

## Predatie



## De term predatie

**Proces waarbij een organisme (*prooi*) geconsumeerd wordt door een ander organisme (*predator*).**

**Wordt meestal intuïtief gelinkt aan interacties tussen vleeseters en hun dierlijke prooien (*carnivorie*): consumptie van planten (*herbivorie*) en parasitisme worden echter ook tot predatie gerekend.**

**Algemeen: heterotrofie of de redistributie naar hogere trofische niveaus van de biomassa (en dus energie die in C-C en C-N bindingen is opgeslagen) die oorspronkelijk door autotrofie werd geproduceerd.**

## Predator-prooi cycli

Intuïtief kan aangevoeld worden dat er onderliggende, algemene (numerieke) relaties bestaan tussen predatoren en hun prooien.

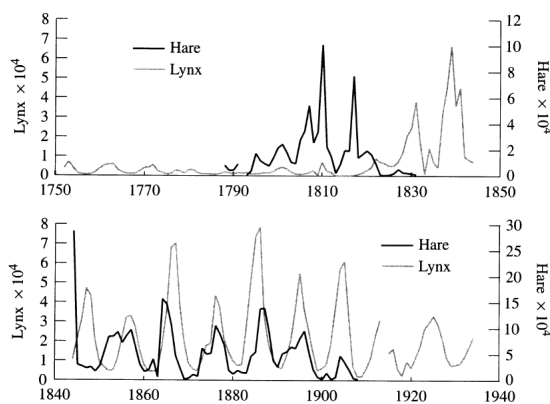
Predatoren en prooien hebben tegengestelde effecten op de dynamiek van elkaars populaties. Predatoren floreren bij een hoge prooidensiteit, terwijl een lage predatordensiteit herstel van prooipopulaties toelaat. Dergelijke effecten werken meestal niet onmiddellijk (*instantaneous*) maar gaan typisch gepaard met *timelags* en *cyclische patronen*.

## Predator-prooi cycli



Lynx & Snowshoe Hare

### Vachtrecords van de Hudson's Bay Company



Reguleren lynxen hazenpopulaties autonoom, of worden deze laatste ook op een andere manier (bv. intrinsiek) gereguleerd?

## Lotka-Volterra predator-prooi model

**Predator-prooi modellen vereisen vergelijkingen voor de dynamiek van predator én prooi, en beide dienen zowel intra- als interspecifieke componenten te bevatten.**

**Eenvoudig model** (Lotka 1925, Volterra 1926) met sterke associatie tussen hoog-gespecialiseerde predator en prooi en volgende assumpties:

## Lotka-Volterra predator-prooi model

(1) In afwezigheid van predatoren leven prooien in een ideale (ongelimeerde) omgeving. Dit laat een densiteitsonafhankelijk model van populatie-groei van prooien toe ( $\neq$  intraspecifieke, densiteitsafhankelijke feedback).

(2) Predatoren zijn afhankelijk van slechts één enkele prooisort, en hun aantal overlevende nakomelingen is rechtstreeks proportioneel tot het aantal geconsumeerde prooien.

(3) De overleving en reproductie van een individuele predator hangt niet rechtstreeks af van de densiteit aan predatoren, wel onrechtstreeks via het effect op prooidensiteit.

## Lotka-Volterra predator-prooi model

(4) Zowel prooien als predatoren vertonen continue reproductie, en effecten van leeftijd en geslacht worden niet in rekening gebracht ( $\neq$  effecten van leeftijdsstructuur, paarsysteem, evolutie, ...).

(5) Predatiedruk is proportioneel tot het aantal confrontaties tussen predator en prooi, zonder timelag ( $\neq$  effecten van verzadiging, levensgeschiedenis, mobiliteit, anti-predatorgedrag, ...).

