

Skadeinsekters populationsdynamik i ett heterogent jordbrukslandskap

Författare: Viktor Jönsson

Handledare: Mikael Pontarp

Kontaktinformation: 22355 Lund, viktor.jonsson117@gmail.com

Biologi

Abstract

Chemical pesticides have long been used to keep crops free from pests, but in modern agriculture biological control is viewed as a viable alternative to pesticides. The concept of biological control is to implement predators that feed upon the pests. It can however be difficult to follow the effects of the biological control in the field, which is why a theoretical mathematical model has been designed to estimate the impact of biological control on the population dynamics in a heterogeneous farmland. Six different scenarios, each consisting of two habitats, have been set up in order to answer questions related to population dynamics and what factors might affect the population size for pests and predators. Each scenario has a different setting which is designed to answer the questions in this study. According to the model the species that have lower competition and predation pressure are more likely to succeed and grow to larger population sizes. These factors correlate to the niche width and the traits of the species and how much they overlap with each other, where a higher overlap increases the competition and predation pressure. The proliferation of the species in the system affects how many individuals of a population spread to another habitat, but it does not affect the balanced state if the change is the same for all species. Since the ecosystem in the model strives to achieve a balanced state, some pests will always remain in the system. This could be seen as a drawback with biological control as it does not eradicate the pests completely.

Introduktion

Inom modern jordbruksverksamhet har ekologisk odling av grödor blivit allt vanligare, vilket innebär att allt färre kemiska, naturfrämmande bekämpningsmedel används för att bekämpa diverse skadeinsekter som skadar grödorna (Shields et al., 2018; Cabasan et al., 2019). Man använder istället sig av en form av biologisk kontroll där man introducerar eller gynnar naturliga fiender till skadeinsekterna i närheten av jordbrukslandskapet genom att bl.a. plantera häckar och blommor för att få dessa naturliga fiender att trivas i omgivningen (Gontijo, 2018). I heterogena jordbrukslandskap är det dock inte trivialt att kvantifiera effekten av biologisk kontroll. Flera ekologiska processer, t.ex. trofiska interaktioner och konkurrens, och spatiala processer, t.ex. spridning, är aktiva samtidigt vilket gör att utfallen blir svåra att förutse. Det är därför viktigt att studera processer relaterade till landskapets heterogenitet så väl som spridning

och nischbredd av skadeinsekter och deras rovdjur för att förstå och förutse arternas populationsdynamik. Sådan kunskap faciliterar skapandet av habitat för de naturliga fienderna innan skadeinsekterna förstör olika grödor (Gontijo, 2018).

Det är inte trivialt att observera och kvantifiera arters dynamik i landskapet och det kan vara svårt att studera viktiga processer som ligger till grund för skadedjurs och deras naturliga fienders dynamik. Att följa spridningen av både skadeinsekterna och deras naturliga rovdjur kan vara svårt att observera i fältet, då det inte alltid är lätt att veta om det endast är spridningen av individer som ligger till grund för arternas fördelning i landskapet, eller om alternativa ekologiska processer ligger bakom spridningen (Wyckhuys et al., 2018). En process som kan ligga till grund för spridningen av både skadeinsekter och deras rovdjur är arternas nischbredd, vilket är en arts möjliga levnadsområde där arten kan etablera sig och överleva (Wyckhuys et al., 2018). Olika arter har olika stora nischbredder, där de som har en stor nischbredd brukar kallas generalister och de som har en mindre nischbredd brukar kallas specialister (Schartel et al., 2019; Wyckhuys et al., 2018). Hur mycket en arts nisch överlappar med andra arters nischer påverkar hur mycket arterna konkurrerar ifall de använder samma resurser och hur högt predationstrycket är ifall det är ett rovdjurs och bytesdjurs nischer som överlappar (Gontijo, 2018; Schartel et al., 2019; Wyckhuys et al., 2018). Så ifall predationstrycket försvinner, genom utdöendet eller avsaknandet av rovdjur, från en eller flera arter av skadeinsekterna kan populationsdynamiken ändras väsentligt då det främst kommer att vara konkurrensen mellan skadeinsekterna som påverkar hur väl de klarar sig i olika habitat (Shields et al., 2018). Detta projekt syftar till att skapa förståelse för skadeinsekters och deras naturliga rovdjurs populationsdynamik i heterogena jordbrukslandskap med hjälp av en matematisk modell. Flera modellscenarion kommer analyseras med avsikt att besvara fyra specifika frågor:

1. Hur påverkas ett heterogent svenskt jordbrukslandskap som inte använder kemiska bekämpningsmedel av skadeinsekters- och deras naturliga fienders trofiska interaktioner?
2. Hur sker spridningen av skadeinsekter och rovdjur över det heterogena jordbrukslandskapet och hur påverkar det populationsdynamiken?
3. Hur påverkar skadeinsekters nischbredd deras förmåga att etablera sig i ett heterogent jordbrukslandskap?
4. Vilka risker är associerade med utdöendet av skadeinsekters naturliga rovdjur?

Sex olika scenarion har modellerats för att besvara dessa frågor, där alla scenarion utvärderas i relation till ett referensscenario, även kallat scenario 1. Referensscenariot inkluderar två habitat med olika resurser som skadeinsekter konkurrerar om och rovdjur som prederar på skadeinsekterna. I scenario 2 ändras den maximala bärförmågan för skadeinsekter i habitatet, detta görs för att undersöka hur bärförmågan påverkar skadeinsektspopulationerna i olika habitat, vilket relaterar till heterogeniteten i landskapet, samt hur kemiska bekämpningsmedel kan påverka populationer. I scenario 3 görs habitatets resurser mer eller mindre lika varandra, vilket är en annan aspekt på landskapsheterogenitet. I kombination med ändringen av resurser ändras även arternas förmåga att etablera sig i andra habitat utöver det habitatet de är anpassade för. Hur arternas nischbredd påverkar populationsdynamiken beskrivs i scenario 4

för att påvisa skillnader mellan specialister och generalister. Scenario 5 modellerar skadeinsekternas och deras naturliga rovdjurs spridning mellan habitat i ett heterogent jordbrukslandskap. Hur skadeinsekterna påverkas av ett minskat predationstryck beskrivs i scenario 6, där skadeinsekternas populationsdynamik modelleras utan påverkan av rovdjur.

Metod

1.1 Metod och ekvationer

För att besvara de olika frågorna har en generell matematisk modell för skadeinsekters spridning och populationsdynamik i ett heterogent jordbrukslandskap formulerats. Processer relevanta för modellen inkluderar landskapsheterogenitet, spridning av arter i landskapet, skadeinsekters resursutnyttjande och predator-bytes interaktioner. Dessa processers styrka styrs av specifika parametrar som varierar för att besvara de olika frågorna. Litteratursökning ligger till grund för modellsdesign och parametrisering av t.ex. spridningsparametrar och organismers nischbredd. Modellens parametrar kommer att ändras för att specificera olika modellscenarion och varje modellscenario refereras till ett referensscenario (Fig. 1). Om inget annat angetts kan parametrarna antagas vara samma som i referensscenariot. Modellen har implementerats i MATLAB och baseras på redan gjorda modeller och beräkningar av Pontarp och Petchey (Pontarp & Petchey, 2016). Modellen kommer utvecklas i linje med andra generella modeller som gjort inom populations- och samhällsekologi (Ovaskainen et al., 2017; Pontarp et al., 2018). Modellen formuleras matematiskt i ekvationer, där populationsdynamiken av skadeinsektspopulationen i och rovdjurspopulation k i habitatet R beräknas:

$$\frac{dV_{i,R}}{V_{i,R}dt} = r \left(1 - \sum_{j=1}^n \frac{\alpha(u_i, u_j)V_{j,R}}{K(u_i, u_{opt})} \right) - \sum_{k=1}^m a(u_i, z_k) P_{k,R} + m_{R,G}(V_{i,G} - V_{i,R}) \quad (1)$$

$$\frac{dP_{k,R}}{P_{k,R}dt} = -d + c \sum_{i=1}^n a(u_i, z_k)V_{i,R} + m_{R,G}(P_{i,G} - P_{i,R}) \quad (2)$$

Ekvation 1 beskriver populationsdynamiken för n stycken populationer av skadeinsekter i habitat R med spridning till ett habitat G . Ekvationen för populationer i habitat G är samma som ekvation 1, men där R byts mot G och vice versa. Habitat R kommer att benämnas som habitat 1 och habitat G benämns som habitat 2. Den första termen i högerled beskriver skadeinsekternas konstanta tillväxttakt, r , och hur populationsstorleken påverkas negativt av konkurrensen, α , med andra arter. Tillväxttakten antas vara konstant i samtliga scenarion (se nedan) då $r = 1$. Konkurrensen blir högre ju mer lika populationernas egenskaper, u , är varandra. Mängden resurser som en given population med egenskapen u kan utnyttja beror på matchningen mellan populationens egenskap och resursers egenskaper. Den punkt i

resurslandskapet där resurstillgängligheten är som bäst och där bärkraften är som högst regleras av parametern u_{opt} . En population med egenskapen $u = u_{opt}$ kommer med andra ord tillväxa med hastigheten r till populationsstorlek K om den inte konkurrerar med någon annan population. Konkurrans och missmatchning mellan population och resurs kommer dock kunna ge populationsstorlekar lägre än K .

