



ALTErrA

RESEARCH INSTITUUT VOOR DE GROENE RUIMTE

Ruimtelijke processen in populaties; de ecologie van netwerkpopulaties

Jana Verboom

ALTErrA

Centrum Landschap

Team Ecologische Modellen en Monitoring

Trefwoorden:

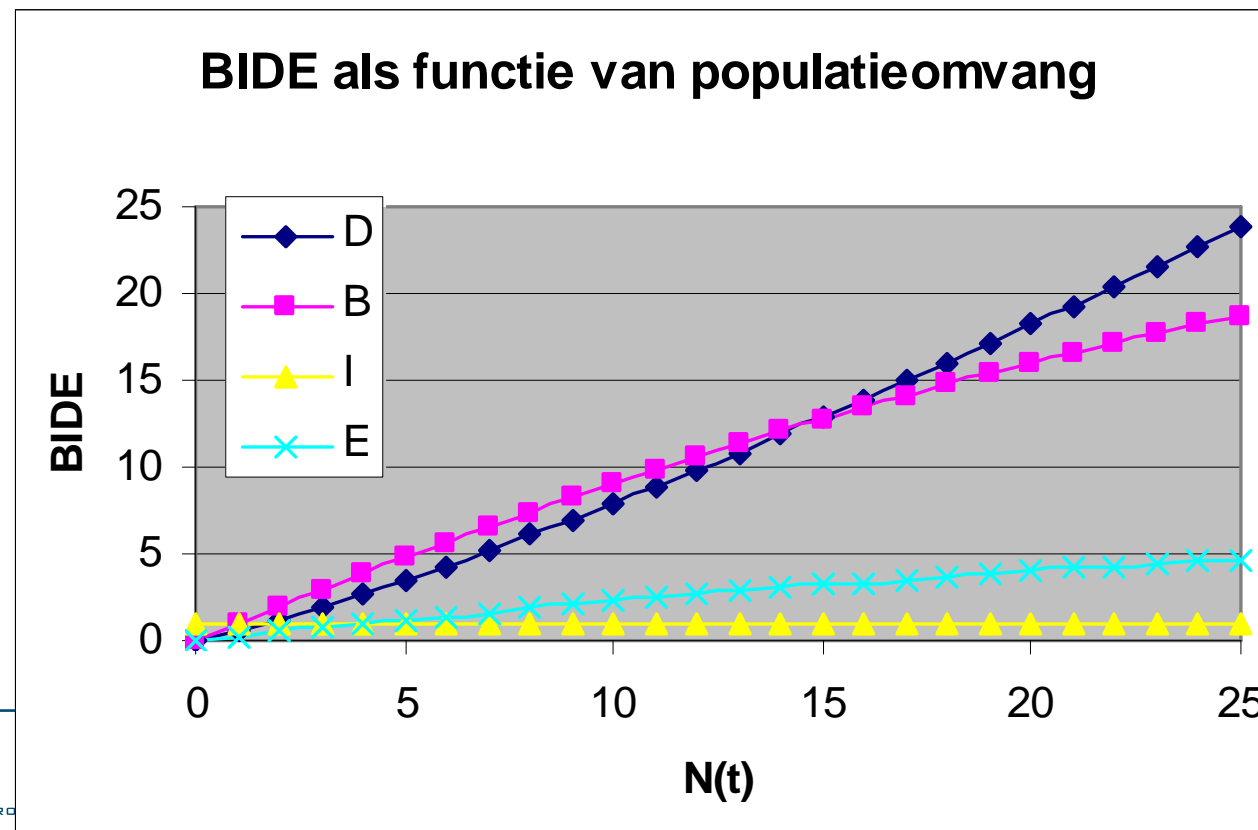
- Populatiodynamica (basisbegrippen)
- Fragmentatie
- Kolonisatie en extinctie
- Metapopulatietheorie en eilandtheorie
- Sources en sinks
- Ruimtelijke samenhang
- Draagkracht
- Connectiviteit
- Time lags
- Demografische en milieustochasticiteit

