

Untersuchung der Dynamik einer Population der invasiven
Italienischer Kammmolche (*Triturus carnifex*) in Allschwil und
Überprüfung der Wirksamkeit von Bekämpfungsmethoden anhand
eines agentenbasierten Modellansatzes

Philipp Franke

2023-11-11

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	5
1.1 Eingeschleppte Arten	5
1.2 Modellierungen in der Biologie	5
1.3 Italienischer Kammmolch (<i>Triturus carnifex</i>)	6
1.4 Bekämpfungsprojekt	7
1.5 Fragestellung	7
2 Material und Methoden	9
2.1 Untersuchungsgebiet	9
2.2 Modellbeschreibung	9
2.3 Szenarien	23
2.4 Kalibrierung	23
3 Resultate	27
3.1 Korrigierte Version	27
4 Diskussion	31
4.1 Qualitative Validierung	31
4.2 Quantitative Validierung	31
4.3 Wanderungen	31
4.4 Umweltfaktoren	31
5 Schlussfolgerung	33
Literaturverzeichnis	35

Kapitel 1

Einleitung

1.1 Eingeschleppte Arten

Eingeschleppte Arten gehören gemäss Clavero und García-Berthou (2005) zu den stärksten Gefährdungsursachen bei Tieren auf der roten Liste der internationalen Union zur Bewahrung der Natur (IUCN). Dabei werden für 54% der untersuchten, ausgestorbenen Arten zumindest eine teilweise Ursache in standortfremden Arten ermittelt. Blackburn, Bellard, und Ricciardi (2019) ermittelt invasive Spezies als Hauptursache für das Aussterben von 25.5% von kürzlich ausgestorbenen Pflanzenarten und 33.4% für die untersuchten Tierarten. Die effektive Bekämpfung von invasiven Species ist demnach eine wichtige Massnahme um dem Aussterben von weiteren Arten entgegen zu wirken.

Die rote Liste der Amphibien der Schweiz (B. Schmidt und Zumbach 2005) weist 70% der vorkommenden Amphibienarten (14 von 20 Arten) einen Gefährdungsstatus zu. Gründe dürften im Landschaftswandel liegen (B. R. Schmidt u. a. 2015), welcher das Vorkommen von geeigneten Brutgewässern stark verändert hat. Aufgrund der ohnehin prekären Situation, sind Amphibien besonders von der Einschleppung invasiver Species betroffen.

Im vorliegenden Fall treffen der heimische Nördliche Kammmolch (*Triturus cristatus*) und der eingeführte Südliche Kammmolch (*Triturus carnifex*) aufeinander. Beide Arten sind auf der roten Liste der Schweiz als stark gefährdet eingestuft (B. Schmidt und Zumbach 2005). Während der Italienische Kammmolch natürlicherweise nur auf der Alpensüdseite vorkommt, besiedelt der Nördliche Kammmolch weite Teile Europas nördlich der Alpen. Die Alpen wirken demnach als natürliche Barriere. Die Vorkommen der südlichen Art auf der Alpennordseite sind in den meisten Fällen auf Verschleppungen zurückzuführen, einzig in einer schmalen Kontaktzone östlich der Alpen besteht eine Gebiet mit natürlichem Aufeinandertreffen beider Arten (Meilink u. a. 2015). In Bereichen mit eingeschleppten italienischen Kammmolchen, wurde jeweils ein Rückgang des nördlichen Kammmolches dokumentiert. (Niederlande: Meilink u. a. (2015); Genf: Arntzen und Thorpe (1999))

1.2 Modellierungen in der Biologie

Sowohl in der Förderung von bedrohten Tierarten, als auch in der Bekämpfung von Schadorganismen sind fundamentale Kenntnisse der Populationsdynamik hilfreich. Die Populationsdynamik beschreibt Faktoren wie Entwicklungsstadien, Ausbreitungsverhalten, Fortpflanzung und Sterblichkeit und bringt diese in einen Zusammenhang. Für solche Untersuchungen werden häufig statistische oder mathematische Modelle verwendet La Morgia und Venturino (2017). Vimercati u. a. (2021) zeigt an einem Beispiel in Südafrika auf, wie Populationsmodelle die gezielte Bekämpfung von invasiven Amphibien und den Mitteleinsatz verbessern können. Diese Modelle lassen grundsätzlich Aussagen auf Systemebene zu. Vimercati u. a. (2017) ergänzen bestehende mathematische Modelle um den Landschaftswiderstand um die effektive Ausbreitung in einer konkreten räumlichen Umgebung zu simulieren. Dennoch bleiben räumliche Ausprägungen in den Modellen nur marginal berücksichtigt. Aspekte wie Wanderhindernisse und Vernetzungskorridore können

die Populationsdynamik entscheidend beeinflussen. Mittels agentenbasierten Methoden, lassen sich konkrete räumliche Beziehungen darstellen (Della Croce u. a. 2014).

Agentenbasierte Modellierungsansätze bieten Möglichkeiten um die Modelle mit räumlichen Gegebenheiten und einer Vielzahl von Verhaltensweisen und -Regeln zu ergänzen (DeAngelis und Grimm 2014). So entstehen Modelle, welche die Entscheidungsstrukturen in biologischen Systemen nachbilden, vor allem wenn sie mit stochastischen Elementen ergänzt werden. Dabei können überraschende Muster entstehen (genannt "Emergenz"), welche durch formelbasierte Ansätze nicht replizierbar sind.

1.3 Italienischer Kammmolch (*Triturus carnifex*)

Das im Rahmen dieser Masterarbeit entwickelte Modell bildet die individuellen Lebenszyklen der Kammmolche nach. Für die Nachbildung der individuellen Lebensgeschichten der Kammmolche ist ein einigermaßen tiefgehendes Verständnis der Lebensweise notwendig. Hier werden wesentliche Aspekte der Biologie von Kammmolchen zusammengefasst. Die Lebensweisen von Italienischem Kammmolch (*Triturus carnifex*) und Nördlichem Kammmolch (*Triturus cristatus*) ähneln sich zuweilen stark, andere Aspekte sind nur von einer Art detailliert bekannt. Für die vorliegende Arbeit werden wissenschaftliche Erkenntnisse von beiden Arten meist als gleichbedeutend aufgefasst.

1.3.1 Jahreszyklus

Kammmolche sind für die Fortpflanzung auf stehende Gewässer angewiesen. Adulte Tiere verbringen grosse Teile des Jahres an Land und wandern im Vorfrühling in die Gewässer. Die Gewässertreue bei adulten Tieren ist dabei sehr ausgeprägt. In einem Fang-Wiederfang-Experiment von A. Kupfer und Kneitz (2000) wird lediglich einem Individuum von 82 wiedergefangenen Tieren ein Gewässerwechsel nachgewiesen, was 1.22 Prozent entspricht. Nach der Fortpflanzung verlassen die Tiere die Gewässer und verbringen das restliche Jahr an Land. Dazu suchen sie häufig Gehölze oder andere Strukturen mit einem guten Angebot an Verstecken auf. Häufig liegen diese Verstecke nur wenige Meter von den Gewässern entfernt. Nur wenige Individuen nehmen weitere Wege in Kauf um Verstecke in einer Distanz bis zu wenigen hundert Meter zu erreichen (Stoefer und Schneeweiß 2001).

1.3.2 Entwicklungsstadien

Die Weibchen legen 200-400 Eier (Meyer u. a. 2009). Aufgrund eines genetischen Phänomens stoppt bei der Hälfte der Eier die Entwicklung und die Embryonen sterben ab. Grund dafür sind unterschiedliche Ausprägungen des Chromosom 1. Embryonen, welche zwei gleichartige Chromosomen 1 besitzen, sterben demnach ab und Individuen mit beiden unterschiedlichen Ausprägungen sind überlebensfähig (Horner und Macgregor 1985). Die Mortalität der geschlüpften Larven ist ebenfalls relativ hoch, lediglich 5% LITERATUR der Larven erreichen die Metamorphose. Vieles spricht für eine dichteabhängige Sterblichkeit im Larvenstadium (persönliche Informationen B. Schmidt, Van Buskirk (2007), Schabetsberger und Jersabek (1995)). Insbesondere der hohe Energiebedarf dürfte zu einem starken Konkurrenzdruck bei der Nahrungsbeschaffung führen. Schabetsberger und Jersabek (1995) schätzt in einem alpinen Karstsee von rund 40'000 m² die Anzahl Larven von *T. alpestris* nach einem außerordentlichen warmen Sommer auf 30'000, was ein Maximalwert für diesen Standort darstellen dürfte.

1.3.3 Wanderungen

Für die Nördlichen Kammmolche wird eine hohe Brutgewässertreue ermittelt Mori u. a. (2017). Eier werden meist in das gleiche Gewässer gelegt werden, in dem das Tier selber geschlüpft ist. Der kleinere Teil der Population wechselt das angestammte Brutgewässer. Gemäß A. Kupfer und Kneitz (2000) sind 1.2% der adulten Kammmolche (1 von 83) und 13 von 35 (37.1%) der Juvenilen in einem anderen Gewässer gefunden worden, als sie selber geschlüpft sind. Die Wandergeschwindigkeit ist bei juvenilen Kammmolche etwas höher (500m gemäß ALEXANDER Kupfer (1998)) als bei adulten Individuen (293m gemäß Stoefer und

Schneeweiß (2001)). Gemäss Jehle, Sinsch, u. a. (2007) konnte zudem nachgewiesen werden, dass nur sehr wenige Individuen (ca. 1 pro Jahr und Population) mit sehr grosser Wanderleistung (etwa das vierfache des Normalen) für die Verbindung entfernter Populationen verantwortlich sind. Mehrere Sinne sind an der Orientierung beteiligt. Die geruchliche Wahrnehmung wird dabei als wichtiger Sinn erachtet, auch für die Orientierung über grössere Distanzen (Weiss, Manzini, und Hassenklöver 2021)

1.4 Bekämpfungsprojekt

In Allschwil wurden seit den frühen 2000er- Jahre Kammmolche festgestellt, welche sich später als Italienische Kammmolche entpuppten. Zum Schutz der bedeutenden Population an Nördlichen Kammmolchen, und wohl auch zum Schutz der bereits in diese getätigten Investitionen, werden seit dem Jahr 2020 Bekämpfungsmassnahmen ergriffen. Dazu werden jeweils Anfang Jahr die Weiher mit den beobachteten Vorkommen mit Amphibienzäunen hermetisch abgeriegelt. Amphibien, welche die Gewässer aufsuchen um sich fortzupflanzen, stossen nun an diese Zäune und fallen in Kessel, welche in regelmässigen Abständen an den Zäunen eingelassen sind. Bei täglichen Kontrollen werden die Tiere in den Kesseln bestimmt und gezählt, die Kammmolche werden später noch gewogen. Diese erhobenen Daten aus den Jahren 2021 und 2022 stehen für diese Arbeit zur Verfügung (siehe Anhang).

1.5 Fragestellung

1.5.1 Forschungsfrage

Untersuchung der Populationsdynamik des Italienischen Kammmolchs (*Triturus carnifex*) im Mühlebachtal in Allschwil anhand agentenbasierter Modellierung und Abschätzung der Erfolgsaussichten der bestehenden Bekämpfungsstrategie.

1.5.2 operative Teilfragen

- Erstellen und kalibrieren des Modells
- Formulieren von Szenarien unterschiedlich effizienter Bekämpfungsmethoden
- Untersuchen der Populationsentwicklung bis zum Jahre 2050 anhand der formulierten Szenarien
- Validieren des Modells

Kapitel 2

Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet besteht aus einem $8 * 8$ km grossen Quadrat in der Nordwestecke der Schweiz. Es reicht bis an die Kantongrenze zu Basel-Stadt im Norden sowie an die Landesgrenze zu Frankreich im Westen. Es deckt auf Schweizer Seite die Gemeinden Allschwil, Biel-Benken, Binningen, Bottmingen und Oberwil teilweise ab. Am Rand des Untersuchungsgebietes liegen Basel-Stadt und Frankreich. Die Lage des Untersuchungsgebietes ist auf der Übersichtskarte in Abbildung 2.1 gut erkennbar. Die Gebiete ausserhalb des Kantons Basel-Landschaft werden grösstenteils ausgeschlossen. Sie liegen peripher und spielen für den Untersuchungszweck eine untergeordnete Rolle. Ausnahme ist die französische Gemeinde Neuwiller. Diese liegt zwischen den Gemeinden Allschwil und Biel-Benken und könnte somit sehr nahe am aktuellen Verbreitungsgebiet der Italienischen Kammmolche und liegt möglicherweise in der Reichweite der Kammmolche. Das Ausschliessen dieser Gemeinde könnte die Aussagekraft des Modells stark einschränken. Aus diesem Grund wurde diese Gemeinde in das Modell integriert.

