

# Density Regulation: Linking theory and applications to understand population- to community-level dynamics and responses to environmental change

linking theory and applications to understand population- to community-level dynamics and responses to environmental change

**Doctoral Thesis**

**Author(s):**

Münkemüller, Tamara

**Publication date:**

2008

**Permanent link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-005711174>

**Rights / license:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#)

**Originally published in:**

Dissertation / Helmholtz Zentrum für Umweltforschung UFZ 09/2008(09)

Diss. ETH No. 17810

**Density regulation:**  
**Linking theory and applications to understand  
population- to community-level dynamics and  
responses to environmental change**

A dissertation submitted to  
ETH ZURICH

for the degree of  
Doctor of Sciences

presented by  
TAMARA MÜNKEMÜLLER  
Dipl. Biologist (University of Marburg)  
Dipl. Psychologist (University of Marburg)  
born 22.06.1976  
citizen of Germany

accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. Harald Bugmann, examiner  
Dr. Karin Johst, co-examiner  
Prof. Dr. Sebastian L. Bonhoeffer, co-examiner  
Prof. Dr. Christian Wissel, co-examiner

2008

# Summary

Intra- and interspecific density regulation, as it results from competitive interactions between con- and heterospecifics, affects population and community dynamics and thus can interfere with both single species survival and multi-species coexistence. This thesis aims at a better understanding of how density regulation operates and how it modifies the impacts of habitat fragmentation and climate change on species and community persistence. The approach builds upon mechanistic simulation models of single species and communities of species and is twofold: First, hypothetical species are investigated to analyse basic principles and to derive general hypotheses; second, real species are investigated to test model applicability and to derive specific conclusions.

Results from a generic, single-species model demonstrate that species, differing in the mechanisms of density regulation, require different landscape characteristics: Compensating species benefit from strong patch connectivity, whereas over-compensators are prone to spatially synchronised extinctions and thus suffer from too strong connectivity (chapter 1). Adapting the model to experimentally derived Tundra vole dynamics demonstrates that even conditional (density dependent) dispersal is not able to reduce the risk of spatial synchrony through over-compensatory density regulation (chapter 2). Thus, the mechanism of density regulation has to be considered in conservation planning.

Based on the better understanding of the role of density regulation in single species population dynamics I turned to species communities. Analysis of a generic, two-species model reveals over-compensatory density regulation as a potential mechanism of coexistence and demonstrates how this mechanism works (chapter 3). Coexistence is promoted by the over-compensator's tendency to generate fluctuations from which it suffers and the competing species' tendency to dampen these fluctuations from which it benefits. The detection of this new coexistence mechanism allows for a comparison of communities that coexist through over-compensation with those that coexist neutrally. This comparison contributes to the recent and important debate on the relative roles of different coexistence mechanisms in structuring communities. The simulation results show that communities relying on coexistence through over-compensation are more likely to occur in well-connected landscapes with high habitat availability while communities relying on neutral coexistence are more likely to occur in strongly fragmented landscapes. These communities also respond differentially to synergistic

threats of climate change and fragmentation: Communities relying on over-compensation are particularly sensitive to climate change, while neutral communities are much more sensitive to a further increase of fragmentation (chapter 4). Therefore, species' coexistence mechanisms and interspecific interactions should be taken into account when prioritizing conservation actions to mitigate impacts of fragmentation and climate change.

Results from the theoretical studies provided the basis to confront the model with count data of a multi-species small mammal community in forest patches of the Atlantic Brazilian rainforest (chapter 5). The model calibration led to a better understanding of the mechanisms involved in structuring this highly diverse but endangered community and revealed that both neutral and niche-based coexistence dynamics strongly influence community structure. Moreover, the parameterized model predicts an increase in spatial heterogeneity of the community even if assuming present landscape fragmentation patterns to continue in future.

In sum, the results of this thesis contribute to a better understanding of ecological processes emerging from intra- and interspecific competitive interactions, and of how these processes impact spatial population and community dynamics. The thesis reveals the way in which these interactions are responsible for differential responses of both single species and communities to environmental change. With regard to conservation, the results highlight potential drawbacks of common conservation actions and reveal future threats to species and community persistence that may not be apparent yet.

# Zusammenfassung

Inner- und zwischenartliche Dichteregulation entsteht, wenn Individuen einer oder mehrerer Arten miteinander konkurrieren. Dichteregulation beeinflusst Dynamiken in Populationen und Artengemeinschaften und nimmt dadurch Einfluss auf Überleben und Koexistenz von Arten. Ziel dieser Doktorarbeit ist ein funktionales Verständnis von Dichteregulationsprozessen. Das Verständnis dieser Prozesse ist wichtig für eine bessere Abschätzung des Einflusses von Dichteregulation auf die Belastung von Arten und Artengemeinschaften durch Habitatfragmentierung und Klimawandel. Methodisch basiert die Arbeit auf Analysen von mechanistischen Ein- und Mehrartensimulationsmodellen und verfolgt dabei einen zweifachen Ansatz: Zum einen werden Grundprinzipien anhand von hypothetischen Arten untersucht, um daraus generelle Hypothesen abzuleiten; zum anderen wird die Anwendbarkeit der Modelle für reale Arten getestet, und es werden systemspezifische Schlussfolgerungen gezogen.

