Ein Populationsmodell für Rabenkrähen

H.R. Schneebeli, T.P. Wihler

26. Juni 2013

Zusammenfassung

Die lokale Population der Rabenkrähen besteht aus Paaren, die ein Territorium besitzen und sich fortpflanzen (Brüter) und den 'Singles', die kein Territorium besitzen und sich nicht fortpflanzen. Die Nichtbrüter setzen die Brüter ständig unter Druck und versuchen, ein Territorium zu erobern. Die Jungvögel der Brüter vergrössern die Teilpopulation der Nichtbrüter. Bis zu welchem Grad lässt sich die Dynamik der Population der Rabenkrähen durch ein diskretes lineares Modell beschreiben? Qualitativ stimmige lineare Modelle passen schlecht zu den quantitativen Daten aus Beobachtungen.

Eine nichtlineare Modifikation führt zur Selbstbegrenzung der Population der Nichtbrüter analog dem diskreten logistischen Wachstumsmodell. Eigenschaften des verbesserten Modelles werden in ausgewählten Beispielen sichtbar gemacht.

Voraussetzungen Lineare Abbildungen und Matrixdarstellung, Eigenwerte, Eigenvektoren. Lineare Modelle mit diskreten Zeitschritten, gerichtete und bewertete Graphen. Diskretes logistisches Wachstum.

Ziele Populationsmodelle entwickeln, welche Beobachtungsdaten einer Population sinngemäss oder quantitativ richtig beschreiben.

1 Die Population der Rabenkrähen

Beobachtungen an Rabenkrähen zeigen, dass ihre Population eine besondere Struktur aufweist. Es gibt die Teilpopulation der Brüter und jene der Nichtbrüter.

Die *Brüter* leben in stabilen Paarbeziehungen. Jedes Paar besetzt ein Territorium und verteidigt es gegen aussen. Diese Territorien enthalten die nötigen Ressourcen zum Überleben. Sie sind zwischen etwa 20 und 50 Hektar gross. Nur die Besitzer eines Territoriums haben die Chance, ein Nest zu bauen und sich fortzupflanzen. In der Regel verlassen 1 bis 3 Jungvögel im Herbst das Territorium ihrer Eltern (nicht immer freiwillig). Setzt sich ein Paar nicht mehr gegen die Konkurrenz durch, so wechselt es in die Teilpopulation der Nichtbrüter. Die Brüter erreichen ein Alter bis 20 oder mehr Jahre. In dieser Zeit werden sie im Mittel mehr als ein Junges pro Jahr erfolgreich grossziehen, insgesamt also mehr als 20 Vögel in die Population der Nichtbrüter beisteuern.

Die *Nichtbrüter* leben in grossen Gruppen von bis zu einigen Tausend Tieren. Sie streifen an den Rändern der Territorien der Brüter herum. Erst, wenn es einem Paar gelingt, ein Territorium zu besetzen, wird es in die Kategorie der Brüter wechseln. Oft bilden sich bei den Nichtbrütern bereits Paare von 'Verlobten', die die Zusammenarbeit im Kampf um ein Territorium bereits einüben. Die Nichtbrüter üben ständig Druck auf die Brüter aus. Die Maximalzahl der Brüter ist durch die verfügbaren Territorien begrenzt, jene der Nichtbrüter durch die Ressourcen in den Randzonen der Territorien. Die Nichtbrüter leben in einer grossen Gruppe, die sich gut gegen gemeinsame Feinde zu wehren weiss.

Die Nichtbrüter leben im Mittel etwa 5 Jahre. Kritisch ist jeweils der Stress im Winter, wenn die Nahrung knapp wird. Krähen sind intelligent genug und pflegen mit anderen Rabenvöglen, zum Beispiel Elstern, eine Zusammenarbeit bei der Revierverteidigung gegen Raubvögel, die auch bedeuten kann, dass ein Teil des Futters geteilt wird.