En annan faktor som påverkar skadeinsekternas populationsstorlek i ett givet habitat är potentiell predation och spridning från och till habitatet. Den andra termen i ekvation 1 beskriver det negativa predationstrycket, a , på skadeinsektsarten och det trycket beror på matchningen av rovdjurens och skadeinsekternas egenskaper, z och u respektive. Den tredje termen beskriver hur populationer sprider sig mellan de två habitatet.

Ekvation 2 beskriver populationsdynamiken för rovdjuren i modellen och den första termen i höger led beskriver den negativa dödskosten, d , för rovdjuren. Parametern d beskriver rovdjurens verkliga dödskost. Denna parameter är konstant i samtliga scenarion då $d = -0.2$. Den andra termen beskriver energiomvandlingen, c , som rovdjuren får ut av de skadeinsekter de prederar på. Energiomvandlingen kommer att vara konstant i samtliga scenarion då $c = 0.1$. Styrkan på predation beror även den på matchning mellan rovdjurs och skadeinsekters egenskaper. Den tredje termen beskriver spridningen av rovdjuren mellan de två habitatet.

De egenskapsbaserade samband som beskrivs ovan och i ekvation 1 och 2 ges av:

$$K(u_i, u_{opt}) = K_0 e^{-\frac{(u_{opt}-u_i)^2}{2\sigma_K^2}} \quad (3)$$

$$\alpha(u_i, u_j) = e^{-\frac{(u_i-u_j)^2}{2\sigma_a^2}} \quad (4)$$

$$a(u_i, z_k) = b_{max} e^{-\frac{(u_i-z_k)^2}{2\sigma_a^2}} \quad (5)$$

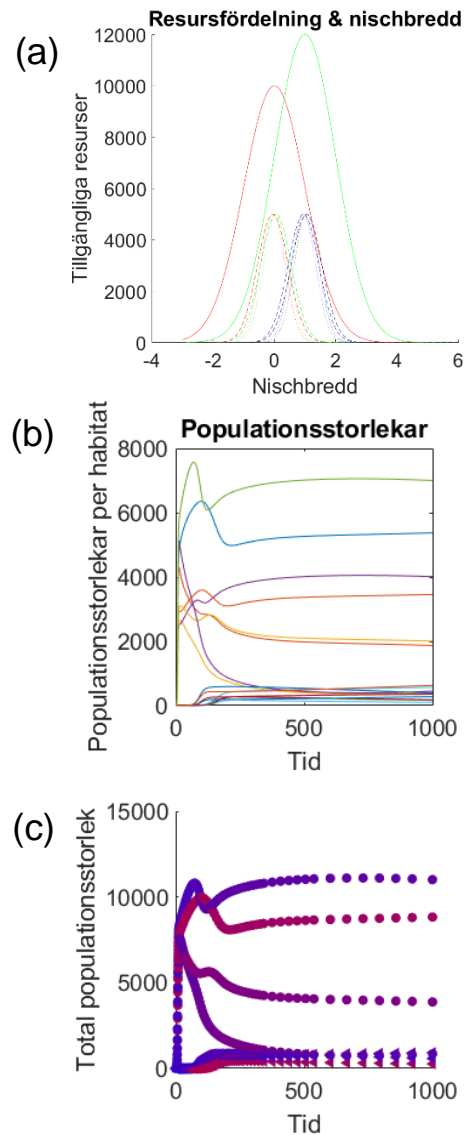
Där ekvation 3 beskriver hur matchningen mellan skadeinsektsarts egenskap och resurstillgången påverkar resurstillgängligheten. Ju bättre en skadeinsektsarts egenskap u matchar u_{opt} för ett habitat, desto bättre kommer den skadeinsektsarten att kunna utnyttja resurserna i det habitatet. Resurstillgängligheten i habitatet är normalfördelad då habitatets egenskaper avviker från u_{opt} enligt σ_K , där σ är normalfördelningens utbredning. För att underlätta analysen är egenskapen u för skadeinsekterna alltid ± 0.05 från u_{opt} i ett habitat i samtliga scenarion, där t.ex. egenskapen för art 1 är $u_{opt} - 0.05$ och egenskapen för art 2 är $u_{opt} + 0.05$ då båda arterna finns i habitat 1. Det samma gäller för de båda arterna i habitat 2, dvs. deras egenskaper är ± 0.05 från u_{opt} i habitat 2. Att skadeinsekternas egenskaper skiljer sig lite ifrån u_{opt} är för att skapa skillnader mellan de arterna är anpassade för samma habitat.

Ekvation 4 beskriver konkurrensen mellan skadeinsekter i och j , vilken beror på hur lika deras egenskaper är och där parametern σ_a som kan ses som nischbredd för skadeinsekterna. Hur mycket nischerna överlappar kommer att påverka hur mycket arterna konkurrerar med varandra, detta visualiseras i nischbreddsgraferna i samtliga scenarion.

Interaktionerna, $a(u_i, z_k)$, mellan en rovdjurspopulation med egenskapsvärdet z_k och en bytespopulation med egenskapsvärdet u_i kan ses i ekvation 5. Denna interaktionen visar predationstrycket som rovdjuret utövar på en skadeinsektsart och detta trycket är högre ju mer lika egenskaperna för rovdjuret och skadeinsekterna är. Parametern b_{max} beskriver den maximala anfallstakten då $u_i = z_k$ och faller av normalfördelat när u_i skiljer sig ifrån z_k enligt σ_a . σ_a kan ses som predatorns nischbredd. Rovdjurens nischbredd är lägre än skadeinsekternas i samtliga scenarion med följande förhållande: $\sigma_a = \sigma_r - 0.1$. b_{max} kommer att vara konstant i samtliga scenarion där $b_{max} = 0.0003$.

1.2 Biologiska scenarion och parametrar

Analysen genomförs genom att parametrisera modellen för att beskriva olika biologiska scenarion, designade för att besvara de olika frågorna i detta arbete. Se tabell 1 för en överblick om vilka parametrar som ändras i varje scenario. Varje scenario tolkas i relation till ett referensscenario, som även kommer att kallas scenario 1 (Fig. 1). Detta referensscenario har valts ut genom en litteratursökning som gjordes för att skapa en bild på hur ett heterogent jordbrukslandskap med liknande habitat kan se ut (Gontijo, 2018; Ovaskainen et al., 2017; Pontarp et al., 2018; Wyckhuys et al., 2018). Referensscenariot innehåller två habitat vars resurser ligger relativt nära varandra i egenskapsrummet. I referensscenariot är de två habitatens egenskaper 0 och 1, respektive, vilket innebär att habitatet skiljer sig åt och landskapet är heterogent. $K(u_i, u_{opt})$ beskriver bärförmågan för skadeinsekterna i med egenskapen u_i i ett habitat där resurstillgängligheten är som bäst vid u_{opt} . Habitatet har aldrig samma bärförmåga eller egenskap dvs. gröda i något scenario, då studien är ämnad att undersöka populationsdynamiken i ett heterogent jordbrukslandskap där flera grödor växer och inte ett homogent jordbrukslandskap där endast en gröda växer.



Figur 1
 Modelldata som visar de olika arternas nischbredd samt K-värden för de två habitatet (a), förändringar i arternas populationsstorlekar per habitat med tiden (b) och skadeinsekters (cirklar) och rovdjurs (trianglar) totala populationsstorlekar över tid.

Det finns totalt åtta olika arter i detta referensscenariot, fyra arter av skadeinsekter och fyra arter av rovdjur. Två arter av skadeinsekter har bättre anpassning till habitat 1 och två arter av skadeinsekter har bättre anpassning till habitat 2. Varje rovdjursart är optimalt anpassad för en skadeinsektsart var. Samtliga arter har även två olika populationer, en population i habitat 1 och en population i habitat 2. Skadeinsekternas och rovdjurens populationsstorlekar i båda habitaterna modelleras för att visa på skillnader mellan olika populationer (Fig. 1b). Dessa populationerna adderas sedan till det totala antalet individer för arterna (Fig. 1c). Skadeinsekterna utnyttjar dock inte alla resurserna i habitaterna då deras nischbredder är snäva, i relation till resursfördelningen, i detta referensscenariot (Fig. 1a). Detta innebär att skadeinsekterna kan samexistera i samma habitat, givet att nischöverlappet, och därmed konkurrensen, inte är för stort.

