

1. KONCEPT METAPOPOPULACIJE

Osnovna funkcionalna jedinica u populacionoj i evolucionoj biologiji je lokalna populacija, definisana prostornom (stanište), komunikacionom (interakcije) i genetičkom (genski fond) kohezivnošću. Najjednostavniji populaciono ekološki modeli predstavljaju dinamiku jedne lokalne populacije od njenog formiranja do dostizanja maksimalne moguće veličine pod definisanim sredinskim uslovima, bez imigracije i emigracije. Nešto složeniji modeli inkorporiraju stope emigracije i stope imigracije koje ne moraju nužno biti podjednake intenziteta, te migracija može biti predstavljena kao asimetrična, ali i tu je subjekt posmatranja i analize jedna populacija.

Ekolozi koji su se bavili proučavanjem organizama za koje su karakteristični kratko vreme generacije i veoma dinamična i kompleksna životna istorija primetili su da su lokalne populacije određenih vrsta ne samo male već i podložne čestom izumiranju, te da od sposobnosti jedinki iz susjednih populacija da imigriraju u taj prostor zavisi obnavljanje svake pojedinačne lokalne populacije. Tada je postalo jasno da se istovremeno mora pratiti i analizirati dinamika više lokalnih populacija koje su međusobno povezane migratornim obrascima, ako želimo da saznamo tj izmerimo verovatnoću njihovog opstajanja u datom okruženju.

Metapopulacija se pojavljuje kao termin još u tekstu Richard-a Levins-a (Richard Luins) 1970, kao skup više lokalnih populacija koje sve poseduju osobinu izvesnog izumiranja u nekom bliskom budućem vremenu, ali i osobinu ponovnog ustanovljavanja i to upravo od strane jedinki koje migriraju iz okolnih lokalnih populacija. Dakle, opstanak lokalnih populacija u definisanom geografskom prostoru uslovljen je postojanjem komunikacije između njih, tj mogućnošću uspešne migracije, što definiše metapopulaciju kao osnovnu jedinicu u okviru koje je opstanak vrste na tom prostoru moguć na duže staze.

Metapopulaciona ekologija je relativno mlada disciplina (Hanski, 1999), premda je ideja o lokalnim reproduktivnim jedinicama (lokalnim populacijama) koje su međusobno povezane migracijama jedinki, tj o hijerarhijskoj populacionoj organizaciji,

pomenuta još od strane Sewall-a Wright-a (Sjuaal Rajt) 1940, zatim Andrewarta-e i Birch-a (Endrjuart i Birč)1954, da bi Levins (1970) primenio naziv “metapopulacija”.

Metapopulacioni model organizacije realan je za one vrste čija su pogodna staništa diskontinuirano raspoređena u prostoru, što je, na žalost, danas sve češći slučaj, usled fragmentacije i uništavanja autohtonih predela. Diskontinuiranost staništa može biti uslovljena neantropogenim i antropogenim faktorima, pa bi mogli reći da metapopulaciona organizacija može biti primarna (kada je prostorna diskontinuiranost posledica istorijskih faktora - geoloških, klimatskih itd) i sekundarna (intenzivna čovekova aktivnost dovela je do menjanja strukture predela, te su i nekada homogena i prostrana staništa svedena na manje ili više izolovana “ostrvca” nedegradiranih ekosistema). Takođe, metapopulacioni tip organizacije nije samo onaj gde su lokalne populacije –elementi metapopulacije- u velikoj meri podložne izumiranju; dovoljan je podatak da proces migracije značajno utiče na promenu dinamike svake lokalne populacije ponaosob unutar datog prostora, pa da skup tih populacija prepoznamo kao metapopulaciju.

Metapopulacioni koncept je nešto noviji, u odnosu na klasični koncept prostorne organizacije vrste (vrsta se sastoji od realnih jedinica-lokalnih populacija –definicija lokalne populacije navedena je u okviru uvodnog kursa iz konzervacione biologije) gde evolutivne procese posmatramo na nivou pojedinačnih lokalnih populacija, zapravo, to je realniji uvid u procese koji se istovremeno odigravaju i na lokalnom i na regionalnom nivou - u lokalnim populacijama i u okviru metapopulacije. Dakle, metapopulaciona ekologija bavi se proučavanjem populacione biologije (strukture i dinamike populacija) na metapopulacionom nivou, to jest na velikoj prostornoj skali. Međutim, iako kompleksniji od tradicionalnih populacionih modela, metapopulacioni modeli opet predstavljaju pojednostavljen opis realnih predela u odnosu na interpretaciju koju pruža ekologija predela (*landscape ecology*). Dok metapopulacioni pristup predstavlja predeo kao arhipelag većih ili manjih “ostrvaca” autohtonih predela, ekologija predela opisuje i analizira strukturu realnih predela, kao i ekologiju vrsta koje te predele naseljavaju. U žiži interesovanja predeonih ekologa su kvalitet elemenata predela, granični efekti, efekti povezanosti i uticaj konteksta predeonih izolata na dinamiku vrsta unutar tih izolata. Metapopulacioni pristup omogućava jednostavnije sagledavanje ili uprošćavanje

dinamike elemenata kao i kompletnog predela, što je ponekad korisno, a ponekad ne, ali je neophodno u procesu obučavanja savremenih ekologa.

