



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Populations crossing habitat boundaries in the face of environmental change

Chaparro Pedraza, P.C.

[Link to publication](#)

License
Other

Citation for published version (APA):

Chaparro Pedraza, P. C. (2019). *Populations crossing habitat boundaries in the face of environmental change*.

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

Summary

Populations crossing habitat boundaries in the face of environmental change

Almost all ecosystems on Earth are facing the impacts of rapid environmental change. As the human population continues to increase and its activities expand, biodiversity loss and global changes in climate and land cover intensify. Environmental change is occurring at unprecedented rates (Steffen et al. 2006) and is causing shifts in species distributions, abundances, phenology, physiology and morphology (Bellard et al. 2012; Dawson et al. 2011; Ozgul et al. 2010). Accurate predictions are needed to supply managers and stakeholders with potential responses of biological systems to environmental change in order to facilitate decision-making in conservation management. However, we have largely failed to generate accurate predictions regarding environmental change responses (Dawson et al. 2011; Gilman et al. 2010; Grimm and Railsback 2012).

In chapter 1 of this thesis, I argue that the failure to generate accurate predictions stems from the fact that predictive studies of environmental change are not based on a strong theoretical foundation in which population and community dynamics emerge from interactions between individuals and their responses to the environment. In fact, assessments of environmental change impacts on populations typically rely on descriptions of processes coming from aggregated population data (Chevin et al. 2010; Dawson et al. 2011). Nonetheless, populations do not respond to the environment, individuals do (Clark et al. 2011), therefore, the limited ability to accurately predict is not surprising. Impacts of environmental change on populations and communities are the consequence of the multiple responses of individuals that make up these populations and communities. Accurately predicting population and community consequences of environmental change therefore requires an explicit description of the multiple individual responses.

Environmental change is not uniform; in fact, its impact differs across habitats. Organisms living in different habitats therefore experience different effects of a changing

environment. Many animal species change their habitat throughout their lives (Werner 1988). Species with an ontogenetic habitat shift use different habitats in different life stages. One of the most remarkable types of ontogenetic habitat shift is anadromy, of which salmon life cycle is one of the best-known examples. The anadromous life cycle begins in freshwater, individuals subsequently migrate to the ocean, where they grow larger and eventually become mature, after which they migrate back to freshwater for reproduction. Therefore, in a population with an ontogenetic habitat shift the impact of environmental change varies depending on its effects on either habitat and thus on either life stage. An explicit description of the individual life history is required to accurately assess the consequences of environmental change on populations with an ontogenetic habitat shift. By considering the effects of changing environmental conditions on individual life histories, this thesis investigates the ecological (chapters 2 and 3) and eco-evolutionary (chapters 4, 5 and 6) consequences of those changing conditions on populations with an ontogenetic habitat shift.

There is growing evidence that effects of a changing environment on individuals and populations are intimately linked (Parmesan 2006). However, the mechanisms causing these joint responses remain largely unidentified. Chapter 2 contributes to filling this gap by identifying the mechanisms causing joint responses in life history traits and population dynamics of anadromous populations exposed to deteriorating environmental conditions. Specifically, I study what the effects of increased energetic costs of the breeding migration and reduced survival and food availability in the ocean are on an anadromous population. These threats directly affect only individuals in late life stages (oceanic life stage), however its indirect effects include apparently positive effects such as high body growth rate in other life stages. Low survival and low food abundance in the habitat used by older individuals, as well as high cost of the breeding migration, negatively impact the population birth rate. As a consequence of low population birth rate, individual density in the breeding habitat is low and thus decreased competition for food resources enables a higher body growth rate. This mechanism therefore explains the relation between negative impacts on individuals of late life stages and increased body growth rate in other life stages. This mechanism reveals that increased growth rate of individuals in the freshwater habitat may be a signal of population decline and negative impacts affecting individuals in the oceanic life stage.

