

Studia Ecologiae et Bioethicae  
UKSW  
9(2011)3

**Janusz UCHMAŃSKI**

Instytut Ekologii i Bioetyki, UKSW, Warszawa  
Polska Akademia Nauk Centrum Badań Ekologicznych w Dziekanowie Leśnym

## Zmienność osobnicza a dynamika metapopulacji: model osobniczy

**Słowa kluczowe:** metapopulacja, modele osobnicze, konkurencja wewnątrzgatunkowa, podział zasobów, wymieranie populacji

**Key word:** metapopulation, individual-based model, intraspecific competition, resource partitioning, population extinction

### 1. Wstęp

To że gatunek istniejący w postaci metapopulacji, czyli wielu lokalnych populacji, między którymi mogą przemieszczać się osobniki, jest bardziej trwały, stabilny lub ma mniejsze prawdopodobieństwo wymarcia niż gatunek, który istnieje w postaci jednej lokalnej populacji, jest jednym z powszechniej przyjmowanych w ekologii stwierdzeń. Zostało to potwierdzone eksperymentalnie dla układów złożonych z różnej liczby gatunków (patrz klasyczna praca Huffakera (1958), a z później opublikowanych na przykład Harrison and Taylor 1997), wynika także z wielu modeli matematycznych (Levin 1974, 1976, Smith 1972).

Tradycyjnie używa się różnych technik w modelach matematycznych opisujących dynamikę metapopulacji. Bardzo prosty Levins's model (Levins 1969) zajmuje się zmianami proporcji lokalnych siedlisk zajętych przez lokalne populacje. Numerycznie skomplikowane modele dyfuzyjne (Okubo 1980) opisują zmiany w czasie i przestrzeni zagęszczenia populacji. Inne, wykorzystujące automaty komórkowe (Tilma *at al.* 1997, Czaran 1998) lub tak zwane układy oddziałują-

cych cząstek (interacting particle systems) (Durrett and Levin 1994a) uwzględniają to, że osobniki są dyskretnymi tworam. Podejścia te nie dają takich samych wyników (Durrett and Levin 1994b). Wszystkie one jednak zbudowano wykorzystując jedno wspólne założenie: osobniki migrujące wybierane są z lokalnej populacji w sposób losowy.

To, co obserwujemy w przyrodzie, przypomina czasami sytuacje opisane przez powyższe modele. Na przykład organizmy, które w postaci dorosłej prowadzą osiadły lub półosiadły tryb życia, ale w cyklu życiowym posiadają również stadium larwy planktonowej (słodkowoda racicznica zmienna *Dreissena polymorpha* (Sprung 1993), zdają się na przypadek w czasie dyspersji i zajmowaniu powierzchni dna.

Jednak migracja czy dyspersja związana jest ze zwiększonym prawdopodobieństwem śmierci na drodze między dwoma lokalnymi siedliskami. Dlatego osobniki muszą mieć wystarczające powody, aby się na migrację zdecydować. Jeśli w lokalnym siedlisku istnieje hierarchia osobników, jeśli istnieją między nimi różnice w ilości dostępnych zasobów, to osobniki, które tych zasobów dostają zbyt mało, aby przeżyć lub wyprodukować potomstwo, mogą zdecydować się na migrację do innych lokalnych siedlisk oczekując, że tam tych zasobów zdobędą więcej. Może się to opłacać nawet wtedy, gdy przejście między dwoma lokalnymi siedliskami związane jest ze zwiększonym ryzykiem śmierci. Jednak dla tych, które w lokalnym siedlisku dostają wystarczającą ilość zasobów, migracja byłaby niepotrzebnym narażaniem się na niebezpieczeństwo.

Celem tej pracy jest pokazanie, że (1) dynamika metapopulacji zależy od tego, według jakich reguł osobniki podejmują decyzję o tym, czy migrować z lokalnej populacji, czy też pozostać w niej oraz, że (2) dynamika metapopulacji, w której osobniki do migracji wybierane są nieprzypadkowo, różni się od dynamiki metapopulacji, w której osobniki do migracji wybierane są losowo. W ekologii teoretycznej, zdominowanej przez klasyczne podejście, problemy takie nie były do tej pory rozważane. Rozważano co najwyżej, jak dynamika metapopulacji zależy od sposobu penetracji przestrzeni przez migrujące zwierzęta (Heinz *et al.* 2006).

Jako opis lokalnej populacji wykorzystany zostanie model dynamiki liczebności pojedynczej populacji i zasobów, z których korzystają osobniki tej populacji. Model ten uwzględnia konkurencję między osobnikami o zasoby i wynikający z tej konkurencji ich nierówny podział oraz powstające w wyniku tego zróżnicowanie wielkości osobników.

Model, użyty do opisu lokalnej populacji, jest modelem małej populacji, która po odpowiednio długim czasie wymiera. Tak więc w tej pracy analizowana będzie trwałość metapopulacji. Będzie ona porównywana z trwałością populacji lokalnej. Jako miary trwałości używane będzie prawdopodobieństwo wymarcia populacji lokalnej i metapopulacji.

## 2. Lokalna populacja

### 2.1. Model

Opiszmy na początek wzrost pojedynczego osobnika izolowanego od wpływów innych osobników w populacji. Ciężar  $w$  osobnika wzrasta zgodnie z równaniem bilansowym

$$\frac{dw}{dt} = a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2} \quad (1)$$

Zmiany ciężaru osobnika są równe różnicy między szybkością asymilacji (pierwszy potęgowy składnik w prawej stronie równania (1)) i szybkością respiracji (drugi potęgowy składnik w prawej stronie równania (1)). Szybkości asymilacji i respiracji stają się równe, gdy ciężar osiągnie wartość końcową daną przez następujące równanie:

$$w_{end} = \left( \frac{a_1}{a_2} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}} \quad (2)$$

Równanie bilansowe w postaci równania (1) opisuje wzrost osobnika w stałych warunkach pokarmowych. Dla osobnika rosnącego w warunkach pokarmowych  $V$  można założyć, że  $b_1$  jest stałe, nato-

miast wartość parametru  $a_1$  zmienia się w zależności od  $V$ . Funkcja Michaelisa-Menten może być użyta w tym miejscu:

$$a_1 = a_{1,\max} \frac{V}{V + \delta} \quad (3)$$

gdzie  $a_{1,\max}$  jest maksymalną szybkością asymilacji osobnika a  $\delta$  jest tak zwaną stałą połowicznego nasycenia.

Rozważmy teraz populację złożoną z  $N$  globalnie konkurujących osobników, które wpływają wzajemnie na siebie poprzez eksploatację wspólnych zasobów  $V$ . Założyłem także dodatkowo, że osobniki konkurują ze sobą tylko raz w początkowych etapach cyklu życiowego. Wartość parametru  $a_1$  zależy teraz nie tylko od zasobów, ale także od ciężaru początkowego  $w_0$  osobnika:

$$a_1 = a_1(w_0, V) \quad (4)$$

W liniowej postaci funkcji  $a_1(w_0, V)$  opisującej podział zasobów między konkurującymi osobnikami jej wartości mogą być określone tylko dla  $w_{0,\min}$  i  $w_{0,\max}$  - najmniejszego i największego możliwego ciężaru początkowego w bieżącym pokoleniu

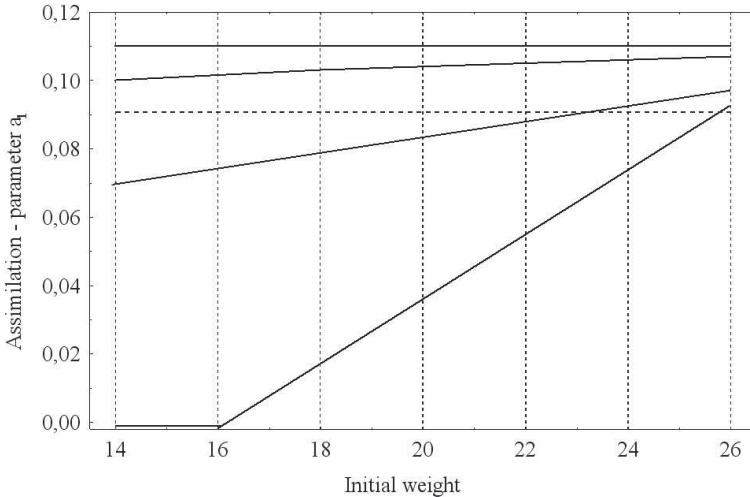
$$a_1(w_{0,\min}, V) = a_{1,\max} - \frac{\mu}{V + \gamma} \quad (5)$$

$$a_1(w_{0,\max}, V) = a_{1,\max} \frac{V}{V + \delta} \quad (6)$$

gdzie  $\mu$ ,  $\gamma$  i  $\delta$  są stałymi.

Dla ciężarów początkowych spomiędzy  $w_{0,\min}$  i  $w_{0,\max}$  szybkość asymilacji została aproksymowana za pomocą liniowej ekstrapolacji poprowadzonej między wartościami  $a_1$  danymi przez równania (5) i (6). Wartości parametrów w równaniach (5) i (6) zostały wybrane w taki sposób, żeby dla pogarszających się warunków pokarmowych funk-

cja  $a_1(w_{0,\min}, V)$  maleje szybciej niż funkcja  $a_1(w_{0,\max}, V)$ . Funkcja (6) ma wartości dodatnie, natomiast funkcja (5) może osiągać wartości ujemne dla małych wartości  $V$ . Wartość parametru  $a_1$  była równa zero dla takich ciężarów początkowych, dla których liniowa interpolacja dawała ujemne wartości  $a_1$  (patrz rys. 1 dla ilustracji zależności między szybkością asymilacji, ciężarem początkowym i ilością zasobów).



**Rys. 1.** Podział zasobów pomiędzy konkurującymi osobnikami w lokalnym siedlisku przedstawiony jako zależność szybkości asymilacji osobnika od jego ciężaru początkowego. Na osi pionowej umieszczono wartości parametru  $a_1$ , który jest wprost proporcjonalny do szybkości asymilacji. Przedstawione zależności są liniowe i jest to pewne uproszczenie sytuacji. Najwyżej położona, pozioma linia ilustruje podział zasobów, gdy zasoby są nieograniczone ( $V = \infty$ ). Wtedy wszystkie osobniki, niezależnie od ich ciężaru początkowego, mają taką samą asymilację. Kolejne, idąc od góry, linie ilustrują podziały zasobów dla malejących zasobów. Linie konstruowano w taki sposób, że tylko asymilacja dla najmniejszego (14) i największego (26) ciężaru początkowego zależała od zasobów zgodnie z równaniem (5) i (6). Pozostałą część wykresu wyznaczano rysując linię prostą między tymi skrajnymi punktami. Założono, że dla coraz mniejszych zasobów asymilacja

najmniejszego osobnika spada szybciej niż asymilacja największego osobnika, aby pokazać, że w pogarszających się warunkach mniejszy osobnik odczuwa silniej skutki konkurencji niż osobnik większy. Dla odpowiednio małych zasobów linia prosta przecina oś poziomą. Założono wtedy, że asymilacja osobników o ciężarach mniejszych od punktu przecięcia jest równa zero.

