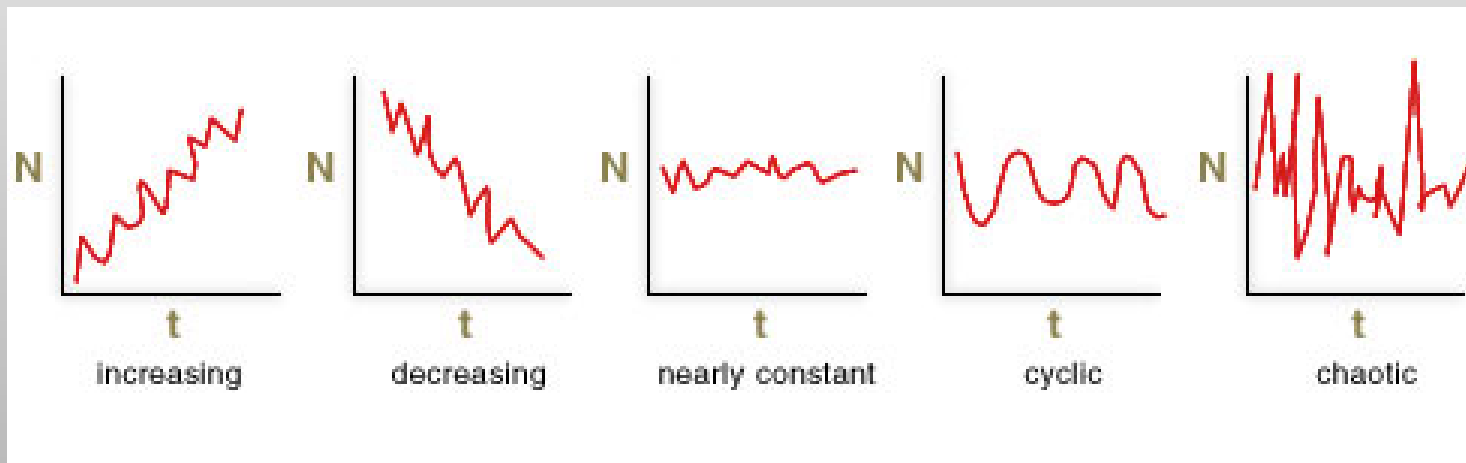


EKOLOGIJA POPULACIJA



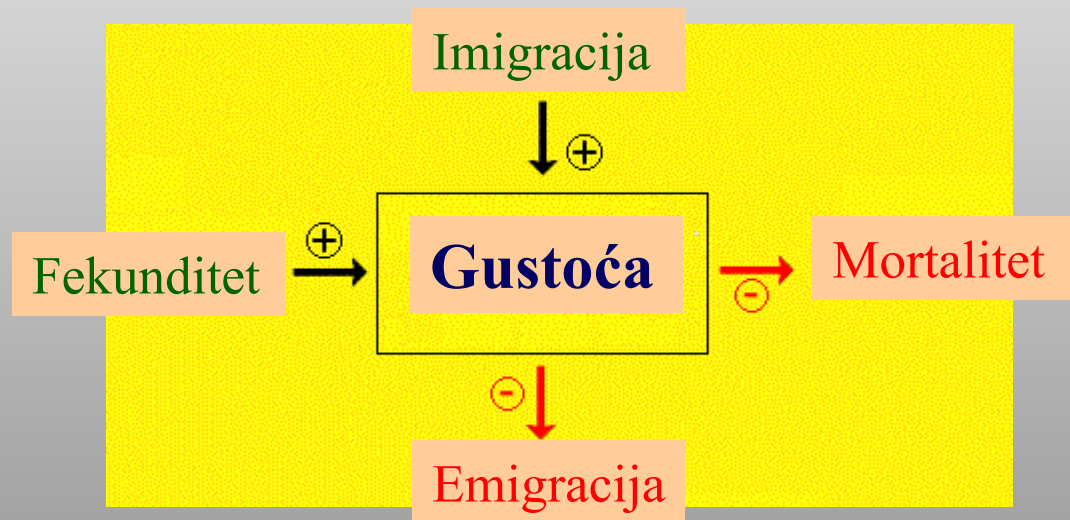
- 1. Struktura populacija**
- 2. Dinamika populacija**
- 3. Strategije u produženju vrste
(Life history)**

DINAMIKA POPULACIJA



Veličina populacija se mijenja tijekom vremena

Pod pojmom dinamike populacija podrazumijevamo vremenske promjene veličine populacija, za koje je odgovorno nekoliko procesa koji se nazivaju populacijski procesi



$$N_{t+1} = N_t + F + I - M - E$$

Ako pretpostavimo da populacija nije izložena nikakvim migracijskim kretanjima, ili da su imigracija i emigracija u ravnoteži, tada će dinamika populacije biti određena fekunditetom i mortalitetom/preživljavanjem

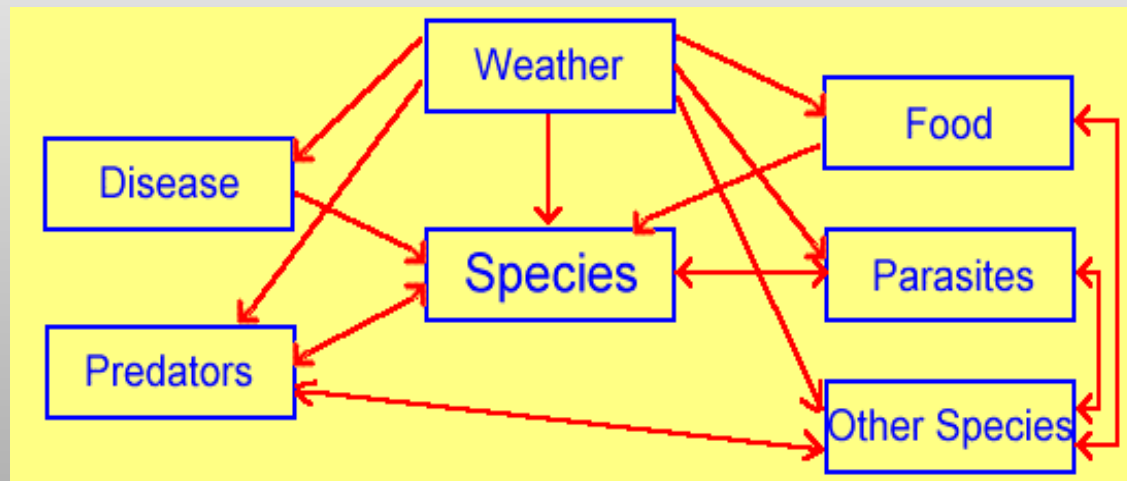
DINAMIKA POPULACIJA

- 1. Rast populacija**
- 2. Fluktuacije i cikličko kretanje populacija**
- 3. Metapopulacije**

Rast populacija: tipovi populacijskih modela

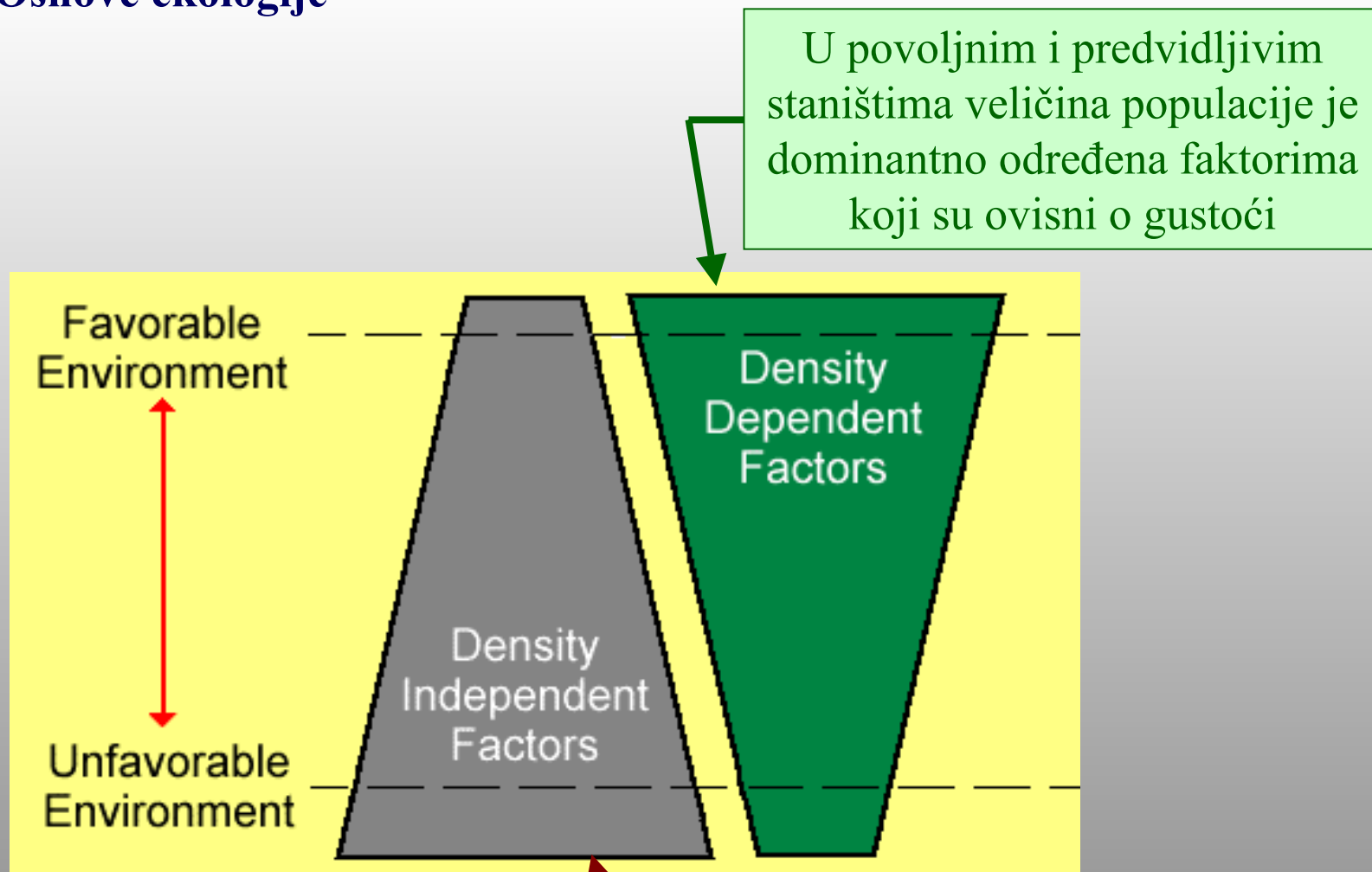
4 TIPA POPULACIJSKIH MODELA	Sezonska (periodička) reprodukcija	Kontinuirana reprodukcija
Generacije se ne preklapaju	Jednogodišnje biljke, brojni kukci	Jednostanični organizmi
Generacije se preklapaju	Većina kralježnjaka i više biljke	Čovjek, vinska mušica

Rast populacija: neograničeni i ograničeni (regulirani) rast populacija



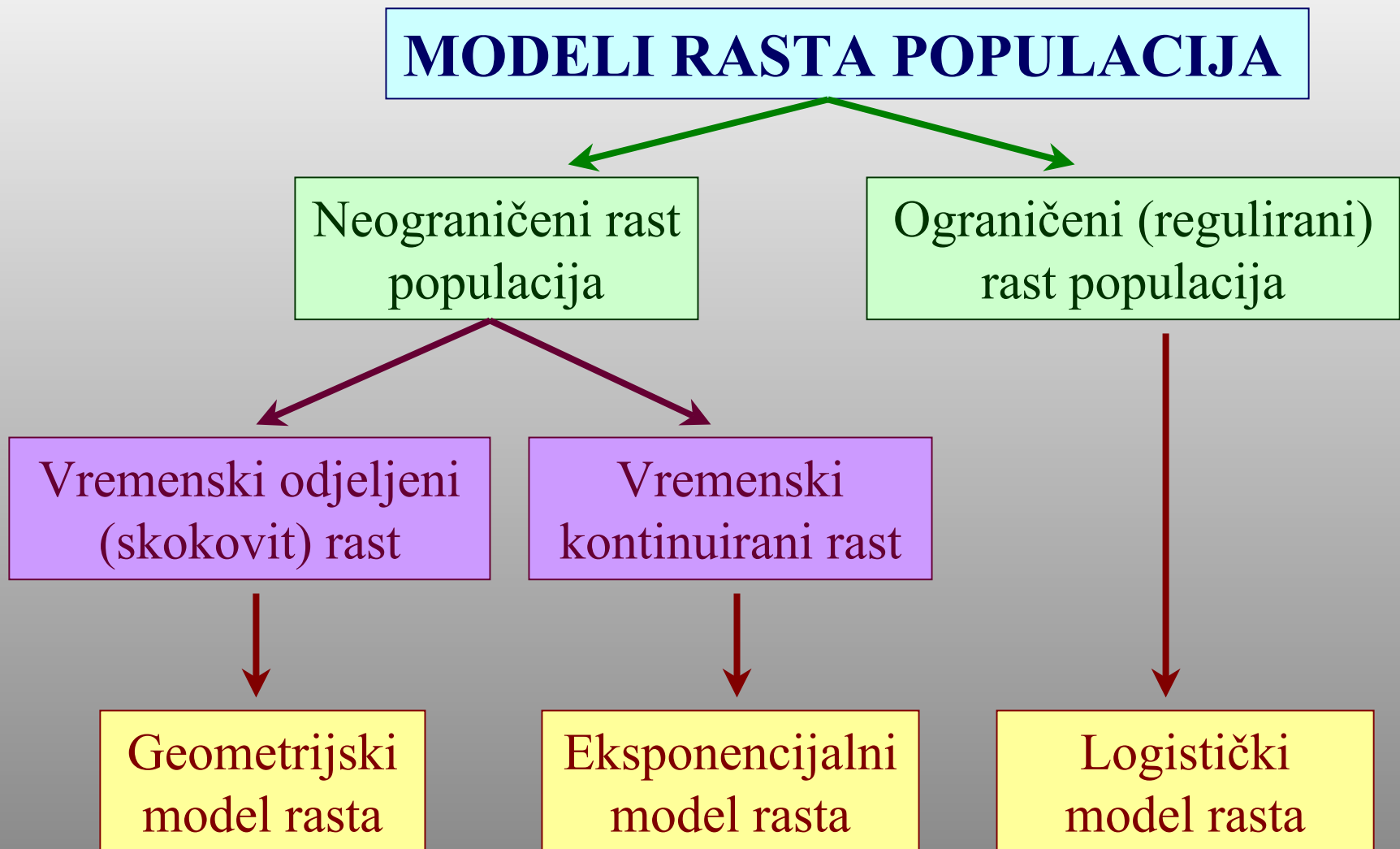
Veličina populacije može biti dominantno regulirana:

1. Faktorima koji **nisu ovisni o gustoći** (povećanjem gustoće populacije utjecaj ovih faktora se ne mijenja) – *klimatski faktori, edafski faktori, atmosfersko vrijeme, prirodne katastrofe (poplave, potresi, požari, vulkanske erupcije)*
2. Faktorima koji su **ovisni o gustoći** (povećanjem gustoće populacije njihov se utjecaj povećava) – *resursi (hrana, voda, prostor), predacija, kompeticija*



U povoljnim i predvidljivim staništima veličina populacije je dominantno određena faktorima koji su ovisni o gustoći

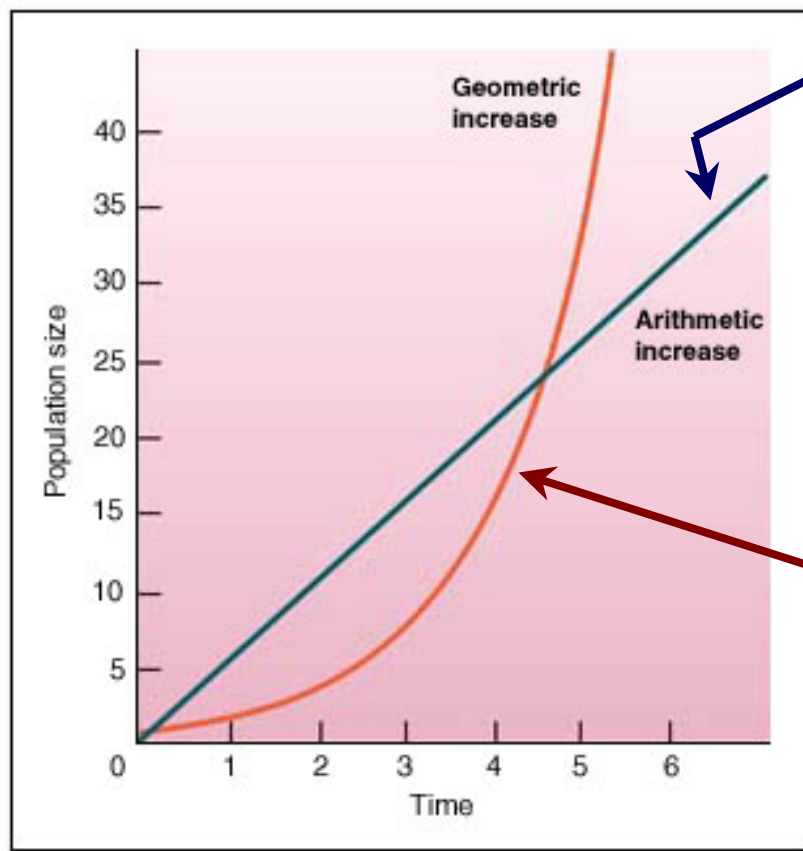
U nepovoljnim i nepredvidljivim staništima veličina populacije je dominantno određena faktorima koji nisu ovisni o gustoći



Neograničeni rast populacija (rast koji nije ovisan o gustoći populacije)

- Pod pojmom neograničenog rasta populacije podrazumijeva se rast populacije koji nije ograničen hranom, prostorom niti bilo kojim drugim životnim resursom; dakle, rast koji nije ovisan o gustoći populacije
- Rast kod kojeg se individualna stopa fekunditeta ne mijenja s veličinom populacije, a populacija raste to brže što je veća (veći se broj jedinki reproducira) naziva se **eksponencijalni rast**
- Eksponencijalni rast populacija koje se reproduciraju periodički (u odjeljenim vremenskim intervalima) obično se naziva **geometrijski rast**

Aritmetički i geometrijski rast



Broj koji raste aritmetički uvećava se tijekom svakog vremenskog intervala za **konstantnu vrijednost**

Npr. 2, 4, 6, 8, 10, 12, itd.

Broj koji raste eksponencijalno (geometrijski) ovisan je o veličini broja (porast je veći što je broj veći); dakle, broj se povećava za **konstantnu proporciju**

Npr. 2, 4, 8, 16, 32, 64, itd.

Vremenski odjeljeni (skokoviti) eksponencijalni rast (geometrijski rast)

Vrijeme (t)	t_0	t_1	t_2	t_3	t_4
Veličina populacije (N)	$N_0=10$	$N_1=20$	$N_2=40$	$N_3=80$	$N_4=160$

$$N_0 = 10$$

$$N_1 = 20$$

$$N_1/N_0 = 20/10 = 2 = \lambda$$

$$N_1 = N_0 \lambda$$

$$N_2 = N_1 \lambda = (N_0 \lambda) \lambda = N_0 \lambda^2$$

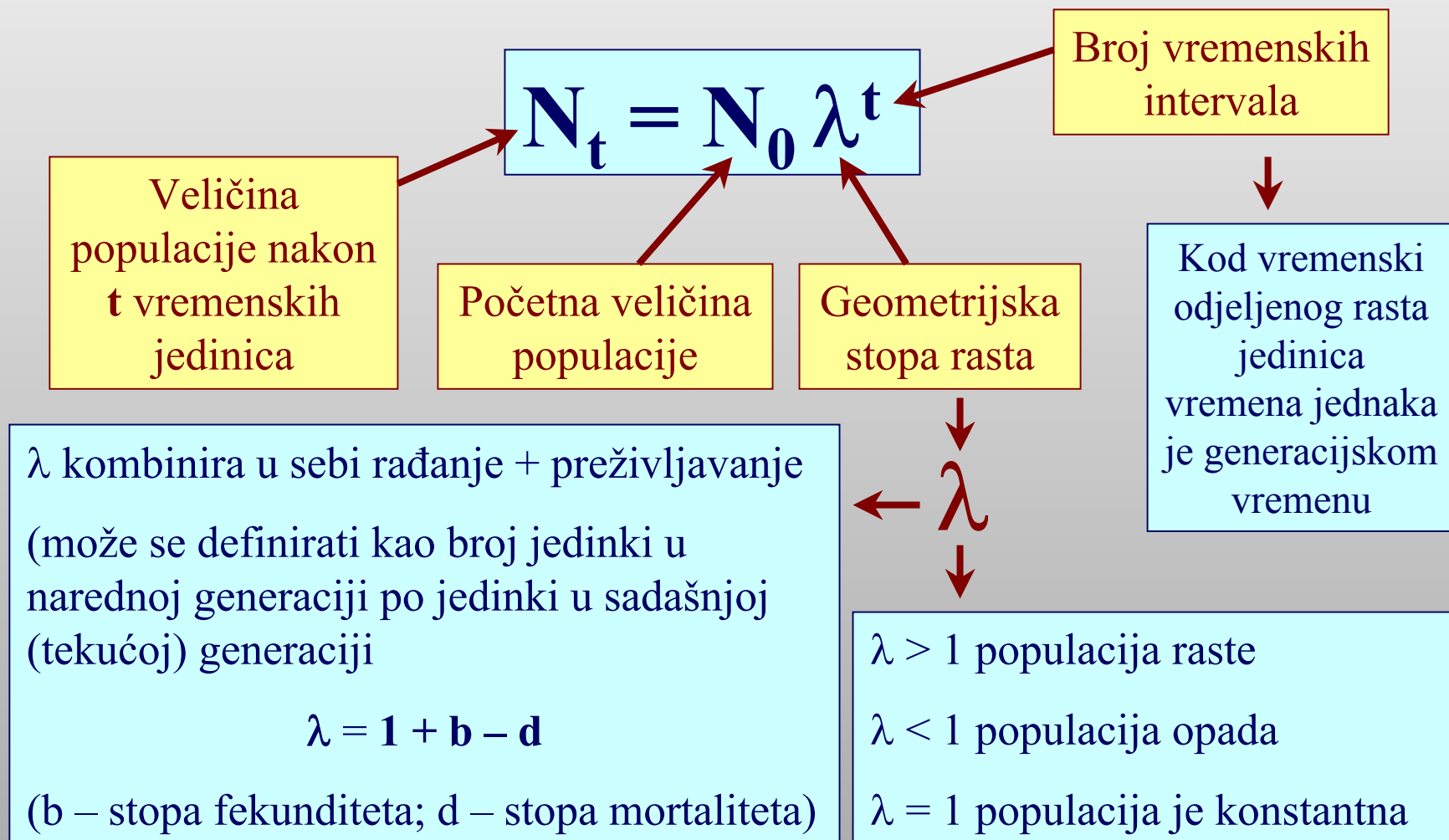
$$N_3 = N_2 \lambda = (N_0 \lambda^2) \lambda = N_0 \lambda^3$$

Geometrijska stopa rasta

ili

Konačna stopa rasta

Vremenski odjeljeni (skokoviti) eksponencijalni rast (geometrijski rast)



Geometric Rate of Increase

Numbers
at later
time, $t+1$

The geometric rate of increase, λ ,
is the ratio of numbers at a later
time, N_{t+1} , to numbers at an earlier
time, N_t .