Die tatsächlich beobachteten Vorkommen der Kammmolche sind isoliert im Mühlebachtal in Allschwil (blaues Rechteck in Abbildung 2.1) und umfassen wenige Gewässer. Das Untersuchungsgebiet wurde bewusst recht gross gewählt, um zu verhindern, dass die Agenten an die Ränder stossen und so möglicherweise die Aussagekraft des Modells beeinträchtigen.

2.2 Modellbeschreibung

In den folgenden Absätzen, wird die Funktionsweise des Modells beschrieben. Die Struktur folgt dem ODD-Protokoll wie von Grimm u. a. (2006) vorgeschlagen und später in Grimm u. a. (2010) erweitert.

2.2.1 Vorbemerkungen

Das Modell unterhält zeitweise mehrere Tausend Agenten. Um die Lauffähigkeit des Modells sicherzustellen wurde es auch auf Ressourceneffizienz optimiert. Deshalb werden einige Lebensabschnitte der Kammmolche vereinfacht dargestellt, ohne die grundsätzliche Funktion zu beeinträchtigen. So sind die ressourcenintensiven, räumlichen Berechnungen auf ein Minimum reduziert. Das Modell ist stringent auf die beschriebenen Ziele (siehe Kapitel 1.5) ausgerichtet und vernachlässigt Verhaltensweisen, welche für diese Ziele nicht relevant sind. Die Auswirkungen sind hier an einem Beispiel erläutert:

2.2.1.1 Saisonale Wanderungen

Kammmolche verbringen grosse Teile des Erwachsenenlebens ausserhalb der Gewässer und kommen lediglich für die Fortpflanzung in die Gewässer. An Land werden grössere Reisen unternommen ohne das angestammte

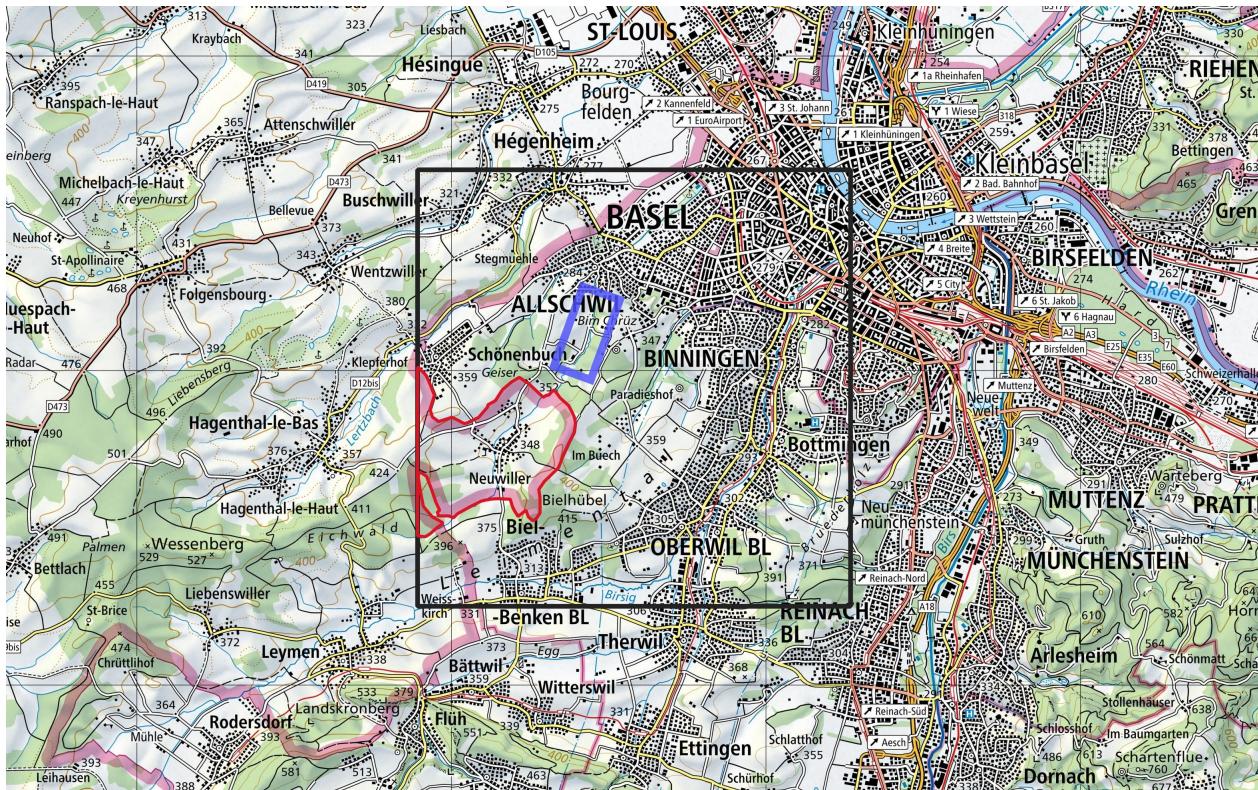


Abbildung 2.1: Das Untersuchungsgebiet (schwarz umrandet) auf der Landeskarte im Massstab 1:100'000

Brutgewässer zu wechseln. Die Landausflüge sind für die Funktionsweise des Modells gänzlich irrelevant. Der Anteil der Population, welcher zur Fortpflanzungszeit in die Gewässer einwandert ist unbekannt und müsste im Modell angenommen oder in verschiedenen Szenarien abgebildet werden. Im Modell hat die Population in den Gewässern Einfluss auf die Anzahl der im Rahmen der Bekämpfungsmassnahmen gefangenen Tiere. Das Modell belässt die Tiere in den meisten Situationen unbeweglich in den Gewässern, was der tatsächlichen Lebensweise widerspricht. Es werden zwei Techniken angewandt um die Abwesenheit der Tiere zu simulieren, ohne diese tatsächlich wandern lassen zu müssen:

1. Das Datum der letzten Fortpflanzung wird in einer Variabel im jeweiligen Agenten gespeichert. Die Fortpflanzung und die Abfangaktionen greifen nur bei Individuen, welche über eine bestimmte Zeit Fortpflanzungspause einlegen.
2. Weitere Unsicherheiten beim Abfangen werden mithilfe von Szenarien untersucht, siehe dazu Kapitel 2.3. Hier wird nur ein gewisser Anteil der tatsächlich Fangbaren Individuen abgefangen. Damit werden die oben beschriebenen Unsicherheiten simuliert und weitere Faktoren wie gewisse Undichigkeit der Fangnetze etc.

2.2.2 Begriffe

In dieser Arbeit werden Begriffe aus der Biologie und aus der Modellierung verwendet. Hier werden die verwendeten Begriffe kurz erläutert:

- Agenten: In den meisten Fällen entspricht ein Agent im Modell einem Individuum der realen Welt. Es handelt sich um eine Entität einer definierten Spezies. In Spezialfällen kann ein Agent viele Individuen beinhalten.
- Spezies: Definition der Agenten. Hier werden die Regeln festgelegt, wie sich die einzelnen Agenten zu verhalten haben.

- Parameter: Werte, welche das Verhalten des Modells beeinflussen. In der Regel können Parameter durch den Benutzer eingegeben werden.
- Variablen: Variablen sind Werte, welche den Zustand von Agenten beeinflussen. Jeder Agent besitzt einen Strauss an Variablen, welche beispielsweise Alter oder Geschlecht bestimmen.
- Population: Summe aller Individuen einer Art, welche in der selben Region leben und sich regelmäßig vermischen.

2.2.3 Zweck

Das Modell bezweckt die Nachstellung der Lebensweise von Italienischen Kammmolchen im Mühlebachtal in Allschwil bei Basel. Die Tiere sind hier standortfremd und werden zum Schutz einheimischer Tiere bekämpft. Anhand des Modells wird ergründet, wie sich die Population der italienischen Kammmolche entwickelt und ausbreitet und geht der Frage nach ob die aktuell angewendete Bekämpfungsmethode erfolgreich sein wird. Das Modell ergründet folgende Leitfragen:

1. Ist es möglich mit der aktuellen Bekämpfungsmethode die Italienischen Kammmolche aus dem Gebiet zu entfernen?
2. Wie lange müssen die Bekämpfungsmassnahmen durchgeführt werden?

2.2.4 Räumliche und Zeitliche Auflösung

Das Modell arbeitet mit Vektordaten und verfügt somit nicht über eine definierte, räumliche Auflösung. Das Untersuchungsgebiet ist 8 x 8km gross und deckt die bekannten Vorkommen der italienischen Kammmolche grosszügig ab. Details zum Untersuchungsgebiet siehe Kapitel 2.1. Die zeitliche Auflösung beträgt einen Tag. Jeder Zeitschritt im Modell entspricht einen Tag im Leben der Kammmolche. Als Startzeitpunkt wird derjenige Moment angenommen, an dem die Kammmolche ins Mühlebachtal kamen. Es handelt sich mutmasslich um eine Aussetzung in den frühen 2000'er-Jahren. Das Startdatum wird auf den 1.1.2000 festgelegt. Als Enddatum ist der 31.12.2049. festgelegt.

2.2.5 Agenten

Das Modell bildet die Entwicklungszyklen, die Stadien und die spezifischen Wanderbewegungen der Kammmolche ab. Die Stadien werden in jeweils eigenen Spezies abgebildet, wobei die Stadien "Eier" und "Larven" in der Spezies **offspring** zusammengefasst sind. Die Spezies **migrant** dient der Modellierung der Wanderbewegungen und kann Agenten der Spezies **juvenile** und **adult** aufnehmen. Für die Visualisierung der Umgebung und die Steuerung von Wanderbewegungen werden Daten zur Bodenbedeckung verwendet, abgebildet in der Spezies **groundCover**. Das Modell verfügt über folgende Spezies:

- **groundCover**: Bodenbedeckung, dient der Illustration der Umgebung und der Berechnung von Wanderhindernissen.
- **pond**: Brutgewässer, enthält die Einheiten aus **groundCover** welche als Typ **stehendes Gewässer** aufweisen.
- **offspring**: deckt die Entwicklungsstadien Eier und Larven ab.
- **juvenile**: jugendliches Entwicklungsstadium. Die Tiere weisen bereits praktisch das Aussehen von Erwachsenen auf, sind aber noch nicht Fortpflanzungsfähig.
- **adult**: Erwachsene, fortpflanzungsfähige Individuen.
- **migrant**: Wandernde Individuen, können juvenile oder adulte sein.

Der Übergang zwischen den Stadien ist in Kapitel 2.2.7 detailliert beschrieben.

2.2.5.1 Formelbasierte Simulationen, Spezies `offspring`

Die ersten Stadien (Eier und Larven) sind an die Gewässer gebunden, umfassen sehr viele Individuen und sind von kurzer Lebensdauer. Sie unternehmen keine Wanderungen und interagieren nicht wesentlich mit anderen Individuen. Im Modell erhalten Sie die Aufgaben die Entwicklungsdauer und die natürliche Sterblichkeit nachzubilden. Wie in Wallentin und Neuwirth (2017) beschrieben, kann das Verhalten von vielen Individuen mit einer geringen räumlichen Verbreitung durch formelbasierte Ansätze adäquat und effizient modelliert werden. Diesem Ansatz folgend, bildet das Modell diese Stadien nicht als einzelne Individuen ab sondern in einer Nachwuchs-Einheit. Diese Einheit kann mit dem Begriff Schwarm versinnbildlicht werden und wird im Modell durch die Spezies `offspring` repräsentiert. In diesen Stadien werden zwei unterschiedliche Sterblichkeiten berechnet:

- Sterblichkeit beim Übergang vom Stadium “Ei” zu “Larve”
- Dichteabhängige Sterblichkeit der Larven

die Nachfahren werden als eigene Einheit behandelt. Die einzelnen Individuen werden demnach nicht als eigenständige Agenten geführt, sondern durch Attribute eines grösseren Agenten repräsentiert. Beim Eier legen (siehe Kapitel: 2.2.7.1) entsteht pro Weibchen ein Agent der Spezies `offspring`. Dieser beinhaltet die Anzahl Nachfahren im Attribut `count`. In der ganzen Lebensdauer der Agenten dieser Spezies, werden zwei Arten von Sterblichkeit berechnet. Diese verändern die Variabel `count` und sind im Detail in den Kapiteln 2.2.7.3 und in Horner und Macgregor (1985) erklärt. Es sind folgende Ereignisse betroffen:

•

2.2.6 Modellvariablen

Das Modell beinhaltet zahlreiche Variablen, welche für die Steuerung der Prozesse, die Orchestrierung der Agenten und für die Auswertung der Resultate benötigt werden. Es wird unterschieden zwischen globalen Variablen, welche auf Ebene des Modells festgelegt werden, und Variablen der einzelnen Spezies.