2 Ein lineares Modell: Zustände und Übergänge

Ein sehr stark vereinfachtes Modell für die Rabenpopulation beschreibt, wie Paare zwischen den Teilpopulationen der Brüter **B** und jener der Nichtbrüter **N** in diskreten Zeitschritten wechseln. Im Modell wirkt dabei immer eine lineare Abbildung. Genauer: Der Vektor $\vec{p} := \begin{bmatrix} b \\ n \end{bmatrix}$ beschreibt eine Population mit b Brüterpaaren und n fiktiven Paaren von Nichtbrütern. Die lineare Abbildung wird realisiert durch Multiplikation der Systemmatrix S mit $\vec{p}$. Der Graph von Abbildung 1 ist eine gleichwertige symbolische Beschreibung, aus der S sich ableiten lässt.

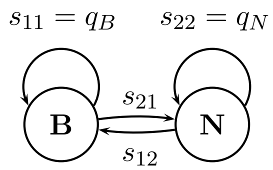

Abbildung 1: Systemzustände und Übergänge in der Rabenpopulation

Befindet sich ein Tier in einem Zustand Z und wechselt es in jedem Zeitschritt mit Chance q wieder in den Zustand Z, so ist die mittlere Verweilzeit im Zustand Z gegeben durch $1/(1-q)$. Diese Verweilzeiten lassen sich durch Beobachtungen ermitteln. Wir nehmen an, dass die Brüter im Mittel etwa 20 Jahre im Zustand **B** verweilen und die Nichtbrüter etwa 5 Jahre im Zustand **N**. Daraus lassen sich die Verweilwahrscheinlichkeiten $q_B = 0.95$ und $q_N = 0.8$ schätzen.

Sämtliche Jungen eines Brüterpaars wechseln im nächsten Zeitschritt in den Zustand **N**. Wenn ein Brüter stribt, verliert sein Partner in der Regel das Territorium. Der Tod eines Brüters lässt sich modellieren durch eine Verschiebung eines Paares von den Brütern zu den Nichtbrütern. Weil die Sterberate bei den Nichtbrütern deutlich höher ist als bei den Brütern, genügt diese Annahme für ein grobes Modell. Wir reduzieren noch die Verweilwahrscheinlichkeit in **N** von $q_N = 0.8$ auf $q_N = 0.75$ und erhöhen die Übertrittsrate s_{21} vom Zustand **B** nach **N** um 0.05. Weil in dieser Rate auch die mittlere Zahl der überlebenen Jungvögel von 1.1 enthalten ist, ergibt dies insgesamt $0.55 + 0.05 = 0.6$ Paare. Damit sind bis auf eine Zahl genügend viele Daten beisammen für das Matrixmodell, das die Übergänge zwischen den beiden Zuständen **B** und **N** beschriebt. Die Systemmatrix hat die Gestalt

$$S = \begin{bmatrix} 0.95 & \mathrm{u} \\ 0.6 & 0.75 \end{bmatrix}$$

mit der noch unbekannten Zahl $s_{12} = u$ für die Übergänge von **N** nach **B**.

Wenn eine Population in einem linearen Modell stabil sein soll, so hat die Systemmatrix S einen dominanten Eigenwert 1. Also besteht 1 die Einsetzprobe in der charakteristischen

Gleichung

$$\chi(t) = (0.95 - t) \cdot (0.75 - t) - 0.6 \cdot u = 0$$

von S. Daraus ergibt sich $u = 0.05 \cdot 0.25/0.6 \approx 0.0208333$. Ist diese Zahl plausibel? Sie drückt aus, dass in jedem Jahr bloss rund jedes fünfzigste Nichtbrüterpaar sich ein Revier erobern kann. Im Mittel würde also der Erwartungswert für die Paarbeziehung bei den Brütern etwa 50 Jahre betragen. Das ist mehr als das maximale beobachtete Lebensalter von gut ernährten Raben (ca 40 Jahre).

Der Eigenwert 1 von S ist dominant, wegen $0 < \det(S) = \lambda_1 \cdot \lambda_2 = \lambda_2 < 1$.

Eine Nagelprobe ergibt sich in der Berechnung eines Eigenvektors zum Eigenwert 1. Rechnung ergibt $\vec{e}_1 = \begin{bmatrix} 10 \\ 24 \end{bmatrix}$ als ein Beispiel für einen solchen Eigenvektor. Alle andern Eigenvektoren zum Eigenwert 1 von S sind Vielfache von $\vec{e}_1$. Es ergibt sich also eine Voraussage, die sich durch Beobachtungen überprüfen lässt: Auf jedes Paar, das ein Territorium besetzt, kommen etwa 2.4 Paare bei den Nichtbrütern.