Koncept “izolovanosti” ili “grupisanja” ili “nehomogenog rasporeda” ne mora sam po sebi biti pokazatelj metapopulacione organizacije jer nehomogen raspored jedinki možemo uočiti i unutar pojedinačnih lokalnih populacija. Razlika između nehomogeno raspoređenih grupica jedinki unutar lokalne populacije i lokalnih populacija unutar metapopulacionog sistema je što su ove druge dovoljno velike da mogu predstavljati lokalne reproduktivne jedinice.

1.1. Metapopulacioni faktori:

1.1.1. Vremensko variranje adaptivne vrednosti – pretpostavlja se da je izazvano variranjem sredinskih uslova, ali može biti i posledica kompleksne dinamike unutar populacije. Ako jedinka ispoljava sklonost ka migriranju i ostavlja potomstvo u različitim lokalnim populacijama u okviru metapopulacije, ona tako povećava verovatnoću da će barem jedan deo potomaka preživeti do adultnog uzrasta, pogotovu ako sredina fluktuirala.

1.1.2. Prostorno variranje adaptivne vrednosti – u heterogenom staništu sa fragmentima visokog i niskog kvaliteta, jedinke sklone migraciji mogu povećati adaptivnu vrednost ostavljajući potomstvo u različitim fragmentima. Ali, slučajno kretanje između fragmenata može takođe dovesti do smanjenja adaptivne vrednosti jer jedinke *a priori* ne odabiraju u kome će fragmentu ostaviti potomke.

1.1.3. Cena migracije – migriranje je često praćeno rizikom od umiranja, ali je teško empirijski to potvrditi.

1.1.4. Pogodni uslovi za migraciju – putovanja, naročito beskičmenjačkih vrsta, veoma su uslovljena postojećim sredinskim uslovima, npr, kolonizacija udaljenih fragmenata staništa retko će se dešavati, jer su za imigraciju u te fragmente neophodni neuobičajeno povoljni vremenski uslovi.

1.2. Metapopulacioni modeli

Pristup modeliranju metapopulacione dinamike zasniva se na broju (dve, nekoliko ili mnogo) sastavnih elemenata (lokalnih populacija). Treba zapamtiti da upravo a) broj lokalnih populacija i b) način na koji su one prostorno organizovane, definiše model. Ovaj drugi parametar odnosi se na karakteristike migracije, pa razlikujemo *prostorno eksplicitni* (migracija zavisi od međusobne udaljenosti elemenata metapopulacije) i *prostorno implicitni* (geometrija fragmentisanog staništa predstavljena je na realan način tj kako su zaista fragmentisani delovi staništa u slučaju konkretnog model sistema koji analiziramo) model metapopulacione organizacije

Dvo-populacioni model:

opisuje dve lokalne populacije povezane procesom migracije koji utiče na dinamiku svake od njih.

Procesi su deterministički.

Levins-ov model:

opisuje više od dve lokalne populacije u metapopulacionom sistemu, ali je pojednostavljen na taj način što je apriori pretpostavljeno da sve lokalne populacije podjednako međusobno komuniciraju tj da se proces migracije odvija istim intenzitetom između elemenata metapopulacionog modela bez obzira na njihov prostorni raspored. Nešto poboljšana varijanta ovog modela je Model strukturirane metapopulacije, koji opisuje i promene u veličini lokalnih populacija kao posledicu lokalne dinamike, a ne samo promene broja lokalnih populacija usled efekata izumiranja i rekolonizacije.

Model rešetke:

Pozicija elemenata metapopulacije određuje se u okviru rešetke koja se sastoji od n ćelija ili polja. Svako polje ima dva stanja –a) zauzeto ili b) prazno, u zavisnosti od toga da li se lokalna populacija tu nalazi ili ne. Naravno, u skladu sa metapopulacionom dinamikom, status ćelija se menja tokom vremena.

1.3. Metapopulaciona dinamika

Tri procesa određuju dinamiku metapopulacije: a) migracije, b) izumiranje lokalnih populacija i c) ustanovljavanje novih lokalnih populacija.

