

Interaktionen zwischen Populationsstruktur und Stochastizität in demographischen Modellen

Thomas Harold George Ezard

Ezard THG: Interactions between Structure and Stochasticity in Demographic Models. Vogelwarte 46: 231 - 232.

Division of Biology, Imperial College London, Silwood Park, Ascot, Berkshire, SL5 7PY, UK.

THGE: E-Mail: thomas.ezard@imperial.ac.uk

Demographie ist das Studium der Populationsdynamik. Als Population wird eine Gruppe von Individuen bezeichnet, die innerhalb einer begrenzten Region lebt. Die Dynamik der Population selbst hängt von demographischen Raten ab (Geburts-, Überlebens-, Ein- und Auswanderungsraten). Zwei gleich große, aber strukturell verschiedene Populationen (das heißt zwei Populationen mit Individuen in ungleichen Alters- oder Statusklassen) können jeweils eine ganz andere Populationsgröße im folgenden Jahr aufweisen. Um lang- und kurzfristige Vorhersagen zur Veränderung der Demographie machen zu können, sollte der Beitrag der einzelnen Individuen (sowie Gruppen von Individuen) zur Populationsentwicklung berücksichtigt werden. Änderungen in der Populationsgröße ergeben sich durch die Kombination von stochastischen (zum Beispiel Klimaänderung) und deterministischen (zum Beispiel wegen Populationsdichte) Prozessen. Die Überlebens- und Sterblichkeitsraten der Individuen einer Population spiegeln zum Teil die Variabilität ihrer Umwelt wieder. Die demographischen Raten beinhalten auch den Schlüssel zu fehlerfreien Vorhersagen der Populationsentwicklung. Diese Dissertation argumentiert, dass die Interaktion zwischen der Variabilität in der Umwelt und der Populationsstruktur entscheidend ist. Die Dissertation bestätigt und betont die Interaktion dieser Größen und ihren Einfluss auf die Populationswachstumsrate.

Analysen wurden auf der Basis von zwei langfristigen Datenbanken auf individuellem Niveau durchgeführt, und zwar am Soay Schaf (*Ovis aries*) auf Hirta, St Kilda, Schottland, und an der Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo*) der Banter See Brutkolonie in Wilhelmshaven, Deutschland. Die Analysen erforschen das Verhältnis zwischen Umwelt, demographischen Raten und Varianz der Populationswachstumsrate. Die Ergebnisse verdeutlichen, wie Struktur und Zufälligkeit die Vorhersagen von konstanten und dynamischen Modellen ändern können.

Die Heterogenität zwischen Individuen der Flusseeeschwalbe entsteht hauptsächlich durch Unterschiede

zwischen Alters- oder Statusklasse. Altersabhängige Änderungen erklärten die Varianz in demographischen und evolutionären Prozessen. Ältere Vögel haben mehr Bruterfolg. Ältere Vögel haben mehr Bruterfolg. Ist die Verbesserung wegen Alter oder Phänotyp? Ein Selektionsgradient ist die Beziehung zwischen einem Phänotyp und einem Fitnessmaß. Wurde das Alter nicht als Faktor in die Modelle integriert, waren fehlerhafte Einschätzungen die Folge bei den Selektionsgradienten. In 8 von 9 Fällen ergab sich eine erhöhte Signifikanz in Modellen ohne Alter. In 6 von 9 Fällen hatte auch die Berücksichtigung der Alterseffekte entgegengesetzte Selektionsgradienten zur Folge. Ein Vogel, der früh an der Brutkolonie „Banter See“ ankam, hat ein höheres Fitness als einer, der spät ankam laut Modellen ohne Alter. In Modellen mit Alter als Faktor zieht der Vogel weniger Nutzen aus dem frühen Ankommen. Wichtig ist nur, dass er pünktlich für seine Altersklasse ankommt. Verschiedene Altersklassen beeinflussten die asymptotische Wachstumsrate der Population (λ_0) in unterschiedlichem Maße. Im allgemeinen aber war die Korrelation zwischen Elastizitäten von λ_0 und Elastizitäten der Abweichung um λ_0 niedrig. Jüngere Brutvögel mit ihrem variableren Bruterfolg beeinflussten die Abweichung um λ_0 mehr als ältere Brüter. Die Varianz eines demographischen Parameters war abhängig von anderen Parametern. Diese Abhängigkeiten unterschieden sich zwischen den Geschlechtern. Raten, die λ_0 stark beeinflussen, bestimmen oft die Zukunft einer Population. Änderungen in der kurzfristigen Zuwachsrate einer Population werden aber oft durch die Varianz der anderen demographischen Raten bestimmt.