Diese Variablen bilden die eigentliche Aussage des Modells und zeigen wie viele Kammolche in welchem Stadium zu jedem Zeitschritt vorhanden sind und in welchem Gewässer sie sich befinden. Zudem werden die Anzahl Tiere der einzelnen Stadien über den gesamten Zeitraum aufsummiert um einen Überblick über die Nachwuchs- und Sterblichkeitsrate zu erlangen. Weitere Variablen dienen der Steuerung der Agenten und transportieren wesentliche Informationen beim Übergang der einzelnen Stadien. In den folgenden Kapiteln sind die Variablen aufgelistet, in Klammern ist jeweils der Datentyp angegeben.

2.2.6.1 Globale Variablen

Die globalen Variablen steuern die Modell-Zeit und aggregieren Zahlen aus den Spezies um Auswertungen vornehmen zu können.

- Zeitmanagement:
 - `starting_date` (Datum)
 - `end_date` (Datum)
 - `step` (Sekunden)
 - `seasons` (Schlüssel-Wert-Paar)
 - `seasonNow` (Ganzzahl)
 - `current_date` (aktuelles Modelldatum)
- Anzahl Tiere, über den ganzen Zeitraum aggregiert:
 - `eggs_tot` (Ganzzahl)
 - `larva_tot` (Ganzzahl)
 - `juv_tot` (Ganzzahl)

- `adult_tot` (Ganzzahl)
- `migrantJuv_tot` (Ganzzahl)
- `migrantAdult_tot` (Ganzzahl)
- `occupiedPonds_count` (Ganzzahl)
- `caught_adult` (Liste mit Fremdschlüsseln auf Spezies `adult`)
- `caught_juvenile` (Liste mit Fremdschlüsseln auf Spezies `juvenile`)

2.2.6.2 Variablen pro Spezies

Bei Variablen, welche nur zwei unterschiedlichen Werte annehmen können, wird jeweils ein Bool'scher Datentyp (wahr/falsch) verwendet. Dies vereinfacht die Filterung der entsprechenden Individuen. So werden weibliche Adulte mit folgenden Pseudocode gefiltert: `if isFemale`. Würde das Geschlecht mit dem Datentyp Text in der Variabel "gender" gespeichert, wäre die Filterung umständlicher zu schreiben (`if gender=="female"`), aufwändiger zu prozessieren und fehleranfälliger. Die Bezeichnung der betreffenden Variablen zeigt welche Bedeutung die Variablen annimmt, wenn sie wahr ist. Der andere mögliche Wert wird demnach durch den Wert falsch repräsentiert. Dies betrifft die Variablen `isEgg` (wahr=Stadium Ei, falsch=Stadium Larve), `isJuvenile` (wahr=Stadium Juvenil, falsch=Stadium Adult) und `isFemale` (wahr=weiblich, falsch=männlich). Andere Variablen enthalten einen Verweis auf einen anderen Agenten. Dies ist der Fall bei der Variabel `nativePond`. Hier wird ein Fremdschlüssel auf den entsprechenden Agenten der Spezies `groundCover` gespeichert. Dadurch kann direkt von einem Individuum auf Variablen seines Brutgewässers zugegriffen werden. Folgende Variablen werden auf Ebene Spezies festgelegt und ausgewertet:

- `groundCover`:
 - `type` (Text)
 - `place_of_exposition` (Bool)
 - `catchingNet` (Bool)
 - `area` (Gleitkommazahl)
 - `newtCount` (Ganzzahl)
 - `densityLarva` (Ganzzahl)
- `offspring`:
 - `nativePond` (Fremdschlüssel auf die Species pond)
 - `isEgg` (Bool)
 - `count` (Ganzzahl)
 - `layDate_egg` (Datum)
 - `hatchDate_larva` (Datum)
 - `location` (Koordinaten)
- `juvenile`:
 - `nativePond` (Fremdschlüssel auf die Species pond)
 - `isFemale` (Bool)
 - `dateDevelopment` (Datum)
 - `location` (Koordinaten)
- `adult`:
 - `nativePond` (Fremdschlüssel auf die Species pond)
 - `isFemale` (Bool)
 - `maturity` (Datum)
 - `lastReproduction` (Datum)
 - `isMigrant` (Bool)
 - `slipped` (Bool)
 - `location` (Koordinaten)
- `migrant`:
 - `isJuvenile` (Bool)

- `nativePond` (Fremdschlüssel auf die Species pond)
- `isFemale` (Bool)
- `dateDevelopment` (Datum)
- `lastReproduction` (Datum)
- `location` (Koordinaten)

2.2.7 Prozesse

Das Modell berechnet die Anzahl Kammmolche im ganzen Modell und in den einzelnen Gewässern bei jedem Zeitschritt. Für die Übergänge zwischen den Stadien, die Wanderungen und die Sterblichkeit sind spezifische Prozesse definiert, welche folgend erläutert werden.

2.2.7.1 Fortpflanzung und Eier legen

Weibchen legen Eier in ihr angestammtes Gewässer, welche in der Variabel `nativePond` gespeichert wird. Dies ist nicht jederzeit möglich, es müssen eine Reihe von Bedingungen eintreffen, damit Eier abgelegt werden können:

- Die Jahreszeit: Fortpflanzung findet in einem festgelegten Zeitraum statt.
- Es muss mindestens ein Männchen im gleichen Gewässer vorhanden sein wie das Weibchen.
- Seit der letzten Fortpflanzung ist die, durch den Parameter `reproductionBreak`, festgelegte Fortpflanzungspause verstrichen.

Beim Eier legen wird ein Agent der Spezies `offspring` mit folgenden Variablen geschaffen:

- `isEgg = true`
- `count = parameter(clutchSize)`
- `nativePond = nativePond der Mutter`
- `layDate_egg = current_date`
- `location = location der Mutter`

2.2.7.2 Schlüpfen

Beim Schlüpfen werden drei Variablen in der Spezies `offspring` angepasst:

- `count = count * parameter(survival_egg)`
- `isEgg = false`
- `hatchDate_larva = current_date`

2.2.7.3 Dichteabhängige Sterblichkeit der Larven

Im Larvenstadium wird eine dichteabhängige Sterblichkeitsrate eingeführt. Die Annahme ist, dass mit zunehmender Dichte die Sterblichkeit quadratisch ansteigt. Die grundlegende Sterblichkeit entspricht der Sterberate bei unbedeutender Larvendichte und wird gestützt auf die Werte aus anderen Stadien als 0.6 angenommen. Dies entspricht einer Überlebenswahrscheinlichkeit von 40%. In der Grundformel $y = a * x^2 + b * x + c$ ist y die Sterberate der Larven, x ist die Larvendichte, b wird auf 0 gesetzt, und c entspricht der Grundsterblichkeit von 0.6. Der Koeffizient a , welcher die Öffnung der Kurve und somit die Auswirkung der Dichte auf die Sterblichkeit bestimmt, wird im Kalibrationsprozess ermittelt (Kapitel 2.4.2). Das Ergebnis beschreibt die Überlebenswahrscheinlichkeit der Larven über die ganze Lebensdauer. Es resultiert die Formel (2.1), wobei gilt:

- S =Sterblichkeit pro Tag

- S_{grund} = Grundsterblichkeit
- $Koeff$ = Koeffizient
- $Dichte$ = aktuelle Larvendichte in $\frac{Anzahl}{m^2}$

$$S = Koeff * Dichte^2 + S_{grund} \quad (2.1)$$

2.2.7.4 Entwicklung der Larven zu Juvenilen

Hier findet der Übergang vom formelbasierten zum individuenbasierten Paradigma statt. Beim erreichen des nötigen Alters (Parameter `maxAge_larva`) wird für jede überlebende Larve (ausgedrückt durch die Variabel `count`) ein Agent der Spezies Juvenil geschaffen. Wieviele Larven das nächste Stadium erreichen, wird über die dichteabhängige Sterblichkeitsrate bestimmt, siehe vorheriges Kapitel. Bei der Entwicklung zum Juvenilen werden eine Reihe Eigenschaften vom kreierenden Agenten (ursprünglich von der Mutter) übernommen. Das Geschlecht wird nach einem Zufallsmechanismus festgelegt. Es werden folgende Variablen gesetzt:

- `nativePond = nativePond` des kreierenden Agenten
- `location = location` des kreierenden Agenten
- `if random(1.0) >= 0.5: isFemale=true, else: isFemale=false`
- `dateDevelopment = current_date`
- `isMigrant = true`, ansonsten würde die Entscheidung übersprungen, ob eine Wanderschaft angetreten wird oder nicht

Nach dem Übergang vom Larvenstadium ins juvenile Stadium wird der kreierende Agent gelöscht.

2.2.7.5 Entwicklung vom Juvenilen zum Adulten

Der Übergang von den juvenilen zum erwachsenen Tier wird über den Kalender terminiert. Beim Erreichen des vorbestimmten Alters (in Parameter `maxAge_juv`), wird folgender Prozess ausgelöst:

```
if random(1.0) >= survival_juvenil:
    create adult
do die
```

Der juvenile Agent wird in jedem Fall gelöscht. Mit der Zeile `if random(1.0) >= survival_juvenil` wird die natürliche Sterblichkeit simuliert. Ein Zufallsprozess selektiert einen bestimmten Anteil (Parameter `survival_juvenil`) der Population, welcher die Geschlechtsreife erreicht. Die Attribute des neuen Agenten `adult` werden wie folgt gesetzt:

- `nativePond = nativePond` des kreierenden Agenten
- `location = location` des kreierenden Agenten
- `isFemale = isFemale` des kreierenden Agenten
- `maturity = current_date`

2.2.7.6 Jährliche Sterblichkeit der Adulten

Die Spezies `adult` verfügt als einzige über eine jährliche Sterblichkeitsrate. Diese wird einmal im Jahr berechnet. Als Zeitpunkt für diese Berechnung wird der letzte Tag des Jahres gewählt. Für jeden Agenten wird in einem Zufallsergebnis entschieden, ob er überlebt. Die Wahrscheinlichkeit zu überleben wird im Parameter `survival_adult` festgelegt.

2.2.7.7 Wanderungen

Sowohl adulte Tiere als auch Juvenile unternehmen Wanderungen. Im vorliegenden Modell werden Wanderungen als ein Wechsel des angestammten Brutgewässers aufgefasst. Saisonale Wanderungen, wie sie in der Natur jährlich vorkommen und im gleichen Gewässer enden wie sie starten, werden nicht modelliert. Die wesentliche Funktion der Wanderungen im Modell ist die Ausbreitung der Population auf neue Gewässer. Die Wanderungen beginnen bei Adulten nach der Paarungszeit und bei Juvenilen sofort ab erreichen des Stadiums. Für die Ausbreitungsleistung der Population sind hauptsächlich zwei Faktoren verantwortlich: Die Dauer der Wanderungen und die Wandergeschwindigkeit. Die Wandergeschwindigkeit kann wird über die Literatur festgelegt und unterscheidet sich zwischen Juvenilen und Adulten. Die Wanderleistung beträgt hier 10m/Tag für Adulter und 15m/Tag für Juvenile (Parameter `migration_velocity_adult` und `migration_velocity_juv`). Die Dauer der Wanderungen wird über eine Kalibration festgelegt. Diese dürfte sich aber im Bereich von 20 Tagen bewegen, um die belegten Ausbreitungsdistanzen von 293m (adulte) und 500m (juvenile) zu erreichen. Nähere Erläuterungen dazu im Kapitel 1.3.3. Wenige Individuen verfügen jedoch über eine viel grössere Wanderleistung als die anderen und vermögen so, weiter entfernte Gewässer zu besiedeln. Im Modell wird dies durch die Anpassung der Wandergeschwindigkeit erreicht. Einer von tausend (0.1%) Wanderern verfügt über eine vierfache Wandergeschwindigkeit. Der Anteil der Population, welcher sich überhaupt auf Wanderschaft begibt ist bei 12% der Adulten und auf 37.3% der Juvenilen festgelegt (Parameter `migrationRate_adult` und `migrationRate_juv`). Die genannten Parameter geben dabei die Wahrscheinlichkeit an, dass ein Agent auf Wanderschaft geht. Diese Entscheidung findet nur einmal pro Stadium statt. Wenn das Los gegen eine Wanderung entscheidet wird die Variabel `isMigrant` auf `false` gesetzt. Das gleiche geschieht nach einer abgeschlossenen Wanderung.

