

Department of Biology

**Examination paper for (BI2033)
(Population Ecology/ Populasjonsøkologi)****Academic contact during examination:****Phone:****Tlf.: 92653244 (Vidar Grøtan)****91897032 (Thor Harald Ringsby)****Examination date:** 16.05.2017**Examination time (from-to):** 09:00-13:00 (4 timer/4 hours)**Permitted examination support material:** gyldig kalkulator / legal calculator

Other information: The tasks are weighted differently: question 1 counts 40%, while tasks 2, 3 and 4 counts 20% each. / Oppgavene er vektet ulikt: oppgave 1 teller 40%, mens oppgavene 2, 3 og 4 teller 20% hver.

Language: Bokmål, Nynorsk, Engelsk**Number of pages (front page excluded):** 12**Number of pages enclosed:** 13**Informasjon om trykking av eksamensoppgave****Originalen er:****1-sidig** **2-sidig** **sort/hvit** **farger** **Checked by:**_____
Date_____
Signature

Formler og definisjoner
Formulas and definitions

Populasjoner med ikke-overlappende generasjoner, ingen endring i miljø
Populations with non-overlapping generations, no change in environment

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$

Eksponensiell vekst
Exponential growth

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Logistisk vekst
Logistic growth

$$\frac{dN}{Ndt} = r \left(\frac{K - N}{K} \right) = r - \frac{r}{K} N$$

Populasjonsvekst med aldersstruktur
Population growth with age structure

Livstabell
Life table

l_x : andel i live ved starten av intervall x / *proportion alive in the beginning of interval x*

$$l_x = \frac{N_x}{N_0}$$

D_x : antall døde i løpet av intervall x / *number of dead individuals during interval x*

$$D_x = N_x - N_{x+1}$$

d_x : andel som dør i løpet av intervall x / *proportion of individuals that die during interval x*

$$d_x = \frac{D_x}{N_0} \text{ eller / or } d_x = l_x - l_{x+1}$$

q_x : andel av individer i live ved starten av x som vil dø i løpet av x / *proportion of individuals alive in the beginning of interval x that will die during x*

$$q_x = \frac{D_x}{N_x}$$

m_x : gjennomsnittlig antall hunnlige avkom per hunn per aldersklasse / *mean number of female offspring per female per age class*

p_x : sannsynligheten for å overleve fra en aldersklasse til neste / *probability of surviving from one age class to the next*

Netto reproduksjonsrate / *Net reproductive rate*

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

Generasjonstid / *Generation time*

$$G \approx \frac{\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x x}{\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x} = \frac{\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x x}{R_0}$$

Reproduktiv verdi / *Reproductive value*

$$V_x = \frac{1}{l_x} \sum_{t=x}^{\infty} \lambda^{-t} l_t m_t$$

Reproduktiv verdi i stabil populasjon / *Reproductive value in stable population*

$$V_x = \sum_{t=x}^{\infty} \frac{l_t m_t}{l_x}$$

Stabil aldersfordeling / *Stable age structure*

$$C = \frac{\lambda^{-x} l_x}{\sum_{i=0}^{\infty} \lambda^{-i} l_i}$$

Euler-Lotka ligning / *Euler-Lotka equation*

$$\sum_x e^{-rx} l_x m_x = 1$$

Approximasjon for r / *Approximation for r:*

$$r \approx \ln R_0 / G$$

Stokastisk vekstrate / *Stochastic growth rate*

$$s \approx r - \frac{\sigma_e^2}{2} - \frac{\sigma_d^2}{2N}$$

Information to be used for questions 1e) and 1f)

For our second example, we focus on a more specific biological situation, and construct a model for the recovery of the right whale population in the North Atlantic. Right whales of the North Atlantic Ocean were once abundant, but whaling pressure in the 1800s and early 1900s drove this species near to extinction. With the end of commercial whaling, however, the species is now slowly beginning to recover.

Females control the rate of offspring production and are critical to the growth and recovery of the species. Therefore, we confine our model to the female portion of the population. Right whales are an excellent example of a species where accounting for class structure is important, because individuals are long lived and their survival probability and reproductive output changes significantly over a female's lifespan. We will incorporate this in a relatively simple fashion, dividing the female population into four different stages: (i) newborn calves, (ii) immature females, (iii) mature females, and (iv) females that are actively reproducing (Figure 10.1).