Populatie dynamica in een notendop

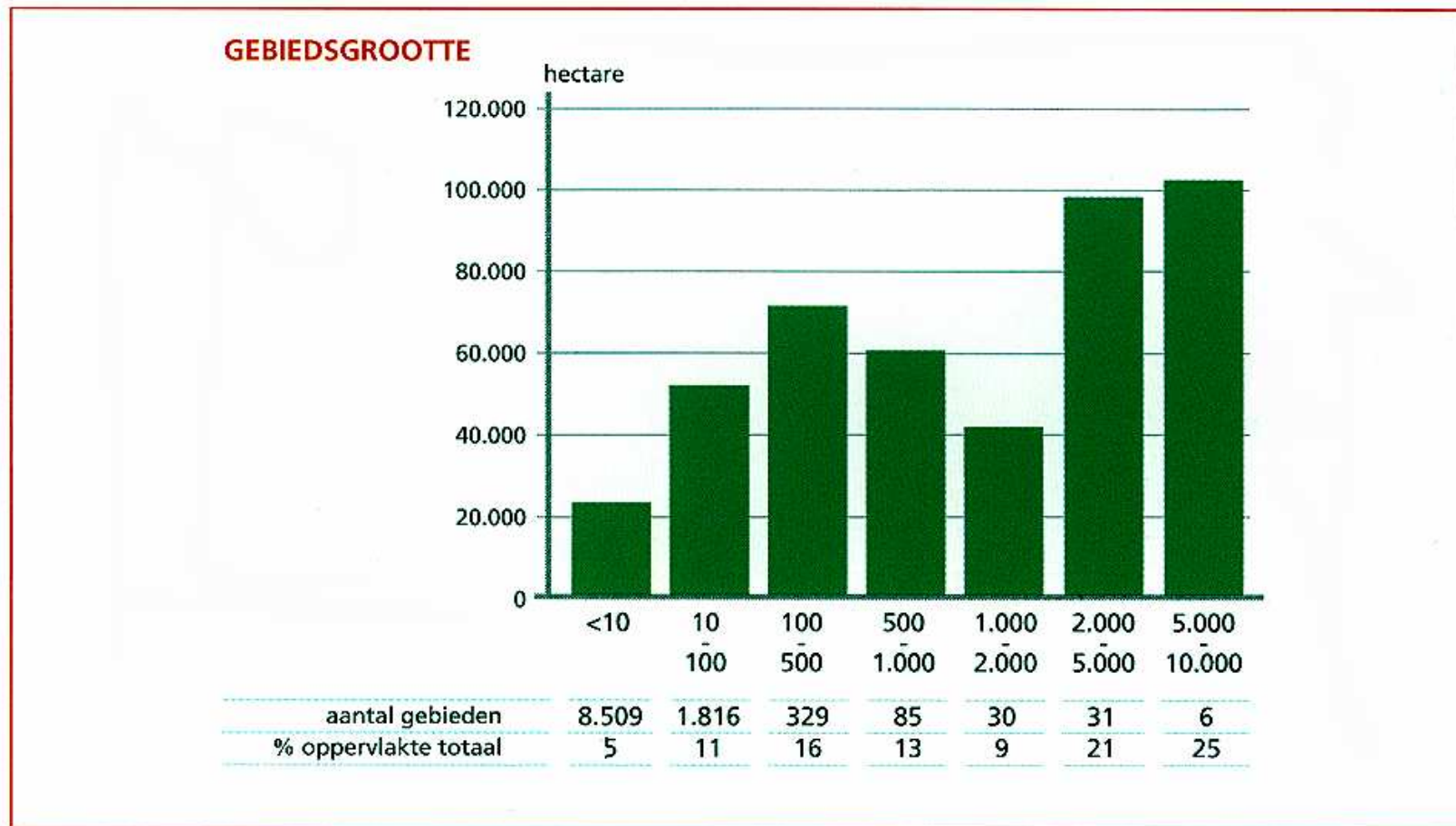
BIDE model

$$N(t+1) = N(t) + [\mathbf{B}irth] - [\mathbf{D}eath] + [\mathbf{I}mmigration] - [\mathbf{E}migration]$$

B, D, en E zijn meestal een functie van N en dichtheid



Natuur is versnipperd



FIGUUR S-3 *Verdeling van bos- en natuurgebieden naar grootteklasse (ha), aantal gebieden en aandeel (percentage) in de totale oppervlakte bos- en natuurgebieden rond 1993.*

Populatiodynamisch consequenties van versnippering

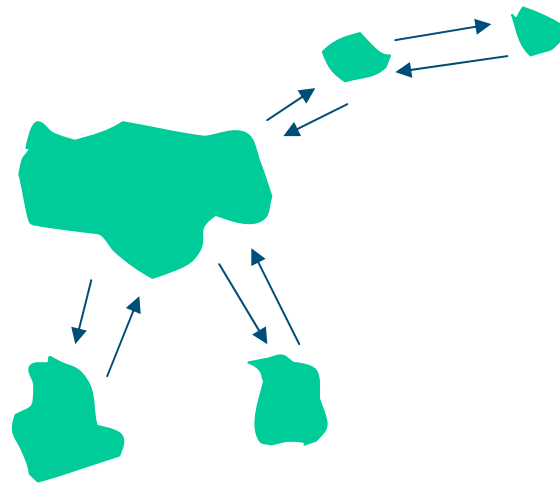
- Randeffecten (verhouding rand/oppervlakte)
- Afrondeffecten (er kan habitat onbenut blijven)
- Dichtheidsafhankelijkheid (sommige plekken vol, andere leeg)
- Ongepaardheid
- Meer dispersiesterfte
- Risicospreiding

Metapopulatie

Een metapopulatie is een verzameling (deel)populaties verbonden door dispersie.

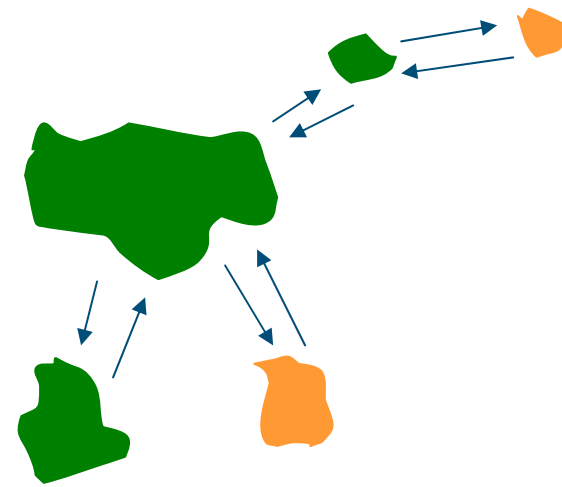
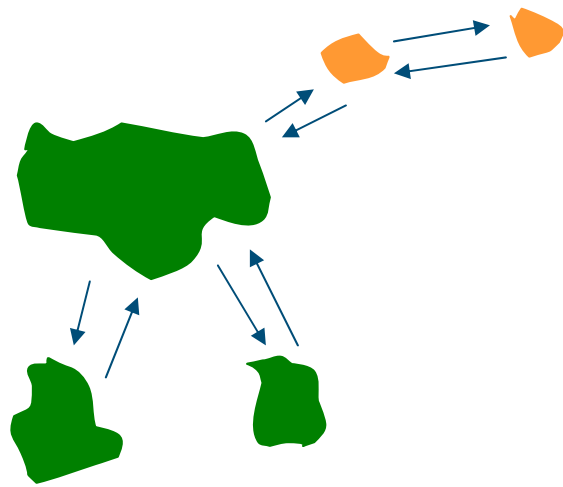
Of:

Een metapopulatie is een populatie van populaties



t = 1

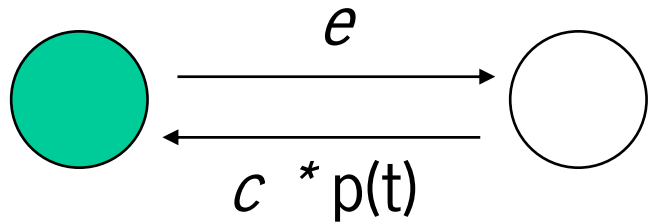
t = 2



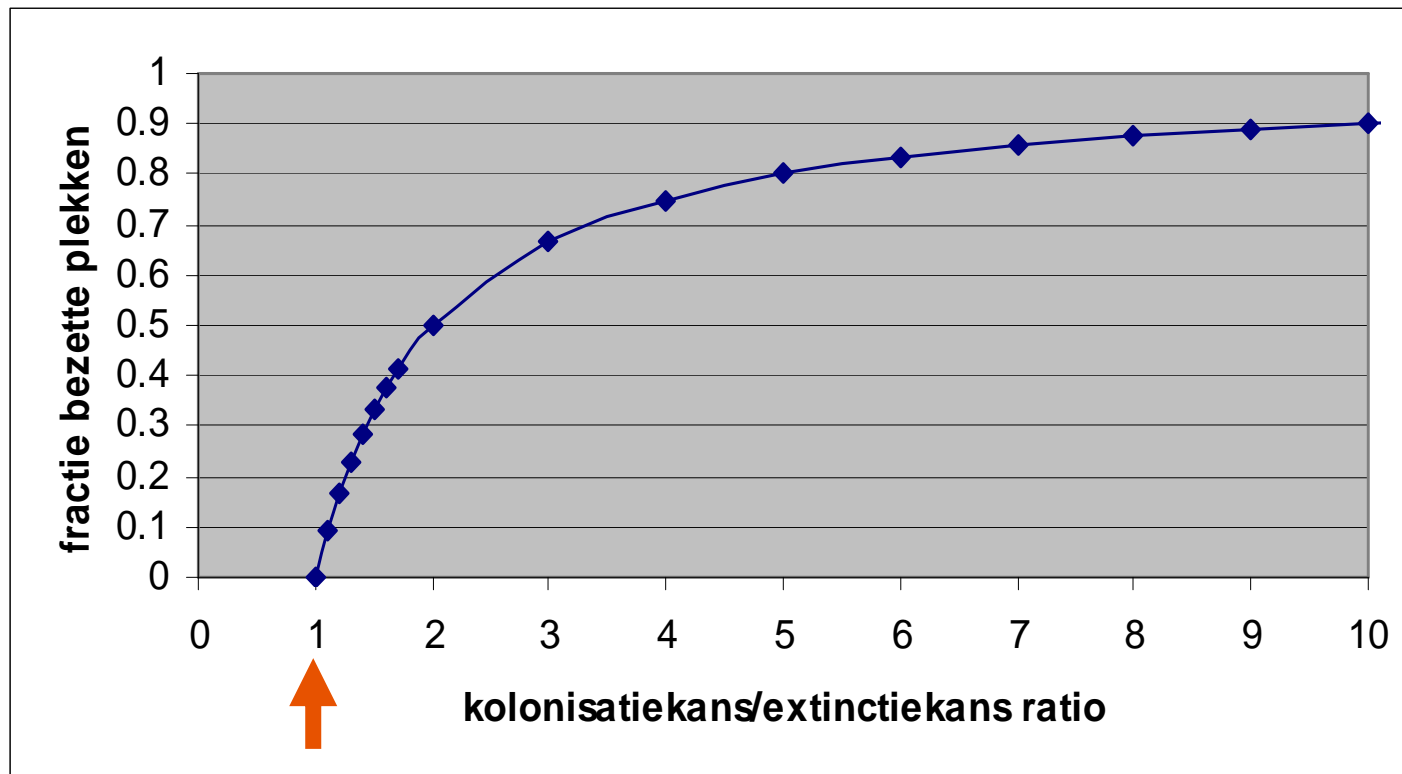
- occupied
- not occupied

- local extinction
- colonization

Metapopulatie: het model van Levins (1970)