Die Wanderungen selber verlaufen bei beiden Spezies nach gleichem Muster: Sie verlassen das Gewässer in einer zufälligen Himmelsrichtung. Bei jedem Schritt weichen sie zufällig +/- 10° vom Kurs ab. Die zurückgelegte Distanz wird auf durch die Parameter `migration_velocity_adult` und `migration_velocity_juv` bestimmt. Nach Ablauf der Wanderdauer (Parameter `migration_time`) wird das nächste Brutgewässer (Luftlinie) ermittelt und als neues angestammtes Gewässer hinterlegt. Danach führt die Wanderung direkt, ohne Kursabweichungen in das neue Brutgewässer. Die Wanderung erfolgt unabhängig von der Umgebung, mit einer Ausnahmen: Tiere können nicht durch Gebäude wandern. Vor jedem Schritt wird vorausgeschaut ob ein Haus im Weg ist und die Wandergeschwindigkeit und Richtung so angepasst, dass die Hindernisse umgangen werden.

2.2.7.8 Bekämpfung

Ab dem Modelldatum 1.1.2021 werden Bekämpfungsmassnahmen simuliert. In der realen Welt werden Tiere bei der saisonalen Zuwanderung in die Gewässer mithilfe von fest installierten Zäunen gefangen. Kammmolche, welche in der Fortpflanzungspause sind, suchen keine Gewässer auf und können deshalb nicht gefangen werden. Im Modell werden diese saisonalen Wanderungen nicht simuliert. Deshalb werden nur Agenten gefangen, welche nicht in der Reproduktionspause sind und somit in die Gewässer wandern würden. Zudem werden nur an bestimmten Gewässern Zäune aufgestellt, diese sind mit der Variabel `catchingNet == true` markiert. Die zuwandernden Kammmolche erhalten eine Chance (Parameter `probabilityCatch`) um durch die Zäune zu schlüpfen, oder anderweitig nicht gefangen zu werden. Nachfolgend sind die Kriterien aufgelistet, nach welchen zu fangende Tiere selektiert werden:

- `nativePond.catchingNet == true`
- `lastReproduction + reproductionBreak >= current_date`
- `slipped == false`
- `random(1.0) >= parameter(probabilityCatch)`

Die Wahrscheinlichkeit, mit welcher ein Agent gefangen wird, kann nicht eindeutig festgelegt werden, da dazu Zahlen fehlen. Deshalb werden drei Szenarien formuliert, anhand welcher Unsicherheiten bezüglich der Fangwahrscheinlichkeit getestet werden. Näheres dazu ist in Kapitel 2.3 beschrieben. Die Szenarien bestimmen den Parameter `probabilityCatch`.

2.2.8 Design Konzepte

2.2.8.1 Grundlegende Prinzipien

Das Modell versucht äusserst komplexe, natürliche Abläufe abzubilden. Natürliche Prozesse sind nie starr auf einen Parameter ausgerichtet, sondern sind von dutzenden Faktoren abhängig. Das Modell ignoriert bei den meisten Einflussgrössen diese natürliche Bandbreite und legt einen festen Wert dafür fest. Eine Abbildung der Einflussgrössen mit einer zufälligen Schwankung birgt die Gefahr, dass das Modell chaotisch verläuft und die Resultate nicht nachvollziehbar sind. Deshalb basiert das Grundgerüsts des Modells auf starren Abläufen, welche sich nach dem Modelldatum und Parameterwerten richten. Wo immer möglich werden die Parameter anhand Angaben aus der Literatur festgelegt. Es wird bewusst darauf verzichtet, Schwankungsbereiche aus der Literatur mit zufälligen Ereignissen nachzubilden um ein möglichst eindeutiges Modell zu erhalten und chaotisches Verhalten zu verhindern. Dies betrifft zeitliche Entscheidungen, wie die Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien, die Anzahl gelegter Eier sowie die Wandergeschwindigkeit. Die Sterblichkeitsrate wird ebenfalls als fester Wert implementiert, die Entscheidung ob ein Individuum stirbt ist hingegen ein zufälliges Ereignis. Es wird eine Zufallszahl zwischen 0 und 1 generiert. Ist diese Zahl grösser als die Sterblichkeitsrate, stirbt das Individuum. Weitere Entscheidungen sind nicht eindeutig durch die Literatur belegt und beruhen entweder auf Annahmen, werden durch Experimente bestimmt (siehe 2.4) oder werden mit Szenarien in das Modell implementiert (siehe Kapitel 2.3). Dennoch ist es wünschenswert ein naturnahes Verhalten zu erreichen und gewisse Schwankungen in den Resultaten zuzulassen. Dies ermöglicht das Entstehen von unerwarteten Mustern (2.2.8.2) und kann zum besseren Verständnis der realen Gegebenheiten führen.

2.2.8.2 Emergenz

Die Emergenz beschreibt Muster, welche sich durch die Summe der individuellen Entscheidungen ergeben. Die Emergenz wird durch zufällige Entscheidungen gefördert, da eher unerwartetes Verhalten auftritt. Durch komplett starre Regeln, wird weniger Emergenz möglich sein, sondern die Resultate werden immer gleich ausfallen. Das Modell hat zum Zweck die natürlichen Verbreitungsmuster der Kammmolche nachzubilden. Eine stark durch Zufall getriebenes Modell wäre allerdings chaotisch und die einzelnen Durchläufe würde sich so stark voneinander unterscheiden, dass eine Kalibrierung des Modells oder die Interpretation der Resultate verunmöglich würde. Aus diesem Grund werden hier so viele Parameter wie möglich fest geschrieben und nur wenige Entscheidungen mit Zufallsmechanismen herbeigeführt. Viele Zufallsentscheidungen nivellieren sich über die grosse Anzahl Agenten und über die lange Dauer des Modells aus.

Wesentliche Kennzahlen der Verbreitung von Italienischen Kammmolchen im Projektgebiet sind die Anzahl Tiere sowie die besiedelten Gewässer. Das Verbreitungsgebiet wird durch die besiedelten Gewässer bestimmt. Das wesentliche Muster, welches in diesem Modell repliziert werden soll, ist demnach hauptsächlich die besiedelten Gewässer.

In natürlichen Prozessen verfügen alle Entscheidungen über gewisse Schwankungsbereiche. Über viele Individuen und längere Zeit ergeben sich aber eindeutige Muster, welche aus der Summe aller Entscheidungen resultieren und nicht unbedingt nur mit einzelnen Faktoren erklärbar sein müssen.

Dieses Modell versucht das natürliche Verbreitungsmuster der Italienischen Kammmolche zu ergründen und nachzubilden ohne dabei die individuellen Spielräume exakt abzubilden. Dies würde die Gefahr beinhalten, dass das Modell chaotisch reagiert und die Resultate sehr grosse Schwankungen aufweist. Dadurch wäre eine Kalibrierung des Modells und die Interpretation der Daten sehr schwierig wenn nicht sogar unmöglich.

Die Treiber der Emergenz ist in diesem Modell hauptsächlich der Wanderprozess. Dieser verfügt über mehrere zufällige Elemente. Die vom Modell produzierten Resultate sind unter anderem die Anzahl der lebenden Individuen und die Anzahl der besetzten Gewässer. Jedes Gewässer kann nur eine begrenzte Anzahl Individuen pro Jahr hervorbringen. Dies ist durch die dichteabhängige Sterblichkeit der Larven vorgegeben. Das führt dazu, dass Populationswachstum ab einer gewissen Schwelle nur erreicht werden kann, wenn neue Gewässer besiedelt werden. Die Emergenz drückt sich also praktisch nur über die besiedelten Gewässer aus.

Der Wanderprozess ist in recht starren Regeln definiert. Die Wandergeschwindigkeit und die Wanderdauer sind fest hinterlegt. Damit lässt sich bereits erahnen, dass immer die gleichen Gewässer innerhalb eines gewissen Radius besiedelt werden. Gewässer welche weiter als dieser Radius von bereits besiedelten Gewässern

liegen, sind unerreichbar. Dies entspricht nicht der Realität und ist auch in dem Modell nicht wünschbar. Die Emergenz entsteht hier dadurch, das sehr selten ein Individuum die Fähigkeit erhält viel weiter zu wandern als andere. Dadurch ist die temporäre Besiedelung entfernter Gewässer sehr wahrscheinlich und sogar die dauerhafte Besiedelung möglich. Dies ist jedoch auch stark vom Zufall abhängig, da sich zwei Agenten mit unterschiedlichen Geschlechtern in diesem Gewässer begegnen müssen um Nachfahren zu zeugen. Das heisst, dass ein Agent ein Gewässer besiedeln muss und dann genug lang überlebt bis ein zweiter Agent anderen Geschlechts das gleiche Gewässer besucht.

2.2.8.3 Sensing

Das Modell beinhaltet einen einzigen Prozess, in dem die Agenten die Umwelt abtasten: die Wanderung. Die Agenten bewegen sich dabei zum grossen Teil unabhängig von Ihrer Umgebung. Die Ausnahme sind die Wanderhindernisse. Gebäude können nicht durchschritten werden, sondern werden umgangen. Bei jedem Schritt auf der Wanderung wird die Linie vorausberechnet auf welcher die Wanderung weiter verläuft. Kreuzt diese Linie ein Gebäude, wird die Wandergeschwindigkeit so angepasst, dass nur bis zum Gebäude hin gelaufen werden kann. Danach ändert die Laufrichtung zufällig bis das Gebäude umgangen ist oder die Wanderrichtung gänzliche angepasst wurde.

2.2.8.4 Stochasticity

Das Modell basiert auf einer Mischung an stabilen Parametern und zufallsereignissen. Die Zufallsereignisse sind hauptsächlich dichothome Entscheidungen (ja/nein) Wie bereits im Kapitel 2.2.7 beschrieben, basieren zahlreiche Entscheidungen auf Zufallsereignissen. Initialisierung Alter und Geschlechtsreife der bestehenden Kammmolche.

2.2.8.5 Observation

Anzahl Agenten aller Spezies zu jedem Zeitpunkt und aufsummiert über die ganze Laufzeit. Anzahl besetzte Gewässer.

2.2.9 Initialisierung

Der Anfangszustands des Modells besteht aus einer Grundkarte und einer bestimmten Anzahl Kammmolche(Parameter `newtCount`) in einem Gewässer. Die Grundkarte besteht aus der Spezies `groundCover` und wird in Form eines Shape-Files geladen. Die Geometrien und die benötigten Attribute aus dem Shapefile werden in die Spezies `groundCover` geladen, wobei jede Geometrie als ein Agent behandelt wird. Mittels Attributen im Shapefile können die unterschiedlichen Typen von Bodenbedeckung identifiziert und entsprechend eingefärbt werden (Variabel `type`). Für genauere Beschreibung der verwendeten Daten, siehe Kapitel 2.2.10. Aus der Bodenbedeckung werden sämtliche potentiellen Brutgewässer in die Species `pond` verschoben.

Innerhalb der Geometrie des Aussetzungsgewässers (`pond.place_of_exposition == TRUE`) wird die Startpopulation an Kammmolchen geschaffen indem die Variabel `location` der Agenten auf einen zufälligen Punkt innerhalb des Aussetzungsgewässers gesetzt wird. Das Aussetzungsgewässer wird zum angestammten Gewässer (variabel `nativePond`) dieser Agenten und folgende Variablen werden gesetzt:

- `if random(1.0) >= 50 : isFemale=true else: isFemale=false`
- `maturity = starting_date - random(500)`
- `lastReproduction = maturity`

Das Modell wird durch viele Parameter gesteuert. Diese werden ebenfalls initial festgelegt. Die entsprechenden Werte sind in Tabelle 2.1 aufgelistet.