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

Numbers

N_{t+1}

N_t

Numbers
at earlier
time, t

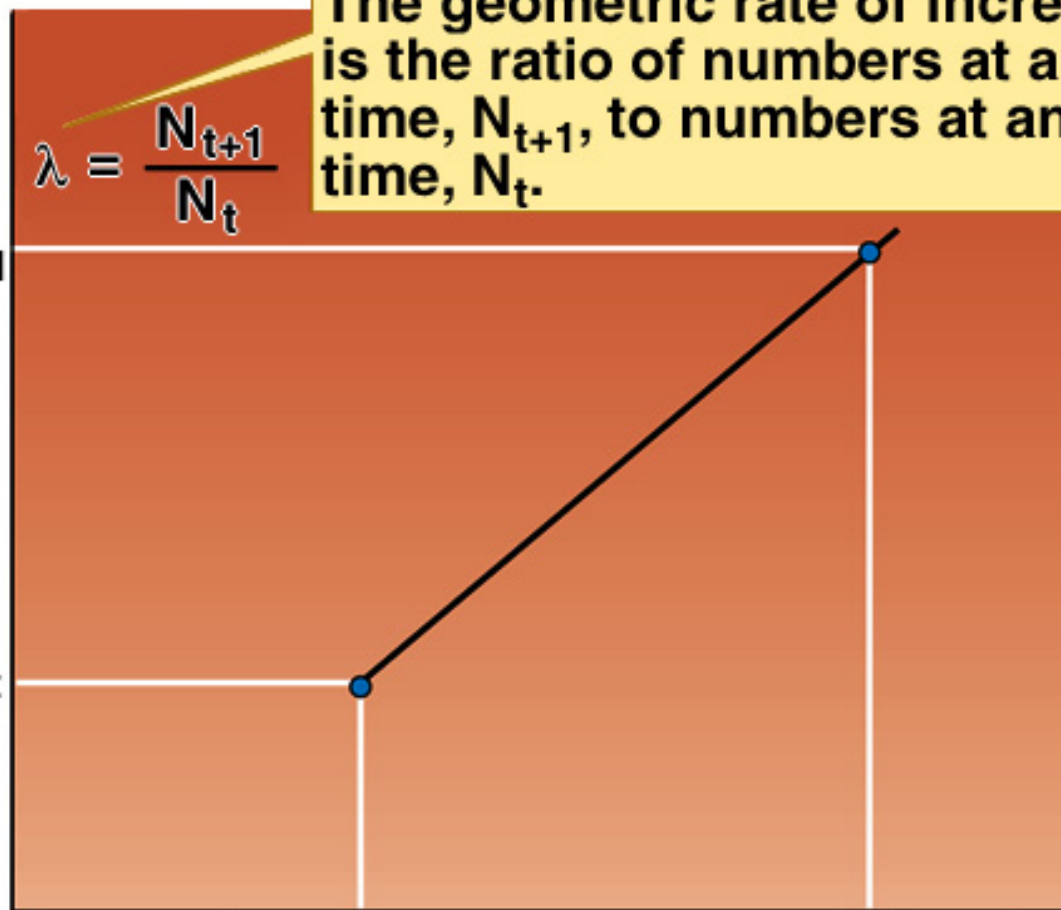
Earlier
time

t

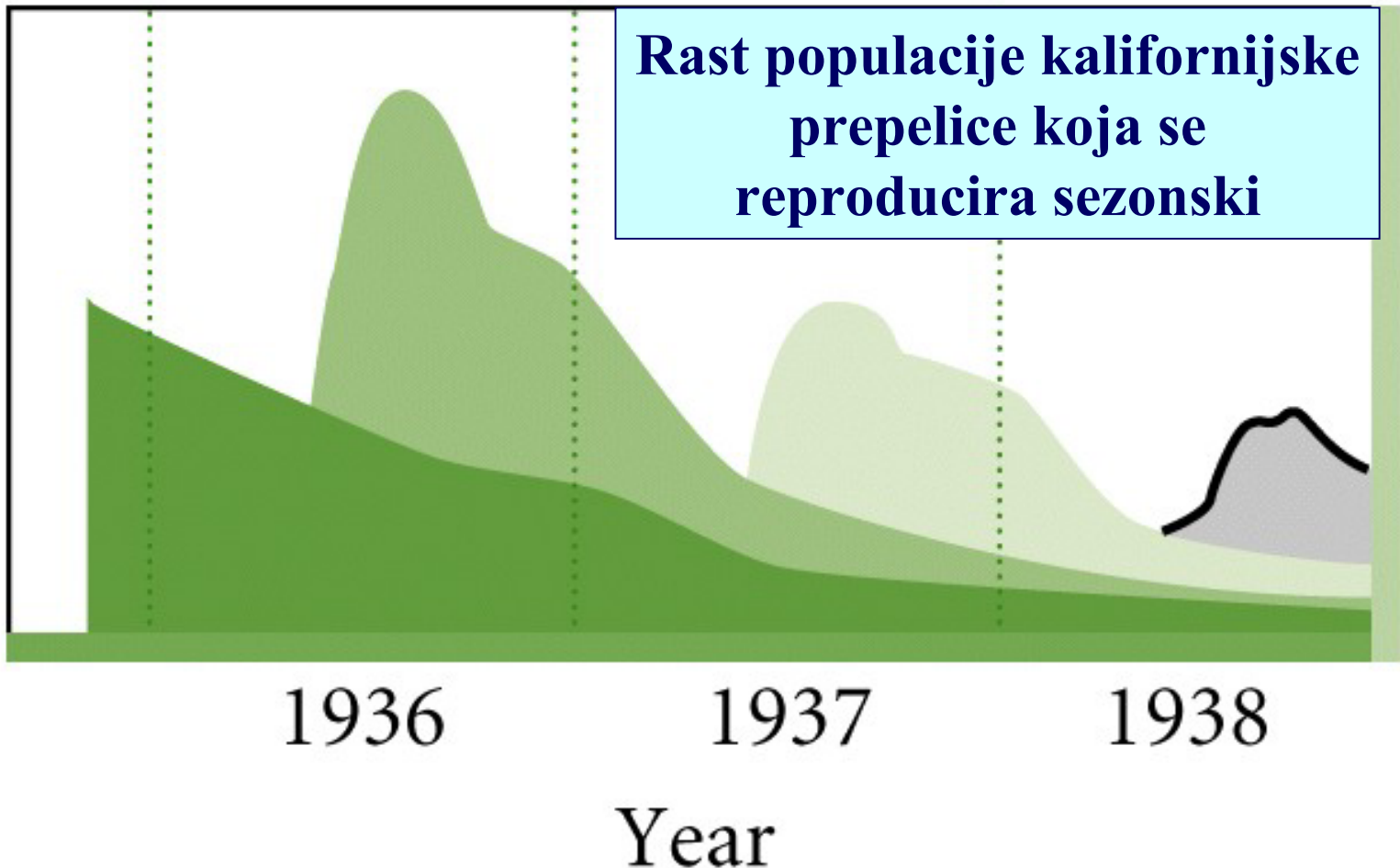
Time

$t+1$

Later
time

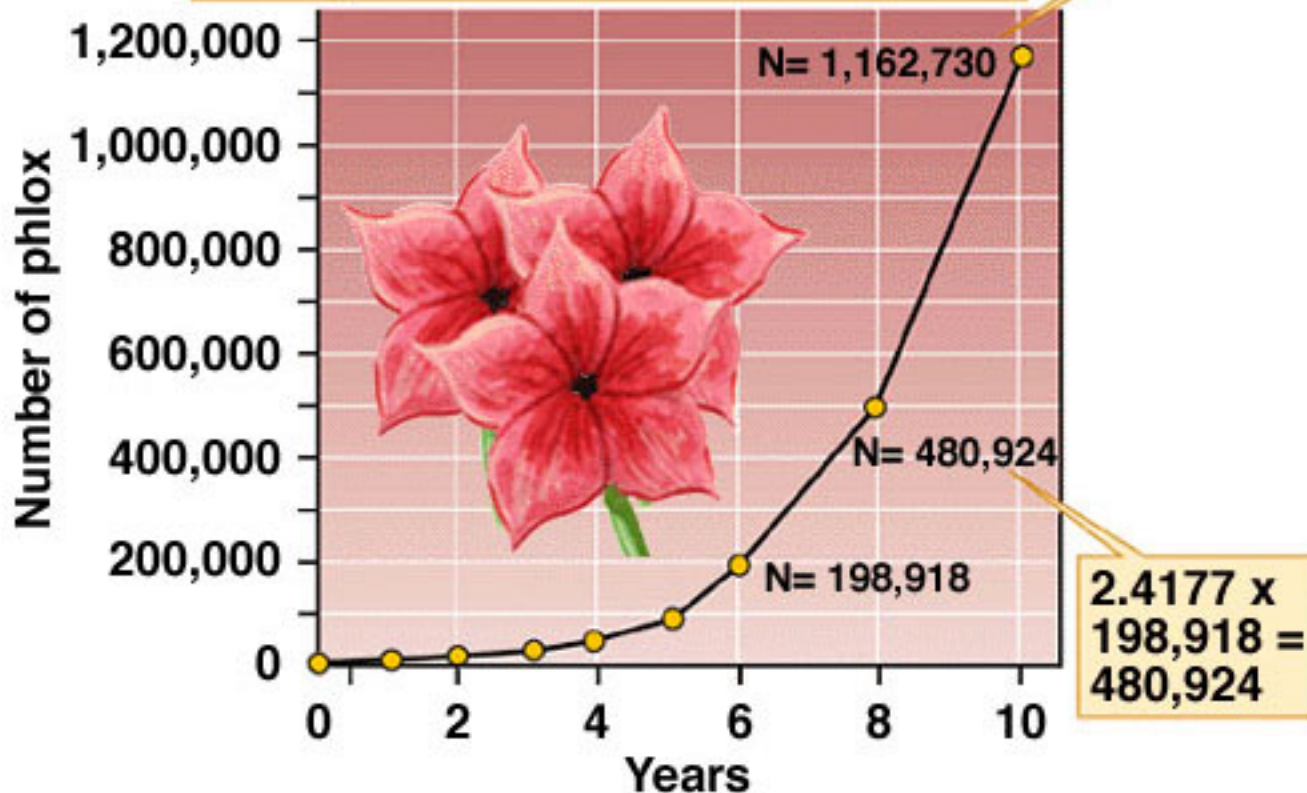


Rast se događa naglo, nakon sezone parenja, dok se mortalitet događa postepeno u razdoblju između dvije sezone parenja



Geometric Growth of Phlox

Growing geometrically, the number of phlox at any point in time can be determined using $N_t = N_0 \lambda^t$ or by multiplying the previous population size by $\lambda = 2.4177$.



Vremenski kontinuirani eksponencijalni rast

Ova forma jednadžbe eksponencijalnog rasta daje stopu promjene veličine populacije kao funkcije veličine populacije i stope eksponencijalnog rasta

dN/dt – brzina promjene
veličine populacije

dN – promjena veličine
populacije

dt – promjena vremena

$$dN/dt = rN$$

Broj jedinki
u populaciji

Individualna (*per capita*) eksponencijalna stopa rasta

Unutrašnja stopa rasta (engl. Intrinsic growth rate)

Urođeni kapacitet rasta (engl. Innate capacity of increase)

Trenutačna stopa rasta (engl. Instantaneous growth rate)

$$\frac{dN}{dt} = r N$$

Promjena veličine
populacije između
sadašnjeg i “neko vremena
u budućnosti”

=

Doprinos svake
jedinke veličini
populacije u nekom
vremenu u budućnosti

x

Broj
jedinke u
populaciji

Prema definiciji eksponencijalnog rasta reprodukcija se odvija kontinuirano, pa je prema tome “neko vrijeme u budućnosti” zapravo vrlo skoro, a promjena u veličini populacije je trenutačna stopa rasta populacije

Ova jednadžba izražava dva principa:

1. Stopa promjene veličine populacije (dN/dt) direktno je proporcionalna veličini populacije
2. Eksponencijalna stopa rasta (r) izražava porast (ili smanjenje) populacije na individualnoj osnovi

Individualni doprinos rastu populacije predstavlja razliku između stope fekunditeta (“rađanja”) (**b**) i stope mortaliteta (ili preciznije kazano, vjerojatnosti ugibanja po jedinki) (**d**) izraženih po jedinki (*per capita*)

bN
↓
**Stopa
rađanja
u
populaciji**

$$dN/dt = bN - dN$$

$$dN/dt = (b - d) N$$

↓

$$r = b - d$$

dN
↓
**Stopa
umiranja
u
populaciji**

Vremenski kontinuirani eksponencijalni rast

Ova forma jednadžbe eksponencijalnog rasta omogućava izračunavanje veličine populacije

Broj jedinki u populaciji u vremenu t (nakon t vremenskih jedinica)

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Broj vremenskih intervala

Početna veličina populacije

Baza prirodnog logaritma

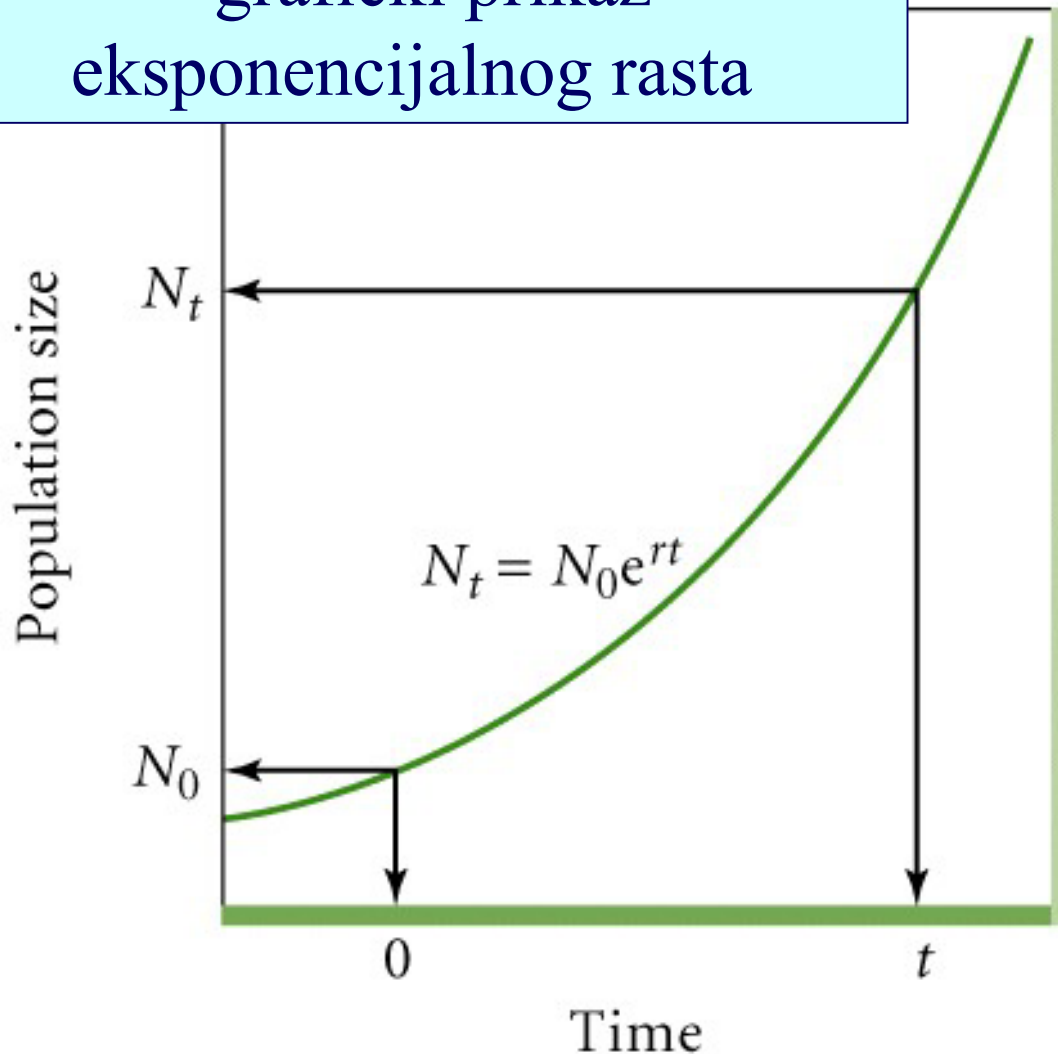
Individualna eksponencijalna stopa rasta

$r > 0$ populacija raste eksponencijalno
 $r < 0$ populacija se smanjuje i približava nuli
 $r = 0$ populacija je konstantna

Vrijeme udvostručavanja:

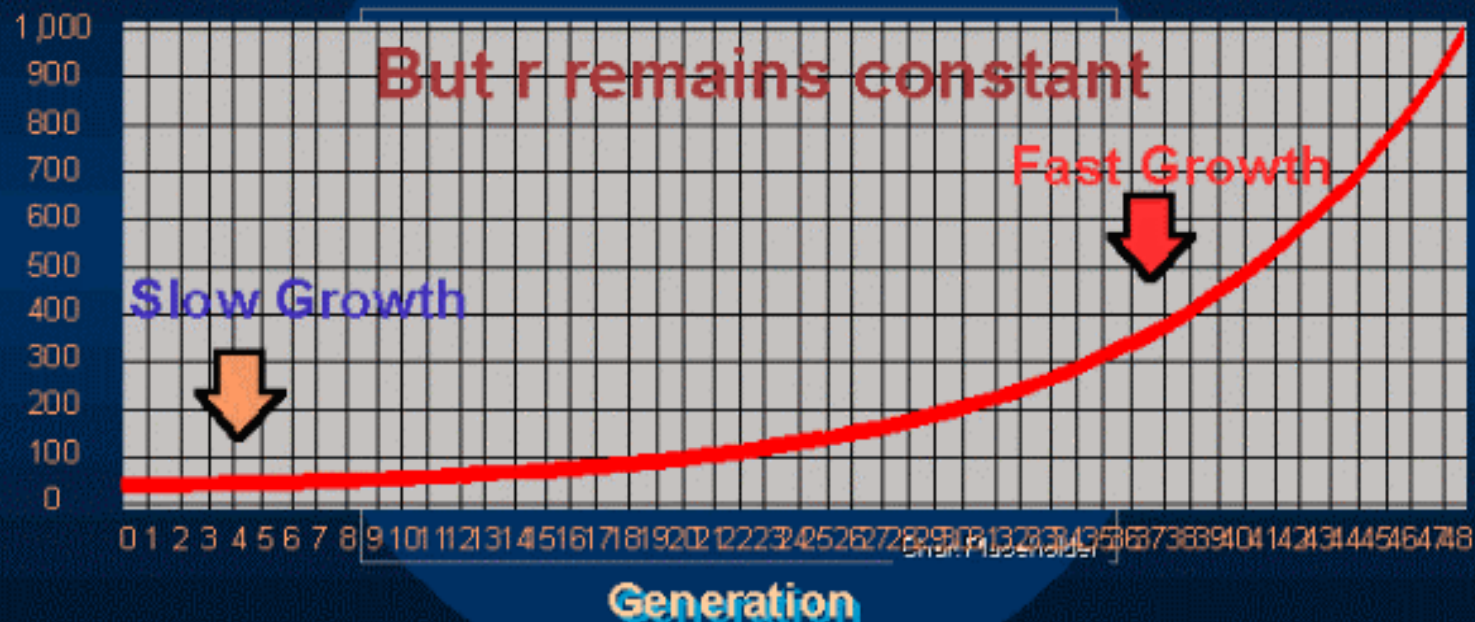
$$D = \ln(2)/r$$

Krivulja eksponencijalnog rasta
- grafički prikaz
eksponencijalnog rasta

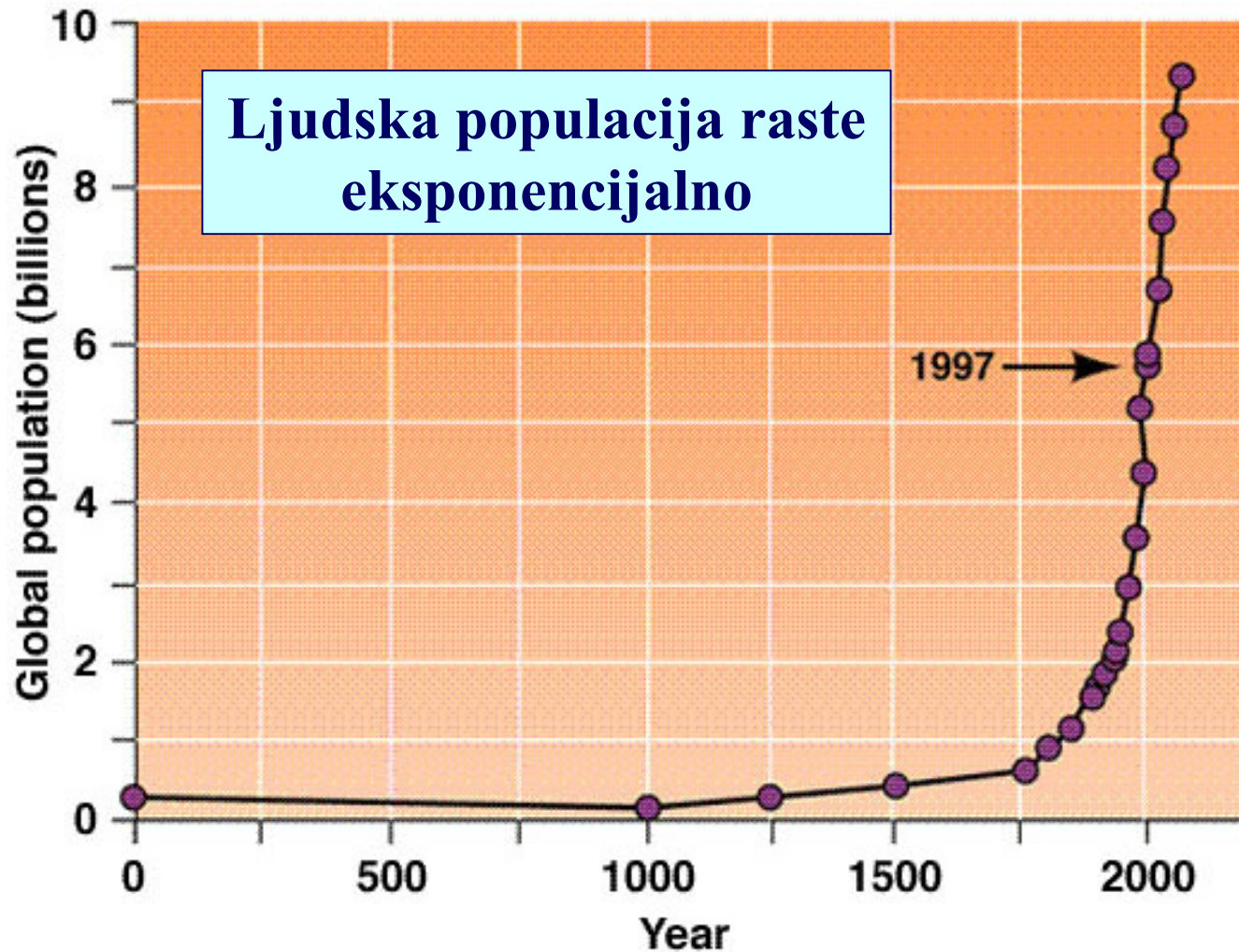


Krivulja
eksponencijalnog rasta
za populaciju koja raste
stopom r od vremena 0
do vremena t . Tijekom
tog razdoblja broj
jedinki u populaciji
narastao je sa N_0 na N_t

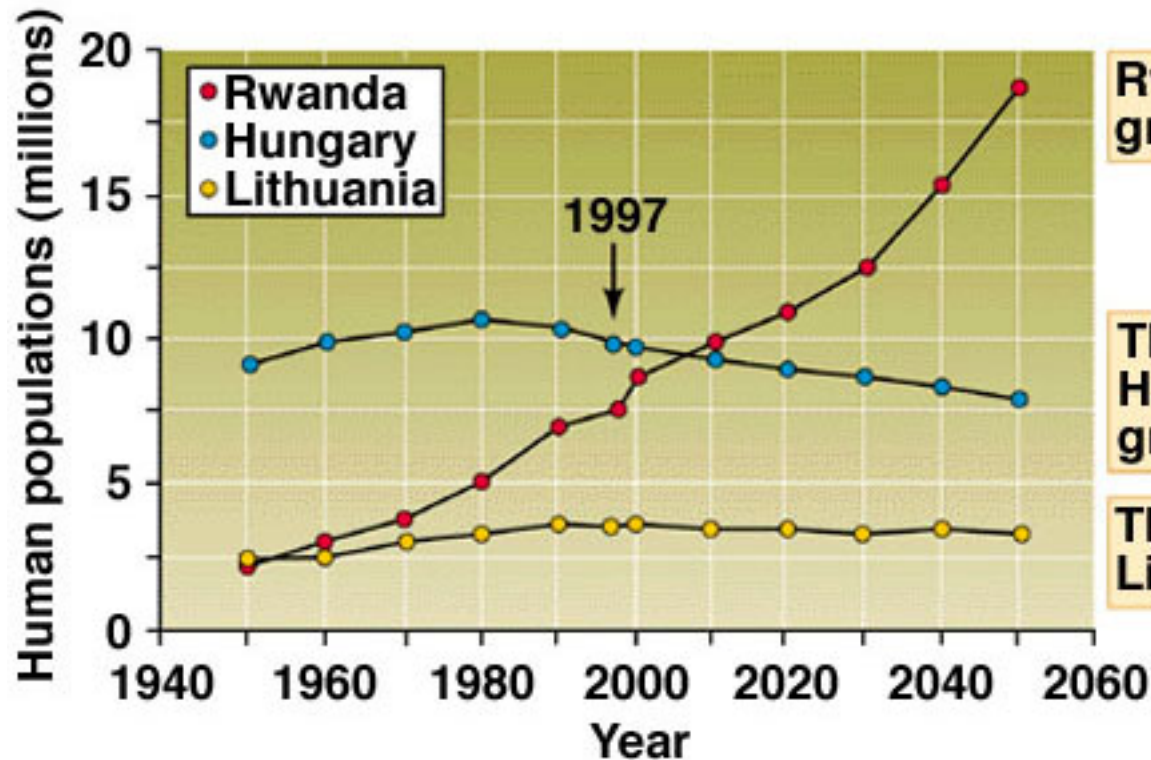
Exponential Growth



Global Human Population



Human Population

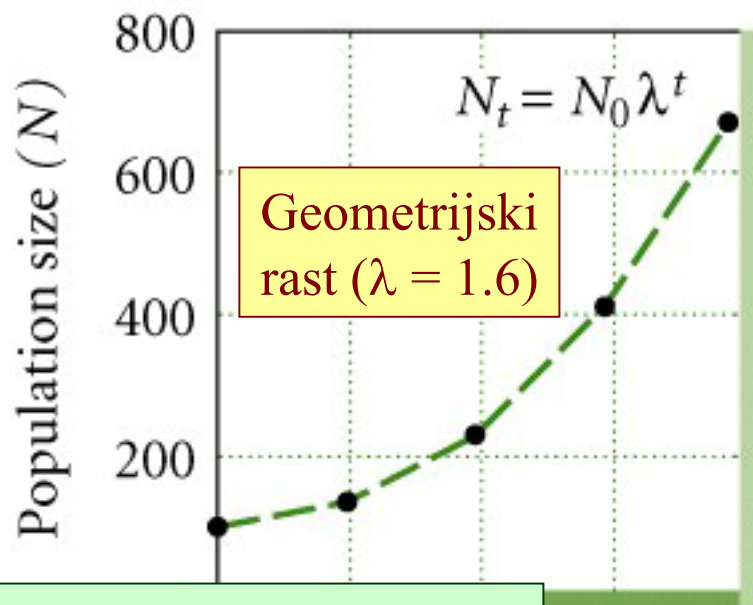


Rwanda's population grows rapidly.

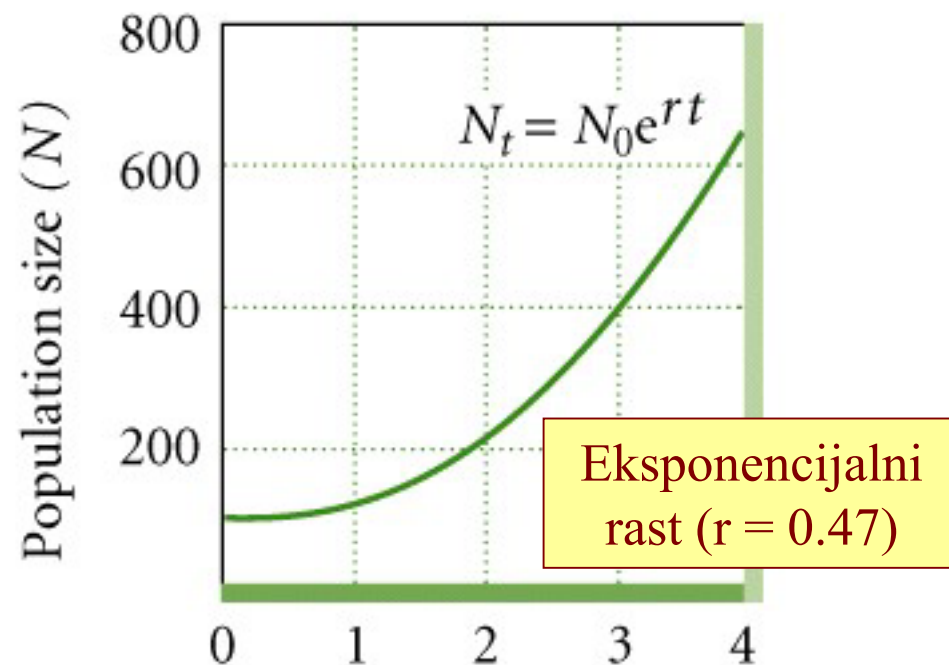
The population of Hungary is decreasing gradually.