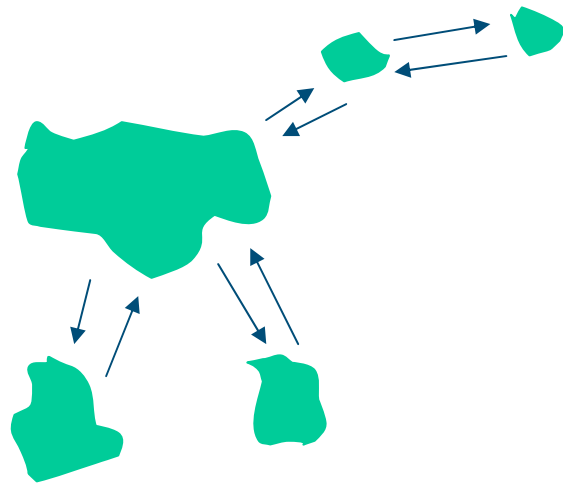


$$dp(t)/dt = cp(t)(1-p(t)) - ep(t)$$



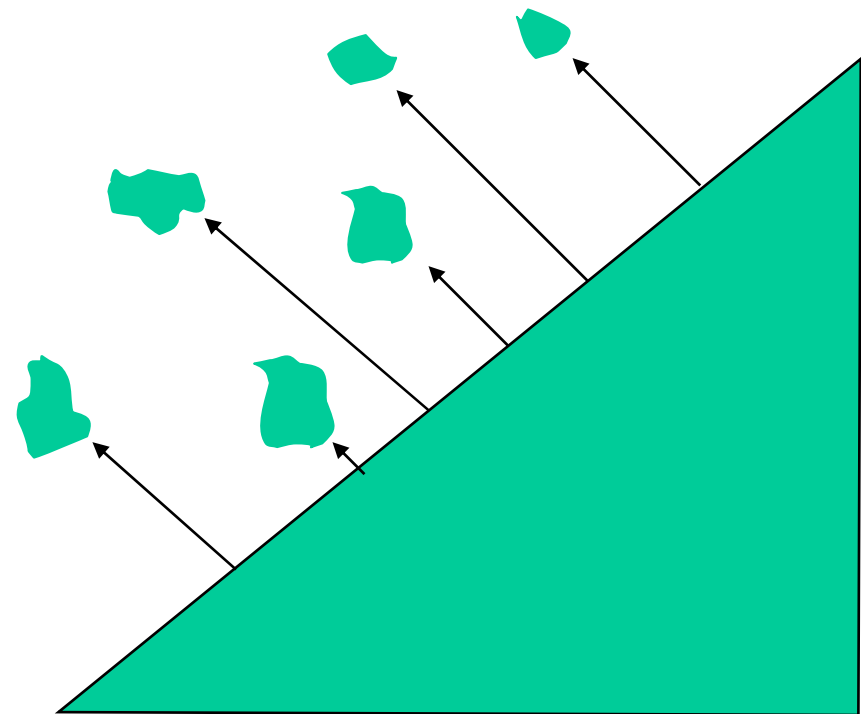
metapopulatie

$$dn(t)/dt = cn(t)(N-n(t)) - en(t)$$



eilandtheorie

$$dn(t)/dt = c'(N-n(t)) - en(t)$$



Realistische metapopulatiemodellen:

- N plekken (Levins: oneindig)
- Ruimtelijk expliciet (Levins: alles wisselt met alles uit)
- Plekken hebben een unieke omvang, **draagkracht**
- Daardoor verschillen plekken van uitsterfkans
- **Connectiviteit** bepaalt kolonisatiekans

Draagkracht (carrying capacity):

Het maximum aantal reproductieve eenheden dat in een habitatplek kan voorkomen.

Bv aantal territoria (paartjes bij vogels, vrouwtjes bij zoogdieren) bij andere soorten het maximum aantal vrouwtjes waarvoor een gebied alle hulpbronnen (resources) heeft om duurzaam te kunnen voorbestaan.

In modellen is carrying capacity K vaak de dichtheid waarbij $B = D$

Connectiviteit (connectivity)

the degree to which patches of habitat are linked to one another. It is easy for individuals to travel between patches that display a high degree of connectivity.

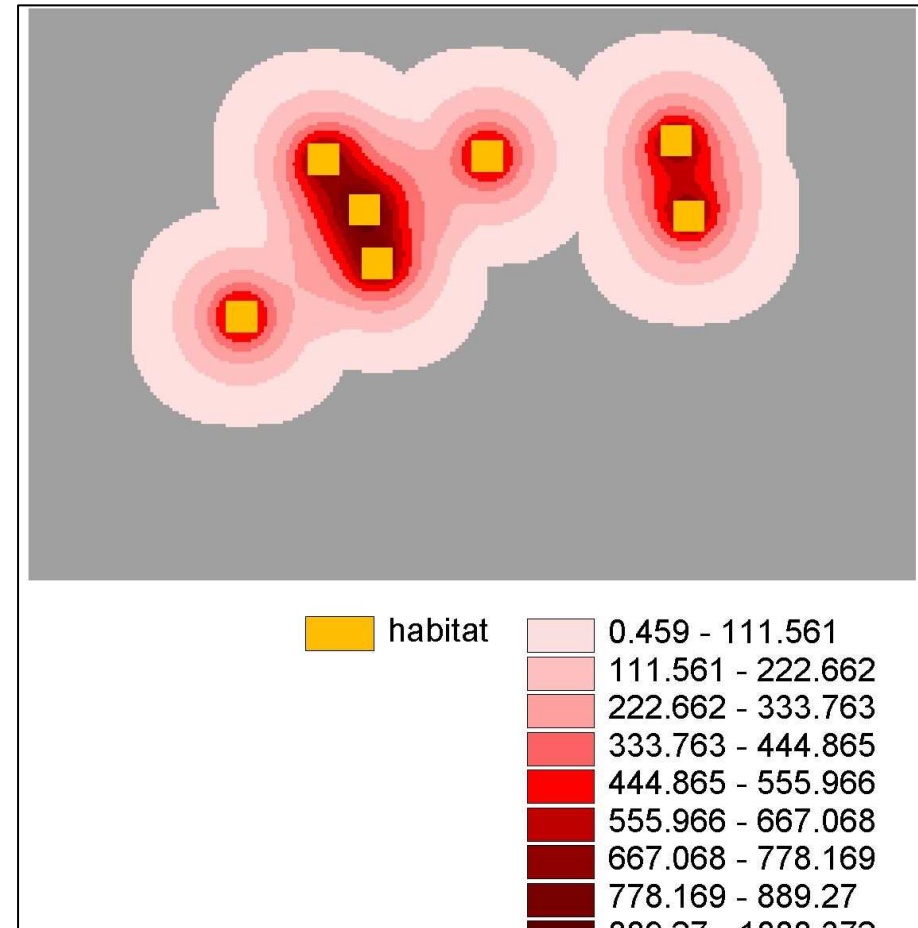
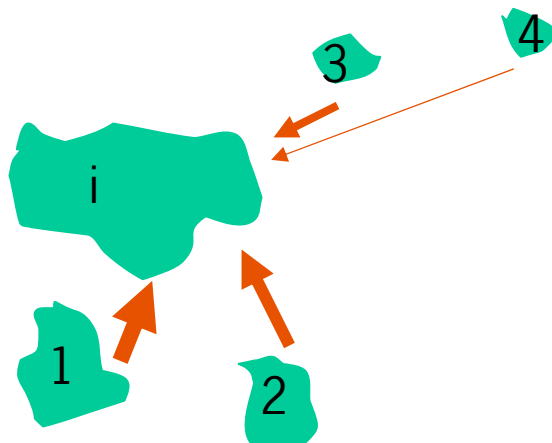
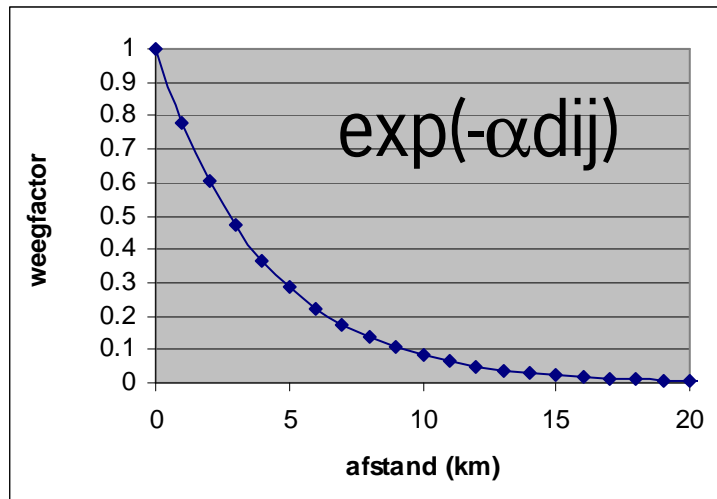
chesapeake.towson.edu/landscape/forestfrag/glossary.asp

