

## 2. LEVINS-OV MODEL

Richard Levins (Richard Luins) je definisao jednostavan model koji opisuje suštinu metapopulacione organizacije – grupa lokalnih populacija, od kojih svaka ima veoma veliku verovatnoću i učestalost izumiranja, opstaje na hijerarhijski višem – metapopulacionom nivou. Sličan scenario (učestala iščezavanja i obnavljanje lokalnih populacija putem rekolonizacije od strane imigranata iz susednih populacija) upotreбили su i MacArthur i Wilson (Mek Artur i Vilson) 1967, prilikom formiranja dinamičke teorije ostrvske biogeografije. Za razliku od Levins-ovog modela, koji opisuje dinamiku jedne vrste čiji je areal fragmentisan, MacArthur i Wilson-ov model predočava dinamiku zajednice vrsta na jednom ograničenom tj izolovanom (“ostrvskom”) prostoru uz postojanje imigracije iz postojećih udaljenih “kontinentalnih” populacija. Naravno, kada kažemo scenario, mislimo na obrazac populacione dinamike koji nije proizvod teoretske konstrukcije već je zapažen tokom realnih istraživanja. I Levins-ov i MAW-ov model ističu značaj procesa kolonizacije tj ustanovljavanja i procesa izumiranja lokalnih populacija tj značaj procesa migracija za dugoročni opstanak lokalnih populacija.

Neophodno stanje za opstanak metapopulacije je da pojedinačna lokalna populacija u mreži praznih fragmenata staništa oformi, putem emigranata, najmanje jednu novu lokalnu populaciju, tj nastani barem jedan prazan fragment u toku svog “trajanja”. Ovo ističe značaj intenziteta emigracije i imigracije i njihovih interakcija, kao i veličine svakog pojedinačnog fragmenta tj veličine i gustine svake lokalne populacije koja taj fragment naseljava. U konzervacionoj biologiji, predviđanje izumiranja metapopulacije je izvodljivo čak i pre nego što dođe do potpunog uništenja pogodnog staništa, upravo na osnovu informacije o intenzitetu promene stope imigracije, emigracije, veličine i gustine lokalne populacije.

Levins-ov model podrazumeva beskonačan ili neodređen broj lokalnih populacija, determinističku stopu migracije, stohastička izumiranja lokalnih populacija i proces kolonizacije nezavisan od međusobne udaljenosti lokalnih populacija. Ako je:

$dP$  – brzina promene veličine metapopulacije, izražena relativnim brojem naseljenih fragmenata, tj. aktivnih lokalnih populacija u vremenu  $t$  u odnosu na ukupan broj fragmenata ( $0 < P < 1$ ),

$c$  – parametar brzine kolonizacije lokalnih populacija,

$e$  – parametar brzine izumiranja lokalnih populacija,

brzina promene veličine metapopulacije u Levins-ovom modelu može se predstaviti jednačinom:

$$dP/dt = C - E = cP(1-P) - eP$$

odakle sledi da se ravnotežna veličina metapopulacije može izračunati iz jednačine:

$$dP/dt = cP(1-P) - eP = 0$$

$$P_{eq} = 1 - e/c ; \quad e/c = 1 \rightarrow P_{eq} = 0$$

Zamislite metapopulaciju koja se sastoji od jedne početne lokalne populacije i još jedne koja tek biva ustanovljena. Veličina metapopulacije  $P$  je u ovom slučaju veoma mala tako da početna jednačina biva modifikovana  $dP/dt = (c-e)P$  zato što je  $cP^2$  veoma malo. Uslov za održavanje metapopulacije  $e/c < 1$  ili  $c > e$  ukazuje da, tokom trajanja početne lokalne populacije, koje je opisano kao  $1/e$ , ona mora da formira najmanje jednu novu populaciju, putem kolonizacije, da bi metapopulacija opstala.