Current environmental changes increase the diversity and intensity of stressors affecting ecological communities simultaneously, however the cumulative and interactive effects of various stressors in combination are poorly studied (Crain et al. 2008). While in chapter 2, I investigate the independent effects of increased energetic costs of the breeding migration and reduced survival and food availability in the ocean; in chapter 3, I investigate the cumulative effects of these deteriorating conditions on

a population. Chapter 3 shows that multiple stressors may interact in a highly non-linear manner and thereby, counterintuitively, mitigate each other's negative effect. On their own, both increased cost of the breeding migration and low marine food levels negatively affect anadromous fish populations, as shown in chapter 2. But, unexpectedly, low marine food levels favor, as opposed to threaten, the ecological success of anadromous populations negatively affected by increased cost of the breeding migration. This counterintuitive effect is due to the fact that individuals switching to higher food levels in the ocean reach larger sizes with concomitant larger migration costs but have lower energy densities. The individual energetic budget has a key role in the mechanism causing the counterintuitive effect. Stressors mainly interact in a non-linear manner (Crain et al. 2008), hence predicting the consequences of multiple stressors affecting a population in a cumulative way requires gaining further insight into the mechanisms causing these non-linear effects. Chapter 3 demonstrates how such consequences can be investigated by integrating individual energetics and life history into population models.

In populations with an ontogenetic habitat shift, the timing of this shift has multiple effects on individual and population processes. Since the two habitats used by individuals in different life stages differ in a variety of conditions including food abundance and mortality risk, individuals experience multiple changes during the habitat shift that influence their survival, growth and fecundity. Therefore, the timing of the habitat shift is fundamental in determining individual fitness and thus subjected to selection. Effects of environmental change on food abundance and mortality risk may differ across the habitats used in different life stages, hence changing environmental conditions may shift the optimal timing of the habitat shift and thus trigger phenotypic changes on this life history trait. The timing of an ontogenetic habitat shift influences population processes by determining the outflow and inflow of individuals in the two habitats and thus the density of individuals in each habitat that. High density of individuals in either habitat imposes a high foraging pressure that causes the depletion of food resource in this habitat. Conversely, in a habitat with low density of individuals food is abundant. Food availability, in turn, influences the optimal timing of an ontogenetic habitat shift by altering individual survival, growth and fecundity.

Consequently, the feedback between individual and population processes is fundamental to understand how a changing environment produces evolutionary changes in the timing of an ontogenetic habitat shift, which in turn causes ecological changes.

Traditionally, the evolution of the timing of an ontogenetic habitat shift has been studied in a context of individual optimization of fitness that ignores ecological interactions between individuals. However, the fitness of an individual is the result of its interactions with competitors, resources and natural enemies. These ecological interactions do not remain constant throughout individuals' lives. For instance, small

individuals are usually more vulnerable to predation than large ones (size-dependent mortality). Chapter 4 demonstrates that size-dependent and size-independent mortality differ in their effects on the structure of a population with an ontogenetic habitat shift that causes changes in the strength of competition. As a consequence of these effects, the nature of the mortality source (size-dependent vs. size-independent) influences the evolution the timing of an ontogenetic habitat shift in the opposite direction of selection than was expected in a context of individual optimization of fitness. Environmental change frequently alters population abundance (Ehrlén and Morris 2015) and structure (Allendorf and Hard 2009), which, in turn, affect interactions with competitors in the population. Chapter 4 demonstrates that those interactions can shape the evolution of life history traits and, therefore they cannot be overlooked when investigating the eco-evolutionary consequences of a changing environment.

As a consequence of a life cycle with an ontogenetic habitat shift, the different habitats hosting different life stages are indirectly connected through the flux of individuals between them. It is increasingly recognized that such connections can have strong impacts on the structure and dynamics of the local communities (Doughty et al. 2016; Polis et al. 2004; Sánchez-Hernández et al. 2018). Although those ecological impacts are well known, their interactions with evolutionary dynamics are not yet studied. Chapter 5 shows that the interaction between ecological and evolutionary dynamics drive changes in the timing of the habitat shift and that this evolutionary process can, in turn, cause gradual and abrupt ecological changes in the communities that host the different life stages.