1.3.1. Migracije

Za metapopulaciju koja preživljava zbog sadašnjih kolonizacija, dovoljno visoka stopa migracije je zaista neophodna za dugoročan opstanak. Međutim, pošto migracija predstavlja i trošak za jedinke koje migriraju, suviše visoka stopa migracije može ubrzati pre nego usporiti izumiranje metapopulacije (Hanski i Zhang, 1993).

Da li će jedinka migrirati ili ne i zavisi od niza lokalnih i metapopulacionih faktora. Lokalni faktori su:

Izbegavanje ukrštanja u srodstvu (inbridinga) - ako ukrštanje sa bliskim srođnicima smanjuje adaptivnu vrednost potomstva i može izazvati inbridnu depresiju, sklonost ka napuštanju matične lokalne populacije može biti u određenom stepenu favorizovana osobina.

Kompeticija među braćom i sestrama – ako i kada su resursi ograničeni, kompeticija sa bliskim srođnicima svakako smanjuje i adaptivnu vrednost i inkluzivnu adaptivnu vrednost, te je sklonost ka napuštanju matične populacije takođe u određenoj meri favorizovana osobina. Takođe, specifično ponašanje majke gde ona deo potomstva rađa u matičnoj, a deo u drugoj lokalnoj populaciji, smanjuje intenzitet kompeticije među prvorodacima.

Visoka gustina populacije tj kompeticija za resurse – visoka gustina populacije svakako izaziva povećanje intenziteta emigracije, ali stopa emigracije je uopšteno uvek zavisna od gustine populacije.

Niska gustina populacije tj privlačenje srođnika – veoma mala gustina populacije može povećati stopu emigracije jer jedinke koje ostaju u matičnoj populaciji ili imaju smanjenu adaptivnu vrednost usled smanjene verovatnoće da nađu reproduktivnog partnera ili usled povećane verovatnoće da se spare sa bliskim srođnikom što će dovesti do inbridne depresije.

Ejlijev (Allee-jev) efekat – u veoma velikim populacijama, stope preživljavanja i stope reprodukcije jedinki opadaju kako gustina populacije raste. Suprotan efekat dešava se u veoma malim populacijama, gde stopa rasta populacije pokazuje pozitivnu korelaciju sa gustinom populacije, tj ako gustina populacije opada, opada i stopa rasta populacije. Kao razlozi navode se smanjena verovatnoća sretanja reproduktivnog partnera, što smanjuje osnovnu stopu rađanja (poznato kao “Allee –type behaviour”) a njen uticaj na osnovnu stopu rasta populacije naziva se Ejlijev efekat.

Bežanje od izumiranja – ponašanje karakteristično za jedinke u efemernim populacijama tj koje naseljavaju efemerna staništa. Opstanak je moguć samo ako postoji visoka stopa migracije koja omogućava kontinuirano ustanovljavanje novih populacija. Emigracija često biva podstaknuta pojavom nepovoljnih sredinskih uslova u aktuelnom staništu.

1.3.2. Izumiranje lokalnih populacija

Povezano je sa populacionom regulacijom tj mehanizmima koji deluju na promene njene veličine, a u pravcu dostizanja i održavanja stacionarne raspodele populacionih gustina. U praksi, populaciona regulacija analizira se na osnovu jačine i tipa zavisnosti stope rasta populacije od populacione gustine. Treba napomenuti da je zavisnost od populacione gustine samo neophodan, ali ne i dovoljan uslov populacione regulacije. Upravo nepostojanje regulacije zasnovane na zavisnosti od gustine populacije izaziva česta izumiranja lokalnih populacija.

Na populaciju deluju faktori nezavisni od gustine (abiotički faktori kao što su temperatura, padavine, prirodne katastrofe) i faktori zavisni od gustine populacije (biotički faktori koji definišu dostupnost hrane i životni prostor su među najvažnijim, a zavise od intenziteta interakcija sa predatorima, plenom, parazitima, patogenima, kompetitorima). Faktori zavisni od gustine populacije čiji efekat raste sa povećanjem veličine populacije uglavnom imaju konačnu vrednost (noseći kapacitet sredine na primer, koji odražava maksimalne vrednosti resursa u okruženju određene lokalne populacije). Treba napomenuti da faktori zavisni od gustine populacije utiču na stope rađanja i umiranja, kao i na regulaciju veličine populacije, a faktori nezavisni od gustine menjaju stope rađanja i umiranja ali ne učestvuju u regulaciji veličine populacije.

Kod populacija sa malom gustom moguće je da je stopa rasta populacije pozitivno korelisana sa gustom populacije, i to se dešava iz tri razloga: već pomenuti Ejlijev efekat tj porast verovatnoće načazjenja partnera sa porastom populacione gustine, povećanje genetičke varijabilnosti usled povećanja gustine populacije usled smanjenja efekata inbridinga i povećanje mogućnosti populacije da reguliše veličinu populacije plena.