I scenario 2 analyseras heterogeniteten i de två habitaterna, R och G respektive, och bärförmågan, K , varierar (Fig. 2 och 3). Bärförmågan skiljer sig alltid mellan de två habitaterna i samtliga scenarion, dvs. K är inte samma för båda habitaterna i ett givet scenario. Bärförmågan för habitaterna i referensscenariot är 10000 och 12000 skadeinsektsindivider, respektive. Bärförmågan kommer att ändras till 8000 och 9000 (a), 12000 och 14000 (b) samt 17000 och 20000 (c) för de respektive habitaterna (Fig 2). Detta görs för att undersöka hur populationsdynamiken förändras ifall kvaliteten på resurserna i habitaterna ökar eller minskar jämfört med referensscenariot (Fig. 2). Att bärförmågan aldrig är samma för de två habitaterna är för att påvisa skillnader mellan olika habitat vilket är kopplat till heterogenitet i landskapet. Att bärförmågan skiljer sig mellan habitaterna kan också bero på att kemiska bekämpningsmedel används i ett habitat. I scenario 2 (Fig. 3) beskrivs användningen av kemiska bekämpningsmedel som en gradvis minskning i habitatets 1 bärförmåga i relation till referensscenariot med 25%, 50% och 75%, då det antas att bekämpningsmedel påverkar landskapet på ett sätt som minskar bärförmågan i habitaterna. Att undersöka hur kemiska bekämpningsmedel påverkar bärförmågan ger två tolkningar på hur bärförmågan skiljer sig mellan två habitat, vilket är antingen genom heterogenitet i landskapet eller genom användning av kemiska bekämpningsmedel.

I scenario 3 flyttas habitatens egenskaper U , och därmed också u_{opt} , till $U = 0; 3$ och $U = 0; 5$, respektive för (a) och (b) i figur 3. Arternas egenskaper kommer också att anpassas till det nya u_{opt} (Fig. 3). Rovdjurens egenskaper, z , kommer alltid att vara optimalt anpassade för ett bytesdjur dvs. $z_k = u_i$ och kommer därför att predera mest på den skadeinsekt som matchar egenskapsmässigt. Arterna i samtliga scenarion kommer att benämnas i numerisk ordning beroende på egenskap, så att art 1 alltid är den art med lägst u och lägst z , för skadeinsekter och rovdjur respektive.

I scenario 4 (Fig. 5) modelleras ökande och minskande nischbredder utifrån referensscenariot (Fig. 1), vilket påverkar både predationstrycket och konkurrensen mellan skadeinsekterna. Nischbredderna för skadeinsekterna och rovdjurens är $\sigma_a = 1.5$ och $\sigma_a = 1.4$ i (a) och $\sigma_a = 0.3$ och $\sigma_a = 0.2$ i (b) i figur 5. Att nischbreddernas utbredning förändras kommer också att förändra konkurrensen och predationstrycket beroende på hur mycket arternas nischbredder överlappar.

Att ändra arternas nischbredder ger en bredare förståelse av hur generalisters och specialisters populationsdynamik kan se ut.

I scenario 5 undersöks spridningen av skadeinsekter mellan två habitat, detta görs för att skapa en förståelse för hur väl skadeinsekter kan etablera sig i habitat de inte är optimalt anpassade för. Spridningsparametrarna för samtliga arter kommer därför att ändras i scenario 5, där m är spridningen. Spridningen för skadeinsekterna beskrivs med mN och spridningen för rovdjuren beskrivs med mP . I scenario 5 (Fig. 7) ändras spridningsparametrarna till $mN = 0.10$ och $mP = 0.08$ i (a) och $mN = 0.25$ och $mP = 0.20$ i (b). Spridningen kommer vara samma för alla arter i en trofinivå i samtliga scenarion, det betyder att även om spridningen för skadeinsekterna ändras i ett givet scenario kommer samtliga arter av skadeinsekter ha samma värde på spridningen. Spridningsparametrar till referensscenariot hämtades ifrån litteraturen (Lounibos & Juliano, 2018; Ovaskainen et al., 2017; Pontarp et al., 2018).

Scenario 6 undersöker riskerna som är associerade med att välja biologisk kontroll framför kemiska bekämpningsmedel. En av dessa risker är utdöendet av skadeinsekternas naturliga fiender i landskapet (Gontijo, 2018). I scenario 6 gjordes två scenarion (Fig. 8) för att undersöka hur skadeinsekternas populationsstorlekar påverkas av utdöendet av en eller flera rovdjursarter. Vissa arter av rovdjur tas bort ur modellen för att simulera deras utdöende eller frånvarande. Skadeinsekterna, habitaterna och samtliga parametrar är samma som i referensscenariot (Fig. 1), vissa parametrar som t.ex. beskriver rovdjurens egenskaper är dock överflödiga för vissa arter i scenario 6 (Fig. 8). Nischbreddsgraferna för scenario 6 är även de samma som i referensscenariot (Fig. 1a).

Tabell 1

Referensscenariots, scenario 1, parametrar står beskrivna. För övriga scenarion anges endast ifall parametern skiljer sig ifrån referensscenariot, där ett X betyder att parametern skiljer sig ifrån referensscenariot.

Scenario nr.	Bärförmåga, K	Habitatets egenskap, U_{opt}	Arternas egenskaper, u och z	Skadeinsekternas nischbredd, σ_a	Rovdjurens nischbredd, σ_a	Arternas spridningsparametrar, mN och mP
1	10000, 12000	0, 1	-0.05, 0.05 0.95, 1.05	0.5	0.4	0.05 och 0.04
2	X					
3		X	X			
4				X	X	
5						X
6						

Tabellen beskriver vilka parametrar i de olika scenarion som skiljer sig ifrån referensscenariot. Parametrar som inte står med i tabellen anses vara konstanta och ändras inte i något scenario. I scenario 6 har däremot vissa rovdjurs populationer tagits bort ur modellen, annars är detta

scenariot likt referensscenariot gällande parametervärden. Arterna kommer hädanefter benämnas i numerisk ordning beroende på deras egenskap, dvs. att art 1 är den art med lägst egenskapsvärde, u och z , för skadeinsekterna och rovdjuren respektive, och att art 4 är den art med högst egenskapsvärde.

