

VU Research Portal

Linking Individual-based Models and Dynamic Energy Budget Theory: Lessons for Ecology and Ecotoxicology

Martin, B.

2013

document version

Publisher's PDF, also known as Version of record

[Link to publication in VU Research Portal](#)

citation for published version (APA)

Martin, B. (2013). *Linking Individual-based Models and Dynamic Energy Budget Theory: Lessons for Ecology and Ecotoxicology*. [PhD-Thesis - Research and graduation internal, Vrije Universiteit Amsterdam].

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

E-mail address:

vuresearchportal.ub@vu.nl

Samenvatting in het Nederlands

Eén van de fundamentele uitdagingen in de ecologie is om te begrijpen hoe de structuur en dynamiek van populaties tot stand komen. De invloed van individuele variatie, lokale interacties en adaptief gedrag op de populatiedynamiek wordt steeds belangrijker geacht, en daarom spelen individu-gebaseerde modellen (IBMs) een steeds grotere rol, zowel in theoretische als toegepaste disciplines. In IBMs worden individuele organismen als unieke elementen gezien, die van elkaar verschillen, en veranderen over hun levenscyclus. Elk individu wordt gekarakteriseerd door een set van toestandsvariabelen en eigenschappen, die afhankelijk van het te modelleren probleem gekozen worden. Individuen gedragen zich als autonome elementen en volgen bepaalde gedragsregels. Ze interacteren met elkaar en met hun abiotische omgeving, inclusief de habitatstructuur, en met milieufactoren zoals temperatuur, vochtigheid en verstoringen. De populatiedynamiek ontstaat als gevolg van al deze interacties.

IBMs zijn krachtige en flexibele stukken gereedschap, maar ze krijgen ook kritiek omdat ze vaak gebaseerd zijn op een ad hoc voorstelling van de dynamiek en het gedrag van individuen. Dit maakt de ontwikkeling van IBMs inefficiënt, en bedreigt de samenhang binnen het veld van het individu-gebaseerd modelleren. Het is wenselijk om IBMs te baseren op een gestandaardiseerde en goed geteste aanpak voor individueel gedrag om het hergebruik van IBMs en hun elementen te vergemakkelijken. Tevens maakt een dergelijke aanpak het mogelijk om algemene inzichten af te leiden uit specifieke IBMs.

De theorie van Dynamische Energie Budgetten (DEB) is zo'n aanpak. De theorie is ontwikkeld om de dynamiek van biologische systemen te begrijpen, van cel tot ecosysteem, door middel van balansen voor massa en energie. Net als in IBMs wordt in DEB theorie het individu gezien als de belangrijkste eenheid om dynamische systemen op hogere organisatieniveaus te kunnen begrijpen. Het belang van het individu wordt ingegeven door het feit dat massa- en energiebalansen voor individuen veel gemakkelijker te bepalen zijn dan voor hogere of lagere biologische organisatieniveaus. DEB theorie geeft een kwantitatief kader voor het modelleren van de verwerving en het gebruik van de middelen die een organisme nodig heeft over zijn gehele levenscyclus. Daardoor geeft de theorie een kwantitatieve verklaring voor de patronen, over

de tijd, van eigenschappen zoals groei, ontwikkeling en reproductie in dynamische omgevingen.

Het gebruik van IBMs in combinatie met DEB theorie heeft de potentie om het veld van de populatie-ecologie te versterken. Eén modelaanpak kan gebruikt worden voor alle diersoorten omdat de theorie een generiek kader schept. Dit vergroot de algemene toepasbaarheid van de modelresultaten omdat de verschillen in het modelgedrag van verschillende soorten kunnen worden toegeschreven aan verschillen in parameterwaarden, in plaats van aan verschillen in (een deel van) de modelstructuur. IBMs, op hun beurt, geven de gebruikers van DEB theorie de mogelijkheid om de consequenties van de processen op individuniveau op het populatieniveau te testen middels simulaties.

DEB theorie biedt grote mogelijkheden als fundering voor IBMs, maar desondanks is hun combinatie tot nu toe beperkt geweest. Om deze combinatie te vergemakkelijken heb ik een kader ontwikkeld waarin DEB theorie verbonden wordt met IBMs: DEB-IBM. DEB-IBM is een toegankelijke implementatie van DEB waarbij de gebruiker de DEB parameters van een soort kan gebruiken om de populatiedynamiek te evalueren in verschillende omgevingen. Nog belangrijker is dat de gebruikers de code aan kunnen passen voor hun specifieke onderzoeksvraag, bijvoorbeeld hoe de ruimtelijke verdeling van voedsel de stabiliteit van populaties beïnvloedt, of hoe stressors zoals bestrijdingsmiddelen de populatiedynamiek wijzigen.