In der Nähe meines Wohnortes versammeln sich jeden Abend etwa 2000 bis 3000 Nichtbrüter auf Bäumen und Hochspannungsleitungen. Ein gutes Mass für die Reviergrösse für ein Rabenpaar ist rund 1/3 Quadratkilometer. Folglich müsste der Versammlung von Nichtbrütern ein Gebiet von rund 300 km^2 zugeordnet werden, das sie laufend unter Kontrolle halten. Das entspricht etwa einer Kreisfläche von 10 km Radius. Dieses Ausmass überrascht und erscheint wenig plausibel. Das Verhältnis von rund 10:24 zwischen Brütern und Nichtbrütern ist demnach deutlich zu gross.

Bevor wir das Modell aufgeben, muss noch geklärt werden, wie sensibel es von den geschätzten Daten abhängt. Allerdings wäre sensible Abhängigkeit von den Daten keine erwünschte Eigenschaft, auch wenn sich damit nachträglich eine bessere Übereinstimmung mit den Beobachtungsdaten erzielen liesse.

Die Brüter in ihrem Territorium lassen sich besser beobachten als die Vögel im grossen Schwarm der Nichtbrüter. Wir variieren die Matrixeinträge, welche Brüter betreffen nur gering, jene, die von Nichtbrütern stammen jedoch stärker. So entstehen zwei Beispiele durch erfundene Daten, die immerhin plausibel erscheinen. Nach Konstruktion ist 1 je ein dominanter Eigenwert der neuen Systemmatrizen

$$S_1 := \begin{bmatrix} 0.94 & 0.01 \\ 0.6 & 0.9 \end{bmatrix} \quad \text{mit Eigenvektor} \begin{bmatrix} 1 \\ 6 \end{bmatrix} \quad \text{zum Eigenwert 1}$$

$$S_2 := \begin{bmatrix} 0.9 & 0.01 \\ 0.6 & 0.94 \end{bmatrix} \quad \text{mit Eigenvektor} \begin{bmatrix} 1 \\ 10 \end{bmatrix} \quad \text{zum Eigenwert 1}$$

Die Matrix S_1 führt auf ein Verhältnis von 1:6 zwischen Brütern und Nichtbrütern im asymptotischen Gleichgewichtszustand, die Matrix S_2 auf ein solches von 1:10.

Natürlich ist die Erfindung der Daten nur berechtigt, um die Sensitivität der Modellierung auf Unsicherheiten in den Daten etwas abzutasten. Die von Vogelbeobachtern gemeldeten Daten werden üblicherweise nicht mit Fehlergrenzen versehen. Allerdings gibt es keine Chance, mit dem einfachsten linearen Modell ein Verhältnis in der Grössenordnung von 1 : 100 zwischen Brütern und Nichtbrütern im Einklang mit Beobachtungen nachzubilden.

Kritik:

1. Das lineare Modell mit dominantem Eigenwert 1 begrenzt zwar das Populationswachstum, aber die Obergrenze ist durch ein Verhältnis von Brütern zu Nichtbrütern festge-

legt und nicht durch absolute Zahlen, wie man das erwarten würde, wenn die Zahl der Territorien die Zahl der Brüter nach oben strikt begrenzt.

2. Bei den drei Systemmatrizen S, S_1, S_2 tritt neben dem Eigenwert 1 ein zweiter Eigenwert λ mit $|\lambda| < 1$ auf mit einem zugehörigen Eigenvektor, der nicht im ersten Quadranten liegt. Das bedeutet, dass für alle Anfangspopulationen aus dem ersten Quadranten in der simulierten zeitlichen Entwicklung die Population gegen einen anziehenden Fixpunkt strebt. Das Modell ist robust gegenüber den Anfangswerten in der Simulation. Allerdings ist das Modell *nicht robust* gegenüber den Matrixeinträgen als Modellparameter, denn die kleinste Veränderung in der Systemmatrix kann dazu führen, dass der Eigenwert 1 durch einen Eigenwert $\mu \neq 1$ ersetzt wird. Für $|\mu| < 1$ würde die Population langfristig aussterben, für $|\mu| > 1$ unbegrenzt anwachsen. Bei allen Unwägbarkeiten sollte man das lineare Modell ohnehin nur kurzfristig anwenden. Vielleicht ist die Spanne eines möglichen Lebensalters von 30 Jahren für Rabenkrähen schon zu gross.