## Lotka-Volterra predator-prooi model

**Stap 1: populatiedynamiek in afwezigheid van de andere soort (*intra* specifieke component) met:**

$N$  = prooidensiteit  
 $P$  = predatordensiteit

$$\frac{dN}{dt} = \boxed{r_1} N \quad \text{exponentiële toename}$$

$$\frac{dP}{dt} = -d_2 P \quad \text{exponentiële afname}$$

in afwezigheid van prooien kunnen predatoren zich niet voortplanten, dus  $b_2 = 0$

## Lotka-Volterra predator-prooi model

Stap 2: populatiedynamiek in aanwezigheid van de andere soort (*interspecifieke component*) met:

$C$  = proportie succesvolle predatie-encounters (cte)  
waarbij encounters toenemen met  $N*P$   
en prooiconsumptie toeneemt met  $C*N*P$

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N - \boxed{CNP}$$

functionele respons van predator

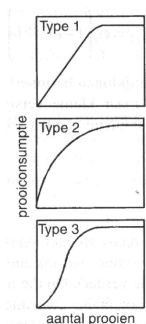
*per capita* prooiconsumptie als functie van prooidensiteit (lineair)

assumptie dat de hoeveelheid  
gegeten prooien proportioneel  
toeneemt met het aantal  
ontmoetingen met een predator

## Lotka-Volterra predator-prooi model

### Functionele respons

Geeft relatie weer tussen individuele consumptie-snelheid en densiteit van voedselaanbod.



**Type 1** consumptie stijgt aanvankelijk lineair met aanbod en wordt vervolgens constant.

**Type 2** consumptie neemt toe met aanbod; bij stijgend aanbod neemt de toename af tot asymptotisch een plateau wordt bereikt.

**Type 3** toename in voedseldensiteit verhoogt initieel de zoek efficiëntie (of verlaagt de manipulatie tijd), wat een sigmoïd verband veroorzaakt. Impliceert *leergedrag*.

## Lotka-Volterra predator-prooi model

### Type 2 functionele respons

Proces van predatie kan opgesplitst worden in (i) zoeken en aanvallen en (ii) behandelen van de prooi.

Zoektijd neemt af met prooidensiteit.

Behandelingstijd (BT) per prooi blijft altijd even lang

Proportie BT neemt toe met prooidensiteit

Bij zeer hoge prooidensiteit bepaalt BT de saturatiewaarde

## Lotka-Volterra predator-prooi model

### Type 2 functionele respons

Proces van predatie kan opgesplitst worden in (i) zoeken en aanvallen en (ii) behandelen van de prooi.

stel  $P_e$  = aantal geconsumeerde prooien tijdens zoektijd  $T_s$   
 $N$  = prooidensiteit  
 $a'$  = aantal aanvallen per tijdseenheid (zoekefficiëntie)

dan  $P_e = a' T_s N$

Aangezien niet alle tijd kan besteed worden aan zoeken (trade-off  $\sim$  aantal te behandelen prooien) geldt:

$$T_s = T - T_h P_e$$
$$P_e = \frac{a' NT}{1 + a' T_h N}$$

## Lotka-Volterra predator-prooi model

Stap 2: populatiedynamiek in aanwezigheid van de andere soort (d.w.z. *interspecifieke* component) met:

$C$  = proportie succesvolle predatie-encounters (cte)

waarbij encounters toenemen met  $N*P$   
en prooiconsumptie toeneemt met  $C*N*P$

$g$  = conversie van prooi in predator

$$\frac{dP}{dt} = -d_2P + \boxed{gCNP}$$

numerische respons van predator

coëfficiënt waarmee predator offspring geboren wordt in functie van prooidensiteit

## Lotka-Volterra predator-prooi model

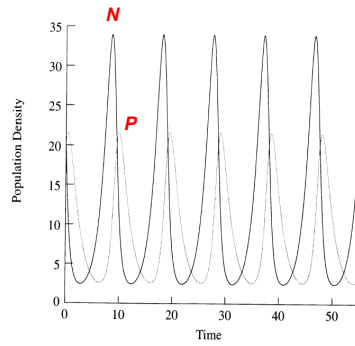
$$\frac{dN}{dt} = r_1N - CNP$$

$$\frac{dP}{dt} = -d_2P + gCNP$$

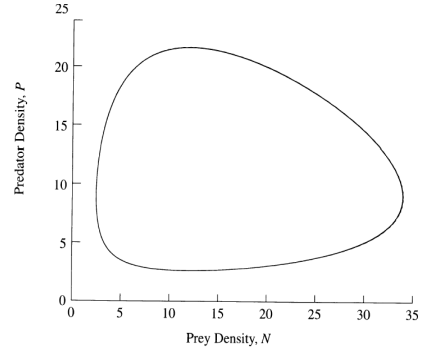
Lotka-Volterra vergelijking

Net zoals bij het Lotka-Volterra model voor competitie is de dynamiek van prooi- en predatorpopulaties van elkaar afhankelijk. Studie ervan gebeurt bijgevolg het best via *isocline* analyse van evenwichtswaarden.