1.3.3. Ustanovljavanje novih lokalnih populacija

U metapopulacionom sistemu lokalne populacije su često male i zato podložne slučajnim izumiranjima. Međutim, brzina kolonizacije je dovoljno velika da se te populacije mogu "restaurirati" ne zadugo nakon izumiranja. Da bi metapopulacija

opstala, bitno je da dinamika izumiranja bude asinhrona tj da pojedinačne lokalne populacije unutar sistema ne izumiru u isto vreme.

1.4. "Source-sink" metapopulacije

Po teoriji, fundamentalna ekološka niša jedne vrste trebalo bi da bude veća od njene realizovane niše. Međutim, u nekim slučajevima populacije se mogu sresti i na staništima koja po svojim karakteristikama ne pripadaju ekološkoj niši te vrste, što dovodi do paradoksa da je realizovana niša veća od fundamentalne. Ovakva situacija je moguća ako je vrsta, barem u tom delu areala, organizovana po "source –sink" metapopulacionom modelu. Ovaj model čine dve lokalne populacije, od kojih prva, "source", ima suštinsku stopu rasta veću od 1 i može samostalno da opstane. Druga, "sink" lokalna populacija, ima suštinsku stopu rasta manju od 1 i održava se putem migracije jedinki iz "source" populacije tj u odsustvu migracije neizostavno izumire.

Trenutna stopa rasta definisana je jednačinom $r = \ln R_0 / T$ i predstavlja promenu veličine populacije (ΔN) po jedinki po jedinici vremena. R_0 je osnovna stopa rasta populacije, tj parametar koji opisuje opšti proizvod interakcija fekunditeta i preživljavanja (u populaciji gde se generacije preklapaju, R_0 predstavlja zbir proizvoda $l_x m_x$, gde je l_x uzrasno specifično preživljavanje ženki, a m_x njihov uzrasno specifični fekunditet.

Zavisno od toga koliko brzo se veličina "sink" populacija smanjuje, a "source" populacija raste, zatim od intenziteta migracije između njih, veličina takve jedne metapopulacije može biti veća ili manja od nosećeg kapaciteta sredine (maksimalne veličine u datom okruženju) "source" populacije.

Logično pitanje koje se nameće je svakako zašto bi jedinke jedne vrste naseljavale nepovoljno stanište i formirale "sink" populaciju? Jedan od razloga bilo bi delovanje intraspecijske kompeticije koje dovodi do pomeranja inferiornih jedinki iz populacije koja se nalazi na kvalitetnom staništu putem aktivne migracije i takozvana pasivna migracija-prenošenje spora, semenja itd putem vektora, bez aktivnog biranja staništa, što dovodi do toga da se neki fenotipovi nađu i na nepovoljnom staništu. Još jedna zanimljiva posledica ovakve populacione dinamike je "konzervativizam niše" (Holt, 1995): selekcija protiv štetnih mutacija koja deluje u "sink" staništu biće slaba jer stalno postoji "dotok" jedinki iz "source" populacije i tako nema mogućnosti da se u "sink" populaciji favorizuju adaptacije za preživljavanje u novim sredinskim uslovima.

Naravno, jačina ove barijere za nove adaptacije zavisice od adaptivne vrednosti jedinki u “sink” staništu i od intenziteta migracije između različitih tipova staništa (Hanski, 1999).

Pogrešno bi bilo tretirati sve lokalne populacije male veličine kao “sink” populacije zbog toga što imaju veoma veliku verovatnoću izumiranja – uzrok može biti mnogo drugih faktora koji se ispoljavaju i pri pozitivnoj stopi rasta lokalne populacije.

Usled migracija između lokalnih populacija čija brojnost nezavisno fluktuiraju, metapopulacija može postojati čak iako se sastoji samo od “sink” elemenata i to u slučaju kada migracija između elemenata povećava ukupnu stopu rasta metapopulacije, suštinski zbog toga što se rizik slabe reprodukcije u jednoj od lokalnih populacija u određenoj godini može prenositi putem migracije na druge nezavisno fluktirajuće lokalne populacije (“širenje rizika” – kocept den Boer-a, 1968).

λ_M – per capita (po glavi) reproduktivna stopa metapopulacije

λ_L - per capita (po glavi) reproduktivna stopa lokalne populacije

k – broj elemenata metapopulacije

w_i – frakcija imigranata koja se reprodukuje u i -tom elementu (lokalnoj populaciji) metapopulacije

c – koeficijent varijacije r_{ij} , per –capita stope rasta lokalne populacije i u godini j

$$\lambda_M = \lambda_L + 0.5 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) c^2$$