Tabelle 2.1: Im Modell verwendete Parameter

Parameter	Bezeichnung	Einheit	Wert	Herkunft
number_newt_start	Anzahl Kammmolche zu Beginn	Stk.	50	Annahme
starting_date	Start Datum	Datum	1.1.2000	Annahme
stop_date	End Datum	Datum	31.12.2049	Annahme
step	Zeitschritt	Tag	1	Annahme
calibrationEnd	End Datum Kalibration	Datum	1.1.2022	Annahme
survival_egg	Überlebensrate Eier	-	0.5	Literatur
survival_larva	Überlebensrate Larven	-	0.4	Literatur
survival_juvenile	Überlebensrate Juvenile	-	0.4	Literatur
survival_adult	Überlebensrate Adulter, jährlich	-	0.5	Literatur
density_koeff	Abhängigkeit Larvendichte/Sterblichkeit	-	0.01	Kalibration
maxAge_egg	Entwicklungsduer Ei	Tage	15	Annahme
maxAge_larva	Entwicklungsduer Larve	Tage	90	Literatur
maxAge_juv	Entwicklungsduer Juvenil	Tage	200	Literatur
clutchSize	Gelegegrösse	Eier/Weibchen	300	Literatur
reproductionBreak	Fortpflanzungspause	Jahr	2	Literatur
migrationRate_adult	Rate der Wanderer Adult	-	0.12	Literatur
migrationRate_juv	Rate der Wanderer Juvenil	-	0.373	Literatur
migration_time	Dauer Wanderung	Tage	40	Kalibration
start_catching	Startjahr Bekämpfung	Jahr	2021	Literatur
probabilityCatch	Wahrscheinlichkeit gefangen zu werden	-	0.8	Annahme

2.2.10 Verwendete Daten, Bodenbedeckung

Zu Darstellung der Umgebung werden Geodaten vom Kanton Basel-Landschaft mit Informationen zur Bodenbedeckung verwendet. Diese werden vom Kanton Basel-Landschaft erhoben und kostenlos über einen Downloaddienst zur Verfügung gestellt. Diese Informationen dienen der Steuerung von Wanderbewegungen und zur farblichen Darstellung der Landschaft im Modell. Die Vektordaten sind in einer hohen Genauigkeit erfasst und klassifiziert. Die verwendete Darstellung und vorhandene Bodenklassen sind in Abbildung 2.2 ersichtlich. Die Landesgrenze beschreibt im Untersuchungsgebiet einen Bogen tief ins Landesinnere. Die Daten zur Bodenbedeckung sind nur auf Gebieten des Kantons Basel-Landschaft erfasst. In der erwähnten Lücke auf dem Boden der Gemeinde Neuwiller in Frankreich besteht ein Loch. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass Kammmolche ebenfalls durch diese Gebiete wandern. Die benötigten Oberflächendaten wurden hier anhand der 1:25'000 er Landeskarte der Schweiz von Hand grob abdigitalisiert. Erkennbare Strukturen, wie Gebäude, Siedlung, Strassen, Wälder, Landwirtschaftsland und Gewässer wurden dabei berücksichtigt (siehe Abbildung 2.2). Häuser wurden nicht mit dem realistischen Grundriss nachgezeichnet sondern durch ein standardisiertes Rechteck von ca. 100m² ersetzt. Der Siedlungsraum wurde insgesamt als Gartenanlage modelliert. Das restliche Offenland wurde dem Typ "Acker, Wiese, Weide" zugeordnet. Die Körnung ist deutlich größer wie die Daten der amtlichen Vermessung.

Für die Steuerung des Modells wurden die Vektordaten zur Bodenbedeckung mit weiteren Attributen angereichert. Für die Identifizierung der einzelnen Gewässer werden Nummern verwendet, welche von der Koordinationsstelle für Reptilien und Amphibien Schweiz (karch) vergeben werden. Diese stammen aus dem Datensatz "Weiherinventar" im Geodatenviewer des Kantons Basel-Landschaft (siehe: [place_of_exposure ist dasjenige Gewässer markiert, in welchem die Kammmolche mutmasslich ausgesetzt wurden \(BL191\) und die Variabel `catchingNet` zeigt diejenigen Gewässer an, welche für die jährlichen Bekämpfungsaktionen eingezäunt werden \(in der Karte rot umrandet\).](https://geoview.bl.ch/?map_x=2609487.9992678&map_y=1264906.4997948&map_zoom=4&tree_group_layers_Natur%20u.%20Landsch.=weiherinventar&tree_groups=Natur%20u.%20Landsch.)

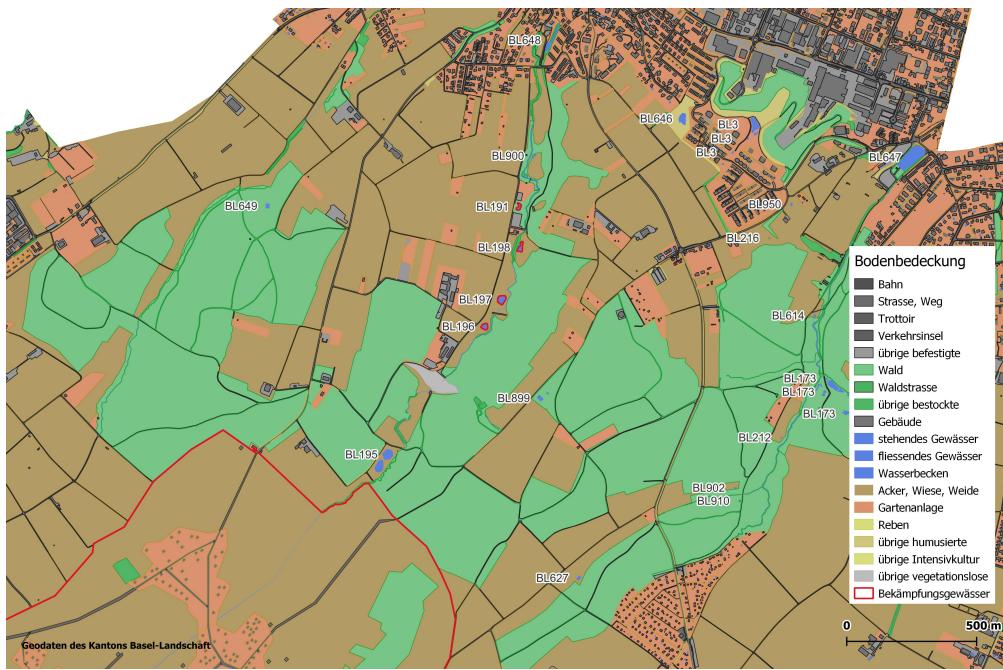


Abbildung 2.2: Darstellung der Bodenbedeckung. Die Gewässer mit aktiven Bekämpfungsmassnahmen sind rot umrandet, die Beschriftungen zeigen die Identifikationsnummer der Gewässer. Am unteren, rechten Bildrand ist das Gebiet in Frankreich zu sehen.

Tabelle 2.2: Gefangene Tiere 2021 (links) und 2022 (rechts)

Gewässer	Adulte	Juvenile	Summe	Gewässer	Adulte	Juvenile	Summe
BL191	44	10	54	BL191	62	20	82
BL195s	2	1	3	BL195s	-	-	-
BL196	265	32	297	BL196	332	159	491
BL197	1	1	2	BL197	304	126	430
BL198	378	47	425	BL198	494	110	604
Total	690	91	781	Total	1192	415	1607

2.2.11 Zähl- und Messdaten

Seit Frühjahr 2021 werden in den Gewässern mit bekannten Vorkommen Kammmolche abgefangen. Die Tiere werden nach Stadium und Geschlecht bestimmt und gewogen. In der Tabelle 2.2 sind die Fangzahlen aus den Jahren 2021 und 2022 aufgeführt. Das Gewässer BL195s wurde im zweiten Jahr nicht mehr für die Bekämpfung berücksichtigt. Andererseits fällt auf, dass im zweiten Jahr beinahe doppelt so viele Tiere abgefangen wurden. Zu erwarten wären eher, dass die Anzahl Tiere zurückgeht. Mit Blick auf den zeitlichen Verlauf der Fangaktion in Abbildung 2.3 lässt sich das auch anders einordnen: Der erste Fangtag im Jahr 2021 war Anfang März. Bereits am ersten Fangtag wurde eine beträchtliche Anzahl Tiere gefangen. Dies deutet darauf hin, dass die Tiere schon früher mit der Wanderung begonnen hatten und möglicherweise bereits Tiere in die Gewässer gelangten, bevor die Fallen aufgestellt wurden. Im Jahr 2022 begann die Fangaktion bereits Anfang Februar. Im Jahr 2022 wurde vor dem 1. März insgesamt 488 Tiere gefangen. Insgesamt kann angenommen werden, dass die Anzahl gefangener Tiere im Jahr 2021 stark unter der Anzahl tatsächlich eingewandter Tiere liegt.

Die Gewichtsverteilung der gefangenen Adulten ist in Abbildung 2.4. Die Tiere scheinen im zweiten Fangjahr eher etwas leichter gewesen zu sein, als im ersten. Das könnte darauf hindeuten, dass bereits viele alten und grossen Tiere abgefangen wurden. Allerdings könnte das auch mit dem verzögerten Beginn der Fangsaison zusammenhängen.