Using $n_C(t)$, $n_I(t)$, $n_M(t)$, and $n_R(t)$ to denote the population size of these four different classes in year t , we can proceed to add up all of the ways these numbers change in one year from Figure 10.1. Calves are produced by reproductively active females only, and their fecundity per year is b . Thus, the number of newborn calves in the next year is

$$n_C(t+1) = n_R(t) b. \quad (10.2a)$$

The number of immature females in the next year will be the number of calves in this year that mature by next year (with probability s_{IC}), plus the number of

immature females this year that survive one year and remain immature (with probability s_{II}):

$$n_I(t+1) = n_C(t) s_{IC} + n_I(t) s_{II}. \quad (10.2b)$$

The number of mature (but nonreproductive) females in the next year will be the number of immature females that survive one year and become mature (with probability s_{MI}), plus the number of mature females that survive one year and remain mature (with probability s_{MM}), plus the number of reproductive females that finish their current bout of reproduction and move back into the mature nonreproductive class until they gain enough energy to become reproductive again (with probability s_{MR}). Altogether, we have

$$n_M(t+1) = n_I(t) s_{MI} + n_M(t) s_{MM} + n_R(t) s_{MR}. \quad (10.2c)$$

Finally, the number of reproductive females in the next year will be the number of immature females that survive and move directly to the reproductive class (with probability s_{RI}), plus the number of mature female that survive and become reproductive (with probability s_{RM}), plus the number of reproductive females that survive and remain reproductive (with probability s_{RR}):

$$n_R(t+1) = n_I(t) s_{RI} + n_M(t) s_{RM} + n_R(t) s_{RR}. \quad (10.2d)$$

ENGLISH

Question 1:

The counts of 0-year-olds were 100, 160, 250 and 400 in 4 consecutive years. The 4th year the number of 1-year-olds was 150 and the number of 2-year-olds was 58. Individuals of both sexes are counted and we assume a 1:1 sex ratio. All individuals die before they become 3 years old.

- a) Give your estimate of the growth rate in the population. Remember to state your assumptions.
- b) Estimate the age-specific mortality rate.
- c) Calculate the stable age distribution of the population. Compare with the observed age distribution.
- d) Assume age-independent fecundity. How many 0-year-olds does each female need to produce to maintain a stable population size?
- e) Calculate the reproductive values for each age class, considering the population described in part d).

See attachment (page 4) describing the dynamics of the right whale.

- f) Draw a life cycle graph for this species. In your drawing, you should also indicate which rates the different arrows represent using the same notation as given in the equations.
- g) Show how equations 10.2a-10.2d can be written more compactly in matrix notation.
- h) If we knew the actual values of the vital rates included in the transition matrix we could have calculated the *elasticity*. What is the *elasticity* and how could we use information on *elasticity* in management of a species?
- i) Given information on vital rates, the matrix constructed in g) and appropriate software it would be straightforward to do a deterministic population projection forward in time. Why could it be important to do stochastic simulations of the population dynamics instead?

Question 2

Give a short (but adequate) explanation of the following terms:

- a) Environmental stochasticity
- b) Demographic stochasticity
- c) Threshold harvesting
- d) Intrinsic rate of increase
- e) Density dependence
- f) Reproductive value
- g) Apparent competition
- h) The competition coefficient in the Lotka-Volterra model of interspecific competition
- i) Individual fitness contributions

Question 3

- a) Within metapopulation theory we find the terms "source-sink dynamics" and "rescue effect". Explain what is meant by these terms (you may illustrate with figure) and how these effects may affect the proportion of occupied patches in a metapopulation.
- b) A central model in optimum foraging theory is the model that McArthur and Pianka formalized, which looks like this:

$$E_i/h_i \geq \tilde{E}/(\tilde{s} + \tilde{h})$$

- (1) Define the variables that are included in the model and explain how this model determines a predator's diet width.
- (2) Based on this model and characteristics of the environment, predictions can be made of what characterizes a predator that is a "generalist" or a "specialist" respectively. Give examples of this.