Gdy  $V=\infty$ , wszystkie osobniki dostają taką samą ilość zasobów, a ich szybkości asymilacji są jednakowe i równe  $a_{1,max}$ . Zróżnicowanie osobników pojawia się, gdy przy zmniejszaniu ilości zasobów pogarszają się warunki pokarmowe. Wtedy szybkość asymilacji osobników z małymi ciężarami początkowymi zmniejsza się bardziej niż osobników z dużymi ciężarami początkowymi. Daje to liniową hierarchię osobników pod względem szybkości asymilacji. Gdy warunki pokarmowe pogarszają się dalej, szybkość asymilacji osobników z małymi ciężarami początkowymi staje się równa zero. Umierają one bezpotomnie. Szybkość asymilacji osobników o dużych ciężarach początkowych zmniejsza się, ale nieznacznie i pozostaje większa od zera.

Parametry  $a_2$  i  $b_2$  w zależności między ciężarem osobnika a jego szybkością respiracji są stałe i nie zależą ani od ilości zasobów, ani od obecności i liczby innych osobników w populacji.

Założmy, że model opisuje populację z niezachodzącymi pokoleniami. Osobniki nie umierają w trakcie wzrostu. Rozmnażają się one ewentualnie na końcu trwania pokolenia i potem umierają. Prowadzi to do założenia, że liczba  $z_i$  potomstwa produkowanego przez  $i$ -tego osobnika jest proporcjonalna do różnicy pomiędzy jego końcowym ciężarem  $w_{i,end}$  i pewnym progowym ciężarem  $w_{thr}$ :

$$z_i = Round(c(w_{i,end} - w_{thr})) \quad (7)$$

gdzie  $c$  jest stałą. Funkcja „Round” zaokrągliła liczby rzeczywiste do najbliższej liczby naturalnej. Osobniki z końcowym ciężarem mniejszym niż  $w_{thr}$  umierają bezpotomnie.  $w_{thr}$  zostało obliczone jako część  $\lambda$  ( $0 \leq \lambda \leq 1$ ) maksymalnego ciężaru końcowego przez podstawienie  $a_{1,max}$  w miejsce  $a_1$  w równania (2). Ciężary początkowe potomstwa każdego osobnika były wybierane z rozkładu normalnego z wariancją  $\sigma^2$

i średnim ciężarem równym ciężarowi początkowemu osobnika macierzystego. Liczba osobników w następnym pokoleniu  $N_{t+1}$  dana jest równaniem:

$$N_{t+1} = \sum_{i=1}^{N_t} z_i \quad (8)$$

Zasoby są stałe w czasie trwania pokolenia. Zasoby w następnym pokoleniu  $V_{t+1}$  są obliczane w następujący sposób

$$V_{t+1} = V_t + g - \sum_{i=1}^{N_t} a_{1,i} w_{end}^{b_1} \quad (9)$$

gdzie  $g$  jest stałym dopływem zasobów do układu. Suma w równaniu (9) opisuje kumulatywną w  $i$ -tym pokoleniu konsumpcję zasobów przez wszystkie osobniki w czasie ich wzrostu. Składnik  $a_{1,i} w_{end}^{b_1}$  daje pewne przybliżenie kumulatywnej konsumpcji osobnika w czasie jego wzrostu.

## 2.2. Symulacje dynamiki lokalnej populacji

Procedura użyta w symulacjach komputerowych była następująca. W chwili początkowej poziom zasobów był równy  $V_0$ , a początkowe ciężary początkowej liczby osobników  $N_0$  miały rozkład normalny ze średnią  $w_{0,mean}$  i wariancją  $\sigma^2$ . Następnie w każdym pokoleniu ciężary końcowe były obliczane zgodnie z równaniem (2) i procedurą opisaną wyżej. Potomstwo wszystkich osobników tworzyło następne pokolenie i cykl symulacji startował ponownie z nowym poziomem zasobów obliczanym według równania (9) i z nowymi początkowymi ciężarami osobników. Wartości ciężarów początkowych były wybierane z rozkładu normalnego wielokrotnie do momentu aż uzyskano wartość nie większą niż  $w_{max}$  i nie mniejszą niż  $w_{min}$ . Symulacja była zatrzymywana, gdy liczebność populacji była równa zeru lub gdy nie było zasobów.

Następujący podstawowy zestaw wartości parametrów był używany w symulacjach:  $a_{1,max}=0.11$ ,  $a_2=0.03$ ,  $b_1=0.7$ ,  $b_2=0.9$ ,  $w_{min}=14$ ,  $w_{max}=26$ ,

$w_{0,mean}=20$ ,  $\sigma^2=5$ . Wartości dodatkowych parametrów były następujące:  $\mu=1200$ ,  $\gamma=0.0$ ,  $\delta=1200$ ,  $\lambda=0.4$ ,  $c=0.1067$ ,  $g=200$ . Wartości początkowe:  $N_0=100$ ,  $V_0=10000$ . Używane było 30 klas ciężaru w czasie budowy rozkładu ciężarów początkowych.

### 3. Model metapopulacji

#### 3.1. Które osobniki migrują?

Rozpatrywano różne wersje modelu dynamiki metapopulacji w zależności od tego, które osobniki migrowały:

Model zerowy. Przypadek decyduje o tym, czy osobnik migruje, czy też pozostaje w macierzystej populacji. W tej wersji modelu przyjęto, że prawdopodobieństwo  $P$  tego, że osobnik będzie migrował jest stałe, takie samo dla wszystkich osobników i nie zależy od tego, ile zasobów uzyskał osobnik w wyniku konkurencji z innymi osobnikami.

Model A. Migrowały te osobniki, które w danym pokoleniu w wyniku podziału zasobów między konkurującymi osobnikami nie uzyskały zasobów i ich asymilacja była równa zero. Były to osobniki, których ciężary początkowe  $w_{0,i}$  spełniały nierówność:

$$w_{0,i} \leq w'$$

gdzie  $w$  jest największym ciężarem początkowym, dla którego asymilacja jest równa zero.

Model R. W tej wersji migrowały takie osobniki, które nie uzyskały żadnych zasobów oraz te osobniki, które uzyskały pewną ich ilość, lecz zbyt małą, aby mogły wyprodukować choć jednego potomka. Dla nich

$$z_{prog} = 0.$$

Model B. Osobniki migrowały wtedy, gdy żaden z nich nie mógł wyprodukować potomstwa i lokalna populacja bez możliwości migracji uległaby w następnym pokoleniu wymarciu. Wprowadzono do modelu parametr który określał, jakimi ciężarami początkowymi charakte-



ryzują się osobniki migrujące. Jeśli jego wartość jest prawie równa 1, to tylko osobniki o największych ciężarach początkowych (a więc osiągające największe ciężary końcowe) mogą migrować. Jeśli jego wartość jest równa 0, wtedy wszystkie osobniki, niezależnie od tego, jakim ciężarem początkowym się charakteryzowały, mogły migrować.

W modelach A i R migrowały osobniki „słabe”. Migracja mogła nastąpić w każdym pokoleniu, jeśli tylko znalazły się osobniki, których asymilacja była równa zeru (model A) lub tak mała, że nie pozwalała na wyprodukowanie nawet jednego potomka (model B) i jeśli w sąsiedztwie zajmowanego przez nie siedliska były inne wolne siedliska. Migracje nie miały miejsca nawet wtedy, gdy w sąsiedztwie były nie zasiedlone siedliska, jeśli poziom zasobów był na tyle duży, że w danym pokoleniu nie było kandydatów do migracji. Natomiast w modelu B migrowały osobniki „najsilniejsze”. Migracja odbywała się wtedy tylko w ostatnim pokoleniu przed ewentualnym wymarciem lokalnej populacji.

Migranci osiedlali się w siedlisku sąsiadującym bezpośrednio z siedliskiem, które opuścili. Mogli oni migrować tylko do siedliska pustego i nie mieli szansy osiedlić się w siedlisku już zajęтым. Jeśli z danym siedliskiem sąsiadowało więcej niż jedno puste siedlisko, wtedy przypadek decydował o tym, do którego siedliska udawali się migranci. Jeśli w sąsiedztwie pustego siedliska było więcej niż jedno zasiedlone siedlisko, z których osobnikom wypadło migrować do siedliska pustego, to przypadek decydował o tym, z którego siedliska osobniki ostatecznie się osiedlały. Nie było żadnej śmiertelności związanej z migracją. Wszystkie osobniki, które opuściły dane siedlisko docierały do sąsiedniego, nie zasiedlonego siedliska. W nowym siedlisku migranci jeszcze raz konkurowali i dzielili się zasobami dostępnymi w tym siedlisku. Podział zasobów odbywał się tak jak to opisano w rozdziale 2.1 omawiając model lokalnej populacji. Ilość zasobów, które uzyskiwał osobnik w wyniku konkurencji, zależała od jego ciężaru początkowego i od ilości zasobów dostępnych w nowym siedlisku. Maksymalne i minimalne ciężary początkowe potrzebne do obliczenia szybkości asymilacji osobnika były odpowiednimi wartościami tylko dla tych osobników, które migrowały i razem znalazły się w nowym siedlisku. Powodowało

to, że osobnik, który w macierzystej populacji miał asymilację zbyt małą, aby wyprodukować potomstwo, mógł w nowym siedlisku uzyskać ilość pokarmu wystarczającą do wydania potomstwa.

### 3.2. Dynamika zasobów w modelu metapopulacji

Dynamika zasobów w siedlisku, w którym liczebność nie była równa zero była taka jak ta opisana dla modelu lokalnej populacji (patrz rozdział 2.1). Przyjęto natomiast dwa różne typy dynamiki zasobów w siedlisku, w którym populacja lokalna wymarła i nie zostało ono ponownie zasiedlone.

Model bez regeneracji zasobów. W tym modelu założono, że do momentu ponownego zasiedlenia siedliska, w którym nastąpiło wymarcie lokalnej populacji, zasoby pozostają na takim poziomie, na jakim pozostawiła je populacja, która wymarła. Ponieważ lokalne populacje wymierały na ogół przy niskim poziomie zasobów, więc założenie to oznaczało, że migranci trafiający do niezasiedlonych siedlisk napotykały tam warunki utrudniające założenie populacji. W tej wersji modelu ponowna kolonizacja siedliska, w którym wcześniej wymarła populacja, była mniej prawdopodobna niż w wersji z regeneracją zasobów.

Model z regeneracją zasobów. W tej wersji modelu założono, że w następnym kroku czasowym po wymarciu populacji zasoby wracały do takiego poziomu, jaki był na początku symulacji w tym lokalnym siedlisku, czyli przyjmowały wartość  $V_0$ . Założenie to prowadziło do sytuacji, w której ponowna kolonizacja zwolnionego siedliska była znacznie łatwiejsza.

### 3.3. Symulacje

Szczególnie intensywnie badano model, w którym były tylko dwa lokalne siedliska. Symulowano również dynamikę metapopulacji w środowiskach złożonych z większej liczby lokalnych siedlisk (4, 9, 16, 25, 36, 64, 81 i 100 lokalnych siedlisk).