## Lotka-Volterra predator-prooi model



tijdstraject (N en P versus t)



phase-plane (P versus N)

## Nul-groei isoclines

In een eerste stap wordt een isocline voor de prooipopulatie afgeleid, als volgt:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N - CNP$$

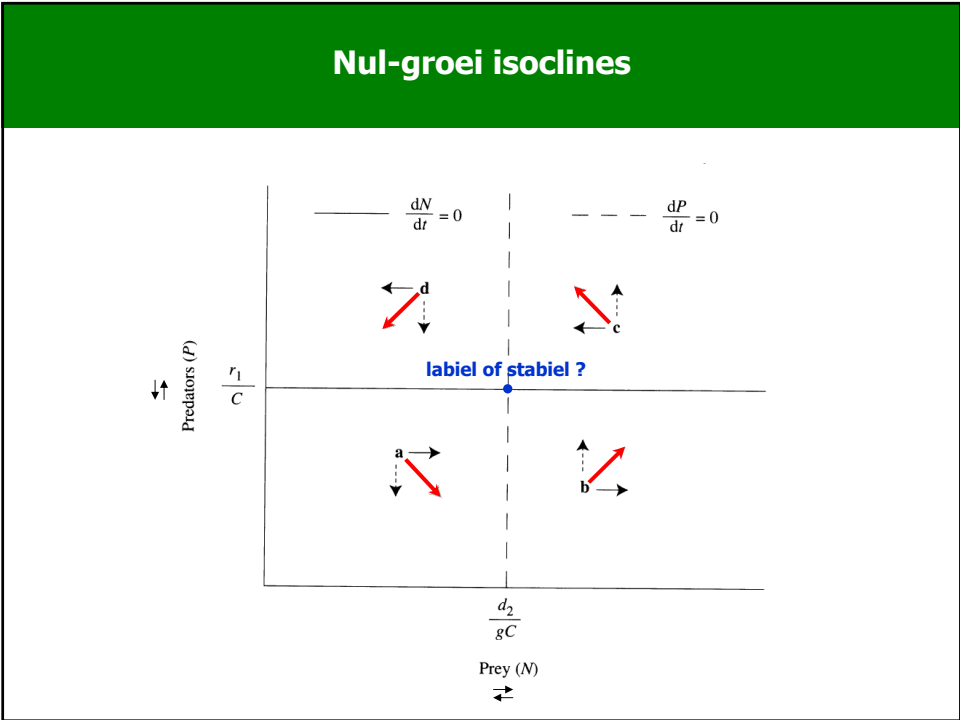
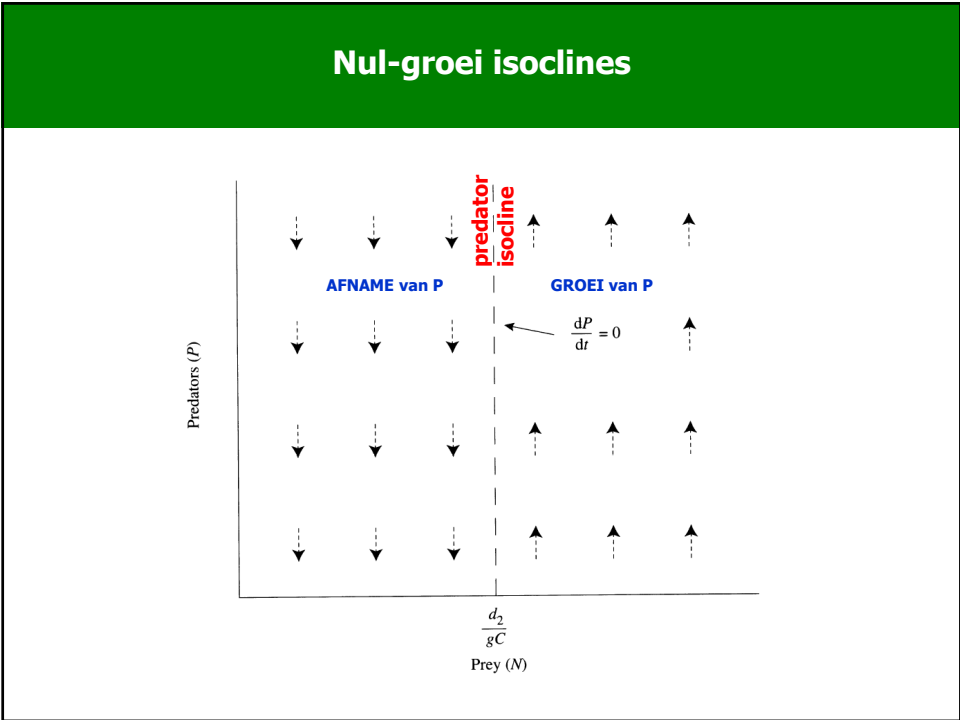
$$\frac{dN}{dt} = 0 = N(r_1 - CP) \quad \text{aantal predatoren vereist om prooipopulatie op constante, positieve waarde te houden}$$

