

**Kombination von Landschaftsgenetik und Bewegungsökologie  
zur Bewertung der funktionellen Konnektivität bei Rotwild (*Cervus elaphus*) in  
Schleswig-Holstein, Deutschland**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. forst.)  
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie  
der Georg-August-Universität Göttingen

Eingereicht von Hendrik Alfred Edelhoff  
geboren am 12. August 1986 in Arnsberg

Göttingen, Dezember 2019

1. Schiedsrichter: Prof. Dr. Niko Balkenhol

2. Schiedsrichter: Dr. Christian Roos

Co-Referentin: Prof. Dr. Kerstin Wiegand

Termin der mündlichen Prüfung: 8<sup>Th</sup> vom Juli 2020

*Sponsored by the Scholarship Programme of  
the German Federal Environmental Foundation*



Deutsche Bundesstiftung Umwelt

[www.dbu.de](http://www.dbu.de)

---

# Inhaltsverzeichnis

---

Inhaltsverzeichnis.....	1
Zusammenfassung .....	4
Zusammenfassung.....	7
Allgemeine Einführung .....	10
Fragmentierung und Vernetzung der Landschaft.....	10
Bewertung der funktionalen Konnektivität.....	11
Landschaftsgenetik.....	15
Rothirsche in Norddeutschland .....	19
Ziel dieser Arbeit .....	21
Aufbau dieser Arbeit.....	22
Verweise.....	22
Genetische Analyse des Verwaltungsmanagements von Rothirschen ( <i>Cervus elaphus</i> ). Einheiten in einer vom Menschen dominierten Landschaft – Muster genetischer Vielfalt, Populationsstruktur und Genfluss.....	32
Abstrakt .....	33
Einführung.....	34
Methoden.....	39
Ergebnisse.....	45
Diskussion .....	54
Verweise.....	59
Ergänzung.....	65

Pfadsegmentierung für Einsteiger: Ein Überblick über aktuelle Methoden für  
Erkennen von Veränderungen in den Bewegungsmustern von Tieren ..... 72

Abstrakt .....	73
Einführung.....	74
Studienziele.....	93
Ergebnisse.....	99
Diskussion .....	103
Verweise.....	109
Ergänzung.....	118

Auf die Matrix kommt es an: Vergleich von Modellen funktionaler Konnektivität für Rot  
Hirsch (*Cervus elaphus*) in Norddeutschland mittels Landschaftsgenetik... 151

Abstrakt .....	152
Einführung.....	154
Methoden.....	160
Ergebnisse.....	173
Diskussion .....	180
Verweise.....	186
Ergänzung.....	198

Allgemeine Diskussion..... 229

Auswirkungen der Landschaftszerschneidung und anderer menschenbedingter Einschränkungen....	229
Bewertung der Landschaftskonnektivität und Einbeziehung von Bewegungsdaten .....	230
Veränderungen im Bewegungsverhalten erkennen .....	231
Benchmarking-Resistenzmodelle für Rothirsche .....	232
Ausblick.....	233
Verweise.....	234

Danksagungen..... 237

Erklärung zur Dissertation..... 239

---

## Zusammenfassung

---

Ein wesentlicher Faktor sind vom Menschen verursachte Einschränkungen wie die Zerschneidung der Landschaft Herausforderung für den Artenschutz. Große und mobile Arten wie Rotwild (*Cervus elaphus*) unterliegen zunehmenden Isolationseffekten und einem Rückgang der Primärlebensräume. Dies kann zu einer Verringerung des Personenaustausches oder sogar zu einem langfristigen Verlust führen Genfluss. Um diesen negativen Auswirkungen entgegenzuwirken und den genetischen Austausch zu fördern, Geeignete Ansätze zur Abschätzung der funktionalen Konnektivität der Landschaft sind erforderlich.

In den meisten Fällen handelt es sich um Landschaftsmodelle der funktionalen Konnektivität für eine bestimmte Studie Arten basieren auf Expertenwissen, Lebensraumeignung oder Bewegungsdaten. Jedoch, Es gibt eine anhaltende Debatte darüber, ob diese Methoden repräsentativ für die tatsächliche Ausbreitung sind oder effektiver Genfluss. Landschaftsgenetische Analysen korrelieren mit genetischen Schätzungen Unterscheidung zwischen Populationen oder Individuen mit Landschaftszusammensetzung. Der Der Vorteil genetischer Daten besteht darin, dass sie sowohl die erfolgreiche Ausbreitung zwischen Populationen widerspiegeln als auch sowie die anschließende Reproduktion mit anderen Personen. Daher Landschaftsgenetik stellen einen innovativen Ansatz zur Bewertung der funktionalen Vernetzung der Landschaft dar Matrix.

Das Ziel dieser Dissertation ist der Vergleich verschiedener artspezifischer Modelle von funktionelle Konnektivität unter Verwendung genetischer und Bewegungsdaten. Verwendung von Rotwild im Norden Am Beispiel Deutschland sind die methodischen und konzeptionellen Unterschiede vielfältig Ansätze werden aufgezeigt. Insgesamt liefert die vorliegende Arbeit wichtige Erkenntnisse für angewandten Wildtierschutz und Planung von Korridoren.

Das **erste Kapitel** bietet eine allgemeine Einführung in das Thema Landschaft Fragmentierung und verdeutlicht die Auswirkungen auf Rotwild im Untersuchungsgebiet Schleswig Holstein. Darüber hinaus die möglichen Anwendungen der Landschaftsgenetik und Bewegung Ökologie zur Bewertung der Landschaftskonnektivität werden vorgestellt. Zum Beispiel Bewegungsökologie bietet einen integralen Rahmen zur Erforschung der potenziellen Faktoren, die die Bewegungen beeinflussen von Organismen und die ökologischen Folgen dieser Bewegungen wie der Genfluss.

Das **zweite Kapitel** umfasst eine Studie über die genetische Vielfalt und Struktur von Rothirschpopulationen in Norddeutschland. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die lokale Bevölkerung dies tun lässt sich am besten als hierarchisches Netzwerk von Subpopulationen mit unterschiedlichen Genniveaus beschreiben Fluss. Insgesamt ist die genetische Vielfalt des Rothirsches im Untersuchungsgebiet im Vergleich zu recht gering andere Populationen aus Mitteleuropa. Dies unterstreicht, dass ein besseres Verständnis der Isolationseffekte durch Landschaftsfragmentierung und artspezifische Bewertung von Um dem beobachteten genetischen Verlust entgegenzuwirken, sind Landschaftskonnektivität für Rotwild erforderlich Diversität.

Ein möglicher Ansatz zur Schätzung der funktionalen Konnektivität ist die Verknüpfung Telemetriedaten mit Landschaftsvariablen, um Erkenntnisse über den Lebensraum zu gewinnen Anforderungen einer Zielart. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, dass sich die Lebensraumpräferenzen ändern mit unterschiedlichem Bewegungsverhalten. Dies stellt einen wichtigen Punkt dar, den es zu berücksichtigen gilt Untersuchung der Auswirkungen der Landschaftskomposition auf tatsächliche Ausbreitungsbewegungen. Der **Dritte Das Kapitel** dieser Arbeit bietet einen umfassenden Überblick über verschiedene Methoden zur Identifizierung Verhaltensmuster aus Bewegungsdaten. Darüber hinaus bietet es Entscheidungshilfen zu den verfügbaren Methoden der Pfadsegmentierung und zeigt, wie diese angewendet werden können um Forschungsfragen innerhalb des Bewegungsökologie-Paradigmas zu beantworten.

Die im **vierten Kapitel** beschriebene Studie nutzt eine solche Pfadsegmentierung Methode zur Erkennung potenzieller Ausbreitungsbewegungen aus Telemetriedaten mehrerer Rothirsche Einzelpersonen. Die beobachteten Bewegungen werden dann mit Landschaftsvariablen verknüpft, um Modellieren Sie die funktionale Konnektivität basierend auf dem Landschaftswiderstand gegen die Ausbreitung von Rothirschen im gesamten Studiengebiet. Darüber hinaus gilt und vergleicht die Studie unterschiedliche methodische Ansätze zur Modellierung funktionaler Konnektivität auf Expertenbasis Wissen, Lebensraummodelle und andere Analysen von Bewegungsdaten. Eine Landschaftsgenetik Der Ansatz wird als Mittel zum Vergleich der resultierenden Widerstandsmodelle verwendet. Wirksam Aus den Modellen abgeleitete Entfernungen werden mit Schätzungen zur genetischen Entfernung verglichen. Der Darüber hinaus werden Modelle mit dem höchsten Rang verwendet, um methodische Unterschiede in der zu veranschaulichen Ausweisung von Naturschutzkorridoren. Die Ergebnisse zeigen, dass für eine großräumige Ausbreitung rot Hirsche sind auf primäre Lebensraumbedingungen innerhalb der Landschaftsmatrix angewiesen. Jedoch, Konnektivität basierend auf den identifizierten Ausbreitungsbewegungen zeigte, dass Gebiete arm sind Lebensraumqualität kann von Rothirschen auf kürzeren Distanzen durchquert werden.

Abschließend werden im **fünften Kapitel** die Ergebnisse der vorgestellten Studien zusammengefasst und diskutiert. Insbesondere der Beitrag von Landschaftsgenetik und Bewegung Ökologie bis hin zu angewandtem Naturschutz und Landschaftsplanung werden erarbeitet. Die Ergebnisse davon Diese These könnte letztendlich die Wirksamkeit von Erhaltungsmaßnahmen wie der erhöhen Platzierung von Korridoren.

---

# Zusammenfassung

---

Die anthropogen bedingte Zerschneidung der Landschaft stellt eine wichtige Rolle Herausforderung für den Natur- und Artenschutz dar. Große Säugetiere, wie zum Beispiel der Rothirsch (*Cervus elaphus*) sind durch die Fragmentierung einer Verkleinerung und zunehmender Isolierung der Lebensräume ausgesetzt. Dies kann weitreichende Folgen haben wie einen verringerten Austausch an Einzelpersonen und damit langfristig an Genen mit sich ziehen. Um diesen Folgen entgegenzuwirken und den genetischen Austausch zu verbessern sind objektive Beurteilungsverfahren über die Konnektivität der Landschaft notwendig.

Die Erfassung und Modellierung der funktionellen Landschaftskonnektivität für eine Zielart basiert häufig auf Grundlagen wie Expertenwissen, Habitatmodellen oder Bewegungsdaten. Allerdings werden diese Methoden hinsichtlich ihrer Repräsentativität für tatsächliche Abwanderungen oder effektiven Genfluss diskutiert. Im Rahmen von Landschaftsgenetische Analysen werden Informationen über den genetischen Austausch zwischen Populationen oder einzelnen Individuen mit entsprechenden Ausprägungen der Landschaft korreliert. Genetische Daten haben dabei den Vorteil, dass sie beide eine erfolgreiche Wanderung zwischen Verbreitungsgebieten als auch die anschließende Reproduktion mit anderen Personen, widerspiegeln können. Daher stellt die Landschaftsgenetik eine innovative Ansatzmöglichkeit zur Beurteilung der funktionellen Landschaftskonnektivität dar.

Ziel der Dissertation ist die Konzipierung und Evaluierung von artspezifischen Modelle der Landschaftskonnektivität mit Hilfe von Gendaten und Telemetrie Ergebnisse. Der Rothirsch in Schleswig-Holstein diente dabei als Beispielart, mit der die Unterschiede hinsichtlich der methodischen und konzeptionellen Herangehensweisen demonstriert werden sollen. Insbesondere für die naturschutzfachliche Praxis und Korridorplanung ist dies von grundlegender Bedeutung.

Im **ersten Kapitel** wird zunächst eine allgemeine Einleitung in die Problematik der Landschaftszerschneidung gegeben und anhand des Rothirschs in Schleswig-Holstein verdeutlicht. Anschließend werden die verschiedenen Ansatzmöglichkeiten der Landschaftsgenetik als auch der Bewegungsökologie zur Beurteilung der Landschaftskonnektivität dargestellt. Die Bewegungsökologie setzt sich unter anderem damit auseinander, welche Faktoren die Bewegungen von Organismen in ihrem Lebensraum beeinflussen. Durch die Verknüpfung von Bewegungsdaten mit Landschaftsvariablen lassen sich so wichtige Erkenntnisse über die Lebensraumansprüche einer Zielart gewinnen. Dabei können unter anderem sterben Habitatpräferenzen während unterschiedlicher Bewegungsmuster, wie zum Beispiel der Abwanderung in neue Gebiete, differenziert betrachtet werden.

Das **zweite Kapitel** befasst sich mit der genetischen Diversität und Differenzierung der lokalen Rothirschvorkommen in Schleswig-Holstein. Anhand der Genetische Daten werden dabei verdeutlicht, dass die regionalen Managementeinheiten (Hegeringe) nicht immer in sich geschlossene Populationen darstellen. sterben Rothirschpopulationen weisen eine hierarchische Struktur auf. Zum Beispiel ist Der Genfluss, je nach Dichte der benachbarten Populationen, unterschiedlich stark ausgeprägt. Insgesamt konnte für mehrere Populationen ein europäischer Vergleich durchgeführt werden Geringe genetische Diversität festgestellt werden. Dies unterstreicht, dass ein besseres Verständnis über die Auswirkungen der Landschaftszerschneidung sowie eine Bewertung der Landschaftskonnektivität aus Sicht des Rothirschs notwendig ist, um dem Verlust einer genetischer Vielfalt entgegenzuwirken.

Eine Möglichkeit die Landschaftskonnektivität zu bewerten stellt die Analyse von dar Telemetrie-Daten dar. Für die Auswertung solcher Bewegungsdaten stehen eine Vielzahl an Methoden zur Verfügung. Im **dritten Kapitel** werden die verschiedenen Ansätze zur Differenzierung unterschiedlicher Bewegungsmuster aus Telemetrie-Daten zusammengestellt. Durch eine umfangreiche Methodenübersicht werden Entscheidungshilfen für die Anwendung solcher Pfad-Segmentierungen zur Beantwortung bestimmter Fragestellungen in der Bewegungsökologie gegeben.

Das **vierte Kapitel** greift unter anderem auf eine solche Methode der Pfad Segmentierung zurück, um potenzielle Ausbreitungsbewegungen innerhalb der Telemetrie-Daten vom besondern Rothirschen zu ermitteln. Diese Bewegungsdaten

Anschließend werden mit Landschaftsvariablen verknüpft und ein Modell abgeleitet, welches den Widerstand für Wanderbewegungen darstellt (Widerstandsmodell). Darüber hinaus werden in dieser Studie weitere methodische Ansätze zur Modellierung der funktionellen Landschaftskonnektivität verglichen. Diese basieren unter anderem auf Expertenwissen und Habitatmodelle sowie weitere Auswertungsansätze der Bewegungsdaten. Für den Vergleich der einzelnen Widerstandsmodelle wird dies der Fall sein Landschaftsgenetik hinzugezogen. Dabei werden effektive Distanzen basierend auf den jeweiligen Modellen den genetischen Distanzmaßen gegenübergestellt. Die Modelle mit der höchsten Übereinstimmung werden ferner genutzt, um methodische Unterschiede in der Auftrag von Korridoren darstellen. Es zeigte sich, dass für weitreichende Abwanderungen der Rothirsche auf geeignete Habitatverhältnisse innerhalb der Landschaftsmatrix abhängig sind. Die Auswertung der Bewegungsdaten ergab Allerdings, dass für kürzere Distanzen auch suboptimale Gebiete durchquert werden können.

Abschließend werden im **fünften Kapitel** die Ergebnisse zusammengefasst und diskutiert. Besonderer Schwerpunkt liegt dabei auf dem Beitrag der Anwendung von Landschaftsgenetik und Bewegungsökologie im angewandten Naturschutz und welche Erkenntnisse für die Ausweisung und Effektivität von Korridoren werden gewonnen können.

## KAPITEL 1

---

### Allgemeine Einführung

---

#### Fragmentierung und Konnektivität der Landschaft

Der Verlust von Lebensräumen sowie veränderte klimatische Bedingungen sind unbestreitbar die Hauptursachen für den Verlust der biologischen Vielfalt weltweit (Bellard et al. 2012; Devictor et al. 2012). Neben dem Netz Verlust geeigneter Lebensräume, menschliche Entwicklung führt zu einer zunehmenden Fragmentierung verbleibenden Lebensraum mit unterschiedlichen Konsequenzen für die dort verbleibenden Populationen mehr oder weniger isolierte Lebensräume (Templeton et al. 1990; Keyghobadi 2007). Studieren Die genetischen und demografischen Auswirkungen der Fragmentierung sind zu einem zentralen Schwerpunkt geworden Naturschutz (Moilanen et al. 2005; Cushman et al. 2006; Epps et al. 2007).

Während Landschaftsfragmentierung per se auch natürliche Teilungsprozesse beschreibt, Isolierung und Reduzierung einst zusammenhängender Lebensräume (Fahrig 2003) in Menge und Geschwindigkeit Wie diese Prozesse unter menschlichem Eingreifen ablaufen, ist nicht zu unterschätzen. Die Isolation des Primärlebensraums und die Einschränkung der Ausbreitung und des Genflusses unter den verbleibenden Lebensräume (Jaeger und Holderegger 2005; Balkenhol und Waits 2009) können dazu führen Entstehung von Metapopulationen (Opdam 1991; Hanski 1998; Hanski und Ovaskainen). 2003) sowie langfristiger Verlust der genetischen Vielfalt und Inzucht (Andersen et al. 2004; Keyghobadi et al. 2005) und sogar das lokale Aussterben betroffener Populationen (Merriam und Wegner 1992).

Um diese negativen Auswirkungen abzumildern, sind Kenntnisse über die Landschaftskonnektivität erforderlich. Besonders besorgniserregende Arten sind für einen wirksamen Schutz von großer Bedeutung. Management. Konnektivität umfasst, inwieweit die Landschaftsmatrix dies zulässt. Austausch von Individuen zwischen verbleibenden Lebensraumflächen (Taylor et al. 1993; Crooks und Sanjayan 2006). Dies kann entweder auf die räumliche Ausrichtung bestimmter Landschaftsmerkmale zurückzuführen sein (dh strukturelle Konnektivität; Kindmann und Burel 2008) oder aufgrund der Landschaftsmatrix (d. h. Nichtlebensraum) erleichtert dennoch die Bewegung einer bestimmten Art (d. h. funktionsfähig). Konnektivität; Baguette und Van Dyck 2007). Daher ist es von entscheidender Bedeutung, die Konnektivität zu verstehen für Arten in fragmentierten Landschaften, da sie Ausbreitungsbewegungen und Genfluss aufrechterhalten zwischen Lebensräumen kann den negativen Folgen der Fragmentierung entgegenwirken (Fahrig und Merriam 1994; Goodwin und Fahrig 2002; Kindmann und Burel 2008). Eine Option zur Sicherstellung oder Wiederherstellung der Konnektivität der Landschaft ist die Abgrenzung von Schutzkorridoren (Chetkiewicz et al. 2006; Hilty et al. 2012). Design und die Ermittlung der idealen Standorte für diese Korridore bleibt eine Herausforderung.

Landschaftsmodelle entwickelten sich zu einer zentralen Anwendung im Naturschutz und in der Landschaftsgestaltung. Planung zur Abgrenzung von Gebieten mit hoher Konnektivität zwischen verbleibenden Lebensräumen und zu ihre aktuelle Zusammensetzung bewahren (Tischendorf und Fahrig 2000; Rudnick et al. 2012). Darüber hinaus können künstliche Verknüpfungen entsprechend platziert werden, um Barriereeffekte zu kompensieren entstehen beispielsweise aus linearen Infrastrukturen (Epps et al. 2005; Balkenhol und Waits 2009). Um jedoch die Effektivität und Funktionalität zu erhöhen, sind solche eher strukturell. Abhilfemaßnahmen, objektive Ansätze zur Bewertung der funktionalen Konnektivität für a Zielarten müssen angewendet werden (Böttcher et al. 2004; Beier et al. 2008).

## Bewertung der funktionalen Konnektivität

Eine große Herausforderung für Forscher und Praktiker bleibt die objektive Beurteilung funktionale Konnektivität. Sowohl die Auswirkungen der Fragmentierung als auch der Grad der Fragmentierung Konnektivität, sind sehr artspezifisch (Chetkiewicz et al. 2006; Beier et al. 2008) als Die Durchlässigkeit einer Landschaft wird durch die Bewegungsfähigkeit und Wahrnehmungsfähigkeit eines Organismus definiert Verbreitungsgebiet (Diniz et al. 2020) sowie Lebensraumanforderungen während der Ausbreitung (Revilla und Wiegand 2008; Fattebert et al. 2015).

Aus all diesen Gründen gibt es eine Vielzahl methodischer Ansätze vorgeschlagen und in der Konnektivitätsforschung und für die Korridorplanung angewendet (Beier et al. 2008; Zeller et al. 2012). Die Mehrzahl der Studien stützte sich entweder auf Expertenmeinungen (Clevenger et al. 2002; Milanese et al. 2016) zu empirischen Daten zur Raumnutzung von Arten wie zum Beispiel ihrem Lebensraum Modelle basierend auf Vorkommensdaten (Wang et al. 2008) oder verschiedenen Arten von Ressourcen Aus Bewegungsdaten abgeleitete Auswahlfunktionen (Übersicht in Zeller et al. 2012). als Simulationsmodelle basierend auf experimentellen Daten oder einer Kombination verschiedener Informationsquellen (Vuilleumier und Metzger 2006; Aben et al. 2014). Es hängt davon ab Bei den fokalen Arten können auch Experimente wie Translokationen angewendet werden (Volpe et al. 2014; Betts et al. 2015). Dennoch gibt es bei all den verschiedenen verfügbaren Methoden eine anhaltende Debatte darüber, welche Ansätze am besten geeignet sind, insbesondere im Hinblick auf die Darstellung effektive Ausbreitung oder tatsächlicher Genfluss (Spear et al. 2010; Richardson et al. 2016).

Aus Expertenmeinungen abgeleitete Modelle nutzen frühere Studien und Übersichten von Literatur oder aus Interviews zur Expertise lokaler Manager und Experten (Jacobs et al. 2014; Reed et al. 2016). Der Hauptvorteil dieser Ansätze ist ihre Einfachheit Entwicklung, was sie weniger zeitaufwändig und kosteneffizient macht, da sie nicht abhängig sind zur Langzeitforschung und Datenerfassung (Murray et al. 2009; Milanese et al. 2016). Allerdings wurden auf Expertenmeinungen basierende Modelle als subjektiv und subjektiv kritisiert kaum reproduzierbar, da Annahmen oder Meinungen schwer zu quantifizieren sind (Epps et al. 2007; Beier et al. 2008). Darüber hinaus können Ergebnisse aus anderen Studien nicht immer einfach sein auf völlig andere Systeme bzw. Landschaften übertragen und extrapoliert werden (Oyler McCance et al. 2013; Richardson et al. 2016).

Neben Expertenmeinungen gibt es verschiedene Ansätze, die auf empirischen Daten basieren um funktionale Konnektivität abzuleiten (Spear et al. 2010; Zeller et al. 2012). Zum Beispiel, Lebensraummodelle (auch Artenverteilungsmodelle genannt; Franklin 2009; Guisan et al. 2013) zur Beschreibung der Lebensraumanforderungen einer bestimmten Art wurde zu einem beliebten Instrument zur Abschätzung der funktionalen Konnektivität (Engler et al. 2014; Milanese et al. 2016). Es gibt eine Vielzahl statistischer Modelle, die Forschern und Praktikern zur Korrelation zur Verfügung stehen Habitat-Kovariaten mit (oft opportunistischen) Präsenzdaten (z. B. MAXENT, BIOMOD; Franklin 2009). Eine zentrale Annahme bei der Anwendung dieser Modelle ist jedoch, dass die Zielarten erfordern bei Ausbreitungsbewegungen die gleichen Lebensraummerkmale wie für Auswahl von Ressourcen und Einrichtung eines Heimatgebiets oder Aufrechterhaltung einer Population in der Grundschule

Lebensräume (Spear et al. 2015, Zeller et al. 2012). Abhängig von der funktionellen Maserung und der In der Nische der Arten kann dies jedoch für einige Arten und bestimmte Forschungsfragen zutreffen (Engler et al. 2014; Razgour 2015), aber nicht für andere (Wasserman et al. 2010; Mateo-Sanchez et al. 2015).

Informationen über tatsächliche Bewegungen der untersuchten Arten (d. h. basierend auf Telemetrie). Umzüge) wurde im letzten Jahrzehnt in großem Umfang zur Modellierung von Landschaften genutzt Konnektivität (Spear et al. 2010; Centeno-Cuadros et al. 2017). Vor allem die Die Etablierung des Bewegungsökologie-Paradigmas durch (Nathan et al. 2008) lieferte a einheitlicher Rahmen für die Untersuchung der Ursachen und Folgen einzelner Bewegungen verschiedene Aspekte der Ökologie. Beispielsweise ein grundlegender Aspekt der Bewegungsökologie ist der Einfluss individueller Bewegungen auf die effektive Ausbreitung und den Genfluss (Holyoak et al. 2008). Daher bietet das Bewegungsökologie-Paradigma ein Mittel zur Modellierung funktionale Konnektivität, die auf mehreren Ebenen erreicht werden kann (Übersicht in Zeller et al. 2012). Zunächst können Ressourcenauswahlfunktionen aus Umzügen abgeschätzt werden mittels GPS-Telemetrie erfasst (Manly et al. 1993; Boyce et al. 2002). Dies sollte bereitgestellt werden Vergleichbare Schätzungen zur Raumnutzung als Lebensraummodelle, aus denen wiederum Rückschlüsse gezogen werden können Konnektivität (Chetkiewicz et al. 2006; Shafer et al. 2012; Squires et al. 2013). Andere Modelle berücksichtigen die tatsächliche Zusammensetzung der beobachteten Bewegungen und des Modellraums Verwendung auf Stufenebene (Thurfjell et al. 2014) oder Pfadenebene (Reding et al. 2013; Zeller et al. 2015). Abschließend können Bewegungsmuster und die zugrunde liegenden Verhaltensweisen differenziert werden (Edelhoff et al. 2016, Kapitel 3). Wie in Abbildung 1.1 dargestellt, sind die Lebensraumanforderungen von Arten während ihrer Ausbreitungsbewegungen könnten sich von Bewegungen im Primärlebensraum unterscheiden oder innerhalb des etablierten Heimatbereichs (Roever et al. 2013; Abrahms et al. 2017). Jedoch, Bewegungsdaten weisen auch einige analytische Einschränkungen und Nachteile auf, die berücksichtigt werden müssen berücksichtigt, um diese Datenquelle vollständig nutzen zu können. Erstens sind die Stichprobengrößen häufig begrenzt an eine begrenzte Anzahl von Personen. Zweitens stammen solche Daten selten von Einzelpersonen Die eigentliche Ausbreitung erfolgt, da die Hauptausbreitung bei den Nachkommen vor der ersten erfolgt (versuchte) Fortpflanzung (d. h. Ausbreitung im Geburtsstadium, Colbert et al. 2001; Whitmee und Orme 2013). Daher quantifizieren die meisten Informationen aus Tracking-Daten höchstwahrscheinlich die Lebensraumnutzung keine Ausbreitungsbewegungen (Spear et al. 2015; Centeno-Cuadros et al. 2017; Zeller et al. 2017).

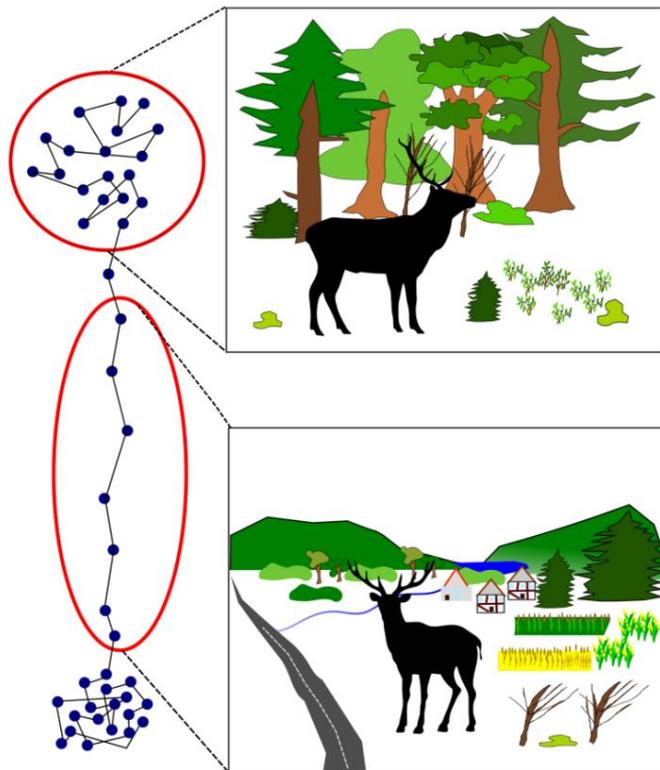


Abbildung 1.1 Darstellung verschiedener Bewegungsmuster, die sich aus zwei unterschiedlichen Verhaltensweisen ergeben: Zum einen handelt es sich um regelmäßige Bewegungen in etablierten Heimatgebieten oder Primärlebensräumen, die durch viele kreisförmige Schritte innerhalb eines begrenzten Bereichs gekennzeichnet sind (oben). Die zweite ist eine Ausbreitungsbewegung (Mitte), die den Home Range verlässt. Die Flugbahn besteht aus langen Schritten ohne Richtungswechsel. Nach der Ausbreitungsphase kehrte das Individuum zum normalen Bewegungsverhalten mit bereichsbegrenzten Bewegungsmustern zurück (unten). Die Anforderungen an den Lebensraum könnten sich während dieser beiden Phasen erheblich ändern, und die Ableitung von Schätzungen zur Konnektivität aus allen oder nur den regulären Bewegungen könnte höchstwahrscheinlich verzerrt sein.

Informationen zum Genfluss zwischen Populationen, die in verschiedenen Teilen einer Region leben

Landscape kann auch verwendet werden, um funktionale Konnektivität abzuleiten. Genetische Daten basieren auf hochgradig variable Marker wie Mikrosatelliten oder einzelne Kernpolymorphismen (SNPs);

Sunnucks 2000) ermöglichen die Abschätzung der effektiven Ausbreitung durch Genfluss. Genetisch

Daten haben gegenüber Vorkommens- oder Bewegungsinformationen den Vorteil, dass sie nicht nur anzeigen die erfolgreiche Verbreitung von Individuen in Populationen, aber auch deren Erfolg

Reproduktion an diesen Standorten (Coulon et al. 2004). Die Daten können zur Verbesserung genutzt werden

Verständnis dafür, wie gut Bevölkerungsgruppen effektiv vernetzt sind; deshalb kann man

Abschätzungen zur funktionalen Konnektivität ableiten. Aber auch die alleinige Nutzung genetischer Daten ist möglich

Seine Einschränkungen als Beurteilung des Genflusses hängen von theoretischen Annahmen ab

Gleichgewicht (z. B. Wrights Inselmodell für alle F-Statistiken; Wright 1965), die selten sind

in empirischen Systemen auftreten, z. B. nicht zufällige Paarung, ungleiche effektive Populationsgrößen, jüngste demografische Veränderungen und Drift sowie Bevölkerungsentengpässe (Jost et al. 2018). Daher werden genetische Daten mit mehreren Informationen aus anderen Datenquellen kombiniert innerhalb eines ganzheitlichen Analyserahmens könnte den vielversprechendsten Ansatz zur Bewertung bieten funktionale Landschaftskonnektivität. Darauf zielt das junge Fachgebiet der Landschaftsgenetik ab multidisziplinärer Ansatz.

## Landschaftsgenetik

Der Rahmen der Kombination genetischer Daten mit Informationen über die Landschaft Die Zusammensetzung wurde von Manel et al. (2003) und ist seitdem rasant gewachsen Anwendung (Holderegger und Wagner 2006; Storfer et al. 2010; Manel und Holderegger 2013). Grundsätzlich besteht die Landschaftsgenetik aus zwei Hauptkomponenten, die miteinander korrelieren miteinander: eine räumliche und eine genetische Komponente. Letzteres quantifiziert genetisch Differenzierung oder Genfluss zwischen betrachteten Entitäten (Populationen oder Individuen in a gegebenes Studiengebiet). Die räumliche Komponente schätzt den möglichen Einfluss der Landschaft ab Merkmale wie ein effektiver Abstand, der oft als Widerstand oder Permeabilität bezeichnet wird (Storfer et al. 2007; Balkenhol et al. 2009). Dies ist ein wichtiger Forschungsschwerpunkt der Anwendungslandschaft Genetische Methoden dienen dazu, die Auswirkungen der Fragmentierung zu quantifizieren und die Funktionalität abzuschätzen Konnektivität und Korridore für das Naturschutzmanagement (Cushman et al. 2006; Epps et al. 2007; Kool et al. 2013). Diese Quantifizierung umfasst beispielsweise die Identifizierung von spezifische Ausbreitungshindernisse (Frantz et al. 2010), die Auswirkungen sowohl historischer als auch anthropogene Landschaftsveränderungen (Epps und Keyghobadi 2015) sowie das Potenzial Ausbreitung von Krankheiten oder invasiven Arten (Storfer et al. 2010).

Für die Landschaftsgestaltung wurde eine Vielzahl von Bewertungsmethoden entwickelt und eingesetzt genetische Analysen, die in drei Analyseschritte unterteilt werden können (Balkenhol et al. 2009; Storfer et al. 2010, Spear et al. 2015) Quantifizierung: 1) räumliche (effektive) Entfernungen, 2) genetische Distanzen und 3) beide korrelieren (Abbildung 1.3).

### *Räumliche und effektive Abstände*

Zur Beurteilung räumlicher Distanzen im landschaftsgenetischen Kontext gibt es drei unterschiedliche Theorien Häufig verwendet: Isolation durch Distanz (IBD), Isolation durch Barriere (IBB) und Isolation durch Widerstand (IBR). Die Theorie der Isolation durch Distanz (IBD; Wright 1943) stellt Hypothesen auf

dass die genetische Distanz positiv mit der geografischen Distanz zwischen den Betrachteten korreliert  
 Entitäten (Abbildung 1.2.a). Darauf würde beispielsweise eine positive Korrelation mit IBD hinweisen  
 Eine effektive Ausbreitung (die zum Genfluss führt) erfolgt nur über kürzere Entfernungen und daher  
 wirkt der genetischen Drift auf regionaler Ebene entgegen (Hutchison und Templeton 1999). Hier ein  
 Es wird von einer homogenen Landschaft ohne Einschränkungen ausgegangen und Entfernungen gemessen  
 als euklidische Abstände zwischen Entitäten (Balkenhol et al. 2009; Spear et al. 2010; Ruiz  
 Gonzalez et al. 2015).

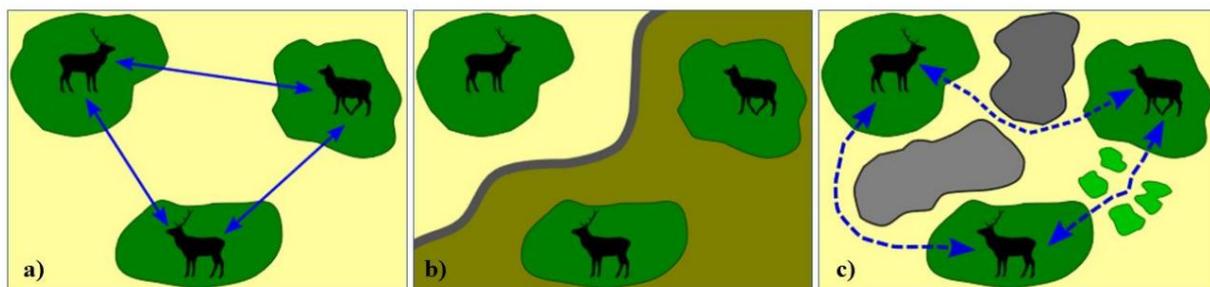


Abbildung 1.2 Schematische Beschreibung der drei verschiedenen Modelle räumlicher Distanzen, die üblicherweise in der Landschaftsgenetik angewendet werden: a) Isolation by Distance (IBD)-Tests zur Korrelation des Genflusses mit der geografischen/ euklidischen Distanz zwischen Einheiten wie Rotwildpopulationen; b) Isolation durch Barriere (IBB) berücksichtigt die potenziellen Auswirkungen von Barrieren und die Entfernung ergibt sich aus dem Vorhandensein oder Fehlen solcher Barrieren zwischen zwei Einheiten. c) Isolation durch Widerstand (IBR) modelliert die Auswirkungen der Landschaftskonnektivität, indem die effektive Entfernung zwischen Standorten basierend auf den Kosten für Bewegungen durch die Landschaftsmatrix berechnet wird.

Die zweite Theorie, IBB, geht von Auswirkungen potenzieller Barrieren oder Grenzen aus (Abbildung 1.2.b), die den Genfluss einschränken und somit die genetische Differenzierung erhöhen zwischen Entitäten, die sich auf unterschiedlichen Seiten der mutmaßlichen Barriere befinden (Epps et al. 2005; Balkenhol et al. 2009). Beispielsweise handelt es sich um zwei Entitäten auf derselben Seite der Barriere wird ein minimaler effektiver Abstandswert zugewiesen, wohingegen Entitäten von zwei getrennten Seiten stammen maximale effektive Distanz aufweisen.

Die beiden ersteren Theorien berücksichtigen keine Einschränkungen der Bewegung oder der Gene Fluss abgeleitet aus der Zusammensetzung der Landschaftsmatrix (McRae 2006; van Strien et al. 2015). Aus diesem Grund bezieht sich die dritte Theorie explizit auf Isolation durch Widerstand (IBR; Abbildung 1.2.c) und korreliert genetische Distanzen mit effektiven Distanzen basierend auf der Landschaft Heterogenität (Ricketts 2001; Kindlmann und Burel 2008). Der Grad bis zu dem Landschaftsmerkmale, die eine (effektive) Ausbreitung entweder behindern oder fördern, werden so zusammengefasst sogenannte Widerstandsflächen (Spear et al. 2010). Daher die Ansätze zur Schätzung

Die oben beschriebenen Konnektivitäten sind auf die Bewertung der Landschaftsresistenz übertragbar. Anstelle von Durchlässigkeit weisen Widerstandsmodelle verschiedenen Landschaftsmerkmalen Werte zu beschreiben ihre „Kosten der Bewegung“ (Koen et al. 2012; Zeller et al. 2012; Spear et al. 2015).

Beispielsweise können empirische Daten in Widerstandsflächen umgewandelt werden, indem man die Kehrwert der daraus abgeleiteten Lebensraumeignungsschätzungen oder Ressourcenauswahlwahrscheinlichkeiten Bewegungsdaten (Keeley et al. 2016). Allerdings handelt es sich nicht immer um eine umgekehrt lineare Beziehung hält wahre und unterschiedliche Transformationsfunktionen zwischen Schätzungen der Raumnutzung und Resistenzen sollten verglichen werden (siehe zum Beispiel Zeller et al. 2018). Gutachten bzw Hypothesen zu Landschaftsmerkmalen, die sich möglicherweise auf den Widerstand auswirken, können kausal getestet werden Modellierungsrahmen (Cushman et al. 2006; Shirk et al. 2010). Dadurch, Einzel- bzw Multivariate Landschaftsdaten werden mithilfe verschiedener Funktionen in Widerstände umgewandelt werden iterativ mit genetischen Abständen verglichen (Wasserman et al. 2010; Cushman et al. 2013).

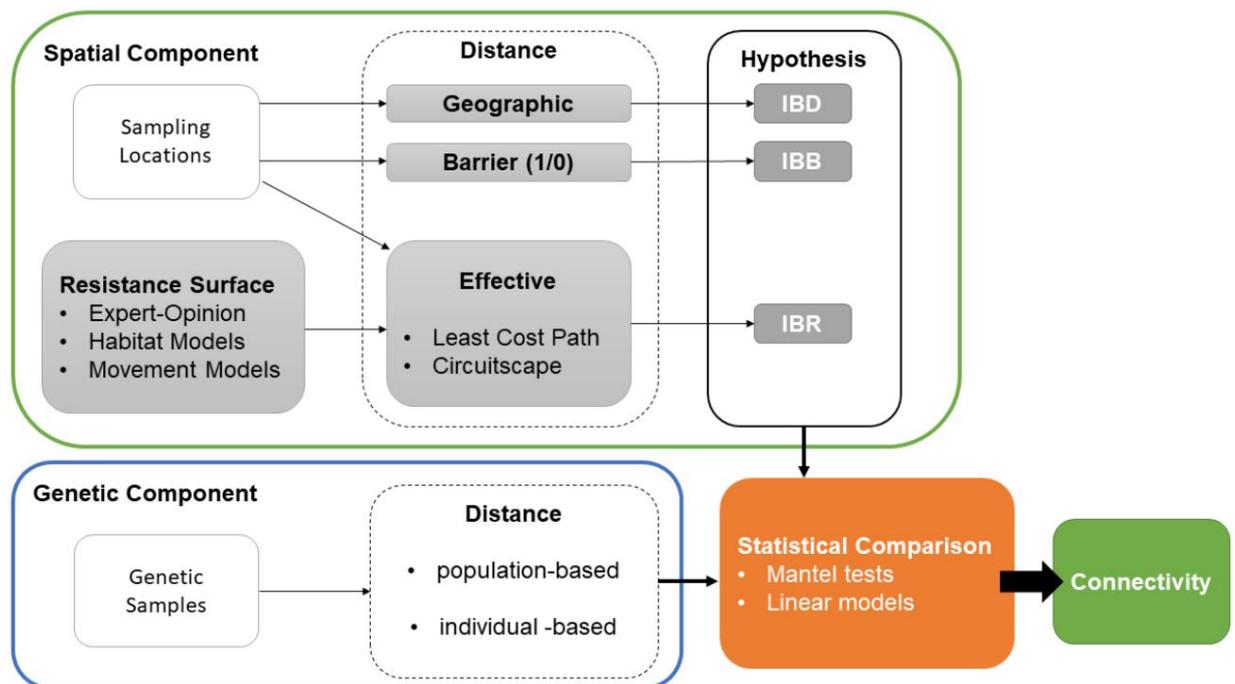


Abbildung 1.3 Flussdiagramm der Hauptkomponenten landschaftsgenetischer Analysen: 1) räumliche Komponente: Geografische Entfernungen zwischen Probenahmestellen werden berechnet, um die Isolation nach Distanz (IBD) zu modellieren, das Vorhandensein von Barrieren bestimmt die Isolation nach Barriere (IBB) und zur Ableitung werden Widerstandsflächen verwendet effektive Abstände zum Testen der Isolation durch Widerstand (IBR). 2) Genetische Komponente: Aus genetischen Proben werden entweder bevölkerungs- oder individuenbasierte Distanzen abgeleitet. 3) Entfernungen werden miteinander korreliert, um auf funktionale Konnektivität zu schließen.

Effektive Abstände basierend auf den Widerstandsmodellen können mit den geringsten Kosten abgeleitet werden (Adriaensen et al. 2003) oder Algorithmen des geringsten Widerstands (McRae 2006) (Abbildung 1.3). Der Zunächst wird die Entfernung auf der Grundlage eines LCP (Least Cost Path) berechnet, bei dem es sich um einen einzelnen Vektor handelt eines minimalen kumulativen Widerstands (Kosten) zwischen zwei Standorten (Graves et al. 2014). Obwohl gezeigt wurde, dass LCPs wirksame Schätzungen der Ausbreitung liefern können (Driezen et al. 2007; Zeller et al. 2018) und Genfluss (Stevens et al. 2006; Wang et al. 2008) ihre Schlüsselannahme – dass es nur einen einzigen besten Weg gibt, der dem Organismus a priori bekannt ist – schränkt seine biologische Bedeutung und Interpretation ein (McRae und Beier 2007). Überwinden Unter diesem Vorbehalt schlug McRae (2006) vor, effektive Abstände auf der Grundlage der Schaltkreistheorie zu modellieren was mehrere zufällige Bewegungspfade zwischen zwei Orten berücksichtigt (McRae et al. 2008). Es hat sich gezeigt, dass dieses Konzept LCPs in einigen Landschaftsgenetiken übertrifft Studien, insbesondere für weit verbreitete Arten (McRae und Beier 2007; Spear et al. 2015).

### *Genetische Distanzen*

Am wichtigsten ist, dass für landschaftsgenetische Analysen Proben von mehreren Individuen verwendet werden deren räumlicher Bezug (Standort) benötigt wird. Im Allgemeinen können genetische Daten dazu genutzt werden genetische Cluster oder Subpopulationen abgrenzen (Zuordnungstests wie STRUCTURE; Wang 2017), um die genetische Vielfalt abzuschätzen und den Genfluss zwischen Populationen abzuleiten (Waits und Storfer 2015). Für die meisten landschaftsgenetischen Anwendungen ist die Bestimmung erforderlich Der genetische Abstand zwischen Individuen oder Populationen (Abbildung 1.3) ist am relevantesten. Hierfür wurden im Laufe der Zeit verschiedene Parameter entwickelt (Storfer et al. 2010; Shirk et al. 2017). Je nach Studie oder Stichprobendesign entweder bevölkerungsbasierte Schätzungen der genetischen Differenzierung z. B. FST (Wright 1949) und seine verschiedenen Derivate wie Neis D (Nei 1972) oder individuell basierte Distanzen wie Roussets'sa (Rousset 2000) oder die Anteil gemeinsamer Allele verwendet wird (Bowcock et al. 1994).

### *Statistischer Modellvergleich*

Im letzten Schritt einer landschaftsgenetischen Analyse werden die genetischen Abstände modelliert bzw korreliert mit den räumlichen und effektiven Abständen (Abbildung 1.3). Die drei Modelle von Isolation (IBD, IBB, IBR) müssen sich nicht unbedingt gegenseitig ausschließen, können es aber auch kombiniert werden, z. B. indem die Wirkung von IBD bei der Modellierung von IBR partiell herausgerechnet wird (Balkenhol et al. 2009). Auch hier gibt es mehrere statistische Ansätze, um dies zu erreichen (Storfer et al. 2007; Balkenhol et al. 2009; Shirk et al. 2018). Wegen des paarweisen Vergleichs Zwischen den untersuchten Einheiten basieren die angewandten statistischen Tests größtenteils auf Korrelationen

von Distanzmatrizen wie den Mantel-Tests (Mantel 1967; Perez et al. 2010). Linear Modelle wie multiple Regressionen auf Distanzmatrizen (Legendre und Fortin 2010; Wang 2013) oder gemischte Modelle, die die paarweise Datenstruktur berücksichtigen (van Strien et al. 2012; Peterman et al. 2014; Shirk et al. 2018) werden zunehmend genutzt, insbesondere weil Sie ermöglichen einen multivariaten Modellvergleich bzw. eine Modellauswahl. Es gibt jedoch immer noch eine laufende Debatte über das geeignete statistische Verfahren zur Modellierung paarweiser Abstände (Guillot und Rousset 2013; Zeller et al. 2016).

Zusammenfassend dürfte deutlich geworden sein, dass die Landschaftsgenetik einen wertvollen Beitrag leistet Werkzeug zur Modellierung artspezifischer Konnektivität, aber es gibt viele Weggabelungen müssen bei der Anwendung auf neue Studiensysteme berücksichtigt werden. Die Unzahl von Techniken zur Parametrisierung von Widerstandsmodellen erfordern vergleichende Benchmark-Studien ihre Leistung und die dahinter stehenden Annahmen (Reed et al. 2016; Zeller et al. 2018). Insbesondere die Paarung von Bewegung und genetischen Daten bleibt eine große Herausforderung um konkrete Schutzmaßnahmen zu definieren (Jeltsch et al. 2013).

Die meisten Studien untersuchen die funktionelle Konnektivität von Landtieren Verwendung von Landschaftsgenetik mit Schwerpunkt auf großen Raubtieren (Wasserman et al. 2013; Balkenhol et al. 2014; Mateo-Sanchez et al. 2015; Zeller et al. 2017). Daher brauchen mehr Arten bewertet werden, um ein besseres Bild über die Schlüsselfaktoren zu erhalten, die die Landschaft optimieren genetische Studien zu Erhaltungszwecken. Insbesondere große Huftiere, die hoch sind durch anthropogene Fragmentierung beeinflusst (z. B. Frantz et al. 2012). Aus diesem Grund ist die vorgestellte Dissertation untersucht die Landschaftsgenetik in Kombination mit der Bewegungsökologie von Rot Hirsche in Norddeutschland.

## Rothirsche in Norddeutschland

Rothirsche (*Cervus elaphus*) gehören zu den am weitesten verbreiteten Huftieren in Europa und sind eines der am weitesten verbreiteten einer der bekanntesten Wildarten. Sie wurden stark vom Menschen beeinflusst Einflüsse wie Lebensraumfragmentierung, Umsiedlungen und selektive Jagd Jahrhunderte (Hartl et al. 2003). Daher waren Rothirsche das Ziel vieler Populationen und konservierende genetische Studien zur Analyse der genetischen Vielfalt und Populationsstruktur in vom Menschen dominierten Landschaften (Kuehn et al. 2003; Frantz et al. 2007; Zachos et al. 2007; Haanes et al. 2011; Fickel et al. 2012).

Einerseits reagieren Rothirsche empfindlich auf menschliche Störungen (Westekemper et al. 2018), andererseits spielen sie aber auch eine Schlüsselrolle bei der Gestaltung ihrer Lebensräume (Riesch et al. 2019) und als Verbreitungsvektoren für Pflanzen (von Oheimb et al. 2005). Daher in Als Indikator können Regionen dienen, in denen Rotwild diese Art noch ausbreiten kann für intakte Lebensraumnetze mit geringen Einschränkungen durch den Menschen (Tillmann und Reck 2003; Meißner et al. 2008).

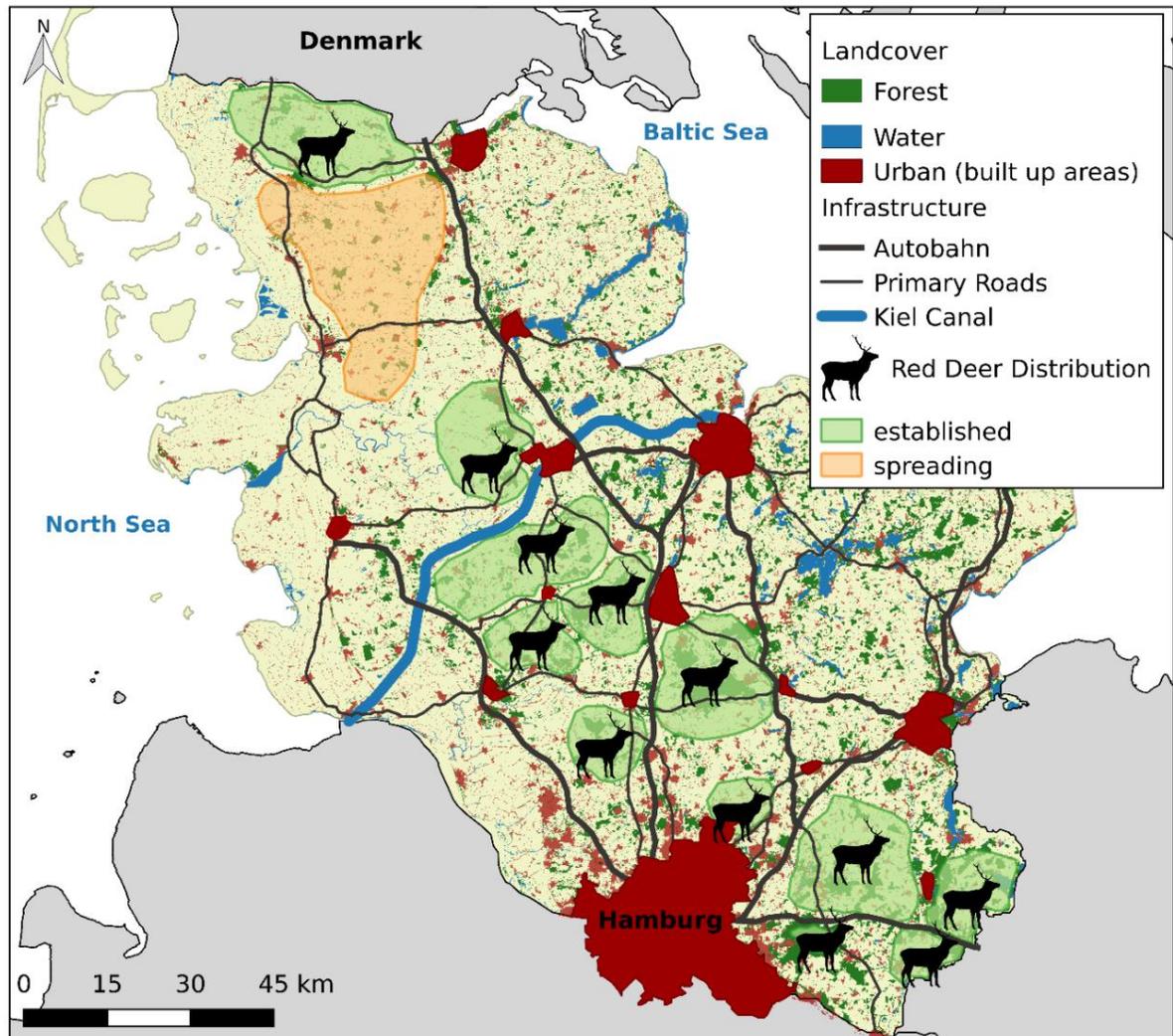


Abbildung 1.4: Verbreitung des Rothirsches im Untersuchungsgebiet Schleswig-Holstein. Rothirsche sind in 12 Managementeinheiten (Hirschsilhouetten) unterteilt. Seit dem letzten Jahrzehnt begann sich die Art in Gebieten südlich der Grenze zu Dänemark auszubreiten und anzusiedeln. Die Karte zeigt auch wichtige Landbedeckungsmerkmale wie bebauten (städtischen) Gebieten, Wäldern und Gewässern. Straßen und Kanäle stellen potenzielle Ausbreitungshindernisse dar. Landbedeckungsdaten basierend auf ATKIS (Amtliches Topografisches und Kartografisches Informationssystem Deutschlands, <http://www.atkis.de>).

Allerdings gibt es in Schleswig-Holstein, dem nördlichsten Bundesland Deutschlands, Rothirsche Die Populationen sind ungleichmäßig verteilt und konzentrieren sich meist auf die wenigen größeren Gebiete Wald und verbliebene Sumpf-, Moor- und Heidekomplexe (Meißner et al. 2008, siehe Abbildung 1.4). Zersplitterung durch Hauptstraßen, Kanäle und zunehmende Bewirtschaftung zusammen mit anderen Einschränkungen in der Vergangenheit (z. B. durften Einzelpersonen nur bestimmte Personen betreten). Hirschgebiete; Wotschikowsky 2010) führen zu einer Verringerung des Genflusses und damit zu einem Verlust der genetischen Vielfalt. Eine frühere Studie deutete bei einem tatsächlich auf erste Anzeichen von Inzucht hin der lokalen Bevölkerung (Zachos et al. 2007). Zusammenfassend sind diese genetischen Bedingungen betonen die Notwendigkeit einer verbesserten landesweiten funktionalen Konnektivität dieser Art. Angesichts seiner Rolle als Indikatorart könnten landschaftsgenetische Studien am Rothirsch letztlich von Bedeutung sein tragen auch dazu bei, die Konnektivität vieler anderer Arten zu verbessern, und dienen somit einer wichtige Rolle für den Naturschutz.

## Ziel dieser Arbeit

Ein besseres Verständnis der Prozesse erlangen, die die Differenzierung und den Verlust genetischer Daten vorantreiben Die Vielfalt der Populationen, die fragmentierte Landschaften bewohnen, ist für den Schutz von wesentlicher Bedeutung Wildtiermanagement (Cushman et al. 2010). Das Ziel der Arbeit ist die Nutzung genetischer Daten Informationen zur Untersuchung der Folgen der Fragmentierung und anderer anthropogener Faktoren Einschränkungen der Rotwildpopulationen in Schleswig-Holstein. Schadensbegrenzungsmaßnahmen für Die Verbesserung der Konnektivität, beispielsweise durch die Abgrenzung von Naturschutzkorridoren, muss erfolgen basierend auf objektiven Informationen über die Auswirkungen der Landschaftskomposition auf Ausbreitung und Genfluss (Mateo-Sanchez et al. 2015).

Bewegung ist ein Schlüsselfaktor, um das Wie besser zu verstehen Landschaftsmerkmale erschweren oder erleichtern die Ausbreitung mobiler Arten wie großer Huftiere (Diniz et al. 2020). Ein Hauptaugenmerk dieser Arbeit liegt daher auf der Ableitung verschiedener Modelle Rothirsche im Raum nutzen und ihre Leistungsfähigkeit im Hinblick auf die Funktionsbeschreibung testen Konnektivität. Die entscheidende Stärke bei der Arbeit an diesem System ist die Verfügbarkeit hoher Qualität räumliche und genetische Informationen, die ideale Bedingungen für ausgedehnte Läufe bieten Benchmark-Analysen für die Konstruktion und Validierung landschaftsgenetischer Modelle. In Zusammenfassend liefert die Arbeit wichtige Erkenntnisse für die angewandte Konservierung und

Management der Wildtiere im Hinblick auf die Bekämpfung der negativen Auswirkungen anthropogener Einflüsse  
Zersplitterung.

## Aufbau dieser Arbeit

Neben dieser allgemeinen Einleitung umfasst die Dissertation drei Einzelstudien zu  
Einzelthemen der angewandten Landschaftsgenetik und Bewegungsökologie:

Die erste in **Kapitel zwei** dargestellte Studie konzentriert sich auf die genetische Vielfalt und  
Struktur der Rothirschpopulationen in Schleswig-Holstein. Ein umfassender Überblick über  
Verschiedene Methoden zur Identifizierung von Verhaltensmustern aus Bewegungsdaten werden in vorgestellt  
das **dritte Kapitel**. Die in **Kapitel vier** gezeigte Abschlussstudie nutzt einen solchen Weg  
Segmentierungsmethode zusammen mit anderen Ansätzen zur Modellierung des Landschaftswiderstands und  
vergleicht sie in einem landschaftsgenetischen Rahmen. Das **fünfte Kapitel** fasst zusammen und  
diskutiert die Ergebnisse der drei Studien mit besonderem Fokus auf das Potenzial  
Beitrag zur angewandten Konservierung.

## Verweise

- Aben, J., Strubbe, D., Adriaensen, F., Palmer, SCF, Travis, MJJ, Lens, L. und Matthysen, E. (2014). Einfache,  
auf Einzelpersonen basierende Modelle repräsentieren effektiv die Bewegung afrotropischer Waldvögel  
in komplexen Landschaften. *Journal of Applied Ecology*, 51, 693-702.
- Abrahms, B., Sawyer, SC, Jordan, NR, McNutt, JW, Wilson, AM und Brashares, JS (2017). Beeinflusst die  
Auswahl der Wildtierressourcen die Erhaltung des Korridors genau? *Journal of Applied Ecology*, 54(2),  
412–422.
- Adriaensen, F., Chardon, JP, De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. und Matthysen, E. (2003). Die  
Anwendung der „Least-Cost“-Modellierung als funktionales Landschaftsmodell. *Landschafts- und  
Stadtplanung*, 64(4), 233–247.
- Andersen, LW, Fog, K. und Damgaard, C. (2004). Die Fragmentierung des Lebensraums führt zu Engpässen  
und Inzucht beim Europäischen Laubfrosch (*Hyla arborea*). *Proceedings of the Royal Society B:  
Biological Sciences*, 271(1545), 1293–1302.
- Baguette, M. und Van Dyck, H. (2007). Landschaftskonnektivität und Tierverhalten: Funktionelles Getreide als  
Schlüsselfaktor für die Ausbreitung. *Landschaftsökologie*, 22(8), 1117–1129.
- Balkenhol, N., Holbrook, JD, Onorato, D., Zager, P., White, C. und Waits, LP (2014).  
Ein multimethodischer Ansatz zur Analyse hierarchischer genetischer Strukturen: Eine Fallstudie mit  
Pumas (*Puma concolor*). *Ecography*, 37(6), 552–563.

- Balkenhol, N. und Waits, LLP (2009). Molekulare Straßenökologie: Erforschung des Potenzials der Genetik zur Untersuchung der Auswirkungen des Transports auf Wildtiere. *Molekulare Ökologie*, 18(20), 4151–4164.
- Balkenhol, N., Waits, LP und Dezzani, RJ (2009). Statistische Ansätze in der Landschaftsgenetik: eine Bewertung von Methoden zur Verknüpfung von Landschafts- und genetischen Daten. *Ecography*, 32(5), 818–830.
- Beier, P., Majka, DR und Spencer, WD (2008). Weggabelungen: Auswahlmöglichkeiten bei Verfahren zur Gestaltung von Wildlandverbindungen. *Conservation Biology*, 22(4), 836–851.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. und Courchamp, F. (2012). Auswirkungen des Klimawandels auf die Zukunft der Biodiversität. *Ökologiebriefe*, 15(4), 365–377.
- Betts, MG, Gutzwiller, KJ, Smith, MJ, Robinson, WD und Hadley, AS (2015). Verbesserung der Rückschlüsse auf funktionelle Konnektivität aus Tiertranslokationsexperimenten. *Landschaftsökologie*, 30(4), 585–593.
- Böttcher, M., Reck, H., Hänel, K. und Winter, A. (2004). Lebensraumkorridore für Mensch und Natur. In *GAIA-Ecological Perspectives for Science* (Band 2).
- Bowcock, AM, Ruiz-Linares, A., Tomfrohde, J., Minch, E., Kidd, JR und Cavalli Sforza, LL (1994). Hohe Auflösung menschlicher Evolutionsbäume mit polymorphen Mikrosatelliten. *Natur*, 368(6470), 455–457.
- Boyce, MS, Vernier, PR, Nielsen, SE und Schmiegelow, FK. (2002). Bewertung der Ressourcenauswahlfunktionen. *Ökologische Modellierung*, 157(2–3), 281–300.
- Centeno-Cuadros, A., Hulva, P., Romportl, D., Santoro, S., Stýbňá, T., Shohami, D., Evin, A., Tsoar, A., Benda, P., Horáček, I., und Nathan, R. (2017). Bei zwei Ökotypen des Nilflughundes (*Rousettus aegyptiacus*) wird die Lebensraumnutzung, nicht jedoch der Genfluss, durch menschliche Aktivitäten beeinflusst. *Molekulare Ökologie*, 26(22), 6224–6237.
- Chetkiewicz, C.-LB, St. Clair, CC und Boyce, MS (2006). Korridore zur Erhaltung: Muster und Prozess integrieren. *Jahresrückblick über Ökologie, Evolution und Systematik*, 37(1), 317–342.
- Clevenger, AP, Wierzchowski, J., Chruszcz, B. und Gunson, K. (2002). GIS-generierte, expertenbasierte Modelle zur Identifizierung von Wildtier-Lebensraumverknüpfungen und zur Planung von Abhilfemaßnahmen. *Conservation Biology*, 16(2), 503–514.
- Colbert, J., Danchin, E., Dondt, A. und Nichols, J. (2001). *Zerstreuung*. Oxford.
- Coulon, A., Cosson, J., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier S. und Hewison, A. (2004). Landschaftskonnektivität beeinflusst den Genfluss in einer Rehwildpopulation, die in einer fragmentierten Landschaft lebt: ein individueller Ansatz. *Molekulare Ökologie*, 13, 2841–2850.
- Crooks, KR und Sanjayan, M. (2006). *Konnektivitätserhaltung* (Band 14). Cambridge Universitätsverlag.
- Cushman, SA, McKelvey, K., Hayden, J. und Schwartz, MK (2006). Genfluss in komplexen Landschaften: Testen mehrerer Hypothesen mit Kausalmodellierung. *The American Naturalist*, 168(4), 486–499.
- Cushman, SA, Compton, BW und McGarigal, K. (2010). Die Auswirkungen der Lebensraumfragmentierung hängen von komplexen Wechselwirkungen zwischen Populationsgröße und Ausbreitung ab

Fähigkeit: Modellierung der Einflüsse von Straßen, Landwirtschaft und Wohnbebauung auf eine Reihe lebensgeschichtlicher Merkmale. In *räumlicher Komplexität, Informatik und Wildtierschutz* (S. 369–385). Springer, Tokio.

Cushman, SA, Wasserman, TN, Landguth, EL und Shirk, AJ (2013). Neubewertung der Kausalmodellierung mit Manteltests in der Landschaftsgenetik. *Vielfalt*, 5(1), 51–72.

Devictor, V., Van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, DB, Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., und Jiguet, F. (2012).

Unterschiede in den Klimaschulden von Vögeln und Schmetterlingen auf kontinentaler Ebene. *Nature Climate Change*, 2(2), 121–124.

Diniz, MF, Cushman, SA, Machado, RB und Júnior, PDM (2020). Landschaftskonnektivitätsmodellierung aus der Perspektive der Tierverbreitung. *Landschaftsökologie*, 35(1), 41–58.

Driezen, K., Adriaensen, F., Rondinini, C., Doncaster, CP und Matthysen, E. (2007). Bewertung der Vorhersagen des kostengünstigsten Modells mit empirischen Ausbreitungsdaten: Eine Fallstudie unter Verwendung von Radiotracking-Daten von Igel (Erinaceus europaeus). *Ökologische Modellierung*, 209(2–4), 314–322.

Engler, JO, Balkenhol, N., Filz, KJ, Habel, JC und Rödder, D. (2014). Vergleichende Landschaftsgenetik von drei eng verwandten sympatrischen Hesperiden-Schmetterlingen mit unterschiedlichen ökologischen Merkmalen. *Plus eins*, 9(9).

Epps, CW, Wehausen, JJD, Bleich, VC, Torres, SSG und Brashares, JSJ (2007). Optimierung von Ausbreitungs- und Korridormodellen mithilfe der Landschaftsgenetik. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), 714–724.

Epps, CW und Keyghobadi, N. (2015). Landschaftsgenetik in einer sich verändernden Welt: historische und zeitgenössische Einflüsse entwirren und Veränderungen ableiten. *Molekulare Ökologie*, 24(24), 6021–6040.

Epps, CW, Palsboll, PJ, Wehausen, JD, Roderick, GK, Ramey, RR und McCullough, DR (2005). Autobahnen blockieren den Genfluss und führen zu einem rapiden Rückgang der genetischen Vielfalt von Wüsten-Dickhornschafen. *Ökologiebriefe*, 8(10), 1029–1038.

Fahrig, L. (2003). Auswirkungen der Lebensraumfragmentierung auf die Biodiversität. *Jahresrückblick über Ökologie, Evolution und Systematik*, 34(1), 487–515.

Fahrig, L. und Merriam, G. (1994). Erhaltung fragmentierter Populationen. *Conservation Biology*, 8(1), 50–59.

Fattebert, J., Robinson, HS, Balme, G., Slotow, R. und Hunter, L. (2015). Der strukturelle Lebensraum sagt den funktionalen Ausbreitungslebensraum eines großen Fleischfressers voraus: Wie Leoparden ihren Standort wechseln. *Ökologische Anwendungen*, 25(7), 1911–1921.

Fickel, J., Bublly, OA, Stache, A., Noventa, T., Jirsa, A. und Heurich, M. (2012). Die Grenze überschreiten? Struktur der Rothirschpopulation (Cervus elaphus) im bayerisch-böhmischen Waldökosystem. *Säugetierbiologie*, 77(3), 211–220.

Franklin, J. (2009). *Kartierung der Artenverteilung: räumliche Schlussfolgerung und Vorhersage*. Cambridge University Press.

- Frantz, AC, Pope, LC, Etherington, TR, Wilson, GJ und Burke, T. (2010). Verwendung von auf Isolation nach Entfernung basierenden Ansätzen zur Bewertung der Barrierewirkung linearer Landschaftselemente auf die Ausbreitung des Dachses (*Meles meles*). *Molekulare Ökologie*, 19(8), 1663–1674.
- Frantz, AC, Bertouille, S., Eloy, MC, Licoppe, A., Chaumont, F. und Flamand, M. C. (2012). Vergleichende landschaftsgenetische Analysen zeigen, dass eine belgische Autobahn eine Genflussbarriere für Rothirsche (*Cervus elaphus*) darstellt, nicht jedoch für Wildschweine (*Sus scrofa*). *Molekulare Ökologie*, 21(14), 3445–3457.
- Frantz, AC, Hamann, JL und Klein, F. (2007). Feinskalige genetische Struktur von Rotwild (*Cervus elaphus*) in einem französischen gemäßigten Wald. *Europäisches Journal für Wildtierforschung*, 54(1), 44–52.
- Goodwin, B. und Fahrig, L. (2002). Wie beeinflusst die Landschaftsstruktur die Landschaftskonnektivität? *Oikos*, 99(3), 552–570.
- Graves, T., Chandler, RB, Royle, JA, Beier, P. und Kendall, KC (2014). Abschätzung des Landschaftswiderstands gegen Ausbreitung. *Landschaftsökologie*, 29(7), 1201–1211.
- Guillot, G. und Rousset, F. (2013). Abbau der Manteltests. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 4(4), 336–344.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, JB, Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, PR, Tulloch, AIT, Regan, TJ, Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, TG, Rhodes, JR, Maggini, R., Setterfield, SA, Elith, J., Schwartz, MW, Wintle, BA, Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, MR, Possingham, HP, Buckley, YM (2013). Vorhersage der Artenverteilung für Erhaltungsentscheidungen. *Ökologiebriefe*, 16(12), 1424–1435.
- Haanes, H., Røed, KH, Perez-Espona, S. und Rosef, O. (2011). Geringe genetische Variation unterstützt Engpässe beim skandinavischen Rotwild. *European Journal of Wildlife Research*, 57(6), 1137–1150.
- Hanski, I. (1998). Metapopulationsdynamik. *Natur*, 396, 41–49.
- Hanski, I. und Ovaskainen, O. (2003). Metapopulationstheorie für fragmentierte Landschaften. *Theoretische Populationsbiologie*, 64(1), 119–127.
- Hartl, GB, Zachos, F. und Nadlinger, K. (2003). Genetische Vielfalt beim europäischen Rotwild (*Cervus elaphus* L.): anthropogene Einflüsse auf natürliche Populationen. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 37–42.
- Hilty, J., Lidicker Jr, WZ und Merenlender, A. (2012). *Korridorökologie: Wissenschaft und Praxis der Verknüpfung von Landschaften zum Schutz der biologischen Vielfalt*. Inselpresse
- Holderegger, R. und Wagner, HH (2006). Eine kurze Anleitung zur Landschaftsgenetik. *Landschaftsökologie*, 21(6), 793–796.
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. und Spiegel, O. (2008). Trends und fehlende Teile im Studium der Bewegungsökologie. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19060–19065.
- Hutchison, DW und Templeton, AR (1999). Korrelation paarweiser genetischer und geografischer Distanzmaße: Ableitung der relativen Einflüsse von Genfluss und -drift auf die Verteilung genetischer Variabilität. *Evolution*, 53(6), 1898.

- Jacobs, S., Burkhard, B., Van Daele, T., Staes, J. und Schneiders, A. (2014). „The Matrix Reloaded“: Ein Überblick über die Nutzung von Expertenwissen zur Kartierung von Ökosystemdienstleistungen. *Ökologische Modellierung*, 295, 21–30.
- Jaeger, J. und Holderegger, R. (2005). Schwellenwerte der Landschaftszerschneidung. *GAIA*, 2, 113–118.
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schröder, B., Buchmann, CM, Mueller, T., Blaum, N., Zurell, D., Böhning-Gaese, K., Wiegand, T., Eccard, JA, Hofer, H., Reeg, J., Eggers, U. und Bauer, S. (2013). Integration der Bewegungsökologie in die Biodiversitätsforschung – Erforschung neuer Wege zur Bewältigung der raumzeitlichen Biodiversitätsdynamik. *Bewegungsökologie*, 1(1), 6.
- Jost, L., Archer, F., Flanagan, S., Gaggiotti, O., Hoban, S. und Latch, E. (2018). Differenzierungsmaßnahmen für die Erhaltungsgenetik. *Evolutionäre Anwendungen*, 11(7), 1139–1148.
- Keeley, ATH, Beier, P. und Gagnon, JW (2016). Abschätzung des Landschaftswiderstands anhand der Lebensraumeignung: Auswirkungen der Datenquelle und Nichtlinearitäten. *Landschaftsökologie*, 31(9), 2151–2162.
- Keyghobadi, N. (2007). Die genetischen Auswirkungen der Lebensraumfragmentierung für Tiere. *Canadian Journal of Zoology*, 85(10), 1049–1064.
- Keyghobadi, N., Roland, J. und Strobeck, C. (2005). Genetische Differenzierung und Genfluss zwischen Populationen des Alpenschmetterlings *Parnassius smintheus* variieren je nach Landschaftskonnektivität. *Molekulare Ökologie*, 14(7), 1897–1909.
- Kindlmann, P. und Burel, F. (2008). Konnektivitätsmaßnahmen: ein Rückblick. *Landschaft Ökologie*, (23), 879–890.
- Koen, EL, Bowman, J. und Walpole, AA (2012). Die Auswirkung der Kostenoberflächenparametrisierung auf Landschaftswiderstandsschätzungen. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 12(4), 686–696.
- Kool, JT, Moilanen, A. und Treml, EA (2013). Bevölkerungskonnektivität: Neu Fortschritte und neue Perspektiven. *Landschaftsökologie*, 28(2), 165–185.
- Kuehn, R., Schroeder, W., Pirchner, F. und Rottmann, O. (2003). Genetische Diversität, Genfluss und -drift in bayerischen Rothirschpopulationen (*Cervus elaphus*). *Conservation Genetics*, 4(2), 157–166.
- Legendre, P. und Fortin, M.-J. (2010). Vergleich des Mantel-Tests und alternativer Ansätze zur Erkennung komplexer multivariater Zusammenhänge bei der räumlichen Analyse genetischer Daten. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 10(5), 831–844.
- Manel, Stéphanie und Holderegger, R. (2013). Zehn Jahre Landschaftsgenetik. *Trends in Ökologie und Evolution*. 28(10), 614-621.
- Manel, Stephanie, Schwartz, MK, Luikart, G. und Taberlet, P. (2003). Landschaftsgenetik: Kombination von Landschaftsökologie und Populationsgenetik. *Trends in Ökologie und Evolution*, 18(4), 189–197.
- Manly, BFJ, McDonald, LL und Thomas, DL (1993). Einführung in Studien zur Ressourcenauswahl. In *Ressourcenauswahl durch Tiere: Statistisches Design und Analyse für Feldstudien* (S. 1–13). Chapman & Hall, London, Großbritannien
- Mantel, N. (1967). Die Erkennung von Krankheitshäufungen und einer generalisierten Regression Ansatz. *Krebsforschung*, 27(2), 209–220.

- Mateo-Sanchez, M., Balkenhol, N., Cushman, SA, T, P., Dominguez, A. und Saura, S. (2015). Abschätzung effektiver Landschaftsentfernungen und Bewegungskorridore: Vergleich von Lebensraum- und genetischen Daten. *Ecosphere*, 6(4), 1-16.
- McRae, B., Dickson, B., Keitt, T. und Shah, V. (2008). Verwendung der Schaltkreistheorie zur Modellierung der Konnektivität in Ökologie, Evolution und Naturschutz. *Ökologie*, 89, 2712–2724.
- McRae, BH (2006). Isolation durch Widerstand. *Evolution*, 60(8), 1551–1561.
- McRae, Brad H. und Beier, P. (2007). Die Schaltkreistheorie sagt den Genfluss in Pflanzen- und Tierpopulationen voraus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19885–19890.
- Meißner, M., Reinecke, H., Zachos, F., Corsmann, M., Ritter, T. und Wölfel, H. (2008). *Der Rothirsch in Schleswig-Holstein*. Göttingen.
- Merriam, G. & Wegner, J. (1992). Lokales Aussterben, Lebensraumfragmentierung und Ökotope. In *Landschaftsgrenzen* (S. 150-169). Springer, New York, NY.
- Milanesi, P., Holderegger, R., Bollmann, K., Gugerli, F. und Zellweger, F. (2016). Dreidimensionale Lebensraumstruktur und Landschaftsgenetik: ein Fortschritt bei der Abschätzung der funktionalen Konnektivität. *Ökologie*, 183(1), 67-79.
- Milanesi, P., Holderegger, R., Caniglia, R., Fabbri, E., Galaverni, M. und Randi, E. (2017). Expertenbasierte versus Habitatauswahlmodelle zur Entwicklung von Resistenzflächen in der Landschaftsgenetik. *Oecologia*, 183(1), 67-79.
- Moilanen, A., Franco, AM, Early, RI, Fox, R., Wintle, B. und Thomas, CD (2005). Priorisierung von Landschaften mit Mehrfachnutzung für den Schutz: Methoden für große Planungsprobleme mit mehreren Arten. *Verfahren. Biologische Wissenschaften / The Royal Society*, 272(1575), 1885–1891.
- Murray, JV, Goldizen, AW, O'Leary, RA, McAlpine, CA, Possingham, HP und Choy, SL (2009). Wie nützlich sind Expertenmeinungen für die Vorhersage der Verbreitung einer Art innerhalb und außerhalb des Fachgebietes? Eine Fallstudie mit Pinselschwanz-Steinwallabys *Petrogale penicillata*. *Journal of Applied Ecology*, 46(4), 842–851.
- Nathan, R., Getz, WM, Revilla, E., Holyak, M., Kadmon, R., Saltz, D. und Smouse, PE (2008). Ein bewegungsökologisches Paradigma zur Vereinheitlichung der Bewegungsforschung von Organismen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052–19059.
- Nei, M. (1972). Genetische Distanz zwischen Populationen. *The American Naturalist*, 106(949), 283–292.
- Opdam, P. (1991). Metapopulationstheorie und Lebensraumfragmentierung: ein Überblick über Studien zu holarktischen Brutvögeln. *Landschaftsökologie*, 5(2), 93–106.
- Oyler-McCance, SJ, Fedy, BC und Landguth, EL (2013). Beispiele für Designeffekte in der Landschaftsgenetik. *Conservation Genetics*, 14(2), 275–285.
- Perez, SI, Diniz-Filho, JAF, Bernal, V. und Gonzalez, PN (2010). Alternativen zum partiellen Mantel-Test bei der Untersuchung von Umweltfaktoren, die die morphologische Variation des Menschen beeinflussen. *Journal of Human Evolution*, 59(6), 698–703.
- Peterman, WE, Connette, GM, Semlitsch, RD und Eggert, LS (2014). Ökologische Resistenzoberflächen sagen eine genetische Differenzierung im Feinmaßstab bei einem terrestrischen Waldsalamander voraus. *Molekulare Ökologie*, 23(10), 2402–2413.

- Razgour, O. (2015). Über die Modellierung der Artenverteilung hinaus: Ein landschaftsgenetischer Ansatz zur Untersuchung von Verbreitungsverschiebungen im Zuge des zukünftigen Klimawandels. *Ökologische Informatik*, 30, 250–256.
- Reding, DM, Cushman, SA, Gosselink, TE und Clark, WR (2013). Verknüpfung von Bewegungsverhalten und feinskaliger genetischer Struktur zur Modellierung der Landschaftskonnektivität für Rotluchse (*Lynx rufus*). *Landschaftsökologie*, 28(3), 471–486.
- Reed, GC, Litvaitis, JA, Callahan, C., Carroll, RP, Litvaitis, MK und Broman, D.  
JA (2016). Modellierung der Landschaftskonnektivität für Rotluchse mithilfe von Expertenmeinungen und empirisch abgeleiteten Modellen: Wie gut funktionieren sie? *Tierschutz*, 20(4), 308-320.
- Revilla, E. und Wiegand, T. (2008). Individuelles Bewegungsverhalten, Matrixheterogenität und Dynamik räumlich strukturierter Populationen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19120–19125.
- Richardson, JL, Brady, SP, Wang, IJ und Spear, SF (2016). Navigieren durch die Fallstricke und Versprechen der Landschaftsgenetik. *Molekulare Ökologie*, 25(4), 849–863.
- Ricketts, TH (2001). Auf die Matrix kommt es an: Effektive Isolation in fragmentierten Landschaften. *American Naturalist*, 158(1), 87–99.
- Riesch, F., Tonn, B., Meißner, M., Balkenhol, N. und Isselstein, J. (2019). Beweidung durch wildes Rotwild: Managementoptionen zur Erhaltung naturnaher offener Lebensräume. *Journal of Applied Ecology*, 56(6), 1311–1321.
- Roever, CL, Beyer, HL, Chase, MJ und van Aarde, RJ (2013). Die Gefahren des Ignorierens von Verhalten bei der Quantifizierung der Lebensraumauswahl. *Vielfalt und Verteilungen*, 20(3), 322–333.
- Rousset, F. (2000). Genetische Differenzierung zwischen Individuen. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(1), 58–62.
- Rudnick, DA, Ryan, SJ, Beier, P., Cushman, SA, Dieffenbach, F., Epps, CW, Gerber, LR, Hartter, JN, Jenness, JS, Kintsch, J., Merenlender, AM, Perkl, RM, Perosi, DV und Trombulak, SC (2012). Die Rolle der Landschaftskonnektivität bei der Planung und Umsetzung von Erhaltungs- und Wiederherstellungsprioritäten. *Issues in Ecology*, (16), 1–23.
- Ruiz-Gonzalez, A., Cushman, SA, Madeira, MJ, Randi, E. und Gómez-Moliner, B.  
J. (2015). Isolation durch Distanz, Widerstand und/oder Cluster? Lehren aus einem waldbewohnenden Fleischfresser, der eine heterogene Landschaft bewohnt. *Molekulare Ökologie*, 24(20), 5110–5129.
- Shafer, ABA, Northrup, JM, White, KS, Boyce, MS, Côté, SD und Coltman, DW (2012). Die Auswahl des Lebensraums sagt genetische Verwandtschaft bei einem alpinen Huftier voraus. *Ökologie*, 93(6), 1317-1329.
- Shirk, AJ, Landguth, EL und Cushman, SA (2017). Ein Vergleich individueller genetischer Distanzmetriken für die Landschaftsgenetik. *Molecular Ecology Resources*, 17(6), 1308-1317.
- Shirk, AJ, Wallin, DO, Cushman, SA, Rice, CG und Warheit, KI (2010). Ableitung von Landschaftseffekten auf den Genfluss: ein neues Rahmenwerk für die Modellauswahl. *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3603–3619.

- Shirk, Andrew J., Landguth, EL und Cushman, SA (2018). Ein Vergleich von Regressionsmethoden zur Modellauswahl in der individuenbasierten landschaftsgenetischen Analyse. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 18(1), 55–67.
- Spear, SF, Balkenhol, N., Fortin, M.-J., McRae, BH und Scribner, K. (2010). Verwendung von Resistenzoberflächen für landschaftsgenetische Studien: Überlegungen zur Parametrisierung und Analyse. *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3576–3591.
- Spear, SF, Cushman, SA und McRae, BH (2015). Widerstandsoberflächenmodellierung in der Landschaftsgenetik. In *Landscape Genetics* (S. 129–148).
- Squires, JR, DeCesare, NJ, Olson, LE, Kolbe, JA, Hebblewhite, M. und Parks, S. A. (2013). Kombination von Ressourcenauswahl und Bewegungsverhalten zur Vorhersage von Korridoren für Kanadaluchse an der südlichen Peripherie ihres Verbreitungsgebiets. *Biologische Erhaltung*, 157, 187–195.
- Stevens, VM, Verkenne, C., Vandewoestijne, S., Wesselingh, RA und Baguette, M. (2006). Genfluss und funktionelle Konnektivität bei der Kreuzkröte. *Molekulare Ökologie*, 15(9), 2333–2344.
- Storfer, A, Murphy, MA, Evans, JS, Goldberg, CS, Robinson, S., Spear, SF, Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L. und Waits, LP (2007). Die „Landschaft“ in die Landschaftsgenetik einbinden. *Vererbung*, 98(3), 128–142.
- Storfer, Andrew, Murphy, MA, Spear, SF, Holderegger, R. und Waits, LP (2010). Landschaftsgenetik: Wo stehen wir jetzt? *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3496–3514.
- Sunnucks, P. (2000). Effiziente genetische Marker für die Populationsbiologie. *Trends in Ökologie und Evolution*, 15(5), 199–203.
- Taylor, PD, Fahrig, L., Henein, K. und Merriam, G. (1993). Konnektivität ist ein wesentliches Element der Landschaftsstruktur. *Oikos*, 68(3), 571–573.
- Templeton, AR, Shaw, K., Routman, E. und Davis, SK (1990). Die genetischen Folgen der Lebensraumfragmentierung. *Annalen des Missouri Botanical Garden*, 13-27.
- Thurfjell, H., Ciuti, S. und Boyce, MS (2014). Anwendungen von Stufenauswahlfunktionen in Ökologie und Naturschutz. *Bewegungsökologie*, 2(1), 4.
- Tillmann, J. und Reck, H. (2003). Zur Rolle des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) im Ökosystem und Empfehlungen für sein Management in Schleswig-Holstein.
- Tischendorf, L. und Fahrig, L. (2000). Wie sollen wir die Landschaftskonnektivität messen? *Landschaftsökologie*, 15, 633–641.
- van Strien, MJ, Holderegger, R. und Van Heck, HJ (2015). Distanzisierung in Landschaften: Überlegungen zur Landschaftsgenetik. *Vererbung*, 114(1), 27–37.
- van Strien, MJ, Keller, D. und Holderegger, R. (2012). Ein neuer analytischer Ansatz zur landschaftsgenetischen Modellierung: kostengünstigste Transektenanalyse und lineare gemischte Modelle. *Molekulare Ökologie*, 21(16), 4010–4023.
- Volpe, NL, Hadley, AS, Robinson, WD und Betts, MG (2014). Funktionelle Konnektivitätsexperimente spiegeln das routinemäßige Bewegungsverhalten einer tropischen Kolibriart wider. *Ökologische Anwendungen*, 24(8), 2122–2131.

- von Oheimb, G., Schmidt, M., Kriebitzsch, WU, und Ellenberg, H. (2005). Verbreitung von Gefäßpflanzen durch Wild in Norddeutschland. Teil II: Rothirsch (*Cervus elaphus*). *Europäisches Journal für Waldforschung*, 124(1), 55–65.
- Vuilleumier, S. und Metzger, R. (2006). Modellierung der Tierverbreitung: Umgang mit Landschaftsmerkmalen und der damit verbundenen Tierausswahl. *Ökologische Modellierung*, 190, 159–170.
- Waits, LP und Storer, A. (2015). Grundlagen der Populationsgenetik: Quantifizierung neutraler und adaptiver genetischer Variation für landschaftsgenetische Studien. In *Landschaftsgenetik* (S. 35–57).
- Wang, IJ (2013). Untersuchung der vollständigen Auswirkungen der Landschaftsheterogenität auf die räumliche genetische Variation: Ein Ansatz mit multipler Matrixregression zur Quantifizierung der geografischen und ökologischen Isolation. *Evolution*, 67(12), 3403–3411.
- Wang, J. (2017). Die Struktur eines Computerprogramms zur Zuordnung von Individuen zu Populationen: einfach zu verwenden, aber leichter zu missbrauchen. *Molecular Ecology Resources*, 17(5), 981–990.
- Wang, YH, Yang, KC, Bridgman, CL und Lin, LK (2008). Modellierung der Lebensraumeignung zur Korrelation des Genflusses mit der Landschaftskonnektivität. *Landschaftsökologie*, 23(8), 989–1000.
- Wasserman, TN, Cushman, SA, Littell, JS, Shirk, AJ und Landguth, EL (2013). Populationskonnektivität und genetische Vielfalt des amerikanischen Marders (*Martes americana*) in den nördlichen Rocky Mountains der Vereinigten Staaten im Kontext des Klimawandels. *Conservation Genetics*, 14(2), 529–541.
- Wasserman, TN, Cushman, SA, Schwartz, MK und Wallin, DO (2010). Räumliche Skalierung und Multimodell-Inferenz in der Landschaftsgenetik: *Martes americana* im Norden Idahos. *Landschaftsökologie*, 25(10), 1601–1612.
- Westekemper, K., Reinecke, H., Signer, J., Meißner, M., Herzog, S. und Balkenhol, N. (2018). Auf Wegen bleiben – Auswirkungen menschlicher Erholung auf das raumzeitliche Verhalten des Rothirsches *Cervus elaphus* in einem deutschen Nationalpark. *Wildtierbiologie*, 2018(1).
- Whitmee, S. und Orme, CDL (2013). Vorhersage der Ausbreitungsentfernung bei Säugetieren: ein merkmalsbasierter Ansatz. *Das Journal of Animal Ecology*, 82(1), 211–221.
- Wotschikowsky, U. (2010). Huftiere und ihr Management in Deutschland. Auf *europäisch Huftiere und ihr Management im 21. Jahrhundert* (S. 201–222).
- Wright, S. (1943). Isolation durch Distanz. *Genetics*, 28(2), 114–138.
- Wright, S. (1965). Die Interpretation der Populationsstruktur durch F-Statistik unter besonderer Berücksichtigung von Paarungssystemen. *Evolution*, 19(3), 395–420.
- Zachos, FE, Althoff, C., Steynitz, YV, Eckert, I. und Hartl, GB (2007). Genetische Analyse einer isolierten Rotwildpopulation (*Cervus elaphus*), die Anzeichen einer Inzuchtdepression zeigt. *European Journal of Wildlife Research*, 53(1), 61–67.
- Zeller, KA, Creech, TG, Millette, KL, Crowhurst, RS, Long, RA, Wagner, H. H., Balkenhol, N. und Landguth, EL (2016). Verwendung von Simulationen zur Evaluierung Mantel-basierter Methoden zur Bewertung der Landschaftsresistenz gegenüber Genfluss. *Ökologie und Evolution*, 6(12), 4115–4128.
- Zeller, KA, Jennings, MK, Vickers, TW, Ernest, HB, Cushman, SA und Boyce, WM (2018). Sind alle Datentypen und Konnektivitätsmodelle gleich?

Validierung gängiger Konnektivitätsansätze mit Ausbreitungsdaten. *Vielfalt und Verteilungen*, 24(7), 868–879.

Zeller, KA, McGarigal, K., Cushman, SA, Beier, P., Vickers, TW und Boyce, W.

M. (2015). Verwendung von Schritt- und Pfadauswahlfunktionen zur Abschätzung des Bewegungswiderstands: Pumas als Fallstudie. *Landschaftsökologie*, 31(6), 1319-1335.

Zeller, KA, McGarigal, K. und Whiteley, AR (2012). Abschätzung des Landschaftswiderstands gegen Bewegung: eine Überprüfung. *Landschaftsökologie*, 27(6), 777–797.

Zeller, KA, Vickers, TW, Ernest, HB, Boyce, WM, Pollinger, J. und Ernest, H.

(2017). Mehrstufige, mehrskalige Ressourcenauswahlfunktionen und Widerstandsflächen für die Naturschutzplanung: Pumas als Fallstudie. *PLUS EINS*, 12(6), e0179570.

## KAPITEL 2

---

# Genetische Analyse von Verwaltungseinheiten des Rothirsches (*Cervus elaphus*) in einer vom Menschen dominierten Landschaft – Muster der genetischen Vielfalt, Populationsstruktur und Genfluss

---

Veröffentlicht als: Edelhoff, H., Fickel, J., Epps, CW, Zachos, FE und Balkenhol, N.