Jeśli środowisko składało się z dwóch lokalnych siedlisk to przyjmowano, że miało ono kształt prostokąta podzielonego na dwa równe

kwadraty, które stanowiły lokalne siedliska. Jeśli natomiast środowisko składało się z większej liczby lokalnych siedlisk, to przyjmowano, że miało ono kształt kwadratu podzielonego liniami pionowymi i poziomymi na odpowiednią liczbę lokalnych siedlisk o takich samych rozmiarach. A później zakładano, że przeciwległe krawędzie tego kwadratu stykają się. W ten sposób nawet siedliska leżące na krawędzi środowiska miały taką samą liczbą sąsiednich siedlisk, jak siedliska położone wewnątrz środowiska, choć niektóre z nich mogły się znajdować przy przeciwległych krawędziach. Jeśli środowisko złożone było z więcej niż dwóch lokalnych siedlisk, wtedy przyjmowano, że każde lokalne siedlisko ma cztery siedliska bezpośrednio z nim sąsiadujące: dwa w poziomie - z lewej i prawej jego strony oraz dwa w pionie - niżej i wyżej niż dane lokalne siedlisko.

Przyjęto, że w chwili początkowej wszystkie lokalne siedliska charakteryzują się taką samą ilością zasobów równą  $V_0$ . Jeśli od chwili początkowej siedlisko pozostawało niezasiedlone, to założono, że aż do momentu zasiedlenia ilość zasobów w nim pozostawała równa początkowej ilości zasobów  $V_0$ . W chwili początkowej tylko jedno siedlisko było zasiedlone. Znajdowało się ono w lewym górnym rogu przestrzeni. Umieszczano tam liczbę  $N_0$  osobników. Wartości  $N_0$  i  $V_0$  były takie same jak początkowa liczebność i początkowa ilość zasobów w modelu, w którym osobniki nie mogły migrować.

Metapopulacja wymierała, gdy w tym samym pokoleniu liczebności populacji we wszystkich lokalnych siedliskach były równe zeru.

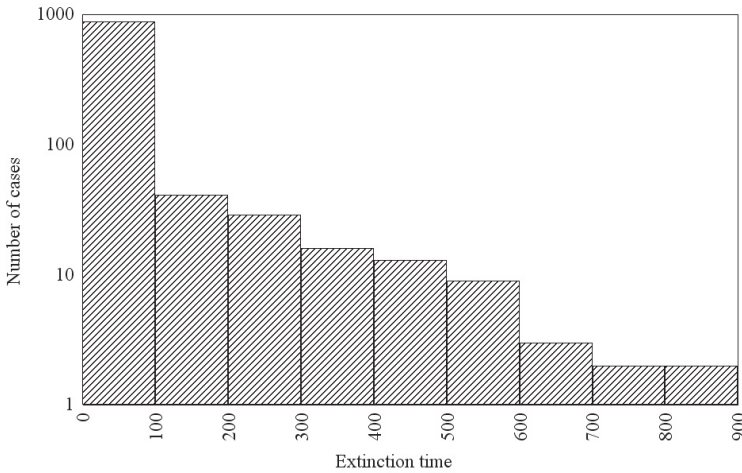
#### **4. Dynamika metapopulacji bez migracji**

Gdy populacja składa się z identycznych osobników, to jej dynamika wygląda następująco (Uchmański 1999). Początkowo obserwujemy wzrost liczebności populacji w kolejnych pokoleniach. Powoduje to jednak spadek ilości zasobów w środowisku. W związku z tym szybkość wzrostu populacji maleje, gdyż osobniki produkują mniej potomstwa. Ponieważ osobniki są takie same, to wszystkie tak samo reagują na obniżenie ilości zasobów. Dzieje się tak do momentu, gdy zasoby osiągną taki poziom, że osobniki nie są w stanie wyprodukować ani

jednego potomka. W tym momencie populacja złożona z identycznych osobników wymiera. Zwykle czas, jaki upływa w tym wypadku do wymarcia populacji, jest krótki.

Populacja złożona z osobników, które różnią się, może trwać znacznie dłużej (Grimm, Uchmański 2002, Uchmański 2000). Teraz populacja składa się z osobników „słabych”, które umierają bezpotomnie, i „silnych”, które są w stanie produkować potomstwo nawet wtedy, gdy poziom zasobów jest niski. Początkowy wzrost liczby osobników w populacji nie prowadzi najczęściej do jej wymarcia. Zamiast tego liczebność zaczyna spadać. Może się zdarzyć, że populacja osiągnąwszy minimum, wymrze. Ale znacznie częściej będzie się zdarzać, że pokonawszy pierwsze minimum liczebności, populacja zacznie ponownie przyrastać i cały cykl się powtórzy. Populacja może przetrwać wiele takich faz wzrostu i spadku liczebności. O tym, czy populacja wymrze w minimum liczebności decyduje przypadek. Może się bowiem zdarzyć, że losowo wybierane ciężary początkowe potomstwa będą tak małe, że w warunkach, jakie panuje w tym momencie, żaden osobnik nie będzie w stanie wydać potomstwa. Tak więc typowym rozwiązaniem modelu lokalnego są oscylacje liczebności populacji i odpowiadającej im ilości zasobów, które kończą się wymarciem populacji.

Z powodu istniejących w modelu elementów stochastycznych (losowy wybór ciężarów początkowych potomstwa) wielokrotne powtarzanie symulacji prowadzi do różnych wyników. Populacje z kolejnych symulacji charakteryzują się różnymi czasami wymarcia. Rozkład czasu wymarcia pokazuje rys. 2. Symulacje z najkrótszymi czasami wymarcia, to przypadki, w których ma miejsce początkowy wzrost liczebności, a potem jej spadek do zera. Dłuższe czasy wymarcia pochodzą z symulacji, w których populacja przechodzi przez kolejne fazy wzrostu i spadku liczebności.



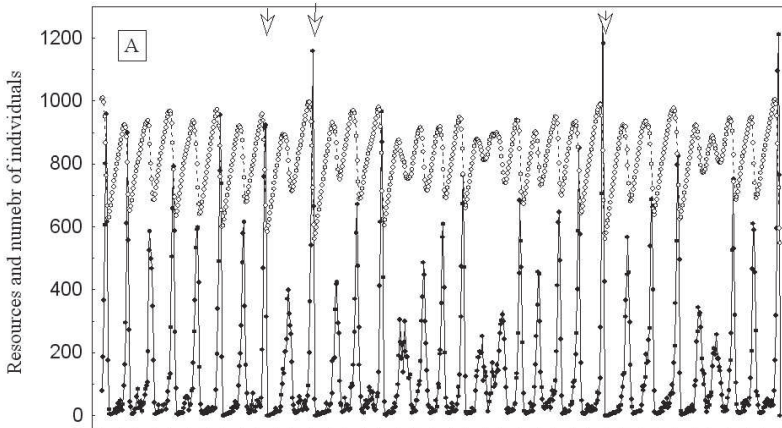
**Rys. 2.** Rozkład czasów trwania populacji w lokalnym siedlisku bez możliwości migracji. Wyniki 1000 symulacji modelu dla standardowych wartości parametrów. Lokalna populacja w tym modelu zawsze wymiera. Przyczyny tego wymierania opisane są w Uchmański (2000). Krótkie czasy trwania populacji są zwykle wynikiem wykładniczego wzrostu populacji, wyczerpania zasobów i spadku populacji do zera. Dłuższe czasy trwania populacji są rezultatem powtarzających się oscylacji liczebności i zasobów. Rozrzut czasów trwania wynika z elementu losowego zawartego w modelu. Początkowe ciężary potomstwa są bowiem wybierane z rozkładu normalnego.

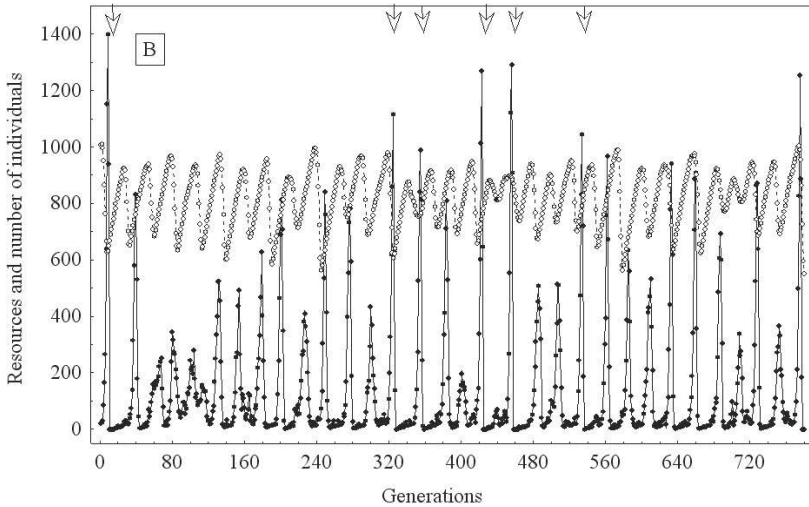
Parametr  $c$  opisuje intensywność reprodukcji. Zwiększenie jego wartości oznacza wzrost liczby potomstwa i w konsekwencji liczebności populacji. Prowadzi to do szybszego wyczerpania zasobów i wymarcia populacji. Parametr  $\mu$  mówi o nasileniu różnic między osobnikami w szybkości asymilacji zasobów. Wzrost wartości tego parametru powoduje zwiększenie różnic między osobnikami oraz wzrost średniego czasu wymarcia populacji.

## 5. Wyniki modelu z dwoma lokalnymi siedliskami

### 5.1. Dynamika metapopulacji – wstępne wyniki

Typową dynamikę metapopulacji dla standardowych wartości parametrów w modelu A ilustruje rys. 3 (pokazano przypadek długiego czasu wymarcia). Już w pierwszych paru krokach czasowych drugie lokalne siedlisko, które było puste w chwili początkowej, zostaje zasiedlone. Później, gdy jedna z lokalnych populacji wymrze, w drugiej, składającej się ze zróżnicowanych osobników, są kandydaci do migracji. Zwykle jest tak, że pierwsza próba zasiedlenia pustego siedliska się nie powiedzi. Migrujące osobniki nie wydają potomstwa (migranci są zbyt słabi, poziom zasobów w opuszczonym siedlisku zbyt niski). Jednak po kilku takich próbach puste siedlisko zostaje zasiedlone. Metapopulacja trwa dzięki wzajemnemu zasilaniu się w osobniki obu lokalnych populacji. W końcu jednak metapopulacja wymiera. Dzieje się tak, gdy jedno z siedlisk jest puste, a w drugim lokalna populacja wymiera nie zdążąwszy zasiedlić pustego siedliska.