We have witnessed abrupt and dramatic transitions in the composition and functioning of diverse ecosystems, including lakes, coral reefs, deserts, woodlands and oceans. These so-called regime shifts are attributed to the existence of alternative ecosystem stable states for the same set of conditions. Traditionally, ecologists have considered the occurrence of these abrupt regime shifts to a dramatically contrasting ecosystem state when changes in abiotic conditions occur beyond a threshold (tipping point) (Scheffer et al. 2001). In contrast to traditional ecological theory, chapter 6 demonstrates that changes in these conditions may not occur beyond a threshold and therefore do not immediately cause an abrupt transition to a contrasting state, but can nonetheless result one with a substantial time delay due the evolutionary process that is triggered by the change in conditions. This suggests that regime shifts in ecosystems observed in the present may be the consequence of perturbations that occur in the distant past but we would fail to attribute a regime shift to its perturbation if we ignore the evolutionary process initiated by the perturbation. Chapter 6 contributes to the body of theory on ecosystems resilience by presenting a new mechanism whereby changes in environmental conditions cause delayed regime shifts in nature.

The results presented in this thesis contribute to an understanding of the mechanisms whereby changes in populations with an ontogenetic habitat shift occur as a result of a changing environment. Characterizing these mechanisms required the consideration of the multiple responses of individuals that make up the population, specially, the different individual responses throughout life history. Individuals depend on their environment and the environment is the product of the organisms that inhabit it. Therefore, if we are to predict ecological consequences of environmental change and thus to adopt conservation measures accordingly, mechanistic understanding of how individuals interact between them and with their environment is certainly required.

ACKNOWLEDGMENTS

Valentina Gómez, Morgan Brown, and Tatiana Chaparro are gratefully acknowledged for their suggestions and comments, which considerably helped to improve earlier versions of this summary.

Samenvatting

Het effect van omgevingsveranderingen op trekkende populaties

Bijna alle ecosystemen op aarde voelen de effecten van snelle veranderingen in de natuurlijke omgeving. De toenemende groei van de menselijke bevolking en de uitbreidende schaal van menselijke activiteiten leiden tot verlies van biodiversiteit en tot wereldwijde veranderingen in klimaat en landgebruik. De ongekende snelheid waarmee huidige ecosystemen veranderen zorgt voor verschuivingen in de verspreiding en aantallen van soorten, en veranderingen in fenologie, fysiologie en morfologie (Bellard et al. 2012; Dawson et al. 2011; Ozgul et al. 2010). Om de besluitvorming in het beheer van ecosystemen te faciliteren moeten beheerders en belanghebbende de effecten van de veranderde omgeving op biologische systemen nauwkeurig kunnen voorspellen. Echter, we zijn er niet in geslaagd om nauwkeurige voorspellingen te maken over de effecten van veranderingen in de natuurlijke omgeving op ecosystemen (Dawson et al. 2011; Gilman et al. 2010; Grimm and Railsback 2012).

In hoofdstuk 1 van dit proefschrift beargumenteer ik dat het gebrek aan nauwkeurige voorspellingen wordt veroorzaakt doordat voorspellende studies van omgevingsveranderingen geen theoretische onderbouwing hebben waarin de dynamiek van populaties en levensgemeenschappen voortkomt uit de interacties tussen individuen en de individuele reacties op de omgeving. In feite zijn de meeste rapportages over het effect van omgevingsveranderingen op populaties gebaseerd op data die processen op het populatieniveau beschrijven (Chevin et al. 2010; Dawson et al. 2011). Omdat in de werkelijkheid niet de populaties, maar de individuen binnen een populatie reageren op omgevingsveranderingen (Clark et al. 2011) is het gebrekkige vermogen om nauwkeurige voorspellingen te maken niet verrassend te noemen. De effecten van omgevingsveranderingen op populaties en levensgemeenschappen worden veroorzaakt door de meerdere reacties van de omgeving op de individuen waaruit deze populaties en levensgemeenschappen zijn opgebouwd. Om nauwkeurig te kunnen voorspellen hoe populaties en levensgemeenschappen beïnvloed worden door veran-

deringen in hun leefomgeving is het dus nodig om de effecten op individuen expliciet te beschrijven.