(2020). Genetische Analyse von Verwaltungseinheiten des Rothirsches (*Cervus elaphus*).

in einer vom Menschen dominierten Landschaft. *Conservation Genetics*, 21, 261-276

## Abstrakt

Rothirsche (*Cervus elaphus*) sind in ganz Mitteleuropa unterschiedlich betroffen anthropogene Aktivitäten, einschließlich Lebensraumfragmentierung, selektive Jagd und Translokationen. Dies hat erhebliche Auswirkungen auf die genetische Vielfalt und auf die langfristige Entwicklung Erhaltung der lokalen Populationen dieser Art. Hier verwenden wir genetische Proben von 480 Rotwild-Individuen, um die genetische Vielfalt und Differenzierung der 12 Hirscharten zu beurteilen Verwaltungseinheiten mit Sitz in Schleswig-Holstein, dem nördlichsten Bundesland Deutschland.

Wir haben mehrere analytische Ansätze angewendet und zeigen, dass die Geschichte der lokalen Populationen (d. h. Umsiedlungen, Tötung von Individuen außerhalb der ausgewiesenen Rotwildpopulationen). Zonen, anthropogene Infrastrukturen) hat zu vergleichsweise niedrigen genetischen Werten geführt Diversität. Die mittlere erwartete Heterozygotie lag unter 0,6 und wir beobachteten im Durchschnitt 4,2 Allele über 12 Mikrosatelliten-Loci. Effektive Populationsgrößen liegen unter den empfohlenen Für mehrere lokale Populationen wurde ein Wert von 50 geschätzt.

Unsere Schätzungen der genetischen Struktur und des Genflusses zeigen, dass Rothirsche im Norden leben Deutschland lässt sich am besten als komplexes Netzwerk asymmetrischer Verbindungen beschreiben Subpopulationen, mit hohem genetischen Austausch zwischen einigen lokalen Populationen und reduziertem Konnektivität anderer. Die genetische Vielfalt korrelierte auch mit der Populationsdichte von benachbarte Verwaltungseinheiten.

Basierend auf diesen Erkenntnissen schlagen wir vor, dass die Konnektivität zwischen bestehenden Managementeinheiten müssen bei der praktischen Bewirtschaftung der Art berücksichtigt werden, was bedeutet, dass einige Verwaltungseinheiten gemeinsam verwaltet werden sollten, während die effektive Isolation anderer Einheiten gemildert werden muss.

**Schlüsselwörter:** Metapopulation, Wildtiermanagement, genetische Konnektivität, Isolation, lokale Populationen

## Einführung

Rothirsche (*Cervus elaphus*) gehören zu den am weitesten verbreiteten Huftieren in Europa und sind eines der am weitesten verbreiteten einer der bekanntesten Wildarten. Sie wurden stark vom Menschen beeinflusst Einflüsse wie Lebensraumfragmentierung, Umsiedlungen und selektive Jagd Jahrhunderte (Hartl et al. 2003). Daher waren Rothirsche das Ziel vieler Populationen und konservierende genetische Studien zur Analyse der genetischen Vielfalt und Populationsstruktur in vom Menschen dominierten Landschaften (z. B. Kuehn et al. 2003; Pérez-Espona et al. 2008, 2009; Fickel et al. 2012; Frantz et al. 2017). Die Ziele dieser Studien waren unterschiedlich und umfassten die Quantifizierung der genetischen Vielfalt in isolierten und manchmal Inzuchtpopulationen (z. B. Zachos et al. 2007), die das Ausmaß und die genetischen Folgen von Translokationen abschätzt (z. B. Haanes et al. 2010) oder die Charakterisierung der genetischen Auswirkungen des Postglazials Wiederbesiedlung (z. B. Krojerova-Prokesova et al. 2015).

In Schleswig-Holstein, dem nördlichsten Bundesland Deutschlands, gibt es Rothirsche über den Norden, Südosten und die Mitte des Staates verteilt (Abbildung 2.1). Die lokale Die Populationen werden in 12 Verwaltungseinheiten verwaltet. Diese Einheiten wurden nicht gegründet die Grundlage der Bevölkerungsstruktur, sondern waren eher opportunistisch in Gebieten mit gelegenen hohe Rotwildichten, meist in der Nähe größerer Waldgebiete (Meißner et al. 2008; Wotschikowsky 2010). Einheiten, die sich in unmittelbarer Nähe zueinander befinden, wie z Barlohe (BAL), Iloo (ILO) und Schierenwald (SCW) sind räumlich abgegrenzt Gerichtsbarkeiten (z. B. Gemeinden oder Gemeinden) oder Wahrzeichen (z. B. Flüsse oder Straßen), und nicht durch natürliche Grenzen oder Bevölkerungsstruktur. So administrativ Bei der Abgrenzung von Wildtiermanagementeinheiten werden häufig Überlegungen berücksichtigt (Taylor und Dizon 1999).

Aus genetischer Sicht sollten Populationen nur als getrennt betrachtet werden Managementeinheiten, wenn ihre genetische Divergenz groß genug ist, um auf eine Demographie schließen zu lassen Unabhängigkeit, was bedeutet, dass die Ausbreitungsrate zwischen den Populationen gering sein muss (Palsbøll et al. 2007). Um hervorzuheben, dass Rotwildbewirtschaftungseinheiten in unserem Untersuchungsgebiet (Schleswig Holstein) basieren nicht auf der Bevölkerungsstruktur, wir bezeichnen sie als administrativ Managementeinheiten (AMUs) und unterscheiden sie von genetisch definierten Einheiten Divergenz (dh genetische Managementeinheiten; GMUs).

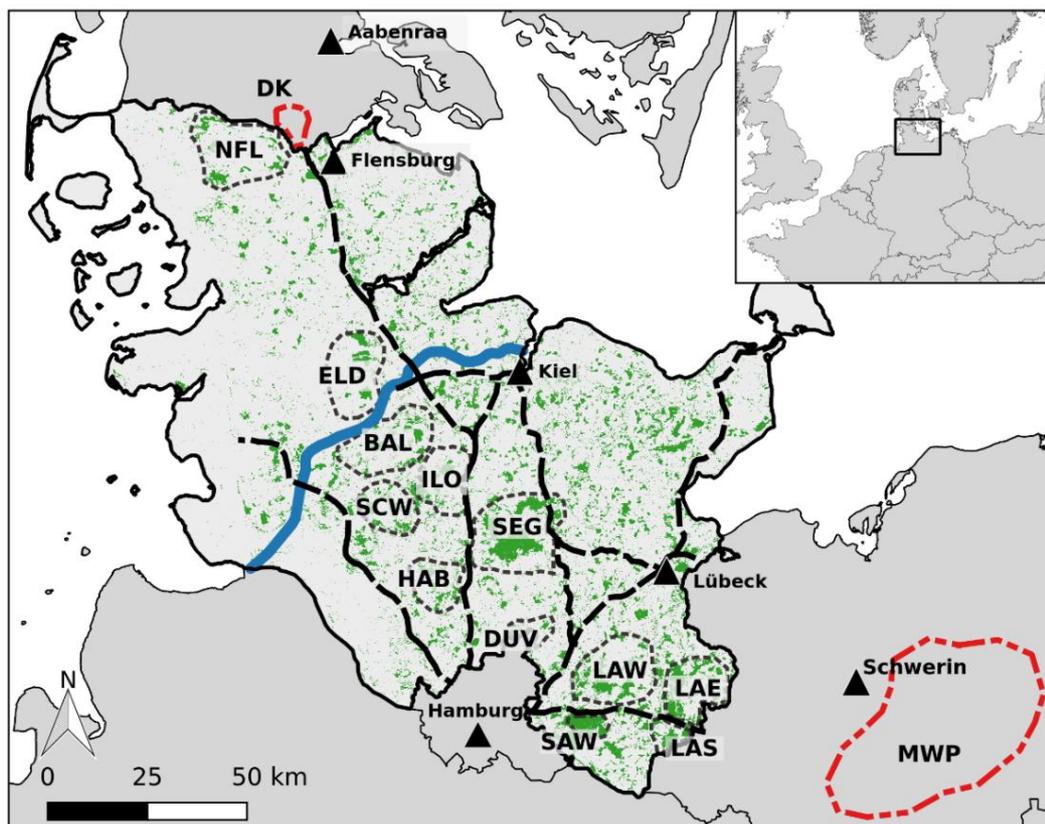


Abbildung 2.1: Karte von Schleswig-Holstein (Untersuchungsgebiet). Der Einschub gibt den Standort innerhalb Deutschlands an. Die blaue Linie in der Mitte zeigt den Nord-Ostsee-Kanal an. Breite gestrichelte schwarze Linien stellen wichtige Autobahnen dar. Rothirsch-Bewirtschaftungseinheiten werden durch dünne gestrichelte schwarze Linien abgegrenzt. Bewaldete Gebiete sind durch eine dunkelgrüne Schattierung gekennzeichnet. Lokale Hirschbewirtschaftungseinheiten, von denen Proben einbezogen wurden, sind Nordfriesland (NFL), Elsdorf (ELD), Barlohe (BAL), Ilo (ILO), Schierenwald (SCW), Hasselbusch (HAB), Segeberger Heide (SEG), Duvenstedter Brook (DUV), Lauenburg West (LAW), Ost (LAE) und Süd (LAS) sowie Sachsenwald (SAW). Die beiden Referenzgebiete Dänemark (DK) und Mecklenburg-Vorpommern (MWP) sind rot eingezeichnet. Dreiecke repräsentieren größere Städte in diesem Gebiet.

Historisch gesehen waren Rothirsche innerhalb der AMUs in Schleswig-Holstein (SH).

unterliegen verschiedenen anthropogenen Einschränkungen. Zum Beispiel bis vor kurzem (dh 1980) rot Hirsche durften nur in sogenannten „ausgewiesenen Rothirschezonen“ frei herumlaufen (Meißner et al. 2008; Wotschikowsky 2004, 2010). Mit dieser Regelung sollten Schäden verhindert werden zu Feldfrüchten und Wäldern durch Rotwild. Tötung aller Individuen außerhalb dieser Zonen folglich begrenzter Genfluss zwischen etablierten Populationen (Ströhlein et al. 1993; Willems et al. 2016). Heutzutage sind Infrastrukturen wie umzäunte Autobahnen oder die Der Nord-Ostsee-Kanal stellt potenzielle Hindernisse für den Genfluss im gesamten Bundesland dar (Abbildung 2.1). Darüber hinaus variieren die geschätzten Populationsgrößen zwischen den AMUs stark (Bereich 35–530; siehe Tabelle 2.1) und viele von ihnen umfassen weniger als 100 Individuen. Diese Bevölkerung war

in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts von verstreuten Einzelpersonen aus der Segeberger Heide (SEG) gegründet  
Es entstand im 19. Jahrhundert (ca. 1870), blieb jedoch jahrzehntlang von seiner Quelle isoliert. Mehr  
Kürzlich hat eine eingezäunte Autobahn jede mögliche Migration zwischen SEG und HAB verhindert  
(Meißner et al. 2008). Eine frühere Studie ergab ebenso wie die erste eine geringe genetische Vielfalt  
Anzeichen von Inzucht für die Hasselbusch AMU (Zachos et al. 2007). Zum Beispiel mehrere  
Tiere mit *Brachygnathia inferior* (verkürzter Unterkiefer), einer damit verbundenen Erkrankung  
Inzuchtdepressionen wurden in der HAB-Population gefunden (Zachos et al. 2007).  
Darüber hinaus gibt es Einflüsse von Translokationen: Die Duvenstedt-Population (DUV) ist betroffen  
nicht heimisch, sondern geht auf eine mit Rothirschen aus Österreich gegründete Gehegepopulation zurück,  
Ungarn und Polen, das in den 1950er Jahren veröffentlicht wurde (Jessen 1988; Meißner et al. 2008).  
Innerhalb des letzten Jahrzehnts sind Rothirsche aus Dänemark ausgewandert und haben sich dort etabliert  
südlich der deutschen Grenze und nehmen immer mehr zu (Reinecke et al. 2013). Als ein  
Infolgedessen war die jüngste in Schleswig-Holstein gegründete Rotwild-AMU die  
Nordfriesland-Einheit (NFL). Im Nachbarland Mecklenburg-Vorpommern  
(MWP) südöstlich von Schleswig-Holstein gelegen, sind Rotwild häufiger und haben  
Sie haben den Staat mit weniger Einschränkungen durchstreift und gleichzeitig ein großes Gebiet besetzt (Kinser et al.  
2015). Daher könnte es zu einem Austausch von Individuen aus diesen Populationen kommen  
höhere genetische Vielfalt in den drei AMUs im Raum Lauenburg (LAW,  
LAE, LAS).

Jäger und Grundbesitzer beteiligen sich an der Bewirtschaftung des Rotwilds innerhalb der 12  
AMUs, um unterschiedliche Managementziele wie Jagdquoten festzulegen  
(Wotschikowsky 2010). Daher setzt die separate Verwaltung der AMUs voraus, dass diese  
Einheiten entsprechen GMUs und stellen somit mehr oder weniger getrennte (d. h. geschlossene oder geschlossene) Einheiten dar  
genetisch getrennte) Populationen, die einen begrenzten reproduktiven Austausch erfahren  
Individuen mit anderen Populationen (Moritz 1994). Mehrere neuere Studien haben dies jedoch getan  
Es wurde gezeigt, dass bei einem Verstoß gegen diese implizite Annahme im Wildtiermanagement Maßnahmen ergriffen werden müssen  
Die Managementeinheit (MU) kann die Wirksamkeit des Managements erheblich beeinflussen  
benachbarten Einheiten (Hemami et al. 2005; Robinson et al. 2008; Olea und Mateo-Tomás  
2014; Stillfried et al. 2017). In solchen Fällen müsste das Management erweitert werden  
hin zu einem größeren räumlichen Maßstab, der mehrere MUs umfasst und den Grad von berücksichtigt  
Konnektivität zwischen ihnen (z. B. Robinson et al. 2008; Wäber et al. 2013). Genetisch  
Es wurden Ansätze zur Abgrenzung sinnvollerer Managementeinheiten vorgeschlagen  
basierend auf biologischen Populationseinheiten (z. B. Moritz 1994, Palsbøll et al. 2007). Stark

genetische Unterstrukturierung oder unterschiedliche Niveaus der genetischen Vielfalt zwischen Gebieten sind immer noch die Metriken der Wahl, die üblicherweise zur Rechtfertigung der Trennung von MUs verwendet werden (z. B. Wiltung et al. 2015; Grosser et al. 2017; Gaillard et al. 2017). Allerdings gibt es jetzt neuartige Analysewerkzeuge ermöglichen es Forschern, Schätzungen der gerichteten Ausbreitungsraten aus genetischen Proben abzuleiten, Dies kann wichtige Informationen über mögliche Quellen-Senken-Dynamik und Gene liefern Fluss (z. B. Draheim et al. 2016).

Insgesamt die Geschichte des Rothirsches in SH und die unterschiedlichen anthropogenen Einflüsse auf die örtliche Bevölkerung wirft die Frage auf, ob die derzeitige Praxis der Bewirtschaftung jede AMU als separate, geschlossene Population ist angemessen. Insbesondere ist es fraglich ob die genetische Vielfalt innerhalb von AMUs hoch genug ist, um nachhaltig entgegenzuwirken genetische Drift und verhindert so einen Verlust der genetischen Vielfalt und Inzucht. Wir erwarten Einige AMUs sind durch Ausbreitungs- und Genflussraten verbunden, die hoch genug sind, um dies zu rechtfertigen Management als eine Einheit. Wenn dies der Fall ist, können Rotwild-AMUs in SH interpretiert werden als Netzwerk von Subpopulationen, in denen lokale Populationen durch den Genfluss miteinander verbunden sind in unterschiedlichem Ausmaß (Panell und Charlesworth 2000). Wenn ja, sollten wir anders beobachten Ausmaße des genetischen Austauschs zwischen AMUs und der genetischen Vielfalt innerhalb von AMUs, mit Migration abhängig von der Konnektivität zwischen benachbarten AMUs und der genetischen Vielfalt abhängig von einer Kombination aus Konnektivität und Bevölkerungsgröße benachbarter AMUs.

Um die genetische Struktur von Rotwild-AMUs in Schleswig-Holstein zu beurteilen, erstellen wir Nutzung eines umfangreichen Datensatzes bestehend aus über 500 Gewebeprobe, die über mehrere Zeiträume hinweg gesammelt wurden Jahre. Anhand dieser Proben schätzen wir verschiedene Maße der genetischen Vielfalt und testen sie Die Hypothese, dass die Diversität zwischen den AMUs in Schleswig-Holstein aber dennoch variieren wird im Vergleich zu anderen Populationen in ganz Europa relativ niedrig sein (Zachos et al. 2016). Dazu haben wir auch Proben aus zwei Referenzgebieten im Nachbarland hinzugefügt von Dänemark und dem Bundesland Mecklenburg-Vorpommern. Durch Kombinieren Analysen der genetischen Differenzierung und Populationsstruktur mit einem neuartigen Ansatz von genetisch abgeleitete Schätzungen der relativen Migrationsraten (Sundqvist et al. 2016), wir auch Abgrenzen von Clustern von AMUs, die durch Genfluss verbunden sind und daher verwaltet werden sollten als eine GMU. Um die genetische Struktur der AMUs weiter zu bestätigen, korrelieren wir beobachtete Muster der genetischen Vielfalt, Differenzierung und des Genflusses verfügbar Informationen zur aktuellen Bevölkerungsgröße und -dichte auf lokaler und regionaler Ebene.

Account	12/31/17	12/31/18	12/31/19	12/31/20	12/31/21	12/31/22	12/31/23	12/31/24	12/31/25	12/31/26	12/31/27	12/31/28	12/31/29	12/31/30	12/31/31
MANE															
SEB															
SCW															
NFL															
LAE															
LLO															
HAB															
ELD															
BAL															
	46	22	73	14	17	12	22	35	76	31	47	46	23	16	
	0.54	0.62	0.62	0.57	0.58	0.59	0.61	0.62	0.64	0.61	0.62	0.61	0.62	0.58	
	0.53	0.63	0.63	0.6	0.63	0.6	0.63	0.6	0.63	0.61	0.62	0.61	0.62	0.58	
	46	22	73	14	17	12	22	35	76	31	47	46	23	16	
	170	80	300	110	160	30	120	35	50	60	60	50	80	170	
	MANE	SEB	SCW	NFL	LAE	LLO	HAB	ELD	BAL						

## Methoden

### *Studiengebiet*

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich über ca. 15.580 km<sup>2</sup> und umfasst das gesamte Festland von das Bundesland Schleswig-Holstein in Norddeutschland, südlich der Grenze zu Dänemark (Abbildung 2.1). Der Staat besteht aus einem Mosaik unterschiedlicher Landnutzungsarten, überwiegend Landwirtschaft und Weideland. Waldgebiete gibt es jedoch über den ganzen Staat verstreut variieren erheblich in Größe und Zusammensetzung der Baumarten. Größere Waldkomplexe wie z sowie die Segeberger Heide (SEG) bilden flächendeckend die Kerngebiete der Rotwildverbreitung das Untersuchungsgebiet (Abbildung 2.1). Rotwildlebensräume sind häufig zusätzlich durch Mischverhältnisse gekennzeichnet von Sümpfen, Heiden und Mooren. Die Größe der Verwaltungseinheiten variiert 13.000 bis 48.000 ha (Reinecke et al. 2013). Die Entfernungen zwischen AMUs reichen von a wenige Kilometer (< 5 km) bis zu 63 km zwischen den NFL- und ELD-Einheiten. Verfügbar Informationen deuten darauf hin, dass die Größe der lokalen Populationen zwischen 30 und fast 600 Individuen liegt innerhalb der AMUs (Tabelle 2.1). Schleswig-Holstein ist nicht dicht besiedelt (182 Einwohner) pro km<sup>2</sup>; Statistisches Bundesamt 2018) im Vergleich zum Bundesdurchschnitt (237 Personen pro Jahr) km<sup>2</sup>), mit menschlichen Siedlungen und Dörfern, die über den ganzen Staat verstreut sind. Die Landschaft ist fragmentiert durch Straßen, große Autobahnen und Kanäle (z. B. den Nord-Ostsee-Kanal). die potenzielle Hindernisse für die Wanderungen von Rothirschen darstellen (Pérez-Espona et al. 2008; Frantz et al. 2012).

### *Probenahme*

Wir haben 279 genetische Proben von Rothirschen erhalten, die während der Jagdsaison von geerntet wurden 2013 bis 2015. Um eine ausreichende Stichprobengröße für alle 12 AMUs sicherzustellen, haben wir einbezogen 186 Proben aus früheren Studien (Zachos et al. 2007; Reinecke et al. 2013) in den Jahren 2003 und 2004. Zusätzlich verwendeten wir Proben von zwei Referenzgebiete für Vergleichszwecke: 1) 34 Proben aus dem Froslev-Wald lokalisiert in Süddänemark (DK) nahe der deutschen Grenze , und 2) 46 Proben von mehreren Wälder innerhalb des angrenzenden Bundeslandes Mecklenburg-Vorpommern (MWP). Schleswig-Holstein im Südosten (Abbildung 2.1). Dies führte zu einer Gesamtstichprobengröße von 545 (149 Weibchen, 104 Männchen, 292 ohne Geschlechtsidentität) Rotwild-Individuen (Übersicht über die Probenahme). Zeiträume und Stichprobengrößen siehe Ergänzung S2.3). Da können freilaufende Rothirsche

Die Lücke zwischen den beiden Stichproben beträgt mehr als 12 Jahre (z. B. Guinness et al. 1978).  
entspricht maximal nur einer Hirschgeneration.

Alle Proben wurden für unseren Markersatz erneut genotypisiert, um eine vollständige Vergleichbarkeit zu gewährleisten.  
Wir haben nur Proben berücksichtigt, für die der räumlich bezogene Ort der Ernte (z. B. der Waldkomplex) wurde gemeldet. Personen aus MWP stammten aus Gebieten, in denen dies nicht der Fall war  
direkt angrenzend an unser Untersuchungsgebiet. Daher wurden diese Proben nur für berücksichtigt  
Vergleichsmaße hinsichtlich der genetischen Vielfalt, während dies bei den DK-Proben ebenfalls der Fall war  
Wird in den gesamten Analysen zur Differenzierung und zum Genfluss verwendet.

### *DNA-Extraktion und Genotypisierung*

Die DNA wurde mit dem „All Tissue DNA“-Kit (Gen-Ial, Troisdorf, Deutschland) extrahiert.  
Befolgen Sie die Anweisungen des Herstellers (endgültige DNA-Elution in 80 µl). DNA  
Die Konzentrationen wurden spektrophotometrisch mit einem NanoDrop1000 (PiqLab) gemessen  
GmbH, Erlangen Deutschland). Um jedes Individuum zu genotypisieren, verwendeten wir eine Gruppe von 14 Personen  
Mikrosatelliten-Loci (siehe Ergänzung S2.1). Ein Primer jedes der 14 Paare war 5'-  
mit einem Fluoreszenzfarbstoff (6-FAM oder HEX) markiert. Um Zeit und Kosten zu sparen, wurden Grundierungen vorgenommen  
kombiniert (nach Optimierung) in Multiplexmischungen (CerMix1 – CerMix4). CerMix1  
enthielt Primer für vier Loci (*INRA6*, *C143*, *T40* und *T115*), CerMix2 kombinierte drei  
Loci (*C105*, *C180* und *C229*), CerMix3 kombinierte vier Loci (*T107*, *Haut14*, *ILSTS06* und  
*BM757*) und CerMix4 umfassten drei Loci (*CSSM14*, *FSBH* und *BM1818*). Der  
Das Genotypisierungsreaktionsgemisch (10 µl) bestand aus 1× Puffer (Promega, Deutschland), 2 mM  
MgCl<sub>2</sub>, 1 µl Multiplex-Primer-Mix [Endkonzentrationen pro Vorwärts- und Rückwärtsprimer  
variierten und betragen entweder 0,25 µM (*INRA6*, *T115*, *T40*, *C180*, *C105*, *C229*), 0,3 µM (*T107*,  
*BM757*), 0,5 µM (*C143*, *Haut14*), 1 µM (*BM1818*), 3,5 µM (*CSSM14*), 4 µM (*FSHB*) oder  
6 µM (*ILSTS06*)], 150 ng DNA, 0,25 U GoTaq-Polymerase (Promega, Deutschland) und 5,2  
µl A.dest. (steril). Die Zyklusbedingungen waren für alle vier Multiplexmischungen gleich: 95 °C  
5 Min., 5x (95°C 30s, Touchdown beginnt bei 63°C, mit einer Abnahme von 2°C pro Zyklus  
bis 55°C 90s, 72°C 30s), 40x (95°C 30s, 55°C 90s, 72°C 30s), Endverlängerung bei  
30 Min. bei 60°C. Die Größe der Amplikons wurde durch Kalibrierung mit GENESCAN™ bestimmt  
500 ROX™ Größenstandard. Die Fragmenttrennung wurde auf einem A3130xl durchgeführt  
Automatisierter Kapillarsequenzierer mit der Software GeneMapper v.3.7 zur Allelbewertung  
(alle Applied Biosystems).

#### *Schätzung des Genotypisierungsfehlers*

Mikrosatelliten-Amplifikate wurden auf Genotypisierungsfehler (große Allelausfälle, Stotterbänder) und die Wahrscheinlichkeit, dass Null-Allele vorhanden sind, mithilfe von *MICRO-CHECKER* (Version 2.23, Van Oosterhout et al. 2004). Wir haben alle Loci in allen Populationen getestet konsistente Muster der Abweichung von den Hardy-Weinberg-Erwartungen (HWE) unter Verwendung *GENEPOP* (Version 4.5.1; Rousset 2008). Alle Loci-Paare wurden weiter überprüft Verknüpfungsungleichgewicht innerhalb aller Stichprobeneinheiten, die die in implementierten Algorithmen anwenden *GENEPOP* und *ARLEQUIN* (Version 3.5; Excoffier et al. 2005) einschließlich Bonferroni Korrektur für Mehrfachvergleiche (Rice 1989). Zusätzlich haben wir die Anzahl berechnet der identifizierten Allele und der geschätzten erwarteten und beobachteten Heterozygoten sowie der Polymorpher Informationsinhalt (*PIC*) für jeden Marker mithilfe des *adegenet* R-Pakets (Jombart 2008). Monomorphe Marker wurden von weiteren Analysen ausgeschlossen.

#### *Schätzung der genetischen Vielfalt*

Alle statistischen Analysen wurden mit der R-Umgebung durchgeführt (R Core Team 2017). Wir haben das Ausmaß der genetischen Variation innerhalb jeder AMU durch Schätzung der erwarteten Werte bewertet und beobachtete Heterozygoten (*H<sub>E</sub>*, *H<sub>O</sub>*), Allelreichtum (*AR*) und den Grad von Heterozygotenmangel (*F<sub>IS</sub>*) in jeder Verwaltungseinheit. Die Schätzung der *AR* basierte auf Verdünnung zur Korrektur der kleinsten Stichprobengröße (*n*=12). Konfidenzintervalle für *AR* und *F<sub>IS</sub>*- Metriken wurden mithilfe von Bootstraps mit 999 Replikationen erhalten. Alle Kennzahlen waren geschätzt unter Anwendung des *Diversity*- Pakets (Keenan et al. 2013). Wir schätzen effektiv Bevölkerungsgrößen (*NE*) für alle Verwaltungseinheiten, die den *NeEstimator v2* verwenden Software (Do et al. 2014). *NE*- Werte basierten auf der Kopplungsungleichgewichtsmethode mit Bias-Korrektur, entwickelt von (Waples und Do 2008). Die gleichen kritischen Schwellenwerte (0,05, 0,02, 0,01) wie bei Zachos et al. (2016) wurden angewendet, um die Verknüpfung von selten zu korrigieren Allele mit Häufigkeiten unterhalb dieser Werte. Die NFL-Einheit wurde ausgeschlossen, um dies zu vermeiden Mögliche Verzerrung bei Schätzungen der Populationsgröße aufgrund der geringen Stichprobengröße von weniger als 15 Personen (Do et al. 2014).

#### *Abschätzung der genetischen Struktur*

Wir haben die genetische Struktur auf der Ebene der AMUs anhand paarweiser *F<sub>ST</sub>*- Werte bewertet (Wright 1965) sowie die paarweise Jost- *D*- Metrik (Jost 2008) unter Verwendung der *strataG* R

Paket (Archer et al. 2017). Während Josts  $D$  besser zur Quantifizierung genetischer Daten geeignet ist (allelische) Differenzierung von Populationen mit unterschiedlicher genetischer Diversität,  $F_{ST}$  spiegelt frühere demografische Prozesse und Fixierungen besser wider (Whitlock 2011, Jost et al. 2018). Die Signifikanz der Unterschiede bei paarweisen Vergleichen wurde auf 9.999 geschätzt Replikationen und anschließende Bonferroni-Korrektur.

Um zu beurteilen, ob AMUs tatsächlich genetisch getrennte Cluster darstellten, haben wir wendete einen Bayes'schen Clustering-Ansatz an. Konkret haben wir das Programm *STRUCTURE* verwendet (Version 2.3.4, Pritchard et al. 2000) und auf das Vorhandensein genotypischer Cluster ( $K$ ) getestet, wobei die Anzahl der möglichen Cluster zwischen  $K=1$  und  $K=14$  liegt, unter Verwendung einer Beimischung Modell und korrelierte Allelfrequenzen. Nachdem ich die Wahrscheinlichkeit geprüft habe konvergiert, haben wir die Wahrscheinlichkeit für jeden  $K$ -Wert in fünf unabhängigen Läufen geschätzt 500.000 Iterationen als Burn-In, gefolgt von 1.000.000 MCMC-Iterationen. Das Optimale Die  $K$ -Zahl wurde mithilfe von Log-Likelihood-Plots und der  $\Delta K$ -Methode von Evanno et al. bestimmt al. (2005) implementiert in der *STRUCTURE Harvester*- Plattform (Earl und vonHoldt 2012). Die individuellen Wahrscheinlichkeiten für Clustermitgliedschaften ( $q$ ) wurden über die fünf Durchläufe gemittelt mithilfe des Online-Programms *CLUMPAK* (Kopelman et al. 2015).

Wir haben *STRUCTURE* in einem hierarchischen Rahmen verwendet, indem wir das Clustering erneut ausgeführt haben Algorithmus für jeden der erkannten genetischen Cluster in der vorherigen Analyse (Coulon et al. 2008; Balkenhol et al. 2014). Der Vorgang wurde wiederholt, bis die optimale Anzahl erreicht war Die abgeleiteten genetischen Cluster waren gleich eins ( $K=1$ ). Dadurch wird eine subtilere Strukturierung erreicht wird wahrscheinlich erkannt, da die größte Lücke im Datensatz wiederholt entfernt wird dass dieses starke Signal ein schwächeres Signal auf niedrigeren Hierarchieebenen nicht verwischt (Janes et al. 2017). Wir haben die hierarchische *STRUKTUR*- Analyse mit „Probenahmeort“ durchgeführt. (d. h. die AMU) als Prior (*locprior*; Hubisz et al. 2009). Alle AMUs aus Schleswig Holstein und das Referenzgebiet aus Dänemark wurden als solche in diese Analyse einbezogen Die Probenahmebereiche, zwischen denen der Genfluss verläuft, können groß genug sein, um tatsächlich zu entstehen genetische Cluster (d. h. MWP-Proben wurden ausgeschlossen).

### *Schätzung der Richtungsmigrationsraten*

Die relative, gerichtete Migration wurde mit der *divMigrate*- Methode geschätzt (Sundqvist et al. 2016), das im *diverRsity* R-Paket implementiert ist (Keenan et al. 2013). Während Für die Schätzung asymmetrischer Migrationsraten stehen andere, komplexere Algorithmen zur Verfügung

(z. B. *BayesAss*, Rannala 2007; *MIGRATE-N*, Beerli 2004) haben wir uns für *divMigrate* entschieden (Sundqvist et al. 2016), weil es aus Standardmaßen genetischer Daten berechnet werden kann Differenzierung und erfordert nicht die Schätzung mehrerer zusätzlicher Parameter (Sundqvist et al. 2016). Die Methode prüft auf signifikante Richtungsabhängigkeiten im Genfluss zwischen Populationspaaren basierend auf asymmetrischen Verteilungen der Allelhäufigkeiten und generiert eine Ausgabe mit relativen Migrationsraten, skaliert auf Werte zwischen 0 und 1 (Sundqvist et al. 2016).

Wir haben aus den Optionen das GST- Maß der genetischen Differenzierung (Nei 1972) ausgewählt Wird von *divMigrate* bereitgestellt, da es den oben angewendeten  $F_{ST}$ - Werten ähnelt (Whitlock 2011). Auch hier wurde die Analyse für alle AMUs im Untersuchungsgebiet durchgeführt die dänische Referenzpopulation, die wir wegen Verdachts auf Fortdauer einbezogen haben Migration aus Dänemark nach Deutschland. Basierend auf den paarweisen Migrationsraten haben wir berechnete die mittleren Einwanderungs- ( $I$ ) und Auswanderungsraten ( $E$ ) sowie deren Verhältnis ( $RI/E$ ) für jede AMU.  $RI/E > 1$  würde darauf hinweisen, dass die Einwanderungsrate in einer Bevölkerung gleich ist höher als die Auswanderungsrate und umgekehrt für  $RI/E < 1$ . Abschließend stellen wir fest, dass die Ergebnisse der *divMigrate*- Analyse stellen nicht unbedingt eine tatsächliche Migration dar, sondern vielmehr Schätzen Sie die Wahrscheinlichkeit des Genaustauschs zwischen zwei Probenahmeorten (Marrotte et al. 2017, Bohling et al. 2019). Darüber hinaus werden relative Migrationsraten geschätzt über alle Paare eingeschlossener Populationen hinweg und berücksichtigen weder den räumlichen Kontext noch die Entfernung zwischen ihnen.

### *Modellierung genetischer Muster*

Im nächsten Schritt verwendeten wir eine Regressionsmodellierung, um die genetische Variation innerhalb von und zu korrelieren unter den AMUs mit verfügbaren ökologischen und umweltbezogenen Informationen. Speziell, Wir haben getestet, ob genetische Vielfalt, Differenzierung und Migrationsraten erklärt werden können nach lokalen Populationsgrößen ( $S_i$ ) oder -dichten ( $D_i$ ) innerhalb jeder AMU  $i$  oder als Funktion davon kumulative Größen ( $\sum_{j=1}^i$ ) oder kumulative Dichten ( $\sum_{j=1}^i$ ) der drei AMUs  $j$  ( $j = 1-3$ ) am nächsten an der Brennpunkt-AMU  $i$ . Die ersten beiden Indizes,  $S_i$  (Anzahl der Personen in AMU  $i$ ) und  $D_i$  (Individuen pro Hektar in AMU  $i$ ) gehen davon aus, dass genetische Muster und Migration werden nur durch lokale Bevölkerungsmerkmale (z. B. Größe oder Dichte) beeinflusst. Im Gegensatz, Bei den beiden letztgenannten Indizes handelt es sich im Wesentlichen um Metriken zur Beschreibung der Isolation mehrerer, potenziell verbundene Populationen und gehen davon aus, dass es große oder dichte Populationen gibt besiedelte benachbarte AMUs ist wichtig für die Erklärung der beobachteten Bevölkerungsstruktur

(z. B. Balkenhol et al. 2013). Zur Berechnung wurden die drei nächstgelegenen AMUs ausgewählt Konnektivitätsindizes, da diese in jedem Fall alle direkt benachbarten umfassten Managementeinheiten, die möglicherweise zerstreute Personen mit dem Fokus austauschen könnten Einheit.

Wir verwendeten offiziell verfügbare Schätzungen der Populationsgröße (Meißner et al. 2008; Ministerium für Energiewende, Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein 2012; Reinecke et al. 2013) für jede AMU, um  $S$  darzustellen, und geschätztes  $D$ , indem die Populationsgröße durch die Fläche des potenziellen Rotwildlebensraums dividiert wird AMU. Der potenzielle Lebensraum für jede AMU basierte auf offiziellen thematischen Landschaftsdaten (maßgebliches topografisches kartografisches Informationssystem, ATKIS) und umfasste alle Wald-, Heide- und Moorflächen im Umkreis jeder AMU (Reinecke et al. 2013).

Anschließend modellierten wir genetische Diversität ( $AR$ ), genetische Differenzierung (Jost's  $D$ ) und mittlere Einwanderungs- ( $I$ ) und Auswanderungsraten ( $E$ ) als Funktion der vier Unterschiede Indizes sowie ein Nullmodell (nur Intercept). Wir haben  $AR$  als Maß für die Genetik gewählt Diversität, da sie für unterschiedliche Stichprobengrößen zwischen AMUs korrigiert wurde. Ebenso haben wir uns entschieden Jost's  $D$  ist ein Schätzwert für die genetische Differenzierung, da er den Allelanteil misst Variationen zwischen Populationen und sind somit für die unterschiedliche genetische Vielfalt innerhalb der Populationen verantwortlich AMUs (Jost et al. 2018). Schließlich haben wir die Einwanderungs- und Auswanderungsraten als Maß gewählt der Richtungsausbreitung. Um Modelle zu vergleichen, verwendeten wir einen informationstheoretischen Ansatz basierend auf dem Informationskriterium von Akaike, korrigiert für kleine Stichprobengrößen (AICc; Akaike 1973; Burnham und Anderson 2002). Das Modell mit dem niedrigsten AICc-Wert wurde berücksichtigt am besten, aber Modelle mit  $\Delta AICc \leq 2$  wurden als ebenso plausibel angesehen (Burnham und Anderson 2002).

### *Genetische Drift und Isolation durch Entfernung*

In Anlehnung an Jordan und Snell (2008) haben wir die möglichen Auswirkungen der Drift isoliert getestet unter der Annahme, dass sich diese historische Drift in einer geringen genetischen Variation in kleineren Populationen widerspiegelt führte zu einem höheren Differenzierungsgrad. Daher erwarten wir einen negativen Zusammenhang zwischen den mittleren paarweisen  $F_{ST}$ -Werten jeder AMU mit allen anderen AMUs und ihren erwartete Heterozygotie  $H_E$  (d. h. AMUs mit größerem  $F_{ST}$  sollten niedrigere  $H_E$ -Werte aufweisen).

als AMUs mit kleineren FST-Werten). Wir haben die mittleren paarweisen FST -Werte weiter korreliert mit Allelreichtum (*Allic Richness, AR*) als Prädiktorvariable (Whitley et al. 2010; Funk et al. 2016).

Schließlich testeten wir mit einem Mantel die Isolation-by-Distance (IBD; Wright 1943). Test zwischen genetischen Abständen (linearisierter FST, d. h.  $F_{ST}/1-F_{ST}$ ; und Josts  $D$ -Werte) und dem natürlichen Logbuch der geografischen Entfernung zwischen AMUs (Slatkin 1993). Eine bedeutende IBD Das Muster sowohl in FST als auch in Josts  $D$  weist darauf hin, dass ein Genfluss zwischen AMUs stattfindet, dies jedoch der Fall ist räumlich begrenzt, was auf Subpopulationen hinweist, die durch Ausbreitung verbunden sind (Hutchison und Templeton 1999; Aguilon et al. 2017).

## Ergebnisse

Wir haben 65 Proben wegen unzureichender Anzahl von weiteren Analysen ausgeschlossen erfolgreich sequenzierte Loci (11 Marker). Daher bestand der endgültige Datensatz aus 480 Proben mit 68 Personen aus den beiden Referenzregionen in Mecklenburg Vorpommern (46 Proben) und Dänemark (22 Proben; Tabelle 2.1). Zwei (*T40, C105*) der ursprünglich 14 Mikrosatellitenmarker wurden fallen gelassen, da sie nur zwei Allele hatten und waren in der überwiegenden Mehrheit der Proben mit Frequenzen unter 0,15 nahezu monomorph für eines der beiden Allele beobachtet. Die Anzahl der Allele der verbleibenden Marker lag zwischen drei und 14. Der polymorphe Informationsgehalt lag zwischen 0,3 und 0,86 mit einem mittleren  $PIC$  von 0,62 ( $SD=0,2$ ) über alle Loci hinweg (weitere Informationen zum Marker). Vielfalt wird in der Beilage geboten; Datei S2.2). Keiner der zurückgehaltenen Marker wurde angezeigt Probleme mit Null-Allelen oder konsistenten Abweichungen von HWE. Wir haben keine Beweise dafür gefunden signifikante Verknüpfung für jedes der verglichenen Loci-Paare über alle Stichprobeneinheiten hinweg. Privatgelände Allele wurden in Proben aus einem Referenzgebiet nachgewiesen (MWP: drei Allele) und aus zwei Managementeinheiten (ILO und NFL jeweils ein Allel).

## *Genetische Vielfalt*

Wir beobachteten eine mittlere erwartete Heterozygotie von 0,59 ( $SD = 0,04$ ) und ein mittleres Allel Reichhaltigkeit von 4,20 ( $SD=0,47$ ) Allelen mit einem Minimum von 3,41 und einem Maximum von 5,12 Allelen (basierend auf 12 diploiden Individuen, siehe Tabelle 2.1). Die Hasselbusch-Administration Die Verwaltungseinheit (HAB) wies bei diesen beiden Kennzahlen die niedrigsten Werte auf. Proben aus den beiden Referenzgebieten unterschieden sich hinsichtlich ihrer genetischen Vielfalt von Dänemark zeigt die niedrigsten Werte von HE und AR (Tabelle 2.1). Die Proben aus Mecklenburg-

Tatsächlich wies Vorpommern bei allen Diversitätskennzahlen die höchsten Werte auf im Vergleich zu DK und den AMUs aus Schleswig-Holstein. Wir haben keine Hinweise gefunden für einen erheblichen Heterozygotenmangel. Mit Ausnahme von Barlohe (BAL) und Schierenwald (SCW) waren die Konfidenzintervalle aller geschätzten FIS- Werte niedrig und überlappten sich mit Null (Tabelle 2.1), was den Erwartungen für zufällige Paarung entspricht innerhalb von AMUs.

### *Genetische Struktur*

Wir beobachteten insgesamt einen globalen Fixierungswert (FST) von 0,09 und einen globalen Jost-  $D$  von 0,12 12 AMUs Norddeutschlands ( $p < 0,0001$  für beide Werte). Paarweise Schätzungen von FST und Josts  $D$  lag zwischen 0,006 und 0,225 mit einem Durchschnitt von 0,1 für FST und 0,09 für Josts  $D$  (Tabelle 2.2). Insgesamt stimmten die Schätzungen der beiden Kennzahlen größtenteils überein Fälle hinsichtlich der signifikanten Differenzierung zwischen den betrachteten AMUs. Jedoch, Nicht alle AMUs waren genetisch differenziert. Wir konnten drei Gruppen unterscheiden Verwaltungseinheiten, die für beide keine nennenswerte Strukturierung aufwiesen Schätzungen. Der erste besteht aus BAL, ILO und SCW, der zweite umfasst die drei AMUs aus dem Raum Lauenburg (LAW, LAS und LAE), und die dritte Gruppe umfasst NFL und DK, wo der niedrigste Differenzierungsgrad beobachtet wurde (FST: 0,015; Jost's  $D$ : 0,007). In einigen paarweisen Vergleichen unterschieden sich *die D*- Schätzungen von Jost von den FST -Werten. zB für den SCW-HAB-Wert (Tabelle 2.2).

SEG	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCM	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
GEHEN	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NFL	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
GESETZ	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LAS	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LAE	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ILO	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
HAB	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ELD	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
DVA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
DK	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
BAL	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SEG	BAL	DK	DVA	ELD	HAB	ILO	LAE	LAS	GESETZ	NFL	GEHEN	SCM	GEHEN	NFL	GESETZ	LAS	LAE	ILO	HAB

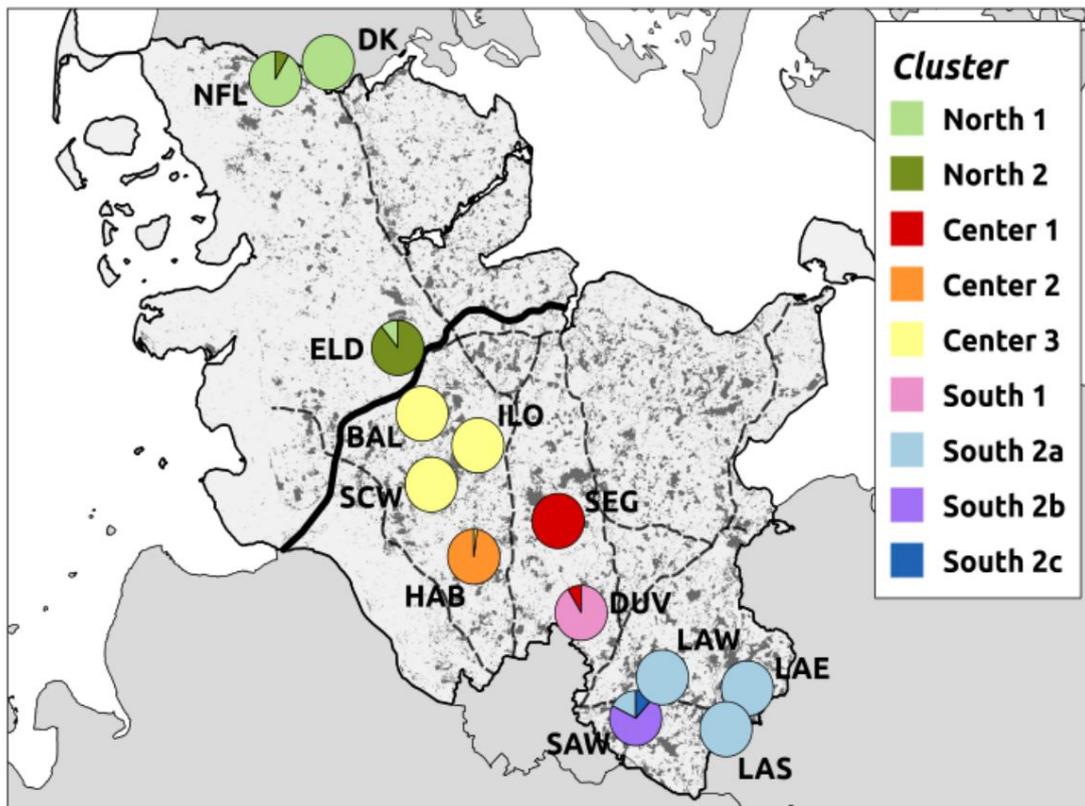
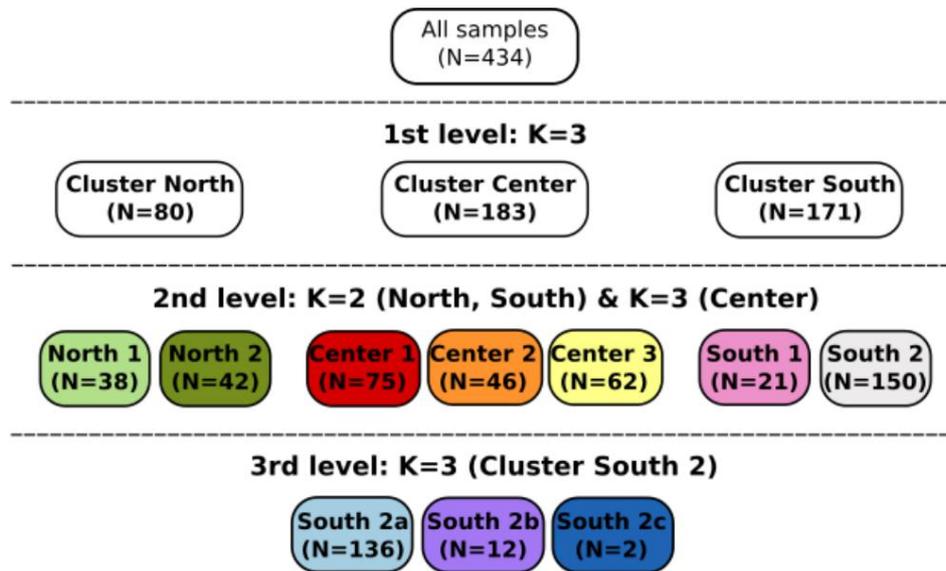


Abbildung 2.2: Ergebnisse der hierarchischen STRUKTUR-Analyse. Der obere Teil zeigt die Aufteilung zwischen Clustern. Die Karte stellt die Endergebnisse für alle MUs dar und zeigt die Anteile der wahrscheinlichsten Herkunft der in die Stichprobe einbezogenen Personen. Die Gesamtstichprobengröße dieser Analyse beträgt 434 von 480 Personen. Proben von MWP ( $n = 46$ ) wurden ausgeschlossen, da sie aus Regionen stammten, die nicht direkt an das Untersuchungsgebiet angrenzten.

Wir beobachteten eine komplexe, hierarchische genetische Struktur auf drei verschiedenen Ebenen basierend auf der STRUKTUR-Analyse. Unter Verwendung der  $\hat{y}K$ -Methode (Evanno et al. 2005) wird die

Die optimale Anzahl genetischer Cluster  $K$  auf der ersten Ebene betrug drei und teilte im Wesentlichen die Individuen in eine nördliche (Cluster North), zentrale (Cluster Center) und südliche (Cluster) Unterteilung (Süd) Herkunftsgruppe (Abbildung 3). Sowohl der nördliche als auch der südliche Cluster waren wieder vorhanden in zwei weitere Untergruppen aufgeteilt, während der zentrale Cluster drei verschiedene umfasste genetische Gruppen auf der zweiten Hierarchieebene. Schließlich haben wir nur noch Weiteres gefunden Unterstrukturen von  $K=3$  auf der dritten Ebene für einen der beiden südlichen Cluster (Süd 2, Abbildung). 3; siehe auch Zusatzdatei S2.4). Der Großteil der Personen war eindeutig zugeordnet die verschiedenen Cluster mit hohen Abstammungswerten ( $q$ ) über 0,7 (Zusatzdatei S2.4).

### *Richtungsmigration*

Basierend auf der *divMigrate*- Analyse haben wir Variationen in der Richtung und im Ausmaß beobachtet Genfluss zwischen den AMUs und zwischen einigen von ihnen und dem dänischen Referenzgebiet. Die geschätzten Raten des relativen Genflusses lagen zwischen 0,04 und 1 mit einem Durchschnitt von 0,15. A Die Ergänzung enthält eine paarweise Matrix mit allen Richtungsschätzungen des Genflusses (Datei S5). Wir beobachteten die höchsten Raten des gerichteten Genflusses ( $> 0,2$ ) zwischen AMUs in der südöstlichen Region (LAW, LAE und LAS) sowie der zentralen Region (BAL, ILO, SCW; Figur 3). Die Ergebnisse deuten außerdem darauf hin, dass der Genfluss wahrscheinlicher ist erfolgen von DK in Richtung AMUs in den südlichen Regionen (z. B. das Management Lauenburg) Einheiten) als umgekehrt.

Auch im Mittel wurden Unterschiede hinsichtlich der gerichteten Migrationsraten festgestellt Einwanderungs- und Auswanderungsraten (Tabelle 2.3), wobei mehrere AMUs ähnliche Werte aufweisen Auswanderungsraten (LAW, LAS, SAW) oder sehr niedrige Werte des gesamten Genflusses (DUV, NFL). Die HAB-Verwaltungseinheit Hirschmanagement wies einen der niedrigsten Werte auf Migrationsverhältnisse ( $RI/E = 0,63$ ), zusammen mit der Referenzfläche aus Dänemark ( $RI/E = 0,57$ ). Bei einem  $RI/E$ - Wert  $> 1$  erhielten fünf der 13 lokalen Hirschpopulationen möglicherweise mehr mehr Migranten als sie produzierten (DUV, LAE, LAS, ILO, SEG)), während die acht verbleibenden diejenigen haben mehr Migranten beigesteuert als sie aufgenommen haben ( $RI/E < 1$ : BAL, ELD, HAB, LAW, NFL, SAW, SCW und DK; Tabelle 2.3).

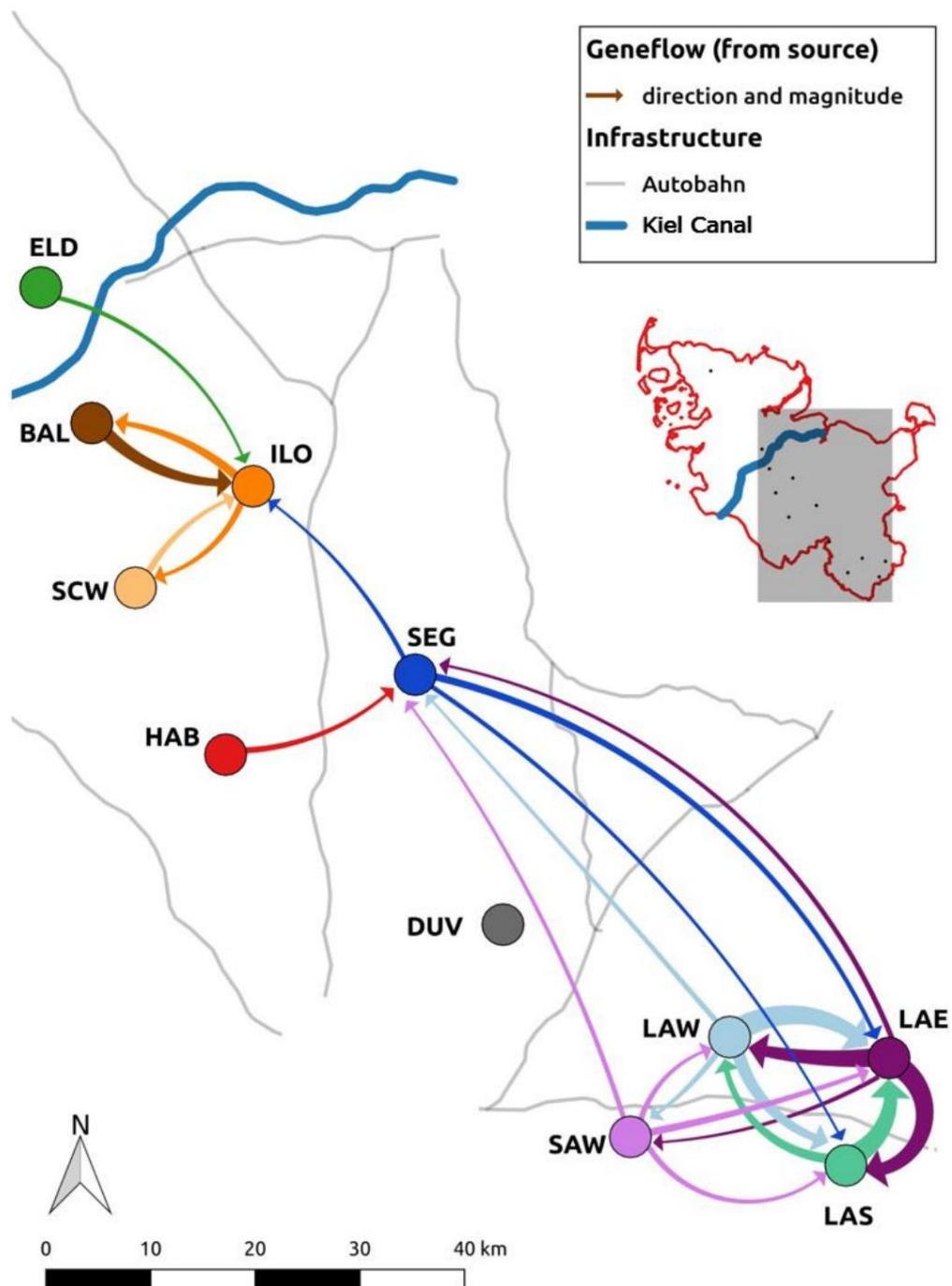


Abbildung 2.3: Richtung und Größe (angezeigt durch die Pfeildicke) des geschätzten Genflusses zwischen Managementeinheiten (Quellen) basierend auf der divMigrate-Analyse. Zur Veranschaulichung werden hier nur Ergebnisse mit überdurchschnittlichen Zugraten (größer 0,2) für die südöstliche Region Schleswig-Holsteins ohne DK-Referenzgebiet dargestellt.

Tabelle 2.3: Mittlere Einwanderungs- ( $I$ ) und Auswanderungsraten ( $E$ ) sowie deren Verhältnis ( $R/I/E$ ) geschätzt für alle administrativen Hirschbewirtschaftungseinheiten in Schleswig-Holstein. Die Ergebnisse fassen die paarweisen Schätzungen des gerichteten Genflusses zwischen AMUs basierend auf der divMigrate-Analyse zusammen. Die Werte geben an, ob eine Bevölkerung eher dazu neigt, Individuen aufzunehmen (Migrationsverhältnis über eins) oder auszusenden (Verhältnis unter einem Wert von eins).

Management Einheit	Einwanderungsrate	Auswanderungsrate	Migrationsverhältnis
BAL			0,98
DUV			1,06
ELD	(Mittelwert) 0,126	(Mittelwert) 0,128	0,102
HAB	0,08	0,126	0,63
LAE	0,345	0,297	1,16
LAS	0,273	0,24	1,14
GESETZ	0,229	0,283	0,81
ILO	0,175	0,14	1,25
NFL	0,105	0,121	0,87
GESEHEN	0,128	0,159	0,81
SCW	0,106	0,129	0,82
SEG	0,179	0,16	1,12
DK	0,09	0,157	0,57

### *Einfluss der Bevölkerungsgröße und benachbarten Bevölkerungsdichten*

Unsere Regressionsanalyse (Tabelle 2.4) ergab, dass der Allelreichtum am besten durch die benachbarten Allele erklärt werden konnte. Bevölkerungsdichten (adj.  $R^2 = 0,57$ ,  $p = 0,003$ ), dh AR innerhalb von AMUs nahmen mit zu höhere kumulative Rotwildichten in den benachbarten Bewirtschaftungseinheiten (Abbildung 5). Die mittleren Auswanderungsraten ( $E$ ) ließen sich am besten durch die Bevölkerungsgröße der Nachbarregionen erklären durch die Dichte der benachbarten Bewirtschaftungseinheiten (Tabelle 2.4). Weder meint Josts  $D$  Auch die mittleren Einwanderungsraten ( $I$ ) wurden durch keinen der Indizes erklärt.

Tabelle 2.4: Metapopulationsstudie, die genetische Messwerte für Diversität, Differenzierung und Genfluss mit Schätzungen der Metapopulationsstruktur verknüpft. Es werden nur Ergebnisse für Variablen ohne Nullmodell unter Kandidaten mit  $\Delta AICc$  kleiner als zwei angezeigt.

Genetisch Metrisch	Metapopulationsmetrik Nachbar	$\Delta AICc$	AICc- Gewicht	adj. R2	p-Wert
AR	pop.density Nachbar	0,00	0,74	0,57	0,003
AR	pop.size fokal pop.size	2,89	0,18	0,46	0,009
AR	Nullmodell fokal	6,29	0,01	0,25	0,054
AR	pop.density	7,73	0,02	0,00	-
AR		7,97	0,03	0,17	0,099
JostD	nullmodel	0,00	0,58	0,00	-
JostD	fokale pop.size	3,13	0,12	-0,05	0,527
mig.into	Nullmodell-	0,00	0,28	0,00	-
mig.into	Nachbar pop.density	0,07	0,27	0,19	0,004
mig.von	Nachbar pop.size	0,00	0,63	0,55	0,004
mig.von	Nachbar pop.density fokal	1,40	0,31	0,49	0,007
mig.von	pop.size	6,11	0,03	0,25	0,058
mig.von	nullmodel	6,97	0,02	0,00	-
mig.von	fokal pop.density	9,44	0,01	0,04	0,33

#### Genetische Drift und Isolation durch Entfernung

Die genetische Differenzierung basierend auf den mittleren paarweisen  $F_{ST}$ -Werten korrelierte negativ mit höheren Schätzungen der genetischen Vielfalt. Dies deutet darauf hin, dass Drift die Genetik beeinflusst Vielfalt und fördert die Divergenz zwischen AMUs in unserem Untersuchungsgebiet. Zum Beispiel wir beobachteten den höchsten  $r^2$ -Wert von 0,73 ( $p < 0,001$ ) zwischen  $F_{ST}$  und erwarteter Heterozygotie (Abbildung 2.4). Auch der Allelreichtum nahm mit höheren Werten der mittleren  $F_{ST}$  deutlich ab ( $r^2=0,58$ ,  $p = 0,004$ ). Darüber hinaus haben wir Auswirkungen eines räumlich begrenzten Genflusses festgestellt und erhebliche Isolation durch Entfernung. Die Ergebnisse der Mantel-Analysen deuteten auf eine signifikante IBD hin unter AMUs, die sowohl linearisiertes  $F_{ST}$  ( $r = 0,42$ ;  $p = 0,003$ ) als auch Josts  $D$  ( $r = 0,28$ ;  $p = 0,015$ ) verwenden.

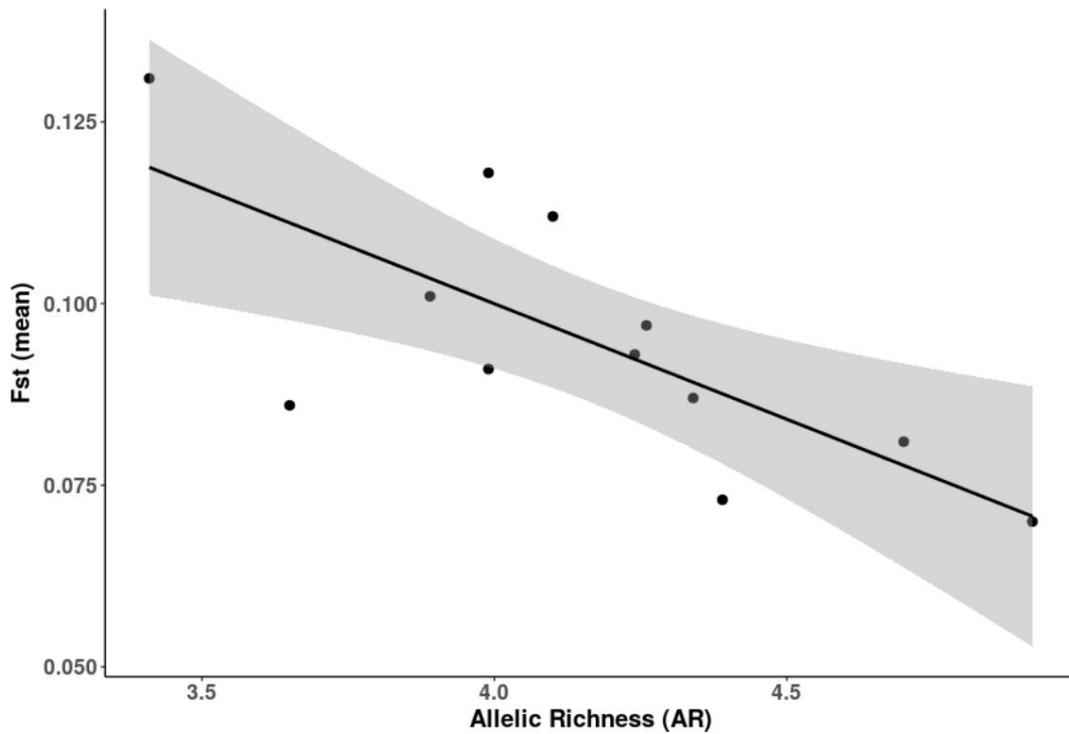


Abbildung 2.4: Streudiagramm, das den signifikanten Rückgang der mittleren paarweisen FST- Werte und der genetischen Vielfalt administrativer Hirschmanagementsinheiten in Schleswig-Holstein basierend auf dem Allelreichtum (AR) zeigt. Die Ergebnisse basieren auf einem linearen Regressionsmodell ( $r^2=0,58$ ,  $p = 0,004$ ).

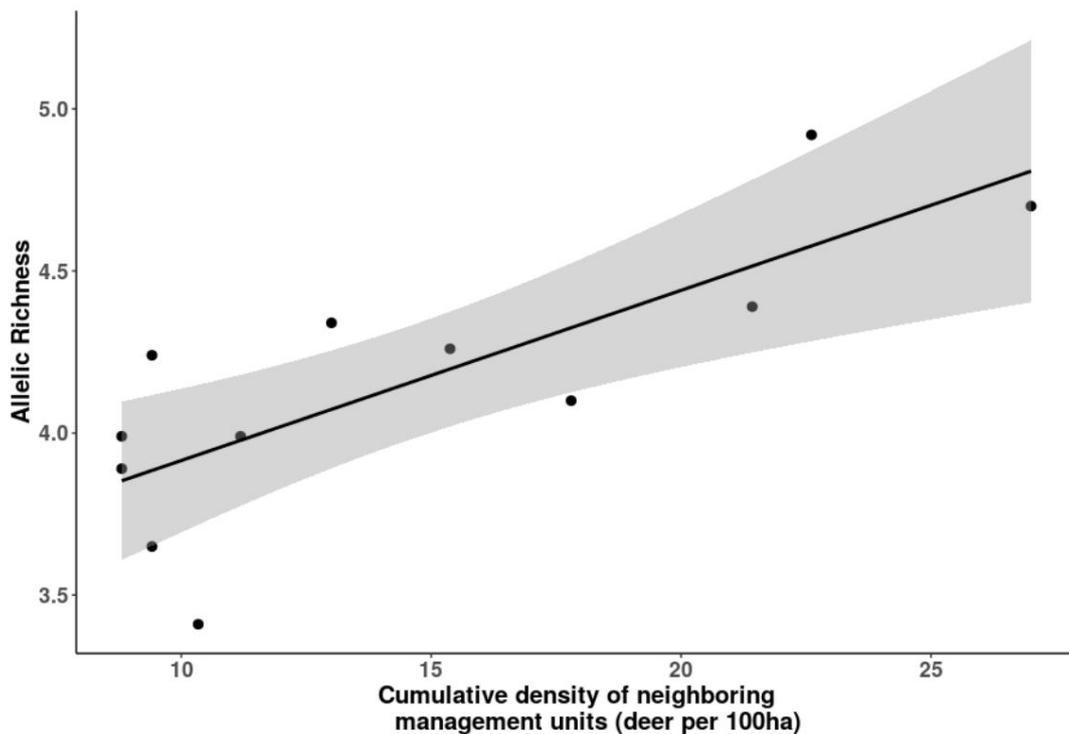


Abbildung 2.5: Lineares Regressionsmodell, das den signifikanten Anstieg ( $adj. R^2 = 0,57$ ,  $p = 0,003$ ) des Allelreichtums (AR) mit höherer kumulativer Dichte benachbarter Hirschbewirtschaftungseinheiten (Hirsche pro 100 Hektar) zeigt.

## Diskussion

Wir untersuchten die genetische Struktur und Differenzierung des Verwaltungsmanagements Einheiten, um herauszufinden, ob die Praxis der Bewirtschaftung der lokalen Rotwildpopulationen als getrennte Populationen effektiv sind oder ob bei der zukünftigen Verwaltung Unterstrukturen berücksichtigt werden sollten und genetischer Austausch zwischen ihnen. Dies ist besonders relevant, wenn die Populationen niedrig sind in Hülle und Fülle und erlebte in der Vergangenheit verschiedene Arten von Einschränkungen wie in den vorgestellten lernen. Begrenzter Genfluss durch anthropogene Fragmentierung und Managementziele (Tötung von Individuen außerhalb ausgewiesener Wildgebiete) führten zu genetischer Drift und verringerten sich genetische Vielfalt.

Wir möchten darauf hinweisen, dass Vergleiche der Schätzungen der genetischen Vielfalt übergreifend sind Studien müssen mit Vorsicht durchgeführt werden (Reiner et al. 2019). Obwohl unser Datensatz teilt nur vier Loci mit der umfassendsten Mikrosatellitenstudie über Rothirsche Europa bisher (Zachos et al. 2016), unsere Studie zeigt jedoch, dass es eine klare gibt Trend zu geringer genetischer Diversität bei Rotwild aus Norddeutschland. Die HO- Werte Die in unserer Studie beobachteten Symptome sind bei Rothirschen selten und kommen normalerweise nur in Populationen mit Rotwild vor langfristig geringe effektive Populationsgrößen wie der Rotwild aus Sardinien oder aus Mesola in Norditalien (Hmwe und Zachos 2006). Sowohl HO- als auch HE- Werte im Hasselbusch-AMU gehören zu den niedrigsten, die jemals in einer Population dieser Art gefunden wurden (Zachos und Hartl 2011; Zachos et al. 2016). Ein sehr ähnliches Muster ist in NE zu erkennen Werte aller AMUs (Tabelle 2.1). Obwohl die NE- Werte für einige der nördlichen Die deutschen AMUs für Hirsche liegen im Bereich der gemeldeten Werte anderer europäischer Tiere Populationen, viele der schleswig-holsteinischen Populationen, wiederum einschließlich HAB, sind deutlich am unteren Ende und unterhalb der effektiven Bevölkerungsgrößenschwelle von 50 Individuen, ein Wert, unterhalb dessen wahrscheinlich eine Inzuchtdepression auftritt (Frankham et al. 2010).

Allerdings waren die beobachteten FIS- Werte recht niedrig (Tabelle 2.1) und es gab keine eindeutigen Anzeichen dafür Heterozygotenmangel und -fixierung. Wir gehen davon aus, dass vorhandene Gene über kurze Distanzen fließen scheint in einigen Fällen Drifteffekte auf die genetische Vielfalt zu kompensieren. Diese Annahme wird durch eine signifikante Distanzisolierung gestützt, die auf Drift und Genfluss hinweist sind auf regionaler Ebene im Gleichgewicht (Hutchison und Templeton 1999, Jordan und Snell 2008).

Letztlich ist das Fehlen solcher Ausbreitungsbeschränkungen, wie sie beim Rotwild zu beobachten sind. Unser Untersuchungsgebiet sollte zu einem höheren Maß an genetischer Vielfalt führen. Dies wurde bestätigt durch relativ hohe Werte der genetischen Variabilität (HE, NE) in der Referenzpopulation aus MWP, in denen Rotwild in der Vergangenheit nicht auf ausgewiesene Rotwildgebiete beschränkt war und kommen im gesamten Bundesland häufiger vor als in Schleswig-Holstein (Kinser et al. 2010). Für die drei wurden auch vergleichbare Werte der genetischen Vielfalt bestätigt. AMUs des Raumes Lauenburg (LAE, LAS, LAW), die ebenfalls durch die erklärt werden könnten relativ große Populationsgröße in Lauenburg in Kombination mit Genzufluss aus dem Osten (Mecklenburg-Vorpommern).

Darüber hinaus beobachteten wir eine signifikante Abnahme der Differenzierung (FST) mit höheres Maß an genetischer Vielfalt (HE, AR). Dies könnte auf mögliche Auswirkungen von zurückzuführen sein historische Tendenz in Isolation und kleinen Populationen, die voraussichtlich vorherrschend sein wird Ursache für genetische Differenzierung (Jordan und Snell 2008; Whiteley et al. 2010; Funk et al. 2016). Nur AMUs in unmittelbarer Nähe wiesen keine signifikanten Werte auf Differenzierung basierend sowohl auf FST- als auch auf Josts *D*- Schätzungen (z. B. BAL, ILO und SCW oder dem Lauenburg-Populationen).

### *Hierarchische Struktur und Genfluss*

Wir beobachteten eine hierarchische genetische Struktur, die aus drei Hauptclustern besteht: Norden, Mitte und Süden. Der erste Cluster befand sich nördlich des Nord-Ostsee-Kanals (effektiv). (Hindernis für die Ausbreitung der Hirsche aufgrund der steilen Böschungen) und umfasste auch das Dänische Rotwild Reh. Die kleine Population der NFL-Verwaltungseinheit wurde von Rothirschen gegründet. Individuen zerstreuten sich von Dänemark nach Norddeutschland. Die Zuordnung von ELD zu Der nördliche Cluster war überraschend, da seine Gründer von BAL über den Kiel kamen Kanal in den späten 1960er Jahren (als die Dämme noch nicht in ihrem heutigen Zustand waren); Meißner et al. 2008). Allerdings sind die Populationsgröße und die genetische Drift offenbar gering führte zu einer Abweichung vom zentralen Cluster, der sich direkt südlich des Kanals befindet. In Darüber hinaus wurde eine Einwanderung aus Dänemark in die ELD-Bevölkerung nachgewiesen genetischer Daten (mtDNA-Sequenzen; Reinecke et al. 2013). Daher scheint es in im Einklang mit der Bevölkerungsgeschichte, ELD als separates nördliches Sub zu betrachten Cluster.

Die Unterstruktur des Zentralclusters lässt sich auch geographisch erklären und historischen Hintergrund. Die drei Probenstandorte südlich des Nord-Ostsee-Kanals (BAL, ILO, SCW) wurden in der Vergangenheit aufgrund begrenzter Grenzen von denen weiter südlich getrennt. Verbreitung von Rotwild außerhalb der „ausgewiesenen Rotwildzonen“ (Wotschikowsky 2010, Reinecke et al. 2013). Die HAB-Bevölkerung wurde von verstreuten Individuen gegründet SEG, aber eine eingezäunte Autobahn hat jede mögliche Migration zwischen diesen beiden verhindert AMUs. Aufgrund der geringen Zählung und der effektiven Größen war die Drift im HAB hoch. Dies spiegelt sich in der erheblichen Differenzierung zur heutigen SEG wider. Der separate Status von Duvenstedt (DUV) ist verständlich, da die Bevölkerung nicht einheimisch, sondern gegründet wurde mit Rothirschen aus anderen Teilen Europas (Jessen 1988; Meißner et al. 2008). Im Südosten ist LAS durch eine Autobahn von LAW und LAE getrennt, aber das ist relativ neuere Barriere (Fertigstellung in den 1990er Jahren), die sich offensichtlich noch nicht in den Genpools widerspiegelt beiderseits. Interessanterweise besteht die SAW-Population aus drei verschiedenen Subclustern: zwei davon wurden nur dort gefunden (Süd 2b und 2c). Ein Jagdgehege für Rothirsche. Die Lage in diesem Gebiet lässt möglicherweise auf eine ähnliche historische Entwicklung wie beim DUV schließen. Bevölkerung. Einzelpersonen aus anderen Teilen Europas wurden in das Privatgehege eingeführt. könnten möglicherweise aus dem umzäunten Bereich entkommen und sich im örtlichen Gebiet niedergelassen haben. Bevölkerung (vgl. Frantz et al. 2017).

Wie erwartet beobachteten wir einen hohen Genfluss zwischen AMUs mit niedrigem Differenzierung (Abbildung 3), die wiederum der Komplex bestehend aus BAL, SCW und war ILO, sowie die lokalen Hirschpopulationen aus dem Raum Lauenburg im Südosten Region Schleswig-Holstein.

Insgesamt lässt sich die Diversität innerhalb und der Genfluss zwischen AMUs am besten durch die Größe erklären und Dichte der umliegenden lokalen Bevölkerung, wie unsere Modellanalysen zeigen (Tabelle 2.4) zeigte. Hirschpopulationen, die an größere oder dichter besiedelte Populationen angrenzten, hatten dies höhere Genflussraten und ein höheres Maß an Diversität.

Die meisten AMUs weisen im Vergleich zu niedrigeren durchschnittlichen Einwanderungsraten auf Die Auswanderungsraten (Tabelle 2.3) sind entweder durch geringe oder niedrige Bevölkerungsgrößen gekennzeichnet Dichten oder höhere Isolationsgrade. Aus diesem Grund erhielten sie wahrscheinlich weniger Gene von anderen Populationen in der Vergangenheit. Im Verhältnis zu den anderen Populationen sind sie daher eher dazu neigen, Einzelpersonen auszusenden (Bohling et al. 2019). Zum Beispiel genetische Ähnlichkeit aus historischen Gründen auch zu positiven Werten der abgeleiteten Migration führen. Seit der

Die HAB-Bevölkerung wurde von Migranten aus SEG gegründet, die Migrationswerte sind nicht Null und spiegeln die Bevölkerungsgeschichte wider. Dies steht im Einklang mit der Darstellung der Duvenstedt-Einheit (DUV). Keine Anzeichen von Migration zu oder von anderen Bevölkerungsgruppen, da es mit Nicht-Einheimischen gegründet wurde Hirsch (Jessen 1988). Dennoch stützen Einzelberichte über die Ausbreitung von Rothirschen dies Schlussfolgerung, dass es ein gewisses Maß an Genfluss gibt (Reinecke et al. 2013). Alleinstehende Personen wurden außerhalb etablierter Populationsbereiche gesehen, der Lauenburger Rothirsch ist bekannt Kontakt zu den angrenzenden Bevölkerungsgruppen in Mecklenburg-Vorpommern zu halten im Osten, und 1986 und 1987 wanderten einzelne Hirsche von Hasselbusch (HAB) nach Barlohe (BAL) und von Duvenstedt (DUV) nach Segeberg (Jessen 1988; Peters 2000; Zachos et al. 2007; Meißner et al. 2008). Letzteres wird auch durch die Ergebnisse der STRUKTUR gestützt Analyse. Ob sie sich jedoch erfolgreich in SEG vermehrten, ist unbekannt.

Im letzten Jahrzehnt haben sich Rothirsche aus Dänemark im Süden etabliert der deutschen Grenze und nehmen immer mehr zu. Wir konnten erste Anzeichen dafür feststellen genetischer Austausch zwischen der NFL/DK-Population und der ELD-Managementeinheit. Das zeigt das hohe Potenzial der Art, durch den Staat zu wandern und sich neu anzusiedeln Bereiche.

### *Managementimplikationen und zukünftige Forschung*

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass wir aufgrund unserer Analysen zur genetischen Struktur und zum Genfluss dazu in der Lage waren unterscheiden zwei Hauptgruppen von AMUs, die im Wesentlichen einzelne GMUs darstellen: in der Im zentralen Teil Schleswig-Holsteins bilden die drei AMUs BAL, ILO und SCW eine Einheit genetisch unterschiedliche Gruppe. Gleiches gilt für die AMUs im Raum Lauenburg (LAE, LAS, LAW) im Südosten des Staates. Dies weist auf eine Diskrepanz zwischen dem hin aktuelle administrative Abgrenzung der Verwaltungseinheiten und tatsächliche genetische Ebenen Austausch zwischen diesen Bereichen (siehe auch Abbildung 2.3). Unsere Ergebnisse zeigen auch, dass dies beobachtet wurde Genetische Muster (Diversität und Genfluss) in einer lokalen Hirschpopulation sind weitgehend erklärt durch die Bevölkerungsdichte in seiner unmittelbaren Umgebung. Entscheidungen des lokalen Managements, die Eine Veränderung der lokalen Häufigkeit könnte nicht nur genetische Auswirkungen auf die lokale Bevölkerung haben, sondern auch auch auf benachbarte AMUs, insbesondere wenn AMUs als einzelne GMUs interpretiert werden Sie sind tatsächlich gut mit anderen verbunden. Daher zukünftiges Management von Rotwild Populationen in Schleswig-Holstein müssen Parameter wie Hirsche berücksichtigen Populationsgrößen und Lebensraumverfügbarkeit für benachbarte Verwaltungs-MUs. Daten zu Ausbreitung oder Genfluss und Populationsstruktur, abgeleitet aus genetischen Studien wie unserer

sollten idealerweise integriert werden, wenn neue Einheiten für das Wildtiermanagement räumlich entstehen abgegrenzt (Paetkau 1999; Lowe und Allendorf 2010).

Ein weiterer wichtiger Faktor sind zeitliche Veränderungen hinsichtlich der Alters- und Geschlechtsstruktur der lokalen Bevölkerung. Die Aufzeichnung dieser Parameter könnte dabei helfen, einen besseren Überblick zu gewinnen Verständnis potenzieller Quell-Senken-Dynamik (Draheim et al. 2016). Insbesondere, Jüngere Männchen zerstreuen sich eher bei höheren lokalen Dichten (Loe et al. 2009). Zukünftige Forschungen sollten sich daher auch auf die Anteile junger Männer vor Ort konzentrieren Populationen und wie eine dichteabhängige Ausbreitung möglicherweise den Genfluss beeinflussen könnte und die genetische Differenzierung der Subpopulationen. Zum Beispiel die Ausbreitungsschätzung Unter den Orten könnte die Verwendung von Capture-Mark-Recapture oder Telemetrie zur Beurteilung eingesetzt werden demografische Auswirkungen von Bewegungen zwischen Bevölkerungsgruppen.

Insbesondere der Austausch von Individuen zwischen isolierten Populationen wie z HAB muss in naher Zukunft verbessert werden, um dem anhaltenden genetischen Verlust entgegenzuwirken Diversität. HAB ist nicht weit (ungefähr 10 km) von der größeren GMU entfernt, die von gebildet wird SCW, ILO und BAL. Dennoch beobachten wir ein hohes Maß an Differenzierung und kaum ein Gen Fluss. Die STRUKTUR-Analyse ordnete eine einzelne in HAB beprobte Person dem zu Cluster aus SCW, ILO und BAL (Abbildung 2.2 und Ergänzung S2.4). Ähnliche Muster können für DUV und SEG beobachtet werden, die ebenfalls nicht weit voneinander entfernt sind (ca. 15 km), sondern nur zwei Im DUV beprobte Personen wurden dem SEG-Cluster zugeordnet (Ergänzung S2.4). Das führt zu dem Schluss, dass Landschaftsmerkmale zwischen AMUs die Genetik beeinflussen Austausch zwischen ihnen und beeinflussen so Größe und Dichte der Populationen; wir brauchen Weitere Analysen zur Identifizierung von Landschaftsmerkmalen, die die natürliche Ausbreitung erleichtern oder behindern unter AMUs. Basierend auf den Ergebnissen, Migrationskorridore und Orte für die Überquerung Anschließend können Strukturen (z. B. grüne Brücken) identifiziert werden, um die Auswirkungen von Barrieren abzumildern und Landschaftswiderstand auf die Wanderbewegungen von Rothirschen.

## *Danksagungen*

Wir danken Tanja Noventa für ihre technische Unterstützung bei den genetischen Analysen und im Labor arbeiten. Darüber hinaus bedanken wir uns für die große Unterstützung durch die Mitarbeiter des Staatsforsts Service und Jäger aus Norddeutschland und Dänemark für die Bereitstellung der Genetik Proben von geernteten Tieren. H. Edelhoff wurde durch das Stipendienprogramm der gefördert Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU).

Ein Teil der genetischen Proben wurde ursprünglich im Rahmen der Pilotstudie „Sicherung“ gewonnen genetischer Diversität beim Rothirsch in der Kulturlandschaft“ gefördert vom Bund Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE);  
Projektnummer: 07BM010).

### *Datenzugänglichkeit*

Genetische Daten der in dieser Studie verwendeten Personen sowie Informationen zu den verwendeten Personen Proben werden in DRYAD bereitgestellt:

<https://datadryad.org/stash/share/9HKXnc5CNkOFBfZt3kkq86KB0y1NSVmUYIctvsWlo1w>

## Verweise

- Aguillon, SM, Fitzpatrick, JW, Bowman, R., Schoech, SJ, Clark, AG, Coop, G. und Chen, N. (2017). Isolation durch Distanz dekonstruieren: Die genomischen Folgen einer begrenzten Ausbreitung. *PLOS Genetics*, 13(8), e1006911.
- Akaike, H. (1973). Maximum-Likelihood-Identifizierung von Gaußschen autoregressiven gleitenden Durchschnittsmodellen. *Biometrika*, 60(2), 255–265.
- Archer, FI, Adams, PE und Schneiders, BB (2017). strataG: Ein R-Paket zum Bearbeiten, Zusammenfassen und Analysieren bevölkerungsgenetischer Daten. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 17(1), 5–11.
- Balkenhol, N., Holbrook, JD, Onorato, D., Zager, P., White, C. und Waits, LP (2014). Ein multimethodischer Ansatz zur Analyse hierarchischer genetischer Strukturen: Eine Fallstudie mit Pumas (*Puma concolor*). *Ecography*, 37(6), 552–563.
- Balkenhol, N., Pardini, R., Cornelius, C., Fernandes, F. und Sommer, S. (2013). Vergleich der genetischen Vielfalt und Differenzierung auf Landschaftsebene bei einem kleinen Säugetier, das in verschiedenen fragmentierten Landschaften des brasilianischen Atlantischen Regenwaldes lebt. *Conservation Genetics*, 14(2), 355–367.
- Berli, P. (2004). *MIGRATE: Dokumentation und Programm, Teil von LAMARC. Ausführung 2,0*.
- Burnham, K. und Anderson, D. (2002). *Modellauswahl und Multimodell-Inferenz: ein praktischer informationstheoretischer Ansatz* (2. Aufl.).
- Coulon, A., Fitzpatrick, JW, Bowman, R., Stith, BM, Makarewich, CA, Stenzler, LM und Lovette, IJ (2008). Kongruente Populationsstruktur, abgeleitet aus Ausbreitungsverhalten und intensiven genetischen Untersuchungen des bedrohten Florida-Katastrophenhähers (*Aphelocoma coerulescens*). *Molekulare Ökologie*, 17(7), 1685–1701.
- Do, C., Waples, RS, Peel, D., Macbeth, GM, Tillett, BJ und Ovenden, JR (2014). NeEstimator v2: Neuimplementierung von Software zur Schätzung der aktuellen effektiven Populationsgröße ( $N_e$ ) aus genetischen Daten. *Ressourcen zur Molekularökologie*,

14(1), 209–214.

- Draheim, HM, Moore, JA, Etter, D., Winterstein, SR und Scribner, KT (2016).  
Erkennung der Quell-Senken-Dynamik von Schwarzbären mithilfe individueller genetischer Diagramme.  
*Proceedings of the Royal Society B*, 283, 2016002.
- Earl, DA und vonHoldt, BM (2012). STRUCTURE HARVESTER: Eine Website und ein Programm zur  
Visualisierung der STRUCTURE-Ausgabe und zur Implementierung der Evanno-Methode. *Conservation  
Genetics Resources*, 4(2), 359–361.
- Evanno, G., Regnaut, S. und Goudet, J. (2005). Ermitteln der Anzahl von Gruppen von Individuen mithilfe  
der Software STRUKTUR: Eine Simulationsstudie. *Molekulare Ökologie*, 14(8), 2611–2620.
- Excoffier, L., Laval, G. und Schneider, S. (2005). Arlequin (Version 3.0): Ein integriertes Softwarepaket für  
die Analyse populationsgenetischer Daten. *Evolutionäre Bioinformatik*, 1, 47-50.
- Fickel, J., Bublly, OA, Stache, A., Noventa, T., Jirsa, A. und Heurich, M. (2012).  
Die Grenze überschreiten? Struktur der Rothirschpopulation (*Cervus elaphus*) im bayerisch-böhmischen  
Waldökosystem. *Säugetierbiologie*, 77(3), 211–220.
- Frankham, R., Briscoe, D. und Ballou, J. (2002). *Einführung in die Erhaltungsgenetik*.  
Cambridge University Press.
- Frantz, AC, Bertouille, S., Eloy, MC, Licoppe, A., Chaumont, F. und Flamand, M.  
C. (2012). Vergleichende landschaftsgenetische Analysen zeigen, dass eine belgische Autobahn eine  
Genflussbarriere für Rothirsche (*Cervus elaphus*) darstellt, nicht jedoch für Wildschweine (*Sus scrofa*).  
*Molekulare Ökologie*, 21(14), 3445–3457.
- Frantz, AC, Zachos, FE, Bertouille, S., Eloy, MC, Colyn, M. und Flamand, MC  
(2017). Verwendung genetischer Werkzeuge zur Abschätzung der Prävalenz nicht heimischer  
Rothirsche (*Cervus elaphus*) in einer westeuropäischen Population. *Ecology and Evolution*, 7(19),  
7650–7660.
- Funk, WC, Lovich, RE, Hohenlohe, PA, Hofman, CA, Morrison, SA, Sillett, T.  
S., Ghalambor CK, Maldonado JE, Rick TC, Day MD, Polato, NR, Fitzpatrick, SW, Coonan, TJ,  
Crooks, KR, Dillon, A., Garcelon, DK, King, JL, Boser, CL, Gould, N. und Andelt, WF (2016). Adaptive  
Divergenz trotz starker genetischer Drift: Genomanalyse der evolutionären Mechanismen, die zur  
genetischen Differenzierung beim Inselfuchs (*Urocyon littoralis*) führen. *Molekulare Ökologie*, 25(10),  
2176–2194.
- Gaillard, D., Ennen, JR, Kreiser, BR, Qualls, CP, Sweat, SC, Birkhead, R., Tuberville, TD, Aresco, M.,  
McCoy, ED, Mushinsky, HR und Hentges, TW  
(2017). Verbreitungsweite und regionale Muster der Populationsstruktur und genetischen Vielfalt bei  
der Gopher-Schildkröte. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 8(2), 497–512.
- Grosser, S., Abdelkrim, J., Wing, J., Robertson, BC und Gemmill, NJ (2017). Eine starke Isolation aufgrund  
der Entfernung spricht für ein getrenntes Populationsmanagement der gefährdeten Blautenten  
(*Hymenolaimus malacorhynchos*). *Conservation Genetics*, 18(2), 327–341.
- Haanes, H., Røed, KH, Mysterud, A., Langvatn, R. und Rosef, O. (2010).  
Konsequenzen für die genetische Vielfalt und die Populationsleistung der Einführung von kontinentalem  
Rothirsch in das nördliche Verbreitungsgebiet. *Conservation Genetics*, 11(5), 1653–1665.