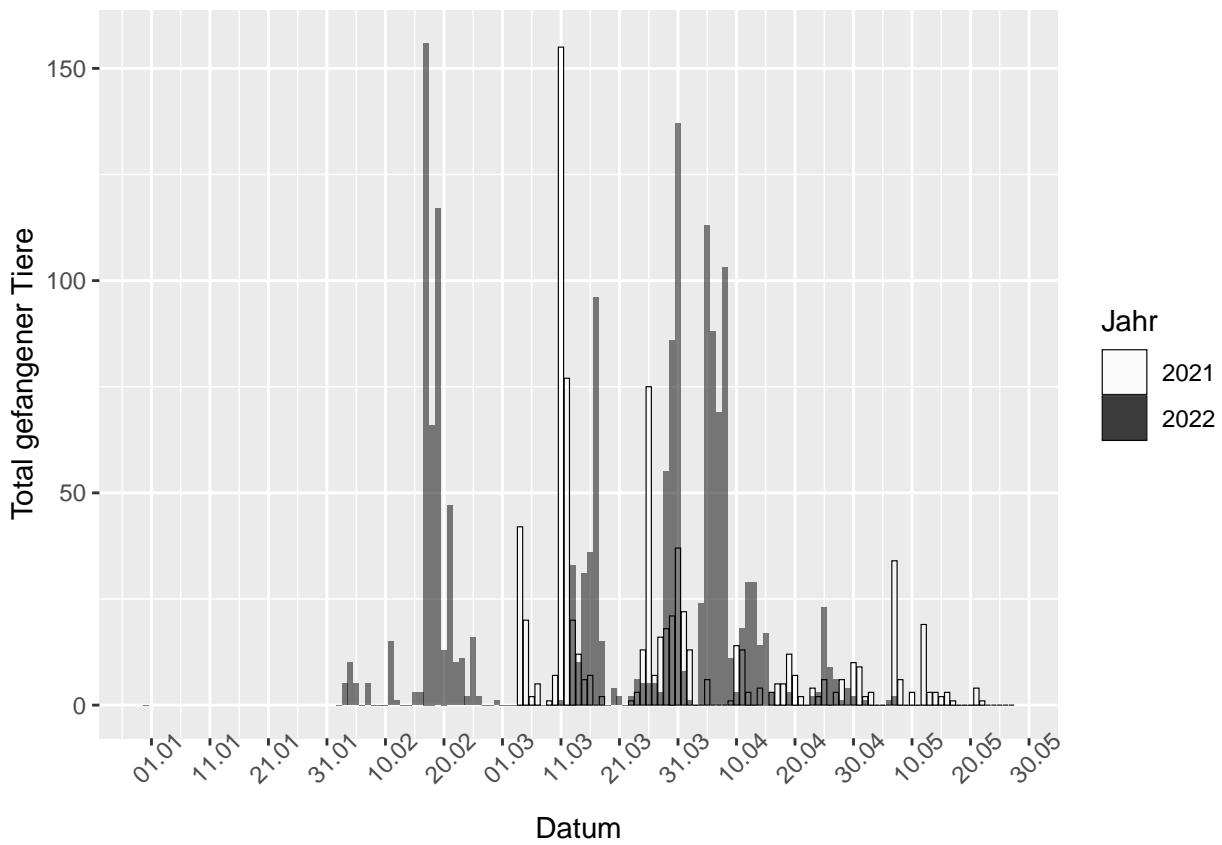


Abbildung 2.3: Fangzahlen aus den ersten beiden Projektjahren

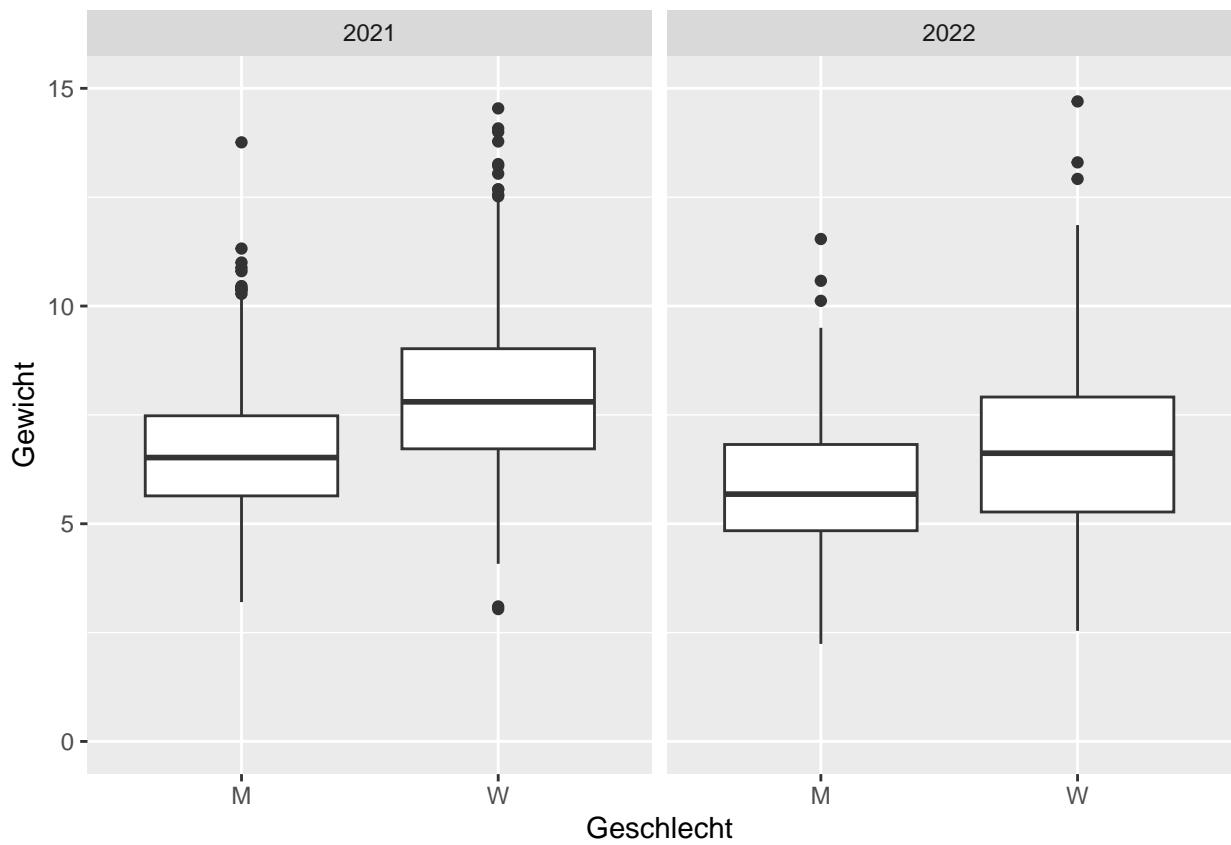


Abbildung 2.4: Gewicht der gefangenen, adulten Tiere

2.3 Szenarien

Ziel der Abfangmassnahmen ist es, die Population an italienischen Kammmolchen aus der Umwelt zu entfernen. Die Massnahmen sind so ausgelegt, dass jedes Jahr möglichst viele Tiere vor der Eiablage gefangen werden und die Population so langfristig geschwächt wird. Es kann jedoch angenommen werden, dass die Abfangmethode nicht 100% der Tiere erwischt. Folgende Faktoren sind unbekannt und müssen in den Szenarien berücksichtigt werden:

- Tiere befinden sich möglicherweise bereits in den Gewässern bevor die Zäune aufgestellt werden
- Tiere schlüpfen durch die Zäune
- Tiere legen Eier ausserhalb der eingezäunten Gewässer (seichte Stellen im Bach, temporäre oder sehr kleine Gewässer, ...)
- Tiere pflanzen sich in Gewässern fort, welche nicht überprüft werden (Gartenteich, Gewässer in Frankreich, ...)

Diese Möglichkeiten lassen sich nicht quantifizieren. Im Modell sind diese Faktoren nicht in die Verhaltensweise der Agenten eingeflossen, weil sie die Komplexität und damit das chaotische Verhalten des Modells verstärken würden. Dadurch würde die Aussagekraft geschwächt. Diese Faktoren lassen sich zusammen als Effizienz der Fangmethode bezeichnen, da sie alle dazu führen, dass sich Tiere den Abfangzäunen entziehen. Da die Effizienz unbekannt ist, werden hier drei Szenarien angenommen, welche eine realistische Bandbreite abdecken:

1. optimistisches Szenario: 95% der Tiere werden abgefangen
2. mittleres Szenario: 80% der Tiere werden abgefangen
3. pessimistisches Szenario: 50% der Tiere werden abgefangen

2.4 Kalibrierung

Das Modell verfügt über viele Parameter, welche zum Grossteil mit Werten aus der Literatur eingestellt werden können. Einzelne Faktoren sind durch die Literatur ungenügend abgedeckt und müssen über die Kalibration ermittelt werden. Dies betrifft die Wanderdauer und die dichteabhängige Sterblichkeit. Im Rahmen der Kalibration werden deshalb folgende zwei Parameter ermittelt:

- die Dauer der Wanderungen (Parameter `migration_time`)
- der Koeffizient der dichteabhängigen Sterblichkeit (Parameter `density_koeff`)

Beide Parameter beeinflussen sich gegenseitig nicht wesentlich, da sie grundsätzlich unterschiedliche Funktionen im Modell übernehmen. Daher können die beiden Parameter nacheinander kalibriert werden, ohne jede Kombination der beiden Parameter testen zu müssen. Für die Kalibrierung der Wanderdauer wird ein Wert für den Dichtekoeffizienten angenommen. Dieser Wert muss so eingestellt sein, dass genügend Kammmolche schlüpfen um in der Wanderphase in alle Himmelsrichtungen loszuwandern. Damit kann sichergestellt werden, dass das Auffinden der Gewässer durch die Wanderdauer beeinflusst wird und nicht durch einen Mangel an wandernden Individuen. Experimentell hat sich ein geeigneter Wert von 0,1 für den Dichtekoeffizient herausgestellt. Nach der Kalibrierung der Wanderdauer wird diese auf den ermittelten Wert fixiert und anschliessend der Dichtekoeffizient kalibriert.

Die Funktion des ganzen Modells ist es, die Populationsentwicklung abzubilden und die Wirkungsweise der Fangaktionen zu untersuchen. Es ist deshalb sinnvoll, bei der Kalibrierung eher ein Worst-Case-Szenario anzunehmen. Die zu kalibrierenden Werte werden im Zweifelsfall also eher mit einem Wert eingestellt, mit welchen die Kammmolche sich stärker vermehren und verbreiten.

2.4.1 Wanderdauer

Als beobachtete Grösse für diese Kalibrierung wird die Anzahl der besiedelten Gewässer verwendet. Wie im Kapitel 2.2.11 gezeigt, konnten bisher nur in 5 Gewässern Kammmolche festgestellt werden. Es handelt

sich um die Gewässer mit der Identifikationsnummer BL191, BL195, BL196, BL197 und BL198. Es gilt nun, einen Wert für den Parameter der Wanderdauer zu finden, welcher ebenfalls zu einer Besiedelung dieser Gewässer führt. Das Modell soll die Möglichkeiten offen lassen, dass weitere Weiher unentdeckt besiedelt wurden. Deshalb ist als Zeilwert nicht die exakte Zahl von fünf besetzten Gewässern gesetzt sondern liegt im Bereich zwischen fünf und sechs Gewässern.

Für die Kalibrierung wurde mit jedem Wert für die Wanderdauer das Modell fünf mal durchgeführt. Als Startdatum dient jeweils der 1.1.2000 und als Enddatum der 1.1. 2022. Die Parameterwerte der Wanderdauer in Tagen wurden experimentell auf den hier verwendeten Wertebereich eingeschränkt (5, 15, 25). Die Resultate sind in Abbildung 2.5 gezeigt. Die senkrechten Linien zeigen dabei die Spanne und die Punkte den Mittelwert der Anzahl besiedelter Gewässer für jeden der drei Parameterwerte. Die graue Linie beschreibt die Regressionslinie, also die Gerade welche am Nächsten an allen Messpunkten liegt. Die waagrechten, gestrichelten Linien zeigen den Zielbereich von fünf bis sechs Gewässern. Es zeigt sich, dass der Parameterwert von 13 genau auf der Regressionsgeraden und auf dem Wert von 5.5 besetzten Gewässern liegt. Der Parameter `migration_time` wird für die folgenden Experimente also auf den Wert 13 eingestellt.

```
## 'geom_smooth()' using formula = 'y ~ x'
```

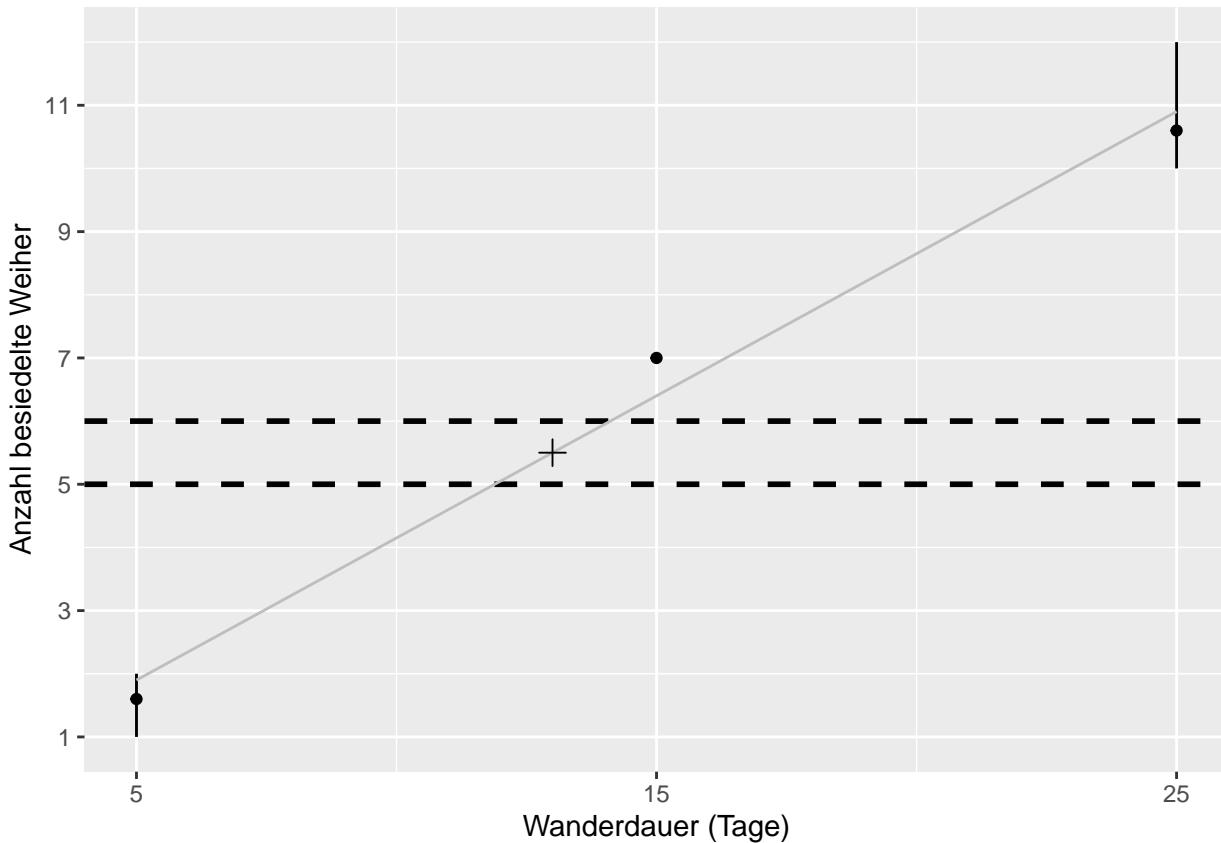


Abbildung 2.5: Ergebnisse der Kalibration.

2.4.2 Dichteabhängige Sterblichkeit

Der Prozess der dichteabhängigen Sterblichkeit ist im Kapitel 2.2.7.3 eingehend beschrieben, ebenso die zugrundeliegende quadratische Gleichung. Der zu bestimmende Parameter ist der Koeffizient (a), welcher die Öffnung der quadratischen Funktion bestimmt. ($y = a*x^2 + bx + c$) Für die Kalibrierung des Dichtekoeffizienten wird das Modell mehrere Male mit unterschiedlichen Parameterwerten durchgeführt und anhand der Resultate ein möglichst passender Wert für den Parameter bestimmt.

Das Modell wird anhand der Daten der Fangaktion 2021 kalibriert (siehe Kapitel 2.2.11 und Tabelle 2.2).