Veranderingen in de omgeving zijn niet eenduidig: in feite zijn deze in elk leefgebied anders. Organismen met meerdere leefgebieden ondervinden omgevingsveranderingen dus op meerdere manieren. Er zijn veel soorten die van leefgebied veranderen gedurende het leven (Werner 1988). Wanneer individuen verschillende leefgebieden gebruiken in verschillende levensfase spreken we van een ontogenetische habitat verschuiving. Anadromie is een van de meeste opmerkelijke vormen van een ontogenetische habitat verschuiving en is vooral bekend door de levenscycli van verschillende zalmsoorten. De anadromische levenscycli begint in zoet water, waarna individuen migreren naar de oceaan, alwaar zij uitgroeien tot volwassen individuen en uiteindelijk terug migreren naar het zoetwater habitat om zich daar voort te planten. Voor een populatie met een ontogenetische habitat verschuiving verschillen de effecten van omgevingsveranderingen per habitat, en dus per levensstadium. Om nauwkeurige voorspellingen te doen over de effecten van omgevingsveranderingen op populaties met een ontogenetische habitat verschuiving is een expliciete beschrijving van de levenscyclus noodzakelijk. In dit proefschrift worden de ecologische (hoofdstukken 2 en 3) en eco-evolutionaire (hoofdstukken 4, 5 en 6) consequenties van omgevingsverandering op populaties met een ontogenetische habitat verschuiving onderzocht, door expliciet de effecten van deze verandering op de levenscyclus mee te nemen.

Er is toenemend bewijs dat de effecten van omgevingsveranderingen op individuen en populaties onlosmakelijk met elkaar verbonden zijn (Parmesan 2006). Echter, de mechanismen hierachter zijn grotendeels onbekend. Hoofdstuk 2 draagt bij aan het identificeren van deze mechanismen door te kijken naar de gelijktijdige veranderingen in populatiedynamiek en de levenscyclus van individuen in een anadrome populatie die wordt blootgesteld aan verslechterende omgevingsomstandigheden. Meer specifiek bestudeer ik de effecten van een toename in energetische kosten van migratie en een afname in overleving en voedselbeschikbaarheid in de oceaan op een anadrome populatie. Deze omgevingsveranderingen hebben alleen een direct effect voor individuen in het latere (oceanische) levensstadium. Echter, het blijkt dat er ook indirecte positieve effecten zijn voor de andere levensstadia, zoals een grotere lichaamsgroei-snelheid. De lage overleving en de lage voedselbeschikbaarheid in het leefgebied van oudere individuen, alsook de hogere kosten van de migratie, hebben een negatief effect op de reproductiesnelheid van de populatie. Een consequentie van een lage reproductiesnelheid is een lage dichtheid van individuen in het broedgebied en daardoor een verminderde competitie voor voedselbronnen wat zorgt voor de hogere lichaamsgroei-snelheid. Dit mechanisme verklaart de relatie tussen de negatieve effecten op individuen in het latere levensstadium en de toegenomen lichaamsgroei-snel-

heid in de overige levensstadia. Hetzelfde mechanisme onthult dat een toegenomen lichaamsgroeisnelheid in het zoetwater habitat kan duiden op een populatieafname en negatieve effecten op individuen in het oceanische levensstadium.

