die Grundlage: ein Markov-Modell	11
2.1.1 Annahmen und Modellbeschreibung	12
2.1.2 Berücksichtigung des Rescue-Effekts	13
2.2 Patch-Matrix-Inzidenzmodell (<code>hanski</code>)	14
2.3 Rasterbasiertes Inzidenzmodell (<code>settele</code>)	18
2.4 Parameterabschätzung	21
2.4.1 Maximum-Likelihood-Schätzung	22
2.4.2 Simulated Annealing	23
2.5 Habitatlandschaftsgenerator <code>lage</code>	24
2.6 Das individuenbasierte Simulationsmodell <code>truth</code>	25
2.7 Metapopulationsanalyse	30
2.7.1 Schätzung der Extinktions- und Kolonisationswahrscheinlichkeiten	31
2.7.2 Extraktion der metapopulationsdynamischen Parameter	33
2.7.3 Metapopulationseigenschaften	35
2.8 Patch-Matrix- und Rastermodul (<code>patch-module</code> und <code>grid-module</code>)	36

2.8.1	Konvertierung der Habitatlandschaft	36
2.8.2	Beobachtung der Verteilungsmuster	37
2.8.3	Implementierung der Metapopulationsanalyse	37
2.9	Szenarien und Durchführung der Simulationsläufe	38
2.9.1	Habitatlandschaften	38
2.9.2	Spezies	40
2.9.3	Virtuelle Biologen	42
2.9.4	Initialwerte der numerischen Verfahren	42
2.9.5	Rastergröße	43
2.9.6	Durchführung	43
3	Ergebnisse	45
3.1	Metapopulationseigenschaften	45
3.1.1	Überprüfung der vier Metapopulationsbedingungen	50
3.2	Ermittelte wahre Metapopulationsparameter	52
3.3	Geschätzte Metapopulationsparameter	58
3.3.1	Einfluss des Umfangs der Snapshotdatensätze	61
3.4	Zweidimensionale Schätzungen mit vorgegebenem Migrationsparameter	63
4	Diskussion	67
4.1	Validität	67
4.1.1	Metapopulationsverhalten	67
4.1.2	Ermittelte wahre Parameterwerte	74
4.2	Geschätzte Parameter	80
4.2.1	Genauigkeit der Schätzwerte	80
4.2.2	Präzision der Schätzwerte	83
4.2.3	Mögliche Erklärungen der Abweichungen	85
4.3	Modellierung	88
4.3.1	Modelle in der Populationsgefährdungsanalyse	88
4.3.2	Ansatz der Modellaggregation	89
4.3.3	Annahmen der beiden Inzidenzmodelle	90

5	Schlussfolgerungen	93
6	Ausblick	97
	Verwendete Software	105
	Literatur	107
	Anhang	123
A	Zusammenfassender Überblick über die Inzidenzmodelle	125
B	Herleitung der Inzidenzgleichung	126
C	Partielle Ableitungen der Modellgleichungen	129
D	Initialwerte der numerischen Verfahren	131
E	Symbolverzeichnis	134
F	Inhalt der beiliegenden CD	143

Abbildungsverzeichnis

1.1	Illustration des Patch-Matrix- und des rasterbasierten Inzidenzmodells	5
1.2	Prinzip des Meta-Simulationsmodells	7
2.1	Struktur des Patch-Matrix-Modells	16
2.2	Struktur des rasterbasierten Inzidenzmodells	20
2.3	Beispiel einer Habitatlandschaft mit den Eigenschaften der Standardlandschaft	24
2.4	Skizzierter Lebenszyklus	26
2.5	Bewegungsmuster und Reproduktion	27
2.6	Beispiel für die Realisierung eines Bewegungszuges	27
2.7	Dichteregulierung durch Ressourcen	28
2.8	Beispiel eines Szenarios mit drei lokalen Katastrophen	29
2.9	Reale Habitatlandschaft in den Haßbergen	39
3.1	Anteil der besetzten Habitate	49
3.2	Turnoverraten der Spezies	50
3.3	Lokale Populationsgrößen der Spezies	51
3.4	Fit der Prozessparameter des Patch-Matrix-Modells	52
3.5	Fit der Prozessparameter des rasterbasierten Modells	54
3.6	Schätzer und wahre Werte des Migrationsparameters α aller Szenarien (3D)	59
3.7	Mittelwerte und Standardabweichungen der Schätzer sowie der „wahren Werte“ aller Parameter für die drei Spezies basierend auf einer 2D-Schätzung mit fünf Beobachtungsjahren	65
4.1	Zeitlicher Verlauf des Anteils der besetzten Habitate von Spezies 1 in der Standardlandschaft	69

4.2	Artspezifische Funktionen der Kolonisations- und der Extinktionswahrscheinlichkeit	79
4.3	Artspezifische Residuen der Kolonisations- und der Extinktionswahrscheinlichkeit (3D)	82
4.4	Artspezifische Residuen der Kolonisations- und der Extinktionswahrscheinlichkeit (2D, nur fünfjährige Snapshotdaten)	83

Tabellenverzeichnis

1.1	Übersicht über die verschiedenen Modellarchitekturen	8
2.1	Mögliche Zellenwerte im Rastermodell	18
2.2	Schrittweiten und Richtungsänderungen der Individuen	28
2.3	Wahrscheinlichkeiten möglicher Zustandsübergänge	32
2.4	Eigenschaften der realen Habitatlandschaft in den Haßbergen . . .	38
2.5	Landschaftsszenarien	40
2.6	Parameterwerte der simulierten Heuschreckenarten	41
2.7	Wahl der Snapshotjahre	42
3.1	Eigenschaften der generierten Habitatlandschaften	46
3.2	Dispersaldistanzen, Dispersalraten und Anzahl der Mainlands . . .	47
3.3	Metapopulationsgröße und Anteil der besetzten Habitats	48
3.4	Extrahierte „wahre“ Metapopulationsparameter des Patch- Matrix-Modells	56
3.5	Extrahierte „wahre“ Metapopulationsparameter des Rastermodells	57
3.6	Relative Fehler und Variationskoeffizienten der Parameterschät- zer (3D)	60
3.7	Relative Fehler und Variationskoeffizienten der Parameterschät- zer (3D), aufgegliedert nach Umfang der Snapshotdaten	62
3.8	Relative Fehler und Variationskoeffizienten der Parameterschät- zer (2D), aufgegliedert nach Umfang der Snapshotdaten	64
4.1	Mittlere Wanderdistanzen der Arten	76
A.1	Synoptischer Überblick über die Inzidenzmodelle	125
B.1	Übergangswahrscheinlichkeiten eines Habitates	126

D.1	Startwerte der Prozessparameter für die Fitverfahren	131
D.2	Startwerte der Prozessparameter für das Simulated Annealing- Optimierungsverfahren	132
D.3	Parameterwerte des Simulated Annealing-Optimierungsverfahrens	133
D.4	Initialwerte des Zufallsgenerators	133

1 Einleitung

1.1 Einführung in das Thema und Darlegung der untersuchten Problemstellung

Zahlreiche Untersuchungen zum Überleben von Organismen in heterogenen Umwelten haben gezeigt, dass die Überlebenschancen von Tierpopulationen sowohl durch die mittlere Populationsgröße und ihre umweltbedingten Schwankungen als auch durch den Individuenaustausch zwischen einzelnen lokalen Populationen bestimmt werden (Hanski & Gilpin, 1991; Hanski, 1994b; Poethke *et al.*, 1994; Harrison & Fahrig, 1995; Poethke *et al.*, 1996b; Hanski & Gilpin, 1997). Die zunehmende Fragmentierung der Kulturlandschaft und die immer stärker werdende Bedrohung vieler Arten hat gerade in den letzten Jahren die Entwicklung von neuen quantitativen Instrumenten für die Gefährdungsabschätzung im Arten- und Naturschutz gefördert (Settele *et al.*, 1996b; Amler *et al.*, 1999a; Poethke *et al.*, 1999). Poethke *et al.* (1996a, Seite 239) konstatieren 1996, dass „[...] die Zeit reif ist für den Einsatz quantitativer Modelle im praktischen Artenschutz.“

Im Kontext des Metapopulationsbegriffes (siehe Halle, 1996) entstand eine Vielzahl unterschiedlicher Modelltypen. Das klassische Metapopulationsmodell von Levins (1969, 1970) zählt zu den so genannten *occupancy models*, die lokale Populationsdynamiken ignorieren (vgl. auch Lopez & Pfister, 2001; Clinchy *et al.*, 2002; Keeling, 2002). Die von Hanski (1994a,b) speziell für hochfragmentierte Landschaften entwickelten Inzidenzmodelle (*incidence function models*) gehören zu deren prominentesten Vertretern. Es gibt aber auch noch logistische Regressions- und *state transition*- (oder auch *transition-incidence functions*) Modelle (Sjögren Gulve & Ray, 1996), die zu dieser Klasse gezählt werden.

Das Inzidenzmodell unterscheidet sich in drei Punkten vom Levins-Modell: (i) Die Anzahl der Habitatpatches und damit die Anzahl lokaler Populationen sind endlich. (ii) Die Patches sind unterschiedlich groß. (iii) Jedes Patch hat räumliche Koordinaten (Hanski, 1997). Im Gegensatz zum Levins-Modell, das auch als räumlich implizit bezeichnet wird, ist das Inzidenzmodell ein räumlich realistisches Metapopulationsmodell (vgl. Hanski & Simberloff, 1997).

Die Berücksichtigung räumlicher Aspekte in der Metapopulationsdynamik ist es auch, die die Behandlung analytischer Modelle erschwert (Gyllenberg & Silvestrov, 1994). Zu diesem Modelltyp zählen neben vielen Varianten des klassischen Levins-Modells (Gotelli & Kelley, 1993) auch die strukturierten Metapopulati-

onsmodelle (Akçakaya, 2000).¹ Ihre Intention ist die allgemeinere Untersuchung des Gleichgewichts zwischen Extinktionen und Kolonisationen (z. B. Hanski, 1991; Verboom *et al.*, 1991a; Gyllenberg & Hanski, 1992; Hanski & Gyllenberg, 1993; Gyllenberg & Hanski, 1997; Gyllenberg *et al.*, 1997; Pollett, 1999). Sie beziehen Informationen über die räumliche Lage und Größe der Habitate nur begrenzt mit ein.² Simulationsmodelle mit räumlich explizitem oder realistischem Bezug (z. B. Kareiva, 1990; Durrett & Levin, 1994b; Hanski & Thomas, 1994; Hanski *et al.*, 1994) verfügen über eine ganze Reihe von Parametern und sind nur schwer auf reale Metapopulationen anzuwenden.

Unter dem Sammelbegriff der Populationsgefährdungsanalyse (*population viability/vulnerability analysis*, PVA; siehe Soulé, 1987; Shaffer, 1990; Boyce, 1992; Ruggiero *et al.*, 1994) entstand eine ganze Reihe zum Teil recht spezifischer und komplexer Modelle (siehe auch Griebeler *et al.*, 1995; Poethke *et al.*, 1999). Die Entwicklung solcher spezifischer Modelle ist enorm teuer und kann sich nur für einige Arten mit herausragender Bedeutung lohnen (siehe z. B. Hovestadt *et al.*, 1991). Da auch die Datenbeschaffung für diese Modelltypen enorm aufwändig ist, sind für die breite Anwendbarkeit im Artenschutz flexiblere Modelltypen mit einem Spektrum von Methoden zur Gefährdungsabschätzung besser geeignet (FIFB, 1993; Poethke *et al.*, 1996a).

So wurden in den letzten Jahren auch Werkzeuge zum flexiblen Einsatz im Artenschutz propagiert. Diese müssen (zum Beispiel bei der Bewertung von Eingriffen oder der Ausweisung von Schutzgebieten) nicht nur das demographische Überleben einer Einzelpopulation, sondern auch die langfristige Entwicklung ihrer genetischen Zusammensetzung sowie den regionalen Austausch von Teilpopulationen im räumlichen Zusammenhang berücksichtigen. Simulationswerkzeuge (siehe Übersicht in Lindenmayer *et al.*, 1995) wie zum Beispiel ALEX (Possingham & Davies, 1995), VORTEX (Lacy, 1993) oder RAMAS (Akçakaya & Ferson, 1992) sind zwar in vielen Fällen einsetzbar, jedoch so komplex in ihren Anforderungen an die Datenbasis und die Modellierungskenntnisse des Benutzers, dass sie für den Standardeinsatz untauglich sind. Die neue RAMAS-Version (Akçakaya *et al.*, 1999) kann zwar auch viele Eingabedaten gebrauchen, ist aber notfalls nicht unbedingt darauf angewiesen. META-X (Frank *et al.*, 2002) wurde speziell entwickelt, um Nicht-Modellierern ohne mathematische

¹Es gibt noch eine Vielzahl weiterer Modelltypen, z. B. zelluläre Automaten (siehe Übersicht in Durrett & Levin, 1994a), *coupled map lattices* und *interacting particle systems*, Zwei-Spezies- und Multispezies-Metapopulationen (siehe Verweise in Keymer *et al.*, 2000), *n-population models* (siehe Hanski, 1999b), Markovsche Metapopulationsmodelle (Griebeler & Seitz, 2001) und *random-walk local populations* (Hanski *et al.*, 1996a). Bascombe *et al.* (2002) präsentieren außerdem ein einfaches analytisches Modell, das die Beziehung zwischen Umweltstochastizität, Ernte und minimaler Patchanzahl untersucht. Im Gegensatz zu klassischen Metapopulationsmodellen geht es nicht von unendlich vielen Patches aus. Hanski & Ovaskainen (2000) sowie Ovaskainen & Hanski (2001) präsentieren deterministische Modelle, die die Abschätzung der „Metapopulationskapazität“ einer Landschaft erlauben.

²Das stochastische Modell von Adler & Nuernberger (1994) erlaubt zwar schon die Vorhersage des Effekts von Habitatklumpung auf die Persistenz von Metapopulationen, ist jedoch strategisch orientiert.

Spezialkenntnisse und Programmiererfahrung in die Lage zu versetzen, eigenständig Gefährdungsanalysen durchführen zu können.

Für die breite Einsetzbarkeit von Prognoseinstrumenten, mit denen auch der Individuenaustausch in strukturierten oder fragmentierten Populationen erfasst und berücksichtigt werden kann, wurde von Poethke *et al.* (1996a) ein einfaches individuenbasiertes Modell vorgeschlagen. Die wesentlichen Vereinfachungen dieses Modells basieren auf der Beschränkung auf relativ kurzlebige Organismen mit nicht überlappenden Generationen. Darüber hinaus sind Computersimulationen der lokalen und regionalen Populationsdynamik (Poethke *et al.*, 1996a) für den praktischen Einsatz in Populationsgefährdungsanalysen sehr interessant.

Für detaillierte Gefährdungsabschätzungen wurde ein generelles Simulationsmodell entwickelt (SISP, Heidenreich, 2000), welches die Berechnung von Extinktionswahrscheinlichkeiten für Insektenpopulationen mit diskreten, nichtüberlappenden Generationen erlaubt. Es basiert auf einer Kombination der Formulierung des logistischen Wachstums mit dem Migrationsmodell, das dem Inzidenzmodell von Hanski (1994a,b) zugrunde liegt, und wurde individuenbasiert umgesetzt, um auch demographische Stochastizität abzubilden. Das SISP-Modell wurde bereits mit einigen ausgewählten Praxistests für planungsrelevante Fragestellungen eingesetzt (siehe Poethke *et al.*, 1996a). Zu unterschiedlichen Arten wurden auch detaillierte Simulationsstudien angefertigt (Poethke *et al.*, 1994; Griebeler *et al.*, 1995; Pauler-Fürste *et al.*, 1996; Bahl *et al.*, 1996; Bender *et al.*, 1996; Märten *et al.*, 1996; Samietz *et al.*, 1996). Mit klassischen Patch-Matrix-Modellen wurde die Gefährdung von Tagfalter- und Heuschreckenpopulationen in räumlich stark strukturierten Landschaften abgeschätzt (Poethke *et al.*, 1994, 1996a, 1997; Heidenreich & Amler, 1998, 1999; Amler *et al.*, 1999a; Poethke *et al.*, 1999).

Individuenbasierte Modelle (Caswell & John, 1992; Judson, 1994; Łomnicki, 1999) gehören in den meisten Fällen zum Typus der räumlich expliziten Modelle (*spatially explicit models*), die die komplexen Beziehungen zwischen Landschaftskonfiguration und Populationsdynamik behandeln (Pulliam & Dunning Jr., 1995). Die Populationsparameter werden berechnet, indem das Schicksal aller Individuen über die Zeit verfolgt wird und Schätzer der Populationsgröße oder Extinktionswahrscheinlichkeit abgeleitet werden.³ Räumlich explizite Modelle können besonders sinnvoll eingesetzt werden, wenn sie auf adäquaten räumlichen und zeitlichen Skalen basieren, auf denen auch die Entscheidungen zu treffen sind (Turner *et al.*, 1995).

Sæther & Engen (1998) stellen fest, dass Modelle zur Gefährdungsanalyse vor allem kleiner Populationen auf sehr vereinfachenden Annahmen beruhen und ihre Parameter nur schwer empirische Entsprechungen finden. Sie schlagen daher zwei Ansätze vor, die zu besseren Prognosen von Populationsentwicklungen füh-

³Räumlich explizite Modelle können aber auch populationsbasiert sein. Jede Zelle beherbergt eine Population mit spezifischen Reproduktions-, Mortalitäts- und Migrationsraten (Dunning *et al.*, 1995).

ren sollen. Der erste besteht darin, die notwendigen Parameter mit aufwändigen statistischen Verfahren aus Zeitreihen zu bestimmen. Der zweite zielt darauf ab, Parameterschätzer aus individuellen Daten abzuleiten. Sæther & Engen (1998) bezeichnen die Verbindung dieser beiden Ansätze als eine der wichtigsten Herausforderungen der Populationsökologie. Komplexe Simulationsmodelle können zudem nur auf ausgewählte, gut untersuchte Arten angewandt werden. Für die meisten gefährdeten und weniger gut untersuchten Spezies werden einfachere Ansätze benötigt (Hanski *et al.*, 1996c). Dies trifft um so mehr zu, da gegenwärtige Methoden der Extinktionsrisiko-Bewertung in Situationen mit wenig Daten kaum anwendbar sind (Matsuda *et al.*, 2000). Da dies im Artenschutz fast immer der Fall ist, müssen daher Methoden entwickelt und untersucht werden, die das Extinktionsrisiko einer bedrohten Art oder Population von wenigen Daten abschätzen können.

Ludwig (1999), Brook *et al.* (2000) und Coulson *et al.* (2001) weisen besonders darauf hin, dass schlechte Datengrundlagen die Modellierung erheblich erschweren, wenn nicht gar unmöglich machen. Gefährdungsanalysen sind auf genügend und verlässliche Daten angewiesen. Burgman & Possingham (2000) empfehlen angesichts dieser Tatsache Faustregeln, die unter bestimmten Szenarien gültig sind. Im Rahmen des Forschungsverbundes Isolation, Flächenbedarf und Biotopqualität (FIFB; siehe FIFB, 1993; Henle *et al.*, 1995; Mühlenberg *et al.*, 1996) wurden solche Vereinfachungen entwickelt (Amler *et al.*, 1996, 1999a). Sie sind jedoch bei zu hoher Komplexität der räumlichen Populationsstruktur ungeeignet, da die Faustregel-Systeme dann keine Beurteilung mehr erlauben (Heidenreich & Amler, 1998, 1999).

Die bereits erwähnten numerisch-analytischen Verfahren zur Inzidenzabschätzung (Hanski, 1994b; Hanski *et al.*, 1994, 1995a; Appelt & Poethke, 1997; Settele, 1998) sind zwischen den extrem einfachen Faustregeln und den Simulationsmodellen einzuordnen. Sie erlauben die Abschätzung der Gefährdung von strukturierten Populationen, und obwohl sie die räumliche Struktur involvieren, sind sie sehr unkompliziert (Vandermeer & Carvajal, 2001). Ihr größter Vorteil ist, dass sie mit einem Minimum an Daten auskommen (vgl. auch Abbildung 1.1).

Allerdings basieren die Inzidenzverfahren auf einer ganzen Reihe von Vereinfachungen, von denen oben bereits einige genannt wurden. Die Annahme der Stationarität ist wohl die kritischste (Verboom, 1996; Gosselin, 1999; Moilanen, 1999, 2000). Die Ergebnisse müssen mit Vorsicht interpretiert werden, da die Gleichgewichtsannahme verletzt sein kann (Thomas, 1994). Da die Gleichgewichtsbedingung im Freiland nur in den seltensten Fällen erfüllt ist, ist dieser Modelltyp nur in eingeschränkten Fällen für die Gefährdungsabschätzung geeignet.

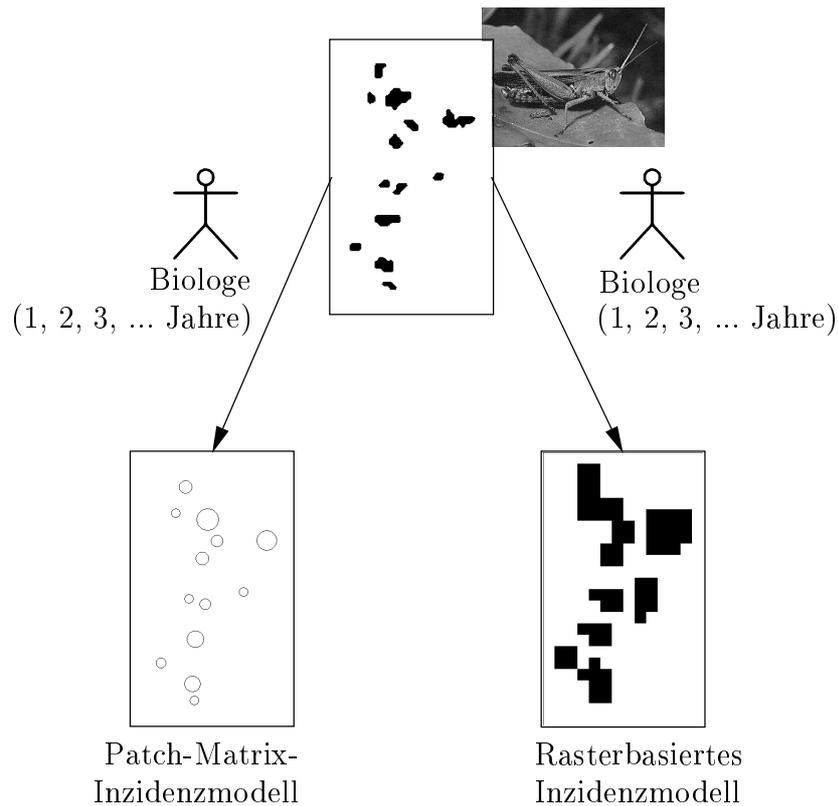


Abbildung 1.1: Illustration des Patch-Matrix- und des rasterbasierten Inzidenzmodells: Für das Inzidenzverfahren werden an Daten lediglich die An- bzw. Abwesenheitsdaten einer Art (z. B. einer Heuschrecke) benötigt, die in Feldversuchen über eine gewisse Anzahl von Jahren erhoben werden (oben, hier dargestellt durch „Biologen“). Im Patch-Matrix-Modell werden die zuvor abgegrenzten Habitate als Kreise mit einem bestimmten Mittelpunkt und Durchmesser dargestellt (unten links). In das rasterbasierte Modell gehen die Habitate zellenweise ein (unten rechts). Ein Habitat wird daher gegebenenfalls durch mehrere Zellen abgebildet.

1.2 Zielsetzung dieser Arbeit

Die Arbeiten in Settele *et al.* (1996b) und Amler *et al.* (1999b) zeigen, dass es kein Universalwerkzeug für den Artenschutz gibt. Welches Modell im Einzelfall sinnvoll einsetzbar ist, richtet sich im Wesentlichen nach der vorliegenden Datenbasis, der räumlichen Skala der Fragestellung (Habitat, Region etc.) und nicht zuletzt nach dem im Rahmen einer Studie vertretbaren finanziellen Aufwand. Während die theoretischen Grundlagen zur Gefährdungsabschätzung in stark strukturierten Landschaften bereits sehr gut erarbeitet sind und wir hier auf einen recht umfangreichen Schatz an Modelltypen für verschiedene Einsatzbereiche zurückgreifen können (Poethke & Wissel, 1994; Poethke *et al.*, 1994, 1996b), ist die Datenbasis vor allem zum Dispersionsverhalten und zur Mobilität von Tierarten eher dürrig (vgl. Settele *et al.*, 1996a; Köhler, 1998b). Aufgrund des geringen Datenbedarfs der Inzidenzmodelle ist deshalb trotz der vielen vereinfachenden und problematischen Annahmen eine weitere Analyse ihrer Tauglichkeit für die praktische Anwendbarkeit von großem Interesse.

Das Inzidenzverfahren erlaubt die Abschätzung artspezifischer Prozessparameter einer vorliegenden Metapopulation. Neben der räumlichen Habitatanordnung sind für die Parametrisierung nur noch Präsenz-Absenz-Daten der jeweiligen Art in den Untersuchungsflächen notwendig, die vergleichsweise einfach zu erheben sind. Prinzipiell reicht bereits das Vorkommensmuster lediglich einer einzigen Generation aus. Mit den abgeschätzten Metapopulationsparametern ist es dann möglich, die Populationsdynamiken zu simulieren. Durch die Extrapolation dieser artspezifischen Parameter in verschiedene Habitatlandschaften können wertvolle Aussagen darüber getroffen werden, in welchen Landschaftsstrukturen die Spezies bessere Überlebenschancen hat. In verschiedenen Szenarien können sogar unterschiedliche Managementmaßnahmen bewertet werden, was die quantifizierbare Empfehlung konkreter Eingriffe in die Landschaftsstruktur erlaubt.

Es stellt sich jedoch die Frage, wie exakt und wie präzise diese Metapopulationsparameter überhaupt bestimmt werden können. Vergleiche der Modellergebnisse mit empirisch gewonnenen Daten existieren zwar in der Literatur (bspw. Hanski, 1994b; Hanski *et al.*, 1995a,b, 1996c; Wahlberg *et al.*, 1996; Appelt & Poethke, 1997; Moilanen *et al.*, 1998; ter Braak *et al.*, 1998; Lindenmayer *et al.*, 1999; Lawes *et al.*, 2000), sind aber sehr aufwändig und von geringer Aussagekraft, da die eher abstrakten Prozessparameter nur schwer biologisch interpretiert werden können und in den Fallstudien nur für die spezielle Art in der spezifischen Landschaftssituation gelten. Darüber hinaus scheidet ein Vergleich mit empirischen Daten allein aus praktischen Gründen (z. B. Länge, Anzahl und Aufwand notwendiger Zeitreihen) aus.

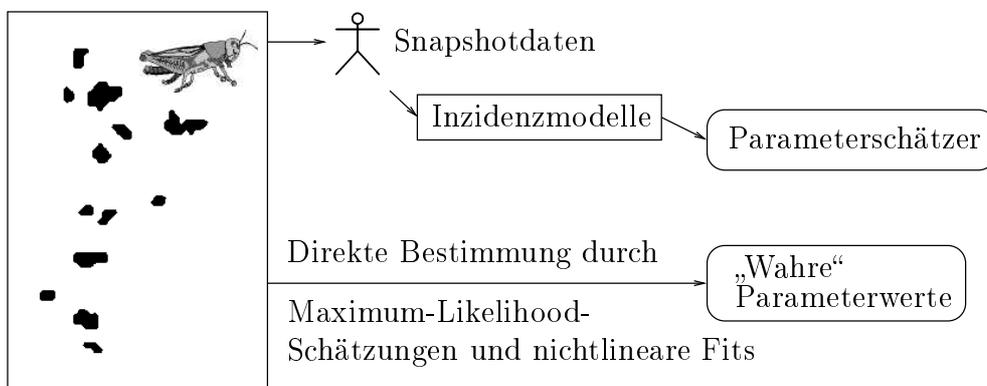
Es gibt aber auch die Möglichkeit, reale Metapopulationsdynamiken durch ein Modell zu simulieren. Der einfachste Ansatz besteht darin, die Modellgleichungen des Inzidenzmodells selbst zu verwenden. Lange (1998), Moilanen (1999) und Gosselin (1999) haben dies etwa mit einer Reihe vorgegebener Werte für die Prozessparameter getan. Moilanen (2001) hat in einem analogen Ansatz

ein logistisches Regressionsmodell mit einem vordefinierten Parametersatz verwendet.

In Hanski (1999b, Abschnitt 5.6) findet sich der Ansatz, als Abbild der Realität ein siebenparametriges Metapopulationsmodell mit lokaler Populationsdynamik zu verwenden. Mit den daraus gewonnenen Daten vergleicht er die Prognosen des Inzidenzmodells mit denen eines *state-transition-models* (siehe Hanski, 1999b, Abschnitt 5.4).

Hokit *et al.* (2001) untersuchen für eine räumlich strukturierte Population des *Florida scrub lizard* (*Sceloporus woodi*) das Inzidenzmodell und ein auf Akçakaya (1994) basierendes *stage-based matrix model*. Dies ist nach Angabe der Autoren der erste detaillierte Vergleich zweier häufig gebrauchter Metapopulationsmodelle, indem sie die gewonnenen Parameter auch variieren und in künstliche Landschaften extrapolieren. Allerdings bestehen diese aus gleich großen und gleich weit voneinander entfernten Habitaten, was einer räumlich impliziten Modellvorstellung (siehe Hanski & Simberloff, 1997) im Sinne von Levins (1969) entspricht.

Diese Ansätze zur Bewertung der Prognosequalität von Inzidenzmodellen setzen durchweg vorgegebene Parameter voraus oder basieren lediglich auf einmal ermittelten Schätzwerten für eine Art. Sie machen im Grunde den zweiten Schritt (Prognose, Extrapolation) vor dem ersten (Abschätzung/Gewinnung der Prozessparameter) des Inzidenzverfahrens.



IBM `truth` simuliert eine generische Heuschreckenart und erzeugt künstliche Daten

Abbildung 1.2: Prinzip des Meta-Simulationsmodells: Mit dem „Wahrheitsmodell“ `truth` werden An- und Abwesenheitsdaten verschiedener Heuschreckenarten in unterschiedlichen Landschaftskonfigurationen generiert (links, „IBM“ steht für individuenbasiertes Modell). Für die Inzidenzmodelle werden von einem simulierten „perfekten“ Biologen einige Snapshotdaten unterschiedlichen Umfangs erhoben. Als Ergebnis liefern die Inzidenzverfahren Schätzer der Metapopulationsparameter (oben). Diese sollen mit den „wahren“ Parameterwerten verglichen werden, die direkt aus An- und Abwesenheitsdaten des gesamten Simulationszeitraums extrahiert werden (unten).

Tabelle 1.1: Übersicht über die verschiedenen Modellarchitekturen mit dem räumlichen und zeitlichen Auflösungsvermögen. Während das individuenbasierte Modell (IBM) einzelne Individuen betrachtet, aggregieren die beiden anderen, inzidenzbasierten Ansätze mehrere Organismen in einer lokalen Population zu einer einzigen Zustandsvariablen. Die Quadrantenlänge des Rastermodells beträgt in der Originalarbeit von Settele (1998) 500 Meter bzw. 5000 Meter und in dieser Arbeit 100 Meter.

Modell		Raum	Zeit
IBM	Individuen	1 m	1 Tag
Patch-Matrix	Inzidenzen	Patches	1 Generation
Rasterdaten	Inzidenzen	Raster (100 m)	1 Generation

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, die Tauglichkeit des Inzidenzmodells bezüglich der Schätzbarkeit der Prozessparameter beim Einsatz in der Populationsgefährdungsanalyse zu untersuchen. Als Grundlage werden ebenfalls generierte Daten verwendet. Sie entstammen allerdings einem räumlich expliziten, individuenbasierten Simulationsmodell namens `truth` (siehe Abbildung 1.2) und ähneln allen „relevanten“ Eigenschaften realer Ergebnisse aus Freilandversuchen. Die `truth` simuliert dichteabhängige Populationsdynamiken mit demographischer Stochastizität sowie räumlich unkorrelierten Umweltfluktuationen. Ein simulierter „perfekter“ Biologe (vgl. auch Grimm *et al.*, 1999) extrahiert aus den Simulationsläufen sämtliche benötigten Daten.

Individuenbasierte Modelle erlauben bei geringem mathematischem Aufwand eine detailgetreue Modellierung, die sich durch eine hohe biologische Transparenz auszeichnet. Zur möglichst genauen Simulation der Realität verfügt das individuenbasierte Modell zudem über eine hohe räumliche und zeitliche Auflösung. Im Gegensatz zum Inzidenzmodell ist die Laufzeit jedoch wesentlich größer, da die Individuen nicht aggregiert, sondern stets einzeln betrachtet werden. Dies hat jedoch den Vorteil, dass die simulierten Individuen genau „beobachtbar“ sind.

Die Eigenschaften komplexer, realistischer Modelle können nur durch Computersimulationen analysiert werden. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird ein Verfahren entwickelt, das aus den Aufzeichnungen eines individuenbasierten Modells die Ermittlung der metapopulationsdynamischen Inzidenzparameter ermöglicht. Im Sinne einer Modellaggregation (siehe Iwasa *et al.*, 2000) wird das Metapopulationsverhalten eines komplexen Modells durch die geschätzten Parameter eines einfacheren Surrogatmodells beschrieben. Das realistischere individuenbasierte Modell erzeugt Zeitreihen, an die das Inzidenzmodell als kanonisches Modell gefittet wird. Dadurch ist die Bestimmung der „effektiven“ Parameter des Inzidenzmodells möglich, was dem Ansatz der *operational aggregation* (Holt *et al.*, 1995) entspricht. Es existieren bereits Ansätze, die die Ableitung von Populationsdynamiken eines individuenbasierten Modells (Wilson, 1998; Fahse, 1998; Fahse *et al.*, 1998) erlauben. Nach Kenntnis des Verfassers

ist es das erste Mal, dass inzidenzbasierte Metapopulationsparameter aus einem individuenbasierten Modell extrahiert werden. Es stellt somit eine Brücke zwischen den unterschiedlichen Modellarchitekturen dar (vgl. auch Tabelle 1.1).

Wird bei der Geländearbeit ein größerer Bereich erfasst, stellt sich eine zuverlässige Habitatabgrenzung als schwierig und aufwändig heraus. Dies gilt besonders für kontinuierliche Flächen. Die Erhebung großer Datensätze kann nur durch stichprobenartige Vorgehensweisen und unter grober Einschätzung der Habitateignung erfolgen. Um prinzipiell eine große Zahl von Arten mit einem einheitlichen Schema erfassen und bearbeiten zu können, bieten sich Rasterdaten an. Zudem sind einfache Verbreitungsangaben oft als Rasterdaten verfügbar (Cowley *et al.*, 2000) oder leicht in solche überführbar (Geographische Informationssysteme). Settele (1998) hat daher einen Ansatz vorgeschlagen, der das Inzidenzverfahren von der Patch-Matrix-Struktur auf eine Rasterdatenbasis im Landschaftsmaßstab überträgt. Im Rahmen dieser Arbeit wird dieser Modellansatz ebenso untersucht wie das klassische Patch-Matrix-Modell (vgl. Abbildung 1.1).

1.3 Aufbau dieser Arbeit

Im nächsten Kapitel werden sämtliche Methoden und Modelle sowie die Grundzüge ihrer Implementierung vorgestellt. Dazu zählen das Patch-Matrix- und das rasterbasierte Inzidenzmodell (Abschnitte 2.2 und 2.3) sowie das verwendete individuenbasierte Modell `truth` (2.6). In Abschnitt 2.1 wird zunächst die Inzidenzgleichung hergeleitet, die auf einem Markov-Ketten-Modell beruht. Sie ist die Grundlage der Inzidenzmodelle und für deren Verständnis wesentlich. Der Landschaftsgenerator `lage` (2.5) erlaubt die Erzeugung unterschiedlicher Habitatkonfigurationen, in denen mit dem individuenbasierten Modell die Dynamiken der untersuchten Arten simuliert werden. Das zweite Kapitel behandelt außerdem die Szenarien (2.9) und die Schätzverfahren der Inzidenzmodelle (2.4). Ein besonderer Schwerpunkt wird auf die Metapopulationsanalyse des individuenbasierten Modells und die Ableitung der artspezifischen Inzidenzparameter gelegt (2.7). Zusätzlich wird noch auf die zentralen Zwischenschritte eingegangen (2.8), die von den Programmen `patch-module` und `grid-module` ausgeführt werden.

Im dritten Kapitel werden die Ergebnisse vorgestellt. Dazu zählt zunächst der Nachweis, dass sich das individuenbasierte Modell makroskopisch wie eine Metapopulation verhält (Abschnitt 3.1). Sodann werden die aus der `truth` extrahierten, „wahren“ Parameter (Abschnitt 3.2) mit den Schätzwerten aus den beiden Inzidenzmodellen verglichen (Abschnitt 3.3). Dazu werden die relativen Fehler sowie die Variationskoeffizienten der Parameterschätzer verwendet. In weiteren Schritten wird zunächst die Auswirkung einer umfangreicheren Datenbasis in Form von langjährigeren Snapshotdatensätzen untersucht. Außerdem wird durch Vorgabe eines zu ermittelnden Wertes der Parametersuchraum der Inzidenzmodelle eingeschränkt (Abschnitt 3.4).

In Kapitel 4 erfolgt eine Diskussion der Ergebnisse dieser Arbeit sowie ihre Einordnung in aktuelle Studien. Das Metapopulationsverhalten (Abschnitt 4.1.1) der untersuchten Arten sowie die „wahren“ Werte ihrer Prozessparameter (Abschnitt 4.1.2) werden mit empirischen Daten verglichen und in den theoretischen Fundus des Metapopulationskonzepts eingeordnet. Abschnitt 4.2 setzt sich damit auseinander, warum es zu den Abweichungen der Parameterschätzer von den wahren Werten kommt und welche Auswirkungen die Ungenauigkeiten sowie die Streuungen der Schätzer haben. Abschließend werden der Einsatz von Modellen in der Populationsgefährdungsanalyse, der Ansatz der Modellaggregation und die Annahmen der Inzidenzmodelle diskutiert (Abschnitt 4.3).

Kapitel 5 fasst die wesentlichen Ergebnisse und zentralen Erkenntnisse dieser Arbeit in Schlussfolgerungen zusammen. Im letzten Kapitel werden eine Reihe konkreter Empfehlungen für weitere Untersuchungen sowie ein Ausblick auf sinnvolle Modellerweiterungen und -modifikationen gegeben (Kapitel 6).

2 Methoden, Modelle und Implementierungen

Alle Programme wurden unter GNU/Linux in C++ implementiert. Sie umfassen insgesamt etwa 12 000 Zeilen Quellcode. Eine ausführliche Präsentation der Programme würde den Umfang dieser Arbeit bei weitem übersteigen. Wir müssen uns daher darauf beschränken, in den folgenden Abschnitten die Ideen und Konzepte zu vermitteln. Aus diesem Grunde werden wir uns vor allem darauf konzentrieren, die zugrunde liegenden Modelle vorzustellen.

Der gesamte Quellcode sowie ausführbare Programme finden sich auf der beiliegenden CD im Anhang (vgl. Inhaltsverzeichnis im Anhang F). An Bibliotheken werden vor allem **Biome** und **GSL** (siehe *Verwendete Software* ab Seite 105) benutzt. Auf Verwendung der letzteren wird an der jeweiligen Stelle explizit hingewiesen.

Alle Eingabeparameter sowie ihre Bedeutung sind im Anhang E dokumentiert. Gleiches gilt für sämtliche Modellvariablen, die wir im Folgenden verwenden werden. Bei der Notation, was vor allem die beiden Inzidenzverfahren betrifft, halten wir uns weitgehend an den grundlegenden Artikel von Hanski (1994b). Allerdings übernehmen wir einige Modellerweiterungen der aktuellen Literatur. Beim Rasterdatenmodell werden einige andere Notationen als in Settele (1998) gewählt, die im Zusammenhang entweder sinnvoller sind oder Kollisionen vermeiden.

2.1 Die Grundlage: ein Markov-Modell

Die Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen einer Art an einem gegebenen Ort wird im tierökologischen Zusammenhang als *Inzidenz* bezeichnet. Inzidenzfunktionen geben die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens einer Art in Abhängigkeit von einer oder mehreren Observablen an. Sie gehen nach Taylor (1991) und Gyllenberg & Silvestrov (1994) zurück auf Diamond (1975) und Gilpin & Diamond (1981) und haben ihre Wurzeln in der Inselbiogeographie (MacArthur & Wilson, 1967). Unter Inzidenzmodellen (*incidence function models*) verstehen

wir heute den von Hanski (1994a) entwickelten Modelltyp^{1,2}, der zur Klasse der *stochastic patch occupancy models* (siehe z. B. Hanski & Gilpin, 1991; Hanski & Simberloff, 1997; Moilanen, 2001) gehört und die stochastische Extinktion sowie Kolonisation als die grundlegenden Prozesse ansieht, die die Inzidenz einer Art bestimmen.

2.1.1 Annahmen und Modellbeschreibung

Wir betrachten eine Metapopulation bzw. eine „metapopulationsartige“ räumlich strukturierte Population (zur genauen Begriffsdefinition siehe Abschnitt 2.7). Im Moment wollen wir uns damit begnügen, dass die einzelnen Sub- oder Teilpopulationen in maximal $H \in \mathbb{N}$ möglichen Habitaten leben können. Lokale Populationen sterben gelegentlich aus (*Extinktion*) oder werden neu gebildet (*Rekolonisation*). Die Wiederbesiedlung geschieht durch dispergierende Individuen, die für einen seltenen, aber dennoch regelmäßigen Austausch zwischen den Teilpopulationen sorgen und in der Lage sind, sich in geeigneten Habitaten zu etablieren. Wir verwenden bewusst die allgemeine Bezeichnung „Habitate“, da wir damit sowohl den Fall von „Habitatflecken“ (*Patches*) in Patch-Matrix-Modellen als auch von „Habitatzellen“ in rasterbasierten Modellen abdecken.

Wir nehmen weiter an, dass die lokalen Populationsdynamiken in den einzelnen Habitaten (z. B. die Änderungen in der Populationsgröße) wesentlich schneller ablaufen als die Prozesse der Metapopulationsdynamik (z. B. Kolonisationen leerer Habitats), was uns erlaubt, die lokale Populationsdynamik nicht weiter zu betrachten (siehe z. B. Hanski, 1991).

Jedes Habitat i kann zum Zeitpunkt $t \in \mathbb{Z}_+$ einen von zwei Zuständen $o_i(t) \in \{0, 1\}$ annehmen. Für $o_i(t) = 1$ ist das Habitat zur Zeit t besetzt; für $o_i(t) = 0$ ist die dortige Subpopulation ausgestorben. Die Änderungen in der Besetztheit eines Habitates mögen in zeitdiskreten Intervallen ablaufen (die Generationsfolge einer Art). Die Wahrscheinlichkeit, dass ein zum Zeitpunkt t leeres Habitat i im nächsten Zeitschritt $t + 1$ wiederbesiedelt wird, sei mit $C_i \in]0, 1]$ gegeben. Mit $E_i \in]0, 1]$ bezeichnen wir die Wahrscheinlichkeit, dass die Subpopulation zum nächsten Zeitschritt ausstirbt. Dabei gehen wir von so genannten „gedächtnislosen“ Prozessen aus. Folglich hängt der Zustand eines Habitates zum nächsten Zeitpunkt nur von seiner aktuellen Besetztheit (und damit nicht von vorherigen Zuständen) ab.

Wir werden im Folgenden zeigen, dass die Inzidenz eines Habitates unter diesen Bedingungen für $t \rightarrow \infty$ gegen eine stationäre Wahrscheinlichkeit konvergiert (Gosselin, 1999).

In der Realität (und auch in der Modellvorstellung des Inzidenzmodells) ist

¹Für den Fall einfacher Insel-Festland-Metapopulationen (*mainland-island metapopulations*) hat Hanski (1992) ein spezielles Inzidenzmodell entwickelt, das er in Hanski (1994b) für Metapopulationen ohne Festland verallgemeinerte.

²Zum Begriff des Modelltyps siehe z. B. Poethke (1994) und Poethke & Wissel (1994).

C_i jedoch nicht konstant, sondern variiert in der Zeit in Abhängigkeit von den Besetzungszuständen aller anderen Habitate. In diesem Fall ist der einzige wirklich stabile und absorbierende Zustand die Auslöschung der gesamten Metapopulation (Gosselin, 1999). Die Metapopulation gilt als ausgestorben, wenn alle Subpopulationen ausgestorben sind.

Wenn die Anzahl der Habitate aber nicht zu gering ist und genügend Habitate besetzt sind, kann der Zeitraum bis zur endgültigen Auslöschung sehr lang sein. Abhängig davon, ob die Extinktion der Metapopulation noch nicht eingetreten ist, strebt das Besetzungsmuster gegen quasi-stationäre Verteilungen (siehe Gosselin, 1999). Dieser Zustand wird häufig als „Extinktions-Kolonisations-Gleichgewicht“ oder als „stochastisch stabiler Zustand“ bezeichnet (Hanski, 1994b). Es wird angenommen, dass er eine gute Approximation der asymptotischen Inzidenz ist (Gosselin, 1999).

In Anhang B (ab Seite 126) geben wir die Herleitung der Inzidenzgleichung an. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Habitat i besiedelt ist, beträgt unter der Annahme zeitlich konstanter Kolonisations- und Extinktionswahrscheinlichkeiten C_i und E_i

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i} . \quad (2.1)$$

An dieser Stelle sei angemerkt, dass wir in den Abschnitten 2.2 und 2.3 annehmen, dass die Kolonisationswahrscheinlichkeit C_i eines Habitates von den Zuständen der benachbarten Habitate abhängt. Aufgrund der Auslöschungs- und Wiederbesiedlungsprozesse variiert die Besetzung der Nachbarhabitate (und damit natürlich auch C_i) in der Zeit, was den Annahmen des Markov-Modells widerspricht. Die Variation ist nach Hanski (1994b) und ter Braak *et al.* (1998) jedoch so gering, dass sie zu unseren Zwecken vernachlässigt werden kann (Gosselin, 1999).

2.1.2 Berücksichtigung des Rescue-Effekts

Für den Fall hoher Extinktions- und Kolonisationswahrscheinlichkeiten könnte man von Gleichung (2.1) andere Ergebnisse erwarten. Sind etwa $C_i = E_i = 1$, so ist $J_i = 0.5$, obwohl man bei einer so hohen Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit davon ausgehen könnte, dass das Habitat besetzt ist. Hanski (1994b) hat daher den „Rescue-Effekt“ eingeführt, indem er eine realisierte Extinktionswahrscheinlichkeit $E'_i = E_i (1 - C_i)$ berücksichtigt. Damit erhalten wir

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E'_i} = \frac{C_i}{C_i + E_i (1 - C_i)} . \quad (2.2)$$

Dieses Modell entspricht der Vorstellung, dass pro Zeitschritt nicht nur eine Kolonisation bzw. Extinktion geschehen kann, sondern dass im gleichen Zeitschritt eine Wiederbesiedlung eines gerade ausgestorbenen Habitates stattfinden kann.

Wir nehmen also grundsätzlich an, dass sich zuerst Extinktionen und dann Kolonisationen ereignen.

Der Rescue-Effekt kann auch folgendermaßen interpretiert werden (Hanski, 1997): Jede Subpopulation kann zu Beginn eines Zeitschrittes Immigranten in andere Habitate entsenden. Diese können zum einen neue Subpopulationen in leeren Habitaten etablieren (Kolonisation). Oder aber sie lassen sich in bereits besetzten Habitaten nieder und vergrößern die dortige Populationsgröße, was zu einer reduzierten Extinktionswahrscheinlichkeit führt. Diese Interpretation deckt sich eher mit der Bedeutung des Rescue-Effektes (Brown & Kodric-Brown, 1977). Der Rescue-Effekt ist vor allem dann wichtig, wenn viele kleine Habitate häufig in der Nähe von größeren liegen (Hanski, 1994b; Biedermann, 1997).

Da wir $C_i = 0$ und $E_i = 0$ bereits ausgeschlossen haben, müssen wir die Sonderfälle $C_i = E_i = 0$ (Das Habitat verbleibt in seinem Anfangszustand.), $C_i = 0$ (Das Habitat konvergiert gegen den unbesetzten Zustand.) und $C_i = 0, E_i = 1$ (Das Habitat ist immer unbesetzt.) nicht zu berücksichtigen. Wir wollen aber noch den Fall $C_i = 1$ betrachten: Dann ist das Habitat immer besetzt.