Im Modell wird dieser Koeffizient durch den Parameter `density_koeff` bestimmt. Für die Kalibrierung dieses Parameters wurde das Modell mit unterschiedlichen Werten jeweils 5 Mal durchgeführt. Der verwendete Wertebereich (0.005, 0.01, 0.02) wurde experimentell ermittelt. Die Auswirkungen des Dichtekoeffizienten sind in Abbildung 2.6 veranschaulicht. Es ist ersichtlich, dass sowohl die Streuung der Resultate als auch die absolute Anzahl der gefangenen Kammmolche mit grösserem Koeffizienten abnimmt. Wie in Kapitel 2.2.11 beschrieben, sind die Fangzahlen aus dem ersten Jahr wohl nicht repräsentativ. Die Fangsaison war mutmasslich zu kurz und die Anzahl gefangener Individuen wäre wohl ungefähr doppelt so hoch ausgefallen, wenn das Auffangen schon früher begonnen hätte. Als Zielwert für die Kalibrierung wird hier eine Zahl zwischen 700 und 1200 angestrebt. Wie in der Abbildung 2.6 ersichtlich, liefert von den getesteten Werten einzig der Dichtekoeffizient 0.01 einen Wert innerhalb des angestrebten Bereichs. Allerdings wird ein Wert gesucht, welcher Resultate eher im oberen Bereich des Zielbereichs liefert. Der Dichtekoeffizient sollte also deutlich grösser sein als 0.005 und kleiner als 0.01. Es wird hier ein Wert von 0.008 festgelegt.

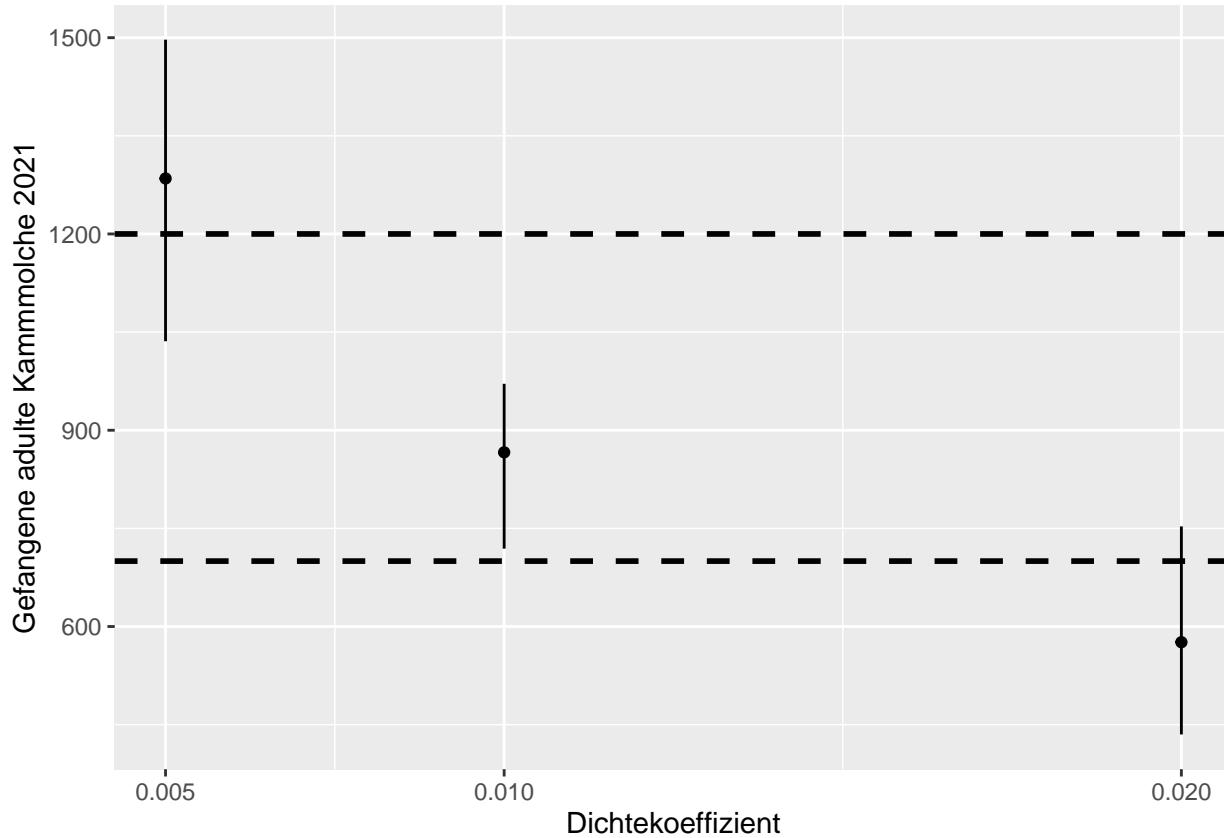


Abbildung 2.6: Die modellierten, gefangenen Kammmolche in Abhängigkeit des Dichtekoeffizienten

Kapitel 3

Resultate

Für die Erhebung der Resultate werden fünf Modelldurchgänge für jedes Szenario durchgeführt. Wie im Kapitel 2.3 ausgeführt, werden verschiedene Fangwahrscheinlichkeiten zugrunde gelegt. Als Resultate werden die Anzahl adulter Kammmolche und die Anzahl der besiedelten Gewässer erhoben. Diese Kennzahlen werden jeweils zu Beginn des Jahres erhoben, wodurch ein zeitlicher Verlauf dargestellt werden kann. In Abbildung @fig:res sind die Resultate grafisch dargestellt. Für jedes Fangszenario (Fangwahrscheinlichkeit), ist ein Diagramm abgebildet. In Schwarz sind die Mittelwerte (Linie) sowie die Spanne (gestrichelte Linien) der lebenden, adulten Kammmolche aufgetragen. In blauer Farbe ist die Anzahl der besiedelten Gewässer angezeigt (Linie=Mittelwert, Fläche=Spanne, rechte Skala). Wie schnell ersichtlich wird, führt kein Szenario zum Aussterben der Kammmolche. Am Ende des Modellzeitraums leben sogar mit dem stärksten Fangszenario (95% Fangwahrscheinlichkeit) in keinem der Modelldurchgänge weniger als 29 Adulter. Wie die Daten der besetzten Gewässer zeigen, werden deutlich mehr Gewässer besiedelt, als bei der Bekämpfung berücksichtigt werden. Über sämtliche Durchgänge werden bis zum Beginn der Bekämpfung (Jahr 2021) zwischen 7 und 16 Gewässer besetzt. Nach Beginn der Bekämpfung reduziert sich die Anzahl auf 3 bis 13 Gewässer. Dadurch können sich die Kammmolche weiter vermehren und verbreiten, da sie den Bekämpfungsmassnahmen entgehen.

In 3.2 wird dargestellt, in wievielen Jahren ein Gewässer besiedelt wurde. Dabei wurden sämtliche Wiederholungen und Fangszenarien berücksichtigt. Das resultierende Muster ist auf den ersten Blick gut nachvollziehbar. Die Gewässer in der Nähe des Aussetzungsgewässers werden in 67–89% der Jahre besiedelt, je weitere die Gewässer entfernt liegen, desto seltener werden sie besiedelt. Es kann nicht festgestellt werden, wieviele Individuen in den einzelnen Gewässern tatsächlich zu diesem Zeitpunkt gelebt haben. Da viele Gewässer nur über wenige Jahre besiedelt waren, ist anzunehmen, dass diese nur von einzelnen Individuen besucht wurden und keine fortpflanzungsfähige Population entstand.

3.1 Korrigierte Version

Es ist durchaus denkbar, dass im Modell Gewässer besiedelt werden, welche in der echten Umgebung für Kammmolche nicht bewohnbar sind. Diese werden dann bei der Bekämpfung der Kammmolche nicht berücksichtigt. Das Modell wird mit einer zweiten Version laufen gelassen, in welche sämtliche Gewässer für die Bekämpfung berücksichtigt werden.

Zweiter Durchlauf, alle Teiche fangen!

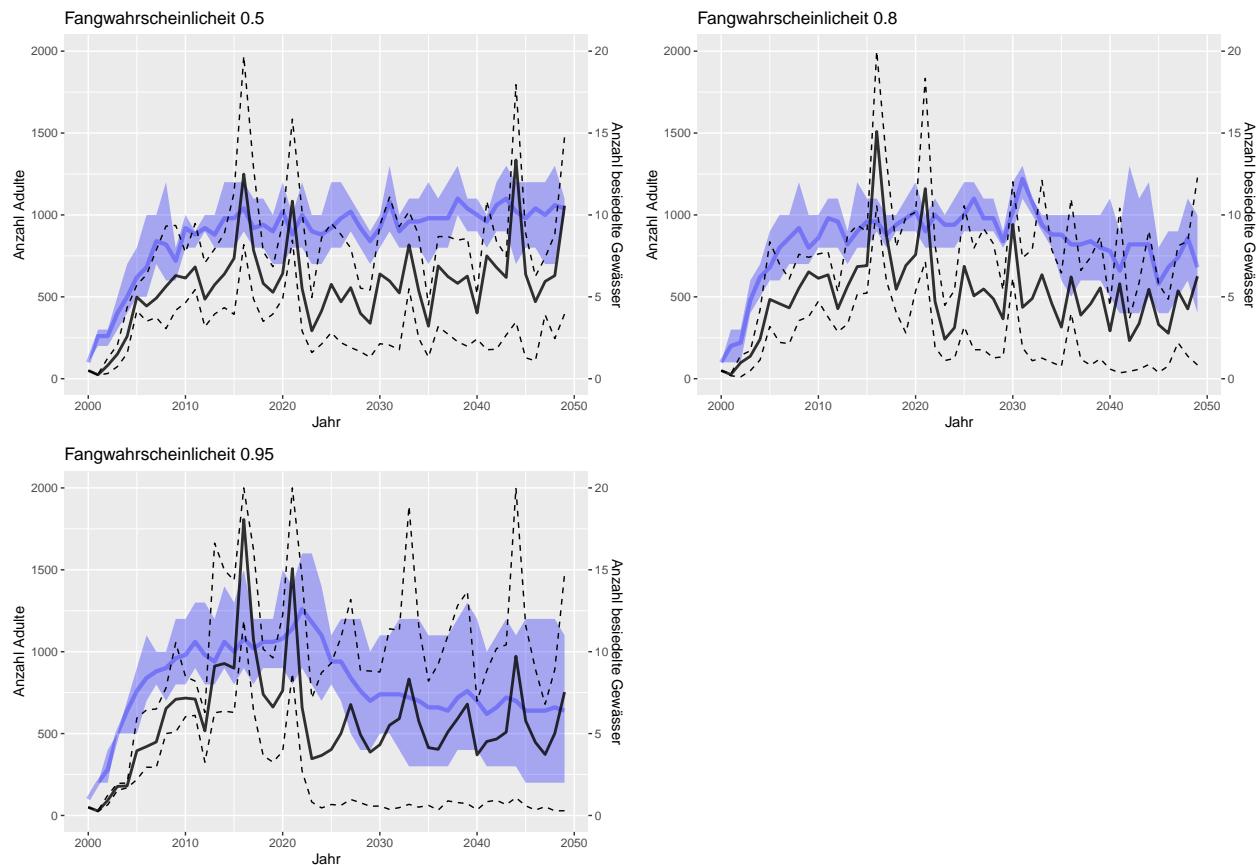


Abbildung 3.1: Entwicklung der adulten Kammmolche unter Berücksichtigung der Fangwahrscheinlichkeit

