

Swedish summary - Svensk sammanfattning

Interaktioner mellan spridning och beteendemönster - en empirisk studie i fragmenterade populationer

Inom ekologi definieras spridning som den sträcka som individer förflyttar sig från födelseplats till häckningsplats eller från senaste häckningsplats till en ny häckningsplats. Spridning representerar en viktig nyckelfunktion i naturliga populationers ekologiska och evolutionära processer. Spridning har konsekvenser för populationsdynamik, genflöden och utbredningen av arter i tid och rum. I synnerhet är det ett av de viktigaste sätten för individer att möta miljöförändringar och habitatförändringar i deras närmaste livsmiljö. Att förstå spridningens mekanismer är därför nyckeln till att bättre förstå variationen av den lokala biologiska mångfalden som svar på miljöförändringar. Historiskt har spridning studerats både från ett teoretiskt och empiriskt synsätt. Under lång tid, har individens beslut att sprida sig ansetts vara ett val som påverkas av flera olika externa miljöfaktorer. Den senaste forskningen inom området pekar i allt högre grad mot ett samband mellan spridningsbeteende och fenotypiska egenskaper. Därför anses numera spridning inte bara påverkas av yttre förhållanden, men även individens egenskaper. Dessutom verkar spridning delvis ha en genetisk bakgrund hos ett flertal undersökta arter. Detta resultat belyser det faktum att de individer som sprider sig inte är ett slumpmässigt urval av populationen. Tvärtom, de är en grupp individer med en kombination av fenotypiska och genetiska egenskaper som underlättar en framgångsrik spridning genom att minska spridningens kostnader. Inom en population kan då förekomma individer med olika spridningsstrategier som då också kan vara under selektion av det naturliga urvalet valet eftersom en del av variationen i spridningsstrategier kan förklaras med genetisk variation. Trots stora evolutionära konsekvenser har det faktum att spridningen inte sker slumpvis varit starkt underskattat. Bland de fenotypiska drag som kan associeras med spridning, har hittills nuvarande studierna främst koncentrerat sig på beteendefaktorer och syftat till att upptäcka beteendemönster som ligger bakom denna process.

Detta doktorsavhandlingsarbete är en del av det vetenskapliga arbete som försöker förstå de ekologiska och evolutionära orsakerna till spridning och fokuserar på tre huvudmål. Först försökte vi att uppskatta storleken av den genetiska variationen som ligger bakom sambanden för sannolikheten för att kolonisera en ny miljö i en fragmenterad population av halsbandsflugsnappare *Ficedula albicollis* med data från en långtidsstudie på södra Gotland. Tack vare den långsiktiga studien av denna population (1980-2015), hade vi tillgång till en stor databas av spridnings-händelser som involverar ringmärkta individer vars härstamning och släkträd var kända. Med hjälp av särskilda statistiska modeller av GLMMs (så kallade "animal models") kunde vi uppskatta hur stor ärftligheten (den del av den genetiska variationen) som påverkar spridning är, det vill säga vikten av den genetiska variationen i den totala fenotypiska variationen av spridning, medan vi statistiskt kunde kontrollera för andra variabler såsom miljöfaktorer. Vi visade att när den rumsliga variabeln (fragmentering av lämplig häckningsmiljö) ingår i analysen, minskar ärftligheten av spridning dramatiskt. Detta tyder på att besläktade individer i denna population inte är slumpmässigt fördelade rumsligt, kanske på

grund av att genetiska effekter påverkar hur individer väljer sina häckningsmiljöer. Dessutom är ärftligheten av spridning från födelseplatsen viktigare än ärftligheten av spridning mellan två på varandra följande häckningar, som vi kunde förvänta oss. Detta kan förklaras av det faktum att vuxna redan hade en reproduktionshändelse och de kan inkludera deras egen uppfödningserfarenhet i sitt beslut att sprida sig eller inte de närmaste åren. Dessutom har vi visat att miljövariabler, som representerar kvaliteten på livsmiljön, påverkar signifikant spridningen hos individer både för spridning från födelseplatsen och spridning mellan häckningar senare i livet.