- Hartl, GB, Zachos, F. und Nadlinger, K. (2003). Genetische Vielfalt beim europäischen Rotwild (*Cervus elaphus* L.): anthropogene Einflüsse auf natürliche Populationen. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 37–42.
- Hemami, M.-R., Watkinson, AR und Dolman, PM (2005). Populationsdichten und Lebensraumassoziationen des eingeführten Muntjaks *Muntiacus reevesi* und des einheimischen Rehs *Capreolus capreolus* in einem Kiefernwald im Tiefland. *Waldökologie und -management*, 215, 224–238.
- Hmwe, S. und Zachos, F. (2006). Erhaltungsgenetik des gefährdeten Rothirsches aus Sardinien und Mesola mit weiteren Anmerkungen zur Phylogeographie von *Cervus elaphus corsicanus*. *Biological Journal der Linnean Society*, 88, 691–701
- Hubisz, MJ, Falush, D., Stephens, M. und Pritchard, JK (2009). Ableitung einer schwachen Bevölkerungsstruktur mithilfe von Stichprobengruppeninformationen. *Molecular Ecology Resources*, 9(5), 1322–1332.
- Hutchison, DW und Templeton, AR (1999). Korrelation paarweiser genetischer und geografischer Distanzmaße: Ableitung der relativen Einflüsse von Genfluss und -drift auf die Verteilung genetischer Variabilität. *Evolution*, 53(6), 1898.
- Janes, JK, Miller, JM, Dupuis, JR, Malenfant, RM, Gorrell, JC, Cullingham, C. I. und Andrew, RL (2017). Das K = 2-Rätsel. *Molekulare Ökologie*, 26(14), 3594–3602.
- Jessen, H. (1988). *Wild und Jagd in Schleswig-Holstein*.
- Jombart, T. (2008). Adgenet: AR-Paket für die multivariate Analyse genetischer Daten Markierungen. *Bioinformatik*, 24(11), 1403–1405.
- Jordan, MA und Snell, HL (2008). Historische Fragmentierung von Inseln und genetische Drift in Populationen von Galapagos-Lavaechsen (*Microlophus albemarlensis*-Komplex). *Molekulare Ökologie*, 17(5), 1224–1237.
- Jost, L. (2008). GST und seine Verwandten messen keine Differenzierung. *Molekulare Ökologie*, 17(18), 4015–4026.
- Jost, L., Archer, F., Flanagan, S., Gaggiotti, O., Hoban, S. und Latch, E. (2018). Differenzierungsmaßnahmen für die Erhaltungsgenetik. *Evolutionäre Anwendungen*, 11(7), 1139–1148.
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, TF, Crozier, WW und Prodöhl, PA (2013). diverRsity: Ein R-Paket zur Schätzung und Untersuchung populationsgenetischer Parameter und der damit verbundenen Fehler. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 782–788.
- Kinser, A., Koop, K. und von Münchhausen, H. (2010). Die Rotwildverbreitung in Deutschland. *Allgemeine Forstzeitung*, 5, 32–34.
- Kopelman, NM, Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, NA und Mayrose, I. (2015). Clumpak: Ein Programm zur Identifizierung von Cluster-Modi und zur Verpackung von Populationsstruktur-Schlussfolgerungen in R. *Molecular Ecology Resources*, 1179–1191. doi: 10.1111/1755-0998.12387
- Krojerova-Prokesova, J., Baranĕková, M. und Koubek, P. (2015). Vermischung ost- und westeuropäischer Rothirschstämme als Folge der postglazialen Wiederbesiedlung der Tschechischen Republik (Mitteleuropa). *Journal of Heredity*, 106(4), 375–385.
- Kuehn, R., Schroeder, W., Pirchner, F. und Rottmann, O. (2003). Genetische Vielfalt, Gen

- Strömung und Drift in bayerischen Rothirschpopulationen (*Cervus elaphus*). *Conservation Genetics*, 4(2), 157–166.
- Loe, LE, Myrnes, A., Veiberg, V. und Langvatn, R. (2009). Von der negativen Dichte abhängige Auswanderung von Männchen in einer wachsenden Rotwildpopulation. *Verfahren. Biologische Wissenschaften / The Royal Society*, 276(1667), 2581–2587.
- Lowe, WH und Allendorf, FW (2010). Was kann uns die Genetik über die Konnektivität von Populationen sagen? *Molekulare Ökologie*, 19(15), 3038–3051.
- Marrotte, RR, Gonzalez, A. und Millien, V. (2017). Funktionelle Konnektivität der Weißfußmaus in Süd-Quebec, Kanada. *Landscape Ecology*, 32(10), 1987–1998.
- Meißner, M., Reinecke, H., Zachos, F., Corsmann, M., Ritter, T. und Wölfel, H. (2008). *Der Rothirsch in Schleswig-Holstein*. Göttingen.
- Ministerium für Energiewende, Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume des Landes. (2012). *Jagd und Artenschutz - Jahresbericht 2012*.
- Moritz, C. (1994). Definition „evolutionär bedeutsamer Einheiten“ für den Naturschutz. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(10), 373–375.
- Nei, M. (1972). Genetische Distanz zwischen Populationen. *Der amerikanische Naturforscher*, 106(949), 283–292.
- Niedziałkowska, M., Jydrzejewska, B., Wójcik, JM und Goodman, SJ (2012). Genetische Struktur der Rothirschpopulation im Nordosten Polens im Zusammenhang mit der Geschichte menschlicher Eingriffe. *Journal of Wildlife Management*, 76(6), 1264–1276.
- Olea, PP und Mateo-Tomás, P. (2014). Leben in riskanten Landschaften: Abgrenzung von Managementeinheiten in Umgebungen mit mehreren Bedrohungen für einen wirksamen Artenschutz. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 42–52.
- Paetkau, D. (1999). Verwendung der Genetik zur Identifizierung intraspezifischer Erhaltungseinheiten: Eine Kritik aktueller Methoden. *Conservation Biology*, 13, 1507–1509.
- Palsbøll, PJ, Bérubé, M. und Allendorf, FW (2007). Identifizierung von Managementeinheiten anhand populationsgenetischer Daten. *Trends in Ökologie und Evolution*, 22(1), 11–16.
- Pannell, JR und Charlesworth, B. (2000). Auswirkungen von Metapopulationsprozessen auf Maße der genetischen Vielfalt. *Philosophische Transaktionen der Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1404), 1851–1864.
- Pérez-Espona, S, Pérez-Barbería, FJ, McLeod, JE, Jiggins, CD, Gordon, IJ und Pemberton, JM (2008). Landschaftsmerkmale beeinflussen den Genfluss des schottischen Hochlandrotwilds (*Cervus elaphus*). *Molekulare Ökologie*, 17(4), 981–996.
- Pérez-Espona, S, Pemberton, JM und Putman, R. (2009). Rot- und Sikahirsche auf den Britischen Inseln, aktuelle Managementfragen und Managementpolitik. *Säugetierbiologie – Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 74(4), 247–262.
- Peters, S. (2000). *Verbreitung der Schalenwildarten in Schleswig-Holstein*.
- Pritchard, JK, Stephens, M. und Donnelly, P. (2000). Rückschluss auf die Bevölkerungsstruktur unter Verwendung von Multilocus-Genotypdaten. *Genetics*, 155(2), 945–959.
- R-Kernteam. (2017). *R: Eine Sprache und Umgebung für statistische Berechnungen*.
- Rannala, B. (2007). *BayesAss Edition 3.0 Benutzerhandbuch*.

- Reinecke, H., Meißner, M., Zachos, F. und Herzog, S. (2013). *Sicherung genetischer Diversität beim Rothirsch in der Kulturlandschaft*.
- Rice, WR (1989). Analyse von Tabellen statistischer Tests. *Evolution*, 43(1), 223–225.
- Robinson, HS, Wielgus, RB, Cooley, HS und Cooley, SW (2008). Sinkende Populationen im Raubtiermanagement: Puma-Demografie und Einwanderung in eine gejagte Population. *Ökologische Anwendungen*, 18(4), 1028–1037.
- Rousset, F. (2008). GENEPOP'007: Eine vollständige Neuimplementierung der GENEPOP-Software für Windows und Linux. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 8(1), 103–106.
- Slatkin, M. (1993). Isolation nach Entfernung in Gleichgewichts- und Nichtgleichgewichtspopulationen. *Evolution*, 47(1), 264–279.
- Statistisches Bundesamt. (2018). Fläche und Bevölkerung nach Ländern.
- Stillfried, M., Fickel, J., Börner, K., Wittstatt, U., Heddergott, M., Ortmann, S., Kramer Schadt, S. und Frantz, AC (2017). Stellen Städte Quellen, Senken oder isolierte Inseln für die städtische Wildschweinpopulationsstruktur dar? *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 272–281.
- Ströhlein, H., Herzog, S., Hecht, W. und Herzog, A. (1993). Biochemische genetische Beschreibung der deutschen und schweizerischen Rotwildpopulationen *Cervus elaphus*. *Acta Theriologica*, 38, 153–161.
- Sundqvist, L., Keenan, K., Zackrisson, M., Prodöhl, P. und Kleinhaus, D. (2016). Gerichtete genetische Differenzierung und asymmetrische Migration. *Ecology and Evolution*, 6(11), 3461–3475.
- Taylor, BL und Dizon, AE (1999). Erst Politik, dann Wissenschaft: Warum eine allein auf genetischen Kriterien basierende Führungseinheit nicht funktionieren kann. *Molekulare Ökologie*, 8(1), 11–16.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, WF, Wills, DPM und Shipley, P. (2004). MICRO CHECKER: Software zur Identifizierung und Korrektur von Genotypisierungsfehlern in Mikrosatellitendaten. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535–538.
- Wäber, K., Spencer, J. und Dolman, PM (2013). Verwirklichung eines Hirschmanagements im Landschaftsmaßstab zur Erhaltung der biologischen Vielfalt: Die Notwendigkeit, Quellen und Senken zu berücksichtigen. *Journal of Wildlife Management*, 77(4), 726–736.
- Waples, RS und Do, C. (2008). LDNE: Ein Programm zur Schätzung der effektiven Populationsgröße anhand von Daten zum Verknüpfungsungleichgewicht. *Molecular Ecology Resources*, 8(4), 753–756.
- Whiteley, AR, Hastings, K., Wenburg, JK, Frissell, CA, Martin, JC und Allendorf, FW (2010). Genetische Variation und effektive Populationsgröße in isolierten Populationen von Küsten-Cutthroat-Forellen. *Conservation Genetics*, 11(5), 1929–1943.
- Whitlock, MC (2011). G'ST und D ersetzen nicht FST. *Molekulare Ökologie*, 20(6), 1083–1091.
- Willems, H., Welte, J., Hecht, W. und Reiner, G. (2016). Zeitliche Variation der genetischen Vielfalt einer deutschen Rotwildpopulation zwischen 1960 und 2012. *European Journal of Wildlife Research*, 62(3), 277–284.
- Wilting, A., Courtiol, A., Christiansen, P., Niedballa, J., Scharf, AK, Orlando, L., Balkenhol, N., Hofer, H., Kramer-Schadt, S., Fickel, J. und Kitchener, AC (2015). Planung der Tigerwiederherstellung: Verständnis der intraspezifischen Variation für eine effektive

- Erhaltung. *Wissenschaftliche Fortschritte*, 1, e1400175.
- Wotschikowsky, U. (2004). *Ein Leitbild für das Rotwild-Management in Deutschland*.
- Wotschikowsky, U. (2010). Huftiere und ihr Management in Deutschland. Im *Europäische Huftiere und ihr Management im 21. Jahrhundert* (S. 201–222).
- Wright, S. (1943). Isolation durch Distanz. *Genetics*, 28, 114-138.
- Wright, S. (1965). Die Interpretation der Bevölkerungsstruktur durch F-Statistik mit speziellem im Hinblick auf Paarungssysteme. *Evolution*, 19(3), 395–420.
- Zachos, FE, Althoff, C., Steynitz, YV, Eckert, I. und Hartl, GB (2007). Genetische Analyse einer isolierten Rotwildpopulation (*Cervus elaphus*), die Anzeichen einer Inzuchtdepression zeigt. *European Journal of Wildlife Research*, 53(1), 61–67.
- Zachos, Frank E. und Hartl, GB (2011). Phylogeographie, Populationsgenetik und Erhaltung des europäischen Rothirsches *Cervus elaphus*. *Mammal Review*, 41(2), 138–150
- Zachos, Frank E, Frantz, AC, Kuehn, R., Bertouille, S., Colyn, M., Niedzialkowska, M., Pérez-González, J., Skog, A., Sprým, N. und Flamand, M .-C. (2016). Genetische Struktur und effektive Populationsgrößen beim europäischen Rotwild (*Cervus elaphus*) auf kontinentaler Ebene: Erkenntnisse aus Mikrosatelliten-DNA. *Journal of Heredity*, 107(4), 318-326.

## Ergänzung

### *S2.1: Informationen zu Mikrosatellitenmarkern*

- *INRA6* (Vaiman et al. 1994; Slate et al. 1998),
- *C105, C143, C180, C229, T40, T107, T115* (alle Tetranukleotid-Loci; Meredith et al. 2005),
- *HAUT14* (Thieven et al. 1995),
- *BM757, BM1818, ILSTS06* (Bishop et al. 1994),
- *CSSM14* (Moore et al. 1994),
- und *FSHB* (Moore et al. 1992).

Vier dieser Loci waren auch in den 13 Loci von (Zachos et al. 2016) enthalten: *Haut 14, ILSTS06, CSSM14 und BM1818*.

### *Verweise*

Bishop, MD, Kappes, SM, Keele, JW, Stone, RT, Sunden, SL, Hawkins, GA, Toldo, SS, Fries, R., Grosz, MD und Yoo, J. (1994). Eine genetische Verknüpfungskarte für Rinder. *Genetics*, 136(2), 619-639.

Meredith, EP, Rodzen, JA, Levine, KF und Banks, JD (2008). Charakterisierung von weiteren 14 Mikrosatellitenstandorten im Kalifornischen Elch (*Cervus elaphus*) zur Verwendung in forensischen und bevölkerungsbezogenen Anwendungen. *Conservation Genetics*, 9(6), 1715-1715.

Moore, SS, Barendse, W., Berger, KT, Armitage, SM und Hetzel, DJS (1992). Rinder- und Schaf-DNA-Mikrosatelliten aus den Datenbanken EMBL und GENBANK. *Animal Genetics*, 23(5), 463-467.

Moore, SS, Byrne, K., Berger, KT, Barendse, W., McCarthy, F., Womack, JE und Hetzel, DJS (1994). Charakterisierung von 65 Rinder-Mikrosatelliten. *Säugetiergenom*, 5(2), 84-90.

Slate, J., Coltman, DW, Goodman, SJ, MacLean, I., Pemberton, JM und Williams, JL (1998). Rinder-Mikrosatelliten-Loci sind bei Rothirschen (*Cervus elaphus*), Sikahirschen (*Cervus nippon*) und Soay-Schafen (*Ovis aries*) stark konserviert. *Animal Genetics*, 29(4), 307-315.

Thieven, U., Harlizius, B. und Simon, D. (1995). Dinukleotid-Wiederholungspolymorphismus an den bovinen HAUT1- und HAUT14-Loci. *Tiergenetik*, 26(2), 123-123.

Vaiman, D., Mercier, D., Moazami-Goudarzi, K., Eggen, A., Ciampolini, R., Lépingle, A., Martin, P., Levéziel, H. und Guérin, G. (1994). Ein Satz von 99 Rinder-Mikrosatelliten: Charakterisierung, Synteniekartierung und Polymorphismus. *Mammalian Genome*, 5(5), 288-297.

Zachos, Frank E, Frantz, AC, Kuehn, R., Bertouille, S., Colyn, M., Niedzialkowska, M., Pérez-González, J., Skog, A., Sprým, N. und Flamand, M .-C. (2016). Genetische Struktur und effektive Populationsgrößen beim europäischen Rotwild (*Cervus elaphus*) auf kontinentaler Ebene: Erkenntnisse aus Mikrosatelliten-DNA. *Journal of Heredity*, 107(4), 318-326.

## S2.2: Markervielfalt

Ort	Nr.Allele	H.obs	H.exp	0,758	0,825	Ae	Fis	Bild
BM1818			0,687	0,752		5.718	0,082	0,803
BM757	8	14				4.037	0,087	0,725
C105	2		0,41	0,423		1.734	0,032	0,334
C143	6		0,396	0,464		1.867	0,147	0,437
C180	5		0,526	0,556		2.254	0,055	0,493
C229	6		0,275	0,333		1,5	0,175	0,302
CSSM14	3		0,409	0,446		1,804	0,083	0,365
FSHB	10		0,742	0,847		6.549	0,125	0,83
Haut14	11		0,672	0,855		6.894	0,214	0,839
ILSTS06	12		0,712	0,808		5.196	0,118	0,785
INRA6			0,536	0,621		2.636	0,136	0,574
T107	5	4	0,553	0,551		2.229	-0,002	0,493
T115	12		0,785	0,869		7.606	0,096	0,855
T40	2		0,033	0,041		1.042	0,183	0,04

## S2.3: Verteilung der Proben auf Rotwild-Bewirtschaftungseinheiten und Probenahme

## Perioden

Verwaltungseinheit	Zeitraum 2003-2004	Zeitraum 2013-2015
Barlohe (BAL)	2	17
Dänemark (DK)	22	0
Duvenstedter Bach (DUV)	13	10
Elsdorf (ELD)	21	25
Hasselbusch (HAB)	15	32
Lauenburg Ost (LAE)	46	30
Lauenburg Süd (LAS)	13	24
Lauenburg West (Recht)	0	22
Mecklenburg-Western Pommern (MWP)	46	0
Moerel/Iloo (ILO)	10	21
Nordfriesland (NFL)	4	8
Sachsenwald (SAW)	15	2
Schierenwald (SCW)	0	14
Segeberger Heide (SEG)	9	64

S2.4: Ergebnisse der hierarchischen STRUKTUR-Analyse mit locprior

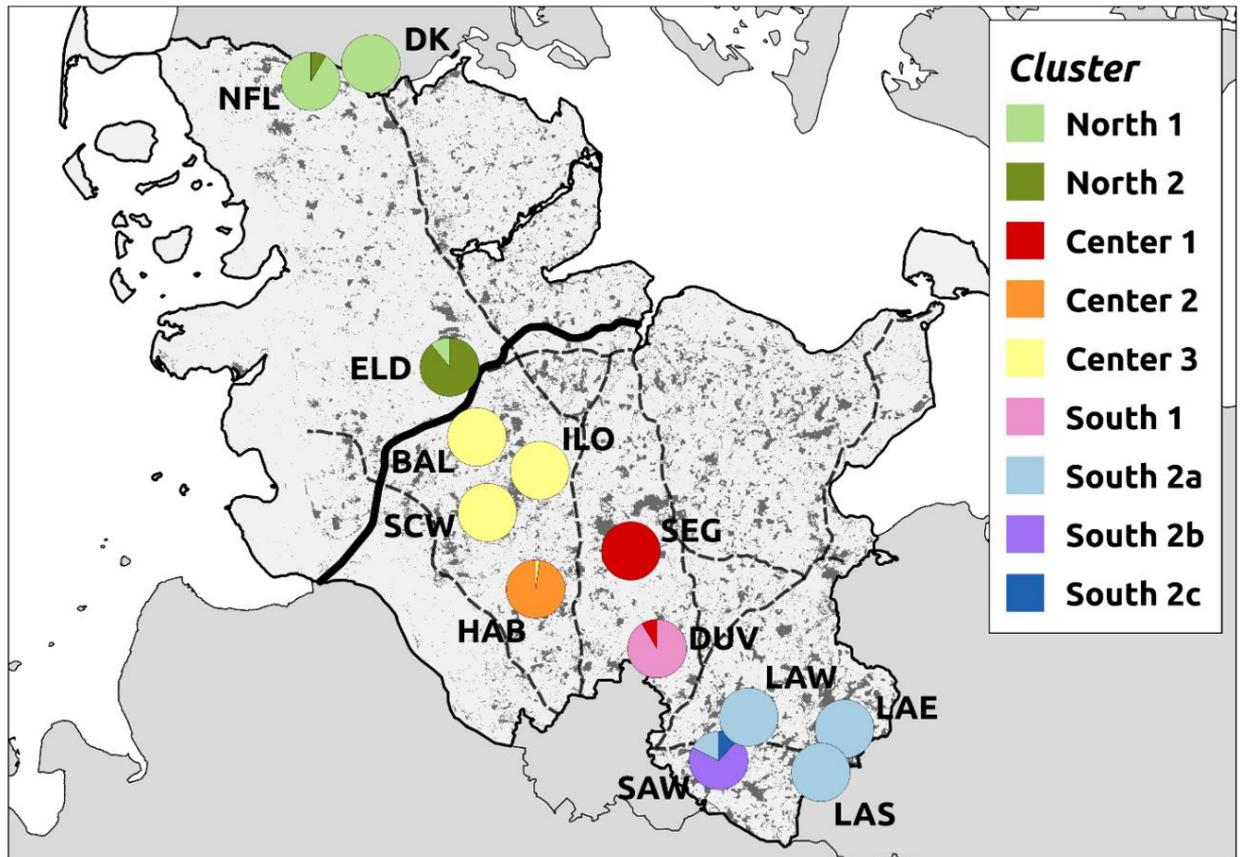


Abbildung S.2.4.1: Ergebnisse der hierarchischen STRUKTUR-Analyse anhand des Probenahmeortes (administrativ). Verwaltungseinheit) als Lokprior.

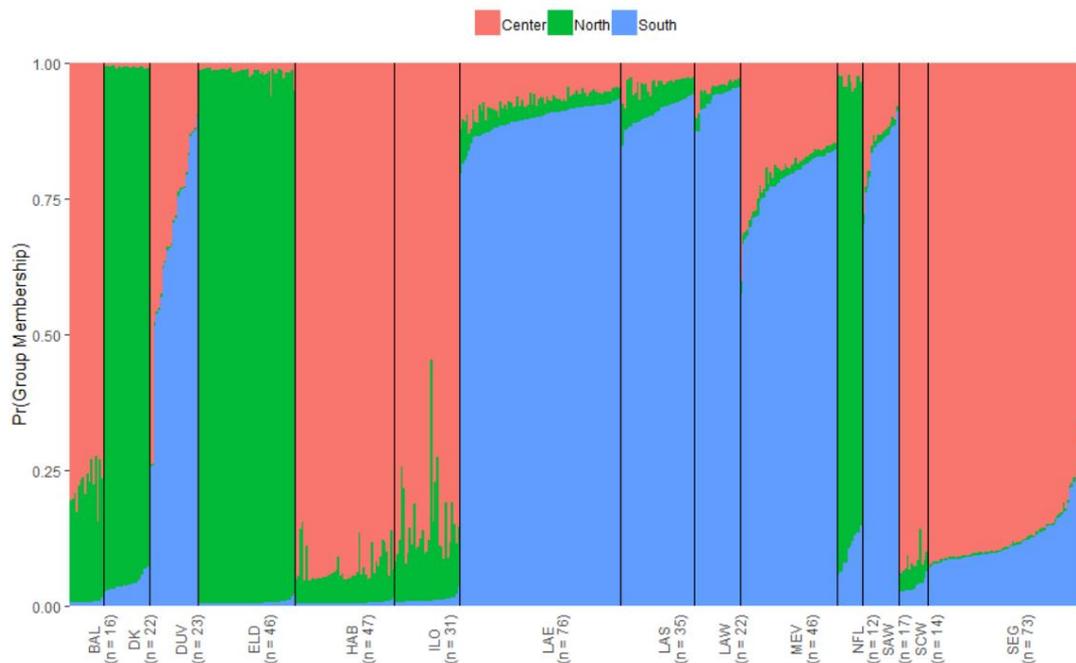


Abbildung S.2.4.2: Erste Ebene der hierarchischen STRUKTUR-Analyse: die Anzahl der genetischen Cluster (K=3)

wurde mit der Evanno-Methode bestimmt. Für alle Personen aus den AMUs in Schleswig-Holstein und dem Referenzgebiet aus Dänemark (DK) werden Wahrscheinlichkeiten der Gruppenzugehörigkeit (Q-Werte) dargestellt.

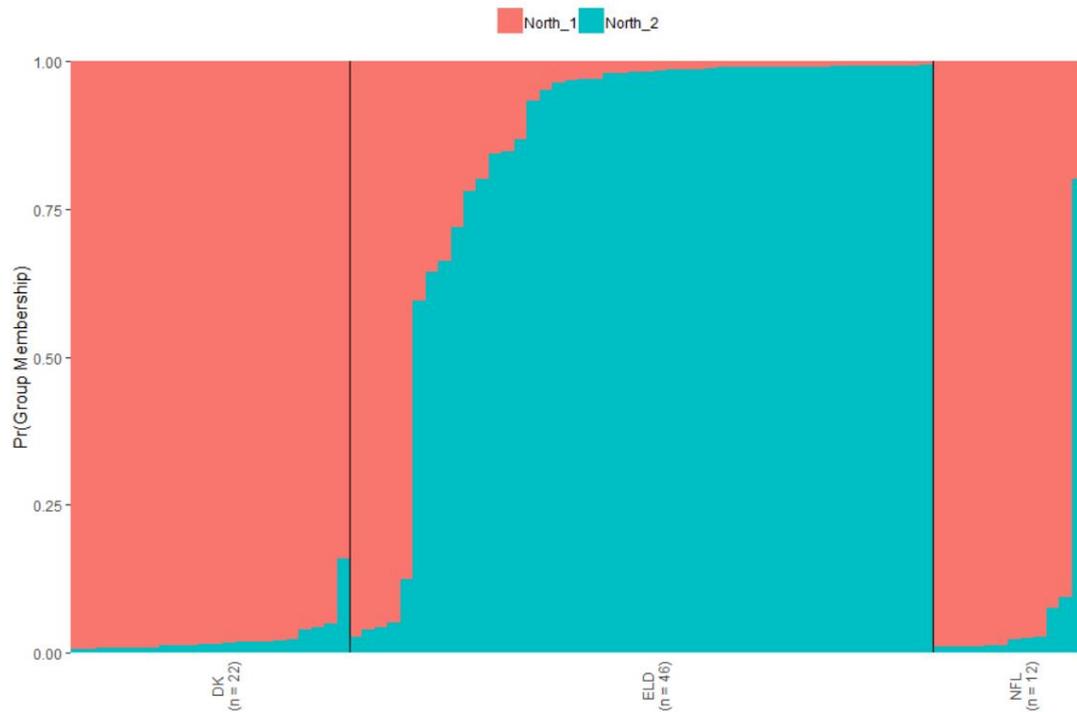


Abbildung S2.4.3: Ergebnisse für den nördlichen Cluster auf der zweiten Ebene der hierarchischen STRUKTUR-Analyse. Für die beiden nördlich des Nord-Ostsee-Kanals gelegenen AMUs aus Schleswig-Holstein und das Referenzgebiet aus Froslev (Dänemark, DK) werden Wahrscheinlichkeiten für Clustermitgliedschaften dargestellt.

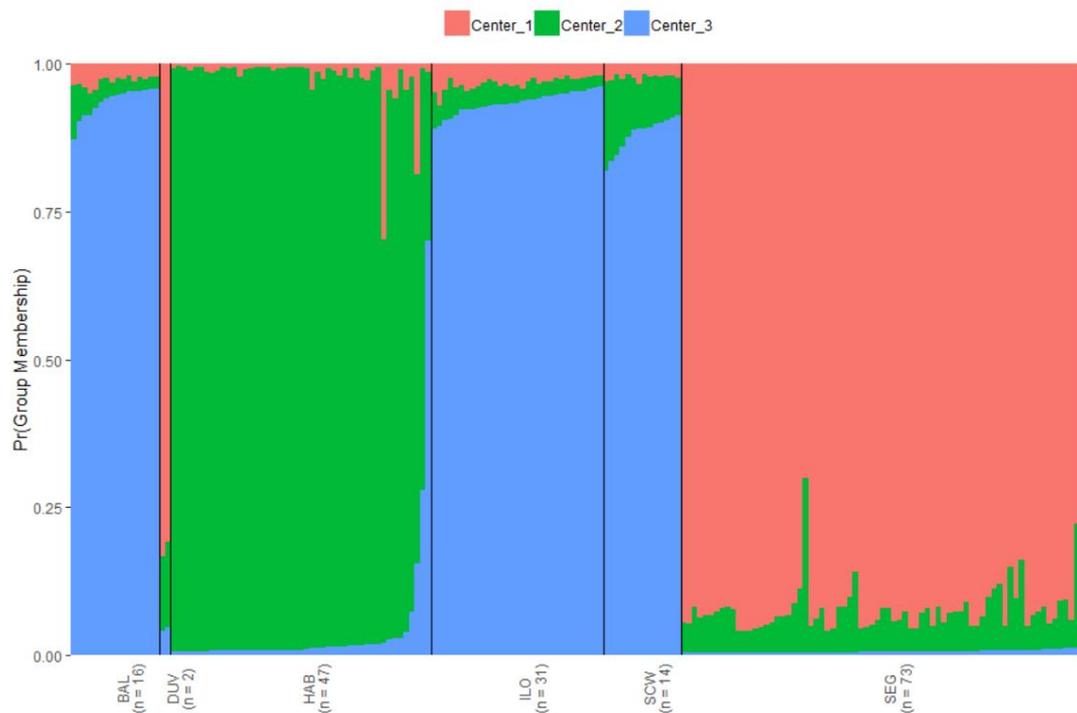


Abbildung S2.4.4: Ergebnisse für den Zentrumscluster auf der zweiten Ebene der hierarchischen STRUKTUR-Analyse. Die Evanno-Methode ergab den wahrscheinlichsten Wert von K=3

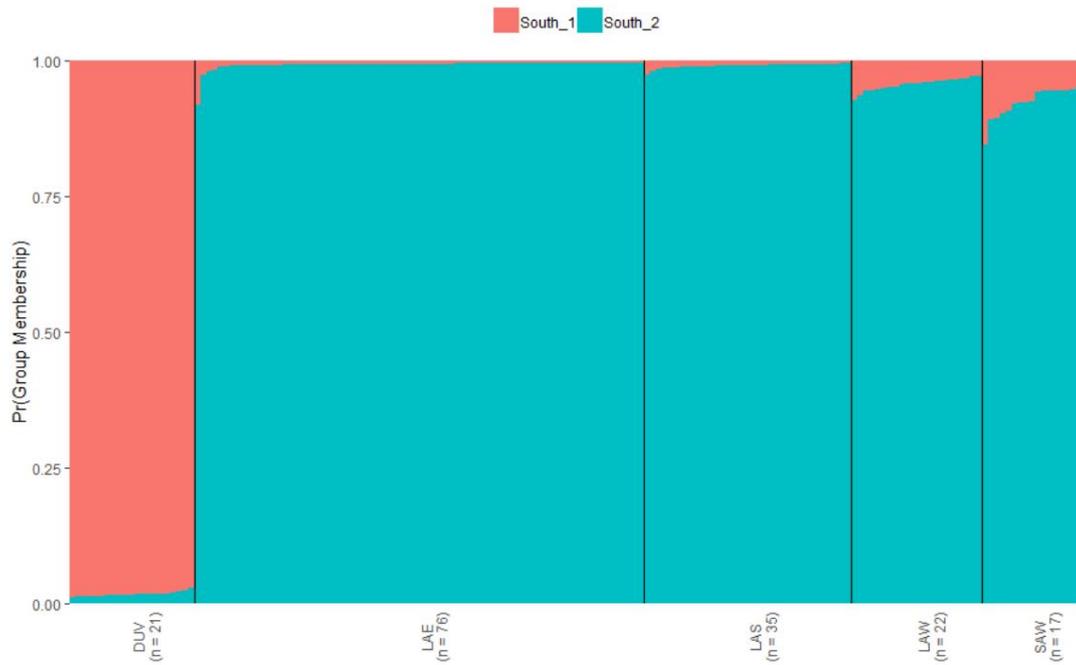


Abbildung S2.4.5: Ergebnisse für den südlichen Cluster auf der zweiten Ebene der hierarchischen STRUKTUR-Analyse.

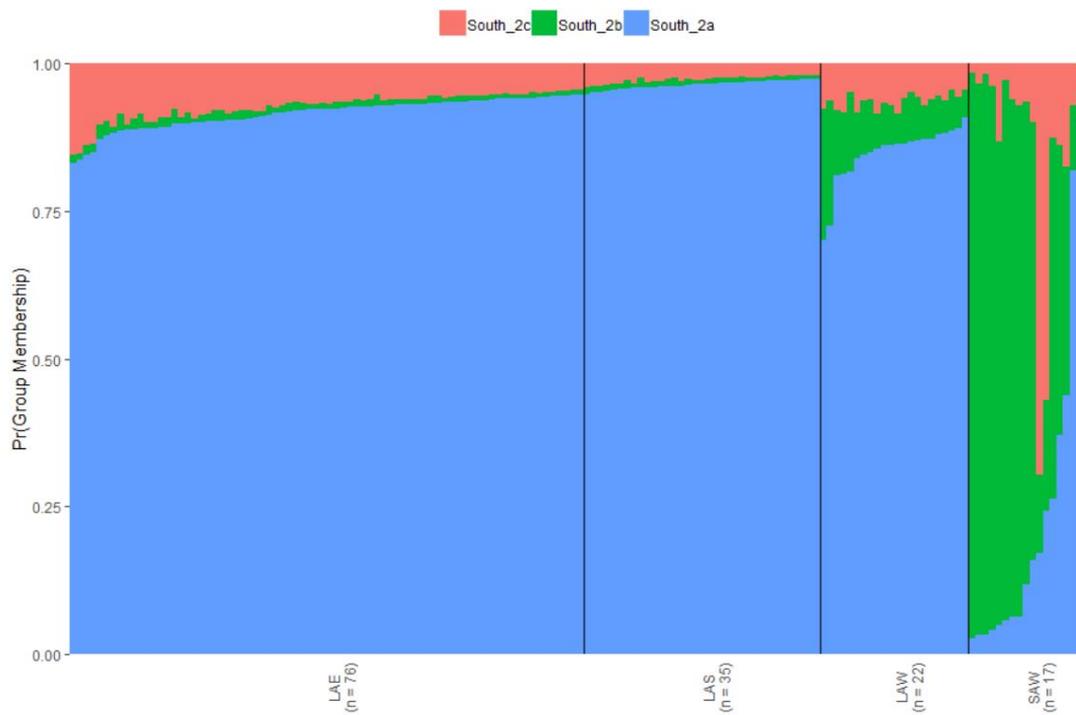


Abbildung S2.4.6: Ergebnisse für die dritte Ebene unserer hierarchischen STRUKTUR-Analyse. Der zweite Süden Cluster wurde in drei weitere verschiedene Cluster unterteilt ( $K=3$ , Evanno-Methode).

SEG	0.16	0.22	0.08	0.23	0.16	0.23	0.15	0.27	0.12	0.11	0.12
SCW	0.13	0.07	0.07	0.05	0.07	0.08	0.28	0.11	0.09	0.06	0.20
GESEHEN	0.08	0.09	0.10	0.27	0.19	0.20	0.11	0.05	0.08	0.09	0.07
NFL	0.09	0.07	0.04	0.08	0.05	0.07	0.08	0.12	0.14	0.04	0.07
GESETZ	0.16	0.08	0.25	0.13	0.42	0.81	0.06	0.10	0.12	0.17	0.07
LAS	0.20	0.12	0.25	0.19	0.58	0.91	0.10	0.16	0.19	0.15	0.07
LAE	0.32	0.17	0.33	0.18	1.00	0.94	0.15	0.16	0.17	0.16	0.09
ILO	0.20	0.20	0.10	0.08	0.11	0.09	0.13	0.14	0.21	0.10	0.57
HAB	0.13	0.08	0.08	0.06	0.10	0.08	0.11	0.08	0.08	0.05	0.05
ELD	0.09	0.08	0.11	0.10	0.09	0.12	0.09	0.08	0.06	0.06	0.09
DUV	0.20	0.09	0.10	0.05	0.12	0.13	0.13	0.11	0.09	0.08	0.08
BAL	0.14	0.20	0.07	0.07	0.08	0.07	0.10	0.38	0.13	0.11	0.08
SEG	0.16	0.22	0.08	0.23	0.16	0.23	0.15	0.27	0.12	0.11	0.12
SCW	0.13	0.07	0.07	0.05	0.07	0.08	0.28	0.11	0.09	0.06	0.20
GESEHEN	0.08	0.09	0.10	0.27	0.19	0.20	0.11	0.05	0.08	0.09	0.07
NFL	0.09	0.07	0.04	0.08	0.05	0.07	0.08	0.12	0.14	0.04	0.07
GESETZ	0.16	0.08	0.25	0.13	0.42	0.81	0.06	0.10	0.12	0.17	0.07
LAS	0.20	0.12	0.25	0.19	0.58	0.91	0.10	0.16	0.19	0.15	0.07
LAE	0.32	0.17	0.33	0.18	1.00	0.94	0.15	0.16	0.17	0.16	0.09
ILO	0.20	0.20	0.10	0.08	0.11	0.09	0.13	0.14	0.21	0.10	0.57
HAB	0.13	0.08	0.08	0.06	0.10	0.08	0.11	0.08	0.08	0.05	0.05
ELD	0.09	0.08	0.11	0.10	0.09	0.12	0.09	0.08	0.06	0.06	0.09
DUV	0.20	0.09	0.10	0.05	0.12	0.13	0.13	0.11	0.09	0.08	0.08
BAL	0.14	0.20	0.07	0.07	0.08	0.07	0.10	0.38	0.13	0.11	0.08

## KAPITEL 3

---

# Pfadsegmentierung für Einsteiger: Ein Überblick über aktuelle Methoden zur Erkennung von Veränderungen im Bewegungsmuster von Tieren

---

Veröffentlicht als: Edelhoff, H., Signer, J. und Balkenhol, N. (2016). Pfadsegmentierung für Einsteiger: Ein Überblick über aktuelle Methoden zur Erkennung von Veränderungen in der Tierbewegungsmuster. *Bewegungsökologie*, 4(1), 21

## Abstrakt

Die zunehmende Verfügbarkeit hochauflösender Bewegungsdaten hat zur Entwicklung von geführt zahlreiche Methoden zur Untersuchung von Veränderungen im Bewegungsverhalten von Tieren. Weg Segmentierungsmethoden liefern Grundlagen zur Erkennung von Bewegungsänderungen und Verhaltensänderungen Mechanismen, die sie antreiben. Die verfügbaren Pfadsegmentierungsmethoden unterscheiden sich jedoch erheblich in Bezug auf die zugrunde liegenden statistischen Annahmen und die erzeugten Ergebnisse. Folglich ist es Für Forscher, die mit der Pfadsegmentierung noch nicht vertraut sind, ist es derzeit schwierig, sich einen Überblick darüber zu verschaffen Sie können verschiedene Methoden anwenden und eine auswählen, die für ihre Daten und Forschungsfragen geeignet ist.

Hier geben wir einen Überblick über verschiedene Methoden zur Segmentierung von Bewegungen Pfade entsprechend möglicher Änderungen im zugrunde liegenden Verhalten. Um unseren Überblick zu strukturieren, Wir skizzieren drei große Arten von Forschungsfragen, die häufig durch beantwortet werden Pfadsegmentierung: 1) die quantitative Beschreibung von Bewegungsmustern, 2) die Erkennung signifikanter Veränderungspunkte und 3) die Identifizierung zugrunde liegender oder „verborgener“ Prozesse Zustände'. Wir diskutieren Vorteile und Grenzen verschiedener Adressierungsansätze Beantworten Sie diese Forschungsfragen mithilfe von Bewegungsdaten auf Pfadebene und stellen Sie allgemeine Richtlinien vor zur Auswahl von Methoden basierend auf Datenmerkmalen und Fragestellungen. Unser Überblick veranschaulicht die große Vielfalt verfügbarer Pfadsegmentierungsansätze und hebt hervor Bedarf an Studien, die den Nutzen verschiedener Methoden vergleichen und Chancen identifizieren für zukünftige Entwicklungen in der Datenanalyse auf Pfadebene.

**Schlüsselwörter:** Pfadtopologie, Telemetrie, GPS, Tierverhalten, Zustandsraummodelle, Bio Protokollierung, Pfadsegmentierung, Analysen auf Pfadebene

## Einführung

Bewegung ist ein wichtiges lebensgeschichtliches Merkmal in der Organismenökologie. Individuelle Bewegung Entscheidungen und Kapazitäten wirken sich auf lebensraumabhängige Raumnutzungs- und Nahrungsstrategien aus, z sowie Ausbreitung und Migration (Bowler und Benton 2005; Wilson et al. 2012). Änderungen im Bewegungsverhalten wirken sich auf die individuelle Fitness, den Fortpflanzungserfolg und das Überleben aus (Kays et al. 2015; Owen-Smith et al. 2010), was letztendlich die Bevölkerungsdynamik antreibt und Evolution der Arten. Die Bedeutung der Bewegung hat zur Entstehung des geführt Bewegungsökologie-Paradigma, das einen grundlegenden konzeptionellen Rahmen dafür bietet Bewegung auf ganzheitliche und mechanistische Weise untersuchen (Nathan et al. 2008).

Bei Tieren ermöglichen moderne Ortungsgeräte (z. B. GPS oder ARGOS) dies Dadurch werden Umzugsdaten mit immer feinerer räumlicher und zeitlicher Auflösung erfasst Bereitstellung der Daten, die zur Beantwortung umfassender Fragen zum Verhalten von Einzelpersonen erforderlich sind ihre Umgebung wahrnehmen, darauf reagieren, sie nutzen oder sogar verändern (Cagnacci et al. 2010; Schick et al. 2008). Traditionell wurden Tierumsiedlungsdaten in verschiedenen Punktvarianten verwendet Musteranalysen zur Beschreibung von Raumnutzung und Ressourcenauswahl sowie Heimat Verbreitungsgebiete und Territorialverhalten (Moorcroft und Barnett 2008; Powell 2000; Worton 1987). Diese Methoden sind besonders nützlich, wenn Verlagerungen mit niedrigen Frequenzen abgetastet werden (z. B. mehrere Stunden oder Tage) oder mit großen zeitlichen Lücken. Allerdings können Forscher jetzt Sammeln Sie Umzugsdaten für mobile Tiere in Minutenintervallen (z. B. Weber und Norman). 2015) oder sogar Sekunden (z. B. Thiebault und Tremblay 2013). Anstatt solche zu analysieren Da Hochfrequenzdaten lediglich Punktmuster darstellen, werden sie häufig als Bewegungspfade behandelt. die eine zeitliche Abfolge der Schritte eines Tieres durch den Raum liefern (Cushman 2010). Ein wichtiger Vorteil der Analyse von Tierbewegungen auf Pfadenebene ist die verbesserte Gelegenheit, mehr über das Verhalten zu erfahren, das die beobachtete Bewegung antreibt Muster.

Pfadsegmentierungsmethoden werden möglicherweise am häufigsten zur Identifizierung verwendet Verhaltenszustände aus Bewegungsdaten auf Pfadenebene. Diese Methoden sezieren im Wesentlichen Bewegungspfade in Segmente, von denen angenommen wird, dass sie unterschiedliche zugrunde liegende Verhaltensweisen widerspiegeln. Indem wir aus den Pfaden Verhaltenszustände definieren und dann zustandsabhängige Bewegungen verknüpfen Mit der Umwelt können Wissenschaftler ein besseres Verständnis der Biologie erlangen

Prozesse, die das Bewegungsverhalten von Tieren beeinflussen (Killeen et al. 2014; Roever et al. 2013).

Angesichts der enormen Möglichkeiten der Pfadsegmentierung für die Bewegungsökologie ist es Es ist nicht überraschend, dass die Anzahl der vorgeschlagenen Ansätze zur Segmentierung eines Pfads und Die Erkennung von Verhaltenszuständen nimmt rasant zu. Viele dieser Methoden haben jedoch ihre Wurzeln in nicht-ökologischen wissenschaftlichen Disziplinen und die Erlangung einer umfassenden Das Verständnis der Fülle verfügbarer Methoden kann zeitaufwändig und schwierig sein frustrierend, was wahrscheinlich dazu führt, dass Analysen auf Pfadebene nicht so oft und so häufig verwendet werden effizient wie möglich.

Hier bieten wir einen Überblick über die verfügbaren Methoden zur Segmentierung von Tieren Bewegungspfade, um zugrunde liegende Verhaltenszustände zu erkennen. Hierzu stellen wir zunächst die vor Grundlagen der Pfadebenenanalyse und relevante Begriffe zur Unterscheidung verschiedener Bewegungen Typen. Als Nächstes skizzieren wir einige der Hauptunterschiede zwischen analytischen Ansätzen und Schlagen Sie allgemeine Überlegungen zur Zuordnung der verfügbaren Methoden zu drei großen Arten von vor Forschungsfragen: 1) die quantitative Beschreibung von Bewegungsmustern, 2) die Erkennung signifikanter Veränderungspunkte, oder 3) die Identifizierung zugrunde liegender Prozesse („versteckt“) Zustände“). Um unsere Vorschläge zu veranschaulichen, wenden wir auch mehrere Methoden auf eine Simulation an Datensatz. Beispiele für verschiedene ökologisch relevante Bewegungsabläufe stellen wir unter unterschiedliche zeitliche Skalen (z. B. tägliche und jährliche Zeitskalen) sowie Verhaltensreaktionen zur Lebensraumkonfiguration, um mehr Einblick in die Anwendung der vorgestellten Informationen zu erhalten Segmentierungsansätze. Abschließend besprechen wir die verbleibenden Herausforderungen und schlagen Zukunftsvorschläge vor Forschungswege zur Pfadsegmentierung. Unsere Übersicht ist ausdrücklich als eine gedacht Ausgangspunkt für Anfänger mit wenig oder keiner Erfahrung in der Analyse der Telemetrie auf Pfadebene Daten und verzichten daher weitestgehend auf statistische Angaben. Diese Angaben können sein finden Sie in der Ergänzung sowie in den Referenzen zu den einzelnen Methoden.

## *Grundlagen der Pfadebenenanalyse*

### *Bewegungspfade und Trajektorien*

Normalerweise können wir den vollständigen, kontinuierlichen Bewegungsverlauf eines Tieres nicht beobachten. Stattdessen proben wir eine Reihe diskreter Umsiedlungen, um die tatsächlichen Standorte der Tiere anzunähern Bewegungspfad (Calenge et al. 2009; Schritt 1 in Abbildung 3.1). Die resultierende Folge von Aufeinanderfolgende Aufzeichnungen des Standorts des Tieres (z. B. Raumkoordinaten, geordnet nach

Zeit) wird als Bewegungsspur oder Trajektorie bezeichnet (Getz und Saltz 2008). Wie gut a  
Ob die Flugbahn den tatsächlichen Bewegungspfad eines Tieres widerspiegelt, hängt vom Probenahmeregime ab  
sowie die Aufzeichnungssysteme (GPS, Argos, VHF, Geolokalisierung auf Lichtniveau), die  
beeinflusst die räumliche Genauigkeit und Häufigkeit von Standortwechseln.

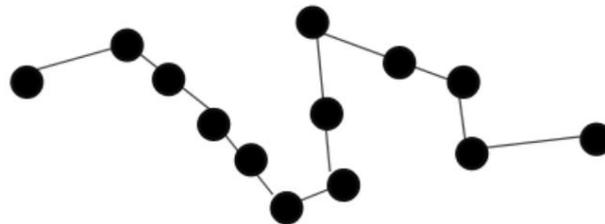
In Bewegungsdaten auf Pfadenebene werden aufeinanderfolgende Verschiebungen entweder nach sortiert  
Ordnungsfaktor, beispielsweise als Ergebnis der direkten Verfolgung oder Verfolgung eines Tieres  
(Fryxell et al. 2008; McKellar et al. 2014) oder zum Zeitpunkt der Umzüge  
aufgezeichnet (Calenge et al. 2009; Morales und Ellner 2002). Einflüsse der Abtastfrequenz  
die Auflösung der Daten und der Grad der schlussfolgernden Details, die erhalten werden können (Johnson  
und Ganskopp 2008; Nathan et al. 2008; Van Moorter et al. 2010). Zum Beispiel kürzer  
Zeitintervalle ermöglichen detaillierte Einblicke in feinskalige Verhaltensweisen, sind jedoch empfindlicher  
zu Stichprobenfehlern (z. B. räumliche Ungenauigkeiten bei Umzügen). Im Gegensatz dazu Bewegungen  
In längeren zeitlichen Abständen erfasste Daten können nur in einem größeren Maßstab interpretiert werden (z. B.  
Lager vs. Ausbreitungsbewegungen). Darüber hinaus können aufgezeichnete Umzüge falsch sein  
oder aufgrund von durch den Lebensraum verursachten Probenahmefehlern an räumlicher Genauigkeit mangelt (Bradshaw et al. 2007;  
Hurford 2009; Jerde und Visscher 2005; Williams et al. 2012). Wichtig: Flugbahnen  
unterscheiden sich auch hinsichtlich der Regelmäßigkeit der Zeitabstände zwischen aufeinanderfolgenden Schritten.  
Unregelmäßige Daten resultieren häufig aus fehlenden Umzugskorrekturen oder unterschiedlichen Stichproben  
Häufigkeiten während eines Studienzeitraums (z. B. Graves und Waller 2006). Darüber hinaus unregelmäßig  
Intervalle zwischen Umzugsstichproben können auf unterschiedliche Verhaltensweisen der Studie zurückzuführen sein  
Spezies. Beispielsweise können Umsiedlungsgeräte, die bei Meerestieren eingesetzt werden, in der Regel Abhilfe schaffen  
die gemessenen Positionsdaten nur, wenn sich die Art nahe der Oberfläche befindet (Gurarie et al.  
2009; Jonsen et al. 2007; Laidre et al. 2004).

Abbildung 3.1: Übersicht über wichtige Schritte während einer Segmentierungsanalyse. Im Allgemeinen wird der tatsächliche kontinuierliche Bewegungspfad eines Organismus als eine Reihe aufeinanderfolgender Umsiedlungen erfasst (Schritt 1; z. B. Feldarbeit). Schritt 2: explorative und deskriptive Analyse der Pfadeneigenschaften; Erkunden und Visualisieren der Datenstruktur. Schritt 3: Anwendung einer oder mehrerer Pfadsegmentierungsmethoden zur objektiven Unterscheidung verschiedener Bewegungszustände. Schritt 4: Einige Methoden erfordern die Verwendung von Clustering und zusammenfassenden Statistiken, um Unterschiede in bestimmten Bewegungszuständen zu quantifizieren und die biologische Interpretation im Hinblick auf Verhaltensweisen zu erleichtern.

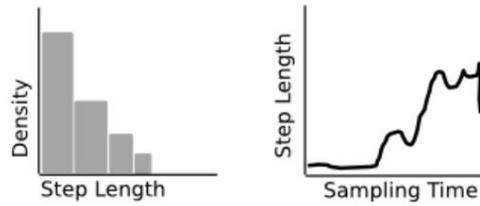
Actual Movement Path:



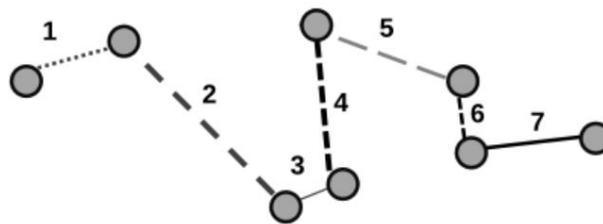
Step 1:



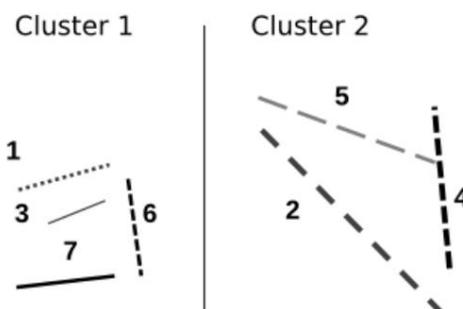
Step 2:



Step 3:



Step 4:







### *Grundlagen der Pfadsegmentierung*

Wir verwenden den Begriff Segmentierung als allgemeine Umschreibung für die Bestimmung von Änderungen in einem Bewegungsverhalten des Tieres anhand der beobachteten Flugbahn. Der Prozess von Die Segmentierung beinhaltet die Aufteilung einer Trajektorie  $\dot{y}$  in eine Anzahl von  $K$  Subtrajektorien ( $\dot{y}_1, \dot{y}_2, \dots, \dot{y}_K$ ), sogenannte Segmente (Schritte 1-3 in Abbildung 3.1; siehe auch Barraquand und Benhamou 2008; Buchin et al. 2011). Eine Pfadsegmentierung kann durchgeführt werden direkt, indem jede Beobachtung verschiedenen Zuständen oder Clustern zugeordnet wird (z. B. Franke et al. 2004; Van Moorter et al. 2010). Die Pfadsegmentierung basiert jedoch häufig auf Erkennen signifikanter Änderungen (sog. Änderungs- oder Bruchpunkte) in der Flugbahn als Cut-Offs zur Aufteilung der Flugbahn in verschiedene Segmente (z. B. Gurarie et al. 2009). Für Dadurch können aus der Trajektorie verschiedene Bahneigenschaften abgeleitet werden, beispielsweise die Schrittlänge oder Geschwindigkeit. Diese Pfadeigenschaften sollten Bewegungen genau erfassen Muster und ermöglichen die Erkennung von Veränderungen in diesen Mustern. Angesichts der Bedeutung von Um diese Pfadeigenschaften für eine erfolgreiche Segmentierung von Bewegungspfaden zu ermitteln, diskutieren wir sie ausführlicher im nächsten Abschnitt.

### *Pfadeigenschaften*

Die verschiedenen Pfadmerkmale, die von aktuellen Segmentierungsmethoden verwendet werden, werden zusammengefasst in Tabelle 3.1. Diese Merkmale werden auch Bewegungsmetriken, Bewegung, genannt Parameter, Wegsignale oder Indizes in der Literatur und sollten relevante Informationen vermitteln Informationen über das individuelle Bewegungsverhalten (Barraquand und Benhamou 2008; Dodge et al. 2008; Gurarie et al. 2016). Die meisten Pfadmerkmale werden abgeleitet aus aufeinanderfolgenden Verlagerungen (schrittweise), zum Beispiel die Reisegeschwindigkeit. Allerdings einige Signale werden über mehrere Verschiebungen hinweg berechnet, beispielsweise die Geradheit eines Flugbahn (Tabelle 3.1).

Dodge et al. (2008) unterschieden primitive Pfadparameter von primären und sekundäre abgeleitete Parameter. Die Informationen zur absoluten räumlichen Position (z. B. xy Koordinaten) und die zeitliche Dimension (Zeitstempel) liefern die Grundsignale aus welche weiteren Parameter abgeleitet werden können. Zum Beispiel Verschiebung und Schrittlänge (siehe Tabelle 3.1) sind primäre Ableitungen des Positionsparameters, während die Zeitverzögerung (Dauer) wird vom temporalen Primitiv abgeleitet. Wegsignale ausschließlich nach räumlichen Kriterien reagieren besonders empfindlich auf Stichprobenintervalle und Fehler (Calenge et al. 2009; Van

Moorter et al. 2010). Allerdings können auch andere Signale wie die Persistenz oder die Drehgeschwindigkeit berücksichtigt werden. Vermeiden Sie mögliche Verzerrungen, die durch unterschiedliche Abtastintervalle verursacht werden, indem Sie die Geschwindigkeit mit der Geschwindigkeit in Beziehung setzen beobachtete Drehwinkel. Darüber hinaus sind Signale wie die erste Passage (Fauchald und Tveraa 2003) und Aufenthaltszeit (Barraquand und Benhamou 2008) bilden eine Zusammenfassung Eigenschaften, die die zeitlichen Skalen innerhalb der Bewegungspfade berücksichtigen und sichtbar sind als sekundäre Ableitungen der Distanz- und Dauersignale.

In Tabelle 3.1 sind auch Merkmale aufgeführt, die über mehrere Umzüge berechnet werden und kann verwendet werden, um die Signale einzelner Segmente oder bestimmter Unterabtastungen zu beschreiben Flugbahnen oder ganze Flugbahnen. Solche zusammenfassenden Signale wie der Geradheitsindex (Batschelet 1981), Sinuosität (Benhamou 2004) und die fraktale Dimension (Nams 1996) geben Aufschluss über die räumliche Komplexität eines gegebenen Wegabschnitts und können genutzt werden Segmente in Gruppen zu gruppieren, die hinsichtlich der Bewegungskomplexität ähnlich sind (Schritt 4 in Abbildung 3.1). Sinuosität ist ein weiteres Beispiel für eine sekundäre Ableitung von das Schrittlängensignal (Dodge et al. 2008).

Insgesamt kann eine Vielzahl unterschiedlicher Maßnahmen zur Pfadbeschreibung herangezogen werden Eigenschaften und ein ausgewählter Parameter sollten idealerweise relevante Informationen darüber vermitteln das zugrunde liegende Bewegungsverhalten (Barraquand und Benhamou 2008). Dies erfordert eine gutes Verständnis der Art und eine genaue Definition der Forschungsfragen, und sollten auch umfangreiche explorative Analysen beinhalten, um die Struktur der gewonnenen Erkenntnisse zu verstehen Umzugsdaten und um die Machbarkeit verschiedener Segmentierungsansätze zu testen (Schritt 2 in Abbildung 3.1; siehe auch unten und Gurarie et al. 2016)

#### *Segmente finden und interpretieren*

Unabhängig davon, wie und welche Pfadmerkmale quantifiziert werden, ergeben sich erhebliche Veränderungen innerhalb dieser Signale werden dann die  $K-1$  Haltepunkte ( $\dot{y}^*1, \dots, \dot{y}^*K-1$ ) bestimmt, die kann verwendet werden, um die Flugbahn in  $K$  Segmente zu unterteilen (Schritt 3 in Abbildung 3.1). Obwohl Vorläufige visuelle Analysen können nützliche Hinweise auf einen sinnvollen Wert geben  $K$ , ein objektiver, datengesteuerter Weg ist wünschenswert. Daher ist häufig eine Pfadsegmentierung erforderlich quantitative Ansätze zur Erkennung einer unbekannt Anzahl von Segmenten innerhalb eines gegebenen Bereichs Flugbahn, und viele dieser Ansätze haben ihren Ursprung in nicht-ökologischen Disziplinen (z. B. Lavielle 1999). Dies ist ein wichtiger Punkt, da es viele Segmentierungsmethoden gibt Bereitstellung von Informationen zu wichtigen Änderungspunkten entlang der Flugbahn, ohne dass weitere Informationen erforderlich sind

ökologischen Kontext. Daher ist es oft nicht trivial oder überhaupt nicht möglich, das direkt zuzuordnen einzelne Segmente auf bestimmte Aktivitäten und Verhaltensweisen (Zhang et al. 2015). Zu erleichtern die ökologische und ethologische Interpretation der definierten Segmente, einige Methoden erfordern nachfolgende Analysen, um die ermittelten Segmente nach unterschiedlichen Kriterien zu klassifizieren beschreibende Parameter oder zusammenfassende Statistiken (Schritt 4 in Abbildung 3.1). Zum Beispiel entweder die Mittelwerte von Stufenmerkmalen oder mehrstufigen Zusammenfassungsparametern, wie z. B. Der Geradheitsindex (siehe Tabelle 3.1) der Segmente kann in einem weiter analysiert werden zusätzliche Klassifizierungsanalyse (z. B. Zhang et al. 2015). Dadurch entstehen Cluster von Segmente, die in Bezug auf relevante Pfadparameter ähnlich sind (z. B. quer berechnet). mehrere Schritte, Tabelle 3.1), die dabei helfen können, zugrunde liegende Bewegungsmuster zu identifizieren und damit verbundene Verhaltensweisen. Zum Beispiel kurze, mäandrierende Bewegungsabschnitte im Inneren Patch-Nahrungssuche im Vergleich zu langen, geraden Segmenten während der Bewegungen zwischen den Patches (Madon und Hingrat 2014; Namen 2014). Andere Methoden ermitteln den Zustand (auch Klasse oder genannt). (Cluster) jedes einzelnen Umzugs direkt und es ist keine weitere Klassifizierung erforderlich (Franke et al. 2004; Van Moorter et al. 2010).

Zusammenfassend umfasst die Pfadsegmentierung mindestens drei und manchmal vier Hauptschritte (Abbildung 3.1). Im Folgenden konzentrieren wir uns auf den dritten Schritt, in dem Signale abgeleitet werden Trajektorien dienen der objektiven Definition von Bewegungsabschnitten.

## *Überblick über Pfadsegmentierungsmethoden*

### *Arten methodischer Ansätze*

Methoden zur Pfadsegmentierung können nach vielen verschiedenen unterschieden bzw. klassifiziert werden Kriterien, beispielsweise basierend auf ihrem zugrunde liegenden statistischen Rahmen (z. B. Maximum Wahrscheinlichkeit versus Bayesian; parametrisch oder nichtparametrisch, inferenzbasiert usw.). Alternativ haben Gurarie et al. (2016) haben kürzlich breite Arten der Bewegungsanalyse klassifiziert Werkzeuge, die auf den analytischen Traditionen basieren, aus denen sie stammen. Da unsere Übersicht speziell ist Für Anfänger gedacht, die die Pfadsegmentierung anwenden möchten, kategorisieren wir die Methoden nicht basierend auf ihren statistischen Eigenschaften oder analytischen Traditionen, sondern konzentrieren sich stattdessen auf die praktischer Nutzen der Analysen, z. B. die Forschungsfragen, die am ehesten gestellt werden können mit einer bestimmten Herangehensweise beantwortet. Daher strukturieren wir unseren Überblick auf der Grundlage von drei Grundprinzipien Arten von Fragen, die häufig mithilfe der Pfadsegmentierung beantwortet werden.

Zunächst können Bewegungsmuster innerhalb der Flugbahn quantifiziert werden, um zu testen, ob Innerhalb der Daten sind unterschiedliche Bewegungskomponenten identifizierbar. Zum Beispiel, so „Bewegungsmusterbeschreibung“ wird verwendet, um aktive von Ruhephasen zu unterscheiden (z. B. van Beest und Milner 2013) oder die Nahrungssuche im Lager durch Wanderbewegungen (z. B. Dzialak et al. 2015). Zweitens kann die Pfadsegmentierung auch verwendet werden, um signifikante Änderungen zu lokalisieren Bewegungsverhalten und bestimmen den Zeitpunkt dieser Veränderungen. Zum Beispiel, so „Change-Point-Detection“ wurde verwendet, um Verhaltensreaktionen auf saisonale Ereignisse zu quantifizieren Umweltveränderungen (z. B. Garstang et al. 2014) oder um den Zeitpunkt der Migration zu ermitteln Ereignisse (z. B. Le Corre et al. 2014). Schließlich kann die Pfadsegmentierung verwendet werden, um eine zu erstellen detaillierte Betrachtung der Prozesse, die den beobachteten Bewegungsmustern zugrunde liegen. Solch ein Prozess „Identifizierung“ kann verwendet werden, um die Faktoren zu untersuchen, die die Bewegungsvariation beeinflussen Raten zwischen Einzelpersonen (z. B. Jonsen et al. 2006) oder um zu quantifizieren, wie Geschlecht und Fortpflanzung Der Status beeinflusst die Dauer und den Übergang verschiedener Verhaltensweisen (van de Kerk et al. 2014). Diese drei großen Arten von Forschungsfragen können zu drei zusammengefasst werden Grundkategorien analytischer Ansätze zur Pfadsegmentierung (Abbildung 3.2).

#### *Topologiebasierte Ansätze zur Beschreibung von Bewegungsmustern*

Wenn das Studienziel darin besteht, Bewegungsmuster quantitativ zu beschreiben, kann man Methoden verwenden, die Konzentrieren Sie sich auf die Beschreibung geometrischer Eigenschaften der Flugbahn selbst oder auf eine oder mehrere aus der Flugbahn berechnete Signale. Basierend auf dieser Pfadtopologie, Bewegung Schritte werden dann in Gruppen eingeteilt, die in Bezug auf diese Signale relativ ähnlich sind (Abbildung 2a). Die genaue Art und Weise, wie dies erreicht wird, hängt von der Methode ab, kann aber sein entweder dadurch erreicht, dass a) einzelne Bewegungsschritte einfach nach Ähnlichkeit gruppiert werden topologiebasierte Signale, unabhängig davon, ob diese Schritte aufeinanderfolgend sind (z Schwellenwertbildung oder Clusterbildung; (Dzialak et al. 2015; Van Moorter et al. 2010); oder b) identifizieren Veränderungen, die zwischen aufeinanderfolgenden Verlagerungen zwischen den Signalen beobachtet werden, um sog. zu erkennen Veränderungspunkte (z. B. räumlich-zeitliche Kriterienssegmentierung; Buchin et al. 2011). Diese Es wird angenommen, dass Änderungspunkte Änderungen im zugrunde liegenden Bewegungsverhalten entsprechen. Daher wird die Flugbahn in Segmente unterteilt, die aus mehreren aufeinanderfolgenden Schritten bestehen basierend auf ausgeprägten Veränderungen der beobachteten Bewegungsmerkmale. Diese Topologie basierte Methoden sind meist nichtparametrisch und eher deskriptiv. Ihre Anwendung ist basieren in der Regel auf vordefinierten Hypothesen darüber, wie sich das Bewegungsverhalten untereinander unterscheiden könnte Lebensräume, Jahreszeiten, Tageszeiten, Geschlechter, sozialer Status usw. .

### *Zeitreihenanalysen zur Erkennung signifikanter Änderungspunkte*

Das Ziel einer Studie besteht darin, Zeitpunkte zu erkennen, zu denen eine signifikante Änderung in der Bewegung erfolgt. Tritt ein Verhalten auf, können Pfadsegmentierungsmethoden auf Basis von Zeitreihenanalysen eingesetzt werden. Solche Zeitreihenanalysen werden in der Ökologie und verwandten Disziplinen häufig eingesetzt (siehe Lange 2006). Im Rahmen der Pfadsegmentierung behandeln diese Analysen aus berechneten Signalen aufeinanderfolgende Bewegungsschritte als zeitlich geordnete Beobachtungen. Im Wesentlichen die Mehrheit dieser Ansätze versuchen, signifikante Änderungspunkte entlang der Zeitachse des Signals zu finden aus der Bewegungstrajektorie abgeleitete Sequenz (Abbildung 3.2b). Im Gegensatz zur Topologie basierend auf Ansätzen, die die Veränderungen zwischen zeitlich geordneten Umzügen analysieren, die Zeitreihenmethoden behandeln Bewegungsmuster als Funktion der Zeit und können direkt berücksichtigen die zeitlichen Korrelationen der sequentiellen Signaldaten. Die Zeitreihe-Ansätze hängen manchmal von bestimmten Informationen wie der maximalen Anzahl ab Änderungspunkte oder die Mindestlänge der erkannten Segmente. Allerdings könnten sie es auch kann möglicherweise verwendet werden, um „blind“ nach allen möglichen Änderungspunkten eines bestimmten Pfads zu suchen Signalfolge.

### *Zustandsraummodelle zur Identifizierung zugrunde liegender Prozesse*

Schließlich möchten wir unser Verständnis der zugrunde liegenden Verhaltensprozesse des Komplexen verbessern. Bewegungsmuster sind am häufigsten Methoden, die aus dem State-Space-Modeling-Framework abgeleitet sind geeignet. Diese Zustandsraummodelle stellen eine besondere Art der Zeitreihenanalyse dar (Patterson et al. 2008) und zielen darauf ab, latente oder verborgene Verhaltenszustände zu identifizieren die beobachteten Bewegungsdaten. Ziel ist es, einen tieferen Einblick in das zugrunde liegende zu gewinnen Prozesse durch die Formulierung eines Bewegungsmodells, das beobachtete Bewegungsmuster erklärt. Innerhalb dieser Rahmenwerke wird der zukünftige Zustand eines Systems so modelliert, dass er von seinem aktuellen Zustand abhängt Zustand durch ein probabilistisches Modell (siehe Abbildung 3.2c). Daher sind die Modelle typischerweise Gehen Sie von einer sogenannten Markov-Prozessstruktur aus, was bedeutet, dass ein verborgener zukünftiger Zustand davon abhängt zum Stand der aktuellen Stufe (Jonsen et al. 2013). Im Wesentlichen koppeln Zustandsraummodelle zwei stochastische Zeitreihenmodelle, eines davon basierend auf einem nicht beobachtbaren Zustandsprozess, und eine andere basiert auf einem bekannten Beobachtungsprozess (Jonsen et al. 2013; Patterson et al. 2016). Bei der Anwendung auf Bewegungsdaten gehen Zustandsraummodelle davon aus, dass Tiere mehrere haben „versteckte Verhaltenszustände“ mit bestimmten Merkmalen (z. B. Wegsignalen), die sein können modelliert unter Verwendung stochastischer Prozesse (z. B. korrelierte Zufallswanderungen; Morales et al. 2004). Ein grundlegendes Ergebnis eines Zustandsraummodells sind die geschätzten Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen

die betrachteten Staaten. Ein weiteres Ergebnis ist die Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit zu einem bestimmten Standort zu einem der verborgenen Verhaltenszustände. Diese Wahrscheinlichkeiten werden dann verwendet, um Schritte zuzuweisen ihren wahrscheinlichsten Verhaltenszustand (Abbildung 3.2c) und segmentieren die Flugbahn entsprechend zu Landesmitgliedschaften. Zusätzlich können auch die Übergangswahrscheinlichkeiten verknüpft werden verschiedene Umweltfaktoren, um verschiedene Hypothesen zu Verhalten und Ökologie zu testen Abhängigkeiten der beobachteten Bewegungsmuster (Beyer et al. 2013; DeRuiter et al. 2016; Morales et al. 2004). Mithilfe der Übergangswahrscheinlichkeiten lässt sich beispielsweise testen, ob Der Wechsel zwischen den Staaten hängt von bestimmten Lebensraumeigenschaften ab (siehe Simulationsstudie). unter).

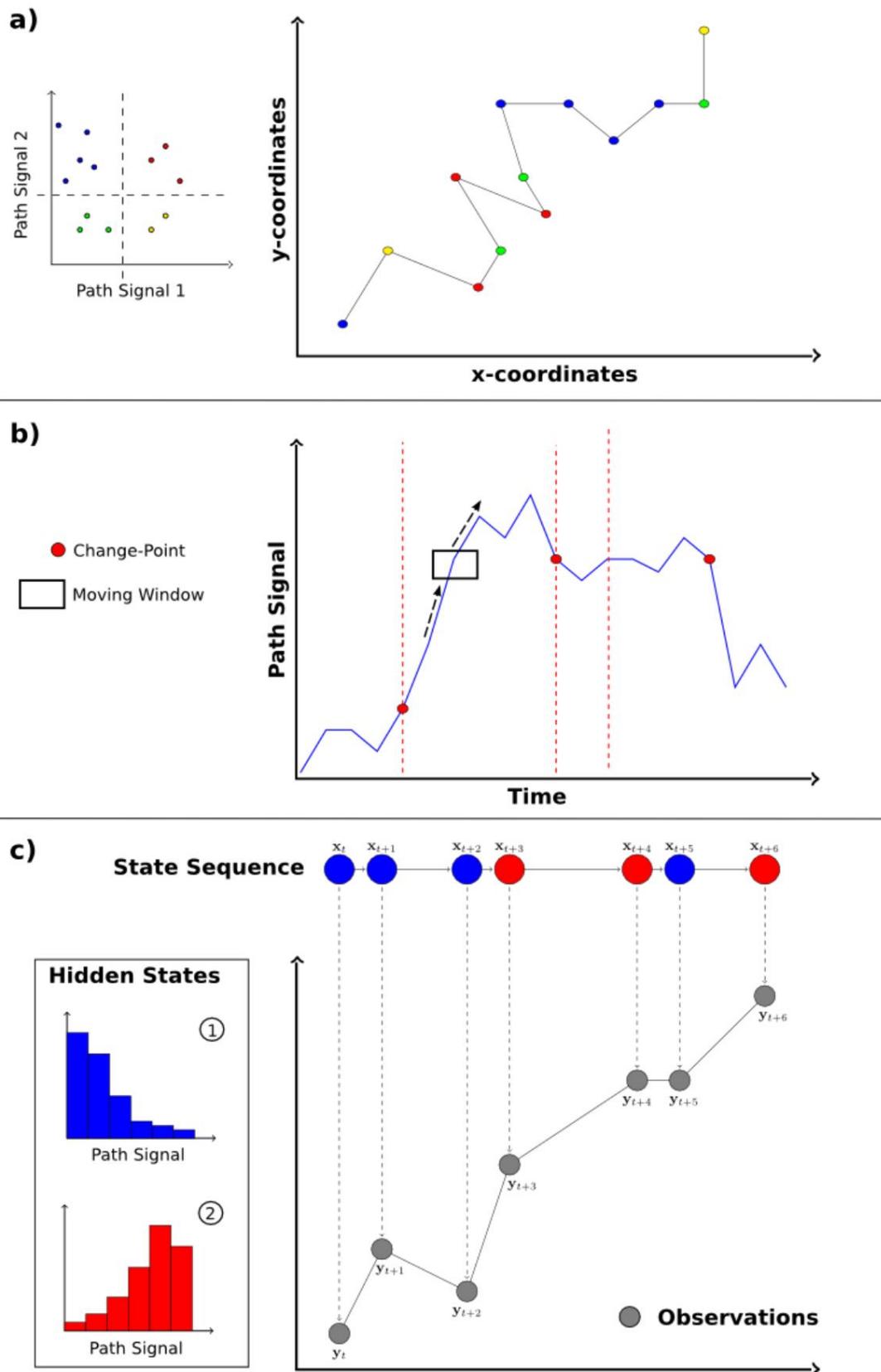


Abbildung 3.2: Die wichtigsten Studienziele der Pfadsegmentierung und Arten von Methoden zu deren Beantwortung. a) Musterbeschreibung: Topologiebasierte Analysen basieren direkt auf Signalen, die aus der Bewegungstrajektorie berechnet werden (z. B. Schrittlänge und Peilung). Sie fassen Bewegungsschritte zu Gruppen zusammen, basierend auf der Ähnlichkeit der betrachteten Schritte

*Pfadsignale, beispielsweise durch Anwendung von Clustering-Algorithmen. b) Änderungspunkterkennung: Zeitreihenanalysen bewerten ein Pfadsignal (y-Achse) entlang seiner Zeitachse. Beispielsweise kann ein bewegliches Fenster (Rechteck) verwendet werden, um nach Punkten entlang der Zeitreihe zu suchen, an denen lokale Parameter (z. B. der Mittelwert) des Pfadsignals erheblich von den globalen Durchschnittswerten dieser Parameter abweichen. Es wird davon ausgegangen, dass signifikante Änderungspunkte auf Änderungen in den zugrunde liegenden Bewegungsmodi oder Verhaltenszuständen hinweisen und zur Unterteilung der Trajektorie in Segmente (gestrichelte Linien) verwendet werden. c) Prozessidentifikation: Die Mehrzahl der vorgestellten Zustandsraummodelle verknüpft zwei stochastische Modelle, die den Zustandsprozess und seine Beobachtung beschreiben. Beispielsweise könnte der Zustandsprozess aus zwei diskreten Verhaltenszuständen (rot und blau) bestehen. Das Prozessmodell beschreibt, wie der verborgene Zustand (x) auf Basis eines Markov-Prozesses entsteht. Daher berücksichtigt es die bedingte Wahrscheinlichkeit eines zukünftigen Zustands in Abhängigkeit von der des aktuellen Umzugs. Das Beobachtungsmodell verknüpft die tatsächlich beobachteten Daten (y) zu bestimmten Zeitpunkten mit dem verborgenen Zustand. Als Ergebnis werden der wahrscheinlichste Zustand jeder Beobachtung, die Umschaltwahrscheinlichkeiten zwischen den Zuständen sowie die Verteilungen der gemessenen Pfadsignale innerhalb jedes Zustands bereitgestellt.*

#### *Auswahl zwischen Methoden zur Pfadsegmentierung*

Innerhalb jeder der drei Analysearten gibt es mehrere Methoden zur Pfadsegmentierung

oben beschriebenen Ansätze. Daher gibt es mehrere Methoden, um jede der allgemeinen Fragen zu beantworten

Kategorien von Forschungsfragen (Studienziele). Tabelle 3.2 gibt einen Überblick darüber

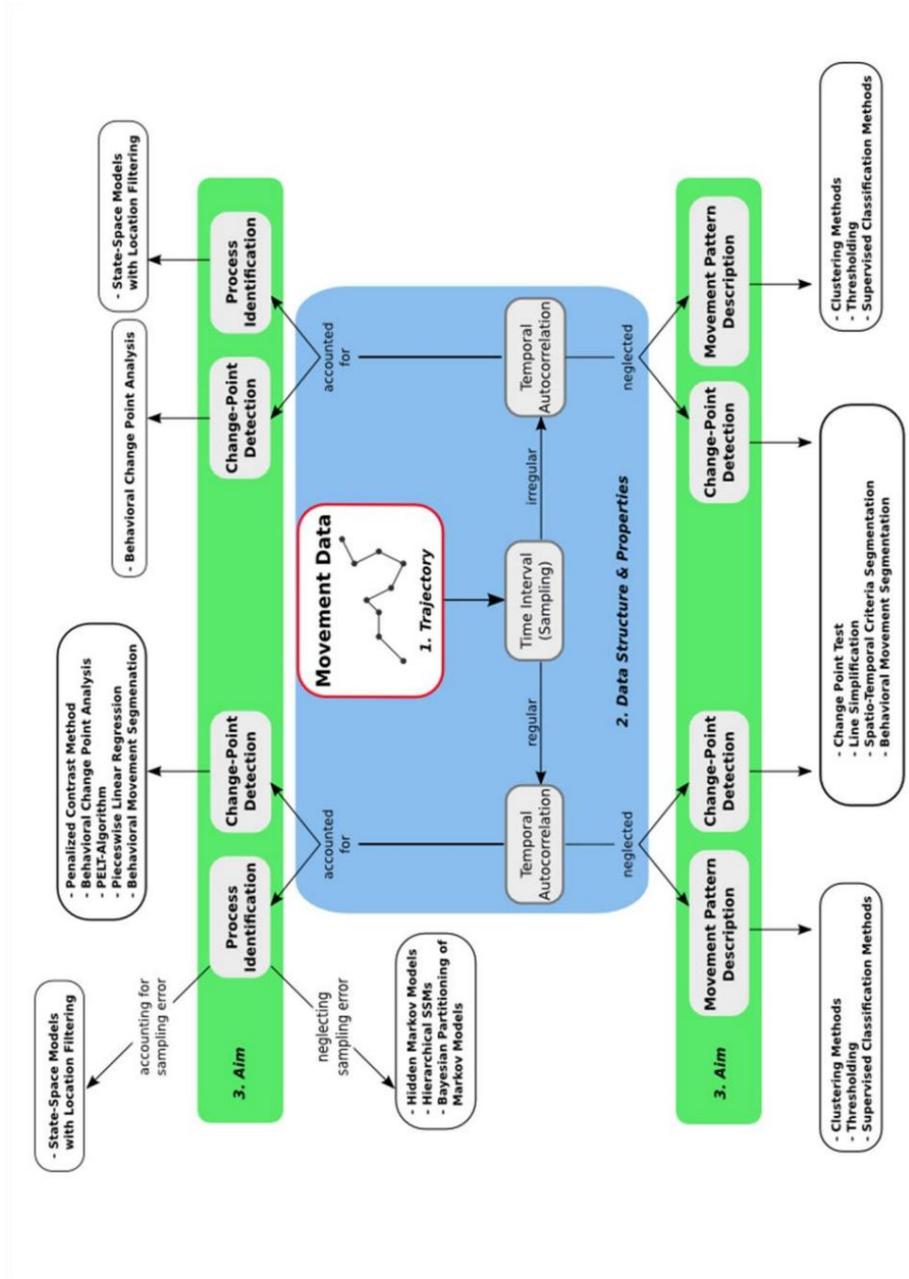
Verfügbare Pfadsegmentierungsmethoden und listet grundlegende Eigenschaften und wichtige Hintergrundinformationen auf

Papiere für jede Methode. Detailliertere Beschreibungen und weitere Informationen zu den einzelnen Pfaden

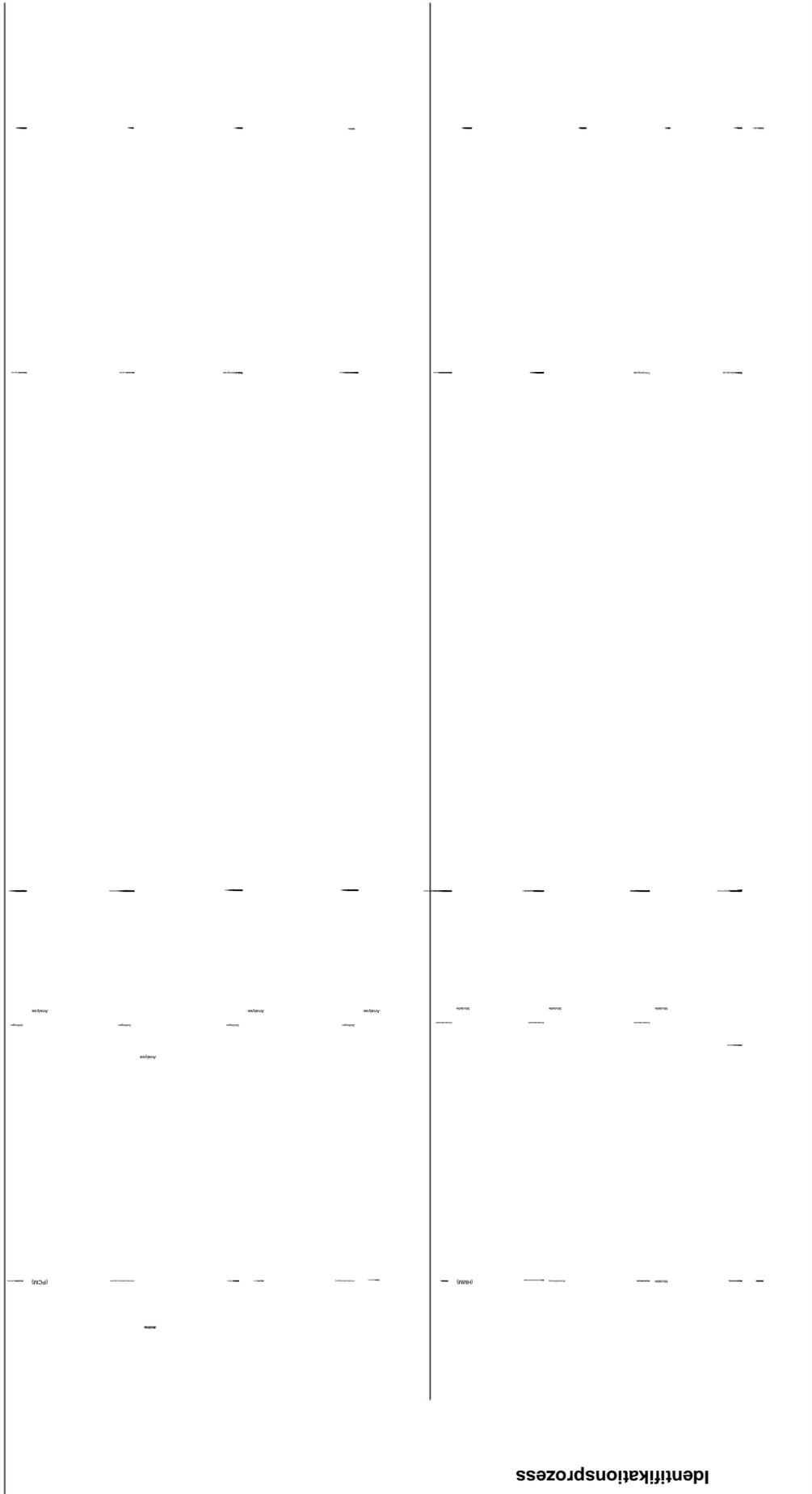
Segmentierungsmethode, einschließlich Implementierungen im Programm R (R Core Team 2015),

finden Sie in der Beilage S1.

Die verfügbaren Methoden zur Pfadsegmentierung unterscheiden sich erheblich hinsichtlich ihrer Anforderungen an die Datenstruktur und die zugrunde liegende Theorie. Da stellt sich die Frage nach dem Wie Wissenschaftler können die für ihre spezifische Aufgabe am besten geeignete(n) Segmentierungsmethode(n) identifizieren Forschungsziele. Im Folgenden geben wir einige allgemeine Richtlinien für die Methode Auswahl. Darüber hinaus sind die Richtlinien in Abbildung 3.3 visuell zusammengefasst.



	Bestandigungsstufen	Ändern Punkterkennung
---	---	---
---	---	---
---	---	---
---	---	---
---	---	---
---	---	---



Identifikationsprozess

## *Vorläufige Datenanalysen*

Denn die Struktur und Zusammensetzung von Bewegungsdaten bestimmen die Anwendbarkeit von bestimmten Methoden (Abbildung 3.3; blaues Feld) sollten der erste Schritt in jeder Segmentierungsstudie sein eine vorläufige Analyse der verfügbaren Standortdaten sein. Es können verschiedene Analysen durchgeführt werden Ziel ist es, ein besseres Verständnis der Dateneigenschaften zu erlangen, aber eine vorläufige Analyse für den Pfad Die Segmentierung sollte mindestens die folgenden vier Schritte umfassen.

### *1) Probenahmeregime*

Bewegungsdaten variieren in der Regel erheblich im Hinblick auf das Probenahmeregime, räumlich Genauigkeit und zeitliche Auflösung. Daher sollten vorläufige Analysen Folgendes umfassen: Überprüfung der Regelmäßigkeit der Zeitintervalle zwischen Umzügen sowie Prüfung auf zeitliche Autokorrelation der Pfadparameterdaten (Calenge et al. 2009; Dray et al. 2010). Abhängig von den Ergebnissen dieser Analysen sind möglicherweise mehrere Segmentierungsmethoden verfügbar nicht mehr geeignet sein (Abbildung 3.3).

### *2) Datenregelmäßigkeit*

Unregelmäßige Daten können das Ergebnis fehlender Umzugskorrekturen und unterschiedlicher Stichprobenregelungen sein Dies kann eine Herausforderung sein, da einige der Statistiken zur Analyse von Bewegungspfaden verwendet werden gehen von regelmäßigen Abständen innerhalb der Trajektorie aus und sind nur unter diesen gültig Umstände (Gurarie et al. 2009). Dabei können unterschiedliche Bearbeitungswerkzeuge zum Einsatz kommen Umzugsdaten, um die Annahmen der Regelmäßigkeit zu erfüllen. Zum Beispiel Flugbahnen rediskretisiert werden können (Benhamou 2004; Calenge et al. 2009), was bedeutet, dass Umzüge können entfernt werden, bis die verbleibenden Daten die Anforderung der zeitlichen Regelmäßigkeit erfüllen ("Verdünnung"). Alternativ können fehlende Verlagerungen durch die Anwendung von Techniken ersetzt werden wie räumliche Interpolation (Lonergan et al. 2009; Thiebault und Tremblay 2013) oder Koppelnavigation (Bidder et al. 2015; Liu et al. 2015; Wensveen et al. 2015). Außerdem, Nur Teilmengen, die auf kontinuierliche und regelmäßig erfasste Verschiebungen des Originals beschränkt sind Die Flugbahn kann für weitere Analysen ausgewählt werden (Benhamou 2004; Calenge et al. 2009). Ansätze, die Bewegung in kontinuierlicher Zeit modellieren, sind ebenfalls in der Lage, damit umzugehen unregelmäßige Datenstrukturen (z. B. Johnson et al. 2008; Patterson et al. 2016).

Darüber hinaus können lebensraumbedingte Probenahmefehler und räumliche Ungenauigkeiten auftreten und müssen in den vorläufigen Analysen berücksichtigt werden (Hurford 2009; Jerde und

Visscher, 2005; Williams et al. 2012). Dazu gehört auch die Überprüfung der Daten auf extreme Ausreißer oder Abschätzen des Fehlers der angewandten Tracking-Technologie (z. B. bereitgestellt von ARGOS). Systeme; (Lowther et al. 2015). Einige Arten von Zustandsraummodellen umfassen den Standort Filterung, bei der solche Informationen vorab implementiert werden können, um die abzuschätzen wahre Positionen fehlerhafter Umzugsdaten (z. B. Kalman Filtering; Austin et al. 2003; Sibert et al. 2003; Silva et al. 2014).

### *3) Datenvisualisierung und Signalverteilungen*

Eine visuelle Betrachtung der Bewegungsbahn kann bereits Hinweise auf die Existenz geben unterschiedliche Verhaltensmodi (Brillinger et al. 2004; Demšar et al. 2015; Shamoun-Baranes et al. 2012). Auch um geeignete Wegsignale auszuwählen, die Informationen übermitteln mögliche Veränderungen im Bewegungsverhalten, Untersuchungen ihrer Variabilität und Verteilungen (z. B. Histogramme) sollten berücksichtigt werden. Zum Beispiel Multimodalität innerhalb Die Pfad-Signal-Verteilungen können auch auf die mögliche Existenz unterschiedlicher Signale hinweisen Verhaltensmodi (siehe Anwendungsbeispiele). Weiter, je nach Absicht Bei der Segmentierungsmethode sind für die Anpassung auch Kenntnisse über die Parameterverteilungen erforderlich von Bewegungsmodellen innerhalb der verschiedenen Arten von Zustandsraummodellen (Codling et al. 2008; Morales et al. 2004). Ein wesentlicher Teil der Methoden stammt aus der Zeitreihe In diesem Rahmen kann die zeitlich geordnete Darstellung der Pfadsignale auf das Vorhandensein von Änderungen hinweisen in der zeitlichen Abfolge (siehe Anwendungsbeispiele unten). Visuelle Prüfung der Variation Der zeitliche Verlauf der Signale kann Aufschluss über die Entfernung und das Bewegungsverhalten geben. Für Bunnefeld et al. (2011) und Killeen et al. (2014) untersuchten zeitlich geordnete Werte der Netto-Quadrat-Verschiebung (Tabelle 3.1) für einzelne oder mehrere Modalitäten, um zu erkennen potenzielle Einwanderer. Darüber hinaus erfolgt die visuelle Kontrolle der Bewegungsbahnen kann helfen, ungewöhnliche Umzüge und Bewegungen zu erkennen (Demšar et al. 2015; Shamoun Baranes et al. 2012). Daher ist die visuelle Überprüfung der Flugbahn wichtig für Fehler Überprüfung und kann dabei helfen, biologische Hypothesen zu verfeinern, die mit einem bestimmten Datensatz getestet werden sollen.

### *4) Bewegungsskalen und Datentransformation*

Auch die Erkennbarkeit und Beobachtbarkeit von Veränderungen im Bewegungsverhalten kann sich mit ändern zeitliche und räumliche Skala (Fryxell et al. 2008; Gurarie und Ovaskainen 2011). Es gibt Mehrere Optionen für Indizes und Transformationen, die Informationen über die Variation liefern räumliche und zeitliche Skalen der Pfadeigenschaften (z. B. trigonometrischer Kreisraum;

Thiebault und Tremblay 2013). Weiter: Unterabtastung, Neudiskretisierung oder Verschiebung Fenster können angewendet werden, um die zeitliche Körnung zu ändern (z. B. täglich, nächtlich, wöchentlich oder) monatliche Umzüge), um die Mittelwerte oder Varianzen von Pfadparametern zusammenzufassen (Ganskopp und Johnson 2007; Laidre et al. 2004; Long et al. 2013; Postlethwaite und Dennis 2013). Auch mehrstufige Signale (siehe Tabelle 3.1) wie die einfache Geradheit Index (Batschelet 1981) und seine verschiedenen Erweiterungen (Postlethwaite et al. 2013; Wilson et al. 2007) kann verwendet werden, um die Variation der Pfadgeradheit innerhalb einer Trajektorie zu untersuchen im Laufe der Zeit und mit mehreren zeitlichen Auflösungen. Pfadparameter wie der erste Durchgang oder Die Verweilzeit (Tabelle 3.1) kann auf verschiedenen räumlichen und zeitlichen Skalen berechnet werden ermöglichen weitere Einblicke in die zugrunde liegenden räumlichen und zeitlichen Maßstäbe individueller Bewegung Verhalten (Barraquand und Benhamou 2008; Byrne und Chamberlain 2012; Frair et al. 2005). Schließlich können verschiedene Transformationen der Pfadparameter angewendet werden bestimmen dominante und konstante periodische Frequenzmuster in den Bewegungsdaten. Für Beispielsweise liefern Fourier- und Wavelet-Transformationen wertvolle Einblicke in periodische Prozesse Bewegungsstrukturen wie zirkadiane, saisonale oder tageszeitliche Rhythmen (Gaucherel 2011; Polansky et al. 2013; Sur et al. 2014; Wittemyer et al. 2008).

