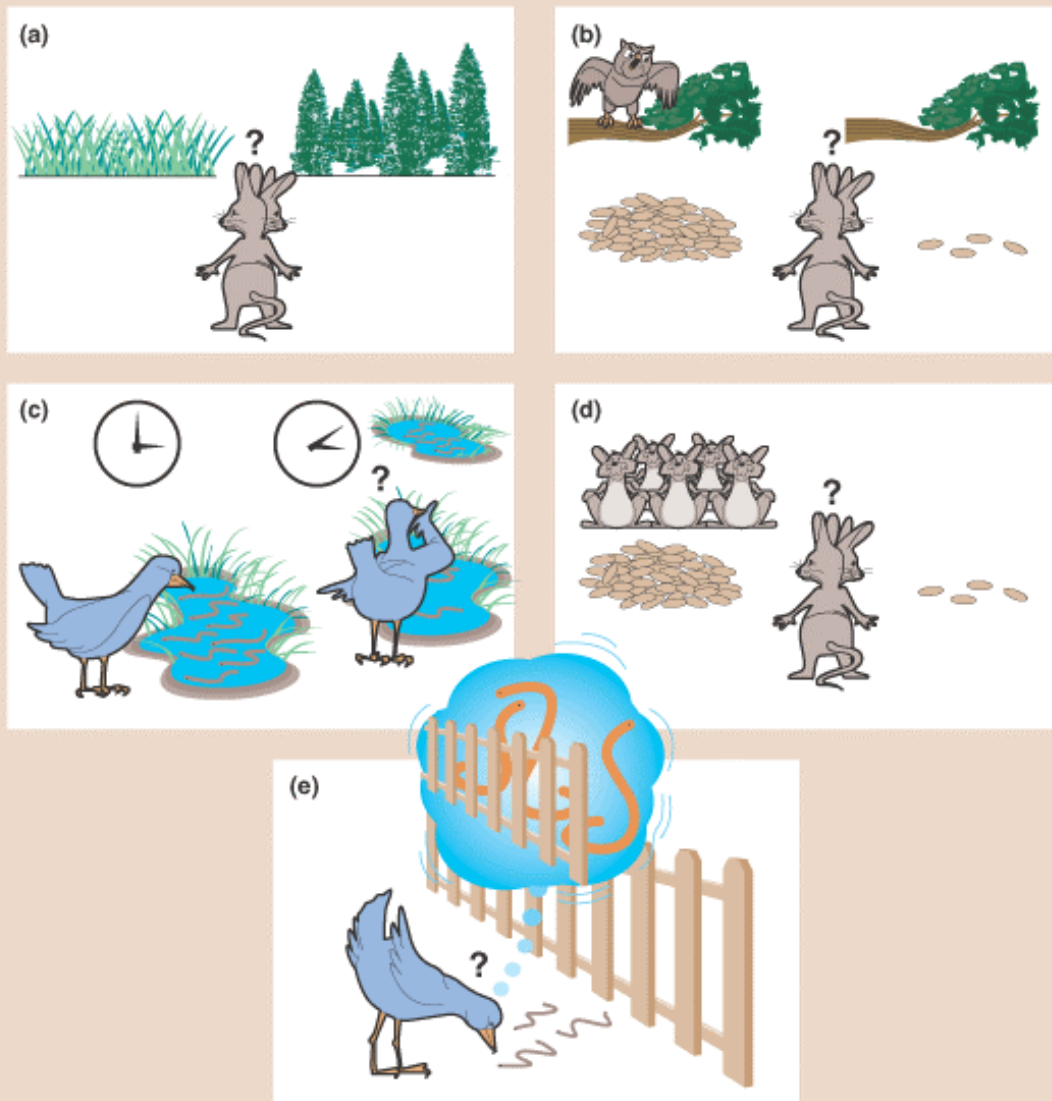


2. Ekonomske odluke



Organzmi su suočeni s različitim tipovima izbora:



- a) Izbor između staništa
- b) Dilema između obilja hrane i rizika od predacije
- c) Izbor vremena zadržavanja u danom staništu
- d) Dilema između obilja hrane i broja kompetitora
- e) Optimalna prehrana – uključiti ili ne uključiti dani plijen u prehranu

“Teorem marginalne vrijednosti”

- Prilikom donošenja odluke organizmi bi se trebali ponašati na način da ostvare najveću moguću korist uz plaćanje najmanje moguće cijene (utrošak vremena i energije)
- U razmatranju optimalnog ponašanja organizama važne su dvije stvari:
 - **Valuta** – ono u odnosu na što se procjenjuje korist i cijena (npr. maksimalni dobitak energije, maksimalna efikasnost, maksimalni reproduktivni uspjeh itd.)
 - **Ograničenja** – Fiziološka i ekološka ograničenja
- Grafički model koji omogućava pronalaženje optimalnog ponašanja organizama prilikom donošenja različitih ekonomskih odluka poznat je pod nazivom **“Teorem marginalne vrijednosti”**

“Teorem marginalne vrijednosti ” (Charnov, 1976)

- **“Teorem marginalne vrijednosti”** je grafički model koji omogućava prognozu određenih ekonomskih odluka organizama vezanih za njihovu prehranu
- Neke od ekonomskih odluka koje se temelje na analizi cijene i koristi su:
 - Da li češće ići po manju količinu hrane, ili ići manje puta i svaki put uzeti veću količinu hrane (sve to kao funkcija udaljenosti mjesta na koje se ide po hranu)
 - Koliko se dugo zadržati u staništu ili kada napustiti stanište i potražiti drugo s većom količinom hrane

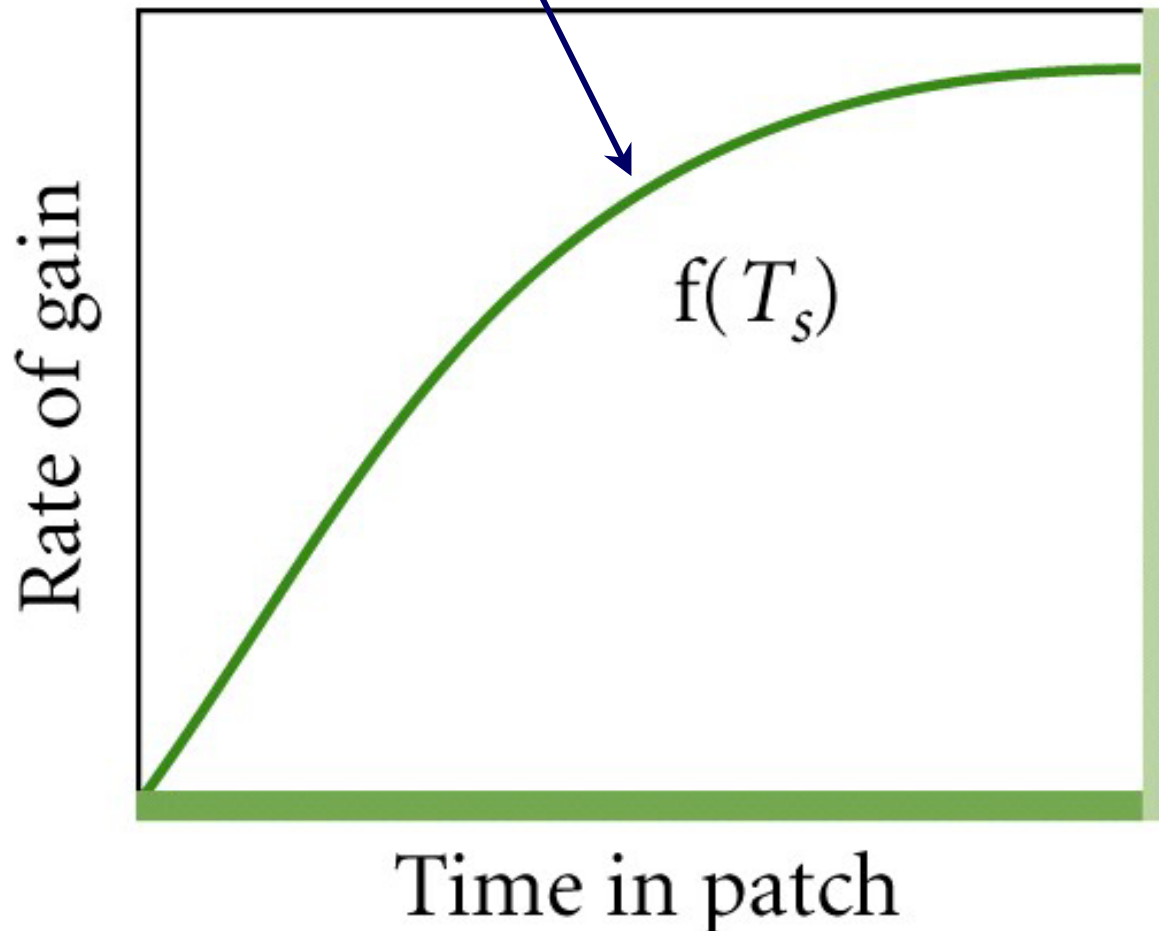
Korištenje teorema marginalne vrijednosti u prognozi koliko dugo će se organizam zadržati u pojedinom staništu (“Model optimalnog korištenja staništa”)

- Najveći dio plijena nalazi se u pojedinim dijelovima staništa u kojima je zbog povoljnih uvjeta abundancija plijena visoka, a ti su dijelovi staništa odjeljeni neprikladnim staništima u kojima plijena nema ili je njegova abundancija niska
- Predatori u potrazi za plijenom moraju putovati između povoljnih staništa, te su često suočeni s dilemom da li napustiti stanište i plijen potražiti negdje drugdje, ili još malo ostati (ako otiđu prerano trošit će puno vremena na putovanje a za mali dobitak, ako ostanu predugo trošit će puno vremena na neefikasno traženje)