The population of Lithuania is nearly stable.

Odnos između vremenski odjeljenog (geometrijskog) i vremenski kontinuiranog eksponencijalnog rasta

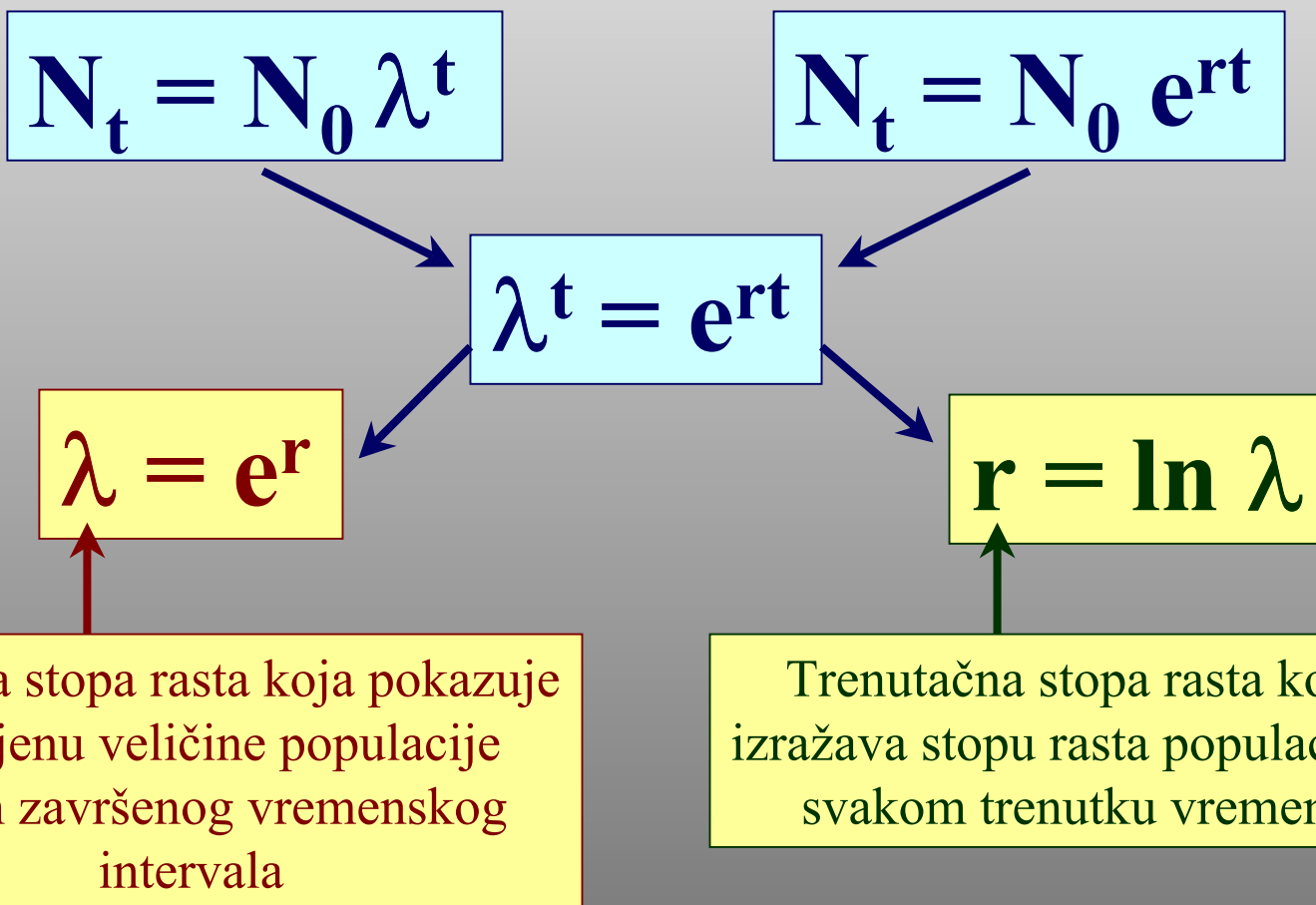


Ukoliko se na os y nanese logaritam ($\ln$) veličine populacije dobit će se pravac čiji nagib odgovara trenutačnoj stopi rasta (r)



Zbog izravne matematičke veze koja postoji između stopa rasta λ i r , krivulje koje opisuju ova dva modela rasta praktički su identične (prijanjaju jedna na drugu)

Oba modela rasta, geometrijski i eksponencijalni, vode k istim biološkim i matematičkim zaključcima i sličnim prognozama rasta populacija



Usporedba između λ i r

	Vremenski odjeljeni eksponencijalni rast (geometrijski)	Vremenski kontinuirani eksponencijalni rast
Populacija raste	$\lambda > 1$	$r > 0$
Populacija opada	$\lambda < 1$	$r < 0$
Populacija konstantna	$\lambda = 1$	$r = 0$



**Konačna
stopa rasta**

$$\lambda = e^r$$



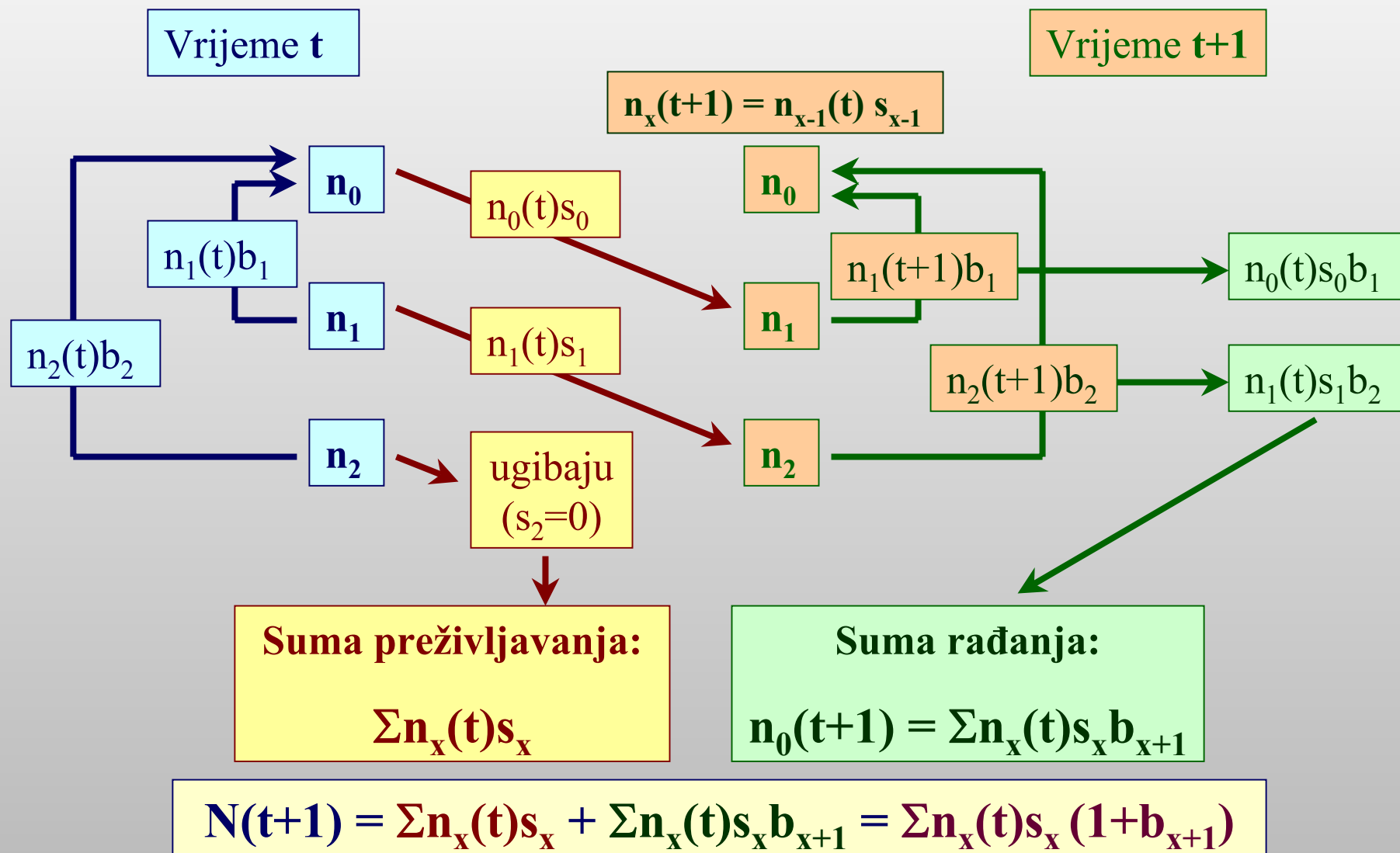
**Trenutačna
stopa rasta**

$$r = \ln \lambda$$

Eksponencijalni rast dobno strukturirane populacije

- Prikazani modeli eksponencijalnog rasta nisu uzimali u obzir dobnu strukturu populacija
- Međutim, krivulje preživljavanja jasno pokazuju da se stope mortaliteta bitno razlikuju kod različitih dobnih kategorija jedinki u populaciji, a slično vrijedi i za stope fekunditeta
- Pitanje je da li prognoze koje proizlaze iz eksponencijalnog modela rasta vrijede i u nešto složenijim uvjetima kada je u model uključena i dobna struktura populacije
- Kod ovog ćemo modela i dalje kao pretpostavku uzeti da su individualne (*per capita*) stope fekunditeta (“rađanja”) i mortaliteta neovisne o gustoći populacije, a pretpostavit ćemo da je starost jedinki jedini faktor koji utječe na ove stope

Rast populacije koja se sastoji od jedinki koje se reproduciraju jedanput godišnje, a nakon dvije godine ugibaju



Primjer rasta populacije koja se sastoji od 100 jedinki raspoređenih u 4 dobne kategorije

Dob (x)	Broj jedinki u vremenu t	Stopa preživljavanja	Stopa rađanja
0	$n_0 = 20$	$s_0 = 0.5$	$b_0 = 0$
1	$n_1 = 10$	$s_1 = 0.8$	$b_1 = 1$
2	$n_2 = 40$	$s_2 = 0.5$	$b_2 = 3$
3	$n_3 = 30$	$s_3 = 0.0$	$b_3 = 2$

$$\text{SUMA RAĐANJA} = \sum n_x(t) s_x b_{x+1}$$

$$n_0(t) s_0 b_1 = 20 \times 0.5 \times 1 = 10$$

$$n_1(t) s_1 b_2 = 10 \times 0.8 \times 3 = 24$$

$$n_2(t) s_2 b_3 = 40 \times 0.5 \times 2 = 40$$

$$\Sigma = 74$$

$$\text{SUMA PREŽIVLJAVANJA} = \sum n_x(t) s_x b_{x+1}$$

$$n_x(t+1) = n_{x-1}(t) s_{x-1}$$

$$n_1(t+1) = n_0(t) s_0 = 20 \times 0.5 = 10$$

$$n_2(t+1) = n_1(t) s_1 = 10 \times 0.8 = 8$$

$$n_3(t+1) = n_2(t) s_2 = 40 \times 0.5 = 20$$

$$\Sigma = 38$$

	t	t+1
n_0	20	74
n_1	10	10
n_2	40	8
N_3	30	20
N	100	112
λ		1.12

$$N(t+1) = \text{Suma rađanja} + \text{Suma preživljavanja} = 74 + 38 = 112$$

Populacijska stopa rasta osim o stopama fekunditeta (rađanja) i preživljavanja ovisi i o dobnoj strukturi populacije

Stopa preživljavanja	Stopa rađanja	N(t) POPULACIJA A	N(t) POPULACIJA B
$s_0 = 0.5$	$b_0 = 0$	$n_0 = 20$	$n_0 = 30$
$s_1 = 0.8$	$b_1 = 1$	$n_1 = 10$	$n_1 = 40$
$s_2 = 0.5$	$b_2 = 3$	$n_2 = 40$	$n_2 = 10$
$s_3 = 0.0$	$b_3 = 2$	$n_3 = 30$	$n_3 = 20$

Stope rasta populacija A i B koje imaju jednake dobno-specifične stope fekunditeta i preživljavanja, ali se razlikuju po dobnoj strukturi

	t	t+1
n_0	20	74
n_1	10	10
n_2	40	8
n_3	30	20
N	100	112
λ		1.12

	t	t+1
n_0	30	121
n_1	40	15
n_2	10	32
n_3	20	5
N	100	173
λ		1.73

M. Šolić: Osnove ekologije

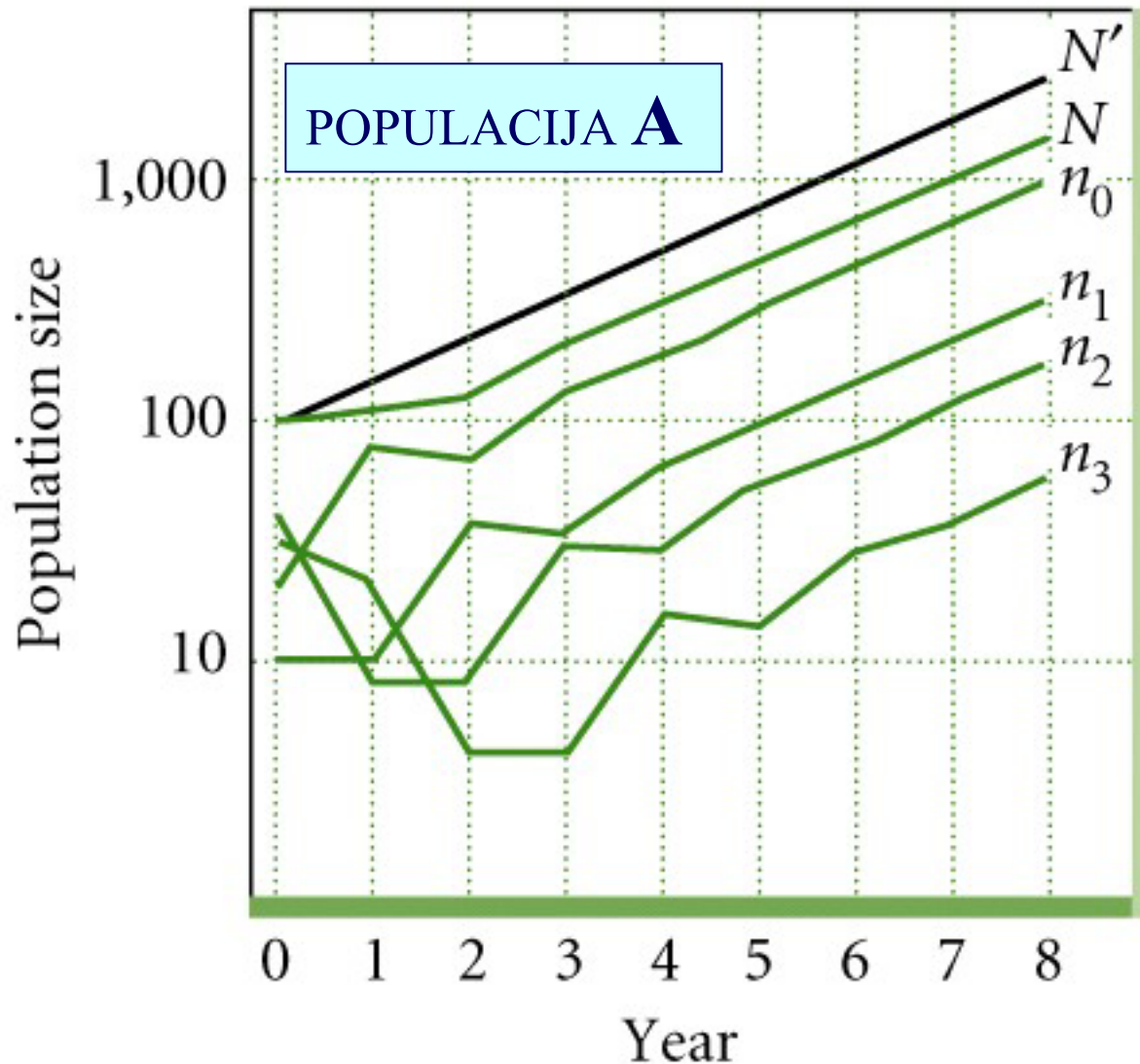
Ukoliko dobno specifične stope fekunditeta i preživljavanja ostaju konstantne nakon određenog vremena populacija će dostići konstantnu stopu rasta i stabilnu dobnu strukturu (stabilnu raspodjelu dobnih kategorija)

	t ₀	t ₁	t ₂	t ₃	t ₄	t ₅	t ₆	t ₇	t ₈
n ₀	20 (0.2)	74	69	132	175	274	399	599	889 (0.634)
n ₁	10 (0.1)	10	37	34	61	87	137	199	299 (0.213)
n ₂	40 (0.4)	8	8	30	28	53	70	110	160 (0.114)
n ₃	30 (0.3)	20	4	4	15	14	26	35	55 (0.039)
N	100	112	118	200	279	428	632	943	1403
λ	1.12 1.05 1.69 1.40 1.53 1.48 1.49 1.49								

POPULACIJA
A

	t ₀	t ₁	t ₂	t ₃	t ₄	t ₅	t ₆	t ₇	t ₈
n ₀	30 (0.3)	121	129	224	318	481	712	1063	1581 (0.634)
n ₁	40 (0.4)	15	61	65	112	159	241	356	532 (0.213)
n ₂	10 (0.1)	32	12	49	52	90	127	193	285 (0.114)
n ₃	20 (0.2)	5	16	6	25	26	45	64	97 (0.039)
N	100	173	218	344	507	756	1125	1676	2495
λ	1.73 1.26 1.58 1.47 1.49 1.49 1.49 1.49								

POPULACIJA
B

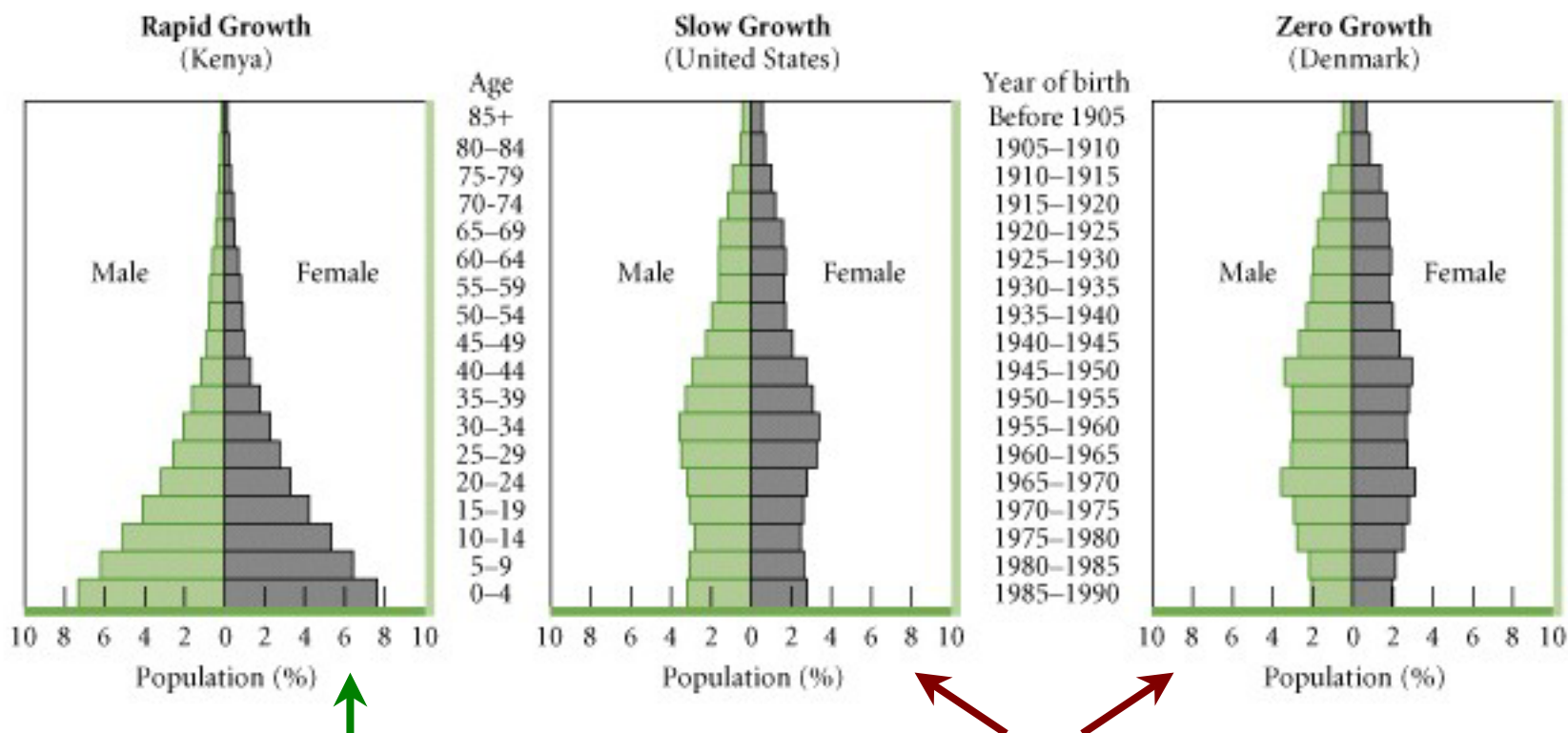


Rast populacije je u početku nepravilan, a nakon što populacija na kraju 4. godine dostigne stabilnu dobnu distribuciju sve dobne kategorije počinju rasti konstantnom stopom

Ako populacija već na početku ima stabilnu dobnu strukturu, njena će stopa rasta biti konstantna od samog početka

	t_0	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	t_6	t_7	t_8
n_0	63	94	138	207	306	453	674	1002	1491 (0.634)
n_1	21	31	47	69	103	153	226	337	501 (0.213)
n_2	12	17	25	38	55	82	122	181	270 (0.114)
n_3	4	6	8	12	19	27	41	61	90 (0.039)
N	100	148	218	326	483	715	1063	1581	2352
λ	1.48	1.47	1.50	1.48	1.48	1.49	1.49	1.49	

Stopa rasta populacije odražava se na njenoj dobnoj strukturi



Populacije koje rastu brzo imaju veliku proporciju mlađih dobni kategorija

Populacije koje rastu sporo imaju veliku proporciju starijih dobni kategorija

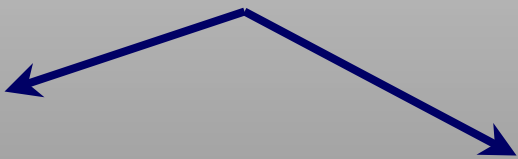
Eksponencijalna stopa rasta populacije sa stabilnom dobnom distribucijom može se izračunati pomoću varijabli iz tablice života

- Svaka tablica života sadrži jednu unutrašnju (*intrinsic*) stopu rasta koja predstavlja eksponencijalnu stopu rasta (kontinuiranu ili skokovitu) populacije sa stabilnom dobnom distribucijom (dakle, pod konstantnim uvjetima okoliša)
- Lotka (1907, 1922) je prvi pokazao kako se unutrašnja stopa rasta može izvesti iz stopa fekunditeta i mortaliteta, a taj se postupak temelji na činjenici da u dobnostabilnoj populaciji svaka dobnakategorija raste stalno s istom eksponencijalnom stopom rasta
- Precizno izračunavanje unutrašnje stope rasta moguće je pomoću **Eulerove jednačbe** koja se još naziva i **karakteristična jednačba populacije**.
- Budući da je ovo izračunavanje matematički složeno, u praksi se češće koristi jedna jednostavnija matematička metoda koja daje približnu vrijednost, ali vrijednost koja je za ekološka izračunavanja u kojima je često usporedba između populacija važnija od precizne karakterizacije jedne populacije, uglavnom zadovoljavajuća

Približno izračunavanje eksponencijalne stope rasta

x	s_x	l_x	b_x	$l_x b_x$	$x l_x b_x$
0	0.5	1.0	0	0	0
1	0.8	0.5	1	0.5	0.5
2	0.5	0.4	3	1.2	2.4
3	0.0	0.2	2	0.4	1.2
				$\Sigma = 2.1$	$\Sigma = 4.1$

Najvažniji sumarni izraz koji se može izvući iz tablice života je **neto stopa reprodukcije (R_0)**, koja predstavlja prosječan broj potomaka koji proizvede jedna jedinka tijekom svog životnog vijeka ili po generaciji


$$\Sigma l_x b_x = R_0$$

Neto stopa reprodukcije je multiplikativni faktor koji pretvara veličinu populacije u jednom vremenu u veličinu populacije jednu generaciju kasnije, odnosno T vremenskih intervala kasnije

$$N_T = N_0 R_0$$

$$N_T = N_0 \lambda^T$$

Kod vrsta kod kojih se generacije ne preklapaju (npr. jednogodišnje biljke) jedinica vremena je jednaka jednoj generaciji, pa je $R_0 = \lambda$

$$\begin{aligned} R_0 &= \lambda^T \\ \ln R_0 &= T \ln \lambda \\ \ln \lambda &= r \\ r &= \ln R_0 / T \end{aligned}$$

Kod vrsta kod kojih se generacije preklapaju ili je reprodukcija kontinuirana, R_0 je broj potomaka koje jedinka proizvede tijekom svog životnog vijeka, dok generacijsko vrijeme tek treba procijeniti

Generacijsko vrijeme je prosječna dužina vremena koje protekne između rođenja jedinke i rođenja njenog potomka ili prosječna starost ženke u trenutku rođenja potomka