Resultat

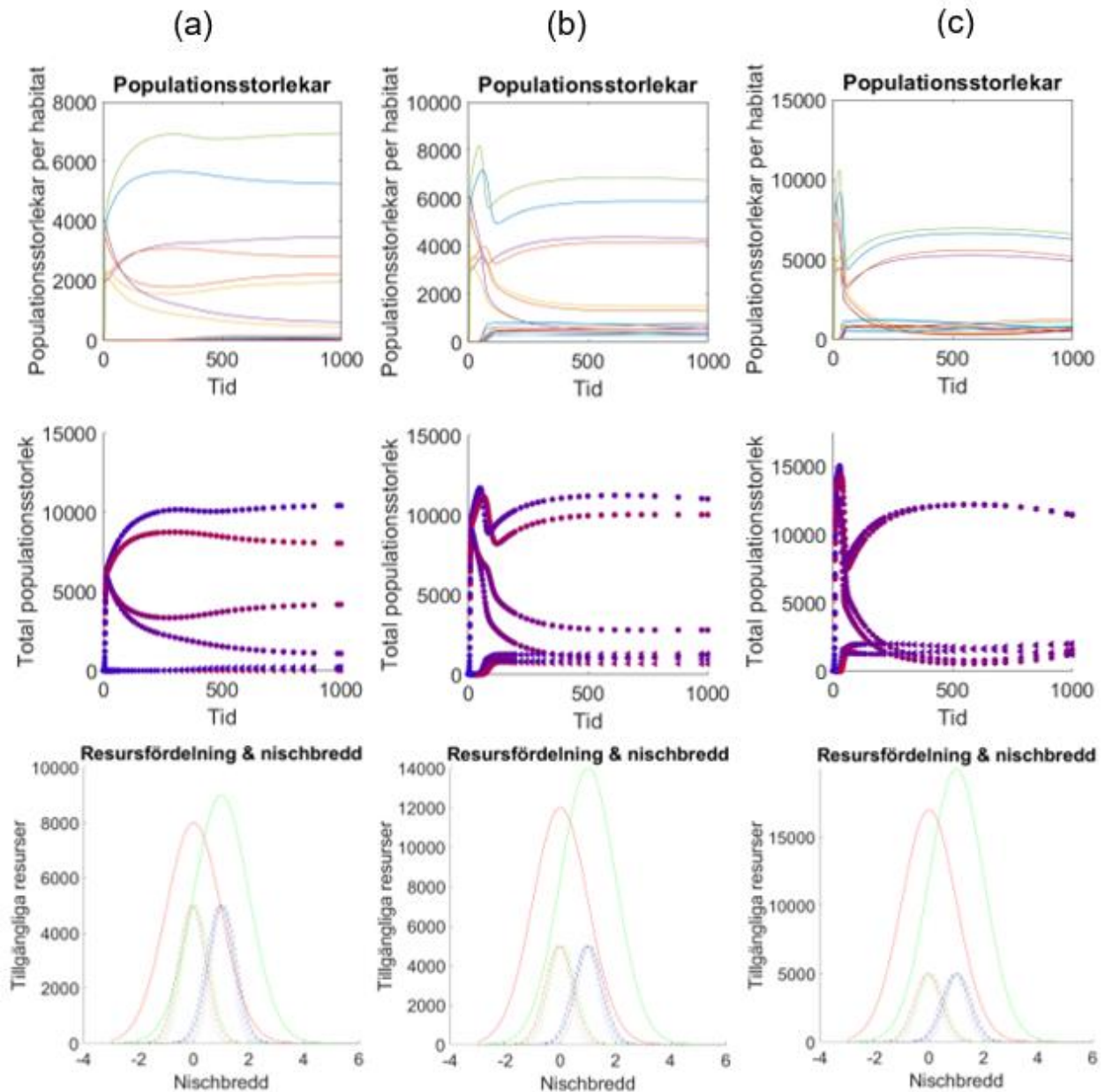
2.1 Scenario 1 – Referensscenario

Referensscenariot bygger på att det finns fyra arter av både skadeinsekter såväl som rovdjur som prederar på skadeinsekterna i ett heterogent jordbrukslandskap bestående av två olika grödor i två habitat med olika resurstillgång. Två av skadeinsektsarterna är anpassade till habitat 1, medans två arter är anpassade för habitat 2. Skadeinsekterna är dock inte optimalt anpassade till ett habitat då deras egenskaper, u , skiljer sig lite från en optimal anpassning, u_{opt} . Detta medför skillnader i arternas dynamik och populationsstorlekar vid jämvikt, vilket underlättar analysen (Fig. 1a). De fyra rovdjuren är optimalt anpassade för ett bytesdjur var, men har en lägre nischbredd än skadeinsekterna i samtliga scenarion. Anledningen till att rovdjurens nischbredd anses vara lägre i samtliga fall är att rovdjuren antas vara mer specialiserade än skadeinsekterna och anpassar sig efter sina bytesdjur (Wyckhuys et al., 2018; Gontijo, 2018). Nischbredderna för både skadeinsekter och rovdjur överlappar vilket medför att skadeinsekterna utsätts för både konkurrens och predation. Skadeinsekter som har störst nischöverlapp med andra skadeinsekter och som överlappar i egenskapsdimensionen med flest rovdjur missgynnas mest, vilket i referensscenario är arterna 2 och 3 (Fig. 1). Arterna 1 och 4 når relativt höga populationsstorlekar då konkurrensen med andra arter är lägre än för arterna 1 och 4 än vad den är för arterna 2 och 3, samt att predationstrycket från rovdjuren är lägre då nischöverlappen med rovdjuren inte är lika stora för arterna 1 och 4 som för arterna 2 och 3. Skadeinsektsarterna 1 och 4 populationer är högre än populationerna för arterna 2 och 3 (Fig. 1b). Antalet individer för skadeinsektsarten 4 är den högsta av alla arter i detta scenariot även om de har samma konkurrens och predationstryck som skadeinsektsarter 1, detta beror på att art 4 är anpassad bättre till det habitat där det finns flest tillgängliga resurser (Fig. 1c). Art 4 konkurrerar nästan ut art 3 helt ur habitat 2 (Fig. 1b och 1c), detta beror på att populationen för art 4 är stor och den konkurrerar med art 3 i habitat 2. Samtidigt som art 3 konkurrerar mer med arterna i habitat 1 än art 4, vilket då gör att art 4 kan dominera habitat 2. Ett liknande förhållande gäller för skadeinsektsarterna 1 och 2, där art 1 dominerar habitat 1.

Rovdjuren i referensscenariot (Fig. 1) gör däremot bättre ifrån sig om de kan predera på skadeinsekter i båda habitat. I detta fall är det rovdjursarterna 2 och 3 som gör bäst ifrån sig. Rovdjur 2 och 3 har högt nischöverlapp med fler skadeinsektsarter, högre än rovdjursarterna 1 och 4, vilket betyder att de kan predera på fler skadeinsekter mer effektivt. Ytterligare en faktor som påverkar rovdjursdynamiken är att konkurrensen mellan rovdjuren. Populationerna av rovdjur når inte lika högt som populationerna för skadeinsekterna då energiomvandling mellan trofinivåerna endast är 10% av bytesdjurens biomassa, vilket gör att en stabil rovdjurspopulation inte kan stödja lika många individer som skadeinsekternas populationer.

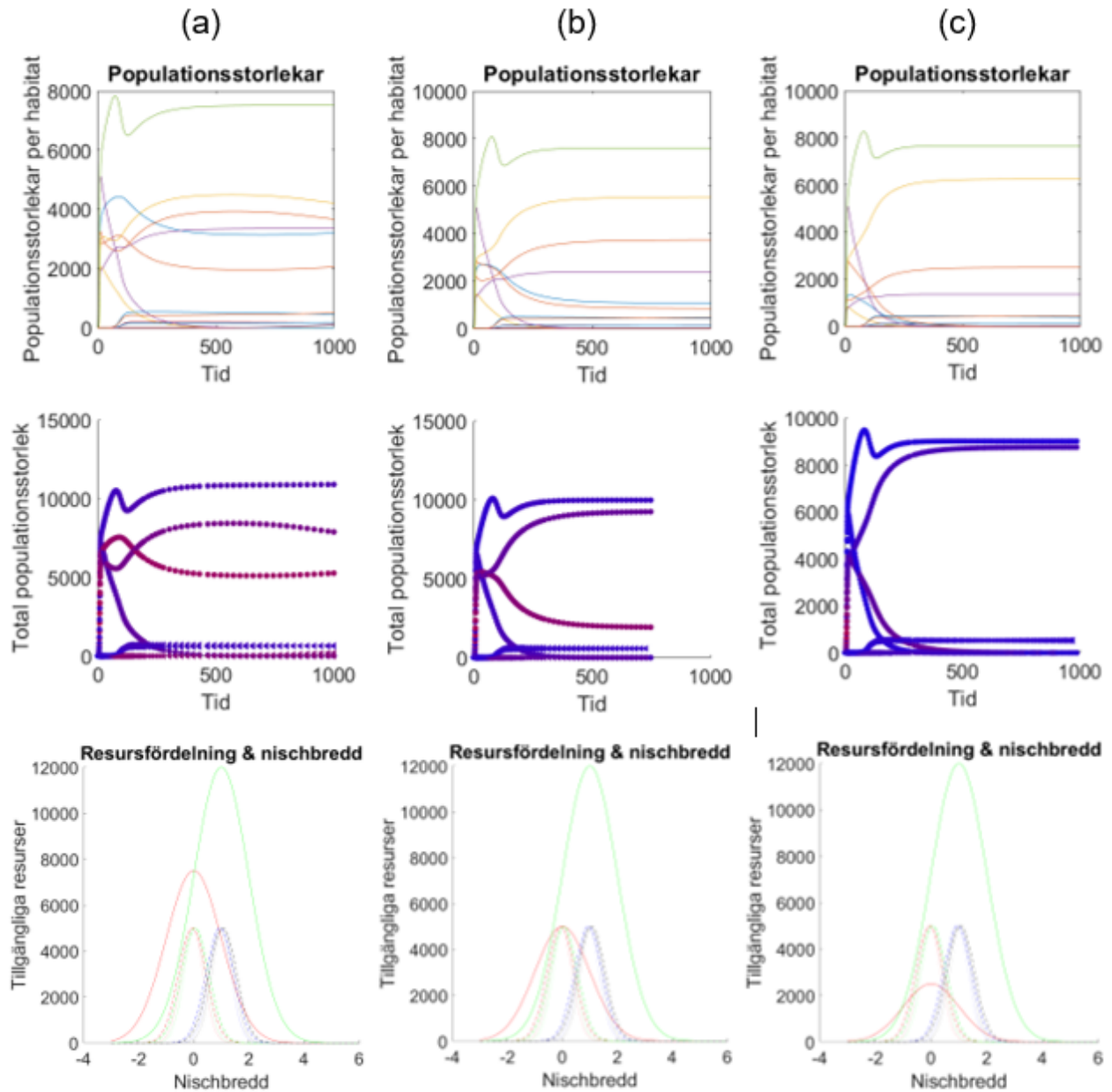
2.2 Scenario 2 – Ändrad bärförmåga

För att modellera olika scenarion, kopplat till resursmängd, har bärförmågan i de två habitaten ändrats till 8000 och 9000 (a), 12000 och 14000 (b) samt 17000 och 20000 (c) för de respektive habitaten (Fig. 2). Detta scenario skulle kunna liknas vid ett jordbrukslandskap som har mer eller mindre gynnsamma förhållanden för skadeinsekter och deras rovdjur. Förändring i