$$0 = r_1 - CP$$

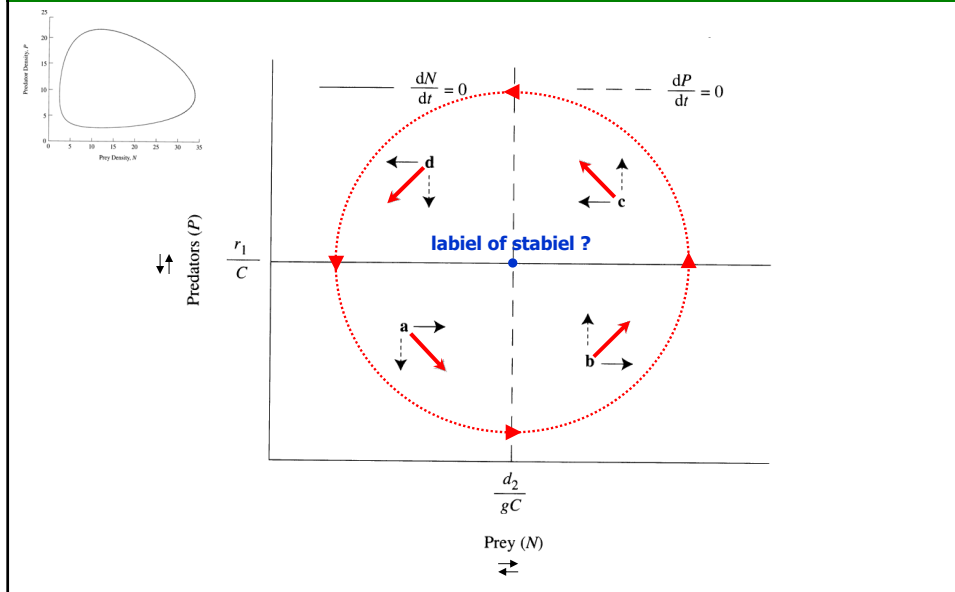
$$P = \frac{r_1}{C} \quad \text{constante predator-densiteit houdt prooipopulatie constant}$$