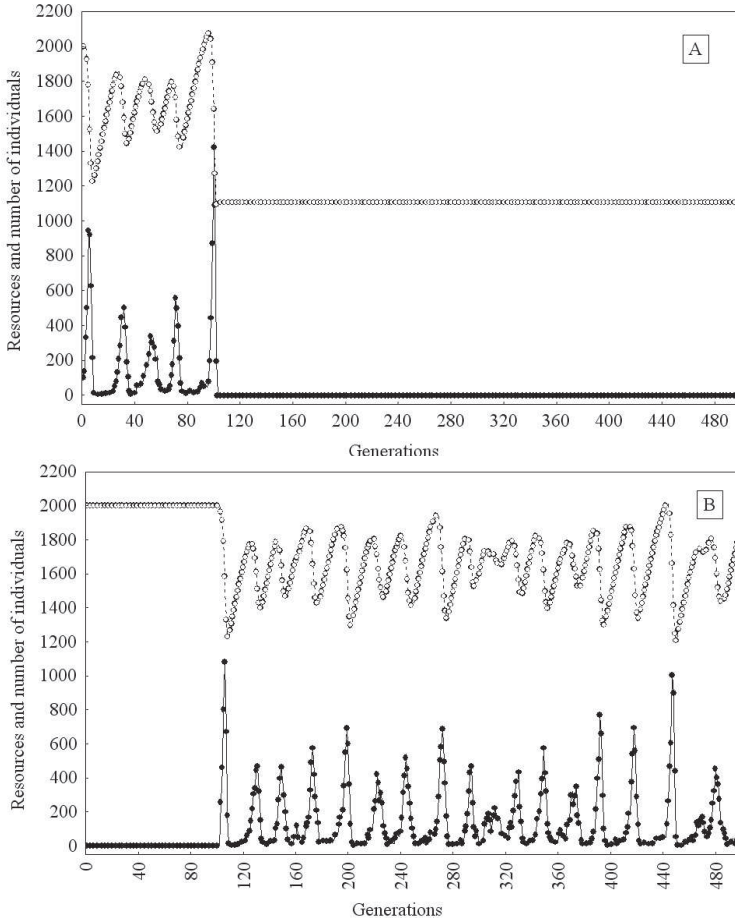


**Rys. 3.** Dynamika liczebności (wypełnione kółka) i zasobów (nie-wypełnione kółka) w środowisku złożonym z dwóch lokalnych popu-lacji. Rysunek A ilustruje liczebność i zasoby pierwszej, a rysunek B drugiej populacji. Wersja A modelu bez regeneracji zasobów – migru-ją te osobniki, które w wyniku konkurencji mają zerową asymilację. Strzałkami zaznaczono pokolenia, w których lokalna populacja wymiera. Puste siedlisko jest wtedy zasiedlane przez osobników gotowych do migracji z drugiej lokalnej populacji.

Podobnie dynamika metapopulacji wygląda dla modelu R oraz mo-delu zerowego. Tak samo bowiem jak w modelu A, także w tych wers-jach modelu w każdym kroku czasowym, w którym poziom zasobów jest odpowiednio niski, istnieją w populacji kandydaci gotowi migro-wać do sąsiedniego siedliska, gdy ono się tylko zwolni.

Inaczej wygląda dynamika metapopulacji dla modelu B i standar-dowych wartości parametrów. W tym modelu początkowo popula-cja trwa tylko w jednym siedlisku. Dynamika populacji przypomina dynamikę populacji bez migracji. W momencie, w którym populacja lokalnie wymiera (żaden osobnik nie jest w stanie wyprodukować po-tomstwa), populacja przenosi się do drugiego siedliska. Takich przenie-

sin może być wiele, ale metapopulacja wymiera, gdy po przenosinach osobniki nie są w stanie w nowym siedlisku wydać potomstwa. Daje to charakterystyczny obraz dynamiki metapopulacji - populacja “przełącza” się między lokalnymi siedliskami (rys. 4), a nie rozprzestrzenia się we wszystkich dostępnych siedliskach tak, jak ma to miejsce w innych wersjach modelu.



**Rys. 4.** Dynamika liczebności (wypełnione kółka) i zasobów (nie-wypełnione kółka) w środowisku złożonym z dwóch lokalnych popu-



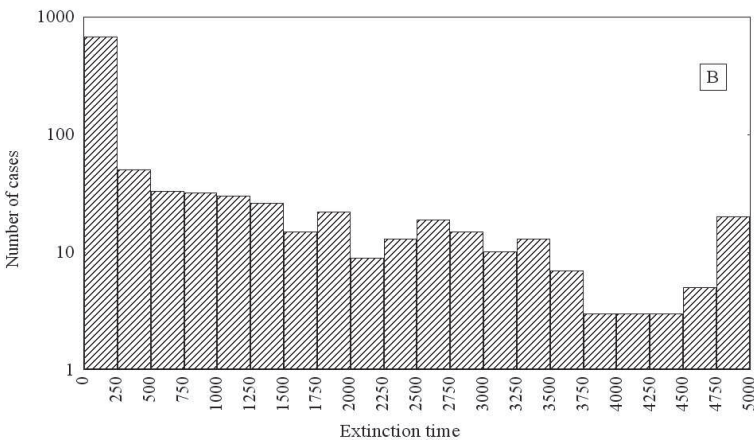
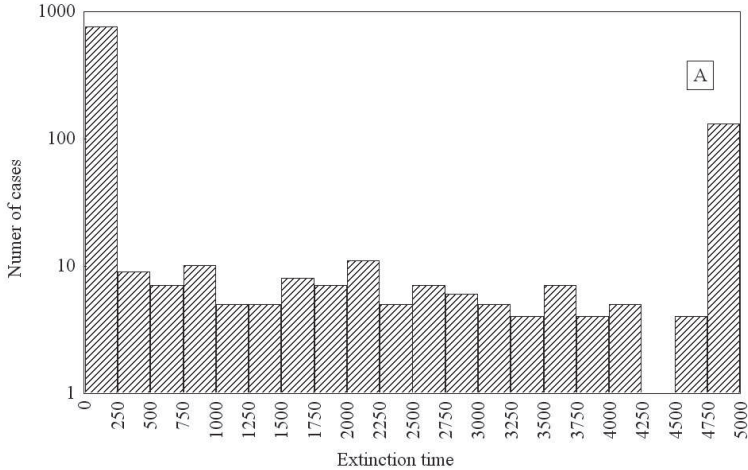
lacji. Rysunek A ilustruje liczebność i zasoby pierwszej, a rysunek B drugiej populacji. Wersja B modelu bez regeneracji zasobów – osobniki migrują tuż przed wymarciem lokalnej populacji. W chwili początkowej populacja przedstawiona na rysunku A jest zasiedlona, a populacja z rysunku B pusta. Tuż przed wymarciem populacji jej osobniki przenoszą się do niezasiedlonego siedliska. Siedlisko pierwotnie zajęte staje się puste. Zasoby nieeksploatowane pozostają na stałym poziomie. Brak regeneracji zasobów widać w tym, że w opuszczonym siedlisku zasoby pozostają na tym poziomie, na którym były w momencie wymarcia populacji.

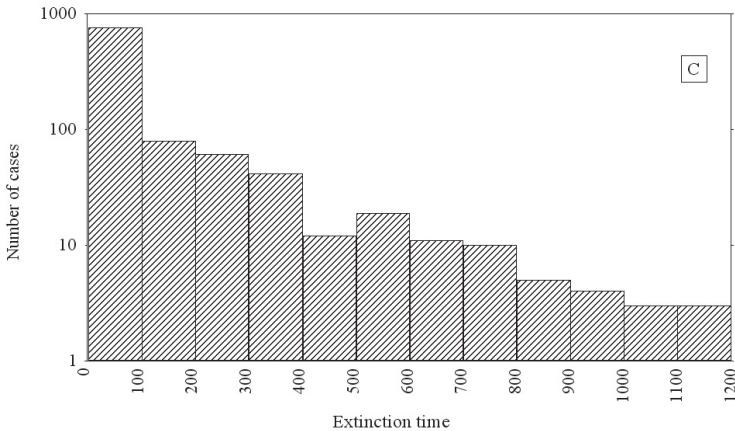
We wszystkich modelach średni czas wymarcia metapopulacji zależy od jakości siedliska, które w chwili początkowej nie jest zasiedlone. Charakteryzowane jest ono przez parametr modelu opisujący szybkość odnawiania eksploatowanych zasobów. Do symulacji wybrano wartość tego parametru, która daje pośrednią wartość średniego czasu wymarcia metapopulacji.

Oprócz parametrów, które występują we wszystkich wersjach modelu metapopulacji, w modelu B i w modelu zerowym istnieją parametry charakterystyczne tylko dla tych typów modelu. Średni czas wymarcia metapopulacji w modelu B, zależy od wartości parametru określającego, które osobniki przenoszą się do innego siedliska w momencie wymarcia lokalnej populacji. Najdłuższy średni czas wymarcia metapopulacji osiąga, gdy czynią tak wszystkie osobniki. Czas ten maleje, gdy przenoszą się tylko osobniki o coraz to większym ciężarze. Spada on do połowy maksymalnej wartości, jeśli migrują osobniki tylko z klasy osobników najcięższych. W modelu zerowym średni czas wymarcia metapopulacji zależy z kolei od wartości prawdopodobieństwa, z jakim osobnik zaliczany jest do grupy ewentualnych migrantów. Osiąga on maksimum dla prawdopodobieństwa  $p=0.1$  i jest mniejszy dla jego innych wartości. W symulacjach przyjmowano takie wartości tych parametrów, aby średni czas wymarcia metapopulacji był największy.

## 5.2. Czas wymarcia lokalnej populacji i metapopulacji

Na rys.5 pokazano rozkłady czasów wymarcia metapopulacji z dwoma lokalnymi siedliskami dla różnych wersji modelu. Użyto tych samych standardowych wartości parametrów, co w prezentowanym wcześniej modelu populacji lokalnej. Pokazano wyniki modelu zerowego oraz modelu A i B bez regeneracji zasobów. Model R daje dla użytych tu wartości parametrów wyniki bardzo podobne do wyników modelu A.





**Rys. 5.** Rozkład czasów wymarcia metapopulacji złożonej z dwóch lokalnych populacji. A – wyniki dla wersji A modelu, B – dla modelu zerowego i C – dla wersji B modelu, wszystkie bez regeneracji zasobów. Widać wzrost trwałości metapopulacji w stosunku do trwałości lokalnej populacji (patrz rys.2) i różnice między wersjami modelu metapopulacji.

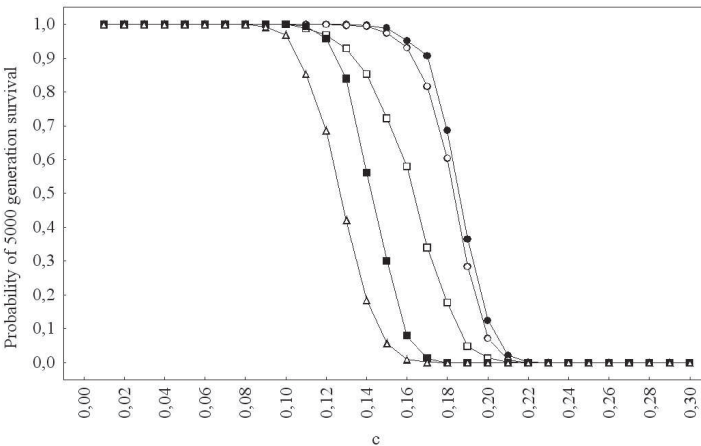
W przypadku modelu metapopulacji wzrasta znacznie udział symulacji z długimi czasami wymarcia w stosunku do modelu lokalnej populacji. Największy udział długich czasów wymarcia jest wtedy, gdy migranci to osobniki słabsze. Pokazano to w przypadku, gdy migranci to osobniki, które w konkurencji z innymi w lokalnym siedlisku nie mają szansy uzyskać pokarmu (model A). Podobne wyniki uzyskuje się wtedy, gdy migrują osobniki, które w lokalnym siedlisku nie mają szansy wydania potomstwa, czyli w przypadku modelu R. Jeśli migrują osobniki losowo wybrane z populacji, to metapopulacja nie charakteryzuje się już tak dużym udziałem długich czasów wymarcia. Znacznie krótsze czasy wymarcia obserwuje się w przypadku modelu B, czyli wtedy, gdy migracja ma miejsce w momencie wymarcia lokalnej populacji.