## Studienziele

Nach der vorläufigen Analyse der Datenstruktur und relevanten Pfadeigenschaften, Die Auswahl geeigneter Segmentierungsmethoden wird hauptsächlich von den Zielen der Studie beeinflusst (Abbildung 3.3; grüne Felder). Je nach Studienziel und Datenstruktur also unterschiedlich Methoden angewendet werden können.

### *1) Beschreibung des Bewegungsmusters*

Die meisten geeigneten Methoden zur quantitativen Beschreibung von Bewegungsmustern sind basierend auf Pfadtopologie-Ansätzen wie einfacher Schwellenwert oder multivariat Klassifizierungsalgorithmen (detaillierte Informationen zu den einzelnen Methoden im Anhang S3.1). Diese Ansätze stellen hinsichtlich Dateneigenschaften wie Regelmäßigkeit und Daten die geringsten Anforderungen erfordern keine Datentransformationen, da sie nur minimale Annahmen treffen zugrunde liegende Datenstrukturen, Bewegungsmodelle oder Verhaltenszustände. Sie können jedoch sein wertvolle Erkundungsinstrumente zur Bestimmung der potenziellen Anzahl unterschiedlicher Verhaltensweisen Zustände innerhalb der beobachteten Bewegungsdaten (z. B. Dzialak et al. 2015; Gutenkunst et al. 2007; Van Moorter et al. 2010). Darüber hinaus können die Methoden zum Testen eingesetzt werden

bestimmte Hypothesen darüber, wie sich bestimmte Wegsignale bei unterschiedlichem Verhalten oder bei unterschiedlichen Verhaltensweisen ändern bestimmte Zeiträume. Für einige Studienziele könnte daher eine Aufteilung ausreichend sein Bewegungen in zwei oder mehr unterschiedliche Verhaltenszustände (z. B. Fern- vs. Kurzstrecken). Bewegungen) basierend auf einem Schwellenwert innerhalb eines ausgewählten Wegsignals (z. B. Schrittlänge; Zeller et al. 2014). Ebenso könnte der Zeitpunkt der Erfassung der Umzüge genutzt werden verschiedene Verhaltensweisen unterscheiden (z. B. tagsüber vs. nächtliche Bewegungen).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Methoden zur Musterbeschreibung eingesetzt werden können, um Erkenntnisse über Potenziale zu gewinnen Verhaltenszustände und sogar zur Erkennung potenzieller Treiber der beobachteten Muster (z. B. nächtliches Bewegungsverhalten mit längerer Schrittlänge). Allerdings der betrachtete Weg Signale müssen sorgfältig und entsprechend den erwarteten Bewegungsänderungen ausgewählt werden Verhaltensweisen und zugrunde liegende Verhaltensweisen (Gurarie et al. 2016; Van Moorter et al. 2010). Darüber hinaus bieten topologiebasierte Methoden aufgrund ihrer relativen Einfachheit wenig haben eine hohe Erklärungskraft und eignen sich in der Regel nicht zur Analyse komplexer Bewegungsmuster (Gurarie et al. 2016).

## *2) Erkennung von Änderungspunkten*

Das zweite Beispiel für allgemeine Studienziele ist die Festlegung wichtiger (signifikanter) Änderungspunkte im Bewegungsverhalten oder der Flugbahn eines Tieres. Das Präsentierte Ansätze konzentrieren sich entweder auf die Pfadtopologie oder auf eine Zeitreihe eines Pfadsignals. Sowohl In diesen Fällen wird die sequentielle Beziehung zwischen aufeinanderfolgenden Umzügen berücksichtigt.

Die relevanten topologiebasierten Methoden konzentrieren sich entweder auf die Änderungen innerhalb der absolute räumliche Position (z. B. der Change Point Test; Byrne et al. 2009; Tabelle 3.2) oder verschiedene Wegsignale und ihre Form entlang der Flugbahn (z. B. mithilfe von Spatio-Temporal). Kriteriensegmentierung; Abbildung 3.3). Allerdings sind die daraus resultierenden Änderungspunkte Topologiebasierte Methoden geben in der Regel keine Auskunft über die Bedeutung von die beobachteten Veränderungen innerhalb der Datenzusammensetzung. Wenn wesentliche Änderungen festgestellt werden Punkte ist das Ziel, zum Beispiel den Beginn von Migrationsereignissen zu erkennen, dann Methoden aus Die Zeitreihenkategorie ist die bessere Wahl, da sie die Signifikanz gezielt abschätzt von Änderungen innerhalb einer zeitlich geordneten Datensequenz (Abbildung 3.2b). Der Großteil der Zeitreihen Ansätze sind in der Lage, zeitliche Autokorrelation innerhalb der Daten zu berücksichtigen Reihenfolge, was ein wichtiger Vorteil sein kann, da keine Unabhängigkeit von Umzügen besteht ist für viele Standardstatistiken eine Herausforderung (Gurarie et al. 2009). Wie in unserem zu sehen ist

Beispielsweise kann auch die Autokorrelationsstruktur der Daten wertvolle Informationen enthalten über die zugrunde liegenden Verhaltenszustände (Cushman 2010). Als Vorsichtsmaßnahme: die meisten Zeitreihen Methoden stellen höhere Anforderungen an die Dateneigenschaften, insbesondere an die Regelmäßigkeit der Zeitintervalle zwischen Umzügen (Ausnahme ist die Verhaltensänderungspunktanalyse); BCPA). Darüber hinaus sind viele der geeigneten Zeitreihenmethoden in Tabelle 3.2 aufgeführt hängen von einem oder mehreren Parametern ab, die vor den Analysen definiert werden müssen, z als Größe eines sich bewegenden Fensters (z. B. für die Verhaltensänderungspunktanalyse; Gurarie et al. 2009) oder die Mindestanzahl an Umzügen innerhalb eines bestimmten Segments (z. B. die bestrafte Kontrastmethode; Lavielle 1999). Daher gibt es mehrere Annahmen, über die B. die Anzahl möglicher Änderungen oder die Dauer eines Verhaltenszustands, müssen vorher vorgenommen werden Das Festlegen dieser Parameter erhöht die Anfälligkeit für Fehler und Verzerrungen sowie Grenzen Reproduzierbarkeit.

Im Gegensatz dazu sind topologiebasierte Methoden zur Änderungspunkterkennung weniger verbreitet hängen von solchen Parametereinstellungen ab und konzentrieren sich meist auf Veränderungen im Raum Zusammensetzung der Flugbahn. Allerdings ist der Maßstab, in dem diese Methoden erkennen können Veränderungen im Bewegungsverhalten hängen stark von der zeitlichen Auflösung der Daten ab. Mit höheren Frequenzen aufgezeichnete Umzüge können detailliertere Informationen darüber liefern Verhaltensweisen im Feinmaßstab. Niedrige Frequenzen begrenzen normalerweise den Maßstab, auf dem die Topologie basiert Algorithmen können Veränderungen im zugrunde liegenden Verhalten bestimmen (Byrne et al. 2009; Getz und Saltz 2008).

Zeitreihenansätze reagieren in der Regel weniger empfindlich auf die zeitliche Abtastung Frequenz der Daten zur Erkennung von Änderungspunkten bei entsprechenden Eingangssignalen zur Übermittlung sinnvoller Informationen verwendet werden (z. B. Persistenzgeschwindigkeit; Gurarie et al. 2009). Zeitreihenbasierte Methoden müssen jedoch sorgfältig ausgewählt werden Annahmen zu Datenverteilungen (z. B. Gaußsche vs. nicht-Gaußsche Zeitreihen) und Die angewandten Statistiken können unterschiedlich sein (weitere Einzelheiten finden Sie in der Ergänzung S3.1).

### *3) Identifizierung des zugrunde liegenden Prozesses*

Identifizierung von Prozessen, die komplexen Bewegungsverhaltensweisen und verschiedenen Zustandstypen zugrunde liegen Weltraummodelle (SSM) sind geeignete Optionen. SSMs sollen latente oder verborgene Zustände identifizieren Modelle basierend auf den beobachteten Bewegungsdaten. In diesem Zusammenhang stellen versteckte Zustände dar verschiedene Verhaltensmodi, vorausgesetzt, dass sie mit unterschiedlichen Parametern beschrieben werden können

Verteilungen der Pfadeneigenschaften. Die Mehrzahl der SSMs kann als interpretiert werden Multi-State-Random Walk und basieren normalerweise auf Annahmen über die Dichtefunktionen der Schrittlängen- und Drehwinkelverteilungen (Gurarie et al. 2016; Morales et al. 2004). Hierarchische Ansätze können verwendet werden, um unterschiedliche Anzahlen und Zusammensetzungen abzuschätzen Verhaltenszustände für jedes der untersuchten Individuen und ziehen daraus weitere Modellschlussfolgerungen das Bevölkerungsniveau (Jonsen et al. 2013; Jonsen et al. 2005; Flemming et al. 2010; Morales et al. 2004). Ein weiterer Vorteil dieser Modelle besteht darin, dass einige davon explizit berücksichtigt werden können Fragen der Tierbewegungsdaten, wie z. B. Unregelmäßigkeiten aufgrund fehlender Umsiedlungen und Messfehler (z. B. Standortfilterung; Jonsen et al. 2013; Patterson et al. 2008). In Insbesondere ermöglichen SSMs, die mit Bayes'schen Schätztechniken ausgestattet sind, die Integration von Prior Kenntnisse über Stichprobenfehler (Jerde und Visscher, 2005; Jonsen et al. 2013; Jonsen et al. 2005). Beispielsweise Informationen über die Genauigkeit und Qualität des akquirierten Umzugs Daten, wie sie vom ARGOS-System bereitgestellt werden, können in das Beobachtungsmodell implementiert werden eines solchen SSM-Frameworks (Jonsen et al. 2005; Flemming et al. 2010; Silva et al. 2014). Wichtig ist, dass Zustandsraummodelle den Einfluss von Lebensraummerkmalen und anderen integrieren können Umweltinformationen wie Meerestiefe oder Temperatur, die elektronisch erfasst werden Tagging-Daten zu Verhaltensänderungen (Beyer et al. 2013; Dowd und Joy 2011; Patterson et al. 2008). Daher bieten sie einen wertvollen Rahmen für Schätzungen und Vergleiche die Reaktionen staatlicher Zusammensetzungen und ihre Übergangswahrscheinlichkeiten auf unterschiedliche Kovariaten (DeRuiter et al. 2016; Morales et al. 2004; van de Kerk et al. 2014). Darüber hinaus bieten viele der SSM-Methoden aufgrund ihrer mechanistischen Grundlage Folgendes Informationen über die Unterschiede in den geschätzten Parameterverteilungen der betrachteten Bewegungsmodelle. Somit können Zustandsraummodelle auch zur Simulation oder Vorhersage verwendet werden Bewegungsmuster unter unterschiedlichen Umgebungsbedingungen (Patterson et al. 2008). Der Die größte Herausforderung bei der Verwendung von Zustandsraummodellen ist die Notwendigkeit, die verschiedenen Werte abzuschätzen Modellparameter, die mathematisch und rechentechnisch komplex sein können Verfahren (Jonsen et al. 2005; Patterson et al. 2016). Zusammenfassend: Zustandsraummodelle bieten viel Flexibilität für ein mechanistisches Verständnis von Tierbewegungen, Denn die Prozessmodelle ermöglichen es, bestimmte zugrunde liegende Bewegungsmuster anzupassen (z. B. verschiedene korrelierte zufällige Spaziergänge) zu den beobachteten Bewegungen (Jonsen et al. 2005; Patterson et al. 2008).

Allerdings ist die Anzahl der potenziellen Zustände, die innerhalb der Modelle berücksichtigt werden, normalerweise gering muss vor der Antragstellung ermittelt werden (Patterson et al. 2016). Auch der General

Die Zusammensetzung der betrachteten Bewegungsmodelle innerhalb der Staaten muss vorab festgelegt werden. Dies beschränkt SSM hauptsächlich auf Variationen diskreter korrelierter Zufallswanderungen (Morales et al. 2004).

Eine weitere Möglichkeit, „verborgene Zustände“ mit unterschiedlicher Zusammensetzung zu identifizieren Bewegungparameter ist die Bayes'sche Partitionierung von Markov-Modellen (Gueguen 2000; Gurarie et al. 2016). Technisch gesehen ist dieser Ansatz kein Zustandsraummodell, aber er repräsentiert eine einfache Lösung zur Erkennung verschiedener Modelle innerhalb der beobachteten Bewegungsdaten. Die Methode schätzt die Verteilungen eines Pfadsignals für eine gegebene Anzahl potenzieller Zustände und ordnet jeden Umzug einem von ihnen zu (Calenge 2011; Gueguen 2000). Jedoch, BPMM macht keine Angaben zu den möglichen Prozessen, dem Übergang Wahrscheinlichkeiten zwischen den erkannten Zuständen oder der potenzielle Einfluss von Kovariaten.

### *Illustration anhand simulierter Daten*

Um die drei Arten von Forschungsfragen und die damit verbundenen Analyseansätze zu veranschaulichen, haben wir Als nächstes wenden Sie eine Methode jeder Art von Analyseansätzen auf einen einzelnen Datensatz an. Dafür, Zur Generierung der jährlichen Bewegung haben wir ein einfaches, auf Einzelpersonen basierendes Simulationsmodell verwendet Spur eines Tieres in R (R Core Team 2015). Details zu den Simulationen und allen relevanten Parameter finden Sie im Anhang S3.2. Im Wesentlichen haben wir ein Tier simuliert tagsüber aktiver als nachts, bewegte sich in seinem Lebensraum schneller als im Matrix (ungünstiger Lebensraum) und wanderte zwischen zwei Aktivitätszentren (z. B. Sommer- und Wintergebiet). Wir haben 12 Monate lang eine Bewegungsspur mit simuliert Stündliche Verschiebungen in einer Landschaft bestehend aus  $400 \times 400$  Zellen (Abbildung 3.4a).

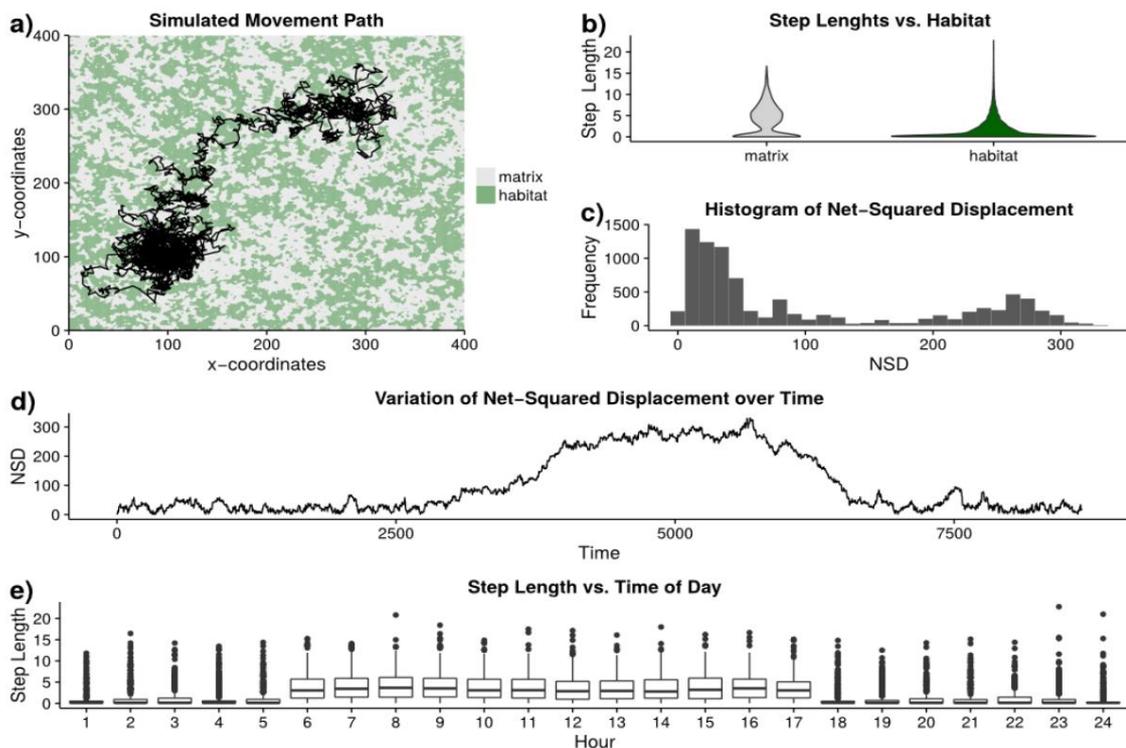


Abbildung 3.4: Simulierte Flugbahn und Ergebnisse vorläufiger Analysen. a) Übersicht über das Simulierte Bewegungspfad und Lebensraumkonfiguration. b) Verteilungen der beobachteten Schrittlängen innerhalb und außerhalb des Lebensraum (Matrix) des verfolgten Tieres. Ergebnisse vorläufiger Analysen für die Netto-Quadrat-Verschiebung Signal einschließlich der Verteilung (c) und der Zeitreihe über den gesamten Tracking-Zeitraum (d). Verteilungen der beobachteten Schrittlängen zu verschiedenen Tageszeiten (e).

Für diesen Datensatz interessierten uns drei verschiedene Forschungsfragen. Erste, Wir haben die Hypothese bewertet, dass die Bewegungsintensität des Tieres irgendwie unterschiedlich war zwischen seinem Lebensraum und der (potenziell feindlichen) Matrix, im engeren Sinne Nichtlebensraum. Zu Um diese Frage zu beantworten, haben wir eine topologiebasierte Methode unter Verwendung eines Schwellenwerts zur Unterscheidung gewählt Kurz- und Langstreckenbewegungen und verglich die Proportionen dieser beiden Stufen innerhalb des Lebensraums und der Matrix. Zweitens wollten wir beurteilen, ob das Tier zeigte saisonale Migrationsmuster zu ermitteln und, wenn ja, die Zeiten zu erkennen, zu denen Migrationsbewegungen stattfinden fanden das ganze Jahr über statt. Hierzu haben wir eine Zeitreihenanalyse zur Segmentierung angewendet Bewegungsdaten basierend auf Änderungen in einem beobachteten Wegsignal. Abschließend haben wir beurteilt ob zwei unterschiedliche Verhaltenszustände unterschieden werden konnten und ob der Wechsel Die Wahrscheinlichkeit zwischen diesen beiden Zuständen könnte mit der Tageszeit und dem Lebensraum zusammenhängen. Antworten Für diese Forschungsfrage verwendeten wir einen Zustandsraummodellansatz mit zwei diskreten Zuständen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Verteilung bestimmter Pfadparameter. Vor der Adressierung Um diese Forschungsfragen zu beantworten, führten wir verschiedene Voranalysen durch, um Erkenntnisse zu gewinnen

über Dateneigenschaften und leiten den Entscheidungsprozess auf sinnvolle Pfadsignale und an geeignete Segmentierungsmethode für jede Frage (Abbildung 3.3).

Ergebnisse

## *Vorläufige Analysen*

Wie bereits erwähnt, sind vorläufige Analysen ein wesentlicher Bestandteil von Analysen auf Pfadebene und sollte vor der Anwendung einer Segmentierung gründlich durchgeführt werden Ansatz. Da unser simulierter Datensatz aus stündlich erfassten Umzugsdaten bestand In diesem Intervall haben wir die Regelmäßigkeit des Probenahmeregimes nicht getestet. Solche Tests können jedoch sein durchgeführt, indem die Verteilung der Zeitverzögerungen zwischen den Stichprobenumzügen untersucht wird (z. B. mithilfe von Histogrammen). Weitere Analysen zur Überprüfung der Regelmäßigkeit einer Flugbahn bzw Das Testen der Unabhängigkeit fehlender Datenpunkte ist im *adehabitatLT* implementiert Paket (Calenge 2011). Im nächsten Schritt sollte auf mögliche Korrelation getestet werden Strukturen innerhalb der beobachteten Bewegungsdaten. Wir haben verschiedene Tests basierend auf Dray angewendet et al. (2010) und stellten signifikante Korrelationen zwischen aufeinanderfolgenden Messungen des fest Schrittlänge und auch Drehwinkel bis zu einer Zeitverzögerung von fünf Umstellungen. Deshalb, Gemäß unseren Richtlinien (Abbildung 3.3) haben wir Methoden ausgewählt, die dies berücksichtigen zeitliche Autokorrelationen.

Aussagekräftige Pfadparameter, die relevante Informationen über das Potenzial vermitteln Veränderungen im Bewegungsverhalten sind für eine fundierte Pfadsegmentierungsanalyse unerlässlich. Somit sind Vergleiche verschiedener Signale (z. B. primäre und sekundäre Ableitungen, Tabelle 3.1) hinsichtlich ihrer Verteilungen und Variation im Zeitverlauf sollten im durchgeführt werden Voruntersuchung. Wir haben mehrere explorative Analysen für die Schrittlänge durchgeführt (aufgrund von (im stündlichen Abtastmodus ist dies auch das Geschwindigkeitssignal), Drehwinkel und Nettoquadrat Verschiebungssignale (NSD) (weitere Details in Ergänzung S3.2). Zum Beispiel Abbildung 3.4 zeigt die Verteilungen von NSD und Schrittlänge sowie deren zeitliche Variation. Der Das NSD-Signal liefert aussagekräftige Informationen über das Entfernungsverhalten eines Tieres stellt die Entfernung zu dem Punkt dar, an dem der Verfolgungszeitraum begann. Inspektion davon Das Signal über den gesamten Probenahmezeitraum zeigte, dass es einen steilen Anstieg gab Werte dieses Parameters, gefolgt von einem Plateau und einer Abnahme, bis die Werte im Bereich waren gleichen Bereich wie am Anfang (Abbildung 3.4d). Darüber hinaus beobachteten wir einen Trend hin zu einem bimodalen Ansatz Verteilung von NSD (Abbildung 3.4d). Wie oben beschrieben kann es zu Verhaltensänderungen kommen

auf verschiedenen Zeitskalen erkennbar. Auftragen der Verteilung der Schrittlängen gegen die Beobachtung der Tageszeit, zu der sie aufgezeichnet wurden, zeigte, dass das Tier möglicherweise aktiver war tagsüber wie nachts (Abbildung 3.4e). Schließlich haben wir alle drei Pfadsignale verwendet, Schrittlänge (in unserem Fall gleichbedeutend mit Geschwindigkeit), Drehwinkel und NSD für die verschiedenen Segmentierungsansätze.

### *Lebensraumspezifische Bewegungsmuster*

Wir haben eine Schwellenwertmethode angewendet, um zwei verschiedene Bewegungsmuster darin zu unterscheiden Der simulierte Datensatz. Zur Aufteilung der Verlagerungen in Nahbereichsverlagerungen wurde ein einfacher Grenzwert verwendet (z. B. Lagerbewegungen) und Bewegungen über große Entfernungen (z. B. Umherstreifen oder Zerstreuung). Umzüge mit einer beobachteten Schrittlänge von weniger als 2 Einheiten galten Bewegungen mit kurzer Reichweite wohingegen diejenigen mit einer längeren Schrittlänge als Bewegungen mit großer Reichweite klassifiziert wurden. Ein Scan Wie in Abbildung 3.5a zu sehen ist, variierte der Anteil der beiden Bewegungsverhaltensweisen Lebensraum und Nichtlebensraum. Beispielsweise sind die meisten Bewegungen über kurze Entfernungen (ca 73,3 %) ereigneten sich im Lebensraum des Tieres. Mehr als die Hälfte der Bewegungen (ca 58,5 %) außerhalb des Lebensraums waren auf den Fernverhaltenszustand zurückzuführen. Weiter ein Chi Der quadratische Test zeigte eine signifikante (nicht zufällige) Verteilung der beiden Stufen dazwischen Lebensraum und Nicht-Lebensraum ( $p < 0,001$ ). Offensichtlich hängen die Ergebnisse stark vom gewählten Schwellenwert ab Wert. Daher müssen Grenzwerte sorgfältig und auf einer fundierten Grundlage gewählt werden Schlussfolgerungen, insbesondere wenn sie auf reale Bewegungsdaten angewendet werden (siehe Beispiele in Dzialak et al. 2015; Zeller et al. 2014).

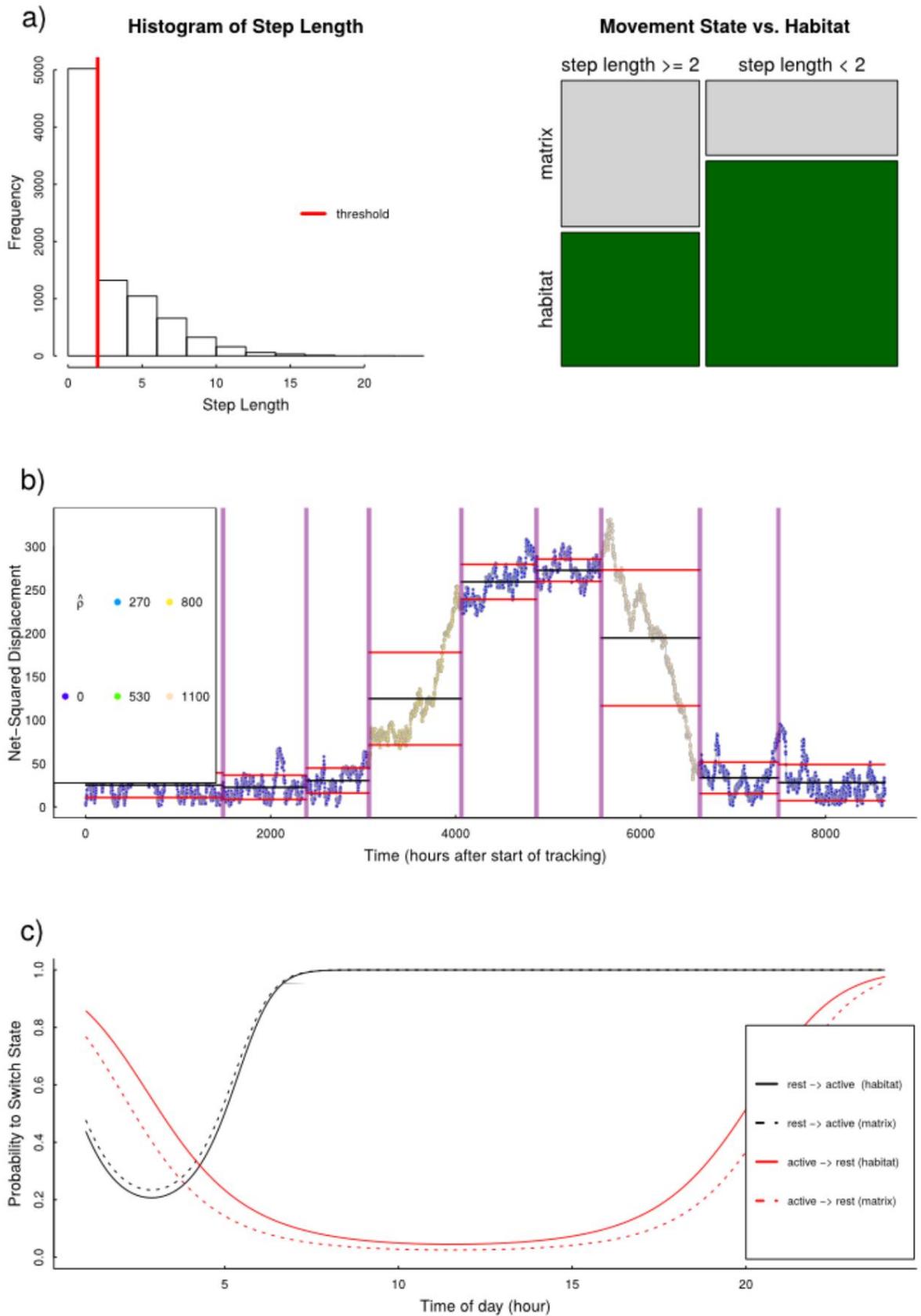


Abbildung 3.5 Ergebnisse von drei verschiedenen Segmentierungsmethoden unter Verwendung der simulierten Bewegungsdaten. a) Das linke Feld zeigt die Verteilung der beobachteten Schrittlängen sowie den angewendeten Grenzwert (Schwellenwert = 2 Einheiten). Die Anteile der resultierenden Verhaltenszustände (Kurz- und Fernbewegungen) innerhalb und außerhalb des Lebensraums sind im rechten Bereich dargestellt. b) Ergebnisse der Verhaltensänderungspunktanalysen

angewendet mit dem Netto-Quadrat-Verschiebungssignal. Die beobachtete Zeitreihe wurde an signifikanten Änderungspunkten (vertikale Linien) segmentiert, um Bewegungen innerhalb der Hauptverbreitungsgebiete des Tieres und zweier Migrationsperioden zu unterscheiden. Die Farbe des geschätzten Parameters  $\hat{\gamma}$  gibt den Grad der zeitlichen Autokorrelation an. c) Änderung der Wechselwahrscheinlichkeiten zwischen den beiden Zuständen (Ruhezustand vs. Aktivzustand) in Abhängigkeit von den verschiedenen Tageszeiten. Die Wechselwahrscheinlichkeiten unterschieden sich auch hinsichtlich der Frage, ob sich das Tier in seinem Lebensraum aufhielt oder nicht. Schwarze Linien markieren die Wechsel vom Ruhezustand in den aktiven Zustand. Rote Linien zeigen die Umschaltwahrscheinlichkeiten vom aktiven in den Ruhezustand.

### *Zeitpunkt der Migration*

In unserem Anwendungsbeispiel haben wir uns für die Verhaltensänderungspunktanalyse (BCPA Gurarie) entschieden (et al. 2009; siehe Tabelle 3.2), um zu zeigen, wie signifikante Änderungen innerhalb erkannt werden können eine Zeitreihe eines Wegsignals, um Abschnitte potenziellen Migrationsverhaltens zu finden.

Wir haben die Folge des Netto-Quadrat-Verschiebungsparameters (NSD, Tabelle 3.1) als gewählt die Modelleingabe. Wie in Abbildung 3.5b) zu sehen ist, ermittelte der BCPA mehrere Segmente mit vergleichsweise geringer Nettoquadratverschiebung vor dem simulierten Migrationsereignis (von 0 bis 3000 Stunden nach Beginn der Verfolgung). Auf diesen Zeitraum folgt ein Segment mit zunehmender Verschiebung und auch höherer Autokorrelation, was interpretiert werden kann als potenzielles Migrationsverhalten. Das Plateau innerhalb der NSD-Zeitreihe (ca. 4000 to 5500 Stunden nach Beginn der Fährte) markiert die Ankunft der simulierten Tierspur in ihrem zweiten Bereich (z. B. Sommerplätze). Das zweite Migrationsereignis ist wieder einmal von einem Segment mit abnehmendem NSD, aber auch hohen Autokorrelationswerten erkannt. Endlich, Die letzten beiden Segmente weisen niedrige NSD-Werte auf, die mit denen am Anfang vergleichbar sind dass das Tier zum ersten Bereich zurückgekehrt ist, in dem die Verfolgung begonnen wurde (z. B. Überwinterungsgebiete). Zusammenfassend war die zeitreihenbasierte Analyse erfolgreich Bestimmung mehrerer Segmente, einschließlich einer Unterscheidung von Bewegungen innerhalb des Bereichs Migrationsbewegungen sowie eine Identifizierung des Beginns der Migration.

### *Grundlegende Prozesse*

Im dritten Beispiel gingen wir der Frage nach, ob die Schalter zwischen verschiedenen Bewegungszustände könnten mit zwei Kovariaten verknüpft werden, der Tageszeit und ob die Das Tier befand sich innerhalb oder außerhalb seines Lebensraums. Wir haben ein Hidden-Markov-Modell (HMM; Tabelle 3.2) mit zwei diskreten Verhaltenszuständen, die sich hinsichtlich ihrer Mittelwerte unterschieden der Schrittlängen- und Drehwinkelparameterverteilungen (weitere Details finden Sie in Beilage S2). Das Modell wurde mit dem moveHMM-Paket (Michelot et al.) angepasst. (2016). Der erste Zustand bestand aus Umzügen mit sehr geringen Schrittlängenwerten (Mittelwert von 0,11 Einheiten) und überwiegend negative Drehwinkel. Daher wurde dieser Zustand in Betracht gezogen

repräsentieren ruhendes oder sitzendes Bewegungsverhalten. Im Gegensatz dazu umfasste der zweite Staat von Verlagerungen mit längeren Schrittlängen (Mittelwert 3,4 Einheiten) und positiven Drehwinkeln stellen möglicherweise aktive Bewegungsphasen dar. Die Wahrscheinlichkeit, dass das Tier wechselt vom Ruhezustand zum aktiven Zustand war zu Beginn des Tages geringer und nahm mit der Tageszeit zu (Abbildung 3.5c). Die Umschaltwahrscheinlichkeit von aktiv auf ruhend Tagsüber nahm sie ab und war nachts höher. Darüber hinaus ist die Wahrscheinlichkeit dafür Der Wechsel vom Ruhezustand zum aktiven Zustand war etwas höher, wenn sich das Tier außerhalb seines Lebensraums befand. Ergänzend dazu war es weniger wahrscheinlich, dass das Tier vom aktiven Zustand in den Ruhezustand wechselte als es sich außerhalb seines Lebensraums befand (Abbildung 3.5c). Insgesamt repräsentiert die Modellausgabe die simuliertes Bewegungsverhalten, das aus einer höheren Bewegungsaktivität während des Trainings bestand tagsüber und schnellere Bewegungen außerhalb des Lebensraums. Dies unterstreicht das hohe Potenzial von verschiedene Zustandsraummodellansätze, um ein besseres Verständnis der Prozesse zu erlangen und Mechanismen, die möglicherweise die beobachteten Bewegungsmuster antreiben (Gurarie et al. 2016; Patterson et al. 2008).

## Diskussion

Ziel der Bewegungsökologie ist es, ein tieferes Verständnis der Mechanismen und Mechanismen zu erlangen ökologische Prozesse, die die Bewegungsmuster von Organismen prägen und ihre Konsequenzen für Ökologie und Evolution (Kays et al. 2015; Nathan et al. 2008). Die hier vorgestellten Methoden können angewendet werden, um aus den beobachteten Bewegungsabläufen Verhaltenszustände zu definieren und zu verknüpfen Diese Verhaltenszustände werden verschiedenen Umweltkovariaten zugeordnet, um eine Verbesserung zu erzielen Verständnis der biologischen Prozesse, die das Bewegungsverhalten von Tieren beeinflussen (Killeen et al. 2014; Roeber et al. 2013). Es gibt jedoch keine einzige Methode, die das kann Universell einsetzbar für jede Art von Studienszenario. Wie oben dargestellt, Pfadsegmentierung Die Methoden unterscheiden sich erheblich hinsichtlich ihrer Anforderungen an die Datenstruktur und die Datenbasis Theorie. Angesichts dieser analytischen Variabilität gibt es sicherlich mehrere Möglichkeiten, dies zu tun Gruppieren und kategorisieren Sie die verschiedenen Methoden zur Pfadsegmentierung (Gurarie et al. 2016). Hier haben wir uns entschieden, verschiedene analytische Ansätze hinsichtlich ihrer zu vergleichen Anwendbarkeit für die Beantwortung bestimmter Forschungsfragen und nicht der zugrunde liegenden statistische Rahmenbedingungen. Dennoch ermutigen wir interessierte Forscher, sich zu bewerben Pfadsegmentierungsmethoden, um mehr über die statistischen Details der verschiedenen Methoden zu erfahren (Ergänzung S3.1) und konsultieren Sie die Originaldokumente zur Methode, um das vollständig zu verstehen statistische Eigenschaften der Methode(n), die sie anwenden möchten.

Wir haben einen simulierten Datensatz verwendet, um zu demonstrieren, wie unser vorgeschlagener Entscheidungsprozess abläuft (Abbildung 3.3) kann durchgeführt werden, um verschiedene Forschungsfragen mit Methoden von zu beantworten die drei analytischen Kategorien topologiebasierte, Zeitreihen- und Zustandsraumanalysen. Natürlich hat jede dieser Kategorien Vor- und Nachteile, die es zu berücksichtigen gilt für die Wahl unter ihnen.

Die meisten Methoden, die sich auf die Pfadtopologie konzentrieren (Tabelle 3.2), sind rein beschreibend und zeichnen in der Regel nur neue Beobachtungen auf Basis der verfolgten Bewegung Muster (Franke et al. 2004; Gurarie et al. 2016). Bei bestimmten Analysen könnte dies jedoch der Fall sein bereits ausreichen, um die definierten Forschungsfragen zu beantworten. Wir haben zum Beispiel gezeigt wie ein relativ einfacher Schwellenwertansatz verwendet werden kann, um zwischen zwei zu unterscheiden Extrema eines möglichen Bewegungsverhaltens (Kurz- vs. Langstreckenbewegungen) basierend auf a Wegecharakteristika erfasst und mit unterschiedlichen Lebensraumkonfigurationen verknüpft. Also Topologie basierte Ansätze sind nützlich, wenn spezifische Hypothesen zu Bewegungsmustern vorliegen a priori formuliert werden (Van Moorter et al. 2010). Auch topologiebasierte Methoden sind am wenigsten anspruchsvoll in Bezug auf Datenzusammensetzung und Regelmäßigkeit, da sie keine spezifischen Angaben machen Annahmen über Dateneigenschaften oder die Verteilung des betrachteten Pfades Eigenschaften. Darüber hinaus sind sie analytisch am einfachsten und können dienen als explorative Werkzeuge, z. B. zur Bestimmung der Anzahl potenzieller Bewegungszustände könnte in einem stärker inferenz- oder prozessbasierten Ansatz wie einem SSM weiter analysiert werden (Franke et al. 2004). Allerdings sollten diese Methoden grundsätzlich nicht als Endprodukt eingesetzt werden Punktanalysen, da sie andere wertvolle Informationen wie die Seriennummer größtenteils ignorieren Autokorrelation von Pfadparametern.

Zeitreihenbasierte Ansätze sind in der Regel anspruchsvoller hinsichtlich der Daten Zusammensetzung, sondern bieten tiefere Einblicke in signifikante Veränderungen im Bewegungsverhalten und berücksichtigen wichtige Korrelationsstrukturen in Bewegungsdaten (Gurarie et al. 2009). Solche Methoden können leicht zum Auffinden einzelner oder mehrerer Änderungspunkte in einem System verwendet werden Trajektorie, um den Zeitpunkt wichtiger Änderungen im Bewegungsverhalten zu bestimmen.

Zustandsraummodelle sind wohl die leistungsfähigste Methode zur Analyse von Tieren Bewegungsdaten, die einen „bottom-up“ (ganzheitlichen) Ansatz bieten, bei dem Verhaltenszustände und Wechselwahrscheinlichkeiten zwischen ihnen werden innerhalb desselben Prozesses modelliert (Beyer et al. 2013; Jonsen et al. 2013; Patterson et al. 2008). Allerdings der geschätzte Zustand Konfigurationen basieren auch auf bestimmten Modellannahmen über die Bewegung

Eigenschaften (z. B. Varianten korrelierter Zufallswanderungen) und das beobachtete Muster in der berücksichtigte Daten (Patterson et al. 2016). Daher vermitteln SSMS letztendlich keine biologisch sinnvolle Unterscheidung verschiedener („wahrer“) Bewegungsverhalten (Beyer et al. 2013; Patterson et al. 2016). Darüber hinaus sind viele der vorgestellten SSMS recht komplex und daher möglicherweise am schwierigsten auf empirische Daten anzuwenden. In Ordnung Wir fördern die Anwendung von Zustandsraummodellen in der Bewegungsökologie Biologen sollen bei der Gestaltung von Studien mit Statistikern und Modellierern zusammenarbeiten Daten analysieren. Solche interdisziplinären Forschungsteams sollten auf die wachsende Zahl zurückgreifen von R-Paketen zur Anpassung von Zustandsraummodellen (z. B. Albertsen et al. 2015; Michelot et al. 2016; siehe Beilage S3.1) und auf die zunehmende Zahl praxisbezogener Arbeiten Ratschläge zur Verwendung dieser Modelle (z. B. Jonsen et al. 2013; Patterson et al. 2008; Pedersen et al. 2011).

Abschließend die Mehrzahl der vorgestellten Methoden der Zeitreihe und des Zustandsraums Analysen basieren auf zeitdiskreten Modellen und erfordern daher eine regelmäßige Probenahme Regime (Abbildung 3.3; McClintock et al. 2014). Eine solche Datenregelmäßigkeit ist nicht immer möglich zu erhalten, obwohl verschiedene Verfahren zur Verfügung stehen, die eine regelmäßige Probenahme erreichen (vgl über). Es gibt jedoch mehrere Ansätze, die Diffusionsprozesse zur Modellierung verwenden Bewegungen in kontinuierlicher Zeit und sind in der Lage, mit unregelmäßigen Daten umzugehen Kompositionen (Fleming et al. 2014; Patterson et al. 2016). Zum Beispiel hoch Selten abgetastete Bewegungsdaten können mit einem räumlichen HMM analysiert werden diskrete Raumstruktur (Jonsen et al. 2013; Pedersen et al. 2011). Darüber hinaus Methoden Implementierung kontinuierlicher Zeitprozesse und Schätzung von Wechseln zwischen verschiedenen Verhaltenszustände wurden vorgestellt von (Blackwell 2003; Blackwell et al. 2015; Hanks et al. 2012; Harris und Blackwell 2013; Johnson et al. 2008).

Wie Gurarie et al. (2015) ist eine vorläufige Datenanalyse eine sehr wichtiger Teil der Arbeit mit Bewegungsdaten, und wir betonen, dass dies häufig zu Ergebnissen führt Ein viel tieferes Verständnis der beobachteten Muster kann dabei helfen, optimale Ergebnisse zu ermitteln analytische Ansätze für einen bestimmten Datensatz und können schließlich zu aussagekräftigeren Ergebnissen führen Schlussfolgerungen. Ein Hauptaugenmerk sollte auf der Bestimmung der Charakteristika der Bewegung liegen ändern, um optimale Pfadsignale auszuwählen, die diese Änderungen darstellen. Darüber hinaus ist die funktionsrelevante Zeitrahmen, in denen sich die beobachtete Art bewegt, und möglicherweise Änderungen seines Verhaltens müssen sorgfältig beurteilt werden (Benhamou 2014; Postlethwaite und

Dennis 2013). Im Allgemeinen gibt es mehrere Pfadsignale, die üblicherweise verwendet werden  
Nur bestimmte Segmentierungsmethoden. Beispielsweise gibt es in der Literatur den bestrafte Kontrast  
Die Methode (Lavielle 2005) wird fast ausschließlich entweder bei der ersten Passage oder angewendet  
Verweilzeitparameter (z. B. Barraquand und Benhamou 2008; Henry et al. 2016; Le  
Corre et al. 2014). Wie oben dargelegt (Tabelle 3.1), gibt es jedoch mehrere Optionen dafür  
Ziehen von Informationen aus der beobachteten Flugbahn unter Verwendung verschiedener Pfadparameter. Wir  
legen nahe, dass neue Kombinationen von Pfadsignalen oder Hybride verschiedener Techniken möglich sein könnten  
führen zu wertvollen Erkenntnissen zum Bewegungsverhalten. Zum Beispiel anstelle des typisch  
Wir verwendeten Geschwindigkeitsmaße für den BCPA (z. B. Persistenzgeschwindigkeit; Gurarie et al. 2009).  
wählte den Netto-Quadrat-Verschiebungsparameter als Eingangssignal, um das zu bestimmen  
Zeitpunkt des Migrationsverhaltens in unserem simulierten Datensatz. Verschiedene Analysemethoden können  
können auch in einem mehrstufigen Vorgehen kombiniert werden, bei dem in einem ersten Schritt ein Bewegungspfad erstellt wird  
segmentiert mit einer der Methoden zur Erkennung von Änderungspunkten innerhalb der Bewegung  
Daten (z. B. ein Zeitreihenansatz wie BCPA). In einem zweiten Schritt ein Clustering-Algorithmus  
könnte zur Bestimmung von Gruppen von Segmenten mit potenziell gleichem Verhalten angewendet werden  
(z. B. Schritt 4 in Abbildung 3.1). In einem letzten Schritt werden die Segmente der verschiedenen Cluster erstellt  
Bewegungsverhalten könnte mit verschiedenen Arten von Umweltdaten verknüpft werden (z. B. mithilfe von a  
Schrittauswahlanalyse (Thurfjell et al. 2014; Zeller et al. 2015). Beispielsweise haben Zhang et  
al. (2015) wandten einen solchen mehrstufigen Ansatz an, um eine Reihe unterschiedlicher Verhaltensweisen zu bestimmen  
innerhalb der Bewegungsdaten von Zwergpinguinen (*Eudyptula Minor*) und verglich den Standort  
und Zeitpunkt der Verhaltensänderungen zwischen den untersuchten Personen. Jedoch,  
Während dieses „Top-Down“-Prozesses bestehen Unsicherheiten hinsichtlich der gewählten Segmentierungsmethode  
möglicherweise auf die Ergebnisse der nachfolgenden Analysen projiziert, die dazu führen könnten  
voreingenommene Ergebnisse und Interpretationen. Derzeit ist nicht klar, wie groß diese Unsicherheiten sind  
dienen für spätere Analysen und ökologische Schlussfolgerungen.

### *Zukünftiger Forschungsbedarf*

Die kontinuierliche Verbesserung der Ortungsgeräte wird den Forschern langfristig Vorteile bringen  
Bewegungsdaten mit hoher räumlicher und zeitlicher Auflösung (Cagnacci et al. 2010).  
Darüber hinaus soll die Einrichtung von Verbundprojekten und Datenerhebungen erfolgen  
erleichtern weiterhin Analysen über viele Individuen, Arten und Untersuchungsgebiete hinweg (Kays et  
al. 2015; Urbano et al. 2010). Um das Potenzial dieser hohen Qualität voll auszuschöpfen  
Daten sind leistungsstarke Analysetechniken erforderlich. Während eine erhebliche Vielfalt an Methoden

Da die Pfadsegmentierung bereits existiert, haben wir gerade erst begonnen, das Analytische zu erforschen Optionen für Bewegungsdaten auf Pfadenebene, und wahrscheinlich werden noch viele weitere Methoden entwickelt in der Zukunft. Im Idealfall ermöglichen uns diese zukünftigen Methoden einen quantitativen Vergleich mehrere Wege innerhalb und zwischen Individuen, damit wir ein besseres Ergebnis erzielen können Verständnis der Treiber individueller Bewegungspfade und zugrundeliegender Verhaltensweisen über Zeit und Raum hinweg. Dies könnte beispielsweise durch eine neue Topologie-basierte Lösung erreicht werden Methoden unter Verwendung von Ähnlichkeitsvergleichen (Long und Nelson 2013) und Mustererkennung (Gudmundsson et al. 2004) sowie Data Mining von Zeitreihen oder dem Original Flugbahndaten (Fu 2011; Wang et al. 2013).

Zukünftige Methoden sollten auch Pfadeneigenschaften mit anderen relevanten kombinieren Informationen wie Aktivitäts-, Stoffwechsel- und Beschleunigungsdaten (Brown et al. 2013) oder Informationen zur Körpertemperatur, die von Bio-Logging-Geräten stammen (Bestley et al. 2010). Darüber hinaus könnten Auswirkungen von Lebensraum und Wetter auf das individuelle Bewegungsverhalten berücksichtigt werden können in Analysen auf Pfadenebene unter Verwendung hochauflösender Umwelt- und Klimaaanalysen integriert werden Daten (Dodge et al. 2013; Sapir et al. 2014).

Unabhängig davon, wie die Pfadsegmentierung in Zukunft verbessert werden soll, ist dies von entscheidender Bedeutung Aspekt ist die Bewertung und der Vergleich verfügbarer Ansätze sowie die Entwicklung von Richtlinien für die Anpassung von Methoden an spezifische Forschungsfragen. Wir haben zur Verfügung gestellt Allgemeine Vorschläge zur Auswahl von Methoden für drei große Arten der Forschung Fragen. Wir sind jedoch der Meinung, dass es derzeit noch nicht möglich ist, eine detaillierte Auskunft zu geben Bewertung jeder der aufgeführten Methoden, die wir für die Pfadsegmentierung identifiziert haben (Tabelle 3.2). Hierzu wäre es notwendig, mehrere Datensätze mit unterschiedlichen Eigenschaften zu analysieren und mit unterschiedlichen Forschungsfragen im Hinterkopf. Dabei können geeignete Datensätze dafür verwendet werden wahrscheinlich identifiziert werden können, ermutigen wir die Forscher auch, die individuellen Aspekte stärker zu nutzen basierte Simulationen zum Vergleich und zur Bewertung von Segmentierungsansätzen (z. B. Getz und Saltz). 2008; Hooten und Wikle 2010). Eine solche Validierung und Genauigkeitsbewertung ist unterschiedlich Methoden könnten auch durch direkte Beobachtungen verbessert werden (McKellar et al. 2014), über unbemannte Luftfahrzeuge (UAVs; Ditmer et al. 2015) oder andere von Tieren verursachte Abholzung Geräte wie Videokameras (Gómez-Laich et al. 2015; Moll et al. 2007).

### *Schlussfolgerungen*

Insgesamt werden zukünftige Studien wahrscheinlich ein detaillierteres Verständnis der Vorteile liefern und Einschränkungen verschiedener Methoden zur Pfadsegmentierung. Angesichts der Komplexität von Segmentierungsanalysen und Berücksichtigung der Vielfalt der Forschungsfragen Was mit ihnen angegangen werden kann, ist unwahrscheinlich, dass eine einzelne Methode universell einsetzbar sein wird „am besten“ für alle Fragen und Datensätze. Daher während der Methodenentwicklung und -bewertung sind eindeutig von entscheidender Bedeutung. Der wichtigste Aspekt bei der Arbeit mit Bewegungsdaten ist jedoch die Definition präzise Forschungsfragen (Fieberg und Börger 2012). Wir hoffen, dass unser Überblick über Die derzeit verfügbaren Segmentierungsmethoden bieten einen ersten Ansatzpunkt für Forscher Interesse daran, diese Ansätze anzuwenden, damit sie noch mehr Zeit investieren können Energie, sinnvolle Fragen zum individuellen Bewegungsverhalten zu definieren.

### *Autorenbeiträge*

ER erstellte die Übersicht und konzipierte das Manuskript. JS und NB haben war maßgeblich an der Erstellung und Überarbeitung des Manuskripts beteiligt. JS weiter bereitgestellt die angewandten Beispiele, simulierten Daten und R-Code. Alle Autoren haben das Finale gelesen und genehmigt Manuskript.

### *Danksagungen*

Wir danken Jan Engler, Femke Pflüger, Maarten Hofman und Diana Dishman für ihre wertvolle Beiträge und Diskussionen zur Verbesserung unseres Manuskripts. Darüber hinaus möchten wir uns bedanken Eliezer Gurarie und zwei anonyme Gutachter für ihre konstruktiven Kommentare und Anleitung, die die Ausrichtung und Qualität des Manuskripts erheblich verbesserte. Wir Wir bedanken uns für die Unterstützung durch den Open-Access-Publikationsfonds der Universität Göttingen.

## Verweise

- Albertsen, CM, Whoriskey, K., Yurkowski, D., Nielsen, A. und Flemming, JM (2015). Schnelle Anpassung nicht-Gaußscher Zustandsraummodelle an Tierbewegungsdaten über den Template Model Builder. *Ökologie*, 96(10), 2598–2604.
- Austin, D., McMillan, JI und Bowen, WD (2003). Ein dreistufiger Algorithmus zum Filtern fehlerhafter Argos-Satellitenstandorte. *Marine Mammal Science*, 19(2), 371–383.
- Barraquand, F. und Benhamou, S. (2008). Tierbewegungen in heterogenen Landschaften: Identifizierung profitabler Orte und homogener Bewegungsabläufe. *Ökologie*, 89(12), 3336–3348.
- Batschelet, E. (1981). Zirkuläre Statistik in der Biologie.
- Benhamou, S. (2004). Wie lässt sich die Gewundenheit des Weges eines Tieres zuverlässig abschätzen: Geradlinigkeit, Gewundenheit oder fraktale Dimension? *Zeitschrift für Theoretische Biologie*, 229(2), 209–220.
- Benhamou, S. (2014). Von Maßstäben und Stationarität in Tierbewegungen. *Ökologiebriefe*, 17(3), 261–272.
- Bestley, S., Patterson, TA, Hindell, MA und Gunn, JS (2010). Vorhersage des Nahrungserfolgs bei einem wandernden Raubtier: Integration von Telemetrie-, Umgebungs- und Modellierungstechniken. *Ökologie*, 91(8), 2373–2384.
- Beyer, HL, Morales, JM, Murray, D. und Fortin, M.-J. (2013). Die Wirksamkeit bayesianischer Zustandsraummodelle zur Schätzung von Verhaltenszuständen anhand von Bewegungspfaden. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 4(5), 433–441.
- Bidder, OR, Walker, JS, Jones, MW, Holton, MD, Urge, P., Scantlebury, DM, Marks, NJ, Magowan, EA, Maguire, IE und Wilson, RP (2015). Schritt für Schritt: Rekonstruktion terrestrischer Tierbewegungswege durch Koppelnavigation. *Bewegungsökologie*, 3(1), 23.
- Blackwell, PG (2003). Bayesianische Folgerung für Markov-Prozesse mit Diffusion und diskreten Komponenten. *Biometrika*, 90(3), 613–627.
- Blackwell, PG, Niu, M., Lambert, MS und Lapoint, SD (2015). Exakte Bayes'sche Folgerung für Tierbewegungen in kontinuierlicher Zeit. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 12.
- Bowler, DE und Benton, TG (2005). Ursachen und Folgen von Ausbreitungsstrategien von Tieren: Individuelles Verhalten mit räumlicher Dynamik in Beziehung setzen. *Biological Reviews*, 80(2), 205–225.
- Bradshaw, C., Sims, D. und Hays, G. (2007). Messfehler führen zu einer maßstabsabhängigen Schwellenerosion biologischer Signale in Tierbewegungsdaten. *Ökologische Anwendungen*, 17(2), 628–638.
- Brillinger, DR, Preisler, HK, Ager, AA und Kie, JG (2004). Eine explorative Datenanalyse (EDA) der Wege sich bewegender Tiere. *Journal of Statistical Planning and Inference*, 122(1–2), 43–63.

- Brown, DD, Kays, R., Wikelski, M., Wilson, R. und Klimley, P. (2013). Beobachtung des Unbeobachtbaren durch Beschleunigungsprotokollierung des Tierverhaltens. *Tierbiotelemetry*, 1(1), 20.
- Buchin, M., Driemel, A., Van Kreveld, M. und Sacristan, V. (2011). Segmentierungstrajektorien: Ein Framework und Algorithmen unter Verwendung raumzeitlicher Kriterien. *Journal of Spatial Information Science*, 3(3), 33–63.
- Bunnefeld, N., Börger, L., van Moorter, B., Rolandsen, CM, Dettki, H., Solberg, EJ und Ericsson, G. (2011). Ein modellgestützter Ansatz zur Quantifizierung von Migrationsmustern: individuelle, regionale und jährliche Unterschiede. *Das Journal of Animal Ecology*, 80(2), 466–476.
- Byrne, ME und Chamberlain, MJ (2012). Nutzung der Zeit des ersten Durchgangs, um Verhalten und Lebensraum auf den Futterwegen eines terrestrischen Raubtiers, des Waschbären, zu verknüpfen. *Tierverhalten*, 84(3), 593–601.
- Byrne, RW, Noser, R., Bates, LA und Jupp, PE (2009). Wie sind sie von dort hierher gekommen? Richtungsänderungen bei der terrestrischen Entfernungsmessung erkennen. *Tierverhalten*, 77(3), 619–631.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, RA und Boyce, MS (2010). Tierökologie trifft auf GPS-basierte Radiotelemetrie: ein perfekter Sturm an Möglichkeiten und Herausforderungen. *Philosophische Transaktionen der Royal Society of London, Serie B – Biologische Wissenschaften*, 365(1550), 2157–2162.
- Calenge, C. (2011). Analyse von Tierbewegungen in R: das adehabitatLT-Paket
- Calenge, C., Dray, S. und Royer-Carenzi, M. (2009). Das Konzept der Flugbahnen von Tieren aus Sicht der Datenanalyse. *Ökologische Informatik*, 4(1), 34–41.
- Codling, EA, Plank, MJ und Benhamou, S. (2008). Random-Walk-Modelle in der Biologie. *Journal of the Royal Society Interface*, 5(25), 813-834.
- Cushman, SA (2010). Tierbewegungsdaten: GPS-Telemetrie, Autokorrelation und die Notwendigkeit einer Analyse auf Pfadenebene. In „*Räumliche Komplexität, Informatik und Naturschutz*“ (S. 131-149). Springer, Tokio.
- Demšar, U., Buchin, K., Cagnacci, F., Safi, K., Speckmann, B., Van de Weghe, N., Weiskopf, D. und Weibel, R. (2015). Analyse und Visualisierung von Bewegung: eine interdisziplinäre Überprüfung. *Bewegungsökologie*, 3(1), 1–24.
- DeRuiter, SL, Langrock, R., Skirbutas, T., Goldbogen, JA, Chalambokidis, J., Friedlaender, AS und Southall, BL (2016). Ein multivariates gemischtes Hidden-Markov-Modell zur Analyse des Tauchverhaltens von Blauwalen bei kontrollierter Schallexposition. *Die Annalen der angewandten Statistik*, 11(1), 362–392.
- Ditmer, MA, Vincent, JB, Werden, LK, Tanner, JC, Laske, TG, Iaizzo, PA, Garshelis, DL und Fieberg, JR (2015). Bären zeigen eine physiologische, aber begrenzte Verhaltensreaktion auf unbemannte Luftfahrzeuge. *Current Biology*, 25(17), 2278-2283.
- Dodge, S., Bohrer, G., Weinzierl, R., Davidson, SC, Kays, R., Douglas, D., Cruz, S., Han, J., Brandes, D. und Wikelski, M. (2013). Das Env-DATA-System (Environmental-Data Automated Track Annotation): Verknüpfung von Tierspuren mit Umweltdaten. *Bewegungsökologie*, 1(1), 3.

- Dodge, S., Weibel, R. und Lautenschütz, A.-K. (2008). Auf dem Weg zu einer Taxonomie von Bewegungsmustern. *Informationsvisualisierung*, 7(3–4), 240–252.
- Dowd, M. und Joy, R. (2011). Schätzung von Verhaltensparametern in Tierbewegungsmodellen mithilfe eines zustandserweiterten Partikelfilters. *Ökologie*, 92(3), 568–575.
- Dray, S., Royer-Carenzi, M. und Calenge, C. (2010). Die explorative Analyse der Autokorrelation in Tierbewegungsstudien. *Ökologische Forschung*, 25(3), 673–681.
- Dzialak, MR, Olson, C. V, Webb, SL, Harju, SM und Winstead, JB (2015). Einbeziehung der Ressourcenauswahl innerhalb und zwischen den Beeten bei der Identifizierung kritischer Lebensräume für brütende Salbeihühner. *Ökologische Prozesse*, 4(5).
- Fauchald, P. und Tveraa, T. (2003). Verwendung der ersten Durchgangszeit bei der Analyse der gebietsbeschränkten Suche und Lebensraumauswahl. *Ökologie*, 84(2), 282–288.
- Fieberg, J. und Börger, L. (2012). Könnten Sie als Frage bitte „Heimatgebiet“ formulieren? *Journal of Mammalogy*, 93(4), 890–902.
- Fleming, CH, Calabrese, JM, Mueller, T., Olson, KA, Leimgruber, P. und Fagan, WF (2014). Nicht-Markovsche Maximum-Likelihood-Schätzung autokorrelierter Bewegungsprozesse. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 5(5), 462–472.
- Flemming, JM, Jonsen, ID, Myers, RA und Field, CA (2010). Hierarchische Zustandsraumschätzung der Navigationsfähigkeit von Lederschildkröten. *PLoS One*, 5(12), e14245.
- Frair, JL, Merrill, EH, Visscher, DR, Fortin, D., Beyer, HL und Morales, JM (2005). Bewegungsskalen von Elchen (*Cervus elaphus*) als Reaktion auf Heterogenität der Futterressourcen und Raubtierisiko. *Landschaftsökologie*, 20(3), 273–287.
- Franke, A., Caelli, T. und Hudson, RJ (2004). Analyse der Bewegungen und des Verhaltens von Karibus (*Rangifer tarandus*) mithilfe versteckter Markov-Modelle. *Ökologische Modellierung*, 173(2–3), 259–270.
- Fryxell, JM, Hazell, M., Börger, L., Dalziel, BD, Haydon, DT, Morales, JM, McIntosh, T. und Rosatte, RC (2008). Mehrere Bewegungsmodi großer Pflanzenfresser auf mehreren räumlich-zeitlichen Skalen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19114–19119.
- Fu, T. (2011). Ein Überblick über Time Series Data Mining. *Technische Anwendungen künstlicher Intelligenz*, 24(1), 164–181.
- Ganskopp, DC und Johnson, DD (2007). GPS-Fehler in Studien zu Tierbewegungen und -aktivitäten. *Rangeland Ecology and Management*, 60(4), 350–358.
- Garstang, M., Davis, RE, Leggett, K., Frauenfeld, OW, Greco, S., Zipser, E. und Peterson, M. (2014). Reaktion afrikanischer Elefanten (*Loxodonta africana*) auf saisonale Veränderungen des Niederschlags. *PLoS EINS*, 9(10), e108736.
- Gauchere, C. (2011). Wavelet-Analyse zur Erkennung von Regimewechseln in der Tierbewegung. *Computational Ecology and Software*, 1(2), 69–85.
- Getz, WM und Saltz, D. (2008). Ein Framework zur Generierung und Analyse von Bewegungspfaden in ökologischen Landschaften. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19066–19071.

- Gómez-Laich, A., Yoda, K., Zavalaga, C. und Quintana, F. (2015). Selfies von Kaiserscharben (Phalacrocorax atriceps): Was passiert unter Wasser? *Plos One*, 10(9), e0136980.
- Graves, TA und Waller, JS (2006). Die Ursachen für verpasste Telemetriekorrekturen des Global Positioning Systems verstehen. *Journal of Wildlife Management*, 70(3), 844–851.
- Gudmundsson, J., van Kreveld, M. und Speckmann, B. (2004). Effiziente Erkennung von Bewegungsmustern in räumlich-zeitlichen Datensätzen. *Vorträge des 12. jährlichen internationalen ACM-Workshops zu geografischen Informationssystemen – GIS '04*, 250.
- Gueguen, L. (2000). Segmentierung durch maximale prädiktive Partitionierung nach Zusammensetzungsverzerrungen. In *International Conference on Biology, Informatics, and Mathematics* (S. 32-44). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Gurarie, E., Andrews, RD und Laidre, KL (2009). Eine neuartige Methode zur Identifizierung von Verhaltensänderungen in Tierbewegungsdaten. *Ökologiebriefe*, 12(5), 395–408.
- Gurarie, E., Bracis, C., Delgado, M., Meckley, TD, Kojola, I. und Wagner, CM (2016). Was macht das Tier? Werkzeuge zur Erforschung der Verhaltensstruktur bei Tierbewegungen. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 69-84.
- Gurarie, E. und Ovaskainen, O. (2011). Charakteristische räumliche und zeitliche Skalen vereinheitlichen Modelle der Tierbewegung. *The American Naturalist*, 178(1), 113–123.
- Gutenkunst, R., Newlands, N., Lutcavage, M. und Edelstein-Keshet, L. (2007). Ableitung von Ressourcenverteilungen aus Bewegungen des Atlantischen Roten Thuns: eine Analyse basierend auf der Nettoverdrängung und der Länge der Strecke. *Zeitschrift für Theoretische Biologie*, 245(2), 243–257.
- Hanks, EM, Hooten, MB und Alldredge, MW (2012). Zeitkontinuierliche diskrete Raummodelle für Tierbewegungsdaten. *Die Annalen der angewandten Statistik*, 9(1), 145-165.
- Harris, KJ und Blackwell, PG (2013). Flexible zeitkontinuierliche Modellierung für heterogene Tierbewegung. *Ökologische Modellierung*, 255, 29–37.
- Henry, DAW, Ament, JM und Cumming, GS (2016). Erforschung der Umweltfaktoren für die Bewegung von Wasservögeln in trockenen Landschaften mithilfe der Analyse der Zeit beim ersten Durchgang. *Bewegungsökologie*, 4(1), 8.
- Hooten, MB und Wikle, CK (2010). Statistische agentenbasierte Modelle für diskrete räumlich-zeitliche Systeme. *Zeitschrift der American Statistical Association*, 105(489), 236–248.
- Hurford, A. (2009). GPS-Messfehler führen zu falschen 180-Grad-Drehwinkeln und starken Richtungsverzerrungen in den Bewegungsdaten der Tiere. *PloS One*, 4(5), e5632.
- Jerde, C. und Visscher, D. (2005). GPS-Messfehler beeinflussen die Bewegung Modellparametrisierung. *Ökologische Anwendungen*, 15(3), 806–810.
- Johnson, D. und Ganskopp, D. (2008). Häufigkeit der Probenahme von GPS-Halsbändern: Auswirkungen auf Messungen der Ressourcennutzung. *Rangeland Ecology and Management*, 61(3), 226–231.
- Johnson, DS, London, JM, Lea, M.-A. und Durban, JW (2008). Zeitkontinuierliches korreliertes Random-Walk-Modell für Tiertelemetriedaten. *Ökologie*, 89(5), 1208–1215.

- Jonsen, ID, Basson, M., Bestley, S., Bravington, MV, Patterson, TA, Pedersen, M. W., Thomson, R., Thygesen, UH und Wotherspoon, SJ (2013). Zustandsraummodelle für Biologger: Eine methodische Roadmap. *Tiefseeforschung Teil II: Aktuelle Studien in der Ozeanographie*, 88–89, 34–46.
- Jonsen, ID, Myers, RA und James, MC (2006). Robuste hierarchische Zustandsraummodelle zeigen die großen Unterschiede in den Reiseraten wandernder Lederschildkröten. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1046–1057.
- Jonsen, ID, Flemming, JM und Myers, R. (2005). Robuste Zustandsraummodellierung von Tierbewegungsdaten. *Ökologie*, 86(11), 2874–2880.
- Jonsen, ID, Myers, RA und James, MC (2007). Identifizierung des Futtersuchverhaltens von Lederschildkröten anhand von Satellitentelemetrie mithilfe eines Switching-State-Space-Modells. *Fortschrittsreihe zur Meeresökologie*, 337, 255–264.
- Kays, R., Crofoot, MC, Jetz, W. und Wikelski, M. (2015). Landtierverfolgung als Blick auf Leben und Planeten. *Wissenschaft*, 348(6240), aaa2478.
- Killeen, J., Thurfjell, H., Ciuti, S., Paton, D., Musiani, M. und Boyce, MS (2014). Lebensraumauswahl während der Ausbreitung und Erkundungsbewegung von Huftieren im breiten und feinen Maßstab mit Auswirkungen auf das Naturschutzmanagement. *Bewegungsökologie*, 2, 13.
- Laidre, KL, Heide-Jørgensen, MP, Logsdon, ML, Hobbs, RC, Dietz, R. und VanBlaricom, GR (2004). Fraktale Analyse der Raumnutzungsmuster von Narwalen. *Zoologie*, 107, 3–11.
- Lange, H. (2006). Zeitreihenanalyse in der Ökologie. *ELS*.
- Lavielle, M. (1999). Erkennung mehrerer Änderungen in einer Folge abhängiger Variablen. *Stochastische Prozesse und ihre Anwendungen*, 83(1), 79–102.
- Lavielle, M. (2005). Verwendung bestraffter Kontraste für das Change-Point-Problem. *Signalverarbeitung*, 85(8), 1501–1510.
- Le Corre, M., Dussault, C. und Côté, SD (2014). Erkennen von Veränderungen in den jährlichen Bewegungen landwandernder Arten: Nutzung der Zeit der ersten Passage zur Dokumentation der Frühjahrswanderung von Karibus. *Bewegungsökologie*, 2(1), 19.
- Liu, Y., Battaile, BC, Trites, AW und Zidek, JV (2015). Bias-Korrektur und Unsicherheitscharakterisierung von Dead-Reckoned-Pfaden von Meeressäugtieren. *Tierbiotelemetrie*, 3(51), 1:11.
- Lonergan, M., Fedak, M. und McConnell, B. (2009). Die Auswirkungen von Interpolationsfehlern und Standortqualität auf die Rekonstruktion von Tierspuren. *Marine Mammal Science*, 25(2), 275–282.
- Long, ES, Jacobsen, TC, Nelson, BJ und Steensma, KM (2013). Bedingte tägliche und saisonale Bewegungsstrategien männlicher Schwarzwedelhirsche (*Odocoileus hemionus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology*, 91, 679–688.
- Long, JA und Nelson, TA (2013). Ein Überblick über quantitative Methoden für Bewegungsdaten. *International Journal of Geographical Information Science*, 27(2), 292–318
- Lowther, AD, Lydersen, C., Fedak, M. a., Lovell, P. und Kovacs, KM (2015). Der Argos-CLS-Kalman-Filter: Fehlerstrukturen und Zustandsraummodellierung relativ zu Fastloc-GPS-Daten. *Plos One*, 10(4), e0124754.

- Madon, B. und Hingrat, Y. (2014). Entschlüsselung von Verhaltensänderungen bei Tierbewegungen mit einem „Multiple-Change-Point-Algorithmus-Klassifizierungsbaum“-Framework. *Grenzen in Ökologie und Evolution*, 2, 1–9.
- McClintock, BT, Johnson, DS, Hooten, MB, Ver Hoef, JM und Morales, JM (2014). Wann man diskret sein sollte: Die Bedeutung der Zeitformulierung für das Verständnis der Tierbewegung. *Bewegungsökologie*, 2(1), 21.
- McKellar, AE, Langrock, R., Walters, JR und Kesler, DC (2014). Verwendung gemischter Hidden-Markov-Modelle zur Untersuchung der Verhaltenszustände bei einem kooperativ brütenden Vogel. *Verhaltensökologie*, 26(1), 148-157.
- Michelot, T., Langrock, R. und Patterson, TA (2016). moveHMM: Ein R-Paket zur statistischen Modellierung von Tierbewegungsdaten mithilfe versteckter Markov-Modelle. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 7(11), 1308-1315.
- Moll, RJ, Millspaugh, JJ, Beringer, J., Sartwell, J. und He, Z. (2007). Eine neue „Sicht“ auf Ökologie und Naturschutz durch tiergestützte Videosysteme. *Trends in Ökologie und Evolution*, 22(12), 660–668.
- Moorcroft, PR und Barnett, A. (2008). Mechanistische Home-Range-Modelle und Ressourcenauswahlanalyse: eine Versöhnung und Vereinheitlichung. *Ökologie*, 89(4), 1112–1119.
- Morales, J. und Ellner, S. (2002). Ausweitung der Tierbewegungen in heterogenen Regionen Landschaften: Die Bedeutung des Verhaltens. *Ökologie*, 83(8), 2240–2247.
- Morales, J., Haydon, D. und Frair, J. (2004). Mehr aus Umzugsdaten herausholen: Bewegungsmodelle als Mischungen zufälliger Spaziergänge erstellen. *Ökologie*, 85(9), 2436–2445
- Nams, V. (1996). Das VFractal: ein neuer Schätzer für die fraktale Dimension von Tierbewegungspfaden. *Landschaftsökologie*, 11(5), 289–297.
- Nams, VO (2014). Kombination von Tierbewegungen und Verhaltensdaten zur Erkennung von Verhaltenszuständen. *Ökologiebriefe*, 1228–1237.
- Nathan, R., Getz, WM, Revilla, E., Holoyak, M., Kadmon, R., Saltz, D. und Smouse, PE (2008). Ein bewegungsökologisches Paradigma zur Vereinheitlichung der Bewegungsforschung von Organismen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052–19059.
- Owen-Smith, N., Fryxell, JM und Merrill, EH (2010). Hochskalierte Nahrungstheorie: Die Verhaltensökologie der Bewegung von Pflanzenfressern. *Philosophische Transaktionen der Royal Society of London, Serie B – Biologische Wissenschaften*, 365(1550), 2267–2278.
- Patterson, TA, Parton, A., Langrock, R., Blackwell, PG, Thomas, L., King, R. und King, R. (2016). Statistische Modellierung der Tierbewegung: eine kurzfristige Überprüfung und eine Diskussion bewährter Verfahren. *ArXiv-Vorabdruck, arXiv:1603*.
- Patterson, TA, Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O. und Matthiopoulos, J. (2008). Zustandsraummodelle der Bewegung einzelner Tiere. *Trends in Ökologie und Evolution*, 23(2), 87–94.
- Pedersen, MW, Berg, CW, Thygesen, UH, Nielsen, A. und Madsen, H. (2011). Schätzmethoden für nichtlineare Zustandsraummodelle in der Ökologie. *Ökologische Modellierung*, 222(8), 1394–1400.

- Polansky, L., Douglas-Hamilton, I. und Wittemyer, G. (2013). Verwendung des Bewegungsverhaltens von Diels zur Ableitung von Futtersuchstrategien im Zusammenhang mit ökologischen und sozialen Faktoren bei Elefanten. *Bewegungsökologie*, 1(1), 13.
- Postlethwaite, CM, Brown, P. und Dennis, TE (2013). Ein neues Multiskalenmaß zur Analyse von Tierbewegungsdaten. *Journal of Theoretical Biology*, 317, 175–185.
- Postlethwaite, CM und Dennis, TE (2013). Auswirkungen der zeitlichen Auflösung auf ein Inferenzmodell der Tierbewegung. *PloS One*, 8(5), e57640.
- Powell, R. (2000). Heimgebiete und Territorien sowie Schätzer für Heimgebiete. In L. Boitani und TK Fuller (Hrsg.), *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences* (1. Aufl., S. 476).
- R-Kernteam. (2017). *R: Eine Sprache und Umgebung für statistische Berechnungen*.  
Abgerufen von <http://www.r-project.org/>
- Roever, CL, Beyer, HL, Chase, MJ und van Aarde, RJ (2013). Die Gefahren des Ignorierens von Verhalten bei der Quantifizierung der Lebensraumauswahl. *Vielfalt und Verteilungen*, 20(3), 322–333.
- Sapir, N., Horvitz, N., Dechmann, DKN, Fahr, J. und Wikelski, M. (2014). Pendelnde Flughunde modulieren ihren Flug vorteilhafterweise im Verhältnis zum Wind. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1782), 20140018.
- Schick, RS, Loarie, SR, Colchero, F., Best, BD, Boustany, A., Conde, DA, Halpin, PN, Joppa, LN, McClellan, CM und Clark, JS (2008). Bewegungsdaten und Bewegungsprozesse verstehen: aktuelle und neue Richtungen. *Ökologiebriefe*, 11(12), 1338–1350.
- Shamoun-Baranes, J., van Loon, EE, Purves, RS, Speckmann, B., Weiskopf, D. und Camphuysen, CJ (2012). Analyse und Visualisierung von Tierbewegungen. *Biology Letters*, 8(1), 6–9.
- Sibert, JR, Musyl, MK und Brill, RW (2003). Horizontale Bewegungen von Großaugenthun (*Thunnus obesus*) in der Nähe von Hawaii, bestimmt durch Kalman-Filteranalyse von Archiv-Tagging-Daten. *Fischereiiozeanographie*, 12, 141–151.
- Silva, MA, Jonsen, I., Russell, DJF, Prieto, R., Thompson, D. und Baumgartner, M. F. (2014). Bewertung der Leistung von Bayes'schen Zustandsraummodellen, die an mit Kalman-Filterung verarbeitete Argos-Satellitentelemetriestandorte angepasst sind. *PloS One*, 9(3), e92277.
- Sur, M., Skidmore, AK, Exo, K.-M., Wang, T., J. Ens, B. und Toxopeus, AG (2014). Erkennung von Veränderungen in der Tierbewegung mittels diskreter Wavelet-Analyse. *Ökologische Informatik*, 20, 47–57.
- Thiebault, A. und Tremblay, Y. (2013). Aufteilung der Flugbahnen von Tieren in feinskalige, verhaltenskonsistente Bewegungseinheiten: Bruchstellen beziehen sich auf äußere Reize bei einem Seevogel auf Nahrungssuche. *Verhaltensökologie und Soziobiologie*, 67(6), 1013–1026.
- Thurfjell, H., Ciuti, S. und Boyce, MS (2014). Anwendungen von Stufenauswahlfunktionen in Ökologie und Naturschutz. *Bewegungsökologie*, 2(1), 4.
- Urbano, F., Cagnacci, F., Calenge, C., Dettki, H., Cameron, A. und Neteler, M. (2010). Datenmanagement zur Wildtierverfolgung: eine neue Vision. *Philosophische Transaktionen von*

*der Royal Society of London. Reihe B, Biological Sciences*, 365(1550), 2177–2185.

- van Beest, FM, und Milner, JM (2013). Verhaltensreaktionen auf thermische Bedingungen beeinflussen saisonale Massenveränderungen bei einem hitzeempfindlichen nördlichen Huftier. *PLoS One*, 8(6), e65972.
- van de Kerk, M., Onorato, DP, Criffield, MA, Bolker, BM, Augustine, BC, McKinley, SA und Oli, MK (2014). Verborgene Semi-Markov-Modelle enthüllen mehrphasige Bewegungen des gefährdeten Florida-Panthers. *Das Journal of Animal Ecology*.
- Van Moorter, B., Visscher, DR, Jerde, CL, Frair, JL und Merrill, EH (2010). Identifizieren von Bewegungszuständen aus Standortdaten mithilfe der Clusteranalyse. *Journal of Wildlife Management*, 74(3), 588–594.
- Wang, Y., Luo, Z., Qin, G., Zhou, Y., Guo, D. und Yan, B. (2013). Erforschung gemeinsamer räumlich-zeitlicher periodischer Muster der Tierbewegung. *2013 IEEE 9. Internationale Konferenz für E-Science*, 17–26.
- Weber, T. und Norman, J. (2015). Funktionale Konnektivitätsmodellierung und optimale Standortbestimmung von Naturschutznetzwerken im Mittleren Westen der USA. *Ökologische Informatik*. 30, 277-283.
- Wensveen, PJ, Thomas, L. und Miller, PJO (2015). Eine Pfadrekonstruktionsmethode, die Koppelnavigation und Positionsbestimmungen für Buckelwale integriert. *Bewegungsökologie*, 3(1), 31.
- Williams, DM, Dechen Quinn, A. und Porter, WF (2012). Einfluss lebensraumspezifischer GPS-Positionsfehler auf die Erkennung von Bewegungsskalen durch Analyse der ersten Durchgangszeit. *PLoS One*, 7(11), e48439.
- Wilson, RP, Liebsch, N., Davies, IM, Quintana, F., Weimerskirch, H., Storch, S., Lucke, K., Siebert, U., Zankl, S., Müller, G., Zimmer, I., Scolaro, A., Campagna, C., Plötz, J., Bornemann, H., Teilmann, J. und McMahon, CR (2007). Alles auf See mit Tierspuren; methodische und analytische Lösungen zur Bewegungsauflösung. *Tiefseeforschung Teil II: Aktuelle Studien zur Ozeanographie*, 54(3–4), 193–210.
- Wilson, RR, Gilbert-Norton, L. und Gese, EM (2012). Jenseits von Nutzung versus Verfügbarkeit: Verhaltensexplizite Ressourcenauswahl. *Wildlife Biology*, 18(4), 424–430.
- Wittemyer, G., Polansky, L., Douglas-Hamilton, I. und Getz, WM (2008). Entschlüsselung der Auswirkungen von Futter, sozialem Rang und Risiko auf die Bewegungsautokorrelation von Elefanten mithilfe von Fourier- und Wavelet-Analysen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19108–19113.
- Worton, BJ (1987). Eine Übersicht über Modelle von Heimsortimenten für die Tierbewegung. *Ökologische Modellierung*, 38(3–4), 277–298.
- Zeller, KA, McGarigal, K., Beier, P., Cushman, SA, Vickers, TW und Boyce, W. M. (2014). Sensitivität von Landschaftswiderstandsschätzungen basierend auf Punktauswahlfunktionen für Maßstab und Verhaltenszustand: Pumas als Fallstudie. *Landschaftsökologie*, 29(3), 541–557.

Zeller, KA, McGarigal, K., Cushman, SA, Beier, P., Vickers, TW und Boyce, W.

M. (2015). Verwendung von Schritt- und Pfadauswahlfunktionen zur Abschätzung des Bewegungswiderstands: Pumas als Fallstudie. *Landschaftsökologie*. 31(6), 1319-1335.

Zhang, J., O'Reilly, KM, Perry, GLW, Taylor, GA und Dennis, TE (2015).

Erweiterung der Funktionalität der Analyse von Verhaltensänderungspunkten mit k-Means-Clustering: Eine Fallstudie mit dem kleinen Pinguin (*Eudyptula Minor*). *Plos One*, 10(4), e0122811.

## Ergänzung

### *S3.1: Beschreibung einzelner Segmentierungsmethoden*

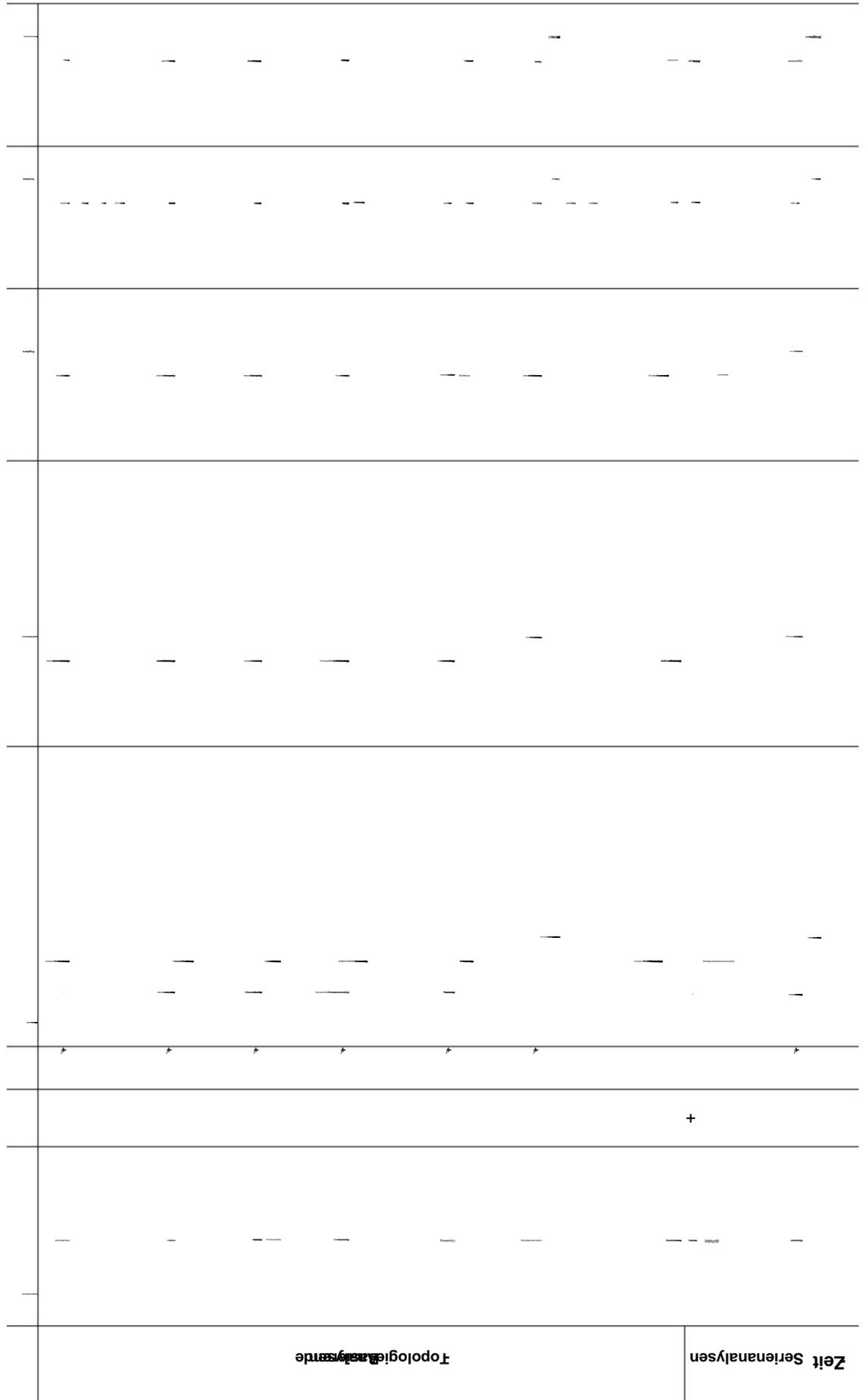
#### *Einführung*

Hier stellen wir detailliertere Informationen zu verfügbaren Methoden zur Pfadsegmentierung bereit in der Veröffentlichung aufgeführt. Darüber hinaus zitieren wir Literatur mit Anwendungsbeispielen, um dies zu veranschaulichen Nutzen der verschiedenen Methoden. Tabelle S3.1.1 fasst die grundlegenden statistischen Eigenschaften von zusammen die besprochenen Methoden und listet Hintergrundpapiere und die Verfügbarkeit von Code für auf Implementierung von Methoden im Programm *R* (R Core Team 2015)ü.

Wie im Hauptartikel dargelegt, konnten die vorgestellten Methoden grundsätzlich unterschieden werden basierend auf ihrem analytischen Hintergrund. Zur besseren Übersicht haben wir die dargestellten zugeordnet Methoden in drei verschiedene Kategorien einteilen, je nachdem, ob sie sich hauptsächlich auf den Pfad konzentrieren Topologie oder wenden Sie verschiedene zeitreihenbasierte Analysen an. Innerhalb letzterer kann man weitermachen Zustandsraummodellierungsansätze von anderen allgemeinen Zeitreihenanalysen unterscheiden die sich auf die Erkennung signifikanter Änderungen in zeitlich geordneten Daten konzentrieren Reihenfolge.

*Tabelle S3.1.1: Statistische Merkmale der verschiedenen methodischen Ansätze innerhalb der drei Kategorien von Segmentierungsmethoden SI gibt das erforderliche Abtastintervall an, das entweder unregelmäßig (-), streng regelmäßig (+) oder beides (-/+ ) sein kann. AC liefert Informationen darüber, ob eine Methode Schätzungen der zeitlichen Autokorrelation berücksichtigt (+), vernachlässigt (-) oder nur teilweise umsetzt (~). Darüber hinaus werden für jede Methode ein Überblick über den analytischen Ansatz, notwendige Spezifikationen (z. B. Parametereinstellungen) und die generierten Ergebnisse (Ergebnisse) aufgeführt.*

*Tabelle auf den folgenden Seiten.*



-	
-	
-	
-	
-	
+	+
+	
-	
<b>Zeit Serienanalysen</b>	<b>Zusatzraummodelle</b>

### *Schwellenwert*

Bei diesem grundlegendsten Segmentierungsansatz können Bewegungsmodi direkt definiert werden beobachtete Werte von Wegsignalen. Im Allgemeinen ist zur Filterung eine Reihe von Schwellenwerten erforderlich Schema, um die Umzüge in verschiedene Gruppen des Bewegungsverhaltens zu unterteilen. In vielen In diesen Fällen werden Schwellenwerte verwendet, um Pfadsignale entweder in hohe oder niedrige Werte aufzuteilen (Franke et al. 2004; Zeller et al. 2015)j, oder um zwischen lokalisiert und weiträumig zu unterscheiden Bewegungen (Tremblay et al. 2007; Dzialak et al. 2015)j. Die angewendeten Schwellenwerte können entweder absolute oder relative Werte sein, die auf bestimmten Beobachtungen oder Hypothesen basieren. Die Auswahl Die Bestimmung eines oder mehrerer Wegsignale richtet sich meist nach der Forschungsfrage und der Datenauflösung und könnte jede Art von räumlicher oder zeitlicher Eigenschaft der Bewegungsspur sein (primär oder sekundäre Derivate, siehe *Tabelle 3.1* in der Veröffentlichung). Darüber hinaus ist keine Regelmäßigkeit der Daten erforderlich für den Fall, dass es sich um Signale der relativen Verschiebung (z. B. Geschwindigkeit oder Verweilgeschwindigkeit) handelt gewählt. *Absolute* Schwellenwerte stellen normalerweise einen Grenzwert dar, in den ein Signal aufgeteilt wird zwei verschiedene Gruppen. Zeller et al. (2015)j definierte Umzüge mit einem Schritt Eine Schrittlänge von weniger als 200 m gilt als „Ressourcenverbrauch“, wohingegen eine Schrittlänge größer als dieser Schwellenwert ist wurde als tatsächliche „Bewegung“ (z. B. Ausbreitung) interpretiert. Ebenso haben Gutenkunst et al. (2007) wendete einen Tiefpassfilter auf das Verhältnis zwischen der Netto-Quadrat-Verschiebung und der Gesamtsumme an Länge einer Bewegungsspur des Atlantischen Roten Thuns (*Thunnus thynnus*). Eine vordefinierte Der Schwellenwert dieses Verhältnisses wurde verwendet, um lokalisierte von weiträumigen Bewegungen zu unterscheiden. In Im Gegensatz dazu basieren *relative* Schwellenwerte häufig auf der Verteilung der betrachteten Werte Wegsignal, beispielsweise durch Testen, ob die beobachteten Werte größer oder kleiner sind diejenigen, die innerhalb des 95 %-Konfidenzintervalls über alle Beobachtungen hinweg liegen (Sur et al. 2014)j.

Die Schwellenwertbestimmung kann auch auf mehrere zusammengefasste Pfadsignale ausgeweitet werden eine oder mehrere Verschiebungen (z. B. mithilfe eines beweglichen Fensters oder einer kreisförmigen Nachbarschaft), die Im nächsten Schritt werden sie nach einem Schwellenwertschema klassifiziert. Zum Beispiel LaPoint et al. (2013) identifizierten potenzielles Korridornutzungsverhalten von Fischern (*Martes pennanti*) auf mehreren Umzügen, die zu einem bestimmten Zeitpunkt parallel und vergleichsweise linear in der Richtung verliefen Geschwindigkeit. Um diese Art der Parallelität mehrerer Bewegungen zu berechnen, führten sie a ein Pfadparameter namens „Pseudo-Azimuth“ (Tabelle 3.1 im Hauptmanuskript), der ist basierend auf einem Puffer um die Mittelpunkte zwischen aufeinanderfolgenden Umzügen.

### *Überwachte Klassifizierung*

Diese Algorithmen wurden angewendet, um Verschiebungen (Schritte) verschiedenen Klassen von zuzuordnen Bewegungsverhalten basierend auf mehreren Wegsignalen. Hierzu einzelne Schritte einer Teilmenge der verfügbaren Daten (z. B. ein Trainingsdatensatz) werden bestimmten Bewegungsklassen zugeordnet Verhalten entweder visuell oder durch Anwendung eines Schwellenwertansatzes wie oben beschrieben. Der Die verbleibenden Datensätze werden dann mithilfe eines der beiden Entscheidungsbäume an dieses Klassifizierungsschema angepasst (Soleymani et al. 2014)̈, Support Vector Machines (Dodge et al. 2009)̈ oder Klassifizierung Bäume (Shamoun-Baranes et al. 2012)̈.