Krivulja dobitka

$$f(T_s)$$

“Model optimalnog korištenja staništa” se temelji na ideji da kvaliteta područja opada s vremenom. Kako organizmi koriste hranu njena se količina smanjuje u staništu



Krivulja dobitka (kumulativna količina pojedene hrane ili dobivene energije) u početku raste velikom brzinom, međutim kako organizmi smanjuju količinu hrane tako i konzumacija hrane po jedinici vremena opada, pa ukupni dobitak počinje stagnirati

Prosječna stopa dobitka u danom staništu [$f(T_s)$] određena je količinom konzumirane hrane [$P(T_s)$] podjeljenom sa sumom vremena traženja (T_s) i vremena potrebnog za putovanje između dvaju staništa (T_t)

$$f(T_s) = P(T_s)/(T_s + T_t)$$

Količina konzumirane hrane se može prikazati sa sljedećom jednačbom, gdje je N ukupna količina hrane u staništu, dok je a efikasnost pronalaženja i konzumacije hrane

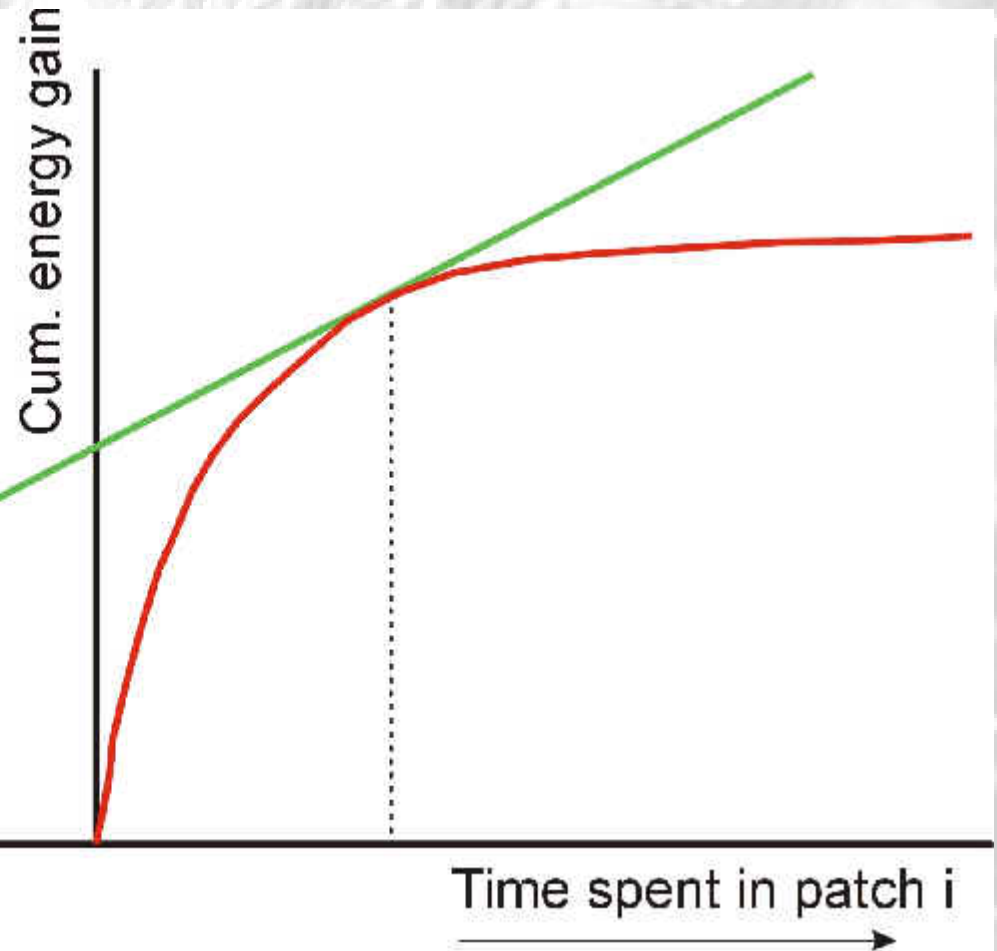
$$P(T_s) = aNT_s / (1 + aT_s)$$

Optimalno vrijeme odustajanja (vrijeme provedeno u staništu do trenutka kada ga organizam odluči napustiti; T_s^*) određeno je vremenom putovanja (koliko vremena organizmu treba da stigne do novog povoljnog staništa) i efikasnošću konzumacije hrane (a)

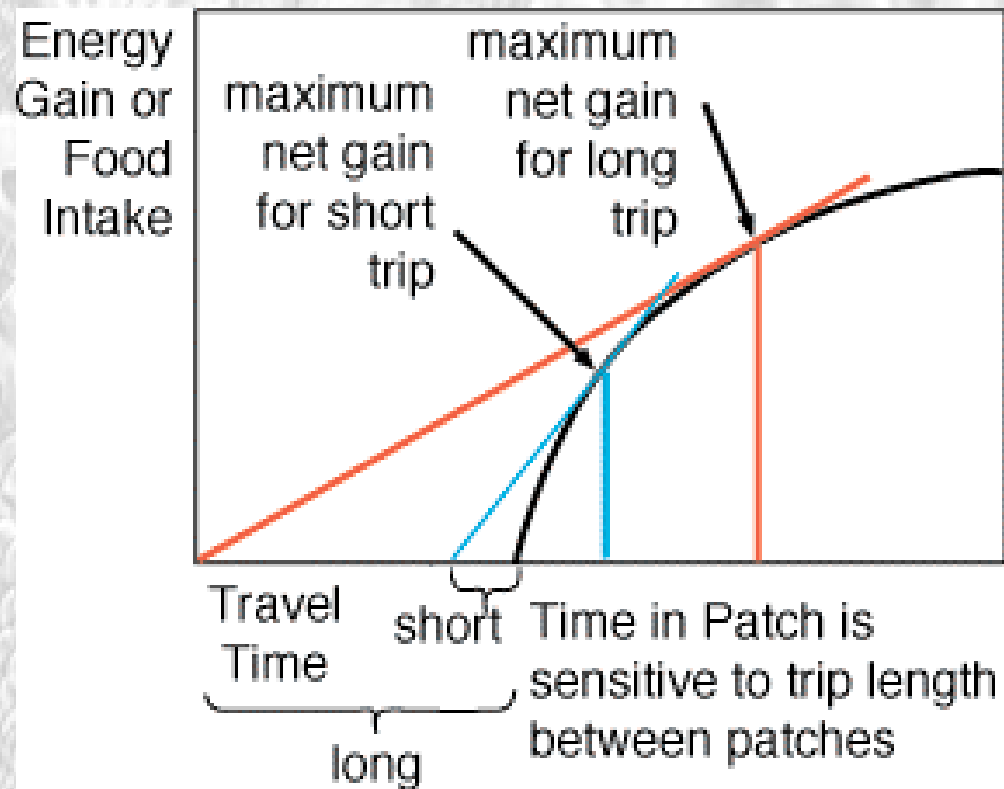
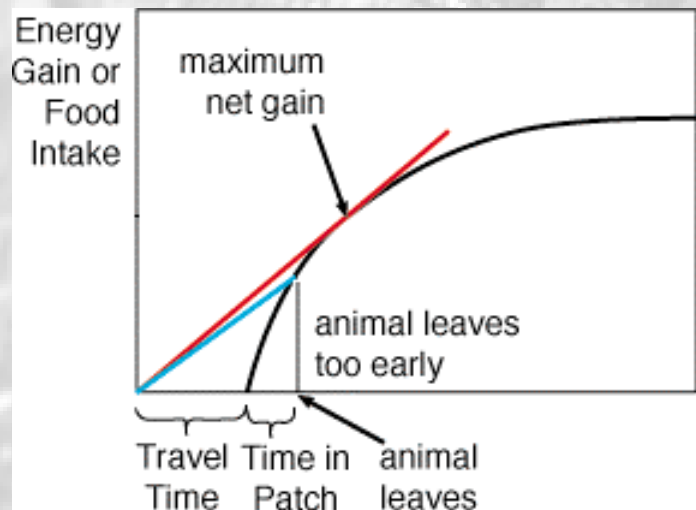
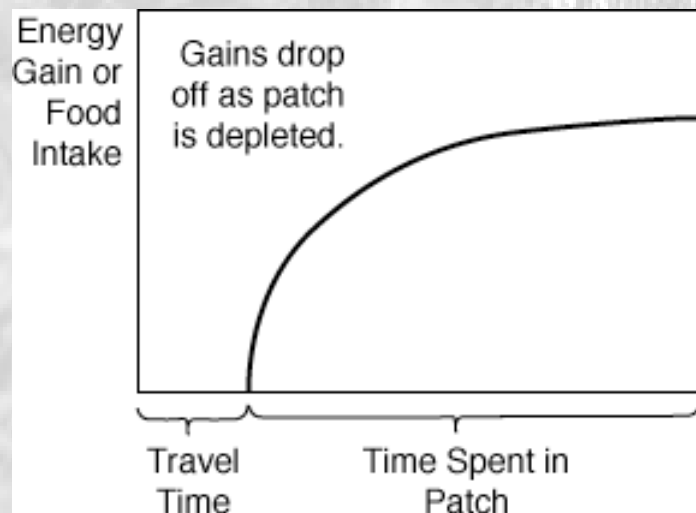
$$T_s^* = \sqrt{(T_t/a)}$$