Aspecten:

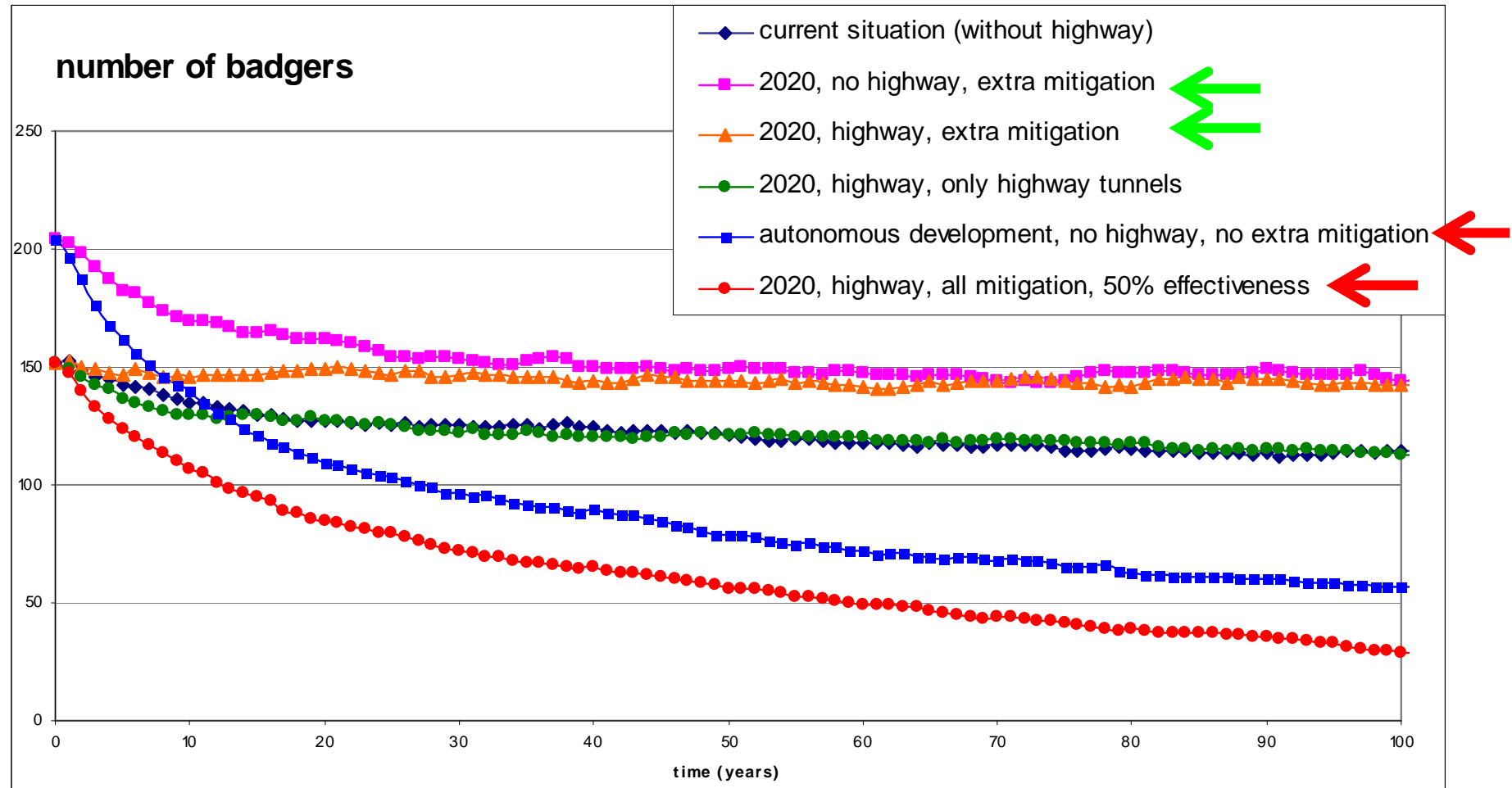
- afstand
- weerstand, corridors, barrières
- oppervlakte
- aantal of dichtheid plekken

Ook: Ruimtelijke samenhang (spatial cohesion)

Connectivity (Hanski): $C_i = \sum A_j p_j \exp(-\alpha d_{ij})$



Voorbeeld realistisch metapopulatiemodel (dassen in Limburg)



sources en sinks:

Source: $B > D$ bij lage dichtheden

Sink: $B < D$ bij lage dichtheden

Sink populaties blijven bestaan bij hoge I



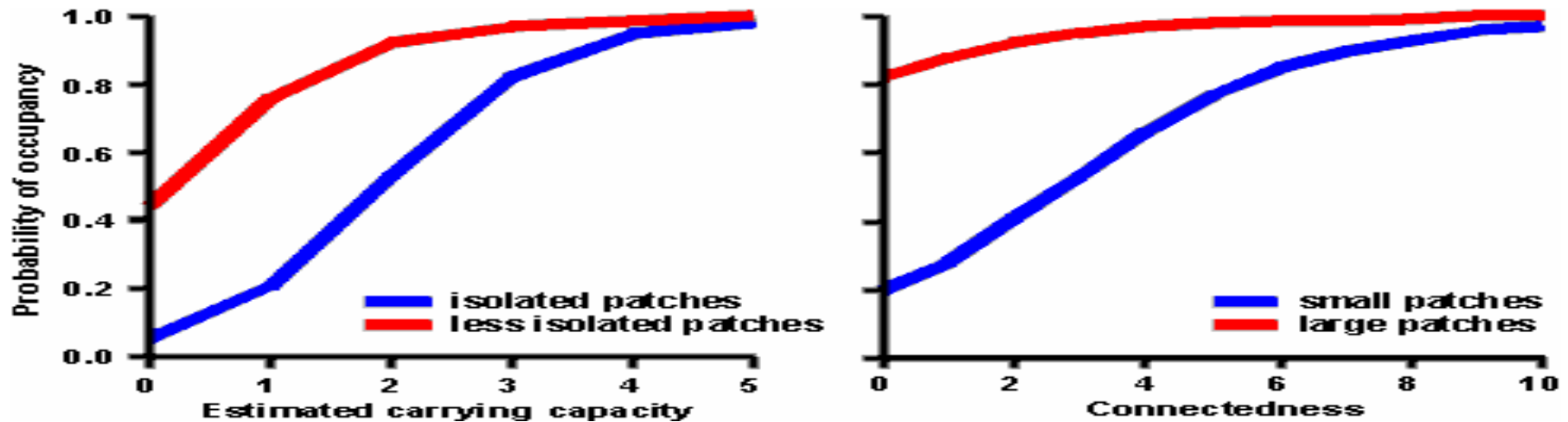
vraag: wat is de carrying capacity van een sink?

Ruimtelijke factoren

Resultaten 10 jaar metapopulatie-onderzoek:

- **grote plekken** zijn vaker bezet, sterven minder vaak uit
- idem voor plekken van **goede kwaliteit**
- onderlinge **afstanden, configuratie** plekken belangrijk
- hoge **connectiviteit** leidt tot grote kolonisatiekans,
- goed verbonden plekken zijn vaker bezet
- de **weerstand** van het landschap is belangrijk.

Year	1	2	3	4
Patch 1	P	P	P	P
Patch 2	A	A	P	P
Patch 3	A	A	A	A
Patch 4	P	A	P	A



*Figure 1. The probability of patch occupation for the nuthatch (*Sitta europaea*) in The Netherlands against estimated carrying capacity (a) and connectedness (b), after Verboom et al. 1991a.*