2.2 Patch-Matrix-Inzidenzmodell

Wir betrachten eine Metapopulation, deren Subpopulationen in $N \in \mathbb{N}$ abgrenzbaren Habitaten (Patches) leben. Die Umgebung (Matrix) ist für die Art nicht bewohnbar. Das in diesem Abschnitt vorgestellte Inzidenzmodell beruht auf dem Patch-Matrix-Modell von Hanski (1994b). Patches sind diskret, klar abgegrenzt und nehmen nur einen kleinen Teil der Gesamtfläche ein. Daraus folgt die Annahme, dass ihre genaue Form ignoriert werden kann (Hanski, 1997). Es handelt sich um ein räumlich-realistisches Modell, in das die Flächengröße und die räumliche Anordnung der Habitate sowie das (Nicht-)Vorkommen der Art in den einzelnen Habitaten eingehen.

Das Modell erlaubt eine auf einem Minimum von Parametern basierende Anpassung der prognostizierten Inzidenzen an die beobachtete Besetzungshäufigkeit der Habitate einer Art. Dieser Ansatz ermöglicht die Ermittlung von artspezifischen Prozessparametern einer Metapopulation aus den beobachteten Vorkommen bzw. Nichtvorkommen.

Grundlage des Modells ist eine lineare Markov-Kette erster Ordnung (siehe Abschnitt 2.1). Unter Berücksichtigung des Rescue-Effektes verwenden wir die Inzidenzgleichung (2.2). Sie gibt die Besetzungswahrscheinlichkeit eines Habitates i in Abhängigkeit von der Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit C_i und der Aussterbewahrscheinlichkeit E_i an, die nun zu bestimmen sind.

Gegeben seien $N \in \mathbb{N}$ Patches mit den Flächengrößen $A_i \in \mathbb{R}_+$, die idealisiert als Kreise mit den Mittelpunkten $(x_i, y_i) \in \mathbb{N}^2$ dargestellt werden ($i = 1, \dots, N$). Die Flächen seien in [ha] und die Koordinaten in [m] gegeben. Ferner verfügen wir über sog. Snapshotdatensätze, die für jeden Patch i einen im gegebenen Beobachtungszeitraum festgestellten Besetzungsgrad $p_i \in [0, 1]$ beschreiben. Lie-

gen die Snapshotdaten nur eines Jahres vor, so geben sie Auskunft über die Anwesenheit ($p_i = 1$) bzw. Abwesenheit ($p_i = 0$) der Art im entsprechenden Jahr. Stehen die Beobachtungsdaten mehrerer Jahre zur Verfügung, ist p_i die relative Häufigkeit, mit der die Spezies das Patch besiedelt.

Unter der Annahme, dass alle Patches die gleiche Habitatqualität haben, ergibt sich für alle Flächen die gleiche Populationsdichte im Gleichgewicht. Die Extinktionswahrscheinlichkeit E_i ist abhängig von der Populationsgröße, die proportional zur Flächengröße A_i angesehen wird. Damit ergibt sich:

$$E_i = \min \left\{ \frac{e_0}{A_i^x}, 1 \right\} . \quad (2.3)$$

Die Extinktionskonstante $e_0 \in [0, 1]$ gibt die Aussterbewahrscheinlichkeit pro Jahr bzw. Generation, bezogen auf die Flächengröße, an und trägt die Einheit $[\text{ha}^{-x}]$.³ Die Konstante $x \in \mathbb{R}_+$ beschreibt die Abhängigkeit des Extinktionsrisikos von der Patchfläche. Wir folgern aus obiger Gleichung, dass $A_0 = e_0^{\frac{1}{x}}$ die kritische Patchgröße ist, für die die Extinktionswahrscheinlichkeit der lokalen Population gleich eins ist.

Die Kolonisationswahrscheinlichkeit C_i ist abhängig von der Zahl der Immigranten M_i in ein Patch i . Wir nehmen eine sigmoide Wachstumsfunktion an und erhalten

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2} . \quad (2.4)$$

Der Kolonisationsparameter $y \in \mathbb{R}_+$ bestimmt, wie schnell sich eine Population im Patch i mit zunehmendem M_i etabliert. Wir berücksichtigen damit auch den Allee-Effekt (Allee, 1931). Er trägt dem Umstand Rechnung, dass bei einer kleinen Anzahl von Immigranten die Kooperationseffekte im Verhältnis zur Dichteregulierung noch nicht optimal genutzt werden. Alternativ gibt Hanski (1997) einen exponentiellen Zusammenhang an.

Die mittlere Anzahl an Immigranten in ein Patch i hängt wie folgt von der Konnektivität S_i des Patches ab:

$$M_i = \beta S_i . \quad (2.5)$$

$\beta \in \mathbb{R}_+$ in $[\text{ha}^{-1}]$ ist eine Migrationskonstante und berücksichtigt die Individuendichte im Patch i , die Emigrationsrate (Anteil der Individuen, die ihr Heimatpatch verlassen) sowie den Anteil der in Patch i eintreffenden Emigranten. Die Konnektivität wird auch als Erreichbarkeit oder Isolation bezeichnet, wobei im letzteren Fall der reziproke Wert heranzuziehen ist. Ein Maß für die Konnektivität ist

$$S_i = \sum_{j \neq i} p_j A_j^b e^{-\alpha d_{ij}} . \quad (2.6)$$

³ siehe Abschnitt 4.2.3

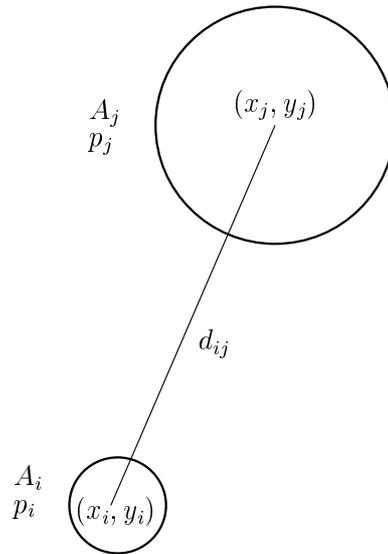


Abbildung 2.1: Struktur des Patch-Matrix-Modells: Die Patches werden durch ihre Mittelpunkte (x_i, y_i) , ihre Fläche A_i und ihren Besetzungsgrad p_i ($i = 1, \dots, N$) beschrieben. Während in die Extinktionswahrscheinlichkeit nur die Flächengröße eingeht, werden die Konnektivität und damit die Kolonisationswahrscheinlichkeit eines Patches i von der Entfernung d_{ij} zu allen anderen Patches j , deren Flächengröße A_j und Besetzungsgrad p_j bestimmt ($j = 1, \dots, N, j \neq i$). Die Entfernung d_{ij} berechnet sich als euklidische Distanz zwischen den Patchmittelpunkten.

Es ist damit abhängig von den beobachteten Besetzungsgraden in allen anderen Patches j , der Überlebensrate der Migranten $\alpha \in \mathbb{R}_+$ [km^{-1}] während der Ausbreitung – häufig auch als Inverse der mittleren Wanderdistanz betrachtet – und der Entfernung $d_{ij} \in \mathbb{R}_+$ in [km] zwischen den Patches i und j (vgl. Abbildung 2.1). Als Entfernungsmaß wird die euklidische Distanz zwischen den Mittelpunkten (x_i, y_i) und (x_j, y_j) zweier Patches herangezogen:

$$d_{ij} = \frac{\sqrt{(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2}}{1000} . \quad (2.7)$$

Der Exponent $b \in]0, 1]$ beschreibt die Abhängigkeit der Populationsgröße von der Patchgröße. In Hanski (1994a,b) wird vereinfachend $b = 1$ gesetzt, aber im Allgemeinen gilt $b < 1$ (Hanski *et al.*, 1996c), da in großen Patches nicht bewohnbare Kleinhabitate eingestreut sein können. Wir gehen in dieser Arbeit davon aus, die exakte Flächengröße ermitteln zu können und verwenden daher den Fall $b = 1$. Der Parameter wird im Folgenden nicht weiter berücksichtigt. Zudem weist Lange (1998) darauf hin, dass für Fälle, in denen die Flächengröße die Einheit unterschreitet, aufgrund der Potenzierung mit einem Wert kleiner eins die Fläche nicht verkleinert, sondern vergrößert wird.

Schließlich sei noch darauf verwiesen, dass sich Gleichung (2.6) im Fall eines Insel-Festland-Modells erheblich vereinfacht. Es wird dann nämlich angenommen, dass alle Migranten von der großen Festland-Population stammen (Hanski,

1997), was zu einer konstanten Nachbarschaft im Sinne von Abschnitt 2.1 führt und unsere Annahme eines konstanten C_i erfüllt.

Fassen wir alle Gleichungen geeignet zusammen, so erhalten wir unter Beachtung der Minimum-Konstruktion in Gleichung (2.3), die in vielen Arbeiten nicht berücksichtigt wird,

$$J_i = \begin{cases} \frac{1}{1 + \frac{e_0 y^2}{\beta^2 S_i^2 A_i^x}} & , \text{ falls } A_i > A_0 \\ \frac{1}{1 + \frac{y^2}{\beta^2 S_i^2}} & , \text{ sonst} \end{cases} . \quad (2.8)$$

Für den Fall kleiner Flächengrößen und damit einer Extinktionswahrscheinlichkeit von 1 nimmt die Inzidenz gerade den Wert der Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit an.

Gleichung (2.8) enthält noch die unbekannt Parameter α , β , y , e_0 und x . Wir fassen β und y zur „Rekolonisationsfähigkeit“

$$y' = \frac{y}{\beta} \quad (2.9)$$

zusammen. Bei geringen Werten von $y' \in \mathbb{R}_+$ wird eine Wiederbesiedlung des Patches wahrscheinlicher. Gleichung (2.4) vereinfacht sich zu

$$C_i = \frac{1}{1 + (y'/S_i)^2} . \quad (2.10)$$

Um die Zahl der unbekannt Parameter noch weiter zu reduzieren, führen wir

$$e' = e_0 y'^2 \quad (2.11)$$

ein. Gleichung (2.8) lässt sich dann überführen in

$$J_i = \begin{cases} \frac{1}{1 + \frac{e'}{S_i^2 A_i^x}} & , \text{ falls } A_i > A_0 \\ \frac{1}{1 + \frac{y'^2}{S_i^2}} & , \text{ sonst} \end{cases} \quad (2.12)$$

und ist nunmehr von den drei Parametern α , x und e' abhängig, wenn wir die Fälle $A_i \leq A_0$ nicht berücksichtigen (ter Braak *et al.*, 1998).

Im übernächsten Abschnitt werden wir uns damit beschäftigen, Gleichung (2.12) an die beobachteten Inzidenzen zu fitten und damit die gesuchten Parameter

Tabelle 2.1: Mögliche Werte für jede Zelle i im Rastermodell eines Datensatzes der Generation t .

N_i^t	Bedeutung
-1	ungeeignetes Habitat
0	potenziell geeignetes Habitat, in denen die Art aber nicht nachgewiesen werden konnte
$1 - \infty$	Populationsgröße (bei quantitativen Angaben) bzw. qualitative Angaben über Anwesenheit (1) und Abwesenheit (0)

zu bestimmen. Doch zunächst leiten wir in Abschnitt 2.3 die entsprechenden Modellgleichungen für ein Rastermodell her.

Wir müssen allerdings noch angeben, wie wir die zusammengefassten Parameter e_0 und y' erhalten, wenn wir e' in Abschnitt 2.4 bestimmt haben. Unter Ausnutzung der Beziehung (vgl. Gleichung (2.3))

$$\frac{e_0}{A_0^x} = 1 \tag{2.13}$$

können wir e_0 und y' aus e' bei bekanntem A_0 und x separieren:

$$e_0 = A_0^x \ , \tag{2.14}$$

$$y' = \sqrt{e'/e_0} \ . \tag{2.15}$$

Als kritische Patchgröße A_0 wählen wir die kleinste Fläche eines Habitates, das in den Beobachtungsjahren mindestens ein Mal besetzt war (Hanski, 1997; Moilanen *et al.*, 1998).

2.3 Rasterbasiertes Inzidenzmodell

Gegeben seien ein Raster mit insgesamt $Z \in \mathbb{N}$ quadratischen Zellen der Kantenlänge $D \in \mathbb{N}$ (in Metern) sowie $T \in \mathbb{N}$ Datensätze mit Angaben über die Verteilung der betrachteten Art in der jeweiligen Generation. Ein Datensatz ordnet jeder Zelle im Raster entsprechende Anwesenheits- bzw. Abwesenheitsangaben zu. Das von Settele (1998) entwickelte Metapopulationsmodell kann auf qualitative und quantitative Datensätze angewandt werden. Qualitative Angaben treffen Aussagen über die An- bzw. Abwesenheit der Art in einer Zelle, wohingegen im quantitativen Fall die Populationsgröße der Art für jede Zelle angegeben wird. Tabelle 2.1 fasst die möglichen Eingabewerte eines Datensatzes zusammen.

Analog der Inzidenzbestimmung des Patch-Matrix-Modells geht das Rastermodell von Gleichung (2.2) aus. Da sich die Bezeichnungen mehrerer Parameter mit

denen im Patch-Matrix-Modell überschneiden, weichen wir von der originalen Notation ab und verwenden griechische Buchstaben.

Zur Beschreibung der Extinktionswahrscheinlichkeit E_i in einer Zelle i verwendet Settele (1998) nach Poethke *et al.* (1996a) den Ansatz:

$$E_i = e^{-\kappa K_i} . \quad (2.16)$$

Dabei ist κ ein zu ermittelnder Extinktionsparameter und K_i die Kapazität der Habitatezelle. Da die Kapazität nicht wie im Patch-Matrix-Modell über die Flächengröße definiert werden kann, geschieht dies direkt über die in den Datensätzen vorhandenen Informationen über die Abundanzen bzw. Inzidenzen. Settele (1998) schlägt dazu zwei Berechnungsmethoden vor. Zum einen wird die Kapazität als Mittelwert der Populationsgrößen über alle verfügbaren Datensätze ermittelt. Diese Variante wird mit einem a indiziert:

$$K_{i,a} = \frac{\sum_{t=1}^T N_i^t}{T} . \quad (2.17)$$

Die Alternative wird mit dem Index b versehen. Sie berücksichtigt nur die Datensätze von Jahren, in denen die Art in der betreffenden Zelle nachgewiesen werden konnte ($N_i^t > 0$). Dem liegt die Annahme zugrunde, dass Habitate durch gelegentliche Extinktionen nicht grundsätzlich ihre Eignung als Lebensraum verlieren. Ferner ist davon auszugehen, dass potenzielle Habitate, in denen kein Nachweis erfolgte, dennoch eine Kapazität ungleich null haben. Ihnen wird daher eine minimale Kapazität $K_{min} > 0$ zugewiesen:

$$K_{i,b} = \begin{cases} K_{min} & , \text{ falls } N_i^t = 0 \quad \forall t = 1, \dots, T \\ \frac{\sum_{t=1, \dots, T \wedge N_i^t > 0} N_i^t}{|\{t \mid N_i^t > 0\}|} & , \text{ sonst} \end{cases} . \quad (2.18)$$

Die minimale Kapazität ist das Minimum der berechneten Kapazitäten:

$$K_{min} = \min \{K_{i,b} \mid i = 1, \dots, Z \wedge K_{i,b} > 0\} . \quad (2.19)$$

In dieser Arbeit wollen wir einen dritten Ansatz verwenden, der Nicht-Nachweise berücksichtigt (wie $K_{i,a}$), aber dennoch nicht dazu führt, dass potenziell geeigneten Habitaten eine Kapazität von null zugewiesen wird (wie $K_{i,b}$). Dafür definieren wir

$$K_{i,c} = \begin{cases} K_{i,a} & , \text{ falls } K_{i,a} > 0 \\ K_{min} & , \text{ falls } K_{i,a} = 0 \end{cases} , \quad (2.20)$$

wobei

$$K_{min} = \min \{K_{i,a} \mid i = 1, \dots, Z \wedge K_{i,a} > 0\} . \quad (2.21)$$

Um im Folgenden unabhängig von der gewählten Art der Kapazität zu sein, verwenden wir für $K_{i,c}$ die allgemeine Notation K_i .

Die Kolonisationswahrscheinlichkeit wird analog zu Gleichung (2.4) durch die mittlere Anzahl von Immigranten M_i in den Quadranten i und einen Kolonisierungs- bzw. Etablierungsparameter μ bestimmt:

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + \mu^2} . \quad (2.22)$$

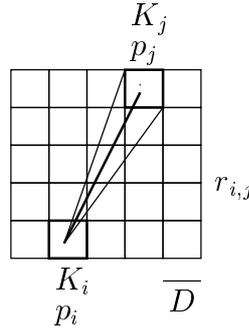


Abbildung 2.2: Struktur des rasterbasierten Inzidenzmodells. Die mittlere Immigrantenzahl von einer Zelle i in eine Zelle j ist abhängig von dem Besetzungsgrad p_i , der Kapazität K_i sowie der Entfernung r_{ij} . Über den Winkel φ_{ij} geht die Lage der Quellzelle zur Zielzelle ebenfalls in die Berechnungen ein. Die Kantenlänge einer Zelle ist D .

Die mittlere Immigrantenzahl in die Population der Zelle i ist ein Maß für die Erreichbarkeit (Isolation) dieses Habitates (vgl. Abbildung 2.2), weshalb sie im weiteren Verlauf dieser Arbeit auch Konnektivität genannt wird. Sie wird wie folgt berechnet:

$$M_i = \sum_{j \neq i} p_j K_j e^{-\rho r_{ij}} \varphi_{ij} . \quad (2.23)$$

$p_j K_j$ steht für die erwartete Populationsgröße im Quadranten j im Gleichgewicht. Der Term $e^{-\rho r_{ij}}$ gibt den Anteil der Gesamtpopulation an, der eine bestimmte lineare Entfernung r_{ij} (in [km]) zwischen den Zellen i und j zurücklegt. Er verwendet das euklidische Distanzmaß und greift auf die interne Repräsentation der Zellen zurück, in denen die x- und y-Koordinaten der Zellenmittelpunkte (in [m]) gespeichert sind. Die Distanz ergibt sich dann wie folgt:

$$r_{ij} = \sqrt{(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2} \cdot \frac{D}{1000 \text{ m}} . \quad (2.24)$$

ρ ist ein Migrationsparameter [1/km] und φ_{ij} der maximale Winkel eines Kreissegments zwischen dem Mittelpunkt der Ausgangsfläche und den Enden des Durchmessers D der Zielfläche im Bogenmaß:

$$\varphi_{ij} = (1/\pi) \arctan \left(\frac{D}{2r_{ij}} \right) . \quad (2.25)$$

Durch Einsetzen in Gleichung (2.2) erhalten wir schließlich

$$J_i = \frac{1}{1 + \frac{\pi^2 \mu^2 e^{-\kappa} K_i}{\left(\sum_{j \neq i} p_j K_j e^{-\rho r_{ij}} \arctan\left(\frac{D}{2r_{ij}}\right)\right)^2}} . \quad (2.26)$$

2.4 Parameterabschätzung

In diesem Abschnitt wollen wir die metapopulationsdynamischen Parameter für das Patch-Matrix- bzw. Rasterdatenmodell bestimmen, die die Modellprognosen am besten den beobachteten Inzidenzen annähern. Der zu schätzende Parametervektor ist im Fall des Patch-Matrix-Modells $\theta = (\alpha, x, e')$ und im Fall des Rastermodells $\theta = (\rho, \mu, \kappa)$.

In der Literatur existieren mehrere Verfahren zur Bestimmung der optimalen Parameterkombination. Hanski (1994b) etwa gibt in seinem Patch-Matrix-Modell zunächst ein α vor, das aus unabhängigen biologischen Daten (Fang-Wiederfang-Untersuchungen) gewonnen wurde, und schätzt die verbleibenden zwei Parameter in einer nichtlinearen Regression mit der Quasi-Newton-Methode. Poethke *et al.* (1996a) benutzen in ihrem Modell zur Bestimmung der mittleren Wanderdistanz genetische Daten. Appelt & Poethke (1997) lassen auch diesen Parameter schätzen und setzen dazu in ihrer Untersuchung das Amoeba-Verfahren ein, das auf dem Simplex-Downhill-Verfahren (Press *et al.*, 1992) beruht. Sie optimieren allerdings nicht die Maximum-Likelihood-Funktion, sondern verwenden die Methode der kleinsten Quadrate. Settele (1998) versucht im Rasterdatenmodell die optimale Parameterkonstellation durch Probieren zu finden (und verwendet dabei ebenfalls die Methode der kleinsten Quadrate).

In einem Vergleich verschiedener Parametrisierungsverfahren schlägt Hanski (1999b) vor, verschiedene Werte für den Parameter α vorzugeben und die unbekanntes mit einem globalen Optimierungsverfahren abzuschätzen. Wenn sämtliche Parameter aus Snapshotdatensätzen bestimmt werden sollen, liefert das Verfahren von Moilanen (*Monte Carlo inference for statistically implicit models*; 1999, siehe auch Moilanen (2001)) für stochastische Patch-Modelle die besten Ergebnisse, da es in der Lage ist, raumzeitliche Autokorrelationen miteinzubeziehen. Es hat jedoch den Nachteil, dass es Beobachtungsdaten aus mindestens zwei Jahren benötigt und außerdem implizit eine obere Grenze bei den Turnoverraten setzt. Dies erscheint uns für unser Anliegen zu einengend, da wir nicht die Möglichkeit verlieren wollen, die Modellprognosen an die beobachteten Inzidenzen eines Jahres zu fitten. Die im Internet zur Verfügung gestellte Version (*Ecological Archives* E080-003⁴) lässt zudem nur maximal 125 Patches und 50 Snapshots zu, was für unser Vorhaben nicht ausreicht.

Wie in Hanski (2001) und auf der Homepage des Fragland-Projektes⁵ zu le-

⁴<http://www.esapubs.org/archive/ecol/E080/003/default.htm> (14.01.2002)

⁵<http://www.helsinki.fi/science/fragland/mt-report> (14.01.2002)

sen ist, haben O'Hara *et al.* einen Bayesianischen Ansatz entwickelt, um das Inzidenzmodell zu parametrisieren. Sie verwenden dazu Monte-Carlo-Markov-Ketten (*Monte Carlo Markov Chains*, MCMCs).

2.4.1 Maximum-Likelihood-Schätzung

Wir gehen also davon aus, in unseren Untersuchungen keine unabhängigen biologischen Daten zur Verfügung zu haben, so dass wir es mit einem dreidimensionalen Parametersuchraum zu tun haben: $\boldsymbol{\theta} \in \mathbb{R}^3$.

In diesem Abschnitt widmen wir uns der Aufgabe, die vom Modell prognostizierten Inzidenzen J_i an die beobachteten Snapshotdaten p_i zu fitten ($i = 1, \dots, N$ bzw. $i = 1, \dots, Z$). Wenn mehrere Datensätze über die Vorkommen der Art vorhanden sind, fassen wir die Daten zusammen, was den Effekt der Kolonisations-Extinktions-Stochastizität verringert und nach Hanski *et al.* (1996c) zu präziseren Vorhersagen führt.

Ein Least-Squares-Fit setzt normalverteilte Daten voraus, was hier nicht gegeben ist. Die beobachteten (Nicht-)Vorkommen innerhalb eines Jahres sind binomialverteilt, weswegen wir eine Maximum-Likelihood-Regression verwenden. Aufgrund des dichotomen Charakters der relativen Besetzungshäufigkeiten wählen wir als Likelihood-Funktion

$$\mathcal{L}(\boldsymbol{\theta}) = \prod_i J_i^{p_i} (1 - J_i)^{1-p_i} \quad , \quad (2.27)$$

wobei wir den Permutationsterm in der Binomialverteilung nicht berücksichtigen, da wir uns für das Maximum interessieren. Es sei darauf hingewiesen, dass die p_i nicht aus der Menge $\{0, 1\}$ stammen, sondern im Einheitsintervall $[0, 1]$ liegen. Das führt zu dem Effekt, dass selbst „perfekte“ Modellprognosen ($J_i = p_i$) keinen optimalen Beitrag zur Likelihood-Funktion leisten, da für $p_i = J_i \neq 0, 1$ stets $J_i^{p_i} (1 - J_i)^{1-p_i} < 1$ gilt. Dies führt zu einer stärkeren Berücksichtigung korrekt prognostizierter „Einsen“ und „Nullen“, die wir aus ökologischen Gründen sogar durchaus wünschen.

Wegen $J_i, p_i \in [0, 1]$ nimmt $\mathcal{L}(\boldsymbol{\theta})$ sehr kleine Werte an. Deshalb führen wir mit der Logarithmierung eine monotone Transformation durch und erhalten die Log-Likelihood-Funktion

$$l(\boldsymbol{\theta}) = \sum_i (p_i \ln(J_i) + (1 - p_i) \ln(1 - J_i)) \quad . \quad (2.28)$$

Beide Funktionen sind implizit von den Modellparametern $\boldsymbol{\theta}$ abhängig. Aufgrund der Komplexität der Berechnung der J_i -Werte wird das Maximum von Gleichung (2.28) nicht analytisch bestimmt, sondern mit Hilfe geeigneter Optimierungsverfahren angenähert. Die Konvention geht bei Optimierungsproblemen von der Minimierung eines Wertes aus, daher formulieren wir:

$$l(\hat{\boldsymbol{\theta}}) = \min -l(\boldsymbol{\theta}) \quad . \quad (2.29)$$

Die Maximum-Likelihood-Methode basiert darauf, dass die Stichproben voneinander unabhängig sind (McCallum, 2000). Dies ist bei unseren Snapshotdaten aufgrund ihrer räumlichen und zeitlichen Korrelationen nicht der Fall, weshalb es sich bei den resultierenden Parameterwerten eigentlich um „Pseudo“-Likelihood-Schätzer handelt (ter Braak *et al.*, 1998).

2.4.2 Simulated Annealing

Analog zu Moilanen & Hanski (1998) setzen wir zur Optimierung von Gleichung (2.29) ein dreidimensionales Simulated Annealing-Verfahren aus der `GSL` ein. Simulated Annealing (siehe auch Kirkpatrick *et al.*, 1983; Metropolis *et al.*, 1953; Bounds, 1987) ist eine Optimierungstechnik, die sich vor allem darin bewährt hat, lokale Minima zu vermeiden. Sie basiert darauf, in einem Random Walk bei sich sukzessive abkühlenden Temperaturen den Parameterraum zu explorieren und nach Punkten mit niedriger Energie zu suchen. Als Energiefunktion dient hierbei die zu minimierende negative Log-Likelihood-Funktion aus Gleichung (2.29): $E_i = -l(\boldsymbol{\theta}_i)$, wobei $\boldsymbol{\theta}_i$ den Parametervektor des i -ten Schrittes bezeichnet. Die Wahrscheinlichkeit für einen Schritt im Random Walk ist durch folgende Boltzmann-Verteilung gegeben:

$$p = \begin{cases} e^{\frac{-(E_{i+1} - E_i)}{kT}} & , \text{ falls } E_{i+1} > E_i \\ 1 & , \text{ sonst} \end{cases} \quad (2.30)$$

T ist die aktuelle Temperatur und k die Boltzmann-Konstante. Wenn die neue Energie E_{i+1} kleiner als die bisherige ist, wird der Schritt also auf jeden Fall ausgeführt. Ist die Energiedifferenz jedoch positiv, kann der neue Zustand immer noch mit einer Wahrscheinlichkeit akzeptiert werden, die von der Energiedifferenz, der Temperatur T und k abhängt. Dieses ist der entscheidende Trick, der es Simulated Annealing erlaubt, aus lokalen Optima herauszukommen.

Zu Beginn wird die Temperatur T auf einen hohen Wert $T_INITIAL$ gesetzt und eine beliebige Parameterkombination vorgegeben. Als maximale Schrittweite beim Random Walk wird $STEP_SIZE$ festgesetzt. Er wird nach N_TRIES Suchschritten abgeschlossen und zur aktuellen Temperatur ausgewertet. Es folgt dann die Abkühlung der Temperatur und daraufhin nach oben beschriebenem Muster eine erneute Iteration der Random Walks. Die Abkühlung erfolgt dadurch, dass T jeweils durch einen Wert $MU_T > 1$ dividiert wird: $T \rightarrow \frac{T}{MU_T}$. Die Suche endet, wenn T einen vorgegeben Wert T_{min} unterschreitet. Das Simulated Annealing-Verfahren ähnelt somit einem Metropolis-Algorithmus, in dem die Wahrscheinlichkeit, mit der auch schlechtere Zustände akzeptiert werden, von einer Zufallssuche zu einem Hillclimbing abgekühlt wird.

2.5 Habitatlandschaftsgenerator `lage`

Um unabhängig von spezifischen Landschaftsszenarien zu sein, verwenden wir einen einfachen Generator von Habitatlandschaften. Diese können in der Größe des gewählten Landschaftsausschnittes, der Anzahl von Habitaten, deren durchschnittlichen Flächengröße und Standardabweichung variieren.⁶

Dass Programm mit dem Namen `lage` (LandschaftsGEnerator) erzeugt Habitatlandschaften dadurch, dass es in einen Landschaftsausschnitt der Breite `WorldSizeX` [m] und der Höhe `WorldSizeY` [m] eine Anzahl `NoPatches` von Habitaten legt. Es kann dabei vorkommen, dass sich mehrere Habitate überschneiden. Diese werden dann zusammengefasst, und die Habitatanzahl wird entsprechend verringert. `NoPatches` ist daher nur als Initialwert zu verstehen. Unser Vorgehen entspricht prinzipiell dem *enlarging patches disturbance growth* (Hargis *et al.*, 1998), das Überschneidungen der Habitate zulässt.

Die Flächengröße der Habitate ist normalverteilt mit einem vorgegebenen Erwartungswert von `MeanPatchSize` [m²] und einer Varianz von `VariancePatchSize` [m²]. Die Habitate haben eine elliptische Form, die eine modifizierte Version des Kreis-Algorithmus von Bresenham erzeugt. Bei der Erzeugung jedes neuen Habitates wird zufällig entschieden, ob die längere der beiden Achsen horizontal oder vertikal angeordnet wird. Die numerische Exzentrizität der Ellipse wird gleichverteilt aus dem Intervall [0.2, 1.0] gezogen. Dadurch wird sichergestellt, dass die Ellipse nicht zu „deformiert“ ist.



Abbildung 2.3: Beispiel einer generierten Habitatlandschaft mit den Eigenschaften der Standardlandschaft (vgl. Abschnitt 2.9.1 ab Seite 38).

⁶Zudem können unterschiedliche „Klumpungsgrade“ eingestellt werden. Von dieser Eigenschaft wird jedoch in dieser Arbeit kein Gebrauch gemacht.

Die erzeugte Habitatlandschaft wird in einem Rasterdatenformat abgespeichert, wobei ein Pixel einer realen Auflösung von $pixelScale \times pixelScale$ [m²] entspricht. Jeder Pixel trägt als Information einen Wert über die Habitatqualität, wobei 0 „Nicht-Habitat“ und 255 „Habitat“ bedeutet. Der Generator erlaubt auch die Erzeugung von Landschaften mit Habitaten unterschiedlicher Qualität. Diese ist dann normalverteilt mit dem Erwartungswert $MeanPatchQual$ und der Varianz $VariancePatchQual$. Da wir in der vorliegenden Untersuchung nur zwischen „Habitat“ und „Nicht-Habitat“ unterscheiden, ist $MeanPatchQual = 255$ und $VariancePatchQual = 0$. Abbildung 2.3 zeigt ein Beispiel einer mit `lage` erzeugten Habitatlandschaft.

2.6 Das individuenbasierte Simulationsmodell `truth`

Das Programm `truth` ist ein individuenbasiertes Simulationsmodell einer „abstrakten“, „durchschnittlichen“ Heuschreckenart mit nicht überlappenden Generationen. Es wurde von Martin Hinsch in enger Abstimmung mit dem Verfasser dieser Arbeit entwickelt und objektorientiert in C++ unter Verwendung der Simulationsbibliothek `Biome` implementiert (zur Implementierung von individuenbasierten Modellen siehe bspw. Lorek & Sonnenschein (1999); speziell zur objektorientierten Programmierung siehe Congleton *et al.* (1997), Lorek & Sonnenschein (1998), Maley & Caswell (1993) und auch Derry (1998) sowie Silvert (1993)).

Individuenbasierte Modelle werden in dieser Arbeit sensu Caswell & John (1992) als *i-state configuration model* verstanden. Die Idee der individuenbasierten Modellierung hat in der jüngeren Vergangenheit viel Popularität gewonnen (Huston *et al.*, 1988; Lomnicki, 1999). Dies liegt im Wesentlichen daran, dass lokale Interaktionen zwischen Individuen in heterogenen, zeitlich variablen Umwelten modelliert werden können. Die dafür notwendigen Rechenleistungen stehen in einem immer größer werdenden Umfang zur Verfügung. Individuenbasierte Modelle verkörpern auch ein anderes Modellierungsparadigma. Klassische Zustandsvariablenmodellen gehen davon aus, dass stochastische Einflüsse im Allgemeinen nur auf der Ebene der Einzelschicksale eine Rolle spielen, weshalb die Aussage über aggregierte Größen weniger zufallsabhängig wird. Individuenbasierte Ansätze nehmen dagegen an, dass sich zufällige Einflüsse auf individueller Ebene über positive Rückkopplungen auf das Verhalten des ganzen Ökosystems auswirken können (Huston *et al.*, 1988). Außerdem scheinen individuenbasierte Modelle vor allem von Biologen wesentlich einfacher und intuitiver zu erstellen zu sein. Die in diesem Zusammenhang erforderlichen Daten sind zudem häufiger verfügbar und orientieren sich eher an natürlichen Systemen. Individuenbasierte Modelle machen gewöhnlich realistischere Annahmen als Zustandsvariablenmodelle, führen aber nicht zu Theorien auf Systemebene. Die meisten publizierten Modelle werden nicht analysiert und diskutiert unter Berücksichtigung allgemeiner theoretischer Aspekte (Grimm, 1999). Zudem sind individuenbasierte Modelle schwer zu entwickeln, schwer zu kommunizieren und schwer zu verstehen (Grimm *et al.*, 1999; Grimm, 2002).

Bei der `truth` handelt es sich um ein räumlich explizites Modell, das die Aktionen der Individuen in einer Auflösung von einem Meter erfasst. Die Zeitskala ist in Einheiten von einem Tag unterteilt. Dies entspricht einem für Heuschrecken als ideal angesehenen Zeitintervall (Kindvall, 1999; Griebeler & Gottschalk, 2000).

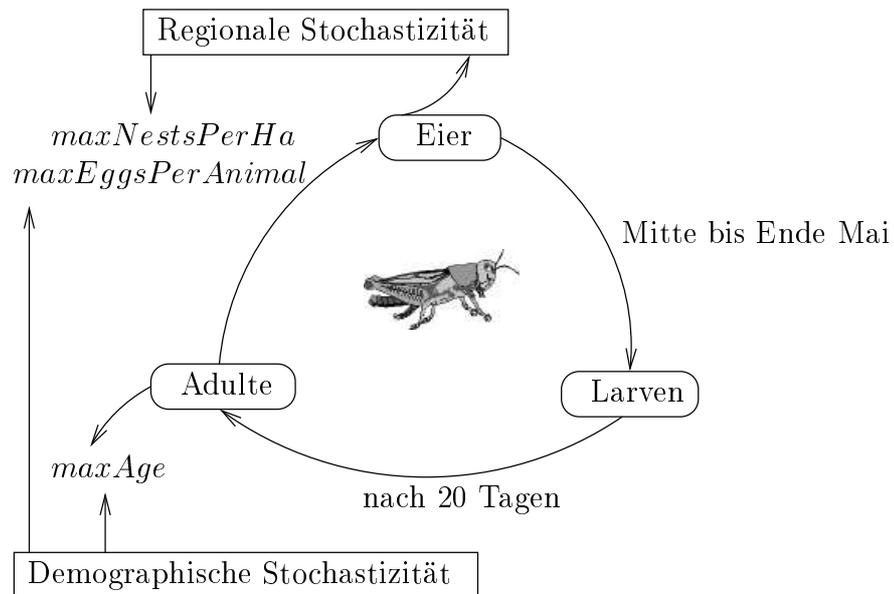


Abbildung 2.4: Skizzierter Lebenszyklus der simulierten Heuschreckenart. Die Individuen schlüpfen Mitte bis Ende Mai eines Jahres. Die Larven werden nach 20 Tagen zu Adulten, die sich reproduzieren können. Ein Weibchen legt bis zu $maxEggsPerAnimal$ Eier. Die dazu benötigten Nester sind durch Ressourcen (Kapazität $maxNestsPerHa$) begrenzt, die regionalen Schwankungen unterliegen. Die Organismen sterben nach $maxAge$ Tagen. Es handelt sich um eine dichteabhängige Populationsdynamik mit demographischer Stochastizität sowie räumlich unkorrelierten Fluktuationen (weitere Erläuterungen im Text).

Die Abbildung 2.4 skizziert den Lebenszyklus der betrachteten Heuschreckenart. Wie in Griebeler & Gottschalk (2000) werden drei Lebensstufen (Eier, Larven und Adulte) unterschieden. Zur Vereinfachung werden die Larvalstufen zusammengefasst. Die Individuen schlüpfen zufällig verteilt Mitte bis Ende Mai; die Larven werden nach 20 Tagen⁷ zu Adulten und können sich dann fortpflanzen. Die Weibchen legen bis zu $maxEggsPerAnimal$ Eier, die bis zum nächsten Jahr überwintern. Die Adulten werden $maxAge - 20$ Tage alt und sterben dann deterministisch.

Die Individuen bewegen sich sowohl im Larven- als auch im Adulten-Stadium. King & With (2002) haben mit einem räumlich expliziten Modell gezeigt, dass in hochfragmentierten Landschaften⁸ die Berücksichtigung der räumlichen Struktur und des Dispersalverhaltens von besonderer Bedeutung sind.

⁷Griebeler & Gottschalk (2000) gehen in ihrem Modell davon aus, dass Adulte noch 14 Tage benötigen, bis sie sich reproduzieren können. Daher scheint unsere Annahme gerechtfertigt.

⁸Die Autoren verstehen darunter Landschaften mit weniger als 20 Prozent Habitatanteil.

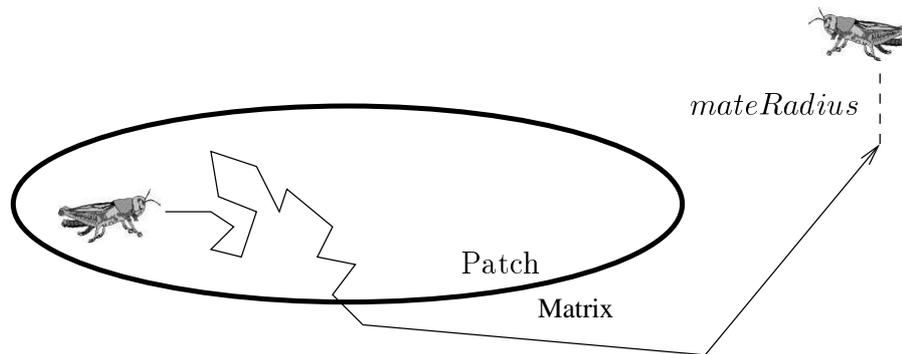


Abbildung 2.5: Skizze des Bewegungsmusters inner- und außerhalb eines Habitates sowie des Detektionsradius von Paarungspartnern. In einem Patch bewegen sich die Individuen verwinkelter und mit kürzeren Distanzen. Mögliche Paarungspartner werden auf eine Distanz von *mateRadius* erkannt.

Wir unterscheiden zwei Bewegungsmodi, die sich danach richten, ob sich das Individuum innerhalb oder außerhalb eines Patches befindet (vgl. Abbildung 2.5). Dies trägt dem Umstand Rechnung, dass sich Individuen in verschiedenen Umwelten unterschiedlich bewegen (siehe Kindvall, 1999). Poethke *et al.* (1996a) weisen außerdem darauf hin, dass Migration einerseits und Bewegung im Habitat andererseits unterschiedlichen Zielen dienen. Befindet sich das Individuum in der Matrix, legt es größere und gerichtete Strecken zurück, wohingegen es sich im Patch verwinkelter und in kürzeren Distanzen bewegt. Zur jeweiligen aktuellen Position eines Individuums wird eine Strecke mit zufälliger Distanz und Richtung addiert. Sowohl die Distanz (in Metern) als auch die Richtung (im Bogenmaß) stammen jeweils aus einer Gleichverteilung, die für Matrix und Habitat unterschiedlich sind (siehe Tabelle 2.2 und Abbildung 2.6). Durch diese Unterscheidung können wir simulieren, dass das Bewegungsmuster innerhalb eines Habitates zufälliger (patrophil) als in der Matrix ist. Die Winkel und Distanzen sind prinzipiell unkorreliert (vgl. Kindvall, 1999). Da sich die Individuen nur selten bewegen, ist die Modellierung der Bewegung durch direkte Linien gerechtfertigt (Kindvall, 1999).

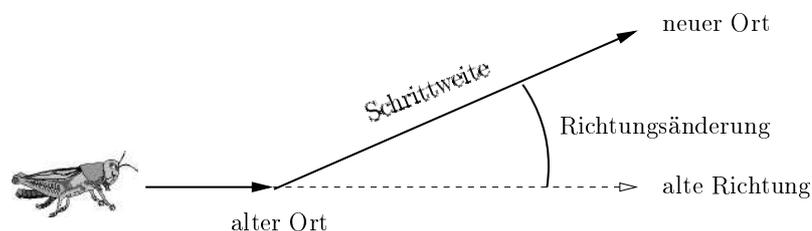


Abbildung 2.6: Beispiel für die Realisierung eines Bewegungszuges. Der neue Ort eines Individuums ergibt sich durch die an einem Tag zurückgelegte „Schrittweite“ sowie durch eine Änderung der vorherigen Richtung.

Die Adulten können Paarungspartner auf eine Distanz von *mateRadius* detektieren (vgl. Abbildung 2.5; siehe dazu auch Kindvall *et al.*, 1998). Wird das

Tabelle 2.2: Intervalle der Schrittweiten und Winkel der Richtungsänderungen für die Bewegung inner- und außerhalb eines Habitates.

	Patch	Matrix
Schrittweite	$[0, patchDist]$	$[0, matrixDist]$
Änderungswinkel	$[-patchTurn, patchTurn]$	$[-matrixTurn, matrixTurn]$

Weibchen befruchtet, so wird ihm eine Poisson-verteilte Anzahl von Eiern (maximal $maxNumEggs$) zugeordnet. Die Eier müssen nun in Ressourcen (Nestern) abgelegt werden, was in der Realität etwa kleinen Bodenspalten entspricht. Sie werden von den Individuen in einem Umkreis von $nestRadius$ erkannt. Jede Ressource kann nur ein Ei aufnehmen. Dann ist sie besetzt und wird erst wieder im nächsten Jahr freigegeben.

Poethke *et al.* (1996a) nehmen in ihrem Modell an, dass *Platycleis albopunctata*-Populationen sehr starke Umweltschwankungen erfahren. Appelt & Poethke (1997) gehen davon auch für *Oedipoda caerulescens* aus. Das Wachstum und die Reproduktion von *Platycleis albopunctata* sind in dem Modell von Griebeler & Gottschalk (2000) stark vom Wetter abhängig.

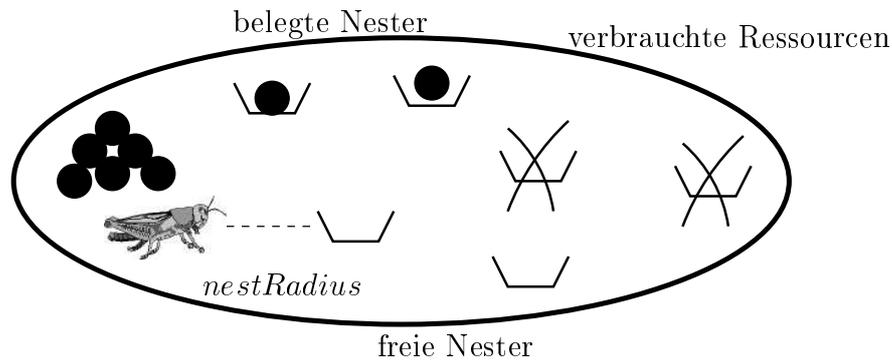


Abbildung 2.7: Dichteregulierung durch Ressourcen: Befruchtete Weibchen tragen eine gewisse Anzahl an Eiern, die sie nur in freien Nestern (Ressourcen) ablegen können. Ressourcen, die von lokalen Katastrophen überlagert werden, werden als verbraucht angesehen und stehen dem Reproduktionsprozess des aktuellen Jahres nicht zur Verfügung.

In der `truth` werden diese Umweltfluktuationen durch lokale Katastrophen abgebildet.⁹ Sie treten $\# local cat.$ Mal pro Generation ein und betreffen einen Anteil von $area local cat.$ des Landschaftsausschnittes. Das Katastrophengebiet ist eine Kreisfläche mit einem zufällig in der Landschaft platzierten Mittelpunkt. Innerhalb dieses Gebietes werden mit der Wahrscheinlichkeit $prob. local cat.$ die Eier vernichtet und die Ressourcen nicht für die nächste Generation freigegeben (vgl. Abbildung 2.7). Die lokalen Katastrophen können sich überlagern, wodurch

⁹Fluktuationen können außerdem noch durch globale Klimaschwankungen und globale Katastrophen simuliert werden. Diese synchronen Ereignisse werden in der vorliegenden Arbeit jedoch nicht verwendet.

die Extinktionswahrscheinlichkeit entsprechend steigt. Die Wahrscheinlichkeit, dass sich an einem Punkt im Landschaftsausschnitt eine lokale Katastrophe ereignet, beträgt

$$P(\# \text{ local cat.}, \text{ area local cat.}, \text{ prob. local cat.}) = 1 - (1 - \text{ area local cat.} \cdot \text{ prob. local cat.})^{\# \text{ local cat.}} \quad (2.31)$$

Liegt ein Teil des Katastrophengebietes außerhalb des Landschaftsausschnittes, verringert sich die obige Wahrscheinlichkeit (vgl. Abbildung 2.8).

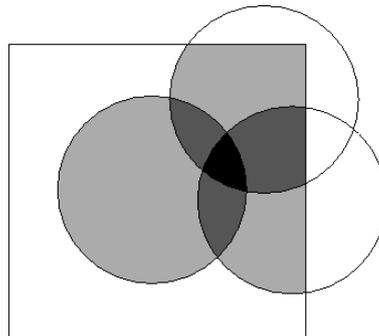


Abbildung 2.8: Beispiel eines Szenarios mit drei lokalen Katastrophen. Der Grad der Schattierung der einzelnen Flächen gibt die nach Gleichung (2.31) berechneten Wahrscheinlichkeiten an (in diesem Fall 0.67, 0.889 und 0.963). Die Parameter wurden wie in den Szenarien der Simulationsläufe gewählt (vgl. Abschnitt 2.9.2).

In der Standardsituation unserer Simulationen (ca. 100 Patches, $\text{area local cat.} = 0.33$; siehe Abschnitt 2.9) liegen im Schnitt rund 33 Patches in dem möglichen Gebiet einer einzelnen Katastrophe. Dies ergibt sich aus den beiden Annahmen, dass die Habitatfläche gleichmäßig über die Landschaft verteilt ist und sich nicht ein Teil der Katastrophe über den Landschaftsrahmen hinaus erstreckt.

Durch mehrmalige lokale Katastrophen wird zwei wichtigen Aspekten Rechnung getragen. Zum einen ist die Umweltstochastizität nur in einem regionalen Teilgebiet korreliert, so dass die Populationsdynamiken auf Metapopulationsebene asynchron sind. Zum anderen sind die Individuen dadurch in der Lage, das Korrelationsgebiet zu verlassen, wodurch ein langfristiges Überleben einer Metapopulation ermöglicht wird (Frank & Berger, 1996).

Bewegt sich ein Individuum über den gewählten Landschaftsabschnitt hinaus, so stirbt es. Dies erhöht die Isolation peripherer Habitate.