Generacijsko vrijeme (T) se može izračunati iz tablice života

x	s _x	l _x	b _x	l _x b _x	xl _x b _x
0	0.5	1.0	0	0	0
1	0.8	0.5	1	0.5	0.5
2	0.5	0.4	3	1.2	2.4
3	0.0	0.2	2	0.4	1.2
				Σ = 2.1	Σ = 4.1

$$T = \Sigma x l_x b_x / \Sigma l_x b_x$$

ili

$$T = \Sigma x l_x b_x / R_0$$

$$r = \ln R_0 / T$$

$$R_0 = \Sigma l_x b_x = 2.1$$

Približna stopa rasta

$$T = \Sigma x l_x b_x / R_0 = 4.1 / 2.1 = 1.95$$

$$r = \ln R_0 / T = \ln (2.1) / 1.95 = 0.742 / 1.95 = \mathbf{0.38}$$

Stvarna stopa rasta:

$$\lambda = 1.49$$

$$r = \ln \lambda = \mathbf{0.40}$$

Neto stopa reprodukcije (R_0) se može izračunati na još jedan način

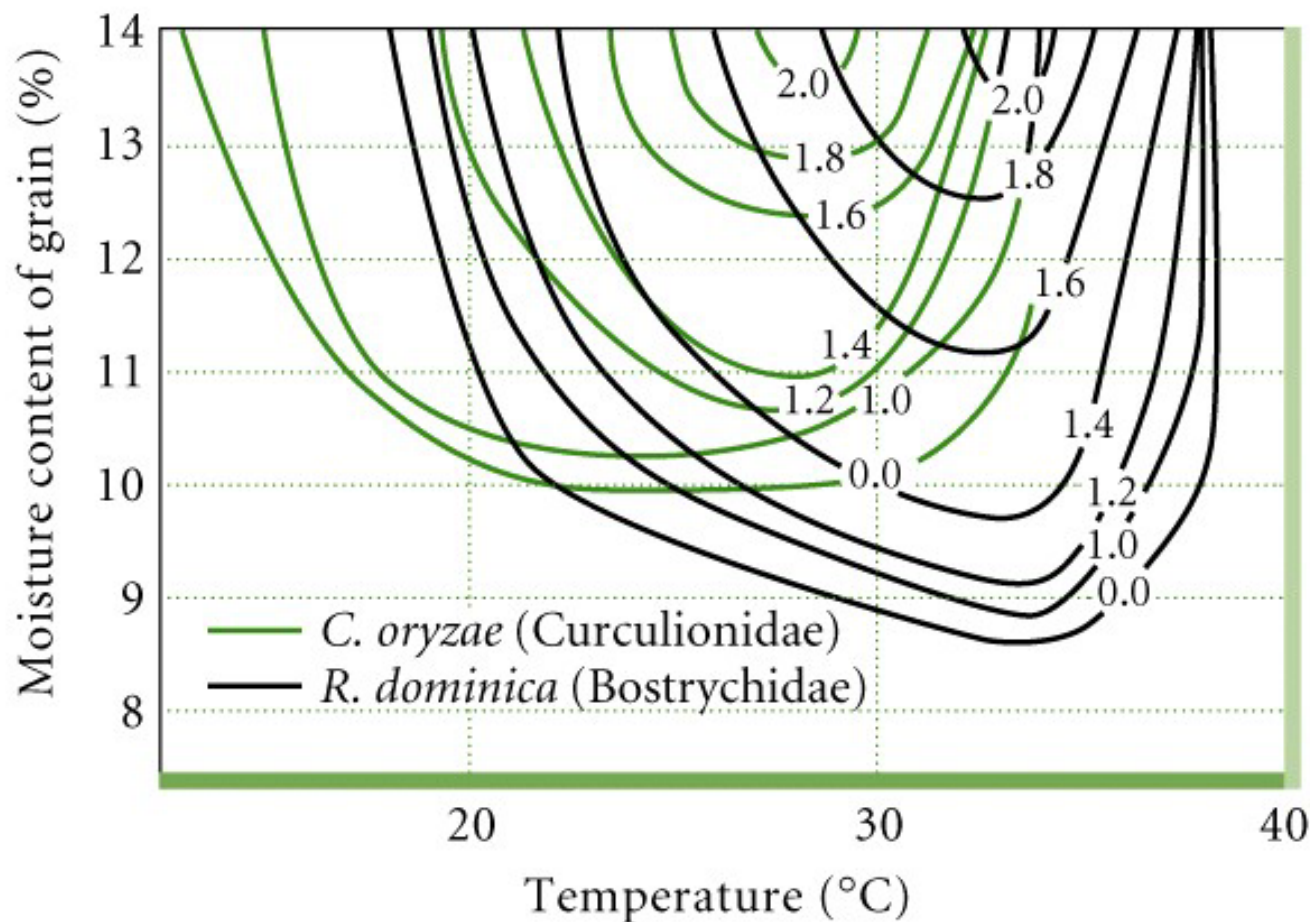
x	n_x	l_x	b_x	$l_x b_x$	$x l_x b_x$	$F_x = n_x b_x$
0	843	1.000	0	0	0	0
1	722	0.857	3.0	2.571	2.571	2166.0
2	527	0.625	6.2	3.875	7.750	3267.4
3	316	0.375	4.3	1.613	4.840	1358.8
4	144	0.171	2.1	0.359	1.436	302.4
5	54	0.064	0.6	0.038	0.190	32.4
6	15	0.018	0.3	0.0054	0.0324	4.5
7	3	0.004	0.1	0.0004	0.0028	0.3
8	0	0.000				
				$\Sigma = 8.462$	$\Sigma = 16.822$	$\Sigma = 7131.8$

$R_0 = \Sigma l_x b_x = 8.462$

$R_0 = \Sigma F_x / n_0 = 7131.8 / 843 = 8.46$

F_x — ukupan broj potomaka tijekom jedne generacije

Stopa rasta populacija ovisi o uvjetima u okolišu



Utjecaj temperature i sadržaja vlage u zrnima pšenice na rast populacija dviju vrsta žitnih kukaca

Klimatski faktori snažno utječu na vrijednosti varijabli iz tablica života

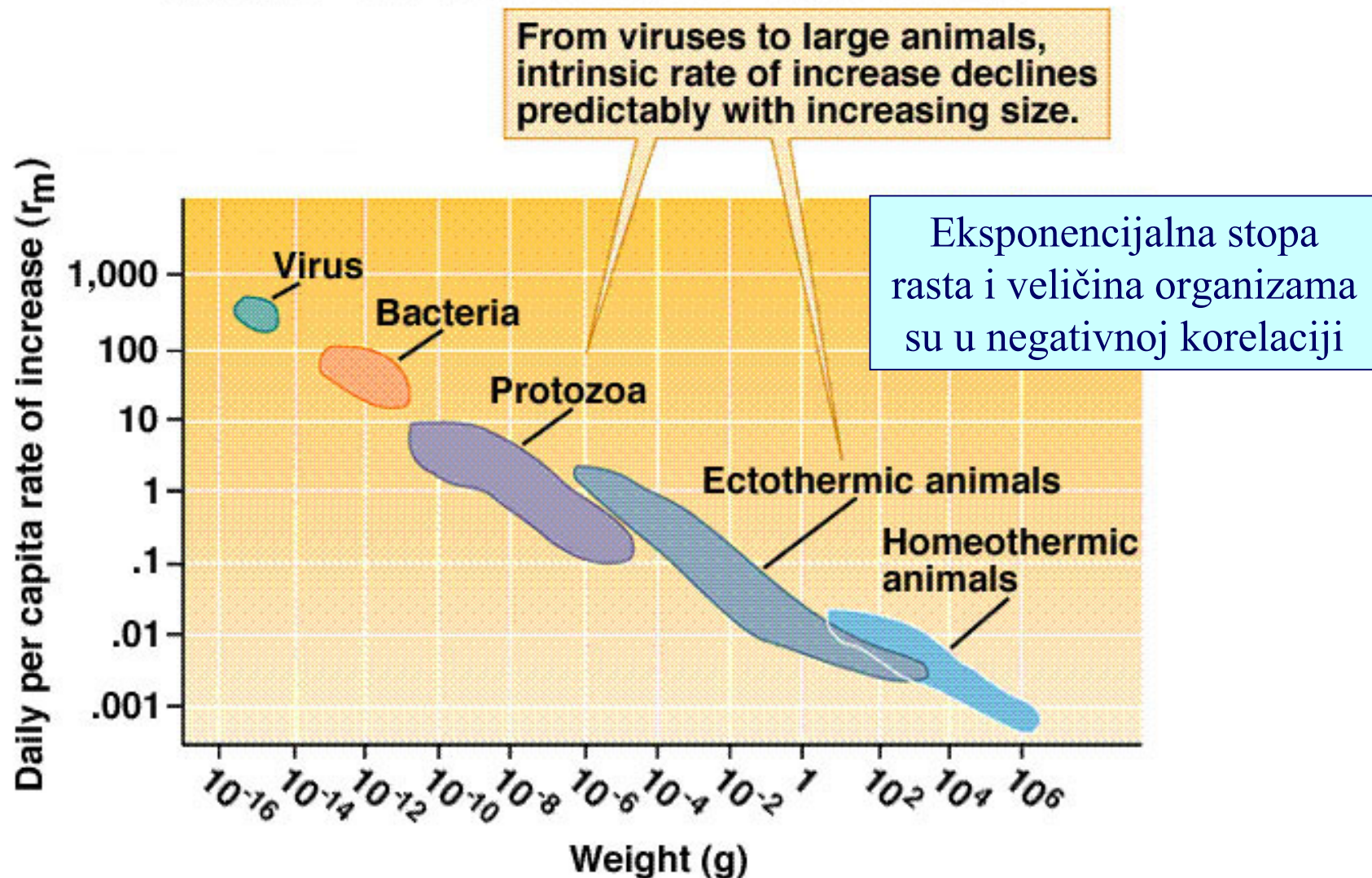
Primjer: Rast evropskog zeca koji je unesen u Australiju u 20. stoljeću

TABLE 15-5 Condensed life tables for European rabbits in arid and Mediterranean climates of Australia

Age (months)	Pivotal age (months)*	Survival (l_x)†	Proportion of female population	Females pregnant at any one time	Litter size (embryos)	b_x	$l_x b_x$	$x l_x b_x$
Mediterranean								
3–6	4.5	0.222	0.177	0.23	4.4	1.8	0.198	0.891
6–12	9.0	0.160	0.359	0.43	5.6	8.7	0.696	6.264
12–18	15.0	0.075	0.303	0.53	5.9	9.4	0.357	5.358
18–24	21.0	0.028	0.107	0.45	5.9	2.8	0.039	0.823
>24	37.5	0.006	0.053	0.55	6.2	1.8	0.005	0.203
Total							1.295	13.539
Arid								
3–6	4.5	0.570	0.140	0.05	3.8	0.2	0.057	0.257
6–12	9.0	0.457	0.265	0.15	4.7	1.8	0.411	3.702
12–18	15.0	0.302	0.217	0.32	4.6	3.1	0.468	7.022
18–24	21.0	0.186	0.192	0.37	4.3	3.1	0.288	6.054
>24	37.5	0.061	0.187	0.34	4.5	2.9	0.089	3.317
Total							1.313	20.352

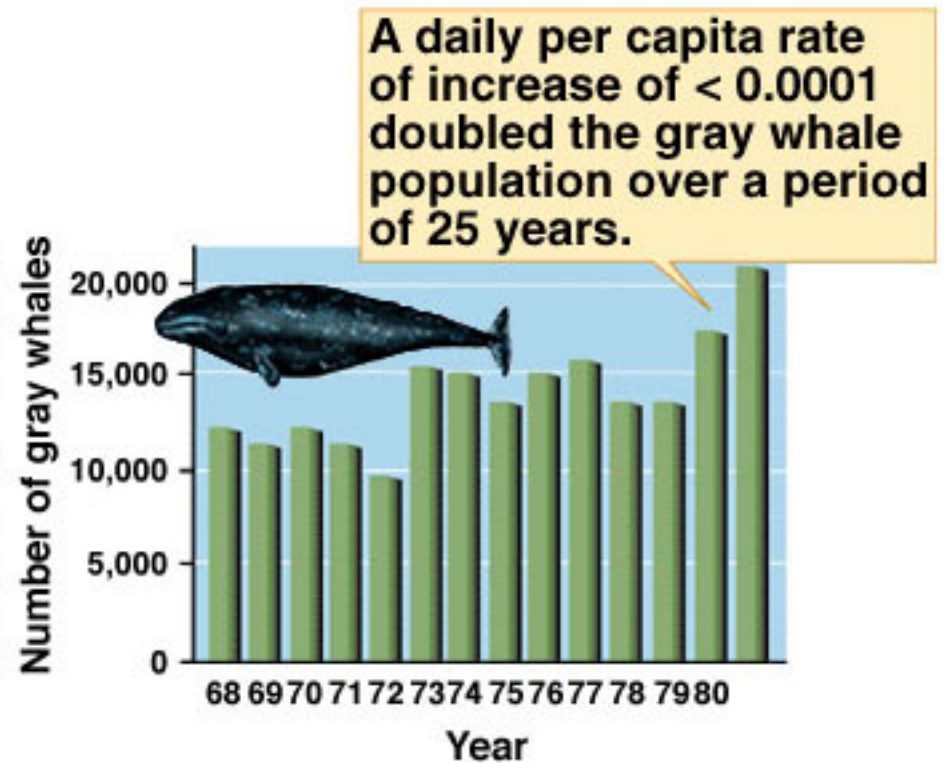
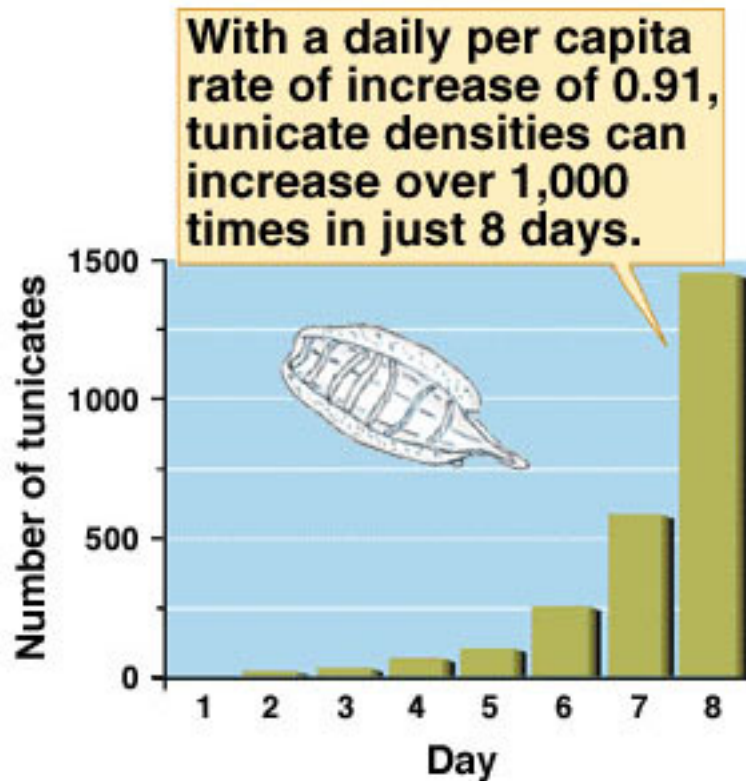
Populacije zečeva u aridnim područjima žive duže ali proizvode manje potomstva, dok populacije u mediteranskim klimatskim područjima žive kraće, ali proizvode više potomstva

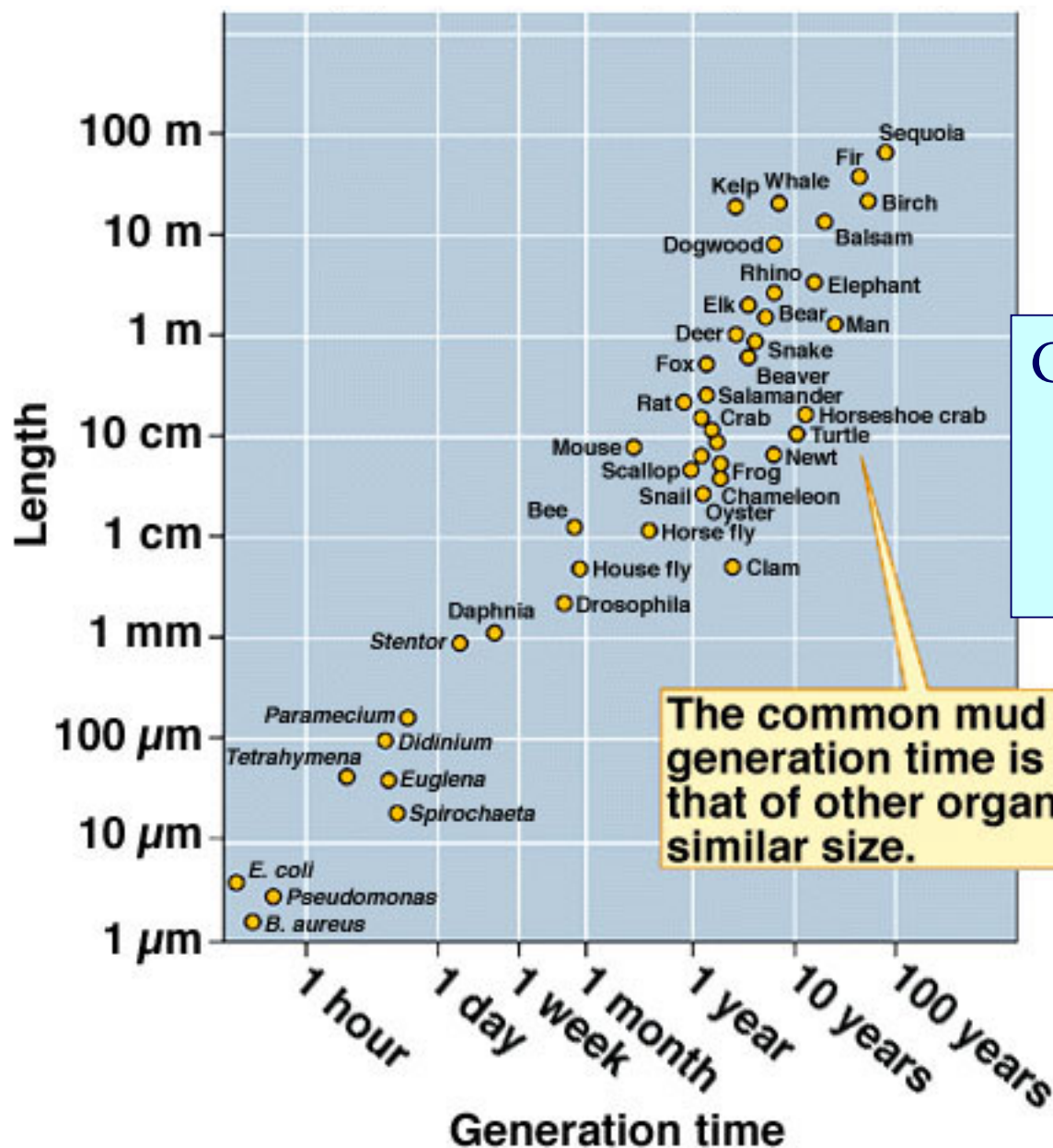
Rate of Increase vs. Size



Eksponencijalna stopa rasta i veličina organizama su u negativnoj korelaciji

Body Size & Number Increase





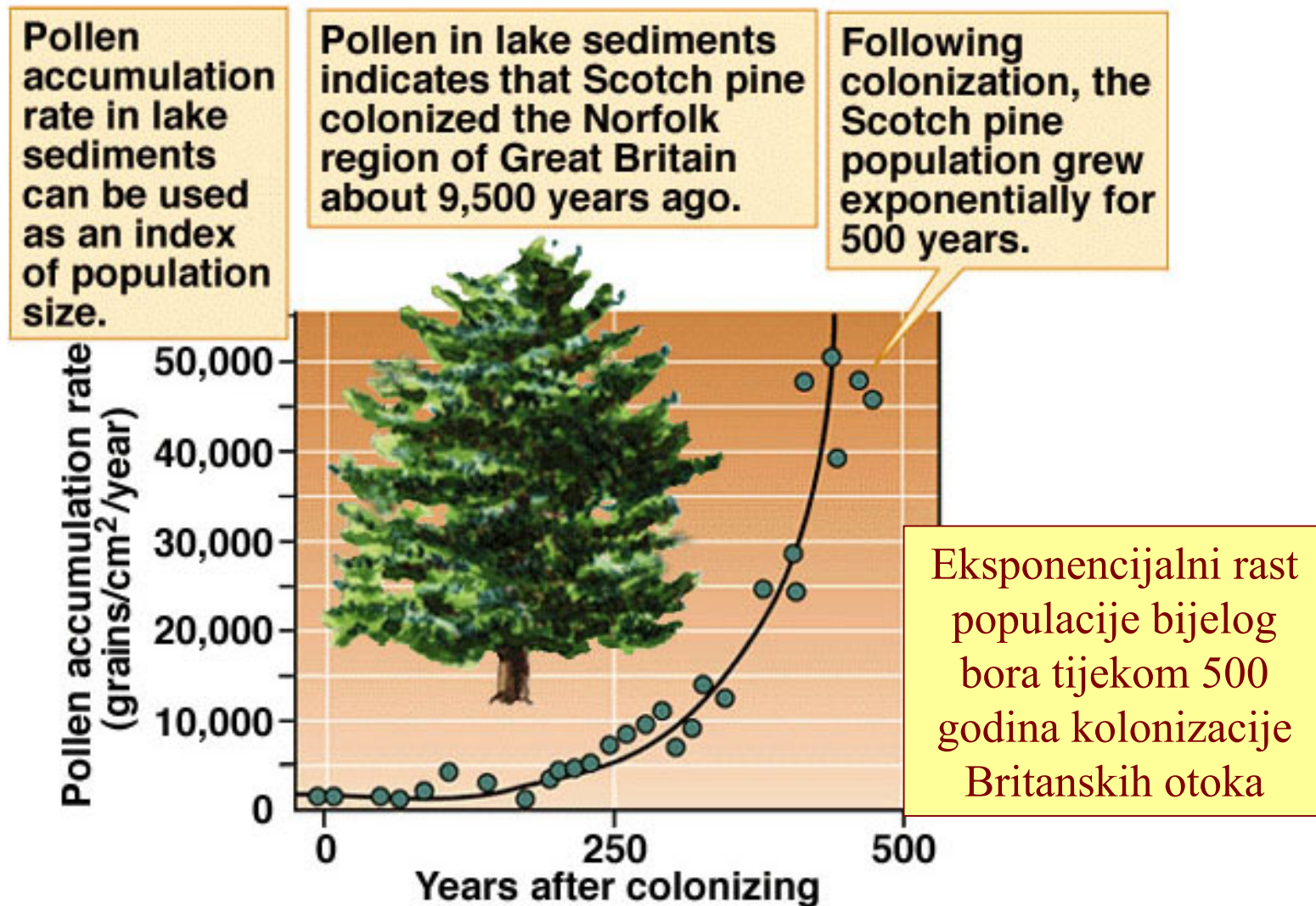
Eksponencijalni rast u prirodnim uvjetima

- Da li prirodne populacije ikada rastu eksponencijalno?
- Odgovor je potvrđan, ali to se događa samo kratkotrajno jer je eksponencijalni rast tako brz da populacije ne mogu dugo vremena rast takvim tempom.
- Što onda možemo zaključiti o eksponencijalnim modelima rasta?
- Prognoze koje ovi modeli daju mogu biti upotrebljive samo kroz vrlo kratko razdoblje. To znači da je temeljna pretpostavka ovih modela, a to je da je stopa populacijskog rasta proporcionalna broju jedinki (pretpostavka o postojanju neovisnosti o gustoći), pogrešna

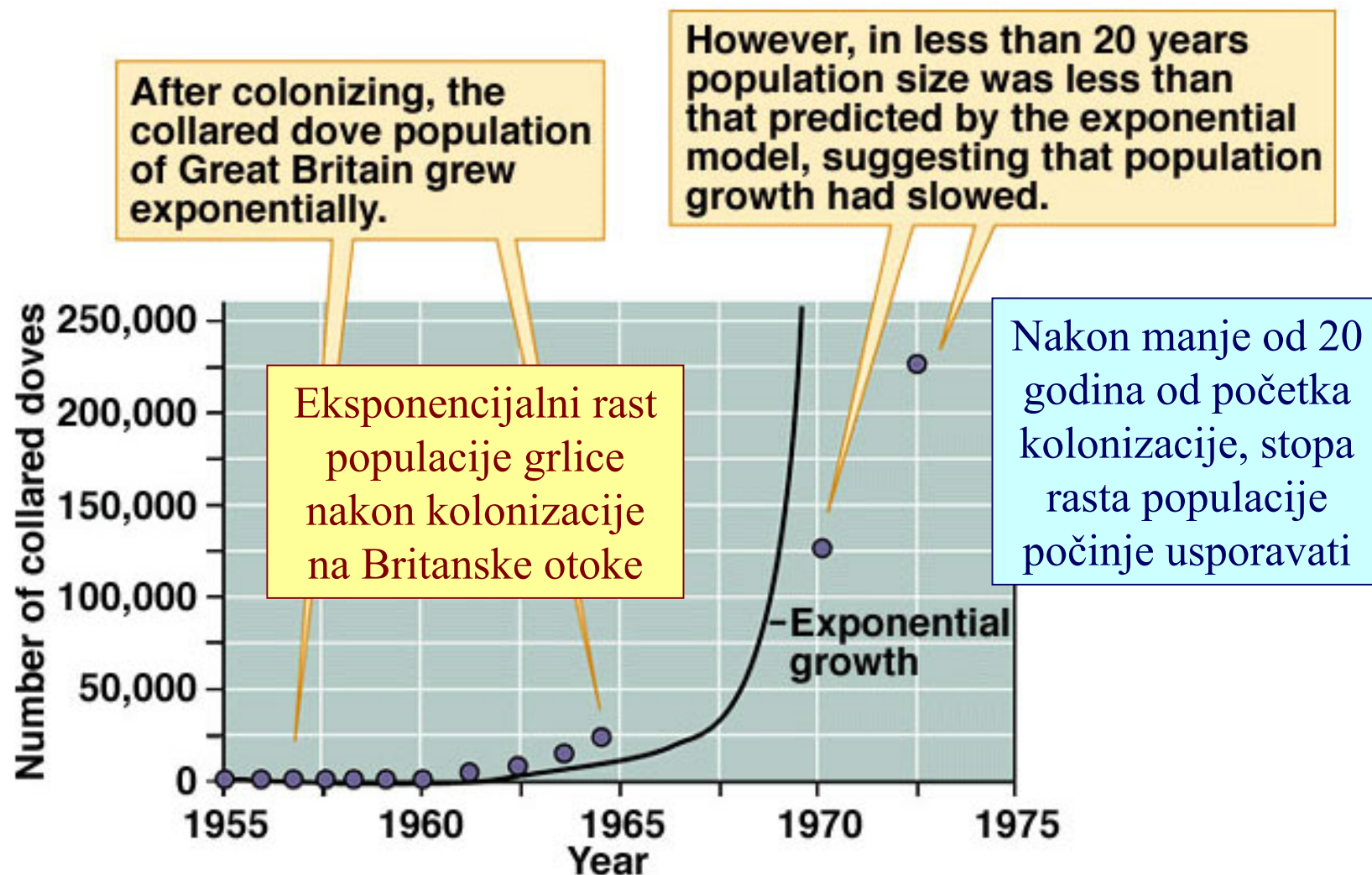
Eksponencijalni rast u prirodnim uvjetima