Figur 2

Modeller som visar populationsstorlekar för både skadeinsekter (cirklar) och rovdjur (trianglar) samt nischbredder för samtliga arter då bärförmågan för de två habitaten är $K = 8000; 9000$ (a), $K = 12000; 14000$ (b) och $K = 17000; 20000$ (c)



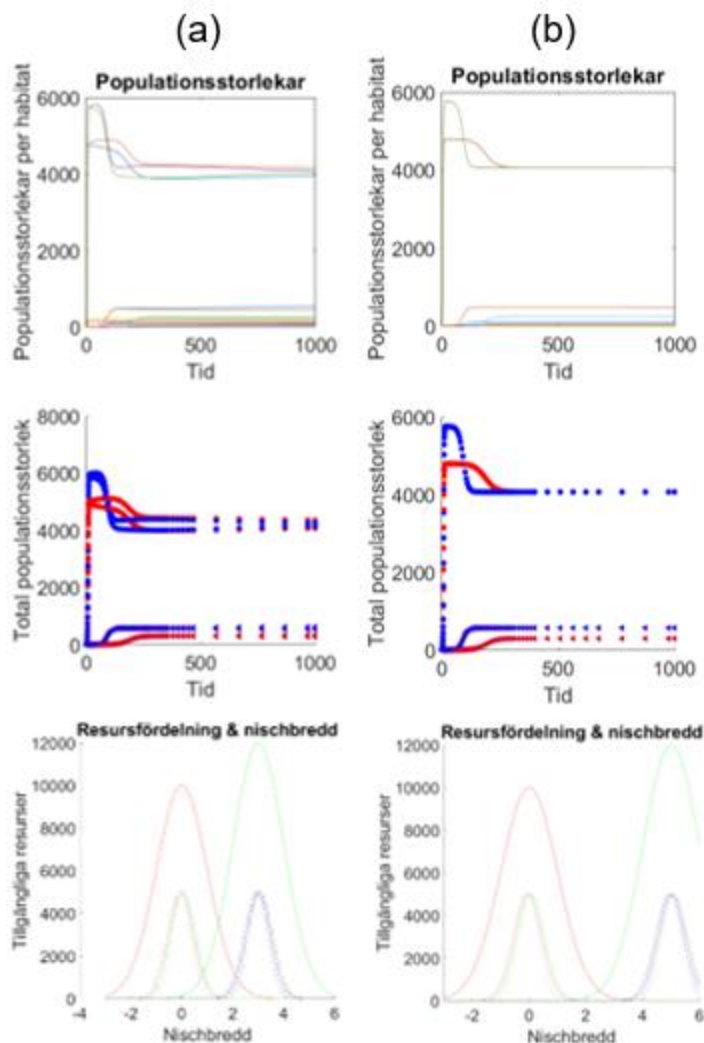
Figur 3

Populations- och nischbreddsgrafer där K -värdet i habitat 1 minskar gradvis som en konsekvens av användningen av kemiska bekämpningsmedel. Habitatet anses vara utan kemiska bekämpningsmedel vi $K = 10000$, vilket kan ses i figur 1. I denna figuren är $K = 7500$ (a), 5000 (b) och 2500 (c).

bärförmåga i de olika habitaterna medför att arterna 1 och 4 av skadeinsekter som har lägre interspecific konkurrens, samt har lägre predationstryck än arterna 2 och 3, klarar sig något bättre och når högre populationsstorlekar ju högre bärförmågan, K , i habitaterna är (Fig. 2). Ökningen i det totala antalet individer är dock relativt liten hos arterna 1 och 4 då det höjda predationstrycket, som en följd av högre rovdjurspopulationer, motverkar populationsökningen till viss del. Däremot blir samtliga populationsstorlekarna hos arterna 2 och 3 av skadeinsekter

mycket lägre, då de utsätts för högre konkurrens och högre predationstryck. Detta beror främst på att predationstrycket ökar som följd av att samtliga rovdjurs populationsstorlekar ökar då bärförmågan höjs. Att rovdjurspopulationerna ökar kraftigt beror främst på att en högre bärförmåga medför en högre tillgänglighet på bytesdjur (Fig. 2c). När bärförmågan är låg blir även rovdjurens populationsstorlekar betydligt lägre då rovdjurens jämnviktspopulationer uppnås snabbt. Jämnviktspopulationerna beror främst på bytestillgängligheten i modellen och bärförmågan har en direkt påverkan på bytestillgängligheten i de två habitat.

Ett annat sätt att representera heterogenitet är skillnader i bärförmåga mellan habitat. Resultat från ett sådant scenario visas som en minskning i bärförmåga i habitat 1 med en gradvis minskning från ett utgångsvärde på $K = 10000$, där minskningen i bärförmåga sker med 25%, 50% och 75% för respektive scenario (Fig. 3). Redan vid en 25% minskning i bärförmåga (Fig. 3a) kan man se att en art av skadeinsekter dör ut. Detta är art 2 i habitatet med reducerad bärförmåga, denna arten konkurrerar mest med arterna 3 och 4 från habitatet bibehållen bärförmåga samt har högre predationstryck än art 1 som är optimerad för samma habitat som art 2. Skadeinsektsarten 2 som dör ut klarade inte heller etablera sig i habitatet med bibehållen bärförmåga, då populationen i dess optimala habitat, habitat 1, inte var hög nog för att spridningen till habitat 2 skulle vara betydelsefull. Om bärförmågan minskas med 50% (Fig. 3b) får man ett liknande resultat som om man minskar bärförmågan med 25% (Fig. 3a), då samma art dör ut av samma anledning. Däremot sjunker populationsstorleken kraftigt för art 1, vilket är den överlevande arten i habitat 1. Denna arten har ungefär samma populationsstorlek i båda habitat, då den klarar att etablera sig i det habitat 2 och kan konkurrera



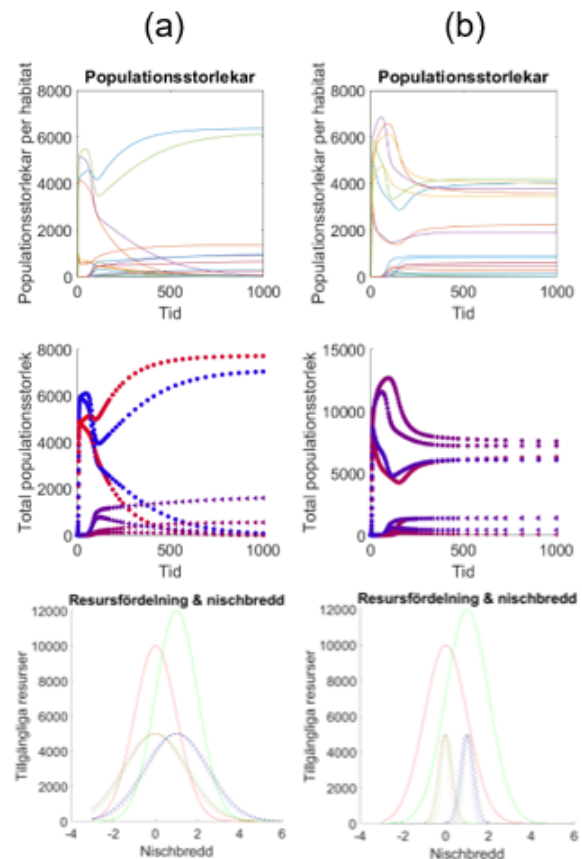
Figur 4

Figurerna visar populationsstorleken hos skadeinsekter (cirklar) och rovdjur (trianglar) samt nischbredden för samtliga arter. Populationsstorlekarna visar på minskad konkurrens och predationstryck mellan de två habitaterna då ΔU ökar. Habitatens egenskaper är $U = 0; 3$ (a) och $U = 0; 5$ (b) för respektive habitat.

om en del av resurserna i detta habitatet eftersom artens nischbredd inte överlappar helt och hållet med nischbredderna för arterna 3 och 4. Rovdjuren som prederar på skadeinsekterna i habitatet med reducerad bärförmåga har inte tillräckligt med bytesdjur för att populationerna ska tillväxa, de klarar inte heller konkurrera med rovdjursarterna i det habitatet med bibehållen bärförmåga (Fig. 3b). Då bärförmågan i habitat 1 reduceras med 75% (Fig. 3c) dör samtliga arter som är anpassade för det habitatet ut, vilket är arterna 1 och 2 för både skadeinsekterna och rovdjuren. Detta beror på att bärförmågan blir så låg i habitatet med reducerad bärförmåga att ingen av skadeinsekterna klarar av att uppnå en stabil population samtidigt som de konkurrerar med de arterna 3 och 4 i habitatet med bibehållen bärförmåga. Rovdjursarterna 1 och 2 som prederar på de arterna av skadeinsekter som dör ut klarar inte heller att etablera sig i något habitat som en följd av att deras bytesdjur försvinner. Att bärförmågan i habitat 1 blir väldigt låg medför att arterna anpassade till habitatet antingen dör ut eller har kraftigt reducerade artbestånd.