Zu Beginn der Simulation werden die Ressourcen gleichverteilt über die Habitate ausgestreut (maxNestsPerHa). Die Ressourcenverteilung bewirkt eine strikte Kapazitätsbegrenzung und damit eine dichteabhängige Populationsdynamik. Die Patch-Matrix-Informationen erhält das Modell aus einer Rasterdarstellung der Habitatlandschaft (vgl. Abschnitt 2.5). Die Simulation wird initialisiert mit iniNum Individuen, von denen je eine Hälfte männlich bzw. weiblich ist. Es

sollte darauf geachtet werden, dass die Anfangsverteilung hoch genug ist, damit sich alle Populationen etablieren können (vgl. Etienne *et al.*, 2002).

Während eines Simulationslaufs werden für jedes Individuum jährlich seine Koordinaten aufgezeichnet. Aus diesen Daten werden später die An- und Abwesenheiten einer Art in den Habitaten bestimmt. Zur Ermittlung der „wahren“ Metapopulationsparameter benötigen wir außerdem Immigrantenzahlen zwischen den Habitaten. Dazu werden die Start- und Endkoordinaten erfolgreicher, reproduktiver Dispersalereignisse verwendet (vgl. hierzu Abschnitt 2.7.2).

2.7 Metapopulationsanalyse

In diesem Abschnitt stellen wir ein Verfahren vor, mit dem wir untersuchen werden, ob die `truth` überhaupt eine Metapopulationsdynamik aufweist. Wir entwickeln damit zugleich ein Instrumentarium, das es uns erlaubt, aus den Aufzeichnungen eines individuenbasierten Modells die metapopulationsdynamischen Prozessparameter der Inzidenzmodelle zu bestimmen.

Der Begriff der „Metapopulation“ hat in den letzten Jahren eine wahre Inflation erlebt (siehe Reich & Grimm, 1996; Hanski & Simberloff, 1997). Es wurde eine Vielzahl von Kriterien aufgestellt, wann eine Metapopulation vorliegt. Die folgenden vier Bedingungen stammen von Hanski *et al.* (1995b, siehe auch die Zusammenstellung in Settele (1998)):

1. (Abgrenzbare) Einzelhabitate beherbergen lokale Populationen.
2. Keine einzelne Population ist groß genug, um das langfristige Überleben der gesamten Metapopulation zu sichern.
3. Die einzelnen Patches sind nicht zu isoliert, dass Rekolonisation stattfinden kann.
4. Die lokalen Dynamiken sind ausreichend asynchron, damit keine Katastrophe zur Extinktion der gesamten Metapopulation führen kann.

Die erste Bedingung ist in der `truth` über die Ressourcenverteilung ausschließlich in den Patches erfüllt. Die Intention des zweiten Aspektes ist es, so genannte „Mainlands“ auszuschließen. Dies betrifft nun eigentlich die zugrunde liegende Habitatlandschaft, auf die die `truth` angewandt wird. Da früher oder später jedoch jede Population ausstirbt, ist auch diese Voraussetzung grundsätzlich als gegeben anzusehen. Der dritte Punkt bleibt in seiner Aussage recht vage. Es stellt sich die Frage nach einer unteren Schwellengröße für die Konnektivität eines Habitates. Diese ist abhängig von der gesamten Patch-Anordnung sowie von der aktuellen Besetzung der Patches. Durch eine geeignete Wahl der Habitatlandschaft im Kontext des Dispersionsvermögens einer Art können wir die Erfüllung auch der dritten Bedingung als gesichert ansehen. Letztlich ist hier jedoch keine definitive Aussage möglich. Durch die lokalen Katastrophen ist die Asynchronität der lokalen Populationsdynamiken (vierter Punkt) gewährleistet.

Die meisten Arbeiten in der Literatur, die einen Nachweis über die Metapopulationseigenschaft führen wollen, untersuchen über diese vier Punkte hinausgehend zum einen noch den Individuenaustausch zwischen den Subpopulationen. Wenn dieser genügend hoch ist, wird auf das Vorliegen einer Metapopulation geschlossen. Zum anderen wird die Beziehung zwischen dem Vorkommen bzw. Nichtvorkommen der untersuchten Art in einem Patch mit der Flächengröße und der Konnektivität analysiert (mit dem Ergebnis, dass unbesetzte Habitate klein und von schlechter Qualität sind).

In dieser Arbeit wollen wir den Nachweis der Metapopulationsdynamik führen, indem wir die zentralen Annahmen der Inzidenzmodelle an der `truth` überprüfen. Im Falle des Patch-Matrix-Modells sind dies die folgenden Annahmen:

1. Der Zusammenhang zwischen der Flächengröße eines Patches und seinem Extinktionsrisiko verhält sich entsprechend Gleichung (2.3).
2. Die mittlere Anzahl an Immigranten von einem Quell- in ein Zielpatch ist nach Gleichung (2.6) negativ-exponentiell abhängig von der euklidischen Distanz der beiden Patch-Mittelpunkte sowie von der relativen Besetzungshäufigkeit und der Größe des Quellpatches.
3. Die Kolonisationswahrscheinlichkeit eines Patches steigt gemäß Gleichung (2.10) sigmoid mit der Konnektivität.

Für das Rasterdatenmodell ergeben sich folgende Zusammenhänge:

1. Die Extinktionswahrscheinlichkeit einer Zelle verhält sich negativ-exponentiell zu ihrer Kapazität (Gleichung (2.16)).
2. Die mittlere Anzahl an Immigranten von einer Quell- in eine Zielzelle ist nach Gleichung (2.23) negativ-exponentiell abhängig von r_{ij} sowie von K_i , p_i und φ_{ij} .
3. Die Kolonisationswahrscheinlichkeit einer Zelle steigt gemäß Gleichung (2.22) sigmoid mit der Konnektivität.

Der Ansatz der vorliegenden Arbeit ermöglicht es, die Patch-/Zellenbesetzungen im individuenbasierten Modell jährlich über einen beliebig langen Zeitraum aufzuzeichnen. Dadurch erhalten wir nicht nur die mittleren Besetzungshäufigkeiten, sondern können auch die Extinktions- und Kolonisationswahrscheinlichkeiten schätzen. Außerdem können wir die Immigrantenzahlen in jedes Patch und in jede Zelle bestimmen, so dass alle oben aufgeführten Annahmen überprüfbar sind.

2.7.1 Schätzung der Extinktions- und Kolonisationswahrscheinlichkeiten

Wir betrachten in diesem Unterabschnitt ein einzelnes Habitat und bestimmen dessen Extinktionswahrscheinlichkeit e sowie Kolonisationswahrscheinlichkeit c .

Mit den in der `truth` aufgezeichneten Patchbesetzungen¹⁰ steht uns eine Zeitreihe mit 0/1-Werten zur Verfügung, in der wir nun die Zustandsübergänge N_{00} , N_{01} , N_{10} und N_{11} zählen. Analog zu den Annahmen im Markov-Modell (s. Abschnitt 2.1) treten diese Zustandsübergänge mit den in Tabelle 2.3 angegebenen Wahrscheinlichkeiten ein.

Tabelle 2.3: Mögliche Zustandsübergänge eines Habitates und ihre Wahrscheinlichkeiten bei gegebener Kolonisationswahrscheinlichkeit c und gegebener Extinktionswahrscheinlichkeit e . Sind c und e nicht bekannt, können sie mittels einer Maximum-Likelihood-Schätzung aus der in der `truth` aufgezeichneten Anzahl der einzelnen Übergänge bestimmt werden.

Von	Nach	Anzahl	Wahrscheinlichkeit
unbesetzt	unbesetzt	N_{00}	$1 - c$
unbesetzt	besetzt	N_{01}	c
besetzt	unbesetzt	N_{10}	$e(1 - c)$
besetzt	besetzt	N_{11}	$1 - e + ec$

Wir können nun die Wahrscheinlichkeit, mit der wir die Anzahl der beobachteten Zustandsübergänge in einer Zeitreihe erhalten, mit der Likelihood-Funktion

$$P(c, e) = (1 - c)^{N_{00}} c^{N_{01}} (e - ec)^{N_{10}} (1 - e + ec)^{N_{11}} \quad (2.32)$$

angegeben. Für eine große Anzahl von Übergängen wird $P(c, e)$ sehr klein, weshalb wir eine Log-Transformation durchführen:

$$\begin{aligned} \log(P(c, e)) &= N_{00} \log(1 - c) + N_{01} \log(c) + \\ &N_{10} \log(e - ec) + N_{11} \log(1 - e + ec) . \end{aligned} \quad (2.33)$$

Die optimalen Wahrscheinlichkeiten \hat{c} und \hat{e} mit $P(\hat{c}, \hat{e}) = \max P(c, e)$ bestimmen wir in einer Maximum-Likelihood-Schätzung. Da die Wahrscheinlichkeitsfunktion im zweidimensionalen Parameterraum stetig differenzierbar ist, können wir zur Maximierung von Gleichung (2.33) das Verfahren der konjugierten Gradienten heranziehen und verwenden dazu den Fletcher-Reeves-Algorithmus (siehe Ueberhuber, 1997) zur multidimensionalen Minimierung aus der GSL. Aus numerischen Gründen werden $c = e^{c'}/(1 + e^{c'})$ und $e = e^{e'}/(1 + e^{e'})$ probit-transformiert. Die partiellen Ableitungen nach c' und e' lauten dann:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \log P}{\partial c'} &= \frac{-e^{c'} (N_{00} + N_{01} + N_{10} + N_{11})}{1 + e^{c'}} + N_{01} + \\ &\frac{N_{11}(e^{c'} + e^{e'} + c')}{1 + e^{c'} + e^{e'} + c'} , \end{aligned} \quad (2.34)$$

¹⁰siehe dazu Abschnitt 2.8.2

$$\frac{\partial \log P}{\partial e'} = \frac{-e^{e'} (N_{10} + N_{11})}{1 + e^{e'}} + N_{10} + \frac{N_{11} e^{e'} + c'}{1 + e^{c'} + e^{e'} + c'}. \quad (2.35)$$

Wir dürfen den Fall

$$N_{01} = N_{10} = N_{11} = 0 \quad (2.36)$$

nicht berücksichtigen, da hierfür $\frac{\partial \log P}{\partial e'} = 0$ gilt, und somit keine Bestimmung von \hat{e} möglich ist.

Wir können dieses Vorgehen analog auf alle anderen Patches sowie im Fall des Rasterdatenmodells auf alle Zellen übertragen. Damit sind die Kolonisations- und Extinktionswahrscheinlichkeiten bekannt, so dass wir sie im nächsten Unterabschnitt über Flächengröße bzw. Kapazität und Konnektivität auftragen können.

2.7.2 Extraktion der metapopulationsdynamischen Parameter

Durch ein- und zweidimensionale nichtlineare Least-Square-Fits werden wir aus den Aufzeichnungen über die Dynamik der `truth` die gesuchten metapopulationsdynamischen Parameter extrahieren.

Extinktionswahrscheinlichkeit - Fläche / Kapazität

Wir gehen dafür wie folgt vor: Zunächst interessieren wir uns für den in Punkt zwei formulierten Zusammenhang zwischen Aussterbewahrscheinlichkeit und Patchgröße bzw. Zellenkapazität. Im ersten Fall haben wir nach Gleichung (2.3) zwei Parameter (e_0 und x) zu bestimmen, im letzten nach Gleichung (2.16) mit κ nur einen. Tragen wir für jedes Patch bzw. für jede Zelle die Extinktionswahrscheinlichkeit über die Patchgröße bzw. Kapazität auf, so erhalten wir N bzw. Z Datenpunkte – abzüglich der in Gleichung (2.36) formulierten Fälle. In einem zwei- bzw. eindimensionalen Fit-Verfahren passen wir die gesuchten Parameter nun so an, dass die Summe der Fehlerquadrate zwischen den beobachteten Datenpunkten und dem Modell minimal wird. Wir verwenden dazu in diesem Abschnitt durchgehend den Levenberg-Marquardt-Algorithmus (siehe Moré, 1978; Moré *et al.*, 1981) aus der *GSL*. Die dazu benötigten partiellen Ableitungen aller Modellgleichungen sind in Anhang C ab Seite 129 angegeben.

„Relative“ mittlere Immigrantenzahl - Distanz

Nun bestimmen wir die Migrationsparameter α (Patch-Matrix-Modell) bzw. ρ (Rastermodell). Dazu benötigen wir die mittlere Anzahl an Immigranten von Patch i nach Patch $j \neq i$ ($i, j = 1, \dots, N$) bzw. von Zelle i in Zelle $j \neq i$ mit $i, j = 1, \dots, Z$.

Das individuenbasierte Modell zeichnet für jedes weibliche Individuum das erste „reproduktive“ Dispersalereignis auf. Dies ist so zu verstehen, dass das Weibchen

nicht nur sein Heimatpatch verlassen hat und erfolgreich in einem neuen Zielpatch angekommen ist, sondern dass es sich zwischenzeitlich auch gepaart hat und im neuen Patch ihr erstes Ei in einem der Nester ablegt. Weitere Eiablagen, „erfolglose“ Weibchen und sämtliche dispergierende Männchen werden nicht registriert.

Folglich steht uns nicht die genaue Information über die exakte Anzahl von Dispersalereignissen zur Verfügung. Die wirkliche Zahl beträgt vermutlich ein Vielfaches. Da Dispersalereignisse im Allgemeinen aber sehr schwer zu bestimmen sind, begnügen wir uns mit den zur Verfügung stehenden Informationen.

Bei N Patches gibt es $N(N - 1)$ mögliche Kombinationen von Dispersalereignissen zwischen zwei Patches. Dies stellt also auch die maximale Anzahl an Datenpunkten dar, wenn es darum geht, die Migrationsparameter zu fitten. Nach den Gleichungen (2.6) und (2.5) ist die mittlere Anzahl an Immigranten von Patch i nach Patch j

$$M_{ij} = p_i A_i e^{-\alpha d_{ij}} \quad , \quad (2.37)$$

bzw. die mittlere Anzahl an Immigranten von Zelle i nach Zelle j

$$M_{ij} = p_i K_i \varphi_{ij} e^{-\rho r_{ij}} \quad . \quad (2.38)$$

Da mittlerer Besetzungsgrad, Fläche und Kapazität sowie Winkelbeziehung der Quellpatches bzw. -zellen bekannt sind und im Falle eines Dispersalereignisses $p_i > 0$ gilt, können wir umstellen zu

$$\frac{M_{ij}}{p_i A_i} = e^{-\alpha d_{ij}} \quad , \quad (2.39)$$

$$\frac{M_{ij}}{p_i K_i \varphi_{ij}} = e^{-\rho r_{ij}} \quad . \quad (2.40)$$

Da die Exponentialfunktion für negative Argumente nur Werte im Einheitsintervall annimmt, skalieren wir die linken Seiten in den Gleichungen (2.39) und (2.40), indem wir durch die maximale beobachtete Anzahl von reproduktiven Dispersalereignissen $\widehat{M}_{ij} = \max M_{ij}$ dividieren. Wir fassen das als „relative“ mittlere Immigrantenzahl auf und führen das Parameterfitting nun an diesen Gleichungen aus:

$$\frac{M_{ij}}{p_i A_i \widehat{M}_{ij}} = e^{-\alpha d_{ij}} \quad , \quad (2.41)$$

$$\frac{M_{ij}}{p_i K_i \varphi_{ij} \widehat{M}_{ij}} = e^{-\rho r_{ij}} \quad . \quad (2.42)$$

Es sei darauf hingewiesen, dass als Distanzen die in den Gleichungen (2.7) und (2.24) verwendeten Modellannahmen zu verwenden sind.

Die Fit-Routinen der `GSL` können nur begrenzt Speicherplatz allokieren. Dieser Effekt tritt erfahrungsgemäß ab 4500 Datenpunkten ein. Wenn mehr als 4000 Datenpunkte zur Verfügung stehen, übernehmen wir jeden Datenpunkt nur mit einer adäquaten Wahrscheinlichkeit, so dass die Kapazität nicht überschritten wird. Diese Auswahl erfolgt zufällig und dürfte das Ergebnis aufgrund der in diesen Fällen ausgezeichneten Datengrundlage nicht wesentlich beeinflussen (zum Vergleich: Die beiden anderen Fits haben höchstens so viele Datenpunkte zur Verfügung wie es Habitate gibt).

Kolonisationswahrscheinlichkeit - Konnektivität

Da nun die Migrationsparameter α und ρ bekannt sind, können wir die Konnektivitäten der Patches und Zellen bestimmen. Über diese tragen wir die in Abschnitt 2.7.1 geschätzten Kolonisationswahrscheinlichkeiten auf und können die Parameter y' bzw. μ fitten.

2.7.3 Metapopulationseigenschaften

Aus den Aufzeichnungen der `truth` bestimmen wir außerdem die folgenden Informationen, die das Verhalten einer Population auf Metapopulationsebene charakterisieren:

- Maximale Kapazität (Anzahl aller Ressourcen)
- Mittlere Populationsgröße und ihre Standardabweichung für jede Generation
- Anzahl von Individuen pro Patch und Generation
- Anzahl der „Mainlands“ (Habitate mit einer Extinktionswahrscheinlichkeit, die kleiner als 0.001 ist)
- Dispersalrate
- Mittlere Wanderdistanzen
- Turnoverrate (Anzahl der Extinktions- und Rekolonisationsereignisse dividiert durch alle Habitate und die Anzahl der beobachteten Generationen)
- Anteil der besetzten Habitate über alle Generationen inkl. Standardabweichung

2.8 Patch-Matrix- und Rastermodul (`patch-module` und `grid-module`)

Wir benötigen noch ein Bindeglied, das zwischen der Habitatlandschaft, dem Simulationsmodell `truth` und den beiden Inzidenzmodellen Verbindungen herstellt und folgende Zwischenschritte erledigt:

1. Die Habitatlandschaft muss in das Patch-Matrix- bzw. Rasterformat einer vorgegebenen Gridgröße umgewandelt werden.
2. Die Aufzeichnungen der `truth` über die Tierinzidenzen und Dispersalergebnisse müssen in den räumlichen Kontext des Patch-Matrix- bzw. rasterbasierten Inzidenzmodells eingeordnet werden.
3. Die Metapopulationsanalyse wird an dieser Stelle implementiert.

Diese Aufgaben erfüllen zwei Module, von denen eins (`patch-module`) auf die Patch-Matrix-Struktur und das andere (`grid-module`) auf die Rasterstruktur ausgelegt ist.

2.8.1 Konvertierung der Habitatlandschaft

Die in Abschnitt 2.5 erzeugte Habitatlandschaft liegt in einem Rasterformat vorgegebener Kantenlänge vor. Die Inzidenzverfahren bilden die Landschaftsstruktur räumlich realistisch ab. In diesem Abschnitt wird die Vorgehensweise vorgestellt, wie wir die räumlichen Informationen in die jeweilige Darstellung der Inzidenzmodelle übertragen.

Konvertierung in ein Rasterformat

Wir legen über die Habitatlandschaft ein neues Raster mit der Gridgröße *gridsize*. Die Habitatqualität einer Zelle des neuen, grobmaschigeren Rasters berechnet sich als Mittelwert der Qualitäten der darunter liegenden Habitatzellen. Ist die so berechnete Qualität größer null, so ist die neue Zelle ein potenzielles Habitat und sie wird in den Vektor der Habitatzellen eingefügt.

Konvertierung in die Patch-Matrix-Struktur

Die Vektorisierung der vorliegenden Rasterdaten in das Patch-Matrix-Format geschieht mit Hilfe eines *flooding*-Algorithmus. Dazu wird jede Zelle der zugrunde liegenden Habitatlandschaft mit einer Markierung versehen. Ist die Habitatqualität der betrachteten Zelle gleich null, so gehört sie zur Matrix und wird mit einer entsprechenden Markierung versehen. Anderenfalls handelt es sich um eine Habitatzelle, die mit der Nummer des aktuellen Patches markiert wird.

Nun wird die Moore-Nachbarschaft abgesucht und der Vorgang in jeder Zelle wiederholt, die noch keine Markierung trägt. Auf diese Weise wird jede Zelle erfasst. Die Flächengrößen der entstandenen Patches erhalten wir durch Summation der Zellengrößen. Der Mittelpunkt eines Patches berechnet sich als Mittelwert der addierten Zellenkoordinaten (Schwerpunkt).

2.8.2 Beobachtung der Verteilungsmuster

In der `truth` werden in jedem Jahr die Positionen aller Organismen aufgezeichnet. Wenn wir wissen wollen, ob ein Patch oder eine Zelle in einem bestimmten Jahr besetzt war, so haben wir zu überprüfen, ob zu diesem Zeitpunkt mindestens ein Koordinatenpaar existiert, das im Bereich jenes Patches oder jener Zelle liegt. Dies ist im Fall des rasterbasierten Modells trivial. Für die Patch-Matrix-Struktur verwenden wir das zugrunde liegende Habitat-Raster mit den in Abschnitt 2.8.1 vorgestellten Markierungen. Diese erlauben es, die räumlich explizite Darstellung einer Tierposition mit der räumlich realistischen Darstellung der Patch-Matrix-Struktur zu verbinden.¹¹

Bei dem vorliegenden Beobachtungsverfahren handelt es sich um die Simulation eines „perfekten Biologen“. Dies korrespondiert mit der Entdeckung wirklich jedes Individuums in der untersuchten Landschaft, was in realen Freilanduntersuchungen nicht zu erreichen sein dürfte.

Beide Module ermitteln dadurch die Snapshotdaten. Dies sind die beobachteten Vorkommenswahrscheinlichkeiten, an die wir die Inzidenzgleichungen fitten. Diese Snapshotbeobachtungen basieren in der Regel auf nur wenigen, meist kurz oder unmittelbar aufeinander folgenden Untersuchungsjahren. `ObservationStart` gibt den Beginn dieses Untersuchungszeitraums an, `NObservations` die Anzahl der Beobachtungsjahre und `OInterval` das Intervall zwischen den einzelnen Beobachtungen (jeweils in Jahren respektive Generationen).

2.8.3 Implementierung der Metapopulationsanalyse

In den beiden Modulen erfolgt ebenfalls die Implementierung der in Abschnitt 2.7 vorgestellten Metapopulationsanalyse. Dies ist aus zwei Gründen angebracht: Erstens müssen die Zustandsübergänge der Habitats sowie nach den Gleichungen (2.41) und (2.42) die mittleren Inzidenzen bekannt sein. Zweitens benötigen wir die Dispersalereignisse.

Dazu werden zwei weitere Parameter angegeben, die die Start- und Endjahre einer möglichst langen Untersuchung angeben. Die Metapopulationsanalyse bestimmt mit dem gleichen Verfahren wie in Abschnitt 2.8.2 die mittleren Inzidenzen der Patches bzw. Zellen über den angegebenen Zeitraum. Dies ermöglicht die

¹¹Die Dispersalereignisse ordnen wir aufgrund ihrer Start- und Endkoordinaten analog den Quell-/Zielpatches bzw. den Quell-/Zielzellen zu.

Ermittlung der „realen, asymptotischen“ Inzidenzen, mit denen die Prognosen der Inzidenzmodelle verglichen werden können. Dies ist jedoch erst der zweite Schritt der Inzidenzverfahren. Wir benötigen die Informationen aus diesem langen Beobachtungsraum vor allem für die Metapopulationsanalyse.

Die weitere Implementierung der Metapopulationsanalyse ergibt sich offenkundig aus den Angaben in Abschnitt 2.7; sie wird hier nicht weiter vorgestellt.

2.9 Szenarien und Durchführung der Simulationsläufe

In diesem Abschnitt werden die implementierten Szenarien begründet und beschrieben. Der Abschnitt über die Durchführung der Simulationsläufe streift die technischen Herausforderungen dieser Arbeit.

2.9.1 Habitatlandschaften

Um realistische Habitatlandschaften zu erzeugen, werden mit Hilfe eines GIS aus der Biotoptypenkartierung von Eibich (2001) zentrale Landschaftsmerkmale der Habitate von *Platycleis albopunctata* im Naturpark Haßberge berechnet (siehe Abbildung 2.9). Die Ergebnisse sind in Tabelle 2.4 dargestellt.¹²

Tabelle 2.4: Eigenschaften der Habitatlandschaft von *Platycleis albopunctata* im Naturpark Haßberge (berechnet aus Eibich, 2001).

Größe	5700 m × 12920 m
Fläche	7364.4 ha
Habitatfläche	100.48 ha
Habitatanteil	0.014
Patchanzahl	102
Patches pro ha	0.014
Durchschnittliche Patchgröße (Standardabweichung)	0.99 (1.68) ha
Minimale Patchgröße	0.12 ha
Maximale Patchgröße	12.28 ha

Da der Generator `lage` sich überlappende Habitate zulässt, müssen wir ihn mit einer etwas größeren Anzahl von Habitaten parametrisieren. Die Größenangaben werden entsprechend skaliert, so dass sich ein ähnliches Szenario wie in Tabelle 2.4 ergibt. Dieses ist die Standard-Landschaft (vgl. mit Abbildung 2.3 auf Seite 24). Um die Effekte von „Klumpung“ und Habitatgröße sowie Varianz miteinzubeziehen, werden zum einen die Habitatanzahl und zum anderen

¹²Zum Vergleich sei angeführt, dass Kindvall (1999) für *Metrioptera bicolor* von 500 ha Habitatfläche in 116 Patches berichtet.



Abbildung 2.9: Reale Habitatlandschaft von *Platycleis albopunctata* in den Haßbergen. Sie ist im gleichen Maßstab dargestellt wie die Standardlandschaft in Abbildung 2.3 auf Seite 24. Die statistischen Eigenschaften sind in Tabelle 2.4 aufgelistet.

die durchschnittliche Patchgröße samt Standardabweichung jeweils um rund 15 Prozent erhöht und erniedrigt (vgl. Tabelle 2.5).

Tabelle 2.5: Landschaftsszenarien. Die Landschaft 1 hat die Standard-Eigenschaften. Alle leeren Felder haben die gleichen Werte wie die Standardlandschaft. Einheiten wie in Abschnitt 2.5.

Szenario	1	2	3	4	5
<i>WorldSizeX</i>	8500				
<i>WorldSizeY</i>	8500				
<i>NoPatches</i>	105	90	120		
<i>MeanPatchSize</i>	9500			8000	11000
<i>VariancePatchSize</i>	22000			18700	25300
<i>pixelScale</i>	20				

Wir haben zusätzlich versucht, die Habitatlandschaft der Heuschrecken in den Haßbergen mit dem Landschaftsgenerator von Hiebeler (2000, *Ecological Archives* E-081-019-S1)¹³ abzubilden. Es hat sich allerdings gezeigt, dass dieser ab einem gewissen Grad hochfragmentierter Landschaften dazu nicht in der Lage ist.

2.9.2 Spezies

Zur Parametrisierung des individuenbasierten Modells ist aufgrund des hochdimensionalen Parameterraums eine Vielzahl von Testläufen vorgenommen worden. Insgesamt sind weit über 1000 verschiedene Kombinationen getestet worden, darunter auch Varianten mit globalen Katastrophen und globalen Klimaschwankungen anstelle der lokalen Katastrophen. Diese intensiven Studien führten zu dem Ergebnis, dass auf dem Landschaftsmaßstab räumlich unkorrelierte Umweltschwankungen wesentlich für eine Metapopulationsdynamik sind. Simulationen mit den beiden anderen Stochastizitäten führen entweder zu einer raschen Auslöschung der Metapopulation oder zu extrem wenigen Turnoverereignissen.

Als eine sehr sinnvolle Parameterkombination der lokalen Katastrophen haben sich die in Tabelle 2.6 aufgeführten Werte herausgestellt. Eine Erhöhung der Katastrophenauswirkungen (mehr Katastrophen, größeres Gebiet, höhere Extinktionswahrscheinlichkeit eines Nestes) hat eine rasche Extinktion zur Folge. Niedrigere Werte verringern die Turnoverdynamik erheblich.

Die maximale Anzahl von Nestern pro Hektar wird auf 400 gesetzt (S. Hein, pers. Mitteilung). Dieser Wert entspricht auch gut der von Kindvall *et al.* (1998) für *Metrioptera roeseli* angegebenen normalen Populationsdichte von 500 Individuen pro Hektar.

¹³<http://www.esapubs.org/archive/ecol/E081/019/default.htm> (5.12.2001)

Tauscher (1986, zitiert nach Poethke *et al.* (1996a)) gibt für die mittlere Eizahl 100-300 bei einer Überlebenswahrscheinlichkeit von etwa zwei Prozent an. Wir setzen daher *maxEggsPerAnimal* auf zehn (vgl. die Modellannahmen von Griebeler & Gottschalk, 2000).¹⁴ Das Alter *maxAge* beträgt 80 Tage und der Initialwert der Populationsgröße 90000 Individuen.

Tabelle 2.6: Parameterwerte der drei simulierten Heuschreckenarten. Alle leeren Felder haben die gleichen Werte wie Spezies 1. Einheiten wie in Abschnitt 2.6.

Spezies	1	2	3
<i># local cat.</i>	3		
<i>area local cat.</i>	0.33		
<i>prob. local cat.</i>	0.67		
<i>maxEggsPerAnimal</i>	10		
<i>maxAge</i>	80		
<i>maxNestsPerHa</i>	400		
<i>iniNum</i>	90000		
<i>patchTurn</i>	1.57		
<i>matrixTurn</i>	0.785		
<i>nestRadius</i>	4	5	6
<i>mateRadius</i>	8	8	10
<i>patchDist</i>	10	15	20
<i>matrixDist</i>	70	140	210

In unseren Szenarien wollen wir drei Arten unterscheiden, die in ihrem Bewegungsverhalten, ihrem Dispersal- und Reproduktionsvermögen variieren. Dies erreichen wir durch Variation der vier Parameter *nestRadius*, *mateRadius*, *patchDist* und *matrixDist*. Kindvall *et al.* (1998) weisen darauf hin, dass sich *Metriopectera roeseli* auf eine Entfernung von 2-8 Metern hören. Wir können davon ausgehen, dass der *nestRadius* etwas geringer als der *mateRadius* ist. Da bei der Paarung zwei Individuen beteiligt sind, gehen wir davon aus, dass ein Individuum einen Paarungspartner aufgrund der Wechselwirkung besser detektieren kann als eine Ressource. Der *mateRadius* sollte daher ungefähr doppelt so groß sein wie der *nestRadius* (vgl. Angaben in Kindvall, 1999). Intensive Voruntersuchungen haben ergeben, dass ein Ressourcendetektionsradius von mindestens drei Metern notwendig ist, um eine akzeptable Anzahl an Dispersalereignissen zu erhalten. Dies kann so erklärt werden, dass anderenfalls dispergierende, befruchtete Weibchen keine Nester finden, um ihre Eier zu legen.

Was die täglichen Bewegungsdistanzen betrifft, haben wir uns an Kindvall (1999) orientiert. Da sich *patchDist* und *matrixDist* auf maximale Strecken und nicht auf Mittelwerte von Verteilungen beziehen, werden ihre Beträge entsprechend hoch angesetzt. Die Vorstudien haben ergeben, dass *patchDist* die Emigrationsrate beeinflusst. Je niedriger der Wert ist, desto patrophiler ist die Art. Mit zunehmendem *patchDist* sind die Individuen dagegen eher „bereit“,

¹⁴Sie gehen von einer maximalen Eianzahl von 100 und einer Eimortalitätsrate von 0.6 aus.

ihr Habitat zu verlassen und sich auf Dispersion durch die Matrix zu begeben. Die maximalen Drehwinkel werden im Habitat mit 1.57 und in der Matrix mit 0.785 für alle Szenarien konstant gehalten.

Tabelle 2.6 fasst die Parameterwerte der drei Arten zusammen. Nach S. Hein (pers. Mitteilung) sind diese Annahmen gerechtfertigt, um eine generische, weitgehend an *Platycleis albopunctata* orientierte Heuschreckenart abzubilden. In mehreren Replikaten über 1000 Generationen ist gezeigt worden, dass diese Modellparameter-Kombinationen eine Persistenz der Metapopulation sowie die Konvergenz gegen einen quasi-stabilen Zustand sensu Gosselin (1999) gewährleisten. Die Voruntersuchungen deuten zudem darauf hin, dass 200 Generationen genügen, um für alle Szenarien diesen Zustand zu erreichen.

2.9.3 Virtuelle Biologen

Zur Metapopulationsanalyse werden die Daten ab der 200. Generation erhoben, da wir ab diesem Zeitpunkt davon ausgehen können, dass die Metapopulation ihr Quasi-Gleichgewicht erreicht hat (siehe vorherigen Abschnitt). Die `truth` wird dann noch 400 weitere Jahre laufen gelassen.

Es werden insgesamt zehn Snapshotdatensätze erhoben (siehe Tabelle 2.7). Jeweils fünf davon entsprechen zwei bzw. fünf aufeinander folgenden Jahren, was in Freilandversuchen realisierbar ist (Moilanen, 2001).

Tabelle 2.7: Wahl der Snapshotjahre mit Umfang, Abstandsintervall und Beginn des Untersuchungszeitraums.

Snapshotdatensatz	<i>N</i> Observations	<i>O</i> Interval	<i>Observation</i> .Start
1	2	1	200
2	5	1	200
3	2	1	300
4	5	1	300
5	2	1	400
6	5	1	400
7	2	1	500
8	5	1	500
9	2	1	595
10	5	1	595

2.9.4 Initialwerte der numerischen Verfahren

Die Fitverfahren in Abschnitt 2.7.2 und das Simulated Annealing-Verfahren (Abschnitt 2.4.2) benötigen Initial- und Parameterwerte. Wir geben sie samt Herleitung in Anhang D (Seite 131 ff.) an.

2.9.5 Rastergröße

Wir verwenden in dieser Arbeit eine Kantenlänge von 100 m, so dass die Fläche einer Zelle der durchschnittlichen Habitatgröße in der Patch-Matrix-Darstellung entspricht. Der Verfasser hat in seinen Voruntersuchungen mehrere Raster unterschiedlicher Größe erzeugt und nach ihrer Tauglichkeit beurteilt, die Habitatlandschaft abzubilden. Dies geschieht bei 100 m in einem zufrieden stellenden Maße.¹⁵

2.9.6 Durchführung

Die Simulationen werden auf dem Rechencluster der Ökologischen Station der Universität Würzburg, bestehend aus zehn Rechnern mit 1.4 GHz Rechenleistung, ausgeführt. Sie dauern rund 58 Stunden und produzieren insgesamt 11.0 GB Daten, wobei der Output der `truth` hierin bereits komprimiert eingeht.

Die Simulationsläufe sind durch die Verwendung mehrerer Makefiles und Shell-Skripte automatisiert. Die kommentierten Quelltexte sowie eine Dokumentation sind auf der beiliegenden CD zu finden (siehe Anhang F).

¹⁵Um sicherzustellen, dass auch kleine Habitate getrennt von benachbarten Patches aufgelöst werden, bietet sich alternativ als Rastergröße ein Wert an, der sich aus dem kleinsten Patch ableitet.

3 Ergebnisse

In Abschnitt 3.1 werden die Ergebnisse der Simulationsläufe der `truth` für die verschiedenen Arten in den ausgewählten Landschaftskonfigurationen vorgestellt. Besonderes Augenmerk wird auf die Analyse des Verhaltens der untersuchten Arten auf Metapopulationsebene gelegt. Abschnitt 3.2 präsentiert die „wahren“ Metapopulationsparameter, die aus der `truth` bestimmt werden. In Abschnitt 3.3 werden sie den Schätzern der Inzidenzmodelle gegenübergestellt. Wir untersuchen die systematischen Abweichungen und gehen auf die Streuungen der Schätzwerte ein. In Abschnitt 3.4 geben wir die wahren Werte der Migrationsparameter bei der Parameterschätzung vor, so dass die Log-Likelihood-Funktion nur noch in zwei Parameterdimensionen zu optimieren ist. Dieses Vorgehen führt zu einer deutlichen Verbesserung der Schätzbarkeit der metapopulationsdynamischen Parameter vor allem im Patch-Matrix-Modell. In einem weiteren Schritt untersuchen wir, wie sich der Umfang der erhobenen Snapshotdaten auf die Qualität der Schätzung auswirkt. Schlussendlich können wir Bedingungen angeben, unter denen die Prozessparameter auch mit dem rasterbasierten Inzidenzmodell deutlich verbessert ermittelt werden können.

3.1 Metapopulationseigenschaften

Es sind insgesamt 150 Simulationsläufe (drei Arten in fünf Landschaften mit jeweils zehn Replikaten) durchgeführt worden. In allen Fällen ist die generische Heuschreckenart persistent.

Die Eigenschaften der vom Generator `lage` erzeugten Habitatlandschaften sind in Tabelle 3.1 dargestellt. Sie stimmen mit den empirischen Daten der Haßberge-Habitate (Tabelle 2.4, Seite 38) gut überein. Gemittelt über alle fünf Landschaftskonfigurationen ergeben sich 99.8 Habitatpatches mit einer durchschnittlichen Flächengröße von 1.47 ha (Standardabweichung 1.6). Der Habitatanteil an der Gesamtfläche ist 2.03 Prozent.

Der Habitatanteil an der gesamten Landschaft beträgt 2.05 % (Landschaft 1), 1.72 % (Landschaft 2), 2.30 % (Landschaft 3), 1.78 % (Landschaft 4) und 2.28 % (Landschaft 5). Die Konfigurationen 3 (viele Patches) und 5 (große Patches) haben jeweils gut 11 Prozent bzw. 12 Prozent mehr Gesamthabitatfläche als die Standardlandschaft (Habitatanteil an Gesamtfläche von 2.05 Prozent). Die Konfigurationen 2 (wenige Patches) und 4 (kleine Patches) weisen im Ver-

Tabelle 3.1: Eigenschaften der generierten Habitatlandschaften (Mittelwerte über die zehn Replikate).

Landschaft	1	2	3	4	5	⊙
Habitatanzahl	100	84	115	100	100	99.8
⊙ Habitatgröße [ha]	1.48	1.48	1.45	1.29	1.65	1.47
Std.abw. Habitatgröße [ha]	1.60	1.65	1.55	1.39	1.80	1.60
Habitatanteil an Gesamtfläche [%]	2.05	1.72	2.30	1.78	2.28	2.03
Minimale Flächengröße [ha]	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Maximale Flächengröße [ha]	6.76	6.76	6.76	6.2	7.88	6.87

gleich zu Landschaft 1 rund 16 Prozent bzw. 13 Prozent weniger Habitatfläche auf.

Wir haben die drei Spezies im `truth`-Modell so parametrisiert, dass sie sich hinsichtlich ihres Dispersions- und Reproduktionsvermögens unterscheiden. Um dies zu verifizieren, betrachten wir zunächst in Tabelle 3.2 für jede Art-Landschafts-Kombination die durchschnittlichen Dispersaldistanzen sowie die Dispersalraten. Es ist deutlich zu erkennen, dass beide Merkmale im Wesentlichen von der Spezies abhängen. Die Dispersaldistanzen von Spezies 3 sind in allen Landschaftskonfigurationen größer als die von Spezies 2. Diese legt wiederum im Durchschnitt in allen Landschaftsszenarien weitere Strecken zurück als Spezies 1. In aufsteigender Reihenfolge ihrer Nummerierung haben die Spezies zudem mit einer größeren Dispersalrate die stärkere Neigung, ihr Heimathabitat zu verlassen.

Wir entnehmen der Tabelle weiterhin folgende Einflüsse der Landschaftskonfiguration auf die Dispersalrate, die für alle untersuchten Spezies gelten: Die Dispersalrate ist für Szenarien mit vielen Patches (Landschaft 3) am höchsten. Hier ist die Wahrscheinlichkeit für Migranten am größten, ein Zielpatch zu finden. Im Landschaftstyp 2 (wenige Patches) tritt genau der gegenteilige Effekt auf. Die Dispersalraten nehmen die geringsten Werte an. Darüber hinaus lässt sich feststellen, dass die Dispersalraten um so größer sind, je kleiner die durchschnittliche Patchfläche ist (Landschaft 4 hat im Durchschnitt rund 15 Prozent kleinere Habitate als die Standardlandschaft 1, wohingegen Landschaft 5 rund 15 Prozent größere Patches hat).

Die in der Simulation gemessenen Dispersaldistanzen sind innerhalb einer Spezies für Landschaftskonfigurationen mit wenigen Patches am größten. Hier müssen die Individuen die weitesten Strecken zurücklegen, bis sie ein Zielpatch finden. Es zeigt sich zudem, dass die realen Dispersaldistanzen vom Ort der Geburt bis zur ersten Eiablage kleiner sind als die Modellannahmen (Entfernung zwischen den Patchmittelpunkten). Dies liegt vermutlich daran, dass die Weibchen ihr Heimatpatch in dem Bereich verlassen, der näher am späteren Zielpatch liegt. Die dortige Eiablage liegt vom Heimatpatch aus gesehen in den meisten Fällen

Tabelle 3.2: Für jede Art-Landschafts-Kombination sind die Anzahl der Mainlands, die Dispersalrate und die Dispersaldistanz dargestellt. Bei den Angaben handelt es sich um Mittelwerte über die zehn Replikate und ihre Standardabweichungen (in Klammern). Die Dispersaldistanzen des Modells ergeben sich aus der euklidischen Distanz der Patch-Mittelpunkte. Die simulierten Dispersaldistanzen wurden als Entfernung zwischen dem Ort der Befruchtung und der ersten Eiablage gemessen.

Landschaft	Art	Mainlands	Dispersalrate [%]	Ø Dispersaldistanz [m]	
				Modell	Simulation
1	1	0.10 (0.30)	0.55 (0.03)	290 (2)	192 (2)
2	1	0.00 (0.00)	0.34 (0.04)	301 (8)	198 (7)
3	1	0.20 (0.60)	0.64 (0.03)	292 (2)	191 (2)
4	1	0.10 (0.30)	0.57 (0.05)	288 (7)	208 (6)
5	1	0.00 (0.00)	0.54 (0.02)	292 (2)	188 (2)
1	2	0.20 (0.40)	1.74 (0.03)	406 (3)	353 (3)
2	2	0.00 (0.00)	1.21 (0.02)	444 (5)	384 (6)
3	2	0.10 (0.30)	1.92 (0.04)	412 (4)	357 (4)
4	2	0.20 (0.40)	1.81 (0.03)	407 (4)	364 (4)
5	2	0.30 (0.64)	1.66 (0.01)	408 (3)	351 (3)
1	3	0.00 (0.00)	4.23 (0.04)	571 (4)	542 (4)
2	3	0.00 (0.00)	3.19 (0.03)	611 (4)	578 (4)
3	3	0.00 (0.00)	4.66 (0.03)	577 (2)	548 (3)
4	3	0.00 (0.00)	4.47 (0.03)	577 (3)	554 (4)
5	3	0.00 (0.00)	3.92 (0.04)	569 (4)	536 (4)

vor dem Mittelpunkt. Diese systematische Unterschätzung verringert sich, wenn die Art grundsätzlich über größere Strecken dispergiert.

Tabelle 3.3 enthält die Metapopulationsgrößen (Summe aller Individuen) der Spezies in den jeweiligen Landschaften. Die durchschnittliche Metapopulationsgröße liegt (in aufsteigender Reihenfolge der Nummerierung der Arten) bei 16999.5, 25691.2 und 28174.8 Individuen, was 29.0, 43.9 bzw. 48.1 Prozent der maximalen Tragfähigkeit¹ entspricht. Der Anteil der besetzten Habitate beträgt für die erste (zweite, dritte) Art im Durchschnitt über alle Landschaften 31.7 (62.4, 75.0) Prozent. Die Arten mit höheren Dispersalraten, weiteren durchschnittlichen Wanderstrecken und besseren Reproduktionsfähigkeiten (höherer *nestRadius* und höherer *mateRadius*) besiedeln mehr Habitate und haben eine größere Organismenzahl.

Tabelle 3.3: Metapopulationsgröße als Summe aller lokalen Populationsgrößen sowie der Anteil der besetzten Habitate für alle Art-Landschafts-Kombinationen. Die Angaben sind Mittelwerte über die zehn Replikate, die Werte in Klammern direkt in den jeweiligen Spalten die dazugehörigen Standardabweichungen. In den Spalten „Std.abw.“ stehen die Standardabweichungen der Metapopulationsgröße bzw. des Anteils der besetzten Habitate, die sich über die 400 Untersuchungsjahre ergeben. Sie werden als Maß dafür gesehen, ob die Metapopulation ihren quasi-stabilen Zustand erreicht hat.

Landschaft	Art	Metapop.größe	Std.abw.	Besetzte Habitate [%]	Stdabw.
1	1	18138.2 (825.0)	3943.4 (240.5)	33.9 (2.3)	3.6 (1.0)
2	1	14807.4 (1156.7)	3316.6 (329.6)	29.9 (2.1)	3.4 (0.9)
3	1	19702.6 (1362.7)	4383.0 (322.7)	33.9 (3.1)	3.4 (0.9)
4	1	13016.1 (1258.4)	3246.8 (387.8)	27.8 (3.1)	3.4 (1.1)
5	1	19333.1 (1616.7)	4119.5 (434.5)	32.9 (3.8)	3.2 (0.7)
1	2	26358.6 (532.5)	4371.2 (173.3)	65.1 (2.2)	4.8 (1.2)
2	2	20921.6 (973.6)	3263.1 (112.8)	52.3 (4.4)	3.4 (0.8)
3	2	30223.9 (534.3)	4729.0 (172.3)	69.2 (2.4)	4.5 (0.4)
4	2	21208.8 (733.4)	3524.5 (198.9)	57.9 (3.1)	4.7 (0.8)
5	2	29743.3 (808.9)	4734.7 (179.0)	67.3 (2.3)	3.9 (0.5)
1	3	28483.1 (290.5)	4469.8 (156.0)	75.9 (0.3)	3.4 (0.1)
2	3	23811.1 (180.0)	3344.2 (134.7)	69.8 (0.3)	3.3 (0.1)
3	3	32644.8 (103.2)	4812.7 (108.8)	79.7 (0.2)	3.0 (0.1)
4	3	23866.3 (172.6)	3704.5 (127.0)	72.5 (0.5)	3.8 (0.2)
5	3	32068.9 (249.5)	5027.5 (157.6)	76.7 (0.2)	3.2 (0.1)

Wir haben bereits konstatiert, dass die Metapopulationen im Untersuchungszeitraum persistent sind. Wie sieht es aber mit der Voraussetzung der Inzidenzmodelle aus, dass die Metapopulationen ihren quasi-stabilen Zustand erreicht

¹Die maximale Tragfähigkeit ergibt sich aus der Anzahl der Ressourcen in einer Landschaft.

haben? In Tabelle 3.3 sind für den Anteil der besetzten Habitats nicht nur die Mittelwerte über die 400 Beobachtungsjahre, sondern auch die Standardabweichungen angegeben. Diese nehmen gemittelt über die zehn Replikate allesamt niedrige Werte an. Sie sind vor allem im Verhältnis zu den Mittelwerten deutlich kleiner als dies etwa bei der Metapopulationsgröße der Fall ist. Die Fluktuationen in der Metapopulationsgröße im Beobachtungsverlauf sind größer als die Schwankungen des Anteils besetzter Habitats. Wir gehen daher vom Erreichen des Extinktions-Kolonisations-Gleichgewichts aus.

Die drei untersuchten Arten unterscheiden sich deutlich in ihrem Verhalten auf Metapopulationsebene. Spezies 1 besetzt deutlich weniger Habitats als Spezies 2 und 3. Der Anteil der besetzten Habitats, der uns bereits aus Tabelle 3.3 bekannt ist, wird für jede Art-Landschaft-Kombination in Abbildung 3.1 graphisch aufbereitet. Innerhalb einer Spezies ist er gering für Landschaftskonfigurationen mit wenigen Patches (Landschaft 2) und kleinen Habitats (Landschaft 4). Eine größere Anzahl von Patches (Landschaft 3) führt zu etwas mehr besetzten Habitats als dies bei größeren, aber gleich vielen Habitats (Landschaft 5) der Fall ist.