- **Koje su situacije u prirodi kada se eksponencijalni rast može događati kroz relativno duže razdoblje?**
 - 1. Kada populacije prirodno ili uz pomoć čovjeka koloniziraju novo i za njih povoljno područje
 - 2. Kada su populacije bile snažno ograničavane u rastu usljed ljudskih aktivnosti, a onda te aktivnosti prestanu
 - 3. Kada su populacije prirodno podložne velikim fluktuacijama i nalaze se u onoj fazi kada od niske gustoće rastu prema maksimalno mogućoj gustoći

Tree Exponential Growth



Dove Exponential Growth



Primjena eksponencijalnog rasta

- 1. Mikrobiologija (rast bakterija)
- 2. Konzervacijska biologija (upravljanje ugroženim populacijama)
- 3. Uzgoj organizama (prognoza priroda/prinosa)
- 4. Karantene biljaka i kukaca (rast unešenih vrsta)
- 5. Ribarstvo (prognoza dinamike ribljih populacija)

Ograničeni (regulirani) rast populacija (rast ovisan o gustoći populacije)

- Većina populacija u prirodi ne raste eksponencijalno, ili se taj rast događa vrlo kratkotrajno.
- Rast populacije čija je veličina kroz duže razdoblje konstantna ili aproksimativno konstantna ne može biti zadovoljavajuće objašnjen modelom eksponencijalnog rasta. Dakle, model neovisnosti o gustoći (rast u neograničenom okolišu) ne može objasniti rast većine populacija u prirodi
- Fundamentalno pitanje ekologije populacija je odrediti uzroke i posljedice odstupanja prirodnih populacija od eksponencijalnog rasta, ili jednostavnije kazano, odgovoriti na pitanje što regulira populacije u prirodi

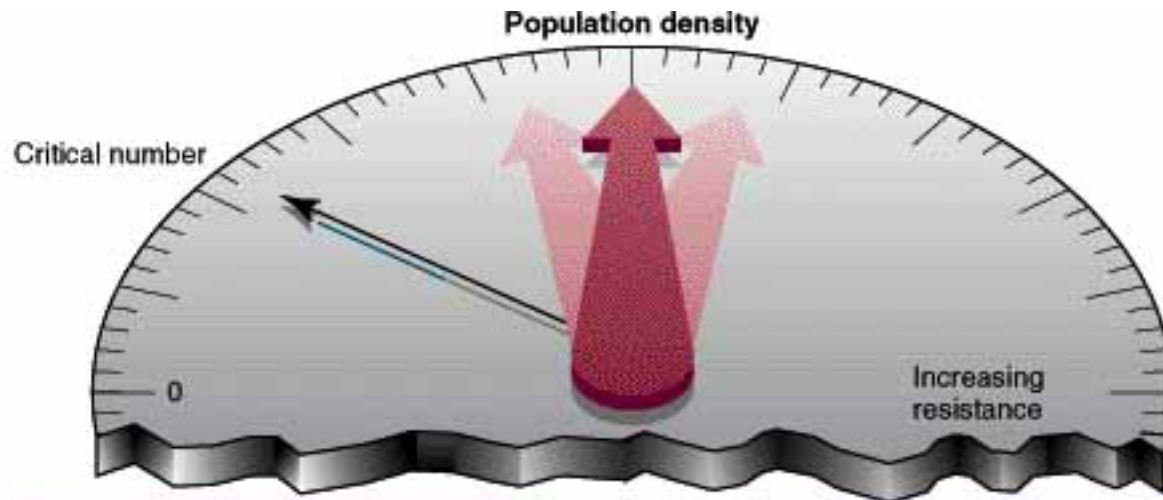
Kada bi populacije u prirodi rasle eksponencijalno, čak bi i populacije vrsta koje se razmnožavaju vrlo sporo dostigle enormno velike abundancije i u relativno kratkom vremenu prekrile Zemlju



Darwin je u svom “Porijeklu vrsta” utvrdio da bi od jednog para slonova u vremenu od 750 godina nastalo oko 19 milijuna slonova

Rast populacija u prirodi je ograničen

- Malthus (1798) je shvatio da, budući nijedna vrsta ne uspijeva narasti toliko da prekrije cijelu Zemlju, ta činjenica podrazumijeva jaku i konstantnu kontrolu veličine populacija
- Dakle, već je vrlo rano prepoznato da veličina prirodnih populacija mora nečim biti regulirana (ograničena). Pri tome su uočena tri fundamentalna principa:
 - 1. Postoji jaka tendencija populacija za rastom
 - 2. Postoji tendencija da rast bude zaustavljen određenim ograničavajućim faktorima koji djeluju na stope fekunditeta i mortaliteta
 - 3. Na populacijske procese snažno djeluje veličina populacije (postoji efekt gustoće)



Biotic Potential

- Reproductive rate
- Ability to migrate (animals) or disperse (seeds)
- Ability to invade new habitats
- Defense mechanisms
- Ability to cope with adverse conditions

Environmental Resistance

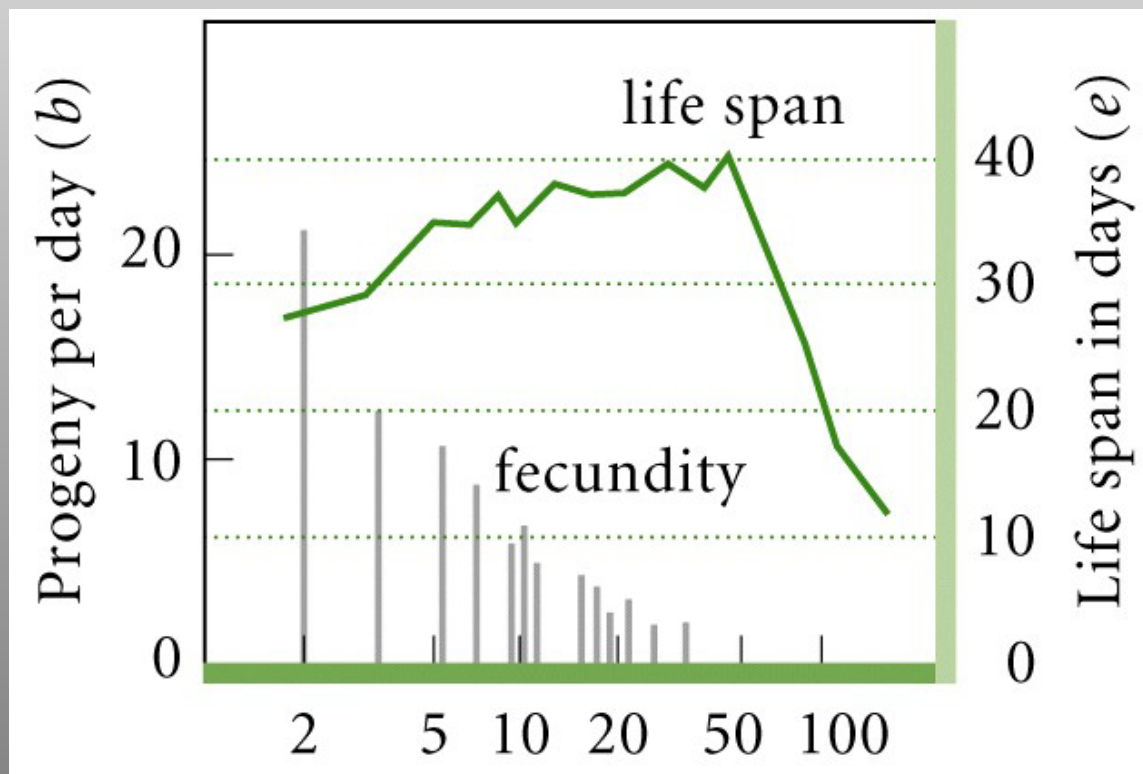
- Lack of food or nutrients
- Lack of water
- Lack of suitable habitat
- Adverse weather conditions
- Predators
- Disease
- Parasites
- Competitors

Gustoća populacija u prirodi rezultat je ravnoteže između biotičkog potencijala jedinki koji je u pravilu golem i otpora okoliša koji se manifestira kroz nedostatak hrane i prostora, te utjecaj kompetitora, predatora, parazita i bolesti

Što regulira rast populacija? Postoje brojne hipoteze:

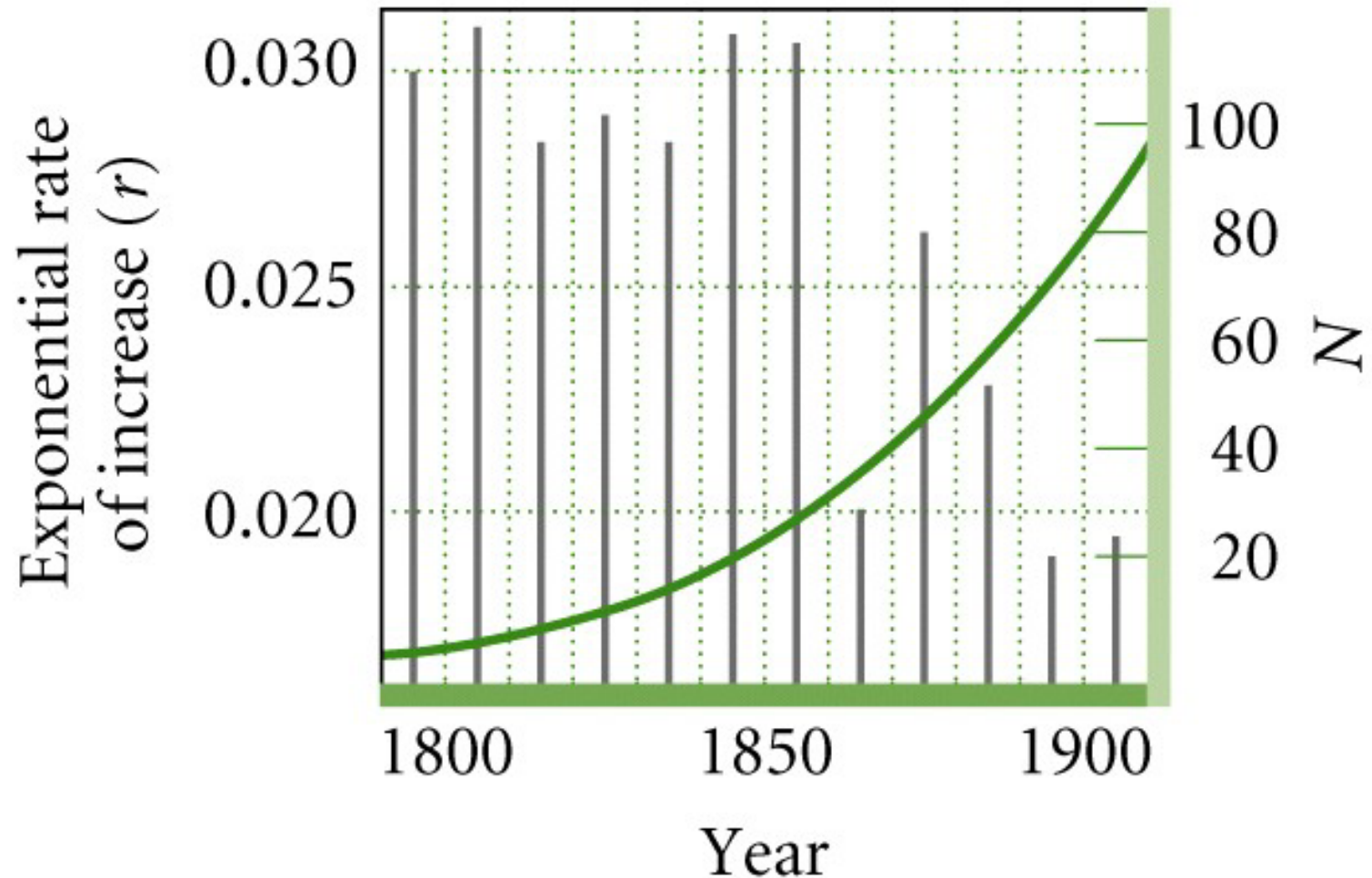
- 1. Populacije su ograničene faktorima neovisnim o gustoći (npr. klimatski faktori)
- 2. Populacije su ograničene količinom raspoložive hrane
- 3. Populacije reguliraju same sebe kroz mehanizme kao što su teritorijalnost ili kanibalizam
- 4. Populacije su regulirane kroz kompeticiju
- 5. Populacije su regulirane predatorima
- 6. Populacije su regulirane parazitima i bolestima

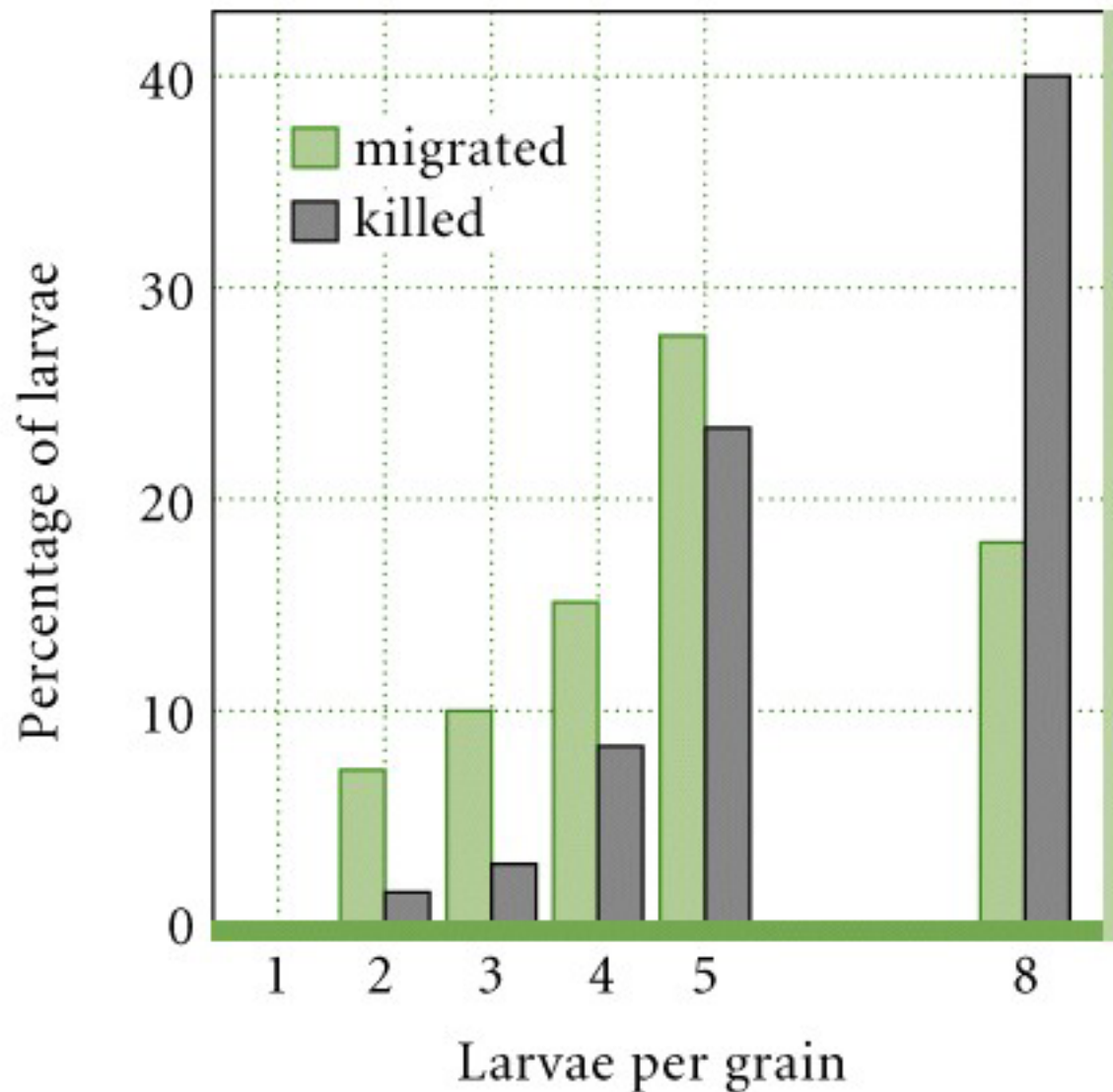
Logistički model rasta temelji se na ideji da je stopa rasta populacija ovisna o njihovoj gustoći



Eksperimenti koje je proveo Pearl (1927) na vinskoj mušici bili su prvi eksperimentalni radovi koji su pokazali kako gustoća populacije djeluje na stope fakunditeta i mortaliteta

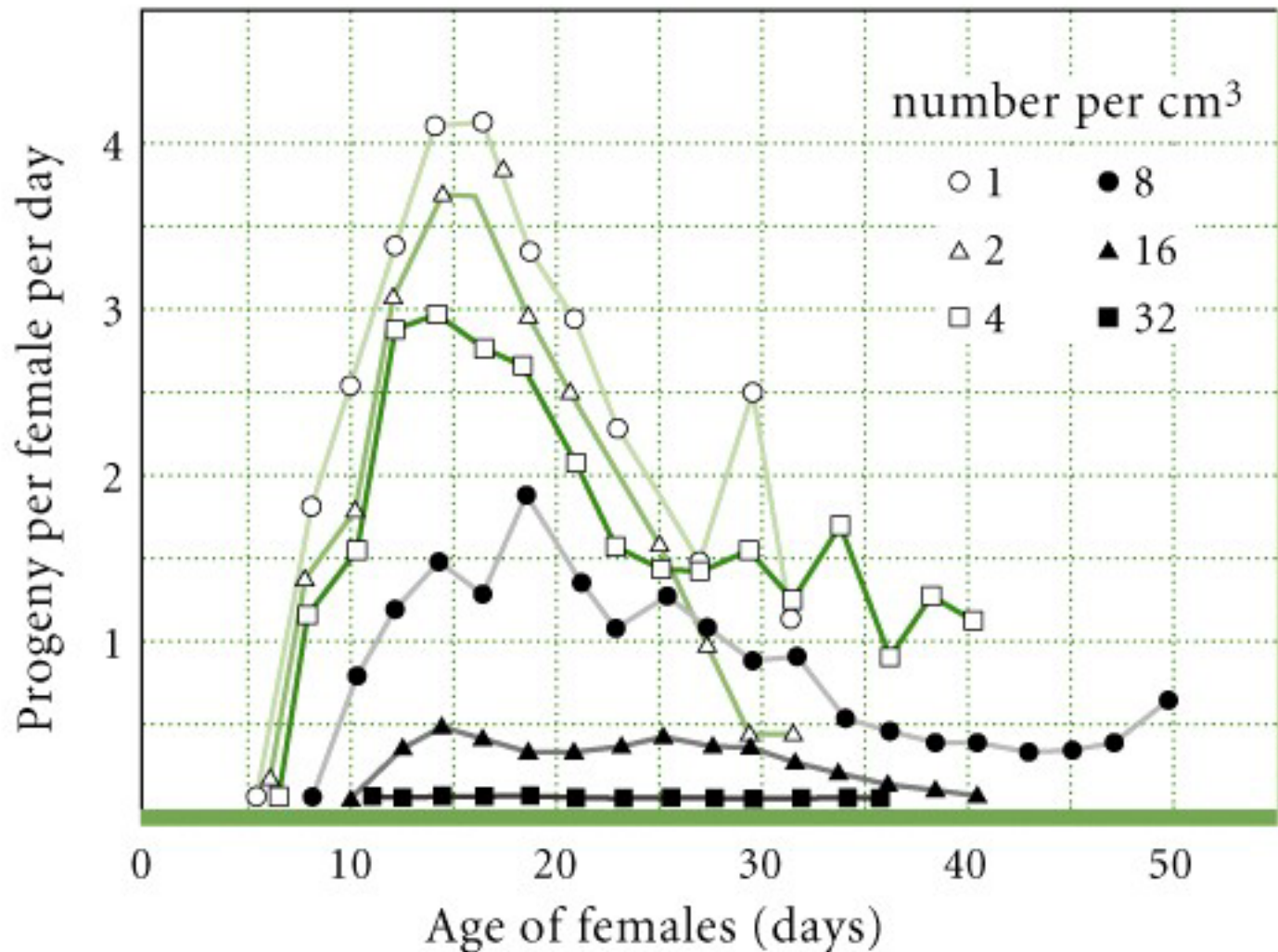
Porast populacije USA između 1790 i 1910 godine bio je popraćen smanjenjem eksponencijalne stope rasta (Pearl & Reed, 1920)



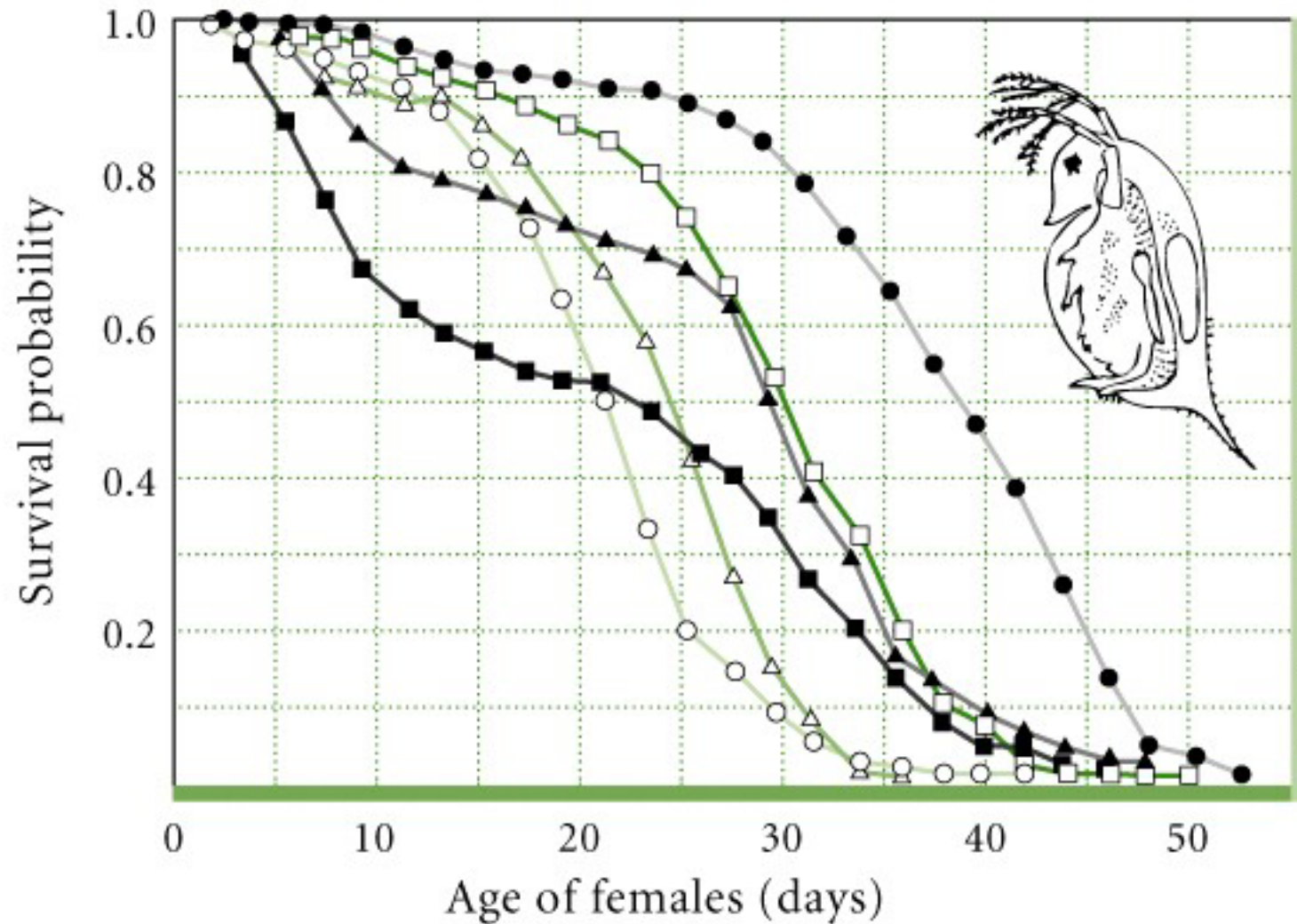


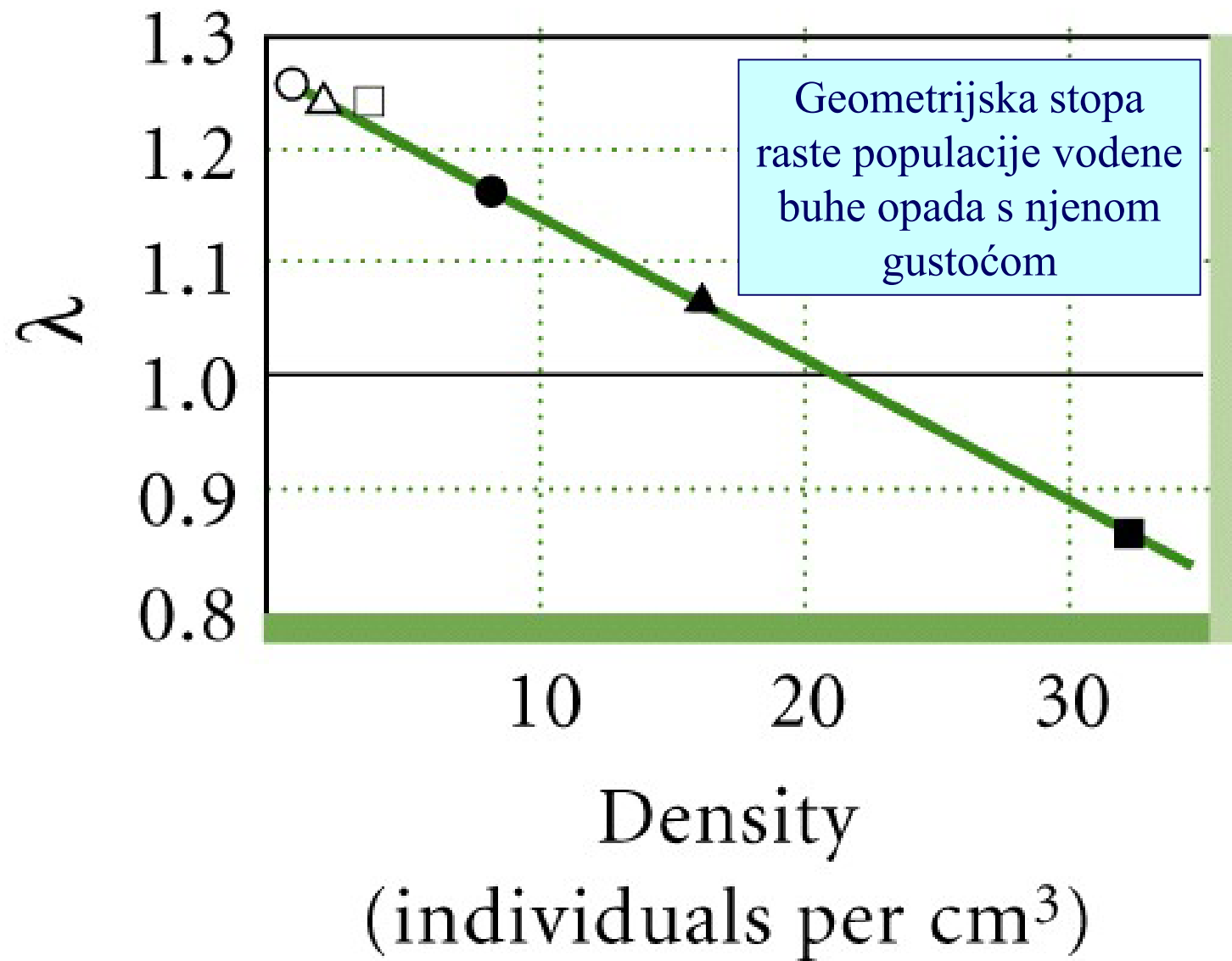
Crombie (1944) je pokazao da je udio ličinki žitnog moljca koji je bio ubijen ili koji je napustio zрно pšenice bio to veći što je gustoća ličinaka na zrnu bila veća

Fekunditet ženki vodene buhe (*Daphnia pulex*) opada s njihovom gustoćom.....