Grafičko rješenje

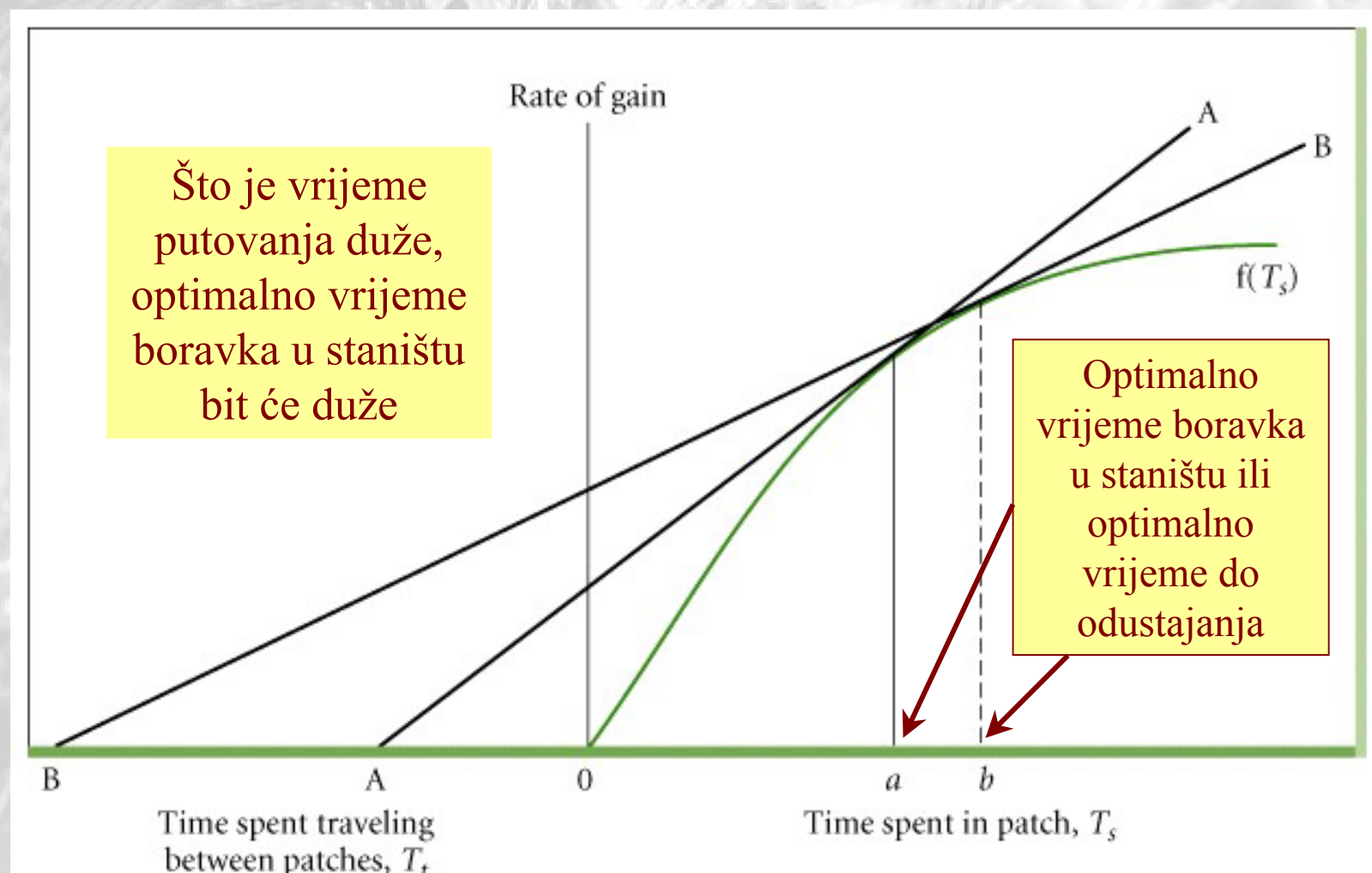
Potrebno je naći najstrmiju liniju koja spaja mjesto početka putovanja s krivuljom dobitka



M. Šolić: Ekologija ponašanja

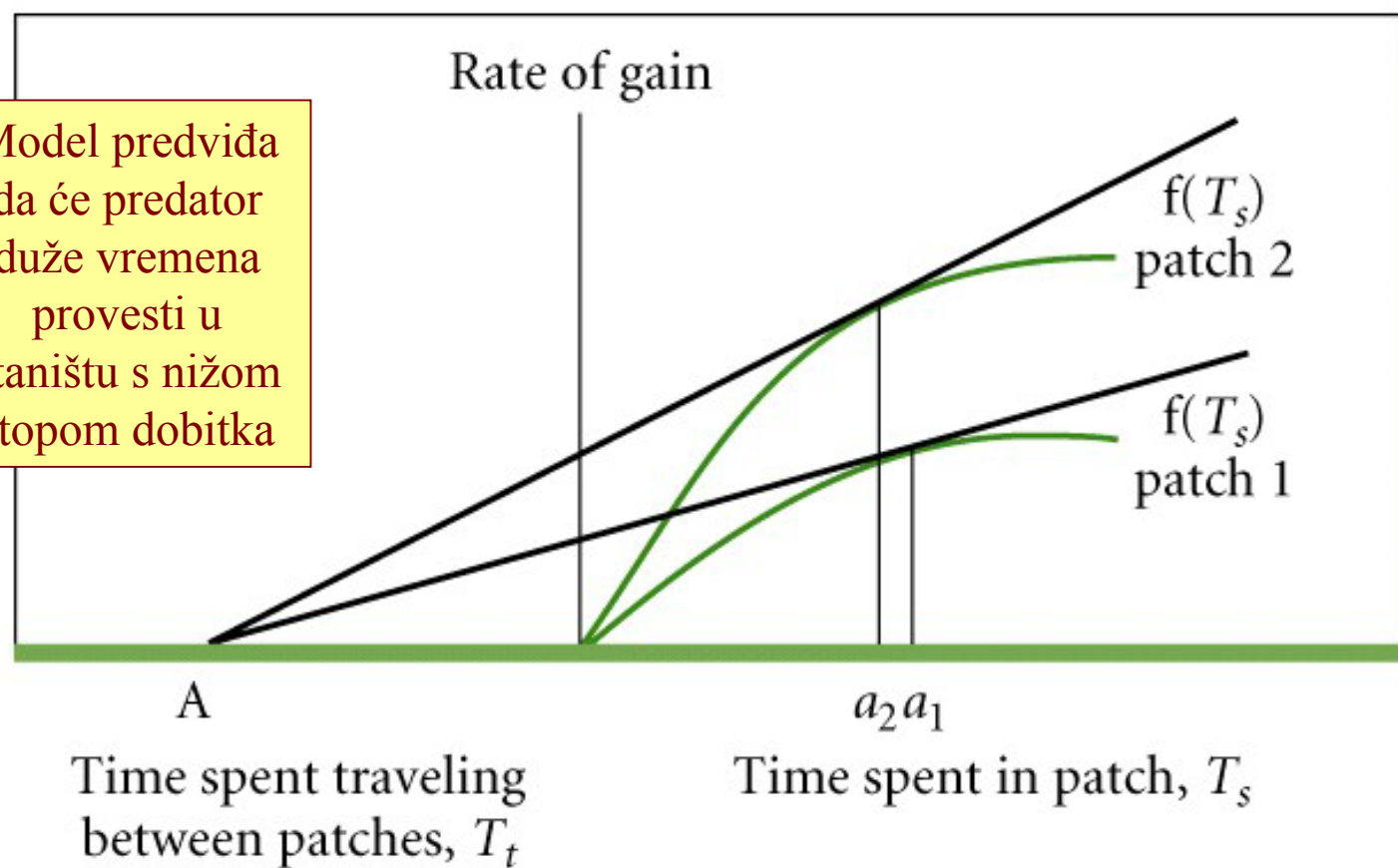


Stopa dobitka jednaka je nagibu linije AB (nagib = količina konzumirane hrane/(vrijeme putovanja + vrijeme traženja)). Ne postoji nijedna druga linija koja spaja mjesto početka putovanja i dodiruje krivulju dobitka, a koja ima veći nagib