2.3 Scenario 3 – Ändrade egenskaper för habitat och arter

Hur lika eller olika habitatet i det heterogena jordbrukslandskapet är kan även det påverka förhållanden för både skadeinsekterna och deras naturliga rovdjur, samt de trofiska interaktionerna mellan trofinivåerna. Därför analyserades scenarion (Fig. 4) där habitatets och arternas egenskaper ändras. I modellen är habitatets egenskaper $U = 0; 3$ (a) och $0; 5$ (b), respektive, och ju högre ΔU är desto mer skiljer sig habitatet ifrån varandra. ΔU är skillnaden mellan de två habitatets egenskaper, vilket kan beskrivas som om att grödornas egenskaper i habitatet blir mer olika varandra än i referensscenariot (Fig. 1). I detta scenario kommer även skadeinsekterna och deras naturliga rovdjurs egenskaper att anpassas efter habitatets egenskaper med $U \pm 0.05$, de kommer dock att ha samma nischbredd som i referensscenariot med $\sigma_\alpha = 0.5$ och $\sigma_a = 0.4$. Scenario 3 jämförs också med referensscenariot där $\Delta U = 1$. I scenariot då $\Delta U = 3$ (Fig. 4a) kan man se effekterna av ett minskat predationstryck och mindre konkurrens då samtliga skadeinsekter populationsstorlekar är snarlika, dock kommer ingen population upp i lika stort antal individer som skadeinsektsarterna 1 och 4 i referensscenariot (Fig. 1c). Konkurrensen mellan



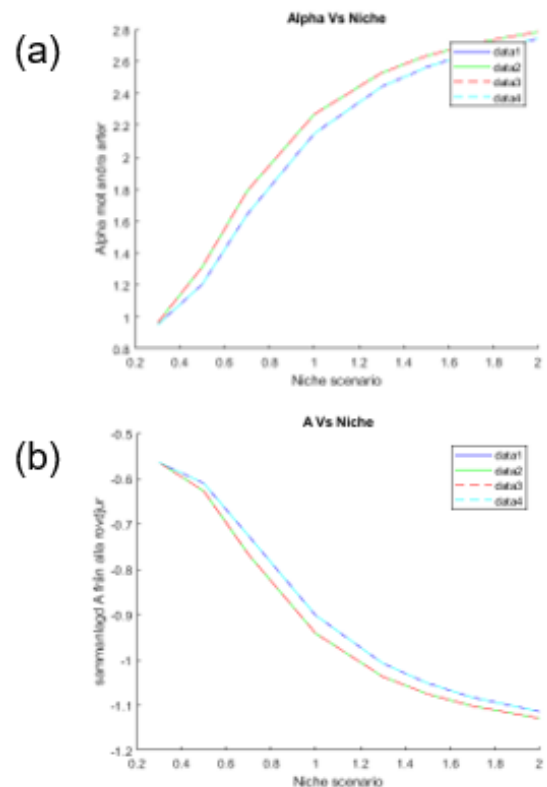
Figur 5 Populations- och nischbreddsgrafer som beskriver generalisters och specialisters nischbredd samt deras populationsstorlekar i båda habitatet. Nischbredden är $\sigma_\alpha = 1.5$ och $\sigma_a = 1.4$ (a) och $\sigma_\alpha = 0.3$ och $\sigma_a = 0.2$ (b)

arterna från de båda habitaterna är minimal eftersom arternas nischbredder inte överlappar alls blir ingen art ensamt dominant i något av habitaterna, två arter blir ungefär lika stora för varje habitat. Konkurrensen mellan de två arterna som är anpassade till samma habitat är samma som i referensscenariot och eftersom de är lika bra på att konkurrera om resurserna i deras optimala habitat blir populationsstorlekarna nästintill lika stora. Predationstrycket minskar också betydligt på samtliga skadeinsektsarter eftersom t.ex. rovdjursarterna 1 och 2 i habitat 1 inte äter skadeinsektsarterna 3 och 4 i habitat 2 alls då deras nischbredder inte överlappar (Fig 4a). Detta uppstår med andra ord en missanpassning mellan rovdjuren i det första habitatet och skadeinsekterna i det andra habitatet, det samma gäller för rovdjuren och skadeinsekterna i de motsatta habitaterna (Fig 4a).

Flyttas habitatens egenskaper ännu längre ifrån varandra (Fig. 4b) kommer inte habitatens resurstillgång överlappa alls med två av skadeinsektsarterna, vilket innebär att dessa arterna inte kan etablera sig alls i det habitatet som de inte är anpassade för. T.ex. kan skadeinsektsarterna 1 och 2 inte alls etablera sig i habitat 2 eftersom deras nischbredder inte överlappar med habitatets resurstillgång. Inte heller kan rovdjursarterna 1 och 2 etablera sig i habitat 2 eftersom deras nischbredder inte överlappar med skadeinsektsarterna 3 och 4 alls, vilket innebär att de inte är anpassade för att jaga de arterna (Fig. 4b). Eftersom arterna inte kan etablera sig i alls i det habitatet de inte är anpassade för blir spridningen mellan de två habitaterna meningslös, vilket gör det att de skadeinsekter och rovdjur som delar habitat har identiska populationer. Detta medför också att alla artbestånden för skadeinsekterna blir exakt lika stora då samtliga arter har lika stora konkurrens och predationstrycks-värden. Detta händer för att populationerna för skadeinsekterna går mot samma jämviktssläge i modellen. I habitatet med högre bärkraft blir populationerna för de två rovdjursarterna som är anpassade till habitatet något större än de andra två rovdjursarterna, då det finns fler tillgängliga bytesdjur som en direkt konsekvens av den högre bärkraften i habitatet (Fig 4b).

2.4 Scenario 4 – Nischbredd

Dynamiken av skadeinsekterna beror mycket på ifall insekterna i fråga är generalister eller specialister. I ett jordbrukslandskap där alla skadeinsekter är generalister blir det svårt för dem att etablera sig i suboptimala habitat, då de



Figur 6

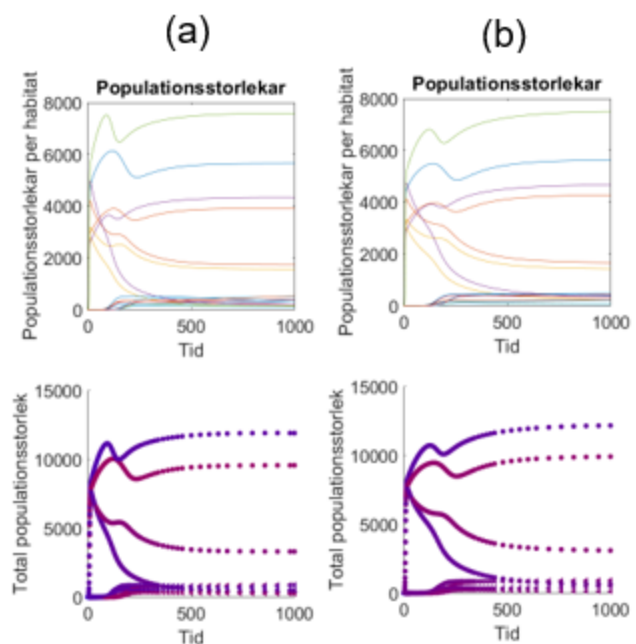
Dessa graferna visar interspecifik konkurrens mellan arterna vid olika nischbredder (a) och predation på skadeinsekterna från samtliga rovdjur i modellen vid olika nischbredder (b).

generalister som är optimalt anpassade för habitatet redan utnyttjar samtliga resurser där (Wyckhuys et al., 2018). Överlappet mellan arternas nischbredd är stort, vilket gör det svårt för arterna i habitat 1 att etablera sig i habitat 2 och vice versa (Fig. 5a). Den interspecifika konkurrensen mellan skadeinsekterna blir väldigt hög i detta scenario som en direkt konsekvens av det stora nischöverlappet mellan arterna. Predationstrycket på skadeinsektsarterna 2 och 3 är högre än för arterna 1 och 4 även i detta scenario, då deras nischbredder överlappar mer med rovdjurens nischbredder än vad skadeinsektsarterna 1 och 4 nischbredder gör. I detta scenariot med högre nischbredd klarar sig två populationer skadeinsekter sig betydligt bättre än de övriga pga. mindre predation och konkurrens (Fig 6). Detta är en population av skadeinsektsart 1 och en population av art 4. Båda dessa skadeinsektspopulationer konkurrerar ut den andra arten som också var anpassad till samma habitat, dvs. att art 1 konkurrerade ut art 2 och art 4 konkurrerade ut art 3. Dessa två populationer som dominerar sitt respektive habitat har därför betydligt högre populationsstorlekar än de arterna som blev utkonkurrerade (Fig 5a).