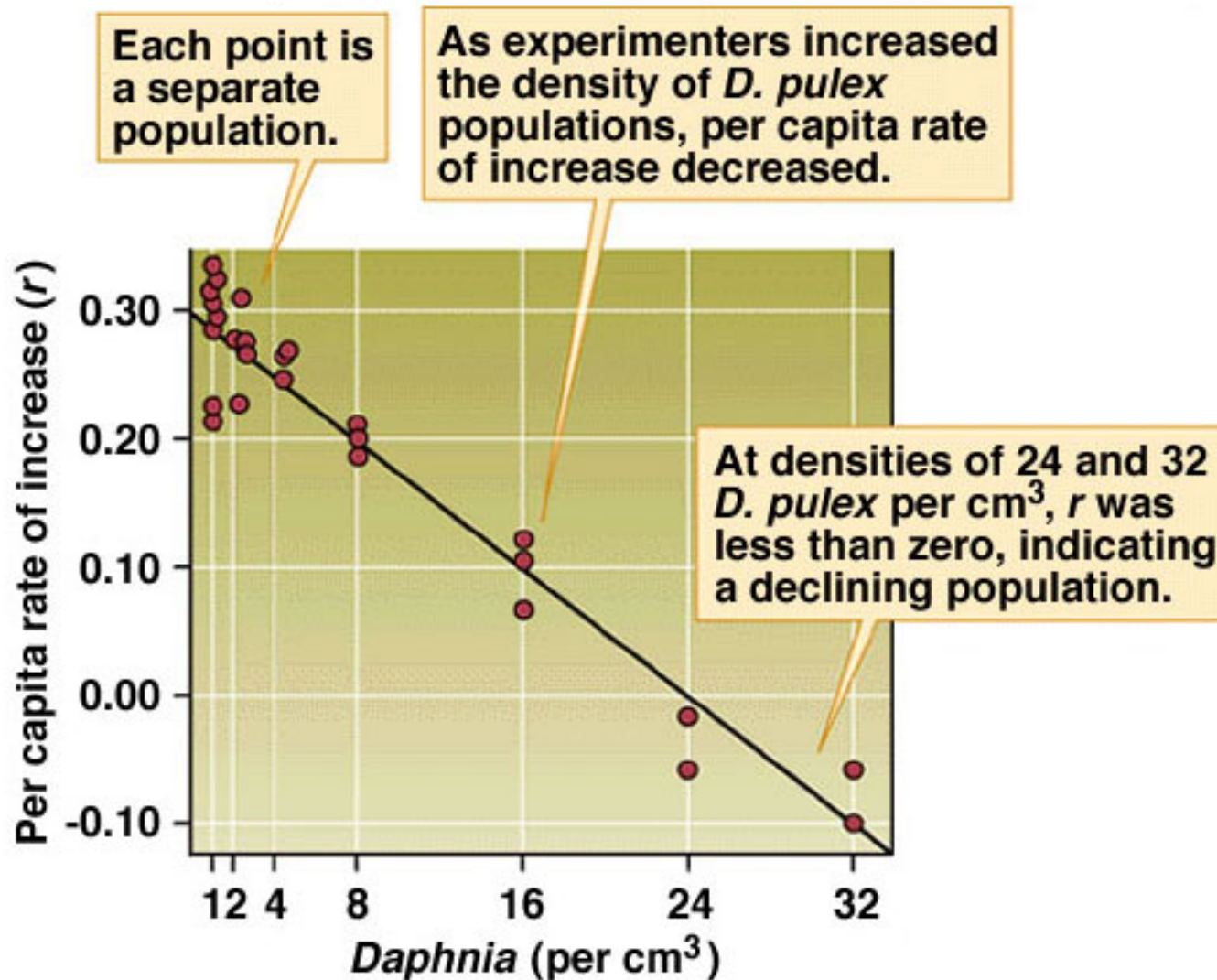


..... dok se mortalitet s gustoćom povećava





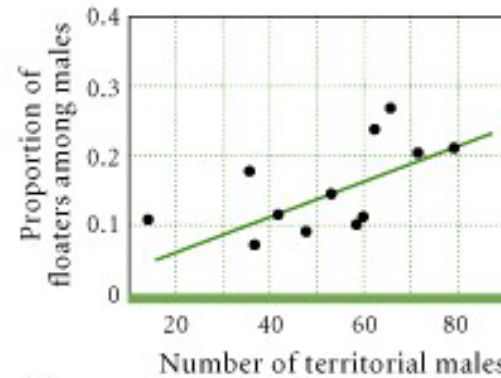
Density & Rate of Increase



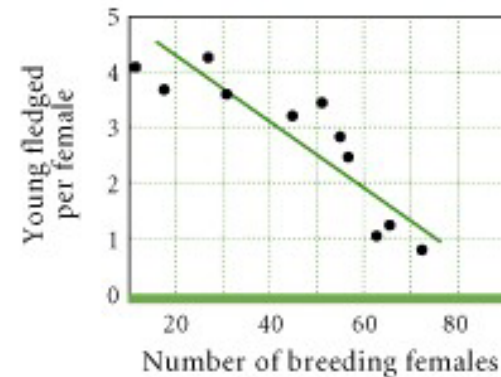
Porastom broja mužjaka vrabaca spremnih za parenje u populaciji u Britanskoj Kolumbiji povećao se broj teritorijalnih mužjaka.....

..... dok se broj izleglih ptica smanjio

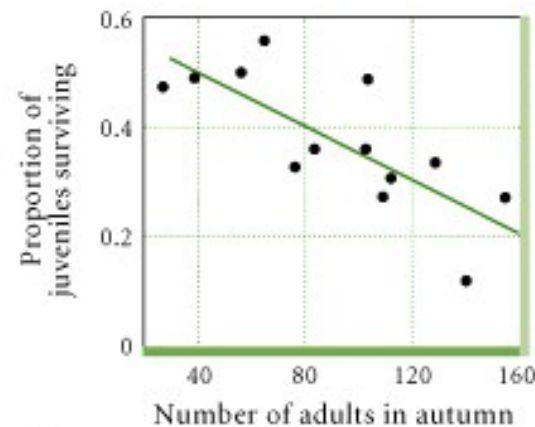
..... kao i njihovo preživljavanje



(a)



(b)



(c)



Nakon razdoblja intenzivnog lova na bijelorepog jelena, stopa fekunditeta je u populaciji dramatično porasla

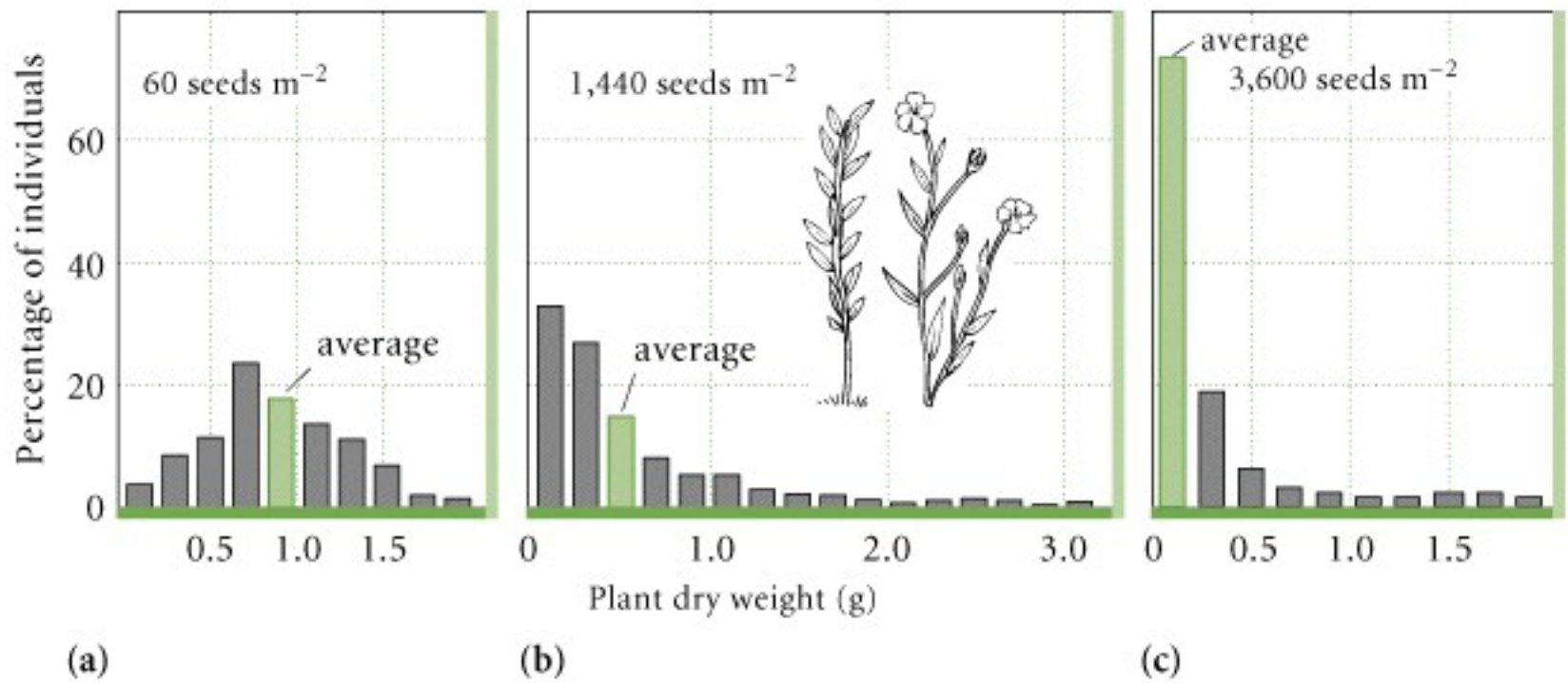
TABLE 16-2

Reproductive parameters of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in the DeBar Mountain area of the Adirondack Mountains of New York State before and after hunting

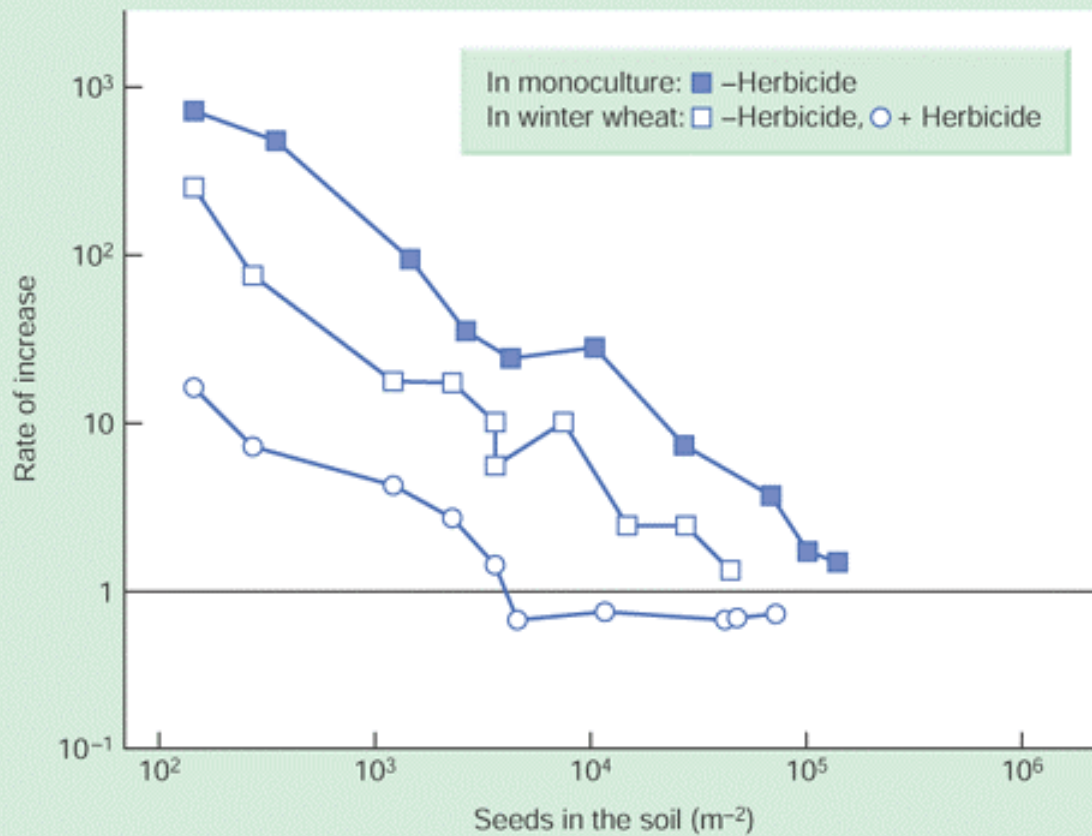
	Percentage of females pregnant	Embryos per female	Corpora lutea per ovary
1939–1943 (prehunting)	57	0.71	0.60
1947 (after heavy hunting)	100	1.78	1.86

(From Chaetum and Severinghaus 1950.)

**Prosječna težina jedinki u populaciji lana opadala je s
gustoćom populacije**

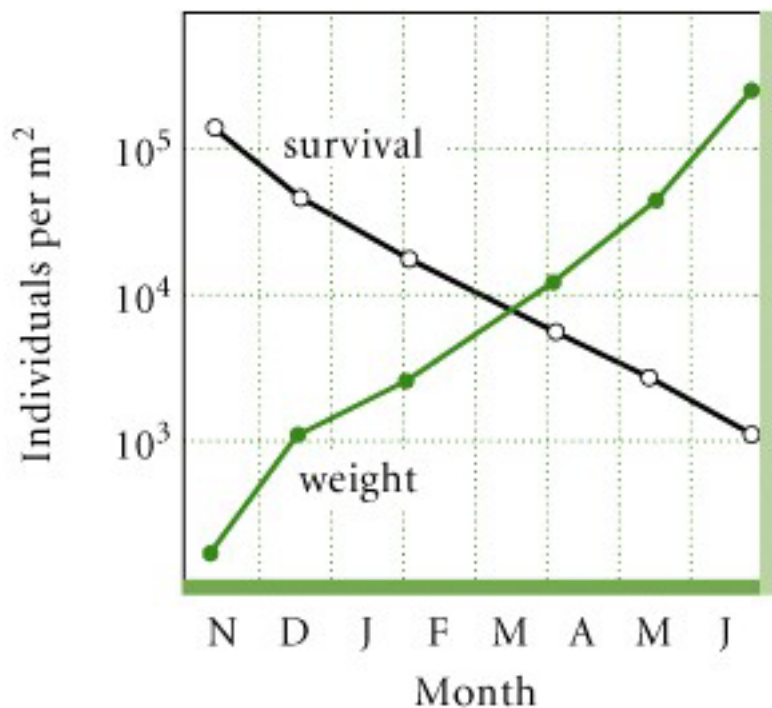


Stopa rasta biljaka bila je obrnuto proporcionalna s gustoćom posijanih sjemenki

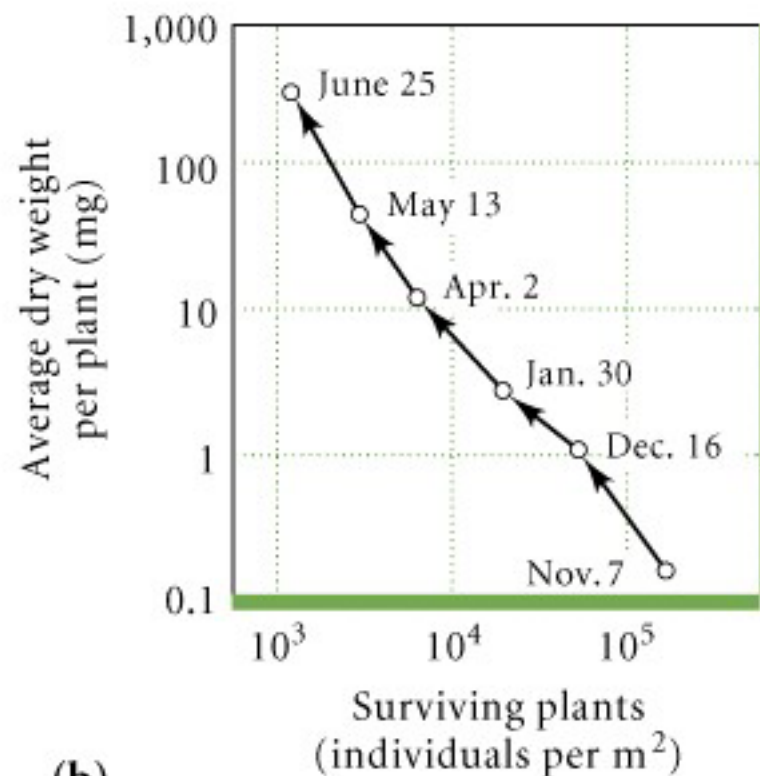


**Utjecaj gustoće sijanja na reprodukciju i rast trputca
(*Plantago major*)**

	GUSTOĆA SIJANJA				
PARAMETAR	1	5	50	100	200
Klijanje (%)	100	100	93	91	90
Smrtnost (%)	0	7	6	10	24
Suha težina po loncu (g)	8.05	11.09	13.06	13.74	12.57
Broj sjemenki po biljci	11980	2733	228	126	65
Broj sjemenki po loncu	11980	12760	8208	6552	4420



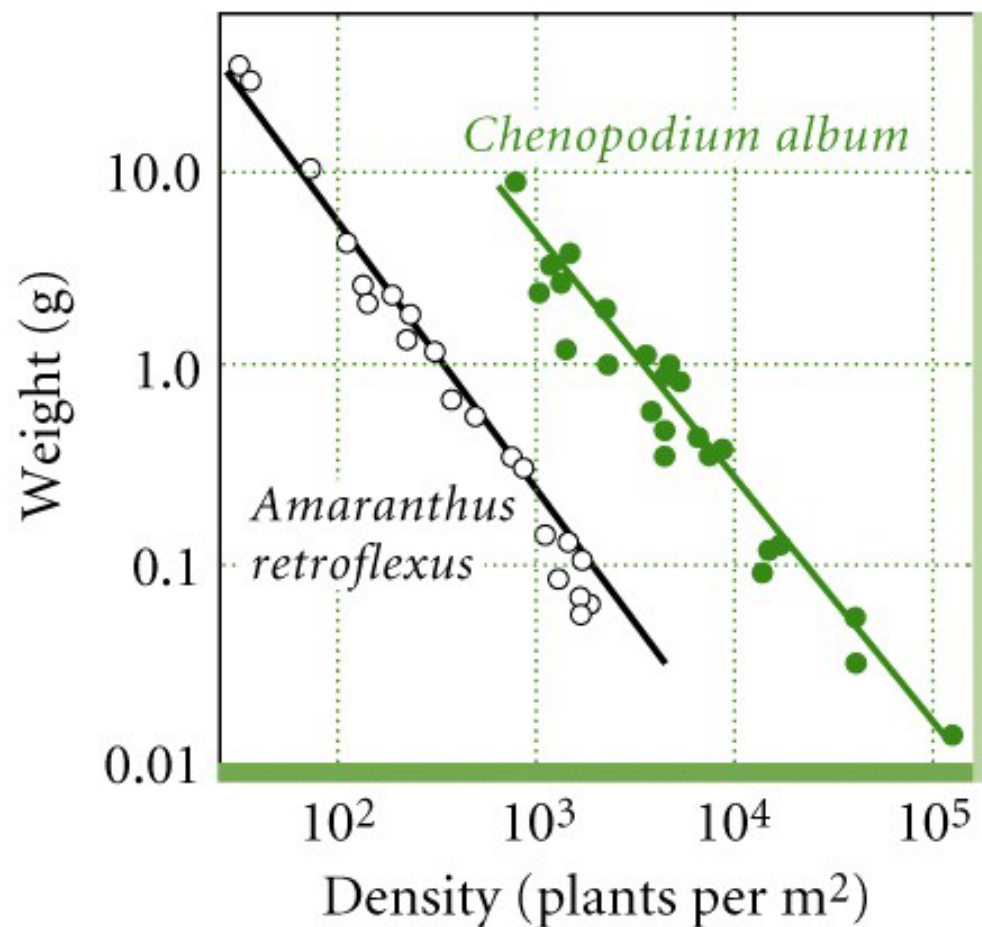
(a)



(b)

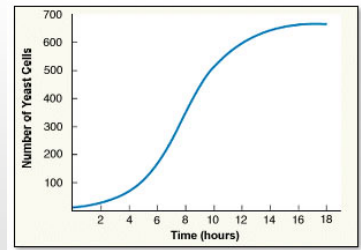
Nakon gustog sijanja hudoljetnice (*Erigeron*) broj preživjelih biljaka s vremenom opada, prosječna biomasa preživjelih biljaka se povećava, te kao rezultat raste i ukupna biomasa populacije

Pravilo samoprorjeđivanja (self-thinning curve)



Brojni su eksperimenti s biljkama pokazali da kada se logaritam prosječne težine biljaka nacrtava kao funkcija logaritma gustoće biljaka dobivene točke padaju oko linije čiji je nagib oko $-3/2$

Logistički rast



Logistički model rasta temelji se na modifikaciji eksponencijalnog modela rasta

Eksponencijalni rast

$$\frac{dN}{dt} = r_m N$$

Individualna stopa rasta je konstantna, tj. ne ovisi o gustoći populacije. Stopi rasta smo dodali indeks m (r_m) da bi naglasili da se radi o maksimalnoj stopi rasta koja se može realizirati samo u idealnim uvjetima, te da bi ovu stopu rasta razlikovali od realizirane stope rasta u logističkom modelu

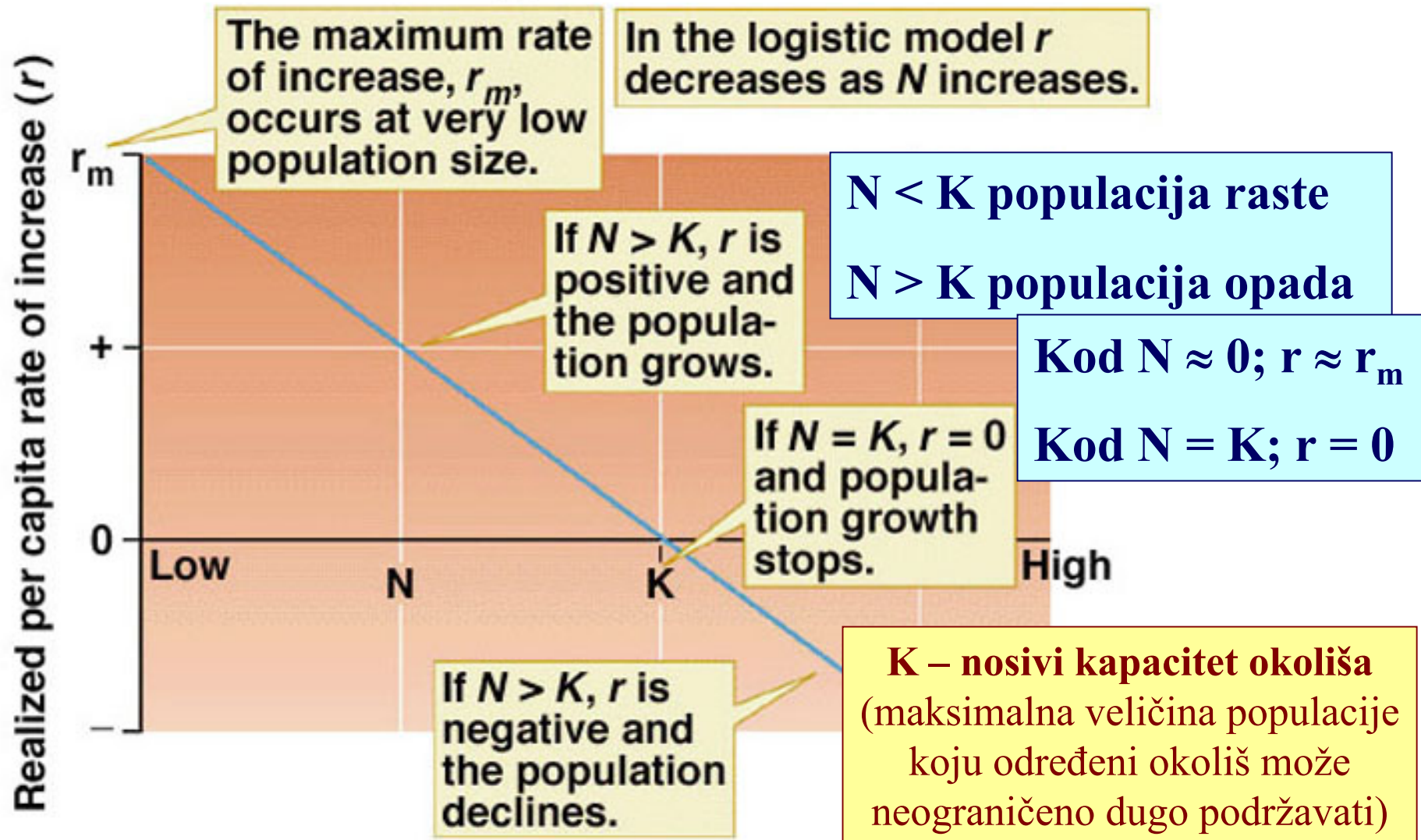
Logistički rast

Osnovna ideja logističkog rasta je da individualna stopa rasta ovisi o gustoći populacije