3. Das nachgebildete biologische System lässt sich nicht im Labor unter kontrollierten Bedingungen studieren. Daher sind die Daten immer mit grösseren Unsicherheiten und zeitlichen Schwankungen behaftet. Die im Modell verwendeten Zahlen sind vielleicht Näherungen für Mittelwerte oder sie sind als Erwartungswerte für Zufallsvariablen zu betrachten, allerdings kennen wir weder die Zeitabhängigkeit noch die Streuungen. Unter solchen Bedingungen müsste ein verifizierbares Modell *robust* sein.

Folgerung: Realistische Populationsmodelle für das beobachtet Verhalten der Rabenkrähen müssen nichtlinear sein.

3 Begrenztes Wachstum

Hier wird versucht, das lineare Modell so zu verändern, dass die Hauptkritikpunkte beseitigt werden. Die Dynamik einer Rabenpopulation ist auf der Ebene des Verhaltens einzelner Tiere wenig bekannt. Daher versuchen wir, einen einfachen phänomenologischen Ansatz zu verfolgen. Die Zahl der Brüter der Generation r werde mit b_r bezeichnet, die der Nichtbrüter entsprechend mit n_r. Die rekursive Beschreibung des Modelles lautet dann

$$\begin{aligned} b_{r+1} &:= p \cdot b_r + q \cdot n_r \\ n_{r+1} &:= s \cdot b_r + t \cdot (1 - \frac{n_r}{K}) \cdot n_r \end{aligned}$$

Die Modellparameter haben folgende Bedeutung: p ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der Brüterpaare über einen Zeitschritt, q ist der relative Anteil der Nichtbrüterpaare, welche Brüterpaare werden. Plausible Werte müssen die Beziehung $q \cdot n_r \approx (1 - p) \cdot b_r$ erfüllen, weil die Zahl der Territorien der Brüter langfristig nicht wachsen soll. Wie beim linearen Modell ist $p \approx 0.95$ sinnvoll.

In der zweiten Gleichung beschreibt $s \cdot b_r$ die Zahl aller Jungtiere und der Brüter die zu Nichtbrütern werden, eingeschlossen jene, die sterben. Wäre $s = 0$, so würde die zweite Gleichung ein diskretes logistisches Wachstum beschreiben. Allerdings haben die Nichtbrüter keine Nachkommen. Der Faktor $t > 0$ soll daher höchstens 1 erreichen. Die Konstante K beschreibt die Kapazität des Lebensraumes der Nichtbrüter.

Ferner müssen noch die Anfangsdaten gewählt werden: $10 \leq b_0 \leq 20$ und $20 \leq n_0 \leq 30$.

Dieses einfache Modell lässt sich verwenden für numerische Parameterstudien. Plausible Daten sind zum Beispiel $K = 120$, $t \approx 1$, $0.8 \leq s \leq 1.2$, $p = 0.955 \pm 0.05$, $q = 0.02$ In diesem Bereich lassen sich qualitativ sinnvolle Simulationsergebnisse erzeugen. Allerdings ist für grosse r das stabile Verhältnis dann $b_r/n_r \approx 2 : 5$ nicht im Bereich von unter 1:100 bis höchstens 1:10, der beobachtet wurde.