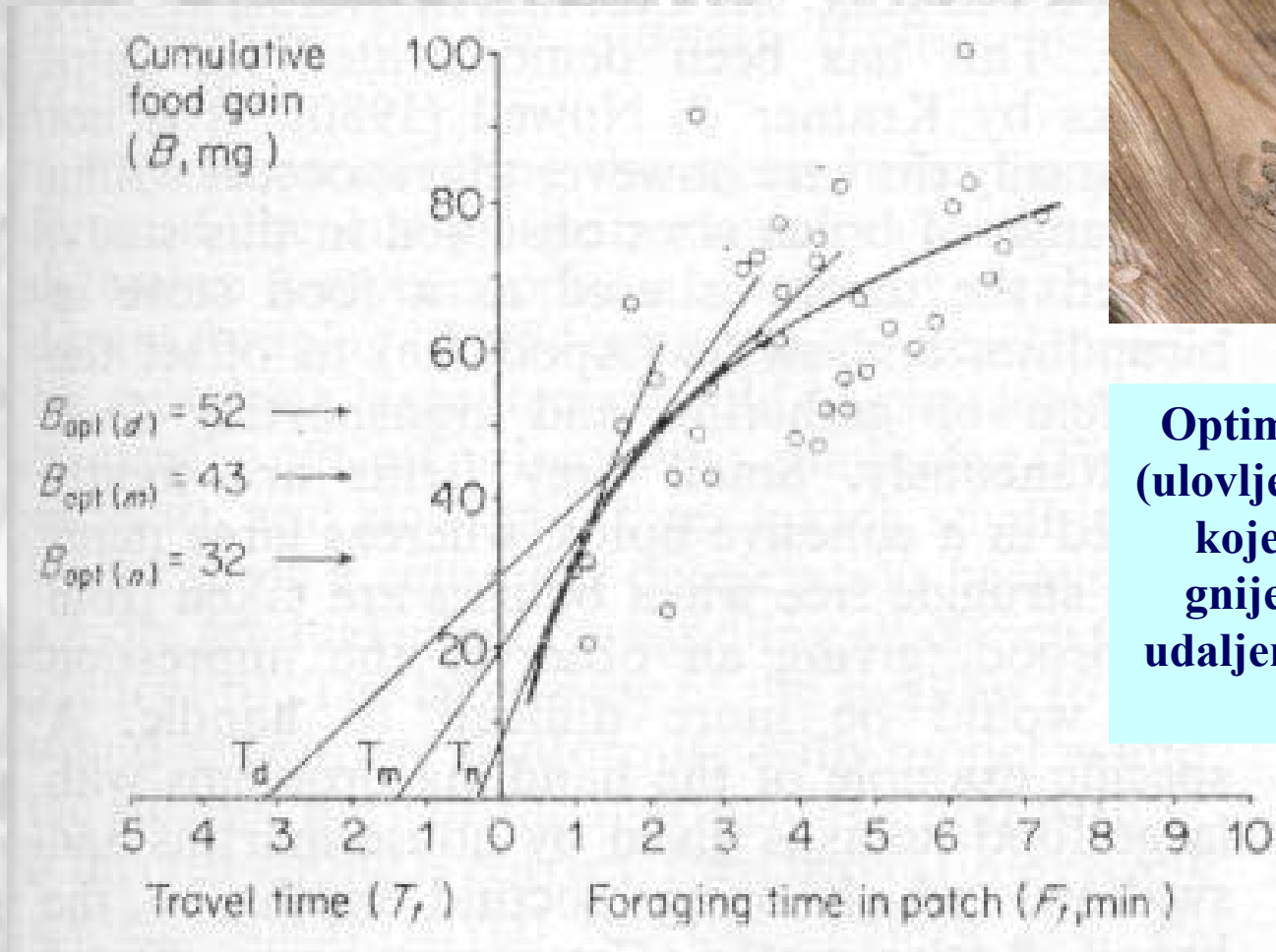


Dva staništa od kojih je vrijeme putovanja do sljedećeg povoljnog staništa jednako, ali su krivulje dobitka za ova dva staništa različite

Model predviđa da će predator duže vremena provesti u staništu s nižom stopom dobitka



Primjer: Optimalna veličina tereta kod piljka



Optimalna težina tereta (ulovljenih kukaca) nakon koje se ptica vraća u gnijezdo u ovisnosti o udaljenosti područja lova od gnijezda

Nagib = teret/vrijeme = stopa dopreme hrane mladima

Optimalno vrijeme provedeno u staništu



Ptilosarcus gurneyi

Hippasteria spinosa

Pacifička zvjezdača *Hippasteria spinosa* se specijalizirala na prehranu s organizmom iz skupine koralja *Ptilosarcus gurneyi* koji živi u skupinama koje neujednačeno prekrivaju različito velike dijelove staništa. Ukoliko zvjezdača provede puno vremena u jednom dijelu staništa broj koralja se zbog predacije smanjuje pa zvjezdača ulaže sve više energije i vremena za sve manju dobit

Optimalno vrijeme provedeno u staništu

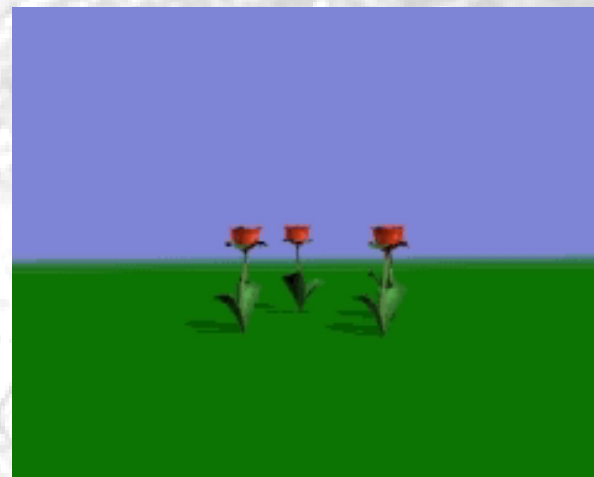


Zvjezdaca se ponaša prema “Teoriji optimalne prehrane”

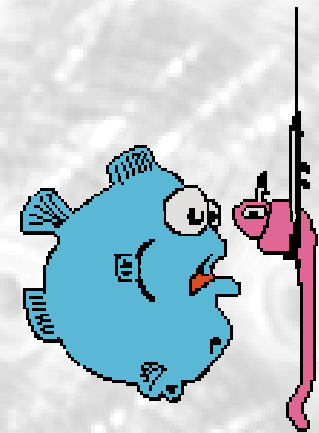
- Vrijeme boravka predatora u staništu opada kako vrijeme putovanja do sljedećeg povoljnog staništa opada (kada je novo povoljno stanište blizu tada se isplati brzo napustiti postojeće stanište čim kvaliteta prehrane malo opadne)
- Vrijeme boravka predatora u staništu opada s porastom stope iscrpljivanja plijena (s porastom efikasnosti predacije)
- Vrijeme boravka predatora u staništu nije ovisno o ukupnoj količini plijena

Glavni zaključci modela:

- Vrijeme boravka predatora u staništu opada kako vrijeme putovanja do sljedećeg povoljnog staništa opada (kada je novo povoljno stanište blizu tada se isplati brzo napustiti postojeće stanište čim kvaliteta prehrane malo opadne)
- Vrijeme boravka predatora u staništu opada s porastom stope iscrpljivanja plijena (s porastom efikasnosti predacije)
- Vrijeme boravka predatora u staništu nije ovisno o ukupnoj količini plijena



“Teorija optimalne prehrane”



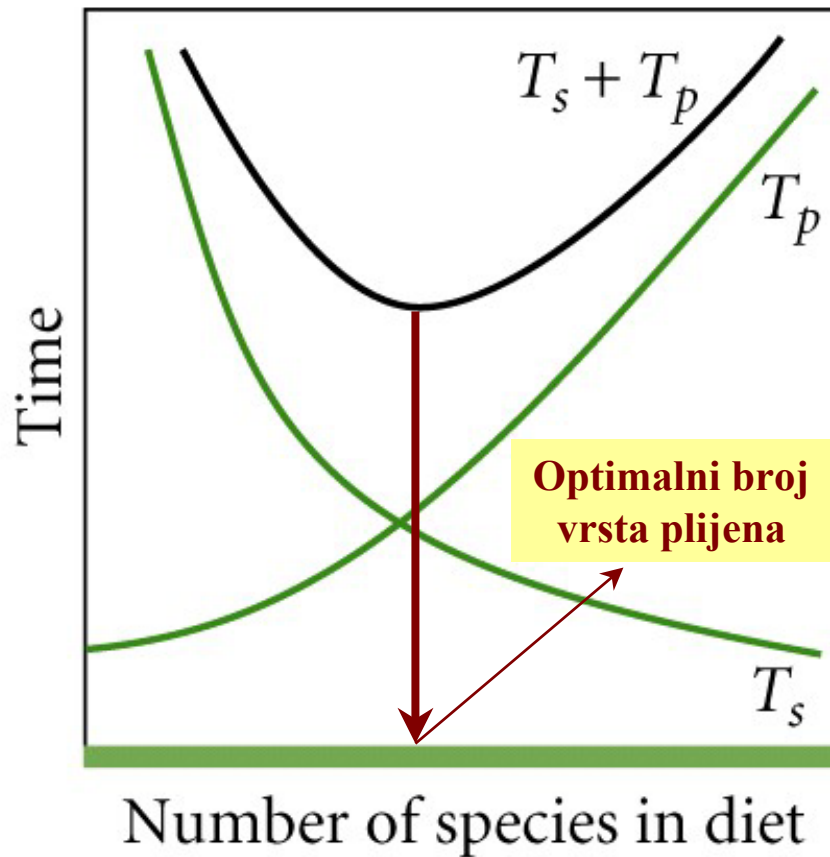
- Organizam se ponaša na način da ostvari najveći energetska dobitak po jedinici vremena.
- Ekološka teorija koja se bavi analizom cijene i koristi prilikom izbora plijena od strane predatora naziva se “**teorija optimalne prehrane**”

“Teorija optimalne prehrane”

- Krećući se kroz stanište predator susreće potencijalni plijen
- Svaki put kada naiđe na plijen predator ima mogućnost izbora: (1) uhvatiti i pojesti plijen, što traži utrošak vremena i energije; ili (2) propustiti plijen i nastaviti s traženjem poželjnijeg plijena. Koju će odluku predator donijeti ovisit će o odnosu između koristi i cijene (costs and benefits)