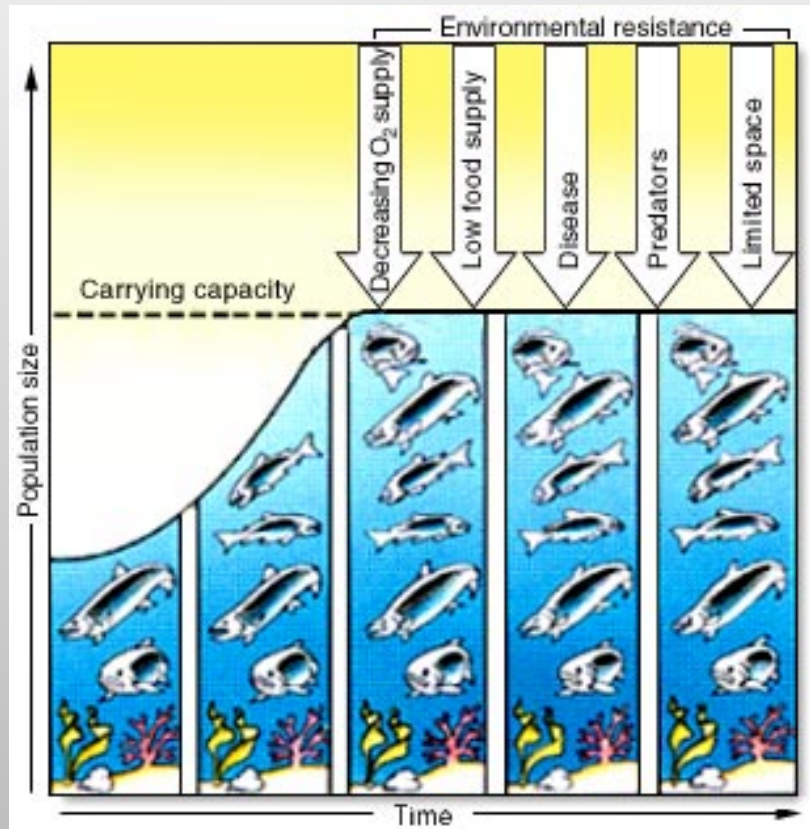
$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Realizirana stopa rasta, koja nije konstantna već opada s porastom gustoće populacije

The Logistic Model



Nosivi kapacitet okoliša



Nosivi kapacitet okoliša može biti određen količinom raspoloživih resursa (hrana, voda, kisik, svjetlo itd), količinom raspoloživog prostora, predatorima, parazitima i bolestima

Logistička jednačba rasta (Verhulst & Qetelet, 1838)

Dodavanje izraza logističkoj jednačbi rasta koji će matematički opisati usporavanje rasta populacije kako se ona približava nosivom kapacitetu okoliša (vrijednosti K)

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \frac{K - N}{K}$$

ili

$$\frac{dN}{dt} = r_m N (1 - N/K)$$

$$r = r_m (1 - N/K)$$

Promjena veličine
populacije između
sadašnjeg i “nekog
vremena u
budućnosti”

=

Doprinos svake
jedinke veličini
populacije u
nekom vremenu
u budućnosti

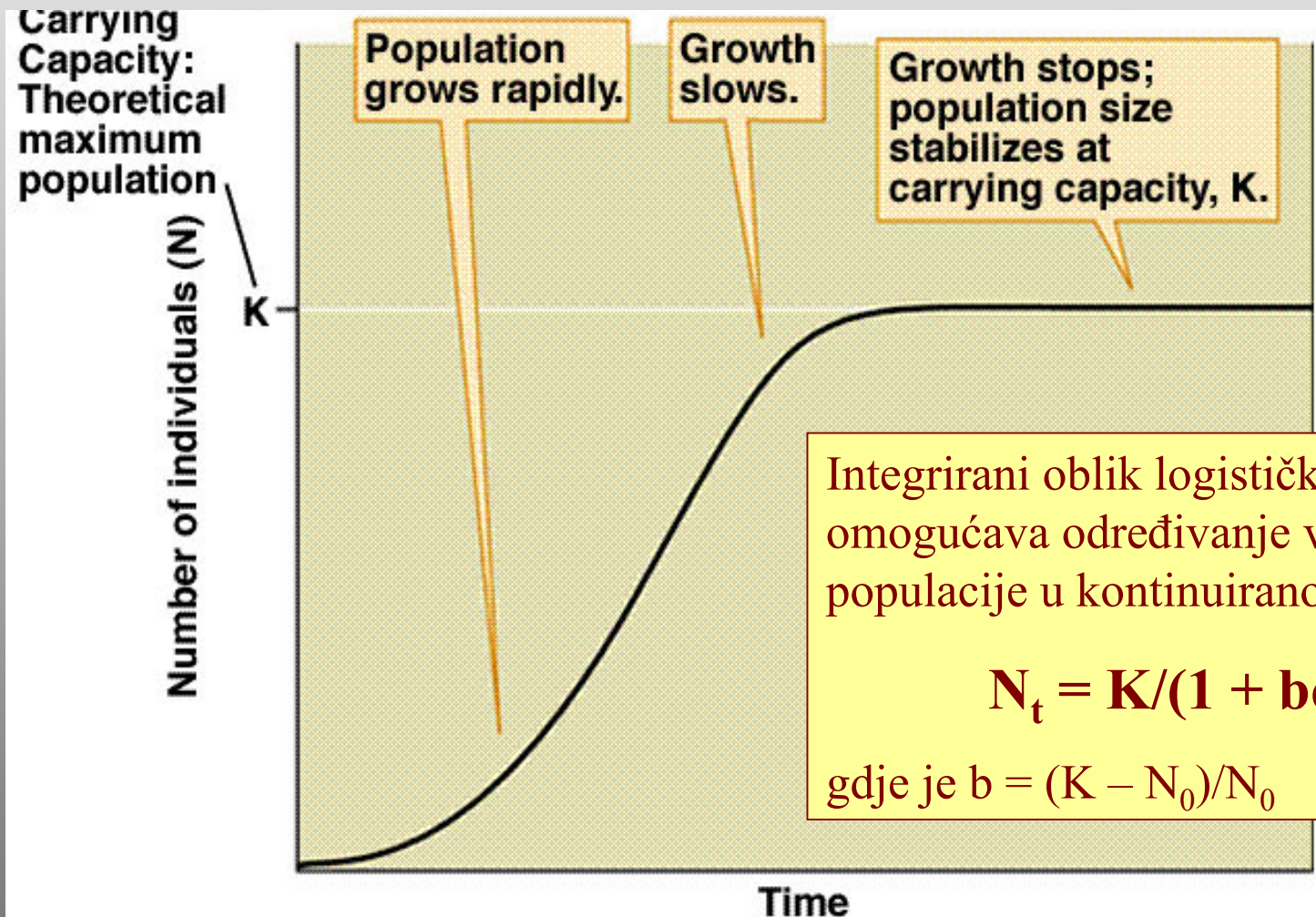
X

Broj
jedinke u
populaciji

X

Neiskorištena
prilika za
populacijskim
rastom usljed
kompeticije

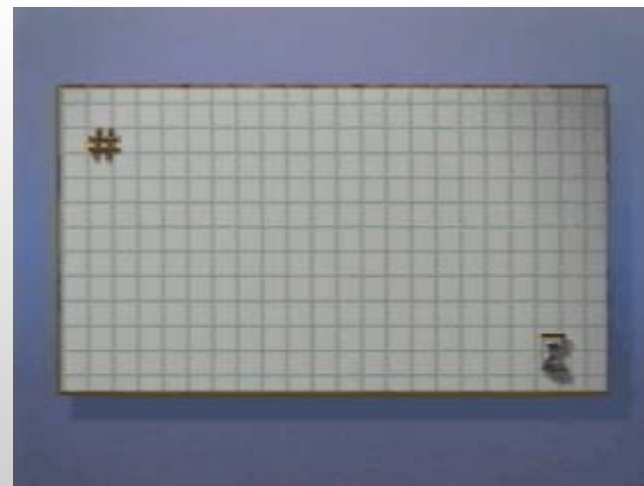
Grafički prikaz logističkog rasta je sigmoidna krivulja (krivulja koja ima oblik slova S)



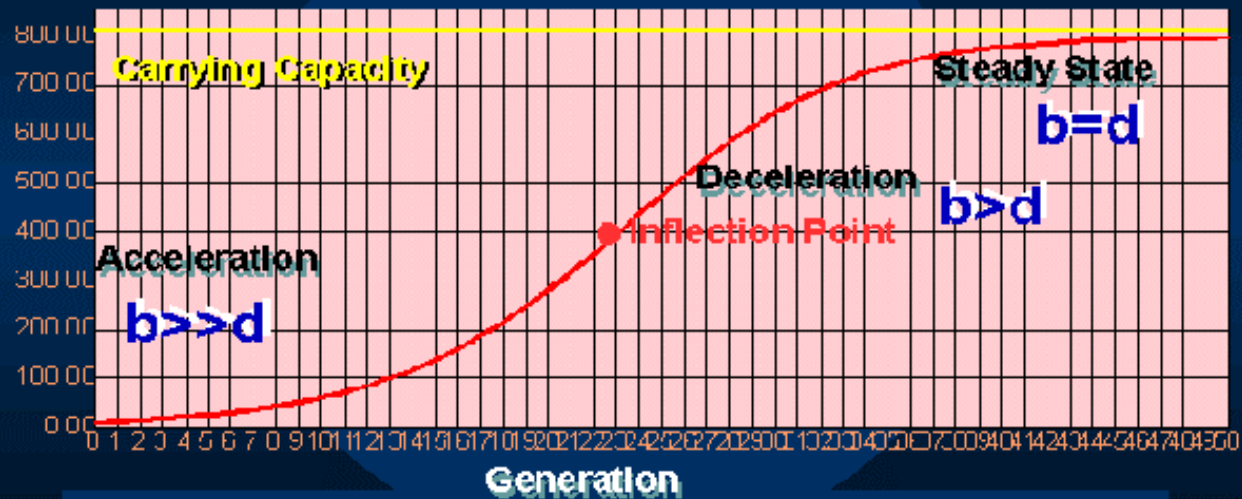
Integrirani oblik logističke jednačbe omogućava određivanje veličine populacije u kontinuiranom vremenu:

$$N_t = K / (1 + be^{-rt})$$

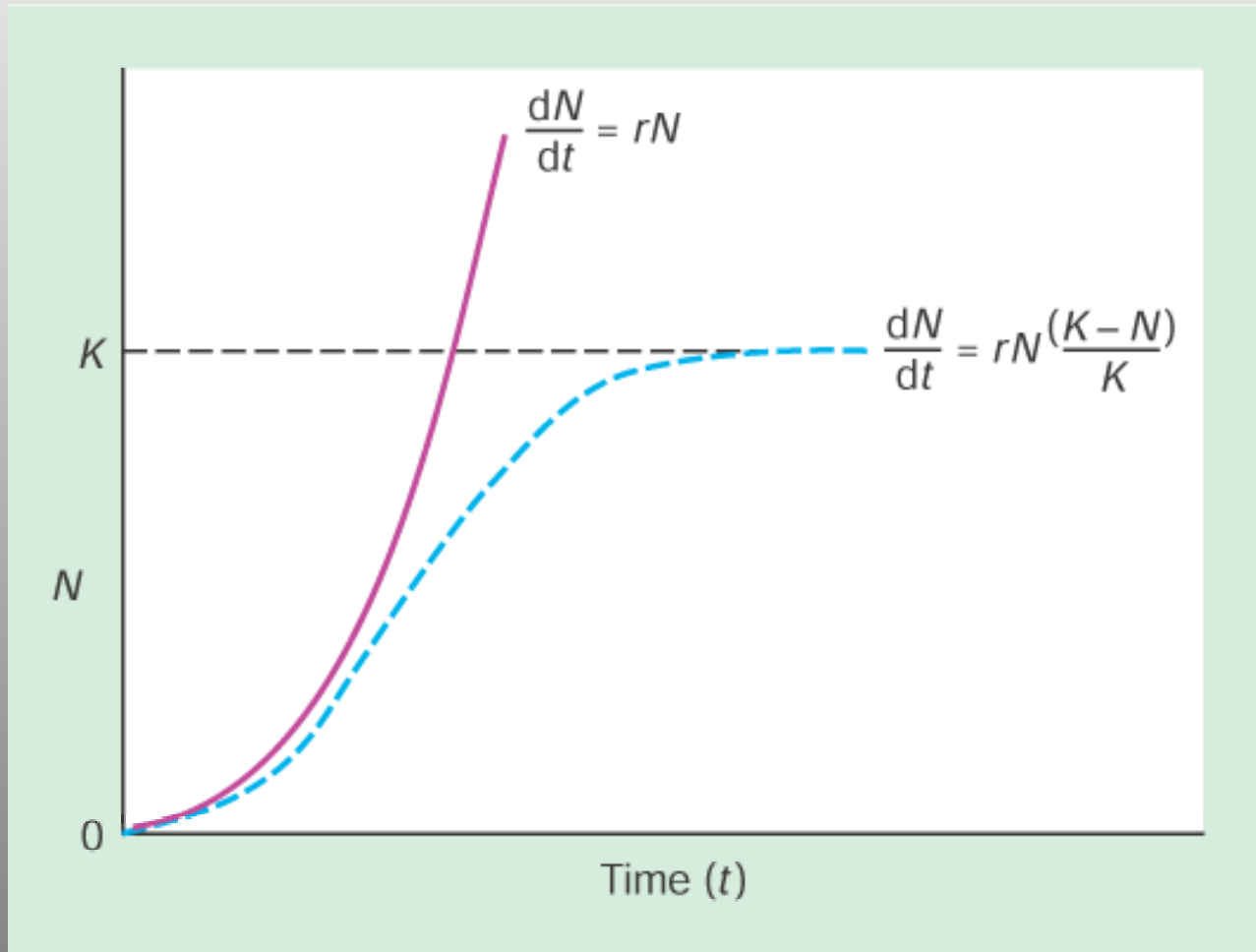
gdje je $b = (K - N_0) / N_0$



Logistic Growth

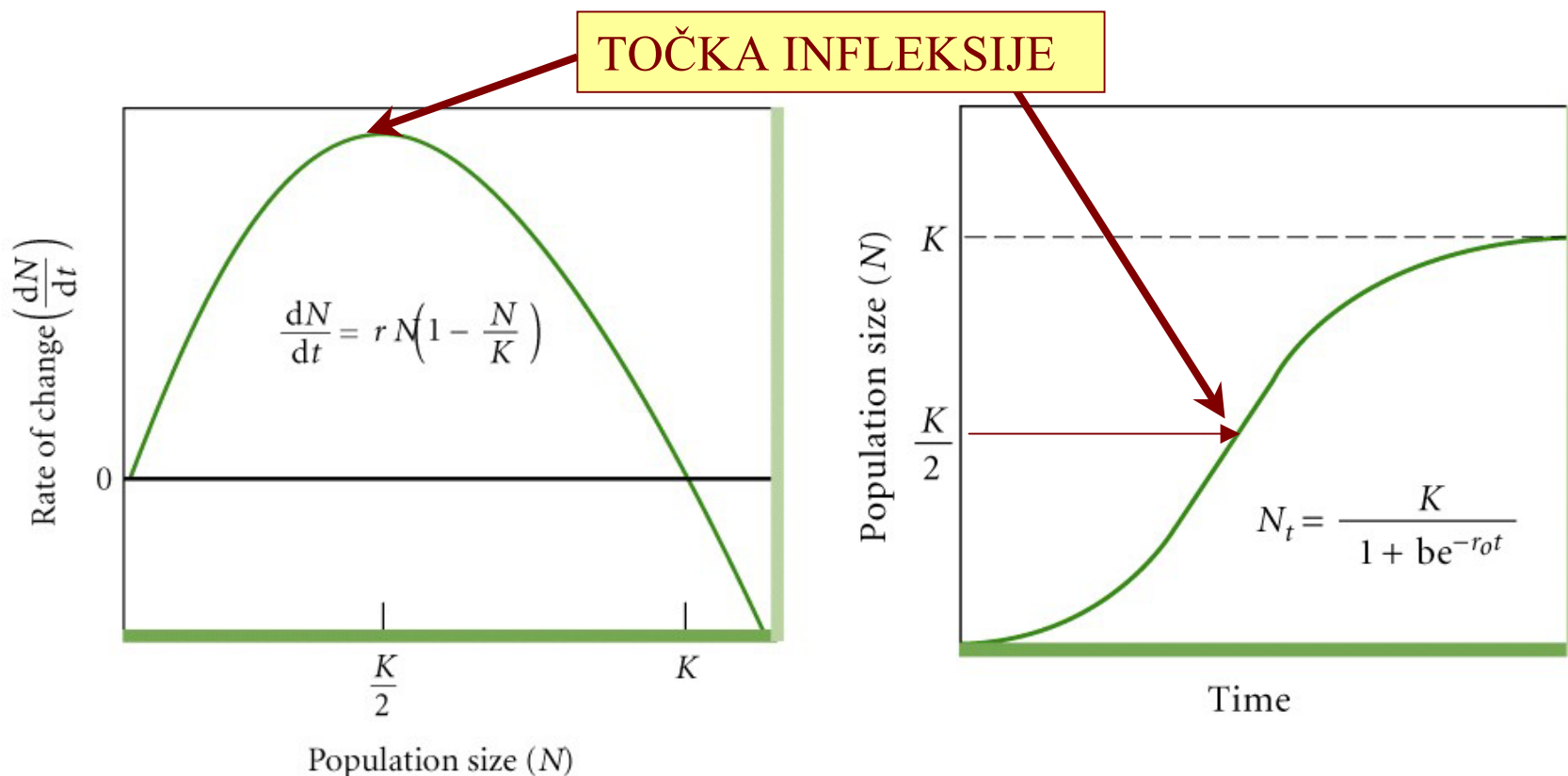


Eksponencijalna i logistička krivulja rasta

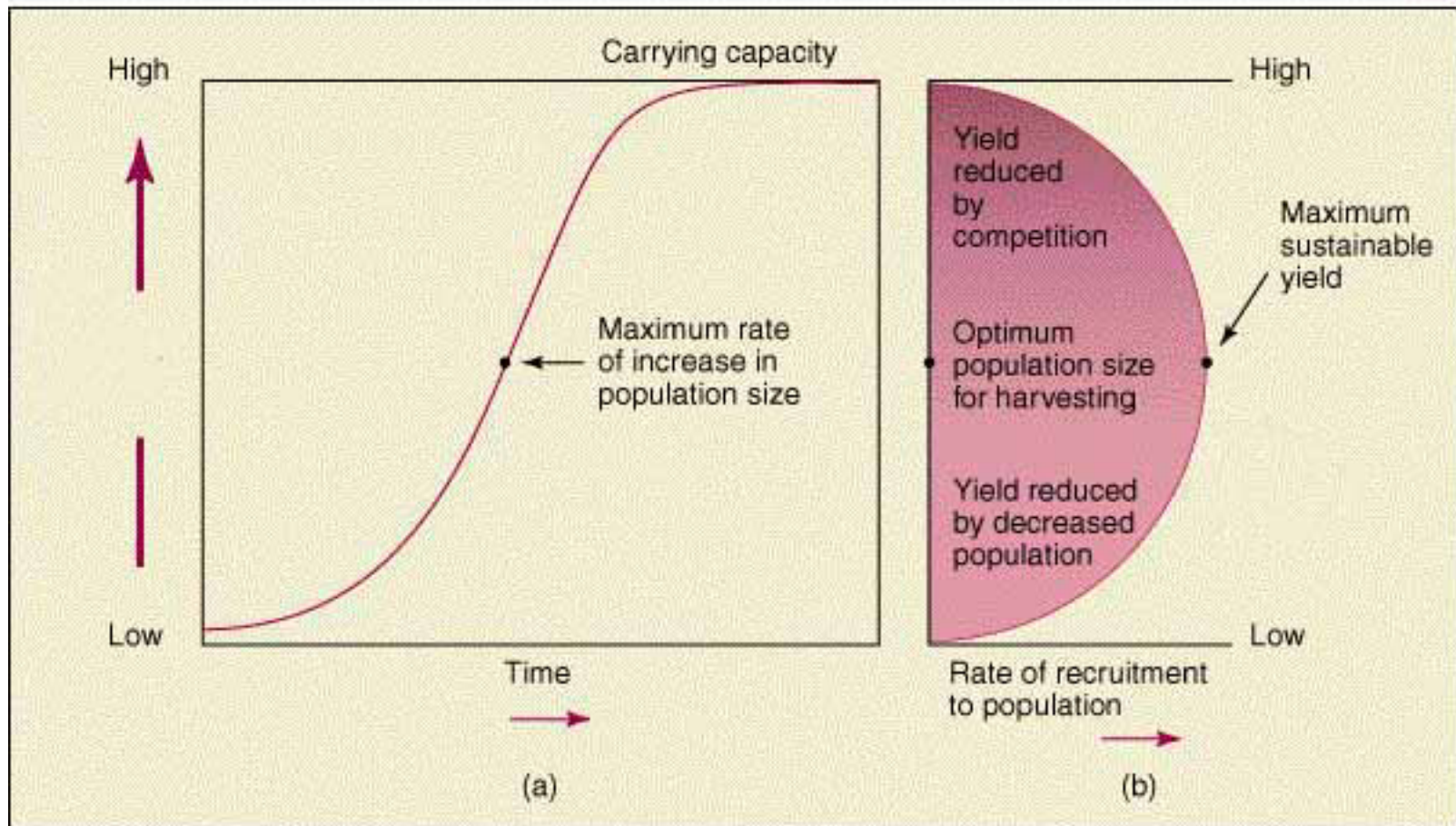


Dva prikaza logističke krivulje rasta

TOČKA INFLEKSIJE – točka u kojoj krivulja iz konveksne prelazi u konkavnu, tj. točka u kojoj je krivulja najstrmija, dakle u kojoj populacija raste najbrže. Ta točka odgovara veličini populacije koja je jednaka $\frac{1}{2}$ od maksimalne (dakle, jednaka je vrijednosti $K/2$)