Parametri  $C$  i  $E$  predstavljaju funkcije  $P$  sa koeficijentima  $c$  i  $e$ . Ovi parametri predstavljaju demografske procese, što znači da zavise od biologije i životne istorije vrste, kao i od karakteristika životne sredine (okruženja) u kojoj se metapopulacija nalazi. Svaka realna situacija (vrsta x okruženje) opisana je specifičnim skupom krivih koje u modelu predstavljaju odnose između  $P$ ,  $C$  i  $E$ . U Levins-ovom modelu, verovatnoća kolonizacije ( $C = cP(1-P)$ ) pozitivno je korelisana sa udelom nastanjenih fragmenata ( $cP$ ), ali je određena i brojem nenaseljenih fragmenata ( $1-P$ ), odakle proističe da, što je udeo nenaseljenih fragmenata u ukupnom broju fragmenata manji, to je i verovatnoća kolonizacije manje izvesna. Nasuprot tome, verovatnoća izumiranja lokalnih populacija ( $E = eP$ ) zavisi samo od proporcije nastanjenih fragmenata – što je njih više, to se verovatnoća da će neki od njih postati nenaseljen u nekom trenutku u budućnosti, usled izumiranja lokalne populacije, povećava.

Za Levins-ov model važi pravilo da metapopulacija može dostignuti stanje ravnotežnog broja nastanjenih fragmenata dokle god je  $C > E$ , jer u tom slučaju postoji realna verovatnoća da u nekom trenutku u budućnosti  $C = E$ , što je preduslov za ravnotežno stanje. Ako je  $C < E$ , za takvu metapopulaciju ne postoji ravnotežni broj naseljenih fragmenata.

Dobar primer metapopulacionog modela je osnovni epidemiološki model, gde početna lokalna populacija parazita ustanovljava privremene lokalne populacije na domaćinima koje napušta kada završi ciklus razmnožavanja, a potomaska generacija naseljava druge domaćine, odnosno, osniva nove privremene lokalne populacije. Levins-ov model je, naravno, jednostavniji jer epidemiološki model podrazumeva nemogućnost re-kolonizacije iste lokalne populacije (istog domaćina) pošto se nakon prvog kontakta, tj. infekcije, razvija imunitet ili domaćin ugine. Naravno, ako jedinke domaćini ne razvijaju imunitet nakon infekcije i oporavka i ako populacija domaćina ostane stabilna, ovaj epidemiološki model (poznat i kao SIS model) je suštinski identičan Levins-ovom modelu. Osim jedinki domaćina koje posmatramo kao „lokalne populacije“ parazita, čitave grupe domaćina - sela i gradove – možemo smatrati elementima metapopulacionog sistema. Metapopulacija infektivnog agensa (npr. male boginje) ne može opstati ako ne postoji minimalni broj jedinki domaćina koji mogu biti zaraženi – „kritična veličina zajednice“ analogna „minimalnoj vijabilnoj veličini populacije“ – te zbog toga dolazi do „nestajanja“ agensa malih boginja između dve epidemije. Veličina naselja ima ključnu ulogu u dinamici širenja malih boginja, isto kao što veličina pojedinačnog fragmenta staništa ima ključnu ulogu u metapopulacionoj dinamici slobodno živućih organizama.

### 2.1. Efekat izbavljenja i alternativna ravnotežna stanja

Ovaj koncept (eng. „rescue effect“) prvi put u metapopulacionoj literaturi upotreбили su Brown i Kodric-Brown (1977) kao mogućnost povećanja veličine lokalne populacije i na taj način smanjenje njenog rizika od izumiranja, putem povećanja stope imigracije. Postoji i fenomen nazvan „pseudo-rescue effect“ gde imigracija vodi ustanovljavanju nove lokalne populacije nakon što je ona izumrla, a pre vremena  $t + \tau$ , kada vršimo kontrolni cenzus ( $t$  i  $(t + \tau)$  predstavljaju dva vremenska trenutka kada vršimo uzastopna merenja veličine lokalne populacije i na osnovu njih uočavamo promene); ako

su se iščezavanje i obnavljanje lokalne populacije dogodili između dva merenja, mi ne moramo primetiti da je do iščezavanja došlo, što može rezultirati pogrešnom informacijom tj pogrešnom procenom realnog obrta populacije (eng. „population turnover“), pogotovu ako je vremenski interval  $\tau$  veliki (Hanski, 1999). Na nivou metapopulacije, efekat izbavljenja povećava veličinu metapopulacije usled delovanja efekta izbavljenja na svaku lokalnu populaciju ponaosob, čime se a) smanjuje verovatnoća izumiranja svake lokalne populacije, b) povećava veličina metapopulacije usled povećanog broja nastanjenih fragmenata u svakom vremenskom trenutku.