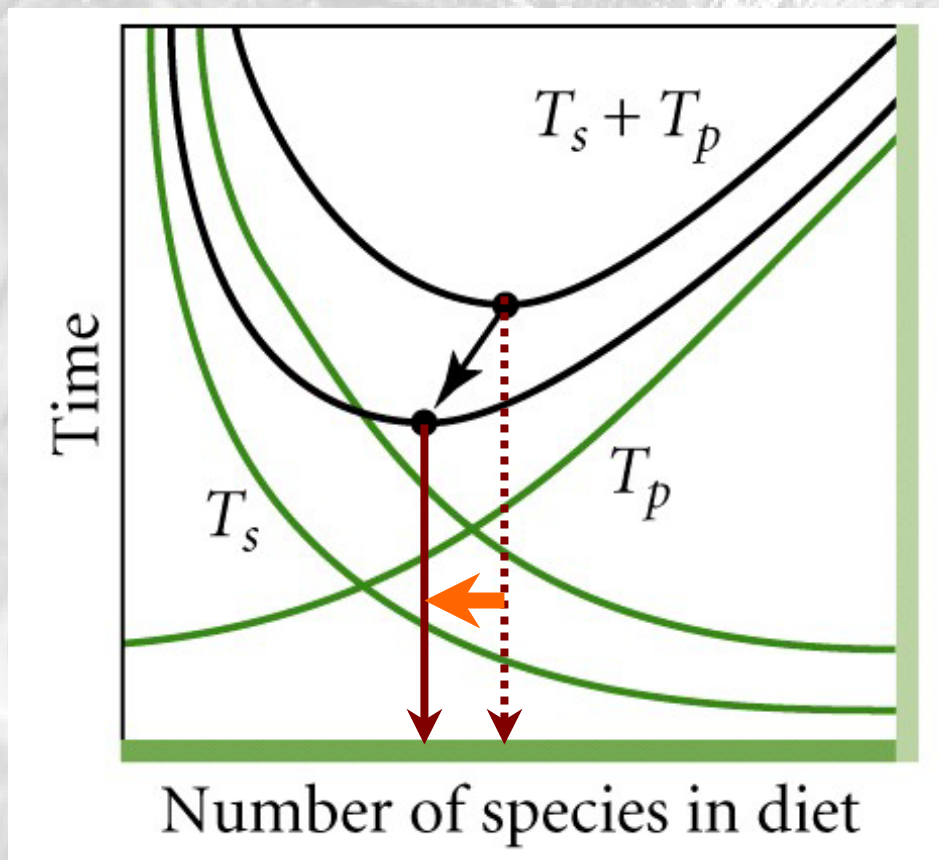
Predatori mogu odabrati optimalni broj različitih vrsta plijena koje uključuju u svoju prehranu

- McArthur i Pianka (1966) su postavili grafički model optimalnog broja vrsta koje predatori uključuju u svoju prehranu (“širina prehrane”)
- Model polazi od pretpostavke da najbolja selekcija hrane smanjuje na minimum vrijeme potrebno za pronalaženje i hvatanje plijena (to je vrijeme za predatora cijena jer nije utrošeno na hranjenje)



U ovom grafičkom modelu su prosječna vremena traženja (T_s) i rukovanja (T_p) prikazana kao funkcija “širine prehrane” (broja vrsta plijena uključenih u prehranu predatora), gdje su vrste plijena poredane od najpogodnije za predatora prema manje pogodnima. Optimalna širina prehrane je ona koja rezultira najmanjom sumom vremena traženja i rukovanja ($T_s + T_p$)

Povećanjem broja vrsta plijena vrijeme traženja opada, dok se vrijeme rukovanja povećava



Kada ukupna abundancija plijena poraste, bilo zbog porasta produktivnosti staništa bilo zbog smanjene kompeticije, vrijeme traženja opada, pa se optimalan broj vrsta uključenih u prehranu pomiče prema lijevo što znači da se “širina prehrane” suzuje, tj. favorizira se **specijalizacija**

Povećana produktivnost/smanjena kompeticija $\Rightarrow$ **Specijalizacija**

Smanjena produktivnost/povećana kompeticija $\Rightarrow$ **Generalizacija**

Klasični model optimalnog izbora plijena (Krebs i Davies, 1981)

Pretpostavimo da predator susreće dvije vrste plijena

ZNAČAJKA	PLIJEN 1	PLIJEN 2
Energetska vrijednost plijena	E_1	E_2
Vrijeme rukovanja	h_1	h_2
Profitabilnost plijena (dobitak energije po jedinici vremena potrošenog na rukovanje)	E_1/h_1	E_2/h_2

Pretpostavimo da je plijen 1 profitabilniji od plijena 2

$$E_1/h_1 > E_2/h_2$$

ODLUKA PREDATORA:

1. Kada susretne plijen 1 trebao bi ga uvijek pojesti. Dakle, izbor profitabilnijeg plijena 1 ne ovisi o abundanciji manje profitabilnog plijena 2
2. Kada susretne plijen 2 trebao bi ga pojesti ukoliko vrijedi:

Dobitak od pojeđenog
plijena 2 $>$ Dobitak od ignoriranja plijena 2
i traženje profitabilnijeg plijena 1
ili

$$E_2/h_2 > E_1/(h_1 + S_1)$$

gdje je S_1 vrijeme potrebno za pronalaženje plijena 1

Uvjet za generalizaciju (prehranu predatora s obje vrste plijena)

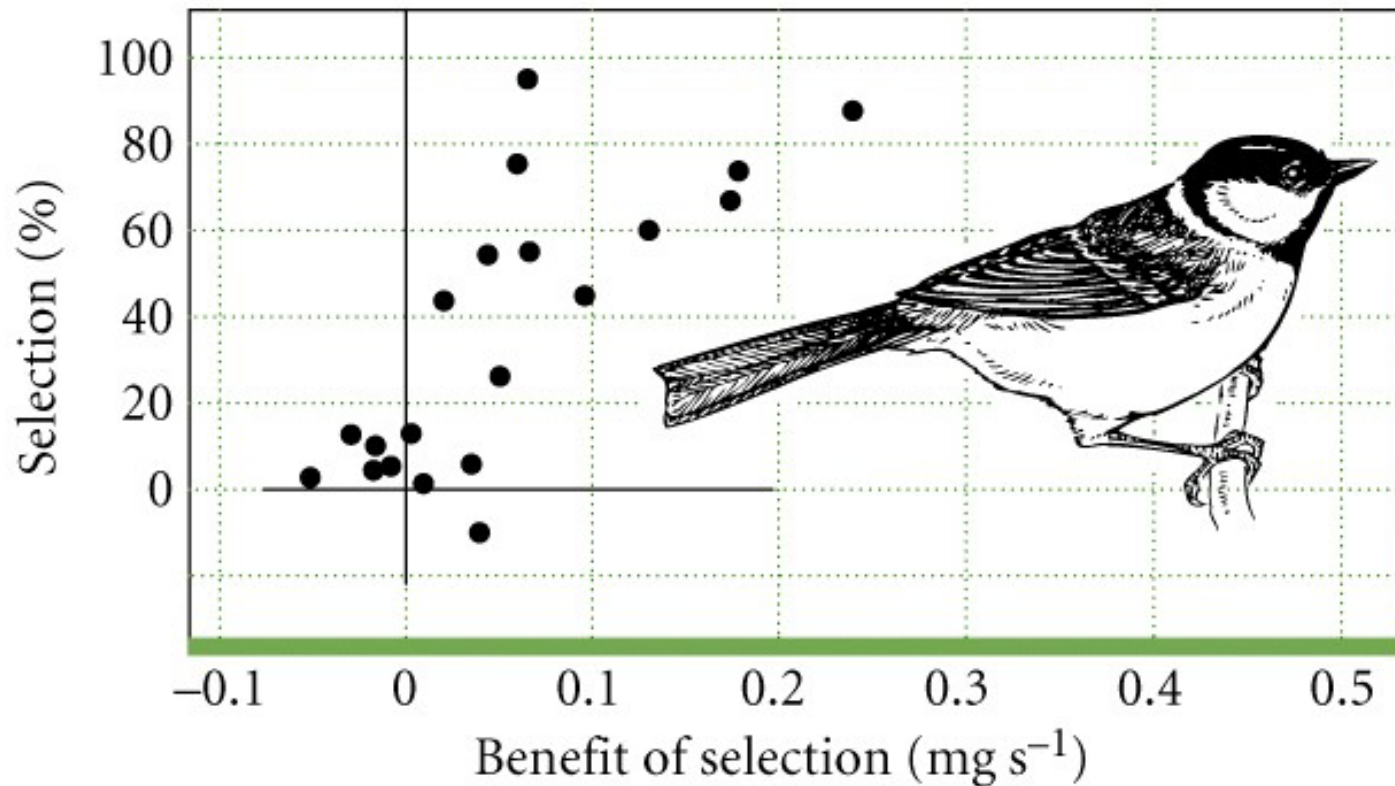


$$E_2/h_2 > E_1/(h_1 + S_1)$$

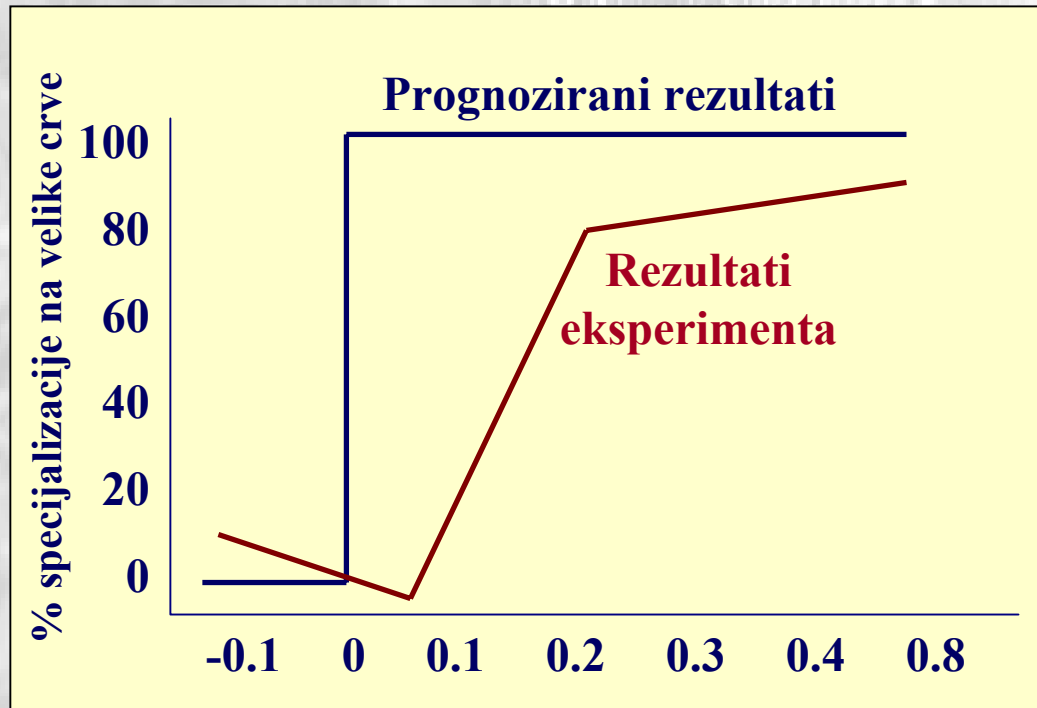


$$S_1 > (E_1 h_2 / E_2) - h_1$$

1. Izbor manje profitabilnog plijena 2 (generalizacija) ovisit će o abundanciji profitabilnijeg plijena 1
2. Odluka o specijalizaciji ovisi o S_1 , ali ne i o S_2
3. Specijalizaciju favoriziraju: veća stopa susretanja plijena 1, veća energetska vrijednost plijena 1, te kraće vrijeme rukovanja s plijenom 1