Występowania różnych czasów wymarcia spowodowało konieczność użycia dwóch różnych miar trwałości metapopulacji. W warunkach, gdy nie rejestrowano długich czasów wymarcia, dobrą miarą trwałości metapopulacji był średni czas wymarcia. Gdy metapopula-

cji zdarzało się trwać dłużej niż 5000 pokoleń, wtedy obliczano prawdopodobieństwo  $P_{5000}$  przetrwania przez metapopulację, co najmniej 5000 pokoleń. Wartość tego prawdopodobieństwa obliczano na podstawie stu powtórzeń tej samej symulacji komputerowej.

### 5.3. Czas wymarcia metapopulacji w zależności od tempa reprodukcji

Zależność prawdopodobieństwa  $P_{5000}$  wymarcia metapopulacji od parametru  $c$ , który jest miarą szybkości reprodukcji osobników, jest jakościowo podobna dla wszystkich wersji modelu (Rys. 6). Początkowo dla małych wartości  $c$ , gdy lokalna populacja charakteryzuje się długimi czasami wymarcia, także metapopulacja trwa długo. Ale dzieje się to dlatego, że w tym wypadku ta populacja, która znajdowała się w środowisku w chwili początkowej, trwa cały czas w tym samym siedlisku. Nawet jeśli migranci zasiedlili sąsiednie początkowo puste siedlisko, to założona tam populacja także trwa bardzo długo i nie obserwuje się wymierania w lokalnych siedliskach i powtórnego ich zasiedlania. Dla małych wartości  $c$  nie ma różnic między wersjami modelu, ich wyniki są takie same, jak dla modelu bez migracji, a możliwość migrowania do niezasiedlonych siedlisk nie ma wpływu na trwałość metapopulacji.



**Rys. 6.** Zależność między prawdopodobieństwem przetrwania 5000 pokoleń przez metapopulację w środowisku złożonym z dwóch lokal-

nych siedlisk a parametrem  $c$ , który wpływa na liczbę potomstwa produkowanego przez osobniki. Wzrost wartości tego parametru daje wzrost reprodukcji. Niewypełnione trójkąty – lokalna populacja bez możliwości migracji, wypełnione kwadraty – wersja B modelu, niewypełnione kwadraty – model zerowy, niewypełnione kółka – wersja R modelu, wypełnione kółka – wersja A modelu. Wszystkie wersje bez regeneracji zasobów.

Dla dużych wartości parametru  $c$  lokalne populacje mają bardzo krótkie czasy wymarcia. Nawet jeśli drugie początkowo niezasiedlone siedlisko zostanie skolonizowane to i tam wkrótce populacja lokalnie wymrze. Zjawisko to bardzo łatwo prowadzi do wymarcia całej metapopulacji. Daje to także dla dużych wartości  $c$  brak różnic między wersjami modelu i powoduje, że ich wyniki są takie same, jak dla modelu bez migracji.

Wpływ możliwości migracji na trwałość metapopulacji ujawnia się dla pośrednich wartości parametru  $c$ . Wtedy bowiem lokalna populacja charakteryzuje się krótkimi czasami wymarcia. Oznacza to, że w poszczególnych siedliskach populacje lokalnie wymierają, jednakże w przypadku metapopulacji zwalniane siedliska są zasiedlane przez migrantów z zajętych siedlisk, co w rezultacie prowadzi do tego, że czas wymarcia metapopulacji jest dłuższy niż czas wymarcia lokalnej populacji dla tych samych wartości parametru  $c$ .

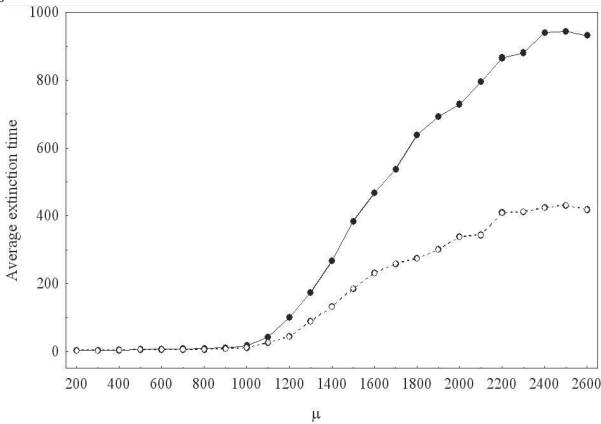
Różnice w wynikach między wersjami modelu metapopulacji istnieją tylko dla pośrednich wartości parametru  $c$ . Najniższymi wartościami prawdopodobieństwa  $P_{5000}$  charakteryzuje się populacja bez migracji. Największe wartości prawdopodobieństwa daje model A. Zbliżone, ale nieco mniejsze wartości daje model R. Model B i model zerowy charakteryzują się pośrednimi wartościami prawdopodobieństwa  $P_{5000}$ . Pokazane na rys. 6 krzywe dla modelu B i modelu zerowego narysowane zostały na podstawie symulacji, w których prawdopodobieństwo migracji w modelu zerowym i parametr opisujący, z jakimi ciężarami w modelu B osobniki mogły migrować, przyjmowały wartości dające najdłuższe czasy wymarcia metapopulacji. Tak więc dla innych wartości tych parametrów odpowiednie krzywe leżeć będą między pokaza-

nymi na rys. 6 krzywymi dla modelu B i modelu zerowego, a krzywą dla populacji bez migracji.

#### 5.4. Czas wymarcia metapopulacji w zależności od zmienności osobniczej

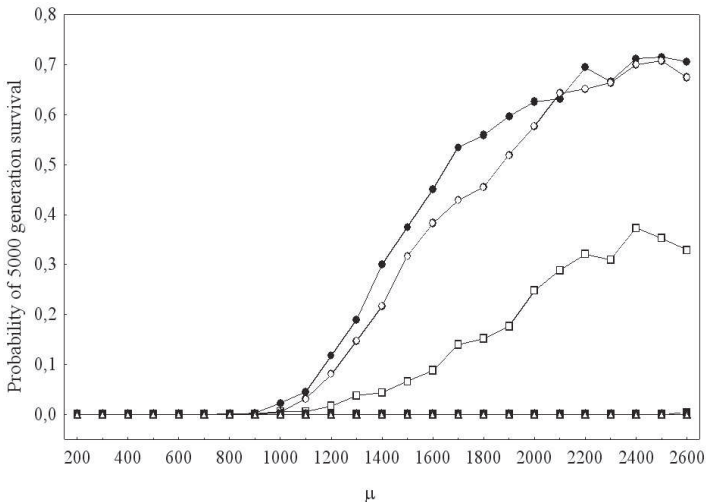
Średni czas wymarcia populacji, której osobniki pozbawione są możliwości migracji zależy od różnic między osobnikami w szybkości asymilacji, charakteryzowanych przez parametr  $\mu$  (patrz równanie (6)). Wzrost wartości tego parametru, a zatem wzrost różnic między osobnikami w ilości asymilowanych zasobów, prowadzi do wzrostu średniego czasu wymarcia populacji bez migracji.

Trwałość metapopulacji również rośnie ze wzrostem wartości parametru  $\mu$ . W przypadku modelu B wzrost średniego czasu wymarcia jest niewielki, porównywalny z tym, jaki osiąga populacja bez migracji (rys. 7). Większy przyrost średniego czasu wymarcia metapopulacji obserwuje się w przypadku modelu zerowego to znaczy wtedy, gdy migrują osobniki losowo wybrane z populacji. Natomiast gdy migrują osobniki wybrane w sposób nielosowy, to znaczy dla modeli A i R, wzrost zmienności osobniczej prowadzi do bardzo dużego wzrostu trwałości metapopulacji, którą trzeba już mierzyć prawdopodobieństwem  $P_{5000}$  (rys. 8). Nie widać większych różnic między modelami A i R.



**Rys. 7.** Zależność średniego czasu wymarcia metapopulacji w środowisku złożonym z dwóch lokalnych siedlisk od parametru  $\mu$ , który

w modelu charakteryzuje nasilenie różnic między osobnikami w asymilacji zasobów. Wzrost wartości tego parametru przy stałym poziomie zasobów prowadzi do wzrostu różnic między osobnikami. Wzrost różnic w modelu jest realizowany przez zwiększenie nachylenia linii prostej na rys. 1. Wypełnione kółka – wyniki dla wersji B modelu bez regeneracji, niewypełnione kółka – model lokalnej populacji bez migracji.



**Rys. 8.** Zależność między prawdopodobieństwem przetrwania 5000 pokoleń przez metapopulację w środowisku złożonym z dwóch lokalnych siedlisk a parametrem  $\mu$ . Niewypełnione trójkąty – lokalna populacja bez możliwości migracji, wypełnione kwadraty – wersja B modelu (te dwie linie nakładają się na siebie), niewypełnione kwadraty – model zerowy, niewypełnione kółka – wersja R modelu, wypełnione kółka – wersja A modelu. Wszystkie bez regeneracji zasobów.

Modele metapopulacji w modelu A i R uzyskują dużą trwałość dla dużych wartości parametru  $\mu$  dzięki wielokrotnemu wzajemnemu kolonizowaniu siedlisk. Przyczyniało się więc do tego w sposób istotny to, że osobniki mogły migrować między lokalnymi siedliskami oraz to, że z powodu dużej zmienności osobników w populacji zawsze byli kandy-

daci gotowi migrować, jeśli tylko sąsiednie siedlisko się zwalniało. Dla małych zmienności w szybkości asymilacji osobników, gdy lokalna populacja trwa krótko i gdy w mało zróżnicowanej populacji brak było kandydatów do migrowania, bardzo rzadko zdarzało się, że osobniki z siedliska, które było zasiedlone w chwili początkowej, migrowały do siedliska sąsiedniego, tworząc tam trwającą przez pewien czas populację (nie mówiąc już o wielokrotnym zasiedlaniu siedliska).

Wzrost trwałości metapopulacji w przypadku modelu B wynika z tego, że wraz ze zwiększeniem zmienności osobniczej rośnie prawdopodobieństwo migranta o dużym ciężarze zdolnego zasiedlić wolne siedlisko. Jednak najczęściej obserwuje się tylko jeden akt zasiedlenia sąsiedniego, pustego siedliska po wymarciu początkowo istniejącej populacji. Wymiera ona w momencie, gdy poziom zasobów w tym siedlisku jest niski. Ponieważ rozpatrywano tu wersje modelu bez regeneracji zasobów, więc przez cały czas przebywania osobników w sąsiednim siedlisku poziom zasobów w opuszczonym siedlisku jest tak samo niski i osobniki mają małą szansę skolonizować je ponownie w momencie wymarcia populacji w zasiedlonym siedlisku. Stąd tylko dwukrotny wzrost średniego czasu wymarcia metapopulacji w modelu B w porównaniu z modelem populacji bez migracji (patrz rys. 7).