Hanski je izvršio modifikaciju Levins-ovog metapopulacionog modela tako što je pretpostavio postojanje efekta izbavljenja (imigraciju i time povećanje veličine već postojećih lokalnih populacija), što utiče na smanjenje efekta izumiranja na veličinu metapopulacije, odnosno modifikuje parametar  $E$ : on više nije samo pozitivno korelisan sa brojem naseljenih fragmenata u okviru metapopulacije, već zavisi i od relativnog broja nenastanjenih fragmenata ( $E = eP(1-P)$ ), te  $E$  postaje kvadratna funkcija  $P$ , tj. verovatnoća izumiranja opada sa smanjem broja nenastaljenih fragmenata odnosno povećanjem broja lokalnih populacija. U tom slučaju, ravnotežno stanje metapopulacije tj situacija kada je  $C = E$ , dešava se samo kada je  $P = 0$  ili  $P = 1$ .

Uopšteno, povećanje veličine metapopulacije putem povećanja broja njenih elemenata-lokalnih populacija- dovodi do povećanja stabilnosti svakog od njenih elemenata usled intenzivnije stope imigracije i tako jačeg delovanja efekta izbavljenja. Ovde se zapostavlja istovremeni negativan efekat emigracije na veličinu populacije, tj. male populacije intenzivnije trpe negativne efekte emigracije od velikih populacija. Ali, ne treba zaboraviti da su u Levins-ovom modelu svi elementi metapopulacije jednake veličine. Zato je Hanski (1985) modifikovao Levins-ov model utoliko što je podjednake fragmente staništa naselio lokalnim populacijama različite veličine (*E-nenastanjen fragment*, *S – fragment naseljen malom populacijom*, *L-fragment naseljen velikom populacijom*,  $S+L=P$  u Levins-ovom modelu). Brzina promene u ovim fragmentima predstavljena je sledećim jednačinama:

$$dE/dt = e_S S - c_L E$$

$$dS/dt = c_L E + e_L L - e_S S - rS - m_L S$$

$$dL/dt = rS + m_L S - e_L L,$$

gde je  $c$  – efekat kolonizacije iz velike populacije,  $e_S$  - izumiranje malih populacija,  $r$  – efekat pretvaranja malih populacija u velike i  $e_L$  - efekat pretvaranja velikih populacija u male. Ovaj model ukazuje da velike populacije ne izumiru pre nego što postanu male i da migracija ( $m$ ) iz velikih u male populacije povećava stopu pretvaranja malih populacija u velike. Takođe, metapopulacioni model opisan ovom jednačinom je najjednostavniji – lokalne populacije su strukturirane samo svojom veličinom: ako je metapopulacija mala i samo mali deo dostupnih fragmenata staništa naseljen lokalnim populacijama, pa je veliki deo migranata izgubljen u nenastanjenim fragmentima (jedan ili dva ili nekoliko imigranata koji iz raznih razloga neće moći da osnuju lokalnu populaciju) ili u postojećim malim lokalnim populacijama koje neće opstati. Nasuprot ovome, kada je većina fragmenata staništa naseljena i lokalne populacije dovoljno velike da bi bile stabilne, taj gubitak ili „rasipanje“ migranata je zanemarljivo. Tako trenutna stopa rasta metapopulacije može biti negativna ako je ona mala, ali postaje pozitivna kada njena veličina pređe neki „granični“ nivo. U veoma velikim metapopulacijama, stopa rasta ponovo postaje negativna, tako da veličina metapopulacije opstaje na nekom uspostavljenom stabilnom ravnotežnom nivou.

## 2.2. Uništenje staništa i izumiranje metapopulacije

Koncept metapopulacije pomogao je i pojašnjavanju negativnih efekata koje na očuvanje biodiverziteta, putem direktnog izazivanja izumiranja lokalnih populacija i tako povećanja stepena ugroženosti vrste, ima modifikacija ili potpuno uništavanje pojedinih staništa ili čitavih ekosistema i predeonih celina. Hanski i sar. (1996) definisali su takozvani Levins-ov zakon: „dovoljan uslov za opstanak metapopulacije je da, nakon redukcije broja fragmenata staništa (rezultat uništavanja staništa), preostali deo fragmenata prevazilazi broj praznih ali pogodnih fragmenata koji je postojao pre uništenja“. Ovo pravilo je veoma praktično jer omogućava proračun minimalnog broja pogodnih fragmenata staništa neophodnih za dugoročno preživljavanje metapopulacije na osnovu veoma ograničene informacije o broju praznih a pogodnih fragmenata staništa u predelu u kome metapopulacija opstaje, a nije potrebno detaljno poznavanje dinamike lokalnih populacija ili metapopulacije.