Eksperiment s velikom sjenicom potvrdio je predviđanja “klasičnog modela izbora plijena ili optimalne prehrane”. Utvrđen je pozitivan odnos između koristi od selekcije plijena i preferencije prema selekciji koje su sjenice pokazivale. Eksperiment se u potpunosti ne slaže s predviđanjem modela da će doći do naglog prelaska na selekciju kada korist od selekcije postane veća od nule

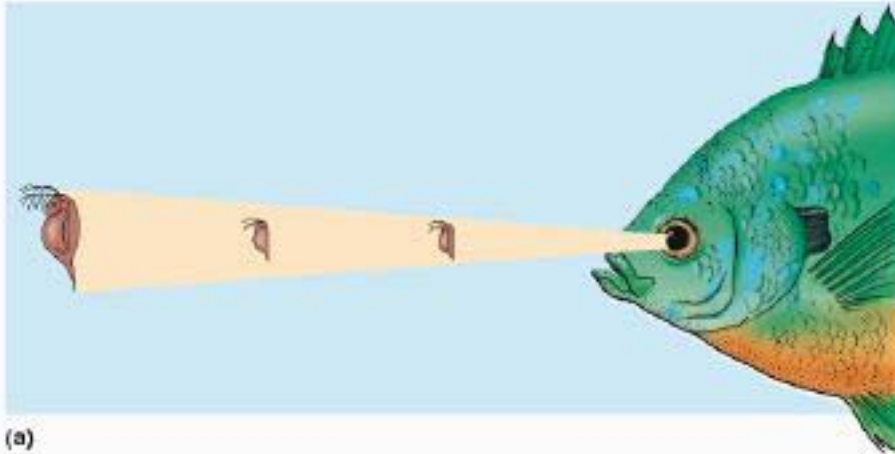


Ptica se specijalizirala na veliki plijen (bez obzira na količinu malog plijena) onda kada je pojavljivanje velikih crva bilo dovoljno učestalo

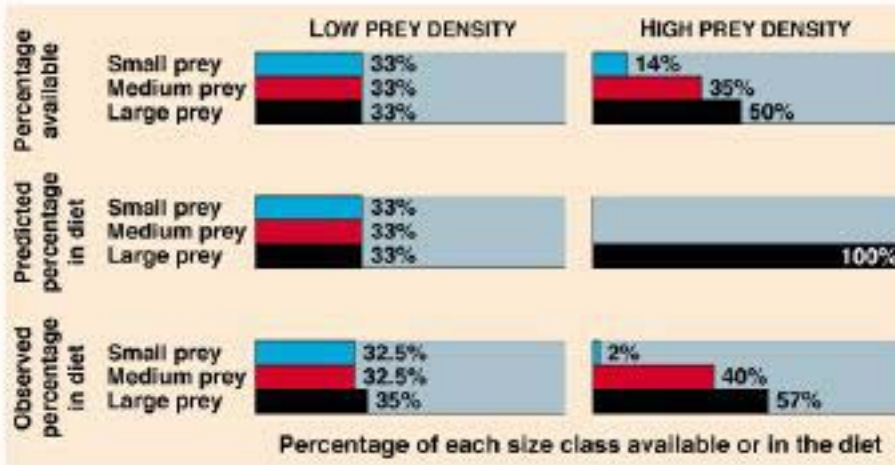
Izbor između velikih i malih crva: Ispred ptice na traci prolaze crvi koji su joj dostupni $\frac{1}{2}$ sekunde. Ako se odluči da uzme crva propušta sljedeće crve dok jede.

Kako je učestalost prolaska velikih crva rasla, ptica je postajala sve selektivnija. Na osi x je prikazan ekstra profit kojeg ptica ostvaruje zbog toga što je selektivna (čeka velike crve). Taj ekstra profit postaje pozitivan kod neke kritične vrijednosti S_1 (vrijeme potrebno za pronalaženje plijena; u ovom eksperimentu vrijeme koje protekne do pojavljivanja velikog crva). Ponašanje ptica u eksperimentu poklapa se s prognozama modela.

Optimalna veličina plijena



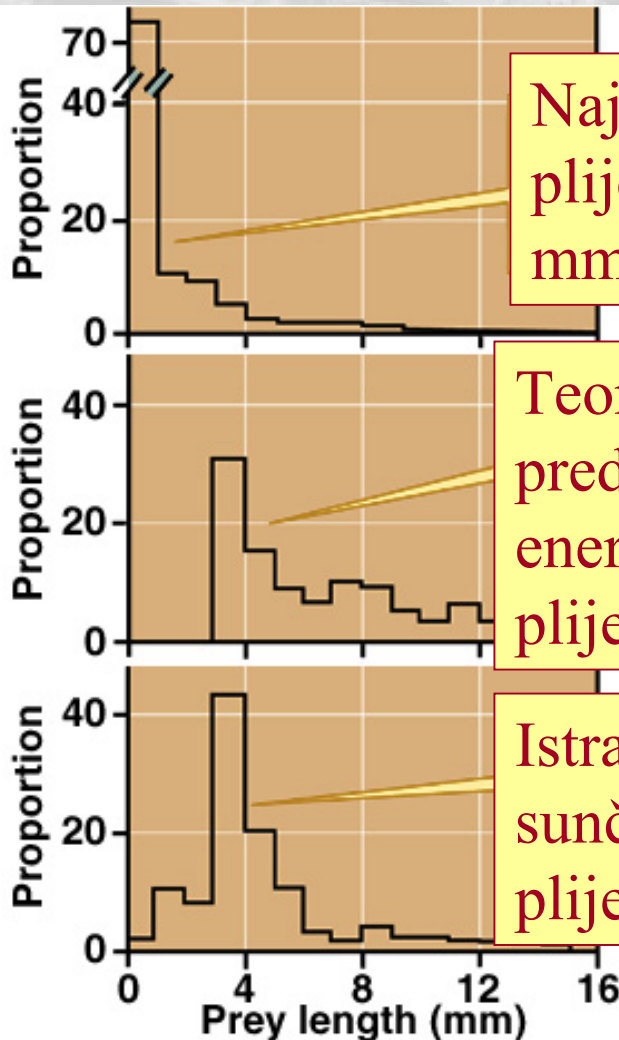
(a)



(b)

Primjera prehrane kod ribe sunčanice pokazuju da porast gustoće plijena vodi k njihovoj većoj specijalizaciji u prehrani, upravo kako to predviđa teorija optimalne prehrane. Kada je ukupna količina plijena gušća sunčanica propušta manji plijen i specijalizira se na hvatanje većeg plijena.

Optimalna veličina plijena



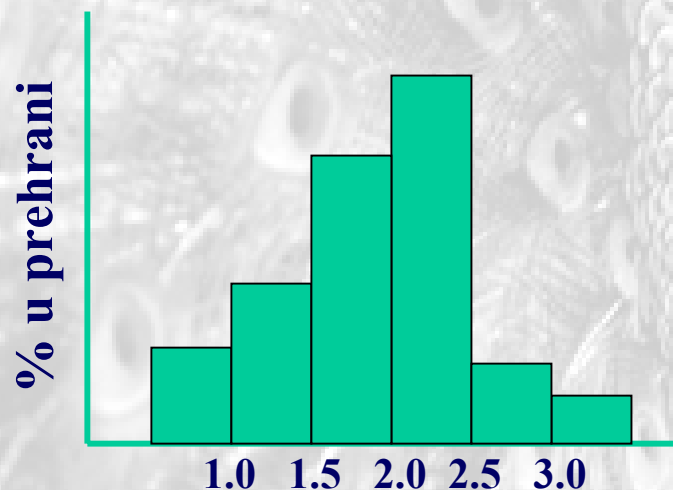
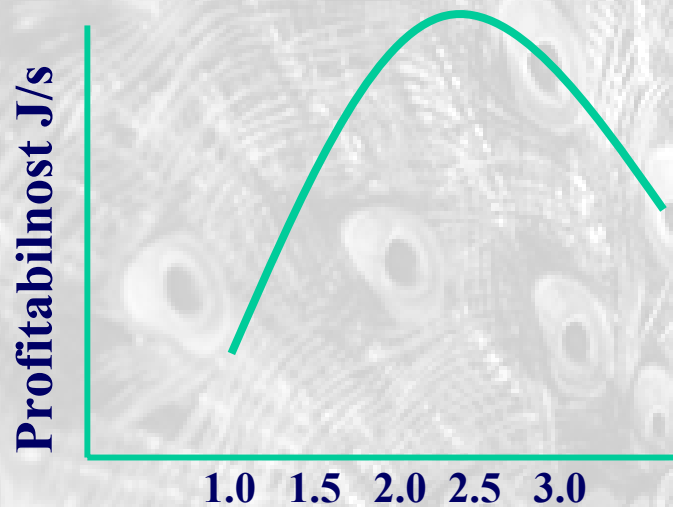
Najveću abundanciju ima plijen čija je veličina oko 1 mm