Överlappet mellan arterna i båda habitaterna är mycket mindre då nischbredderna blir snävare (Fig. 5b), samtliga arter kan därför etablera sig i båda habitaterna och konkurrerar ändå knappt med arterna från det andra habitatet. Konkurrensen i detta scenario är även betydligt lägre än konkurrensen i referensscenariot. Predationstrycket på samtliga arter minskar också, men rovdjuren prederar fortfarande lika mycket på sina respektive optimala bytesdjur som i referensscenariot. Rovdjuren prederar däremot mindre på de andra bytesdjuren i detta scenario jämfört med referensscenariot. Detta scenario med snäva nischbredder är därför gynnsamma för samtliga arter av skadeinsekter. Men med tanke på att alla arterna klarar sig relativt bra i båda habitaterna blir deras stabila populationer ganska snarlika, vilket inte är fallet i det scenariot där nischbredden är högre. Detta resulterar i att de högsta populationerna blir något lägre än referensscenariot, men även att det finns fler skadeinsektsindivider totalt sett över de fyra arterna.

2.5 Scenario 5 – Spridning

Två scenarion (Fig. 7) gjordes för att testa hur spridningen påverkade de olika arternas förmåga att etablera sig i habitat utöver deras optimala habitat. Nischbredderna och resurstillgängligheten i de två scenariona var samma som för referensscenariot (Fig. 1a). Spridningsparametrarna i detta scenario ökades i relation till referensscenariot för att se vilka arternas populationer som påverkades mest. Samtliga populationer gick dock mot samma jämviktsläge som i



Figur 7
Populationsstorlekarna för skadeinsekter (cirklar) och rovdjur (trianglar) då spridningsparametrarna ändras till $mN = 0.10$ och $mP = 0.08$ (a) samt $mN = 0.25$ och $mP = 0.20$ (b)

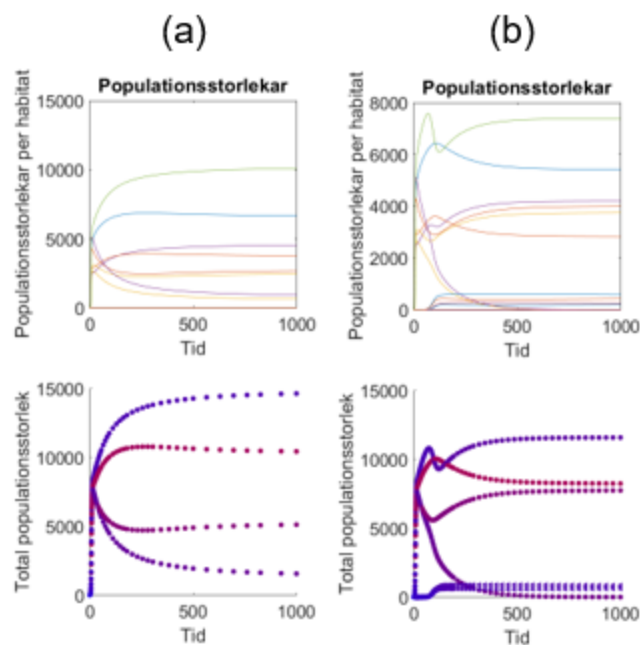
referensscenariot (Fig. 1), vilket innebär att jämnviktspopulationerna var lika stora i detta scenario (Fig. 7) som i referensscenariot. Den enda skillnaden bland populationerna i jämförelse med referensscenariot var hur långt tid det tog för populationerna att nå jämnviktsläget. Ju högre spridningsparametrarna var, desto längre tid tar det för populationerna att bli stabila (Fig. 7).

2.6 Scenario 6 – Arter utan predationstryck

Skulle det komma invasiva arter till ett heterogent jordbrukslandskap kan det antas att dessa arter ibland inte har några naturliga fiender i dessa habitaten. Detta skulle påverka populationsdynamiken betydligt då en eller flera av dessa invasiva arter inte har lika högt predationstryck som de resterande inhemska arterna. Även om vissa av rovdjuren dog ut skulle detta påverka predationstrycket på några arter av skadeinsekter. Två scenarion gjordes för att visa på effekterna på populationsdynamiken ifall en eller flera skadeinsektsarter blir fria eller delvis fria från predationstryck (Fig. 8) vid samma nischbredder som i referensscenariot (Fig. 1a). Skulle samtliga skadeinsekter få etablera sig i heterogent jordbrukslandskap helt utan naturliga kommer deras populationer öka då predationstrycket försvinner helt. Skillnader mellan populationerna kommer endast att bero på den interspecifika konkurrensen och arternas nischbredd. Arterna 2 och 3 utsätts för högst konkurrens i detta scenario och deras totala populationer blir som en konsekvens lägre än populationerna för arterna 1 och 4 (Fig. 8a). Art 4 populationsstorlek blir störst då de är bättre anpassade för habitatet med högre resurstillgänglighet samt att de inte har lika mycket konkurrensstryck som art 3. Art 2 har lägst populationsstorlek då arten är anpassad till habitatet med lägst resurstillgänglighet samt att de har högre konkurrensstryck än art 1. Konkurrensen i detta scenario (Fig. 8a) blir den faktor som påverkar populationerna mest, vilket kan ses på att populationerna för arterna 2 och 3 är lägst.

Att predationstrycket försvinner kan också ses på att populationerna inte fluktuerar lika mycket i början av grafen som kan ses i populationsgrafan i den generella modellen (Fig. 1c), eftersom det inte finns några rovdjur vars populationer tillväxer.

Skulle däremot två arter av skadeinsekter etablera sig i habitat 1 där det inte finns några naturliga fiender kommer de endast att utsättas för ett mycket lågt



Figur 8

Två experiment där predationstrycket visualiseras. I (a) försvinner predationstrycket helt från samtliga skadeinsekter och i (b) tas båda rovdjuren i habitat 1 bort. Nischbredderna är samma som i referensscenariot

predationstryck från rovdjuren i habitat 2 (Fig. 8b). Detta resulterar i att arten 3 i habitat 2, där det finns rovdjur, dör ut då den höga konkurrensen och predationstrycket kraftigt påverkar populationsstorleken på denna art. Rovdjuren etablerar sig i båda habitaterna, men eftersom de fortfarande är anpassade till skadeinsektsarterna 3 och 4 är predationstrycket på de arterna ändå mycket högre än för arterna 1 och 2.

Diskussion

I Sverige finns en hel del ekologiska jordbruk, detta betyder bland annat att kemiska bekämpningsmedel inte används för att bespruta grödorna. Ekologiska lantbrukare använder sig istället av biologisk kontroll där naturliga fiender till skadeinsekter introduceras i jordbrukslandskapet (Gontijo, 2018). För att undersöka hur effektiv denna biologiska kontrollen kan vara i ett heterogent jordbrukslandskap gjordes en matematisk modell som undersökte populationsdynamiken i två heterogena habitat. Modellen beskriver hur arternas populationsstorlekar påverkas av konkurrens, predationstryck och habitatens olika egenskaper. Flera olika scenarion gjordes för att besvara frågor om hur spridningen, nischbredderna och de trofiska interaktionerna mellan arterna i landskapet påverkar populationsdynamiken hos både skadeinsekterna och deras rovdjur. Dessa frågor är viktiga att besvara för att kunna förutspå effekterna av biologisk kontroll och hur det kan påverka de olika arterna i jordbrukslandskapet. Dessa teoretiska modeller kan även hjälpa till att förstå och förbättra användningen av biologisk kontroll inom jordbruket.