### *Clustering*

Clustering kann als eine Art unbeaufsichtigte Klassifizierung ohne Trainingsdaten betrachtet werden wird verwendet, um die Gruppen zu definieren, denen die Daten zugeordnet werden sollen. Im Zusammenhang mit Bewegungsdaten, Clustering-Methoden zielen darauf ab, unterschiedliche Gruppen innerhalb eines zu identifizieren multivariater Satz von Pfadsignalen ohne vorherige Annahmen über den zugrunde liegenden Wert Prozesse (Van Moorter et al. 2010)̈. Für Clusteranalysen im Allgemeinen gelten Teststatistiken wurde entwickelt, um die Klassifizierungsgenauigkeit zu bewerten und den optimalen Wert für  $k$  zu finden Anzahl der Cluster, die unterschieden werden sollten (z. B. Steinley 2006; Legendre und Legendre, 2012). Darüber hinaus hängt die Leistung des Algorithmus von der Verteilung ab Parameterwerte, die für das Clustering verwendet werden (normalerweise ein oder mehrere Pfadsignale). Zum Beispiel, Van Moorter et al. (2010)̈ verwendeten einen klassischen k-Means-Clustering-Ansatz mit mehreren Parameter wie Schrittlänge, Drehwinkel und Aktivitätsdaten zur Gruppierung von Bewegungen Elch (*Cervus elaphus*) in das Verhalten innerhalb und zwischen den Fressplätzen einzubeziehen. Die Erwartung Der binäre Clustering-Algorithmus zur Maximierung (EmBC; Garriga et al. 2016) wurde von verwendet Louzao et al. (2015)̈ vier verschiedene Verhaltensmodi in den Bewegungen von zu unterscheiden Wanderalbatrosse (*Diomedea exulans*). Diese Methode teilt die Umzüge wesentlich auf in verschiedene Gruppen basierend auf einer Kombination von entweder hohen oder niedrigen Werten für zwei verschiedene Wegsignale (z. B. Geschwindigkeit und Drehwinkel).

### *Segmentierung räumlich-zeitlicher Kriterien*

Diese spezielle Art der Schwellenwertermittlung basiert auf einem Suchalgorithmus, der eine Initiale erweitert Segment, solange Pfadsignale bei jedem Schritt ein bestimmtes Kriterium erfüllen (Buchin et al. 2011, 2013)̈. Somit versucht der Ansatz im Wesentlichen, eine optimale Segmentierung von  $a$  zu erreichen Flugbahn, in Bezug auf eine Mindestanzahl homogener Segmente. Zum Beispiel Pfad-

Signale können mit vordefinierten Wertebereichen wie Ober- und Untergrenzen verglichen werden für Bewegungsgeschwindigkeiten oder Richtungsänderungen, die während bekannter Zeit erwartet werden

Bewegungsmodi (Buchin et al. 2013). Aufeinanderfolgende Schritte sind dann darin enthalten Segment, solange die beobachteten Werte innerhalb dieser Grenzen liegen, aber getrennt, wenn sie außerhalb dieser Grenzen liegen erwartete Werte. Im Gegensatz zur einfachen Schwellenwertbestimmung erfolgt die Segmentierung nach räumlich-zeitlichen Kriterien basiert auf dem Konzept monotoner Kriterien, also innerhalb jedes Segments

Durch bestimmte Kriterien definiert, muss jedes Untersegment auch die Kriterien erfüllen (z. B. Geschwindigkeit und Überschrift innerhalb vordefinierter Grenzen). Buchin et al. (2013) haben dies angewendet

Algorithmus zur Unterscheidung von Abschnitten von Migrationsflügen von Zwischenstopps innerhalb der Flugbahnen von Blässgänse (*Anser albifrons*). Das monotone Kriterium für ein Segment

Als Migrationsfluchtverhalten wurde ermittelt, dass alle aufeinanderfolgenden Umsiedlungen erfolgen mussten begrenzte Überschriften (Winkel) von etwa  $120^\circ$ . Daher bestehen diese Segmente aus annähernd lineare Bewegungen. Im Gegensatz dazu wurden Segmente als identifiziert

Zwischenstopps, wenn sie das Kriterium der Eindämmung von Umzügen erfüllten, die innerhalb eines Scheibe (Radius) von 30 km und blieb für eine Dauer von mindestens 48 km innerhalb dieser Scheibe Stunden (Buchin et al. 2013). Schließlich die Wendepunkte, an denen die Flugbahnen wechselten zwischen einem dieser Verhaltenszustände wurden erkannt und mit ihrem aufgezeichneten Timing verknüpft des Jahres.

#### *Punkttest ändern*

Die Methode erkennt signifikante Änderungen in der beobachteten Bewegungsrichtung oder -orientierung einer Flugbahn (Byrne et al. 2007). Hierzu wird eine Teilmenge der Trajektorie auf Basis eines Potentials ermittelt Anziehungspunkt (z. B. Nahrungsquelle) und die vorherigen Umzüge zurück zu einem Ausgangspunkt (z. B. Höhle oder Schlafplatz) wird als Eingabe verwendet. Jeder der vorherigen Umzüge vor

Der Anziehungspunkt wird „zeitlich rückwärts“ auf eine Änderung der Gesamtrichtung getestet (Byrne et al. 2007). Die Kollinearität der Bewegungsvektoren vor und nach einer möglichen Änderung

Punkt werden berechnet, um zu beurteilen, ob Bewegungen nach einem bestimmten Punkt mit diesem übereinstimmen Bewegungen vor diesem Punkt. Die Bedeutung der Richtungsänderung wird getestet

unter Verwendung eines Permutationstests, der jegliche Annahmen über die Verteilungen der Drehung vermeidet Winkel (Byrne et al. 2007). Der Ansatz ist am nützlichsten, wenn Anziehungspunkte vorhanden sein können

*a priori* definiert. Beispielsweise haben Noser und Byrne (2014) den Change-Point-Test auf angewendet

tägliche Reiserouten von Pavianen (*Papio ursinus*) und konnten Orte identifizieren, an denen

Die Tiere beschlossen, zu ihren Schlafplätzen und Orten zurückzukehren, an denen sie sich befanden

passten ihre Bewegungen aufgrund wichtiger Orientierungspunkte an (z. B. Änderung der topografischen Neigung) oder Reifenspuren).

#### *Linienvereinfachung*

Die Linienvereinfachung ist ein in der Kartografie und Geographie häufig verwendeter Ansatz Informationswissenschaft, um die Anzahl der Scheitelpunkte in geometrischen Objekten zu reduzieren unter Beibehaltung ihrer Grundstruktur (Saalfeld 1999; Douglas und Peucker 1973). Für Bewegungsdaten kann diese Methode angewendet werden, um zu testen, ob eine Trajektorie vereinfacht werden kann. Das Löschen von Verschiebungen hat erhebliche Auswirkungen auf die Topologie der Trajektorie. Aufeinanderfolgende Verschiebungen, bei denen sich die Pfadtopologie beim Entfernen nicht ändert, sind möglich im gleichen Segment gruppiert. Im Gegensatz dazu werden Wechsellpunkte bei ihrem Ausschluss angezeigt. Ändert die Pfadtopologie stark. Als am weitesten verbreitete Methode gilt die Douglas-Peucker-Methode. Der Algorithmus (Douglas und Peucker 1973) schließt Punkte aus, die keine Variation hinzufügen eine vereinfachte Linie zwischen zwei nicht aufeinanderfolgenden Umzügen. Zum Beispiel Thiebault und Tremblay (2013) verwendete diesen Algorithmus, um Bewegungspfade von Kaptölpeln (*Morus capensis*), indem der Abstand zwischen dem ursprünglichen Pfad und der vereinfachten Geraden berechnet wird. Leitungsverbindung von Umzügen vor und nach der Entfernung eines potentiellen Umsteigepunktes. Wenn der Abstand zwischen echten und vereinfachten Pfaden größer als ein angegebener Schwellenwert war, a Änderungspunkt wurde erkannt. Da kleine Schwellenwerte zu einer kleinräumigen Segmentierung führen, Für eine umfassendere Segmentierung sollten bei hohen Werten mehrere Schwellenwerte vorhanden sein bewertet und verglichen (Thiebault und Tremblay 2013). Das angeführte Beispiel zeigt das Die Linienvereinfachung kann auch auf segmentierte zeitlich geordnete Daten angewendet werden, sodass diese Methoden stehen an der Konvergenz zwischen den beiden Kategorien topologiebasiert und zeitbasiert Serienanalysen.

#### *Bayesianische Partitionierung von Markov-Modellen (BPMM)*

Dieser Algorithmus kann auch als Hybrid zwischen einer auf den Pfad fokussierten Methode interpretiert werden Topologie einerseits und Berücksichtigung sequentieller Zeitreihendaten andererseits. Es ist ursprünglich von einer DNA-Klassifizierungsmethode abgeleitet, die von Guéguen (2001) entwickelt wurde. und wendet eine randomisierte Wahrscheinlichkeitsschätzung zur Bestimmung der optimalen Anzahl an und Sequenz einer Liste möglicher Markov-Modelle (Calenge 2011). Das Eingangspfadsignal für Die Kandidatenmodelle müssen zeitlich geordnet und aus einer regelmäßigen Flugbahn abgeleitet werden. Die Eingabedaten können jedes primäre oder sekundäre Signal sein, das räumliche oder zeitliche Daten übermittelt

Informationen (z. B. Schrittlänge). Die Kandidatenmodelle könnten beispielsweise Gaußsche Modelle haben Verteilungen mit einer Reihe unterschiedlicher Mittelwerte unter Beibehaltung einer konstanten Varianz (Gurarie et al. 2016). Dadurch wird die Flugbahn basierend auf dem in homogene Segmente aufgeteilt optimale Sequenz von Markov-Modellen. Die BPMM-Methode geht von Pfadsignalen aus Innerhalb dieser Segmente sind sie unabhängig, eine Annahme, die bei Bewegungen häufig verletzt wird Daten (Gurarie et al. 2016). Zusätzlich zu jedem Umzugsschritt der zugehörige Kandidat Modell angegeben ist (Calenge 2011). Daher wurde BPMM als anspruchsvoll angesehen Klassifizierungsalgorithmus (z. B. Gurarie et al. 2016). Allerdings ist die Liste der Kandidatenmodelle könnten auch als „verborgene Zustände“ interpretiert werden und daher weisen wir darauf hin, dass diese Methode könnte möglicherweise auch zur Identifizierung versteckter Prozesse eingesetzt werden (siehe Tabelle 3.2 von main Artikel).

#### *Methoden basierend auf Zeitreihenanalysen*

##### Stückweise Regression

Dieser Ansatz wird auch als „Broken-Stick“- oder „segmentierte“ Regression bezeichnet und ist im Wesentlichen eine Art Kurvenanpassung (Neter et al. 1985). Grundsätzlich findet der Ansatz Haltepunkte, wo die Beziehungen zwischen der abhängigen Variablen und der unabhängigen Variablen ändern sich plötzlich. Anschließend werden die Daten an diesen Haltepunkten aufgeteilt und eine separate Regressionsgerade angepasst in jedem Intervall. Bei Bewegungsdaten handelt es sich bei den abhängigen Daten um ein interessierendes Pfadsignal (z. B. primäre oder sekundäre Deskriptoren wie Netto-Quadrat-Verschiebung), die als analysiert wird Funktion der Zeit. Erkannte Haltepunkte können als Bewegungsänderung interpretiert werden Verhalten, so dass die Flugbahn zu diesem bestimmten Zeitpunkt segmentiert werden kann. Zum Beispiel, Liminana et al. (2007) verwendeten eine stückweise lineare Regression, um den Beginn der Migration zu erkennen Phase in den Bewegungsbahnen der Wiesenweihe (*Circus pygargus*). Ähnlich, nicht Lineare Kurvenanpassungsansätze wurden verwendet, um Brüche in Bezug auf zu bestimmen individuelle Bewegungsskalen (Johnson et al. 2002; Sably et al. 1990; Saher und Schmiegelow 2005).

##### Penalized Contrast Method (PCM)

Diese von Lavielle (1999, 2005) entwickelte Methode wurde in großem Umfang bei Tieren angewendet Bewegungsanalysen (z. B. Sur et al. 2014; Barraquand und Benhamou 2008). Das Optimale Die Anzahl der Segmente wird durch Minimierung einer Kontrastfunktion bestimmt, die die bewertet Unterschiede zwischen den Signalen der gesamten Flugbahn im Vergleich zu den Signalen der segmentierten

Serie. Die Kontrastfunktionen basieren entweder auf dem Mittelwert, der Standardabweichung oder a Kombination aus beidem. Die Methode impliziert, dass die Kontrastfunktion mit abnimmt zunehmende Anzahl von Segmenten in der Serie (Lavielle 1999)̈. Um visuelle zu vermeiden (und möglicherweise subjektive) Aufteilung der Flugbahn schlug Lavielle (2005) vor, die zu verwenden zweite Ableitung der Kontrastfunktion und der Wert, bei dem sie einen bestimmten erreicht Schwelle. Le Corre et al. (2014)̈ nutzten diesen Ansatz, um den Abgang objektiv zu bestimmen und Ankunftsdaten in den Migrationsmustern von Karibus (*Rangifer tarandus*). zusätzlich Die Methode erfordert die Definition der Mindestlänge der resultierenden Segmente, um ein Überschreiten zu vermeiden Aufteilung und eine maximale Anzahl möglicher Segmente, um die Bearbeitungszeit zu begrenzen (Calenge 2011)̈. PCM ist auch weniger anfällig für Verzerrungen durch zeitliche Autokorrelation (Lavielle 1999, Barraquand und Benhamou 2008)̈. Die Mehrzahl der Studien, die das anwenden Der PCM-Algorithmus verwendete entweder die erste Durchgangs- oder Verweilzeit (siehe Tabelle 1 der Veröffentlichung). als Eingangssignal (z. B. Sommerfeld et al. 2013). Möglicherweise sind jedoch alle primären oder Sekundärsignal, das räumliche oder zeitliche Informationen über Bewegungseigenschaften übermittelt (z. B. Schrittlänge) angewendet werden.

#### Verhaltensänderungspunktanalyse (BCPA)

Die von Gurarie et al. eingeführte Verhaltensänderungspunktanalyse. (2009)̈ besteht aus mehrere aufeinanderfolgende Analyseschritte. Erstens ist entweder die Persistenz oder die Drehgeschwindigkeit wichtig als Eingangssignal gewählt, da diese Parameter weniger empfindlich auf unregelmäßige Abtastungen reagieren (siehe Tabelle 3.1 der Veröffentlichung). Das Signal wird als kontinuierliche autokorrelierte Zeit modelliert Reihe mit drei lokalen Komponenten (z. B. Mittelwert, Varianz und zeitliche Autokorrelation). In einem zweiten Schritt wird die Wahrscheinlichkeit eines signifikanten Änderungspunkts innerhalb der drei lokalen Punkte ermittelt Parameter werden für eine Teilstichprobe (Fenster) der Zeitreihe geschätzt (Gurarie et al. 2009)̈. Anschließend wird das Fenster über die gesamte Zeitreihe vorwärts verschoben. Ob ein Bei einer Verlagerung handelt es sich um einen Änderungspunkt, der dann anhand eines Bayes'schen Informationskriteriums bewertet wird (BIC; Burnham und Anderson 2012), das verschiedene Modellannahmen vergleicht Die Bandbreite reicht von einem Nullmodell (keine Änderungen) bis hin zu einem, zwei beliebigen oder allen drei Parametern, die sich ändern an einem möglichen Wendepunkt. Der BCPA ist nicht auf eine regelmäßige Probenahme angewiesen und ist dazu in der Lage mit fehlenden Daten umzugehen, da primäre Beschreibungsmerkmale von Bewegungen vorhanden sind im Geschwindigkeitssignal und im zeitkontinuierlichen Modellierungsrahmen erfasst (Gurarie et al. 2009; Zhang et al. 2015)̈. Allerdings ist ein Satz mehrerer Eingabeparameter, wie z Die Fenstergröße und die Mindestanzahl der Erkennungen jedes Änderungspunkts müssen festgelegt werden

vor der Analyse (siehe Tabelle S1). Beispielsweise haben Zhang et al. (2015) wendete das BCPA an um unterschiedliche Verhaltensweisen (z. B. Nahrungssuche) in den Bewegungsspuren kleiner Pinguine zu erkennen (*Eudyptula Minor*).

#### Pruned Exact Linear Time (PELT)-Algorithmus

Dieser Algorithmus sucht nach einer optimalen Kombination aus Anzahl und Standorten von Änderungspunkte entlang einer Zeitreihe (Killick et al. 2011). Einfach ausgedrückt: Der Algorithmus behandelt die Segmentierungen, die von verschiedenen Änderungspunkten als konkurrierende Modelle erzeugt werden, und Bewertet, welches Modell am besten zum Mittelwert, zur Varianz oder einer Kombination aus beidem passt produzierte Segmente. Die Optimalität einer beliebigen Menge von Änderungspunkten wird durch eine Kostenfunktion definiert Dies muss minimiert und mit einem Strafterm versehen werden, um eine übermäßige Aufteilung zu vermeiden (z. B über BIC). Madon und Hingrat (2014) verwendeten den PELT-Algorithmus, um Bewegungen zu segmentieren Wege der Macqueen-Trappe (*Chlamydotis macqueenii*) und klassifizierte sie anschließend identifizierte Segmente in Migrations-, Nicht-Migrations- und Staging-Bewegungen. Ähnlich zu Mit dem BCPA ist der PELT-Ansatz in der Lage, eine Reihe von Veränderungspunkten in einem Individuum zu erkennen Bewegungssignal ohne vorherige Kenntnis der Gesamtzahl der Verhaltensweisen Modi und Schalter (siehe Tabelle S1). Jede primäre oder sekundäre Ableitung von Pfadsignalen könnte als Eingabe verwendet werden. Es wird jedoch davon ausgegangen, dass die Daten einer Normalverteilung folgen mit konstantem Mittelwert und es wird davon ausgegangen, dass Verschiebungen unabhängig sind (nicht autokorreliert).

#### Verhaltensbewegungssegmentierung (BMS)

Dieser Ansatz charakterisiert einen Verhaltenszustand durch einen bestimmten Mittelwert für einen oder mehrere Pfade Signale, die aus den Daten geschätzt werden können (z. B. jede primäre oder sekundäre Ableitung). Parameter- oder sogar Beschleunigungsdaten; Nams 2014). Die Positionen der Änderungspunkte sind ebenfalls angegeben als Parameter behandelt, der aus den Daten geschätzt werden kann. Der BMS-Ansatz versucht um den sparsamsten Satz dieser beiden Parameter zu finden und verwendet erneut den BIC (Burnham und Anderson 2012) um Sparsamkeit zu quantifizieren. Hierzu eine Reihe unterschiedlicher Kombinationen für die Anzahl der Segmente und die Anzahl der Verhaltenszustände werden verglichen und die Kombination mit dem niedrigsten BIC wird ausgewählt. Anschließend wird eine Clusteranalyse durchgeführt Gruppieren Sie ähnliche Segmente und schließen Sie Verhaltenszustände ab. Ein großer Vorteil des Ansatzes ist, dass die Schätzung der wahrscheinlichsten Anzahl und Lage von Verhaltensänderungen möglich ist lässt sich problemlos um andere Daten als Bewegungssignale erweitern. Darüber hinaus ist die Gruppierung der resultierenden Segmente in Cluster potenziell ähnlicher Bewegung

Verhaltensweisen sind bereits im Algorithmus implementiert. Zum Beispiel Nams (2014) kombinierte GPS-Ortungs- und Beschleunigungsmesser-(Aktivitäts-)Daten innerhalb des BMS-Ansatzes. Analysieren Sie das Bewegungsverhalten eines Fischers (*Martes-Wimpel*). Wenn nur Bewegung verwendet wird, Geschwindigkeit und Drehwinkel zur Unterscheidung von Verhaltenszuständen, vier verschiedene Bewegungsstadien identifiziert werden konnte. Bei zusätzlicher Berücksichtigung von Beschleunigungsdaten ergeben sich sieben Verhaltensdaten. Es konnten Stadien unterschieden werden, die eine größere Komplexität im Bewegungsverhalten erkennen ließen als konnte allein aus der Flugbahn abgeleitet werden.

#### *Methoden basierend auf Zustandsraummodellen*

Methoden in dieser Kategorie stammen aus der breiten Zustandsraummodellierung (SSM). Rahmen. Aus statistischer Sicht handelt es sich bei Zustandsraummodellen um besondere Zeittypen. Serienanalysen berücksichtigen auch die Korrelationsstruktur aufeinanderfolgender Messungen (Patterson et al. 2008). Im Allgemeinen liegt innerhalb dieses Rahmens der zukünftige Zustand eines Systems anhand eines probabilistischen Modells aus seinen vorherigen Zuständen geschätzt. Dazu zwei stochastische Zeitreihenmodelle, eines basiert auf einem nicht beobachtbaren Zustandsprozess und ein anderes basiert auf bekannten Beobachtungsprozessen, die gekoppelt sind (Jonsen et al. 2013; Patterson et al. 2008). SSMs unterscheiden sich hinsichtlich der Anzahl und Zusammensetzung der Zustandsvariablen (z. B. diskret vs. kontinuierlich), die statistische Schätztechnik sowie die Struktur der Hauptdatenkomponenten, die beiden stochastischen Prozess- und Beobachtungsmodelle. Nomenklatur für die Differenzierung ist in der Literatur leider uneinheitlich (z. B. Jonsen et al. 2013; Patterson et al. 2008; Gurarie et al. 2016; Patterson et al. 2016).

Um eine bessere Entscheidungshilfe zwischen verschiedenen SSMs zu geben, haben wir unterschieden drei allgemeine Klassen von Zustandsraummodellierungsansätzen. Zum Beispiel Hidden Markov Modelle basieren auf einer vordefinierten Anzahl diskreter Zustände und werden typischerweise vernachlässigt Beobachtungsfehler innerhalb der Daten. Im Gegensatz dazu können auch Zustandsraummodelle verwendet werden, erweitert um eine Standortfilterungskomponente, die im Wesentlichen Wahrscheinlichkeiten schätzt verschiedene Parameter des Bewegungsablaufs einschließlich der wahrscheinlichen Fehlerverlagerungen Daten zur Bauchbewegung. Darüber hinaus können sie mit einer unbestimmten Anzahl diskreter Elemente arbeiten oder sogar kontinuierliche Verhaltenszustände und passen zu verschiedenen Bewegungsmodellen (z. B. unterschiedliche Varianten eines korrelierten Random Walk; Gurarie et al. 2016; Patterson et al. 2008, 2016). Daher können bestimmte Zustandsraummodelle auch hierarchisch und meta angewendet werden. Analysen berücksichtigen individuelle Variationen in der Anzahl und Zusammensetzung des Verborgenen

Staaten (Jonsen et al. 2003; Jonsen et al. 2006; Eckert und Moore 2008; Flemming et al. 2010).

#### Hidden-Markov-Modelle (HMM)

Hierbei handelt es sich um Sonderfälle von SSMS, die Eigenschaften einer festen Menge diskreter verborgener Werte schätzen Staaten (Franke et al. 2004; Zucchini et al. 2008). In einem HMM sind Zustandsübergänge normalerweise der Fall angetrieben durch Markovian-Prozesse erster Ordnung, was bedeutet, dass ein Zustand nur von der abhängt vorheriger Status. Allerdings können Zustandsübergänge in HMMs geändert werden, so dass die Umschaltung Die Wahrscheinlichkeit kann auch von mehreren vorherigen Zuständen oder deren Dauer abhängen (Patterson et al. 2009; Langrock et al. 2012), Umwelt- und soziale Faktoren (Bergman et al. 2008), as sowie Habitatdaten (Morales et al. 2004; Beyer et al. 2013). Einige HMMs integrieren sich Erweiterungen des Random-Walk-Frameworks (siehe Codling et al. 2008 für weitere Details) als Teil ihres Prozessmodells (Gurarie et al. 2016; Patterson et al. 2016). Zum Beispiel, Morales et al. (2004) verwendeten einen Bayes'schen Ansatz zur Modellierung der Bewegungen von Elchen (*Cervus elaphus*) als eine Mischung aus verschiedenen zufälligen Wanderungen und fanden heraus, dass Elchbewegungen der Fall waren entweder zu Erkundungszwecken oder in Lagern, wobei letztere in offenen Lebensräumen während der Nahrungssuche vorkommen. Kürzlich wurden HMMs auch zur Verhaltensmodellierung basierend auf Biologger-Daten eingesetzt (z. B. Patterson et al. 2009; Dean et al. 2013). Zusammenfassend liegt der Schwerpunkt der HMM-Methoden auf die Schätzung der Wechselwahrscheinlichkeiten zwischen Zuständen, der wahrscheinlichsten Reihenfolge der versteckte Zustände sowie deren Länge (Franke et al. 2004; Zucchini et al. 2008). Parameter in HMMs kann durch verschiedene statistische Techniken geschätzt werden, einschließlich der Erwartung Maximierung (Franke et al. 2004; Rabiner 1989), Wahrscheinlichkeitsmaximierung (Patterson et al. 2009; Zucchini et al. 2008; Langrock et al. 2015) oder Bayes'sche Wahrscheinlichkeitsschätzung (Morales et al. 2004; Beyer et al. 2013; Roberts et al. 2004). Ebenso mehrere Tests Statistiken zur Auswertung des Zusammenhangs zwischen den beobachteten Datensequenzen und dem Es wurden geschätzte HMM vorgeschlagen, einschließlich korrekter Prozentstatistiken oder Pseudostatistiken Residuen (Franke et al. 2004; Patterson et al. 2009, Jonsen et al. 2013).

#### SSMs mit Standortfilterung

Bei den meisten SSMS, die in bewegungsbasierten Studien angewendet werden, handelt es sich um Multi-State-Random-Walks Integration verschiedener Formen von Bewegungsmodellen, wie z. B. Erweiterungen des Random Walk Framework als Teil ihrer Prozesskomponente (Patterson et al. 2008; Gurarie et al. 2016). Im Gegensatz zu HMMs vernachlässigen einige SSMS jedoch mögliche Stichprobenfehler nicht

die Verlagerungsdaten, berücksichtigen sie aber innerhalb ihrer Beobachtungsmodellstruktur (Jonsen et al. 2013, Patterson et al. 2016). Typischerweise umfassen diese Modelle sowohl kontinuierliche (z. B. geschätzte wahre Standorte) und einen oder mehrere diskrete Verhaltenszustände im Prozesskomponente (Jonsen et al. 2005; Hopcraft et al. 2014).

Verschiedene Bayes'sche Schätztechniken (z. B. Markov Chain Monte Carlo, MCMC; Jonsen et al. 2005) sind normalerweise erforderlich, da mehrere Wahrscheinlichkeitsverteilungen erforderlich sind zusammen mit nichtlinearen Strukturen in die Modelle integriert. Darüber hinaus MCMC-Schätzung ermöglicht auch nicht-Gaußsche Fehlerstrukturen im Beobachtungsmodell (Jonsen et al. 2013; Patterson et al. 2008). Neben MCMC gibt es auch verschiedene sogenannte Filtermethoden zum Einbau solcher SSMS. Filtermethoden können angewendet werden, um lineare Parameter zu erhalten Zustandsraummodelle (Patterson et al. 2016, Anderson-Sprecher und Ledolter 1991) ebenfalls B. um die wahrscheinlichste Position fehlender oder voreingenommener Umzüge abzuschätzen (Sibert et al. 2003; Austin et al. 2003). Beispielsweise bietet die Kalman-Filterung (KF; Kalman und Bucy 1961) unverzerrte Schätzungen eines autoregressiven Modells erster Ordnung (z. B. des Diffusionskoeffizienten in ein Random-Walk-Modell), vorausgesetzt, dass das Bewegungsmodell streng linear mit einer Gaußschen Funktion ist Fehlerverteilung (Royer et al. 2005). Die Kalman-Filterung kann dies weiter berücksichtigen Einfluss von Umweltkovariaten (Forester et al. 2007). Die KF ist es jedoch nicht Anwendbar für die Schätzung zeitlich variierender und diskreter Verhaltenszustände. Partikelfilter (PF) stellen bayesianische Ansätze dar, die diese Einschränkungen überwinden und auch passen können nichtlineare SSMS. Sie basieren auf sequentiell Monte-Carlo-Sampling unter Verwendung von Ensembles von zufälligen Stichprobeneinheiten (Partikeln), die durch das Prozessmodell von vorwärts bewegt werden das State-Space-Framework (Patterson et al. 2008, 2016). Die Bedeutung jedes einzelnen Teilchens wird gewichtet, um die Wahrscheinlichkeit oder Posterior-Verteilungen des Modells abzuschätzen Parameter. PFs sind in der Lage, nichtlineare und instationäre Bewegungsmodelle abzuschätzen und kann auch nicht-Gaußsche Fehlerstrukturen im Prozessmodell implementieren (Dowd und Joy 2011; Royer et al. 2005; Andersen et al. 2007). Insgesamt sind diese Arten von SSMS hoch Nützlich für fehleranfällige oder unvollständige Umzugsdaten mit großen Stichprobenlücken Frequenz. Beispielsweise verwenden viele Studien unterschiedliche SSMS mit Standortfilterung der Reihe nach um Fehler in Argos-Telemetriedaten zu berücksichtigen (Patterson et al. 2010; Costa et al. 2010; Silva et al. 2014). Alle diese Algorithmen können jedoch recht komplex sein rechenintensiv. Nähere Erläuterungen zu verschiedenen statistischen Möglichkeiten, einschließlich Modellanpassung und Diagnose werden in Jonsen et al. bereitgestellt. (2013). Anders

Beispiele für Implementierungen und Anwendungen in *R* werden vorgestellt in (Dowd und Joy 2011; Albertsen et al. 2015; Jonsen et al. 2005; Pedersen et al. 2011).

#### Verweise

- Albertsen, CM, Whoriskey, K., Yurkowski, D., Nielsen, A. und Flemming, JM (2015). Schnelle Anpassung nicht-Gaußscher Zustandsraummodelle an Tierbewegungsdaten über den Template Model Builder. *Ökologie*, 96(10), 2598–2604.
- Andersen, KH, Nielsen, A., Thygesen, UH, Hinrichsen, HH und Neuenfeldt, S. (2007). Verwendung des Partikelfilters zur Geolokalisierung des Atlantischen Kabeljaus (*Gadus morhua*) in der Ostsee, mit besonderem Schwerpunkt auf der Bestimmung der Unsicherheit. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(4), 618-627.
- Anderson-Sprecher, R. und Ledolter, J. (1991). Zustandsraumanalyse von Wildtier-Telemetriedaten. *Journal of the American Statistical Association*, 86(415), 596-602.
- Austin, D., McMillan, JI und Bowen, WD (2003). Ein dreistufiger Algorithmus zum Filtern fehlerhafter Argos-Satellitenstandorte. *Marine Mammal Science*, 19(2), 371-383.
- Barraquand, F. und Benhamou, S. (2008). Tierbewegungen in heterogenen Landschaften: Identifizierung profitabler Orte und homogener Bewegungsabläufe. *Ökologie*, 89(12), 3336-3348.
- Bergman, CM, Fryxell, JM, Gates, CC und Fortin, D. (2001). Strategien zur Futtersuche bei Huftieren: Energiemaximierung oder Zeitminimierung? *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 289-300.
- Beyer, HL, Morales, JM, Murray, D. und Fortin, MJ (2013). Die Wirksamkeit bayesianischer Zustandsraummodelle zur Schätzung von Verhaltenszuständen anhand von Bewegungspfaden. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 4(5), 433-441.
- Bivand, R. und Rundel, C. (2015). rgeos: Schnittstelle zur Geometry Engine-Open Source (GEOS). *R-Paketversion 0.3-15*.
- Breed, GA, Costa, DP, Jonsen, ID, Robinson, PW und Flemming, JM (2012). State-Space-Methoden zur umfassenderen Erfassung der Verhaltensdynamik anhand von Tierspuren. *Ökologische Modellierung*, 235, 49-58.
- Buchin, M., Driemel, A., Van Kreveld, M. und Sacristán, V. (2011). Segmentierungstrajektorien: Ein Framework und Algorithmen unter Verwendung raumzeitlicher Kriterien. *Journal of Spatial Information Science*, 2011(3), 33-63.
- Buchin, M., Kruckenberg, H. und Kölzsch, A. (2013). Segmentierung von Trajektorien nach Bewegungszuständen. In „Fortschritte in der Geodatenverarbeitung“ (S. 15–25). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Burnham, KP und Anderson, DR (2002). Ein praktischer informationstheoretischer Ansatz. *Modellauswahl und Multimodell-Inferenz*.
- Byrne, RW, Noser, R., Bates, LA und Jupp, PE (2009). Wie sind sie von dort hierher gekommen? Richtungsänderungen bei der terrestrischen Entfernungsmessung erkennen. *Tierverhalten*, 77(3), 619-631.
- Calenge, C. (2011). Analyse von Tierbewegungen in *R*: das adehabitatLT-Paket. *R Stiftung für Statistisches Rechnen, Wien*.

- Codling, EA, Plank, MJ und Benhamou, S. (2008). Random-Walk-Modelle in der Biologie. *Journal of the Royal Society Interface*, 5(25), 813-834.
- Costa, DP, Robinson, PW, Arnould, JP, Harrison, AL, Simmons, SE, Hassrick, JL, ... und Crocker, DE (2010). Genauigkeit der ARGOS-Standorte von Flossenfüßern auf See, geschätzt mit Fastloc GPS. *PLoS eins*, 5(1), e8677.
- Dean, B., Freeman, R., Kirk, H., Leonard, K., Phillips, RA, Perrins, CM und Guilford, T. (2013). Verhaltenskartierung eines pelagischen Seevogels: Die Kombination mehrerer Sensoren und eines Hidden-Markov-Modells enthüllt die Verteilung des Verhaltens auf See. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(78), 20120570.
- Meyer, D., Dimitriadou, E., Hornik, K., Weingessel, A., Leisch, F., Chang, CC und Lin, CC (2015). Sonstige Funktionen der Abteilung Statistik, Gruppe Wahrscheinlichkeitstheorie (vormals: E1071). *Paket e1071. TU Wien*.
- Dodge, S., Weibel, R. und Forootan, E. (2009). Aufdeckung der Bewegungsphysik: Vergleich der Ähnlichkeit der Bewegungseigenschaften verschiedener Arten von sich bewegenden Objekten. *Computer, Umwelt und städtische Systeme*, 33(6), 419-434.
- Dodge, S., Weibel, R. und Lautenschütz, AK (2008). Auf dem Weg zu einer Taxonomie von Bewegungsmustern. *Informationsvisualisierung*, 7(3-4), 240-252.
- Douglas, DH und Peucker, TK (1973). Algorithmen zur Reduzierung der Anzahl der Punkte, die zur Darstellung einer digitalisierten Linie oder ihrer Karikatur erforderlich sind. *Cartographica: die internationale Zeitschrift für geografische Information und Geovisualisierung*, 10(2), 112-122.
- Dowd, M. und Joy, R. (2011). Schätzung von Verhaltensparametern in Tierbewegungsmodellen mithilfe eines zustandserweiterten Partikelfilters. *Ökologie*, 92(3), 568-575.
- Dzialak, MR, Olson, CV, Webb, SL, Harju, SM und Winstead, JB (2015). Einbeziehung der Ressourcenauswahl innerhalb und zwischen den Beeten bei der Identifizierung kritischer Lebensräume für brütende Salbeihühner. *Ökologische Prozesse*, 4(1), 1-15.
- Eckert, SA, Moore, JE, Dunn, DC, van Buiten, RS, Eckert, KL und Halpin, P. N. (2008). Modellierung der Bewegung der Unechten Karettschildkröte im Mittelmeer: Bedeutung von Körpergröße und Ozeanographie. *Ökologische Anwendungen*, 18(2), 290-308.
- Forester, JD, Ives, AR, Turner, MG, Anderson, DP, Fortin, D., Beyer, HL, Smith, DW und Boyce, MS (2007). Zustands-Raum-Modelle verknüpfen Bewegungsmuster von Elchen mit Landschaftsmerkmalen im Yellowstone-Nationalpark. *Ökologische Monographien*, 77(2), 285-299.
- Franke, A., Caelli, T. und Hudson, RJ (2004). Analyse der Bewegungen und des Verhaltens von Karibus (*Rangifer tarandus*) mithilfe versteckter Markov-Modelle. *Ökologische Modellierung*, 173(2-3), 259-270.
- Garriga, J. und Bartumeus, F. Das EMbC R-Paket: Kurzreferenz. [cran.mtu.edu](http://cran.mtu.edu)
- Garriga, J., Palmer, JR, Oltra, A. und Bartumeus, F. (2016). Binäres Clustering mit Erwartungsmaximierung für Verhaltensannotationen. *PLoS eins*, 11(3), e0151984.
- Gueguen, L. (2000). Segmentierung durch maximale prädiktive Partitionierung nach Zusammensetzungsverzerrungen. In *International Conference on Biology, Informatics, and Mathematics* (S. 32-44). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Gurarie, E., Andrews, RD und Laidre, KL (2009). Eine neuartige Methode zur Identifizierung von Verhaltensänderungen in Tierbewegungsdaten. *Ökologiebriefe*, 12(5), 395-408.
- Gurarie, E., Bracis, C., Delgado, M., Meckley, TD, Kojola, I. und Wagner, CM (2016). Was macht das Tier? Werkzeuge zur Erforschung der Verhaltensstruktur bei Tierbewegungen. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 69-84.
- Gurarie, E. (2015). bcpa: Verhaltensänderungspunktanalyse der Tierbewegung. R-Paketversion 1.1.
- Gutenkunst, R., Newlands, N., Lutcavage, M. und Edelstein-Keshet, L. (2007). Ableitung von Ressourcenverteilungen aus Bewegungen des atlantischen Roten Thunfischs: Eine Analyse basierend auf der Nettoverdrängung und der Länge der Spur. *Journal of Theoretical Biology*, 245(2), 243-257.
- Hopcraft, JGC, Morales, JM, Beyer, HL, Borner, M., Mwangomo, E., Sinclair, A. RE, Olf, H. und Haydon, DT (2014). Konkurrenz, Raub und Migration: Individuelle Wahlmuster von Serengeti-Migranten, erfasst durch hierarchische Modelle. *Ökologische Monographien*, 84(3), 355-372.
- Johnson, CJ, Parker, KL, Heard, DC und Gillingham, MP (2002). Bewegungsparameter von Huftieren und schuppenspezifische Reaktionen auf die Umgebung. *Journal of Animal Ecology*, 71(2), 225-235.
- Jonsen, ID, Myers, RA und Flemming, JM (2003). Metaanalyse von Tieren Bewegung mithilfe von Zustandsraummodellen. *Ökologie*, 84(11), 3055-3063.
- Jonsen, ID (2014). bsam: Bayesianische Zustandsraummodelle für Tierbewegungen. R Paketversion 0.43-1.
- Jonsen, ID, Basson, M., Bestley, S., Bravington, MV, Patterson, TA, Pedersen, M. W., Thomson, R., Thygesen, UH und Wotherspoon, SJ (2013). Zustandsraummodelle für Biologger: Eine methodische Roadmap. *Tiefseeforschung Teil II: Aktuelle Studien in der Ozeanographie*, 88, 34-46.
- Jonsen, ID, Flemming, JM und Myers, RA (2005). Robuste Zustandsraummodellierung von Tierbewegungsdaten. *Ökologie*, 86(11), 2874-2880.
- Jonsen, ID, Myers, RA und James, MC (2006). Robuste hierarchische Zustandsraummodelle zeigen die großen Unterschiede in den Reiseraten wandernder Lederschildkröten. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1046-1057.
- Kalman, RE und Bucy, RS (1961). Neue Ergebnisse in der linearen Filter- und Vorhersagetheorie. *Journal of Basic Engineering*, 83, 95-108.
- Killick, R., Fearnhead, P. und Eckley, IA (2012). Optimale Erkennung von Änderungspunkten mit linearem Rechenaufwand. *Journal of the American Statistical Association*, 107(500), 1590-1598.
- Killick, R., Haynes, KJ, Eckley, IA, Fearnhead, P. und Lee, J. (2015). Changepoint: Methoden zur Changepoint-Erkennung. R-Paketversion 2.2.
- Langrock, R., King, R., Matthiopoulos, J., Thomas, L., Fortin, D. und Morales, JM (2012). Flexible und praktische Modellierung tierischer Telemetriedaten: versteckte Markov-Modelle und Erweiterungen. *Ökologie*, 93(11), 2336-2342.
- Langrock, R., Kneib, T., Sohn, A. und DeRuiter, SL (2015). Nichtparametrische Inferenz in Hidden-Markov-Modellen unter Verwendung von P-Splines. *Biometrie*, 71(2), 520-528.

- Langrock, R. und Zucchini, W. (2011). Hidden-Markov-Modelle mit beliebigen Zustandsverweilzeitverteilungen. *Computerstatistik und Datenanalyse*, 55(1), 715-724.
- LaPoint, S., Gallery, P., Wikelski, M. und Kays, R. (2013). Tierverhalten, kostenbasierte Korridormodelle und reale Korridore. *Landschaftsökologie*, 28(8), 1615-1630.
- Lavielle, M. (1999). Erkennung mehrerer Änderungen in einer Folge abhängiger Variablen. *Stochastische Prozesse und ihre Anwendungen*, 83(1), 79-102.
- Lavielle, M. (2005). Verwendung bestrafte Kontraste für das Change-Point-Problem. *Signalverarbeitung*, 85(8), 1501-1510.
- Le Corre, M., Dussault, C. und Côté, SD (2014). Erkennen von Veränderungen in den jährlichen Bewegungen landwandernder Arten: Nutzung der Zeit der ersten Passage zur Dokumentation der Frühjahrswanderung von Karibus. *Bewegungsökologie*, 2(1), 1-11.
- Legendre, P. und Legendre, L. (2012). *Numerische Ökologie*. Sonst.
- Liminana, R., Soutullo, A. und Urios, V. (2007). Herbstzug der Wiesenweihe *Circus pygargus* per Satellitentelemetrie verfolgt. *Journal of Ornithology*, 148(4), 517-523.
- Louzao, M., Wiegand, T., Bartumeus, F. und Weimerskirch, H. (2014). Kopplung von Modellen des momentanen Energiebudgets und der Verhaltensmodusanalyse zur Abschätzung der optimalen Futttersuchstrategie: ein Beispiel mit Wanderalbatrossen. *Bewegungsökologie*, 2(1), 1-15.
- Madon, B. und Hingrat, Y. (2014). Entschlüsselung von Verhaltensänderungen bei Tierbewegungen mit einem „Multiple-Change-Point-Algorithmus-Klassifizierungsbaum“-Framework. *Grenzen in Ökologie und Evolution*, 2, 30.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., Hornik, K., Studer, M. und Roudier, P. (2015). Cluster: „Gruppen in Daten finden“: Clusteranalyse erweitert. R-Paketversion 2.0.3.
- Michelot, T., Langrock, R., Patterson, T. und Rexstad, E. (2015). moveHMM: Tierbewegungsmodellierung mit Hidden-Markov-Modellen. R-Paketversion, 1.
- Flemming, JM, Jonsen, ID, Myers, RA und Field, CA (2010). Hierarchische Zustandsraumschätzung der Navigationsfähigkeit von Lederschildkröten. *PLoS One*, 5(12), e14245.
- Morales, JM, Haydon, DT, Frair, J., Holsinger, KE und Fryxell, JM (2004). Mehr aus Umzugsdaten herausholen: Bewegungsmodelle als Mischungen zufälliger Spaziergänge erstellen. *Ökologie*, 85(9), 2436-2445.
- Muggeo, VMR (2015). Regressionsmodelle mit Haltepunkt-/Änderungspunktschätzung. R-Paketversion 0.5-1.4.
- Nams, VO (2014). Kombination von Tierbewegungen und Verhaltensdaten zur Erkennung von Verhaltenszuständen. *Ökologiebriefe*, 17(10), 1228-1237.
- Neter, J., Wasserman, W. und Kutner, MH (1985). Angewandte lineare statistische Modelle: Regression. *Varianzanalyse und experimentelle Designs*, 2. Auflage, Homewood: Richard D.

- Noser, R. und Byrne, RW (2014). Die Analyse der Änderungspunkte von Reiserouten liefert neue Einblicke in Futtersuchstrategien und kognitive Karten wilder Paviane. *American Journal of Primatology*, 76(5), 399-409.
- Patterson, TA, Basson, M., Bravington, MV und Gunn, JS (2009). Klassifizierung des Bewegungsverhaltens in Bezug auf Umgebungsbedingungen mithilfe von Hidden-Markov-Modellen. *Journal of Animal Ecology*, 78(6), 1113-1123.
- Patterson, TA, Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O. und Matthiopoulos, J. (2008). Zustands-Raum-Modelle der Bewegung einzelner Tiere. *Trends in Ökologie und Evolution*, 23(2), 87-94.
- Patterson, TA, McConnell, BJ, Fedak, MA, Bravington, MV und Hindell, MA (2010). Verwendung von GPS-Daten zur Bewertung der Genauigkeit von Zustandsraummethoden zur Korrektur von Telemetrie Fehlern des Argos-Satelliten. *Ökologie*, 91(1), 273-285.
- Patterson, TA, Parton, A., Langrock, R., Blackwell, PG, Thomas, L. und King, R. (2016). Statistische Modellierung der Tierbewegung: eine kurzsichtige Überprüfung und eine Diskussion bewährter Verfahren. *arXiv-Vorabdruck arXiv:1603.07511*.
- Pedersen, MW, Berg, CW, Thygesen, UH, Nielsen, A. und Madsen, H. (2011). Schätzmethoden für nichtlineare Zustandsraummodelle in der Ökologie. *Ökologische Modellierung*, 222(8), 1394-1400.
- R-Kernteam (2015). R: Eine Sprache und Umgebung für statistische Berechnungen.
- Rabiner, LR (1989). Ein Tutorial zu versteckten Markov-Modellen und ausgewählten Anwendungen in der Spracherkennung. *Proceedings of the IEEE*, 77(2), 257-286.
- Ripley, B. (2015). Baum: Klassifizierungs- und Regressionsbäume. R-Paketversion 1.0-36.
- Roberts, S., Guilford, T., Rezek, I. und Biro, D. (2004). Positionsentropie während der Taubensuche I: Anwendung der Bayes'schen Modellierung latenter Zustände. *Journal of Theoretical Biology*, 227(1), 39-50.
- Royer, F., Fromentin, JM und Gaspar, P. (2005). Ein Zustands-Raum-Modell zur Ableitung der Bewegung und des Lebensraums des Roten Thuns aus Archivmarkierungen. *Oikos*, 109(3), 473-484.
- Saalfeld, A. (1999). Topologisch konsistente Linienvereinfachung mit dem Douglas-Peucker-Algorithmus. *Kartographie und geografische Informationswissenschaft*, 26(1), 7-18.
- Saher, DJ, und Schmiegelow, FK (2005). Bewegungswege und Lebensraumauswahl durch Waldkaribus während der Frühjahrswanderung. *Rangifer*, 143-154.
- Shamoun-Baranes, J., Bom, R., van Loon, EE, Ens, BJ, Oosterbeek, K. und Bouten, W. (2012). Von Sensordaten zum Tierverhalten: ein Beispiel für einen Austernfischer. *PLoS one*, 7(5), e37997.
- Sibert, JR, Musyl, MK und Brill, RW (2003). Horizontale Bewegungen von Großaugenthun (*Thunnus obesus*) in der Nähe von Hawaii, bestimmt durch Kalman-Filteranalyse von Archiv-Tagging-Daten. *Fischerei-Ozeanographie*, 12(3), 141-151.
- Sably, RM, Nott, HMR und Fletcher, DJ (1990). Verhalten in Phasen aufteilen. *Tierverhalten*, 39(1), 63-69.
- Silva, MA, Jonsen, I., Russell, DJ, Prieto, R., Thompson, D. und Baumgartner, MF (2014). Bewertung der Leistung bayesianischer Zustandsraummodelle, die für Argos geeignet sind

Satellitentelemetriestandorte, verarbeitet mit Kalman-Filterung. *PloS eins*, 9(3), e92277.

- Soleymani, A., Cachat, J., Robinson, K., Dodge, S., Kalueff, A. und Weibel, R. (2014). Integration skalenübergreifender Analysen im räumlichen und zeitlichen Bereich zur Klassifizierung von Verhaltensbewegungen. *Journal of Spatial Information Science*, 2014(8), 1-25.
- Soleymani, A., van Loon, EE und Weibel, R. (2014). Fähigkeit von aus GPS-Trajektorien extrahierten Bewegungsmerkmalen zur Klassifizierung feinkörniger Verhaltensweisen. *Agil*. 3-16.
- Sommerfeld, J., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Garthe, S. und Hindell, MA (2013). Futtersuchparameter, die die Erkennung und Interpretation des gebietsbeschränkten Suchverhaltens bei Meeresräubern beeinflussen: eine Fallstudie mit dem Maskentölpel. *PloS eins*, 8(5), e63742.
- Steinley, D. (2006). K bedeutet Clustering: eine Synthese aus einem halben Jahrhundert. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 59(1), 1-34.
- Sur, M., Skidmore, AK, Exo, KM, Wang, T., Ens, BJ und Toxopeus, AG (2014). Erkennung von Veränderungen in der Tierbewegung mittels diskreter Wavelet-Analyse. *Ökologische Informatik*, 20, 47-57.
- Thiebault, A. und Tremblay, Y. (2013). Aufteilung der Flugbahnen von Tieren in feinskalige, verhaltenskonsistente Bewegungseinheiten: Bruchstellen beziehen sich auf äußere Reize bei einem Seevogel auf Nahrungssuche. *Verhaltensökologie und Soziobiologie*, 67(6), 1013-1026.
- Tremblay, Y., Roberts, AJ und Costa, DP (2007). Fraktale Landschaftsmethode: ein alternativer Ansatz zur Messung des bereichsbegrenzten Suchverhaltens. *Journal of Experimental Biology*, 210(6), 935-945.
- Van Moorter, B., Visscher, DR, Jerde, CL, Frair, JL und Merrill, EH (2010). Identifizieren von Bewegungszuständen aus Standortdaten mittels Clusteranalyse. *Das Journal of Wildlife Management*, 74(3), 588-594.
- Zeller, KA, McGarigal, K., Cushman, SA, Beier, P., Vickers, TW und Boyce, W. M. (2016). Verwendung von Schritt- und Pfadauswahlfunktionen zur Abschätzung des Bewegungswiderstands: Pumas als Fallstudie. *Landschaftsökologie*, 31(6), 1319-1335.
- Zhang, J., O'Reilly, KM, Perry, GL, Taylor, GA und Dennis, TE (2015). Erweiterung der Funktionalität der Verhaltensänderungspunktanalyse mit K-Means-Clustering: eine Fallstudie mit dem kleinen Pinguin (*Eudyptula Minor*). *PloS eins*, 10(4), e0122811.
- Zucchini, W., Raubenheimer, D. und MacDonald, IL (2008). Modellierung von Zeitreihen tierischen Verhaltens mittels eines Latenzzustandsmodells mit Feedback. *Biometrie*, 64(3), 807-815.

## S2: Angewandte Illustration von Pfadsegmentierungsansätzen

### Ziel dieser Ergänzung

In dieser Ergänzung veranschaulichen wir den grundlegenden Ansatz zum Segmentieren eines Pfads. Wir simulieren Verfolgen Sie Daten, durchlaufen Sie explorative Schritte und wenden Sie dann drei verschiedene Segmentierungen an Methoden.

### Aufstellen

```

Bibliothek(secr)
Bibliothek(raster)
Bibliothek(moveHMM)
Bibliothek(adehabitatLT)
Bibliothek(lubridate)
Bibliothek(bcpa)

set.seed(12322211)

genHabitat <- function(nc, p = 0.1, A = 0.1) { r <-
  make.mask(nx = nc, ny = nc, spacing = 1) h <-
  randomHabitat(r, p = p, A = A) r <-
  raster(xmn=0, xmx=nc, ymn=0, ymx=nc, ncols=nc, nrows=nc) r <-
  rasterize(data.frame(h), r, field=1, background=0) r <- as.matrix(r)
  <- list(hab = r, p = p,
  A = A, nc = nc) class(r) <- c("hab", "matrix")

  R
}

```

### Datengenerierung

Wir verwenden ein einfaches, auf Einzelpersonen basierendes Simulationsmodell für 12 Monate mit 24 Umzügen pro Jahr Tag. Die Bewegung des Tieres wurde durch die Tageszeit, den Lebensraum usw. beeinflusst Anziehungskraft auf ein zeitlich variierendes Heimatgebietszentrum. Die Drehwinkel waren gleichmäßig verteilt zwischen  $\bar{y}$  und  $\bar{y} + \pi$ , und Schrittlängen wurden aus einer Gammaverteilung abgeleitet mit Maßstab und Form von 2,9 bzw. 0,9 für den Lebensraum und 1,2 bzw. 5 für die Matrix Die Tiere bewegten sich nachts mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,3 und während der Nacht mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 der Tag. An jedem Standort  $s$ , Das Tier wählte 20 Kandidatenstandorte aus und wählte einen davon aus zufällig mit wahrscheinlicher Gewichtung in Richtung des Home-Range-Zentrums.

```

n_Monate <- 12
n <- 24 * 30 * n_months # ein Umzug pro Stunde

pm_day <- 13
pm_night <- 0,3

b0 <- rep(c(rep(pm_night, 5), seq(pm_night, pm_day, length.out = 2), rep(pm_day, 10),
  seq(pm_day, pm_night, length.out = 2), rep(pm_night, 5)), 30 * n_months)

```

```

b1 <- rep(c(1, 0, 1), Each = n/3) * 1 b2 <-
as.numeric(b1 == 0) * 1

b3 <- 10 # Hab-Matrix

xy0 <- c(100, 100)

x_c1 <- 100
y_c1 <- 100

x_c2 <- 300
y_c2 <- 300

tpl <- raster(xmn = 0, xmx = 400, ymn = 0, ymx = 400, res = 1) hab <-
raster(genHabitat(400, A = 0.5, p = 0.5)$hab, template = tpl)

## Erforderlicher Namespace wird geladen: igraph

hab0 <- hab
hab <- hab0
hab[] <- ifelse(hab[] == 0, 1, 2)

set.seed(2090160703) xy
<- Matrix(NA, nrow = n, ncol = 2) xy[1, ] <- xy0

für (i in 2:n) {
  # cand-Standorte if
  (runif(1) < b0[i]) {
    ta <- runif(20, -pi, pi)

    if (raster::extract(hab, xy[i-1, ], drop = FALSE) == 2) {
      scl <- 2,9 PS
      <- 0,9 } else
    { scl <-
      1,2 PS <- 5

    } slen <- rgamma(20, scale = scl, shape = shp) x1 <- xy[i
- 1, 1] + (cos(ta) * slen) y1 <- xy[i - 1, 2] + (sin (ta)
* slen)

    d1 <- sqrt((x1 - x_c1)^2 + (y1 - y_c1)^2) d2 <- sqrt((x1
- x_c2)^2 + (y1 - y_c2)^2) w <- (dexp(d1, rate = 1/25)
* b1[i] + dexp(d2, rate = 1/25) * b2[i]) w[is.na(w)]
<- 0 w <- sample(20, 1, prob = w) xy[i, ]
<- c(x1[w], y1[w]) }
else { xy[i, ] <- xy[i-1, ] }

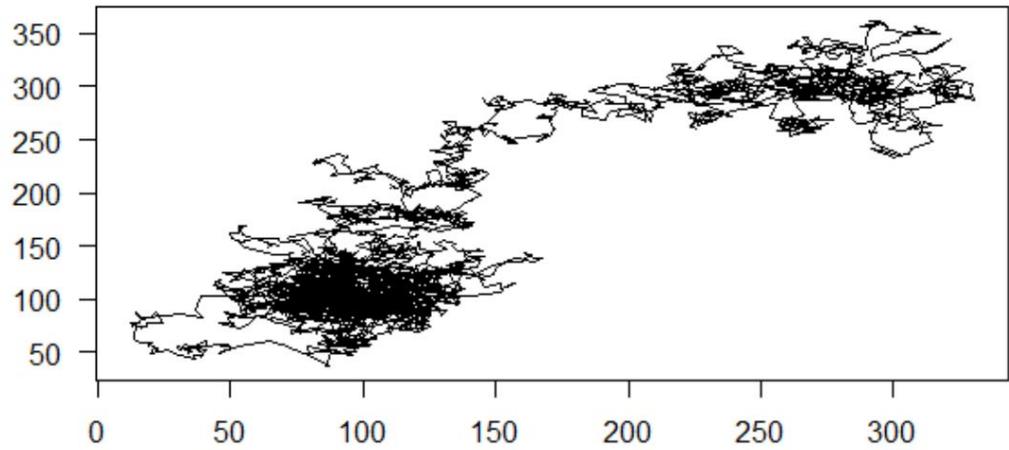
}

xy[, 1] <- xy[, 1] + runif(nrow(xy), -0.1, 0.1) xy[, 2] <- xy[, 2] +
runif(nrow(xy), -0.1, 0.1) xy <- xy[, 1:2] xy <- data.frame(xy)
Namen(xy) <- c("x",
"y") xy$time <-
ymd_hm("2000-01-01 00: 00")
+ hours(0:(n-1)) xy$hour <- rep(1:24, n/24) # Stunde des Tages xy$tid
<- 1:nrow(xy) xy$hab <- raster::extract(hab, xy[, 1:2])

```

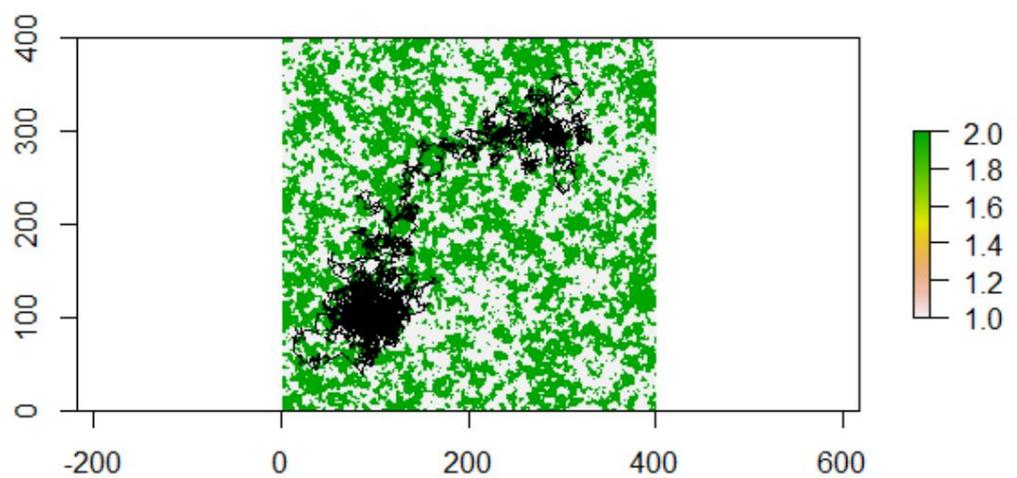
Die simulierten Daten:

```
) plot(xy[, 1:2], pch = 20, xlab = "", ylab = "", las = 1, type = "l", lwd = 0,5
```



Simulierter Bewegungspfad und Lebensraumzusammensetzung:

```
plot(hab)  
Linien(xy[,1:2])
```



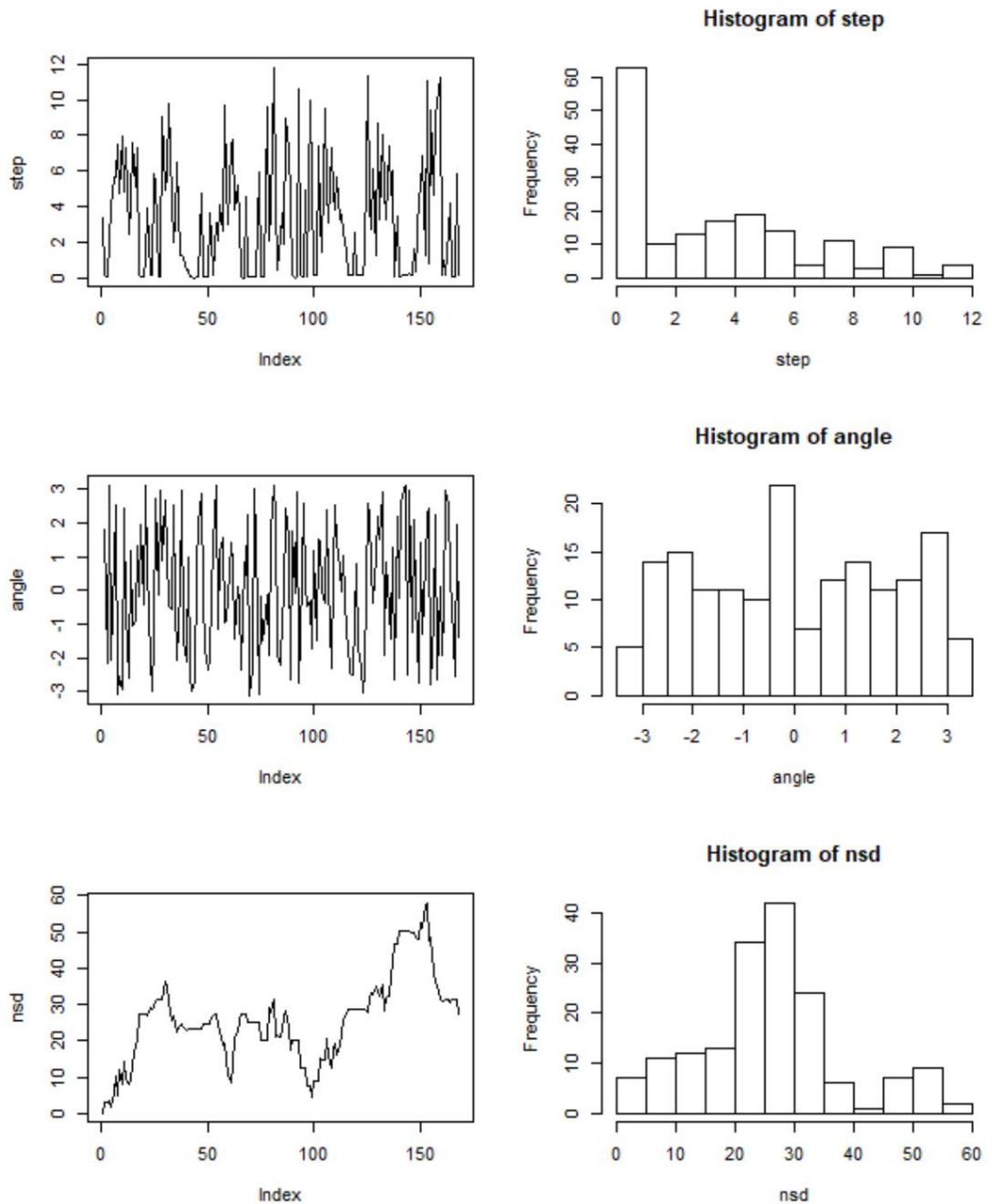
*Pfadmetriken*

Als nächsten Schritt berechnen und prüfen wir drei Pfadmetriken. Nämlich die Schrittlänge, die Nettoquadratverschiebung und schließlich die Drehwinkel.

```
xy$sl <- c(NA, with(xy, sqrt((head(x, -1) - tail(x, -1))^2 + (head(y, -1) - tail(y, -1))^2))
xy$nsd <- with(xy, sqrt((x - xy0[1])^2 + (y - xy0[2])^2)) dat <- prepData(xy
[, c("x", "y", "hour", "nsd", "hab")], type = "UTM")
```

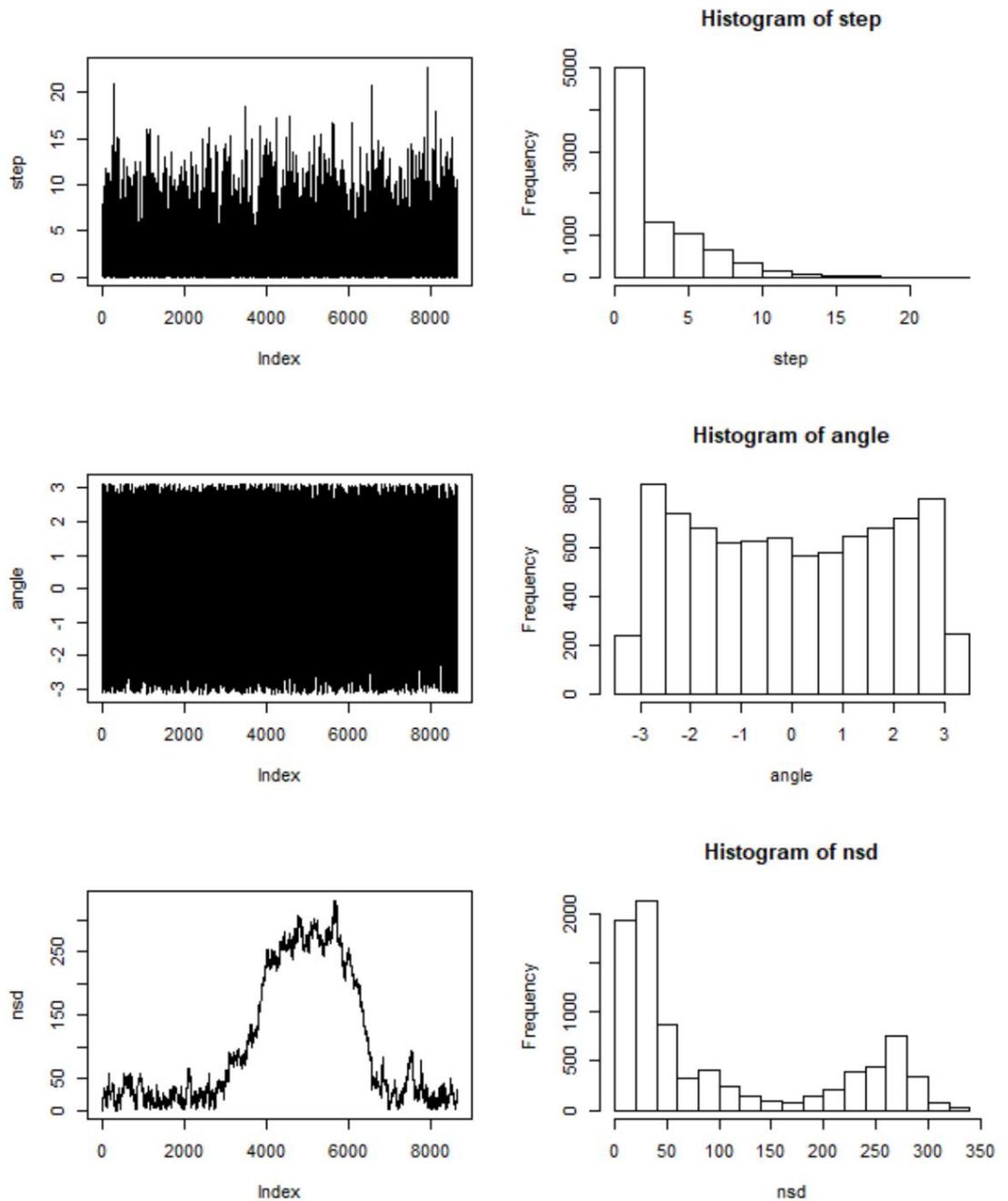
Darstellung von Pfadmetriken als Zeitreihen und Histogramme. Zuerst schauen wir uns die Signale an für 1 Woche.

```
par(mfrow = c(3, 2))
with(dat[1:(24 * 7), ], plot(step, type = "l") with(dat[1:(24 * 7), ], hist(step) with(dat[1:(24 * 7), ],
plot(angle, type = "l") with(dat[1:(24 * 7), ], hist(angle)
with(dat[1:(24 * 7), ], plot(nsd, type = "l")
with(dat[1:(24 * 7), ], hist(nsd))
```



Als nächstes betrachten wir die Wegsignale für ein ganzes Jahr.

```
par(mfrow = c(3, 2))
with(dat, plot(step, type = "l")) with(dat,
hist(step) with(dat,
plot(angle, type = "l")) with(dat, hist(angle))
with(dat, plot(nsd, type =
"l")) with(dat, hist(nsd))
```

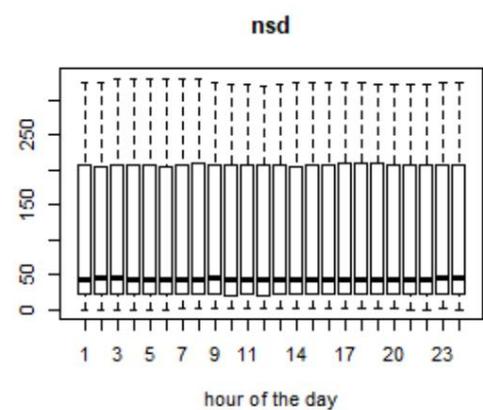
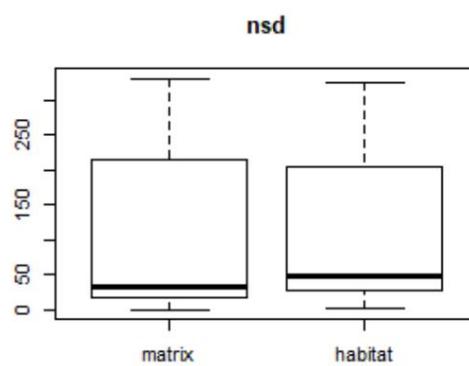
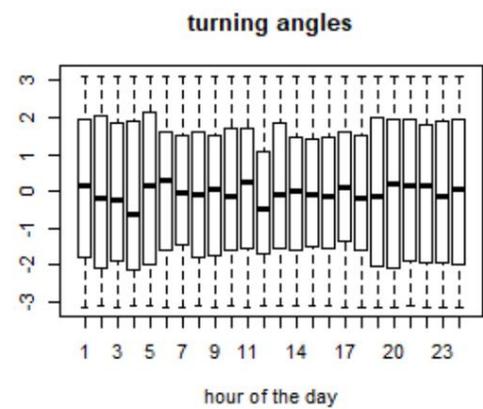
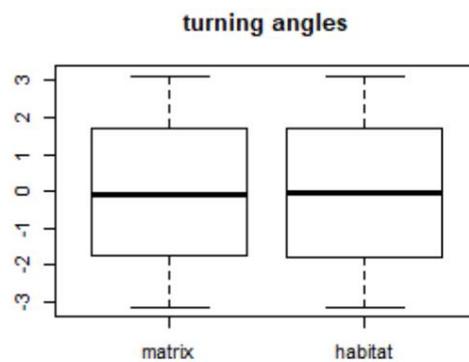
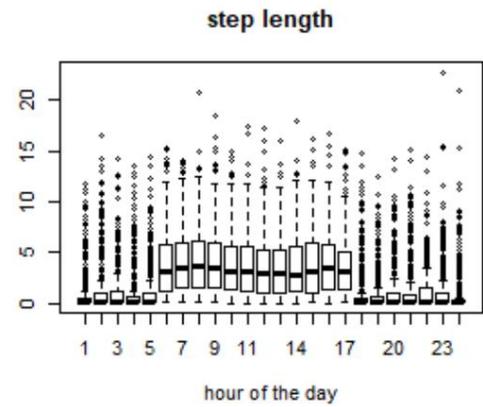
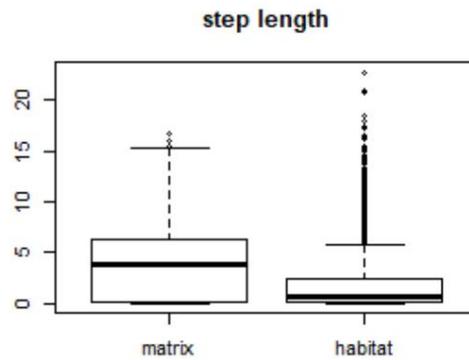


Beachten Sie, dass wir bei der Aufzeichnung von Pfadsignalen für eine Woche Tagessignale beobachten können Muster, während wir bei der Darstellung der Signale für ein Jahr ein Migrationsmuster beobachten, insbesondere für die Netto-Quadrat-Verschiebung.

Schließlich können wir das gleiche Pfadsignal betrachten, aber als eine Funktion verschiedener Kovariaten (hier Lebensraum und Matrix, linke Spalte; Tageszeit rechte Spalte).

```
par(mfrow = c(3, 2))
with(dat, boxplot(step ~ hab, main = "step length", xaxt = "n") axis(1, at = 1:2,
labels = c("matrix", "Lebensraum"))
```

```
with(dat, boxplot(step ~ hour, main = "step length", xlab = "hour of the day")) with(dat, boxplot(angle
~ hab, main = "turning angles", xaxt = "n") axis(1, at = 1:2, labels = c("matrix",
"habitat")) with(dat, boxplot(angle ~ hour, main = "turning
angles", xlab = "hour of the day")) with(dat, boxplot(nsd ~ hab, main = "nsd", xaxt = "n") axis(1, at = 1:2,
labels = c("matrix", "habitat")) with(dat, boxplot(nsd ~ hour, main =
„nsd“, xlab = „Stunde des Tages“)
```



```
par(mfrow = c(1, 1))
```

### Explorative Analysen

Zuerst prüfen wir, ob die Daten regelmäßig erfasst werden:

```
Tabelle(Diff(xy$Zeit))
##
##      1
## 8639
```

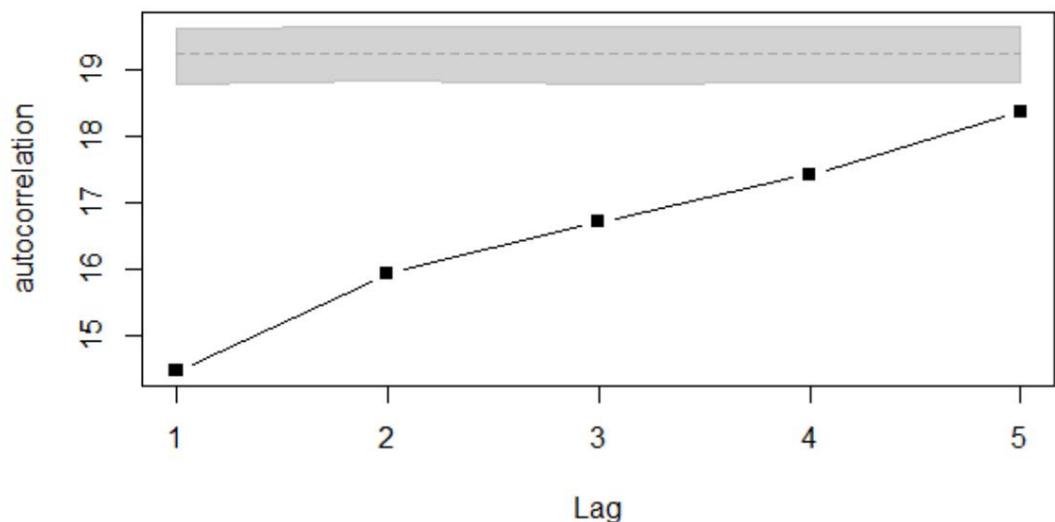
Alle 8639 Umzüge haben eine Zeitverzögerung von 1 Stunde. Daher haben die Daten eine regelmäßige Probenahme.

Als nächstes testen wir die Unabhängigkeit der aufeinanderfolgenden Pfadsignale:

```
# Wald-Wolfowitz-Zufallstest
wawotest(dat$step)
##      1 NA entfernt
##      A      ea      va      za      P
## 2143,4821 -1,0000 8632,8562 23,0805      0,0000

wawotest(dat$nsd)
##      A      ea      va      za      P
## 8635,65169 -1,00000 8636,99627 92,93173      0,00000

# Korrelogramm für Winkel- und Lineardeskriptoren eines Bewegungspfades
ind <- acfdist.ltraj(as.ltraj(xy[, 1:2], date = xy$time, id = "a1"), lag = 5)
```

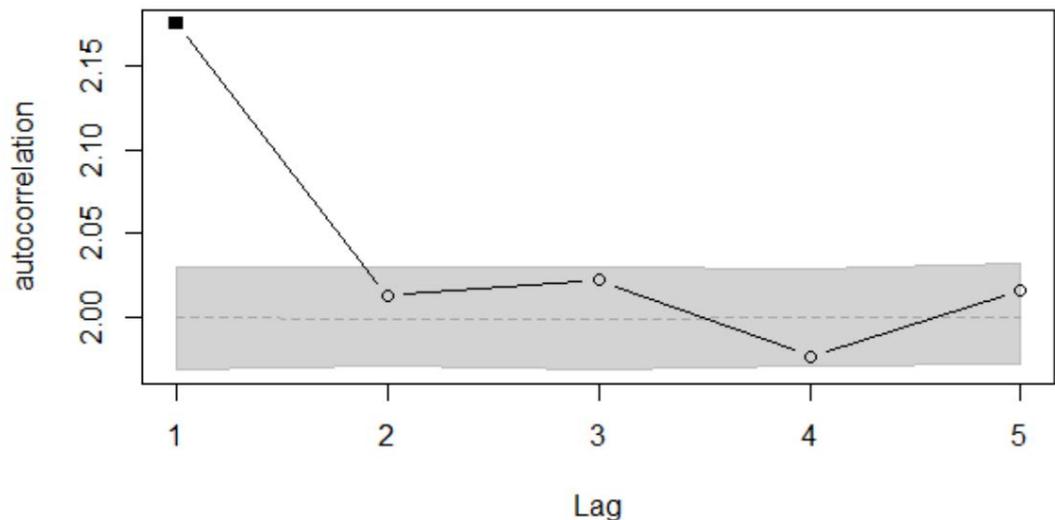


```
ind
```

```
## [[1]]
##          lag.1 lag.2 lag.4 lag.5 ## obs.1 46598 15,92845 16,71358
17,43126 18,36498 ## 2,5 % 18,77615 18,83905 18,79915 18,82473 18,82640

## 50 % 19,24214 19,24873 19,24953 19,25300 19,23892 ## 97,5 % 19,63601
19,65166 19,65655 19,64178 19,65752

ind2 <- acfang.ltraj(as.ltraj(xy[, 1:2], date = xy$time, id = "a1"), lag = 5)
```



```
ind2

## [[1]] ##
Lag.1 Lag.2 Lag.4 Lag.5 ## OBS 2.175379 2.012483 2.022091 1.976375
2.016311 ## 2,5% 1.969032 1.970675 1.96865 1.971118 1.971807

## 50 % 2,000121 1,998833 1,998663 2,000100 2,000147 ## 97,5 % 2,029612
2,029967 2,030055 2,028320 2,032133
```

Beide Tests deuten auf korrelierte Datenstrukturen hin.

### Pfadsegmentierung

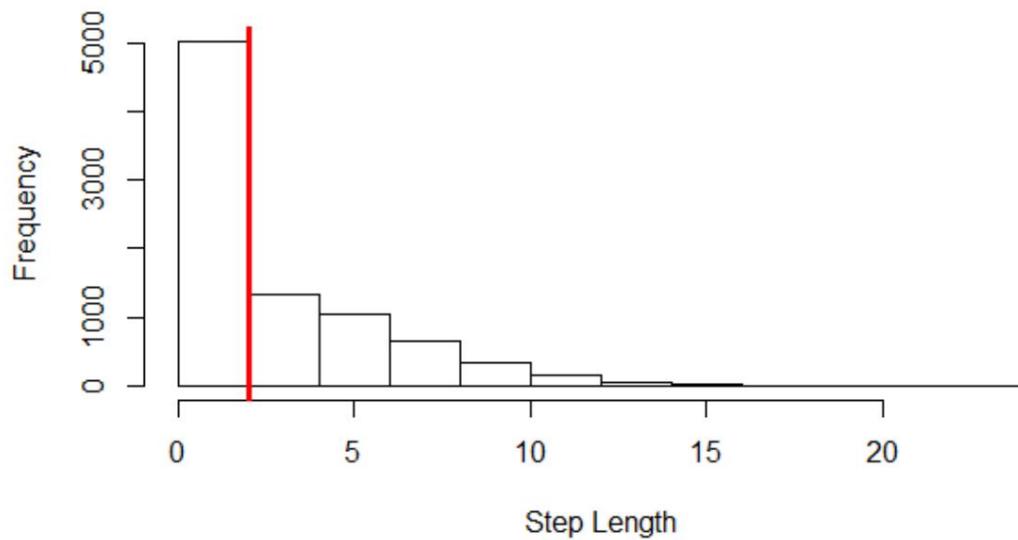
Wir betrachten drei Methoden: 1. Schwellenwert, 2. Verhaltensänderungspunktanalyse und 3. Hidden-Markov-Modelle:

#### Schwellenwert

Ein Ökologe kann davon ausgehen, dass aus biologischen Gründen eine Schrittlängenschwelle von 2 gilt  
Hinweis auf ein wichtiges biologisches Phänomen.

```
hist(xy$sl, main="Histogramm der Schrittlänge", xlab="Schrittlänge") abline(v=2, col="red",
lwd=3)
```

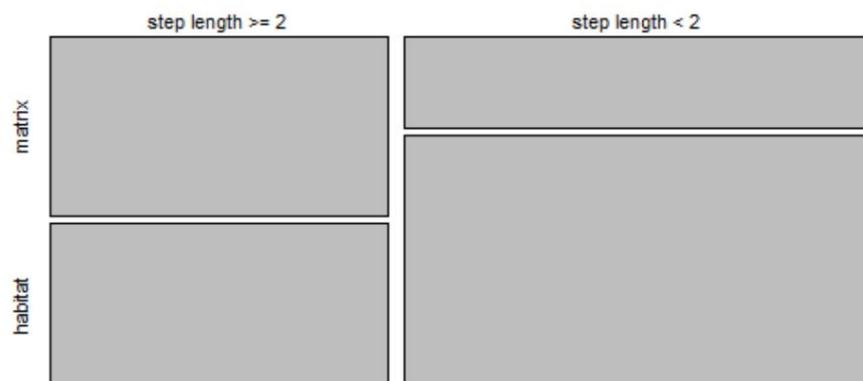
## Histogram of Step Length



Dieser Schwellenwert kann dann gegen den Lebensraumtyp aufgetragen werden.

```
tb <- table(xy$sl < 2, xy$hab)
row.names(tb) <- c("step length >= 2", "step length < 2") colnames(tb)
<- c("matrix", "habitat") mosaicplot(tb, main =
"Treshholding")
```

## Treshholding



Schließlich können wir einen Chi-Quadrat-Test nach Pearson anwenden, um festzustellen, ob das beobachtete Ergebnis vorliegt

Die Anteile jedes Zustands innerhalb der Lebensraumkomponenten unterscheiden sich erheblich von a Zufallsverteilung.

```

prop.table(tb, 1)

##
## Matrixlebensraum ## Schrittlänge >= 2 0,5222560
0,4777440 ## Schrittlänge < 2 0,2672242 0,7327758

prop.table(tb, 2)

##
## Matrixlebensraum ##
Schrittlänge >= 2 0,5846487 0,3195266 ## Schrittlänge
< 2 0,4153513 0,6804734

chisq.test(tb)

##
## Chi-Quadrat-Test nach Pearson mit Kontinuitätskorrektur nach Yates ## ## Daten:
tb

## X-Quadrat = 583,03, df = 1, p-Wert < 2,2e-16

```

Der Test zeigt, dass das beobachtete Muster der Zustandsanteile signifikant ist.

Analyse von Verhaltensänderungspunkten

Als nächstes sind wir daran interessiert, die Punkte zu finden, an denen das Tier mit der Wanderung beginnt.

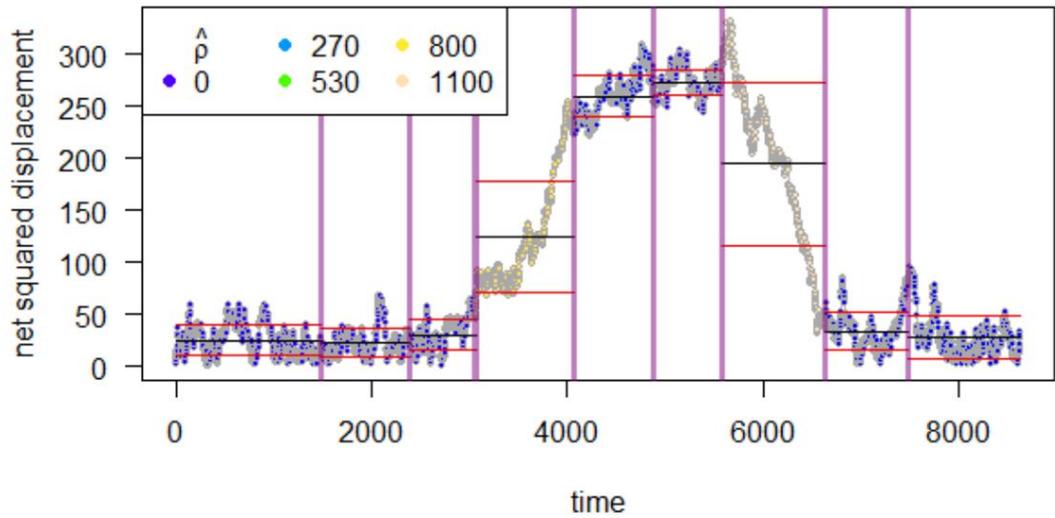
```

xy$Time <- 1:nrow(xy)
path_char <- bcpa::MakeTrack(xy$x, xy$y, xy$Time) path_char
<- bcpa::GetVT(path_char) path_char$nsd <-
xy$nsd[-(1:2)]

# bcpa ausführen
ws <- WindowSweep(path_char, "nsd", windowsize = 30, progress = FALSE)

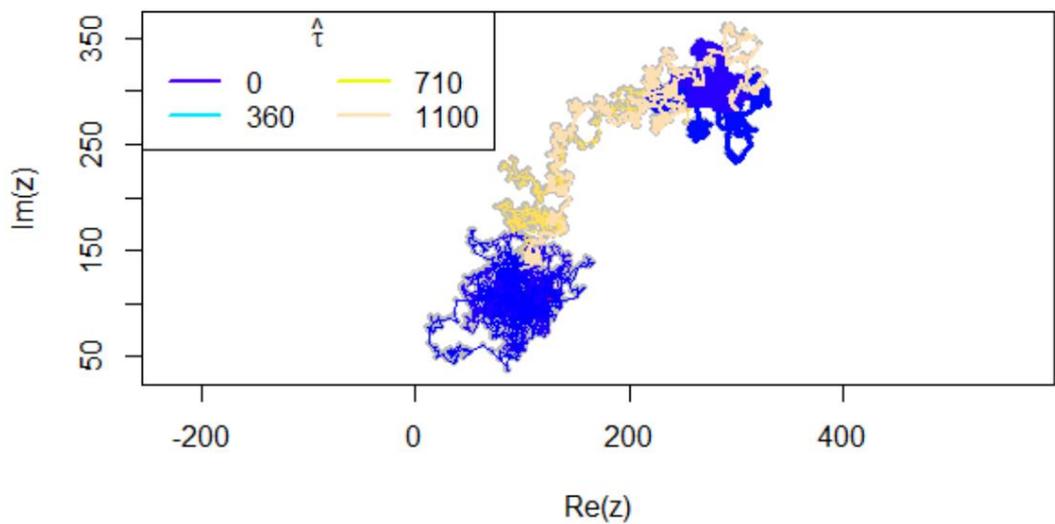
plot(ws, type = "flat", Clusterwidth = 24 * 7, xlab = "time", las = 1, ylab = "net quadratverdrängung")

```



#### # Trajektoriediagramm

```
xy_bc hinzufügen <- data.frame(Time=xy$Time, X=xy$x, Y=xy$y)
PathPlot(xy_bc,ws, type = "flat",clusterwidth = 24 * 7, plotlegend = T, tauwhere = "topleft", n.legend = 4,
ncol.legend = 2, bty.legend = T)
```



#### Versteckte Markov-Modelle

Im letzten Schritt wollen wir zwei unterschiedliche Zustände des Tieres finden (z. B. aktiv und ruhend) und modellieren Sie die Übergangswahrscheinlichkeiten als Funktion des Lebensraums und der Tageszeit.

```

## moveHMM
mu0 <- c(0.1, 1) sigma0
<- c(0.1, 1) zeromass0 <-
c(0.1, 0.05) stepPar0 <- c(mu0, sigma0)
angleMean0 <- c(pi, 0) kappa0 <- c(1, 1)
anglePar0 <- c(angleMean0,
kappa0) dat$hab <-
-factor(dat$hab)

m0 <- fitHMM(data = dat, nbStates = 2, stepPar0 = stepPar0, anglePar0 = anglePar0, Formel = ~ 1)

m1 <- fitHMM(data = dat, nbStates = 2, stepPar0 = stepPar0, anglePar0 = anglePar0, Formel = ~ Stunde + I(Stunde^2)

m2 <- fitHMM(data = dat, nbStates = 2, stepPar0 = stepPar0, anglePar0 = anglePar0, Formel = ~ Stunde + I(Stunde^2) + hab)

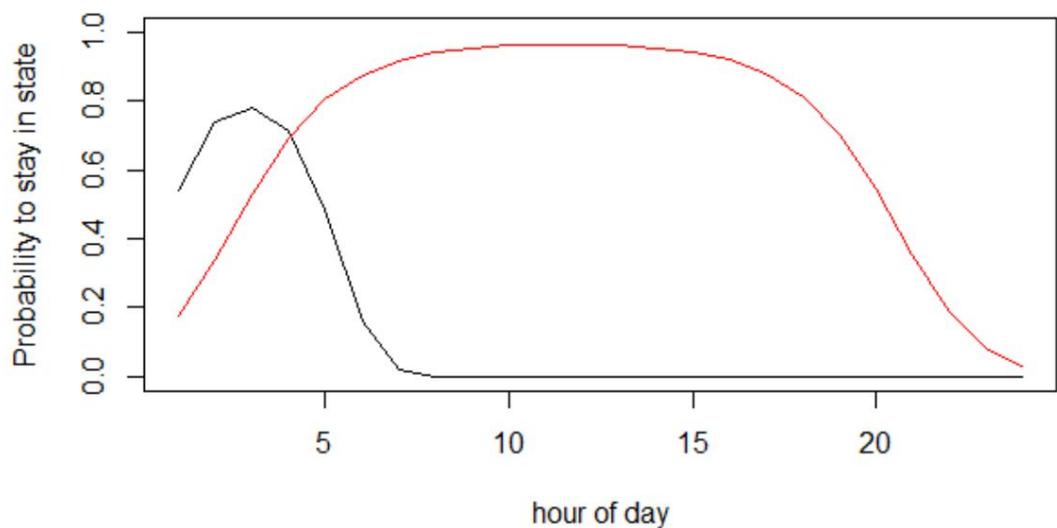
AIC(m0, m1, m2)

## Modell          AIC
## 1      m0 56095,59
## 2      m2 56161,20 m1
## 3      56193,31

# Plots z
<- 1:24

plot(0, 0, type = "n", xlim = range(z), ylim = c(0, 1), xlab = "hour of day", ylab =
"Wahrscheinlichkeit, im Zustand zu bleiben")
lines(z, 1 - plogis(m1$mle$beta[1, 1] + m1$mle$beta[2, 1] * z + m1$mle$beta[3, 1] * z^2) lines(z, 1 - plogis(m1$mle$beta[1, 2] +
m1$mle$beta[2, 2] * z + m1$mle$beta[3, 2] * z^2) , col = "rot")

```



```

plot(0, 0, type = "n", xlim = range(z), ylim = c(0, 1), xlab = "hour of day",
ylab = "Wahrscheinlichkeit, im Zustand zu bleiben") lines(z,
plogis(m2$mle$beta[1, 1] + m2$mle$beta[2, 1] *
z + m2$mle$beta[3, 1] * z^2 +

```

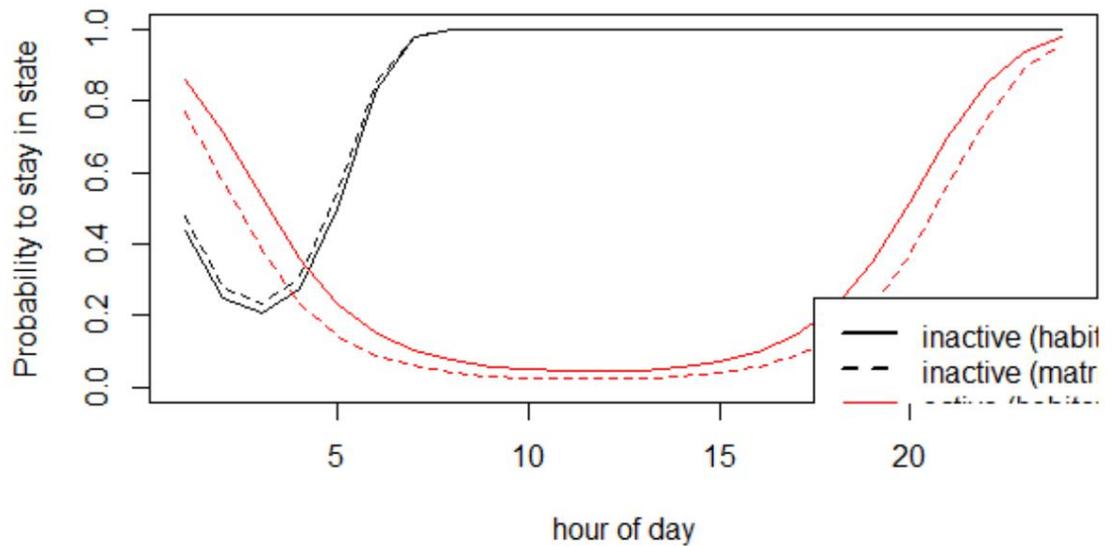
```

m2$mle$beta[4,1] * 1)
lines(z, plogis(m2$mle$beta[1, 1] + m2$mle$beta[2, 1] *
z + m2$mle$beta[3, 1] * z^2 +
m2$mle$beta[4,1] * 0), lty = 2)

lines(z, plogis(m2$mle$beta[1, 2] + m2$mle$beta[2, 2] * z + m2$mle$beta[3, 2] * z^2 + m2$mle$beta [4, 2] *
1), col = "red") lines(z, plogis(m2$mle$beta[1,
2] + m2$mle$beta[2, 2] * z + m2$mle$beta [3, 2] * z^2 + m2$mle$beta[4, 2] * 0), lty = 2, col = "red")

legend(17.5,0.25, c("inaktiv (Lebensraum)", "inaktiv (Matrix)", "aktiv (Lebensraum)", "aktiv (Matrix)"), lty =
c(1,2,1,2), lwd =
c(2,2,2,2), col=c("schwarz", "schwarz", "rot", "rot")

```



## KAPITEL 4

---

Auf die Matrix kommt es an: Vergleich von Modellen funktioneller Konnektivität für Rothirsche (*Cervus elaphus*) in Norddeutschland mittels Landschaftsgenetik

---

## Abstrakt

Die Schätzung der funktionalen Konnektivität erwies sich angesichts ihrer Bedeutung als zentrales Instrument für die Erhaltung Das enorme Potenzial zur Quantifizierung von Korridoren und Hindernissen für den Genfluss wird zunehmend fragmentiert Landschaften. Ein gängiger Ansatz zur Ableitung der Konnektivität besteht darin, den Widerstand des zu modellieren Landschaftsmatrix für eine bestimmte Studienart. Allerdings gibt es eine Fülle von Ansätzen die zur Beurteilung des Landschaftswiderstands vorgeschlagen wurden. Insbesondere variieren diese Methoden im Hinblick auf die zentralen Annahmen, auf denen sie basieren und die erhebliche Auswirkungen haben können wie funktionale Konnektivität quantifiziert wird.