Question 4

A warmer and more variable climate means species must choose to either adapt to the new environmental conditions or migrate elsewhere to avoid extinctions.

a) Choose one of the following topics and explain how the expected impacts of climate change could affect them (include case examples of species/populations/regions that support your arguments):

- Harvesting/conservation management
- Tropical regions
- Alpine environments
- Species competitions/interactions
- Habitat fragmentation
- The timing of seasonal activities

In this changing world, species must not only cope with the effects of climate change but also with invasions of novel species into their habitat, as a result of human activities.

b) Give a definition for an invasive species and briefly outline three life-history characteristics that are often attributed to an invasive species.

BOKMÅL

Oppgave 1:

Antallet opptalte 0-åringer var 100, 160, 250 og 400 i 4 påfølgende år. Det fjerde året var det 150 1-åringer og 58 2-åringer tilstede i bestanden. Tellingene gjelder for begge kjønn og vi antar et kjønnsforhold på 1:1. Alle individer dør før de blir 3 år gamle.

- Estimer vekstraten i bestanden. Husk å skrive hvilke antagelser du gjør.
- Estimer den alders-spesifikke mortalitetsraten.
- Regn ut den stabile aldersfordelingen i populasjonen. Sammenlign med den observerte aldersfordelingen.
- Anta aldersuavhengig fekunditet. Hvor mange 0-åringer må hver hunn produsere for å opprettholde en stabil populasjonsstørrelse?
- Regn ut reproduktiv verdi for hver aldersklasse (anta samme situasjon som i d)).

Se vedlegg (side 4) som beskriver dynamikken til en hvalart.

- Tegn opp en livssyklusgraf for denne arten. I tegningen skal du også sette på hvilke rater de forskjellige pilene representerer (bruk samme notasjon som gitt i likningene i vedlegget).
- Hvis hvordan likningene 10.2a-10.2d kan skrives mere kompakt med matrisenotasjon.
- Hvis vi hadde de aktuelle verdiene for vitale rater inkludert i transisjonsmatrisen kunne vi ha kalkulert *elastisitet*. Hva er *elastisitet* og hvordan kan vi bruke informasjon om *elastisitet* i forvaltning av en art?
- Gitt informasjon om de vitale ratene og matrisen konstruert i g) vil det være enkelt å gjøre en deterministisk projeksjon av bestanden framover i tid. Hvorfor kan det være viktig å gjøre stokastiske simuleringen av populasjonsdynamikken i stedet?

Oppgave 2

Gi en kort (men tilstrekkelig) forklaring for følgende begrep:

- a) Miljøstokastisitet
- b) Demografisk stokastisitet
- c) Terskelhøsting
- d) Iboende vekstrate («intrinsic rate of increase»)
- e) Tetthetsavhengighet
- f) Reproduktiv verdi
- g) Tilsynelatende («apparent») konkurranse
- h) Konkurranseskoeffisienten i Lotka-Volterra modellen for interspesifikk konkurranse
- i) Individuelle fitnessbidrag

Oppgave 3

- a) Innen metapopulasjonsteorien finner vi begrepene ”source-sink dynamikk” og ”rescue effect”. Forklar hva som menes med disse begrepene (illustrer gjerne med figur) og hvordan disse effektene påvirker andelen okkuperte patcher i en metapopulasjon.
- b) En sentral modell innen optimal foringsteori («Optimal foraging theory») er modellen som McArthur og Pianka formaliserte, som ser slik ut:
$$E_i/h_i \geq \tilde{E}/(\tilde{s} + \tilde{h})$$
 - (1) Definer variablene som inngår i modellen og forklar hvordan denne modellen bestemmer en predator’s diett bredde.
 - (2) Ut fra denne modellen og egenskaper til miljøet kan man lage prediksjoner om hva som kjennetegner en predator som er henholdsvis «generalist» eller «spesialist». Gi eksempler på dette.

Oppgave 4

Et varmere og mer variabelt miljø medfører at arter må enten tilpasse seg det nye miljøet eller artene må migrere til andre lokaliteter for å unngå ekstinksjon.

a) Velg et av følgende emner og forklar hvordan forventede klimaendringer kan ha påvirkning (inkluder eksempler på arter/populasjoner/regioner til støtte for din argumentasjon)

- Høsting/bevaring/forvaltning
- Tropiske områder
- Alpine miljø
- Konkurransen / interaksjon mellom arter
- Habitat-fragmentering
- Fenologi

Arter må ikke bare forholde seg til klimaendringer, de må også forholde seg til invasjoner av nye arter inn i deres habitat.

b) Gi en definisjon av invaderende arter og gi en kort oversikt over 3 livshistorietrekk som man typisk finner hos invaderende arter.