Modifikacija Levins-ovog modela uvođenjem parametra koji opisuje proces uništavanja staništa kroz  $(1-h)$  – broj fragmenata koji je potpuno uništen, omogućava izračunavanje  $h$  – broja praznih fragmenata staništa, koji bi trebao da ostane konstanta sve dok metapopulacija nije u opasnosti od izumiranja (što se dešava kada  $h < e/c$ ). Polazimo od pretpostavke da, usled redukcije broja praznih ali pogodnih fragmenata staništa od  $(1-P)$  na  $(h-P)$ , brzina kolonizacije biva smanjena i model modifikovan na sledeći način:

$$dP_{\text{tot}}/dt = cP_{\text{tot}}(h - P_{\text{tot}}) - eP_{\text{tot}},$$

gde je

$$P_{\text{tot}} = Ph$$

U ravnotežnom stanju, udeo praznih fragmenata staništa u ukupnom broju fragmenata opisan je jednačinom:

$$h - P_{\text{tot}} = e/c.$$

Levins-ovo pravilo je definisano uz pomoć uprošćenog modela te stoga ne može biti dobro oruđe u konzervacionoj praksi, jer minimalni broj pogodnih fragmenata može biti uništen zbog uticaja faktora koji nisu obuhvaćeni ovim modelom – model je deterministički, podrazumeva vleiki broj fragmenata, komunikacija između elemenata metapopulacije je ujednačena tj ne zavisi od njihove međusobne udaljenosti, veličine itd, metapopulacija je u ravnotežnom stanju, što nije realno u slučaju metapopulacije koja se nalazi u već razorenem predelu i, na kraju, ovaj model ne uzima u obzir efekat izbavljenja, tj uticaj imigracije na dinamiku lokalnih populacija.

### 2.3. Minimalna vijabilna veličina metapopulacije

Minimalna vijabilna veličina populacije (eng. „minimum viable population“ - MVP), po Soule-u (1980), predstavlja minimalan broj jedinki populacije koja ima veliku verovatnoću preživljavanja u okviru dužeg vremenskog perioda – konkretno, 95% verovatnoće da opstane u narednih 100 godina (definicija MVP unekoliko varira kod različitih autora, u odnosu na pretpostavljeno vreme opstajanja i verovatnoću preživljavanja). Koncept MVP našao je primenu u konzervacionoj biologiji upravo u očuvanju retkih i ugroženih vrsta – na osnovu postojećih podataka o dinamici jedne populacije proračunava se da li ona može opstati i koliko dugo i, ako ne može, putem

simulacije dobija se podatak o njenoj najmanjoj održivoj veličini u datim okolnostima, te se, nadalje, definišu i preduzimaju aktivnosti na povećanju njene veličine i promeni strukture.

Minimalna vijabilna veličina metapopulacije (eng. „minimal viable metapopulation size“ – MVM) definisana je kao minimalni broj lokalnih populacija koje međusobno komuniciraju, neophodnih za dugoročan opstanak metapopulacije. Na to se nadovezuje i minimalan broj pogodnih staništa neophodan za opstanak metapopulacije (eng. „minimum amount of suitable habitats“-MASH).

Informacija o minimalnom broju neophodnih povoljnih fragmenata staništa za opstanak jedne metapopulacije prvi put je definisana, barem delimično, u stohastičkoj modifikaciji Levins-ovog metapopulacionog modela gde je broj fragmenata i lokalnih populacija konačan, bez prostorne strukturiranosti i bez efekta izbavljenja (Gurney i Nisbet, 1978), te ako:

*H predstavlja ukupan broj identičnih fragmenata staništa (Q je broj fragmenata koji su naseljeni, E je broj fragmenata koji su nenaseljeni),*

*T<sub>M</sub> očekivano vreme izumiranja metapopulacije,*

*T<sub>L</sub> očekivano vreme izumiranja lokalne populacije*

*P<sub>eq</sub> deo naseljenih fragmenata u ravnotežnom stanju (P<sub>eq</sub> = Q/H)*