Huidige omgevingsveranderingen leiden tot een toename in diversiteit en intensiteit van stressoren die gelijktijdig ecologische gemeenschappen beïnvloeden. Echter, de cumulatieve en interactieve effecten van combinaties van verschillende stressoren zijn slecht onderzocht (Crain et al. 2008). In tegenstelling tot hoofdstuk 2, waarin ik kijk naar de afzonderlijke effecten van verhoogde energetische kosten van migratie en verminderde overleving en voedselbeschikbaarheid in de oceaan, onderzoek ik in hoofdstuk 3 de cumulatieve effecten van deze verslechterende omstandigheden op de populatie. Hoofdstuk 3 beschrijft hoe meerdere stressoren met elkaar interacteren op een niet-lineaire manier, waarbij deze elkaars negatieve effect kunnen opheffen. Zoals wordt beschreven in hoofdstuk 2, hebben zowel de verhoogde kosten van migratie, als de lage mariene voedselbeschikbaarheid afzonderlijk een negatief effect op anadrome vispopulaties. Echter, een lage mariene voedselbeschikbaarheid bevordert, in plaats van verhindert, het ecologisch succes van anadrome populaties die negatief beïnvloed worden door de hoge kosten van migratie. Dit tegenintuïtieve effect ontstaat doordat individuen die in de oceaan meer voedsel tot hun beschikking hebben, tot grotere omvang groeien en daardoor hogere migratiekosten hebben, maar een lagere energiedichtheid. Het individuele energiebudget vervult een sleutelrol in het mechanisme dat verantwoordelijk is voor dit tegenintuïtieve effect. De interactie tussen meerdere stressoren is meestal niet-lineair (Crain et al. 2008) en om de cumulatieve effecten van meerdere stressoren op de populatie goed te voorspellen is het noodzakelijk om een beter inzicht te krijgen in de mechanismen die deze niet-lineaire effecten veroorzaken. Hoofdstuk 3 laat zien dat zulke cumulatieve effecten kunnen worden onderzocht door de energetica en levenscycli van individuen mee te nemen in populatiemodellen.

In populaties met een ontogenetische habitat verschuiving heeft de timing van deze verschuiving meervoudig effect op individuele- en populatieprocessen. Omdat de twee verschillende leefgebieden die gebruikt worden door individuen in de opeenvolgende levensstadia op meerdere manieren van elkaar verschillen, zoals in voedselaanbod of sterftekans, ervaren individuen die van habitat wisselen meerdere veranderingen die hun overleving, groei en fecunditeit beïnvloeden. De timing van de habitat verschuiving is daarom van cruciaal belang voor individuele fitness en dus onderhevig aan natuurlijke selectie. Als effecten van omgevingsveranderingen verschillen tussen de leefgebieden die door individuen in de opeenvolgende levensstadia gebruikt worden, leiden veranderingen in de omgeving tot een aanpassing in de optimale timing om van leefgebied te wisselen en dus tot een fenotypische verandering van deze eigenschap. De timing van de ontogenetische habitat verschuiving beïnvloedt processen op het populatieniveau doordat het de in- en uitstroom van individuen in de twee

leefgebieden bepaalt en daarmee ook de dichtheid van individuen in elk habitat. Een hoge dichtheid van individuen in een leefgebied zorgt voor een hoge voedselopname wat leidt tot de uitputting van de voedselbron in het leefgebied. Daarentegen is de voedselbeschikbaarheid in een leefgebied hoog als de dichtheid van individuen laag is. De voedselbeschikbaarheid beïnvloedt vervolgens de optimale timing van de ontogenetische habitat verschuiving via de effecten op overleving, groei en reproductie. De terugkoppeling tussen processen op het individu- en het populatieniveau is dus van fundamenteel belang om te begrijpen hoe een veranderende omgeving de evolutionaire aanpassing in de timing van de ontogenetische habitat verschuiving bepaalt, die vervolgens weer van invloed is op de ecologische veranderingen.

Van oudsher wordt de evolutie van de timing van een ontogenetische habitat verschuiving onderzocht door individuele fitness optimalisatie waarbij geen rekening gehouden wordt met de ecologische interactie tussen verschillende individuen. Echter, de fitness van een individu is het resultaat van de interacties met concurrenten, voedselbronnen en natuurlijke vijanden. Zulke ecologische interacties blijven niet hetzelfde gedurende het leven van een individu. Bijvoorbeeld, kleine individuen zijn meestal vatbaarder voor predatie dan grote individuen (grootte-afhankelijke mortaliteit). Hoofdstuk 4 laat zien dat grootte-afhankelijke en grootte-onafhankelijke mortaliteit verschillende effecten hebben op de structuur van een populatie met een ontogenetische habitat verschuiving als deze een verandering veroorzaakt in de sterkte van competitie. Een consequentie van deze effecten is dat de aard van de mortaliteit (grootte-afhankelijk of grootte-onafhankelijk) de evolutie van de timing van de ontogenetische habitat verschuiving beïnvloedt op een manier die tegengesteld is aan de richting van selectie die door een individuele optimalisatie van fitness wordt verwacht. Verandering in de omgeving leiden vaak tot verandering in de populatiegrootte (Ehrén and Morris 2015) en –structuur (Allendorf and Hard 2009), die vervolgens van invloed zijn op interactie met concurrenten in de populatie. In hoofdstuk 4 wordt laten zien dat deze interacties bepalend zijn voor de evolutie van individuele eigenschappen en daarom kunnen ze niet genegeerd worden bij het onderzoek naar de eco-evolutionaire consequenties van een veranderende omgeving.