Nischbreddernas överlapp påverkar populationsdynamiken i modellen, då ett stort nischöverlapp ökar både konkurrensen mellan skadeinsektsarterna och predationstrycket. Nischbredden påverkar alltså indirekt populationsstorlekarna för de olika arterna. Att veta hur de olika arternas nischbredder ser ut kan hjälpa väldigt mycket när det kommer till att bygga mer specifika modeller, då nischbredden påverkar många andra faktorer som bland annat konkurrens och predationstryck. Konkurrensen och predationstrycket är faktorer som direkt påverkar populationsstorleken för arterna, då arterna med högre konkurrens och predationstryck inte når lika stora populationsstorlekar som arterna med lägre konkurrens och predationstryck. Dessa faktorer kan vara väldigt svåra att observera i fält, då det är svårt att hålla koll på flera olika arters populationstillstånd samtidigt. Att modellera dessa faktorer hjälper därför att förutspå hur populationsdynamiken förändras över tid. Habitatens egenskaper påverkar även det populationsdynamiken betydligt, då en låg bärförmåga i ett habitat begränsar hur stora populationerna kan bli. Olikheter i resurser mellan de båda habitaterna påverkar även spridningsförmågan för arterna. Hur mycket habitatens egenskaper skiljer sig påverkar hur mycket arternas nischbredder överlappar mellan de båda habitaterna, med vilket menas ju mer habitaterna skiljer sig ifrån varandra ju mindre konkurrens och predationstryck uppstår mellan arterna i det första habitatet och det andra habitatet. Olikheter mellan habitaterna spelar alltså en stor roll i hur populationsdynamiken i jordbrukslandskapet ser ut och kan användas tillsammans med nischbredderna för att beräkna ifall arterna kan etablera sig i andra habitat. Spridningen har också en direkt påverkan på arterna och effekten av spridningen är att arterna kan etablera sig i båda habitaterna. Förmågan att etablera sig i mer än ett habitat beror ofta på hur framgångsrik arten är i sitt optimala habitat, då spridningen i denna modell är

procentbaserad på populationsstorleken per habitat för arten. Effekterna av högre spridningsvärden är dock obetydliga ifall alla arter i en trofinivå har samma spridningsvärden, då det inte påverkar populationernas jämviktslägen. Spridningen påverkas mycket av arternas nischbredd och hur väl dessa nischbredder överlappar med habitatens resursfördelning. Att modellera spridningen av arterna är däremot viktigt för att kunna följa om arterna kan etablera sig i mer än ett habitat och ifall de kan spridas till habitat där de inte har några naturliga fiender. Skulle skadeinsekter få etablera sig i habitat där de inte har några naturliga rovdjur, kommer deras populationsstorlekar bli större då de inte har något predationstryck. Enligt modellen kan vissa skadeinsekter fortfarande nå relativt höga populationer även om biologisk kontroll implementeras i det heterogena jordbrukslandskapet. Att vissa populationer av skadeinsekter ändå når höga populationsstorlekar beror på att effekterna av predationstryck och konkurrens inte är lika påtagliga på dessa arterna. Dessa resultat kan vara bra att ha i åtanke för lantbrukare som planerar att sluta använda kemiska bekämpningsmedel eller forskare som vill studera populationsdynamiken både i teorin och i praktiken.

Trots modellens användbarhet så är det ändå en förenkling av verkligheten vilket medför vissa nackdelar. Modellen är väldigt generell men kan därför användas i många fler scenarion för att beskriva populationsdynamiken än vad en specifik modell kan. I detta arbetets scenarion har en eller flera parametrar ändrats per scenario, vilket visar på hur modellen kan användas för olika teoretiska experiment. Att modellen inte innehåller specifika arter gör den mer flexibel och den kan modellera många arter för att ge en generell uppfattning om vilka sorters arter som kommer växa till störst populationsstorlekar. Modellen innehåller inte heller alltid artspecifika parametrar, några parametrar har istället lika värden för en hel trofinivå, detta gör modellen mer generell så att den kan användas i flera olika fall. Abiotiska faktorer har inte beräknats i modellen då dessa ofta kan vara väldigt oförutsägbara, modellen beskriver istället populationerna om de abiotiska faktorerna förblir samma igenom scenariona vilket kan vara användbart i stabila ekosystem. Att modellen är abstrakt gör den lättare att följa och förstå, vilket är viktigt ifall man vill göra en mer specifik modell baserad på den generella modellen i detta arbete. Trots att modellen till viss del saknar specificitet har den uppnått sitt syfte att skapa en förståelse för hur populationsdynamiken i ett heterogent jordbrukslandskap kan se ut.

Modellen kan göras mer specifik för att undersöka specifika arter eller grödor som är av intresse för såväl forskare som jordbrukare. Parametrarna i modellen kan utökas till att vara artspecifika istället för generella för att uppnå en mer specifik modell. Den nuvarande modellen är gjord för att specifikt svara på frågor angående heterogenitet och populationsdynamik i ett jordbrukslandskap. Modellen visar på att nischbredden för arterna indirekt ligger till grund för vilka som klarar sig bäst, då nischbredden påverkar konkurrens, predations tryck samt om skadeinsekterna kan etablera sig i andra habitat utöver deras optimala habitat. Parametrarna i den nuvarande modellen är även anpassade för frågorna i detta arbete och empiriska data kan ändras för att besvara andra frågor om populationsdynamiken för olika arter. Ifall man vill undersöka en större näringskedja kan den nuvarande modellen byggas på med fler trofinivåer och interaktioner för att specificera modellen ytterligare, vilket kan vara av intresse ifall man vill undersöka populationsdynamiken i större ekosystem. Denna modell är generell, men kan ligga till grund för mer specifika modeller som beskriver populationsdynamik. Sådana specifika

modeller skulle kunna användas för att teoretiskt beskriva och undersöka invasiva skadeinsekter utan naturliga fiender i landskapet. Vilket är av intresse för att bevara dagens ekosystem och inte utsätta hotade arter för ökad konkurrens om resurser som kan leda till utdöende. Så utöver att beskriva populationer som en del av samhällsekologin kan även denna och liknande modeller användas i bevarandebiologin för att upptäcka hot för arter man vill skydda eller bevara.

Referenser

Cabasan, M.T.N., Tabora, J.A.G., Cabatac, N., Jumao-as, C.M., Soberano, J.O., Turba, J.V., Dagamac, N.H.A. & Barlaan, E. 2019. Economic and ecological perspectives of farmers on rice insect pest management. *Global Journal of Environmental Science and Management*. 5: 31-42.

Gontijo, L.M. 2018. Engineering natural enemy shelters to enhance conservation biological control in field crops. *Biological Control*. 130: 155-163.

Lounibos, L. P., & Juliano, S. A. (2018). Where vectors collide: the importance of mechanisms shaping the realized niche for modeling ranges of invasive *Aedes* mosquitoes. *Biological invasions*. 20: 1913-1929.

Muneret, L., Auriol, A., Thiéry, D., & Rusch, A. 2019. Organic farming at local and landscape scales fosters biological pest control in vineyards. *Ecological Applications*. 29: e01818.

Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Guillaume Blanchet, F., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T. & Abrego, N. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters*. 20: 561-576.

Pontarp, M., Brännström, Å., & Petchey, O. L. 2018. Inferring community assembly processes from macroscopic patterns using dynamic eco-evolutionary models and Approximate Bayesian Computation (ABC). *Methods in Ecology and Evolution*. 10: 450-460.

Pontarp, M., & Petchey, O. L. 2016. Community trait overdispersion due to trophic interactions: concerns for assembly process inference. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 283: 20161729.

Schartel, T. E., Bayles, B. R., Cooper, M. L., Simmons, G. S., Thomas, S. M., Varela, L. G., & Daugherty, M. P. (2019). Reconstructing the European Grapevine Moth (Lepidoptera: Tortricidae), Invasion in California: Insights From a Successful Eradication. *Annals of the Entomological Society of America*. 112: 107-117.

Shields, M.W., Johnson, A.C., Pandey, S., Cullen, R., González-Chang, M., Wratten, S.D. & Gurr, G.M. 2018. History, current situation and challenges for conservation biological control. *Biological Control*. 131: 25-35.

Wyckhuys, K.A., Wongtiem, P., Rauf, A., Thancharoen, A., Heimpel, G.E., Le, N.T., Fanani, M.Z., Gurr, G.M., Lundgren, J.G., Burra, D.D. & Palao, L.K. 2018. Continental-scale suppression of an invasive pest by a host-specific parasitoid underlines both environmental and economic benefits of arthropod biological control. *PeerJ*. 6: e5796.