Teorija optimalne prehrane predviđa maksimalan dobitak energije ukoliko se ribe hrane plijenom veličimne oko 3 mm

Istraživanje je pokazalo da su se sunčanice zaista najviše hranile plijenom veličine oko 3 mm

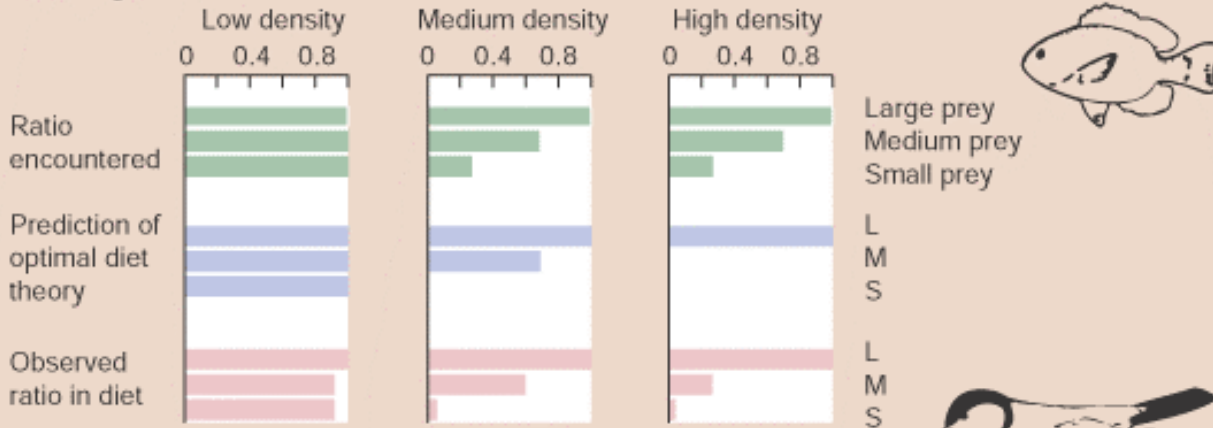
Primjer optimalne prehrane kod ribe sunčanice. Udio veličinskih frakcija njihovog plijena poklapa se s predviđanjima modela

Optimalna veličina plijena

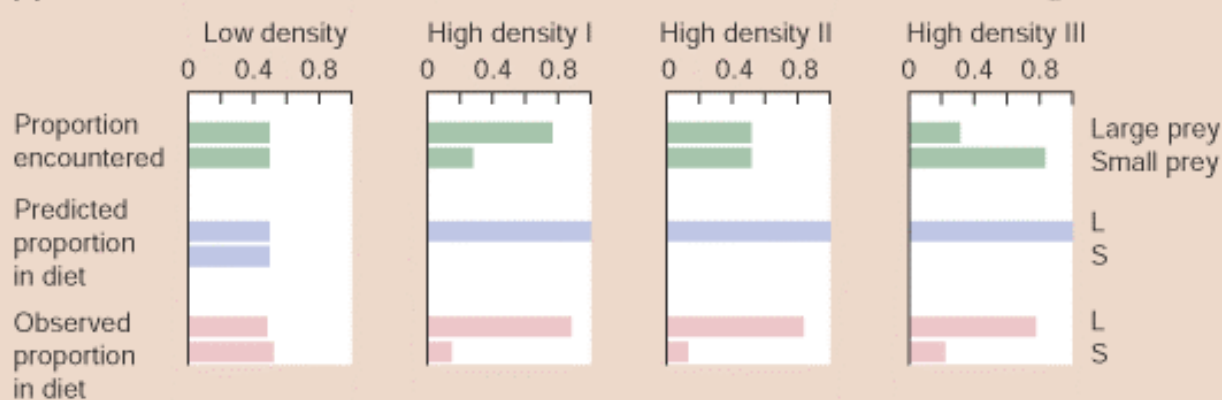


Rak *Carcinus maennas* hrani se dagnjama. Male dagnje je lako otvoriti ali imaju malu količinu mesa. Velike dagnje sadrže puno mesa, ali treba uložiti puno energije na njihovo otvaranje. Rak preferira dagnje srednje veličine i one mu zaista i donose najveći energetske profit po jedinici uloženog vremena

(a) Bluegill sunfish



(b) Great tit



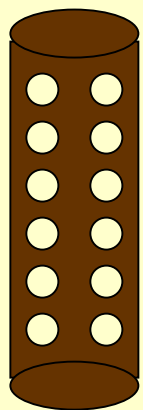
Dva primjera prehrane kod ribe sunčanice i ptice velike sjenice pokazuju da porast gustoće plijena vodi k njihovoj većoj specijalizaciji u prehrani, upravo kako to predviđa model optimalnog izbora plijena

Uzorkovanje i informacije

Životinja ne može poznavati kvalitetu svakog dijela staništa niti vrijeme putovanja između pojedinih dijelova (životinje uče u hodu prikupljanjem informacija)

Primjer: Eksperiment s djetlićem koji traži hranu sakrivenu u rupama

Djetlić je istreniran da traži hranu (suncokretove sjemenke) koja je sakrivena u rupama probušenim u drvetu i zatim prekrivenim neprozirnom trakom (djetlić treba “otvoriti” rupu da bi vidio da li je u njoj sjemenka ili ne



“stanište” – jedno stanište predstavljeno je okruglim komadom drveta u kojem su izbušene 24 rupe (4 reda po 6 rupa)

Djetliću je ponuđen izbor između 60 staništa koja su sva bila ispunjena sjemenkama (sve 24 rupe u svih 60 staništa sadržavale su sjemenku). Djetlić je tim uvjetima bio izložen kroz 14 dana i naučio je otvarati svaku rupu jer je znao da je u svakoj sjemenka.

Nakon 14 dana djetlić je kroz sljedećih mjesec dana bio sukcesivno stavljen u tri vrste okoliša:

PUNI OKOLIŠ:

36 praznih staništa i 24 puna staništa
(sve 24 rupe sadržavale su sjemenku)

POLOVIČNI OKOLIŠ:

36 praznih staništa i 24 $\frac{1}{2}$ punih staništa
(12 rupa od 24 sadržavale su sjemenku)

ČETVRTINSKI OKOLIŠ:

30 praznih staništa i 30 $\frac{1}{4}$ punih staništa
(6 rupa od 24 sadržavale su sjemenku)





Dan 1.	Otvara sve rupe u praznim staništima
Dani 2.-8.	Naučio da neka staništa imaju a neka nemaju sjemenke
Dani 9.-11.	Otvara 1.7 rupa po praznom staništu prije odustajanja
Dan 12.	Prvi dan susreta s POLOVIČNIM STANIŠTEM
Dan 13.	Otvara 5 rupa po praznom staništu prije odustajanja
Dan 23.	Prvi dan susreta s ČETVRTINSKIM STANIŠTEM
Dani 29.-31.	Otvara 6.3 rupa po praznom staništu prije odustajanja

Rizik od izgladnjivanja

	1. Mogućnost SVAKI DAN PO 10 KOBASICA	2. Mogućnost ½ DANA 5 KOBASICA ½ DANA 20 KOBASICA
Dnevne potrebe: Manje od 10 kobasica	Vjerojatnost preživljavanja 100%	Vjerojatnost preživljavanja 50%
Dnevne potrebe: Više od 10 kobasica	Vjerojatnost preživljavanja 0%	Vjerojatnost preživljavanja 50%

1. Ukoliko su energetske potrebe manje od prosječne očekivane nagrade, životinja će izabrati manje varijabilnu opciju (**ponašanje u pravcu izbjegavanja rizika**)
2. Ukoliko su energetske potrebe veće od prosječnog dobitka, životinja će izabrati više varijabilnu opciju (**ponašanje sklono riziku**)

Hoće li organizam odabrati riskantno ponašanje ili će izbjegavati rizik može ovisiti i o uvjetima u okolišu

Primjer: mala ptica *Junco phaeonotus*



TEMPERATURA	Riskantno ponašanje (0 ili 6 sjemenaka)	Izbjegavanje rizika (uvijek 3 sjemenke)
1°C	DA	
19°C		DA

Ptica odabire riskantno ponašanje u uvjetima niskih temperatura kada joj za preživljavanje nisu dovoljne 3 sjemenke. Kod viših temperatura, 3 sjemenke zadovoljavaju energetske potrebe, pa riskantno ponašanje nije poželjno

Varijabilnost vremena hranjenja

Pored varijabilnosti u količini hrane u prirodi su česte situacije kada različite opcije hranjenja uključuju i varijabilno vrijeme

Mnogi su eksperimenti pokazali da životinje preferiraju hranjenje koje uključuje varijabilno vrijeme, što sugerira da u tim slučajevima dobitak u budućnosti ima manju vrijednost od dobitka ovdje i sada

Primjer: Eksperiment s golubovima

Golubovi su istrenirani da pritiskom na dugme dobiju hranu. Imali su izbor pritisnuti dva dugmeta gdje se hrana dobivala:

1. Dugme – hrana uvijek dolazi nakon 5 sekundi (**fiksno vrijeme**)
2. Dugme – hrana dolazi nakon različitog vremena čija je srednja vrijednost 5 sekundi (**varijabilno vrijeme**)

Golubovi su se odlučili za opciju varijabilnog vremena!