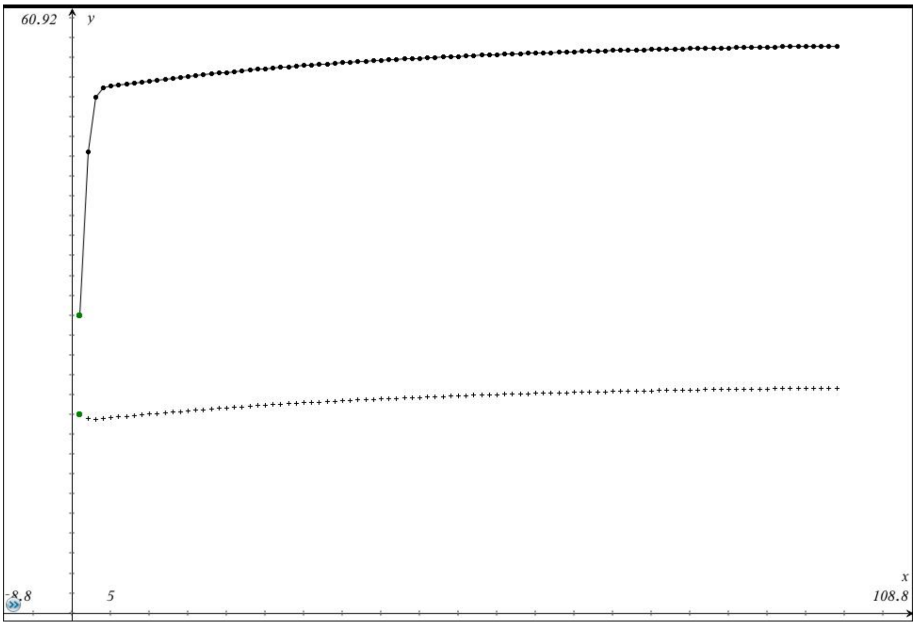

Abbildung 2: Stabile Populationen der Nichtbrüter

Wenn stabile Endpopulationen auftreten, sind sie durch die Modellparameter gegeben und nicht skalierbar durch die Anfangsbedingungen wie im linearen Modell mit dominantem Eigenwert 1. Es ist aber auch gut, in der Gegenwart von diskretem logistischem 'Wachstum' nach instabilem Verhalten zu suchen. Es lässt sich finden, allerdings mit einem Parameter $s > 3$, der für das Rabenmodell bereits nicht mehr plausibel ist. Mit den Parametern $b_0 = 10$, $n_0 = 30$, $p = 0.95$, $q = 0.02$, $s = 3.5$, $t = 1$, treten für $n > 50$ Zweier- und Viererzyklen bei der Population der Nichtbrüter auf.

In diesem speziellen Beispiel zeigt sich eine bemerkenswerte Modelleigenschaft: Sobald die Population der Nichtbrüter instabil wird, verändert sich die Zahl der Brüter schwach, aber insgesamt bleibt sie bemerkenswert unberührt von den Turbulenzen in der Population der Nichtbrüter. Ein solches Verhalten der Gesamtpopulation ist für das Überleben der Raben vorteilhaft. Die produktive Teilpopulaton der Brüter umfasst die fittesten Tiere und sie wird geschützt durch das Reservoir der Nichtbrüter, das bei den Schwankungen der Population die grossen Schicksalsschläge auffängt und die Brüter weitgehend davor bewahrt.

Letztlich bleibt es aber eine biologische Frage, ob diese von uns als biologisch zweckmässig eingestufte Eigenschaft eine Eigenschaft des Modelles ist oder ob sie auch in der Natur auftritt. Nur dann wäre sie biologisch betrachtet bemerkenswert und müsste auch beobachtbar sein. In der Tat wird berichtet, dass Massenabschüsse von Raben die Population kaum nachhaltig verändern können. Aber auch da ist Vorsicht am Platz: Das Modell versucht nicht, das Verhalten der Tiere kausal zu imitieren. Es beschreibt rein phänomenologisch selbstbeschränktes Wachstum, das man von der Population erwarten könnte. Bestenfalls gibt es eine Klasse von diskreten dynamischen Systemen mit diesen Eigenschaften und die Rabenpopu-