## Nul-groei isoclines

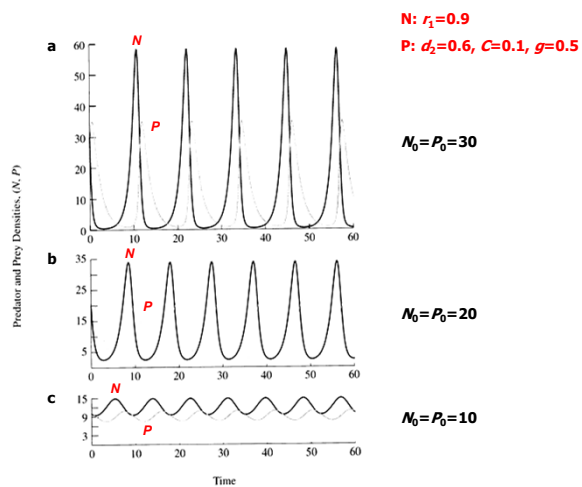


## Neutraal stabiele dynamiek

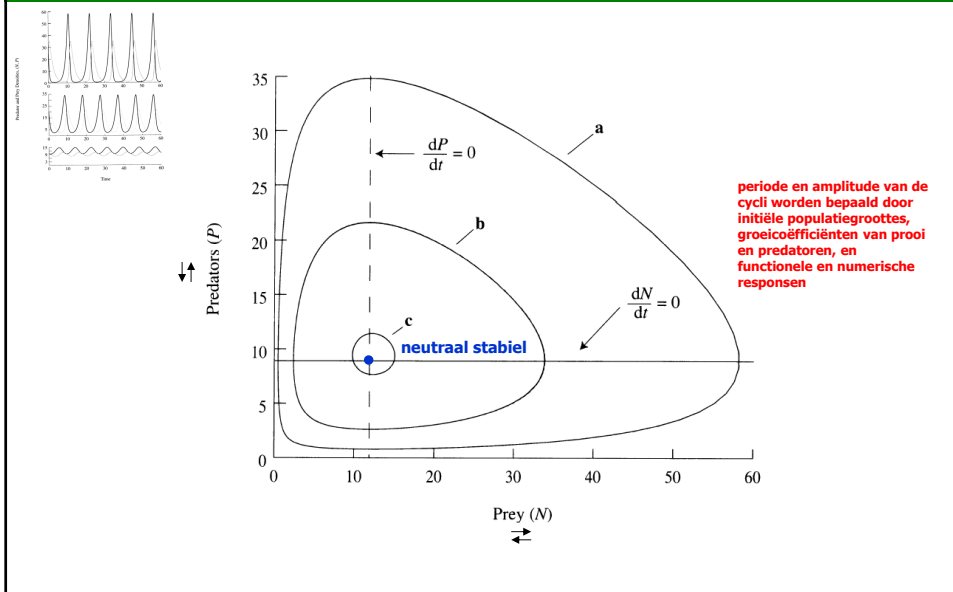
Tijdstrajecten met verschillende initiële densiteiten ( $N_0, P_0$ )

bij stabiele oscillaties  
convergen populatie-  
groottes naar constante  
waarden

bij labiele oscillaties  
worden fluctuaties  
steeds groter tot de  
prooi of predator  
uitsterft



## Neutraal stabiele dynamiek

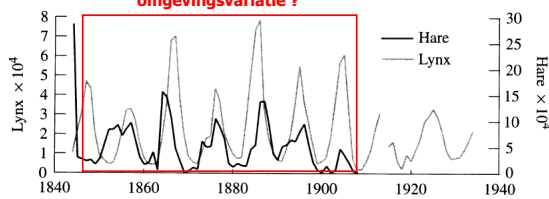
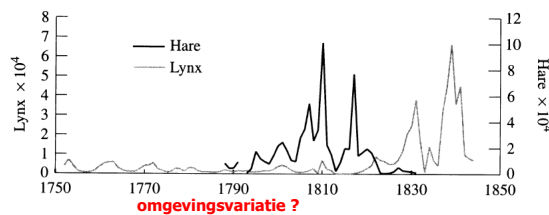


## Fit met echte gegevens ?



Lynx & Snowshoe Hare

### Vachtrecords van de Hudson's Bay Company



## LV model met dichtheitsafhankelijkheid

De Lotka-Volterra assumptie dat prooipopulaties geen dichtheitsafhankelijke regulatie vertonen, is onrealistisch. Het effect hiervan kan onderzocht worden door *intraspecifieke* feedback toe te voegen in de vorm van draagkracht  $K$ .

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - CNP$$

predator effect

$$\frac{dN}{dt} = 0 = r_1 N \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - CNP$$

$$0 = N \left[ r_1 \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - CP \right]$$

## LV model met dichtheitsafhankelijkheid

$$0 = r_1 \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - CP$$

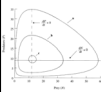
$$CP = r_1 \left( 1 - \frac{N}{K} \right)$$

$$P = \frac{r_1}{C} - \frac{r_1}{CK} N$$

als  $P=0$ , dan  $N=K$

predatordichtheid vereist om prooipopulatie constant te houden, verkleint met toenemende prooichtheid