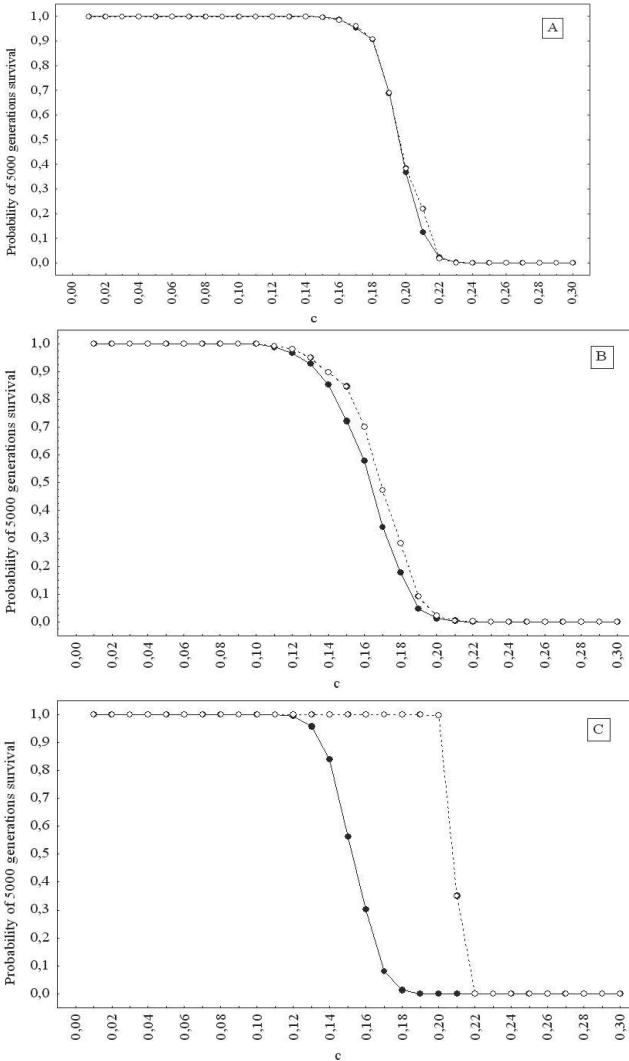
### 5.5. Dynamika zasobów a dynamika metapopulacji

Trwałość metapopulacji zależy od tego, co dzieje się z zasobami lokalnego siedliska, gdy wymrze zasiedlająca go populacja - czy trwają one na takim poziomie, na jakim pozostawiła je wymierająca populacja, czy też ulegają regeneracji do początkowej wartości  $R_0$ . Wyniki zależały od wersji modelu. Zilustrowano to na przykładzie zależności prawdopodobieństwa  $P_{5000}$  od wartości parametru  $c$ , czyli parametru opisującego intensywność produkcji potomstwa.

Dla modelu A i R nie zaobserwowano różnic w wartościach  $P_{5000}$  między modelami z regeneracją zasobów i bez regeneracji zasobów (dla modelu A ilustruje to rys. 9a). W modelu zerowym obserwowano pewien wzrost wartości  $P_{5000}$  w przypadku regeneracji zasobów



(rys. 9b). Największe różnice w wartościach  $P_{5000}$  były dla modelu B (rys. 9c).



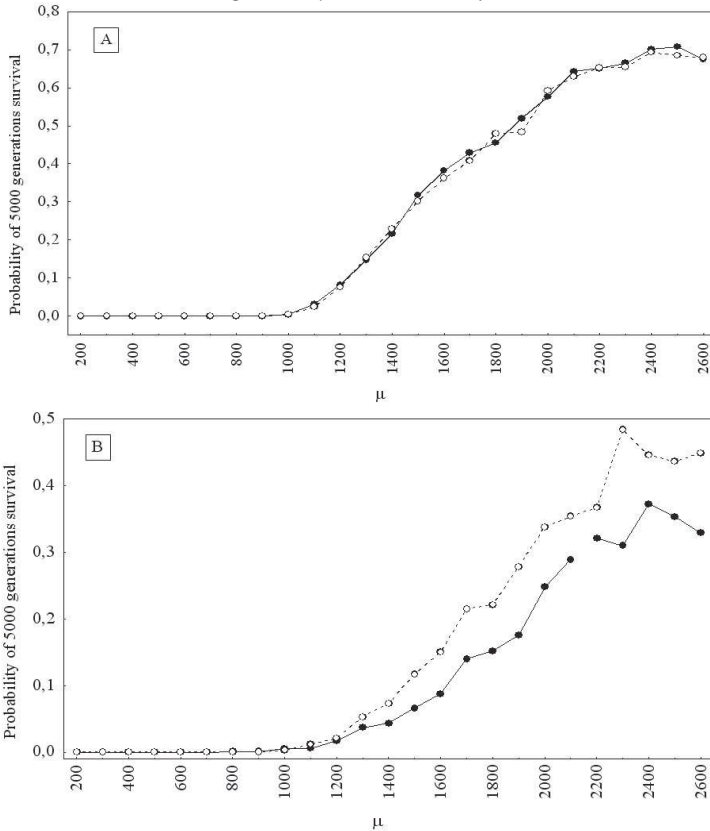
Rys. 9. Zależność między prawdopodobieństwem przetrwania 5000 pokoleń przez metapopulację a parametrem  $c$ . A – wersja A modelu,

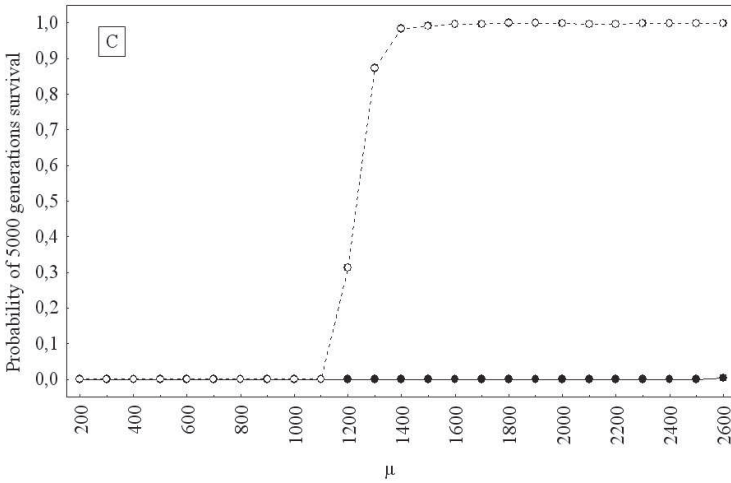
B – model zerowy, C – wersja B modelu. Niewypełnione kółka – model metapopulacji w środowisku złożonym z dwóch lokalnych siedlisk z regeneracją zasobów, wypełnione kółka – bez regeneracji zasobów.

Aby wyjaśnić te wyniki, trzeba przypomnieć, jak działa założenie o regeneracji zasobów. W opuszczonym siedlisku zasoby wracają do poziomu  $R_0$  wtedy, gdy przynajmniej w ciągu jednego pokolenia nie pojawiają się tam migranci z sąsiedniego siedliska, nawet tacy, którzy żyją tylko jedno pokolenie, gdyż nie są w stanie założyć dłuższej trwającej populacji. W modelach A i R, jeśli tylko zmienność osobnicza jest wystarczająco duża, zawsze są kandydaci do migracji do zwolnionego siedliska. Po wymarciu lokalnej populacji najczęściej mają miejsce kilkakrotne próby zasiedlenia zwolnionego siedliska, które kończą się sukcesem, ale prawie nigdy nie ma takiej sytuacji, że zwolnione siedlisko pozostaje bez osobników przynajmniej przez jedno pokolenie. Tak więc w modelach A i R mechanizm regeneracji zasobów nie działa. W modelu zerowym, w którym kandydaci do migrowania wybierani są losowo, istnieje zawsze niezerowe prawdopodobieństwo, że żaden taki osobnik nie zostanie w danym pokoleniu wybrany. Jeśli dodatkowo w sąsiednim siedlisku populacja wymarła, to wtedy mechanizm regeneracji zasobów zaczyna działać, zasoby przyjmują tam wartość  $R_0$ , co bardzo ułatwia start populacji, która się w tym siedlisku osiedli. Mechanizm regeneracji zasobów działa zawsze w modelu B. W momencie, gdy wszystkie osobniki nie mają szansy wyprodukowania potomstwa i lokalna populacja wymarłaby w następnym pokoleniu, osobniki przenoszą się do sąsiedniego siedliska. Nikt nie próbuje zasiedlić zwolnionego siedliska, dopóki w sąsiednim siedlisku osobnikom nie dzieje się źle. Tak więc tuż po zwolnieniu początkowo zajętego siedliska zasoby wracają tam do poziomu  $R_0$ . Jeśli ponownie pojawiają się w nim osobniki, to mają one znacznie lepsze warunki życia niż wtedy, gdyby zasoby trwały na takim poziomie, zwykle niskim, na jakim pozostawiła je poprzednia lokalna populacja. Jeśli więc tylko parametr  $c$  ma taką wartość, że lokalna populacja może trwać wystarczająco długo, to model metapopulacji w wersji B wchodzi w cykl właściwie

nieskończonych przenosin pomiędzy lokalnymi siedliskami. Daje to  $P_{5000} = 1$ .

Wyniki w szczegółach wyglądają trochę inaczej, jeśli wpływ założenia o regeneracji zasobów śledzimy dla różnych wartości parametru  $\mu$ . Podobnie jak poprzednio w modelu R nie ma różnic między wersją z regeneracją i bez niej (rys. 10a). W modelu zerowym dla dużych zmienności osobniczych obserwuje się większe wartości prawdopodobieństwa  $P_{5000}$  w modelu z regeneracją zasobów niż w przypadku jej braku (rys. 10b). Najsilniej na założenie o regeneracji zasobów reaguje model B. Jeśli tylko zmienność osobnicza jest wystarczająco duża, to  $P_{5000} = 1$  dla modelu z regeneracją zasobów (rys. 10c).





**Rys. 10.** Zależność między prawdopodobieństwem przetrwania 5000 pokoleń przez metapopulację a parametrem  $\mu$ . A – wersja A modelu, B – model zerowy, C – wersja B modelu. Niewypełnione kółka – model metapopulacji w środowisku złożonym z dwóch lokalnych siedlisk z regeneracją zasobów, wypełnione kółka – bez regeneracji zasobów.

