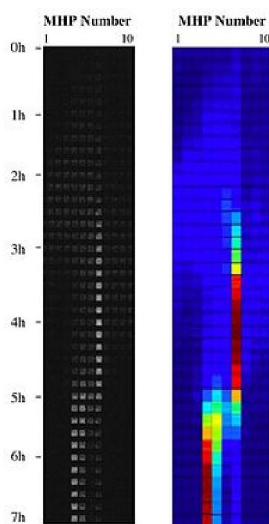


جمعیت متا (Metapopulation)

مرتضی بیکی، تابستان ۱۳۹۵

مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان قم

جمعیت متا به گروهی از جمعیت‌های جدا از نظر مکانی ولی متعلق به یک گونه گفته می‌شود که در برخی سطوح با هم تعامل دارند. عبارت جمعیت متا در سال ۱۹۶۹ توسط «ریچارد لوینز» به ادبیات اکولوژی وارد شد. او سعی داشت مدلی برای دینامیک جمعیت آفات کشاورزی توصیف کند ولی ایده‌هایش در مورد گونه‌های ساکن سکونتگاه‌های طبیعی یا مصنوعی تقطیع شده نیز بکار رفت. او جمعیت متا را «جمعیت جمعیت‌ها» تعریف می‌کرد.



جمعیت متا بطور معمول شامل چند جمعیت مجزا به‌همراه سکونتگاه‌های مناسب هر یک می‌باشد که در حال حاضر اشغال نشده است. در تئوری کلاسیک جمعیت متا، هر جمعیت با استقلال نسبی از دیگر جمعیت‌ها خود را اداره می‌کند و در نهایت در نتیجه یک حادثه تصادفی دموگرافیک (مثل نوسان اندازه جمعیت در نتیجه حوادث دموگرافیک) منقرض می‌شود و هر چه جمعیت کوچک‌تر باشد، شانس «تنزل خویشاوندی» در آن بیشتر شده و سریع‌تر منقرض می‌گردد.

جمعیت‌های منفرد دارای حوزه زندگی محدودی هستند ولی جمعیت متا بعنوان یک مجموعه کلی‌تر، اغلب پایدارتر است زیرا مهاجرین یک جمعیت (که در معرض فشار ناشی از افزایش جمعیت قرار دارند)، سکونتگاه‌های جدیدی را به اشغال در می‌آورند که در نتیجه انقراض یک جمعیت دیگر به حال خود رها شده‌اند. این افراد به جمعیت‌های کوچک مهاجرت کرده و آن را از انقراض نجات

می‌دهند. این پدیده را «اثر نجات» (Rescue effect) می‌نامند. اثر نجات به این دلیل رخ می‌دهد که جمعیت رو به زوال فرصت‌های نیچ مناسبی در اختیار نجات‌دهندگان خود که از دیگر سکونتگاه‌ها آمده‌اند قرار می‌دهد تا علاوه بر اینکه خود را پس از فرار از جمعیت دیگر نجات می‌دهند، جمعیت رو به زوال کنونی را نیز سر پا نگه دارند و نجات دهند.

توسعه تئوری جمعیت متا در ارتباط با توسعه «دینامیک منبع-پسماند» (Source-Sink dynamics) بر اهمیت وجود ارتباط بین جمعیت‌های به ظاهر جدا از هم تأکید دارد. اگرچه هیچ جمعیت منفردی قادر نیست بقای بلندمدت یک گونه خاص را تضمین کند، ولی اثر ترکیبی چند جمعیت قادر به این عمل می‌باشد.

تئوری جمعیت متا برای اولین بار در مورد اکوسیستم‌های زمینی و سپس در اکوسیستم‌های دریایی بکار رفت. در علوم شیلات، عبارت «جمعیت فرعی» (Sub-population) معادل عبارت «جمعیت محلی» (Local population) در پدیده جمعیت متا می‌باشد. اغلب مثال‌های دریایی توسط گونه‌های نسبتاً ساکن فراهم شده‌اند که لکه‌های سکونتگاهی مجزایی را به اشغال در آورده‌اند. و لذا دارای افراد محلی و نیز افرادی از جمعیت‌های مجاور متعلق به جمعیت متای بزرگ‌تر است. «ایکا هانسکی» زیست‌شناس فنلاندی از دانشگاه هلسینکی نقش زیادی در توسعه تئوری جمعیت‌های متا داشته است.