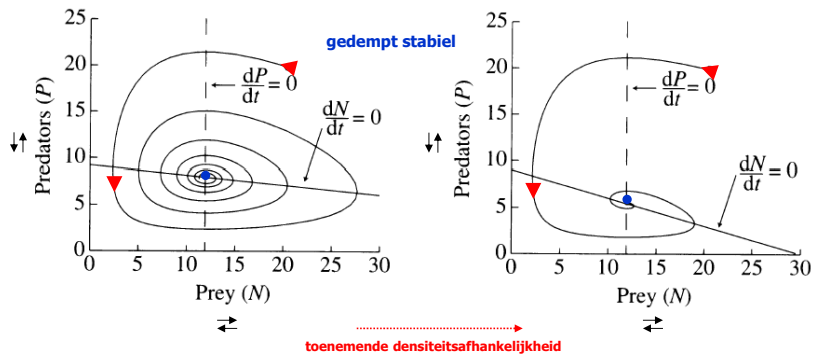
## LV model met dichtheitsafhankelijkheid



Het dichtheitsafhankelijk effect converteert een neutraal stabiele oscillatie in een gedempte stabiele cyclus.

$N_0=20, r_1=0.9, K=100$   
 $P_0=20, d_2=0.6, C=0.1, g=0.5$

$N_0=20, r_1=0.9, K=30$   
 $P_0=20, d_2=0.6, C=0.1, g=0.5$



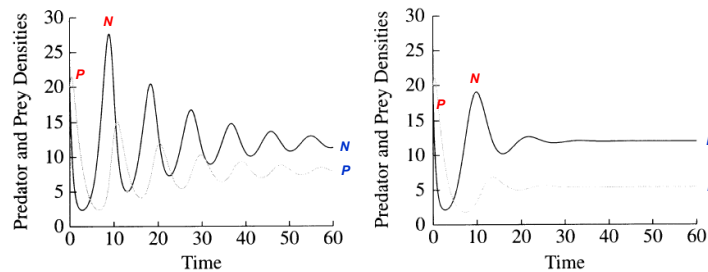
## LV model met dichtheitsafhankelijkheid



Het dichtheitsafhankelijk effect converteert een neutraal stabiele oscillatie in een gedempte stabiele cyclus.

$N_0=20, r_1=0.9, K=100$   
 $P_0=20, d_2=0.6, C=0.1, g=0.5$

$N_0=20, r_1=0.9, K=30$   
 $P_0=20, d_2=0.6, C=0.1, g=0.5$



## $\theta$ - logistisch model

Een tweede onrealistische assumptie van het Lotka-Volterra predator-prooi model stelt dat *onverzadigbare* predatoren hun prooien consumeren proportioneel tot het tegenkomen ervan.

Om deze assumptie te omzeilen, maken we gebruik van het  $\theta$  (*theta*) - logistisch predator-prooi model dat complexere en meer realistische *functionele respons* functies toelaat.

## $\theta$ - logistisch model

We starten daartoe vanuit de LV vergelijking voor prooi-populaties met dichtheitsafhankelijkheid:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - CNP$$

bij hoge prooidensiteit kan een predator extreem veel prooien consumeren

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - f(N)P$$

functionele respons (= per capita consumptie van prooien door de predator) kan elke functie van prooidensiteit aannemen

## $\theta$ - logistisch model

Predator dynamiek voor  $\theta$  - logistisch model :

$$\frac{dP}{dt} = gP[f(N) - D]$$

efficiëntie prooiconversie tot nieuwe predator

functionele respons predator

minimum *per capita* prooiconsumptie waarbij predator zich kan vervangen in volgende generatie

## $\theta$ - logistisch model

Predator dynamiek voor  $\theta$  - logistisch model :

$$\frac{dP}{dt} = gP[f(N) - D]$$

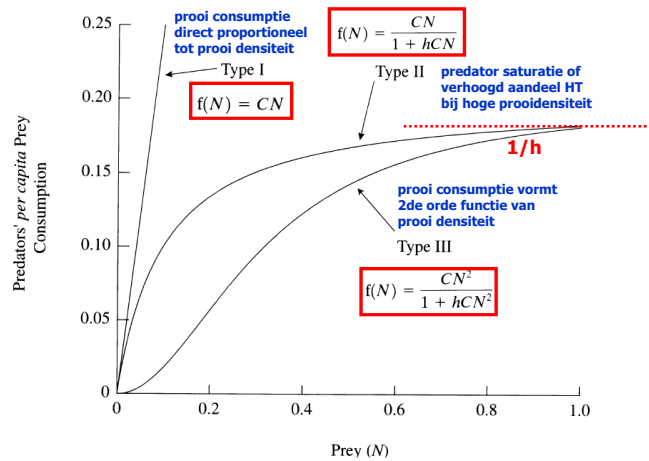
netto prooi consumptie per predator bij prooidensiteit  $N$