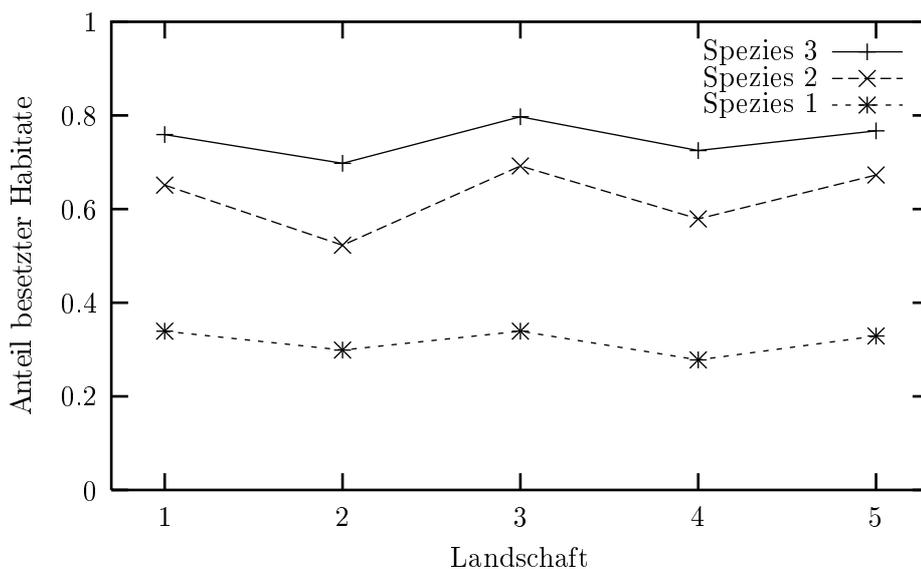


Abbildung 3.1: Anteil der besetzten Habitats für die untersuchten Spezies in Abhängigkeit von der Habitatlandschaft. Dargestellt sind die Mittelwerte über die zehn Replikate. Die Linien zwischen den Datenpunkten dienen lediglich einer besseren Orientierung.

Abbildung 3.2 zeigt die Turnoverraten als weiteren Indikator für makroskopisches Systemverhalten. Demnach sind für Spezies 3 am meisten und für Spezies 1 am wenigsten Turnoverereignisse zu verzeichnen. Die durchschnittliche Turnoverrate ist für Spezies 1 (2, 3) 1.45 (8.04, 11.24) Prozent. Für unterschiedliche Landschaftstypen ergibt sich ein ähnliches qualitatives Verhalten wie beim

Anteil der besetzten Habitate. Vor allem für Spezies 2 ist hier die Anzahl der zur Verfügung stehenden Habitate von entscheidender Bedeutung. In einem dichten Habitatnetzwerk können viele Patches, die gelegentlich aussterben, von relativ nahe gelegenen Subpopulationen rekolonisiert werden.

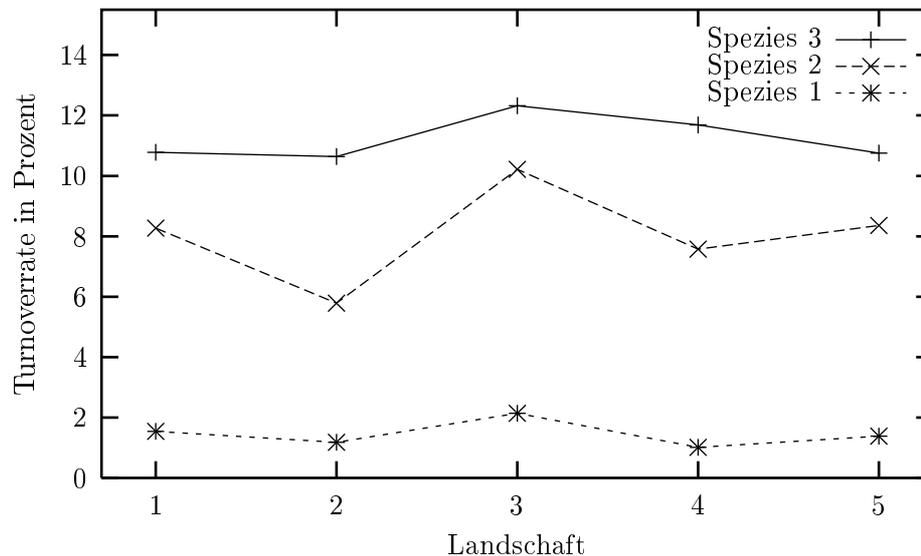


Abbildung 3.2: Turnoverraten der untersuchten Spezies in Abhängigkeit von der Habitatlandschaft. Dargestellt sind die Mittelwerte über die zehn Replikate. Die Linien zwischen den Datenpunkten dienen lediglich einer besseren Orientierung.

3.1.1 Überprüfung der vier Metapopulationsbedingungen

Im Folgenden kontrollieren wir, ob die in Abschnitt 2.7 genannten Bedingungen für das Vorliegen einer Metapopulationsstruktur sensu Hanski *et al.* (1995a) gegeben sind.

(i) Populationsstruktur

Wir stellen zunächst fest, dass die Verteilung der Habitate in den Landschaftskonfigurationen eine metapopulationsartige Struktur aufweist, die gut mit der realen Habitatlandschaft in den Haßbergen übereinstimmt (s. Tabelle 3.1). Somit können in sinnvoller Weise Subpopulationen eingegrenzt werden.

Die geringen Dispersalraten, die uns bereits aus Tabelle 3.2 bekannt sind, sprechen dafür, dass es sich um diskrete Habitatpatches handelt, in denen selbstständige lokale Populationen leben. Der Großteil der Individuen bleibt also die gesamte Lebenszeit im Heimatpatch. Dennoch ist die Migration zwischen den Patches hoch genug, so dass es einen substanziellen Individuenaustausch gibt.

In Abbildung 3.3 sind die durchschnittlichen Größen der lokalen Populationen für alle Art-Landschafts-Kombinationen dargestellt. Während Spezies 2 und 3 fast die gleichen lokalen Populationsgrößen erreichen, besiedelt Spezies 1 Patches im Schnitt mit deutlich weniger Organismen. Diese Werte verdeutlichen, dass die lokale Populationsgröße nicht nur von der Spezies, sondern auch erheblich von der Landschaftskonfiguration abhängt. Die Habitatanzahl, die ja in den Landschaften 1 bis 3 um jeweils rund 15 Prozent variiert, hat kaum einen Einfluss auf die durchschnittliche Individuenanzahl in einem Habitat. Der entscheidende Faktor ist die durchschnittliche Habitatgröße, die für Landschaft 4 am kleinsten und für Landschaft 5 am größten ist.

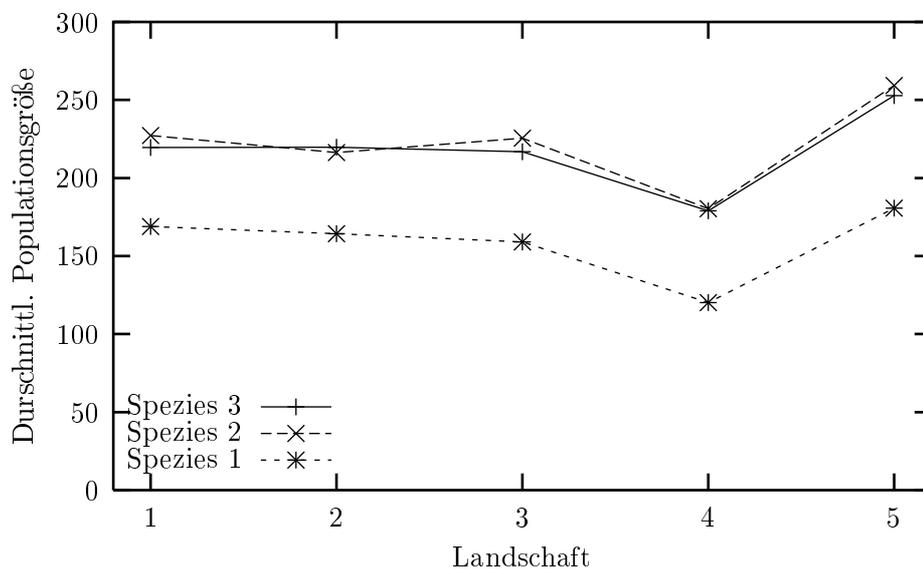


Abbildung 3.3: Die durchschnittliche lokale Populationsgröße ergibt sich aus der durchschnittlichen Anzahl von Individuen pro Jahr in einem Habitat. Die hier dargestellten Werte sind die Mittelwerte der durchschnittlichen Populationsgrößen über die zehn Replikate. Die Linien zwischen den Datenpunkten dienen lediglich einer besseren Orientierung.

Nach Poethke *et al.* (1996a) sprechen eine hohe Variabilität der lokalen Populationsgrößen und teilweise extrem geringe Extinktionswahrscheinlichkeiten (vgl. nächsten Absatz) für das Vorhandensein einer räumlich stark strukturierten Population anstelle einer Metapopulation. Die durchschnittlichen Standardabweichungen der lokalen Populationsgrößen betragen für Spezies 1 23.7, für Spezies 2 26.1 und für Spezies 3 23. (bei Mittelwerten von 158.6, 221.7 und 217.6). Diese Aspekte sind hier also nicht gegeben, so dass wir von eigenständigen Populationen ausgehen können.

(ii) Extinktionsrisiko der größten lokalen Population

Der Tabelle 3.2 ist zu entnehmen, dass nur sehr vereinzelt „Mainlands“ mit einer gemäß Abschnitt 2.7.1 geschätzten Extinktionswahrscheinlichkeit < 0.001 auftreten. Für Spezies 3 gibt es überhaupt keine solcher Patches. Da sich lokale Katastrophen überlagern können, sind selbst sehr große lokale Populationen nicht vor einer Extinktion sicher.

(iii) Rekolonisationen

Die durchschnittlichen Dispersaldistanzen der drei Arten sind 195 m, 362 m und 551 m (vgl. Tabelle 3.2). Einzelne Individuen können noch sehr viel weitere Strecken zurücklegen. Da Weibchen nach ihrer ersten Eiablage auch noch weiter dispergieren, können wir davon ausgehen, dass selbst sehr isoliert gelegene Habitate nach ihrer Auslöschung wieder rekolonisiert werden.

(iv) Asynchronität

Die Asynchronität der lokalen Populationsdynamiken ergibt sich direkt aus den lokalen Katastrophen und spiegelt sich in den substanziellen Turnoverraten (vgl. Tabelle 3.2) bei gleichzeitiger Metapopulationspersistenz wieder.

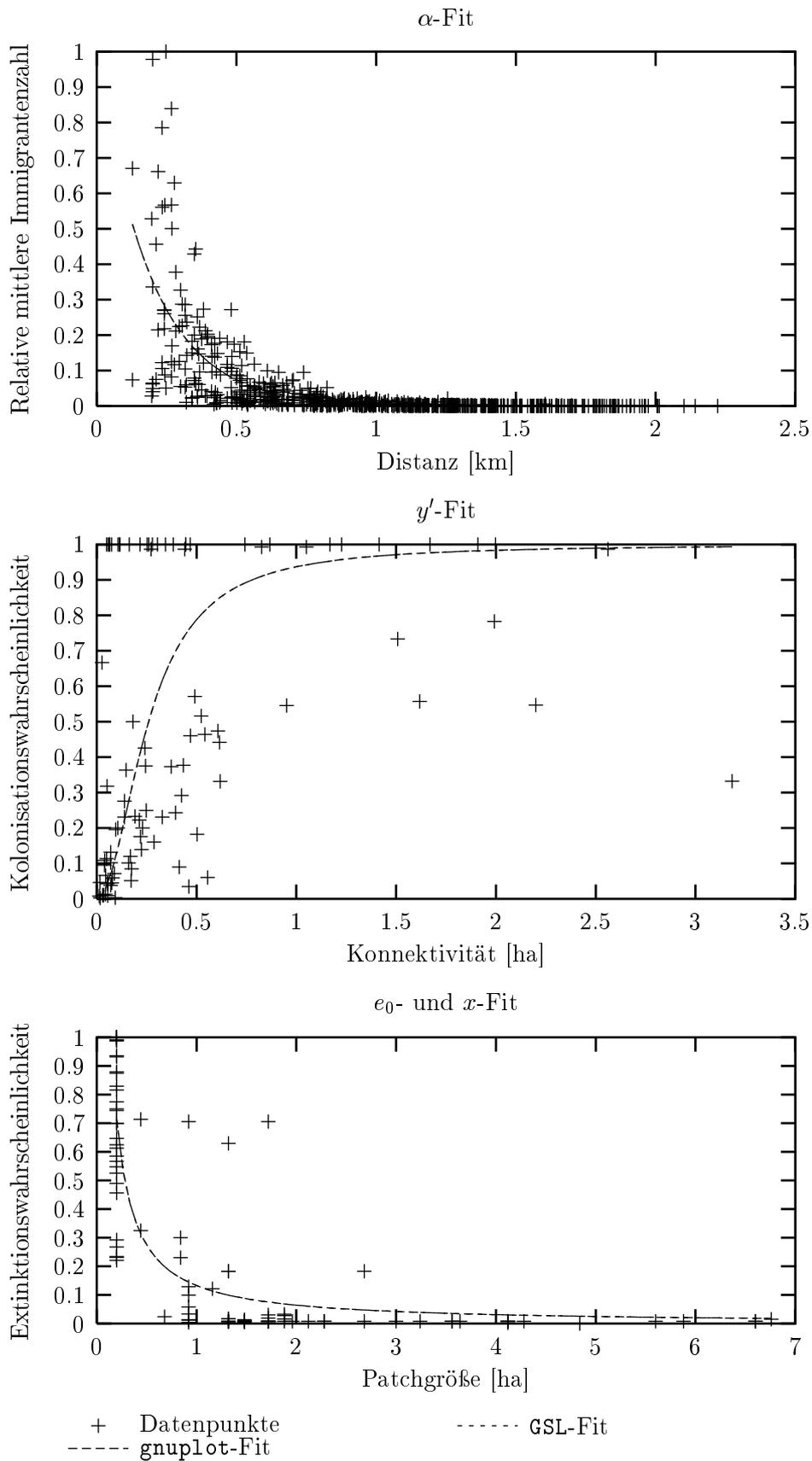
Effekte von Habitatfläche und -dichte auf Besetzungsgrad

Die von uns untersuchten Fälle zeigen, dass der Anteil der besetzten Habitate (Abbildung 3.1) im stochastischen Gleichgewicht innerhalb einer Art mit der regionalen Habitatdichte (Rescue-Effekt) und der durchschnittlichen Habitatfläche zunimmt (siehe Levins, 1969, 1970; Hanski, 1991). Abbildung 3.3 bestätigt ferner deutlich den Zusammenhang zwischen der lokalen Populationsgröße und der durchschnittlichen Patchfläche.

3.2 Ermittelte wahre Metapopulationsparameter

Im vorangegangenen Abschnitt haben wir die Übereinstimmung des `truth`-Modells mit dem Metapopulationskonzept nachgewiesen und sind zudem zu

Abbildung 3.4 (nächste Seite): Die „wahren“ Metapopulationsparameter werden in Fits der Patch-Matrix-Modellgleichungen an die aus der `truth`-Simulation gewonnenen Datenpunkte bestimmt (s. Abschnitt 2.7.2). Hier sind die Fits des Migrationsparameters α (oben), des Kolonisationsparameters y' (Mitte) sowie der beiden Extinktionsparameter e_0 und x (unten) exemplarisch für ein Replikat (Nr. 1) von Spezies 2 in der Standardlandschaft dargestellt. Als Fit-Verfahren wurde der Levenberg-Marquardt-Algorithmus aus der GSL und zusätzlich aus `gnuplot` verwendet. Die beiden Fits stimmen so gut überein, dass kein Unterschied zu erkennen ist.



dem Schluss gekommen, dass sich die untersuchten Metapopulationen in einem Extinktions-Kolonisations-Gleichgewicht befinden. Nun extrahieren wir aus den Aufzeichnungen der 400 Beobachtungsjahre der `truth`-Läufe die „wahren“ Metapopulationsparameter. Wir verwenden dazu die Informationen über die Vorkommen der Spezies in den Habitaten und bestimmen daraus in einer Maximum-Likelihood-Schätzung die Kolonisations- und Extinktionswahrscheinlichkeit jedes Habitates (vgl. Abschnitt 2.7.1).

Wenn die Kolonisations- und Extinktionswahrscheinlichkeiten bekannt sind, können wir die Metapopulationsparameter in drei Fit-Verfahren ermitteln (vgl. Abschnitt 2.7.2). Die Extinktionsparameter ergeben sich aus dem Zusammenhang zwischen Extinktionsrisiko und Kapazität bzw. Flächengröße. Die Kolonisationsparameter werden gefittet, indem die Kolonisationswahrscheinlichkeit in Beziehung zur Konnektivität gesetzt wird. Dazu ist die Kenntnis der Migrationsparameter notwendig, die aus dem Distanz-Immigrantenzahl-Zusammenhang resultieren. Die mittleren Immigrantenzahlen haben wir in der `truth` aus den aufgezeichneten Dispersalereignissen berechnet.

Die Abbildungen 3.4 (Patch-Matrix-Modell) und 3.5 (Rastermodell) zeigen die Ergebnisse des Parameterfittings exemplarisch für ein einzelnes Replikat der Spezies 2 in der Standardlandschaft. In diesem Fall ist jeweils zusätzlich ein nichtlinearer Fit nach der Methode der kleinsten Quadrate mit dem in `gnuplot` ebenfalls implementierten Levenberg-Marquardt-Algorithmus durchgeführt worden. Die `GSL`- und `gnuplot`-Fits führen zu so ähnlichen Ergebnissen, dass sie in den Plots nicht zu unterscheiden sind. Die Parameter werden im Patch-Matrix-Modell mit einem asymptotischen Standardfehler von 1.96 (α), 13.39 (y'), 24.24 (e_0) und 14.62 (x) Prozent sowie im Rasterdatenmodell mit einem asymptotischen Standardfehler von 1.12 (ρ), 3.51 (μ) und 3.52 (κ) Prozent gefittet (aus: `gnuplot`). Die Modellgleichungen werden in allen Replikaten mit einer ähnlichen Qualität an die Datenpunkte aus der `truth` gefittet.

Die Tabellen 3.4 und 3.5 enthalten die Ergebnisse dieser Fits für das Patch-Matrix- bzw. für das Rastermodell. Sie listen für jede Art-Landschafts-Kombination die ermittelten Prozessparameter auf.

Die Prozessparameter der Inzidenzmodelle sind laut Literatur (z. B. Hanski, 1994b; Hanski *et al.*, 1996c; Wahlberg *et al.*, 1996; Hanski, 1999b) artspezifisch.

Abbildung 3.5 (nächste Seite): Die „wahren“ Metapopulationsparameter werden in Fits der rasterbasierten Modellgleichungen (100 m) an die aus der `truth`-Simulation gewonnenen Datenpunkte bestimmt (s. Abschnitt 2.7.2). Hier sind die Fits des Migrationsparameters ρ (oben), des Kolonisationsparameters μ (Mitte) sowie des Extinktionsparameters κ (unten) exemplarisch für ein Replikat (Nr. 1) von Spezies 2 in der Standardlandschaft dargestellt. Als Fit-Verfahren wurde der Levenberg-Marquardt-Algorithmus aus der `GSL` und zusätzlich aus `gnuplot` verwendet. Die beiden Fits stimmen so gut überein, dass kein Unterschied zu erkennen ist. Aus technischen Gründen wurde im ersten, oberen Plot nur jeder fünfte Datenpunkt in `gnuplot` verwendet.

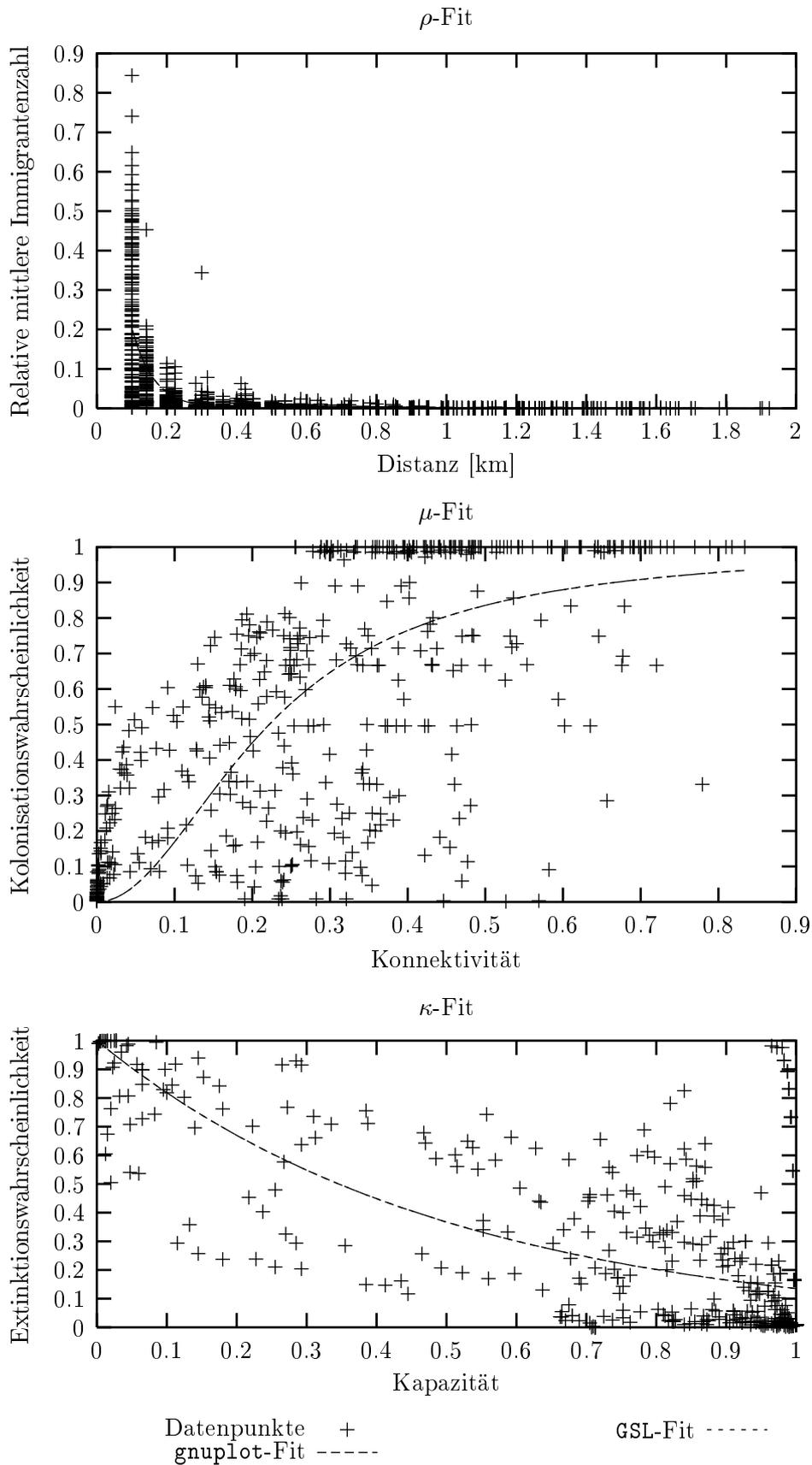


Tabelle 3.4: Die durch die Fits ermittelten „wahren“ Metapopulationsparameter des Patch-Matrix-Modells für jede Art-Landschaft-Kombination. Dargestellt sind die Mittelwerte sowie die Standardabweichungen (in Klammern) über die zehn Replikate. Der zweite Teil der Tabelle enthält die artspezifische Auswertung, in der die Mittelwerte und die Standardabweichungen nicht nur über die Replikate, sondern für jede Spezies auch über „alle“ fünf Landschaftskonfigurationen erhoben wurden. Die landschaftsspezifischen Werte über „alle“ Spezies finden sich im unteren Teil. Alle Angaben sind auf zwei Nachkommastellen gerundet.

Art	Landschaft	α	x	y'	e_0
1	1	8.26 (0.27)	0.95 (0.23)	0.12 (0.10)	0.11 (0.03)
1	2	7.54 (0.52)	0.87 (0.10)	0.11 (0.04)	0.12 (0.02)
1	3	7.96 (0.23)	1.13 (0.44)	0.15 (0.04)	0.09 (0.05)
1	4	7.44 (0.21)	1.41 (0.43)	0.21 (0.19)	0.05 (0.03)
1	5	8.14 (0.24)	0.93 (0.33)	0.09 (0.03)	0.12 (0.04)
2	1	5.92 (0.28)	1.18 (0.13)	0.21 (0.04)	0.11 (0.03)
2	2	5.67 (0.26)	1.00 (0.13)	0.13 (0.05)	0.16 (0.03)
2	3	5.87 (0.26)	1.35 (0.12)	0.24 (0.04)	0.08 (0.01)
2	4	5.44 (0.26)	1.03 (0.08)	0.24 (0.06)	0.14 (0.02)
2	5	5.70 (0.28)	1.18 (0.14)	0.25 (0.08)	0.11 (0.02)
3	1	4.34 (0.12)	1.21 (0.13)	0.16 (0.05)	0.10 (0.02)
3	2	4.24 (0.09)	1.21 (0.10)	0.17 (0.02)	0.11 (0.02)
3	3	4.34 (0.12)	1.15 (0.16)	0.14 (0.02)	0.11 (0.03)
3	4	4.73 (0.11)	1.12 (0.13)	0.14 (0.03)	0.12 (0.03)
3	5	4.37 (0.20)	1.18 (0.12)	0.14 (0.03)	0.11 (0.02)
1	alle	7.87 (0.45)	1.06 (0.38)	0.13 (0.11)	0.10 (0.04)
2	alle	5.72 (0.32)	1.15 (0.17)	0.21 (0.07)	0.12 (0.04)
3	alle	4.41 (0.22)	1.17 (0.13)	0.15 (0.03)	0.11 (0.02)
alle	1	6.17 (1.63)	1.11 (0.21)	0.16 (0.08)	0.11 (0.03)
alle	2	5.82 (1.39)	1.03 (0.18)	0.14 (0.05)	0.13 (0.03)
alle	3	6.06 (1.50)	1.21 (0.29)	0.18 (0.06)	0.09 (0.03)
alle	4	5.87 (1.17)	1.18 (0.31)	0.19 (0.12)	0.11 (0.04)
alle	5	6.07 (1.58)	1.09 (0.25)	0.16 (0.08)	0.11 (0.03)

Tabelle 3.5: Die durch die Fits ermittelten „wahren“ Metapopulationsparameter des rasterbasierten Modells für jede Art-Landschafts-Kombination. Dargestellt sind die Mittelwerte sowie die Standardabweichungen (in Klammern) über die zehn Replikate. Der zweite Teil der Tabelle enthält die artspezifische Auswertung, in der die Mittelwerte und die Standardabweichungen nicht nur über die Replikate, sondern für jede Spezies auch über „alle“ fünf Landschaftskonfigurationen erhoben wurden. Die landschaftsspezifischen Werte über „alle“ Spezies finden sich im unteren Teil. Alle Angaben sind auf zwei Nachkommastellen gerundet.

Art	Landschaft	ρ	μ	κ
1	1	31.94 (7.55)	0.05 (0.04)	17.96 (8.60)
1	2	21.94 (6.48)	0.16 (0.14)	18.79 (23.46)
1	3	27.01 (8.12)	0.10 (0.08)	13.60 (8.34)
1	4	30.48 (6.40)	0.07 (0.06)	28.36 (27.40)
1	5	29.89 (5.65)	0.05 (0.02)	26.00 (14.60)
2	1	23.03 (8.76)	0.13 (0.07)	2.06 (0.19)
2	2	29.08 (8.53)	0.06 (0.05)	2.22 (0.34)
2	3	18.04 (3.20)	0.17 (0.05)	1.97 (0.11)
2	4	28.18 (8.56)	0.07 (0.05)	2.38 (0.15)
2	5	30.59 (7.47)	0.06 (0.04)	2.06 (0.13)
3	1	17.51 (4.79)	0.12 (0.05)	1.46 (0.07)
3	2	23.66 (11.06)	0.09 (0.06)	1.50 (0.06)
3	3	17.39 (0.48)	0.09 (0.01)	1.38 (0.05)
3	4	21.06 (10.34)	0.11 (0.06)	1.47 (0.06)
3	5	22.37 (13.61)	0.09 (0.05)	1.44 (0.04)
1	alle	28.25 (7.75)	0.08 (0.09)	20.94 (19.00)
2	alle	25.78 (8.90)	0.10 (0.07)	2.14 (0.25)
3	alle	20.40 (9.70)	0.10 (0.05)	1.45 (0.07)
alle	1	24.16 (9.36)	0.10 (0.07)	7.16 (9.11)
alle	2	24.89 (9.39)	0.10 (0.10)	7.50 (15.73)
alle	3	20.81 (6.69)	0.12 (0.07)	5.65 (7.40)
alle	4	26.57 (9.48)	0.08 (0.06)	10.74 (20.14)
alle	5	27.61 (10.24)	0.07 (0.04)	9.83 (14.21)

Im mittleren Teil der beiden Tabellen sind daher die Werte der Metapopulationsparameter artspezifisch dargestellt. Sie wurden nicht nur über die zehn Replikate, sondern auch über alle Landschaftskonfigurationen erhoben. Zum Vergleich enthalten die Tabellen in ihren unteren Bereichen die „landschaftsspezifische“ Auswertung der Metapopulationsparameter, indem analog über alle Replikate und Spezies gemittelt wurde.

Die landschaftsspezifischen Mittelwerte und Standardabweichungen sind durchgehend von der gleichen Größenordnung wie die an den Spezies orientierten Daten. Diese Erscheinung wird in Abschnitt 4.1.2 diskutiert. Aus den dort erörterten Gründen werden wir im weiteren Verlauf dieses Kapitels von der Art-spezifität der Metapopulationsparameter ausgehen.

Im folgenden Abschnitt werden wir die Schätzwerte der Inzidenzmodelle für die Metapopulationsparameter betrachten und in Beziehung zu den soeben vorgestellten wahren Parameterwerten setzen.

3.3 Geschätzte Metapopulationsparameter

Im vorigen Abschnitt haben wir „wahre“ Werte für die Metapopulationsparameter bestimmt, indem wir auf eine Reihe von Beobachtungsdaten (An- bzw. Abwesenheiten sowie Dispersalereignisse) über 400 Jahre zurückgegriffen haben. Nun widmen wir uns den Schätzwerten, die die Inzidenzmodelle mit wesentlich weniger Informationen liefern. Sie verwenden die (Nicht-)Vorkommen einer Art in den einzelnen Habitaten, die zu bestimmten Zeitpunkten erhoben werden. Wir haben dabei einen „perfekten“ Biologen angenommen, der jedes einzelne Individuum entdeckt. Zur Schätzung der Metapopulationsparameter verwenden die Inzidenzmodelle einen Maximum-Likelihood-Ansatz, den wir mit einem Simulated Annealing-Algorithmus optimieren (vgl. Abschnitt 2.4). Für jede Art-Landschaft-Kombination führen wir dieses Verfahren zusätzlich mit unterschiedlichen Snapshotkombinationen durch, die sich hinsichtlich ihres Untersuchungsumfangs (zwei oder fünf aufeinanderfolgende Jahre) und ihres Zeitpunktes (Beginn in den Jahren 200, 300, 400, 500 oder 595) unterscheiden.

Im Mittelpunkt unseres Interesses steht dabei die Frage, wie genau die Schätzer der Inzidenzmodelle die wahren Werte treffen und wie präzise sie um diese streuen. Abbildung 3.6 zeigt exemplarisch die Schätzwerte des Patch-Matrix-Modells für den Migrationsparameter α aus allen Landschaft-Art-Snapshot-Szenarien, aufgetragen über den wahren Wert für jedes Szenario. Für alle Spezies kommt es insgesamt zu einer Unterschätzung des wahren Migrationsparameters. Für Spezies 2 treffen die Schätzer den wahren Wert im Schnitt am genauesten. Die Streuung ist bei Spezies 1 offensichtlich am größten.

Wir quantifizieren nun die Genauigkeit eines geschätzten Parameters θ , indem wir den Schätzwert in Relation zu dem ermittelten wahren Wert $\hat{\theta}$ setzen. Dazu

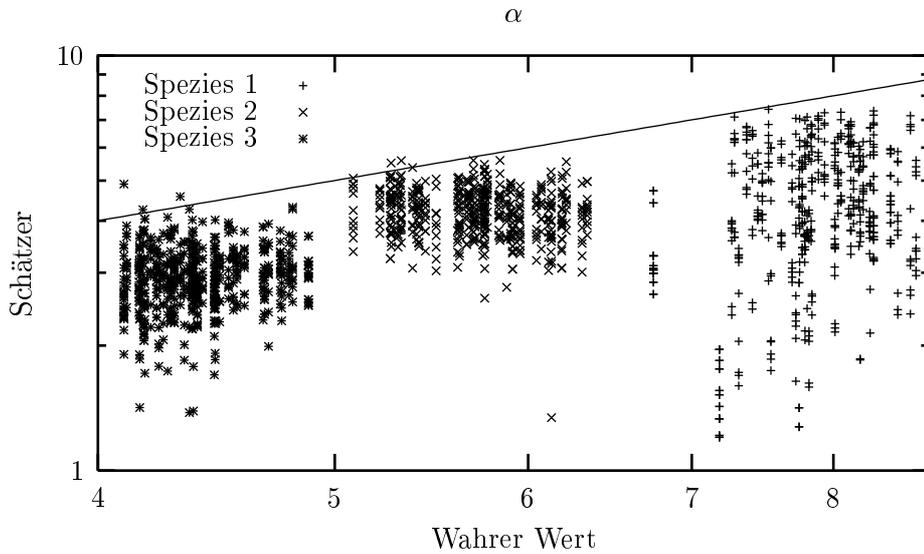


Abbildung 3.6: Die vom Patch-Matrix-Modell geschätzten Werte für den Migrationsparameter α für alle Szenarien (Snapshotkombination, Art, Landschaft, Replikat) in Beziehung zu den zugehörigen „wahren“ Werten. Die durchgezogene Linie gibt optimale Übereinstimmung an (man beachte die unterschiedliche Skalierung der beiden Achsen).

verwenden wir den relativen Fehler

$$z_\theta = \frac{\bar{\theta} - \hat{\theta}}{\hat{\theta}}, \quad (3.1)$$

wobei $\bar{\theta}$ der Mittelwert der θ -Schätzer ist. Ein negativer relativer Fehler bedeutet eine Unter-, ein positiver eine Überschätzung. Je größer der Betrag des relativen Fehlers ist, desto deutlicher differieren Schätzer und wahrer Wert.

Der Variationskoeffizient Vk_θ eines Parameterschätzers θ gibt darüber Auskunft, wie präzise θ bestimmt werden kann. Er berechnet sich nach

$$Vk_\theta = \frac{s_\theta}{\bar{\theta}}, \quad (3.2)$$

wobei s_θ die Standardabweichung und $\bar{\theta}$ den Mittelwert mehrerer Beobachtungen von θ bezeichnen.

Die relativen Fehler und Variationskoeffizienten der Schätzer des Patch-Matrix- sowie des Rastermodells sind für jeden Metapopulationsparameter in der Tabelle 3.6 dargestellt. Dem vorherigen Abschnitt folgend nehmen wir dabei an, dass die Parameter im Wesentlichen von der Art abhängen und betrachten daher artspezifische Werte.

Tabelle 3.6: Relative Fehler und Variationskoeffizienten (in eckigen Klammern) der geschätzten Metapopulationsparameter des Patch-Matrix-Modells (oben) und des Rastermodells (unten). Die zugrunde liegenden Parameterschätzer stammen aus einem Maximum-Likelihood-Fit der prognostizierten Inzidenzen an erhobene Snapshotdatensätze. Als Optimierungsverfahren wurde Simulated Annealing eingesetzt. Bei den dargestellten Werten handelt es sich um artspezifische Angaben, die über alle Snapshotkonfigurationen, Landschaftstypen und Replikate gemittelt wurden. In den relativen Fehler findet zudem der „wahre“ Wert Eingang, der über alle Landschaftstypen und Replikate erhoben wurde. Man beachte, den Variationskoeffizienten nicht mit der Standardabweichung zu verwechseln, weshalb er in eckigen statt runden Klammern angegeben ist. Alle Angaben sind auf zwei Nachkommastellen gerundet. Die Parameter y' und e_0 werden im Patch-Matrix-Modell aus dem geschätzten Wert für $e' = e_0 y'^2$ unter Kenntnis der kritischen Patchgröße A_0 (Beobachtungswert bei den Snapshoterhebungen) sowie der Beziehung $e_0 = A_0^x$ extrahiert.

Art	α	x	y'	e_0
1	-0.44 [0.32]	0.96 [0.20]	13.07 [0.90]	-0.54 [0.61]
2	-0.26 [0.14]	1.18 [0.18]	2.99 [0.40]	-0.81 [0.75]
3	-0.34 [0.20]	1.59 [0.16]	8.71 [0.67]	-0.91 [0.72]

Art	ρ	μ	κ
1	-0.60 [0.91]	262.11 [0.35]	-0.41 [0.25]
2	-0.84 [1.19]	281.21 [0.18]	3.33 [0.20]
3	-0.81 [0.12]	248.87 [0.09]	4.74 [0.06]

Es gibt teilweise erhebliche Schätzungenauigkeiten. Der relative Fehler des Kolonisationsparameters μ des rasterbasierten Modells liegt für alle Arten weit über 200. Dies stellt die mit Abstand extremsten Abweichungen dar. Im Patch-Matrix-Modell wird der Kolonisationsparameter y' mit einem relativen Fehler von 13.07 für Spezies 1 überschätzt. Für die Spezies 3 und 2 betragen die Werte 8.71 und 2.99. Zu erheblichen Abweichungen kommt es ferner beim Extinktionsparameters κ , dessen Schätzer für die Spezies 2 und 3 deutlich über den wahren Werten liegen (mit einem relativen Fehler von 3.33 bzw. 4.74). Im Fall von Spezies 1 kommt es dagegen zu einer Unterschätzung.

Ansonsten bleibt festzuhalten, dass die Metapopulationsparameter für alle Arten mit der gleichen Tendenz geschätzt werden. Im Patch-Matrix-Modell werden α und e_0 systematisch unterschätzt sowie x systematisch überschätzt. Die Ungenauigkeiten sind in diesen Fällen allesamt vergleichsweise gering (der relative Fehler wird höchstens 1.59). Der Migrationsparameter ρ des Grid-Modells wird ebenfalls in einem geringen Maße systematisch unterschätzt.

Die Variationskoeffizienten der Schätzer liegen in einem Bereich von 0.14 bis 1.19. Im Patch-Matrix-Modell werden die Parameter α und x für alle Spezies durchgehend präziser geschätzt als y' und e_0 . Im rasterbasierten Modell zeichnet sich ein anderes Bild. Hier werden alle Parameter der Spezies 3 deutlich präziser geschätzt als dies bei den beiden anderen Arten der Fall ist, deren Streuung auch insgesamt größer ist.

3.3.1 Einfluss des Umfangs der Snapshotdatensätze

Bislang haben wir die Schätzgenauigkeiten untersucht, indem wir die relativen Fehler und Variationskoeffizienten gleichmäßig über die zugrunde liegenden Snapshotdatensätze im Umfang von zwei und fünf Jahren gebildet haben. Können wir die Abweichungen der Parameterschätzer von den wahren Werten reduzieren, wenn wir nur Beobachtungsdaten verwenden, die aus einer fünfjährigen Untersuchung stammen? In Tabelle 3.7 sind die relativen Fehler und Variationskoeffizienten für jeden Metapopulationsparameter, die zum einen nur aus zweijährigen Snapshotdaten und zum anderen aus einem Untersuchungsumfang von fünf Erhebungen stammen, separat nach dem Erhebungsumfang aufgelistet.

Es zeigt sich, dass durch die Verwendung von mehr Snapshotdaten im Patch-Matrix-Modell keine besondere Verbesserung in den Schätzwerten erzielt werden kann. Dies gilt im Wesentlichen für alle Metapopulationsparameter und für alle Spezies. Die auf der Basis von fünf Erhebungsjahren geschätzten Werte sind in vielen Fällen sogar etwas ungenauer. Mit Blick auf die Variationskoeffizienten treffen diese Aussagen auch auf die Streuung der Schätzwerte zu.

Im Rastermodell kommt es zu einer Veränderung vor allem derjenigen Parameter, die extrem von den wahren Werten abweichen. Ihre relativen Fehler reduzieren sich erheblich, wenn fünf statt zwei Snapshotjahre verwendet werden. Dies gilt besonders für den Kolonisationsparameter μ (für Spezies 1 von 403.03 auf 159.31, für Spezies 2 von 390.28 auf 196.15 und für Spezies 3 von 369.39 auf

Tabelle 3.7: Relative Fehler und Variationskoeffizienten der mit dem Patch-Matrix-Modell (oben) bzw. Rastermodell (unten) geschätzten Metapopulationsparameter für jede Spezies. Im Gegensatz zur Tabelle 3.6 wurden hier die relativen Fehler und Variationskoeffizienten differenziert nach dem Umfang der Snapshotdaten ausgewertet. Die Angaben in den linken Hälften der Spalten wurden über Untersuchungen gemittelt, die allesamt auf „zwei Snapshots“ basieren, sich aber hinsichtlich ihres Zeitpunktes (und der Landschaftskonfiguration sowie des Replikates) unterscheiden. In der rechten Hälfte stehen die Parameterschätzer, die aus dem Fit der prognostizierten Inzidenzen an beobachtete Snapshotdaten aus fünf Jahren resultieren.

Art	2 Snapshots	5 Snapshots	2 Snapshots	5 Snapshots
	Patch-Matrix			
	α		x	
1	-0.37 [0.17]	-0.42 [0.19]	1.17 [0.44]	0.89 [0.38]
2	-0.26 [0.11]	-0.24 [0.09]	1.20 [0.37]	1.26 [0.40]
3	-0.33 [0.13]	-0.33 [0.11]	1.71 [0.35]	1.69 [0.41]
	y'		e_0	
1	9.69 [8.08]	12.56 [12.86]	-0.68 [0.20]	-0.50 [0.28]
2	3.70 [5.00]	3.00 [1.30]	-0.81 [0.17]	-0.83 [0.12]
3	8.89 [6.80]	8.74 [3.61]	-0.93 [0.05]	-0.93 [0.06]
	100 m-Grid			
	ρ		μ	
1	-0.55 [0.35]	-0.72 [0.20]	403.03 [130.07]	159.31 [94.25]
2	-0.85 [0.02]	-0.91 [0.01]	390.28 [55.35]	196.15 [33.72]
3	-0.85 [0.01]	-0.83 [0.21]	369.39 [29.01]	148.77 [55.72]
	κ			
1	-0.23 [0.17]	-0.59 [0.07]		
2	4.37 [0.39]	2.24 [0.25]		
3	6.29 [0.42]	3.26 [0.74]		

148.77). Die Divergenz ist aber nach wie vor sehr hoch. Die relativen Fehler des Extinktionsparameters κ für die Spezies 2 und 3 nehmen mit 2.24 statt 4.37 bzw. 3.26 statt 6.29 niedrigere Werte an.

3.4 Zweidimensionale Schätzungen mit vorgegebenem Migrationsparameter

Die Inzidenzverfahren schätzen die artspezifischen Metapopulationsparameter mit teilweise erheblichen Ungenauigkeiten. Wir haben gesehen, dass die extremsten Abweichungen zwar durch die Verwendung von fünf statt zwei Snapshotdatensätzen deutlich reduziert werden können, aber immer noch sehr groß sind.

In den meisten Anwendungen des Inzidenzmodells (z. B. Hanski, 1994b; Hanski *et al.*, 1996c; Moilanen *et al.*, 1998; Wahlberg *et al.*, 1996; ter Braak *et al.*, 1998; Hokit *et al.*, 2001, vgl. auch Hanski (1999b)) werden nicht drei, sondern nur zwei Parameter geschätzt. Dazu wird der Migrationsparameter α aus unabhängigen Daten, meist genetischen Untersuchungen, vorgegeben. Wir nehmen nun also an, dass die Migrationsparameter bekannt sind, und geben sie mit den in Abschnitt 3.2 aus 400 Beobachtungsjahren extrahierten, „wahren“ Werten vor. Die Maximum-Likelihood-Funktion des Fits der prognostizierten Inzidenzen an die beobachteten Habitatbesetzungen ist dann nur noch für zwei statt drei Parameter zu optimieren. Im Simulated Annealing-Verfahren haben wir es daher mit einem reduzierten, zweidimensionalen Parametersuchraum zu tun. Wir kennzeichnen die auf diese Weise geschätzten Parameterwerte mit dem Zusatz „2D“ statt „3D“ und referieren auf dieses Vorgehen mit der Bezeichnung einer „zweidimensionalen Schätzung“.

Die Ergebnisse dieser zweidimensionalen Schätzungen sind in Tabelle 3.8 aufgelistet. Sie sind sofort nach dem Umfang der verwendeten Snapshotdaten aufgelistet.

Für die Parameter des Patch-Matrix-Modells ist zunächst festzustellen, dass es für die Genauigkeit und die Präzision der Schätzung keinen großen Unterschied macht, ob zwei oder fünf Jahre verwendet werden. Ferner bleibt die Tendenz der dreidimensionalen Schätzung für alle Parameter erhalten. Allerdings nehmen die relativen Fehler (und auch die Variationskoeffizienten) im zweidimensionalen Schätzfall durchgehend niedrige Werte an. Dies gilt insbesondere auch für den Kolonisationsparameter y' . Betragen seine relativen Fehler in der dreidimensionalen Schätzung 13.07, 2.99 und 8.71 (in Reihenfolge der Spezies), so reduzieren sie sich durch die Vorgabe von α auf 0.39, 0.68 und 2.48 (zwei Jahre) bzw. 0.46, 0.92 und 2.43 (5 Jahre). Es ist außerdem zu beobachten, dass alle Metapopulationsparameter für Spezies 3 ungenauer als für Spezies 2 und diese wiederum ungenauer als für Spezies 1 geschätzt werden.

Wir betrachten nun den rasterbasierten Kolonisationsparameter μ , der dreidimensional extrem überschätzt wird. Im zweidimensionalen Schätzfall und bei

Tabelle 3.8: Relative Fehler und Variationskoeffizienten (2D) der geschätzten Metapopulationsparameter für jede Spezies bei vorgegebenen Migrationsparametern (wie in Tabelle 3.8 aufgegliedert nach dem Umfang der Snapshotdaten). In den einzelnen Schätzverfahren werden die „wahren“ Werte für α und ρ verwendet, so dass die Maximum-Likelihood-Funktion vom Simulated Annealing-Algorithmus nur noch in zwei Parameterdimensionen zu optimieren ist.

Art	2 Snapshots	5 Snapshots	2 Snapshots	5 Snapshots
	Patch-Matrix			
	x		y'	
1	1.08 [0.50]	1.00 [0.35]	0.39 [1.04]	0.46 [0.79]
2	1.34 [0.31]	1.43 [0.29]	0.68 [0.51]	0.92 [0.46]
3	1.59 [0.30]	1.60 [0.22]	2.48 [0.91]	2.43 [0.75]
	e_0			
1	-0.61 [0.22]	-0.60 [0.22]		
2	-0.87 [0.08]	-0.89 [0.06]		
3	-0.92 [0.04]	-0.93 [0.03]		
	100 m-Grid			
	μ		κ	
1	77.73 [96.17]	2.91 [4.15]	-0.21 [0.25]	-0.67 [0.09]
2	77.03 [146.13]	-0.11 [0.72]	5.11 [3.17]	1.12 [0.40]
3	43.03 [114.20]	1.12 [1.41]	6.17 [3.90]	1.91 [0.75]

Verwendung von zwei Snapshotdatensätzen liegen die relativen Fehler für die drei Arten bei 77.73, 77.03 und 43.03. Diese Werte sind zwar im Vergleich zur 3D-Schätzung deutlich reduziert, aber immer noch sehr hoch. Werden jedoch Beobachtungsdaten über einen fünfjährigen Zeiraum verwendet, betragen die relativen Fehler für μ nur noch 2.91, -0.11 und 1.12. Zugleich verringern sich die Variationskoeffizienten erheblich.

Für den Extinktionsparameter κ ergibt sich folgendes Bild: Im dreidimensionalen Schätzverfahren wird er für die Spezies 2 und 3 deutlich überschätzt, wobei dieser Effekt durch eine größere Anzahl von Beobachtungsdaten reduziert werden kann (Tabelle 3.7). Wenn wir den bekannten Wert von ρ vorgeben, nehmen die relativen Fehler im Fall von fünf Snapshotdaten mit 1.12 (Spezies 2) und 1.91 (Spezies 3) sehr moderate Werte an. Für die rasterbasierten Parameter sind die Tendenzen der Über- und Unterschätzungen auch hier mit der dreidimensionalen Schätzung konsistent.