De consequentie van een levenscyclus met een ontogenetische habitat verschuiving is dat de verschillende leefgebieden indirect met elkaar verbonden zijn door de transitie van individuen tussen de leefgebieden. Het wordt steeds beter erkend dat zulke connecties een sterke invloed hebben op de structuur en dynamiek van lokale levensgemeenschappen (Doughty et al. 2016; Polis et al. 2004; Sánchez-Hernández et al. 2018). Alhoewel de ecologische effecten bekend zijn, zijn de interacties met de evolutionaire dynamiek nog niet bestudeerd. Hoofdstuk 5 laat zien dat veranderingen in de timing van de habitat verwisseling worden gedreven door de interactie tussen ecologische en evolutionaire dynamiek en dat dit evolutionaire proces graduele en

abrupte ecologische veranderingen veroorzaakt in de levensgemeenschappen van de verschillende levensstadia.

Wij hebben abrupte en dramatisch transitieën in samenstelling en functioneren van diverse ecosystemen waargenomen, zoals van meren, koraalriffen, woestijnen, bossen en oceanen. Deze zogeheten regime transitieën worden toegeschreven aan het bestaan van alternatieve stabiele evenwichten die voorkomen bij dezelfde omstandigheden van de omgeving. Van oudsher zijn ecologen er vanuit gegaan dat een abrupte transitie naar een alternatieve toestand van het ecosysteem gebeurt wanneer de abiotische condities een bepaalde drempelwaarde ('omslagpunt') (Scheffer et al. 2001) overschrijden. In tegenstelling tot de gevestigde ecologische theorie, wordt in hoofdstuk 6 beschreven dat wanneer de abiotische condities de drempelwaarde van het ecosysteem niet overschrijden, en een abrupte transitie naar een alternatief evenwicht daardoor niet meteen plaatsvindt, een abrupte transitie alsnog kan plaatsvinden na een aanzienlijke vertraging door het evolutionaire proces dat ingezet wordt als gevolg van de veranderde omstandigheden. Dit zou betekenen dat recente abrupte transitieën in ecosystemen een consequentie kunnen zijn van perturbaties uit het verre verleden. In dit geval zou een ecosysteem transitieën niet worden toegeschreven aan de perturbatie als hierbij het evolutionaire proces dat in gang is gezet door deze perturbatie wordt genegeerd. Hoofdstuk 6 draagt bij aan de theorievorming over de veerkracht van ecosystemen met een nieuw mechanisme waarin veranderende omstandigheden met een vertraging verantwoordelijk zijn voor abrupte transitieën in natuurlijke systemen.

De resultaten in dit proefschrift leiden tot een beter begrip van de mechanismen waarmee populaties met een ontogenetische habitat verschuiving reageren op veranderende omstandigheden in de natuurlijke omgeving. Om deze mechanismen te doorgronden is het noodzakelijk om de verschillende reacties van individuen binnen de populatie in acht te nemen, en meer specifiek, de verschillende individuele reacties gedurende de volledige levenscyclus van een individu. Individuen zijn afhankelijk van hun omgeving en de omgeving is het product van de organismen die er in leven. Om de ecologische consequenties van een veranderende omgeving te voorspellen, en om overeenkomstige beheersmaatregelen te nemen, is het noodzakelijk om een mechanistisch begrip te hebben van de interacties van individuen met elkaar en met de omgeving.

ACKNOWLEDGMENTS

Vincent Hin and Lotte de Vries are gratefully acknowledged for translating the summary of this thesis from English and revising an earliest version of the translation, respectively.