Die Varianz um λ_0 ist jedoch nicht völlig stochastisch, weil die Methoden auf asymptotischem Zuwachs basieren. Verschiedene demographische Parameter beantworten verschiedene Fragen. Da jedes Maß andere Annahmen mit sich bringt, können aus verschiedenen Maßen unterschiedliche Schlussfolgerungen resultieren. Modelle, die verschiedene Umweltbedingungen und eine dynamische Populationsstruktur berücksichtigen, haben theoretisch ein erhöhtes Potential, die Zufälligkeit

der Realität widerzuspiegeln. Langzeitliches stochastisches Wachstum (λ_s) ist eine Möglichkeit, solche Variabilitäten in der Umwelt zu beachten. Überraschenderweise ähnelten sich die Elastizitäten von λ_s und λ_0 bei einer Population der Soay Schafe sehr (>97%). λ_s reagierte jedoch nicht in konstanter Weise auf verschiedene demographische Raten unter verschiedenen Umweltbedingungen. Die Korrelation war zwar insgesamt hoch, umweltbedingte Zufälligkeit kann jedoch den Beitrag demographischer Raten zu λ_s dramatisch ändern. Dieser Punkt verdeutlicht das Problem der Extrapolation von kurzfristigen Studien auf langfristige Messungen der Populationszuwachsrate.

Die bisher diskutierten Ergebnisse standen unter der Annahme, dass alle Individuen innerhalb einer Altersklasse eine gleichmäßige „Qualität“ aufweisen. Aus evolutionärer Sicht ist die Zuwachsrate der Population die durchschnittliche Fitness. Selektion wirkt jedoch auf das einzelne Individuum. Jeder Vorteil eines Individuums muss gleichzeitig gegen allen anderen Individuen der Population nachgewiesen werden. Die Heterogenität zwischen individuellen Leistungen bei Flusseeeschwalben war groß und nicht konstant. Allerdings wurden auch langfristig konstante Unterschiede zwischen Individuen gefunden. So kam eine Flusseeeschwalbe, die als zweijährige im Frühling frühzeitig am Koloniestandort eintraf, während ihres ganzen Lebens früh an. Ein grosser Teil der Varianz blieb jedoch unerklärt (>98%). Fitness wurde wegen niedriger Werte erklärter Varianz nicht überwiegend durch Ankunftsdatum, Ankunftsgewicht oder Legedatum bestimmt. Die Erfassung der individuellen Leistungen entlang eines Zeitfensters könnte vielleicht höhere Anteile der Varianz erklären als ein Maß, das in einer Momentaufnahme aufgenommen wird.

Langfristige, konstante oder stochastische Zuwachsraten der Population lassen rasche Änderungen in den Umweltbedingungen und/oder anschließende evolutio-

näre Reaktionen nicht erkennbar werden, und umgekehrt. Kurzfristige Zuwachsraten bedürfen weiterer Forschung, vor allem in Bezug auf Änderungen der Populationsstruktur. Langfristige Vorhersagen, die aus einem kürzeren Zeitfenster extrapoliert werden, können das ständige (oder mindestens schnell funktionierende) Wirken der Selektion nicht erfassen.

Die Population ist eine entscheidende Einheit grundlegender ökologischer und evolutionärer Prozesse. Die Analysen dieser Dissertation stärken das Argument, dass der individuelle Beitrag im Zusammenhang mit der Variabilität in der Umwelt und ihrer Zufälligkeit ein kritischer Faktor zum Verstehen der Änderungen in der Populationsgröße ist. Die Unkenntnis der fokalen Interaktion zwischen Populationsstruktur und umweltlicher Stochastizität lässt wichtige Aspekte der Populationsdynamik und somit auch ökologische und evolutionäre Änderungen unberücksichtigt.

Die Dissertation wurde am Imperial College, London, und am Institut für Vogelforschung, Wilhelmshaven, durchgeführt und bisher veröffentlicht unter:

- Ezard THG, Becker PH & Coulson T 2006: The contributions of age and sex to variation in common tern growth rate. *J. Anim. Ecol.*, 75, 1379-1386
- Ezard THG, Becker PH & Coulson T 2007: Correlations between Age, Phenotypic Traits and Individual Contributions to Population Growth in Common Terns. *Ecology*, 88, 2496-2504.
- Ezard THG, Gaillard J-M, Crawley MJ & Coulson T 2008: Habitat dependence and correlations between elasticities of long-term growth rates. *American Naturalist* 172, no 3. Online: DOI: 10.1086/589897, <http://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/589897>

Die Dissertation wurde dankenswerterweise finanziell unterstützt durch das National Environment Research Council.