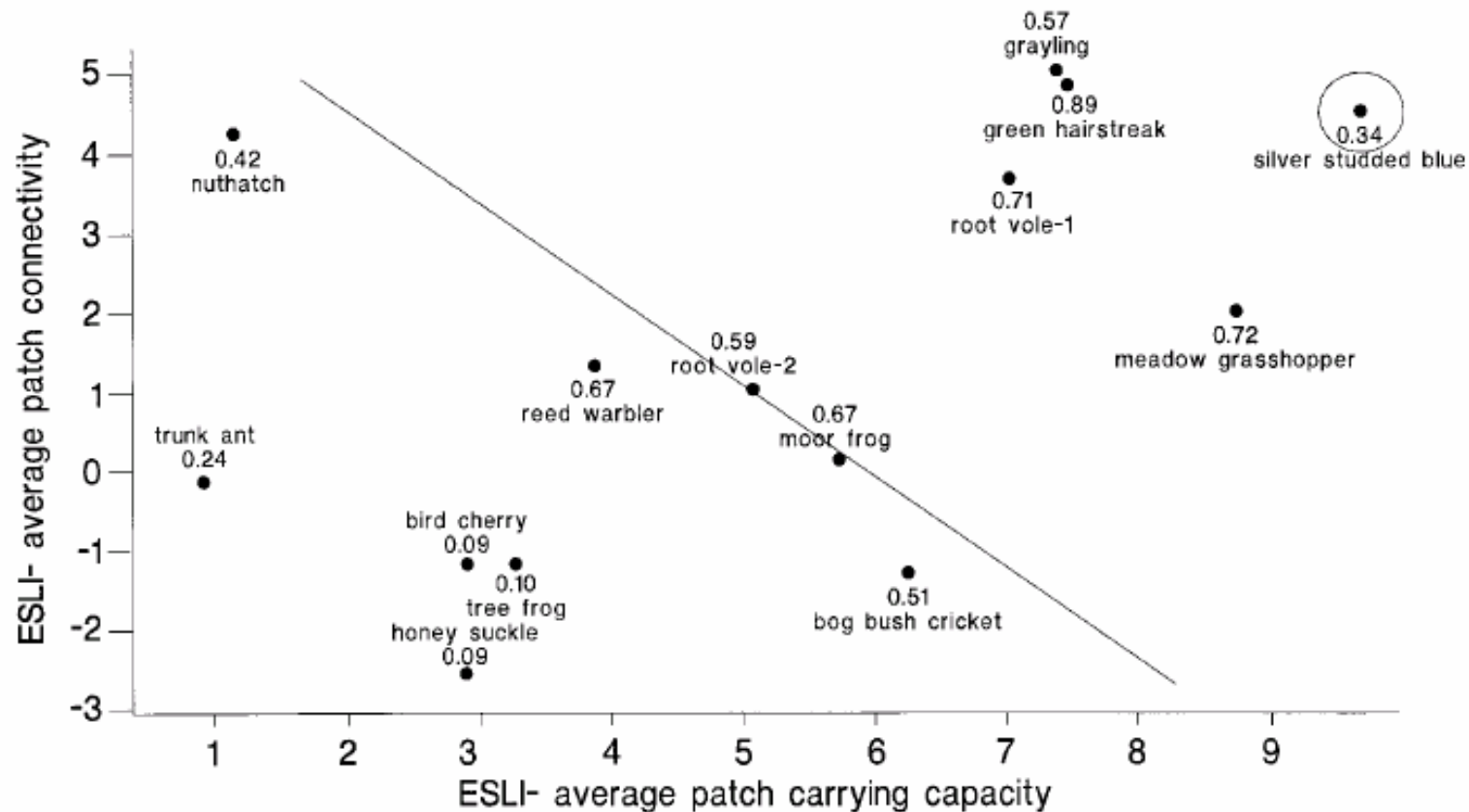


Figure 5: Arrangement of the empirical data according to the (log-transformed) ecologically scaled landscape indices (ESLI) for average patch carrying capacity and average patch connectivity using equations (3) and (5) (see text and table 3). Each point on the graph represents a species-landscape combination, and the observed fraction of occupied patches is indicated. The isoline of 0.5 fraction of occupation, the viability threshold, is estimated with logistic regression analysis with the two ESLI as explanatory variables.

Habitat destruction and the extinction debt

David Tilman*, Robert M. May†, Clarence L. Lehman* & Martin A. Nowak†

* Department of Ecology, Evolution and Behavior, 1987 Upper Buford Circle, University of Minnesota, St Paul, Minnesota 55108, USA

† Department of Zoology, Oxford University, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, UK

HABITAT destruction is the major cause of species extinctions¹⁻³. Dominant species often are considered to be free of this threat because they are abundant in the undisturbed fragments that remain after destruction. Here we describe a model that explains multispecies coexistence in patchy habitats⁴ and which predicts that their abundance may be fleeting. Even moderate habitat destruction is predicted to cause time-delayed but deterministic extinction of the dominant competitor in remnant patches. Further species are predicted to become extinct, in order from the best to the poorest competitors, as habitat destruction increases. Moreover, the more fragmented a habitat already is, the greater is the number of extinctions caused by added destruction. Because such extinctions occur generations after fragmentation, they represent a debt—a future ecological cost of current habitat destruction.

The predictions are made by an extension of metapopulation models⁵⁻⁹ to multispecies competition⁴. Such models assume that organisms interact within a site and that sites are linked via

destroyed). Sites may be as large as local populations^{5-8,12-14} or as small as single individuals⁴. Colonization and loss rates are determined relative to site size. Species are ranked from the best competitor for a limiting resource (species 1) to the poorest. In lieu of competition coefficients, we assume that any occupied site colonized by a superior competitor instantaneously loses the inferior competitor. Thus species i can colonize undestroyed sites not occupied by superior competitors (the first term of equation (1)), but is extinguished from any site invaded by superior competitors (the last term). The equation for species i is:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - D - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j p_i \quad (1)$$

Its equilibrium ($dp_i/dt = 0$) abundance is:

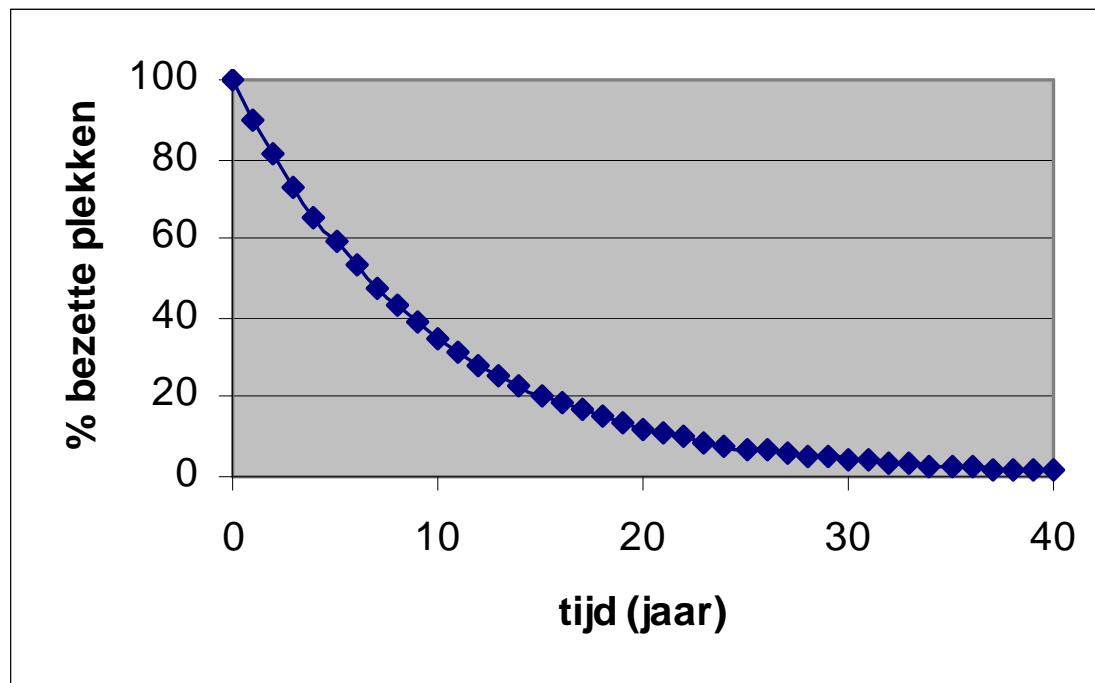
$$\hat{p}_i = 1 - D - \frac{m_i}{c_i} - \sum_{j=1}^{i-1} \hat{p}_j \left(1 + \frac{c_j}{c_i} \right) \quad (2)$$