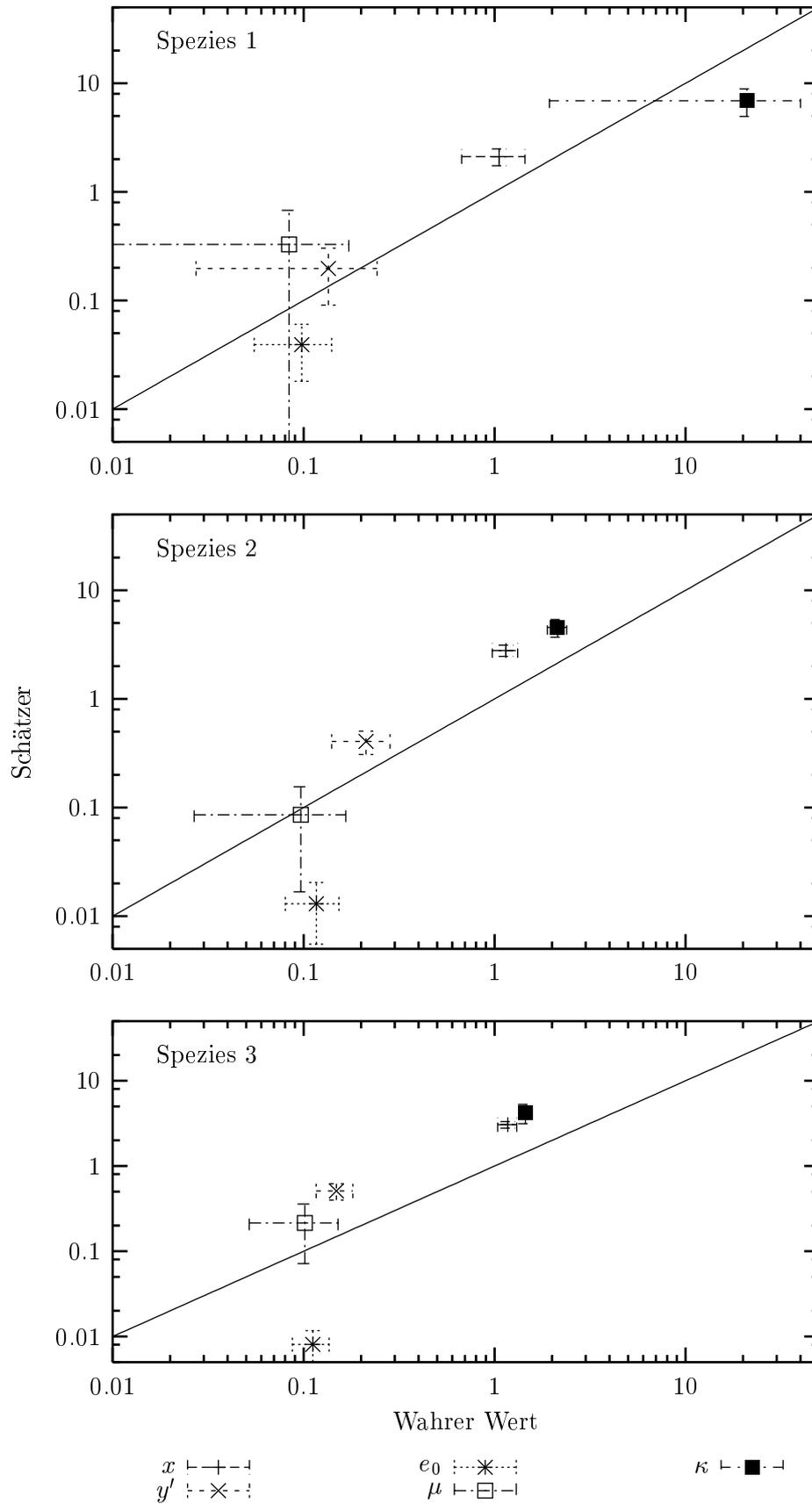
In Abbildung 3.7 ist für alle drei Arten die Treffgenauigkeit des zweidimensionalen Schätzverfahrens unter Verwendung von fünf Snapshotdatensätzen visualisiert. Zudem sind sowohl die Varianzen der Schätzwerte als auch der wahren Werte dargestellt.

Der absolute Wert des Patch-Matrix-Schätzers für den Extinktionsparameter e_0 liegt für die Spezies 2 und 3 um etwa eine Größenordnung unterhalb des wahren

Wertes. Ansonsten befinden sich alle Parameterschätzer in ungefähr unmittelbarer Nähe zu den wahren Werten.

Auffällig ist, dass die Streuung der wahren Werte für den rasterbasierten Kolonisationsparameter μ größer ist als die der Schätzwerte. Dies gilt für alle Arten. Im Fall von Spezies 1 tritt dieser Effekt auch noch besonders stark beim Raster-Extinktionsparameter κ und beim Patch-Matrix-Kolonisationsparameter η' auf. Für die Spezies 2 und 3 sind die Streuungen sowohl der Schätzer als auch der wahren Werte dagegen insgesamt sehr gering.

Abbildung 3.7 (nächste Seite): Für jeden Metapopulationsparameter wurde der Mittelwert der Schätzer über den Mittelwert des „wahren“ Wertes aufgetragen. Dazu wurden nur die Schätzergebnisse aus einem zweidimensionalen Verfahren mit vorgegebenem Migrationsparameter und Snapshotdaten im Umfang von fünf Jahren verwendet. Die horizontalen Balken entsprechen der Standardabweichung der Schätzer. Die Standardabweichung der wahren Werte wird durch die vertikalen Balken angegeben. Alle drei Plots verwenden die gleichen Skalen. Die Diagonale gibt exakte Übereinstimmung an.



4 Diskussion

Wie wir in Abschnitt 3.1 festgestellt haben, erfüllen die durch die `truth` simulierten Spezies in den generierten Habitatlandschaften die Metapopulationsbedingungen. Zu Beginn dieses Kapitels werden wir in Abschnitt 4.1.1 zunächst die Metapopulationseigenschaften eingehender diskutieren und insbesondere einen vergleichenden Zusammenhang mit empirischen Daten herstellen. Zudem betrachten wir eine Reihe prinzipieller Aspekte hinsichtlich ihrer Übereinstimmung mit der Theorie über Metapopulationen.

Im Mittelpunkt des Interesses von Abschnitt 4.1.2 steht dann die Frage der biologischen Interpretierbarkeit der „wahren“ Parameterwerte. Dabei untersuchen wir insbesondere, ob die direkt aus den 400 Beobachtungsjahren extrahierten Werte in sinnvollen Bereichen liegen.

In Abschnitt 4.2 diskutieren wir, welche Auswirkungen die Schätzungenauigkeiten der Inzidenzverfahren haben. Außerdem interessieren wir uns für die Streuung der Parameterschätzer. Sodann beschäftigen wir uns mit möglichen Gründen für die Abweichungen. So werden die Kolonisationsparameter y' und μ überschätzt, weil die ermittelten wahren Parameter als Vergleichsgrundlage in diesen Fällen zu hinterfragen sind. Im Rasterdatenmodell reichen zweijährige Snapshotdatenerhebungen nicht aus, weil die Zellkapazitäten nicht fein genug aufgelöst werden.

Schließlich beleuchten wir den Einsatz von Modellen in der Populationsgefährdungsanalyse, gehen auf den in dieser Arbeit gewählten Ansatz der Modellaggregation ein und hinterfragen ausgewählte Annahmen der Inzidenzmodelle.

4.1 Validität

4.1.1 Metapopulationsverhalten

Zur Simulation einer Metapopulation haben wir ein individuenbasiertes Modell eingesetzt. Die `truth` ist nicht artspezifisch und gilt mit anderen Modellparametern zumindest für einen großen Teil von Insektenarten mit analogen einjährigen Lebenszyklen. Die Anzahl der Nachkommen pro Weibchen ist abhängig vom Vorhandensein einer freien Nistgelegenheit (Ressource) pro Ei (negative Dichteabhängigkeit) und eines Männchens in der nahen Umgebung (Allee-Effekt). Die

Gesamtzahl der Nistgelegenheiten ist Schwankungen durch lokale Katastrophen unterworfen, die einen Teil der Individuen töten (lokale Umweltstochastizität).

Die Ergebnisse der Simulationsläufe zeugen davon, dass die **truth** in hochfragmentierten Landschaften einen quasi-stabilen Metapopulationsgleichgewichtszustand einnimmt (vgl. Abschnitt 3.1). Die Subpopulationen aller untersuchten Arten sind durch einen geringen, aber substanziellen Individuenaustausch miteinander verbunden und unterliegen ausgeprägten Turnoverereignissen.

Im Folgenden vergleichen wir das Metapopulationsverhalten der drei generischen Heuschreckenarten mit entsprechenden Angaben, die in empirischen Studien zu finden sind. Zudem erörtern wir prinzipielle und aus der Theorie resultierende Aspekte zur Konformität mit dem Metapopulationskonzept.

Anteil besetzter Habitate

In Kindvall & Ahlén (1992) variiert der Anteil der besetzten Habitate von *Metrioptera bicolor* zwischen 72 und 79 Prozent. Dies deckt sich sehr gut mit den durchschnittlichen Anteilen für die Spezies 2 und 3 von 62.4 bzw. 75.0 Prozent (vgl. Tabelle 3.3 und Abbildung 3.1). Für die Spezies 1 ist der Anteil mit durchschnittlich 31.7 Prozent dagegen weitaus geringer, erfüllt aber die von Hanski (1999b) genannte Faustregel, dass es mindestens 30 Patches mit einem Minimum von zehn leeren sowie zehn besetzten Habitaten (also jeweils ein Drittel) geben sollte.¹

Turnoverrate

Hanski *et al.* (1995b) berichten für *Melitaea cinxia* von 256 Extinktionen und 119 Kolonisationen in 1530 Wiesen innerhalb eines Jahres, was einer Turnoverrate von 24.5 Prozent entspricht. In Hanski *et al.* (1994) wird die Turnoverrate für *M. cinxia* mit 16 Prozent angegeben. Für die Heuschreckenart *Metrioptera bicolor* finden sich in Kindvall & Ahlén (1992) 5.8 Prozent und in Kindvall (1999) 7.6 Prozent.

Die durchschnittlichen Turnoverraten der in dieser Arbeit simulierten Arten sind 1.45, 8.04 und 11.24 Prozent (vgl. Abbildung 3.2). Die beiden letzteren Werte stimmen sehr gut mit den empirischen Vergleichsdaten überein. In der ersten Art kommt es zu vergleichsweise wenigen Turnoverereignissen. Eine Turnoverrate von über einem Prozent ist allerdings noch hoch genug, um einer Einordnung in den Metapopulationskontext zu genügen (H. J. Poethke & T. Hovestadt, pers. Mitteilung).

Extinktions-Kolonisations-Gleichgewicht

Hohe Turnoverraten im Vergleich zur Änderungsrate der Umweltbedingungen legen das Erreichen des stochastischen Gleichgewichts nahe (Wahlberg *et al.*,

¹Dies liegt daran, dass Patchnetzwerke, in denen nur sehr wenige oder fast alle Patches besetzt sind, nicht genügend Informationen zur Parameterabschätzung enthalten (Hanski, 1994b).

1996; Hanski *et al.*, 1996b). Da die Turnoverrate der Art 1 recht niedrig ist (siehe Abbildung 3.2), führt dies im Umkehrschluss zu der Vermutung, dass diese Spezies ihren quasi-stabilen Zustand langsamer erreicht. In der Abbildung 4.1 ist daher für die Art 1 der zeitliche Verlauf des Anteils der besetzten Habitate in der Standardlandschaft für alle Replikate dargestellt. Es ist insgesamt ein noch abnehmender Trend zu erkennen. Dies spricht dafür, dass diese Art nach den 200 Startjahren und 400 Beobachtungsjahren den quasi-stabilen Gleichgewichtszustand noch nicht erreicht hat.

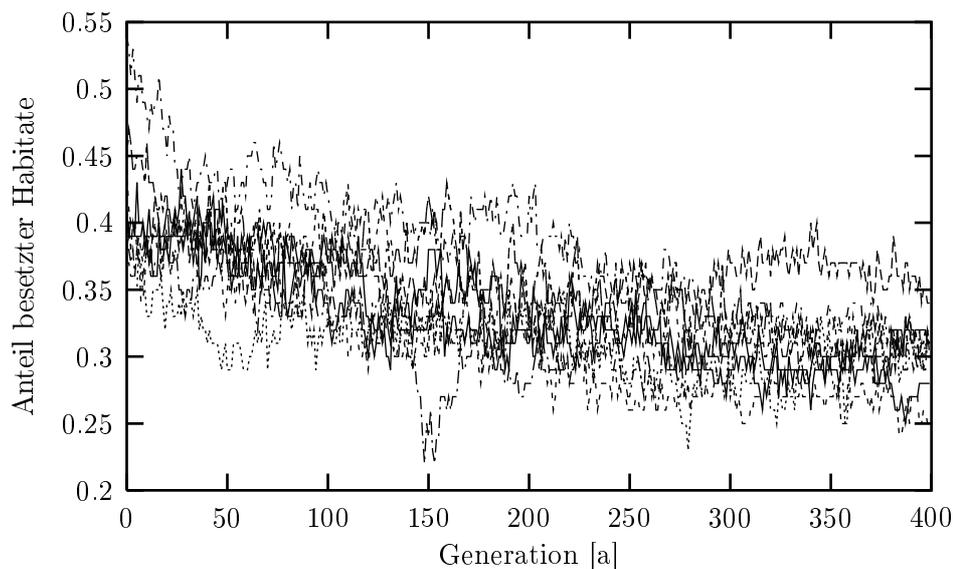


Abbildung 4.1: Anteil der besetzten Habitate von Spezies 1 in der Standardlandschaft im Verlauf der 400 Beobachtungsjahre. Dargestellt sind die Kurven der zehn Replikate.

Metapopulationsgröße

Kindvall & Ahlén (1992) geben für *Metrioptera bicolor* eine Metapopulationsgröße von 35000 Individuen an. Diese Anzahl basiert auf 118 Patches vergleichbarer Größenordnung wie in dieser Arbeit. Die mittleren Metapopulationsgrößen in dieser Arbeit liegen zum Vergleich für durchschnittlich 99.8 Habitatpatches (siehe Tabelle 3.1) bei 16999.5, 25691.2 und 28174.8 (Tabelle 3.3).

Wir wollen nun die Kapazitätsregelung in der `truth` näher betrachten. Analog zur Modellannahme von Griebeler & Gottschalk (2000) gibt es mit der maximalen Tragfähigkeit (Anzahl aller möglichen Ressourcen) eine konstante Kapazität. Eine „weichere“ Kapazitätsregulierung, nach der die Weibchen etwa auch in einer „schlechteren“ Bodenspalte ein Ei ablegen können, käme der natürlichen Populationsdynamik von Insekten näher. Ein solches Überschreiten der eigentlichen Kapazität würde in der Folge zu einer größeren Anzahl dispergierender Individuen führen. Eine solche „Migrantenschwemme“ wiederum bewirkt vermehrte Rekolonisationen leerer Habitate.

Migrationen

Migration ist ein wichtiger Schlüsselprozess in der Metapopulationsdynamik (Hanski *et al.*, 1994; Kindvall, 1999; Kindvall & Petersson, 2000; Hein *et al.*, subm.). Poethke *et al.* (1996a): „Für die Prognose der Überlebensfähigkeit räumlich stark strukturierter Populationen, von Metapopulationen oder von Organismen in Habitatverbundsystemen begrenzt unser geringes Wissen über das Migrationsverhalten die Genauigkeit der Vorhersagen“ (Seite 238). In Freilandarbeiten wird die Dispersaldistanz meistens unterschätzt, da weite Dispersionen häufig nicht erfasst werden. Zudem werden beobachtete Distanzen von der speziellen Landschaft beeinflusst (Kindvall, 1999). Es sei daher darauf hingewiesen, dass diese Arbeit mit dem Einsatz der `truth` den Vorteil hat, Muster des Bewegungsverhaltens auf Metapopulationsebene zu kennen.²

Nach Kindvall & Ahlén (1992) kann *Metrioptera bicolor* in 50 Tagen 292 m zurücklegen. Für *Metrioptera roeseli* sind Dispersaldistanzen von bis zu 1.0 km nachgewiesen. Kindvall (1999) berichtet von einer maximalen täglichen Distanz von 40 m und einem Mittelwert von gut 2 m im Habitat sowie maximal 130 m bzw. im Mittelwert 49 m außerhalb des Habitates. Migrationsdistanzen in Höhe von 7–100 m sind in Appelt & Poethke (1997, siehe auch Verweise darin) für *Oedipoda caerulea* zu finden. Die kritische Dispersaldistanz für Kolonisationen beträgt nach Kindvall & Ahlén (1992) für *M. bicolor* 100 m. Poethke *et al.* (1996a) finden für *P. albopunctata* mittlere Wanderdistanzen zwischen 250 und 750 m, was sich gut mit den Ergebnissen dieser Arbeit deckt (durchschnittlich für die drei Arten 195 m, 362 m und 551 m, vgl. Tabelle 3.2).

An dieser Stelle sei angemerkt, dass die individuellen täglichen Bewegungsdistanzen in der `truth` gleichverteilt sind (s. Tabelle 2.2 und Abbildung 2.6). Kindvall *et al.* (1998) und Kindvall (1999) gehen dagegen von einer log-normalen Verteilung aus. Kindvall (1999) weist außerdem darauf hin, dass sich Juvenile weniger weit als Adulte bewegen. Die Bewegungen haben keine „Randdurchlässigkeit“ wie in Kindvall (1999). Unterschiedliche Migrationswiderstände und potenzielle Leitfunktionen der Landschaft werden wie in Poethke *et al.* (1996a) nicht berücksichtigt. Kindvall (1999) weist auf die besondere Bedeutung hin, dass das Dispersionsverhalten einer simulierten Art insgesamt realistisch ist. Dies ist hier als erfüllt anzusehen (vgl. Diskussionen im vorigen sowie folgenden Absatz).

Die Individuen detektieren Ressourcen und Geschlechtspartner auf eine Entfernung von *nestRadius* bzw. *mateRadius*. Da die tägliche Bewegungsdistanz in der Matrix größere als diese Werte annehmen kann, ist nicht auszuschließen, dass in dem *net displacement* der Organismen Habitate „überlaufen“ werden. Die maximale Bewegungsdistanz innerhalb eines Habitates ist in den meisten Fällen größer als die Detektionsradien. Dadurch ist gewährleistet, dass die Organismen prinzipiell ihr Habitat verlassen.

²Im Rahmen dieser Arbeit begnügen wir uns mit der durchschnittlichen Dispersaldistanz. Von besonderem Interesse sind die seltenen, langstreckigen Dispersalereignisse (siehe z. B. Hovestadt *et al.*, 2001; Poethke & Hovestadt, 2002).

Migrationsraten

Hanski *et al.* (1994, 1995a) berichten für *Melitaea cinxia* von weiträumigen, asynchronen lokalen Dynamiken, in denen 80 Prozent der Individuen in ihrem Heimatpatch bleiben. Kindvall (1999) gibt für *Metrioptera bicolor* einen Median der Dispersalrate von 0.016 an. Im Durchschnitt erreichen 66 Prozent der Emigranten ein neues Habitat. Ferner finden sich die Angaben einer Immigrationsrate von 2.5 Prozent sowie einer Emigrationsrate von 8–27 Prozent. Durch die Verwendung genetischer Daten schätzen Poethke *et al.* (1996a) für *P. albopunctata* einen mittleren Immigranteneinput von 3.3 Tieren pro Generation und lokaler Population. Sie finden eine Migrationswahrscheinlichkeit von 0.15. Diese Werte entsprechen den in einer weitergehenden Analyse der `truth` gemachten Beobachtungen (vgl. Tabelle 3.2), die zu durchschnittlichen Dispersalraten von 0.0053, 0.0167 und 0.041 führen.

„Negativer“ Rescue-Effekt

Die Dispersalraten in dieser Arbeit sind substanziell genug, um einen genügenden Individuenaustausch sicherzustellen. Auszuschließen sind aber zu hohe Migrationsraten, die die lokalen Populationsdynamiken synchronisieren (Shimada & Ishihama, 2000). Ab gewissen Raten können sich die Subpopulationen sogar panmiktisch verhalten (siehe Lindenmayer & Lacy, 1995b). Kindvall (1999) weist darauf hin, dass lokale Extinktionen häufig mit einer hohen Emigrationsrate verbunden sind. Migration kann die Überlebenschancen einer Population nämlich nicht nur erhöhen, sondern auch stark verringern (Hanski *et al.*, 1994; Poethke *et al.*, 1996a), was durch Simulationsergebnisse von Lindenmayer & Lacy (1995b), Lindenmayer & Lacy (1995a) sowie Palmqvist & Lundberg (1998) bestätigt wird. Die in den Simulationsläufen der `truth` beobachteten Dispersalraten liegen in Bereichen, die weit von diesem Effekt entfernt sind (s. Tabelle 3.2).

Regionale Stochastizität

Die Voruntersuchungen und Testläufe (siehe Abschnitt 2.9.2, S. 40 ff.) haben ergeben, dass synchrone Fluktuationen das Extinktionsrisiko einer Art drastisch erhöhen (vgl. Poethke *et al.*, 1996a; Kindvall, 1996b; Shimada & Ishihama, 2000).

Als Begründung für asynchrone Populationsdynamiken werden häufig Wetterbedingungen angegeben. Allerdings dürften die Wetterunterschiede in dem von uns betrachteten Landschaftsausschnitt von 8.5 km × 8.5 km eher gering sein. Auf diesem Maßstab synchronisiert das Wetter eher Populationsdynamiken und führt zu global korrelierten Extinktionen (Kindvall, 1996b).³

Nach Hanski *et al.* (1995b) sind für die räumlich korrelierten Dynamiken von *Melitaea cinxia* hauptsächlich zwei Faktoren verantwortlich: Räumlich korrelierte Wettereffekte und Parasitenbefall (siehe hierzu auch Lei & Hanski, 1997), der zu

³Synchrone Populationsdynamiken können auch angenommen werden, wenn die Dispersalrate zwischen Habitaten hoch ist.

einer hohen Mortalität der Art führen kann. Kindvall (1996b) sowie dem Metapopulationskonzept folgend haben wir in dieser Arbeit Asynchronität angenommen. Diese lässt sich beispielsweise in unserem Fall für generische Heuschrecken mit mikroklimatischen Unterschieden (z. B. Nord-/Südhänge) begründen. Insgesamt ist die Stochastizität im Modell natürlich eine Zusammenfassung diverser einzelner Einflussfaktoren, zu denen beispielsweise Räuberdruck, Sukzession und Nährstoffeintrag zählen können.

Wenn Populationen in einem Teilgebiet ausgestorben sind, werden für ihre Rekolonisation Migranten aus Gebieten mit einer asynchronen Dynamik benötigt (siehe auch Frank & Berger, 1996; Frank & Wissel, 1998). Eine steigende regionale Stochastizität erhöht die Varianz des Anteils der besetzten Habitate (Hanski *et al.*, 1996c). Es ist zu beachten, dass das Risiko der globalen Extinktion mit zunehmender Stärke der Umweltkorrelation und zunehmender Umweltvariabilität (Palmqvist & Lundberg, 1998) wächst. Wir haben die Wirkungen lokaler Katastrophen in der `truth` gerade so parametrisiert, dass solche Effekte weitgehend auszuschließen sind.

Es wäre prinzipiell interessant zu wissen, wie sich die in der `truth` simulierte unkorrelierte Umweltstochastizität auf Metapopulationsebene auswirkt – auch wenn das für diese Arbeit aufgrund der bereits getroffenen Feststellungen nicht weiter von elementarem Interesse ist. Jedenfalls schlagen Shimada & Ishihama (2000) ein Verfahren vor, mit dem die räumliche Heterogenität des aggregierten Extinktionsrisikos quantifiziert werden kann. Eine Untersuchung der zeitlichen Struktur von Umweltvariabilität findet sich in Heino (1998). Ranta *et al.* (1998) analysieren, wie lokale und globale Stochastizität sowie Dispersal das Muster der räumlichen Synchronität beeinflussen.

Subpopulationen

Eine Population kann nach Kindvall (1999) als die demographische Einheit interpretiert werden, in der die meisten Populationsprozesse und in der die meisten Interaktionen zwischen den Individuen einer Art stattfinden. Dies ist aufgrund der Struktur der `truth` in den generierten Habitaten unmittelbar gegeben. Die bereits diskutierten Aspekte wie Migration und Turnover sowie die erörterten Metapopulationsbedingungen machen außerdem deutlich, dass es sich bei den abgrenzbaren Patches um selbstständige lokale Populationen handelt.

Poethke *et al.* (1996a) haben Fangzahlen von Gottschalk (1993) an das Modell von Maynard Smith & Slatkin (1973) angepasst und eine Habitatkapazität von 78.3 ermittelt. Kindvall (1999) gibt für *Metrioptera bicolor* als Kapazität 59 Weibchen und 35 Männchen pro ha an. Für *Metrioptera roeseli* findet sich in Kindvall *et al.* (1998) eine normale Populationsdichte von 500 Individuen pro Hektar, wobei diese von 5-30 bis zu 3000 Individuen pro Hektar schwanken kann. Vergleichen wir diese Angaben mit den Werten in Abbildung 3.3, so stellen wir fest, dass die simulierten Spezies mit durchschnittlichen lokalen Populationsgrößen von 158.6, 221.7 und 217.6 durchaus in einer passenden Größenordnung für generische Heuschrecken liegen.

Die durchschnittliche lokale Populationsgröße von *Platyceis albopunctata* liegt bei Poethke *et al.* (1996a) im langjährigen Mittel etwa 50 Prozent unter der Habitatkapazität. Die entsprechenden Simulationswerte dieser Arbeit liegen für die drei generischen Arten bei 29.0, 43.9 und 48.1 Prozent, wobei als Kapazität die maximale Ressourcenanzahl zugrunde liegt. Durch die lokalen Katastrophen reduziert sich die eigentliche Anzahl verfügbarer Ressourcen, so dass sich die Werte im Mittel noch etwas besser angleichen.

Die Organismen sterben in der `truth` deterministisch nach *maxAge* Tagen. Durch die Einführung täglicher Mortalitätsraten kann die demographische Stochastizität weiter erhöht werden. Zudem sei darauf hingewiesen, dass sämtliche Modellparameter der `truth` zeitlich konstant sind, was zwar unrealistisch, aber eine konventionelle Annahme ist (Kindvall, 1999).

Habitatlandschaft

Die in dieser Arbeit erzeugten Habitatlandschaften stimmen in ihren statistischen Eigenschaften sehr gut mit dem empirischen Vorbild der Habitate von *Platyceis albopunctata* im Naturpark Haßberge überein (vgl. Tabelle 3.1). Der verwendete Landschaftsgenerator `lage` erfüllt die Voraussetzungen für eine hochfragmentierte Landschaft und ist trotz seiner einfachen Funktionsweise für unsere Zwecke vollkommen angemessen.

Es kann vorkommen, dass Habitate sehr nahe beieinander liegen, ohne dass sie sich überschneiden oder berühren. Man könnte dazu geneigt sein, solche Habitate, die etwa innerhalb der *home range size* der Art liegen, zusammenzufassen. Dies ist jedoch beispielsweise nicht in solchen Kulturlandschaften gerechtfertigt, in denen Barrieren ursprüngliche Habitate trennen. In einem solchen Fall wäre es dann aber auch wünschenswert, wenn die Modelle Migrationswiderstände oder potenzielle Leitfunktionen berücksichtigen würden.

Um zu nahe beieinander liegende Habitate von vornherein auszuschließen, wäre eine Landschaftsgenerierung nach der Methode der *buffered patches* (Hargis *et al.*, 1998) geeignet. Sie bewahrt minimale Distanzen zwischen benachbarten Patches. Wie groß sollte aber eine solche Entfernung sein? Vos *et al.* (2001) wählen als einen solchen Mindestabstand willkürlich das Anderthalbfache der *home range size*, wobei diese in den meisten Anwendungsfällen erst noch zu ermitteln ist. Akçakaya (2000) hat einen Patcherkennungsprozess entwickelt, der auf eine Habitateignungsgrenze und eine Nachbarschaftsdistanz zurückgreift. Weitere geeignete Ansätze finden sich in Palmer (1992), Adler & Nuernberger (1994) und Wiegand *et al.* (1999).

Für extinktionsnahe Populationen in kleinen Habitaten gibt Hanski (1998b) zur Sicherung der Persistenz die Anzahl von mindestens 15–20 Habitatfragmenten an, die in der Migrationreichweite der Spezies liegen sollten. Dies ist in dieser Arbeit mit durchschnittlich 99.8 Patches in einer Landschaftskonfiguration erfüllt. Vermöge der Verwendung eines Rechenclusters kann eine sehr große Landschaft simuliert werden, wie dies für individuenbasierte Modelle vergleichbarer Komplexität sonst nicht der Fall ist. Allerdings sei darauf hingewiesen, dass

gefährdete Arten, denen wohl das größte Interesse in praktischen Untersuchungen gilt, eher in Metapopulationen mit wenigen Patches leben (Holyoak, 2000; Bascompte *et al.*, 2002).

Habitatgeometrie und -anordnung

Auch wenn davon ausgegangen wird, dass in hochfragmentierten Landschaften nur die Fläche und nicht die Habitatform von Interesse ist (Hanski, 1994b, 1997), ist für Heuschrecken bekannt, dass die Landschaftskomposition deutlich das Bewegungsverhalten der Organismen beeinflusst (Kindvall, 1999). Kindvall & Petersson (2000) zeigen vermöge eines strukturierten Simulationsmodells mit demographischer Stochastizität für ein verallgemeinertes Zwei-Patch-System, dass die Patchgeometrie einen Einfluss auf die Emigrations- und Immigrationsrate hat. Wir haben die Habitate in `lage` daher nicht wie in vielen anderen Arbeiten als Kreise, sondern als variable Ellipsen erzeugt (s. Abschnitt 2.5).

Für hochfragmentierte Landschaften ist die Habitatanordnung ein wesentlicher Faktor, der sich erheblich auf die Populationsgröße auswirken kann (Flather & Bevers, 2002, siehe auch die Diskussion, welcher der beiden Faktoren Habitatmenge / -anordnung entscheidend ist). Wir haben in `lage` unterschiedliche Anzahlen von Habitaten, durchschnittlichen Flächengrößen und Varianzen eingesetzt, um verschiedene Arrangements abzubilden (Tabelle 2.5). Alternativ könnte man die *midpoint replacement method* (Flather & Bevers, 2002) verwenden, in der man den Habitatanteil sowie einen Index für die Habitatanordnung angibt.

4.1.2 Ermittelte wahre Parameterwerte

Die von der `truth` simulierten Dynamiken entsprechen dem Metapopulationskonzept und bestehen – wie wir im vorigen Abschnitt untersucht haben – auch den Vergleich mit empirischen Daten. Bevor wir im nächsten Abschnitt die Güte der Parameterschätzer der Inzidenzverfahren diskutieren, wollen wir uns nun vor allem der Validität der „wahren“ Werte widmen.

Zur Extraktion dieser Werte aus den Beobachtungsdaten der Simulationsläufe haben wir ein Verfahren eingesetzt, das auf der Maximum-Likelihood-Schätzung der Extinktions- und Kolonisationswahrscheinlichkeit jedes Patches bzw. jeder Zelle beruht. Dazu werden die An- und Abwesenheiten aus 400 Jahren verwendet. Mit der Kenntnis dieser Wahrscheinlichkeiten sowie der Dispersalzahlen zwischen den Habitaten haben wir die Modellgleichungen des Patch-Matrix- und des Rastermodells an diese Simulationsdaten gefittet. Mit diesem Ansatz ist es möglich, metapopulationsdynamische Parameter aus einem individuenbasierten Modell zu gewinnen, was nach Kenntnis des Verfassers zum ersten Mal für den Einsatz eines Inzidenzmodells geschieht.

(i) Art- und Landschaftsspezifität

Wir betrachten zunächst in den Tabellen 3.4 (Seite 56) und 3.5 (Seite 57) noch einmal die Ergebnisse der wahren Parameter. Sie sind dort nicht nur für jede Art-Landschafts-Kombination dargestellt, sondern auch zum einen art- und zum anderen landschaftsspezifisch ausgewertet.

Es wird davon ausgegangen, dass die Prozessparameter artspezifisch sind (z. B. Hanski, 1994b; Hanski *et al.*, 1996c; Wahlberg *et al.*, 1996; Hanski, 1999b). Demnach müsste es in der landschaftsspezifischen Auswertung zu deutlich größeren Standardabweichungen als in der artspezifischen Auswertung kommen. Eine solche Diskrepanz ist in den vorliegenden Ergebnissen allenfalls für den Migrationsparameter α und teilweise für den Extinktionsparameter κ zu erkennen. Vielmehr ist festzustellen, dass die landschaftsspezifischen Mittelwerte als auch die Standardabweichungen in sehr ähnlichen Bereichen wie die artspezifischen liegen.

Die extrahierten Werte legen also nahe, dass offenbar keine Artspezifität vorhanden ist und die metapopulationsdynamischen Parameter ebenso von der Spezies wie von der Landschaftskonfiguration abhängen.

Dies kann daran liegen, dass bei der Parametrisierung des Landschaftsgenerators und des individuenbasierten Modells die beiden Skalendimensionen zu unterschiedlich aufgelöst wurden. Die Modellparameter der `truth` wurden in den Voruntersuchungen (siehe Abschnitt 2.9.2) so festgelegt, dass sie einen maximalen Bereich aufspannen, in dem das Systemverhalten metapopulationsartig und persistent ist. Die Landschaftsparameter (Habitatanzahl, durchschnittliche Flächengröße und -varianz) wurden dagegen „willkürlich“ in Abständen von 15 Prozent festgelegt.

Die Unterschiede in den Landschaftskonfigurationen können daher vor allem im Vergleich zur Spannweite der abgebildeten Spezies zu gering sein, um große Streuungen in der landschaftsspezifischen Auswertung der Metapopulationsparameter zu erzeugen. Ein adäquates Vorgehen hätte erfordert, für konstant gehaltene `truth`-Modellparameter minimale Bedingungen der Landschaftsmerkmale für die Persistenz auf Metapopulationsebene bis hin zu panmiktischer Populationsstruktur zu ermitteln. Da eine solche zusätzliche Untersuchung im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich ist, wurden weiterhin die so ermittelten Daten verwendet.

Wenn die Landschaftsmerkmale erheblich stärker variiert werden, ist also eine größere Differenz im Metapopulationsverhalten zu erwarten. Dies würde zu ausgeprägteren Parameterwerten für die einzelnen, stärker separierten Landschaften mit einer geringeren Varianz führen. Zugleich ist zu erwarten, dass die Streuung der artspezifischen Werte zunimmt.

Wir gehen in dieser Arbeit weiterhin von der theoriekonformen Annahme aus, dass die Metapopulationsparameter im Wesentlichen artspezifisch sind. In künft-

tigen Untersuchungen sollte aber analysiert werden, wie die Struktur des Habitatnetzwerks das Metapopulationsverhalten beeinflusst. Zum Beispiel sind in sehr dichten Netzwerken kürzere Dispersaldistanzen als in Landschaften mit vielen Patches zu erwarten, da die Individuen auf ihrem Dispersionsweg mit einer höheren Wahrscheinlichkeit zu einem Zielpatch gelangen. Die auf diese Weise veränderten mittleren Dispersaldistanzen sollten dann zu unterschiedlichen Migrationsparametern führen.

(ii) Validität der wahren Werte

Haben die aus den Simulationsläufen extrahierten Werte überhaupt die Bezeichnung „wahr“ verdient? Als Antwort auf diese Frage wollen wir hier die Validität der ermittelten Parameterwerte überprüfen. Wir werden dazu im Folgenden versuchen, jeden Metapopulationsparameter hinsichtlich seiner biologischen Bedeutung zu interpretieren, und erörtern, ob die Werte in sinnvollen Bereichen liegen.

Migrationsparameter

Werten wir den von Poethke *et al.* (1996a) angegebenen Zusammenhang von $R = 2/\alpha$ aus, so ergeben sich für die mittleren Wanderdistanzen R die in Tabelle 4.1 dargestellten Werte. Zum Vergleich sind ebenfalls die in der `truth` aufgezzeichneten („Simulation“) sowie die sich aus der Patch-Matrix-Modellvorstellung ergebenden („Modell“) artspezifischen Dispersaldistanzen aufgeführt.

Tabelle 4.1: Mittlere Wanderdistanzen der Arten, die sich aus der Simulation (Entfernung zwischen dem Ort der Befruchtung und der Eiablage), der Modellvorstellung (Entfernung der Patchmittelpunkte) und aus den „wahren“ Werten des Migrationsparameters α gemäß $R = 2/\alpha$ ergeben. Die durchschnittlichen Dispersaldistanzen für die Simulation und das Modell ergeben sich aus einer artspezifischen Auswertung von Tabelle 3.2. Alle Werte sind gerundet und in der Einheit m angegeben.

Art	Simulation	Modell	$R = 2/\alpha$
1	196	293	254
2	362	416	350
3	552	581	454

Es zeigt sich, dass die aus den wahren Parametern berechneten Dispersalstrecken für die Spezies 2 und 3 kleinere Werte annehmen. Für Spezies 1 liegt die berechnete mittlere Wanderdistanz zwischen dem Simulations- und dem Modellwert. Insgesamt ergeben die berechneten mittleren Wanderstrecken eine gute Näherung der beobachteten Werte.

Die rasterbasierten Migrationsparameter der Arten 1 (2, 3) führen zu mittleren Wanderdistanzen von 71 m (78 m, 98 m), die damit unterhalb der Gridgröße von 100 m liegen. Da bei einem 100 m-Raster sehr viele Eiablagen innerhalb eines Patches als Dispersal gewertet werden, wird hier der Ausbreitungsparameter

entsprechend verzerrt. Im Sinne der Modellvorstellung sind die Werte von ρ aber durchaus konsistent.

Kolonisationsparameter

Die Kolonisationsparameter y' betragen im Patch-Matrix-Modell 0.13, 0.21 und 0.15 (in der Reihenfolge der Nummerierung der Spezies). Sie stellen ebenso wie die Kolonisationsparameter μ im Rastermodell (mit den Werten 0.08, 0.1 und 0.1) ein Maß für die mittlere Immigrantenzahl dar, die zu einer Kolonisationswahrscheinlichkeit von 0.5 führt (siehe Gleichungen (2.4) und (2.22)).

Unter der Berücksichtigung, dass wir in den Simulationsläufen der `truth` nur die reproduktiven Dispersalereignisse (und von denen für jedes Weibchen nur das erste) erfassen, liegen die beim Fitten verwendeten Immigrantenzahlen um ein Vielfaches unter den eigentlich zu erwartenden Migrationszahlen, zu denen zusätzlich auch Individuen zählen, die sich nicht erfolgreich reproduzieren.

Legen wir eine Reihe von entsprechenden Faktoren zugrunde (beispielsweise 10 für die Anzahl der Eier, 2 für die Nichtberücksichtigung dispergierender Männchen und jeweils 5 für nicht reproduktive Migranten und solche Weibchen, die erst im Zielpatch befruchtet werden), die wir mit den Kolonisationsparametern multiplizieren, resultieren für Besiedlungswahrscheinlichkeiten von 0.5 mittlere Immigrantenzahlen in einer Höhe von 40 bis 105. Im Vergleich zu den Durchschnittsgrößen lokaler Populationen (Abbildung 3.3) sind das rund 15 bis hin zu maximal 87.5 Prozent im Extremfall. In diesem Bereich sollte daher die Besiedlung eines Patches oder einer Habitatzelle ohne Probleme möglich sein.

Wir halten fest, dass die „wahren“ Werte der Kolonisationsparameter aufgrund der verzerrten Migrantenzahlen, die beim Fitten eingesetzt werden, eigentlich zu niedrig sind und größer sein müssten.

Extinktionsparameter

Nach Hanski (1992) erlaubt die Kenntnis des Parameters x im Patch-Matrix-Modell die Beurteilung, welche Rolle demographische bzw. Umweltstochastizitäten im Extinktionsprozess spielen. Demnach überwiegt für $x > 1$ die demographische Stochastizität und für $x < 1$ die Umweltstochastizität. Da alle Spezies von demographischen Fluktuationen beeinflusst werden, leitet Hanski (1992, 1994b) aus dem Wert von x ab, wie sensitiv die Art auf Umweltschwankungen reagiert.

Die Spezies 2 und 3, die deutlich höhere mittlere Dispersaldistanzen zurücklegen, können durch Migration und damit verbundene Rekolonisationen besser auf Umweltschwankungen reagieren. Dies wird mit entsprechenden durchschnittlichen wahren Werten von 1.15 bzw. 1.17 bestätigt. Spezies 1 ist nicht so mobil wie die beiden anderen Arten. Der durchschnittliche Wert von x liegt bei 1.06, was den von Hanski (1992) angegebenen Zusammenhang unterstützt.

Aus Tabelle 3.1 ist die durchschnittliche minimale Patchgröße von 0.2 ha bekannt. Wenn wir davon ausgehen, dass diese in einer akzeptablen Näherung

auch der kritischen Flächengröße A_0 entspricht, können wir aus der Beziehung $e_0 = A_0^x$ (siehe Gleichung (2.14)) den Extinktionsparameter e_0 berechnen und haben auf diese Weise eine Vergleichsmöglichkeit mit den gefitteten wahren Werten aus Tabelle 3.4. Den artspezifischen wahren Werten 0.1, 0.12 und 0.11 stehen dann die berechneten Näherungen 0.18, 0.16 und 0.15 gegenüber.

Die artspezifischen Extinktionsparameter κ im Rastermodell mit Werten von 20.79, 2.14 und 1.45 führen bei einer voll geeigneten Habitatzelle mit Kapazität $K_i = 1$ zu Extinktionswahrscheinlichkeiten $E_i = e^{-\kappa K_i}$ von $9.4 \cdot 10^{-10}$, 0.12 und 0.24. Das Aussterberisiko von Spezies 1 ist in einem voll geeigneten Habitat also überaus gering, wohingegen für die Spezies 2 und 3 eine substantielle Extinktionsgefahr besteht (negativer Rescue-Effekt).

Zusammenfassung

Die wahren Werte liegen allesamt in biologisch sinnvollen Wertebereichen und sind konsistent mit den zugrunde liegenden Interpretationen. Allerdings dürften die eigentlich wahren Kolonisationsparameter deutlich größer sein, da sich y' und μ auf alle Immigranten und nicht nur auf die ersten erfolgreichen, reproduktiven Dispersalereignisse beziehen.

Die Varianzen der extrahierten wahren Werte von α , x , y' und ρ sind recht gering (vgl. Tabelle 3.4 und 3.5). Dies spricht dafür, dass die wahren Werte präzise bestimmt werden können. Die Standardabweichungen von μ und κ nehmen dagegen erhebliche Werte an. Gleiches gilt für e_0 im Fall von Spezies 1.

(iii) Auswirkungen auf die Kolonisations- und Extinktionskurven

Wenn wir die Kolonisations- sowie die Extinktionswahrscheinlichkeiten eines einzelnen Habitates nach den Modellgleichungen der Inzidenzverfahren berechnen (Gleichungen (2.4) und (2.3) bzw. (2.22) und (2.16)) und die wahren Werte zugrunde legen, ergeben sich für die drei Arten die in Abbildung 4.2 gezeigten Zusammenhänge.

Die extrahierten Prozessparameter erfüllen im Kontext der hier vorliegenden Landschaftsstruktur (Habitatdistanzen, Konnektivitäten und Patchgrößen sowie Kapazitäten) die Anforderungen, die an das biologische Modell gestellt werden, da sie zu offensichtlich „vernünftigen“ Kolonisations- und Extinktionsfunktionen führen.

Das gilt auch für den Extinktionsparameter κ von Spezies 1, der im Vergleich zu den absoluten Werten der beiden anderen Spezies deutlich größer ist (siehe Tabelle 3.4). Die Extinktionswahrscheinlichkeiten im Rastermodell (Plot unten rechts) unterscheiden sich für die drei Arten teilweise sehr deutlich. Dagegen ist sehr auffallend, dass sich die Funktionen für die Kolonisationswahrscheinlichkeit im Rastermodell (oben rechts) als auch für die Extinktionswahrscheinlichkeit im Patch-Matrix-Modell (unten links) kaum zwischen den Arten unterscheiden.

Es ist allerdings zu beachten, dass in den Inzidenzverfahren die Inzidenzprognosen iteriert werden, wobei in jedem Schritt aufgrund der sich ändernden Besetzungsgrade die Konnektivitäten variieren. In die Konnektivität geht auch die zugrunde liegende Landschaftsstruktur ein, die sich je nach Habitatkonfiguration auf das Metapopulationsverhalten auswirkt.

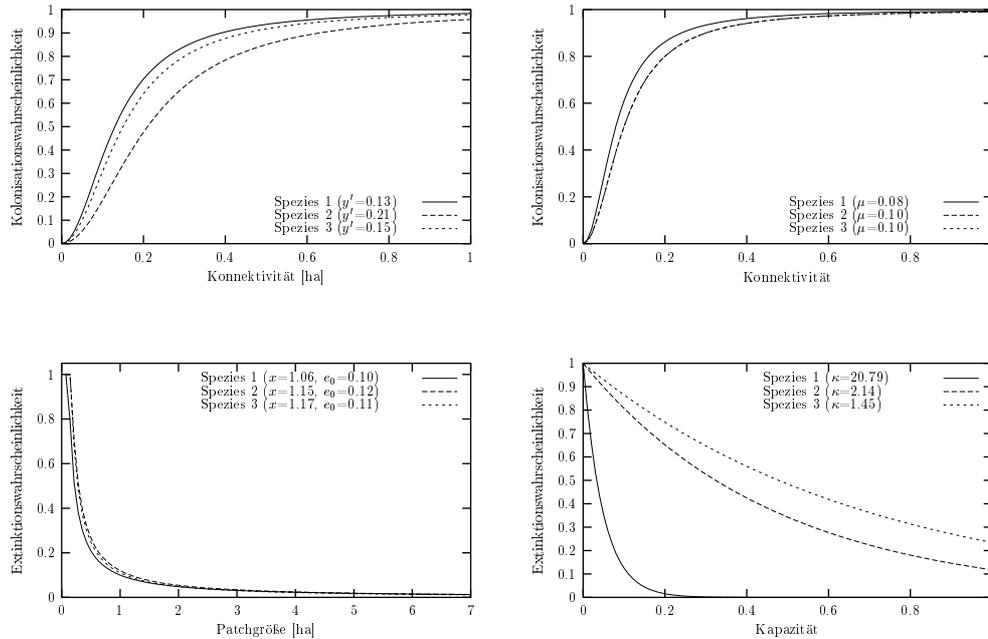


Abbildung 4.2: Funktionen der Kolonisationswahrscheinlichkeit (oben) sowie der Extinktionswahrscheinlichkeit (unten) der Spezies 1, 2 und 3 im Patch-Matrix-Modell (links) und im Rastermodell (rechts) mit den aus der Metapopulationsanalyse extrahierten „wahren“ Parameterwerten (artspezifisch, gemittelt über alle Replikate und Landschaften, vgl. Tabellen 3.4 und 3.5). Die Skala der Konnektivität im Patch-Matrix-Modell (oben links) wurde analog zum Rastermodell gewählt. Man beachte, dass die rasterbasierte Konnektivität dimensionslos ist, da in die Berechnung der mittleren Immigrantenzahlen anstelle der Flächengröße wie im Patch-Matrix-Modell die Kapazitäten der benachbarten Zellen eingehen.

Man beachte, dass die Migrationsparameter α und ρ über die mittleren Immigrantenzahlen implizit in die Kolonisationswahrscheinlichkeit eingehen. Wir haben die `truth` so parametrisiert, dass wir vor allem individuelle Migrationseigenschaften variieren (`patchDist`, `matrixDist`, `patchTurn`, `matrixTurn`). Dies führt in gleichen Landschaften zu unterschiedlichen Konnektivitäten, so dass sich das Kolonisationsvermögen der Arten deutlicher unterscheiden dürfte als es in Abbildung 4.2 zum Ausdruck kommt.

Das Aussterberisiko in einem Patch gleicher Flächengröße ist für alle Spezies nahezu gleich (Plot unten links). Dies legt nahe, dass die Arten gegenüber demographischer Stochastizität ähnlich sensitiv sind. In der Parametrisierung der Simulationsläufe sollten Differenzen im Reproduktionsvermögen durch unterschiedliche `mateRadius` (4 m, 5 m, 6 m) und `nestRadius` (8 m, 8 m, 10 m) abgebildet werden. Wünschenswert wäre eine stärkere Unterscheidung dieser

Werte. Allerdings ist dies aufgrund des starken Einflusses, den diese Modellparameter auf die Laufzeit des Simulationsmodells haben, nicht möglich gewesen.