Ett av de mer anmärkningsvärda resultaten är den roll den rumsliga variabeln (häckningsplatsen) fick då den ingick i modellen. Den rumsliga variabeln var inte bara en viktig faktor (mellan 19% och 26% av den totala fenotypiska variansen), men bidrog också till en stor del till den genetiska variationen av benägenheten att sprida sig. Som en konsekvens av att de beräkningar av ärftligheten av att spridningsbenägenhet minskade mellan modellerna (ungspridning: 0,37-0,10, vuxenspridning: 0,22-0,06). Detta resultat ledde oss att tro att det finns en genetisk rumslig strukturering i vår undersökta halbandsflugsnapparpopulation, även om orsakerna till denna rumsliga strukturering återstår att bli tydligt identifierade.

För det andra studerade vi fenotypiska och genetiska samband mellan spridning (från födelseplatsen) och variation i beteende. Tidigare forskning har visat att aggressivt beteende och försvar av boet kan ha en genetisk komponent, liksom benägenhet av att undersöka främmande föremål och att sprida sig till nya områden. Här valde vi att studera de fenotypiska och genetiska sambanden mellan spridning (från födelseplatsen) och variation i hur boet försvarades hos alpsglare, *Tachymarptis melba*. Genom att använda samma typ av statistiska modeller som vi använde i studien av halsbandsflugsnappare på två populationer av alpsglare där vi hade studerat spridning från födelseplats och försvarsbeteenden av boet, visade vi att dessa två egenskaper är fenotypiskt men även genetiskt negativt korrelerade. Två tolkningar kan förklara dessa resultat. Selektionstryck kan direkt driva en integration mellan dessa två beteenden om de spridande individerna gynnas direkt genom att försvara sina bon mindre i populationer där nivåerna av bopredation är låga. Alternativt kan indirekta fördelar selektera för beteendemönster i samband med att försvara boet. Ett exempel skulle kunna vara aggressionsnivåer vid spridning till nya kolonier, om nyanlända individer där kan vinna på att vara mindre aggressiva mot andra medlemmar av kolonin.

För det tredje, undersökte vi förekomsten av spridningsbeteendemönster hos halsbandsflugsnappare dvs. om de spridningsstrategier individer uppvisar är kopplade till en beteendeprofil som tillåter dem att kolonisera nya platser. För att göra detta gjorde vi ett koloniseringsexperiment där vi satte upp nya holkområden i närheten av befintliga häckningsplatser inom den studerade populationen. Vi uppmätte sedan individernas aggressionsnivåer, neofobi och djärvhet hos de individer som spred sig under kolonisationen av de nya områdena och två år senare när den nya populationen var etablerad. Vi jämförde dessa variabler mellan individer från tidigare och nyanlända fåglar i ett försök att mäta förekomsten av en beteendeprofil i samband med koloniseringen. Vi kunde påvisa en positiv fenotypisk korrelation mellan aggressivitet på individnivå och koloniseringen av det nyligen tillgängliga holkområdet. Individer som bosatte sig i det nya området är mer aggressiva än individer som etablerade sig i gamla områden. Dessutom minskade nivåerna av aggressivitet hos individer i

de nya områdena mellan kolonisation och två år senare. Det behövs dock ytterligare statistisk analys för att bekräfta dessa resultat. I själva verket kan vi för närvarande inte veta om våra resultat visar en verklig beteendeprofil hos kolonisatorerna i vårt nykoloniserade område eller är en konsekvens av en effekt kopplad till själva området (spatial effekt) eller till år (tidseffekt). Vi hittade inget samband mellan koloniseringen av ett nytt område och neofobi-nivåer. Detta resultat är motsatsen till det vi förväntat oss, vilket var att individer som spred sig skulle visa minskade nivåer av neofobi jämfört med icke-spridnings individer. Ytterligare studier behövs för att bekräfta denna första slutsats.

Slutligen, kan vi säga att även om spridning är delvis genetiskt betingad, är betydelsen av miljöfaktorer, för den totala fenotypiska variansen av beteendemönster, stor och spridning uppvisar en stor flexibilitet i en föränderlig miljö. Utöver miljöeffekterna på spridning kan variationen i spridning kopplas till en uppsättning av fenotypiska drag som är korrelerade sinsemellan och leder till olika spridningsmönster. Vi visar i denna avhandling att spridning kan vara kopplat, både fenotypiskt och genetiskt, till olika beteendemönster.