(= verschil tussen bruto prooi-vangst en *break-even* vereiste)

Populatiegroei van predatoren is bijgevolg proportioneel tot het aantal predatoren en hun netto per capita prooi consumptie



## $\theta$ - functionele respons types



## $\theta$ - logistisch model met type II respons

Saturatie van prooiconsumptie impliceert een *positieve densiteitsafhankelijke feedback* van prooidensiteit op groei van de prooipopulatie (m.a.w. predatoren worden minder efficiënt in het controleren van prooipopulaties naarmate de densiteit aan prooien toeneemt).

Dit impliceert minder stabiele simulaties dan modellen met een Type I functionele respons zoals het densiteitsafhankelijke Lotka-Volterra model.

## θ - logistisch model met type II respons

Effecten bestudeerd a.h.v. isoclines van prooi en predator:

substitutie

$$f(N) = \frac{CN}{1 + hCN}$$

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - f(N)P$$

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{CNP}{1 + hCN} = 0$$

omrekening

y-intercept      x-intercept

$$P = \frac{r_1}{C} - \frac{r_1}{CK} N$$

$$P = -\frac{r_1 h}{K} N^2 + \left(r_1 h - \frac{r_1}{CK}\right) N + \frac{r_1}{C}$$

Lotka-Volterra equivalent

2de-orde vergelijking van een kromme

## θ - logistisch model met type II respons

Interspecifieke component

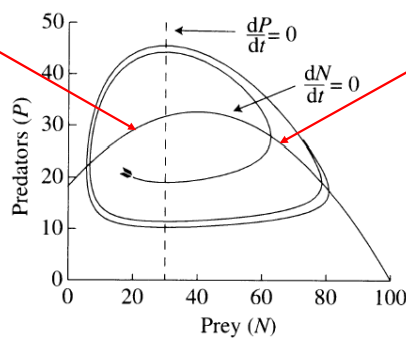
Elke predator consumeert een kleinere proportie van de prooi naarmate de saturatie toeneemt.

Veroorzaakt een positieve feedback van prooidensiteit op groei van de prooipopulatie aangezien steeds meer predatoren nodig zijn om de prooipopulatie te controleren.

.....>

Intraspecifieke component

Naarmate de dichtheid aan prooi toeneemt, stijgt ook de mate van intraspecifieke competitie.



## θ - logistisch model met type II respons

**Interspecifieke component**

Elke predator consumeert een kleinere proportie van de prooi naarmate de saturatie toeneemt.

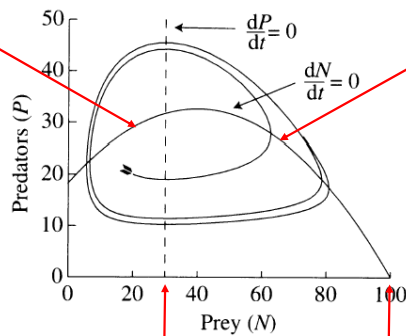
Veroorzaakt een positieve feedback van prooidensiteit op groei van de prooipopulatie aangezien steeds meer predatoren nodig zijn om de prooipopulatie te controleren.

.....>

**Intraspecifieke component**

Naarmate de dichtheid aan prooi toeneemt, stijgt ook de mate van intraspecifieke competitie.

Veroorzaakt een negatieve feedback, m.a.w. een daling van het aantal predatoren dat de prooipopulatie aan kan bij demografisch evenwicht.



$$\frac{dP}{dt} = gP \left[ \frac{CN}{1 + hCN} - D \right]$$

$$N = \frac{D}{C(1 - Dh)}$$

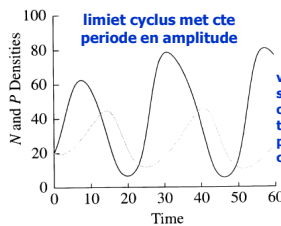
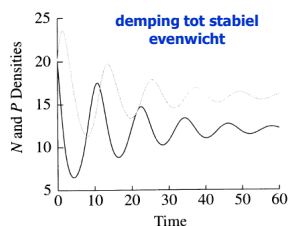
Bij draagkracht  $K$  ( $P=0$ ) wordt de prooipopulatie volledig gereguleerd via intraspecifieke dichtheitsafhankelijkheid feedback.