Die Patchgröße ist ja ein Surrogat für die Kapazität eines Habitates. Im Rastermodell wird die Kapazität einer Zelle praktisch durch die An- und Abwesenheiten bestimmt (s. Gleichung (2.20)). Im Unterschied zum Patch-Matrix-Modell spielt hier also kein Landschaftsmerkmal eine Rolle. Auswirkung hat vielmehr das Vermögen einer Art, in einer Zelle präsent zu sein und so die Kapazität zu erhöhen, was eigentlich mit dem Dispersions- und Kolonisationsvermögen korrespondiert. Beispielsweise ist es für Spezies 1 schwieriger, in einer Zelle derselben Landschaftskonfiguration die gleiche Kapazität wie Spezies 3 zu erreichen. Dies bedeutet, dass sich das Aussterberisiko der drei Arten unter „normierten“ Bedingungen annähern dürfte.

4.2 Geschätzte Parameter

Im vorigen Abschnitt haben wir die Validität der „wahren“ Parameterwerte konstatiert. Wir stellen hier zunächst die einfache Überlegung an, dass auch die Schätzer der Metapopulationsparameter valide sind, wenn sie nicht allzu stark von den wahren Werten abweichen und der Betrag des relativen Fehlers gering ist.

Was aber bedeutet „gering“? Wir haben uns bislang zu keiner solchen Definition entschlossen, die aus folgenden Gründen auch nicht sinnvoll erscheint: Zum einen sind die Wertebereiche für ein biologisch sinnvolles Metapopulationsverhalten recht mächtig (vgl. Abschnitt 4.1.2), weshalb die extrahierten Werte von den Schätzern daher nicht exakt getroffen werden müssen. Im Allgemeinen können wir durchaus davon ausgehen, dass es genügt, wenn sie in der Nähe liegen. Zum anderen ist eine sinnvolle Quantifizierung nicht auf dieser Ebene möglich. Vielmehr müsste betrachtet werden, wie sich die Variation eines Parameters in den Inzidenzmodellen auf der Ebene der prognostizierten Inzidenzen, also im Prognoseschritt der Inzidenzverfahren auswirkt (siehe hierzu auch Kapitel 6). Jedenfalls kann es dabei durch die Iteration der Habitatbesetzungen und Konnektivitäten sowie durch Wechselwirkungen der Prozessparameter zu verstärkenden oder sich möglicherweise sogar auslöschenden Effekten kommen. Wie wir im weiteren Verlauf dieses Kapitels sehen werden, kommen außerdem noch weitere Aspekte hinzu, die automatisch Abweichungen bewirken.

4.2.1 Genauigkeit der Schätzwerte

Wir haben festgestellt, dass die Schätzwerte der Prozessparameter teilweise im Mittel ein Vielfaches der „wahren“ Parameterwerte betragen (siehe Tabelle 3.6, dreidimensionale Schätzungen mit zwei- und fünfjährigen Snapshotdaten). Die Diskussion über die Geringfügigkeit der Abweichungen ist hier obsolet.

Allerdings haben wir den Umfang der Parameterabschätzung durch die Inzidenzmodelle und die Voraussetzungen so eingrenzen können (vorgegebene Migrationsparameter und fünf Snapshotdatensätze), dass die extremen Abweichungen der Schätzer von den wahren Werten verschwinden und sich in sehr moderaten Bereichen bewegen.

Sind dieses Vorgehen und ein Vergleich der dadurch erzielten Resultate überhaupt legitim? Die einzelnen Schritte sind jedenfalls wohlbegründet. Die Vorgabe der Migrationsparameter ist in konkreten Anwendungen alles andere als unüblich (Hanski, 1994b; Hanski *et al.*, 1996c; Moilanen *et al.*, 1998; Wahlberg *et al.*, 1996; ter Braak *et al.*, 1998; Hanski, 1999b; Hokit *et al.*, 2001). Die Erhöhung der Datengrundlage von zwei- auf fünfjährige Beobachtungen ist ein nahe liegendes Mittel, um die Schätzqualität zu verbessern.

In den Tabellen 3.6, 3.7 und 3.8 finden sich die jeweiligen relativen Fehler, wenn das Schätzverfahren von drei auf zwei Dimensionen reduziert und der Untersuchungsumfang separat betrachtet wird. Ein Vergleich dieser Werte zeigt, dass die Tendenzen der Über- bzw. Unterschätzungen in allen Fällen erhalten bleibt. Hinzu kommt, dass sich die Rangfolge der Abweichungen innerhalb der Arten nur in ganz wenigen Ausnahmen – und das bei den Parametern mit überaus extremen Abweichungen – ändert. Wenn der Betrag des relativen Fehlers einer Spezies im Vergleich zu einer anderen Spezies kleiner oder größer ist, ändert sich an dieser Beziehung auch dann nichts, wenn wir ein zweidimensionales Schätzverfahren anwenden oder einen unterschiedlichen Datenumfang benutzen. Das von uns gewählte Vorgehen ist also nicht nur gut begründet, sondern auch in sich konkludent, so dass nichts dagegen spricht, die Ergebnisse der einzelnen Schritte zu vergleichen.

Residuen der Kolonisations- und Extinktionskurven

Wir gehen nun der Frage nach, wie sich die so erreichte Reduktion der relativen Fehler auf die Extinktions- und Kolonisationskurven auswirkt. Dazu berechnen wir für jede Art die funktionellen Zusammenhänge der Kolonisations- sowie der Extinktionswahrscheinlichkeit zum einen für die wahren und zum anderen für die geschätzten Werte.⁴ Subtrahieren wir diese Wahrscheinlichkeiten voneinander, können wir die Residuen $C_i(\text{wahre Parameter}) - C_i(\text{geschätzte Parameter})$ bzw. $E_i(\text{wahre Parameter}) - E_i(\text{geschätzte Parameter})$ über die Konnektivitäten und Habitatkapazitäten auftragen. Wir haben dies in Abbildung 4.3 für die dreidimensionalen Schätzwerte getan, die zu gleichen Teilen auf zwei- und fünfjährigen Snapshotdaten basieren.

Man beachte, dass auf der Abszisse des oberen rechten Plots Grid-Konnektivitäten in einem Intervall bis zu 100 aufgetragen sind. Hier kommt es also über Größenordnungen zu extremen Abweichungen in der Kolonisationswahrscheinlichkeit. Im Patch-Matrix-Modell (oben links) sind die Differenzen

⁴Wir verwenden dabei die artspezifischen wahren Parameter, gemittelt über alle Replikate und Landschaftskonfigurationen, sowie die artspezifischen geschätzten Parameter, gemittelt über alle Replikate, Landschaftskonfigurationen und Snapshotkombinationen.

der Besiedlungswahrscheinlichkeiten ebenfalls über einem mittleren bis hohen Wertebereich der Konnektivitäten gravierend.

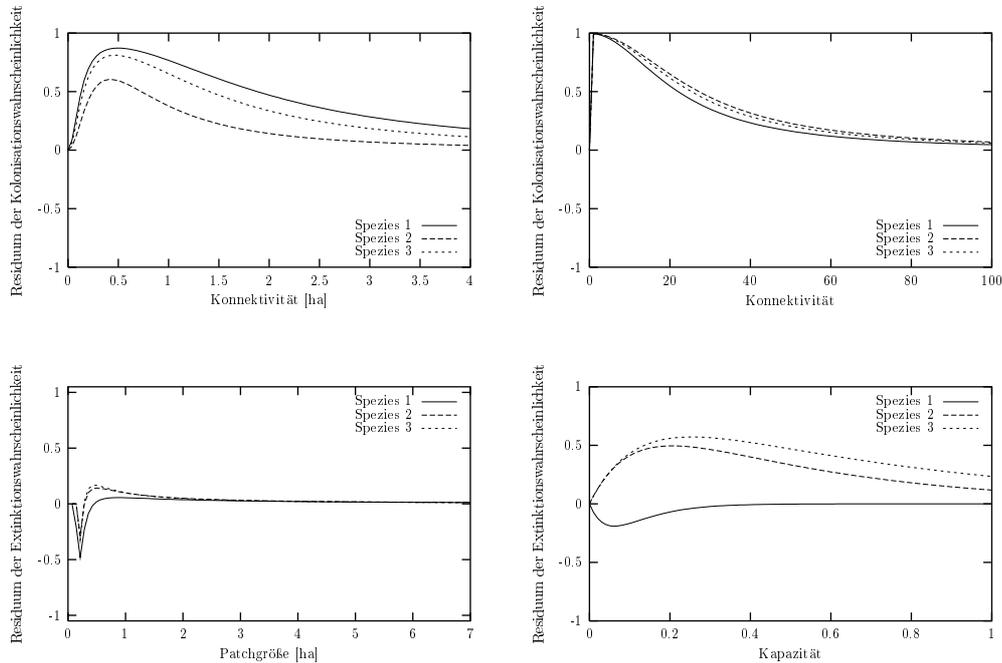


Abbildung 4.3: Residuen der Kolonisationswahrscheinlichkeit (oben) sowie der Extinktionswahrscheinlichkeit (unten) der Spezies 1, 2 und 3 im Patch-Matrix-Modell (links) und im Rastermodell (rechts), die sich aus den Funktionen für die wahren sowie für die geschätzten (3D) Parameterwerte ergeben (jeweils artspezifisch, gemittelt über alle Replikate, Landschaften und ggf. Snapshotkombinationen). In den Inzidenzmodellen wurden Snapshotdaten verwendet, die zu gleichen Teilen aus zwei- und fünfjährigen Untersuchungen stammen. Man beachte die im Vergleich zu Abbildung 4.2 veränderten Konnektivitätsskalen. Weitere Erklärungen im Text.

Im Bereich der kritischen Patchgröße A_0 liegt die geschätzte Extinktionswahrscheinlichkeit erheblich über dem wahren Wert (unten links). Dies dürfte an der Minimum-Konstruktion in der Patch-Aussterbewahrscheinlichkeit liegen (siehe Gleichung (2.3)). Die Residuen verschwinden aber dann über einem weiten Bereich der Flächengrößen. Die zweiparametrische Extinktionswahrscheinlichkeit des Patch-Matrix-Modells führt hier zu deutlich besseren Schätzungen als das Rasterdatenmodell, das für große Bereiche von Zellkapazitäten Residuen von bis zu 0.5 aufweist (unten rechts).

Die Residuen haben wir analog auch für die wahren Werte aus einem zweidimensionalen Schätzverfahren mit Snapshotdaten aus einem Umfang von fünf Beobachtungsjahren berechnet. Sie sind in Abbildung 4.4 dargestellt, die zum besseren Vergleich die gleichen Skalen verwendet. Die extremen Differenzen in der rasterbasierten Kolonisationswahrscheinlichkeit (oben rechts) verschwinden und sind nur noch minimal.

Die Patch-Matrix-Kolonisationsresiduen (oben links) verringern sich ebenfalls erheblich. Sie treten nur noch in einem mittleren Konnektivitätsbereich auf und

sind dort auch deutlich abgeschwächt. Dennoch erreicht Spezies 3 Residuen von bis zu 0.5 in der Spitze.

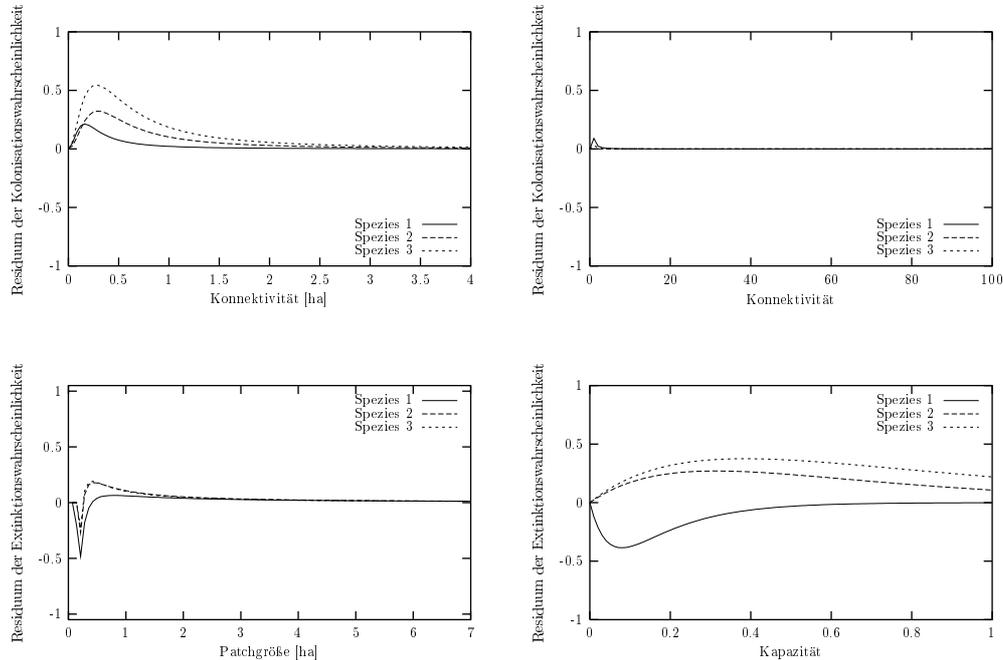


Abbildung 4.4: Residuen der Kolonisationswahrscheinlichkeit (oben) sowie der Extinktionswahrscheinlichkeit (unten) wie in Abbildung 4.3. Die geschätzten Metapopulationsparameter stammen diesmal aber aus einem 2D-Verfahren mit vorgegebenem Migrationsparameter unter Verwendung von fünf Snapshotdatensätzen.

Das Aussterberisiko eines Patches (unten links) bleibt nahezu unverändert. Im Rasterdatenmodell flachen die Extinktionskurven für die Spezies 2 und 3 dagegen deutlich ab.

Diese im Vergleich zu Abbildung 4.3 festgestellten Veränderungen entsprechen den zentralen Reduktionen der extremen Abweicher (Kolonisationsparameter μ und y' sowie der rasterbasierte Extinktionsparameter κ im Fall der Arten 2 und 3).

4.2.2 Präzision der Schätzwerte

In der allgemeinen dreidimensionalen Parameterabschätzung durch die Inzidenzverfahren liegen die Variationskoeffizienten von fünf der sieben untersuchten Metapopulationsparameter in niedrigen Bereichen (siehe Tabelle 3.6). Im zweidimensionalen Schätzverfahren sowie durch die fünf- statt zweijährige Erhebung von Snapshotdaten verringern sich nicht nur die relativen Fehler der Schätzer der Inzidenzverfahren, sondern auch ihre Varianzen. Die Variationskoeffizienten aller Prozessparameter nehmen erkennbar kleinere Werte an (vgl. Tabellen 3.7 und 3.8).

Die Metapopulationsparameter werden also nicht nur relativ exakt, sondern auch mit einer geringen Streuung geschätzt. Wenn es gelänge, eine Beziehung zwischen den Schätzern und wahren Werten herzuleiten, könnte man auch systematisch ungenaue Ergebnisse aus den Inzidenzabschätzungen verwenden und aus diesen die wahren Werte zurückrechnen.

Wie präzise die Inzidenzverfahren die Prozessparameter im Vergleich zur Extraktion der wahren Werte abschätzen, wird in Abbildung 3.7 deutlich. Mit Ausnahme des Kolonisationsparameters μ fallen die Varianzen gegenüber denen der wahren Werte kaum ins Gewicht.

Datengrundlage

Aufgrund folgender Überlegungen wäre eigentlich eine größere Streuung der Parameterschätzer zu erwarten: Da in der Metapopulationsdynamik immer wieder einzelne Subpopulationen aussterben oder Habitatpatches wiederbesiedelt werden, gibt es Phasen, in denen der Anteil der besetzten Habitate mal höher und mal niedriger ist. Die Snapshotdaten werden in dieser Arbeit wie in realistischen Projekten innerhalb eines kurzen Zeitraums erhoben, der damit in solche Phasen fallen kann. Wenn die Inzidenzprognosen des Patch-Matrix- und des Rasterdatenmodells an die beobachteten Besetzungsgrade gefittet werden, stellen letztere je nach Zeitpunkt der Datenerhebung unterschiedlich geeignete Surrogate für den mittleren Gleichgewichtszustand der Metapopulation dar. Eine exakte Übereinstimmung mit den wahren Werten – was sowohl die Metapopulationsparameter als auch die Inzidenzprognosen betrifft – ist daher nicht zu erwarten, so dass wir stets von einer gewissen Schätzungenauigkeit ausgehen müssen ("The parameter estimates are to some extent affected by the particular point at which the snapshot is taken", Hanski *et al.*, 1996c, S. 581). Dies gilt um so mehr, da zweijährige Beobachtungszeiträume zu deutlich variableren Schätzergebnissen führen sollten als fünf Jahre (siehe hierzu auch Hanski *et al.*, 1996c; Lange, 1998; Moilanen, 2000).

Die Snapshotdatensätze im Umfang von zwei oder fünf Jahren werden in dieser Arbeit in jeweils fünf verschiedenen Zeiträumen erhoben. In jedem dieser Zeitintervalle können nun unterschiedliche mittlere Besetzungsgrade auftreten, die in verschiedenen Schätzern der Prozessparameter resultieren. Hierdurch entsteht allein durch die Wahl des Zeitraumes eine Streuung in den Schätzwerten.

Optimierungsverfahren

Dass dies offensichtlich nur in einem sehr abgeschwächten Umfang geschieht, kann zum einen daran liegen, dass in den Datensätzen einfach nicht mehr Informationen für die Fitverfahren in den Inzidenzmodellen vorhanden sind. Als Ergebnisse resultieren daher sehr homogene Parameterschätzer.

Zum anderen ist es möglich, dass das Auflösungsvermögen der Fitverfahren begrenzt ist, und sie daher keine besonders heterogenen Ergebnisse liefern. Wir haben in dieser Arbeit als Optimierungsverfahren Simulated Annealing eingesetzt. Im Parameterraum kann es über weite Bereiche lokale Optima geben,

in die sich (selbst oder gerade) Simulated Annealing „verfängt“ bzw. „strebt“. Eine umfassendere Untersuchung sollte überprüfen, ob die hier vorliegenden Ergebnisse auch für andere Methoden robust sind und ob diese vielleicht ein feineres Auflösungsvermögen erreichen. Neben den bereits angewandten Verfahren (Quasi-Newton-Methode (Hanski, 1994b), Amoeba/Simplex-Downhill-Verfahren (Appelt & Poethke, 1997), siehe auch Lange (1998)) bieten sich Genetische Algorithmen (siehe Goldberg, 1989; Beasley *et al.*, 1993) an.

Während Simulated Annealing nur einen Suchpunkt im Parameterraum behandelt, akkumulieren Genetische Algorithmen dagegen Informationen in einer ganzen Population von Lösungen. Simulated Annealing ist daher ein „gedächtnisloser“ Prozess, was die Wahrscheinlichkeit erhöht, doch ein einzelnes Optimum zu erhalten (Moilanen, 2001). Alle diese Verfahren sind einfach zu implementieren oder in Programmierbibliotheken vorhanden und gut dokumentiert, wodurch sie für den Einsatz gerade in automatisierten Modellläufen geeignet sind. Aufwändigere Untersuchungen sollten auch die von Moilanen (1999, 2000) entwickelten Verfahren anwenden.

4.2.3 Mögliche Erklärungen der Abweichungen

Zu den erheblichsten Abweichungen der Schätzwerte von den wahren Werten kommt es im Rasterdatenmodell. Der Kolonisationsparameter μ wird für alle Arten um Größenordnungen überschätzt. Zusätzlich sind für die Spezies 2 und 3 die Differenzen des Extinktionsparameters κ substantiell. Im Patch-Matrix-Modell kommt es beim Kolonisationsparameter y' – speziell im Fall von Spezies 1 – zu einem deutlich erhöhten relativen Fehler.

In diesem Abschnitt wollen wir erörtern, woran die eben beschriebenen Abweichungen liegen können, und uns mit den Unterschieden zwischen den beiden Inzidenzmodellen beschäftigen. Außerdem wollen wir uns mit der Frage beschäftigen, warum es im Patch-Matrix-Modell ausreicht, eine zweidimensionale Schätzung durchzuführen, um die eklatanten Divergenzen zu eliminieren, wohingegen im rasterbasierten Modell umfangreichere Datensätze notwendig sind (vgl. Abschnitt 3.4).

Kolonisationsparameter

Es ist auffällig, dass in beiden Modellen die Schätzer der jeweiligen Kolonisationsparameter (y' und μ) zu Problemen führen. Zur Extraktion der wahren Werte haben wir in dieser Arbeit Daten aus erfolgreichen, reproduktiven Dispersaler-eignissen verwendet. Wie wir bereits in Abschnitt 4.1.2 diskutiert haben, liegt die eigentliche Anzahl an Immigranten, zu denen in den Inzidenzmodellen auch sich nicht reproduzierende Organismen gehören, um ein Vielfaches höher und wird unter Umständen erheblich verzerrt.

Die Tendenz der Überschätzung der Kolonisationsparameter durch die beiden Inzidenzverfahren ist daher richtig. Die Schätzungenauigkeiten erscheinen vor diesem Hintergrund in einem neuen Licht, da sich die Kolonisationsparame-

ter y' und μ der Inzidenzmodelle eigentlich auf „allgemeine“ Immigrantenzahlen beziehen. Die wahren Parameterwerte stammen dagegen von speziellen Immigrantenzahlen ab, so dass eigentlich keine genaue Vergleichsbasis vorliegt.

Wenn wir also davon ausgehen, dass die Inzidenzmodelle die Kolonisationsparameter richtigerweise deutlich überschätzen, stellt sich jedoch die Frage, warum sich diese Abweichungen für mehrjährige Daten und zweidimensionale Schätzungen reduzieren. Dies kann an Effekten des Patch-Matrix- und des Rasterdatenmodells liegen, die wir im Folgenden diskutieren werden.

Zellkapazitäten

Warum kommt es im Rasterdatenmodell zu so erheblichen Verbesserungen der Schätzer, wenn wir anstelle von zwei fünf Snapshotdatensätze verwenden? Wir betrachten dazu, wie die Kapazität einer Zelle berechnet wird. In zweijährigen Untersuchungen können Besetzungsgrade von 0.0, 0.5 und 1.0 auftreten. Da wir bei der Berechnung der Zellkapazität nach Gleichung (2.20) eine minimale Kapazität $K_{min} > 0$ zugrunde legen, die in diesem Fall 0.5 beträgt, werden die unterschiedlichen Habitatqualitäten einer Zelle nur sehr schlecht abgebildet: Die Kapazitäten betragen nur noch 0.5 oder 1.0, selbst wenn in einer Zelle überhaupt kein Nachweis erfolgt ist.

Im Fall einer fünfjährigen Datenerhebung ist $K_{min} = 0.2$, was zu realistischeren Kapazitäten schlechterer Habitatzellen führt. Außerdem sind die Kapazitätsgrade aufgrund der feineren Diskretisierung differenzierter als in zweijährigen Untersuchungen.

Größe der Abweichungen und ihre Reduktion

Mit den Überlegungen der beiden vorherigen Abschnitte haben wir Erklärungen für die substanziellen Abweichungen der Parameterschätzer von den wahren Werten gefunden.

In den Ungenauigkeiten der Parameterschätzer treten außerdem häufig Unterschiede zwischen den Werten für die Spezies 1 auf der einen und für die Spezies 2 sowie 3 auf der anderen Seite auf (zum Beispiel für κ und y'). Wie wir in Abschnitt 4.1.1 festgestellt haben, kann dies daran liegen, dass Spezies 1 noch nicht ihren Extinktions-Kolonisations-Gleichgewichtszustand erreicht hat.

Wir wollen nun noch der Frage nachgehen, warum die Beträge der relativen Fehler im Rasterdatenmodell so enorm groß werden. Dies kann natürlich auf das wechselseitige Zusammenwirken des überschätzten Kolonisationsparameters mit dem nur schwer schätzbaren Extinktionsparameter zurückzuführen sein. Zusätzlich mag dies an der besonderen Geometrie des Rasterdatenmodells und an der gewählten Rastergröße liegen, was wir im nächsten Abschnitt näher diskutieren werden.

Doch zunächst beschäftigen wir uns noch mit den Schätzern des Patch-Matrix-Modells, die insgesamt niedrigere Abweichungen als die Resultate aus dem rasterbasierten Ansatz aufweisen. Wie wir in den vorherigen Abschnitten diskutiert

haben, ist davon auszugehen, dass die Patch-Matrix-Struktur wesentlich besser geeignet ist, die Metapopulationsdynamik abzubilden.

Das liegt natürlich auch daran, dass die zugrunde liegende Metapopulation eine sehr ähnliche Struktur aufweist – wenngleich die Habitats die Form einer Ellipse und nicht eines Kreises haben. Bei kontinuierlichen Landschaften (siehe auch Ausblick in Kapitel 6) ist möglicherweise der rasterbasierte Ansatz besser geeignet.

Ferner ist festzustellen, dass die Schätzqualität nicht durch umfangreichere Snapshotdatensätze nennenswert verbessert wird (vgl. Tabellen 3.7 und 3.8). Tritt in den Snapshotdaten ein Besetzungsgrad von 0.0 auf, so wird dieser auch in der Parameterabschätzung verwendet, so dass hier im Gegensatz zum Rasterdatenmodell bei zwei Datensätzen drei (0.0, 0.5 und 1.0) statt zwei (0.5 und 1.0) Informationen zur Verfügung stehen.

Verbesserungen in der Treffgenauigkeit des Patch-Matrix-Modells können dagegen durch die Vorgabe des wahren Migrationsparameters erzielt werden. Dieses gilt natürlich auch für den rasterbasierten Ansatz, da die Reduktion des Parametersuchraums im Optimierungsverfahren um eine Dimension zu erwartungsgemäß besseren Ergebnissen führt.

Im Patch-Matrix-Modell wird das Aussterberisiko einer Subpopulation vor allem im Bereich der kritischen Patchgröße überschätzt (vgl. Abbildungen 4.3 und 4.4, unten links), was an der Minimum-Konstruktion in der Extinktionswahrscheinlichkeit nach Gleichung (2.3) liegen dürfte.

Wir separieren den zusammengefassten Parameter $e' = e_0 y'^2$ mit Hilfe der kritischen Patchgröße A_0 . Der Wert von A_0 beeinflusst nach Hanski *et al.* (1996c) die Extinktions- und Kolonisationsraten, aber nicht die prognostizierten Inzidenzen J_i bzw. den Anteil der besetzten Habitats. Geht man davon aus, dass die kritische Habitatgröße zunächst ganz einfach eine weitere Ungenauigkeitsquelle in der Parameterschätzung darstellt, so bleibt festzuhalten, dass dies im rasterbasierten Ansatz, der ohne diese Zusatzinformation arbeitet, offensichtlich nicht der Fall ist.

Es sei darauf hingewiesen, dass der Parameter $e' = e_0 y'^2$ auch vermöge der beobachteten Turnoverereignisse separiert werden kann (Hanski, 1994b).⁵ Bei kurzen Beobachtungszeiträumen stehen allerdings nur sehr wenige (und bei einjährigen Untersuchungen keine) Daten zur Verfügung, weshalb wir den hier gewählten Weg über die kritische Patchgröße empfehlen. Als kritische Habitatgröße erhalten wir in unseren Untersuchungen durchgängig $A_0 = 0.2$ ha, was größenordnungsmäßig gut mit dem von Kindvall & Ahlén (1992) gefundenen Wert von 0.5 ha für *Metrioptera bicolor* übereinstimmt.

⁵Der Extinktionsparameter e_0 wird in der Literatur stets ohne Einheit dargestellt. Dies ist so nicht richtig, da er eigentlich gemäß des Zusammenhangs $E_i = \min\{1, e_0 A_i^{-x}\}$ die Flächengröße im Divisor ausgleichen muss. Wie dann allerdings unterschiedliche Werte von e_0 , die sich aus Schätzungen mit anderen Werten für x ergeben, skaliert werden sollen, ist ein offenes Problem, das ebenso wie in allen anderen Studien auch in dieser Arbeit nicht weiter betrachtet wird.

Anstelle der zweiparametrischen Extinktionsfunktion (siehe Gleichung (2.3)) kann alternativ auch der Einsatz einer negativ exponentiellen Aussterbewahrscheinlichkeit (wie im Rastermodell) $E_i = e^{-e_1 A_i}$ oder einer sigmoiden Aussterbewahrscheinlichkeit $E_i = 1 - \frac{A_i^2}{e_2^2 + A_i^2}$ mit den Parametern e_1 bzw. e_2 untersucht werden, wodurch die Zusammenfassung des Parameters $e' = e_0 y'^2$ nicht mehr notwendig wäre. Die Inzidenz eines Patches kann wie folgt in Abhängigkeit der Extinktionswahrscheinlichkeit angegeben werden:

$$J_i(S_i^2, y'^2 E_i) = \frac{S_i^2}{S_i^2 + y'^2 E_i} . \quad (4.1)$$

Poethke *et al.* (1996a) haben außerdem eine Funktion der Kolonisationswahrscheinlichkeit vorgeschlagen, die gerade für Heuschrecken biologisch besser interpretierbar ist.

4.3 Modellierung

4.3.1 Modelle in der Populationsgefährdungsanalyse

Die Analyse der Auswirkungen von Habitatfragmentierung oder Populationsmanagementmaßnahmen kann nicht auf rein empirischer Basis geschehen, da der dazu notwendige Aufwand den zeitlichen und finanziellen Rahmen üblicher Freilandarbeiten übersteigen würde. Deshalb ist es notwendig, ausgehend von vorliegenden Daten, die die Situation in einem kleinen Zeitausschnitt beschreiben, auf längerfristige Entwicklungen zu extrapolieren. Eine Möglichkeit solch eines Vorgehens besteht in dem Einsatz von Simulationsmodellen.

Wir haben in dieser Arbeit die Treffgenauigkeit und die Varianz der Parameterabschätzungen zum einen eines Patch-Matrix- und zum anderen eines rasterbasierten Inzidenzmodells getestet. Zur Erzeugung der Ausgangsdaten haben wir ein Simulationsmodell für beliebige Insektenarten und Landschaftskonfigurationen eingesetzt.

In der Populationsgefährdungsanalyse sind Modelle bislang nur selten mit Freilanddaten getestet worden (Brook *et al.*, 2000; Coulson *et al.*, 2001; McCarthy *et al.*, 2001). Dies liegt vor allem daran, dass große Datensätze benötigt werden. Zum anderen sind (i) keine Replikate möglich und (ii) Extinktionen, um deren Eintrittswahrscheinlichkeit es meist geht, selten und unerwünscht.

Durch Tests können die Modellprognosen überprüft, ihre Grenzen ermittelt und Umstände bestimmt werden, unter denen Vorhersagen unzuverlässig sind. Die Modelle sind dann entsprechend zu korrigieren oder mit geeigneteren Daten zu unterlegen. Bei Abweichungen der Prognosen von vorhandenen Daten sollte das Modell so verändert werden, dass herausgefunden werden kann, warum die Vorhersagen von der Realität abweichen. Tests und Vergleiche von Modellen tragen so zu einem besseren Verständnis der untersuchten Spezies sowie des

Modelleinsatzes im Management bedrohter Arten bei. Es handelt sich somit um einen integrierten Prozess von Modellentwicklung, Auswahl, Versuchsdesign, Datenerhebung und Parameterschätzung. Die Populationsgefährdungsanalyse wird in diesem Sinne Teil eines adaptiven Managements.

Modelle sind nicht nur hinsichtlich ihrer quantitativen Prognosen, sondern auch unter dem Blickpunkt ihrer Nützlichkeit für den Managementeinsatz, ihres Beitrages zur Erkenntnisgewinnung sowie ihrer Einfachheit, Allgemeinheit, Robustheit und Effizienz zu bewerten. In der Populationsgefährdungsanalyse geht es aber darum, Habitatanforderungen einzuschätzen oder eine Reihenfolge alternativer Managementstrategien zu erstellen. Hier ist also zumindest die relative, wenn nicht sogar die absolute Treffsicherheit gefragt. Von Interesse ist ferner die Modellsensitivität, erlaubt sie es doch, den Einfluss verschiedener Parameter auf das prognostizierte Systemverhalten zu beurteilen. Bei stochastischen Gefährdungsmodellen ist vor allem die Variation der Prognosen zu überprüfen (McCarthy *et al.*, 2001).

Es ist wichtig zu erkennen, dass Modelle niemals perfekte Abbildungen der Realität sind. Zusätzliche Daten oder neue Tests können immer einen Fehler entdecken. Je nach Modellzweck sind die Anforderungen an ein Modell sehr unterschiedlich (siehe z. B. Poethke, 1994; Poethke & Wissel, 1994). Die Kenntnis der verschiedenen Modellzwecke und -grenzen erlaubt es, für den jeweiligen Einsatzbereich geeignete Modelltypen auszuwählen.

In der Gefährdungsanalyse räumlich strukturierter Populationen sind in erster Linie die Auswirkungen einer fragmentierten Habitatlandschaft von Interesse (siehe hierzu auch Tilman & Kareiva, 1997; Bascompte & Solé, 1998). Es werden daher beispielsweise auch nicht genetische Aspekte (vgl. Lande, 1976; Shaffer, 1987; Lande, 1988; Gabriel *et al.*, 1991; Boyce, 1992; Lindenmayer & Lacy, 1995b,a; Poethke *et al.*, 1996a; Saccheri *et al.*, 1998; Ludwig, 1999; Burgman & Possingham, 2000; Tanaka, 2000) oder die Wechselwirkungen in Multispezies-systemen (siehe z. B. Amarasekare & Nisbet, 2001; Plotnick & Gardner, 2002) betrachtet.

4.3.2 Ansatz der Modellaggregation

Das individuenbasierte Modell `truth` ist von vornherein keine Metapopulation, sondern so konstruiert, dass sein Verhalten auf Landschaftsmaßstab beliebig sein könnte. Die ermittelten wahren Inzidenzparameter sind keine Vorgaben, wie dies häufig in anderen Studien der Fall ist. Die Ansätze etwa in Hanski *et al.* (2000, zur Untersuchung migrationsspezifischer Parameter), Lange (1998) und Moilanen (1999) verwenden zur Simulation der Realität das spätere Prognosemodell und vergleichen die Schätzergebnisse mit den vorgegebenen Modellparametern, die damit den wahren Werten entsprechen.

Indem wir zur Erzeugung der künstlichen Daten die `truth` verwenden, vergleichen wir die resultierenden makroskopischen Muster eines Bottom-up-Ansatzes mit den Inzidenzprognosen eines Top-down-Modells (siehe Grimm,

1999). Hier wird deutlich, dass das Inzidenzverfahren dem *pattern-oriented modelling* (Grimm, 1994, 1999) entspricht. Diese Methode bezieht die in der Realität sichtbaren räumlichen und zeitlichen Muster als Informationsquelle in die Modellierung mit ein. Dazu werden Modellvorhersagen mit realen Beobachtungen verglichen. Das Ziel dieser Vergleiche ist es, ein möglichst einfaches Modell zu erstellen, das die für den Modellzweck wichtigsten beobachteten Muster reproduziert. Meistens wird dabei schrittweise vorgegangen, und es werden so lange Prozesse in das Modell integriert bzw. verändert, bis die (möglichst alle) beobachteten Muster erfüllt sind (Grimm *et al.*, 1996).

Individuenbasierte Modelle machen gewöhnlich realistischere Annahmen als Zustandsvariablen-Modelle, führen aber nicht zu Theorien auf Systemebene (Grimm, 1999). Die meisten publizierten Modelle werden nicht unter Berücksichtigung allgemeiner theoretischer Aspekte analysiert und diskutiert ("It is suggested that in order to orient individual-based modelling more towards general theoretical issues, we need increased explicit references to theoretical ecology and an advanced strategy for building and analysing individual-based models.", Seite 129, Grimm, 1999). So weit es der Rahmen dieser Arbeit zulässt, ist die `truth` intensiv unter verschiedenen Gesichtspunkten hinsichtlich ihrer Populationsdynamik und ihres Metapopulationsverhaltens beleuchtet worden.

4.3.3 Annahmen der beiden Inzidenzmodelle

Gleichgewichtsannahme

Die Gleichgewichtsannahme der Inzidenzmodelle ist besonders für gefährdete Arten sehr kritisch zu sehen (vgl. Thomas, 1994). Der sinnvolle Einsatz des Inzidenzverfahrens in der Populationsgefährdungsanalyse ist daher sehr fraglich, wenn a priori von nicht mittelbar gefährdeten Metapopulationen ausgegangen wird. Die Populationen in den Replikaten dieser Arbeit sind über 600 Jahre persistent, gerade weil wir das Simulationsmodell so parametrisiert haben. Die Verwendung der Inzidenzmodelle trägt aber dazu bei, Einsicht in wesentliche Mechanismen von räumlich strukturierten Populationen zu gewinnen. Dadurch können beispielsweise Hinweise gewonnen werden, welche weiteren Untersuchungen sinnvoll sind und welche Daten erhoben werden sollten.

Grundsätzlich ist die Extinktion vieler, wenn nicht der meisten bedrohten Arten mit einer konkreten Habitatverminderung verbunden (Thomas, 1994; Hanski *et al.*, 1996b, "The assumption that metapopulations occur at a steady state, common to many models, may be frequently violated because of the high rate of habitat loss and fragmentation in many landscapes", Seite 527). Die Inzidenzmodelle nehmen dagegen eine konstante Größe bzw. Kapazität von Habitaten an.

Weiterhin ist zu berücksichtigen, dass sich die Metapopulation noch nicht auf eine veränderte Habitatlandschaft (z. B. durch Qualitätsminderung, Verkleinerung oder Zerstörung eines ganzen Habitates) eingestellt haben kann. Dieser

Prozess kann viele Jahre dauern (*nonequilibrium metapopulation dynamics*, siehe auch Hanski (1994c) zitiert nach Hanski *et al.* (1995a)) und zu weiteren Extinktionen führen, die sich erst nach einem Zeitversatz ereignen und in der Momentaufnahmen bei der Snapshotdatenerhebung keine Berücksichtigung finden (*extinction debt*, Hanski, 1998b; Moilanen & Hanski, 1998). Hanski (1998b, Seite 43, Box 1) gibt ein Verfahren an, wie die Länge des Zeitversatzes mit dem Inzidenzmodell berechnet werden kann.

Außerdem kann insbesondere bei sukzessivem Habitatverlust die Verteilung des Anteils besetzter Habitate bimodal sein (*core-satellite*-Hypothese, siehe Hanski, 1982, 1991; Hanski & Gyllenberg, 1993). Auch hier gibt Hanski (1998b, Box 1, Seite 43) wieder ein Verfahren an, wie durch die Iteration des Inzidenzmodells mit verschiedenen Initialisierungen der Patchbesetzungen die unterschiedlichen Gleichgewichtszustände bestimmt werden können.

Korrelation der Umweltfluktuationen

Die Inzidenzmodelle nehmen an, dass die Umwelt für alle Populationen einer Region unkorreliert fluktuiert. Das heißt, dass Aussterbeereignisse lokaler Populationen unabhängig voneinander sind. Das Inzidenzverfahren ist damit a priori eigentlich gar nicht für Insektenpopulationen im regionalen Maßstab geeignet (siehe auch Poethke *et al.*, 1996b; Hanski *et al.*, 1996c, "Strong regional stochasticity poses a serious problem for the application of the incidence function model", Seite 582). Inwiefern die Schätzungenauigkeiten darauf zurückzuführen sind, ist fraglich. Hier müssen vergleichende Untersuchungen zeigen, wie groß der durch diese Annahmen verursachte Fehler im Einzelfall ist, und wie dieser Fehler unter Umständen korrigiert werden kann.

Rasterbasierter Ansatz

Es gibt eine Reihe räumlich expliziter Metapopulationsmodelle, die ebenfalls ein Raster benutzen und jede Zelle als Population behandeln (siehe Akçakaya, 2000). Der Schwachpunkt des rasterbasierten Inzidenzmodells von Settele (1998) beim Einsatz in der Populationsgefährdungsanalyse ist jedoch die völlig fehlende biologische Interpretierbarkeit dieser Zellen. Die Subpopulationen richten sich in ihrer Anzahl, Größe sowie Anordnung nach der gewählten Gridgröße und sind demnach völlig willkürlich. Wenn eine eigenständige Population durch das Raster „zerschnitten“ wird, stellen die resultierenden, nebeneinander liegenden Zellen in der Modellvorstellung unabhängige Subpopulationen dar, deren Habitatmittelpunkte eine Distanz in der Höhe der Gridgröße voneinander haben. Bei einem grobmaschigen Raster kann es dagegen vorkommen, dass eigentlich unabhängige Populationen in einer Zelle zusammengefasst werden.

Der Ansatz von Settele (1998) hat gegenüber den oben genannten Modellen jedoch den Vorteil, dass er jeder möglichen Population innerhalb einer Zelle eine Kapazität aufgrund des beobachteten Musters zuordnet. Ob eine Zelle eine eigenständige Population darstellt, ist demnach nicht mehr völlig willkürlich.

Das gridbasierte Inzidenzmodell ist von Settele (1998) mit Rastergrößen von 5000 m und 500 m eingesetzt worden. Von seiner Konzeption her scheint es eher für eine abstraktere, großräumige Gefährdungsabschätzung gedacht zu sein, in der die Zellpopulationen weniger als wirkliche Populationen zu verstehen sind. Gerade vor dem Hintergrund des Einsatzes von rasterbasierten Vorkommenskarten sind die Zellinhalte eher als erfolgte Nachweise bzw. als Vorhandensein der Art zu interpretieren. Im Ausblick in Kapitel 6 verweisen wir auf die Möglichkeit, das Rasterdatenmodell auf verschiedenen räumlichen Skalen einzusetzen.

Da es in unseren Untersuchungen deutlich mehr Zellen als Patches gibt, stehen dem Rasterdatenmodell bei den Maximum-Likelihood-Schätzungen im Inzidenzverfahren sowie bei den Fits zur Ermittlung der wahren Parameter mehr Datenpunkte als dem Patch-Matrix-Modell zur Verfügung. Dies stellt eigentlich eine deutlich bessere Datengrundlage dar, die aber aus den bereits diskutierten Gründen nicht zu besseren Ergebnissen führt.

5 Schlussfolgerungen

Wir haben in dieser Arbeit gezeigt, dass es im Allgemeinen erhebliche Differenzen in den Parameterschätzern der Inzidenzverfahren und den direkt bestimmten, „wahren“ Parameterwerten verschiedener Metapopulationen in unterschiedlichen Landschaften gibt. Dieses Kapitel beleuchtet die daraus resultierenden Konsequenzen für den Einsatz der Inzidenzmodelle in der Populationsgefährdungsanalyse.

Auf der Inzidenzebene kann es trotz erheblicher Abweichungen der Parameterschätzer möglicherweise zu kompensatorischen Effekten kommen. Schließlich ist das Inzidenzverfahren formal gesehen ein Fit-Problem, das darin besteht, die Inzidenzprognosen an beobachtete Habitat-Besetzungsmuster anzupassen und die Metapopulationsparameter durch Minimierung der Log-Likelihood-Funktion (Gleichung (2.28)) zu bestimmen. In einem zweiten Schritt ist nun mit diesen Parametern eine Prognose der Habitatinzidenzen möglich. Für den praktischen Einsatz der Inzidenzmodelle ist die entscheidende Frage, wie sich Unterschiede in den Parameterwerten auf die prognostizierten Inzidenzen der Patches bzw. Zellen auswirken. Hierbei ist vor allem folgender Punkt zu beachten: Um eine gute Prognose zu liefern, müssen die Schätzer aus dem Inzidenzverfahren gar nicht unbedingt den „korrekten“ biologischen Werten der untersuchten Art entsprechen. Sie sollen ja, wenn man sie mit dem Schätzverfahren bestimmt hat, im zweiten Schritt (der Prognose) möglichst gut die Patchbesetzungen treffen. Falls nun im Optimierungsverfahren eine mitunter sehr „künstliche“ Parameterkombination zum niedrigsten Fehlerwert führt, ermöglicht dies zwar eine relativ „gute“ Prognose, entspricht aber nicht unbedingt den zu erwartenden Prozessparametern.

Aufbauend auf den Ergebnissen dieser Arbeit sind also weitere Untersuchungen zu empfehlen, die mit den ermittelten und geschätzten Parametern im Prognoseverfahren die Inzidenzen bestimmen und miteinander vergleichen (siehe Ausblick in Abschnitt 6).

Gleichwohl wollen wir festhalten, dass bei extremen Divergenzen der Schätzer eine darauf aufbauende Prognose nur schwer gerechtfertigt werden kann, da in diesen Fällen offensichtlich keine mechanistische Konsistenz der Modelle vorhanden ist. Gravierende Abweichungen der Schätzwerte verlassen den Bereich der biologisch motivierten Modellannahmen. Abbildung 4.3 verdeutlicht, dass die Parameterdifferenzen über weite Strecken zu erheblichen Unterschieden in der Kolonisations- und Extinktionswahrscheinlichkeit eines Habitates führen. Dem-

nach prognostizieren die Inzidenzmodelle ein sich qualitativ widersprechendes Systemverhalten.

Unter diesen Bedingungen ist daher vom Einsatz der Inzidenzmodelle im praktischen Artenschutz abzuraten, da mit den substanziellen Differenzen in den Kolonisations- und Extinktionswahrscheinlichkeiten die Grundprozesse der Inzidenzmodelle verzerrt werden.

Wie sieht es aber unter den Voraussetzungen aus, die zu moderaten Abweichungen der Parameterschätzer führen?

Bei Vorgabe des Migrationsparameters α führt das Patch-Matrix-Modell zu geeignet erscheinenden Schätzern. In praktischen Anwendungen ist ein solcher Wert für α aber nicht bekannt. Er muss in aufwändigen Untersuchungen aus unabhängigen Daten bestimmt werden, sofern er nicht aus bereits vorliegenden Informationen abgeleitet werden kann.

Als ein in seiner Bedeutung für das folgende Vorgehen wesentliches Ergebnis dieser Arbeit ist festzuhalten, dass der Migrationsparameter im 3D-Verfahren sehr exakt und präzise geschätzt wird. Dies ermuntert dazu, auf die oben erwähnten aufwändigen Methoden zu seiner Bestimmung aus biologischen Daten zu verzichten und folgendes kombiniertes 3D-/2D-Verfahren anzuwenden: Zunächst wird in einer 3D-Schätzung der Migrationsparameter ermittelt. Dieser Wert wird dann für das zweidimensionale Verfahren vorgegeben, in der die beiden anderen Parameter bestimmt werden.

Problematischer ist die Situation beim Rasterdatenmodell, dem aufgrund seiner Struktur eigentlich eine biologische Legitimation fehlt. Wir haben in dieser Arbeit festgestellt, dass bei einer 2D-Schätzung im Vergleich zum Patch-Matrix-Modell mehr Informationen in Form von umfangreicheren Snapshotdatensätzen notwendig sind, um konsistente Parameterschätzer zu erhalten. Dass diese Schätzqualität aber überhaupt erreicht wird, ermutigt zu weiteren Untersuchungen dieses Ansatzes.

Sämtliche Ergebnisse dieser Arbeit basieren auf drei generischen Spezies in ausgewählten Landschaftskonfigurationen. Obwohl dadurch eine möglichst breite Spannweite abgedeckt wird, kann hieraus noch kein repräsentativer Anspruch abgeleitet werden. Die Treffgenauigkeiten und Streuungen der Parameterschätzer können für gänzlich andere Arten oder in erheblich veränderten Landschaften möglicherweise variieren.

Wenngleich der generelle Einsatz des Inzidenzmodells in der Populationsgefährdungsanalyse unter diesen Voraussetzungen nicht empfohlen werden kann, ist das Inzidenzverfahren für schnelle Abschätzungen von Effekten (vgl. auch Poethke *et al.*, 1996a; Hokit *et al.*, 2001) sicherlich ein wertvolles Werkzeug. Angesichts der möglichen Inkonsistenzen gilt hier im Besonderen: „Eine gute modellbasierte Planung wird sich dadurch auszeichnen, dass die vom Modell gelieferten quan-

titativen Prognosen durch den Ökologen vor dem Hintergrund der spezifischen Situation bewertet werden“ (Poethke *et al.*, 1996a, Seite 240).