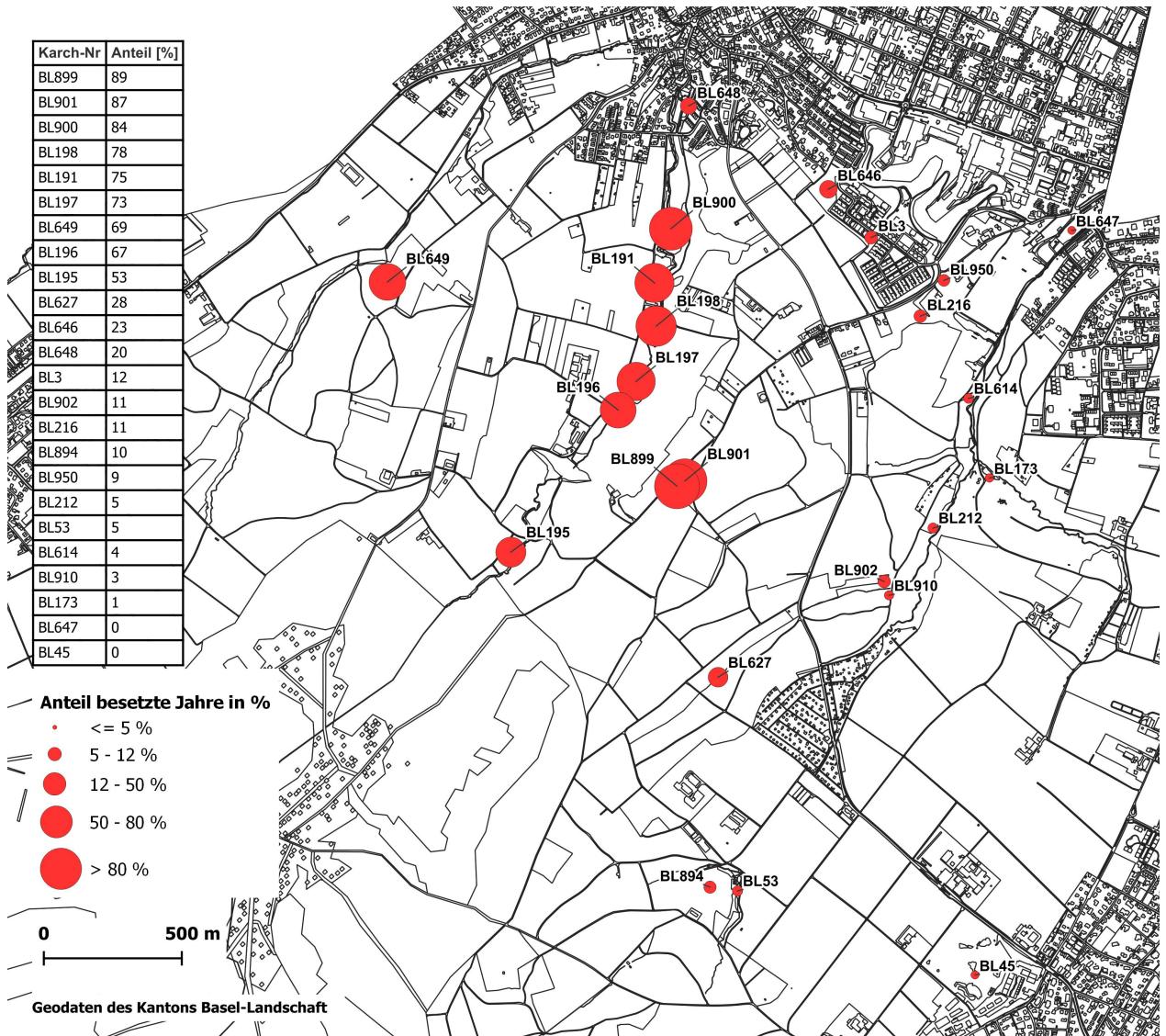


Abbildung 3.2: Gewässer, welche mindestens einmal während sämtlichen Resultatläufen besetzt waren. Die Grösse repräsentiert den Anteil der Jahre, an welchem das Gewässer besiedelt war.

Kapitel 4

Diskussion

Wie die nachfolgenden kapitel zeigen, kann das Modell grundsätzlich als valide bezeichnet werden. Das heisst die vom Modell berechneten Vorhersagen entsprechen, soweit das überprüft werden kann, den realen Umständen.

Das Ziel eines jeden Modells ist es, gewisse Aspekte der realen Welt adäquat nachzubilden. Mit der Validierung wird überprüft, ob dies gelungen ist. Dazu werden hier zwei unterschiedliche Ansätze verfolgt. Die qualitative Validierung fokussiert auf das konzeptionelle Modell und stützt sich auf die Meinung von Experten ab. In diesem Fall wird die generelle Funktionsweise des Modells in Textform einer Expertin vorgelegt.

Die quantitative Validierung hingegen vergleicht Messdaten aus der realen Situation mit den Äquivalenten aus dem Modell. Die einzigen Messdaten, welche vorliegen, sind die Zahlne aus den Fangaktionen. Während die Daten für das Jahr 2021 bereits für die Kalibrierung genutzt wurden, dienen die Fangzahlen aus dem Jahr 2022 für die Validierung.

4.1 Qualitative Validierung

4.2 Quanitative Validierung

Die Validität des Modells wird hier anhand der Fangzahlen aus dem Jahr 2022 überprüft. Signifikant?

4.3 Wanderungen

Es gibt durchaus Hinweise, das Kammmolche in Einzelfällen grössere Strecken zurücklegen. Damit können auch Gewässer besiedelt werden, welche die üblichen Kapazitäten der Tiere übersteigen. Dieser Mechanismus wurde im Modell nicht nachgebildet. Die Resultate wären damit etwas weniger vorhersagbar geworden, hätten dadurch vielleicht aber auch die natürliche Variabilität besser abgebildet. Zudem sind die Wanderungen sehr einfach modelliert und entsprechen vermutlich nicht der Realität. Im Modell wandern die Kammmolche gleich schnell und gleich lang, unabhängig vom Gelände und von der Bodenbedeckung. Es ist jedoch anzunehmen, dass die Amphibien sich in schattiger Umgebungen (Wald, Gehölze, Gräben, ...) länger aufhalten und weiter wandern können. Ebenso ist es einleuchtend, dass die Steigung einen Einfluss auf das Wanderverhalten ausübt. Die Wanderungen sind aber zu wenig detailliert erforscht, und es können keine adäquaten Annahmen für das Modell erstellt werden.

4.4 Umweltfaktoren

Im Modell gänzlich unberücksichtigt bleiben Umweltfaktoren. Es werden nicht alle Gewässer gleich schnell und dicht besiedelt. Der Bewuchs innerhalb der Gewässer spielt sicher eine Rolle, da die Kammmolch-Weibchen die

Eier in Blätter von Unterwasserpflanzen einrollen (QUELLE). Für die Fortbewegung ausserhalb der Gewässer sind sicherlich auch Mikrohabitata massgebend. Verstecke, Bewuchsichte und Bodenbeschaffenheit spielen möglicherweise eine wichtige Rolle in der Entscheidung in welche Richtung und wie weit ein Kammmolch sich fortbewegt. Zusätzlich sind die Einflüsse des Wetters zu nennen. In aussergewöhnlich niederschlagsreichen Jahren ist die Fortbewegung an Land sicherlich für Amphibien einfacher als in sehr trockenen Jahren. Solche eher seltenen Wetterereignisse könnte in der Verbreitung von Kammmolchen eine wichtige Rolle spielen.

Die möglichen Einflussquellen sind zahlreich. Oft ist unbekannt ob überhaupt ein Zusammenhang besteht wie stark dieser Zusammenhang ist. Aufgrund der grossen Unsicherheit wurden Umweltfaktoren hier gänzlich ignoriert.

Kapitel 5

Schlussfolgerung

Das Modell zeigt

Ein Gewässer wird dauerhaft besiedelt, sobald einmal in diesem Gewässer Eier abgelegt werden. Durch die grosse Anzahl an Eiern, werden immer auch einige fortpflanzungsfähige Nachfahren heranwachsen, welche in diesem Gewässer verbleiben. Dieser Mechanismus dürfte in der Realität sehr ähnlich sein. Hier si

Es ist grundsätzlich möglich das natürliche Verhalten von Lebenwesen in einem technischen Modell nachzubilden und damit Vorhersagen zu treffen.

Literaturverzeichnis

- Arntzen, J. W., und R. S. Thorpe. 1999. „Italian Crested Newts (*Triturus carnifex*) in the Basin of Geneva: Distribution and Genetic Interactions with Autochthonous Species“. *Herpetologica* 55 (4): 423–33. <http://www.jstor.org/stable/3893310>.
- Blackburn, Tim M, Céline Bellard, und Anthony Ricciardi. 2019. „Alien versus native species as drivers of recent extinctions“. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17 (4): 203–7. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/fee.2020>.
- Caudera, Elisa, Simona Viale, Sandro Bertolino, Jacopo Cerri, und Ezio Venturino. 2021. „A mathematical model supporting a hyperpredation effect in the apparent competition between invasive eastern cottontail and native European hare“. *Bulletin of Mathematical Biology* 83: 1–28.
- Clavero, Miguel, und Emili García-Berthou. 2005. „Invasive species are a leading cause of animal extinctions“. *Trends in ecology & evolution* 20 (3): 110.
- DeAngelis, Donald L, und Volker Grimm. 2014. „Individual-based models in ecology after four decades“. *F1000prime reports* 6.
- Della Croce, Patrick, Geoffrey C Poole, Robert A Payn, und Clemente Izurieta. 2014. „Simulating the effects of stream network topology on the spread of introgressive hybridization across fish populations“. *Ecological modelling* 279: 68–77.
- Grimm, Volker, Uta Berger, Finn Bastiansen, Sigrunn Eliassen, Vincent Ginot, Jarl Giske, John Goss-Custard, u. a. 2006. „A standard protocol for describing individual-based and agent-based models“. *Ecological modelling* 198 (1-2): 115–26.
- Grimm, Volker, Uta Berger, Donald L DeAngelis, J Gary Polhill, Jarl Giske, und Steven F Railsback. 2010. „The ODD protocol: a review and first update“. *Ecological modelling* 221 (23): 2760–68.
- Horner, Heather A, und Herbert C Macgregor. 1985. „Normal development in newts (*Triturus*) and its arrest as a consequence of an unusual chromosomal situation“. *Journal of Herpetology*, 261–70.
- Jehle, Robert, Ulrich Sinsch, u. a. 2007. „Wanderleistung und Orientierung von Amphibien: eine Übersicht“. *Zeitschrift für Feldherpetologie* 14 (2): 137–52.
- Kupfer, A, und S Kneitz. 2000. „Population ecology of the great crested newt (*Triturus cristatus*) in an agricultural landscape dynamics, pond fidelity and dispersal“. *Herpetological Journal* 10 (4): 165–71.
- Kupfer, ALEXANDER. 1998. „Wanderstrecken einzelner Kammolche (*Triturus cristatus*) in einem Agrarlebensraum“. *Zeitschrift für Feldherpetologie* 5 (1/2): 238–41.
- La Morgia, Valentina, und Ezio Venturino. 2017. „Understanding hybridization and competition processes between hare species: implications for conservation and management on the basis of a mathematical model“. *Ecological Modelling* 364: 13–24.
- Meilink, Willem RM, Jan W Arntzen, Jeroen JCW van Delft, und Ben Wielstra. 2015. „Genetic pollution of a threatened native crested newt species through hybridization with an invasive congener in the Netherlands“. *Biological Conservation* 184: 145–53.
- Meyer, Andreas, Silvia Zumbach, Benedikt R Schmidt, und Jean-Claude Monney. 2009. „Auf Schlangenspuren und Krötenpfaden: Amphibien und Reptilien der Schweiz“.
- Mori, Emiliano, Mattia Menchetti, Matteo Cantini, Giacomo Bruni, Giacomo Santini, und Sandro Bertolino. 2017. „Twenty years' monitoring of a population of Italian crested newts *Triturus carnifex*: strong site fidelity and shifting population structure in response to restoration“. *Ethology Ecology & Evolution* 29 (5): 460–73.
- Schabetsberger, Robert, und Christian Jersabek. 1995. „Alpine newts (*Triturus alpestris*) as top predators in a high-altitude karst lake: daily food consumption and impact on the copepod *Arctodiaptomus alpinus*“. *Freshwater Biology* 33 (Januar): 47–61.
- Schmidt, Benedikt R, Silvia Zumbach, Ursina Tobler, und Mario Lippuner. 2015. „Amphibien brauchen

- temporäre Gewässer“. *Zeitschrift für Feldherpetologie* 22 (2): 37–150.
- Schmidt, BR, und S Zumbach. 2005. „Rote Liste der gefährdeten Amphibien der Schweiz. Ed. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern & Koordinationsstelle für Amphibien-und Reptilienschutz in der Schweiz, Bern. BUWAL-Reihe: Vollzug Umwelt, 48 pp“.
- Stoefer, Matthias, und Norbert Schneeweiß. 2001. „Zeitliche und räumliche Verteilung der wanderaktivitäten von Kammolchen (*Triturus cristatus*) in einer Agrarlandschaft nordost-Deutschlands“. *Rana Sonderheft* 4: 249–68.
- Van Buskirk, Josh. 2007. „Body size, competitive interactions, and the local distribution of *Triturus newts*“. *Journal of Animal Ecology*, 559–67.
- Vimercati, Giovanni, Sarah J Davies, Cang Hui, und John Measey. 2021. „Cost-benefit evaluation of management strategies for an invasive amphibian with a stage-structured model“. *NeoBiota* 70: 87–105.
- Vimercati, Giovanni, Cang Hui, Sarah J Davies, und G John Measey. 2017. „Integrating age structured and landscape resistance models to disentangle invasion dynamics of a pond-breeding anuran“. *Ecological Modelling* 356: 104–16.
- Wallentin, Gudrun, und Christian Neuwirth. 2017. „Dynamic hybrid modelling: Switching between AB and SD designs of a predator-prey model“. *Ecological Modelling* 345: 165–75. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.11.007>.
- Weiss, Lukas, Ivan Manzini, und Thomas Hassenklöver. 2021. „Olfaction across the water-air interface in anuran amphibians“. *Cell and Tissue Research* 383 (1): 301–25.