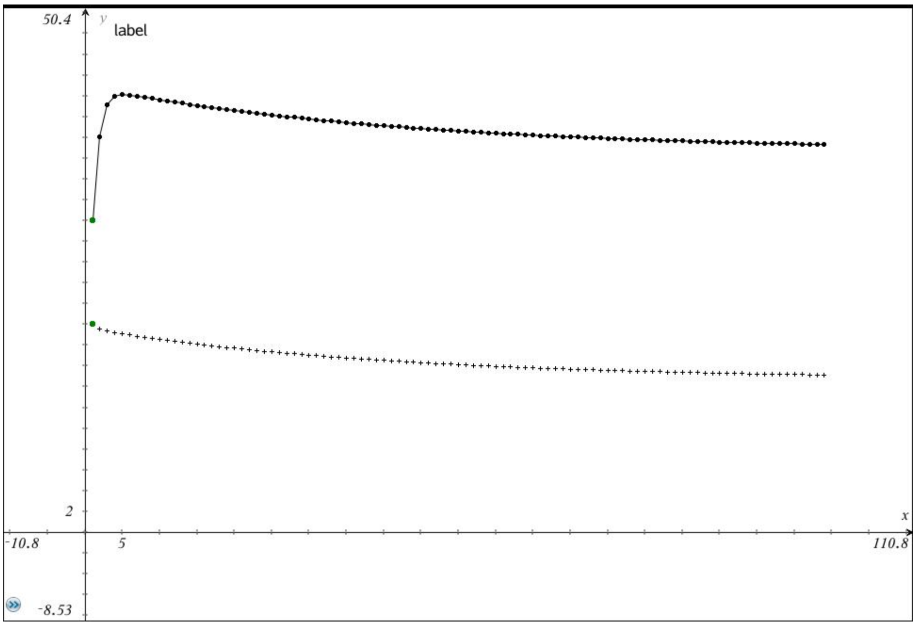

Abbildung 3: Stabile Population der Nichtbrüter

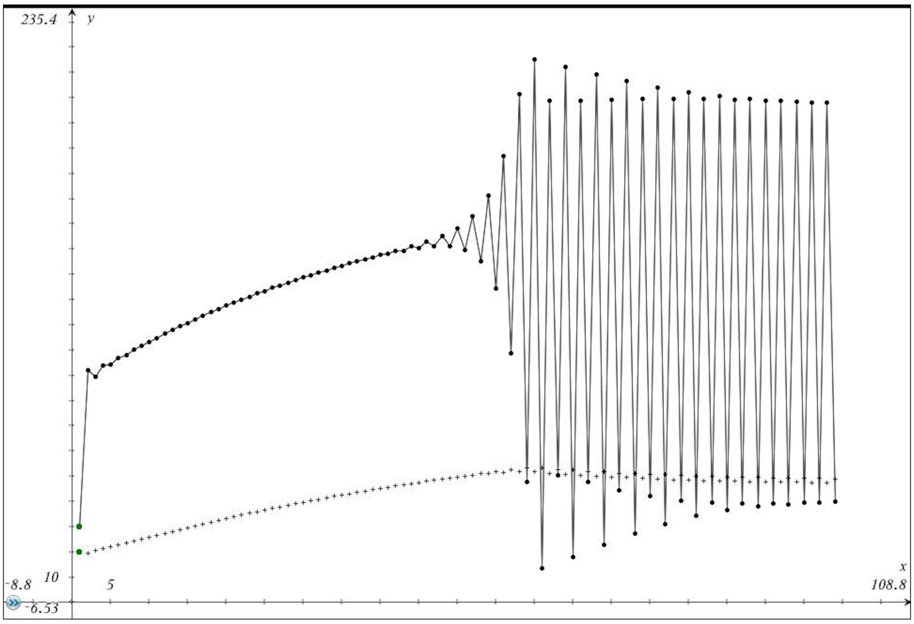

Abbildung 4: Instabile Population der Nichtbrüter

lation ebenso wie das stark vereinfachte Modell teilen sich diese Eigenschaft vielleicht ohne guten Grund.

Fazit Der Ansatz für das lineare Modell war zu einfach. Die Verbesserung des Ansatzes führt auf ein nichtlineares Modell mit nur wenigen Parametern. Simulationen mit diesem Modell entsprechen virtuellen Experimenten. Sie lassen sich benutzen, um unter kontrollierten Bedingungen Hypothesen zu erarbeiten, die sich möglicherweise durch gezielte Beobachtungen an einer hoch komplexen Realität überprüfen lassen.

Der Sinn des mathematischen Modelles liegt hier nicht in der treuen Nachbildung der Natur, daher beschränken wir uns auf wenige Parameter. Wir suchen bewusst Vereinfachung und Abstraktion, die manchmal nötig sind, um in der Vielfalt der Natur überhaupt etwas Einfaches zu erkennen. Durch Beschränkung bleibt dann das Wahre einfach. Das Verhalten der hochintelligenten Rabenvögel ist komplex. Unser Modell ist stark vereinfacht.