This must be solved from species 1 to i , with $c_i > 0$ and $\hat{p}_i \geq 0$ for all i . The best competitor has $\hat{p}_1 = 1 - D - m_1/c_1$. It undergoes deterministic extinction once a portion of habitat equal to its abundance in a virgin habitat is destroyed²⁰ because $\hat{p}_1 = 0$ when $D \geq 1 - m_1/c_1$, and $\hat{p}_1 = 1 - m_1/c_1$ when $D = 0$. If the dominant competitor occupies 10% of a virgin habitat, and this proportion of sites is randomly chosen and destroyed, its occupancy of 10%

Time lag (2) rekenvoorbeeld

metapopulatiemodel: $N(t+1) = N(t) + \text{colonisaties} - \text{extincties}$

Stel: geen colonisaties meer, extinctiekans 10% per jaar



Waarom sterven populaties uit? Over stochasticiteit

- Populaties sterven “deterministisch” uit als B,I,D,E uit balans zijn ($B < D$), NB metapopulaties als $C < E$
- Populaties sterven “stochastisch” uit door toeval
 - Demografische stochasticiteit: kansprocessen in kleine populaties
 - Milieustochasticiteit: kansprocessen als gevolg van fluctuerende milieuomstandigheden
 - P.m. genetische processen, inbreeding depression

Demografische stochasticiteit, rekenvoorbeeld

- Stel een sociale groep dassen bestaat uit 2 volwassen vrouwtjes en 2 volwassen mannetjes.
- Per jaar heeft elk dier een kans van 25% om doodgereden te worden
- Per jaar worden er 2 jongen geboren die 50% kans hebben om het eerste jaar te overleven
- Wat is de kans dat er volgend jaar een van beide sexen ontbreekt (waardoor er geen reproductie meer mogelijk is en de populatie uitsterft tenzij er immigratie plaatsvindt)?
 - A. De kans is verwaarloosbaar (minder dan 1%)
 - B. De kans is tussen de 5 en de 10%
 - C. De kans is ongeveer 12,5%

Dier	Blijft leven	Gaat dood
Vrouwtje 1		
Vrouwtje 2		
Mannetje 1		
Mannetje 2		
Jong 1		
Jong 2		

Demografische stochasticiteit, rekenvoorbeeld

- De kans dat er X vrouwtjes worden doodgereden, $P(X)$ is:

$$P(2) = 0.25 * 0.25 = 6.25\%$$

$$P(0) = 0.75 * 0.75 = 56.25\%$$

$$P(1) = 2 * 0.75 * 0.25 = 37.5\%$$

- Idem voor mannetjes
- $(56.25\% + 37.5\%)^2 = 87.9\%$ is de kans dat van beide sexen minstens 1 adult heeft overleefd
- De kans dat een van beide sexen ontbreekt is ruim 12%
- Maar er hoop want gemiddeld wordt er 1 jong gerecruteerd (mits...) en er is 43.75% kans dat dat de ontbrekende sexe aanvult...
- Het antwoord is **7%** als we aannemen dat eventuele sterfte van adulten de reproductie niet heeft gehinderd

Voor de liefhebber...

geboorte			resultaat na overleving			bij startsituatie			kans
man	vrouw	kans	man	vrouw	1m+1v	2m+0v	0m+2v	som	
	1	1	50%	1	1	0.125	0	0	0.125
	2	0	25%	0	1	0.125	0	0.125	0.25
	0	2	25%	1	0	0.125	0.125	0	0.25
man	vrouw	kans		0	0	0.125	0.0625	0.0625	0.25
				2	0	0	0.0625	0	0.0625
				0	2	0	0	0.0625	0.0625

kans op ontbreken van 1 geslacht

0.5625

0.4375

kans op geen man 0.0625 0.035156 kans op geen vrouw na reproductie x kans op geen vrouw na overleving

kans op geen vrouw 0.0625 0.035156 kans op geen man na reproductie x kans op geen man na overleving

kans op geen man en geen vrouw 0.003906 0.001236 kans op helemaal niemand

0.069077 (kans op geen man + kans op geen vrouw - kans op niemand)

Milieustochasticiteit, rekenvoorbeeld

$$N(t+1) = N(t) + B + I - D - E$$

$$\text{Stel } I=E \text{ dwz } I - E = 0$$

$$\text{Herschrijven als } N(t+1) = N(t) + b(t)N(t) - d(t)N(t) = N(t) * (1+b(t)-d(t))$$

$$N(t+1) = N(t) * R(t)$$

$$\text{Gemiddeld: } R = 1$$

Start met populatie van $N(0)=1000$

$R(1), R(2), R(3), R(4), R(5), R(6)$ stochastisch in 3 groepen

Wat is $N(10)$?

Wat leer je hiervan?

bepaal R:



$$R_{3,5} = 0,3$$



$$R_{3,5} = 0,6$$



$$R_{3,5} = 0,9$$



$$R_{3,5} = 1,1$$



$$R_{3,5} = 1,4$$



$$R_{3,5} = 1,7$$

vul in:

t	Lichte fluctuaties			Sterke fluctuaties		
	N(t)	R	N(t+1)	N(t)	R	N(t+1)
1	1000			1000		
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						

Trefwoorden:

- Populatiodynamica (basisbegrippen)
- Fragmentatie
- Kolonisatie en extinctie
- Metapopulatietheorie en eilandtheorie
- Sources en sinks
- Ruimtelijke samenhang
- Draagkracht
- Connectiviteit
- Time lags
- Demografische en milieustochasticiteit

Vragen&A