Met DEB-IBM heb ik getest in welke mate DEB theorie populatiedynamiek kan voorspellen, uitgaande van de eigenschappen van individuen. Ik gebruikte de watervlo *Daphnia magna* als modelsoort, waarbij data op individuniveau aanwezig was om het model te parameteriseren. Vervolgens werden de populatievoorspellingen vergeleken met onafhankelijk verkregen data uit gecontroleerde populatie-experimenten. DEB theorie slaagde er in om zowel de populatiegroeisnelheid als de piekdichtheden van de *Daphnia* testpopulaties te voorspellen, in verschillende testomstandigheden. DEB faalde echter om de populatieafname (als er weinig voedsel per watervlo aanwezig is) correct te voorspellen. Deze analyse laat dus zien dat een correcte voorstelling van de voedselafhankelijke sterfte van essentieel belang is in het verbinden van het individu- en populatieniveau. Het standaard DEB model was niet in staat om de patronen van voedselafhankelijke sterfte te reproduceren. Dit weerspiegelt het feit dat het meeste onderzoek aan individuen uitgevoerd wordt onder relatief goede voedselomstandigheden. Aanvullende aannames rondom de sterfte van juvenielen waren nodig om de populatiedynamiek na de initiële

populatiepiek te reproduceren. Specifieker: juvenielen bleken eerder dood te gaan bij lage voedselniveaus dan adulten. Het resulterende model was zonder verdere calibratie in staat om de karakteristieke overgangen tussen populatiecycli met kleine en grote uitwijkingen te voorspellen, die daadwerkelijk worden waargenomen in *Daphnia* populaties. Ik concludeer dat het toetsen op verschillende organisatieniveaus helpt om lacunes in onze huidige theorieën op individuniveau te detecteren. Uiteindelijk zal dit moeten leiden tot verdere theorieontwikkeling en de invoering van een generieke basis voor individu-gebaseerde modellen in de ecologie.

Naast de theoretische verkenningen heb ik de mogelijkheid getest om de combinatie van DEB theorie met IBMs te gebruiken voor de extrapolatie van de effecten van chemische stress van individu- naar populatieniveau. Hiervoor gebruikte ik informatie op individuniveau voor het effect van 3,4-dichloroaniline op *Daphnia*. Deze data suggereren een direct effect op reproductie, maar geen significante effecten op groei. Met het aannemen van zulke directe reproductie-effecten was het model in staat om de waargenomen populatierepons bij toenemende concentraties van 3,4-dichloroaniline accuraat te voorspellen. Interessant was dat het model in staat was om naar milieuomstandigheden te extrapoleren die geen onderdeel waren van het parameterisatieproces. In de 21-dagen *Daphnia* reproductietest worden de *Daphnia* ad libitum gevoerd, terwijl in de populatie-experimenten de hoeveelheid voedsel per *Daphnia* enorm fluctueerde over de duur van het experiment. Deze fluctuaties zijn te verklaren doordat de totale hoeveelheid voedsel (algen) die werd toegediend aan elke populatie constant was terwijl de populatiegrootte toeneemt en afneemt door reproductie en sterfte. Dit illustreert een belangrijk voordeel van het gebruik van goedgebouwde, op processen gebaseerde, modellen: de mogelijkheid om te extrapoleren naar niet-geteste scenario's.

Dit onderzoek toont niet alleen aan hoe individu en populatieniveau verbonden kunnen worden, het legt ook een aantal tekortkomingen in de huidige risicobeoordeling bloot. Het volgen van de effecten van stoffen op reproductie zonder tegelijkertijd naar groei te kijken is onvoldoende om de effecten op populatieniveau te voorspellen. Dit komt omdat meerdere fysiologische processen een reductie van reproductie ten gevolg hebben (lagere eetsnelheid, hogere onderhoudskosten, sterfte onder de embryo's, etc.). Deze processen kunnen echter een substantieel ander effect hebben op het populatieniveau. Met een beperkte extra inzet kunnen standaardtesten voor individuen data opleveren waarmee de toepasbaarheid en precisie van de extrapolatie naar populaties sterk verbeterd wordt. Belangrijkste aanpassing is

het meten van toxische effecten op groei alsmede reproductie, en het rapporteren en analyseren van de data over de tijd in plaats van te vertrouwen op een enkele effectconcentratie aan het einde van de test (zoals EC50 en NOEC).

Dit proefschrift laat zien hoe de combinatie van DEB en IBMs verbanden duidelijk maakt tussen het individu- en het populatieniveau in zowel fundamentele als toegepaste context. Een belangrijk voordeel van het gebruik van een algemene aanpak is dat de geleerde lessen direct te vertalen zijn naar andere soorten.