Gdy zmienność osobnicza jest niewielka, lokalna populacja trwa niedługo, a osobniki różnicują się dopiero wtedy, gdy poziom zasobów jest niski, czyli tuż przed wymarciem lokalnej populacji. Oznacza to, że w modelu A i R populacja w siedlisku początkowo niezasiedlonym pojawi się stosunkowo wcześniej. Obie populacje, w siedlisku początkowo zasiedlonym i sąsiednim, rozwijają się prawie synchronicznie i w podobnym czasie wymierają. Ponieważ ogólnie populacje z małą wartością  $\mu$  żyją krótko, więc również wymarcie całej populacji następuje w krótkim czasie. Ten czas wymarcia jest na tyle krótki, że obecność lub brak regeneracji zasobów nie wpływa na czas wymarcia metapopulacji. Dla większej wartości parametru  $\mu$  to znaczy wtedy, gdy większa jest zmienność osobników w populacji, kandydaci do migrowania istnieją zawsze, niezależnie od tego, czy są to osobniki, któ-

rych asymilacja jest równa zeru, czy też są to osobniki, które się nie rozmnażają. Działa tu efekt opisany wcześniej – zasoby nie mają czasu się zregenerować, gdyż ciągle ponawiane są próby zasiedlenia wolnego siedliska. Dlatego wyniki dla modeli A i R są podobne i nie ma różnic między modelami z regeneracją zasobów i bez niej w tym zakresie parametru  $\mu$ . W modelu zerowym zasoby w wolnym siedlisku mają możliwość się zregenerować, gdyż w tej wersji modelu zawsze istnieje niezerowe prawdopodobieństwo, że żaden osobnik nie zostanie wybrany do migracji. Wzrost zmienności osobników zwiększa prawdopodobieństwo wyboru migranta zdolnego do zasiedlenia wolnego siedliska, a możliwość regeneracji zasobów zwiększają szanse na uwieńczone sukcesem zasiedlenie wolnego siedliska. W modelu B bez regeneracji zasobów nie ma widocznej zależności  $P_{5000}$  od parametru  $\mu$ . To kto migruje w momencie wymarcia populacji ma tylko nieznaczny wpływ na dynamikę metapopulacji. Gdy zmienność osobnicza jest mała, czas życia lokalnej populacji jest bardzo krótki, a to daje także bardzo krótki czas życia metapopulacji. Jeśli tylko zmienność osobnicza jest na tyle duża, że zapewnia dłuższe czasy istnienia lokalnych populacji, to możliwość regeneracji zasobów prowadzi do wielokrotnego migrowania osobników między dwiema lokalnymi siedliskami. Dzieje się tak, gdyż po opuszczeniu lokalnego siedliska, zasoby wracają w nim do początkowej, wysokiej wartości  $R_0$ , co ułatwia w przyszłości ponowne zasiedlenie tego siedliska.

## **6. Wyniki modelu z wieloma lokalnymi siedliskami**

Badano prawdopodobieństwo wymarcia metapopulacji w środowisku składającym się z wielu lokalnych siedlisk. Symulacje prowadzono dla 4, 9, 16, 25, 36, 49, 64, 81 i 100 lokalnych siedlisk zajmujących przestrzeń w kształcie kwadratu.

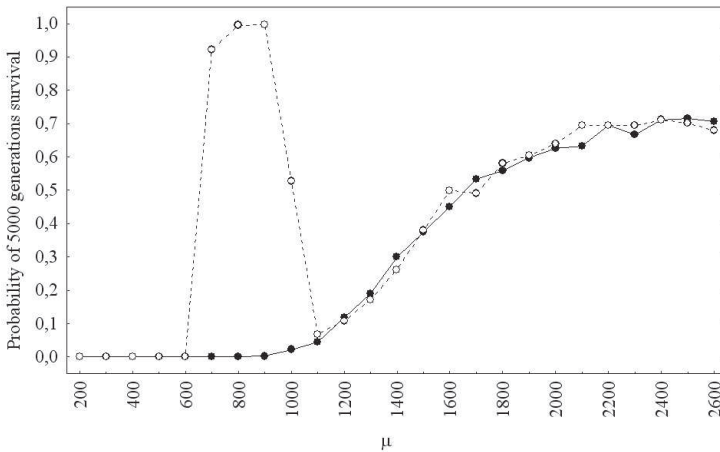
We wszystkich przypadkach dla modelu A i R obserwowano podobny typ dynamiki metapopulacji przy tych samych warunkach początkowych. Dla standardowego zestawu parametrów w pierwszym etapie zasiedlania przestrzeni osobniki rozprzestrzeniały się z siedliska zajętego w chwili początkowej. Zajmowane były wszystkie lokalne siedli-

ska, ale w niektórych z nich populacje lokalnie wymierały. Dla małej liczby lokalnych siedlisk miało to miejsce stosunkowo często, gdyż najczęściej obserwowano, że lokalnie liczebność populacji początkowo przyrastała, aby potem spaść do zera. Jeśli metapopulacja wymarła w tym początkowym okresie, to dla wartości parametrów użytych w modelu czas wymarcia metapopulacji był rzędu kilkudziesięciu pokoleń. Jeśli jednak w choć w jednym lokalnym siedlisku zdarzyła się populacja, która szczęśliwie przeżyła ten pierwszy kryzys demograficzny, to osobniki migrujące z niej powtórnie zasiedlały całe środowisko i taka metapopulacja trwała znacznie dłużej, często dłużej niż maksymalny czas trwania symulacji, czyli 5000 pokoleń. W tym czasie obserwowano lokalne wymieranie populacji, ale nigdy nie następowało to w wielu lokalnych siedliskach równocześnie, a puste siedliska były najczęściej ponownie zasiedlane.

Prawdopodobieństwo przetrwania tego kryzysu demograficznego, który pojawiał się po pierwszych kilkunastu pokoleniach i trwania dłużej niż 5000 pokoleń zależało od wielkości przestrzeni, w której umieszczono metapopulację. Rys. 11 ilustruje dla modelu A, jak prawdopodobieństwo  $P_{5000}$  rośnie wraz z liczbą lokalnych siedlisk, na które podzielona była przestrzeń modelu. Przyrosty prawdopodobieństwa były największe wtedy, gdy przestrzeń modelu była niewielka. Dla coraz większej liczby lokalnych siedlisk przyrosty prawdopodobieństwa maleją, co świadczy o tym, że dla jeszcze większej liczby lokalnych siedlisk prawdopodobieństwo  $P_{5000}$  osiąga nasycenie i dla przestrzeni składającej się z dużej liczby lokalnych siedlisk nie będziemy prawdopodobnie obserwować dalszego jego wzrostu.

Prawdopodobieństwo  $P_{5000}$  dla modelu A w przestrzeni złożonej z różnej liczby lokalnych siedlisk porównano z wynikami modelu zerowego, w którym migranci wybierani byli w sposób losowy (rys.11). Obie wersje modelu różniły się wartością  $P_{5000}$  dla wszystkich wielkości środowiska. Jednakże większe wartości tego prawdopodobieństwa dla modelu A niż dla modelu zerowego, opisane w rozdziale prezentującym wyniki modelu z dwoma lokalnymi siedliskami, miały miejsce jeszcze tylko w przestrzeni złożonej z 4 lokalnych siedlisk. Jeśli przestrzeń złożona była z 9 i więcej lokalnych siedlisk, wartość  $P_{5000}$  dla

modelu zerowego była większa niż dla modelu A. Jednakże różnice w wartościach  $P_{5000}$  zmniejszały się w miarę wzrostu wielkości przestrzeni modelu. Obie wersje modelu dawały podobne zbliżone do 1 wartości prawdopodobieństwa  $P_{5000}$  wtedy, gdy przestrzeń modelu złożona była z bardzo wielu lokalnych siedlisk.



**Rys. 11.** Zależność między prawdopodobieństwem przetrwania 5000 pokoleń przez metapopulację a liczbą lokalnych siedlisk, z których składa się środowisko. Wypełnione kółka – wersja A modelu, nie wypełnione kółka – model zerowy. Obie wersje bez regeneracji zasobów.

## 7. Dyskusja

Modele przedstawione w tej pracy opisują globalną konkurencję między osobnikami o zasoby, które są jednorodne w obrębie lokalnego siedliska. Każdy osobnik ma dostęp lokalnie do całych zasobów, a obecność innych osobników z lokalnej populacji odczuwa poprzez to, że korzystają ze wspólnych zasobów. Zróżnicowanie osobników, opisane różną szybkością asymilacji i różną produkcją potomstwa, jest wynikiem konkurencji o zasoby, które wyraża się nierównym ich podziałem pomiędzy konkurującymi osobnikami. Różnice między osob-

nikami nasilają się, gdy poziom zasobów w lokalnym siedlisku spada. W modelu założono, że osobniki migrują, gdy uzyskują w wyniku konkurencji mało zasobów (model A i R), lub gdy poziom zasobów w lokalnym środowisku jest niski (model B). Dla porównania zbudowano model zerowy, w którym migranci są w lokalnej populacji wybierani losowo. Modele te nie opisują gatunku, którego osobniki w cyklu życiowym mają stadium dyspersyjne, co oznacza zaprogramowane przemieszczanie się wszystkich osobników. W modelach prezentowanych w tej pracy migracja jest wymuszana przez warunki panujące w lokalnym siedlisku.

W każdej wersji modelu możliwość migracji osobników do niezasiedlonych siedlisk zwiększa trwałość metapopulacji w porównaniu z trwałością lokalnej populacji. Rośnie ona również, jeśli zwiększa się liczba lokalnych siedlisk, z których składa się środowisko. Przy dużej liczbie lokalnych siedlisk wzrost ten jest jednak wolniejszy niż liniowy, a trwałość metapopulacji wykazuje tendencje do osiągnięcia stanu nasycenia.

Metapopulacja ma większą trwałość, ponieważ prawdopodobieństwo jednoczesnego wymarcia wielu lokalnych populacji jest większe niż jednej, lokalnej populacji.

Na trwałość metapopulacji ma istotny wpływ to, w jaki sposób osobniki migrujące są wybierane z populacji. Trwałość metapopulacji, w której osobniki migrujące były wybierane losowo, różniła się od trwałości metapopulacji, w której osobniki migrujące wybierano nielosowo. Także wyniki różnych wersji nielosowego wybierania osobników migrujących różniły się między sobą.

Wielkość i charakter tych różnic zależy od tego z ilu lokalnych populacji składa się metapopulacja. Trwałość metapopulacji z losowym i nielosowym wybieraniem osobników do migracji staje się podobna, jeśli środowisko jest duże, a metapopulacja składa się z wielu lokalnych populacji. Wtedy mniejsze znaczenie ma sposób, w jaki lokalnie wybierane są osobniki migrujące, a większe fakt, że wtedy metapopulacja staje się mozaiką wielu lokalnych populacji, których dynamika, w tym także wymieranie, rozkładają się w przestrzeni w sposób coraz bardziej losowy.



Lokalna populacja opisana w tych modelach wymiera. Czas wymarcia lokalnej populacji zależy między innymi od intensywności reprodukcji i od wielkości różnic między osobnikami. Wzrost różnic między osobnikami prowadzi do wzrostu czasu trwania lokalnej populacji. Zwiększenie reprodukcji zaś, które oznacza większą liczebność konkurentów eksploatujących zasoby, prowadzi do spadku trwałości lokalnej populacji. W modelu metapopulacji wzrost reprodukcji (mierzonej wartością parametru  $c$ ) działa tak samo jak w modelu populacji lokalnej – powoduje spadek trwałości metapopulacji. Natomiast wzrost zróżnicowania osobniczego (mierzonej wartością parametru  $\mu$ ) w modelu metapopulacji ma dwa efekty. Po pierwsze rośnie trwałość lokalnych populacji i całej metapopulacji. Po drugie rośnie liczba osobników migrujących.