شکار و نوسانات آن

اولین آزمایش در مورد شکار و ناهمگنی مکانی توسط «جی اف گوس» (G.F. Gause) در سال‌های دهه ۱۹۳۰ و با استفاده از «معادله لوتکا-وولترا» (Lotka-Volterra equation) انجام گردید که در دهه ۱۹۲۰ فرموله شده ولی کاربرد دیگری از آن دیده نشده بود. معادله لوتکا-وولترا دلالت بر آن دارد که رابطه بین شکارچی و شکار آنها در امتداد زمان منجر به نوسانات جمعیتی می‌شود. این نوسانات بر پایه تراکم اولیه شکار و شکارچی شکل می‌گیرد. اولین تجربیات و آزمایشات گوس برای اثبات نوسانات پیش‌بینی شده این تئوری به شکست انجامید زیرا تعامل‌های شکار-شکارچی تحت تأثیر مهاجرت قرار نداشت. البته وقتی عامل مهاجرت وارد می‌شد، چرخه‌های جمعیتی بشیوه مناسبی نوسانات پیش‌بینی شده توسط معادله لوتکا-وولترا را پیش‌بینی می‌کرد بطوری که پیک‌های فراوانی شکار به میزان جزئی در سمت چپ پیک‌های مربوط به تراکم شکارچی قرار می‌گرفت. آزمایشات هوفاکر (۱۹۵۸) به دنبال کارهای گوس ادامه یافت. او در صدد درک این موضوع بود که چگونه دو عامل «مهاجرت» و «ناهمگنی مکانی» منجر به نوسانات شکار و شکارچی می‌شوند.

آزمایشات هوفاکر در مورد تعامل شکار و شکارچی

به منظور مطالعه نوسانات شکار و جمعیت، «هوفاکر» (Huffaker) از گونه‌های مختلف جرب استفاده بعمل آورد که یکی شکارچی و دیگری شکار بود. او یک سری مطالعات کنترل‌شده با استفاده از مرکبات انجام داد که شکار از آنها می‌خورد و ساختار مکانی سکونتگاه نیز به گونه‌ای بود که شکار و شکارچی قادر به تعامل با هم بودند. ابتدا هوفاکر با مشکلاتی شبیه مشکل گوس در ایجاد تعامل پایدار بین شکار و شکارچی مواجه بود. گونه شکار با استفاده صرف از مرکبات به سرعت منقرض می‌شد و به دنبال آن شکارچی نیز منقرض می‌گردید. او متوجه شد که با تغییر ساختار مکانی سکونتگاه‌ها می‌تواند دینامیک جمعیت را دستکاری کند و نرخ بقای هر دو گونه را افزایش دهد. به این منظور او فاصله بین شکار و مرکبات (غذای آنها) را تغییر داده و سدهایی در برابر حرکت شکارچیان ایجاد می‌کرد و برای شکارها نیز کوریدورهایی بوجود می‌آورد تا بتوانند پراکنده شوند. این تغییرات منجر به افزایش لکه‌های سکونتگاهی گردید و به نوبه خود مناطق بیشتری برای گونه شکار فراهم آورد تا به دنبال حفاظت موقتی خود باشند.

وقتی شکار در یکی از لکه‌های سکونتگاهی بصورت موضعی منقرض می‌شد، قادر بود قبل از اینکه مورد حمله شکارچی قرار گیرد به لکه جدیدی برود و در آن مستقر شود. این ساختار مکانی سکونتگاهی لکه‌ها امکان همزیستی شکار و شکارچی را هم فراهم می‌ساخت و یک مدل نوسانی جمعیتی پایدار را بوجود می‌آورد. گرچه عبارت جمعیت متا با این وضعیت تطبیق نداشت ولی عوامل محیطی ناشی از ناهمگنی مکانی و لکه‌ای بودن سکونتگاه بعدها شرایطی از یک جمعیت متا را ایجاد میکردند که نشان می‌داد چگونه گروه‌هایی از جمعیت‌های جداشده مکانی با یکدیگر تعامل می‌کنند. اهمیت آزمایش هوفاکر این بود که نشان می‌داد چگونه جمعیت‌های متا می‌توانند مستقیماً بر تعامل‌های شکار و شکارچی اثر بگذارند و به نوبه خود دینامیک جمعیت‌ها را دچار تحول سازند.

مدل لوینز

مدل اولیه «لوینز» (Richard Levins) برای یک جمعیت متا توزیع شده در تعدادی لکه سکونتگاهی مناسب بکار میرفت که تعامل اندکی بین لکه‌ها در مقایسه با درون لکه‌ها وجود داشت. دینامیک جمعیت درون یک لکه تا نقطه‌ای ساده‌سازی شده بود که فقط دو حالت وجود و عدم وجود در نظر گرفته می‌شد. هر لکه در این مدل یا دارای جمعیت بود یا نبود.

فرض کنیم N کسری از لکه‌ها باشد که در یک لحظه زمانی معین به اشغال در می‌آیند. در زمان dt هر لکه اشغال شده می‌تواند با احتمال انقراض edt از اشغال در آید. بعلاوه $1-N$ لکه اشغال نشده است. با فرض اینکه نرخ ثابت c برای ایجاد جوانه از هر لکه اشغال شده N در زمان dt وجود داشته باشد، هر لکه اشغال نشده با احتمال $cNdt$ اشغال و کلنی می‌شود. اکنون نرخ تغییر لکه‌های اشغال شده dN/dt به شکل زیر محاسبه می‌شود.

$$dN/dt = cN(1 - N) - eN$$

این معادله از نظر ریاضی معادل «مدل لاجیستیک» است با ظرفیت محیطی K که توسط فرمول زیر برآورد می‌شود.

$$K = 1 - (e/c)$$

و نرخ رشد r که بصورت زیر محاسبه می‌گردد.

$$r = c - e$$

بنابراین در حالت تعادل کسری از سکونتگاه گونه مزبور همواره اشغال نمی‌شوند.