In künftigen Untersuchungen wird insbesondere zu überprüfen sein, ob eine Artspezifität der Metapopulationsparameter gegeben ist, oder ob diese in einem nicht zu vernachlässigenden Umfang auch von der Landschaftskonfiguration beeinflusst werden. Sollte Letzteres der Fall sein, ist eine wesentliche Stärke des Inzidenzmodells – nämlich die Übertragbarkeit der Parameter auf andere Spezies (z. B. Wahlberg *et al.*, 1996) sowie in andere Landschaften (z. B. Hanski *et al.*, 1996c) – überaus kritisch zu überprüfen.

Abschließend wollen wir das Inzidenzmodell und die in dieser Arbeit verwendeten Verfahren hinsichtlich ihrer Praktikabilität beurteilen.

Die Implementierung der untersuchten Inzidenzverfahren ist im Vergleich zum gesamten Framework (z. B. automatisierte Modellläufe und Extraktion der wahren Parameter) schnell geschehen. Problematischer dagegen ist es, ein geeignetes Verfahren zur Parameterabschätzung auszuwählen. In den zitierten Arbeiten werden eine ganze Reihe verschiedener Ansätze verfolgt, die sich erheblich in ihrer Schlüssigkeit, Datenanforderung und Einsetzbarkeit unterscheiden.

Es ist jedenfalls zu beachten, dass das Rastermodell mit wesentlich mehr Zellen umgehen muss als es Patches gibt. Daraus folgt, dass der Rasterdatenansatz erheblich mehr Laufzeit und Speicherplatz benötigt.

Als besonders schwierig erwies sich die Parametrisierung des individuenbasierten Modells *truth*. Um ein Metapopulationsverhalten auf Systemebene zu erzeugen, mussten in zahlreichen Testläufen viele Wertkombinationen für die Modellparameter durchgespielt werden. Dies ist ein sehr anschauliches Beispiel dafür, dass die *Parametrisierung von Metapopulationsmodellen* ein sehr sensibles und aufwändiges Unterfangen ist.

In realen Populationsgefährdungsanalysen stehen für die meisten Arten wesentlich weniger Daten zur Verfügung, so dass der Einsatz vielparametrischer Modelle grundsätzlich nur schwer möglich erscheint. Hier wird mit dem geringen Datenbedarf der wesentliche Vorteil der Inzidenzmodelle deutlich.

6 Ausblick

In den in dieser Arbeit entwickelten Ansätzen steckt großes Potenzial zur Untersuchung weiterer Fragestellungen, die sich zwar nicht unmittelbar aus dem vorliegenden Thema ergeben, aber doch in einer engen Beziehung zu diesem stehen oder von grundsätzlichem Interesse sind. Dieses letzte Kapitel gibt daher einen weitergehenden Ausblick auf mögliche Erweiterungen des vorhandenen Frameworks und ist als eine explorative Ergänzung zu verstehen, die aus Ergebnissen der vorliegenden Arbeit resultiert und mit vielen Verweisen auf geeignete Ansätze versehen ist.

Prognosevergleich

Die Gleichungen (2.12) und (2.26) des Patch-Matrix- bzw. Rasterdatenmodells prognostizieren Inzidenzen für gegebene Metapopulationsparameter θ sowie für beobachtete An- und Abwesenheitsdaten p_i mit $i = 1, \dots, N$ bzw. $i = 1, \dots, Z$. Aus Gründen der Übersichtlichkeit werden wir den Habitatindex i für den Rest dieses Absatzes weglassen und dort stattdessen die diskrete Zeit t notieren. Im iterativen Prognoseverfahren werden die Besetzungsgrade p_{t+1} des nächsten Schrittes $t \rightarrow t + 1$ durch die vorherigen Inzidenzprognosen J_t ersetzt. Die prognostizierten Inzidenzen sind somit eine Funktion

$$J_{t+1} = F_{\theta}(J_t) \tag{6.1}$$

des Parametervektors θ , des Besetzungsmusters J_t des vorangegangenen Schrittes sowie implizit der Landschaftsstruktur. Die Anfangskonfiguration wird vollständig besetzt: $J_0 = 1$ für alle Habitate. Die Inzidenzen konvergieren deterministisch nach wenigen Iterationsschritten gegen einen Wert \hat{J} .

Diese Prognosewerte können mit anderen Inzidenzen \tilde{J}_i (beispielsweise beobachtete Besetzungsgrade aus 400 `truth`-Jahren oder prognostizierte Inzidenzen auf der Grundlage der „wahren“ Parameterwerte) verglichen werden. Das ist insbesondere von Bedeutung, wenn wir die Auswirkungen variierender Prozessparameter auf der Inzidenzebene untersuchen wollen (vgl. Diskussion in Abschnitt 4.2).

Zur Quantifizierung bietet sich das geometrische Mittel der Maximum-Likelihood-Funktion aus Gleichung (2.27) an, was in etwa als durchschnittli-

che „Wahrscheinlichkeit der Übereinstimmung“ eines Habitates zu verstehen ist (siehe hierzu auch Abschnitt 2.4.1):

$$\overline{\mathcal{L}_G}(\hat{J}_i, \tilde{J}_i) = \sqrt[N]{\prod_{i=1}^N \hat{J}_i^{\tilde{J}_i} (1 - \hat{J}_i)^{1 - \tilde{J}_i}}. \quad (6.2)$$

Im Rastermodell ist natürlich die Anzahl N der Patches durch die Anzahl Z der Zellen zu ersetzen.

Die Habitatmodellierung prognostiziert ebenfalls für bestimmte Habitate die Anwesenheitswahrscheinlichkeit einer Art. Als Gütemaß werden hier vor allem Cohens Kappa und der AUC-Wert (*area under curve*) der ROC-Kurve (*receiver operating characteristic*) eingesetzt (z. B. Fielding & Bell, 1997; Guisan & Zimmermann, 2000; Manel *et al.*, 2001). Dazu werden die Inzidenzen aus dem Einheitsintervall vermöge eines Klassifikationsschwellenwertes als „harte“ Nullen oder Einsen deklariert, wodurch aber im Fall der Populationsgefährdungsanalyse wichtige Informationen über die Besetzungswahrscheinlichkeit verloren gehen. Für uns ist es von Interesse, zu welchem Grad ein Patch oder eine Zelle ein „sicheres“ Habitat ist. Schließlich sterben Metapopulationen mit der höchsten Wahrscheinlichkeit dann aus, wenn die größten Patches mit der geringsten lokalen Extinktionswahrscheinlichkeit entfallen (Moilanen & Hanski, 1995, nach Amler (2000)). Wir können die Bedeutung einzelner Flächen für die Gesamtüberlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation sowie eine Näherungsformel für die Extinktionswahrscheinlichkeit der gesamten regionalen Population angeben (Poethke *et al.*, 1996a). Darüber hinaus können die Folgen der Zerstörung einzelner zentraler oder peripherer Habitate (z. B. Wahlberg *et al.*, 1996; Hokit *et al.*, 2001) untersucht werden. Hanski (1998b, Box 1) gibt ein Verfahren an, wie mit dem Inzidenzmodell das Kolonisationspotenzial einzelner Patches für eine ganze Metapopulation berechnet werden kann.

Sensitivitätsanalyse und Gefährdungsklassen

Wir haben in der vorliegenden Arbeit drei generische Spezies in fünf verschiedenen Habitatlandschaften untersucht. Durch ein breiteres Spektrum an Szenarien kann untersucht werden, ob und welche Arteigenschaften sowie Landschaftskonfigurationen zu einer besseren Schätzbarkeit der Metapopulationsparameter führen.

Von besonderem Interesse ist hierbei der Einfluss einzelner Modellparameter auf die Metapopulationsparameter oder aber auch auf Metapopulationseigenschaften. Beispielsweise sollte das individuelle Migrationsverhalten der Organismen in der **truth** die resultierenden Migrationsparameter α und ρ beeinflussen. In Wechselwirkung mit den anderen Prozessparametern ist zusätzlich die Auswirkung etwa auf den Anteil der besetzten Habitate zu betrachten.

Darüber hinaus können statistische Untersuchungen dieser umfangreichen Daten generelle Zusammenhänge zwischen bestimmten Parameterkombinationen

und der Gefährdungssituation einer Population aufzeigen, was die Ableitung einfacher Faustregeln und verschiedener Gefährdungsklassen erlauben würde.

Durch die räumlich explizite Simulation abstrakter Insektenarten in verschiedenen Landschaften ist die Einordnung der Spezies in Gefährdungsklassen und die Bildung funktionaler Gruppen oder ähnlicher Klassifikationen (siehe Settele & Poethke, 1996; Köhler, 1996, 1998a; Poethke, 1999) möglich. Die Einordnung in Gefährdungsklassen wiederum ist eine wesentliche Voraussetzung für den Aufbau umfassender Datenbanken (Poethke, 1999) zur mosaikspezifischen Gefährdungssituation von Tierarten. Für Heuschrecken und Tagfalter sind solche Datenbanken in ersten Ansätzen vorhanden (vgl. Köhler, 1998a; Settele & Reinhardt, 1999; Heidenreich, 2000).

Erweiterung des Modellspektrums

Die Analyse des Verhaltens individuenbasierter Modelle auf Metapopulations-ebene hat in der vorliegenden Arbeit umfangreiche Untersuchungen erfordert. Ein einfacherer Ansatz ist es sicherlich, als „Wahrheitsmodell“ anstelle eines individuenbasierten Modells von vornherein ein Metapopulationsmodell einzusetzen. Es bieten sich z. B. das SISP-Modell (Heidenreich, 2000) oder *state transition models* (siehe Hanski, 1999b; Moilanen, 2000) an.

Letzterer Modelltyp wird auch *Zeitreihenmodell* genannt (ter Braak *et al.*, 1998). Er verwendet beobachtete Zustandsübergänge von Habitaten, wodurch er eine gewisse Verwandtschaft mit unserem Verfahren zur Extraktion der Metapopulationsparameter aufweist, und benutzt logistische Regression, um die Abhängigkeit der Extinktions- und Kolonisationswahrscheinlichkeiten von Kapazität, Konnektivität sowie möglicher weiterer Faktoren zu parametrisieren (siehe Verboom *et al.*, 1991b; Sjögren Gulve & Ray, 1996; Kindvall, 1996a). Dazu sind viele Extinktions- und Kolonisationsereignisse notwendig (Hanski *et al.*, 1996c), was die praktische Anwendung der *state transition models* auf große Metapopulation mit einer hohen Turnoverrate beschränkt.

Ein Vorteil hingegen ist, dass diese Modelle auch auf Metapopulationen angewandt werden können, die sich nicht im quasi-stabilen Gleichgewicht befinden. Allerdings sind die Ergebnisse dann sehr von jeglicher zeitlicher Variation (z. B. Umweltstochastizität) abhängig. Daher bietet sich zusätzlich ein Prognosevergleich der *state transition models* und der Inzidenzmodelle an.

Virtueller Biologe und Falsifikation der Präsenz-Absenz-Daten

Berger *et al.* (1999) haben mit einem individuenbasierten Modell simulierte Datensätze mit den Datensätzen verglichen, die ein virtueller (simulierter) Biologe erhalten hat. Nach Grimm *et al.* (1999) steckt in dem Ansatz der virtuellen Ökologie großes Potenzial, um beispielsweise Freilandmethoden und empirische Messungen zu optimieren.

Im Rahmen dieser Arbeit kann der virtuelle Biologe sinnvoll eingesetzt werden, um die Konsequenzen falscher Zustandsklassifizierungen von Habitaten (besetzt oder unbesetzt) zu studieren. Anstelle eines „perfekten“ Biologen, der jedes Individuum bei der Snapshotdatenerhebung erfasst, können wir die so entstehenden Präsenz-Absenz-Daten falsifizieren. Beispielsweise kann der virtuelle Biologe nur einen gewissen Anteil von Tieren entdecken, Habitats mit einer Populationsgröße unter einem gewissen Schwellenwert als unbesetzt deklarieren („falsche Nullen“) oder „falsche Einsen“ durch die Entdeckung dispergierender Individuen in eigentlich unbesetzten Habitaten generieren (siehe hierzu auch Lindenmayer *et al.*, 1999; McCarthy *et al.*, 2001; Moilanen, 2002). Die Metapopulation Research Group geht davon aus, dass 50 Prozent der Larvengruppen von *Melitaea cinxia* nicht entdeckt werden.¹ Nach Hanski *et al.* (1995a) haben Studenten in Freilanduntersuchungen rund 35 Prozent der Larven-Gruppen gefunden. In Nachuntersuchungen waren 17 Prozent der zuvor als leer deklarierten Patches besetzt.

Gegenstand der Analyse können aber nicht nur unterschiedliche Nachweiswahrscheinlichkeiten von Insektenarten sein, sondern auch beobachterabhängige Fehlergrößen, der Einfluss des Beobachters auf das Verhalten der Individuen oder verschiedene Messmethoden (siehe auch Schumacher *et al.*, 2000).

Untersuchung lokaler Populationsdynamiken

Hanski (1998a) hat Parameter lokaler Extinktionsmodelle von Populationen mit dem Inzidenzmodell verbunden. Da uns durch die simulierte Realität viele Daten zur Verfügung stehen, wäre es eine interessante Aufgabe, auf diese Weise Aspekte lokaler Populationsdynamiken zu betrachten.

Wenn wir vermöge des Patch-Matrix-Moduls (Abschnitt 2.8) die einzelnen lokalen Populationsgrößen aufzeichnen, können wir den Parameter b aus Gleichung (2.6) bestimmen, der den Zusammenhang zwischen Populationsgröße und Patchfläche beschreibt.

Zudem ist es möglich, die Varianz der Populationsgrößenschwankungen festzustellen. Daraus kann die Intensität der Umweltfluktuationen geschätzt werden (siehe Iwasa *et al.*, 2000). Iwasa *et al.* (2000) geben auch ein Verfahren an, wie die intrinsische Wachstumsrate, die Kapazität und die Intensität der Umweltstochastizität aus Zeitreihen der Populationsgröße bestimmt werden können. Middleton & Nisbet (1997) demonstrieren durch die Anwendung dreier populationsdynamischer Modelle, dass die Schätzung der Überlebenszeit einer lokalen Population möglich ist.

Wir können davon ausgehen, dass die lokalen Populationsdynamiken innerhalb einer Metapopulation nicht nur asynchron fluktuieren. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass die Subpopulationen unterschiedliche intrinsische Wachstumsraten haben. Es stellt sich dann die Frage, wie sich dies auf das Verhalten der

¹<http://www.helsinki.fi/science/metapop/metdyn.html> (14.01.2002)

gesamten Metapopulation auswirkt. Rohde & Rohde (2001) stellen nach eigenen Angaben erstmals eine Untersuchung dieser Frage vor.

Darüber hinaus wäre es interessant zu untersuchen, ob Metapopulationsmodelle auf Nicht-Metapopulationen anwendbar sind und zu welchen Ergebnissen sie dann führen. Dazu können die Habitatlandschaft und die Arteigenschaften so verändert werden, dass wir eine sich panmiktisch verhaltende bzw. eine räumlich strukturierte Population erhalten.

In Schumaker (1996), Hargis *et al.* (1998) und Wiegand *et al.* (1999) finden sich Landschaftsindizes, die Veränderungen in der Populationsdynamik erklären können sollen. Bascompte & Solé (1998) geben einen Überblick über unterschiedliche Modelle, die entwickelt wurden, um den Effekt der Habitatfragmentierung auf Abundanzen und genetischen Reichtum abzuschätzen. Erfolgversprechender scheint der Ansatz der „ökologisch skalierten Landschaftsindizes“ (Vos *et al.*, 2001), da hier nicht nur Landschafts-, sondern auch Arteigenschaften Berücksichtigung finden. Räumliche Aggregationsansätze werden außerdem in Hanski & Ovaskainen (2000), Frank & Wissel (2002) und Ovaskainen & Hanski (2001) vorgestellt.

Modellierung kontinuierlicher Habitatlandschaften und -qualitäten

Die Qualität der Habitatpatches und der umgebenden Landschaft übt nur einen sehr geringen Einfluss auf die Metapopulationsdynamik von *Melitaea cinxia* auf der Insel Åland in Finnland aus (Hanski *et al.*, 1995a, 1996c). Verweise auf empirische Studien und weitere Untersuchungen mit dem gleichen Ergebnis finden sich in Wahlberg *et al.* (1996). Viele Modelle nehmen daher an, dass in stark fragmentierten Landschaften eine binäre Unterscheidung zwischen Patch und Matrix ausreichend ist. Der entscheidende Faktor zur Berechnung der Konnektivität ist dann die Entfernung zwischen den Habitaten.

In kontinuierlicheren Landschaften spielen dagegen die Habitatstrukturen und Randeffekte eine Rolle, da sie die Bewegung der Migrant*innen leiten (Moilanen & Hanski, 2001). Grünbaum (1998) weist mit einem individuenbasierten Modell und einem Advektions-Diffusions-Ansatz einen Einfluss heterogener Landschaften auf die Suchstrategie Futtersuchender nach. Vandermeer & Carvajal (2001) kommen zu dem Schluss, dass sich die Qualität der Matrix auf das Dispersal und damit auf die lokalen Besiedlungswahrscheinlichkeiten auswirkt. In einer empirischen Studie mit Schmetterlingen bestätigt Ricketts (2001), dass die umgebende Matrix die „effektive“ Isolation von Patches beeinflusst.

Verboom *et al.* (1991b) und Thomas *et al.* (2001) kommen zu dem Schluss, dass auch die Patchqualität sehr wohl eine Rolle spielt. Hanski & Singer (2001) haben nachgewiesen, dass je nach Zusammensetzung der beiden Wirtspflanzen von *M. cinxia* innerhalb der Habitate die Eiablagepräferenzen die Wahrscheinlichkeit der Kolonisation eines Patches beeinflussen (*colonization effect*).

Kontinuierliche Habitatlandschaften und Patchqualitäten können leicht im Landschaftsgenerator **lago** erzeugt werden, wenn dieser entsprechend erweitert

wird (vgl. die Modellvariablen *MeanPatchQual* und *VariancePatchQual* in Abschnitt 2.5).

Unterschiedliche Habitatqualitäten Q_i ($Q_i \leq Q_{max}$) können im Patch-Matrix-Inzidenzmodell durch die Einführung „effektiver“ Flächengrößen $A_i^{eff} = A_i(Q_i/Q_{max})$ berücksichtigt werden (vgl. Hanski, 1994b). Im Grid-Modell könnten analog Korrekturfaktoren für effektive Zellkapazitäten verwendet werden. Biedermann (1997) bezieht auf diese Weise beispielsweise Habitatparameter in das Hanski-Modell mit ein. ter Braak *et al.* (1998) fügen einen weiteren Term für die Patchqualität in die logit-transformierte Gleichung von J_i ein. In Rothhaupt (1997, Kapitel 7) findet sich ein Simulationsmodell zur Bedeutung unterschiedlicher Habitatqualitäten für das Überleben des Raubwürgers.

Moilanen & Hanski (1998) haben den Effekt unterschiedlicher Habitatqualitäten und Landschaftsstrukturen auf die Metapopulationsdynamik mit Hilfe des Inzidenzmodells untersucht. Sie kommen zu dem Ergebnis, dass die Berücksichtigung der Landschaftsstruktur die Modellprognosen nicht verbessern konnte, und dass die Eignung zusätzlicher Umweltfaktoren wie z. B. Patchqualität als erklärende Modellvariablen gering ist. Allerdings weisen sie darauf hin, dass Umweltfaktoren in einem gewissen Maße schon bei der Abgrenzung der Patches berücksichtigt wurden und dass für die untersuchte Art *M. cinxia* die Bedeutung von Fläche und Isolation besonders herausragend ist.

So wichtig die Berücksichtigung räumlicher Strukturen in Metapopulationen ist, so schwierig kann in der Praxis für bestimmte Spezies der Prozess der Habitatabgrenzung sein, der ja dem Inzidenzverfahren vorausgeht. So hat Moilanen (2002) die Auswirkungen falscher Patchflächen und nicht berücksichtigter Habitats auf die Prognosen des Inzidenzmodells untersucht.

Dynamische Habitatlandschaften

Über lange Zeiträume wird die Landschaft aufgrund von Vegetationsveränderungen dynamisch. Es kann daher sinnvoll sein, Tiermodelle mit Vegetationsmodellen zu koppeln (Holt *et al.*, 1995). Akçakaya (2000) hat einen Ansatz entwickelt, der dynamische Landschaften durch eine Zeitreihe von zwei Parametern repräsentiert (weitere Ansätze in Keymer *et al.*, 2000). Hanski (1999a) versucht die Wirkung dynamischer Landschaften mit dem Inzidenzmodell zu quantifizieren, indem er eine Persistenz-Grenzbedingung für dynamische Landschaften angibt.

In den Inzidenzmodellen kann eine dynamische Landschaft in einer stochastischen Simulation mit zeitlich variierenden Flächengrößen bzw. Zellkapazitäten berücksichtigt werden. Dies kann mit Hilfe von dynamischen Korrekturfaktoren geschehen.

Rastergröße und -geometrie

Das Rasterdatenmodell ist besonders interessant für den Einsatz auf verschiedenen räumlichen Skalen. Zum einen erlaubt es bei einem grobmaschigen Raster (etwa ab 100 m) Untersuchungen auf Landschaftsmaßstab. Zum anderen kann

es mit einem Raster im Bereich von wenigen Metern dazu eingesetzt werden, die engräumige Auswirkung von Dispersal zu modellieren und diesbezügliche Freilanduntersuchungen zu unterstützen. Ein feinmaschiges Raster trägt zudem dem Umstand Rechnung, dass sich die Umweltfaktoren für manche Arten auf einer sehr kleinräumigen Skala ändern (siehe Cowley *et al.*, 2000).

Es wäre interessant zu untersuchen, ob sich die Kapazitäten der Zellen am Rand eines Patches von denen im Kerngebiet des Habitates unterscheiden. Dies könnte daran liegen, dass in der Nähe zur Patchgrenze eine höhere Dispersalwahrscheinlichkeit besteht, da die Individuen dort wahrscheinlicher in die Matrix geraten und dann im anderen Bewegungsmodus dispergieren.

Anstelle der quadratischen Zellen sind bei entsprechender Modifikation der Modellgleichungen auch andere Formen denkbar. Tischendorf (1997) hat die technischen und methodischen Grenzen von rasterbasierten Modellen sowie GIS bei der räumlich expliziten Simulation von Tierbewegungen in heterogenen Landschaften untersucht und den Ansatz eines irregulären Rasters gewählt.

Verwendete Software

Wie dargestellt wurden die Programme `lage`, `patch-module`, `grid-module`, `hanski` und `settele` in C++ unter Linux erstellt. Compiler und Laufzeitumgebungen entsprechen den mit SuSE-Linux 7.3 ausgelieferten Versionen. Darüber hinaus wurden folgende Programme und Bibliotheken verwendet (in alphabetischer Reihenfolge):

Biome	CVS ² -Version vom 31.01.2002 (Online ist die Version 0.0.3 vom 05.07.2001 verfügbar.) „C++ library aimed at individual-based/agent-based simulations“
<i>Autor:</i>	Martin Hinsch
<i>Verfügbarkeit:</i>	Frei. Quellcode in C++.
<i>Quelle:</i>	http://freshmeat.net/projects/biome/ (14.01.2002)
gnuplot	Version 3.7 patchlevel 1, 22.10.1999 „... better than the <i>ghastly</i> pascal <i>newplot</i> program“ (bezieht sich nicht auf das GNU-Projekt)
<i>Autoren:</i>	Thomas Williams, Colin Kelley und viele andere
<i>Verfügbarkeit:</i>	Frei. UNIX, Microsoft Windows und andere.
<i>Quelle:</i>	SuSE-Linux 7.3
GSL	Version 1.0, 01.11.2001 „GNU Scientific Library“
<i>Autoren:</i>	Mark Galassi, Jim Davies, James Theiler, Brian Gough, Gerard Jungman, Michael Booth und Fabrice Rossi
<i>Verfügbarkeit:</i>	Frei. Quellcode in ANSI C, kann auf den meisten Plattformen kompiliert werden.
<i>Quelle:</i>	http://sources.redhat.com/gsl/ (04.11.2001)
TISEAN	Version 2.1, Dezember 2000 „Nonlinear Time Series Analysis“
<i>Autoren:</i>	Rainer Hegger, Holger Kantz und Thomas Schreiber
<i>Verfügbarkeit:</i>	Frei. Quellcode in ANSI C und Fortran 77, kann auf den meisten Plattformen kompiliert werden.
<i>Quelle:</i>	http://www.mpipks-dresden.mpg.de/~tisean/TISEAN_2.1 (14.01.2002)

² *Concurrent Versions System* (version control system)

Verwendete Software

truth CVS-Version vom 31.01.2002
 Individuenbasiertes Simulationsmodell in C++
Autor: Martin Hinsch
Verfügbarkeit: Direkt beim Autor
Quelle: `martin@wosx30.eco-station.uni-wuerzburg.de`

Außerdem kamen mehrere Shell-Skripte zum Einsatz.

Die vorliegende schriftliche Fassung wurde in T_EX unter Verwendung des Makropaketes L^AT_EX 2_ε erstellt. Zur Gestaltung von Abbildungen dienten die Programme `gnuplot` Version 3.7, `Xfig` Version 3.2 patchlevel 3c, `Dia` Version 0.88.1 und `GIMP` Version 1.2.2.

Literaturverzeichnis

- Adler, F. R. & B. Nuernberger (1994): Persistence in patchy irregular landscapes. *Theoretical Population Biology* **45**: 41–75.
- Akçakaya, H. R. (1994): *RAMAS/metapop: viability analysis for stage-structured metapopulations, Version 1.0*. Applied Biomathematics, Setautek, New York.
- Akçakaya, H. R. (2000): Viability analyses with habitat-based metapopulation models. *Population Ecology* **42**: 45–53.
- Akçakaya, H. R., M. A. Burgman & L. R. Ginzburg (1999): *Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS EcoLab 2.0*. Sinauer, Sunderland, MA, USA, 2. Auflage.
- Akçakaya, H. R. & S. Ferson (1992): *RAMAS/space: Spatially structured population models for conservation biology, Version 1.3*. Applied Biomathematics, Setautek, New York.
- Allee, W. C. (1931): *Animal aggregations. A study in general sociology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Amarasekare, P. & R. M. Nisbet (2001): Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *The American Naturalist* **158**(6): 572–584.
- Amler, K. (2000): *Entwicklung und Einsatz der Standardisierten Populationsprognose (SPP) unter besonderer Berücksichtigung der Prognose nach Faustregeln und ihre Beurteilung als Prognosewerkzeug in der Naturschutz- und Eingriffsplanung*. Dissertation, Fakultät Architektur, Institut für Landschaftsplanung und Architektur, Universität Stuttgart.
- Amler, K., A. Bahl, K. Henle, G. Kaule, P. Poschlod & J. Settele (Herausgeber) (1999a): *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren*. Ulmer, Stuttgart.
- Amler, K., A. Heidenreich, G. Köhler, H. J. Poethke & J. Samietz (1999b): Standardisierte Populationsprognose (SPP): Eine Anwendung der zoologischen Datenbanken. In: Amler *et al.* (1999a).
- Amler, K., F. Lohrberg & G. Kaule (1996): Implementation of FIFB-results in environmental planning. In: Settele *et al.* (1996b), S. 363–372.

- Appelt, M. & H. J. Poethke (1997): Metapopulation dynamics in a regional population of the bluewinged grasshopper (*Oedipoda caerulescens*; Linnaeus, 1758). *Journal of Insect Conservation* **1**: 205–214.
- Bahl, A., M. Pfenninger, H. Bamberger, M. Frye & B. Streit (1996): Survival of snails in fragmented landscapes. In: Settele *et al.* (1996b), S. 329–343.
- Bascompte, J., H. Possingham & J. Roughgarden (2002): Patchy populations in stochastic environments: Critical number of patches for persistence. *The American Naturalist* **159**(2): 128–137.
- Bascompte, J. & R. V. Solé (Herausgeber) (1998): *Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*. Springer Verlag, Cambridge.
- Bascompte, J. & R. V. Solé (1998): Models of habitat fragmentation. In: Bascompte & Solé (1998), S. 127–149.
- Beasley, D., D. R. Bull & R. R. Martin (1993): An overview of genetic algorithms: Part 1, Fundamentals. *University Computing* **15**(2): 58–69.
- Bender, C., H. Hildenbrand, K. Schmidt-Loske, V. Grimm, C. Wissel & K. Henle (1996): Consolidation of vineyards, mitigations, and survival of the common wall lizard (*Podarcis muralis*) in isolated habitat fragments. In: Settele *et al.* (1996b), S. 248–261.
- Berger, U., G. Wagner & W. F. Wolff (1999): Virtual biologists observe virtual grasshoppers: an assessment of different mobility parameters for the analysis of movement patterns. *Ecological Modelling* **115**: 119–127.
- Biedermann, R. (1997): *Populationsökologische Untersuchungen an Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha): zum Einfluß von Habitatqualität, Habitatgröße und Isolation auf das Vorkommen und Überleben von Populationen*. Dissertation, Fachbereich Biologie, Johannes-Gutenberg-Universität Mainz.
- Bounds, D. G. (1987): New optimization methods from physics and biology. *Nature* **329**: 215–219.
- Boyce, M. S. (1992): Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**: 481–506.
- ter Braak, C. J. F., I. Hanski & J. Verboom (1998): The incidence function approach to modeling of metapopulation dynamics. In: Bascompte, J. & R. V. Solé (Herausgeber), *Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*, S. 69–86. Springer Verlag, Cambridge.
- Brook, B. W., J. J. O’Grady, A. P. Chapman, M. A. Burgman, H. R. Akçakaya & R. Frankham (2000): Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* **404**(23): 385.
- Brown, J. H. & A. Kodric-Brown (1977): Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**: 445–449.

- Burgman, M. & H. P. Possingham (2000): Population viability analysis for conservation: the good, the bad and the undescribed. In: Young, A. G. & G. M. Clarke (Herausgeber), *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*, S. 97–112. Cambridge University Press, London.
- Caswell, H. & A. M. John (1992): Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? In: DeAngelis, D. L. & L. J. Gross (Herausgeber), *Individual-based models and approaches in ecology: Populations, Communities and Ecosystems*, S. 67–87. Chapman & Hall, New York, London.
- Clinchy, M., D. T. Haydon & A. T. Smith (2002): Pattern does not equal process: What does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *The American Naturalist* **159**(4): 351–362.
- Congleton, W. R., B. R. Pearce & B. F. Beal (1997): A C++ implementation of an individual/landscape model. *Ecological Modelling* **103**: 1–17.
- Coulson, T., G. M. Mace, E. Hudson & H. Possingham (2001): The use and abuse of population viability analysis. *TRENDS in Ecology and Evolution* **16**(5): 219–221.
- Cowley, M. J. R., R. J. Wilson, J. L. León-Cortés, D. Gutiérrez, C. R. Bulman & C. D. Thomas (2000): Habitat-based statistical models for predicting the spatial distribution of butterflies and day-flying moths in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* **37**(Suppl. 1): 60–72.
- Cox, D. R. & H. D. Miller (1978): *The Theory of Stochastic Processes*. Chapman & Hall, London.
- Derry, J. F. (1998): Modelling ecological interaction despite object-oriented modularity. *Ecological Modelling* **107**: 145–158.
- Diamond, J. M. (1975): Assembly of species communities. In: Cody, M. L. & J. M. Diamond (Herausgeber), *Ecology and Evolution of Communities*, S. 342–444. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, B. R. Noon, T. L. Root, R. H. Lamberson & E. E. Stevens (1995): Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* **5**(1): 3–11.
- Durrett, R. & S. A. Levin (1994a): The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology* **46**: 363–394.
- Durrett, R. & S. A. Levin (1994b): Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. *Phil Trans R Soc London B* **343**: 329–350.
- Eibich, J. (2001): Biotypenkartierung. MOSAIK-Projekt.
- Etienne, R., B. Wertheim, L. Hemerik, P. Schneider & J. Powell (2002): The interaction between dispersal, the Allee effect and scramble competition affects population dynamics. *Ecological Modelling* **148**: 153–168.

- Fahse, L. (1998): *Vom Individuum zur logistischen Gleichung – ein neues Verfahren zur Bestimmung der Populationsdynamik aus einem individuen-basierten Modell*. Dissertation, Fachbereich Physik, Philipps-Universität Marburg. UFZ-Bericht Nr. 17/1998.
- Fahse, L., C. Wissel & V. Grimm (1998): Reconciling classical and individual-based approaches in theoretical population ecology: A protocol for extracting population parameters from individual-based models. *The American Naturalist* **152**(6): 838–852.
- Fielding, A. H. & J. F. Bell (1997): A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* **24**(1): 38–49.
- FIFB (1993): Bedeutung von Isolation, Flächengröße und Biotopqualität für das Überleben von Tier- und Pflanzenpopulationen in der Kulturlandschaft am Beispiel von Trockenstandorten. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **2**: 58–60.
- Flather, C. H. & M. Bevers (2002): Patchy reaction-diffusion and population abundance: The relative importance of habitat amount and arrangement. *The American Naturalist* **159**(1): 40–56.
- Frank, K. & U. Berger (1996): Metapopulation und Biotopverbund – eine kritische Betrachtung aus der Sicht der Modellierung. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **5**: 151–160.
- Frank, K., H. Lorek, F. Köster, M. Sonnenschein, C. Wissel & V. Grimm (2002): *META-X: software for metapopulation viability analysis*. Springer, Berlin.
- Frank, K. & C. Wissel (1998): Spatial aspects of metapopulation survival – from model results to rules of thumb for landscape management. *Landscape Ecology* **13**: 363–379.
- Frank, K. & C. Wissel (2002): A formula for the mean lifetime of metapopulations in heterogeneous landscapes. *The American Naturalist* **159**(5): 530–552.
- Gabriel, W., R. Brüger & M. Lynch (1991): Population extinction by mutational load and demographic stochasticity. In: Seitz, A. & V. Loeschcke (Herausgeber), *Species Conservation: A Population-Biological Approach*, Advances in Life Sciences. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.
- Gilpin, M. & I. Hanski (Herausgeber) (1991): *Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London.
- Gilpin, M. E. & J. M. Diamond (1981): Immigration and extinction probabilities for individual species: relation to incidence functions and species colonization curves. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **78**: 392–296.
- Goldberg, D. E. (1989): *Genetic Algorithms in search, optimization and machine learning*. Addison-Wesley, Reading, MA.

- Gosselin, F. (1999): Test of mathematical assumptions behind the ‘incidence function’ estimation process of metapopulations’ dynamic parameters. *Mathematical Biosciences* **159**: 21–32.
- Gotelli, N. J. & W. G. Kelley (1993): A general model of metapopulation dynamics. *Oikos* **68**: 36–44.
- Gottschalk, E. (1993): *Sukzession auf neuangelegten Rebböschungen im Kaiserstuhl am Beispiel der Heuschrecken*. Diplomarbeit, Universität Freiburg.
- Griebeler, E. M. & E. Gottschalk (2000): The influence of temperature model assumptions on the prognosis accuracy of extinction risk. *Ecological Modelling* **134**: 343–356.
- Griebeler, E. M., R. Pauler & H. J. Poethke (1995): *Maculinea arion* (Lepidoptera: Lycaenidae): Ein Beispiel für die Deduktion von Naturschutzmaßnahmen aus einem Modell. *Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für Ökologie* **24**: 201–206.
- Griebeler, E. M. & A. Seitz (2001): The use of Markovian metapopulation models: A comparison of three methods reducing the dimensionality of transition matrices. *Theoretical Population Biology* **60**: 303–313.
- Grimm, V. (1994): Mathematical models and understanding in ecology. *Ecological Modelling* **75/76**: 641–651.
- Grimm, V. (1999): Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned, and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* **115**: 129–148.
- Grimm, V. (2002): Visual debugging: A way of analyzing, understanding, and communicating bottom-up simulation models in ecology. To appear in *Natural Resource Modelling*.
- Grimm, V., K. Frank, F. Jeltsch, R. Brandl, J. Uchmanski & C. Wissel (1996): Pattern-oriented modelling in population ecology. *The Science of the Total Environment* **183**(1-2): 151–166.
- Grimm, V., T. Wyszomirski, D. Aikman & J. Uchmański (1999): Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop. *Ecological Modelling* **115**: 275–282.
- Grünbaum, D. (1998): Using spatially explicit models to characterize foraging performance in heterogeneous landscapes. *The American Naturalist* **151**(2): 97–115.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann (2000): Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147–186.
- Gyllenberg, M. & I. Hanski (1992): Single-species metapopulation dynamics: a structured model. *Theoretical Population Biology* **42**: 35–61.

- Gyllenberg, M. & I. Hanski (1997): Habitat deterioration, habitat destruction, and metapopulation persistence in a heterogeneous landscape. *Theoretical Population Biology* **52**(3): 198–215.
- Gyllenberg, M., I. Hanski & A. Hastings (1997): Structured metapopulation models. In: Hanski & Gilpin (1997), S. 93–122.
- Gyllenberg, M. & D. S. Silvestrov (1994): Quasi-stationary distributions of a stochastic metapopulation model. *Journal of Mathematical Biology* **33**: 35–70.
- Halle, S. (1996): Metapopulationen und Naturschutz – eine Übersicht. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **5**: 141–150.
- Hanski, I. (1982): Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *OIKOS* **38**: 210–221.
- Hanski, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. In: Gilpin & Hanski (1991), S. 17–38.
- Hanski, I. (1992): Inferences from ecological incidence functions. *American Naturalist* **139**(3): 657–662.
- Hanski, I. (1994a): Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 131–135.
- Hanski, I. (1994b): A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**: 151–162.
- Hanski, I. (1994c): Spatial scale, patchiness and movement on land. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 343**: 19–25.
- Hanski, I. (1997): Predictive and practical metapopulation models: The incidence function approach. In: Tilman & Kareiva (1997), S. 21–45.
- Hanski, I. (1998a): Connecting the parameters of local extinction and metapopulation dynamics. *OIKOS* **83**: 390–396.
- Hanski, I. (1998b): Metapopulation dynamics. *Nature* **396**: 41–49.
- Hanski, I. (1999a): Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *OIKOS* **87**: 209–219.
- Hanski, I. (1999b): *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York.
- Hanski, I. (2001): Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften* **88**: 372–381.
- Hanski, I., J. Alho & A. Moilanen (2000): Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* **81**(1): 239–251.
- Hanski, I., P. Foley & M. Hassell (1996a): Random walks in a metapopulation: how much density dependence is necessary for long-term persistence? *Journal of Animal Ecology* **65**: 274–282.

-
- Hanski, I. & M. Gilpin (1991): Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. In: Gilpin & Hanski (1991), S. 3–16.
- Hanski, I. & M. E. Gilpin (Herausgeber) (1997): *Metapopulation biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego, London.
- Hanski, I. & M. Gyllenberg (1993): Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *The American Naturalist* **142**: 17–41.
- Hanski, I., M. Kuussaari & M. Nieminen (1994): Metapopulation structure and migration in the butterfly *melitaea cinxia*. *Ecology* **75**(3): 747–762.
- Hanski, I., A. Moilanen & M. Gyllenberg (1996b): Minimum viable metapopulation size. *The American Naturalist* **147**(4): 527–541.
- Hanski, I., A. Moilanen, T. Pakkala & M. Kuussaari (1996c): The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conservation Biology* **10**: 578–590.
- Hanski, I. & O. Ovaskainen (2000): The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* **404**: 755–758.
- Hanski, I., T. Pakkala, M. Kuussaari & G. Lei (1995a): Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *OIKOS* **72**(1): 21–28.
- Hanski, I., J. Pöyry, T. Pakkala & M. Kuussaari (1995b): Multiple equilibria in metapopulation dynamics. *Nature* **377**: 618–621.
- Hanski, I. & D. Simberloff (1997): The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In: Hanski & Gilpin (1997), S. 5–26.
- Hanski, I. & M. C. Singer (2001): Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulation. *The American Naturalist* **158**(4): 341–353.
- Hanski, I. & C. D. Thomas (1994): Metapopulation dynamics and conservation: A spatial explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation* **68**: 167–180.
- Hargis, C. D., J. A. Bissonette & J. L. David (1998): The behavior of landscape metrics commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landscape Ecology* **13**: 167–186.
- Harrison, S. & L. Fahrig (1995): Landscape pattern and population conservation. In: Harrison, S., L. Fahrig & G. Merriam (Herausgeber), *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*, S. 293–308. Chapman & Hall, London.
- Heidenreich, A. (2000): *Modellierung räumlich strukturierter Insektenpopulationen. Ein vereinfachter Ansatz im Rahmen der standardisierten Populationsprognose*. Dissertation, Fachbereich Biologie, Johannes-Gutenberg-Universität Mainz.

- Heidenreich, A. & K. Amler (1998): Gefährdungsprognosen für Zielarten in fragmentierten Landschaften. Laufener Seminarbeiträge 8/98.
- Heidenreich, A. & K. Amler (1999): Ein vereinfachtes Prognoseverfahren für die Naturschutzpraxis. Sonderhefte der NNA-Berichte.
- Hein, S., B. Pfenning, T. Hovestadt & H. J. Poethke (subm.): The effect of landscape structure on the exchange of individuals between patches.
- Heino, M. (1998): Noise colour, synchrony and extinctions in spatially structured populations. *OIKOS* **83**: 368–375.
- Henle, K., J. Settele & G. Kaule (1995): Aufgaben, Ziele und erste Ergebnisse des „Forschungsverbunds Isolation, Flächengröße, Biotopqualität (FIFB)“. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **22**: 215–220.
- Hiebeler, D. (2000): Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogenities: landscape generation and local dispersal. *Ecology* **81**(6): 1629–1641.
- Hokit, D. G., B. M. Stith & L. C. Branch (2001): Comparison of two types of metapopulation models in real and artificial landscapes. *Conservation Biology* **15**(4): 1102–1113.
- Holt, R. D., S. W. Pacala, T. W. Smith & J. Liu (1995): Linking contemporary vegetation models with spatially explicit animal population models. *Ecological Applications* **5**(1): 20–27.
- Holyoak, M. (2000): Habitat patch arrangement and metapopulation persistence of predators and prey. *The American Naturalist* **156**(4): 378–389.
- Hovestadt, T., S. Messner & H. J. Poethke (2001): Evolution of reduced dispersal mortality and ‘fat-tailed’ dispersal kernels in autocorrelated landscapes. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**: 385–391.
- Hovestadt, T., J. Roeser & M. Mühlenberg (1991): Flächenbedarf von Tierpopulationen. Berichte aus der Ökologischen Forschung, Forschungszentrum Jülich.
- Huston, M., D. DeAngelis & W. Post (1988): New computer models unify ecological theory. *Bioscience* **38**(10): 682–691.
- Iwasa, Y., H. Hakoyama & M. Nakamaru (2000): Estimate of population extinction risk and its application to ecological risk management. *Population Ecology* **42**: 73–80.
- Judson, O. P. (1994): The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **9**(1).
- Kareiva, P. (1990): Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 330**: 175–190.

- Keeling, M. J. (2002): Using individual-based simulations to test the Levins metapopulation paradigm. *Journal of Animal Ecology* **71**: 270–279.
- Keymer, J. E., P. A. Marquet, J. X. Velasco-Hernández & S. A. Levin (2000): Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *The American Naturalist* **156**(5): 478–494.
- Kindvall, O. (1996a): *Ecology of the bushcricket Metrioptera bicolor with implications for metapopulation theory and conservation*. Dissertation, Department of Wildlife Ecology, Uppsala University, Sweden.
- Kindvall, O. (1996b): Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket metapopulation. *Ecology* **77**(1): 207–214.
- Kindvall, O. (1999): Dispersal in a metapopulation of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Animal Ecology* **68**: 172–185.
- Kindvall, O. & I. Ahlén (1992): Geometrical factors and metapopulation dynamics of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* Philippi (Orthoptera: Tettigoniidae). *Conservation Biology* **6**(4): 520–529.
- Kindvall, O. & A. Petersson (2000): Consequences of modelling interpatch migration as a function of patch geometry when predicting metapopulation extinction risk. *Ecological Modelling* **129**: 101–109.
- Kindvall, O., K. Vesby, Å. Berggren & G. Hartman (1998): Individual mobility prevents an Allee effect in sparse populations of the bush cricket *Metrioptera roeseli*: an experimental study. *OIKOS* **81**: 449–457.
- King, A. W. & K. A. With (2002): Dispersal success on spatially structured landscapes: when do spatial pattern and dispersal behavior really matter? *Ecological Modelling* **147**: 23–39.
- Kirkpatrick, S., C. D. Gelatt Jr. & M. P. Vecchi (1983): Optimization by simulated annealing. *Science* **220**: 671–680.
- Köhler, G. (1996): The ecological background of population vulnerability in central European grasshoppers and bush crickets: A brief review. In: Settele *et al.* (1996b), S. 290–298.
- Köhler, G. (1998a): Faunenveränderung, Gefährdung und Artenschutz. In: Ingrisch, S. & G. Köhler (Herausgeber), *Die Heuschrecken Mitteleuropas*, Kapitel 11, S. 376–409. Westarp, Magdeburg.
- Köhler, G. (1998b): Mobilität. In: *Die Heuschrecken Mitteleuropas*, S. 249–288. Westarp, Magdeburg.
- Krengel, U. (1991): *Einführung in die Wahrscheinlichkeitstheorie und Statistik*. Vieweg Verlag, Braunschweig, Wiesbaden.

- Lacy, R. C. (1993): Vortex: a model for use in population viability analysis. *Wildl. Res.* **20**: 45–65.
- Lande, R. (1976): The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *Genetic Research* **26**: 221–235.
- Lande, R. (1988): Genetics and demography in biological conservation. *Science* **241**: 1455–1460.
- Lange, O. (1998): *Durchführung einer Monte-Carlo-Simulation zur Bewertung von Inzidenzmodellen in der Metapopulationstheorie*. Diplomarbeit, Johannes-Gutenberg-Universität Mainz, Fachbereich Biologie.
- Lawes, M. J., P. E. Mealin & S. E. Piper (2000): Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in south africa. *Conservation Biology* **14**(4): 1088–1098.
- Lei, G.-C. & I. Hanski (1997): Metapopulation structure of *Cotesia melitaeorum*, a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia*. *OIKOS* **78**: 91–100.
- Levins, R. (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entom. Soc. Am.* **15**: 237–240.
- Levins, R. (1970): Extinction. In: Gesternhaber, M. (Herausgeber), *Some Mathematical Problems in Biology*, S. 77–107. Providence, RI: American Mathematical Society, Dordrecht.
- Lindenmayer, D. B., M. A. Burgman, H. R. Akçakaya, R. C. Lacy & H. P. Possingham (1995): A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations. *Ecological Modelling* **82**: 161–174.
- Lindenmayer, D. B. & R. C. Lacy (1995a): Metapopulation viability of arboreal marsupials in fragmented old-growth forests: comparison among species. *Ecological Applications* **5**(1): 183–199.
- Lindenmayer, D. B. & R. C. Lacy (1995b): Metapopulation viability of leadbeater's possum, *Gymnobelideus leadbeateri*, in fragmented old-growth forests. *Ecological Applications* **5**(1): 164–182.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy & M. L. Pope (1999): Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**: 99–109.
- Łomnicki, A. (1999): Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. *Ecological Modelling* **115**: 191–198.
- Lopez, J. E. & C. A. Pfister (2001): Local population dynamics in metapopulation models: Implications for conservation. *Conservation Biology* **15**(6): 1700–1709.