Oppgave 1:

Mengda opptalde 0-åringar var 100, 160, 250 og 400 i 4 påfølgjande år. Det fjerde året var det 150 1-åringar og 58 2-åringar til stades i populasjonen. Teljingane gjeld for begge kjønn og vi går ut frå eit kjønnsstilhøve på 1:1. Alle individ døyr før dei vert 3 år gamle.

- a) Estimer vekstraten i populasjonen. Hugs å skriva kva for føresetnader du gjer.
- b) Estimer den aldersspesifikke mortalitetsraten.
- c) Rekn ut den stabile aldersfordelinga i populasjonen. Samanlikn med den observerte aldersfordelinga.
- d) Anta aldersuavhengig fekunditet. Kor mange 0-åringar må kvar ho produsera for å oppretthalda ein stabil populasjonsstorleik?
- e) Rekn ut *reproduktiv verdi for kvar aldersklasse (gå ut frå same situasjon som i d)).

Sjå vedlegg (side 4) som skildrar dynamikken til ein kvalart.

- f) Teikn opp ein livssyklusgraf for denne arten. I teikninga skal du òg setja på kva for ratar dei ulike pilene representerer (bruk same notasjon som gjeve i likningane i vedlegget).
- g) Vis korleis likningane 10.2a-10.2d kan skrivast meir kompakt med matrisenotasjon.
- h) Viss vi hadde dei aktuelle verdiane for vitale ratar inkludert i transisjonsmatrisa kunne vi ha kalkulert *elastisitet*. Kva er *elastisitet* og korleis kan vi bruka informasjon om *elastisitet* i forvaltning av ein art?
- i) Gjeve informasjon om dei vitale ratane og matrisa konstruert i g) vil det vera enkelt å gjera ein deterministisk projeksjon av populasjonen framover i tid. Kvifor kan det vera viktig å gjera ei stokastisk simulering av populasjonsdynamikken i staden?

Oppgave 2

Gje ei kort (men tilstrekkeleg) forklaring for følgjande omgrep:

- a) Miljøstokastisitet
- b) Demografisk stokastisitet
- c) Terskelhausting
- d) Ibuande vekstrate («intrinsic rate of increase»)
- e) Tettleiksavhengnad
- f) Reproduktiv verdi
- g) Tilsynelatande («apparent») konkurranse
- h) Konkurransekoeffisienten i Lotka-Volterra modellen for interspesifikk konkurranse
- i) Individuelle fitnessbidrag

Oppgave 3

- a) Innan metapopulasjonsteorien finn vi omgrepa "source-sink dynamikk" og "rescue effect". Forklar kva som vert meint med desse omgrepa (illustrer gjerne med figur) og korleis desse effektane påverkar andelen okkuperte patcher i ein metapopulasjon.
- b) Ein sentral modell innan optimal foringsteori («Optimal foraging theory») er modellen som McArthur og Pianka formaliserte, som ser slik ut:
$$E_i/h_i \geq \tilde{E}/(\tilde{s} + \tilde{h})$$
 - (1) Definer variablane som inngår i modellen og forklar korleis denne modellen bestemmer ein predator sin diett bredde.
 - (2) Ut frå denne modellen og eigenskapar til miljøet kan ein laga prediksjoner om kva som kjenneteiknar ein predator som er høvesvis «generalist» eller «spesialist». Gje døme på dette.

Oppgåve 4

Eit varmare og meir variabelt miljø medfører at artaranten må tilpassa seg det nye miljøet eller må migrera til andre lokalitetar for å unngå utdøying.

a) Vel eit av dei følgjande emna og forklar korleis forventa klimaendringar kan ha påverknad (inkluder døme på artar/populasjonar/regionar til støtte for argumentasjonen din)

- Hausting/bevaring/forvaltning
- Tropiske område
- Alpine miljø
- Konkurrans / interaksjon mellom artar
- Habitatfragmentering
- Fenologi

Artar opplever ikkje berre klimaendringar, men og invasjonar av nye artar inn i habitata deira.

b) Gje ein definisjon av invaderande artar og gje eit kort oversyn over 3 livshistorietrekk som ein typisk finn hos invaderande artar.