Jeśli trwałość lokalnej populacji jest duża, to także metapopulacja trwa długo, ale dzieje się tak nie dlatego, że zasiedlane są siedliska, w których populacje wymarły, ale dlatego, że w każdym lokalnym siedlisku populacja trwa wystarczająco długo, a wymierania zdarzają się rzadko. Dzieje się tak, gdy różnice między osobnikami są duże, lub gdy produkcja potomstwa jest wysoka. Jeśli lokalna populacja trwa krótko, to trwałość metapopulacji jest również niewielka, gdyż w każdym lokalnym siedlisku populacje szybko wymierają, mimo tego, że puste siedliska są zasiedlane przez migrantów. Ma to miejsce wtedy, gdy różnice między osobnikami są niewielkie lub gdy wysoka jest produkcja potomstwa. Znaczenie możliwości zasiedlania pustych siedlisk ujawnia się dopiero wtedy, gdy czas wymarcia lokalnej populacji osiąga wartości pośrednie między dwoma powyższymi. Wtedy także ujawniają się różnice między wersjami modelu o różnych sposobach wyboru osobników migrujących.

Trwałość metapopulacji zależy od tego, jaki charakter ma dynamika zasobów w lokalnych siedliskach. Dzieje się tak, gdyż w momencie wymarcia lokalnej populacji poziom zasobów w opuszczonym siedlisku jest najczęściej niski. W sytuacji opisanej wyżej, gdy zasoby w siedlisku, w którym wymarła populacja, nie podlegały regeneracji, większą trwałość miała taka metapopulacja, w której części można było znaleźć kandydatów do migracji. To znaczy wtedy, gdy migrowały osobniki,

które nie zdobyły żadnych zasobów, lub zdobyły ich tyle, że nie wystarczyło to, aby wydać potomstwo (wersje A i R modelu). Przeszkodą w zwiększeniu trwałości metapopulacji nie było wtedy to, że w siedlisku, w którym wymarła lokalna populacja, poziom zasobów był niski, co obniżało prawdopodobieństwo założenie tam nowej populacji przez migrantów. Jeśli jednak osobniki mające powód do tego, aby migrować, były wystarczająco często obecne i pojawiały się w wielu lokalnych siedliskach, to wielokrotne próby zasiedlania pustych siedlisk musiały się w końcu zakończyć sukcesem. Powodowało to znaczny wzrost trwałości metapopulacji.

Jeśli natomiast migracja i próba zasiedlenia pustego siedliska miały miejsce rzadko (np. tylko raz w momencie wymierania lokalnej populacji, tak jak założono w modelu B), a zasoby nie regenerowały się, to oczywiście najczęściej była ona nieudana. Osobniki tak postępujące nie zwiększają trwałości metapopulacji.

Zasoby jednak najczęściej podlegają regeneracji, która przebiegać może z różnym tempem. W pracy założono, że regeneracja zasobów wymaga czasu równego trwaniu jednego pokolenia, ale ten czas może być inny. Jeśli w metapopulacji często podejmowane są próby (nawet nieudane) zasiedlania pustych siedlisk, to będą one przeszkadzać w regeneracji zasobów. Dlatego w modelach A i R nie obserwowano wzrostu trwałości metapopulacji, gdy założono regenerację zasobów. Czas regeneracji zasobów musiałby być znacznie krótszy niż jedno pokolenie, aby w tych wersjach modelu można było zaobserwować wzrost trwałości metapopulacji. Jeśli regeneracja zasobów wymaga czasu dłuższego niż jedno pokolenie, to tym bardziej nie widać będzie różnic w wynikach modelu A i R z regeneracją i bez niej.

Regeneracja zasobów ma jednak istotny wpływ na trwałość metapopulacji wtedy, gdy próby zasiedlania wolnych siedlisk są rzadkie, tak jak to ma miejsce w modelu B. Jeśli regeneracja jest szybka (tutaj wystarczyło jedno pokolenie), to wtedy migrujące osobniki trafiają na puste, nie wyeksploatowane przez poprzedników siedliska, lecz na warunki, które dają duże prawdopodobieństwo udanego zasiedlenia. Zwiększenie czasu potrzebnego na regenerację zasobów będzie redukować ten efekt.

Opisany wyżej mechanizm wpływu regeneracji zasobów na trwałość metapopulacji widać szczególnie wyraźnie w przypadku najprostszym, czyli dwóch lokalnych siedlisk. Jeśli środowisko składa się z większej liczby lokalnych siedlisk, to zwiększenie trwałości metapopulacji wywołane regeneracją zasobów w pustym siedlisku w przypadku modelu B nie będzie tak znaczne. Wtedy każde lokalne siedlisko będzie miało więcej niż jednego sąsiada. Tylko część z nich to takie siedliska, z których osobniki wyemigrowały. Zasobów jest tam niewiele, jeśli nie ma regeneracji. Reszta sąsiednich siedlisk będzie miała początkową, czyli dużą, ilość zasobów, gdyż jeszcze żadnej populacji tam nie było. Ponieważ o tym, do którego z sąsiednich siedlisk wyemigrują osobniki decyduje przypadek, więc mogą one trafić także do siedliska, które wcześniej nigdy nie było zasiedlone i charakteryzuje się wysokimi zasobami. Efekt ten nie będzie widoczny w przypadku modelu A i R, gdyż wtedy często migrujące osobniki rozprzestrzeniają się po wszystkich lokalnych siedliskach i jeśli nie ma regeneracji, to wszystkie nie zasiedlone siedliska charakteryzować się będą niskim poziomem zasobów.

Duża liczba migrantów (wtedy gdy duże jest zróżnicowanie osobnicze) przy krótkim czasie trwania lokalnej populacji (gdy wysoka jest reprodukcja) nie zwiększa trwałości metapopulacji. Duża liczba migrantów, a więc wiele prób (w większości nieudanych) zasiedlenia pustych siedlisk, dodatkowo zapobiega regeneracji zasobów w pustych siedliskach, co obniża trwałość metapopulacji. Z kolei duża liczba migrantów, gdy populacja lokalna trwa długo (np. dla niewysokiej reprodukcji) nie wpływa na i tak wysoką trwałość metapopulacji. Zbyt mała liczba migrantów (gdy zmienność osobnicza jest niewielka, niezależnie od wielkości reprodukcji) także nie sprzyja trwałości metapopulacji. Dopiero pośredni poziom zmienności osobniczej zapewnia wystarczającą trwałość lokalnej populacji, wystarczającą liczbę migrantów, żeby system metapopulacji mógł funkcjonować i odpowiednio rzadkie próby zasiedlania pustych siedlisk, żeby zasoby w nich mogły się regenerować, co dodatkowo zwiększa trwałość metapopulacji.

W modelu nie uwzględniono zwiększonej śmiertelności osobników migrujących. Celowo zdecydowano się zaniedbać to powszech-

ne zjawisko, aby przez wprowadzenie jeszcze jednego parametru nie utrudnić udowodnienia podstawowej hipotezy tej pracy o wpływie zróżnicowania osobniczego na dynamikę metapopulacji. Niezerowe prawdopodobieństwo śmierci osobnika migrującego między dwoma lokalnymi siedliskami ma oczywiście wpływ na dynamikę metapopulacji. Po pierwsze podwyższa ono indywidualny próg tolerancji na warunki panujące w lokalnym siedlisku, poniżej którego osobnik decyduje się na migrację. W modelu nie można było uwzględnić tego efektu, gdyż założono, że osobnik migruje tylko wtedy, gdy nie ma szansy się rozmnożyć lub w innej wersji, gdy jego asymilacja jest równa zero. Nie zakładano natomiast, że migracja odbywa się poniżej pewnego niezerowego poziomu asymilacji, który w modelu można zmieniać. Pewne wnioski można jednak wyciągnąć z porównania wersji A i R modelu. W modelu R migruje osobnik, którego asymilacja jest większa niż w modelu A (w tym ostatnim musi być równa zero, aby osobnik migrował). Widać, że ogólnie różnice między wersją A i R modelu, jeśli chodzi o trwałość metapopulacji, są niewielkie i dotyczą szczegółów. Po drugie zwiększona śmiertelność osobników migrujących obniża szansę kolonizacji pustego siedliska i to wpływa na zmniejszenie trwałości metapopulacji. Można więc oczekiwać, że wprowadzenie śmiertelności migrujących osobników obniży skróci czasów wymarcia metapopulacji.

### Bibliografia

- Czárán T., 1998, *Spatiotemporal models of population and community dynamics*, Chapman and Hall, London.
- Durrett R., Levin S., 1994a, *Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications*, Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B 343, 329-350.
- Durrett R., Levin S., 1994b, *The importance of being discreet (and spatial)*, Theoretical Population Biology 46, 363-394.
- Grimm V., Uchmański J., 2002, *Individual variability and population regulation: model of the significance of within-generation density dependence*, Oecologia 131, 196-202.
- Harrison S., Taylor A. D., 1997, *Empirical evidence for metapopulation dynamics*, In: I. Hanski, M. E. Gilpin (Eds.), "Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution", Academic Press, San Diego, 27-42.
- Heinz S.K., Wissel C., Frank K., 2006, *The viability of metapopulation: individual dispersal behaviour matters*, Landscape Ecology 21, 77-89.

- Huffaker C. B., 1958, *Experimental studies on predation: dispersal factors and predator-prey oscillations*, *Hilgardia* 27, 343-383.
- Levin S. A., 1974, *Dispersion and population interactions*, *American Naturalist* 108, 207-228.
- Levin S. A., 1976, *Population dynamics models in heterogeneous environments*, *Annual Review of Ecology and Systematics* 7, 287-310.
- Levins R., 1969, *Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control*, *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237-240.
- Smith F. E., 1972, *Spatial heterogeneity, stability, and diversity in ecosystems*, *Trans. Conn. Acad. Arts and Sci.* 44, 309-335.
- Sprung M., 1993, *The other life: an account of present knowledge of the larval phase of Dreissena polymorpha*, In: Nalepa T. S., Schloesser D. W. (Eds) "Zebra mussels: biology, impacts, and control", Lewis Publishers, Boca Raton, 39-53.
- Uchmański J., 1999, *What promotes persistence of single population: an individual-based model*, *Ecological Modelling* 115, 227-241.
- Uchmański J., 2000, *Individual variability and population dynamics: an individual-based model*, *Oikos* 90, 539-548 .
- Tilman D., Lehman C. L., Kareiva P., 1997, *Population dynamics in spatial habitats*, In: Tilman D., Kareiva P. (Eds), "Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions", Princeton University Press, Princeton, 9-20.

## SUMMARY

Individual-based model is presented for describing the dynamics of metapopulations. The model of the local population describes the dynamics of the population with non-overlapping generations. The growth of the individuals is followed in every generation. The growth rate of the individuals is affected by the level of resources. The individuals compete for these resources, which are therefore not evenly distributed among the individuals. The persistence of a local population in which the individuals could not disperse was compared to the persistence of the metapopulation. Metapopulation models differed in the conditions under which individuals disperse. In some versions of the model the individuals that dispersed were the weaker individuals in the local population - they dispersed because they could not acquire any resources in the original local habitat, or because they could not acquire enough resources to reproduce. In another version, the individuals that dispersed were the stronger individuals. They migrated immediately before extinction of the local population. In the last version of the model, the dispersing individuals were selected at random. The model showed that the reason for which the individuals

dispersed affected the persistence of the metapopulation. In contrast to classic models, one cannot assume that dispersion could be adequately described in terms of diffusion equation. The effect of the reproduction rate and the variability of the individuals in the population on the persistence of different version the metapopulation model was also analyzed.