- Lorek, H. & M. Sonnenschein (1998): Object-oriented support for modelling and simulation of individual-oriented ecological models. *Ecological Modelling* **108**: 77–96.
- Lorek, H. & M. Sonnenschein (1999): Modelling and simulation software to support individual-based ecological modelling. *Ecological Modelling* **115**: 119–216.
- Ludwig, D. (1999): Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology* **80**(1): 298–310.
- MacArthur, R. M. & E. O. Wilson (1967): *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Maley, C. C. & H. Caswell (1993): Implementing *i*-state configuration models for population dynamics: an object-oriented approach. *Ecological Modelling* **68**: 75–89.
- Manel, S., H. C. Williams & S. J. Ormerod (2001): Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* **38**: 921–931.
- Markl, V. & F. Ramsak (2001): Universalschlüssel: Datenbankindexe in mehreren Dimensionen. *c't* 1:174-179.
- Märtens, B., K. Henle, W. Kuhn, R. Krug, K. Jost, W. R. Grosse & C. Wissel (1996): Survival of the sand lizard *Lacerta agilis* in relation to habitat quality and heterogeneity. In: Settele *et al.* (1996b), S. 241–247.
- Matsuda, H., T. Yahara & Y. Kaneko (2000): Extinction risk assessment of threatened species. *Population Ecology* **42**: 3–4.
- Maynard Smith, J. & M. Slatkin (1973): The stability of predator-prey systems. *Ecology* **54**(2): 384–391.
- McCallum, H. (2000): *Population Parameters: Estimation for Ecological Models*. Blackwell Science.
- McCarthy, M. A., H. P. Possingham, J. R. Day & A. J. Tyre (2001): Testing the accuracy of population viability analysis. *Conservation Biology* **15**(4): 1030–1038.
- Metropolis, N., A. Rosenbluth, M. Rosenbluth, A. Teller & E. Teller (1953): Equation of state calculations by fast computing machines. *Journal of Chemical Physics* **21**: 1087–1092.
- Middleton, D. A. J. & R. M. Nisbet (1997): Population persistence time: estimates, models, and methods. *Ecological Applications* **7**(1): 107–117.
- Moilanen, A. (1999): Patch occupancy models of metapopulation dynamics: efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology* **80**(3): 1031–1043.

- Moilanen, A. (2000): The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *Journal of Animal Ecology* **69**: 143–153.
- Moilanen, A. (2001): Simulated evolutionary optimization and local search: Introduction and application to tree search. *Cladistics* **17**: S12–S25.
- Moilanen, A. (2002): Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. *OIKOS* **96**(3): 516–530.
- Moilanen, A. & I. Hanski (1995): Habitat destruction and coexistence of competitors in a spatially realistic metapopulation model. *Journal of Animal Ecology* **64**: 141–144.
- Moilanen, A. & I. Hanski (1998): Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* **79**(7): 2503–2515.
- Moilanen, A. & I. Hanski (2001): On the use of connectivity measures in spatial ecology. *OIKOS* **95**(1): 147–151.
- Moilanen, A., A. T. Smith & I. Hanski (1998): Long-term dynamics in a metapopulation of American pika. *The American Naturalist* **152**(4): 530–542.
- Moré, J. J. (1978): The Levenberg-Marquardt algorithm: Implementation and theory. In: Watson, G. (Herausgeber), *Lecture Notes in Mathematics 630*, S. 105–116. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Moré, J. J., B. S. Garbow & K. E. Hillstom (1981): Testing unconstrained optimization software. *ACM Transactions on Mathematical Software* **7**(1): 17–41.
- Mühlenberg, M., K. Henle, J. Settele, P. Poschlod, A. Seitz & G. Kaule (1996): Studying species survival in fragmented landscapes: the approach of the FIFB. In: Settele *et al.* (1996b), S. 152–160.
- Ovaskainen, O. & I. Hanski (2001): Spatially structured metapopulation models: Global and local assessment of metapopulation capacity. *Theoretical Population Biology* **60**: 281–302.
- Palmer, M. W. (1992): The coexistence of species in fractal landscapes. *The American Naturalist* **139**(2): 375–397.
- Palmqvist, E. & P. Lundberg (1998): Population extinctions in correlated environments. *OIKOS* **83**: 359–367.
- Pauler-Fürste, R., G. Kaule & J. Settele (1996): Aspects of the population vulnerability of the large blue butterfly, *Glaucopsyche (Maculinea) arion*, in south-west Germany. In: Settele *et al.* (1996b), S. 275–281.
- Plotnick, R. E. & R. H. Gardner (2002): A general model for simulating the effects of landscape heterogeneity and disturbance on community patterns. *Ecological Modelling* **147**: 171–197.

- Poethke, H. J. (1994): Analysieren, Verstehen und Prognostizieren. Zum Einsatz von mathematischen Modellen und Computersimulationen in der Ökologie. Habilitationsschrift, Universität Mainz.
- Poethke, H. J. (1999): Datenbanken zur Biologie von Tierarten als Grundlage oder Ersatz für Simulationsmodelle. In: Amler *et al.* (1999a), S. 194–199.
- Poethke, H. J., E. Gottschalk & A. Seitz (1996a): Gefährdungsgradanalyse einer räumlich strukturierten Population der Westlichen Beißschrecke (*Platycleis albopunctata*): Ein Beispiel für den Einsatz des Metapopulationskonzepts im Artenschutz. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **5**: 229–242.
- Poethke, H. J., E. Griebeler & R. Pauler (1994): Individuenbasierte Modelle als Entscheidungshilfen im Artenschutz. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **3**: 197–206.
- Poethke, H. J., E. M. Griebeler, M. Appelt, E. Gottschalk & J. Settele (1999): Modelle als Instrumente der Gefährdungsabschätzung für Tierpopulationen. In: Amler, K., A. Bahl, K. Henle, G. Kaule, P. Poschlod & J. Settele (Herausgeber), *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren*, S. 126–147. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Poethke, H. J., E. M. Griebeler, A. Heidenreich & A. Seitz (1997): Modellbildung und Simulation von Austauschprozessen, Mikroevolution und Extinktionsrisiko. Abschlussbericht zum Teilprojekt IX im Forschungsverbund Bedeutung von Isolation, Flächengröße und Biotopqualität auf das Überleben von Tier- und Pflanzenpopulationen in der Kulturlandschaft (FIFB), BMBF.
- Poethke, H. J. & T. Hovestadt (2002): Evolution of patch size-dependent dispersal rates. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**: 637–645.
- Poethke, H. J., A. Seitz & C. Wissel (1996b): Species survival and metapopulations: conservation implications from ecological theory. In: Settele *et al.* (1996b), S. 81–92.
- Poethke, H. J. & C. Wissel (1994): Zur Bedeutung von Theorie und mathematischen Modellen für den Naturschutz. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **3**: 131–137.
- Pollett, P. K. (1999): Modelling quasi-stationary behaviour in metapopulations. *Mathematics and Computers in Simulation* **48**(4): 393–405.
- Possingham, H. P. & I. Davies (1995): ALEX: a model for the viability analysis of spatially structured populations. *Biol. Conserv.* **73**: 143–150.
- Press, W. H., S. A. Teukolsky, W. T. Vetterling & B. P. Flannery (1992): *Numerical recipes in C: the art of scientific computing*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pulliam, H. R. & J. B. Dunning Jr. (1995): Spatially explicit population models. *Ecological Applications* **5**(1): 2.

- Ranta, E., V. Kaitala & P. Lundberg (1998): Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *OIKOS* **83**: 376–382.
- Reich, M. & V. Grimm (1996): Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **5**: 123–139.
- Ricketts, T. H. (2001): The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* **158**(1): 87–99.
- Rohde, K. & P. P. Rohde (2001): Fuzzy chaos: Reduced chaos in the combined dynamics of several independently chaotic populations. *The American Naturalist* **158**(5): 553–556.
- Rothhaupt, G. (1997): *Populationsgefährdungsanalyse am Raubwürger* (*Lanius excubitor* L.). Cuvillier Verlag, Göttingen. Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen.
- Ruggiero, L. F., G. D. Hayward & J. R. Squires (1994): Viability analysis in biological evaluations: Concepts of population viability analysis, biological population and ecological scale. *Conservation Biology* **8**: 364–372.
- Saccheri, I., M. Kuussaari, M. Kankare, P. Vikman, W. Fortelius & I. Hanski (1998): Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**: 491–494.
- Sæther, B.-E. & S. Engen (1998): Population dynamics in a stochastic environment: theory and facts. *Ecological Applications* **8**: 344.
- Samietz, J., U. Berger & G. Köhler (1996): A population vulnerability analysis of the stripe-winged grasshopper, *Stenobothrus lineatus* (Caelifera: Acrididae). In: Settele *et al.* (1996b), S. 299–311.
- Schumacher, J., J. Klingelhöfer & H. J. Poethke (2000): Die Auswirkungen verletzter Grundannahmen bei Fang-Wiederfang-Untersuchungen - eine Simulationsstudie für Insektenpopulationen. *Beiträge zur Ökologie* **4**(2): 119–132.
- Schumaker, N. H. (1996): Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* **77**(4): 1210–1225.
- Settele, J. (1998): *Metapopulationsanalyse auf Rasterdatenbasis: Modellgestützte Analyse von Metapopulationsparametern und naturschutzfachliche Umsetzung im Landschaftsmaßstab, erläutert am Beispiel von Tagfaltern*. Teubner Verlag, Leipzig, Stuttgart.
- Settele, J., K. Henle & C. Bender (1996a): Metapopulation und Biotopverbund: Theorie und Praxis am Beispiel von Tagfaltern und Reptilien. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **6**: 187–206.
- Settele, J., C. Margules, P. Poschod & K. Henle (Herausgeber) (1996b): *Species Survival in Fragmented Landscapes*. Kluwer, Dordrecht.

- Settele, J. & H. J. Poethke (1996): Towards demographic population vulnerability categories of butterflies. In: Settele *et al.* (1996b), S. 282–289.
- Settele, J. & R. Reinhardt (1999): Ökologie der Tagfalter Deutschlands: Grundlagen und Schutzaspekte. In: Settele, J., R. Feldmann & R. Reinhardt (Herausgeber), *Die Tagfalter Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart.
- Shaffer, M. L. (1987): Minimum viable populations: Coping with uncertainty. In: Soulé, M. E. (Herausgeber), *Viable Populations for Conservations*, S. 69–86. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shaffer, M. L. (1990): Population viability analysis. *Conservation Biology* **4**: 39–40.
- Shimada, M. & F. Ishihama (2000): Asynchronization of local dynamics and persistence of a metapopulation: a lesson from an endangered composite plant, *Aster kantoensis*. *Population ecology* **42**: 63–72.
- Silvert, W. (1993): Object-oriented ecosystem modelling. *Ecological Modelling* **68**: 91–118.
- Sjögren Gulve, P. & C. Ray (1996): Using logistic regression to model metapopulation dynamics: Large-scale forestry extirpates the pool frog. In: McCullough, D. R. (Herausgeber), *Metapopulations and Wildlife Conservation and Management*, S. 111–138. Island Press, Washington, D. C.
- Soulé, M. E. (1987): *Viable Populations for Conservations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tanaka, Y. (2000): Extinction of populations by inbreeding depression under stochastic environments. *Population Ecology* **42**: 55–62.
- Tauscher, H. (1986): *Unsere Heuschrecken*. Kosmos, Stuttgart.
- Taylor, B. (1991): Investigating species incidence over habitat fragments of different area – a look at error estimates. In: Gilpin & Hanski (1991), S. 177–191.
- Thomas, C. D. (1994): Difficulties in deducing dynamics from static distributions. *Trends in Ecology and Evolution* **9**(8): 300.
- Thomas, J. A., N. A. D. Bourn, R. T. Clarke, K. E. Stewart, D. J. Simcox, G. S. Pearman, R. Curtis & B. Goddger (2001): The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**: 1791–1796.
- Tilman, D. & P. Kareiva (Herausgeber) (1997): *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press.
- Tischendorf, L. (1997): Modelling individual movements in heterogeneous landscapes: potentials of a new approach. *Ecological Modelling* **103**: 33–42.

- Turner, M. G., G. J. Arthaud, R. T. Engstrom, S. J. Hejl, J. Liu, S. Loeb & K. McKelvey (1995): Usefulness of spatially explicit population models in land management. *Ecological Applications* **5**(1): 12–16.
- Ueberhuber, C. W. (1997): *Numerical Computation*, Kapitel 14, S. 325–335. Springer, 2. Auflage.
- Vandermeer, J. & R. Carvajal (2001): Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist* **158**(3): 211–220.
- Verboom, J. (1996): Modelling fragmented populations: between theory and application in landscape planning. IBN Scientific Contributions 3.
- Verboom, J., K. Lankester & J. A. Metz (1991a): Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. In: Gilpin & Hanski (1991), S. 39–55.
- Verboom, J., A. Schottman, P. Opdam & J. A. J. Metz (1991b): European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos* **61**: 149–156.
- Vos, C. C., J. Verboom, P. F. M. Opdam & C. J. F. ter Braak (2001): Toward ecologically scaled landscape indices. *The American Naturalist* **157**(1): 24–41.
- Wahlberg, N., A. Moilanen & I. Hanski (1996): Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes. *Science* **273**: 1536–1538.
- Wiegand, T., K. A. Moloney, J. Naves & F. Knauer (1999): Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: A spatially explicit perspective. *The American Naturalist* **154**(6): 605–627.
- Wilson, W. G. (1998): Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. *The American Naturalist* **151**(2): 116–134.

Anhang

A Zusammenfassender Überblick über die Inzidenzmodelle

Tabelle A.1: Synoptischer Überblick über die Inzidenzmodelle

Patch-Matrix-Modell	Rastermodell
$E_i = \min \left\{ e_0 A_i^{-x}, 1 \right\}$	$E_i = e^{-\kappa K_i}$ $K_{i,c} = (\text{min.}) \text{ relativer Besetzungsgrad}$
$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2}$	$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + \mu^2}$
$M_i = \beta S_i$	$M_i = \sum_{j \neq i}^Z p_j K_j e^{-\rho r_{ij}} \varphi_{ij}$
$S_i = \sum_{j \neq i}^N p_j A_j e^{-\alpha d_{ij}}$	$\varphi_{ij} = (1/\pi) \arctan \left(\frac{D}{2r_{ij}} \right)$
$J_i = \begin{cases} \frac{1}{1 + \frac{e'}{S_i^2 A_i^x}} & A_i > A_0 \end{cases}$	$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i(1 - C_i)}$
$e' = e_0 y'^2 = e_0 (y/\beta)^2$	
$\boldsymbol{\theta} = (\alpha, x, e')$	$\boldsymbol{\theta} = (\rho, \mu, \kappa)$
$e_0 = A_0^x$	
$y' = \sqrt{e'/e_0}$	

B Herleitung der Inzidenzgleichung

Im Folgenden werden wir ein einzelnes Habitat i betrachten. Da die Ergebnisse auf alle anderen Habitate übertragbar sind, werden wir aus Gründen der Übersichtlichkeit auf den Index i verzichten. Unter der Annahme, dass C und E in der Zeit konstant sind, können wir die Besetztheit eines Habitates mit einer linearen, homogenen Markov-Kette erster Ordnung mit zwei Zuständen modellieren. Dazu fassen wir die Familie von zeitdiskreten Zuständen $\{o(t)\}$ eines Habitates als stochastischen Prozess mit dem endlichen, zwei-elementigen Zustandsraum $O = \{0, 1\}$ auf, der die Markovsche Eigenschaft besitzt (Krengel, 1991): Für alle t und für alle Zustände $o_0, \dots, o_{t+1} \in O$ mit dem Wahrscheinlichkeitsmaß $\text{prob}(o(0) = o_0, \dots, o(t) = o_t) > 0$ gilt

$$\begin{aligned} & \text{prob}(o(t+1) = o_{t+1} \mid o(0) = o_0, \dots, o(t) = o_t) \\ = & \text{prob}(o(t+1) = o_{t+1} \mid o(t) = o_t) \quad . \end{aligned} \quad (\text{B.1})$$

Aus der Homogenität der Markov-Kette folgt, dass für alle $x, y \in O$ $\text{prob}(o(t+1) = y \mid o(t) = x) =: p_{xy}$ unabhängig von t ist. Die Übergangswahrscheinlichkeit p_{xy} , zur Zeit $t+1$ in den Zustand y zu gelangen, hängt also nur vom Zustand x (und nicht von der Zeit t) ab. Wir können die Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{01} = C$, $p_{00} = 1 - C$, $p_{10} = E$, $p_{11} = 1 - E$ angeben (vgl. Tabelle B.1) und in einer Matrix $P = (p_{xy})$ zusammenfassen, die auch stochastische Matrix genannt wird:

$$P = \begin{pmatrix} 1 - C & C \\ E & 1 - E \end{pmatrix} \quad . \quad (\text{B.2})$$

Tabelle B.1: Übergangswahrscheinlichkeiten eines Habitates vom Zustand zur Zeit t in einen Zustand zur Zeit $t+1$.

Alter Zustand	Neuer Zustand	Übergangswahrscheinlichkeit
besetzt	unbesetzt	E
besetzt	besetzt	$1 - E$
unbesetzt	besetzt	C
unbesetzt	unbesetzt	$1 - C$

Der Zeilenvektor $\mathbf{p}^{(t)} = (p_0^{(t)}, p_1^{(t)})$ gebe die Wahrscheinlichkeiten an, dass sich das System zum Zeitpunkt t im Zustand 0 (unbesetzt) oder 1 (besetzt) befindet, wenn der Anfangszustand mit $\mathbf{p}^{(0)} = (p_0^{(0)}, p_1^{(0)})$ gegeben ist. Das Habitat ist in zwei Fällen zum Zeitpunkt t unbesetzt: Wenn es zum Zeitpunkt $t - 1$ ebenfalls unbesetzt war und keine Kolonisation stattgefunden hat oder wenn die Subpopulation, die zur Zeit $t - 1$ das Habitat besetzte, ausgestorben ist. Analog ist das Habitat zum Zeitpunkt t besetzt, wenn zuvor im leeren eine Kolonisation oder im besetzten keine Extinktion stattgefunden hat. Wir fassen diese Überlegungen zusammen in die Gleichungen

$$p_0^{(t)} = p_0^{(t-1)} (1 - C) + p_1^{(t-1)} E \quad (\text{B.3})$$

$$p_1^{(t)} = p_0^{(t-1)} C + p_1^{(t-1)} (1 - E) \quad (\text{B.4})$$

bzw. in Matrixschreibweise

$$\mathbf{p}^{(t)} = \mathbf{p}^{(t-1)} P \quad (\text{B.5})$$

und erhalten durch Iteration

$$\mathbf{p}^{(t)} = \mathbf{p}^{(t-2)} P^2 = \dots = \mathbf{p}^{(0)} P^t \quad (\text{B.6})$$

Befindet sich das System zu Anfang im Zustand 0, so ist $\mathbf{p}_0^{(0)} = (1, 0)$ und $\mathbf{p}^{(t)} = (p_{00}^{(t)}, p_{01}^{(t)})$. Befindet sich das System zu Anfang im Zustand 1, so ist $\mathbf{p}_1^{(0)} = (0, 1)$ und $\mathbf{p}^{(t)} = (p_{10}^{(t)}, p_{11}^{(t)})$. Dadurch erhalten wir die t -Schritt-Übergangswahrscheinlichkeit

$$p_{xy}^{(t)} = \text{prob}(\text{Zustand } y \text{ zur Zeit } t \mid \text{Zustand } x \text{ zur Zeit } 0) \quad (\text{B.7})$$

Wir schließen in unseren Überlegungen die Fälle $E = C = 0$ (das System verbleibt im Anfangszustand) und $E = C = 1$ (das System alterniert deterministisch zwischen den beiden möglichen Zuständen) aus. Dann hat die t -Schritt-Übergangsmatrix $(p_{xy}^{(t)})$ für $t \geq 1$ nur strikt positive Elemente. Daraus folgt, dass die Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{xy}^{(t)}$ für $t \rightarrow \infty$ gegen von x unabhängige Zahlen π_y konvergieren (siehe z. B. auch Cox & Miller, 1978; Krenzel, 1991).

Der Vektor $\boldsymbol{\pi} = (\pi_y)$ ist der eindeutig bestimmte Wahrscheinlichkeitsvektor, der das Gleichungssystem

$$\pi_x = \sum_{y \in O} \rho_y p_{xy} \quad (x \in O) \quad (\text{B.8})$$

löst. Mit der Bedingung $\pi_0 + \pi_1 = 1$ für Wahrscheinlichkeitsverteilungen erhalten wir in unserem Fall

$$\pi_0 = \frac{E}{C + E} \quad (\text{B.9})$$

$$\pi_1 = \frac{C}{C + E} . \tag{B.10}$$

Die gesuchte Gleichgewichtswahrscheinlichkeit für den besetzten Zustand eines Habitates (Inzidenz) ist genau π_1 . Unter Berücksichtigung der habitatspezifischen Extinktions- und Kolonisationswahrscheinlichkeiten erhalten wir schließlich

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i} . \tag{B.11}$$

C Partielle Ableitungen der Modellgleichungen

Die hier angegebenen partiellen Ableitungen nach den Metapopulationsparametern werden zum Fit der Modellgleichungen an die Simulationsdaten benötigt (siehe Abschnitt 2.7.2).

Patch-Matrix-Modell

Die Extinktionswahrscheinlichkeit E_i eines Patches i ($i = 1, \dots, N$) hängt von der Flächengröße A_i sowie den beiden Parametern e_0 und x ab:

$$E_i = \min \left\{ e_0 A_i^{-x}, 1 \right\} . \quad (\text{C.1})$$

Die partiellen Ableitungen lauten

$$\frac{\partial E_i}{\partial e_0} = \begin{cases} A_i^{-x} & , e_0 A_i^{-x} \leq 1 \\ 0 & , \text{sonst} \end{cases} , \quad (\text{C.2})$$

$$\frac{\partial E_i}{\partial x} = \begin{cases} -e_0 \ln(A_i) e^{-x \ln A_i} & , e_0 A_i^{-x} \leq 1 \\ 0 & , \text{sonst} \end{cases} . \quad (\text{C.3})$$

Die Kolonisationswahrscheinlichkeit C_i

$$C_i = \frac{S_i^2}{S_i^2 + y'^2} \quad (\text{C.4})$$

wächst sigmoid mit der Konnektivität S_i . Der genaue Wachstumsverlauf wird durch den Parameter y' bestimmt. Differenziert man C_i nach y' , so erhält man

$$\frac{\partial C_i}{\partial y'} = \frac{-2 y' S_i^2}{(S_i^2 + y'^2)^2} . \quad (\text{C.5})$$

Die „relative“ mittlere Immigrantenzahl von Patch i nach Patch $j \neq i$ ($i, j = 1, \dots, N$) ergibt sich durch die Skalierung mit dem Besetzungsgrad p_i , der Flächengröße A_i und der beobachteten maximalen Immigrantenzahl \widetilde{M}_{ij} :

$$\widetilde{M}_{ij} := \frac{M_{ij}}{p_i A_i \widetilde{M}_{ij}} = e^{-\alpha d_{ij}} . \quad (\text{C.6})$$

Differentiation nach α ergibt:

$$\frac{\partial \widetilde{M}_{ij}}{\partial \alpha} = -d_{ij} e^{-\alpha d_{ij}} \quad . \quad (C.7)$$

Rasterdatenmodell

Die Extinktionswahrscheinlichkeit E_i einer Zelle i ($i = 1, \dots, Z$) ist gegeben durch die Kapazität K_i und dem Parameter κ :

$$E_i = e^{-\kappa K_i} \quad . \quad (C.8)$$

Als Ableitung nach κ erhält man:

$$\frac{\partial E_i}{\partial \kappa} = -K_i e^{-\kappa K_i} \quad . \quad (C.9)$$

Die Kolonisationswahrscheinlichkeit C_i einer Zelle

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + \mu^2} \quad (C.10)$$

ergibt sich aus der mittleren Immigrantenzahl M_i in diese Zelle und dem Kolonisationsparameter μ . Für die Ableitung gilt:

$$\frac{\partial C_i}{\partial \mu} = \frac{-2 \mu M_i^2}{(M_i^2 + \mu^2)^2} \quad . \quad (C.11)$$

Die „relative“ mittlere Immigrantenzahl von Zelle i in Zelle $j \neq i$ ($i, j = 1, \dots, Z$) wird unter Berücksichtigung des Besetzungsgrades p_i , der Kapazität K_i , des Winkels φ_{ij} und der beobachteten maximalen Immigrantenzahl \widetilde{M}_{ij} berechnet:

$$\widetilde{M}_{ij} := \frac{M_{ij}}{p_i K_i \varphi_{ij} \widetilde{M}_{ij}} = e^{-\rho r_{ij}} \quad . \quad (C.12)$$

Differentiation nach dem Migrationsparameter ρ ergibt

$$\frac{\partial \widetilde{M}_{ij}}{\partial \rho} = -r_{ij} e^{-\rho r_{ij}} \quad . \quad (C.13)$$

D Initialwerte der numerischen Verfahren

Sowohl die Fitverfahren zur Extraktion der „wahren“ Prozessparameter (siehe Abschnitt 2.7.2, Seite 33 ff.) als auch das Simulated Annealing-Verfahren (Abschnitt 2.4.2, Seite 23 ff.) sind auf Startwerte angewiesen.

Die Initialwerte der Fitverfahren sind in Tabelle D.1 und des Simulated Annealings in Tabelle D.2 dargestellt. Sie können prinzipiell beliebig gewählt werden. Um jedoch realistische Ergebnisse sicherzustellen, haben wir die Verfahren so initialisiert, dass die Startpunkte in Bereichen liegen, von denen wir annehmen können, dass sie in etwa den von uns untersuchten Art-Landschafts-Szenarien entsprechen.

Tabelle D.1: Startwerte der Prozessparameter für die Fitverfahren

Patch-Matrix-Modell		Rastermodell	
α	5.0	ρ	20.0
y'	0.1	μ	0.1
e_0	0.1	κ	5.0
x	1.0		

Patch-Matrix-Modell

Bei einer durchschnittlichen Wanderdistanz von $R = 0.4$ km ergibt sich nach Poethke *et al.* (1996a) für

$$\alpha = \frac{2}{R} \tag{D.1}$$

ein Migrationsparameter von $\alpha = 5 \text{ km}^{-1}$.

Der Extinktionsparameter x wird aus nahe liegenden Gründen auf 1.0 gesetzt (ausführliche Diskussion in Abschnitt 4.1.2 ab Seite 74).

Der zweite Extinktionsparameter e_0 wird so gewählt, dass die Extinktionswahrscheinlichkeit der größten Habitatfläche in den Haßbergen kleiner als ein Prozent ist. Mit $A_{max} = 12.28$ ha ergibt sich ein gerundeter Wert von $e_0 = 0.1$.

Der Kolonisationsparameter y' beschreibt (im Falle $\beta = 1$) anschaulich die mittlere Immigrantenzahl in ein Patch, für das die Kolonisationswahrscheinlichkeit $C_i = 0.5$ ist. Wir wählen dafür willkürlich zwei Individuen (bspw. ein männliches und ein weibliches). Da in unserem Modell jedoch nur die ersten Eiablagen von dispergierenden Weibchen erfasst werden, setzen wir $y' = \frac{2}{2 \cdot 10} = 0.1$.

Rastermodell

Angesichts einer Gridgröße von $D = 100$ m gehen wir von einer durchschnittlichen Wanderdistanz von $R = 0.1$ km aus und kommen nach Gleichung (D.1) auf $\rho = 20 \text{ km}^{-1}$.

Den Kolonisationsparameter setzen wir analog zum Patch-Matrix-Modell auf $\mu = 0.1$.

Der Extinktionsparameter κ wird so gewählt, dass die Aussterbewahrscheinlichkeit einer Zelle mit der Kapazität $K_i = 1$ kleiner als ein Prozent ist, was zu einem ganzzahligen Wert von $\kappa = 5.0$ führt.

Tabelle D.2: Startwerte der Prozessparameter für das Simulated Annealing-Optimierungsverfahren

	Patch-Matrix-Modell		Rastermodell
α	5.0	ρ	20.0
x	1.0	μ	0.1
e'	0.001	κ	5.0

Simulated Annealing

Wir parametrisieren das Simulated Annealing-Optimierungsverfahren so, dass insgesamt 2698 Auswertungen von Gleichung (2.28) erfolgen. Die Abkühlung der Temperatur geschieht in 142 Stufen, in denen jeweils 19-mal die Log-Likelihood-Funktion berechnet wird. Die Boltzmann-Konstante ist so gewählt, dass sich vor dem Hintergrund der durchschnittlichen Werte zahlreicher Probeläufe geeignete Wahrscheinlichkeiten zur Akzeptanz auch schlechterer Zustände ergeben (vgl. Tabelle D.3).

Zufallsgenerator

In Tabelle D.4 werden die Initialwerte des Zufallsgenerators für die verschiedenen Replikate des Landschaftsgenerators und des individuenbasierten Modells aufgelistet.

Tabelle D.3: Parameterwerte des Simulated Annealing-Optimierungsverfahrens

	Patch-Matrix-Modell	Rastermodell
<i>N_TRIES</i>	20	20
<i>ITERS_FIXED_T</i>	1	1
<i>STEP_SIZE</i>	0.5	0.5
<i>K</i>	2.0	2.0
<i>T_INITIAL</i>	1.0	1.0
<i>MU_T</i>	1.05	1.05
<i>T_MIN</i>	0.001	0.001

Tabelle D.4: Initialwerte des Zufallsgenerators

Replikat	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>randSeed</i>	3	5	7	11	13	17	19	23	29	31

E Symbolverzeichnis

Auf den folgenden Seiten sind sämtliche Variablen und Modellparameter aufgeführt. Sie sind mit einem Verweis auf ihr erstes Erscheinen in dieser Arbeit und ggf. auf die zugehörige Gleichung versehen. Sofern die Symbole zu einem bestimmten Modell bzw. Programm gehören, sind sie innerhalb dieser Gruppe geordnet. Manche Programme verfügen über Parameter, die für diese Arbeit nicht relevant sind und deshalb auch nicht erläutert werden. Sie werden an dieser Stelle jedoch der Vollständigkeit wegen erwähnt. Die dabei angegebene Seitenzahl bezieht sich auf den dazugehörigen Abschnitt in dieser Arbeit.

θ	Zu schätzender Parametervektor, Seite 21
$\hat{\theta}$	Maximum-Likelihood-Schätzer von θ , siehe Gleichung (2.29), Seite 23
\hat{c}	Maximum-Likelihood-Schätzer von c , Seite 32
\hat{e}	Maximum-Likelihood-Schätzer von e , Seite 32
Vk_{θ}	Variationskoeffizient von θ , siehe Gleichung (3.2), Seite 59
z_{θ}	Relativer Fehler von θ , siehe Gleichung (3.1), Seite 59
$\overline{\mathcal{L}_{\mathcal{G}}}$	Geometrisches Mittel der Maximum-Likelihood-Funktion, siehe Gleichung (6.2), Seite 98
π_y	Asymptotische Wahrscheinlichkeit, dass sich das System im Zustand y befindet, Seite 127
\widehat{M}_{ij}	Maximale Anzahl beobachteter reproduktiver Dispersalereignisse zwischen zwei Patches/Zellen, Seite 34
c	Kolonisationswahrscheinlichkeit eines Patches oder einer Zelle, Seite 32
C_i	Kolonisationswahrscheinlichkeit von Habitat i , Seite 12
e	Extinktionswahrscheinlichkeit eines Patches oder einer Zelle, Seite 32
E_i	Extinktionswahrscheinlichkeit von Habitat i , Seite 12
E_i	Wert der Energiefunktion des Simulated Annealing im i -ten Schritt, Seite 23
H	Anzahl der Habitats, Seite 12
J_i	Inzidenz von Habitat i , Seite 13
$l(\theta)$	Log-Likelihood-Funktion für θ , siehe Gleichung (2.28), Seite 22
M_{ij}	Mittlere Anzahl an Immigranten von Patch/Zelle i nach j , Seite 34
N_{00}	Anzahl der Zustandsübergänge eines Patches oder einer Zelle von ‘unbesetzt’ nach ‘unbesetzt’, Seite 32
N_{01}	Anzahl der Zustandsübergänge eines Patches oder einer Zelle von ‘unbesetzt’ nach ‘besetzt’, Seite 32

- N_{10} Anzahl der Zustandsübergänge eines Patches oder einer Zelle von ‘besetzt’ nach ‘unbesetzt’, Seite 32
- N_{11} Anzahl der Zustandsübergänge eines Patches oder einer Zelle von ‘besetzt’ nach ‘besetzt’, Seite 32
- O Zustandsraum im Markov-Modell, Seite 126
- $o_i(t)$ Besetzungszustand von Patch i zum Zeitpunkt t , Seite 12
- P Stochastische Matrix der Übergangswahrscheinlichkeiten, siehe Gleichung (B.2), Seite 126
- $P(c, e)$ Likelihood-Funktion für die Kolonisationswahrscheinlichkeit c und die Extinktionswahrscheinlichkeit e , Seite 32
- $p_y^{(t)}$ Wahrscheinlichkeit, dass sich das System zum Zeitpunkt t im Zustand y befindet, siehe Gleichung (B.4), Seite 127
- p_{xy} Übergangswahrscheinlichkeit vom Zustand x in den Zustand y , Seite 126
- $p_{xy}^{(t)}$ t -Schritt-Übergangswahrscheinlichkeit vom Zustand x in den Zustand y , siehe Gleichung (B.7), Seite 127
- $\mathcal{L}(\boldsymbol{\theta})$ Likelihood-Funktion für $\boldsymbol{\theta}$, siehe Gleichung (2.27), Seite 22
- R Maximale Wanderdistanz [km], siehe Gleichung (D.1), Seite 132

Rasterbasiertes Inzidenzmodell

κ	Extinktionsparameter, siehe Gleichung (2.16), Seite 19
μ	Kolonisationsparameter, siehe Gleichung (2.22), Seite 20
ρ	Migrationsparameter, siehe Gleichung (2.23), Seite 20
φ_{ij}	Winkelbeziehung zwischen Zelle i und j , siehe Gleichung (2.25), Seite 21
C_i	Kolonisationswahrscheinlichkeit von Zelle i , siehe Gleichung (2.22), Seite 20
E_i	Extinktionswahrscheinlichkeit von Zelle i , siehe Gleichung (2.16), Seite 19
K_i	Kapazität von Zelle i , Seite 20
$K_{i,a}$	Kapazität von Zelle i , siehe Gleichung (2.17), Seite 19
$K_{i,b}$	Kapazität von Zelle i , siehe Gleichung (2.18), Seite 19
$K_{i,c}$	Kapazität von Zelle i , siehe Gleichung (2.20), Seite 19
K_{min}	Minimale Kapazität, siehe Gleichung (2.19), Seite 19
M_i	Mittlere Anzahl von Immigranten in Zelle i , siehe Gleichung (2.23), Seite 20
N_i	Qualitative bzw. quantitative Populationsgrößenangabe von Zelle i , Seite 18
p_i	Relative Besetzungshäufigkeit von Zelle i , siehe Gleichung (2.23), Seite 20
r_{ij}	Distanz zwischen Zelle i und j , siehe Gleichung (2.24), Seite 20
x_i	Abszisse von Zelle i , siehe Gleichung (2.24), Seite 20
y_i	Ordinate von Zelle i , siehe Gleichung (2.24), Seite 20
Z	Anzahl Zellen, Seite 18

Habitatlandschaftsgenerator

ColorRed Schwellenwert zur Unterscheidung von Z-Index-Regionen, Seite 25

Distribution Klumpungsart, Seite 24

HABFilename Dateiname der zu speichernden Habitatlandschaft im `hab-`Format, Seite 25

MeanPatchQual Durchschnittliche Patchqualität, Seite 25

MeanPatchSize Durchschnittliche Patchgröße [m²], Seite 24

NoPatches Anzahl von Patches, Seite 24

pixelScale Skalierungsfaktor [m²], Seite 25

randSeed Initialisierung des Zufallszahlengenerators, Seite 25

VariancePatchQual Varianz der Patchqualität, Seite 25

VariancePatchSize Varianz der Patchgröße [m²], Seite 24

WorldSizeX Breite des Landschaftsausschnittes [m], Seite 24

WorldSizeY Höhe des Landschaftsausschnittes [m], Seite 24

ZIXFilename Dateiname der zu speichernden Habitatlandschaft im `zix-`Format¹, Seite 25

¹zix steht für Z-Index (vgl. Markl & Ramsak, 2001)

Patch-Matrix- und Raster-Modul

grid_capacity_mode Kapazitätsmodus, Seite 38

grid_qualitative Initialisierung des Zufallszahlengenerators, Seite 38

HABFilename Dateiname des Habitatlandschafts-File im HAB-Format, Seite 36

INC_prefix Präfix der Inzidenzaufzeichnungen des Wahrheitsmodells, Seite 37

init_alpha Initialwert von α , Seite 38

init_col_par Initialwert von y' , Seite 38

init_den_par Initialwert von x , Seite 38

init_e_par Initialwert von κ , Seite 38

init_ext_par Initialwert von e_0 , Seite 38

init_mig_par Initialwert von ρ , Seite 38

init_y_par Initialwert von μ , Seite 38

MeanPrefix Präfix der Datei mit den zu speichernden langfristigen Beobachtungen, Seite 38

NObservations Anzahl der Snapshotbeobachtungen, Seite 37

ObservationStart Startjahr der Snapshotbeobachtungen, Seite 37

OInterval Intervall zwischen den Snapshotbeobachtungen, Seite 37

randSeed Initialisierung des Zufallszahlengenerators, Seite 38

SnapshotPrefix Präfix der Datei mit den zu speichernden Snapshotbeobachtungen, Seite 37

Patch-Matrix-Inzidenmodell

α	Migrationsparameter, siehe Gleichung (2.6), Seite 16
β	Kolonisationsparameter, siehe Gleichung (2.5), Seite 15
A_0	Kritische Flächengröße, für die das Extinktionsrisiko gleich 1 ist, Seite 15
A_i	Flächengröße von Patch i [ha], Seite 15
b	Parameter, siehe Gleichung (2.6), Seite 16
C_i	Kolonisationswahrscheinlichkeit von Patch i , siehe Gleichung (2.4), Seite 15
d_{ij}	Distanz zwischen Patch i und j , siehe Gleichung (2.7), Seite 16
e'	zusammengefasster Kolonisations- und Extinktionsparameter, siehe Gleichung (2.11), Seite 17
e_0	Extinktionsparameter, der die Aussterbewahrscheinlichkeit für eine normierte Flächengröße angibt, siehe Gleichung (2.3), Seite 15
E_i	Extinktionswahrscheinlichkeit von Patch i , siehe Gleichung (2.3), Seite 15
M_i	Mittlere Anzahl von Immigranten in Patch i , siehe Gleichung (2.5), Seite 15
N	Anzahl Patches, Seite 14
p_i	Beobachtete relative Besetzungshäufigkeit von Patch i , Seite 15
S_i	Konnektivität von Patch i , siehe Gleichung (2.6), Seite 16
x	Extinktionsparameter, der die Abhängigkeit der Aussterbewahrscheinlichkeit von der Flächengröße beschreibt, siehe Gleichung (2.3), Seite 15
x_i	Abszisse des Mittelpunktes von Patch i [m], Seite 15
y	Kolonisationsparameter, siehe Gleichung (2.4), Seite 15
y'	zusammengefasster Kolonisationsparameter, siehe Gleichung (2.9), Seite 17
y_i	Ordinate des Mittelpunktes von Patch i [m], Seite 15

Simulated Annealing

ITERS_FIXED_T Iterationen für ein T . Wird nicht benötigt., Seite 23

k Boltzmann-Konstante, Seite 23

MU_T Divisor der Abkühlungsvorschrift, Seite 23

N_TRIES Maximale Schrittzahl im Random Walk, Seite 23

p Wahrscheinlichkeit, mit der ein neuer Zustand akzeptiert wird, siehe Gleichung (2.30), Seite 23

STEP_SIZE Maximale Schrittweite, Seite 23

T Aktuelle Temperatur, Seite 23

T_INITIAL Anfangstemperatur, Seite 23

T_MIN Minimale Temperatur, Seite 23

Individuenbasiertes Modell

- # local cat.* Anzahl lokaler Katastrophen pro Generation, Seite 29
- # species* Anzahl der Spezies, Seite 30
- ampl. of cat.* Amplitude der Katastrophe / Anteil der Individuen, die im Fall einer Katastrophe sterben [%], Seite 29
- area local cat.* Anteil der Katastrophenfläche an der gesamten Landschaft, Seite 29
- climateAmpl* Amplitude globaler Klimaschwankungen, Seite 29
- dy at border* Individuen sterben, wenn sie sich über den Landschaftssausschnitt hinaus bewegen (1), Seite 29
- evolution* Evolution ein (1) oder aus (0), Seite 30
- habitat.ptc* Dateiname, Seite 30
- iniNum* Individuenanzahl zu Beginn der Simulation, Seite 30
- mateRadius* Detektionsradius von Paarungspartnern [m], Seite 28
- matrixDist* Maximale Schrittweite in der Matrix [m], Seite 27
- matrixTurn* Maximale Winkeländerung in der Matrix [rad], Seite 27
- maxAge* Maximales Alter der Individuen [d], Seite 26
- maxEggsPerAnimal* Maximale Anzahl an Eiern eines Weibchens, Seite 26
- maxNestsPerHa* Maximale Anzahl von Nestern pro Hektar, Seite 30
- mutRate* Mutationsrate, Seite 30
- nestRadius* Detektionsradius von Ressourcen [m], Seite 28
- patchDist* Maximale Schrittweite innerhalb eines Patches [m], Seite 27
- patchTurn* Maximale Winkeländerung innerhalb eines Patches [rad], Seite 27
- prob. local cat.* Wahrscheinlichkeit, mit der ein Ei vernichtet und die Ressource nicht wieder freigeschaltet wird, Seite 29
- prob. of cat.* Wahrscheinlichkeit, mit der eine Katastrophe eintritt, Seite 29
- variable r* Anzahl an Eiern eines Weibchens unabhängig von Klimaschwankungen (0), Seite 30
- viewscale* Analogon zu *pixelScale* in `lage` [m], Seite 30
- worldFileName* Dateiname der Habitatlandschaft im `hab`-Format, Seite 30

F Inhalt der beiliegenden CD

Auf der CD befinden sich alle Programmtexte und Daten, die zum Reproduzieren der Ergebnisse dieser Arbeit notwendig sind. Die Daten aller erhobenen Modellläufe können aufgrund ihres Umfangs (komprimiert 11.0 GB) an dieser Stelle leider nicht bereitgestellt werden. Folgende Verzeichnisse sind auf der CD angelegt:

bin vorkompilierte Versionen der Programme

data ausgewertete Daten

diplomarbeit diese Arbeit

scenario das Standardszenario zum Reproduzieren der Replikate

scripts die zur Bearbeitung der Daten verwendeten Skripte

src alle Quelltexte

Weitere Informationen befinden sich in der Datei `README.txt`.

Danksagung

Besonders herzlich bedanke ich mich bei meinen beiden Betreuern, die mich bei der Anfertigung der vorliegenden Arbeit vielfältig unterstützt haben mit ihren Anregungen und Ratschlägen, kritischen Anmerkungen und dem Bemühen, meinen enzyklopädischen Drang zu bremsen. Also:

Prof. Dr. Hans Joachim Poethke für überaus angenehme Arbeitsmöglichkeiten, eine sehr persönliche Atmosphäre, sein Vertrauen, die Übernahme des Gutachtens und für die vielen Dinge, die ich von ihm gelernt habe, sowie

Martin Hinsch für die „Wahrheit“, zahlreiche programmiertechnische Hilfestellungen (insbesondere was C++ für C-Programmierer angeht), die Begeisterung für die Linux-Welt, umfangreiche Unterstützung sowie spannende Diskussionen über Modelle, Systeme und – nicht zu vergessen – „Weltsimulationen“ ; -)

Prof. Dr. Horst Malchow danke ich nicht nur für die Übernahme des Gutachtens, sondern besonders für die stete Unterstützung und seine Lehre, die in mir überhaupt erst das Interesse an populationsbiologischen Prozessen weckte.

Silke Hein sei für die Auskünfte über „gemeine“ Heuschrecken sowie Hinweise auf entsprechende Literatur gedankt und *Dr. Thomas Hovestadt* für aufschlussreiche Diskussionen über das Inzidenzmodell sowie individuenbasierte Modelle.

Allen Mitarbeitern der Ökologischen Station bin ich überaus dankbar für die wunderbare Zeit und einfach dafür, dass die Arbeit Spaß gemacht hat! (Stellvertretend möchte ich namentlich *Anne Böhm* herausgreifen – nicht ohne darauf hinzuweisen, wie empfänglich ich für ungemein motivierende, nette Worte und vor allem für eine überaus aufmerksame Versorgung mit leckeren Cappuccino-Kekschen bin.) Vorsorglich entschuldige ich mich für all die (natürlich nur rein virtuell) malträtierten „Viecher“ und sämtliche kryptische Hackertermini, mit denen ich mich gelegentlich für pedantische Empirie revanchierte. Und wo's gerade so schön ist...: Ich plaudere nicht immer gerne über Simulated Annealing!

Der Konrad-Adenauer-Stiftung, persönlich vor allem *Dr. Rainer Täubrich* und *Lydia Nies*, bin ich zutiefst verbunden und sehr dankbar für die Förderung sowie besonders für die vielen tollen Seminare.

Zum guten Schluss gebührt unendlich großer Dank *meinen Eltern* für alles, was sie für mich getan, was sie mir ermöglicht und wie sie mich mit all ihren Möglichkeiten unterstützt haben, sowie meiner allerliebsten Liebblingsschwester *Judith*.

Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung der Universität Osnabrück

- Nr. 1: Eberhard Umbach: Umweltverträgliches Wirtschaftssystem in den Bereichen Abfall und Emissionen. März 1997.
- Nr. 2: Stefan Trapp, Bernhard Reiter, Michael Matthies: Überprüfung und Fortentwicklung der Bodenwerte für den Boden-Pflanze-Pfad - Teilprojekt Transferfaktoren Boden-Pflanze. August 1997.
- Nr. 3: Michael Matthies (Hrsg.): Stoffstromanalyse und Bewertung. September 1997.
- Nr. 4: Dirk Melcher: Quantifizierung, Klassifizierung und Modellierung der Phytotoxizität organischer Chemikalien. Oktober 1997.
- Nr. 5: Stefan Schwartz: Organische Schadstoffe in der Nahrungskette - Vorstudie zur Validierung von Expositionsmodellen. November 1997.
- Nr. 6: Volker Berding: Private Hausbrunnen - Vergleichende Bewertung von Maßnahmen zur Verbesserung der Trinkwasserqualität. Oktober 1997.
- Nr. 7: Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften I. Januar 1998.
- Nr. 8: Birgit Radtke: Bifurkationen in einem Modell mariner Planktodynamik. Januar 1998.
- Nr. 9: Werner Berens: Konzeption eines Umweltinformationssystems für die Universität Osnabrück. Juni 1998.
- Nr. 10: Michael Matthies (Hrsg.): Studienprojekte 1998. September 1998.
- Nr. 11: Michael Matthies (Hrsg.): Globaler Wandel. September 1998.
- Nr. 12: Klaus Brauer (Hrsg.): Institutsbericht. September 1998.
- Nr. 13: Klaus Brauer, Horst Malchow, Michael Matthies, Eberhard Umbach (Hrsg.): Materialien des Arbeitstreffens Systemwissenschaft in der Lehre, Universität Osnabrück, 29./30.9.1998. Dezember 1998.
- Nr. 14: Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften II. Dezember 1998.
- Nr. 15: Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften III. August 1999.
- Nr. 16: Michael Matthies (Hrsg.): Regionale Nachhaltigkeit. September 2000.

- Nr. 17: Markus Klein: Langjähriger Wasserhaushalt von Gras- und Waldbeständen. Entwicklung, Kalibrierung und Anwendung des Modells LYFE am Groß-Lysimeter St. Arnold. Juni 2000.
- Nr. 18: Markus Brune: Multimediale Umweltmodellierung mit Fuzzy-Mengen. Juli 2000.
- Nr. 19: Michael Matthies (Hrsg.): Fraktale in Hydrologie und Biologie. Oktober 2000.
- Nr. 20: Stefan Fuest (Dissertation): Regionale Grundwassergefährdung durch Nitrat. Dezember 2000.
- Nr. 21: Carsten Schulze (Dissertation): Modelling and evaluating the aquatic fate of detergents. Januar 2001.
- Nr. 22: Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften IV. Januar 2001
(download at <http://www.usf.uos.de/usf/beitraege/>).
- Nr. 23: Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften V. August 2001
(download at <http://www.usf.uos.de/usf/beitraege/>).
- Nr. 24: Kai Lessmann (Diplomarbeit): Probabilistic Exposure Assessment. Parameter Uncertainties and their Effects on Model Output. November 2002
(download at <http://www.usf.uos.de/usf/beitraege/>).
- Nr. 25: Frank Mathias Hilker (Diplomarbeit): Parametrisierung von Metapopulationsmodellen. März 2003
(download at <http://www.usf.uos.de/usf/beitraege/>).

ISSN 1433-3805

Die Beiträge können gegen einen Selbstkostenpreis (ca. 5 – 10 EUR pro Exemplar) beim Institut für Umweltsystemforschung, Universität Osnabrück, 49069 Osnabrück bestellt werden.