*QE verovatnoću uspešne kolonizacije u relativno kratkom vremenskom periodu,*

onda je

$$T_M = T_L e^x \quad \text{gde je } x = (HP_{eq}^2 / 2(1 - P_{eq})),$$

Pa ako nas interesuje pod kojim uslovima metapopulacija može opstati 100 puta duže od trajanja njene prosečne lokalne populacije ( $T_M > 100 T_L$ ),

$$P_{eq} (H)^{1/2} \geq 3.$$

Primer: Ako u metapopulacionom sistemu postoji 50 fragmenata staništa ( $H=50$ ), da bi ona opstala 100 puta duže od prosečne lokalne populacije, brzine izumiranja i obnavljanja lokalnih populacija moraju biti tolike da broj postojećih lokalnih populacija u ravnotežnom stanju čini najmanje 0.43 ukupnog broja lokalnih populacija, odnosno  $PH = 21$ .

Ovaj model je dalje poboljššan u radovima Hanski (1994) i Hanski i sar. (1996), tako što je uzet u obzir efekat izbavljenja i uticaj razdaljine na migraciju.

Iz navedenih jednačina proizilazi da je minimalna vijabilna veličina metapopulacije funkcija ukupnog broja povoljnih fragmenata staništa (H). Ako jednačinu

$$P_{eq} (H)^{1/2} \geq 3$$

prikažemo kao

$$P_{eq}H=Q_{eq}>3(H)^{1/2} ,$$

Možemo smatrati da je minimalna vijabilna veličina metapopulacije predstavljena kao  $3(H)^{1/2}$  i tako MVM ne može biti posmatrana nezavisno od MASH. Zanimljivo je da, po ovom modelu, što je više fragmenata staništa (H) u sistemu, veći mora da bude neophodni minimalni broj lokalnih populacija ( $Q_{eq}$ ) koji omogućava dugoročni opstanak metapopulacije.

Hanski (1997) je koncipirao niz pravila kojih bi se trebalo pridržavati prilikom koncipiranja konzervacionih projekata i projekata gazdovanja metapopulacijama, a usled negativnih efekata fragmentacije i uništavanja staništa:

1. Ako se uništavanje staništa nastavlja, metapopulacija neminovno izumire u nekom trenutku;
2. Izumiranje može potrajati; u tom slučaju, predviđanje daje dovoljno vremena za restauraciju, npr. putem ubrzane rekolonizacije;
3. Uslovi za dostizanje ravnotežnog stanja možda se nikada neće pojaviti;
4. Što je više moguće fragmenata treba očuvati;
5. Veliki broj povoljnih fragmenata nije rešenje, ako su međusobno suviše udaljeni tj izolovani;
6. Udaljenost nije jedini faktor koji utiče na verovatnoću imigriranja: bitne su i karakteristike terena, tj koridori;
7. Veliki broj pogodnih fragmenata nije povoljan ako su suviše blizu jedan drugom zbog moguće sinhronosti dinamike lokalnih populacija;
8. Treba da postoji što je više moguće variranje kvaliteta fragmenata (različita pogodna mikrostaništa) da bi se sprečila sinhrona dinamika;
9. Rekolonizaciju treba kontrolisati tokom nekoliko uzastopnih generacija;
10. Veličina pogodnih fragmenata je bitna, jer mali prostor tj mala lokalna populacija trpi izraženiji uticaj demografske slučajnosti, naročito kod vrsta sa malom stopom reprodukcije;



11. Veliki fragmenti su preporučljivi u procesu gazdovanja, jer mogu da podrže velike lokalne populacije, sa mnogo potencijalnih imigranata, kao i da sadrže veliku varijabilnost mikrostaništa.

## LITERATURA

Brown, JH, Kodric-Brown, A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration and extinction. *Ecology* 58, 445-449.

Gurney, WSC, Nisbet, RM (1978) Single species population fluctuations in patchy environments. *Am. Nat.* 112, 1075-1090.

Hanski, I (1985) Single species population dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology* 66, 335-343.

Hanski, I (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* 63, 151-162.

Hanski, I. (1997) Metapopulation dynamics: From concept and observations to predictive models. In: *Metapopulation biology* (ed IA Hanski and ME Gilpin), 69-91. Academic Press, San Diego, USA.

Hanski, I, Moilanen, A, Gyllenberg, M (1996) Minimum viable metapopulation size. *Am. Nat.* 147, 527-541.

MacArthur, RH, Wilson, EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Soule, ME (1980) Tresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (ed ME Soule and BA Wilcox), 111-124. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.