تصادف‌گونی و جمعیت متا

مطالعات هوفاکر در مورد ساختار مکانی و تعامل‌های گونه‌ای، مثالی از بررسی اولیه در مورد دینامیک جمعیت متا است. از آن زمان آزمایشات مدل‌های هوفاکر و لوینز با استفاده از عوامل استوکاستیک تکرار شد. این مدل‌ها ثابت کردند که ترکیبی از تغییر و تنوع محیطی (تصادف‌گونی) و نرخ مهاجرت نسبتاً اندک موجب دوام نامحدود و غیر قابل پیش‌بینی می‌شود. باری آزمایش هوفاکر به دلیل متغیر مهاجرت کنترل شده دوام نامحدودی را در بر داشت.

مدل‌های اشغال لکه‌ای تصادفی

یکی از معایب مدل لوینز، تعیینی بودن مدل آن است در حالی که فرایندهای اساسی جمعیت متا، تصادف‌گونه می‌باشند. جمعیت‌های متا بویژه زمانی مفید هستند که گونه‌ها را در یک سکونتگاه مضطرب و دارای تغییر و تنوع جمعیت‌ها بررسی کنیم باین معنی که جمعیت‌ها در یک دوره زمانی خاص با چه احتمالی منقرض می‌شوند. مدل لوینز این مسئله را مورد توجه قرار نمی‌دهد. یک روش ساده برای بسط مدل لوینز در جهت بکارگیری مسئله مکان و ملاحظات تصادف‌گونی، استفاده از فرایند تماس (Contact process) است. اصلاح ساده این مدل را می‌توان در مورد دینامیک لکه‌ای بکار برد. در یک سطح آستانه نفوذ معین، اثرات تقطیع سکونتگاه در این پیکربندی رخ می‌دهد و می‌توان آستانه‌های انقراضی جدیدتری را پیش‌بینی کرد. برای اهداف زیست‌شناسی حفاظتی، مدل‌های جمعیت متا باید دارای دو شرط باشند:

الف - «طبیعت محدود جمعیت متا». چند لکه برای سکونتگاه مناسب است.

ب - «طبیعت مبتنی بر احتمال انقراض و کلنی شدن».

توجه شود که به منظور بکاربردن این مدل‌ها، لازم است انقراض‌ها و کلنی شدن‌های لکه‌ها همزمان نباشند.

لکه‌های سکونتگاهی میکرو و جمعیت‌های متا باکتریایی

با ترکیب نانو تکنولوژی و اکولوژی دورنما ([Landscape ecology](#)) می‌توان یک دورنمای سکونتگاهی را از طریق ساخت مجموعه‌ای از سکونتگاه‌های باکتریایی نانو ایجاد کرد و آنها را توسط کوریدورهای در جهات توپولوژیک متفاوت و کانال‌های نانو به هم وصل کرد تا خدمات اکوسیستمی محلی به آنها رسیده و بتوانند سکونتگاه را بازسازی کنند. با تولید لکه‌های موزائیکی مکانی توزیع شده در مکان و زمان می‌توان این دورنماهای لکه‌ای سکونتگاهی میکرو را به عنوان کاربرد فیزیکی «دورنماهای انطباقی» ([Adaptive landscape](#)) بکار برد. طبیعت لکه‌ای این دورنماهای سیال به ما اجازه می‌دهد که سلول‌های باکتریایی در حال سازگاری را در یک سیستم جمعیت متا بررسی کنیم. بیولوژی جمعیت متا و بیولوژی تکاملی این سیستم‌های باکتریایی، در این اکوسیستم‌های مصنوعی را می‌توان از طریق بیوفزیک تجربی مورد بررسی قرار داد.

تکامل تاریخ حیات

مدل‌های جمعیت متا برای توضیح تکامل تاریخ حیات از قبیل پایداری اکولوژیکی دگردیسی دوزیستان در استخرهای بهاره کوچک نیز بکار می‌رود. استراتژی‌های اکولوژیکی جایگزینی شکل گرفته‌اند. مثلاً برخی سمندرها دگردیسی را تجربه می‌کنند و بصورت نئوتون‌های آبی از نظر جنسی بالغ می‌شوند. دوام فصلی تالاب‌ها و محدوده مهاجرت این گونه تعیین می‌کند که کدام آبگیرها به هم مرتبط هستند و اینکه آیا آنها یک جمعیت متا تشکیل می‌دهند؟ طول مراحل تاریخ حیات دوزیستان نسبت به طول آبگیر بهاره قبل از خشک شدن، توسعه اکولوژیکی جمعیت‌های متا را تنظیم می‌کند و لکه‌های آبی را به لکه‌های زمینی مرتبط می‌کند. در تصویر یک جمعیت متا از باکتری اشرشیا کولی روی چیپ دیده می‌شود.

<https://en.wikipedia.org/wiki/Metapopulation>