Varijabilnost okoliša i spremanje hrane

Male ptice izložene su velikim dnevnim fluktuacijama tjelesne mase

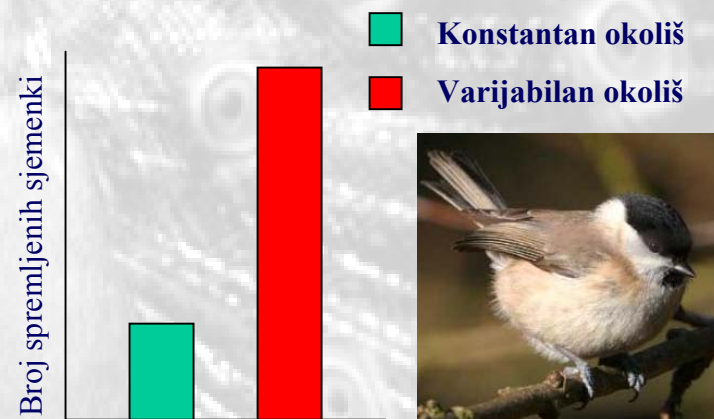


Optimalna količina masnih rezervi raste onda kada je cijena preživljavanja preko noći veća ili nepredvidljiva, ili onda kada je opasnost od predacije manja

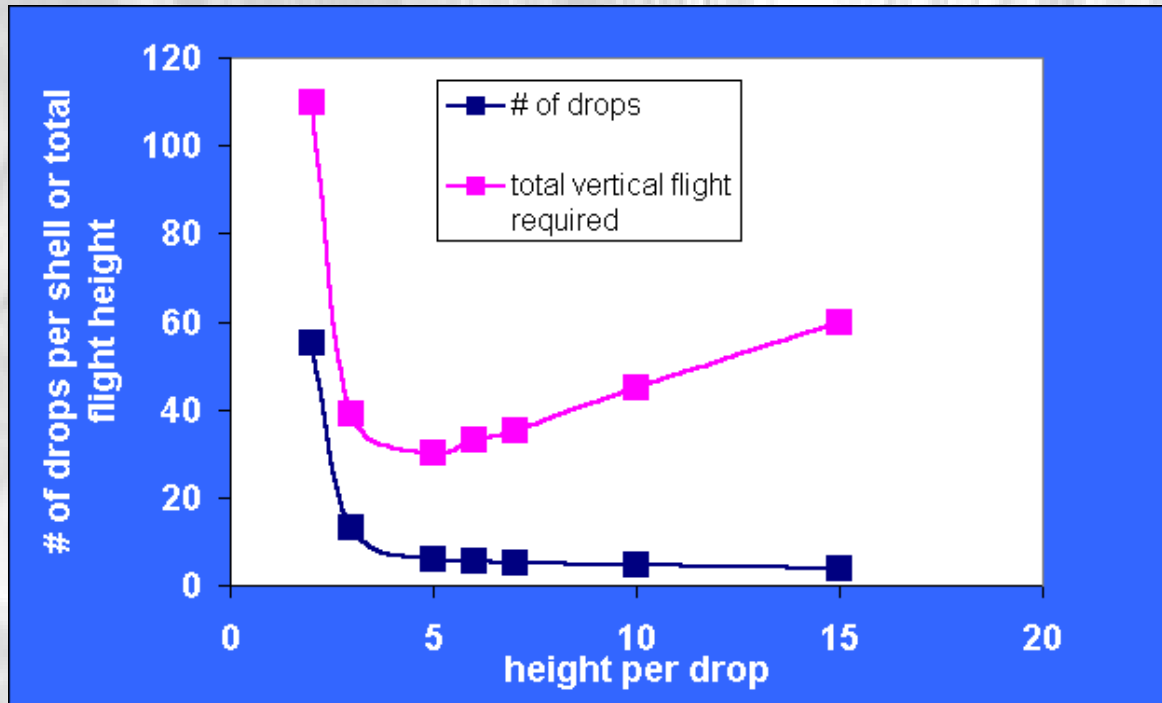
*Varijabilnost okoliša postignuta je variranjem dužine noći (razdoblja tijekom kojeg nema hranjenja)

Mnoge životinje hranu umjesto u svom tijelu spremaju u svom okolišu

Primjer: Močvarna sjenica



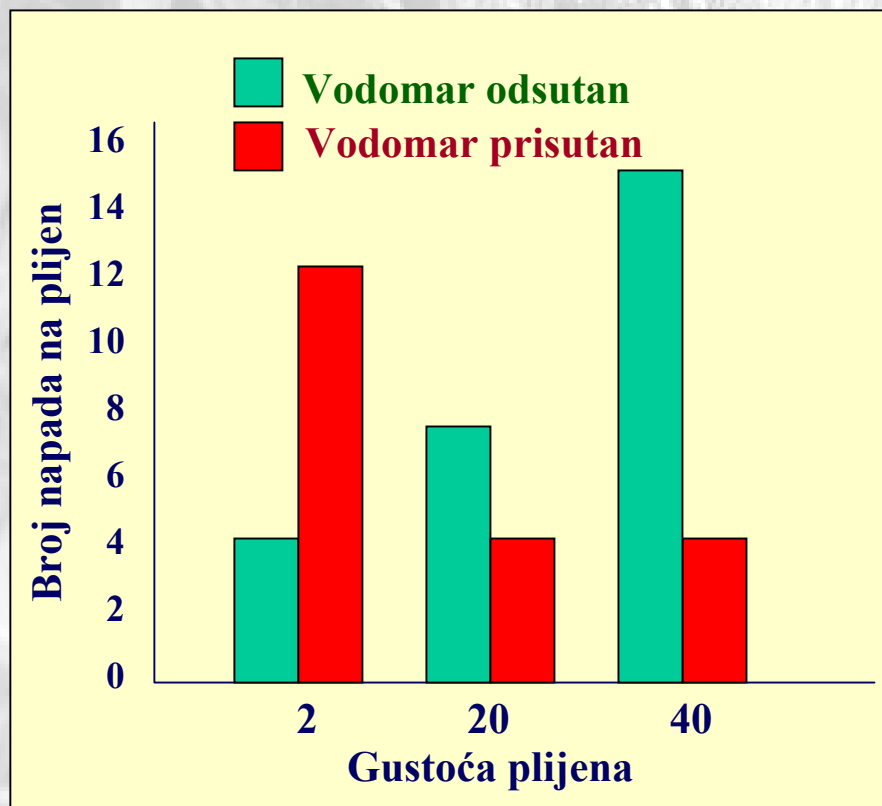
Optimalna visina s koje vrana baca puževe



Što je veća visina s koje vrana baca puža potreban je manji broj pokušaja dok se kućica puža razbije, ali se na let do velike visine troši puno energije

Minimalna ukupna dužina leta potrebna da se razbije puž (broj pokušaja x visina leta) ima svoj minimum kod visine s koje vrane najčešće bacaju puževe

Kompromis između prehrane i opasnosti

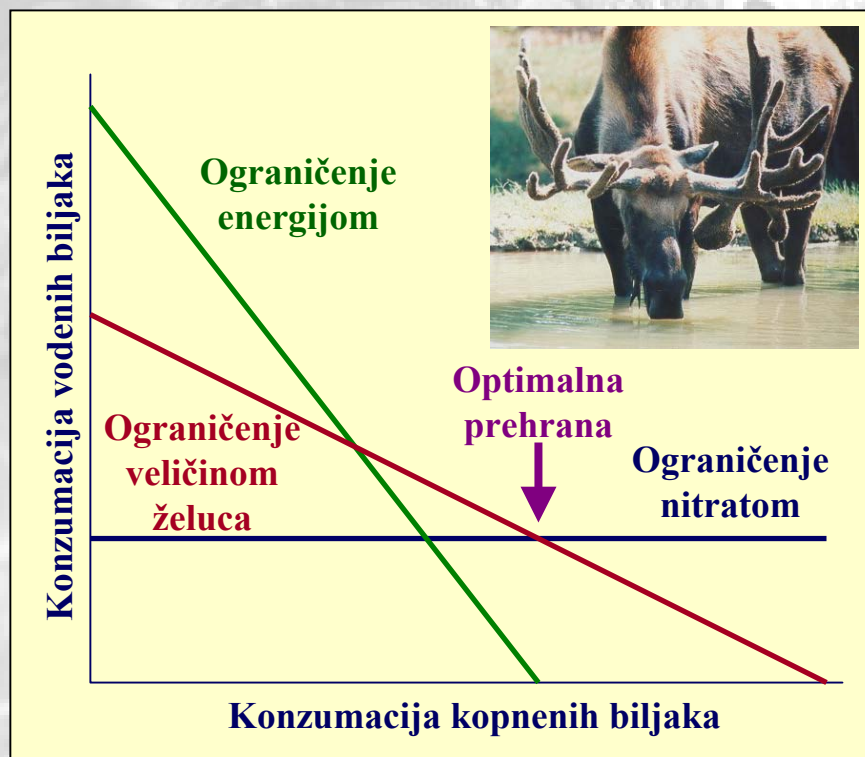


Gladna riba uobičajeno bira za prehranu područja s gustim populacijama plijena (smanjena mogućnost praćenja predatora – vodomara)

Kada je u blizini prisutan vodomar (model vodomara u eksperimentu), riba je birala dijelove bazena s manjim gustoćom plijena



Hranidbena ograničenje (prisile)



Prehrana losa određena je potrebama za energijom i potrebama za natrijem, te veličinom želuca.

Los se hrani kopnenom vegetacijom (bogata energijom, siromašna natrijem) i vodenom vegetacijom (bogata natrijem, siromašna energijom, voluminoznija)

Optimalna losova prehrana nalazi se unutar trokuta koji je definiran prisilama vezanim za potrebe za energijom, hranom i veličnom želuca i to u točki koja označava maksimalni dnevni dobitak energije (najveća količina energije po jedinici volumena želuca)