Hier wenden wir einen landschaftsgenetischen Ansatz an, um verschiedene Modelle zu vergleichen Landschaftsresistenz am Beispiel des Rothirsches (*Cervus elaphus*) in Norddeutschland lernen. Um Informationen zur optimalen Platzierung von Schutzkorridoren abzuleiten, haben wir Nutzen Sie einen umfangreichen Datensatz bestehend aus über 400 genetischen Proben sowie Telemetrie Daten von 20 Rotwildindividuen. Mithilfe eines mehrstufigen Modellauswahlrahmens haben wir berücksichtigen ein breites Spektrum methodischer Entscheidungen bei der Quantifizierung von i) Widerstandsflächen (experten-, lebensraum- und bewegungsinformiert), ii) effektive Distanzen (Schaltungstheorie und kostengünstigste Pfade) sowie iii) Korrelationen mit genetischen Distanzen (Mantel-Test, linear). gemischte Modelle und multiple Regression auf Distanzmatrizen).

Zunächst haben wir aus jedem der drei Ansätze ein endgültiges Modell ausgewählt Quantifizierung des Widerstands mithilfe von Mantel-Tests, um die abgeleiteten effektiven Abstände mit zu korrelieren genetische Distanzen. Zusätzlich haben wir die Vorauswahl von Widerstandsmodellen zusammengefasst Ensemblemodelle. Der Satz endgültiger Modelle diente als unterschiedliche Hypothesen zum Potenzial Ursachen der Isolation durch Resistenz (IBR). Wir stellten die Hypothese auf, dass 1) der Ensemble-Ansatz übertrifft andere Widerstandsmodelle. 2) Bewegungsinformierte Widerstandsmodelle korrelieren besser mit beobachteter genetischer Distanz im Vergleich zu lebensrauminformierten Modellen und 3) a schwache Leistung von Modellen, die auf Expertenwissen basieren. Darüber hinaus haben wir getestet Mögliche Auswirkungen der Isolation durch geografische Entfernung (IBD) und modellierte Isolation durch Barriere (IBB) basierend auf mutmaßlichen Barrieren wie Hauptstraßen in unserem Untersuchungsgebiet. Endlich, Wir haben univariate und multivariate lineare gemischte Modelle (MLPE) angepasst, um paarweise zu korrelieren genetische Distanzen mit effektiven Distanzen, die aus den formulierten Hypothesen abgeleitet werden (Varianten von IBR, IBD und IBB). Zur Bewertung des Modells haben wir ein Modellauswahl-Framework verwendet

Leistung und verglich die Ergebnisse auch mit multipler Regression auf Distanzmatrizen (MRM).

Die Leistung des Widerstandsmodells hing stark davon ab, wie effektiv die Distanz war quantifiziert und wie es mit genetischen Abständen verglichen wurde. Ergebnisse bezüglich der Die am höchsten bewerteten (leistungsstärksten) Widerstandsmodelle waren abhängig von der Anwendung effektive Entfernung (Circuitscape vs. Least-Cost-Pfad) sowie der statistische Ansatz für Vergleich. Die MLPE-Methode zeigte eine hohe Korrelation der beobachteten genetischen Daten Entfernungen mit Kreisentfernungen basierend auf einem lebensrauminformierten Modell. Für effektive Entfernungen, die aus kostengünstigsten Pfaden abgeleitet wurden, haben wir einen bewegungsbasierten Ansatz identifiziert am besten abschneiden. Ein auf MRM basierender Modellvergleich zeigte dies für beide Distanzalgorithmen Ein Ensemblemodell eignet sich gut zur Beschreibung genetischer Muster. Modelleistung verbessert in allen Fällen, in denen IBD und IBB eingeschlossen waren.

Bei der Korridorplanung im kleinen Maßstab überlappten sich modellbasierte Korridorstandorte bedeutend. Unsere Ergebnisse eines bewegungsinformierten Modellansatzes zeigten, dass Rotwild sind in der Lage, sich im Vergleich zu weniger geeigneten Lebensräumen auf kurzen Distanzen zu bewegen Lebensraumanforderungen auf der Heimatgebietskala, bestimmt mit Lebensraumeignungsmodellen. Für eine Ausbreitung über größere Entfernungen sind hingegen geeignete Lebensraumbedingungen gegeben erforderlich. Für die Ableitung großräumiger Schutzkorridore empfehlen wir die Anwendung Ensembles mehrerer Widerstandsflächen, um die Einschränkungen einzelner zu überwinden methodische Ansätze. In unserem Fall war die Platzierung von Kurzstreckenkorridoren geringer von der Wahl des Widerstandsmodells beeinflusst. Dennoch raten wir davon ab, Modelle mit gültiger Gültigkeit zu verwenden Annahmen und geeignete Daten wie (bewegungsinformierte) Ressourcenauswahl Funktionen basierend auf beobachteten Ausbreitungsereignissen.

**Schlüsselwörter:** effektive Distanz, Fragmentierung, Landschaftsgenetik, Rotwild, Ensemblemodell

## Einführung

Die Bewertung der Landschaftskonnektivität zwischen Teilen des Primärlebensraums ist noch immer wichtig herausfordernde Aufgabe im Artenschutz. Insgesamt beschreibt Landschaftskonnektivität die Grad, in dem eine Landschaftsmatrix noch die Bewegung von Individuen zwischen ihnen ermöglicht verbleibende Gebiete mit geeignetem Lebensraum (Crooks und Sanjayan 2006; Taylor et al. 1993). In Insbesondere die anthropogene Entwicklung und Fragmentierung wirken sich nachweislich negativ aus Solche Bewegungen beschränken die wirksame Ausbreitung und den Genfluss für bestimmte untersuchte Arten (Fahrig 2003; Templeton et al. 1990). Solche Einschränkungen können zur Entstehung von führen Metapopulationen (Hanski 1998; Opdam 1991), eine Abnahme der effektiven Populationsgrößen (Keyghobadi 2007) und langfristiger Verlust der genetischen Vielfalt und Inzucht (Andersen et al. 2004; Haddad et al. 2016; Proctor et al. 2005). Im Gegensatz dazu kann Landschaftskonnektivität dies tun erleichtert den Austausch von Individuen (also Genen) und wirkt so den negativen Auswirkungen entgegen Fragmentierung, die nachweislich eine der größten Bedrohungen für den Mobilfunk darstellt Arten in vom Menschen dominierten Landschaften (Epps et al. 2005; Fahrig und Merriam 1994; Proctor et al. 2005). Daher ist es wichtig, die Konnektivität zu verstehen, um sie aufrechtzuerhalten die langfristige Lebensfähigkeit von Populationen in fragmentierten Landschaften (Cushman et al. 2011; Flather und Bevers 2002; Hanski und Ovaskainen 2003).

In der Literatur wird zwischen zwei Landschaftstypen unterschieden Konnektivität: 1) strukturelle Konnektivität, die sich nur auf die physische Ausrichtung von bezieht bewohnbare Teile der Landschaftsmatrix (Betts et al. 2015; Kindlmann und Burel 2008) und 2) funktionale Konnektivität, die die Fähigkeit einer Art erklärt, sich durch ein zu bewegen ungünstigere Landschaftsmatrix, in der Lebensraummerkmale nicht immer strukturell sind verbunden (Baguette und Van Dyck 2007; Taylor et al. 1993; With und Crist 1995). In Im Hinblick auf die Erhaltung ist die funktionale Konnektivität besonders relevant, wie sie beschrieben wird Inwieweit erlaubt eine Landschaftsmatrix den Individuen noch, sich zu zerstreuen (Fahrig 2007; Ricketts 2001). Landschaftsmodelle, die die funktionale Konnektivität eines Gebiets beschreiben Zinsen sind zu einem grundlegenden Instrument der angewandten Konservierung zur Abgrenzung von Korridoren geworden um die Ausbreitung entweder aufrechtzuerhalten, zu erleichtern oder wiederherzustellen (Beier und Noss 2008; Hilty et al. 2012; Rudnick et al. 2012). Allerdings wird die funktionale Konnektivität für einen gegebenen Wert geschätzt Zielarten bleiben nach wie vor eine der größten Herausforderungen bei der Identifizierung von Artenschutzarten Korridore objektiv (Abrahms et al. 2017; Beier et al. 2008; Naidoo et al. 2018). Am meisten Dies ist insbesondere auf die Tatsache zurückzuführen, dass die funktionale Konnektivität sehr artspezifisch ist: die

Der Einfluss verschiedener Landschaftsbestandteile auf die Ausbreitung hängt unter anderem davon ab Dinge, von der Bewegungsfähigkeit, der Wahrnehmungreichweite und den Lebensraumansprüchen eines Organismus (Bélisle 2005; Diniz et al. 2020; Fletcher et al. 2012).

Funktionelle Konnektivität hängt letztendlich mit der höheren Wahrscheinlichkeit des Genflusses zusammen Bewegung durch die Landschaftsmatrix sollte zu einer wirksamen Ausbreitung führen und schließlich Fortpflanzung (Baguette et al. 2013). Daher Angaben zum Grad der genetische Differenzierung und aktueller oder historischer Genfluss, abgeleitet aus genetischen Daten, ermöglicht Schlussfolgerungen über die neuere oder zeitgenössische Landschaftskomposition (Coulon et al. 2004; Keyghobadi et al. 2005; Stevens et al. 2006). Landschaftsgenetische Studien, die verknüpfen solche Muster der genetischen Differenzierung mit Mustern der Landschaftsmatrix (Holderegger und Wagner 2006; Manel et al. 2003; Storfer et al. 2010) wurden gezeigt als gültiger Rahmen für die Bewertung der funktionalen Konnektivität und die Ableitung der Erhaltung gelten Korridore (Braunisch et al. 2010; Keller et al. 2012; Ruiz-González et al. 2014). Am meisten Landschaftsgenetik korreliert häufig Informationen zur genetischen Differenzierung (d. h. Schätzungen des Genflusses) mit Messungen der Landschaftszusammensetzung zwischen Populationen oder Einzelpersonen, um Hypothesen zu 1) Isolation durch Entfernung, 2) Isolation durch Barrieren oder 3) zu testen Isolation durch effektive Distanz, also Landschaftswiderstand (Storfer et al. 2007, Balkenhol et al. 2009). Isolation by Distance (IBD) geht davon aus, dass die genetische Differenzierung damit zusammenhängt geografische Entfernung zwischen verglichenen Einheiten (Hutchison und Templeton 1999; Wright 1943). IBD wird üblicherweise als Nullmodell getestet (Balkenhol et al. 2009), da es ignoriert mögliche Auswirkungen der Landschaftsmatrix. Die Isolation durch Barriere (IBB) ist dafür verantwortlich Das Vorhandensein vermeintlicher Barrieren oder Grenzen ist die Hauptursache für die Differenzierung zwischen Populationen oder Individuen (Epps et al. 2005; Frantz et al. 2012; Ward et al. 2015). Und schließlich geht die Isolierung durch Widerstand (IBR) davon aus, dass die effektive Distanz abgeleitet wird aus dem Widerstand der Landschaftsmatrix zwischen betrachteten Entitäten und damit Besten Beschreibung der funktionalen Konnektivität (McRae 2006; Segelbacher et al. 2010). Allerdings eins Eine der größten Herausforderungen bei landschaftsgenetischen Analysen bleibt die Parametrisierung von Widerstandswerten für verschiedene Landschaftsmerkmale, d. h. wie die Kosten zu gewichten sind Bewegung durch die Landschaftsmatrix (Spear et al. 2010, 2015). Infolgedessen gibt es eine Es stehen zahlreiche Methoden zur Modellierung des Landschaftswiderstands und zur Ableitung wirksamer Methoden zur Verfügung Entfernungen zu diesen Modellen.

### *Modellierung des Landschaftswiderstands*

Zunächst einmal gibt es wesentliche Unterschiede hinsichtlich der methodischen Ansätze die verfügbar sind. Neben der Datengrundlage variieren diese Ansätze auch hinsichtlich der Hypothesen und Annahmen dahinter. Eine Vielzahl von Studien hat sich auf Expertenmeinungen verlassen Parametrisieren von Widerstandsoberflächen für eine bestimmte Studienart (Beier et al. 2008; Jacobs et al. 2014; Reed et al. 2016). Dies geschieht häufig durch die Zuweisung von Widerstandswerten zu verschiedenen Landbedeckungsklassen basierend auf früheren Studien, Literaturrecherchen oder Erfahrungen vor Ort Manager (z. B. Clevenger et al. 2002; Broquet et al. 2006). Definieren Sie diese jedoch Resistenzeffekte können komplex und schwer genau zu quantifizieren sein. Deshalb, Experte Informierte Analysen wurden als subjektiv und intransparent kritisiert (Rayfield et al. 2009; Spear et al. 2010). Andererseits stützen sich solche Ansätze nicht auf empirische Erkenntnisse Daten und könnte eine weniger zeitaufwändige und effektive Lösung für die Schlussfolgerung bieten funktionale Konnektivität (Milanesi et al. 2016a; Garroway et al. 2011; Reed et al. 2016).

Weitere methodische Ansätze zur Abschätzung des Landschaftswiderstands hängen davon ab empirische Daten wie Informationen zur Lebensraumnutzung oder Artenverteilung (Razgour, 2015; Stevenson-Holt et al. 2014). Beispielsweise Lebensraummodelle (auch Arten genannt). Verteilungsmodelle) werden in der Ökologie und im Naturschutz häufig eingesetzt, um Primärverteilungen abzuleiten Lebensraumanforderungen einer Zielart (Guisan und Zimmermann 2000; Franklin 2009). Diese Modelle basieren auf Informationen über die Präsenz (Vorkommen) der Art, die möglich ist B. durch direkte Sichtungen oder indirekte Erkennungen und Anzeichen von Arten gewonnen Vorkommen über Kot oder Federn (Braunisch et al. 2010; Mateo Sánchez et al. 2013) und Kamerafallen (O'Connell et al. 2010). Anschließend kann daraus Widerstand abgeleitet werden Habitateignungs- oder Artenverteilungsmodelle (SDMs) durch Umkehrung oder andere Transformationen der Eignungsschätzung (Keeley et al. 2016). Im Wesentlichen das Der Ansatz geht von einem umgekehrten Zusammenhang zwischen Lebensraumeignung und Landschaft aus Resistenz bedeutet, dass die Art während der Bewegung gute Lebensraumbedingungen benötigt durch die Matrix (Spear et al. 2010; Zeller et al. 2012). Frühere Studien haben dies jedoch getan stellten diese Annahme in Frage, indem sie zeigten, dass einige der untersuchten Arten in der Lage sind, sich zu bewegen Durch einen schlechten Lebensraum werden Lebensraummodelle zu schwachen Stellvertretern der funktionalen Konnektivität (Wasserman et al. 2010; Shirk et al. 2010; Mateo-Sánchez et al. 2015). Andererseits, Dies kann je nach modelliertem Maßstab und ökologischer Nische ebenso zutreffen Ausbreitungsfähigkeiten der untersuchten Arten (Engler et al. 2014; Razgour 2015; Wang et al. 2008)

Seit dem letzten Jahrzehnt werden Bewegungsdaten aus telemetrischen Umzügen gewonnen werden zunehmend zur Ableitung von Landschaftsresistenz verwendet (Cushman und Lewis 2010; Reding et al. 2013; Zeller et al. 2017). Die Informationen über die realisierten Bewegungen von Verfolgte Personen können mithilfe verschiedener Ressourcenformen mit Landschaftsmerkmalen verknüpft werden Auswahlfunktionen (Boyce et al. 2002; Manly et al. 1993; Zeller et al. 2012). Ähnlich zu Habitateignungsmodelle, Transformationen wie die Umkehrung der angepassten Ressource Auswahlfunktionen können dann verwendet werden, um die Landschaftsresistenz für eine bestimmte Studienart abzuleiten (Squires et al. 2013; Zeller et al. 2017). Insbesondere die Analyse von Umzügen auf der Stufe Es hat sich gezeigt, dass die Pfadebene realistischere Schätzungen für die Widerstandsmodellierung liefert von Landschaftsmerkmalen in Bezug auf Bewegungen einer bestimmten untersuchten Art (Coulon et al. 2004; Reding et al. 2013; Zeller et al. 2015). Dennoch ist die Mehrheit der Bewegungsinformierten Resistenzmodelle liefern vergleichbare Ergebnisse wie beobachtete Habitat-informierte Ansätze Umsiedlungen sind das Ergebnis der Auswahl des Primärlebensraums oder von Bewegungen innerhalb des Heimatgebiets (Chetkiewicz et al. 2006; Shafer et al. 2012; Spear et al. 2015). Allerdings Lebensraum Die Anforderungen bei tatsächlichen Ausbreitungsereignissen können möglicherweise erheblich davon abweichen diese primären Lebensraumpräferenzen (Diniz et al. 2020). Daher ist die Identifizierung unterschiedlich Bewegungsverhalten und insbesondere tatsächliche Ausbreitungsbewegungen vor der Anpassung von Schritt- bzw Es hat sich gezeigt, dass Funktionen zur Ressourcenauswahl auf Pfadebene die abgeleiteten Funktionen erheblich verbessern Schätzungen zur funktionalen Landschaftskonnektivität (Abrahms et al. 2017; Roever et al. 2013; Zeller et al. 2018).

Neben den unterschiedlichen Methoden gibt es auch zwei Hauptkonzepte dafür Ableitung effektiver Abstände zwischen Standorten basierend auf der aufgetragenen Widerstandsfläche: Least-Cost-Analyse (Adriaensen et al. 2003) und Schaltungstheorie-Analyse (McRae 2006). Ersteres schätzt einen einzelnen Verbindungspfad mit minimalem kumuliertem Landschaftswiderstand zwei Entitäten in einer Landschaft unter der Annahme, dass es nur eine einzige beste Route gibt (Singleton et al. 2002). Im Gegensatz dazu schätzt die auf der Schaltkreistheorie basierende Analyse effektive Entfernungen Einbeziehung weniger informierter Random Walks als alternative Wege zwischen zwei Einheiten (McRae und Beier 2007). Schließlich werden in landschaftsgenetischen Analysen diese effektiven Abstände ermittelt sind mit Schätzungen der genetischen Differenzierung verknüpft, beispielsweise mithilfe einer Distanzmatrix Korrelationen (Legendre und Fortin 2010; Mantel 1967; Storfer et al. 2010) oder Adaptionen von lineare gemischte Modelle (Row et al. 2017; Shirk et al. 2018).

### *Benchmarking von Widerstandsmodellen*

Um die Landschaftsgenetik anzuwenden, um ein umfassendes Verständnis der Funktion zu erlangen  
Es geht um die Konnektivität und die Abgrenzung von Schutzkorridoren für eine bestimmte Studienart  
mit der Entscheidung zwischen einer Vielzahl verfügbarer Methoden zur Modellierung des Landschaftswiderstands,  
Ableitung effektiver Distanzen und Vergleich konkurrierender Hypothesen zu IBR, IBD und IBB  
mit genetischen Daten. Die Mehrzahl der landschaftsgenetischen Untersuchungen an Landsäugetieren erfolgt also  
bisher auf große Fleischfresser konzentriert (Balkenhol et al. 2014; Mateo-Sánchez et al. 2015;  
Wasserman et al. 2013). Nach unserem Kenntnisstand handelt es sich dabei um Huftiere, insbesondere aus Mitteleuropa  
stark unterrepräsentiert in Studien, die Landschaftsgenetik zur Ableitung von Funktionen nutzen  
Konnektivität. Da Schätzungen zur Konnektivität sehr spezifisch für die Bewegung sind  
Kapazitäten, Wahrnehmungsbereich und ökologische Nische eines bestimmten Organismus, Erkenntnisse aus dem  
umfangreiche Literatur zu passenden Widerstandsmodellen oder frühere Vergleichsstudien dazu  
mehrere Ansätze (z. B. Cushman et al. 2006; Squires et al. 2013; Zeller et al. 2018)  
sind nicht direkt auf eine neue Zielart übertragbar.

Aus all diesen Gründen bieten wir eine vergleichende Analyse zur Funktionsschätzung an  
Konnektivität für Rotwild (*Cervus elaphus*) in Norddeutschland. Rothirsche stellen eine dar  
Interessante Modellarten, da es sich um eines der größten in Europa lebenden Huftiere handelt  
verschiedene Lebensräume auf dem gesamten Kontinent (Borkowski und Ukalska 2008; Clutton-Brock et al.  
1982; Kamler et al. 2008; Lande et al. 2013) und zeigt eine hohe Bewegungsfähigkeit mit  
potenzielle Ausbreitung über große Entfernungen (Catchpole et al. 2004; Jarnemo 2007; Skog et al.  
2009). Allerdings sind auch anthropogene Fragmentierung, Wildmanagement und Jagd möglich  
Andere vom Menschen verursachte Einschränkungen wirken sich stark auf diese ikonische Wildart aus (Hartl et al.  
2003; Milner et al. 2006; Zachos et al. 2016). Frühere Studien haben beispielsweise herausgefunden  
Hinweise auf einen begrenzten Genfluss zwischen lokalen Rothirschpopulationen in unserem Untersuchungsgebiet  
was zu einem erheblichen Verlust der genetischen Vielfalt und sogar zu Inzucht führt (Zachos et al. 2007);  
Edelhoff et al. 2020; Kapitel 2). Daher ist es notwendig, ein besseres Verständnis zu erlangen  
von Landschaftseffekten auf die funktionale Konnektivität, um die Ausbreitung zwischen ihnen zu verbessern  
lokale Bevölkerungen.

Frühere Studien haben entweder ein Paar oder bis zu mehrere methodisch verglichen  
Ansätze zur Schätzung der funktionalen Konnektivität (Milanesi et al. 2016b; Reed et al. 2016;  
Squires et al. 2013; Zeller et al. 2018). Diese Studien nutzen jedoch hauptsächlich die Landschaft  
Genetik als ein möglicher Ansatz, der z. B. kausale Modellierung zur Ableitung eines einzelnen verwendet

Widerstandsoberfläche (Cushman, et al. 2006) und selten als Mittel zur Validierung des Unterschieds Modelle. Dabei nutzen wir einen umfangreichen Datensatz bestehend aus genetischen Proben und Telemetry Daten zur Anpassung mehrerer Widerstandsflächen unter Verwendung verschiedener methodischer Ansätze und Wenden Sie einen landschaftsgenetischen Rahmen an, um sie zu vergleichen. Konkret unterscheiden wir drei Hauptkategorien methodischer Ansätze, die üblicherweise für die Modellierung verwendet werden Landschaftswiderstand: Experteninformiert, Lebensrauminformiert und Bewegungsinformiert Modelle. Für jede Kategorie haben wir mehrere Methoden zur Schätzung der Funktionsfähigkeit angewendet Konnektivität für Rotwild in Schleswig-Holstein. Letztendlich ist es unser Ziel, einen Benchmark zu erstellen verschiedene methodische Ansätze zur Ableitung funktioneller Konnektivität für Rothirsche unser Studiengebiet. Dadurch können wir die Annahmen hinter diesen Modellen direkt testen Hypothesenrahmen, der genetische Daten als Mittel zur Identifizierung des Ökologischen verwendet Prozesse (z. B. Ausbreitung oder Lebensraumauswahl), die höchstwahrscheinlich die Funktionalität beeinflussen Konnektivität für unsere Zielspezies (Spear et al. 2010).

Dafür haben wir ein mehrstufiges Modellauswahl-Framework entwickelt: Zuerst bewerben wir uns beide Algorithmen (Schaltkreistheorie und kostengünstigste Pfade) zur Ableitung effektiver Entfernungen und korrelieren sie mit genetischen Abständen. Wir ordnen die einzelnen Modelle innerhalb jeder Kategorie ein Verwenden Sie Mantel-Tests und wählen Sie für die nachfolgenden Analysen nur die Modelle mit dem höchsten Rang aus. Darüber hinaus werden die ausgewählten Modelle auch zu Ensemblemodellen zusammengefasst Es hat sich gezeigt, dass die Kombination mehrerer Hypothesen gut funktioniert und überwunden werden kann Einschränkungen einzelner methodischer Ansätze (Araújo und New 2007). Zweitens verwenden wir Modellauswahl zum Vergleich der ausgewählten Modelle sowie der Ensemblemodelle Alternativhypothesen zur Isolation durch Widerstand unter Berücksichtigung der Isolation durch Distanz und Barriere sowie Kombinationen aller konkurrierenden Hypothesen (Balkenhol et al. 2009).

Insbesondere gehen wir davon aus, dass: 1) der Ensemble-Widerstand im Wesentlichen modelliert Die Kombination von Informationen aus mehreren Ansätzen übersteigt den Widerstand einzelner Methoden Modelle zur Erklärung genetischer Distanzen. 2) Dass Rothirsche keine Grundschule benötigen Lebensraum für die Ausbreitung und sind mit Sicherheit in der Lage, sich durch ungeeignete Landschaften zu bewegen Entfernungen. Daher erwarten wir, dass bewegungsbasierte Modelle bei der Korrelation eine bessere Leistung erbringen effektive Distanzen zu genetischen Distanzen im Vergleich zu lebensrauminformierten Modellen. 3) Das Die Platzierung des Korridors hängt stark von der aufgetragenen Widerstandsoberfläche und davon ab

Der Ensemble-Ansatz sollte idealerweise die Informationen des Mehrfachwiderstands darstellen  
Oberflächen als wirksames Instrument für die angewandte Naturschutz- und Landschaftsplanung.

## Methoden

### *Arten- und Studiensystem*

Der Schwerpunkt unserer Studie lag auf Rothirschen aus dem Bundesland Schleswig-Holstein (SH) in Norddeutschland (Abbildung 4.1). Trotz ihrer allgemein weiten Verbreitung ist das lokale Rot Hirschpopulationen sind meist auf kleinere Gebiete innerhalb dieses Verbreitungsgebiets beschränkt in Verwaltungseinheiten verwaltet (Edelhoff et al. 2020; siehe Kapitel 2 der Dissertation).

Der primäre Lebensraum für Hirsche in diesen Einheiten umfasst auch eine große Menge an Wäldern Heide-, Moor- und Feuchtgebiete (Meißner et al. 2008). Waldgebiete sind größtenteils konzentriert in Flächen, die sich in Größe, Fragmentierungsgrad und Baumzusammensetzung unterscheiden. Außerhalb von Wäldern, die Landschaft besteht überwiegend aus einem Mosaik intensiv genutzter Landformen Landwirtschaft einschließlich Ackerland, Plantagen und Weiden. Eine regionale Besonderheit sind Hügelhecken, sogenannte „Knicks“, die ein Relikt ausgedehnter kultureller Landnutzung in der Region sind Vergangenheit (Reif und Achtziger 2004). Sie sind immer noch im gesamten Bundesstaat zu finden stellen lineare Merkmale dar, die Waldgebiete in einer ansonsten dominierten Landschaft verbinden durch die Landwirtschaft. Daher wird angenommen, dass sie als Strukturelement eine wichtige Rolle spielen Bereitstellung von Schutz für Rothirsche (Meißner et al. 2008; Davies und Pullin 2007). Bezüglich Durchlässigkeit für Rotwild Die Landschaft wird auch durch Siedlungen, städtische Gebiete und beeinflusst andere Anbauformen. Mögliche Hindernisse wie Hauptstraßen und umzäunte Autobahnen (Autobahn) sowie größere Gewässer und Kanäle, allen voran der Nord-Ostsee-Kanal, sind über das gesamte Bundesland verteilt (Abbildung 4.1).

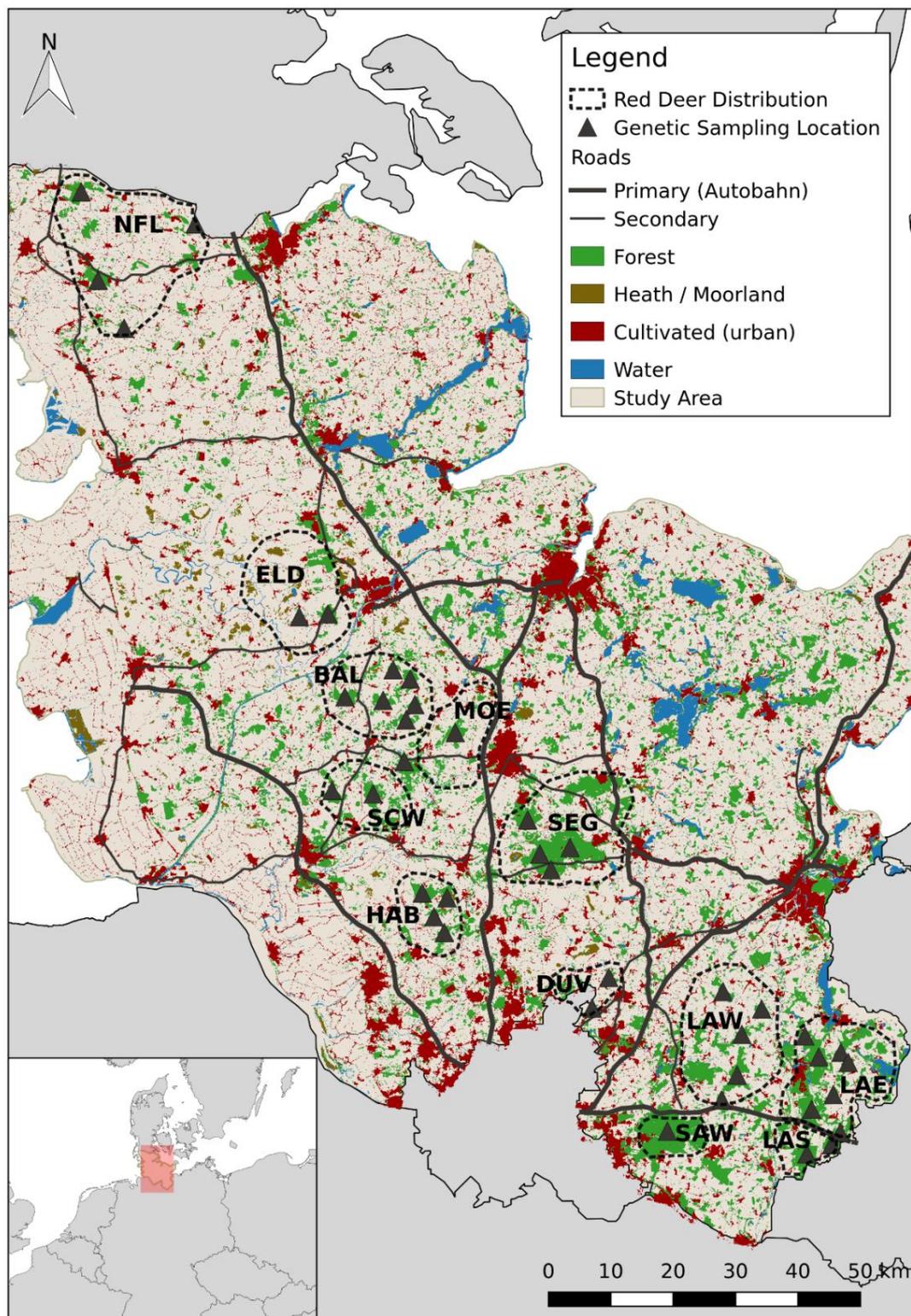
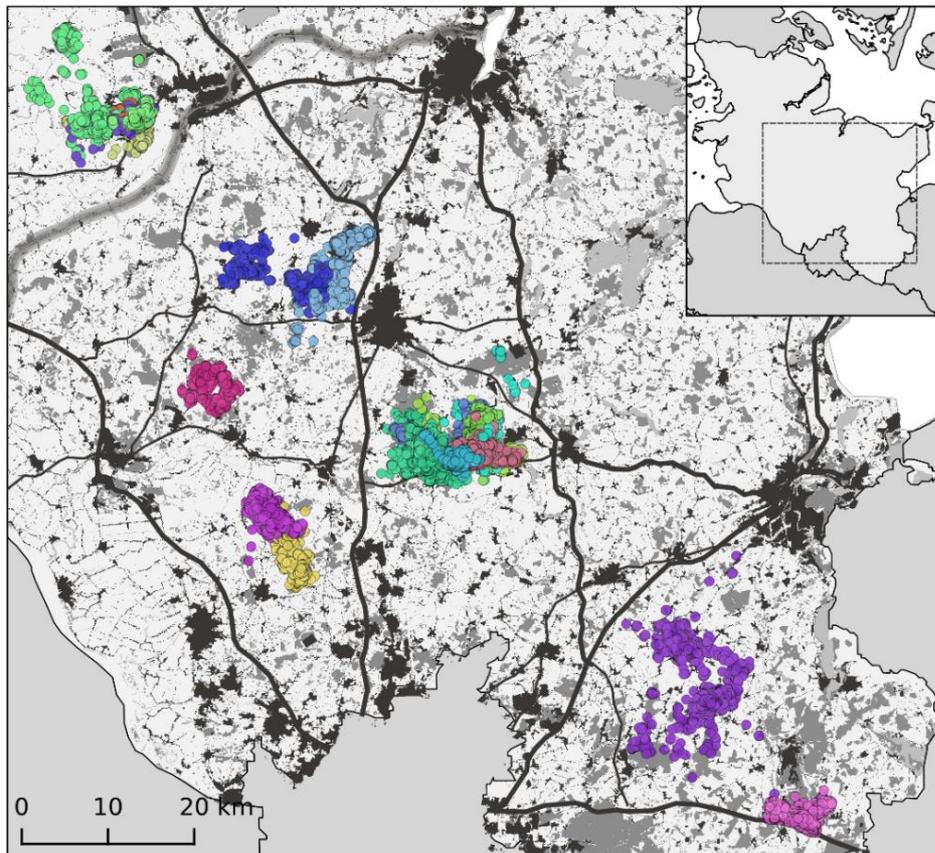


Abbildung 4.1 Karte mit Darstellung des Untersuchungsgebietes, der wichtigsten Rotwildverbreitungen und ihrer Verwaltungseinheiten (gestrichelte Umrisse und Abkürzungen). Zu den gezeigten Landschaftsmerkmalen gehören Waldgebiete, andere Lebensräume wie Heide (Moorland), bebaute (kultivierte oder städtische) Gebiete und Straßen. Der Rest der Landschaft ist überwiegend landwirtschaftlich geprägt (Ackerland, Weiden). Dreiecke zeigen Orte der genetischen Probenahme an. Der Eintrag in der unteren linken Ecke gibt Auskunft über die Lage des Untersuchungsgebietes in Mitteleuropa.

### *Telemetriedaten*

Die in der vorgestellten Studie verwendeten Bewegungsdaten umfassten 61.532 Telemetriedaten Umsiedlung von 20 Rothirschen (14 Männchen, 6 Weibchen). Die ursprüngliche Telemetriestudie wurde von 2009 bis 2012 durchgeführt, die Gesamtlaufzeit war jedoch von Person zu Person unterschiedlich (Mittelwert). Laufzeit von 606 Tagen). Alle Tiere wurden gefeuert und mit GPS-Halsbändern (*Vectronic*) ausgestattet (*Aerospace GmbH, Berlin, Deutschland*). Die betrachteten Personen befanden sich in verschiedene Teile des Untersuchungsgebiets und abgedeckte Regionen, in denen der Großteil der genetischen Daten vorliegt Es wurden auch Proben entnommen (Abbildung 4.2). Die Positionen wurden alle 4 bis 6 Stunden aufgezeichnet (am durchschnittlich alle 5,2 Stunden). Detaillierte Zusammenfassung im Anhang (S4.1).



*Abbildung 4.2 GPS-Umsiedlungen von 20 Rotwildindividuen in verschiedenen Regionen des Untersuchungsgebiets. Verschiedene Personen werden in unterschiedlichen Farben dargestellt. Der Einlass in der oberen rechten Ecke zeigt die Position des kartierten Abschnitts von Schleswig-Holstein an.*

*Genetische Daten*

Insgesamt 434 genetische Proben von Rotwildindividuen im gesamten Verbreitungsgebiet in Schleswig-Holstein wurden für unsere Analysen herangezogen (Abbildung 4.1). Gewebeprobe waren gewonnen aus während der regulären Jagdsaison während der beiden Zeiträume erlegten Tieren von 2003/2004 und 2013/2014. Für jede Probe haben wir das spezifische Waldstück erfasst bzw. Flächeneinheit, in der die Person erschossen wurde, und verwendeten den Schwerpunkt des Patches als Eingabe Standort für unsere räumlichen Analysen. Zur Genotypisierung verwendeten wir 12 variable Mikrosatellitenmarker die extrahierten DNA-Proben (Ergänzung S4.2). Alle Proben wurden untersucht Inkonsistenzen wie Bewertungsfehler, Null-Allele, signifikante Abweichung von Hardy Weinberg-Gleichgewicht und Verknüpfungsungleichgewicht über beide (Van Oosterhout et al. 2004; Excoffier et al. 2005; Rousset 2008). Detaillierte Informationen zu Laborabläufen, Sequenzierung und angewandte Mikrosatelliten-Loci finden sich bei Edelhoff et al. (2020; Kapitel 2).

*Tabelle 4.1: Zusammenfassung der genetischen Proben, die während der Analysen verwendet wurden. Zu den Informationen gehören das Hauptverbreitungsgebiet des Rotwilds (Verwaltungseinheit), die Anzahl der in diesem Gebiet beprobten Rotwildarten und die Anzahl der Waldgebiete als Herkunft der Proben.*

<b>Bereich</b>	<b>Abkürzung</b>	<b>Nr. Proben</b>	<b>Gesampelte Patches</b>
Barlohe	BAL	16	6
Duvenstedter Bach	DUV	23	2
Elsdorf / Westermühlen	ELD	46	2
Hasselbusch	HAB	47	4
Moerel / Iloo	MOE	31	2
Lauenburg (Ost)	LAE	76	7
Lauenburg (Süden)	LAS	35	2
Lauenburg (Westen)	GESETZ	22	5
Nordfriesland	NFL	12	4
Sachsenwald	GESEHEN	17	1
Schierenwald / Steinburg	SCW	14	2
Segeberger Heide	SEG	73	4

## *Landschaftsvariablen*

Wir haben eine Reihe verschiedener Eingabevariablen ausgewählt, um den Widerstand der Landschaftsmatrix zu modellieren Schleswig-Holstein. Die Variablen basierten auf mehreren Arten der Landbedeckung entweder natürliche oder anthropogene Merkmale der Landschaft darstellen (Tabelle 4.2). Informationen über die Ausdehnung jedes Landbedeckungstyps wurden von ATKIS abgerufen (maßgebliches topographisches kartographisches Informationssystem Deutschlands, [www.adv-online.de](http://www.adv-online.de)) und in Rastergitter mit 30m Auflösung umgewandelt. Wir haben das Kategorische transformiert Landbedeckungsdaten in kontinuierliche Variablen umwandeln, indem die Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal berechnet wird. Darüber hinaus haben wir den Anteil (Prozentsatz) jedes Landbedeckungstyps in Radien bewertet unterschiedlicher Größe: 100 m, 200 m, 500 m und 1000 m. Dies ermöglichte es uns, Schwankungen zu berücksichtigen Skalen, auf denen die Landbedeckungstypen den Landschaftswiderstand beeinflussen könnten (Baguette und Van Dyck 2007; Boyce et al. 2003; McGarigal et al. 2016). Alle Rasterberechnungen und Die Aufbereitung der Geodaten erfolgte mit *GRASS GIS* (Neteler et al. 2012).

Es wurde angenommen, dass natürliche Landbedeckungstypen den Widerstand verringern und verbessern Die Durchlässigkeit der Landschaft für Rotwild soll erhöht werden, während anthropogene Merkmale zunehmen sollten Widerstand und Schlagdurchlässigkeit negativ. Darüber hinaus haben wir erwartet, dass dies linear ist (anthropogene) Bauwerke, wie z. B. Straßen, wirken sich aufgrund ihrer negativen Auswirkungen negativ aus Fragmentierungseffekt. Hügelhecken hingegen könnten als Deckung dienen und dienen durch ihre lineare Struktur ein verbindendes Element (Meißner et al. 2008). Zur Rechenschaft ziehen die potenziellen Auswirkungen linearer Einheiten, die entweder aus Siedlungen (Stadtgebieten) oder Wäldern bestehen, Wir haben eine morphologische räumliche Musteranalyse (MSPA; Soille und Vogt 2009) durchgeführt der Typ Wald und städtische Landbedeckung. Der MSPA ist in der *GUIDOS*- Software implementiert (Vogt und Riitters 2017) und erfordert eine binäre Karte eines bestimmten Landbedeckungstyps (z. B. Wald) vs. Nicht-Wald), um die Landschaft in exklusive Kategorien mit unterschiedlichen Mustern zu unterteilen (siehe auch Soille und Vogt 2009). Wir haben uns für die beiden linearen Kategorien (Brücken und) entschieden Zweige) und fasste sie zu einem zusätzlichen Landbedeckungstyp für Stadt und Wald zusammen Bereiche (Tabelle 4.2).

Tabelle 4.2: Liste der Variablen, die zur Modellierung des Landschaftswiderstands verwendet werden. Die Landbedeckungsklassen wurden in eine natürliche (ökologische) und eine anthropogene Kategorie unterteilt. Eingabevariablen wurden entweder als Prozentsatz in verschiedenen Maßstäben oder als Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal einer bestimmten Landbedeckungsklasse implementiert.

Kategorie	Landbedeckung	Eingabevariable (Einheiten)
natürlich	Wald	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
		Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal (Meter)
	Wald (lineares Merkmal)*	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
	Knicke / Hecken	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
		Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal (Meter)
	Heide/Moorland	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal (Meter)		
Wasser (Seen, Flüsse, Kanäle)	Skala: Prozentsatz im Radius (%)	
	Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal (Meter)	
anthropogen	Landwirtschaft (Ackerland, Weiden)	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
		Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal (Meter)
	städtisch (Siedlungen, Kulturflächen)	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
		Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal (Meter)
	städtisch (lineare Merkmale)*	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
	Straßen (Hauptstraßen: Autobahn; Nebenstraßen)	Skala: Prozentsatz im Radius (%)
Entfernung zum nächstgelegenen Merkmal (Meter)		

*\*(basierend auf der in der GUIDOS-Software implementierten MSPA-Analyse)*

### Modellierung des Landschaftswiderstands

Alle statistischen Analysen und Datenverarbeitungen wurden mit der R-Software durchgeführt

Paket (R Core Team 2017) und verschiedene Erweiterungen für die spezifischen Modellierungsaufgaben.

### Von Experten informierte Widerstandsmodelle

Wir haben zwei verschiedene Widerstandsmodelle verwendet, die auf Expertenmeinungen basieren. Das erste Modell (BUFFER) wurde ursprünglich von Meißner et al. entwickelt. (2008) und abgeleitete Konnektivität basierend auf einer kategorialen Karte mit unterschiedlichen Pufferzonen für verschiedene Landbedeckungstypen. Der Expertenmodell unterscheidet zwischen neutral (z. B. Landwirtschaft), positiv (z. B. Wälder) und negative (z. B. städtische) Landbedeckungskategorien im Hinblick auf ihre Durchlässigkeit für Rotwild.

Darüber hinaus wurde der funktionale Einflussbereich dieser Kategorien auf die erweiterte Landschaft mit unterschiedlichen Puffergrößen. Die Einflusszone (dh der Puffer) basierte auf der Größe der jeweiligen Flächeneinheit einer bestimmten Landnutzungskategorie: zum Beispiel kleine Siedlungen (bebaute Gebiete) erhielten eine kleine negative Pufferzone, wohingegen große städtische Gebiete wurden durch eine negative Zone größerer Ausdehnung (bis zu 1000 m) abgepuffert. Um die Waldgebiete herum wurden wiederum positive Pufferzonen eingerichtet (weitere Einzelheiten finden Sie in Anhang S4.3). Um die resultierende Pufferkarte in eine Widerstandsoberfläche umzuwandeln, haben wir die verschiedenen Kategorien und ihre Pufferzonen wurden mit Werten von 0 (niedrig) eingestuft (Widerstand) auf 1 (hoher Widerstand).

Das zweite Modell mit Expertenwissen basierte auf einem Landschaftsmosaikanalyse (LS\_MOSAIC). Dazu haben wir die Landschaft unseres Untersuchungsgebietes dreigeteilt in Kategorien: natürliche, neutrale und bebaute Gebiete. Die Einteilung in diese drei Kategorien basierte auf unseren Annahmen zu den Lebensraumansprüchen von Rothirschen. Wir haben die Landschaft genutzt Mosaikanalyse (Riitters et al. 2009; Wickham et al. 1994), implementiert im GUIDOS Software (Vogt und Riitters 2017), um jeder Gitterzelle unseres Landschaftsrasters ein neues zuzuweisen Wertabrechnung auch für die Kategorien der benachbarten Gitterzellen. Die Analyse wiegt die Menge jeder Kategorie in den umgebenden Zellen und definiert neue Cluster basierend auf einem trigonometrischen Einflussgradient der natürlichen, neutralen oder entwickelten Kategorie (siehe Weitere Informationen finden Sie in der Ergänzung). Im nächsten Schritt verwendeten wir diese Mosaikcluster als Grundlage für ein lineares Gewichtungsschema (Clevenger et al. 2002). Widerstandswerte von jeder Mosaikcluster wurde linear gewichtet, basierend auf der Menge an natürlichen, neutralen und bebauten Gebiet innerhalb des Clusters. Schließlich haben wir jedem Mosaikcluster Widerstandswerte zugewiesen basierend auf der Kombination der drei Gewichte (Tabelle in Ergänzung S4.3). Dies führte zu einem endgültigen Landschaftsmodell mit Widerstandswerten im Bereich von null bis eins.

#### *Lebensrauminformierte Widerstandsmodelle*

Auf der Grundlage einer systematischen Untersuchung liegen keine Aufzeichnungen über die Anwesenheit oder das Vorkommen von Rothirschen vor stehen für unsere Analysen zur Verfügung. Daher haben wir Anwesenheitsdaten durch Zufallsziehung simuliert Teilstichproben der GPS-Verlagerungen mithilfe eines Rasterstichprobenansatzes (Einzelheiten finden Sie in Ergänzung S4.4). Wir haben auch eine ähnliche Anzahl zufälliger Abwesenheitspunkte ermittelt. Unter Die Vielzahl der verfügbaren Methoden zur Modellierung der Lebensraumeignung haben wir ausgewählt MAXENT-Algorithmus (Phillips et al. 2004) als reines Präsenzmodell. Darüber hinaus haben wir

passte sowohl ein verallgemeinertes lineares Modell (GLM) als auch ein Zufallswaldmodell (RF; Breiman) an (Stohlgren et al. 2011) zu unseren Sätzen von Pseudo-Anwesenheits- und Abwesenheitsdaten. Dazu ein SDM-Ensemble Das Modell wurde durch Berechnung des Mittelwerts der drei angepassten Lebensraummodelle erstellt (Stohlgren et al. 2010; Grenouillet et al. 2011). Wir führten zunächst ein Vorauswahlverfahren durch Bestimmen Sie den endgültigen Satz von Landschaftsvariablen in jedem der drei Modelle: unter Verwendung einer Univariate Modellvergleich Wir haben den relevantesten Radius (Skala) der prozentualen Basis ausgewählt Variablen und berücksichtigte die Kovariation zwischen allen berücksichtigten Variablen (Details siehe unten). im Beiblatt S4.4). Schließlich wurden die verbleibenden Variablen in einem multivariaten Verfahren angewendet. Multiskalenmodell. Die Umkehrung jeder Modellvorhersage wurde verwendet, um vier zu erstellen verschiedene Modelle der Landschaftsresistenz basierend auf der Lebensraumeignung (Wang et al. 2008; Keeley et al. 2016).

#### *Bewegungsinformierte Widerstandsmodelle*

Wir nutzten die GPS-Standorte der 20 Rotwild-Individuen, um die Ressourcenauswahl abzuschätzen in verschiedenen Maßstäben und während verschiedener Arten von Bewegungen, um Rückschlüsse auf die Landschaft zu ziehen Widerstand von diesen Modellen. Zuerst haben wir die Ressourcenauswahl (RSF) im Haushalt geschätzt Entfernungsebene (RSF dritter Ordnung; Johnson 1980) unter Verwendung der Telemetrieverschiebungen in einem Punkt basiertes Modell (Zeller et al. 2012). Daher verglichen wir beobachtete Umzüge innerhalb der Heimatbereiche jedes Individuums mit einer Reihe gewichteter Zufallspunkte, die darin verteilt sind die gleiche Heimatgebietsgrenze. Die Koeffizienten für die Ressourcenauswahl wurden anhand geschätzt logistische Regression (Manly et al. 1993; Boyce et al. 2002).

Als zweite auf Bewegungsdaten basierende Methode verwendeten wir eine Schrittauswahlfunktion (SSF), um die tatsächliche Struktur beobachteter Bewegungen (Schrittverteilung) zu berücksichtigen Länge und Richtungsänderung von Bewegungen) bei Anwendung einer Gebrauchtv Verfügbarkeitsstudie Design (Fortin et al. 2005; Thurfjell et al. 2014). Beobachtete Bewegungsschritte wurden im Vergleich zu zufälligen Bewegungsschritten, die vom gleichen Ursprung ausgehen. Platzierung der Zufällige Schritte wurden aus den beobachteten Verteilungen von Schrittlängen und Drehungen ausgewählt Winkel jedes Einzelnen. Auswirkungen von Landschaftsvariablen auf den Schrittauswahlprozess wurden mit einem bedingten logistischen Regressionsmodell geschätzt (Avgar et al. 2017; Duchesne et al. 2010). Wir haben außerdem gemischte Effekte von Modellkoeffizienten berücksichtigt, die durch verursacht werden Vergleich mehrerer Personen (Craiu et al. 2011).

Für das dritte bewegungsinformierte Modell führten wir zunächst eine Verhaltensänderung durch Punktanalyse (BCPA; Gurarie et al. 2009) zur Partitionierung der einzelnen Bewegungspfade in Segmente potenziell unterschiedlicher Verhaltensweisen (Gurarie et al. 2016). Wir haben die geclustert resultierende Segmente basierend auf mehreren Pfadmerkmalen (siehe Edelhoff et al. 2016; Kapitel 3) und identifizierte streuungsähnliche Bewegungen basierend auf der Netto-Quadrat-Verschiebung (NSD; Morelle et al. 2017). Anschließend haben wir eine Schrittauswahlfunktion angewendet, aber diese Zeit nur unter Berücksichtigung der Verlagerungen aus Clustern von Pfadsegmenten mit hohem Niveau NSD. Auf diese Weise wollten wir die Habitatauswahl während der Bewegungsphasen modellieren, was möglich ist als Ausbreitung interpretiert werden, was eine bessere Schätzung des Landschaftswiderstands ermöglichen sollte im Vergleich zur Ressourcenauswahl auf Heimatgebietsebene oder basierend auf allen beobachteten Schritten zusammengefasst (Zeller et al. 2012, 2018). Das Modell wird als BCPA\_SSF bezeichnet.

Ähnlich wie bei den Lebensraumeignungsmodellen haben wir die Landschaftsvariablen für sie vorab ausgewählt Jedes der beiden SSFs und das RSF basieren auf einer univariaten Modellauswahl und werden getestet signifikante Kovariation. Anschließend wurde ein endgültiges multivariates Multiskalenmodell erstellt jede der drei Auswahlfunktionen (Zeller et al. 2017). Basierend auf den angepassten Koeffizienten die Selektionswahrscheinlichkeit (Nutzung innerhalb der Heimatreichweite oder Selektion bei Bewegungen) wurde für das gesamte Untersuchungsgebiet vorhergesagt. Schließlich die Umkehrung der Auswahlwahrscheinlichkeit wurde als Widerstandsoberfläche verwendet (Spear et al. 2015; Keeley et al. 2016). Weitere Einzelheiten dazu Die drei Analyseverfahren finden Sie im Anhang (S4.5).

### *Widerstandstransformation*

Alle zusammengestellten Widerstandsflächen ergaben Werte zwischen 0 und 1 wurden in erster Linie aus Wahrscheinlichkeitsschätzungen der Lebensraumeignung oder der Ressourcen abgeleitet Auswahl während der Bewegungen. Andere Studien haben gezeigt, dass die Beziehung zwischen Diese Wahrscheinlichkeitsschätzungen und der Landschaftswiderstand sind nicht immer streng linear und Zwischenbedingungen, beispielsweise zur Eignung, könnten entweder bereits darauf hinweisen hohe Resistenzniveaus und umgekehrt (siehe auch Keeley et al. 2016; Zeller et al. 2018). Daher haben wir auf jedes Modell drei verschiedene Transformationsfunktionen angewendet, um dies zu erreichen Erhalten Sie die endgültigen Widerstandswerte zwischen 0 und 100. Konkret haben wir a verwendet linear (lin), ein invers-reverses monomolekulares (invrev-mono) und ein monomolekulares (Mono-)Transformationsfunktion (Abbildung 4.3). Alle Transformationen wurden mit durchgeführt das *ResistanceGA*-Paket (Peterman 2014).

Wir haben außerdem die Verteilung der Widerstandswerte jedes Modells ausgewertet sowie deren Transformationen durch Platzieren eines Rasters aus 1000 Beispielpunkten über das resultierende Widerstandsflächen und Extrahieren der Werte an jedem räumlichen Ort. Anschließend modellierten wir die beobachteten Widerstandswerte als Funktion von entweder methodische Gruppe (EXPERTE, HABITAT, BEWEGUNG) oder Art der Transformation (lin, mono, invrev-mono). Wir haben verallgemeinerte lineare Modelle verwendet und sie basierend darauf eingestuft AIC-Werte und erklärte Abweichung (Arnold 2010). Darüber hinaus haben wir einen Spearman-Rang verwendet Korrelation, um den Grad der Korrelation zwischen allen Modellen zu testen.

### *Isolation durch Widerstand*

Die effektiven Abstände für jede der Widerstandsflächen wurden unter Verwendung von 1) Schaltung berechnet Theoriebasierte Distanz (CS) unter Anwendung der *CIRCUITSCAPE*-Softwareimplementierung (McRae et al. 2016) und 2) Least-Cost-Path-Distance (LCP; Adriaensen et al. 2003) unter Verwendung das *gdistance*-Paket (van Etten 2017). Um die Rechenzeit zu verkürzen

Die Widerstandsflächen wurden zuvor mithilfe einer bilinearen Interpolation auf eine Auflösung von 100 m neu skaliert die Berechnung effektiver Distanzen (Cushman und Landguth 2010b). Wir haben eine beantragte Patch-basiertes Stichprobendesign und berechnete paarweise Abstände zwischen allen Schwerpunkten von die beprobten Waldflächen (insgesamt 41 Standorte; siehe Abbildung 4.1). Einzelpersonen wurden beprobt innerhalb desselben Fokusflecks wurde ein Distanzwert von Null zugewiesen (Garroway et al. 2011).

Die resultierenden effektiven Abstände wurden verwendet, um die Isolation durch Widerstand in unserem Multi zu testen Stufenmodellauswahl.

### *Isolation durch Distanz und Barriere*

Wir haben paarweise geografische Entfernungen (euklidische Entfernungen) zwischen allen Stichproben berechnet Waldflächen, um die Isolation aufgrund der Entfernung zu berücksichtigen (Balkenhol et al. 2009). Der Eine mögliche Einschränkung des Genflusses aufgrund von Barrieren wurde in einem Zusatz implementiert Paarweise Distanzmatrix. Wir gingen davon aus, dass der Nord-Ostsee-Kanal und alle Hauptstraßen mit Zäune (hauptsächlich Autobahnen) stellen Barrieren für Rotwild dar (Abbildung 4.1 und Ergänzung S4.7). Personen, die innerhalb desselben von beiden Bereichen umschlossenen Gebiets beprobt wurden Linearen Features wurde ein Abstandswert von Null zugewiesen. Paarweise Abstände zwischen Personen außerhalb desselben Gebiets wurden Entfernungswerte basierend auf der Anzahl zugewiesen Barrieren zwischen ihren Standorten (z. B. eine Hauptstraße zwischen den Probenahmestandorten = Abstandswert von eins). Die resultierende Distanzmatrix wurde als unsere Isolierung durch Barriere verwendet (IBB)-Hypothese in unserem Modellauswahlrahmen (Abbildung 4.4).

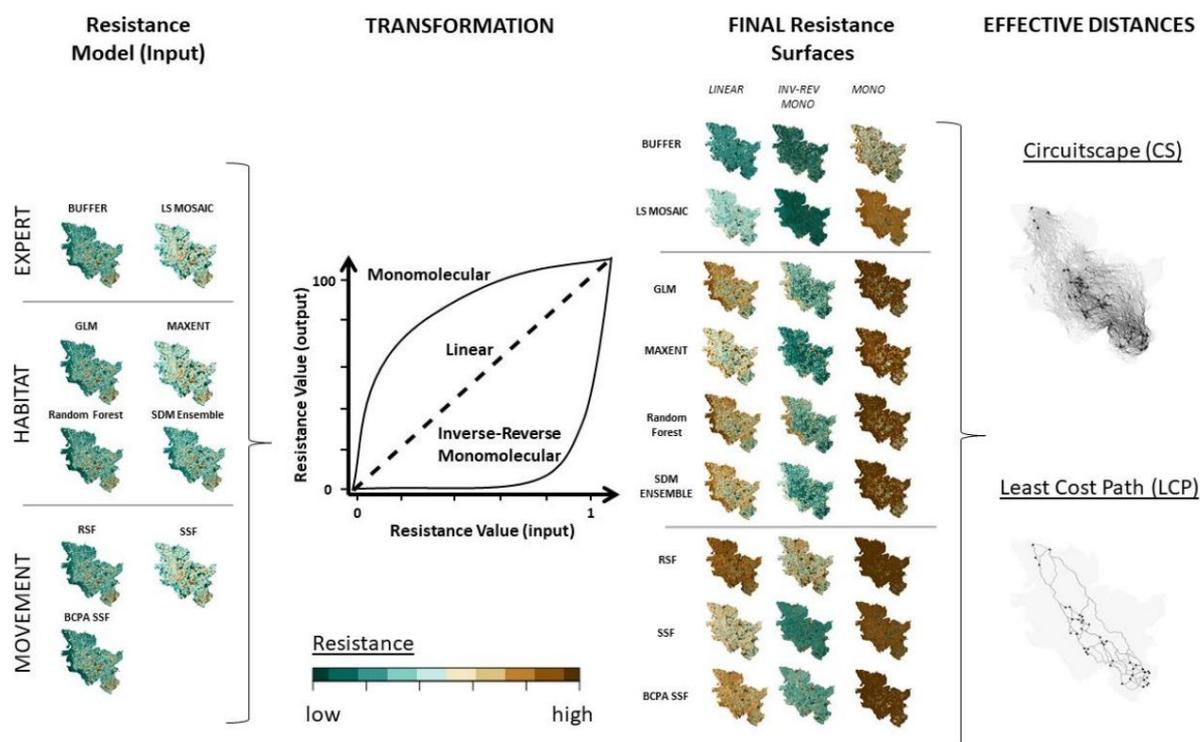


Abbildung 4.3: Flussdiagramm, das die angewandten Schritte zur Modellierung des Landschaftswiderstands auf der Grundlage verschiedener methodischer Ansätze (experten-, lebensraum- und bewegungsinformiert) darstellt, gefolgt von drei verschiedenen Transformationsfunktionen. Schließlich wurden die effektiven Abstände zwischen den Probenahmeorten anhand der Schaltkreisentfernung und der kostengünstigsten Pfadentfernung berechnet (übernommen von Zeller et al. 2018).

### Genetische Distanzen

Wir haben zwei unterschiedliche Maße für die paarweisen genetischen Abstände zwischen allen 434 untersuchten Personen verwendet Einzelpersonen. Eine davon ist die Umkehrung des Anteils gemeinsamer Allele (PSA; Bowcock et al. 1994) berechnet als  $PSA = 1 - (\text{Anteil gemeinsamer Allele})$ . Der zweite war Roussets  $a$  (Rousset 2000), berechnet mit der SPAGEDI- Software (Hardy und Vekemans). 2002). Beide repräsentieren individuelle genetische Distanzen, die üblicherweise in der Landschaft verwendet werden Genetik (Shirk et al. 2017).

### Vergleich landschaftsgenetischer Modelle

Wir haben ein mehrstufiges Modellauswahl-Framework verwendet, um das Beste zu identifizieren Durchführen von Widerstandsmodellen (Abbildung 4.4). Erstens, effektive Entfernungen, abgeleitet von allen endgültigen Die Widerstandsflächen jeder methodischen Gruppe (Abbildung 4.3) wurden paarweise korreliert

genetische Distanz mithilfe des Mantel-Tests, der im *Ecodist*-Paket implementiert ist (Goslee und Urban 2007) mit 1000 Bootstraps zur Schätzung von Konfidenzintervallen. Die Tests waren separat für die beiden effektiven Distanzalgorithmen (CS, LCP) und die beiden durchgeführten Maße der genetischen Distanz: PSA und Rousset's *a*. Ziel war es, das Modell mit zu finden die höchste Korrelation innerhalb jeder methodischen Gruppe (EXPERT, HABITAT, BEWEGUNG) und für jeden effektiven Distanzalgorithmus (Schritt eins in Abbildung 4.4). Anschließend wurden die drei resultierenden Modelle zu einem Ensemblemodell zusammengefasst. Die Summe der drei Widerstandsgitter und die effektiven Abstände wurden erneut mit berechnet zwei Ensemble-Modelle (ENSEMBLE\_CS, ENSEMBLE\_LCP) und das entsprechende Algorithmus.

Zweitens haben wir lineare Mixed-Effects-Modelle angewendet, um die paarweise genetische Distanz zu verknüpfen mit paarweisen Werten basierend auf effektiver Entfernung (IBR), geografischer Entfernung (IBD) und Barriereabstand (IBB). Als effektive Abstände haben wir die drei endgültig ermittelten Modelle verwendet im ersten Schritt (EXPERT, HABITAT, BEWEGUNG) sowie deren beiden Ensembles Modelle. Auch hier haben wir dieses Verfahren getrennt für CS- und LCP-basierte Maßnahmen angewendet (Schritt 2 in Abbildung 4). Wir haben sowohl univariate als auch multivariate Kombinationen der drei angepasst Hypothesen IBR, IBD und IBB. Lineare gemischte Modelle wurden mit maximaler Wahrscheinlichkeit angepasst Populationseffekte (MLPE; Clarke et al. 2002), implementiert im *ResistanceGA*-Paket (Peterman 2014). MLPE berücksichtigt die paarweise Struktur der Eingabedaten und hat Es hat sich gezeigt, dass es andere statistische Tests zur Korrelation mehrerer Distanzmatrizen übertrifft (Row et al. 2017; Shirk et al. 2018). Die eingeschränkte maximale Wahrscheinlichkeit wurde auf „falsch“ gesetzt um einen validen Vergleich auf Basis der AICc-Werte zu ermöglichen (Shirk et al. 2018). Die Modelle wurden unter Verwendung der AICc-Werte und des marginalen R<sup>2</sup>-Koeffizienten für fest verglichen Auswirkungen (van Strien et al. 2012; Nakagawa und Schielzeth 2013). AIC-Gewichte waren separat für effektive Entfernungen basierend auf CS und LCP berechnet. Zusätzlich haben wir verwendet multiple Regression auf Distanzmatrizen (MRM; Legendre und Fortin 2010) zum Vergleich die gleichen univariaten und multivariaten Modelle wie beim MLPE-Ansatz. MRM-Modelle wurden mit dem *Ecodist*-Paket ausgestattet (Goslee und Urban 2007). Die Modelleleistung von MRM wurde basierend auf R<sup>2</sup> bewertet (Shirk et al. 2018).

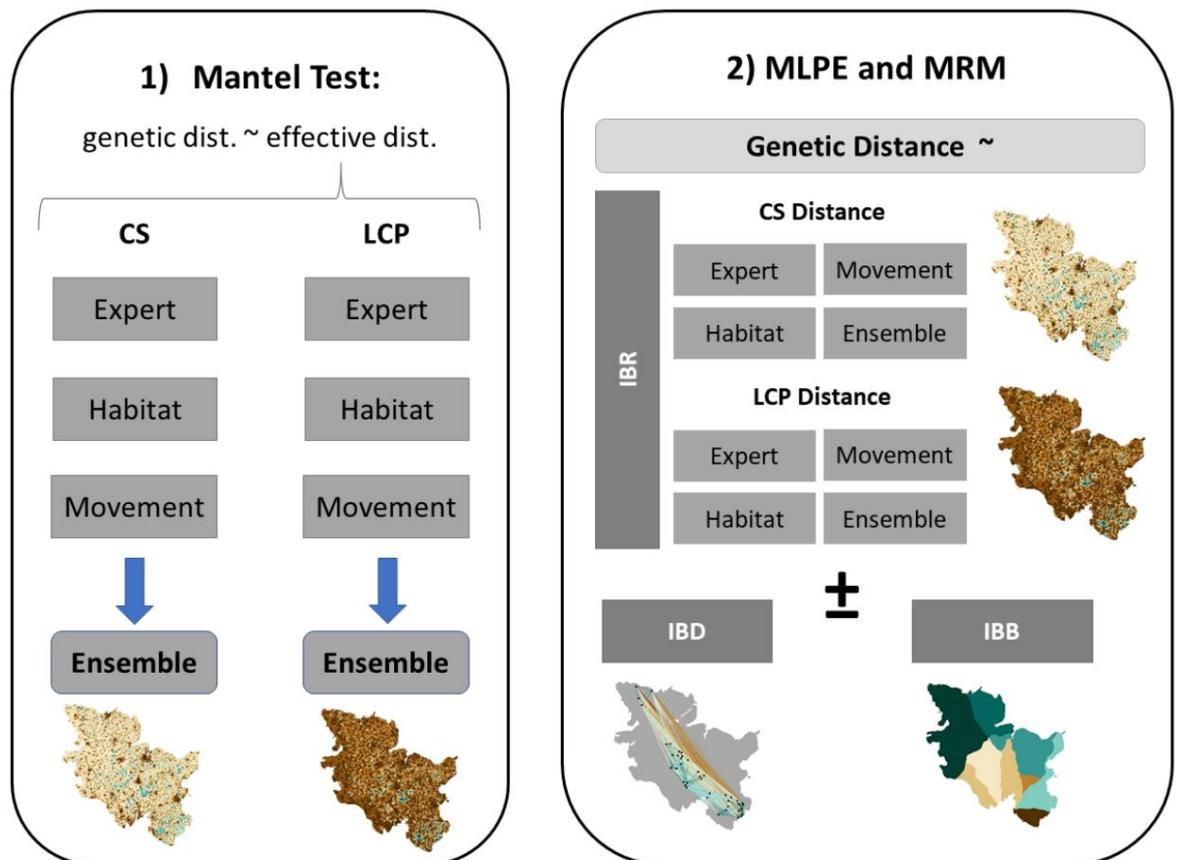


Abbildung 4.4: Darstellung des angewandten mehrstufigen Modellauswahlrahmens. 1) Auswahl der leistungsstärksten Widerstandsmodelle der experten-, lebensraum- und bewegungsinformierten Ansätze mithilfe von Mantel-Korrelationstests. Die Auswahl erfolgte getrennt für die Maße Circuitscape (CS) und Least-Cost-Path (LCP) der effektiven Entfernung. 2) Gemischte Modelle mit Maximum-Likelihood-Populationseffekten (MLPE) und multipler Regression auf Distanzmatrizen (MRM) wurden angewendet, um Modelle der Isolation durch Widerstand basierend auf den Widerstandsflächen mit dem höchsten Rang zusammen mit dem hinzugefügten Ensemble-Modell zu vergleichen. Auch IBD und IBB wurden einzeln sowie in Kombination miteinander und zusätzlich zu IBR-Modellen einbezogen und getestet.

### Korridorplatzierung

Um den Einfluss angewandter Widerstandsmodelle auf die Potenzialplatzierung zu vergleichen

Naturschutzkorridore haben wir die Überlappung zwischen den aus den drei Korridoren abgeleiteten Korridoren bewertet

Widerstandsmodelle mit dem höchsten Rang, die im ersten Schritt unseres Auswahlrahmens ermittelt wurden

(Abbildung 4.4) sowie deren Ensemblekombinationen. Ergebnisse für beide effektiven Distanzen

(CS, LCP) wurden separat verglichen, da die abgeleiteten Korridore direkt voneinander abhängig sind

auf die beiden angewandten Algorithmen. Zuerst haben wir die Korrelation der vier kumulativen Werte berechnet

Leitfähigkeitsflächen (EXPERTE, LEBENSRAUM, BEWEGUNG, ENSEMBLE) entstehen

aus der CS-Analyse. Leitwerte verschiedener Widerstandsmodelle sind dies jedoch nicht

direkt vergleichbar (Rudnick et al. 2012; Poor et al. 2012). Deshalb haben wir zusätzlich

unterteilte jedes Leitfähigkeitsgitter in Quantile und berechnete das Ausmaß der Überlappung (in Prozent) für die gleichen Quantile verschiedener Modelle (Maiorano et al. 2017). Gleichzeitig, Wir haben den Grad der Überlappung zwischen den Korridoren anhand der Widerstandsmodelle beurteilt für die Analyse der geringsten Kosten berücksichtigt. Wir haben die LCPs zwischen allen Fokusbereichen berechnet das *gdistance*- Paket und platzierte einen Puffer von 100 m um sie herum. Anschließend haben wir berechnete die Überlappung zwischen LCPs der drei Eingabemodelle. In einem weiteren Schritt, wir hat alle gepufferten LCPs der drei Widerstandsmodelle in einem einzigen Puffernetzwerk zusammengeführt und berechnete das Ausmaß der Überlappung mit gepufferten LCPs, die aus der Retrospektive abgeleitet wurden Ensemblemodell. Manteltests wurden angewendet, um das Ausmaß der Überlappung zu korrelieren (berechnet) in Prozent) der gepufferten LCPs mit geografischer Entfernung zwischen Patches.

Schließlich haben wir alle gepufferten LCPs des Experten-, Habitat- und Bewegungsmodells umgestellt in ein binäres Raster mit den Werten Null (außerhalb des gepufferten LCP) und Eins (Teil des gepufferten LCP). LCP). Um den Grad der Überlappung zu bestimmen, wurde die Summe aller drei Rastergitter berechnet der drei LCP-Sätze, die zu Werten zwischen null (kein LCP) und drei (LCPs von) führten alle drei Modelle vorhanden). Dieses Raster haben wir wiederum mit den vier Leitfähigkeiten korreliert Oberflächen und berechnete auch den Prozentsatz der Überlappung mit ihren Quantilen wie beschrieben über. Ziel dieser Analysen war es, den Grad der Übereinstimmung der Korridore zu ermitteln abgeleitet aus den verschiedenen Widerstandsmodellen und den beiden Algorithmen CS und LCP.

## Ergebnisse

### *Widerstandsflächen*

Insgesamt haben wir 27 Widerstandsoberflächen verglichen, die aus 9 verschiedenen Methoden abgeleitet wurden Ansätze (Abbildung 4.4). Die ausgewählten Landschaftsvariablen sowie ihre abgeleiteten Skalen unterschieden sich zwischen allen Eingabemodellen (siehe auch Ergebnisse in den Ergänzungen S4.3 – S4.5), aber ihre Der Gesamteinfluss auf die Konnektivität (Modellkoeffizienten) war bei allen angepassten Modellen vergleichbar Modelle (z. B. Tabelle 4.7). Die Widerstandswerte der beiden von Experten informierten Modelle waren niedriger im Vergleich zu Modellen, die auf den anderen beiden Ansätzen basieren (Abbildung 4.5). Allerdings ist die Die größte Variation zwischen den Widerstandsflächen wurde durch die Transformation verursacht Funktionen (siehe Ergänzung S4.6 für weitere Details). Basierend auf dem univariaten Modell Vergleich zwischen einer Stichprobe von 1000 zufälligen Punkten, Variation der abgeleiteten Widerstandswerte ließ sich am besten durch den Einfluss der drei Transformationsfunktionen erklären ( $D^2=0,457$ ). Insgesamt führen die drei Transformationsfunktionen zu ähnlichen Verschiebungen der Widerstandswerte

über alle Modelle hinweg. Am auffälligsten ist, dass die monomolekulare Umwandlung zu einem führte starke Erhöhung des Widerstands während der umgekehrten monomolekularen Umwandlung führte zu einer Verringerung des Gesamtwiderstands (Abbildung 4.5).

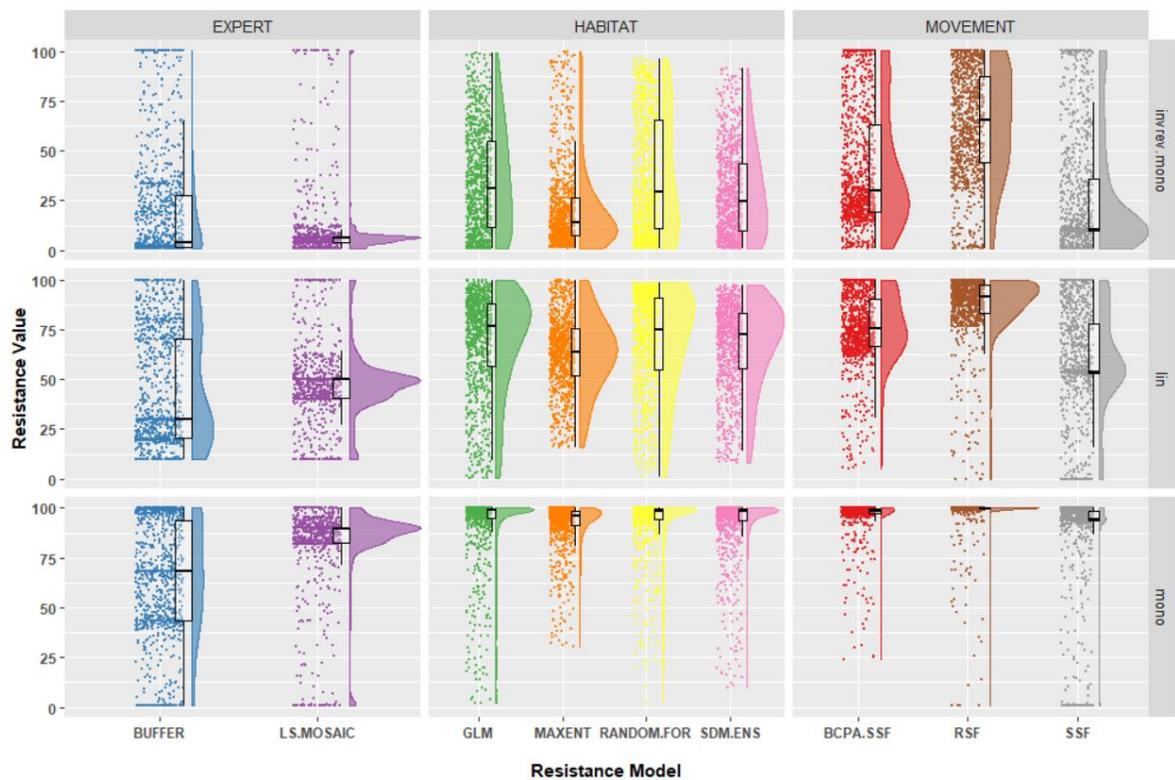


Abbildung 4.5: Verteilung der Widerstandswerte aller verglichenen Modelle. Die Verteilungen werden nach den drei methodischen Kategorien (Spalten) und den drei Transformationsfunktionen (Zeilen) unterteilt. Werte wurden von jeder Widerstandsoberfläche unter Verwendung von 1000 Probenpunkten extrahiert.

### Mehrstufige Modellauswahl

Die höchste Mantel-Korrelation zwischen effektiven Distanzen basierend auf CS und beiden genetischen Abstände wurden für das BUFFER-Modell mit *Inverse-Reverse-Monomolekular* beobachtet [invrev\_mono]-Transformation (Tabelle 4.3). Vergleichbare Ergebnisse wurden für gefunden bewegungsbasiertes Modell unter Verwendung des BCPA\_SSF-Ansatzes und eines *Monomolekulares* Transformation [Mono]. Für den lebensraumbasierten Ansatz wird das MAXENT-Modell verwendet Die *monomolekulare* Transformation zeigte die höchste Korrelation unter Verwendung des CS-Abstands wohingegen die *invrev\_mono*- Transformation stärker mit der LCP-Distanz korrelierte. Basierend Basierend auf diesen Ergebnissen haben wir ein Ensemblemodell für den CS-Abstand unter Verwendung der Summe berechnet BUFFER[invrev\_mono]-, MAXENT[mono]- und BCPA\_SSF[mono]-Widerstandsflächen

(ENSEMBLE\_CS). Wir haben dieses Verfahren für das LCP-basierte Ensemble wiederholt (ENSEMBLE\_LCP), aber unter Verwendung der *invrev\_mono*-Transformation des MAXENT-Modells. Allerdings schnitten die beiden ENSEMBLE-Modelle bei keinem der effektiveren Ergebnisse besser ab und genetische Distanzen basierend auf den Mantel-Testergebnissen (Tabelle 4.3). Insgesamt sind viele der Die Korrelationskoeffizienten unterschieden sich nur an der dritten Stelle (Ergebnisse für alle Modelle werden dargestellt) im Anhang S4.7).

*Tabelle 4.3: Ergebnisse von Mantel-Tests, die paarweise genetische Distanzen (PSA, Rousset's a) mit effektiven Distanzen basierend auf Circuitscape (CS) und Least-Cost-Path-Distanzen (LCP) korrelieren. Es werden nur Mantel-Korrelationskoeffizienten (r<sup>2</sup>-Werte) für die am höchsten bewerteten Modelle jeder methodischen Kategorie (experteninformiert, lebensrauminformiert, bewegungsinformiert) sowie deren Kombination (ENSEMBLE) angezeigt. Basierend auf einem Bootstrap-Test unterschieden sich alle Werte deutlich von Null.*

Widerstandsentfernung	PSA	Rousset ist ein
<u>Circuitscape (CS):</u>		
Experte: BUFFER [invrev-mono]	0,246	0,219
Lebensraum: MAXENT [mono]	0,236	0,218
Bewegung: BCPA_SSF [mono]	0,241	0,215
ENSEMBLE_CS	0,241	0,218
<u>Least Cost Path (LCP):</u>		
Experte: BUFFER [invrev-mono]	0,216	0,191
Lebensraum: MAXENT [invrev-mono]	0,212	0,187
Bewegung: BCPA_SSF [mono]	0,208	0,185
ENSEMBLE_LCP	0,208	0,183

Als nächstes haben wir einen Modellauswahlansatz zum Vergleich der Bestplatzierten angewendet Widerstandsflächen (EXPERTE, HABITAT, BEWEGUNG, ENSEMBLE) als unabhängig betrachten Hypothesentest zur Isolierung durch Resistenz (IBR). Insgesamt sind die beiden genetischen Distanzen brachte ähnliche Ergebnisse. Daher nur Daten für Modelle, die PSA als Abhängigkeit verwenden Variable (genetische Distanz) werden hier angezeigt.

Der Modellauswahlansatz basiert auf linearen gemischten Modellen (MLPE) und AICc Rangfolge des lebensrauminformierten Modells (MAXENT [mono]) in Kombination mit IBD und IBB am höchsten für den CS-Abstand (Tabelle 4.4). Das ENSEMBLE\_CS-Widerstandsmodell in Kombination mit IBD und IBB belegte den dritten Platz, jedoch bereits mit einem  $\Delta AICc$  von 160. Die marginalen R<sup>2</sup>-Werte aller MLPE-Modelle waren sehr ähnlich (Tabelle 4.4). Das höchste Zusammenhänge (R<sub>2</sub> glmm = 0,122) wurden für das Habitat-informierte Modell sowohl mit beobachtet

und ohne Berücksichtigung von IBD (*Habitat; Lebensraum+ibd*). Für den LCP-Abstand der höchste  
Bei den Bewegungsinformierten wurde eine auf AICc basierende Übereinstimmung mit der genetischen Distanz beobachtet  
Modell (BCPA\_SSF [mono]) in Kombination mit IBD und IBB (Tabelle 4.4). Wieder die  
Die Modellkombination *ensemble+ibd+ibb* belegte den dritten Platz, jedoch mit einem  $\Delta AICc$  von 741.  
Die marginalen R<sup>2</sup>-Koeffizienten zeigten keine große Variation an. Die höchste Korrelation (R<sup>2</sup> glmm'm = 0,143)  
unterstützte auch das bewegungsinformierte Modell, jedoch nur in Kombination  
mit IBD (Tabelle 4.4).

Ergebnisse basierend auf dem Korrelationskoeffizienten der Matrix-Regressionsmodelle  
(MRM; Tabelle 4.4) unterschieden sich von den MLPE-Ergebnissen. Für CS- und LC-Abstände gilt:  
*ensemble+ibd+ibb* sowie die Modellkombinationen *expert+ibd+ibb* zeigten die  
höchstes Maß an Korrelation. Allerdings unterschieden sich die Korrelationskoeffizienten aller Modelle  
meist an der dritten Stelle und zeigte keine große Variation hinsichtlich der Höhe an  
Übereinstimmung zwischen genetischen und effektiven Distanzen.

Tabelle 4.4: Ergebnisse der Modellauswahl für effektive Entfernungen, abgeleitet mit Circuitscape (CS) und Least-Cost-Paths (LCP). Für die linearen gemischten Modelle mit Maximum-Likelihood-Populationseffekten (MLPE) werden Koeffizienten, AICc,  $\Delta$ AICc, Gewichte und Werte des Randkorrelationskoeffizienten ( $R^2_{\text{glmm}}/m$ ) angezeigt. Zusätzlich werden Korrelationskoeffizienten  $R^2$  basierend auf multipler Regression auf Distanzmatrizen (MRM) dargestellt.

Modell	Koeffizienten			MLPE			MRM	
	geo.dist	ibb.dist	eff.dist	AICc	$\Delta$ AICc	Gewicht R	$R^2$	
<b>Schattungslandschaft</b>								
Lebensraum+ibd+ibb	-0,01	0,007	0,034	-214299	0	1	0,115	0,063
Lebensraum+ibb		0,005	0,027	-214214	85	0	0,117	0,061
Ensemble+ibd+ibb	-0,007	0,007	0,030	-214139	160	0	0,112	0,066
Lebensraum+ibd	-0,002		0,034	-214124	175	0	0,122	0,056
Lebensraum			0,032	-214121	178	0	0,122	0,056
Ensemble+ibb		0,005	0,026	-214098	201	0	0,114	0,062
Bewegung+ibd+ibb	-0,002	0,007	0,025	-213979	320	0	0,110	0,065
Bewegung+ibb		0,007	0,024	-213978	321	0	0,111	0,063
Ensemble			0,032	-213969	330	0	0,118	0,058
Ensemble+ibd	0,001		0,031	-213969	330	0	0,118	0,059
Bewegung+ibd	0,006		0,025	-213804	495	0	0,117	0,058
Bewegung			0,031	-213738	561	0	0,116	0,058
Experte+ibd+ibb	-0,008	0,005	0,033	-213711	588	0	0,112	0,066
Experte+ibb		0,004	0,027	-213675	624	0	0,111	0,064
Experte+ibd	-0,004		0,034	-213638	661	0	0,117	0,061
Experte			0,031	-213630	669	0	0,115	0,061
ibd+ibb	0,022	0,008		-212871	1428	0	0,100	0,053
ibd (null)	0,030			-212693	1606	0	0,107	0,046
ibb		0,023		-211918	2381	0	0,081	0,049
<b>Kostengünstigster Weg</b>								
Bewegung+ibd+ibb	-0,138	0,015	0,158	-214024	0	1	0,135	0,053
Bewegung+ibd	-0,085		0,120	-213435	589	0	0,143	0,049
Ensemble+ibd+ibb	-0,089	0,010	0,111	-213283	741	0	0,120	0,054
Bewegung+ibb		0,007	0,024	-213180	845	0	0,109	0,053
Experte+ibd+ibb	-0,032	0,005	0,057	-213167	858	0	0,106	0,054
Experte+ibd	-0,034		0,064	-213091	934	0	0,111	0,047
experte+ibb		0,005	0,024	-213067	957	0	0,104	0,053
Bewegung			0,032	-213032	993	0	0,118	0,043
Ensemble+ibb		0,007	0,023	-213022	1003	0	0,106	0,053
Lebensraum+ibd+ibb	-0,004	0,007	0,026	-212993	1031	0	0,102	0,053
Lebensraum+ibb		0,007	0,022	-212993	1032	0	0,102	0,053
Experte			0,030	-212981	1043	0	0,110	0,047
Ensemble+ibd	-0,056		0,089	-212971	1054	0	0,128	0,050
ibd+ibb	0,022	0,008		-212871	1153	0	0,100	0,053
Ensemble			0,031	-212854	1170	0	0,115	0,043
Lebensraum+ibd	0,004		0,027	-212821	1203	0	0,110	0,046
Lebensraum			0,030	-212821	1204	0	0,110	0,045
ibd (null)	0,030			-212693	1332	0	0,107	0,046
ibb		0,023		-211918	2106	0	0,081	0,049

## Korridorvergleich

Die Platzierung der Korridore hing vom angewandten methodischen Ansatz ab (Abbildung 4.6). Detaillierte Ergebnisse der Leitfähigkeitsoberflächen und LCPs für die drei höchstplatzierten Modelle werden in den Beilagen S4.10 und S4.11 vorgestellt. Im Fall der Leitflächen Die Bereiche mit hoher Leitfähigkeit waren für das BUFFER-Modell [invrev-mono] stärker eingeschränkt im Vergleich zu den Modellen MAXENT [mono] und BCPA\_SSF [mono] (siehe Karten in Ergänzung S4.10).

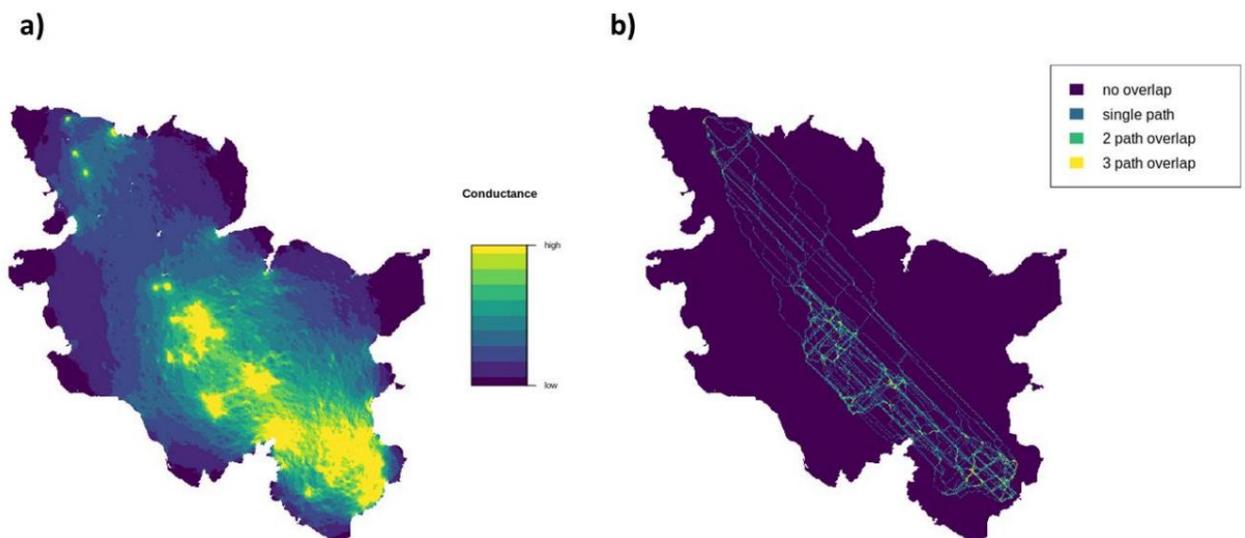


Abbildung 4.6: a) Vergleich der kumulativen Leitfähigkeitsoberfläche (Ergebnis von Circuitscape) basierend auf dem ENSEMBLE\_CS-Widerstandsmodell und b) die Überlappung der kostengünstigsten Pfade für alle drei Modelle, ausgewählt basierend auf der LCP-Distanz: BUFFER[invrev-mono], MAXENT [invrev-mono] und BCPA\_SSF[mono].