Ergebnisse des generischen Einartenmodells zeigen, dass Arten auf verschiedene Landschaftsstrukturen angewiesen sind, wenn sie verschiedene Mechanismen der Dichteregulation besitzen: Während kompensierende Arten von starker Konnektivität ihrer Habitatsinseln in der Landschaft profitieren, leiden überkompensierende Arten unter zu starker Konnektivität, weil sie besonders anfällig für räumlich autokorrelierte Aussterbeereignisse sind (Kapitel 1). Die Anpassung des Modells an experimentell erhobene Populationsdynamiken der Nordischen Wühlmaus demonstriert, dass sogar (durch die Dichte) bedingtes Dispersal das Risiko von räumlicher Autokorrelation durch überkompensierende Dichteregulation nicht verringern kann (Kapitel 2). Aus diesen Ergebnissen leite ich die Empfehlung ab, Mechanismen der Dichteregulation bei der Erarbeitung von Schutzstrategien zu berücksichtigen.

Basierend auf den Erkenntnissen aus dem Einartenmodell fand eine Erweiterung zu einem Mehrartenmodell statt. Die Auswertung dieses generischen Modells für zwei Arten offenbart, dass überkompensierende Dichteregulation zu Artenkoexistenz führen kann, und zeigt wie dieser Mechanismus funktioniert (Kapitel 3). Während die überkompensierende Art dazu tendiert Dichtefluktuationen auszulösen, aber unter diesen Fluktuationen leidet, dämpft die konkurrierende Art diese Fluktuationen, obwohl sie von ihnen profitiert. Die Entdeckung

dieses neuen Koexistenzmechanismus erlaubt einen Vergleich von Artengemeinschaften, die mittels Überkompensation koexistieren, mit solchen, die aufgrund neutraler Prozesse koexistieren. Dieser Vergleich trägt zu der aktuellen und wichtigen Debatte über den relativen Beitrag verschiedener Koexistenzmechanismen zur Struktur von Artengemeinschaften bei. Die Simulationsergebnisse zeigen, dass Artengemeinschaften, deren Koexistenz auf dem Überkompensationsmechanismus basiert, eher in Landschaften vorkommen, in denen ihre Habitate gut miteinander verbunden sind, während neutral koexistierende Artengemeinschaften häufiger in fragmentierten Landschaften zu erwarten sind. Außerdem reagieren diese Artengemeinschaften unterschiedlich auf synergetische Gefährdungen durch Klimawandel und Fragmentierung: Artengemeinschaften mit Überkompensation sind besonders anfällig für Klimaveränderungen, während Artengemeinschaften mit neutraler Koexistenz deutlich anfälliger auf weiter zunehmende Fragmentierung reagieren (Kapitel 4). Aus diesen Ergebnissen leite ich die Empfehlung ab, dass Koexistenzmechanismen und zwischenartliche Interaktionen berücksichtigt werden sollten, wenn Maßnahmen zur Entschärfung negativer Auswirkungen von Fragmentierung und Klimawandel geplant werden.

Die Ergebnisse der theoretischen Untersuchungen bildeten die Basis, um das Mehrartenmodell mit Zählraten von Kleinsäugerarten aus den Waldfragmenten des brasilianischen atlantischen Regenwaldes zu konfrontieren (Kapitel 5). Diese Kalibrierung des Modells führte zu einem besseren Verständnis der strukturbestimmenden Mechanismen dieser hoch diversen und bedrohten Lebensgemeinschaft und zeigte, dass sowohl neutrale als auch nischenbasierte Koexistenzdynamiken wichtig für die Dynamik der Artengemeinschaft sind. Außerdem prognostiziert das parametrisierte Modell eine Zunahme der räumlichen Heterogenität in der Artenzusammensetzung der Kleinsäugergemeinschaft auch wenn der heutige Fragmentierungsgrad der Landschaft sich in Zukunft nicht verschlechtert.

Zusammen tragen die Ergebnisse meiner Doktorarbeit zu einem funktionalen Verständnis derjenigen ökologischen Prozesse bei, die durch inner- und zwischenartliche Konkurrenz entstehen. Die Arbeit zeigt, wie diese ökologischen Prozesse die räumlichen Dynamiken in Populationen und Artengemeinschaften beeinflussen und dazu beitragen, dass verschiedene Arten und Lebensgemeinschaften unterschiedlich auf Umweltwandel reagieren. Im Hinblick auf den Naturschutz verdeutlichen die Ergebnisse potentielle Schwächen üblicher Schutzmaßnahmen und können zukünftige und bisher unbekannte Risiken für das Überleben von Arten und Artengemeinschaften aufdecken.