## θ - modellen met type I en II respons

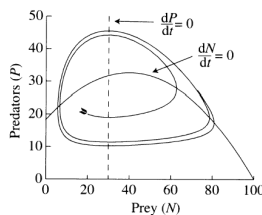
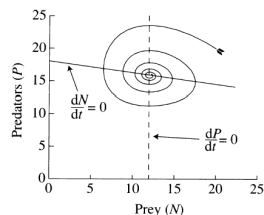
**θ - log model Type I**

**θ - log model Type II**

$N_0=20, r_1=0.9, K=100, P_0=20, D=0.6, C=0.05, g=0.6$



verschilt van neutraal stabiele LV oscillatie omdat systeem terugkeert naar persistente limiet cyclus na verstoring

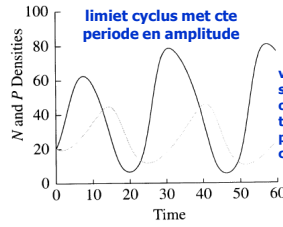
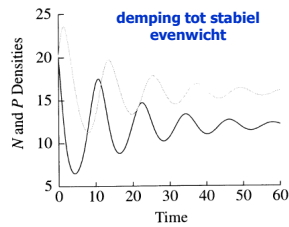


## θ - modellen met type I en II respons

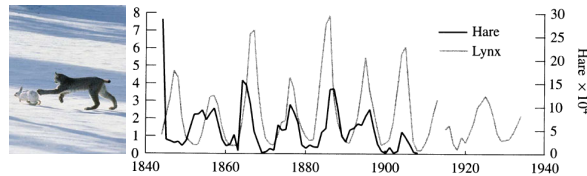
**θ - log model Type I**

**θ - log model Type II**

$N_0=20, r_1=0.9, K=100, P_0=20, D=0.6, C=0.05, g=0.6$



verschilt van neutraal stabiele LV oscillatie omdat systeem terugkeert naar persistente limiet cyclus na verstoring



## Paradox van verrijking

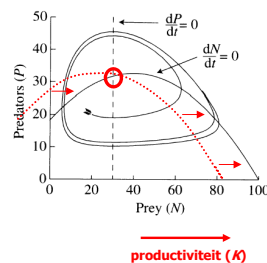
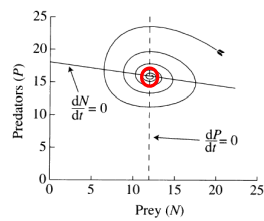
**Helling van de prooi isocline bij snijding met de predator isocline:**

**θ - log model Type I**

**θ - log model Type II**

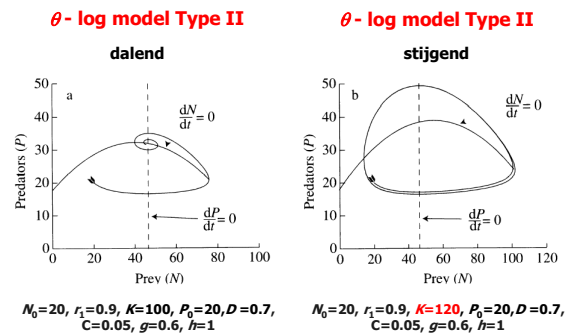
**dalend**

**stijgend**



## Paradox van verrijking

Helling van de prooi isocline bij snijding met de predator isocline:



## Conclusie

De besproken modellen weerspiegelen nog steeds een grove vereenvoudiging van de werkelijkheid. Zo werden volgende potentiële effecten niet in overweging genomen:

## Conclusie

**Predatoren kunnen met elkaar interageren tijdens het foerageren, waardoor functionele responsen zowel functie worden van prooi- als van predatordensiteit.**

**Polyfage predatoren zijn minder nauw verbonden met de dynamiek van één enkele prooisoot.**

**Discrete predator-prooi modellen (meer geschikt voor organismen met seizoenale levenscycli) vertonen bijkomende eigenschappen zoals *time lags*.**

**Populaties kunnen in mindere of meerdere mate gelinkt zijn aan karakteristieken van het landschap, bv. via dispersie of migratie van prooi of predatoren, variatie in lokale abundantie, etc.**