Die Quantile der ENSEMBLE\_CS-Leitfähigkeitsoberfläche stimmten weitgehend mit diesen überein der einzelnen Modelle. Insbesondere für Bereiche des niedrigsten und höchsten Quantils wir beobachteten eine Überlappung von über 90 % zwischen den Habitat- oder Bewegungsinformationen Modelle und das Ensemble (Tabelle 4.5). Das von Experten informierte Modell (BUFFER[invrev mono]) zeigte eine geringere Übereinstimmung mit der Ausgabe des ENSEMBLE\_CS-Modells. Dabei überschneiden sich nur bis zu 52 % der Flächen innerhalb der untersten mit den Ensembleergebnissen und der Grad der Überlappung war innerhalb der übrigen Quantile noch geringer (Tabelle 4.5).

Vergleichbare Ergebnisse wurden aus der Spearman-Rangkorrelation (Ergänzung) abgeleitet

S4.12): Die Leitfähigkeit von ENSEMBLE\_CS korrelierte stark mit der Habitat- und bewegungsinformierte Modelle (RS = 0,97), während Korrelation mit der Leitfähigkeit Die aus dem Expertenmodell resultierende Oberfläche war geringer (RS = 0,71).

*Tabelle 4.5 Ergebnisse der Überlappungsanalyse zwischen den Quantilen der Leitflächen der experten-, lebensraum- und bewegungsinformierten Widerstandsmodelle und deren Ensemblemodell. Darüber hinaus werden am Ende der Tabelle die Summe der überlappenden LCPs basierend auf den drei Widerstandsmodellen mit dem höchsten Rang und die Gesamtleitfähigkeit angezeigt.*

Quantil:	1	2	3	4
BUFFER[invrev-mono] vs. ENSEMBLE_CS	52 %	19 %	20 %	48 %
MAXENT[mono] vs. ENSEMBLE_CS	93 %	84 %	84 %	92 %
BCPA_SSF[mono] vs. ENSEMBLE_CS LCP-	91 %	82 %	82 %	91 %
Überlappung vs. ENSEMBLE_CS	26 %	2 %	0%	1 %

Wie in Abbildung 4.6 dargestellt, variiert die Platzierung der kostengünstigsten Pfade zwischen den drei Widerstandsmodelle. Insbesondere LCPs zwischen weiter voneinander entfernten Patches zeigten weniger Überlappung im Vergleich zu Wegen zwischen Standorten in geringeren Entfernungen (siehe auch Ergänzung).

S4.11). Der Grad der Überlappung zwischen den LCPs der drei Eingabemodelle

(BUFFER[invrev-mono], MAXENT[invrev-mono] und BCPA\_SSF[mono]) korrelierten negativ mit der räumlichen Distanz (Mantel R2 = -0,53; p < 0,001). Darüber hinaus beobachteten wir einen signifikanten Rückgang (Mantel R2 = -0,46; p < 0,001) im Grad der Überlappung

zwischen den kombinierten LCPs dieser Modelle und den daraus abgeleiteten LCPs

Ensemblemodell (ENSEMBLE\_LCP] mit zunehmender räumlicher Entfernung (Abbildung 4.7).

Insgesamt überlappten LCPs verschiedener Modelle auf kurze Entfernungen bis zu 30 % (Abbildung 4.7).

Schließlich konnten wir nur eine geringe Übereinstimmung zwischen den Leitwerten beobachten Oberfläche des ENSEMBLE\_CS-Modells und die Summe überlappender LCPs (Spearman Korrelation RS = 0,27; siehe S4.12). Allerdings nehmen gepufferte LCPs nur eine kleine Fläche ein im Vergleich zu den Leitfähigkeitsoberflächen und -regionen, in denen sich alle drei LCPs überlappten um 1 % des höchsten Quantils der ENSEMBLE\_CS-Leitfähigkeitsoberfläche (Tabelle 4.5).

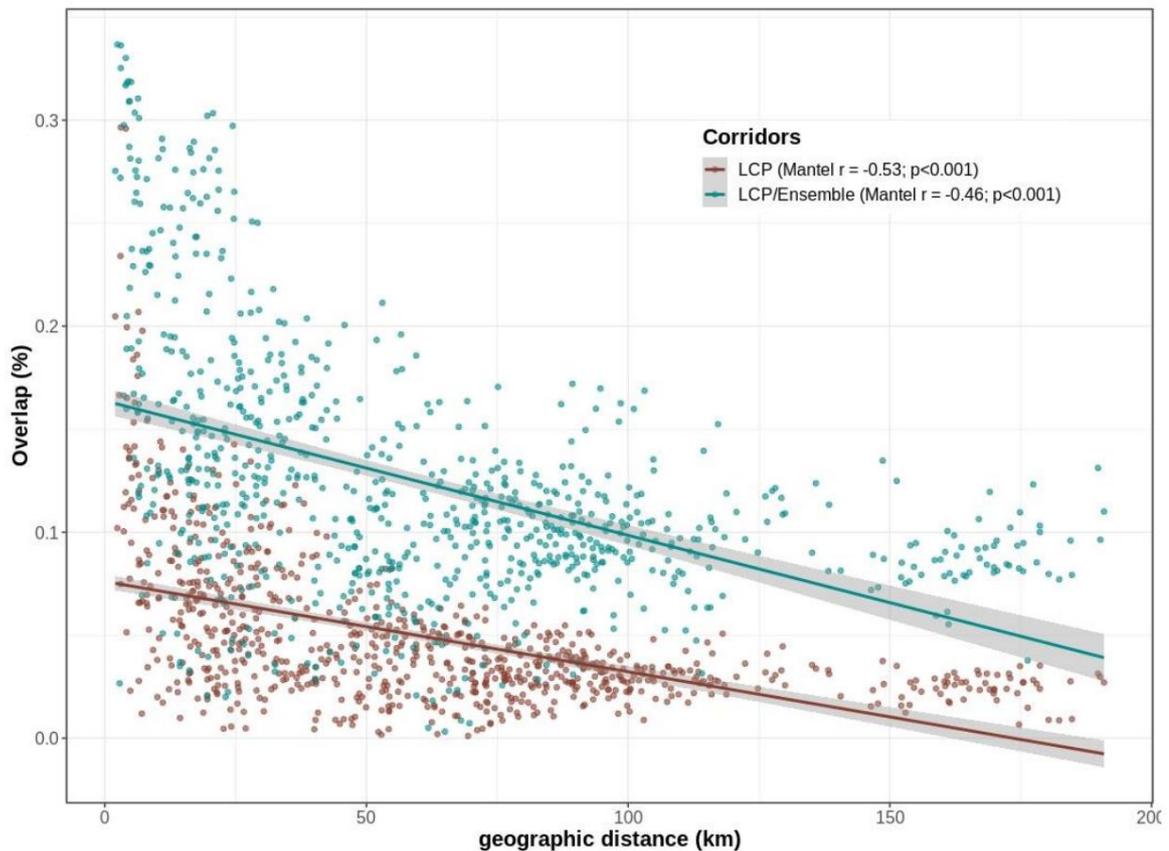


Abbildung 4.7 Korrelation der geografischen Entfernung zwischen Lebensraumflächen und dem Grad der Überlappung von LCPs, abgeleitet aus den Resistenzmodellen mit dem höchsten Rang. Die Ergebnisse werden nur für die prozentuale Überlappung zwischen gepufferten LCPs der drei am höchsten bewerteten Modelle (braun) und für die Überlappung zwischen kombinierten LCPs der drei Modelle und den LCPs ihres Ensemblemodells (grün) angezeigt.

## Diskussion

### *Benchmarking von Widerstandsmodellen*

Die Leistung von Widerstandsmodellen hängt stark davon ab, wie effektive Abstände quantifiziert werden und wie sie mit genetischen Distanzen verglichen werden. Unsere Ergebnisse waren großartig Unterschiede zwischen den beiden angewandten effektiven Distanzalgorithm (Circuitscape vs. Least Kostenpfad) sowie der statistische Ansatz zur Verknüpfung dieser effektiven Distanzen mit genetische Distanzen (Mantel-Tests, MLPE und MRM). Im Gegensatz dazu ist die Wahl der Genetik Der Distanzparameter hatte keinen Einfluss auf die Ergebnisse in unserem individuellen Studiendesign. Wir wählten die PSA-Distanz, da sie höhere Korrelationen mit effektiven Distanzen anzeigte, aber Die mehrstufige Modellauswahl ergab ähnliche Ergebnisse für die genetische Distanz basierend auf Rousset ist a (Daten werden hier nicht angezeigt).

Im Allgemeinen beobachteten wir niedrigere AICc-Werte (MLPE) und höhere Korrelationen (MRM, Mantel-Test) für effektive Entfernungen basierend auf Circuitscape im Vergleich zu LCP Distanzbasierte Modelle. Basierend auf der mehrstufigen Modellauswahl unter den 27 Widerständen Wir haben keine Hinweise darauf gefunden, dass der Ensemble-Ansatz deutlich besser abschneidet alle individuellen Widerstandsmodelle. Dennoch gehörten die Ensemble-Modelle zu den höchsten Ranglistenmodelle für effektive CS- und LCP-Distanzen. Ensemble-Modelle sind zunehmend in Studien zur Artenverteilung eingesetzt, um Einschränkungen einzelner Arten zu überwinden Modellalgorithmen und zur Abgrenzung von Bereichen mit hoher Modellübereinstimmung (Araújo und New 2007; Stohlgren et al. 2010). Daher sind aus solchen Ensembles abgeleitete Korridore von Mehrere Widerstandsmodelle könnten möglicherweise die Mängel verbessern, die sich daraus ergeben, dass man sich nur darauf verlässt einzelne Ansätze und die dahinter stehenden Annahmen.

Die Antwort auf unsere zweite Hypothese, dass bewegungsinformierte Widerstandsmodelle Die Frage, ob in unserem Studiensystem lebensrauminformierte Ansätze übertreffen, war stark davon abhängig der betrachtete effektive Abstand. Vom ausgewählten Lebensraum abgeleitete Entfernungen zur Stromkreislandschaft Ansatz (MAXENT [mono]) beschrieb die genetischen Abstände am besten in Kombination mit IBD und IBB (Tabelle 4.5). Im Gegenteil, die kostengünstigsten Pfadentfernungen basieren auf der Das bewegungsinformierte Widerstandsmodell (BCPA\_SSF [mono]) schnitt erneut am besten ab Kombination mit IBD und IBB. In den meisten Fällen das Expertenmodell (BUFFER [invrev-mono]) schnitt weniger gut ab als die empirischen Ansätze, hier aber als Nun, wir haben Unterschiede zwischen CS- und LCP-Abständen beobachtet.

Im Allgemeinen fanden wir Hinweise darauf, dass die Isolation aufgrund von Entfernung und Barrieren eine Schlüsselrolle spielt Rolle bei der genetischen Differenzierung von Rothirschen in Schleswig-Holstein als die besten Zu den Leistungsmodellen für effektive CS- und LCP-Abstände gehörten das IBD und auch das IBB Begriffe neben der Bilanzierung von IBR. Dies bestätigt die Ergebnisse einer früheren Studie zu Rot Hirschpopulationen in SH (Edelhoff et al. 2020; Kapitel 2), die signifikant waren IBD basierend auf bevölkerungsbasierter Differenzierung (FST- Werte). Die mutmaßlichen Barrieren getestet Denn in unserer IBB-Hypothese waren die Hauptstraßen ebenfalls fast vollständig eingezäunt wie der Nord-Ostsee-Kanal. All dies hat nachweislich Einfluss auf die Struktur des lokalen Rots Hirschpopulationen (STRUKTUR-Analyse in Kapitel 2; Edelhoff et al. 2020).

Die wichtigste Ursache für die Schwankung der Widerstandswerte wurde durch erklärt angewandte Transformationsfunktionen (Abbildung 4.5). Insgesamt die leistungsstärksten Modelle in unserem In diesem Fall wurden nichtlineare Beziehungen zwischen den Schätzungen der Lebensraumeignung festgestellt

bestätigt Ergebnisse anderer Studien (Keeley et al. 2016; Zeller et al. 2017). Insbesondere, Modelle mit monomolekularer Transformation zeigten höhere Korrelationen der Wirksamkeit Distanzen mit genetischen Distanzen.

Bei der Anwendung konnten wir keine expliziten Unterschiede in der Modelleistung feststellen Korrelationsbasierte Analysen. Insgesamt basieren die Korrelationskoeffizienten auf beiden Mantel-Tests oder multiple Regression auf Distanzmatrizen (MRM) zeigten nur geringe Variation mit Unterschiede, die bei einigen der verglichenen Modelle an der dritten Stelle auftreten (siehe Tabellen in Beilage S4.8 und Tabelle 4.4). Widerstandswerte der neun ursprünglichen Eingabemodelle waren teilweise stark korreliert (Tabelle S4.6.2). Dies könnte letztendlich zu einem führen hohe Korrelation unserer getesteten Hypothesen (experten-, lebensraum- und bewegungsinformiert). Modelle), was möglicherweise die Erklärungskraft von Analysen einschränkt, die sich ausschließlich auf diese Modelle stützen Matrixkorrelationen (Cushman und Landguth 2010a; Cushman et al. 2013; Zeller et al. 2016). Dennoch gehen wir davon aus, dass der Mantel-Test ein valider Ansatz zur Auswahl ist höchstrangige Resistenzmodelle innerhalb derselben methodischen Gruppe (Experte, Lebensraum) und bewegungsinformiert), wie in unserem ersten Schritt des Modellauswahlprozesses durchgeführt (Cushman et al. 2006). In unserem Fall werden Unterschiede hinsichtlich der Modelleistung beschrieben Die beobachteten genetischen Abstände waren bei den AICc-Werten, die aus linearen Mischungen abgeleitet wurden, am deutlichsten Modelle mit MLPE. Eine solche AIC-basierte Modellauswahl hat sich als hilfreich erwiesen wirksames Mittel mit hoher Genauigkeit zum Vergleich mehrerer Hypothesen zur Landschaft Resistenz (Row et al. 2017; Shirk et al. 2018; Spear et al. 2015). Allerdings ist der Einfluss und die Inkonsistenz zwischen den statistischen Ansätzen erschwert das Benchmarking verschiedene Methoden zur Schätzung der funktionalen Konnektivität. Wir haben uns daher vorrangig darauf konzentriert hier zu den Ergebnissen der MLPE-Modelle im zweiten Teil unseres Mehrstufenmodells Auswahlanalysen.

### *Vergleich bewegungs- und lebensrauminformierter Widerstandsmodelle*

Das Widerstandsmodell basiert auf der Ressourcenauswahl auf Stufenebene und nutzt ausschließlich die potenzielle Ausbreitung Bewegungen wurden in unserem Vorbericht unter den drei bewegungsinformierten Modellen am höchsten bewertet Auswahl (S4.4). Dies bestätigt andere Studien, die bereits auf die Bedeutung hingewiesen haben Berücksichtigung des tatsächlichen Ausbreitungsprozesses gegenüber der allgemeinen Ressourcenauswahl im Haushalt Bereichsskala zur Abschätzung der funktionalen Konnektivität (Blazquez-Cabrera et al. 2016; Squires et al. 2013; Zeller et al. 2018). Zum Beispiel die ausgewählten Landschaftsvariablen und ihre Die Koeffizienten (dh der Einfluss auf die Auswahlwahrscheinlichkeit) variierten zwischen BCPA\_SSF

Modell im Vergleich zum höchstrangigen, lebensrauminformierten Resistenzmodell (MAXENT; Tabelle 4.7). Letzteres repräsentiert eher die primären Lebensraumansprüche von Rotwild ohne Berücksichtigung jeglicher Bewegungsprozesse (Vasudev et al. 2015). Der Funktionskatalog der wichtigsten Landbedeckungsmerkmale, wie zum Beispiel der Waldmenge oder städtische (erschlossene) Gebiete, variierten zwischen den beiden Modellen (Tabelle 4.7). Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Ressourcenauswahl auf Stufenebene berücksichtigte Variablen in einem viel kleineren Maßstab (100–200 m), wohingegen das MAXENT-Modell dieselben Variablen in einem größeren Maßstab (1000 m) berücksichtigte. Dies hat großen Einfluss auf die Bewertung des Einflusses der Landschaftsmatrix auf funktionale Konnektivität. Daher haben wir die auffälligsten Unterschiede in der beobachteten räumlichen Vorhersage dieser beiden Eingabemodelle in Gebieten zwischen dem Hauptlebensraumkomplexen (siehe Ergänzung S4.13).

Wie bereits erwähnt, hängt es jedoch davon ab, wie effektiv die Entfernungen sind geschätzt, entweder das bewegungsinformierte oder das lebensrauminformierte Modell erklärte diese genetischen Muster besser beobachten. Frühere Studien haben gezeigt, dass die Bandbreite großer Konnektivität wird in CS-basierten Entfernungen besser dargestellt (McRae und Beier 2007; Spear et al. 2015). Andere hingegen haben gezeigt, dass LCP-Abstände besser für die Ableitung geeigneter Konnektivität im Nahbereich oder Modellierung der tatsächlichen Ausbreitung (Driezen et al. 2007; Sawyer et al. 2011; Zeller et al. 2018). Daher interpretieren wir unsere Ergebnisse als Rotwild für kurze Distanzen sind in der Lage, sich durch weniger geeignete Lebensräume (z. B. eine lebensfeindliche Landschaftsmatrix) zu bewegen hoher Widerstand), aber allgemein für großräumige Konnektivität und Ausbreitung über große Entfernungen Lebensraumansprüche müssen vorhanden sein, z. B. in kleinen Flächen, die als Trittsteine dienen (Epps et al. 2007; Saura et al. 2014).

Insgesamt sind bewegungsinformierte Widerstandsmodelle ein vielversprechender Ansatz für die Schätzung der Konnektivität, haben aber sicherlich auch ihre Grenzen (Abrahms et al. 2017; Spear et al. 2010; Vasudev und Fletcher 2015). Wie in unserem Fall Telemetriestudien, die primäre Quelle für Bewegungsdaten, sind in der Regel durch die Anzahl der getaggtten Daten begrenzt (d. h. beprobte) Personen. Darüber hinaus sind die beprobten Personen eine Hauptursache für Beobachtungen Variation in der Ressourcenauswahl (Gillies et al. 2006; Wirsing und Heithaus 2014; Wittemyer et al. 2008). Darüber hinaus stellen die beobachteten Bewegungen höchstwahrscheinlich keine tatsächliche Ausbreitung dar. Dies könnte am Alter oder Geschlecht der im Datensatz erfassten Personen liegen. Zum Beispiel, bei vielen Arten werden Ausbreitungsentscheidungen hauptsächlich bei jungen Individuen (im Geburtsstadium) getroffen Ausbreitung) und ist bei Erwachsenen weniger wahrscheinlich (Elliot et al. 2014; Roffler et al. 2014).

Daher kann eine Studie, die nur erwachsene Personen erfasst, zu irreführenden Schätzungen führen. Bewegungskmodelle, die sich auf die spätere Parametrisierung von Widerstandsmodellen auswirken könnten. Die in unserer Studie verwendeten Bewegungsdaten basierten auf Stichproben verschiedener Personen (siehe Tabelle S4.1.1) und umfasste nur einen geringen Anteil an Ausbreitungsbewegungen. Die meisten Individuen waren stationär (Sichtkontrolle; siehe Abbildung S4.5.2), nur wenige Exkursionen in Gebiete außerhalb der Kerngebiete. Dennoch ist unserer Meinung nach die Ressourcenauswahl auf der Grundlage von Bewegungsdaten aus tatsächlichen Ausbreitungsereignissen ein Schlüsselement zur Modellierung der Konnektivität funktionaler Landschaften, auch wenn die Gesamtstichprobengröße gering ist (siehe zum Beispiel Zeller et al. 2017).

*Tabelle 4.7 Zusammenfassung der wichtigsten Landbedeckungsvariablen, die in den Widerstandsmodellen mit der besten Leistung enthalten sind. Da die angewandten Methoden nicht direkt vergleichbar sind, werden hier nur die Art der berücksichtigten Variablen und ihre Wirkung (dh Steigung des Koeffizienten) dargestellt: binär (Landbedeckung vorhanden/nicht vorhanden), Entfernung (zum nächstgelegenen Merkmal der Landbedeckung) und die Einflusszone [m] (z. B. bezogen auf einen Puffer oder als Überdeckungsanteil innerhalb eines bestimmten Radius). Die Effekte geben an, ob der jeweilige Landbedeckungstyp den Landschaftswiderstand erhöht (+), verringert (-) oder neutral beeinflusst (0).*

Landbedeckung	PUFFER		MAXENT		BCPA_SSF	
	Variable	Wirkung	Variable	Wirkung	Variable	Wirkung
<b>Landwirtschaft</b>	binär	0	Distanz	0	<i>Nicht inkl. Nicht. inkl.</i>	
<b>Wald</b>	200m	-	1000m	-	100m	-
<b>Urban</b>	100m - 1000m	+	1000m	+	200m	+
<b>Straßen</b>	binär	+	Entfernung 100m	0 +	100m	+
<b>Wasser</b>	binär	0	Entfernung 100m	0 +	Distanz	0
<b>Feuchtgebiet/Heide</b>	200m	-	Entfernung	-	Distanz	0

#### *Auswirkungen auf das Management*

Die wichtigste Frage für die Anwendung der Landschaftsgenetik im Naturschutz ist die optimale Platzierung (Abgrenzung) von Korridoren, um den Genfluss zwischen ihnen zu erleichtern oder zu etablieren. Populationen in fragmentierten Landschaften (Cushman et al. 2010; Koen et al. 2012; Rudnick et al. 2012). Wie viele andere Studien zuvor zeigen unsere Ergebnisse, dass die Ableitung von Korridoren ebenfalls möglich ist. B. Leitfähigkeitsoberflächen mithilfe von Circuitscape oder kostengünstigsten Pfaden, hängt stark davon ab angelegte Widerstandsfläche (Blazquez-Cabrera et al. 2016; Graves et al. 2014; McRae et al. 2016).

Die Ergebnisse unserer Studie zeigten, dass die Platzierung von nur bei kürzeren Entfernungen möglich ist Korridore werden von der Wahl des Widerstandsmodells weniger beeinflusst, da wir signifikante beobachtet haben Abnahme des Grades der Überlappung von LCPs mit der geografischen Entfernung (Abbildung 4.7). Als Wie zuvor erläutert, übertrafen die Ensemble-Modelle andere Widerstandsmodelle nicht oder nicht verbesserte die Korrelation zwischen effektiven Distanzen und genetischen Distanzen. Dennoch, in Begriffen Für die Abgrenzung von Schutzkorridoren stellten die Ensemble-Modelle eine gute Darstellung dar Zusammenfassungen der anderen Eingabemodelle. Zum Beispiel die Leitfähigkeitsoberfläche des Das ENSEMBLE\_CS-Modell zeigte eine hohe Korrelation und Überlappung mit den darauf basierenden Oberflächen die drei anderen Modelle (habitat-, experten- und bewegungsinformiert) und bis zu einem gewissen Grad auch mit zusammengefassten LCPs der drei Modelle. Wir möchten daher nicht entmutigen die Anwendung von Ensembles, wenn mehrere Informationsquellen zur Verfügung stehen, die zu verschiedenen passen Arten von Resistenzmodellen basierend auf Lebensraum- oder Bewegungsinformationen neben Experten Meinung. Zukünftige Forschung sollte sich beispielsweise darauf konzentrieren, wie dieser Ansatz verbessert werden kann durch Anwendung von Gewichtungsschemata zur Berücksichtigung der Erklärungskraft des Einzelnen Im Ensemble enthaltene Modelle (Araújo und New 2007).

Barrieren wie Hauptstraßen spielen eine wichtige Rolle bei der Landschaftsvernetzung für Rotwild in Schleswig-Holstein und haben zu erheblicher Differenzierung geführt eingeschränkter Genfluss zwischen lokalen Populationen. In Bezug auf Landschaftsplanung und Naturschutzmanagement erfordert eine Verbesserung durch die Bereitstellung von Verknüpfungen oder Überführungen, um die negativen Barriereeffekte abzumildern (Beier et al. 2008; Corlatti et al. 2009; Epps et al. 2005). Optimale Platzierung dieser Überführungen entlang der erkannten Barrieren sollte idealerweise auch aus den Korridoren auf Basis der Ensemblemodelle abgeleitet werden, um sicherzustellen maximale Effizienz (Epps et al. 2007; Sawyer et al. 2011).

Insgesamt zeigen die unterschiedlichen Modelle übereinstimmend, dass Wälder die Menge städtischer Gebiete vergrößern (Anbau-)Flächen sowie Straßen sind die Haupteinflussfaktoren für die funktionale Vernetzung für Rotwild in Schleswig-Holstein (Tabelle 4.7 und Ergebnisse in S4.3 bis S4.5). Andere Landbedeckung Klassen wie Landwirtschaft, Gewässer oder Feuchtgebiete und Heide spielen eher eine untergeordnete Rolle oder neutrale Rolle. Das Buffermap-Modell (BUFFER) war der leistungsstärkste Widerstand zwischen den beiden Experten-Ansätzen hervorzuheben. Obwohl es nicht direkt ist vergleichbar mit den anderen Ansätzen, da ihm empirisch abgeleitete Koeffizienten fehlen weist dennoch viele Eigenschaften auf, die den Regressionskoeffizienten von ähneln Habitat- und Bewegungsinformierte Methoden, die in unseren Analysen zum Einsatz kommen. Obwohl die Ergebnisse sind

Das BUFFER-Modell ist sehr spezifisch für das Untersuchungsgebiet und könnte möglicherweise ein nützliches Werkzeug dafür sein Analyse der Landschaftskonnektivität in anderen Teilen Deutschlands mit geringer genetischer Vielfalt und ein begrenzter Genfluss in Rothirschvorkommen wurden kürzlich entdeckt (Reiner und Willems 2019).

## Verweise

- Abrahms, B., Sawyer, SC, Jordan, NR, McNutt, JW, Wilson, AM und Brashares, JS (2017). Beeinflusst die Auswahl der Wildtierressourcen die Erhaltung des Korridors genau? *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 412–422.
- Adriaensen, F., Chardon, JP, De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. und Matthysen, E. (2003). Die Anwendung der „Least-Cost“-Modellierung als funktionales Landschaftsmodell. *Landschafts- und Stadtplanung*, 64(4), 233–247.
- Andersen, LW, Fog, K. und Damgaard, C. (2004). Die Fragmentierung des Lebensraums führt zu Engpässen und Inzucht beim Europäischen Laubfrosch (*Hyla arborea*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1545), 1293–1302.
- Araújo, MB und New, M. (2007). Ensemble-Vorhersage von Artenverteilungen. *Trends in Ökologie und Evolution*, 22(1), 42–47.
- Arnold, TW (2010). Nichtinformativ Parameter und Modellauswahl unter Verwendung des Informationskriteriums von Akaike. *Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1175–1178.
- Avgar, T., Lele, SR, Keim, JL und Boyce, MS (2017). Relative Selektionsstärke: Quantifizierung der Effektgröße bei der Habitat- und Stufenselektionsinferenz. *Ökologie und Evolution*, 7(14), 5322–5330.
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, VM und Turlure, C. (2013). Individuelle Ausbreitung, Landschaftskonnektivität und ökologische Netzwerke. *Biological Reviews*, 88(2), 310–326.
- Baguette, M. und Van Dyck, H. (2007). Landschaftskonnektivität und Tierverhalten: Funktionelles Getreide als Schlüsselfaktor für die Ausbreitung. *Landscape Ecology*, 22(8), 1117–1129.
- Balkenhol, N., Holbrook, JD, Onorato, D., Zager, P., White, C. und Waits, LP (2014). Ein multimethodischer Ansatz zur Analyse hierarchischer genetischer Strukturen: Eine Fallstudie mit Pumas (*Puma concolor*). *Ecography*, 37(6), 552–563.
- Balkenhol, N., Waits, LP und Dezzani, RJ (2009). Statistische Ansätze in der Landschaftsgenetik: eine Bewertung von Methoden zur Verknüpfung von Landschafts- und genetischen Daten. *Ecography*, 32(5), 818–830.
- Beier, P., Majka, DR und Spencer, WD (2008). Weggabelungen: Auswahlmöglichkeiten bei Verfahren zur Gestaltung von Wildlandverbindungen. *Conservation Biology*, 22(4), 836–851.
- Beier, P. und Noss, RF (2008). Bieten Lebensraumkorridore Konnektivität? *Conservation Biology*, 12(6), 1241–1252.
- Bélisle, M. (2005). Messung der Landschaftskonnektivität: die Herausforderung des Verhaltens Landschaftsökologie. *Ecology*, 86(8), 1988–1995.

- Betts, MG, Gutzwiller, KJ, Smith, MJ, Robinson, WD und Hadley, AS (2015). Verbesserung der Rückschlüsse auf funktionelle Konnektivität aus Tiertranslokationsexperimenten. *Landschaftsökologie*, 30(4), 585-593.
- Blazquez-Cabrera, S., Gaston, A., Beier, P., Garrote, G., Simon, MA und Saura, S. (2016). Einfluss der Trennung von Heimatgebieten und Ausbreitungsbewegungen auf die Charakterisierung von Korridoren und effektiven Entfernungen. *Landscape Ecology*, 31, 2355–2366.
- Borkowski, J. und Ukalska, J. (2008). Nutzung des Winterlebensraums durch Rot- und Rehe in von Kiefern dominierten Wäldern. *Waldökologie und -bewirtschaftung*, 255(3–4), 468–475.
- Bowcock, A., Ruiz-Linares, A., Tomfrohde, J., Minch, E., Kidd, J. und Cavalli-Sforza, L. (1994). Hohe Auflösung menschlicher Evolutionsbäume mit polymorphen Mikrosatelliten. *Natur*, 368 (6470), 455-457.
- Boyce, MS, Vernier, PR, Nielsen, SE und Schmiegelow, FK. (2002). Bewertung der Ressourcenauswahlfunktionen. *Ökologische Modellierung*, 157(2–3), 281–300.
- Boyce, MS, Mao, JS, Merrill, EH, Fortin, D., Turner, MG, Fryxell, J. und Turchin, P. (2003). Ausmaß und Heterogenität bei der Lebensraumauswahl durch Elche im Yellowstone-Nationalpark. *Ecoscience*, 10(4), 421–431.
- Braunisch, V., Segelbacher, G. und Hirzel, AH (2010). Modellierung der funktionalen Landschaftskonnektivität anhand der genetischen Populationsstruktur: ein neuer räumlich expliziter Ansatz. *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3664–3678.
- Breiman, L. (2001). Zufällige Wälder. *Maschinelles Lernen*, 45, 5–32.
- Broquet, T., Ray, N., Petit, E., Fryxell, JM und Burel, F. (2006). Genetische Isolation durch Entfernung und Landschaftskonnektivität beim Amerikanischen Marder (*Martes americana*). *Landschaftsökologie*, 21(6), 877–889.
- Catchpole, EA, Fan, Y., Morgan, BJT, Clutton-Brock, TH und Coulson, T. (2004). Sexueller Dimorphismus, Überleben und Ausbreitung bei Rothirschen. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 9(1), 1–26.
- Chetkiewicz, C.-LB, St. Clair, CC und Boyce, MS (2006). Korridore zur Erhaltung: Muster und Prozess integrieren. *Jahresrückblick über Ökologie, Evolution und Systematik*, 37(1), 317–342.
- Clarke, RT, Rothery, P. und Raybould, AF (2002). Konfidenzgrenzen für Regressionsbeziehungen zwischen Distanzmatrizen: Schätzung des Genflusses mit der Distanz. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 7(3), 361–372.
- Clevenger, AP, Wierzchowski, J., Chruszcz, B. und Gunson, K. (2002). GIS-generierte, expertenbasierte Modelle zur Identifizierung von Wildtier-Lebensraumverknüpfungen und zur Planung von Abhilfemaßnahmen. *Conservation Biology*, 16(2), 503–514.
- Clutton-Brock, TTH, Guinness, FFE, Albon, SD und Albon. (1982). *Rothirsch – Verhalten und Ökologie zweier Geschlechter*. Presse der University of Chicago.
- Corlatti, L., Hackländer, K. und Frey-Roos, F. (2009). Fähigkeit von Wildtierüberführungen, Konnektivität bereitzustellen und genetische Isolation zu verhindern. *Conservation Biology: Das Journal der Society for Conservation Biology*, 23(3), 548–556.
- Coulon, A., Cosson, J., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier S. und Hewison, A. (2004) . Einflüsse der Landschaftskonnektivität

Genfluss in einer Rehwildpopulation, die in einer fragmentierten Landschaft lebt: ein individueller Ansatz. *Molekulare Ökologie*, 13, 2841–2850.

Craiu, RV, Duchesne, T., Fortin, D. und Baillargeon, S. (2011). Bedingte logistische Regression mit longitudinalem Follow-up und Zufallskoeffizienten auf individueller Ebene: Eine stabile und effiziente zweistufige Schätzmethode. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 20(3), 767–784.

Crooks, K. und Sanjayan, M. (2006). *Erhaltung der Konnektivität*. Universität von Cambridge

Drücken Sie.

Cushman, SA, McKelvey, KS, Hayden, J. und Schwartz, MK (2006). Genfluss in komplexen Landschaften: Testen mehrerer Hypothesen mit Kausalmodellierung. *The American Naturalist*, 168(4), 486–499.

Cushman, SA und Landguth, EL (2010a). Falsche Korrelationen und Schlussfolgerungen in der Landschaftsgenetik. *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3592–3602.

Cushman, SA und Landguth, EL (2010b). Maßstabsabhängige Schlussfolgerung in der Landschaft Genetik. *Landschaftsökologie*, 25(6), 967–979.

Cushman, SA und Lewis, JS (2010). Bewegungsverhalten erklärt genetische Differenzierung bei amerikanischen Schwarzbären. *Landschaftsökologie*, 25(10), 1613–1625.

Cushman, SA, Shirk, A. und Landguth, EL (2011). Trennung der Auswirkungen von Lebensraumfläche, Fragmentierung und Matrixresistenz auf die genetische Differenzierung in komplexen Landschaften. *Landschaftsökologie*, 27(3), 369–380.

Cushman, SA, Wasserman, TN, Landguth, EL und Shirk, AJ (2013). Neubewertung der Kausalmodellierung mit Manteltests in der Landschaftsgenetik. *Vielfalt*, 5(1), 51–72.

Cushman, SA, Chase, M. und Griffin, C. (2010). Kartierung des Landschaftswiderstands zur Identifizierung von Korridoren und Barrieren für die Elefantenbewegung im südlichen Afrika. In „*Räumliche Komplexität, Informatik und Naturschutz*“ (S. 349–367). Springer, Tokio.

Davies, ZG und Pullin, AS (2007). Sind Hecken wirksame Korridore zwischen Fragmenten des Waldlebensraums? Ein evidenzbasierter Ansatz. *Landschaftsökologie*, 22(3), 333–351.

Diniz, MF, Cushman, SA, Machado, RB und Júnior, PDM (2020). Landschaftskonnektivitätsmodellierung aus der Perspektive der Tierverbreitung. *Landschaftsökologie*, 35(1), 41–58.

Driezen, K., Adriaensen, F., Rondinini, C., Doncaster, CP und Matthysen, E. (2007). Bewertung der Vorhersagen des kostengünstigsten Modells mit empirischen Ausbreitungsdaten: Eine Fallstudie unter Verwendung von Radiotracking-Daten von Igel (*Erinaceus europaeus*). *Ökologische Modellierung*, 209(2–4), 314–322.

Duchesne, T., Fortin, D. und Courbin, N. (2010). Gemischte bedingte logistische Regression für Studien zur Lebensraumauswahl. *Das Journal of Animal Ecology*, 79(3), 548–555.

Edelhoff, H., Fickel, J., Zachos, FE, Epps, CW und Balkenhol, N. (2020). Genetische Analyse von Verwaltungseinheiten des Rothirsches (*Cervus elaphus*) in einer vom Menschen dominierten Landschaft. *Conservation Genetics*, 21, 261–276.

Elliot, NB, Cushman, SA, Macdonald, DW und Loveridge, AJ (2014). Der Teufel steckt in den Streuern: Vorhersagen zur Landschaftskonnektivität ändern sich mit der Demografie.

- Journal of Applied Ecology*, 51(5), 1169–1178.
- Engler, JO, Balkenhol, N., Filz, KJ, Habel, JC und Rödder, D. (2014). Vergleichende Landschaftsgenetik von drei eng verwandten sympatrischen Hesperiden-Schmetterlingen mit unterschiedlichen ökologischen Merkmalen. *PLoS EINS*, 9(9), e106526.
- Epps, CW, Wehausen, JJD, Bleich, VC, Torres, SSG und Brashares, JSJ (2007). Optimierung von Ausbreitungs- und Korridormodellen mithilfe der Landschaftsgenetik. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), 714–724.
- Epps, CW, Palsboll, PJ, Wehausen, JD, Roderick, GK, Ramey, RR und McCullough, DR (2005). Autobahnen blockieren den Genfluss und führen zu einem rapiden Rückgang der genetischen Vielfalt von Wüsten-Dickhornschafen. *Ökologiebriefe*, 8(10), 1029–1038.
- Excoffier, L., Laval, G. und Schneider, S. (2005). Arlequin (Version 3.0): Ein integriertes Softwarepaket für die Analyse populationsgenetischer Daten. *Evolutionäre Bioinformatik*, 1, 47-50.
- Fahrig, L. (2003). Auswirkungen der Lebensraumfragmentierung auf die Biodiversität. *Jahresrückblick über Ökologie, Evolution und Systematik*, 34(1), 487–515.
- Fahrig, L. (2007). Nicht optimale Tierbewegung in vom Menschen veränderten Landschaften. *Functional Ecology*, 21(6), 1003–1015.
- Fahrig, L. und Merriam, G. (1994). Erhaltung fragmentierter Populationen. *Conservation Biology*, 8(1), 50–59.
- Flather, CH und Bevers, M. (2002). Uneinheitliche Reaktionsausbreitung und Populationsreichtum: die relative Bedeutung der Lebensraummenge und -anordnung. *Der amerikanische Naturforscher*, 159(1), 40–56.
- Fletcher, RJ, Maxwell, CW, Andrews, JE und Helmeý-Hartman, WL (2012). Die Signalerkennungstheorie verdeutlicht das Konzept des Wahrnehmungsbereichs und seine Relevanz für die Landschaftskonnektivität. *Landschaftsökologie*, 28(1), 57–67.
- Fortin, D., Beyer, H., Boyce, M., Smith, D., Duchesne, T. und Mao, J. (2005). Wölfe beeinflussen die Bewegungen der Elche: Verhalten prägt eine trophische Kaskade im Yellowstone-Nationalpark. *Ökologie*, 86(5), 1320–1330.
- Franklin, J. (2009). *Kartierung der Artenverteilung: räumliche Schlussfolgerung und Vorhersage*. Cambridge University Press.
- Frantz, AC, Bertouille, S., Eloy, MC, Licoppe, A., Chaumont, F. und Flamand, M. C. (2012). Vergleichende landschaftsgenetische Analysen zeigen, dass eine belgische Autobahn eine Genflussbarriere für Rothirsche (*Cervus elaphus*) darstellt, nicht jedoch für Wildschweine (*Sus scrofa*). *Molekulare Ökologie*, 21(14), 3445–3457.
- Garroway, CJ, Bowman, J. und Wilson, PJ (2011). Verwendung eines genetischen Netzwerks zur Parametrisierung einer Landschaftsresistenzoberfläche für Fischer, *Martes pennanti*. *Molekulare Ökologie*, 20(19), 3978–3988.
- Gillies, CS, Hebblewhite, M., Nielsen, SE, Krawchuk, MA, Aldridge, CL, Frair, JL, Saher, DJ, Stevens, CE und Jerde, CL (2006). Anwendung zufälliger Effekte auf die Untersuchung der Ressourcenauswahl durch Tiere. *Journal of Animal Ecology*, 75(4), 887–898.
- Goslee, SC und Urban, DL (2007). Das ecodist-Paket zur dissimilaritätsbasierten Analyse ökologischer Daten. *Journal of Statistical Software*, 22(7).

- Graves, T., Chandler, RB, Royle, JA, Beier, P. und Kendall, KC (2014). Abschätzung des Landschaftswiderstands gegen Ausbreitung. *Landschaftsökologie*, 29(7), 1201–1211.
- Grenouillet, G., Buisson, L., Casajus, N. und Lek, S. (2011). Ensemble-Modellierung der Artenverteilung: die Auswirkungen geografischer und ökologischer Verbreitungsgebiete. *Ecography*, 34(1), 9–17.
- Guisan, A. und Zimmermann, NE (2000). Prädiktive Lebensraumverteilungsmodelle in der Ökologie. *Ökologische Modellierung*, 135(2–3), 147–186.
- Gurarie, E., Andrews, RD und Laidre, KL (2009). Eine neuartige Methode zur Identifizierung von Verhaltensänderungen in Tierbewegungsdaten. *Ökologiebriefe*, 12(5), 395–408.
- Gurarie, E., Bracis, C., Delgado, M., Meckley, TD, Kojola, I. und Wagner, CM (2016). Was macht das Tier? Werkzeuge zur Erforschung der Verhaltensstruktur bei Tierbewegungen. *Zeitschrift für Tierökologie*. 85(1), 69-84.
- Haddad, NM, Holt, RD, Fletcher, RJ, Loreau, M. und Clobert, J. (2016). Verknüpfung von Modellen, Daten und Konzepten, um die ökosystemweiten Auswirkungen der Fragmentierung zu verstehen. *Ecography*, 125(3), 336–342.
- Hanski, I. (1998). Metapopulationsdynamik. *Natur*, 396, 41–49.
- Hanski, I. und Ovaskainen, O. (2003). Metapopulationstheorie für fragmentierte Landschaften. *Theoretische Populationsbiologie*, 64(1), 119–127.
- Hardy, O. und Vekemans, X. (2002). SPAGeDi: ein vielseitiges Computerprogramm zur Analyse der räumlichen genetischen Struktur auf individueller oder Populationsebene. *Molecular Ecology Notes*, 2(4), 618–620.
- Hartl, GB, Zachos, F. und Nadlinger, K. (2003). Genetische Vielfalt beim europäischen Rotwild (*Cervus elaphus* L.): anthropogene Einflüsse auf natürliche Populationen. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 37–42.
- Hilty, J., Lidicker, W. und Merenlender, AM (2012). *Korridorökologie: Wissenschaft und Praxis der Verknüpfung von Landschaften zum Schutz der biologischen Vielfalt*. Inselpresse.
- Holderegger, R. und Wagner, HH (2006). Eine kurze Anleitung zur Landschaftsgenetik. *Landschaftsökologie*, 21(6), 793–796.
- Hutchison, DW und Templeton, AR (1999). Korrelation paarweiser genetischer und geografischer Distanzmaße: Ableitung der relativen Einflüsse von Genfluss und -drift auf die Verteilung genetischer Variabilität. *Evolution*, 53(6), 1898-1914.
- Jacobs, S., Burkhard, B., Van Daele, T., Staes, J. und Schneiders, A. (2014). „The Matrix Reloaded“: Ein Überblick über die Nutzung von Expertenwissen zur Kartierung von Ökosystemdienstleistungen. *Ökologische Modellierung*, 295, 21–30.
- Jarnemo, A. (2007). Saisonale Wanderung männlicher Rothirsche (*Cervus elaphus*) in Südschweden und Konsequenzen für das Management. *Europäisches Journal für Wildtierforschung*, 54(2), 327–333.
- Johnson, DH (1980). Der Vergleich von Nutzungs- und Verfügbarkeitsmessungen für Bewertung der Ressourcenpräferenz. *Ökologie*, 61(1), 65–71.
- Kamler, J., Jedrzejewski, W. und Jedrzejewska, B. (2008). Heimatgebiete von Rotwild in einem europäischen Urwald. *The American Midland Naturalist*, 159(1), 75–82.
- Keeley, ATH, Beier, P. und Gagnon, JW (2016). Abschätzung des Landschaftswiderstands anhand der Lebensraumeignung: Auswirkungen der Datenquelle und Nichtlinearitäten. *Landschaft*

- Ökologie*, 31(9), 2151–2162.
- Keller, D., Van Strien, MJ und Holderegger, R. (2012). Beeinflussen Landschaftsbarrieren die funktionelle Konnektivität von Populationen einer gefährdeten Kleinlibelle? *Süßwasserbiologie*, 57(7), 1373–1384.
- Keyghobadi, N. (2007). Die genetischen Auswirkungen der Lebensraumfragmentierung für Tiere. *Canadian Journal of Zoology*, 85(10), 1049–1064.
- Keyghobadi, N., Roland, J. und Strobeck, C. (2005). Genetische Differenzierung und Genfluss zwischen Populationen des Alpenschmetterlings *Parnassius smintheus* variieren je nach Landschaftskonnektivität. *Molekulare Ökologie*, 14(7), 1897–1909.
- Kindlmann, P. und Burel, F. (2008). Konnektivitätsmaßnahmen: ein Rückblick. *Landschaftsökologie*, 23, 879–890.
- Koen, EL, Bowman, J. und Walpole, AA (2012). Die Auswirkung der Kostenoberflächenparametrisierung auf Landschaftswiderstandsschätzungen. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 12(4), 686–696.
- Lande, USA, Loe, LE, Skjærli, OJ, Meisingset, EL und Mysterud, A. (2013). Die Auswirkung der landwirtschaftlichen Landnutzungspraxis auf die Lebensraumauswahl von Rothirschen. *European Journal of Wildlife Research*, 60(1), 69-76.
- Legendre, P. und Fortin, M.-J. (2010). Vergleich des Mantel-Tests und alternativer Ansätze zur Erkennung komplexer multivariater Zusammenhänge bei der räumlichen Analyse genetischer Daten. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 10(5), 831–844.
- Maiorano, L., Boitani, L., Chiaverini, L. und Ciucci, P. (2017). Unsicherheiten bei der Identifizierung potenzieller Ausbreitungskorridore: Die Bedeutung von Verhalten, Geschlecht und Algorithmus. *Grundlegende und angewandte Ökologie*, 21, 66–75.
- Manel, S. und Holderegger, R. (2013). Zehn Jahre Landschaftsgenetik. *Trends in Ökologie und Evolution*, 28(10), 614–621.
- Manel, S., Schwartz, MK, Luikart, G. und Taberlet, P. (2003). Landschaftsgenetik: Kombination von Landschaftsökologie und Populationsgenetik. *Trends in Ökologie und Evolution*, 18(4), 189–197.
- Manly, BFJ, McDonald, LL und Thomas, DL (1993). Einführung in Studien zur Ressourcenauswahl. In *Ressourcenauswahl durch Tiere: Statistisches Design und Analyse für Feldstudien* (S. 1–13). Chapman & Hall, London, Großbritannien
- Mantel, N. (1967). Die Erkennung von Krankheitshäufungen und einer generalisierten Regression Ansatz. *Krebsforschung*, 27(2), 209–220.
- Mateo Sánchez, MC, Cushman, SA und Saura, S. (2013). Skalenabhängigkeit bei der Lebensraumauswahl: der Fall des gefährdeten Braunbären (*Ursus arctos*) im Kantabrischen Gebirge (Nordwestspanien). *International Journal of Geographical Information Science*, 28(8), 1531-1546.
- Mateo-Sánchez, MC, Balkenhol, N., Cushman, S., Pérez, T., Domínguez, A. und Saura, S. (2015). Ein vergleichender Rahmen zur Ableitung von Landschaftseffekten auf die genetische Struktur der Population: Sind Lebensraumeignungsmodelle wirksam bei der Erklärung des Genflusses? *Landschaftsökologie*, 30(8), 1405–1420.
- McGarigal, K., Wan, HY, Zeller, KA, Timm, BC und Cushman, SA (2016). Multiskalige Modellierung der Lebensraumauswahl: ein Rückblick und Ausblick. *Landschaftsökologie*, 31(6), 1157-1160.

- McRae, BH (2006). Isolation durch Widerstand. *Evolution*, 60(8), 1551–1561.
- McRae, BH und Beier, P. (2007). Die Schaltkreistheorie sagt den Genfluss in Pflanzen- und Tierpopulationen voraus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19885–19890.
- McRae, B., Dickson, B., Keitt, T. und Shah, V. (2008). Verwendung der Schaltkreistheorie zur Modellierung der Konnektivität in Ökologie, Evolution und Naturschutz. *Ökologie*, 89, 2712–2724.
- McRae, BH, Shah, V. und Edelman, A. (2016). Circuitscape: Modellierung der Landschaftskonnektivität zur Förderung des Naturschutzes und der menschlichen Gesundheit. *Der Naturschutz*, 14.
- Meißner, M., Reinecke, H., Zachos, F., Corsmann, M., Ritter, T. und Wölfel, H. (2008). *Der Rothirsch in Schleswig-Holstein*. Göttingen.
- Milanesi, P., Holderegger, R., Caniglia, R., Fabbri, E., Galaverni, M. und Randi, E. (2016a). Expertenbasierte versus Habitat-Eignungsmodelle zur Entwicklung von Resistenzflächen in der Landschaftsgenetik. *Oecologia*, 183(1), 67–79.
- Milanesi, P., Holderegger, R., Caniglia, R., Fabbri, E. und Randi, E. (2016b). Verschiedene Habitateignungsmodelle ergeben unterschiedliche kostengünstigste Pfadentfernungen für die landschaftsgenetische Analyse. *Grundlegende und angewandte Ökologie*, 17(1), 61–71.
- Milner, JM, Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S. und Stenseth, N. C. (2006). Zeitliche und räumliche Entwicklung der Rothirschjagd in Europa: biologische und kulturelle Faktoren. *Journal of Applied Ecology*, 43(4), 721–734.
- Morelle, K., Bunnefeld, N., Lejeune, P. und Oswald, SA (2017). Von Tierspuren bis hin zu feinskaligen Bewegungsmodi: ein unkomplizierter Ansatz zur Identifizierung mehrerer räumlicher Bewegungsmuster. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 8(11), 1488–1498.
- Naidoo, R., Kilian, JW, Du Preez, P., Beytell, P., Aschenborn, O., Taylor, RD und Stuart-Hill, G. (2018). Bewertung der Wirksamkeit lokaler und regionaler Wildtierkorridore anhand quantitativer Metriken der funktionalen Konnektivität. *Biologische Erhaltung*, 217, 96–103.
- Nakagawa, S. und Schielzeth, H. (2013). Eine allgemeine und einfache Methode zum Erhalten von R<sup>2</sup> aus verallgemeinerten linearen Mixed-Effects-Modellen. *Methoden in Ökologie und Evolution*, 4(2), 133–142.
- Neteler, M., Bowman, MH, Landa, M. und Metz, M. (2012). GRASS GIS: Ein vielseitiges Open-Source-GIS. *Umweltmodellierung und Software*, 31, 124–130.
- O'Connell, A., Nichols, J. und Kérynth, K. (2010). *Kamerafallen in der Tierökologie: Methoden und Analysen*. Springer Wissenschafts- und Wirtschaftsmedien.
- Opdam, P. (1991). Metapopulationstheorie und Lebensraumfragmentierung: ein Überblick über die Holarktis Brutvogelstudien. *Landschaftsökologie*, 5(2), 93–106.
- Peterman, WE (2014). *ResistanceGA: Ein R-Paket zur Optimierung von Widerstandsflächen mithilfe genetischer Algorithmen*.
- Phillips, SJ, Dudik, M. und Schapire, RE (2004). Ein Maximum-Entropie-Ansatz zur Modellierung der Artenverteilung. *Tagungsband der 21. Internationalen Konferenz zum maschinellen Lernen*, 655–662.
- Poor, EE, Loucks, C., Jakes, A. und Urban, DL (2012). Vergleich von Habitateignungs- und Konnektivitätsmodellierungsmethoden zur Erhaltung von Gabelbockwanderungen. *PLoS*

*EINS*, 7(11), e49390.

- Proctor, MF, McLellan, BN, Strobeck, C. und Barclay, RMR (2005). Die genetische Analyse zeigt eine demografische Fragmentierung der Grizzlybären, die zu gefährdeten kleinen Populationen führt. *Verfahren. Biologische Wissenschaften / The Royal Society*, 272(1579), 2409–2416.
- R-Kernteam. (2017). *R: Eine Sprache und Umgebung für statistische Berechnungen*.  
Abgerufen von <http://www.r-project.org/>
- Rayfield, B., Fortin, M.-J. und Fall, A. (2009). Die Empfindlichkeit von Diagrammen zu den kostengünstigsten Lebensräumen gegenüber den relativen Kostenflächenwerten. *Landschaftsökologie*, 25(4), 519–532.
- Razgour, O. (2015). Über die Modellierung der Artenverteilung hinaus: Ein landschaftsgenetischer Ansatz zur Untersuchung von Verbreitungsverschiebungen im Zuge des zukünftigen Klimawandels. *Ökologische Informatik*, 30, 250–256.
- Razgour, O., Rebelo, H., Puechmaillé, SJ, Juste, J., Ibáñez, C., Kiefer, A., Burke, T., Dawson, DA und Jones, G. (2014). Skalenabhängige Auswirkungen von Landschaftsvariablen auf den Genfluss und die Populationsstruktur bei Fledermäusen. *Vielfalt und Verteilungen*, 20(10), 1173–1185.
- Reding, DM, Cushman, SA, Gosselink, TE und Clark, WR (2013). Verknüpfung von Bewegungsverhalten und feinskaliger genetischer Struktur zur Modellierung der Landschaftskonnektivität für Rotluchse (*Lynx rufus*). *Landschaftsökologie*, 28(3), 471–486.
- Reed, GC, Litvaitis, JA, Callahan, C., Carroll, RP, Litvaitis, MK und Broman, D.  
JA (2016). Modellierung der Landschaftskonnektivität für Rotluchse mithilfe von Expertenmeinungen und empirisch abgeleiteten Modellen: Wie gut funktionieren sie? *Tierschutz*, 20(4), 308–320.
- Reif, A. und Achtziger, R. (2004). Gebüsche, Hecken, Waldmäntel, Feldgehölze (Strauchformationen). Im *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege* (S. 1–45).
- Reinecke, H., Meißner, M., Zachos, F. und Herzog, S. (2013). *Sicherung genetischer Diversität beim Rothirsch in der Kulturlandschaft*.
- Reiner, G. und Willems, H. (2019). *Sicherung der genetischen Vielfalt beim hessischen Rotwild als Beitrag zur Biodiversität*.
- Ricketts, TH (2001). Auf die Matrix kommt es an: Effektive Isolation in fragmentierten Landschaften. *American Naturalist*, 158(1), 87–99.
- Riitters, KH, Wickham, JD und Wade, TG (2009). Ein Indikator für die Walddynamik anhand eines sich verändernden Landschaftsmosaiks. *Ökologische Indikatoren*, 9(1), 107–117.
- Roffler, GH, Talbot, SL, Luikart, G., Sage, GK, Pilgrim, KL, Adams, LG und Schwartz, MK (2014). Das Fehlen einer geschlechtsspezifischen Ausbreitung fördert die feine genetische Struktur alpiner Huftiere. *Conservation Genetics*, 15(4), 837–851.
- Roeber, CL, Beyer, HL, Chase, MJ und van Aarde, RJ (2013). Die Gefahren des Ignorierens von Verhalten bei der Quantifizierung der Lebensraumauswahl. *Vielfalt und Verteilungen*, 20(3), 322–333.
- Rousset, F. (2000). Genetische Differenzierung zwischen Individuen. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(1), 58–62.
- Rousset, François. (2008). GENEPOP'007: Eine vollständige Neuimplementierung der GENEPOP-Software für Windows und Linux. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 8(1),

103–106.

- Row, JR, Knick, ST, Oyler-McCance, SJ, Lougheed, SC und Fedy, BC (2017). Entwicklung von Ansätzen für die lineare gemischte Modellierung in der Landschaftsgenetik durch landschaftsgerichtete Ausbreitungssimulationen. *Ökologie und Evolution*, 7(11), 3751–3761.
- Rudnick, DA, Ryan, SJ, Beier, P., Cushman, SA, Dieffenbach, F., Epps, CW, Gerber, LR, Hartter, JN, Jenness, JS, Kintsch, J., Merenlender, AM, Perkl, RM, Periosi, DV und Trombulak, SC (2012). Die Rolle der Landschaftskonnektivität bei der Planung und Umsetzung von Erhaltungs- und Wiederherstellungsprioritäten. *Issues in Ecology*, (16), 1–23.
- Ruiz-González, A., Gurrutxaga, M., Cushman, SA, Madeira, MJ, Randi, E. und Gómez-Moliner, BJ (2014). Landschaftsgenetik zur empirischen Bewertung von Resistenzflächen: Der Baumarder (*Martes martes*) als Zielart eines regionalen ökologischen Netzwerks. *PloS One*, 9(10), e110552.
- Saura, S., Bodin, Ö. und Fortin, MJ (2014). WAHL DES HERAUSGEBERS: Trittsteine sind entscheidend für die Ausbreitung von Arten über große Entfernungen und die Verbreitungserweiterung durch Habitatnetzwerke. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 171–182.
- Sawyer, SC, Epps, CW und Brashares, JS (2011). Verknüpfungen zwischen fragmentierten Lebensräumen herstellen: Spiegeln kostengünstige Modelle wider, wie Tiere Landschaften nutzen? *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 668–678.
- Segelbacher, G., Cushman, SA, Epperson, BK, Fortin, M.-J., Francois, O., Hardy, O. J., Holderegger, R., Taberlet, P., Waits, LP und Manel, S. (2010). Anwendungen der Landschaftsgenetik in der Naturschutzbiologie: Konzepte und Herausforderungen. *Conservation Genetics*, 11(2), 375–385.
- Shafer, ABA, Northrup, JM, White, KS, Boyce, MS, Côté, SD und Coltman, DW (2012). Die Auswahl des Lebensraums sagt genetische Verwandtschaft bei einem alpinen Huftier voraus. *Ökologie*, 93(6), 1317–1329.
- Shirk, AJ, Landguth, EL und Cushman, SA (2017). Ein Vergleich individueller genetischer Distanzmetriken für die Landschaftsgenetik. *Molecular Ecology Resources*, 17(6), 1308–1317.
- Shirk, AJ, Wallin, DO, Cushman, SA, Rice, CG und Warheit, KI (2010). Ableitung von Landschaftseffekten auf den Genfluss: ein neues Rahmenwerk für die Modellauswahl. *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3603–3619.
- Shirk, AJ, Landguth, EL und Cushman, SA (2018). Ein Vergleich von Regressionsmethoden zur Modellauswahl in der individuenbasierten landschaftsgenetischen Analyse. *Ressourcen zur Molekularökologie*, 18(1), 55–67.
- Signer, J., Fieberg, J. und Avgar, T. (2017). Schätzung der Nutzungsverteilungen aus eingebaute Stufenwahlfunktionen. *Ecosphere*, 8(4), e01771.
- Singleton, PH, Gaines, WL und Lehmkuhl, JF (2004). Landschaftsdurchlässigkeit für Grizzlybärenbewegungen in Washington und im Südwesten von British Columbia. *Ursus*, 15(1), 90–103.
- Skog, A., Zachos, FE, Rueness, EK, Feulner, PGD, Mysterud, A., Langvatn, R., Lorenzini, R., Hmwe, SS, Lehoczky, I., Hartl, GB, Stenseth, NC und Jakobsen, KS (2009). Phylogeographie des Rothirsches (*Cervus elaphus*) in Europa. *Zeitschrift für Biogeographie*, 36(1), 66–77.

- Soille, P. und Vogt, P. (2009). Morphologische Segmentierung binärer Muster. *Pattern Recognition Letters*, 30(4), 456–459.
- Spear, SF, Balkenhol, N., Fortin, M.-J., McRae, BH und Scribner, K. (2010). Verwendung von Resistenzoberflächen für landschaftsgenetische Studien: Überlegungen zur Parametrisierung und Analyse. *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3576–3591.
- Spear, SF, Cushman, SA und McRae, BH (2015). Widerstandsflächenmodellierung in Landschaftsgenetik. In *Landscape Genetics* (S. 129–148).
- Squires, JR, DeCesare, NJ, Olson, LE, Kolbe, JA, Hebblewhite, M. und Parks, S. A. (2013). Kombination von Ressourcenauswahl und Bewegungsverhalten zur Vorhersage von Korridoren für Kanadaluchse an der südlichen Peripherie ihres Verbreitungsgebiets. *Biologische Erhaltung*, 157, 187–195.
- Stevens, VM, Verkenne, C., Vandewoestijne, S., Wesselingh, RA und Baguette, M. (2006). Genfluss und funktionelle Konnektivität bei der Kreuzkröte. *Molekulare Ökologie*, 15(9), 2333–2344.
- Stevenson-Holt, CD, Watts, K., Bellamy, CC, Nevin, OT und Ramsey, AD (2014). Definition von Landschaftswiderstandswerten in kostengünstigsten Konnektivitätsmodellen für das invasive Grauhörnchen: ein Vergleich von Ansätzen unter Verwendung von Expertenmeinungen und Modellierung der Lebensraumeignung. *PLoS One*, 9(11), e112119.
- Stohlgren, TJ, Ma, P., Kumar, S., Rocca, M., Morissette, JT, Jarnevich, CS und Benson, N. (2010). Ensemble-Lebensraumkartierung invasiver Pflanzenarten. *Risikoanalyse*, 30(2), 224–235.
- Storfer, A., Murphy, MA, Spear, SF, Holderegger, R. und Waits, LP (2010). Landschaftsgenetik: Wo stehen wir jetzt? *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3496–3514.
- Taylor, PD, Fahrig, L., Henein, K. und Merriam, G. (1993). Konnektivität ist von entscheidender Bedeutung Element der Landschaftsstruktur. *Oikos*, 68(3), 571–573.
- Templeton, AR, Shaw, K., Routman, E. und Davis, SK (1990). Die genetischen Folgen der Lebensraumfragmentierung. *Annalen des Missouri Botanical Garden*, 13-27.
- Thurfjell, H., Ciuti, S. und Boyce, MS (2014). Anwendungen von Schrittauswahlfunktionen in Ökologie und Naturschutz. *Bewegungsökologie*, 2(1), 4.
- van Etten, J. (2017). R-Paket gdistance: Entfernungen und Routen auf geografischen Gittern. *Journal of Statistical Software*, 76(13), 1-21.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, WF, Wills, DPM und Shipley, P. (2004). MICRO CHECKER: Software zur Identifizierung und Korrektur von Genotypisierungsfehlern in Mikrosatellitendaten. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535–538.
- van Strien, MJ, Keller, D. und Holderegger, R. (2012). Ein neuer analytischer Ansatz zur landschaftsgenetischen Modellierung: kostengünstigste Transektenanalyse und lineare gemischte Modelle. *Molekulare Ökologie*, 21(16), 4010–4023.
- Vasudev, D. und Fletcher, RJ (2015). Einbeziehung des Bewegungsverhaltens in die Priorisierung des Naturschutzes in fragmentierten Landschaften: Ein Beispiel für westliche Hoolock-Gibbons in Garo Hills, Indien. *Biologische Erhaltung*, 181, 124–132.
- Vasudev, D., Fletcher, RJ, Goswami, VR und Krishnadas, M. (2015). Von Ausbreitungsbeschränkungen bis hin zur Landschaftskonnektivität: Lehren aus der Modellierung der Artenverteilung. *Ecography*, 38, 967-978.

- Vogt, P. und Riitters, K. (2017). GuidosToolbox: Universelle digitale Bildobjektanalyse. *Europäisches Journal für Fernerkundung*, 50(1), 352–361.
- Wang, YH, Yang, KC, Bridgman, CL und Lin, LK (2008). Modellierung der Lebensraumeignung zur Korrelation des Genflusses mit der Landschaftskonnektivität. *Landschaftsökologie*, 23(8), 989–1000.
- Ward, AI, Dendy, J. und Cowan, DP (2015). Abmilderung der Auswirkungen von Straßen auf die Tierwelt: eine Agenda zur Erhaltung vorrangiger europäischer geschützter Arten in Großbritannien. *European Journal of Wildlife Research*, 61 (2), 199-211.
- Wasserman, TN, Cushman, SA, Schwartz, MK und Wallin, DO (2010). Räumliche Skalierung und Multimodell-Inferenz in der Landschaftsgenetik: *Martes americana* im Norden Idahos. *Landschaftsökologie*, 25(10), 1601–1612.
- Wasserman, TN, Cushman, SA, Littell, JS, Shirk, AJ und Landguth, EL (2013). Populationskonnektivität und genetische Vielfalt des amerikanischen Marders (*Martes americana*) in den nördlichen Rocky Mountains der Vereinigten Staaten im Kontext des Klimawandels. *Conservation Genetics*, 14(2), 529–541.
- Wickham, JD und Norton, DJ (1994). Kartierung und Analyse von Landschaftsmustern. *Landschaftsökologie*, 9(1), 7–23.
- Wirsing, AJ und Heithaus, MR (2014). Berücksichtigung individueller Verhaltensvariationen in Studien zur Lebensraumauswahl. *The Journal of Animal Ecology*, 83(2), 319-321.
- With, K. und Crist, T. (1995). Kritische Schwellenwerte für die Reaktion von Arten auf die Landschaftsstruktur. *Ökologie*, 76(8), 2446–2459.
- Wittemyer, G., Polansky, L., Douglas-Hamilton, I. und Getz, WM (2008). Entschlüsselung der Auswirkungen von Futter, sozialem Rang und Risiko auf die Bewegungsautokorrelation von Elefanten mithilfe von Fourier- und Wavelet-Analysen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19108–19113.
- Wright, S. (1943). Isolation durch Distanz. *Genetics*, 28(2), 114–138.
- Zachos, FE, Althoff, C., Steynitz, YV, Eckert, I. und Hartl, GB (2007). Genetische Analyse einer isolierten Rotwildpopulation (*Cervus elaphus*), die Anzeichen einer Inzuchtdepression zeigt. *European Journal of Wildlife Research*, 53(1), 61–67.
- Zachos, Frank E, Frantz, AC, Kuehn, R., Bertouille, S., Colyn, M., Niedzialkowska, M., Pérez-González, J., Skog, A., Sprým, N. und Flamand, M.-C. (2016). Genetische Struktur und effektive Populationsgrößen beim europäischen Rotwild (*Cervus elaphus*) auf kontinentaler Ebene: Erkenntnisse aus Mikrosatelliten-DNA. *Journal of Heredity*, 107(4), 318-326.
- Zeller, KA, McGarigal, K. und Whiteley, AR (2012). Abschätzung des Landschaftswiderstands gegen Bewegung: eine Überprüfung. *Landschaftsökologie*, 27(6), 777–797.
- Zeller, KA, McGarigal, K., Beier, P., Cushman, SA, Vickers, TW und Boyce, W. M. (2014). Sensitivität von Landschaftswiderstandsschätzungen basierend auf Punktauswahlfunktionen für Maßstab und Verhaltenszustand: Pumas als Fallstudie. *Landschaftsökologie*, 29(3), 541–557
- Zeller, KA, McGarigal, K., Cushman, SA, Beier, P., Vickers, TW und Boyce, W. M. (2015). Verwendung von Stufen- und Pfadauswahlfunktionen zur Abschätzung des Widerstands gegen

Bewegung: Pumas als Fallstudie. *Landschaftsökologie*, 31(6), 1319–1335.

Zeller, KA, Creech, TG, Millette, KL, Crowhurst, RS, Long, RA, Wagner, H.

H., Balkenhol, N. und Landguth, EL (2016). Verwendung von Simulationen zur Evaluierung Mantel-basierter Methoden zur Bewertung der Landschaftsresistenz gegenüber Genfluss. *Ökologie und Evolution*, 6(12), 4115-4128.

Zeller, KA, Vickers, TW, Ernest, HB, Boyce, WM, Pollinger, J. und Ernest, H.

(2017). Mehrstufige, mehrskalige Ressourcenauswahlfunktionen und Widerstandsflächen für die Naturschutzplanung: Pumas als Fallstudie. *PLUS EINS*, 12(6), e0179570.

Zeller, KA, Jennings, MK, Vickers, TW, Ernest, HB, Cushman, SA und Boyce, WM (2018). Sind alle Datentypen und Konnektivitätsmodelle gleich? Validierung gängiger Konnektivitätsansätze mit Ausbreitungsdaten. *Vielfalt und Verteilungen*, 24(7), 868–879.

## Ergänzung

### S4.1: Telemetriedaten

Tabelle S4.1.1 Zusammenfassung und Übersicht der GPS-Telemetriedaten für 20 Rothirsche aus Schleswig-Holstein. Für jede Person werden die Anzahl der Umzüge ( $n$ ), der mittlere Abstand zwischen aufeinanderfolgenden Umzügen gemessen in Stunden (Intervall), das Geschlecht, die Altersklasse sowie Start- und Enddatum und die Gesamtlaufzeit in Tagen angegeben.

Person	N	Intervall	Sex	Alter	Start	Ende	Laufzeit
a5504	2284	6.51	M	jung	27.02.2009	09.11.2010	620
a5506	1036	6.52	M	jung	05.04.2009	11.01.2010	281
c5174	4573	4,65	F	jung	01.04.2009	04.09.2011	886
c5175	3261	5.20	M	jung	19.02.2009	26.01.2011	706
c5176	4879	4.29	M	jung	31.03.2009	20.08.2011	872
c5178	5633	4.19	F	jung	16.02.2010	26.10.2012	983
c5181	5178	4.25	M	Mitte	03.04.2008	07.10.2010	917
c5185	4313	4.39	F	alt	03.02.2010	01.04.2012	788
c5186	2790	4,73	F	Mitte	16.11.2009	21.05.2011	551
c5187	1091	4.53	M	Mitte	28.02.2010	22.09.2010	206
c5188	895	9.13	M	Mitte	21.06.2009	28.05.2010	341
c5498	618	5.39	M	jung	07.03.2010	23.07.2010	138
c5500	2380	5.04	M	Mitte	13.05.2009	24.09.2010	499
c5502	5940	3,81	M	jung	30.03.2010	27.10.2012	942
c5503	3835	3,67	M	jung	24.03.2010	31.10.2011	586
c5506	3156	5.27	F	Mitte	05.03.2010	27.01.2012	693
c5507	3381	4,64	F	Mitte	16.11.2009	01.09.2011	654
c5508	1689	4.34	M	Mitte	03.04.2010	02.02.2011	305
c5574	3042	5.31	M	jung	17.02.2010	22.12.2011	673
c5581	1558	7.57	M	Mitte	09.03.2010	14.07.2011	492

#### S4.2: Genetische Daten

Die folgenden 12 Mikrosatellitenmarker wurden verwendet:

- *INRA6* (Slate et al. 1998; Vaiman et al. 1994),
- *C143*, *C180*, *C229*, *T107*, *T115* (alle Tetranukleotid-Loci; Meredith et al. 2005),
- *HAUT14* (Thieven et al. 1995),
- *BM757*, *BM1818*, *ILSTS06* (Bishop et al. 1994),
- *CSSM14* (Moore et al. 1994),
- und *FSHB* (Moore et al. 1992).

##### S4.2.1 Referenzen

- Bishop, MD, Kappes, SM, Keele, JW, Stone, RT, Sunden, SL, Hawkins, GA, Toldo, SS, Fries, R., Grosz, MD und Yoo, J. (1994). Eine genetische Verknüpfungskarte für Rinder. *Genetics*, 136(2), 619-639.
- Meredith, EP, Rodzen, JA, Levine, KF und Banks, JD (2008). Charakterisierung von weiteren 14 Mikrosatellitenstandorten im Kalifornischen Elch (*Cervus elaphus*) zur Verwendung in forensischen und bevölkerungsbezogenen Anwendungen. *Conservation Genetics*, 9(6), 1715-1715.
- Moore, SS, Barendse, W., Berger, KT, Armitage, SM und Hetzel, DJS (1992). Rinder- und Schaf-DNA-Mikrosatelliten aus den Datenbanken EMBL und GENBANK. *Animal Genetics*, 23(5), 463-467.
- Moore, SS, Byrne, K., Berger, KT, Barendse, W., McCarthy, F., Womack, JE und Hetzel, DJS (1994). Charakterisierung von 65 Rinder-Mikrosatelliten. *Säugetiergenom*, 5(2), 84-90.
- Slate, J., Coltman, DW, Goodman, SJ, MacLean, I., Pemberton, JM und Williams, JL (1998). Rinder-Mikrosatelliten-Loci sind bei Rothirschen (*Cervus elaphus*), Sikahirschen (*Cervus nippon*) und Soay-Schafen (*Ovis aries*) stark konserviert. *Animal Genetics*, 29(4), 307-315.
- Thieven, U., Harlizius, B. und Simon, D. (1995). Dinukleotid-Wiederholungspolymorphismus an den bovinen HAUT1- und HAUT14-Loci. *Tiergenetik*, 26(2), 123-123.
- Vaiman, D., Mercier, D., Moazami-Goudarzi, K., Eggen, A., Ciampolini, R., Lépingle, A., Martin, P., Levéziel, H. und Guérin, G. (1994). Ein Satz von 99 Rinder-Mikrosatelliten: Charakterisierung, Synteniekartierung und Polymorphismus. *Mammalian Genome*, 5(5), 288-297.

### *S4.3: Expertengestützte Modelle*

#### *S4.3.1 Pufferkarte*

Das erste Modell wurde von Wildbiologen am Institute for Wildlife entwickelt Biologie Göttingen Dresden e.V. im Rahmen eines Langzeitforschungsprojekts zum Rotwild in Schleswig-Holstein (Meißner et al. 2008). Die Forscher führten eine gründliche Umfrage durch einschließlich lokaler Expertise zum Verhalten von Rotwild und beobachteten Ausbreitungsereignissen zur Definition mögliche Auswirkungen von Landschaftsmerkmalen auf Rotwildbewegungen. Das Modell zeichnete sich aus zwischen neutralen, positiven und negativen Landbedeckungsmerkmalen. Darüber hinaus ist die funktionale Die Auswirkungen dieser Merkmale wurden mit unterschiedlichen Puffergrößen auf die Landschaft ausgeweitet. Der Hauptannahme hinter der Ausweisung bestimmter Landschaftsmerkmale als positiv bzw Die negative Bewertung basierte darauf, wie sie wahrscheinlich die Ansprüche der Rothirsche an Deckung und Deckung beeinflussten Sicherheit (z. B. durch Wälder) oder ihr Potenzial als verbindendes Landschaftselement.

Berücksichtigt wurden städtische und bebaute Gebiete sowie Siedlungen jeder Größe negative Bereiche. Der negative Einfluss auf die umliegenden Gebiete hing jedoch davon ab Gesamtgröße des einzelnen Features (Patch-Einheit). Kleine Siedlungen (Größe  $\leq 10$  ha) waren nicht vorhanden eine Pufferzone zugewiesen. Zwischensiedlungen und Dörfer ( $10 \text{ ha} < \text{Größe} \leq 20 \text{ ha}$ ) wies drei Pufferzonen mit abnehmendem negativen Einfluss auf (100 m, 300 m und 500 m). Große städtische und bebaute Gebiete wie Städte (Größe  $> 20$  ha) wurden ebenfalls drei zugeordnet Puffer mit negativem Einfluss, aber größerer Ausdehnung (300 m, 500 m und 1000 m). Straßen waren hohe Widerstandswerte zugewiesen, jedoch ohne Puffer, wie die Experten argumentierten begrenzte Hinweise auf Strahlungsstörungen und auch Informationen über die Schwankung der Menge Verkehrsaufkommen war nicht verfügbar (Meißner et al. 2008).

Waldgebiete bilden die bedeutendsten Teile der Rotwildverbreitungsgebiete in Schleswig-Holstein. Daher wurden sie als Schlüsselmerkmal mit positivem Wert angesehen für Rotwild. Neben Wäldern gibt es auch andere Landbedeckungstypen mit hohem Vegetationsniveau und Auch die Struktur(bedeckung) wie Feuchtgebiete, Heide- und Mooregebiete wurden als positiv bewertet Gebiete zur Ausbreitung. Lineare Merkmale wie Hügelhecken (Knicks; Meißner et al. 2008; Reif und Achtziger 2004) wurden ebenfalls positive Werte zugeordnet. Landwirtschaftliche Flächen waren Es wird davon ausgegangen, dass es einen neutralen Effekt auf die Verbreitung von Rothirschen hat. Bei überlappenden Bereichen Von positiven und negativen Puffern wird der negative Puffer in eine niedrigere Kategorie (weniger eingestuft resistent), ist aber der dominierende Puffer für diese Gitterzelle.

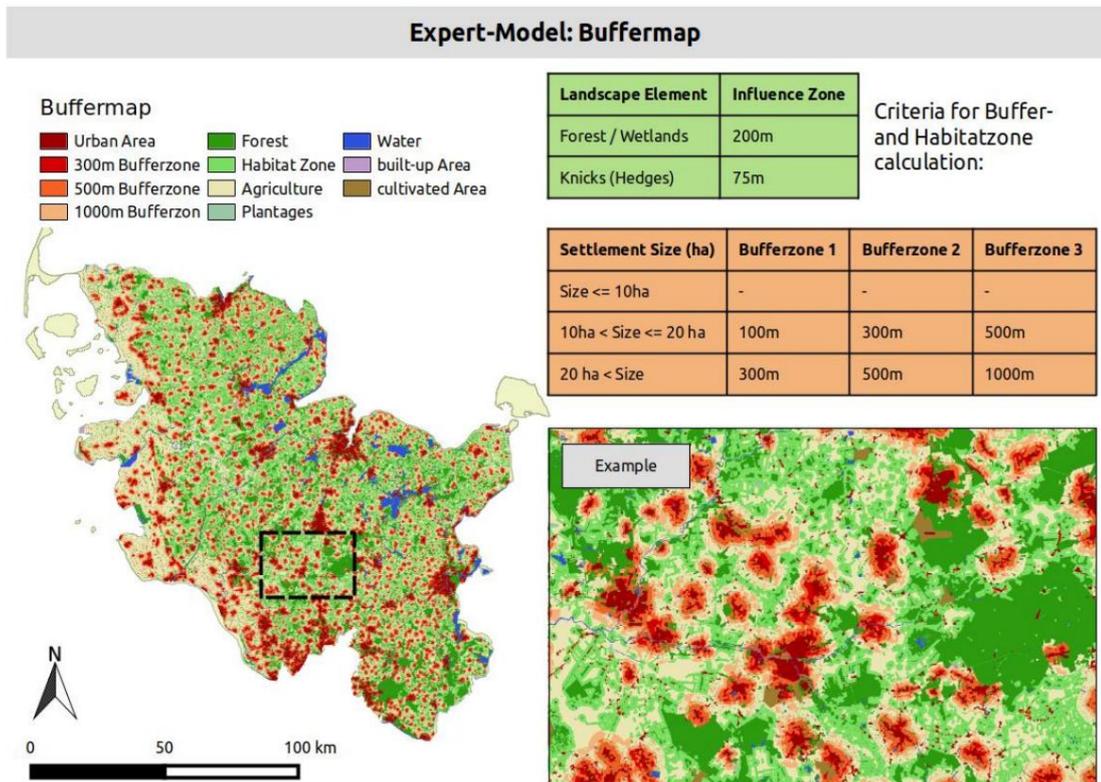


Abbildung S4.3.0.1 Darstellung der Eingabe und Entwicklung der Buffermap. Auf der linken Seite sind verschiedene Landbedeckungskategorien und ihre Einflusszone dargestellt. Tabellen zu den Größen der verschiedenen Pufferzonen finden Sie rechts. Der Einlass stellt ein Beispiel für einen kleineren Bereich des Untersuchungsgebiets dar, um zu zeigen, wie die Einflusszone je nach Größe und Art der Landbedeckung (insbesondere Siedlungen und Waldgebiete) variiert.

Ursprünglich wurde das Modell entwickelt, um die potenzielle Konnektivität des zu bestimmen Landschaft und für das lokale Management, um optimale Standorte für Wildtiere zu finden Durchfahrten zu begrenzen oder potenzielle Konflikte mit Neubauten von Straßen zu ermitteln. Hier haben wir verwendet die Pufferkarte als Eingabe für verschiedene Widerstandsmodelle. Um Widerstand zuzuordnen Um den verschiedenen Landschaftsmerkmalen und ihren Pufferzonen Werte zuzuordnen, haben wir sie nach Werten eingestuft zwischen 0,1 (geringer Widerstand) und 1,0 (hoher Widerstand). Übersicht in der Tabelle S4.3.1.

*Tabelle S4.3.1 Übersicht über die verschiedenen Landbedeckungsklassen zugeordneten Widerstandswerte in der Pufferkarte. Definierte Klassen und Puffergrößen basieren auf dem Expertenmodell von Meißner et al. (2008).*

<b>Landcover-Klasse</b>	<b>Widerstand</b>
Habitat (Wald, Hecken, Heide und Moore)	0,1
Lebensraumeinflusszone	0,2
Landwirtschaft	0,3
Wasser	0,8
Plantagen	0,8
Anbauflächen	0,9
Bebaute Gebiete	1,0
Urban (Puffer 100m)	1,0
Urban (Puffer 300m)	0,9
Städtisch (Puffer 500m)	0,8
Städtisch (Puffer 1000 m)	0,7

#### *S4.3.2 Landschaftsmosaik*

Die Idee hinter diesem Ansatz ist eine Situation, in der nur begrenzte Kenntnisse über den Lebensraum vorhanden sind. Es liegen Anforderungen für eine bestimmte Art vor. In diesem Szenario könnte ein Landbedeckungsmodell hilfreich sein, mindestens in die drei Kategorien potenziell positiv (natürlich), neutral und eingestuft werden negative (entwickelte) Gebiete. Das Landschaftsmosaikmodell berücksichtigt einen Gradienten zwischen diesen drei exklusiven Klassifizierungen und Schätzungen, welche der drei Kategorien dominant ist in einem bestimmten Teil der Landschaft oder grenzt homogene und vermischte Gebiete ab (Riitters et al. 2009).

Um diese Methode anzuwenden, haben wir zunächst die Landschaft unseres Untersuchungsgebiets unterteilt in drei Kategorien: natürliche, neutrale und bebaute Gebiete. Die Einteilung in diese drei Kategorien basierte auf unseren Annahmen über die Lebensraumansprüche von Rothirschen. Damit sind wir zu einem sehr vereinfachten Ansatz nach, der nur auf grundlegenden Landbedeckungsklassifizierungen basiert, was möglich ist aus Expertenwissen oder Literaturrecherchen schnell abgeleitet werden können. Insgesamt kann diese Methode ein hilfreiches Werkzeug sein, um Modelle des Landschaftswiderstands zu entwickeln.

Alle Waldstücke, Hügelhecken (Knicks), Feuchtgebiete und Heide oder Moorland wurden als Naturgebiete eingestuft. Stadt-, Siedlungs- und Kulturlächen sowie alle

Arten von Hauptstraßen wurden als bebaut Gebiete definiert. Die restlichen landwirtschaftlichen Teile der Landschaft bildeten die neutrale Klassifizierung.

Wir verwendeten die Landschaftsmosaikanalyse (Riitters et al. 2009; Wickham und Norton. 1994) in der GUIDOS- Software implementiert (Vogt und Riitters 2017), um jedes Gitter zuzuordnen Zelle unseres Landschaftsrasters einen neuen Wert, der auch die Kategorien der berücksichtigten benachbarten Gitterzellen. Die Analyse gewichtet die Menge jeder Kategorie in der umliegende Zellen und definiert neue Cluster basierend auf einem trigonometrischen Einflussgradienten der Kategorie „natürlich“, „neutral“ oder „entwickelt“ (siehe Abbildung S4.3.2).

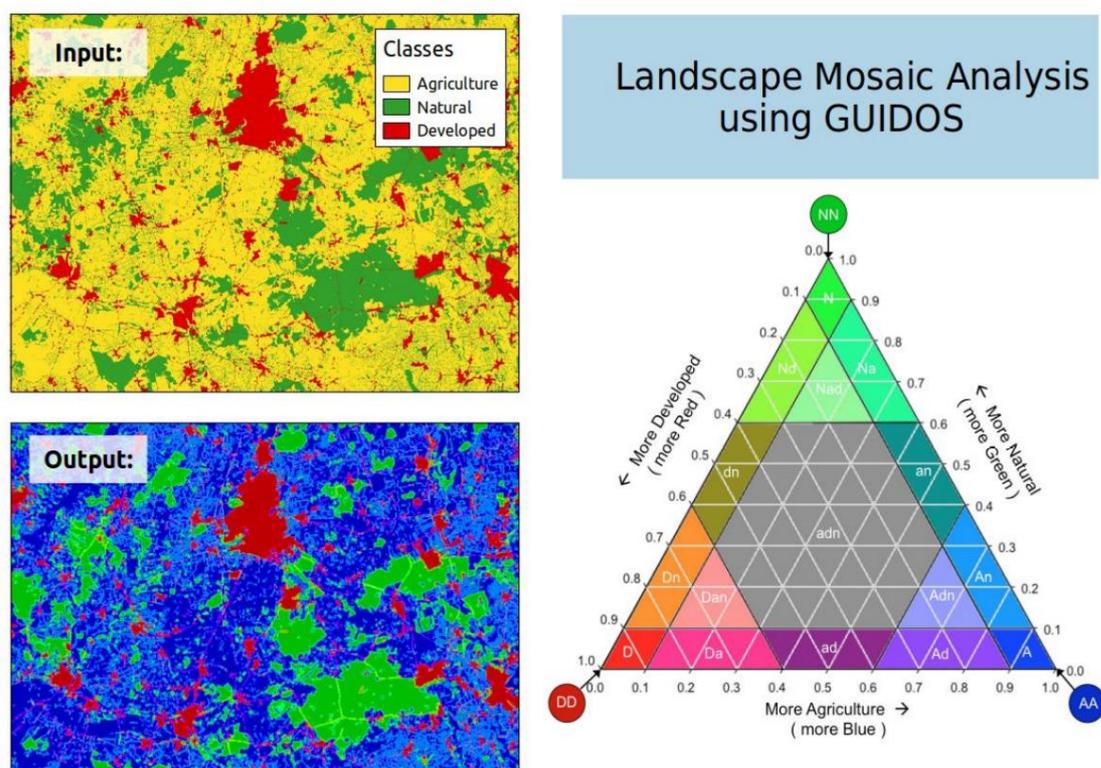


Abbildung S4.3.2 Erläuterung des Landschaftsmosaik-Ansatzes: Zunächst werden drei Kategorien der Landbedeckung (natürlich, neutral/landwirtschaftlich und bebaut) definiert (oben links). Der in der GUIDOS-Software implementierte Landschaftsmosaik-Algorithmus verwendet dann eine trigonometrische Analyse (rechts). Hand), um für jede Gitterzelle die dominierende Landbedeckungskategorie zu bestimmen, die die Zusammensetzung der benachbarten Zellen berücksichtigt. Basierend darauf sind entweder nur eine, zwei oder eine Mischung aller drei Kategorien in der Umgebung (Ausgabe) vorhanden. Zu Demonstrationszwecken zeigen Karten einen kleinen Teilbereich des Untersuchungsgebiets.

Im nächsten Schritt nutzten wir diese Mosaikcluster als Grundlage für eine lineare Gewichtung Schema (Clevenger et al. 2002). Für jeden Mosaikcluster wurden Widerstandswerte abgeleitet aus linear gewichteten Widerstandswerten jeder Kategorie (natürlich = 1, neutral/Landwirtschaft = 5, entwickelt = 10). Die Gewichte basierten auf der Menge an natürlichem,

neutrale und entwickelte Kategorie innerhalb des Clusters (Tabelle S4.3.2). Das endgültige Modell war basierend auf der Summe der gewichteten Widerstandswerte.

*Tabelle S4.3.2 Gewichtungsschema zur Zuordnung von Widerstandswerten zu verschiedenen Landschaftsmosaikkategorien. Für jeden Mosaik-Cluster wurde der Anteil natürlicher, landwirtschaftlicher (neutraler) und entwickelter Landbedeckungstypen berechnet. Naturflächen wurde ein Widerstandswert (Kosten) von 1, bebauten Gebieten ein Wert von 10 und landwirtschaftlichen Flächen ein Kostenwert von 5 zugewiesen. Die Anteile jeder Kategorie wurden zur Gewichtung der Widerstandswerte verwendet und anschließend die Gesamtsumme der Kosten abgeleitet. Beispielrechnung für die erste Zeile:  $0,05*1+0,9*5+0,05*10 = 5,05$ .*

<b>Mosaik</b>							
<b>Cluster</b>	<b>Natural</b>	<b>Agriculture</b>	<b>Developed</b>	<b>Cost_N</b>	<b>Cost_A</b>	<b>Cost_D</b>	<b>Cost_Sum</b>
A	0,050	0,900	0,050	1	5	10	5.050
D	0,050	0,050	0,900	1	5	10	9.300
N	0,900	0,050	0,050	1	5	10	1.650
Anzeige	0,000	0,750	0,250	1	5	10	6.250
Ein	0,250	0,750	0,000	1	5	10	4.000
Dn	0,250	0,000	0,750	1	5	10	7.750
Da	0,000	0,250	0,750	1	5	10	8.750
N / A	0,750	0,250	0,000	1	5	10	2.000
Nd	0,750	0,000	0,250	1	5	10	3.250
Adn	0,125	0,750	0,125	1	5	10	5.125
Dan	0,125	0,125	0,750	1	5	10	8.250
Nad	0,750	0,125	0,125	1	5	10	2.625
Anzeige	0,500	0,000	0,500	1	5	10	5.500
ein	0,500	0,500	0,000	1	5	10	3.000
dn	0,500	0,000	0,500	1	5	10	5.500
adn	0,330	0,330	0,330	1	5	10	5.280
NN	1.000	0,000	0,000	1	5	10	1.000
AA	0,000	1.000	0,000	1	5	10	5.000
DD	0,000	0,000	1.000	1	5	10	10.000

#### S4.3.3 Referenzen

- Clevenger, AP, Wierzchowski, J., Chruszcz, B. und Gunson, K. (2002). GIS-generierte, expertenbasierte Modelle zur Identifizierung von Wildtier-Lebensraumverknüpfungen und zur Planung von Abhilfemaßnahmen. *Conservation Biology*, 16(2), 503–514.
- Meißner, M., Reinecke, H., Zachos, F., Corsmann, M., Ritter, T. und Wölfel, H. (2008). *Der Rothirsch in Schleswig-Holstein*. Göttingen.
- Reif, A. und Achtziger, R. (2004). Gebüsche, Hecken, Waldmäntel, Feldgehölze (Strauchformationen). Im *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege* (S. 1–45).
- Riitters, K., Vogt, P., Soille, P. und Estreguil, C. (2009). Landschaftsmuster aus der mathematischen Morphologie auf Karten mit Ansteckung. *Landscape Ecology*, 24(5), 699–709.
- Vogt, P. und Riitters, K. (2017). GuidosToolbox: Universelle digitale Bildobjektanalyse. *Europäisches Journal für Fernerkundung*, 50(1), 352–361.
- Wickham, JD und Norton, DJ (1994). Kartierung und Analyse von Landschaftsmustern. *Landschaftsökologie*, 9(1), 7–23.

### S4.4: Habitat-informierte Modelle

#### S4.4.1 Subsampling von Umzügen

Durch Zufallsziehung wurden Präsenzpunkte für Rothirsche in Schleswig-Holstein simuliert

Proben aus den GPS-Ortungen da andere Informationen zur Präsenz (Occurrence) bzw

Eine tatsächliche Abwesenheit von Rothirschen war für unsere Studie nicht verfügbar. Wir haben die Daten für alle unterabgetastet

Einzelpersonen, die einen gitterbasierten („Fischnetz“)-Ansatz verwenden: ein Gitter mit einer Zellengröße von 500 x 500 m

wurde über alle Umzüge gelegt. Für jede Rasterzelle, die eine oder mehrere Verschiebungen enthält

Als Präsenzpunkt wurde lediglich ein einziger Umzug ausgewählt. Bei mehreren

Umzüge von gleichen oder unterschiedlichen Personen, die sich in derselben Gitterzelle befinden

Der endgültige Umzug wurde zufällig ausgewählt. Der Vorgang wurde zehnmal wiederholt, was zur Folge hatte

in zehn verschiedenen Sätzen von Pseudopräsenzpunkten, die für unsere Lebensraumeignungsmodelle verwendet werden. Wir

passte sowohl nur Anwesenheit (MAXENT; Phillips et al. 2004) als auch Anwesenheit-Abwesenheit

Algorithmen: Generalized Linear Mixed (GLM) und Random Forest (RMF; Breiman 2001)

Modelle. Für Letzteres haben wir außerdem für jeden der zehn 1400 Pseudo-Abwesenheitspunkte simuliert

läuft. Um alle Verlagerungspunkte wurde ein Puffer von 1000 m gelegt und von der Regelung ausgenommen

Untersuchungsgebiet vor der Generierung der Zufallspunkte, um sicherzustellen, dass sie außerhalb des Untersuchungsgebiets platziert wurden

Kerngebiete der Rotwildverbreitung.

Vor der Anpassung der mehrskaligen multivariaten Lebensraummodelle haben wir uns für die landbedeckungsbasierte Modellierung entschieden

Variablen mithilfe der folgenden zwei Schritte:

1. für Rastergitter, die den Anteil eines Landbedeckungstyps beschreiben, der relevanteste Radius

(Skala) wurde basierend auf AIC (für GLM) und AUC (für MAXENT und) bestimmt

RMF; Hijmans 2012) Werte univariater Modelle (siehe auch Zeller et al. 2018).

2. Wir haben die Kovariation zwischen den berücksichtigten Variablen berücksichtigt und nur die Landbedeckung ausgewählt

Variablen mit absoluten Korrelationswerten unter 0,6 (basierend auf Spearmans Rang). Wenn zwei Variablen

Korrelationen mit  $|r_2|$  zeigten  $\geq 0,6$  haben wir nur die Variable einbezogen

der niedrigste AIC- bzw. AUC-Wert des univariaten Modells.

Die übrigen Variablen wurden in einem multivariaten, mehrskaligen Modell angewendet. Die zehn

Teilmenge von Pseudo-Anwesenheits-/Abwesenheitspunkten wurden verwendet, um jeden Modellaalgorithmus zehn Jahre lang auszuführen

mal. Anschließend verwendeten wir die angepassten Koeffizienten jedes Laufs, um räumliche Ergebnisse zu erzeugen

Vorhersagen der Lebensraumeignung (Guisan und Thuiller 2005). Der Mittelwert über alle zehn Läufe

wurde als endgültige Modellausgabe für den betrachteten Algorithmus verwendet. Zusätzlich ein

Das Ensemblemodell (Araújo und New 2007) wurde anhand des Mittelwerts der drei Finals berechnet

Lebensraumeignungsmodelle (bezeichnet als SDM\_Ensemble).

Die Umkehrung der Modellvorhersagen wurde zur Erstellung von Landschaftsmodellen verwendet

Resistenz basierend auf der Lebensraumeignung (Keeley et al. 2016). Für jede Lebensraumeignung

Der Kehrwert wurde mithilfe des Modells in Widerstandswerte zwischen 0 und 100 umgerechnet

eine lineare, eine monomolekulare und eine invers-reverse monomolekulare Transformation

(Peterman et al. 2014; Zeller et al. 2018). Insgesamt haben wir 12 verschiedene Widerstände verglichen

Oberflächen basierend auf der Lebensraumeignung.

S4.4.2 Ergebnisse

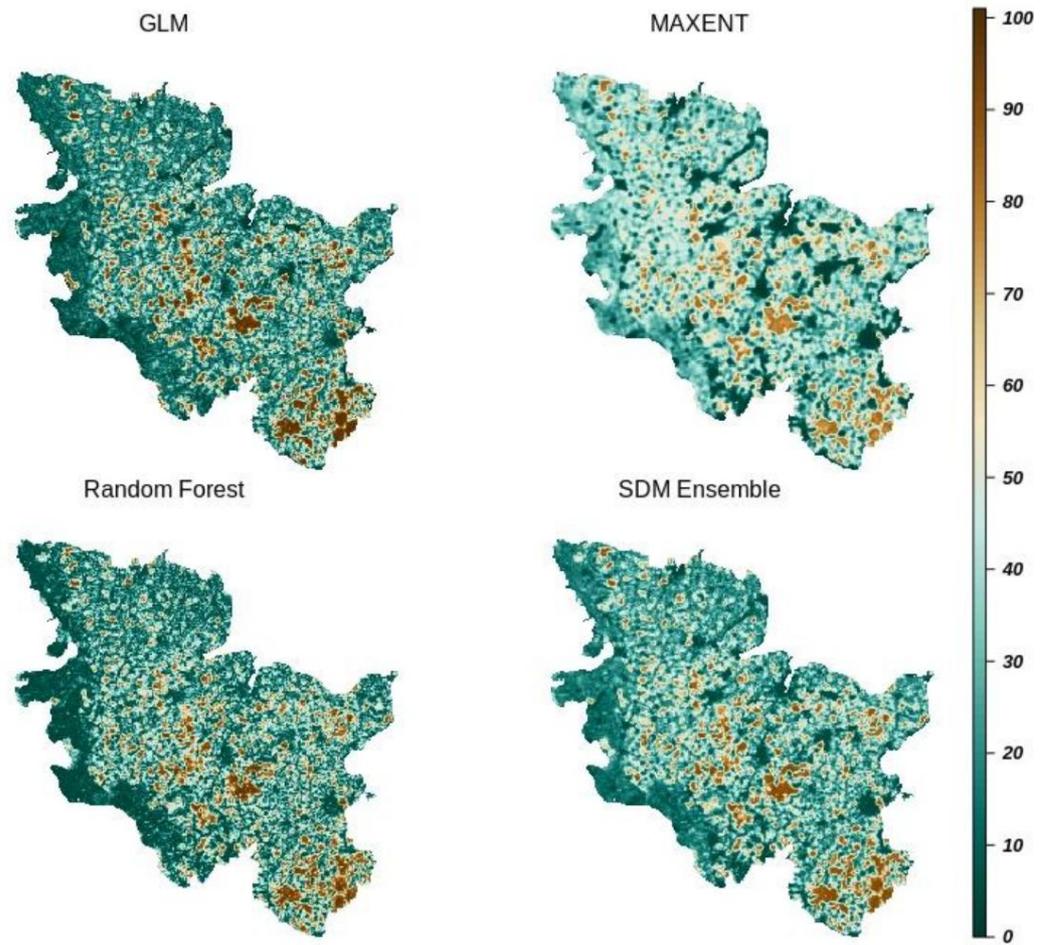


Abbildung S4.4.1 Räumliche Vorhersagen der Lebensraumeignung basierend auf drei verschiedenen Algorithmen sowie deren Kombination (Mittelwert) als Ensemblemodell.

	0.27	0.55	0.00	0.63	0.18	0.16	0.13	0.04	0.05
0.27									
0.55	-1.28								
0.00	-3.08	0.00							
0.63	-4.76	-1.21							
0.18		0.18	3.01						
0.16		-0.01	0.03						
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									
0.04									
0.05									
0.27									
0.55									
0.00									
0.63									
0.18									
0.16									
0.13									

#### S4.4.3 Referenzen

- Araújo, MB und New, M. (2007). Ensemble-Vorhersage von Artenverteilungen. *Trends in Ökologie und Evolution*, 22(1), 42–47.
- Breiman, L. (2001). Zufällige Wälder. *Maschinelles Lernen*, 45, 5–32.
- Guisan, A. und Thuiller, W. (2005). Vorhersage der Artenverteilung: mehr bieten als einfache Lebensraummodelle. *Ökologiebriefe*, 8(9), 993–1009.
- Hijmans, RJ (2012). Kreuzvalidierung von Artenverteilungsmodellen: Beseitigung räumlicher Sortierverzerrungen und Kalibrierung mit einem Nullmodell. *Ökologie*, 93(3), 679–688.
- Keeley, ATH, Beier, P. und Gagnon, JW (2016). Abschätzung des Landschaftswiderstands anhand der Lebensraumeignung: Auswirkungen der Datenquelle und Nichtlinearitäten. *Landschaftsökologie*, 31(9), 2151–2162.
- Peterman, WE, Connette, GM, Semlitsch, RD und Eggert, LS (2014). Ökologische Resistenzoberflächen sagen eine genetische Differenzierung im Feinmaßstab bei einem terrestrischen Waldsalamander voraus. *Molekulare Ökologie*, 23(10), 2402–2413.
- Phillips, SJ, Dudik, M. und Schapire, RE (2004). Ein Maximum-Entropie-Ansatz zur Modellierung der Artenverteilung. *Tagungsband der 21. Internationalen Konferenz zum maschinellen Lernen*, 655–662.
- Zeller, KA, Jennings, MK, Vickers, TW, Ernest, HB, Cushman, SA und Boyce, WM (2018). Sind alle Datentypen und Konnektivitätsmodelle gleich? Validierung gängiger Konnektivitätsansätze mit Ausbreitungsdaten. *Vielfalt und Verteilungen*, 24(7), 868–879.

#### *S4.5: Bewegungsinformierte Modelle*

Wir haben drei verschiedene Auswahlfunktionen anhand der Telemetriedaten der 20 Rothirsche angewendet Einzelpersonen. Im Folgenden werden die verschiedenen Vorgehensweisen genauer beschrieben Detail. Alle Analysen wurden mit dem *amt* R-Paket durchgeführt (Signer et al. 2019).

##### *S4.5.1 Analyse der Ressourcenauswahl*

Wir haben ein Punktauswahl-Framework (Zeller et al. 2012) verwendet, um die Ressourcenauswahl zu schätzen die Heimatbereichsskala (RSF dritter Ordnung; Johnson 1980; Manly et al. 1993). Wir haben eine platziert minimales konvexes Polygon (MCP) um die Umzüge jedes Einzelnen und nutzte dies als Proxy für das genutzte Heimatgebiet (Harris et al. 1990). Innerhalb jedes Heimatbereichs haben wir erzeugte doppelt so viele beobachtete Umsiedlungen wie Zufallspunkte. Anschließend haben wir extrahierte Landschaftsvariablen für alle beobachteten Verschiebungen (verwendet) und zufällige Punkte (verfügbar). Verwendete Variablen wurden mit einer Logistik mit verfügbaren Variablen verglichen Regressionsmodell (Manly et al. 1993).

Vor der Anpassung eines endgültigen, mehrskaligen und multivariaten Modells haben wir die ermittelt charakteristische Skala jeder Landschaftsvariablen. Für jeden wurden univariate Modelle angepasst Prozentvariable (d. h. prozentuale Abdeckung im Radius) in verschiedenen Maßstäben (Radien) analysiert und verglichen unter Verwendung von AIC-Werten (Zeller et al. 2014). Der endgültige Maßstab für jede Landbedeckungsart war basierend auf dem niedrigsten AIC-Wert ausgewählt. Zusätzlich haben wir die Kovariation getestet und bei zwei Variablen eine Spearman-Korrelation  $|r_2|$  gezeigt über 0,6 haben wir nur das beibehalten Variable mit dem niedrigeren AIC-Wert. Alle übrigen Variablen dienten als Eingabe für unsere endgültiges mehrskaliges und multivariates Modell.

Wir verwendeten ein zweistufiges Verfahren zur Modellierung der Ressourcenauswahl und gleichzeitigen Abrechnung für individuelle Variationen, die sich aus unterschiedlichen Stichprobengrößen und Selektivitätsgraden ergeben die 20 Personen, auf denen der Datensatz basierte (Craiu et al. 2011; Murtaugh 2007). Daher haben wir das multivariate logistische Regressionsmodell basierend auf dem endgültigen Satz angepasst Variablen für jedes Individuum separat. Anschließend haben wir den Mittelwert berechnet die 20 Regressionskoeffizienten jeder Eingabevariablen, um ein Bevölkerungsniveau abzuleiten Koeffizient und wendete einen T-Test an, um zu bestimmen, ob er signifikant von Null abweicht (Hosmer und Lemeshow 2004; Squires et al. 2013).

Um die Wahrscheinlichkeit räumlich vorherzusagen, werden nur die signifikanten Koeffizienten verwendet wurden in die Punktauswahlfunktion eingefügt:  $\hat{y}(x) = \exp\left(\frac{\beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_p x_p}{2 + \beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_p x_p}\right)$  (Johnson 1980). Die exponentielle Auswahlfunktion wird an die Bevölkerungszahl angepasst Koeffizienten ( $\beta_1$  bis  $\beta_p$ ) und die jeweiligen Landschaftsvariablen ( $x_1$  bis  $x_p$ ). Das Ergebnis Die Auswahlwerte aller Gitterzellen des Landschaftsmodells wurden in Werte umskaliert im Bereich von Null bis Eins unter Verwendung eines linearen Streckverfahrens (DeCesare et al. 2016; Johnson et al. 2004). Schließlich haben wir den Kehrwert dieser Werte ( $1 - \text{Auswahlpunktzahl}$ ) verwendet, um den abzuleiten endgültige Widerstandsoberfläche basierend auf der Ressourcenauswahl auf Punktebene (Squires et al. 2013; Zeller et al. 2017).

#### S4.5.2 Schrittauswahlanalyse

In einem zweiten Ansatz nutzten wir wiederum alle Umzüge der 20 Personen. Allerdings ist dies Dabei schätzten wir die Auswahl von Landschaftsvariablen auf Schrittebene mithilfe sogenannter Schritte Auswahlfunktionen (SSF; Thurfjell et al. 2014; Zeller et al. 2012). Für jeden Einzelnen Die Verteilung der Drehwinkel und Schrittlängen wurde separat untersucht (Signer et al. 2019). Jeder beobachtete Schritt wurde mit 10 zufälligen Schritten in der Gebrauchtv Verfügbarkeitsstudie verglichen Design. Die Landbedeckungsvariablen auf den genutzten Stufen wurden mit den verfügbaren Variablen verglichen Schritte unter Verwendung bedingter logistischer Regressionsmodelle (Thurfjell et al. 2014), implementiert in das *Survival*-R-Paket (Therneau und Grambsch 2013).

Vor der Anpassung eines endgültigen, mehrskaligen und multivariaten Modells haben wir die ermittelt charakteristische Skala jeder Landschaftsvariablen. Für jeden wurden univariate Modelle angepasst Prozentvariable (d. h. prozentuale Abdeckung im Radius) in verschiedenen Maßstäben (Radien) analysiert und verglichen unter Verwendung von AIC-Werten (Zeller et al. 2014). Der endgültige Maßstab für jede Landbedeckungsart war basierend auf dem niedrigsten AIC-Wert ausgewählt. Zusätzlich haben wir Kovariation und In getestet Fall zweier Variablen, die eine Spearman-Korrelation  $|r_2|$  zeigen über 0,6 haben wir nur das beibehalten Variable mit dem niedrigeren AIC-Wert. Alle übrigen Variablen dienten als Eingabe für unsere endgültiges mehrskaliges und multivariates Modell.

Wir verwendeten ein zweistufiges Verfahren zur Modellierung der Ressourcenauswahl und gleichzeitigen Abrechnung für individuelle Variationen, die sich aus unterschiedlichen Stichprobengrößen und Selektivitätsgraden ergeben die 20 Personen, auf denen der Datensatz basierte (Craiu et al. 2011; Murtaugh 2007). Daher haben wir ein multivariates, bedingtes logistisches Regressionsmodell basierend auf dem angepasst endgültiger Variablensatz für jedes Individuum separat. Anschließend haben wir nachgerechnet

der Mittelwert der 20 Regressionskoeffizienten jeder Eingabevariablen, um eine Grundgesamtheit abzuleiten Niveaueffizient und wendete einen T-Test an, um festzustellen, ob er sich signifikant von diesem unterschied Null (Hosmer und Lemeshow 2004; Squires et al. 2013).

Um die Wahrscheinlichkeit räumlich vorherzusagen, werden nur die signifikanten Koeffizienten verwendet wurden in die Schrittauswahlfunktion  $\hat{y}(x) = \exp(-\beta_0 - \beta_1 x_1 - \dots - \beta_p x_p)$  eingefügt (Johnson, 1980; Thurfjell et al. 2014). Die exponentielle Auswahlfunktion ist ausgestattet mit die Koeffizienten auf Bevölkerungsebene ( $\beta_1$  bis  $\beta_p$ ) und die jeweiligen Landschaftsvariablen ( $x_1$  bis  $x_p$ ). Die resultierenden Auswahlwerte unter allen Gitterzellen des Landschaftsmodells waren mithilfe eines linearen Streckverfahrens auf Werte im Bereich von Null bis Eins umskaliert (DeCesare et al. 2016; Johnson et al. 2004). Schließlich haben wir die Umkehrung dieser Werte verwendet ( $1 -$  Auswahl Score), um die endgültige Widerstandsoberfläche basierend auf der Ressourcenauswahl auf Pfadebene abzuleiten (Squires et al. 2013; Zeller et al. 2017).

#### *S4.5.3 Verhaltensänderungspunktanalyse und Schrittauswahlfunktion*

Bei diesem Ansatz haben wir zunächst Bewegungsmuster ausgewählt, die möglicherweise interpretiert werden könnten als Ausbreitungsverhalten. Hierzu haben wir eine Verhaltensänderungspunktanalyse (BCPA, Gurarie et al. 2009) auf jede einzelne Bewegungsbahn. Wir haben uns für BCPA entschieden, weil Es ist auch für Bewegungsdaten mit unregelmäßigen Abtastintervallen dazwischen anwendbar Umzüge (Edelhoff et al. 2015; Kapitel 3). Der BCPA basierte auf der resultierenden Zeit Reihe von Netto-Quadrat-Verschiebungswerten (NSD, Calenge et al. 2009). NSD-Maßnahmen (Abbildung S5.3.1) die quadratische Verschiebung zwischen der ersten und einer aktuellen Verlagerung des Flugbahn und wird üblicherweise zur Charakterisierung von Ausbreitungsbewegungen oder Migration verwendet Muster (Bunnefeld et al. 2011; Edelhoff et al. 2015; Kapitel 3).

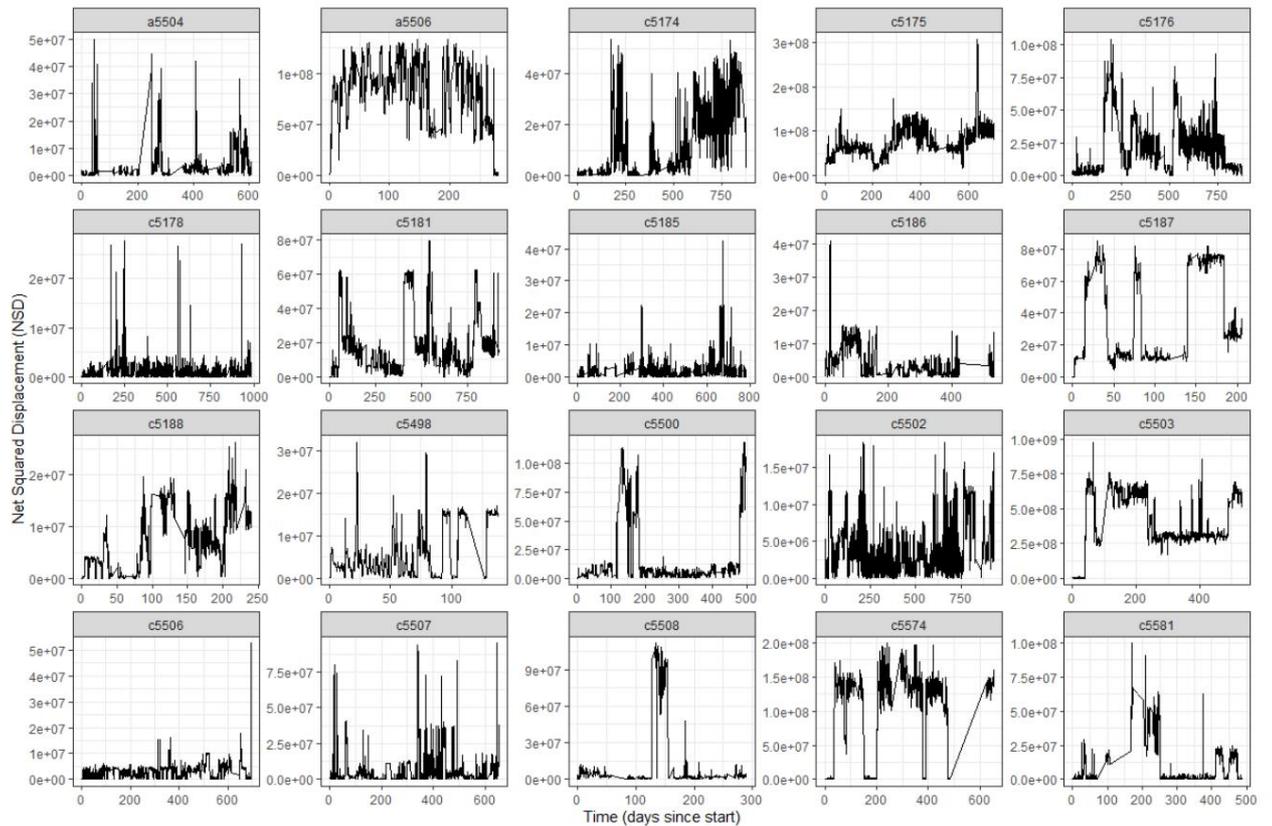


Abbildung S4.5.1 Zeitreihe der quadratischen Nettverschiebungswerte für jedes Individuum. Die Zeit in Tagen

Auf der x-Achse ist der Zeitpunkt seit Beginn des GPS-Taggings aufgetragen.

Die vom BCPA geschätzten potenziellen Änderungspunkte im Bewegungsverhalten waren  
 Anschließend werden Segmente unterschiedlicher Bewegungsmuster bei jedem Individuum herausgeschnitten  
 Flugbahn. Um die zugrunde liegenden Verhaltensweisen interpretieren zu können, haben wir eine Reihe von Pfaden verwendet  
 Merkmale zur Beschreibung der beobachteten Muster, insbesondere haben wir die Sinusität berechnet  
 (dh Geradheit), mittlere NSD sowie die kumulative Entfernung und Gesamtverschiebung  
 jedes Segments (Benhamou 2004).

Anschließend verwendeten wir eine Clusteranalyse, um die Daten in zwei unterschiedliche Gruppen zu unterteilen  
 zu den multiplen Pfadmerkmalen (siehe Zhang et al. 2015 für ein weiteres Beispiel). Unter  
 Aus den beiden Clustern wählten wir den mit dem höchsten Mittelwert der NSD-Werte und interpretierten ihn  
 die enthaltenen Wegabschnitte als potentielle Ausbreitung bzw. „dispersionsähnliche“ Bewegung  
 Verhalten. Im Durchschnitt wurden 12 % der Umzüge einer Person dem zugeordnet  
 potenzieller Ausbreitungscluster (min. = 2 %, max. = 30 %). Die räumliche Verteilung der Regelmäßigkeit  
 und Ausbreitungsverlagerungen sind in Abbildung S5.2 dargestellt. Anschließend haben wir dasselbe verwendet  
 Modellierungsverfahren für die Stufenauswahl wie oben beschrieben, nur unter Verwendung der Schritte aus dem

Diesmal handelt es sich um einen potenziellen Ausbreitungscluster. Das Endergebnis war eine weitere Widerstandsoberfläche auf dieser Teilmenge von Umzügen, die durch eine Analyse der Verhaltensänderungspunkte ermittelt wurden.

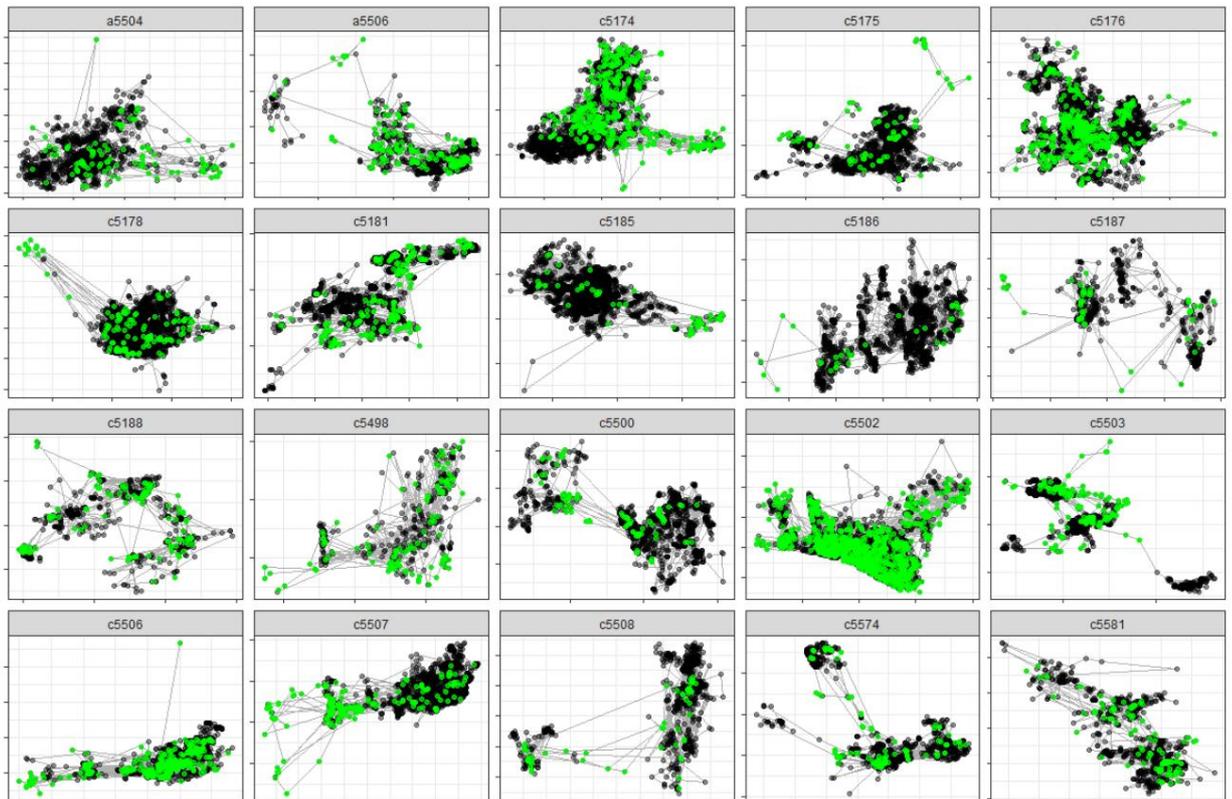
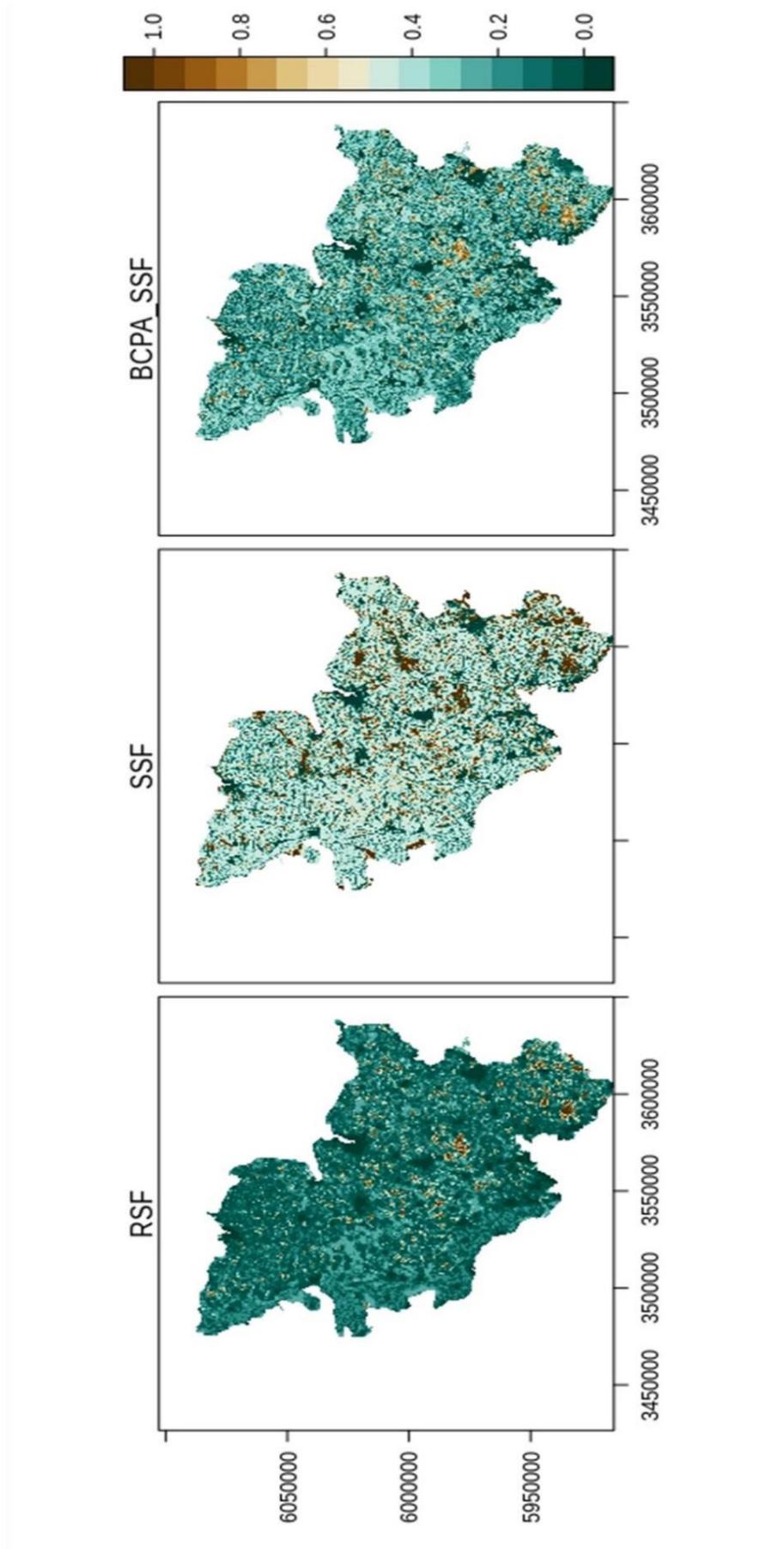


Abbildung S4.5.2 GPS-Verlagerungen für alle 20 Rothirsche. Grüne Punkte zeigen Verschiebungen des potenziellen Ausbreitungsclusters an. Schwarze Punkte stellen Abweichungen vom regulären Bewegungsverhalten dar. Die Anzahl der Umsiedlungen potenziellen Ausbreitungsverhaltens schwankte erheblich.





#### S4.5.5 Referenzen

- Benhamou, S. (2004). Wie lässt sich die Gewundenheit des Weges eines Tieres zuverlässig abschätzen: Geradlinigkeit, Gewundenheit oder fraktale Dimension? *Zeitschrift für Theoretische Biologie*, 229(2), 209–220.
- Bunnefeld, N., Börger, L., van Moorter, B., Rolandsen, CM, Dettki, H., Solberg, EJ und Ericsson, G. (2011). Ein modellgestützter Ansatz zur Quantifizierung von Migrationsmustern: individuelle, regionale und jährliche Unterschiede. *Das Journal of Animal Ecology*, 80(2), 466–476.
- Calenge, C., Dray, S. und Royer-Carenzi, M. (2009). Das Konzept der Flugbahnen von Tieren aus Sicht der Datenanalyse. *Ökologische Informatik*, 4(1), 34–41.
- Craiu, RV, Duchesne, T., Fortin, D. und Baillargeon, S. (2011). Bedingte logistische Regression mit longitudinalem Follow-up und Zufallskoeffizienten auf individueller Ebene: Eine stabile und effiziente zweistufige Schätzmethode. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 20(3), 767–784.
- DeCesare, NJ, Hebblewhite, M., Lukacs, PM und Hervieux, D. (2016). Bewertung der Zensur- und Kürzungsquellen in telemetriebasierten Überlebensdaten. *Journal of Wildlife Management*, 80(1), 138–148.
- Edelhoff, H., Signer, J. und Balkenhol, N. (2015). Pfadsegmentierung für Einsteiger: Ein Überblick über aktuelle Methoden zur Erkennung von Änderungen in Tierbewegungsdaten. *Bewegungsökologie*, 4(1), 21.
- Gurarie, E., Andrews, RD und Laidre, KL (2009). Eine neuartige Methode zur Identifizierung von Verhaltensänderungen in Tierbewegungsdaten. *Ökologiebriefe*, 12(5), 395–408.
- Harris, S., Cresswell, W., Forde, P., Trehwella, W., Wollard, T. und Wray, S. (1990). Heimatbereichsanalyse unter Verwendung von Funkverfolgungsdaten – ein Überblick über Probleme und Techniken, insbesondere bei der Anwendung bei der Untersuchung von Säugetieren. *Mammal Review*, 20(2–3), 97–123.
- Hosmer, D. und Lemeshow, S. (2004). *Angewandte logistische Regression*. John Wiley und Söhne.
- Johnson, CJ, Seip, DR und Boyce, MS (2004). Ein quantitativer Ansatz zur Naturschutzplanung: Verwendung von Ressourcenauswahlfunktionen zur Kartierung der Verbreitung von Bergkaribus auf mehreren räumlichen Skalen. *Journal of Applied Ecology*, 41(2), 238–251.
- Johnson, DH (1980). Der Vergleich von Nutzungs- und Verfügbarkeitsmessungen für Bewertung der Ressourcenpräferenz. *Ökologie*, 61(1), 65–71.
- Manly, BFJ, McDonald, LL und Thomas, DL (1993). Einführung in Studien zur Ressourcenauswahl. In *Ressourcenauswahl durch Tiere: Statistisches Design und Analyse für Feldstudien* (S. 1–13). Chapman & Hall, London, Großbritannien
- Murtaugh, PA (2007). Einfachheit und Komplexität in der ökologischen Datenanalyse. *Ökologie*, 88(1), 56–62.
- Signer, J., Fieberg, J. und Avgar, T. (2019). Tierbewegungstools (amt): R-Paket zur Verwaltung von Trackingdaten und zur Durchführung von Habitatauswahlanalysen. *Ökologie und Evolution*, 9(2), 880–890.
- Squires, JR, DeCesare, NJ, Olson, LE, Kolbe, JA, Hebblewhite, M. und Parks, S.

- A. (2013). Kombination von Ressourcenauswahl und Bewegungsverhalten zur Vorhersage von Korridoren für Kanadaluchse an der südlichen Peripherie ihres Verbreitungsgebiets. *Biologische Erhaltung*, 157, 187–195.
- Therneau, TM und Grambsch, PM (2000). Proportionale Gefahren testen. In *Modellierung von Überlebensdaten: Erweiterung des Cox-Modells* (S. 127–152). Springer, New York, NY.
- Thurfjell, H., Ciuti, S. und Boyce, MS (2014). Anwendungen von Schrittauswahlfunktionen in Ökologie und Naturschutz. *Bewegungsökologie*, 2(1), 4.
- Zeller, KA, McGarigal, K., Beier, P., Cushman, SA, Vickers, TW und Boyce, W. M. (2014). Sensitivität von Landschaftswiderstandsschätzungen basierend auf Punktauswahlfunktionen für Maßstab und Verhaltenszustand: Pumas als Fallstudie. *Landschaftsökologie*, 29(3), 541–557.
- Zeller, KA, McGarigal, K. und Whiteley, AR (2012). Abschätzung des Landschaftswiderstands gegen Bewegung: eine Überprüfung. *Landschaftsökologie*, 27(6), 777–797.
- Zeller, KA, Vickers, TW, Ernest, HB, Boyce, WM, Pollinger, J. und Ernest, H. (2017). Mehrstufige, mehrskalige Ressourcenauswahlfunktionen und Widerstandsflächen für die Naturschutzplanung: Pumas als Fallstudie. *PLUS EINS*, 12(6), e0179570.
- Zhang, J., O'Reilly, KM, Perry, GLW, Taylor, GA und Dennis, TE (2015). Erweiterung der Funktionalität der Analyse von Verhaltensänderungspunkten mit k-Means-Clustering: Eine Fallstudie mit dem kleinen Pinguin (*Eudyptula Minor*). *Plos One*, 10(4), e0122811.

#### S4.6: Varianz und Korrelation von Widerstandsflächen

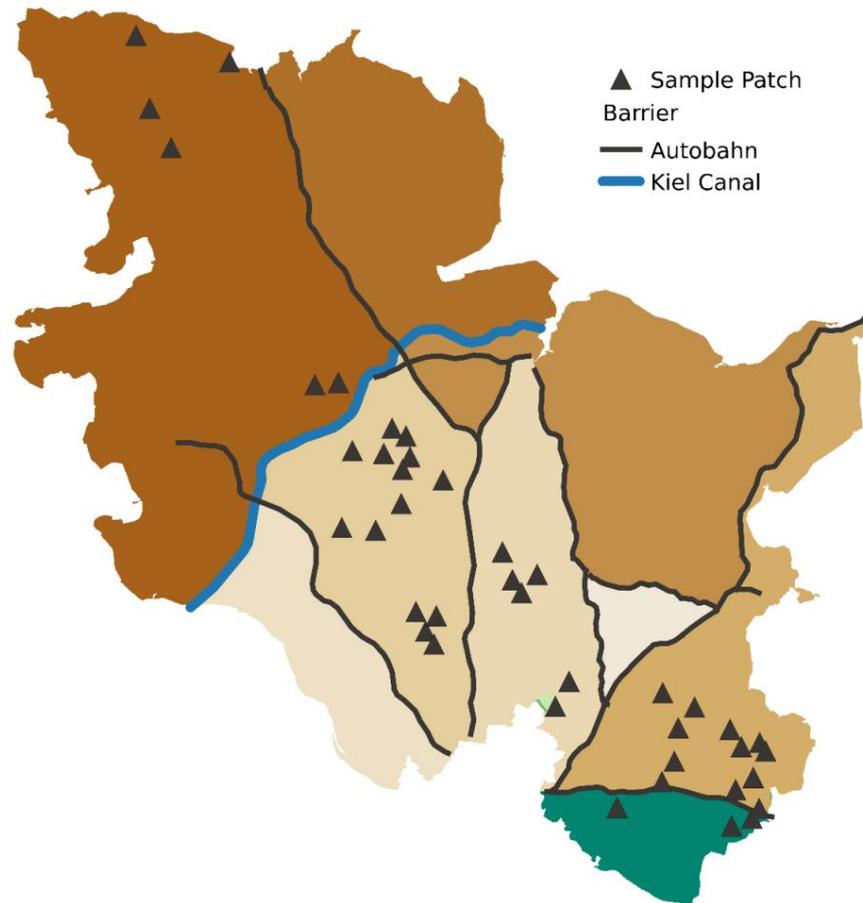
Tabelle S4.6.1 Ergebnisse verallgemeinerter linearer Modelle, die angepasst wurden, um beobachtete Widerstandswerte abhängig von der Transformationsfunktion, dem ursprünglichen Eingabemodell (SDM, MAXENT usw.) oder der methodischen Kategorie (Typ) zu erklären.

Variable	AIC	Abweichungsexpl (D2)
Transformation	239488.7	0,456945
Modell	252215.4	0,109733
Typ (Methode)	253139.6	0,076731

0.90	0.89	0.59	0.50	0.99	0.83				
0.55	0.54	0.29	0.88	0.96	0.63	0.55			
0.28	0.69	0.44	0.63	0.54	0.63	0.78			
0.54	0.83	0.63	0.67	0.94	0.69	0.66			
0.45	0.83	0.45	0.67	0.67	0.65	0.50			
0.54	0.69	0.45	0.63	0.62	0.65	0.65			
0.51	0.63	0.69	0.70	0.91	0.96	0.62			
0.58	0.63	0.69	0.67	0.63	0.86	0.65			
0.53	0.54	0.45	0.54	0.83	0.90	0.90			
BM ENZFÄLLMILCHKRENTLSMOSAKM	PUFFERBCHA	SSF							

#### S4.7: Isolation durch Barriere

Abbildung S4.7.1 Karte, die die mutmaßlichen Barrieren zeigt, die in unserer Isolation-by-Barriere-Hypothese berücksichtigt werden. Die Entfernungswerte zwischen den untersuchten Flächen nahmen mit der Anzahl der dazwischen liegenden Hindernisse (Kanal, Hauptstraßen) zu.



## S4.8: Manteltests

Tabella S4.8.1 Ergebnisse der Mantel-Korrelationstests für alle Widerstandsoberflächen unter Verwendung der effektiven Distanz basierend auf der Circuitscape-Analyse und der genetischen Distanz, die aus dem Anteil gemeinsamer Allele abgeleitet wurde.

Widerstandsfläche	Mantel r	lilim.2,5 %	ulim.97,5 %
Puffer [invrev-mono]	0,246	0,235	0,259
Ensemble [cs]	0,241	0,229	0,256
bcpa_ssf [mono]	0,241	0,228	0,255
maxent [mono]	0,236	0,222	0,251
maxent [lin]	0,230	0,216	0,244
ls_mosaic [invrev-mono]	0,229	0,217	0,243
maxent [invrev-mono]	0,226	0,211	0,242
bcpa_ssf [lin]	0,221	0,209	0,237
ssf [invrev-mono]	0,221	0,207	0,234
Puffer [Mono]	0,216	0,203	0,231
sdm_ensemble [lin]	0,212	0,198	0,227
random_forest [mono]	0,211	0,198	0,224
sdm_ens [mono]	0,211	0,197	0,227
ssf [mono]	0,211	0,198	0,227
RSF [Mono]	0,210	0,195	0,225
bcpa_ssf [invrev-mono]	0,208	0,194	0,221
ssf [lin]	0,207	0,194	0,222
ls_mosaic [mono]	0,207	0,193	0,223
glm [mono]	0,205	0,189	0,218
rsf [invrev-mono]	0,204	0,190	0,220
sdm_ens [invrev-mono]	0,203	0,191	0,218
random_forest [lin]	0,202	0,188	0,217
rsf [lin]	0,201	0,186	0,217
glm [lin]	0,196	0,181	0,213
glm [invrev-mono]	0,192	0,175	0,207
random_forest [invrev-mono]	0,189	0,174	0,204
ls_mosaic [mono]	-0,039	-0,055	-0,023

*Tabelle S4.8.2 Ergebnisse der Mantel-Korrelationstests für alle Widerstandsoberflächen unter Verwendung der effektiven Distanz basierend auf der Schaltkreisanalyse und der genetischen Distanz, abgeleitet aus Roussets a.*

<b>Widerstandsfläche</b>	<b>Mantel r</b>	<b>llim.2,5 %</b>	<b>ulim.97,5 %</b>
Puffer [invrev-mono]	0,219	0,205	0,233
Ensemble [cs]	0,218	0,203	0,234
maxent [mono]	0,218	0,204	0,234
bcpa_ssf [mono]	0,215	0,200	0,230
ls_mosaic [invrev-mono]	0,212	0,196	0,226
maxent [lin]	0,211	0,196	0,228
maxent [invrev-mono]	0,207	0,192	0,222
Puffer [Mono]	0,203	0,188	0,221
ssf [invrev-mono]	0,203	0,186	0,219
RSF [Mono]	0,199	0,183	0,218
ssf [mono]	0,199	0,182	0,216
sdm_ens [mono]	0,198	0,182	0,215
sdm_ens [lin]	0,198	0,180	0,214
ls_mosaic [mono]	0,197	0,181	0,215
random_forest [mono]	0,196	0,180	0,213
ssf [lin]	0,195	0,180	0,215
glm [mono]	0,193	0,177	0,210
rsf [invrev-mono]	0,193	0,177	0,214
bcpa_ssf [lin]	0,192	0,178	0,208
RSF [lin]	0,192	0,174	0,210
sdm_ens [invrev-mono]	0,191	0,176	0,208
random_forest	0,190	0,174	0,207
glm [lin]	0,187	0,168	0,205
glm [invrev-mono]	0,183	0,166	0,200
random_forest [invrev-mono]	0,180	0,164	0,200
bcpa_ssf [invrev-mono]	0,177	0,161	0,193
ls_mosaic [mono]	-0,002	-0,023	0,017

*Tabelle S4.8.3 Ergebnisse der Mantel-Korrelationstests für alle Resistenzoberflächen unter Verwendung der effektiven Distanz basierend auf der Least-Cost-Analyse und der genetischen Distanz, abgeleitet aus dem Anteil gemeinsamer Allele.*

<b>Widerstandsfläche</b>	<b>Mantel r</b>	<b>lilim.2,5 %</b>	<b>ulim.97,5 %</b>
Puffer [invrev-mono]	0,216	0,203	0,229
maxent [invrev-mono]	0,212	0,199	0,226
bcpa [mono]	0,208	0,193	0,223
Ensemble [lcp]	0,208	0,196	0,222
maxent [lin]	0,208	0,194	0,223
ssf [lin]	0,207	0,192	0,220
maxent [mono]	0,207	0,191	0,222
ls_mosaic [lin]	0,206	0,192	0,219
bcpa_ssf [lin]	0,206	0,191	0,220
ssf [mono]	0,205	0,191	0,220
ls_mosaic [invrev-mono]	0,205	0,192	0,218
ssf [invrev-mono]	0,200	0,187	0,215
glm [mono]	0,199	0,186	0,215
sdm_ensemble [lin]	0,198	0,184	0,212
ls_mosaic [mono]	0,198	0,185	0,214
rsf [lin]	0,198	0,184	0,212
sdm_ens [mono]	0,198	0,182	0,213
bcpa [invrev-mono]	0,197	0,183	0,213
rsf [mono]	0,197	0,181	0,211
random_forest [mono]	0,196	0,182	0,210
Puffer [mono]	0,194	0,180	0,209
random_forest [lin]	0,194	0,179	0,208
glm [lin]	0,194	0,181	0,208
RSF [invrev-mono]	0,193	0,178	0,209
sdm_ens [invrev-mono]	0,192	0,177	0,206
random_forest [invrev-mono]	0,184	0,171	0,201
glm [invrev-mono]	0,182	0,168	0,200

*Tabelle S4.8.4 Ergebnisse der Mantel-Korrelationstests für alle Widerstandsoberflächen unter Verwendung der effektiven Distanz basierend auf der Least-Cost-Analyse und der genetischen Distanz, abgeleitet aus Rousset's a.*

<b>Widerstandsfläche</b>	<b>Mantel r</b>	<b>llim.2,5 %</b>	<b>ulim.97,5 %</b>
Puffer [invrev-mono]	0,191	0,177	0,209
maxent [invrev-mono]	0,187	0,171	0,203
ssf [lin]	0,186	0,169	0,204
ssf [mono]	0,185	0,169	0,201
maxent [lin]	0,185	0,168	0,199
bcpa_ssf [mono]	0,185	0,171	0,202
maxent [mono]	0,184	0,169	0,203
Ensemble [lcp]	0,183	0,167	0,200
ls_mosaic [lin]	0,183	0,166	0,199
bcpa_ssf [lin]	0,182	0,166	0,198
ls_mosaic [invrev-mono]	0,182	0,165	0,202
glm [mono]	0,180	0,163	0,198
rsf [lin]	0,180	0,164	0,198
RSF [Mono]	0,180	0,163	0,198
ssf [invrev-mono]	0,180	0,165	0,196
sdm_ensemble [mono]	0,179	0,164	0,198
sdm_ens [lin]	0,178	0,161	0,196
ls_mosaic [mono]	0,178	0,163	0,198
random_forest [mono]	0,178	0,162	0,194
bcpa_ssf [invrev-mono]	0,177	0,161	0,199
Puffer [mono]	0,177	0,161	0,197
glm [lin]	0,176	0,158	0,193
random_forest [lin]	0,175	0,158	0,193
RSF [invrev-mono]	0,174	0,156	0,193
sdm_ens [invrev-mono]	0,172	0,153	0,189
random_forest [invrev-mono]	0,168	0,151	0,186
glm [invrev-mono]	0,166	0,148	0,186

### S4.9: Ensemble-Modelle

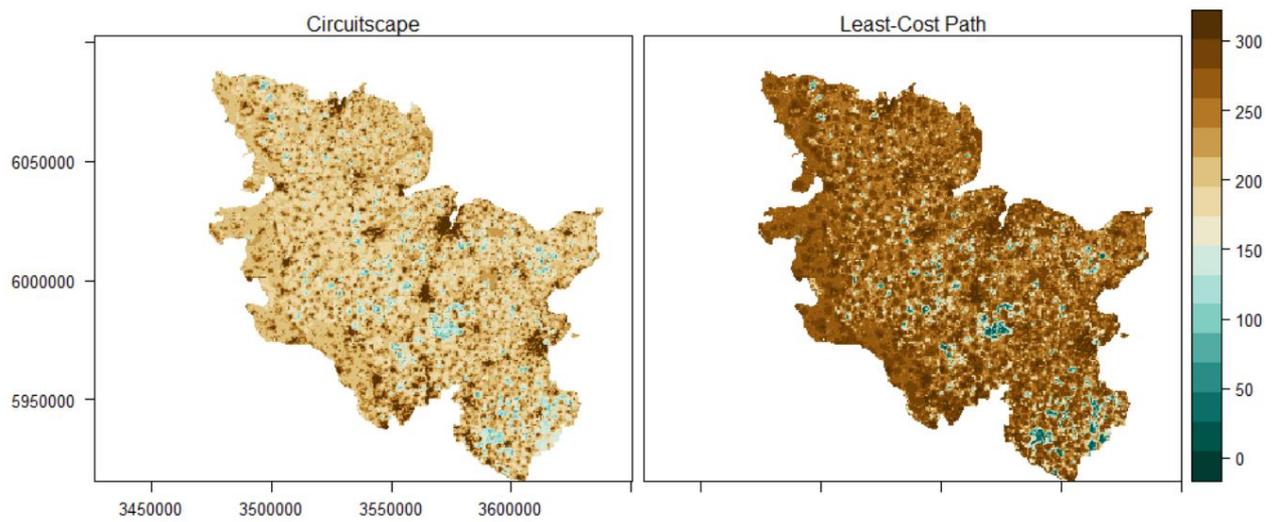


Abbildung S4.9.1 Karten, die die beiden Ensemble-Modelle darstellen, basierend auf den drei am höchsten bewerteten Modellen, die anhand der Circuitscape-Distanz und der kostengünstigsten Pfaddistanz identifiziert wurden.

#### S4.10: Leitfähigkeitsoberflächen

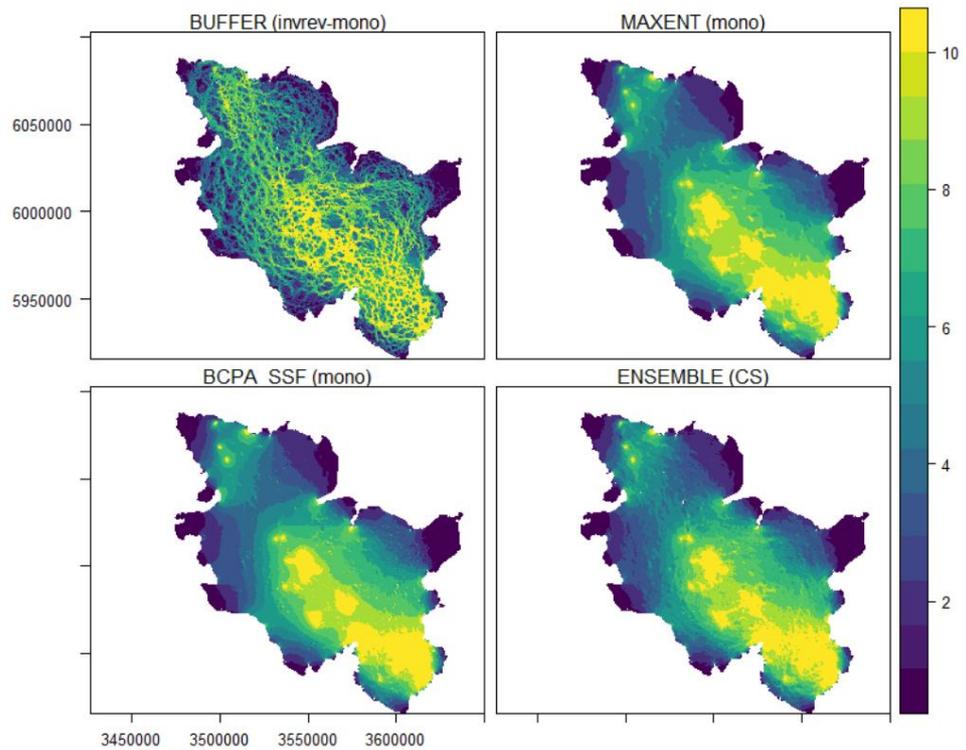


Abbildung S4.10.1 Mit Circuitscape abgeleitete kumulative Leitfähigkeitsflächen. Dargestellt sind Ergebnisse für die drei ausgewählten Modelle basierend auf Expertenmeinung (BUFFER), Habitataignung (MAXENT) und Ausbreitungsbewegungen (BCPA\_SSF) sowie dem Ensemble aller drei Modelle.

## S4.11: Kostengünstigste Pfade

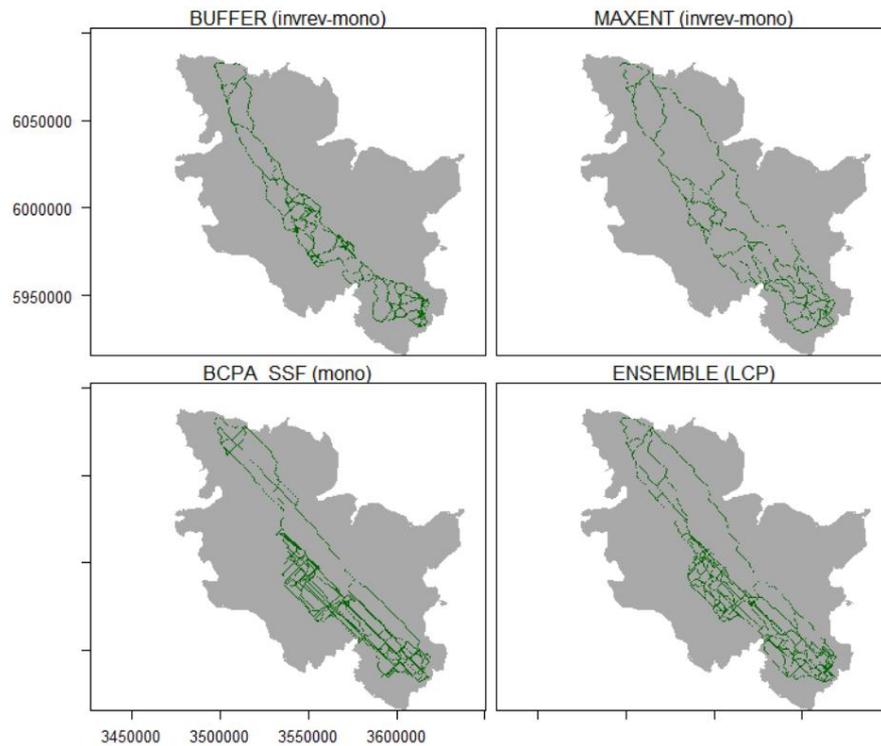


Abbildung S4.11.1 Kostengünstigste Pfade für die drei am höchsten bewerteten Resistenzmodelle basierend auf Expertenmeinung (BUFFER), Lebensraumeignung (MAXENT) und einer Bewegungsanalyse (BCPA\_SSF) sowie deren Ensemblemodell.

## S4.12: Korridorüberlappung

Tabelle S4.12.1 Paarweise Koeffizienten basierend auf der Spearman-Rangkorrelation zwischen den Circuitscape-Leitfähigkeitsoberflächen der ausgewählten Modelle basierend auf Expertenwissen (BUFFER[invrev-mono]), Lebensraumeignung (MAXENT[mono]) und Bewegungsdaten (BCPA\_SSF[mono]) sowie deren Ensemble (ENSEMBLE\_CS). Zusätzlich wurden Leitfähigkeitsoberflächen mit dem Rastergitter korreliert, um die Anzahl der überlappenden LCPs zusammenzufassen.

EXPERTEN-HABITAT-BEWEGUNGSENSEMBLE LCP-Überlappung					
<b>EXPERTE</b>	1,00	0,68	0,67	0,71	0,27
<b>LEBENSRAUM</b>	0,68	1,00	0,98	0,97	0,27
<b>BEWEGUNG 0,67</b>		0,98	1,00	0,97	0,26
<b>ENSEMBLE</b>	0,71	0,97	0,97	1,00	0,27
<b>LCP-Überlappung</b>	0,27	0,27	0,26	0,27	1,00

#### S4.13: Vergleich von Bewegungs- und Lebensraummodellen

Wir haben die Unterschiede zwischen den bewegungsinformierten Personen mit der besten Leistung visuell untersucht Modell (BCPA\_SSF) und lebensrauminformiertes Modell (MAXENT). Die räumlichen Vorhersagen von die Stufenauswahlfunktion bzw. die Lebensraumeignung (siehe S4.4.2 und S4.5.4) wurden hier berücksichtigt. Wir haben zunächst die Quantile jedes Modells berechnet und dann subtrahiert das MAXENT-Modell aus dem BCPA\_SSF-Modell. Die Ergebnisse werden im Folgenden angezeigt Figur.

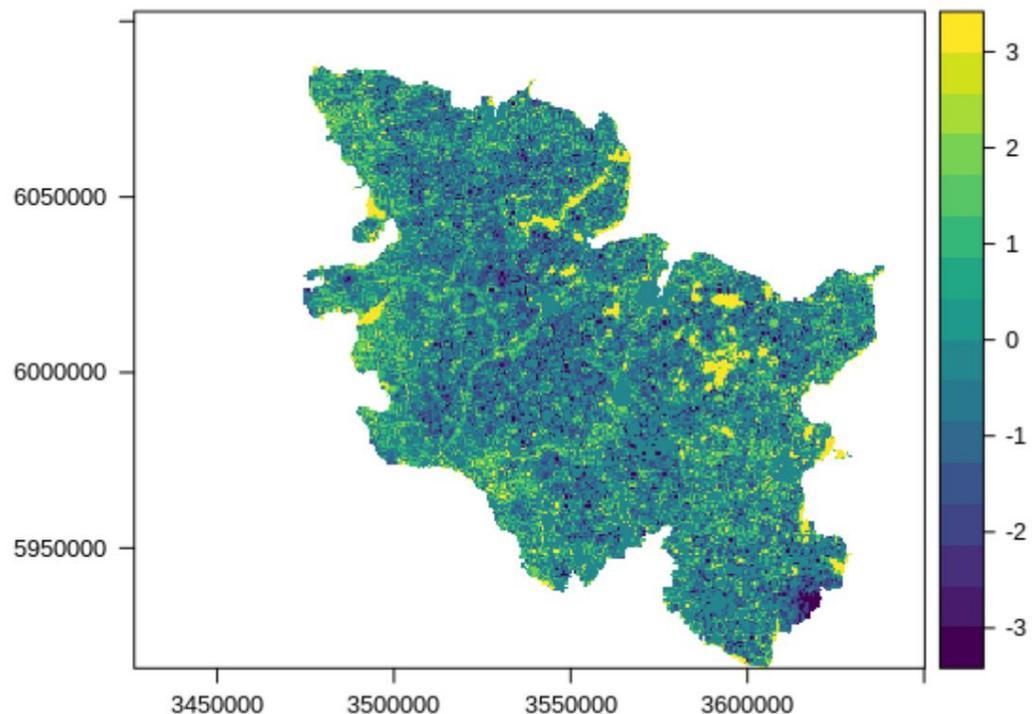


Abbildung S4.13.1 Unterschiede zwischen Quantilen der räumlichen Vorhersagen des bewegungsinformierten Modells mit der besten Leistung und des lebensrauminformierten Modells mit dem höchsten Rang:  $p(\text{BCPA\_SSF}) - p(\text{MAXENT})$ . Positive Werte weisen darauf hin, dass der BCPA\_SSF eine höhere Selektionswahrscheinlichkeit vorhersagte als die aus MAXENT abgeleitete Lebensraumeignung:  $p(\text{BCPA\_SSF}) > p(\text{MAXENT})$ . Ein Wert von Null beschreibt Bereiche, in denen Quantile der beiden Modelle gleich sind:  $p(\text{BCPA\_SSF}) = p(\text{MAXENT})$ . Negative Werte sind das Ergebnis höherer Eignungsquantile basierend auf MAXENT im Vergleich zur BCPA\_SSF-Ressourcenauswahl:  $p(\text{MAXENT}) > p(\text{BCPA\_SSF})$ .

---

## Allgemeine Diskussion

---

Das Ziel dieser Arbeit war es, die genetischen Folgen von Fragmentierung und anderen aufzudecken  
Einschränkungen, die hauptsächlich durch menschliche Aktivitäten bei der Ausbreitung und dem Genfluss von Rothirschen verursacht werden  
in Norddeutschland. Dabei habe ich sowohl aus genetischen Daten abgeleitete Informationen genutzt als auch  
sowie Bewegungsdaten und wandte einen landschaftsgenetischen Rahmen an, um verschiedene zu untersuchen  
Möglichkeiten zur Abschätzung der funktionalen Konnektivität.

Mit Ausnahme einiger Studien zur Erkennung von Hindernissen für den Genfluss (Coulon et al. 2008;  
Frantz et al. 2012; Kuehn et al. 2007) große Huftiere wie Rothirsche in Europa sind  
in landschaftsgenetischen Studien unterrepräsentiert. Um das Umfangreiche zu vergleichen  
Werkzeugkasten für die Landschaftsgenetik und zur Bewertung der Auswirkungen der Landschaft  
Die Fragmentierung habe ich am Beispiel des Rothirsches in Schleswig-Holstein demonstriert  
methodische und konzeptionelle Unterschiede mehrerer Schätzungsansätze  
funktionale Konnektivität.

Zusammenfassend liefert die vorliegende Arbeit wichtige Erkenntnisse für die Anwendung  
Schutz der Tierwelt und Planung von Korridoren. Darüber hinaus die möglichen Anwendungen  
der Landschaftsgenetik und Bewegungsökologie zur Beurteilung der Landschaftskonnektivität sind  
vorgeführt. Beispielsweise bietet die Bewegungsökologie einen integralen Rahmen für die Erforschung  
die potenziellen Faktoren, die die Bewegungen von Organismen und die Umwelt beeinflussen  
Folgen dieser Bewegungen wie der Genfluss (Nathan 2008).

Auswirkungen der Landschaftsfragmentierung und anderer menschenbedingter  
Einschränkungen

Wie im zweiten Kapitel dieser Arbeit gezeigt wird, haben genetische Daten das große Potenzial dazu  
veranschaulichen die Auswirkungen der Landschaftsfragmentierung, aber auch verschiedener anderer anthropogener Faktoren  
Beschränkungen für Wildtierpopulationen. Genetische Daten lieferten wertvolle Erkenntnisse darüber  
Hierarchische Struktur der lokalen Bevölkerung, die auf mehrere Ursachen für die Krankheit hinweist

beobachteten Differenzierungsmuster, einige basierten auf der historischen Entwicklung der Populationen (z. B. Einführung von Individuen aus anderen Teilen Europas) andere waren fällig zu Barrieren wie Hauptstraßen oder dem Nord-Ostsee-Kanal, die sich nach der Verbindung trennten Populationen. Insgesamt war die genetische Vielfalt vergleichsweise gering und die Populationen innerhalb der Populationen gleichmäßig Die erreichbaren Entfernungen waren asymmetrisch miteinander verbunden und es kam zu einem hohen genetischen Austausch zwischen ihnen einige lokale Bevölkerungsgruppen und eingeschränkte Konnektivität anderer. Allerdings aktuelle Abgrenzung der Rotwildbewirtschaftungseinheiten berücksichtigt nicht die beobachteten Konnektivitätsgrade oder Isolation unter ihnen. Darüber hinaus zeigten die Ergebnisse, dass die Bevölkerungsdichte in Auch benachbarte Verwaltungseinheiten wirken sich auf das Niveau der genetischen Vielfalt innerhalb der Region aus Populationen. Daher sollte die Rotwilddichte stärker berücksichtigt werden Lokales Management. Insbesondere detaillierte Angaben zur Größe und zum Alter sowie zum Geschlecht Um die Prozesse besser verstehen zu können, ist eine Analyse der Struktur der lokalen Bevölkerung notwendig treibt die Verbreitung und den Genfluss voran (Draheim et al. 2016; Tucker et al. 2017).

Eine weitere wichtige Beobachtung war, dass sich einige Rotwildindividuen von dort abwanderten Dänemark zu einer etablierten Bevölkerung nördlich des Nord-Ostsee-Kanals. Das impliziert das Eine Ausbreitung über größere Entfernungen durch die fragmentierte Landschaft ist weiterhin möglich und gibt Hoffnung, dass in Zukunft solche Prozesse durch den Schutz aufgehoben oder gefördert werden können Ausbreitungskorridore und Bau von Überführungen, um diese Korridore über Barrieren hinweg zu verbinden. In Fazit: ein besseres Verständnis darüber, wie die Landschaftskomposition entweder behindert oder Um dem beobachteten genetischen Verlust entgegenzuwirken, ist eine wirksame Ausbreitung des Rotwilds erforderlich Diversität.

## Beurteilung der Landschaftskonnektivität und Einbeziehung von Bewegung

### Daten

In dieser Arbeit wurden verschiedene Methoden zur Landschaftsbewertung angewendet Konnektivität mit Schwerpunkt Rotwild in Schleswig-Holstein. Nutzung eines umfangreichen Datensatzes bestehend aus hochauflösenden Landbedeckungsdaten sowie Telemetrieverlagerungen, mehrere Resistenzmodelle wurden basierend auf Expertenwissen, Lebensraumeignung und angepasst Bewegungsanalysen. Wie im ersten und vierten Kapitel alle methodischen Aspekte beschrieben Ansätze haben ihre Vor- und Nachteile (Spear et al. 2015). Insgesamt Landschaftsgenetik lieferte einen wertvollen Rahmen für den objektiven Vergleich dieser verschiedenen Modelle von Landschaftskonnektivität (Cushman et al. 2006; Storfer et al. 2010). Wie bereits erwähnt

Mehrere neuere Studien befassen sich mit ausbreitungsspezifischen Bewegungen und der Auswahl von Lebensräumen während dieser Bewegungen erwies sich als erfolgversprechender Ansatz und für einige Arten sogar übertreffen andere häufig verwendete Ansätze zur Schätzung der Landschaftskonnektivität (Roffler et al. 2016; Vasudev und Fletcher 2015; Zeller et al. 2018). Aufgrund dieser Hinweise: Ich habe den ausgewählten Lebensraum während möglicher Ausbreitungsbewegungen von Rot verglichen Hirsche mit anderen regelmäßig verwendeten Methoden zur Ableitung primärer Lebensraumanforderungen. Daher, um potenzielle Ausbreitungsbewegungen aus regulären Bewegungen im Inneren zu identifizieren Um etablierte Heimatgebiete zu nutzen, war die Anwendung einer Pfadsegmentierungsmethode erforderlich.

## Veränderungen im Bewegungsverhalten erkennen

Das dritte Kapitel dieser Arbeit präsentierte einen ausführlichen Überblick über die verschiedenen Methoden zur Identifizierung von Verhaltensmustern aus Bewegungsdaten und zeigte, wie diese sein können zur Beantwortung von Forschungsfragen innerhalb des Paradigmas der Bewegungsökologie angewendet. Bewegung Daten liefern hochrelevante Informationen nicht nur für die Landschaftsgenetik, sondern auch für Untersuchung der ökologischen Folgen der Raumnutzung und Bewegung von Tieren im Allgemeinen (Nathan et al. 2008). Zum Beispiel ein besseres Verständnis dafür gewinnen, wie Verhaltensweisen wirken Muster und ihre Interaktion mit der Umgebung prägen die Ressourcenauswahl und damit die Verteilung von Individuen oder Populationen in der Landschaft (Boyce et al. 2003; Fleming et al. 2014; Roeber et al. 2013). Wie im vierten Kapitel gezeigt, kann die Pfadsegmentierung auch ein geeignetes Instrument sein, um potenzielle Ausbreitungsbewegungen innerhalb eines bestimmten Gebiets zu identifizieren Datensatz, um die Ressourcenauswahl während dieser Bewegungen abzuschätzen und daraus abzuleiten funktionale Konnektivität für eine bestimmte Studienart.

Insgesamt sind Forscher nun in der Lage, viel mehr Erkenntnisse über Arten zu gewinnen Bewegungsverhalten und mit viel mehr Details (Gurarie et al. 2016). Insbesondere mit die wachsende Verfügbarkeit hochauflösender Bewegungsdaten und die ständige Verbesserung dieser die verwendeten Tagging-Geräte (Cagnacci et al. 2010). Die bereitgestellte Übersicht über den Pfad Segmentierungsmethoden sollen daher dabei helfen, das verfügbare Datenvolumen optimal auszunutzen Potenziale nutzen und solche Analysen verbreiten oder neue Ideen für die Bewegungsforschung anstoßen Ökologie (z. B. Hansen et al. 2019)

## Benchmarking von Resistenzmodellen für Rotwild

Benchmarking der Vielzahl verfügbarer Methoden zur Schätzung der funktionalen Konnektivität mit besonderem Fokus auf Rotwild war nicht einfach. Wie im vierten Kapitel beschrieben, Die Leistung der verschiedenen methodischen Ansätze hing auch davon ab abgeleitete effektive Abstände und wendete statistische Verfahren an, um sie mit genetischen zu verknüpfen Entfernungen. Dennoch deuten die Ergebnisse darauf hin, dass für groß angelegte Konnektivität die Das lebensrauminformierte Widerstandsmodell schnitt im Vergleich zur Bewegung am besten ab informiertes Modell, das die lokale Konnektivität basierend auf den geringsten Kosten am besten erklärt Wege. Dies bestätigte die Hypothese, dass zumindest für Ausbreitungsbewegungen über kurze Entfernungen Rothirsche sind in der Lage, sich durch weniger geeignete Lebensräume zu bewegen, was in beobachtet wurde auch viele andere Arten (Abrahms et al. 2017; Zeller et al. 2018).

Allerdings war die Gesamtleistung der Ensemblemodelle in nicht wesentlich besser Hinsichtlich der Beschreibung der beobachteten genetischen Muster möchte ich argumentieren, dass es sich um mehrere Daten handelt Formate (Telemetriedaten, Präsenzdaten) verfügbar sind, könnte ein Ensemble-Ansatz sehr hilfreich sein Vieles überwindet und kompensiert die Nachteile jeder der verschiedenen Analysen (Araújo und Neu 2007). Insbesondere zur Ableitung von Schutzkorridoren aus den resultierenden Widerstandsoberfläche könnte der Ensemble-Ansatz höchstwahrscheinlich repräsentativer für die sein Verschiedene Prozesse fördern die Konnektivität sowohl auf lokaler als auch auf großer Ebene.

Die Ergebnisse der Benchmark-Analyse sind insbesondere für andere Regionen von relevant In Deutschland gab es ähnliche Probleme mit geringer genetischer Vielfalt und verringertem Genfluss Rotwildpopulationen wurden kürzlich beobachtet (Reiner und Willems 2019). Obwohl, Detaillierte Bewegungsdaten wie GPS-Telemetrie-Verlagerungen sind nicht immer direkt möglich Es liegt zumindest ein präsenzbasierendes Lebensraummodell (Phillips et al. 2004) oder sogar der Experte vor Ein fundierter Ansatz wie die angewandte Pufferkarte könnte zur Ableitung in einem Ensemble kombiniert werden Landschaftskonnektivität. Allerdings übertragen sich die Ergebnisse aus Norddeutschland auf In anderen Regionen muss aufgrund von Lebensraumanforderungen und anderen Einflussfaktoren Vorsicht geboten sein Der Ausbreitungsprozess kann innerhalb der verschiedenen Orte unterschiedlich sein.

## Ausblick

Ein Hauptaugenmerk dieser Arbeit lag auf den Auswirkungen der Landschaftsmatrix auf die Ausbreitung und funktionale Konnektivität. Der Ausbreitungsprozess besteht jedoch aus drei wichtigen Phasen: Die erste ist die Entscheidung eines Tieres, sein derzeitiges Heimatgebiet zu verlassen (Auswanderung). Die zweite Stufe der Durchquerung der Landschaftsmatrix (dh tatsächliche Ausbreitung) und schließlich Die dritte Stufe besteht darin, ein neues Heimatgebiet zu etablieren (Einwanderung). Insbesondere das erste und Die letzte Stufe wird durch lokale Variablen wie Lebensraumqualität, Ressourcenverfügbarkeit usw. bestimmt Bevölkerungsgröße (Pflüger und Balkenhol 2014). Wie in Kapitel zwei besprochen, lokale Dichten scheint auch eine wichtige Rolle für die genetische Vielfalt und Differenzierung von Rothirschen zu spielen Populationen. Daher sind die möglichen Auswirkungen verschiedener lokaler Variablen (z. B. Lebensraum, Verfügbarkeit, Bevölkerungsdichte, Geschlechts- und Altersstruktur) müssen in Zukunft berücksichtigt werden Forschung, um ein vollständiges Bild der Prozesse zu erhalten, die eine wirksame Ausbreitung von Rot vorantreiben Hirsche im Untersuchungsgebiet (Pflüger und Balkenhol 2014). Zum Beispiel individuell Simulationen könnten angewendet werden, um die potenziellen Auswirkungen dieser Variablen abzuschätzen und daraus Rückschlüsse zu ziehen Ausbreitungswahrscheinlichkeiten zwischen Populationen, die wiederum mit denen verglichen werden könnten beobachtete genetische Abstände (Anadón et al. 2012; Fordham et al. 2014; Hoban 2014; Schumaker et al. 2014). Es konnten Informationen über lokale Dichten und Geschlechterverhältnisse abgeleitet werden aus räumlicher expliziter Erfassung und erneuter Erfassung mithilfe von Stuhlproben (Borchers 2012; Royle et al. 2013). Dies hätte den Vorteil, auch neue genetische Erkenntnisse zu gewinnen (z. B. Diversität, Genfluss) gleichzeitig.

Wie im vierten Kapitel gezeigt, spielt die Verfügbarkeit geeigneter Lebensräume eine Rolle wichtige Rolle für groß angelegte Konnektivität. Das am höchsten bewertete Lebensraummodell (MAXENT) könnte zur Abgrenzung wichtiger Gebiete des Primärlebensraums von Rothirschen genutzt werden (Franklin 2009). Anschließend könnten Netzwerkanalysen durchgeführt werden, um die Bedeutung dieser Lebensräume zu überprüfen Patches (d. h. Trittsteine) auf der gesamten Konnektivität, abhängig von ihrer Größe und räumlichen Lage Anordnung (Bodin und Saura 2010; Rubio et al. 2014; Saura et al. 2014).

Abschließend erwarte ich, dass die Ergebnisse dieser Arbeit zu einem besseren Verständnis beitragen über die Zuverlässigkeit verfügbarer Werkzeuge im landschaftsgenetischen Kontext und zur Erbringung von Beweisen basierende Ergebnisse aus der Perspektive einer wichtigen Indikatorart, die sich verbessern könnte Vernetzungsmaßnahmen für das Umweltmanagement von einer regionalen auf eine landesweite Ebene

Skala. Insgesamt werden Schutzgebiete und Korridore sowie Überführungen bereitgestellt

Die Erleichterung des Austauschs ist ein sehr wichtiger erster Schritt zur Wiederherstellung der großen Mobilität

Potenzial des Rothirsches und höchstwahrscheinlich wegweisend für viele andere Arten. Nach dem

Festlegung solcher Abhilfemaßnahmen eine genetische Neuanalyse der Rothirschpopulationen

sollten in Zukunft durchgeführt werden, um Aufschluss über den tatsächlichen Erfolg dieser Maßnahmen zu geben

Maßnahmen und Test, ob Managementziele (z. B. Erhöhung des Genflusses) erreicht wurden.

Allerdings wird dies einige Zeit in Anspruch nehmen, da sich Hirsche neben der Ausbreitung auch fortpflanzen müssen erfolgreich in neu etablierten Sortimenten eingesetzt.

## Verweise

Coulon, A., Morellet, N., Goulard, M., Cargnelutti, B., Angibault, J.-M. und Hewison, A.J.M. (2008). Ableitung der Auswirkungen der Landschaftsstruktur auf die Bewegungen von Rehen (*Capreolus capreolus*) mithilfe einer Schrittauswahlfunktion. *Landschaftsökologie*, 23(5), 603–614.

Frantz, A.C., Bertouille, S., Eloy, M.C., Licoppe, A., Chaumont, F. und Flaman, M. (2012). Vergleichende landschaftsgenetische Analysen zeigen, dass eine belgische Autobahn eine Genflussbarriere für Rothirsche (*Cervus elaphus*) darstellt, nicht jedoch für Wildschweine (*Sus scrofa*). *Molekulare Ökologie*, 21(14), 3445–3457.

Kuehn, R., Hindenlang, K.E., Holzgang, O., Senn, J., Stoeckle, B. und Sperisen, C. (2007). Genetische Auswirkung der Verkehrsinfrastruktur auf Rehwildpopulationen (*Capreolus capreolus*). *Das Journal of Heredity*, 98(1), 13–22.

Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyak, M., Kadmon, R., Saltz, D. und Smouse, P.E. (2008). Ein bewegungsökologisches Paradigma zur Vereinheitlichung der Bewegungsforschung von Organismen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052–19059.

Abrahms, B., Sawyer, S.C., Jordan, N.R., McNutt, J.W., Wilson, A.M. und Brashares, J.S. (2017). Beeinflusst die Auswahl der Wildtierressourcen die Erhaltung des Korridors genau? *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 412–422.

Anadón, J.D., Wiegand, T. und Giménez, A. (2012). Individuenbasierte Bewegungsmodelle zeigen geschlechtsspezifische Auswirkungen der Landschaftsfragmentierung auf die Tierbewegung. *Ökosphäre*, 37.

Araújo, M.B. und New, M. (2007). Ensemble-Vorhersage von Artenverteilungen. *Trends in Ökologie und Evolution*, 22, 42–47.

Bodin, Ö. und Saura, S. (2010). Einstufung einzelner Lebensraumflächen als Konnektivität Anbieter: Integration von Netzwerkanalysen und Patch-Entfernungsexperimenten. *Ökologische Modellierung*, 221(19), 2393–2405.

Borchers, D. (2012). Ein nicht-technischer Überblick über die räumlich explizite Erfassung und erneute Erfassung

- Modelle. *Zeitschrift für Ornithologie*, 152, 435–444.
- Boyce, MS, Mao, JS, Merrill, EH, Fortin, D., Turner, MG, Fryxell, J. und Turchin, P. (2003). Ausmaß und Heterogenität bei der Lebensraumauswahl durch Elche im Yellowstone-Nationalpark. *Ecoscience*, 10(4), 421–431.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, RA und Boyce, MS (2010). Tierökologie trifft auf GPS-basierte Radiotelemetrie: ein perfekter Sturm an Möglichkeiten und Herausforderungen. *Philosophische Transaktionen der Royal Society of London, Serie B – Biologische Wissenschaften*, 365(1550), 2157–2162.
- Cushman, S., McKelvey, K., Hayden, J. und Schwartz, MK (2006). Genfluss in komplexen Landschaften: Testen mehrerer Hypothesen mit Kausalmodellierung. *The American Naturalist*, 168(4), 486–499.
- Draheim, HM, Moore, JA, Etter, D., Winterstein, SR und Scribner, KT (2016). Erkennung der Quell-Senken-Dynamik von Schwarzbären mithilfe individueller genetischer Diagramme. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, 2016002.
- Fleming, CH, Calabrese, JM, Mueller, T., Olson, KA, Leimgruber, P. und Fagan, WF (2014). Von der Nahrungssuche im Feinmaßstab bis hin zu Heimatgebieten: Ein Semivarianz-Ansatz zur Identifizierung von Bewegungsmodi über raumzeitliche Skalen hinweg. *The American Naturalist*, 183(5), E154-67.
- Fordham, DA, Shoemaker, KT, Schumaker, NH, Akçakaya, HR, Clisby, N. und Brook, BW (2014). Wie Wechselwirkungen zwischen Tierbewegungen und Landschaftsprozessen die lokale Verbreitungsdynamik und das Aussterberisiko verändern. *Biology Letters*, 10, 20140198.
- Franklin, J. (2009). *Kartierung der Artenverteilung: räumliche Schlussfolgerung und Vorhersage*. Cambridge University Press.
- Gurarie, E., Bracis, C., Delgado, M., Meckley, TD, Kojola, I. und Wagner, CM (2016). Was macht das Tier? Werkzeuge zur Erforschung der Verhaltensstruktur bei Tierbewegungen. *Journal of Animal Ecology*, 85, 69-84.
- Hansen, NA, Driscoll, DA, Michael, DR und Lindenmayer, DB (2019). Bewegungsmuster eines Baumgeckos in fragmentierten Agrarlandschaften zeigen Matrixvermeidung. *Tierschutz*, 23(1), 48-59.
- Hoban, S. (2014). Ein Überblick über den Nutzen von Populationssimulationssoftware in der Molekularökologie. *Molekulare Ökologie*, 23(10), 2383–2401.
- Nathan, R. (2008). Ein aufkommendes Paradigma der Bewegungsökologie. *Verfahren der Nationale Akademie der Wissenschaften der Vereinigten Staaten von Amerika*, 105(49), 19052–19059.
- Pflüger, FJ und Balkenhol, N. (2014). Ein Plädoyer dafür, bei der Analyse von Landschaftseinflüssen auf die effektive Ausbreitung gleichzeitig die Matrixqualität und die lokalen Umweltbedingungen zu berücksichtigen. *Molekulare Ökologie*, 23(9), 2146–2156.
- Phillips, SJ, Dudik, M. und Schapire, RE (2004). Ein Maximum-Entropie-Ansatz zur Modellierung der Artenverteilung. *Tagungsband der 21. Internationalen Konferenz zum maschinellen Lernen*, 655–662.
- Reiner, G. und Willems, H. (2019). *Sicherung der genetischen Vielfalt beim hessischen*

*Rotwild als Beitrag zur Biodiversität.*

- Roever, CL, Beyer, HL, Chase, MJ und van Aarde, RJ (2013). Die Fallstricke von Ignorieren des Verhaltens bei der Quantifizierung der Lebensraumauswahl. *Vielfalt und Verteilungen*, 20(3), 322–333.
- Roffler, GH, Schwartz, MK, Pilgrim, KL, Talbot, SL, Sage, GK, Adams, L, G. und Luikart, G. (2016). Identifizierung von Landschaftsmerkmalen, die den Genfluss beeinflussen: Wie nützlich sind Modelle zur Lebensraumauswahl? *Evolutionäre Anwendungen*, 9(6), 805–817.
- Royle, JA, Chandler, RB, Sollmann, R. und Gardner, B. (2013). *Räumliche Erfassung Zurückerobern*. Akademische Presse.
- Rubio, L., Bodin, Ö., Brotons, L. und Saura, S. (2014). Erhaltung der Konnektivität Prioritäten für einzelne Pflaster, die in der gegenwärtigen Landschaft bewertet werden: Wie langlebig und effektiv sind sie auf lange Sicht? *Ecography*, 38(8), 782-791.
- Saura, S., Bodin, Ö. und Fortin, MJ (2014). WAHL DES HERAUSGEBERS: Trittsteine sind entscheidend für die Ausbreitung von Arten über große Entfernungen und die Verbreitungserweiterung durch Habitatnetzwerke. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 171–182.
- Schumaker, NH, Brookes, A., Dunk, JR, Woodbridge, B., Heinrichs, JA, Lawler, JJ, Carroll, C. und LaPlante, D. (2014). Kartierung von Quellen, Senken und Konnektivität mithilfe eines Simulationsmodells von Waldkauz. *Landschaftsökologie*, 29(4), 579–592.
- Spear, SF, Cushman, SA und McRae, BH (2015). Widerstandsoberflächenmodellierung in der Landschaftsgenetik. In *Landscape Genetics* (S. 129–148).
- Storfer, A., Murphy, M. A., Spear, SF, Holderegger, R. und Waits, LP (2010). Landschaftsgenetik: Wo stehen wir jetzt? *Molekulare Ökologie*, 19(17), 3496–3514.
- Tucker, JM, Allendorf, FW, Truex, RL und Schwartz, MK (2017). Geschlechtsspezifische Ausbreitung und räumliche Heterogenität beeinflussen die Widerstandsfähigkeit der Landschaft gegenüber dem Genfluss bei Fischen. *Ecosphere*, 8(6), e01839.
- Vasudev, D. und Fletcher, RJ (2015). Bewegungsverhalten einbeziehen Priorisierung des Naturschutzes in fragmentierten Landschaften: Ein Beispiel für westliche Hoolock-Gibbons in Garo Hills, Indien. *Biologische Erhaltung*, 181, 124–132.
- Zeller, KA, Jennings, MK, Vickers, TW, Ernest, HB, Cushman, SA und Boyce, WM (2018). Sind alle Datentypen und Konnektivitätsmodelle gleich? Validierung gängiger Konnektivitätsansätze mit Ausbreitungsdaten. *Vielfalt und Verteilungen*, 24(7), 868–879.

---

# Danksagungen

---

Diese Arbeit wurde durch das Stipendienprogramm des Bundesumweltbundes gefördert  
Stiftung (Deutsche Bundesstiftung Umwelt, DBU). Der Großteil der verwendeten Daten,  
Insbesondere die Telemetriedaten wurden ursprünglich im Rahmen der Pilotstudie „Sicherung  
genetischer Diversität beim Rothirsch in der Kulturlandschaft“ gefördert vom Bund  
Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE);  
Projektnummer: 07BM010).

Ohne die vielen inspirierenden Diskussionen wäre diese Dissertation nicht zustande gekommen  
und Austausch mit meinen Kollegen und Kollegen. Viele Leute sind mir in die Quere gekommen  
Weg in den letzten sieben Jahren und waren in der einen oder anderen Weise an der vorgestellten Forschung beteiligt  
andere.

Insbesondere möchte ich mich bedanken bei:

- mein erster Betreuer Prof. Dr. Niko Balkenhol, der mir die Möglichkeit dazu gegeben hat  
Von Anfang an Teil seiner Abteilung und seines Forschungsteams. Ich bin sehr  
dankbar für seine Geduld und langjährige Unterstützung und Anleitung – ich denke, wir beide  
habe dabei viel gelernt.
- Dr. Christian Roos und Prof. Dr. Kerstin Wiegand für ihre freundliche Unterstützung als Gutachter  
und Co-Schiedsrichter.
- Den Co-Autoren meiner Publikationen für ihren Input und die Förderung unserer Forschung  
nach vorne.
- Die Fulbright Foundation dafür, dass sie mir die Möglichkeit gegeben hat, meine Forschung durchzuführen  
im Ausland und lernen Sie neue Perspektiven kennen.
- Marcus Meißner und die Mitarbeiter des IWGD, die mir die Möglichkeit gegeben haben, dabei zu sein  
Teil ihres langfristigen Forschungsprojekts und stellten mir ihre wertvollen Daten zur Verfügung  
Wissen über Rothirsche in Schleswig-Holstein.
- Dr. Johannes Signer, der von Beginn unserer Reise an dabei war  
Department of Wildlife Sciences und für seine R-Unterstützung.

- Meine ehemaligen Kollegen, Bürokollegen und Studierenden der Abteilung: Femke Pflüger, Laura Richter, Kathrin Mayer, Scott Appleby, Maarten Hoffman, Ludmila Osipova und Camilla Tusche. Vielen Dank für all die schönen Zeiten, die wir hatten und hoffentlich auch weiterhin.
- Horst Reinecke für aufschlussreiche Vorträge und Diskussionen nicht nur über Statistik, Wildtierforschung und -management, aber auch die wichtigen Dinge im Leben (Fußball).
- Meine neuen Kollegen beim LWF, die mir die Chance und vor allem die Zeit dafür gegeben haben  
Meine Abschlussarbeit habe ich vor allem an Dr. Wibke Peters und Alois Zollner abgeschlossen.
- Katharina Westekemper und Poldi für die entspannten Nachmittagsspaziergänge, viele durchdachte Konservierungen und jede Hilfe auf dem Weg zur Ziellinie.
- Jan Engler, für seine Führung und Unterstützung, die gute Freundschaft und sein Mentoring bis zum Ende dieser Arbeit.
- Kirsten Weingarh und Dominik Dachs für die gute Freundschaft, die Hilfsbereitschaft Unterstützung auf dem Weg (besonders ganz am Ende), wundervolle Zeiten im „Dachsbau“ und viele weitere folgen.
- Zu guter Letzt meine Eltern, die mich inspiriert haben und mich immer wieder unterstützt haben,  
Ich glaube an mich und ermögliche meine akademische Karriere in der Wildtierökologie.

---

# Abschlussklärung

---

Hiermit bestätige ich, dass ich diese Dissertation selbstständig verfasst habe, dies jedoch nicht der Fall ist  
andere als die genannten Quellen oder Einrichtungen genutzt habe, die ich nicht genutzt habe

Ich habe auf unautorisierte Hilfe zurückgegriffen und diese Dissertation noch nie in irgendeiner Form eingereicht  
für einen anderen Abschluss an einer Universität oder Institution.

Hendrik Edelhoff

Freising, 31.12.2019