Maksimalni održivi prirod/prinos



Rast populacije je najveći kada je veličina populacije jednaka $K/2$ (kod te veličine populacije se postiže maksimalni održivi prinos/prirod)

$$r_m = 2$$

$$K = 50$$

$$N = K/2 = 25$$

$$dN/dt = 2 \times 25 \times (1 - 25/50) = 25$$

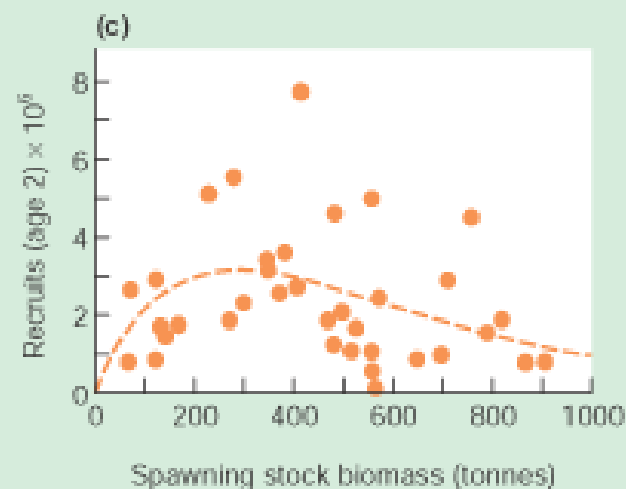
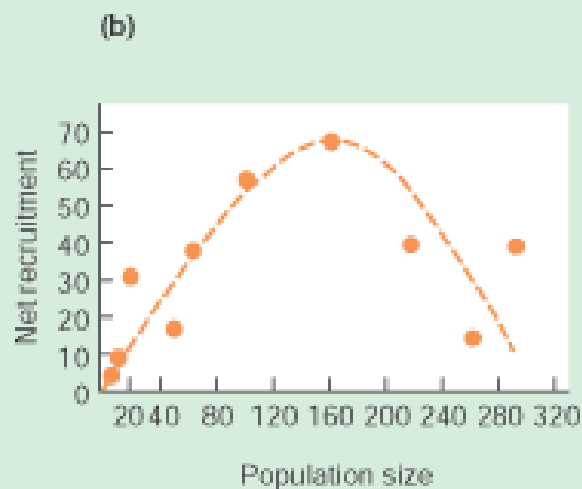
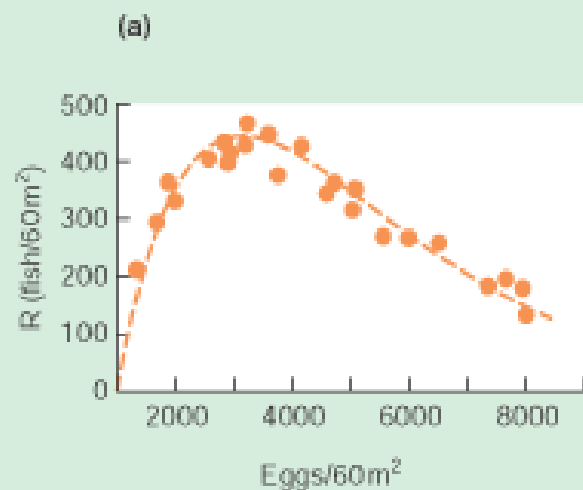
$$N = 20$$

$$dN/dt = 2 \times 20 \times (1 - 20/50) = 24$$

$$N = 30$$

$$dN/dt = 2 \times 30 \times (1 - 30/50) = 24$$

Stopa dodatka novih jedinki populaciji u ovisnosti o gustoći populacije

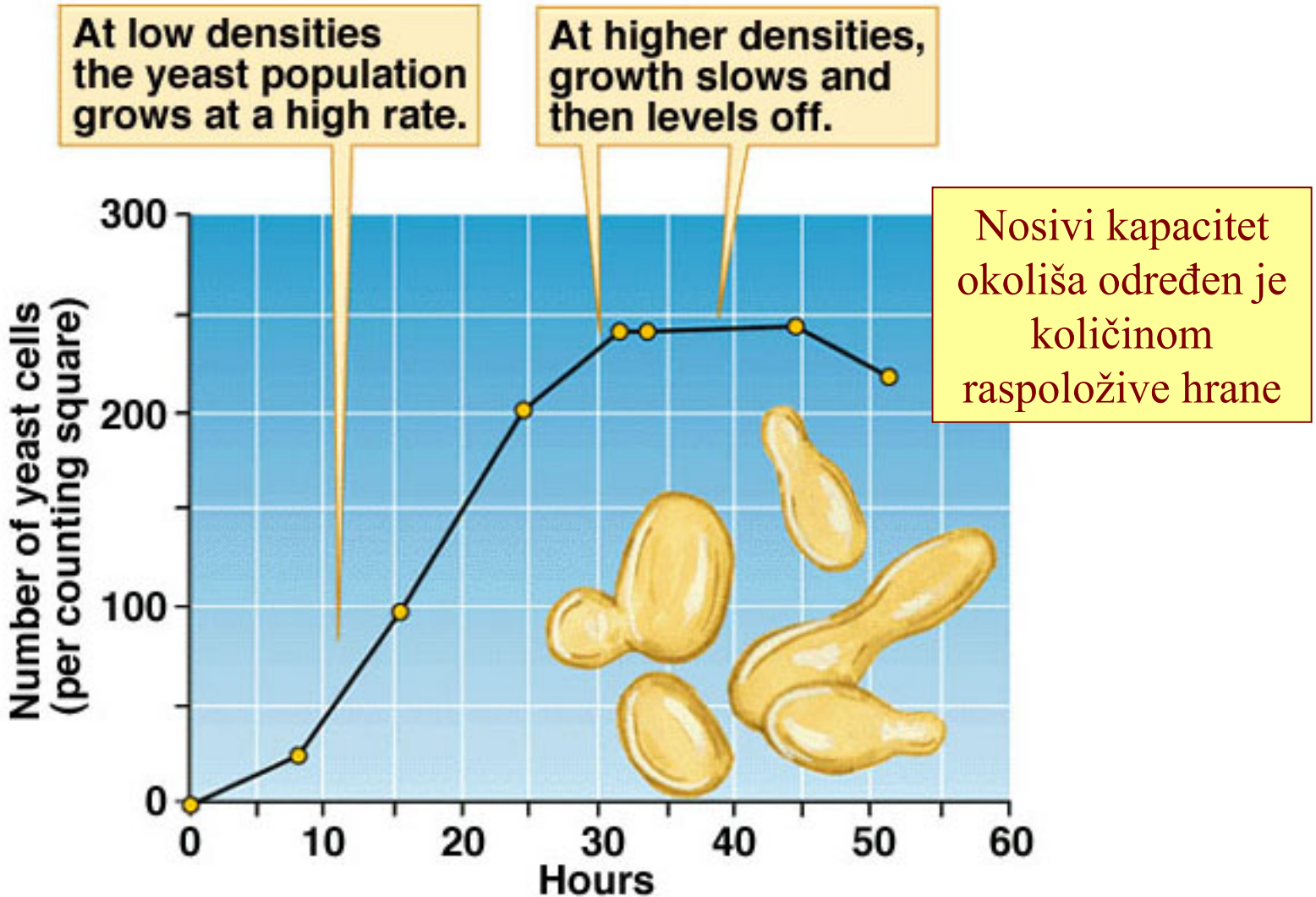


Pretpostavke za logistički rast

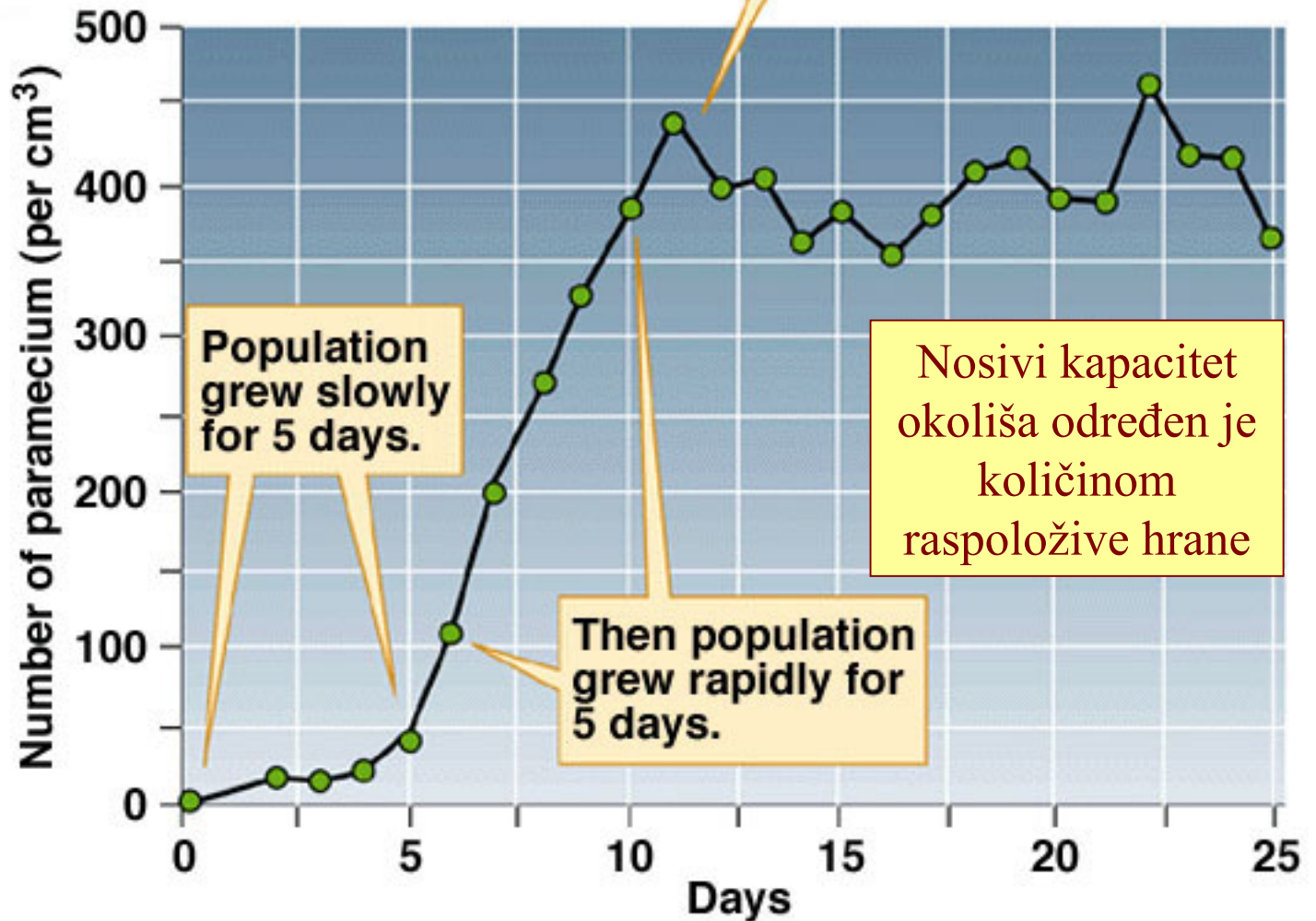
- 1. Populacija započinje sa stabilnom dobnom distribucijom
- 2. Sve jedinke imaju jednaki reproduktivni potencijal
- 3. Reprodukcijska je konstantna bez obzira na klimatske faktore
- 4. Odnos između gustoće populacije i individualne stope rasta je linearan (što vjerojatno ne vrijedi kod mnogih rastućih populacija)
- 5. Nema vremenskog kašnjenja (odnos između gustoće i stope rasta je vremenski trenutačan)
- 6. Nosivi kapacitet (K) je konstantan
- 7. Populacija je velika

Unatoč činjenici da logistički model rasta funkcionira uz nekoliko vrlo pojednostavljenih uvjeta, on predstavlja dobar model za rast brojnih populacija kako u laboratorijskim uvjetima tako i u prirodi

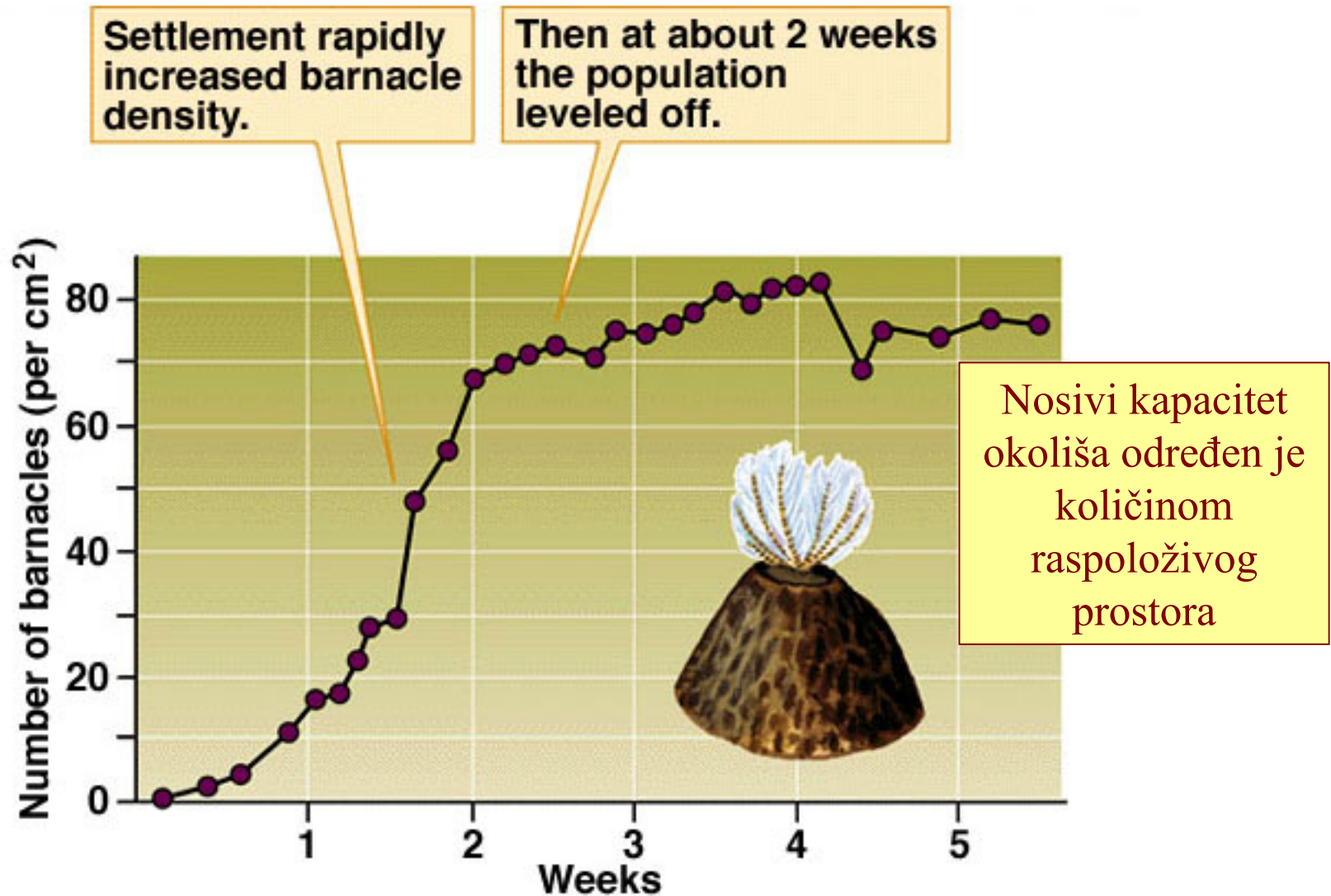
Yeast Sigmoidal Growth



Paramecium Sigmoidal Growth



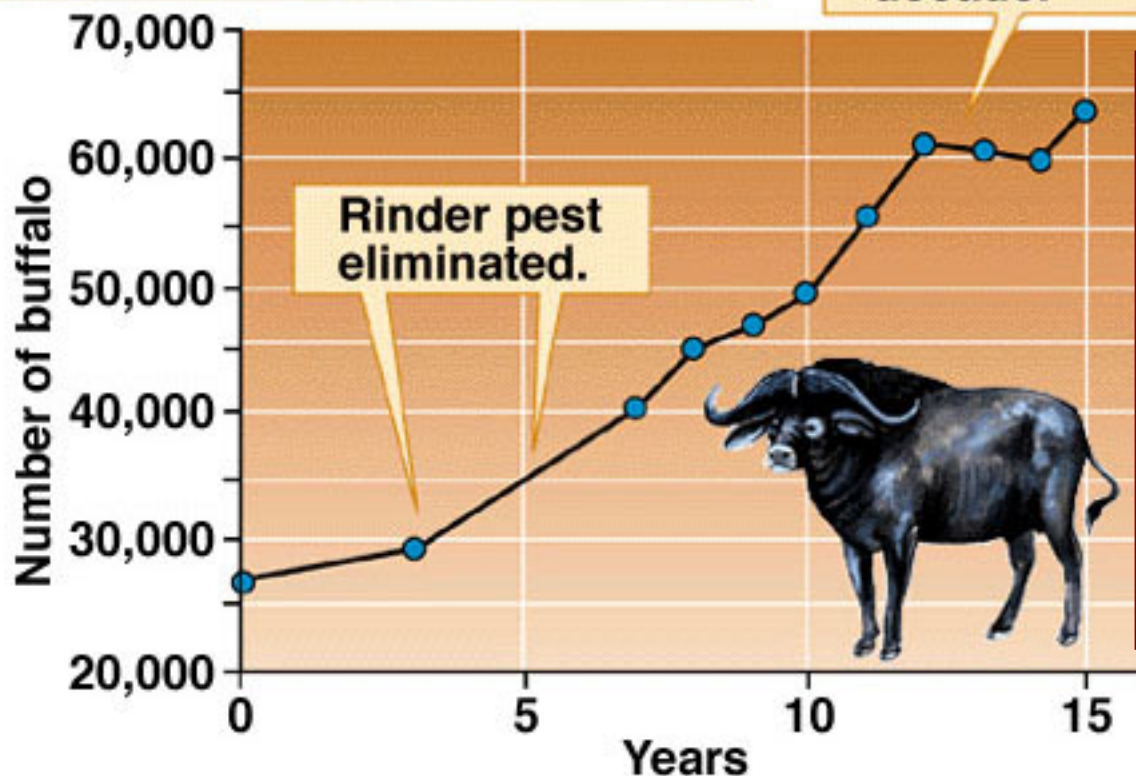
Barnacle Settlement



Buffalo Sigmoidal Growth

When rinder pest, a disease of cattle and their relatives, was eliminated from the Serengeti, the buffalo population began to grow.

Buffalo population levels off within a decade.



Kada je eliminiran štetočina na biljkama kojima se hrane bivoli, njihova je populacija počela rasti, te je nakon 10 godina dostigla maksimalnu veličinu koju okoliš može podržati (nosivi kapacitet okoliša)

Logistički model rasta vrijedi jedino onda kada je populacija regulirana faktorima ovisnim o gustoći
Da li su sve populacije regulirane faktorima ovisnim o gustoći?

1954. godina

Engleski ornitolog **David Lack**:
“Prirodna regulacija brojnosti
životinja”

Snažno zastupa regulaciju
veličine populacija putem
faktora ovisnih o gustoći (u
prvom redu hrane, predacije i
bolesti)

Australski entomolozi H.G.
Anderwartha i L.C. Birch:
“Distribucija i abundancija
životinja”

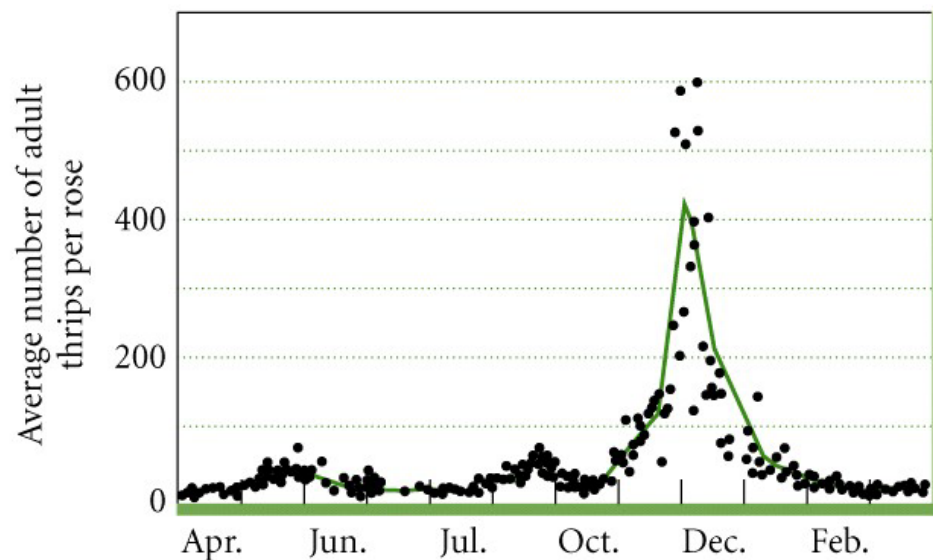
Zastupaju ideju da je većina populacija
(pogotovo kukaca i drugih malih
beskralježnjaka) regulirana faktorima
koji nisu ovisni o gustoći. Prema njima
odlučujuću ulogu u regulaciji populacija
ima trajanje razdoblja kada su uvjeti u
okolišu povoljni za rast.

Različiti pogledi na abundanciju populacija

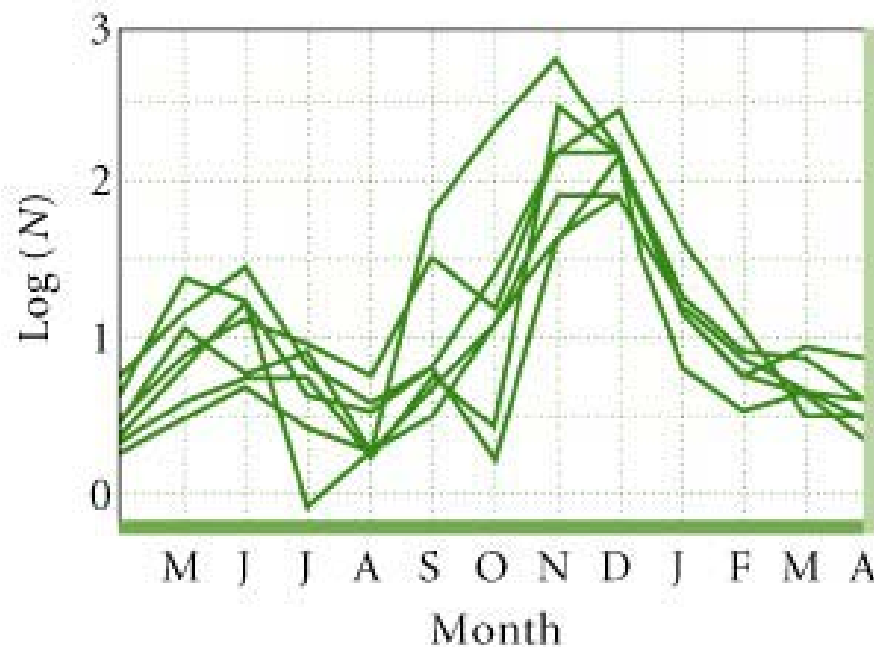
- **A.J. Nicholson (1954)**, australski ekolog, bio je najveći zagovaratelj procesa ovisnih o gustoći kao dominantnih mehanizama u regulaciji i kontroli abundancije populacija
- **Anderwartha i Birch (1954)**, također australski ekolozi, su veću važnost u određivanju abundancija populacija davali faktorima neovisnim o gustoći, u prvom redu klimatskim faktorima. Zapravo, oni su smatrali da je najvažniji faktor koji ograničava broj jedinki u prirodnim populacijama **kratkoća vremena tijekom kojega je stopa rasta populacije pozitivna**

Broj jedinki u populaciji štetočine koji napada cvjetove ruže

Broj po cvijetu za
jednogodišnje razdoblje



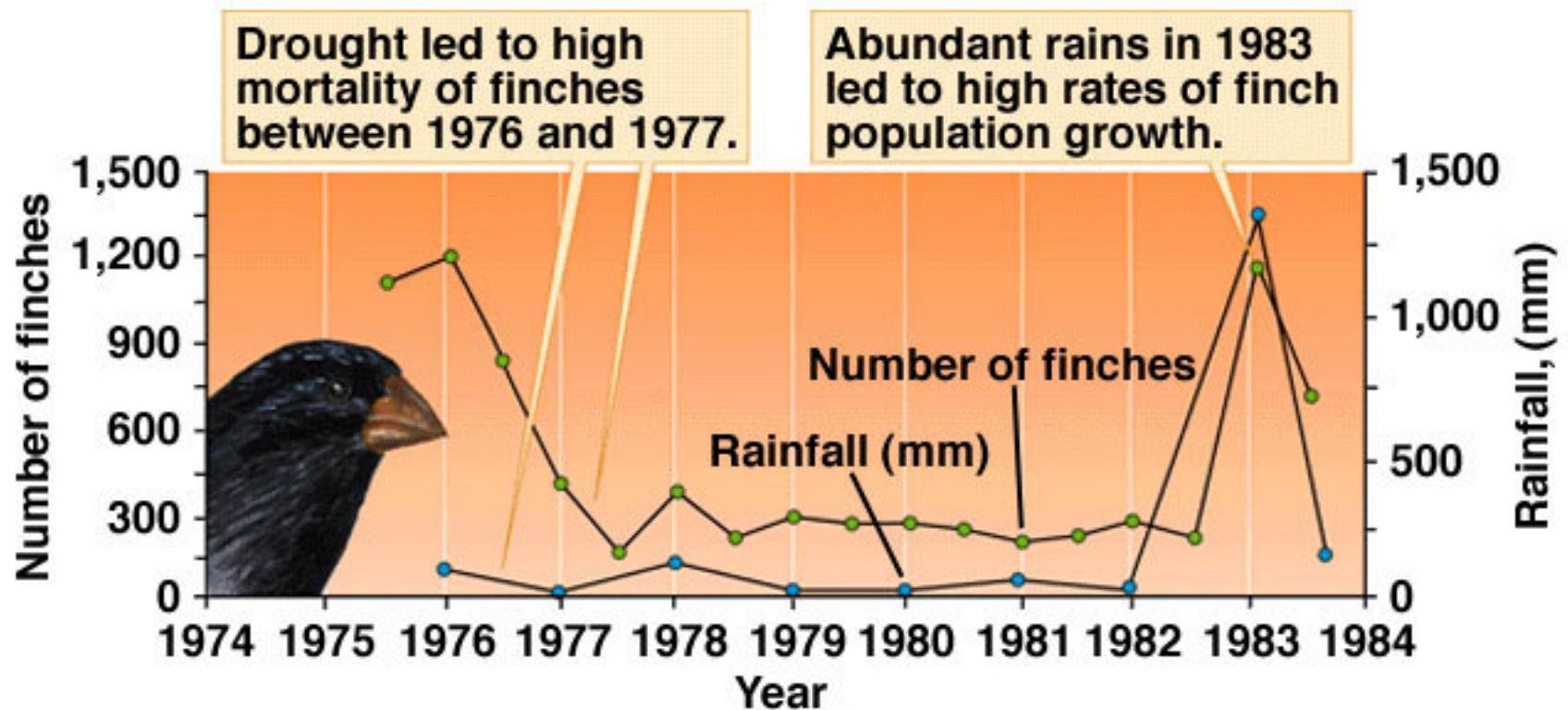
Broj po cvijetu (srednje
mjesečne vrijednosti tijekom
sedmogodišnjeg razdoblja)



Maksimalne vrijednosti prisutne su tijekom razdoblja listopad-prosinac, kada su uvjeti u okolišu povoljni (razdoblje cvjetanja, visoka temperatura i vlažnost). Tijekom preostalog dijela godine niske temperature (južna hemisfera) ograničavaju populaciju štetočine

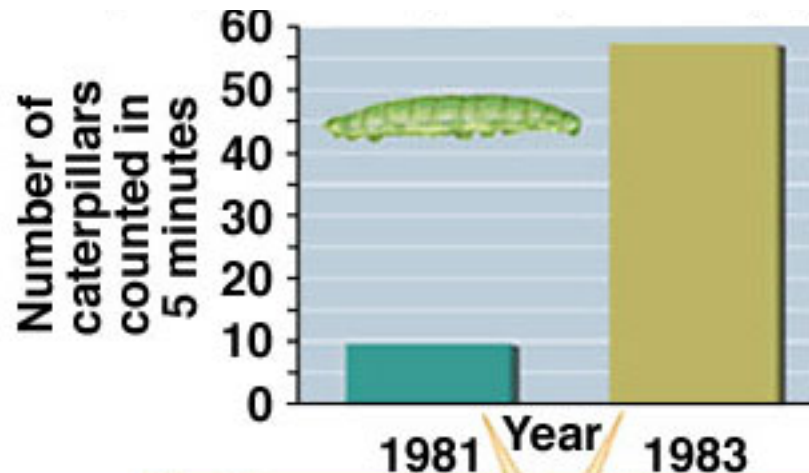
Finches & Rainfall

Količina oborina regulira veličinu populacije zebe. Tijekom sušnog razdoblja veličina populacije ne može toliko narasti da bi faktori ovisni o gustoći počeli djelovati



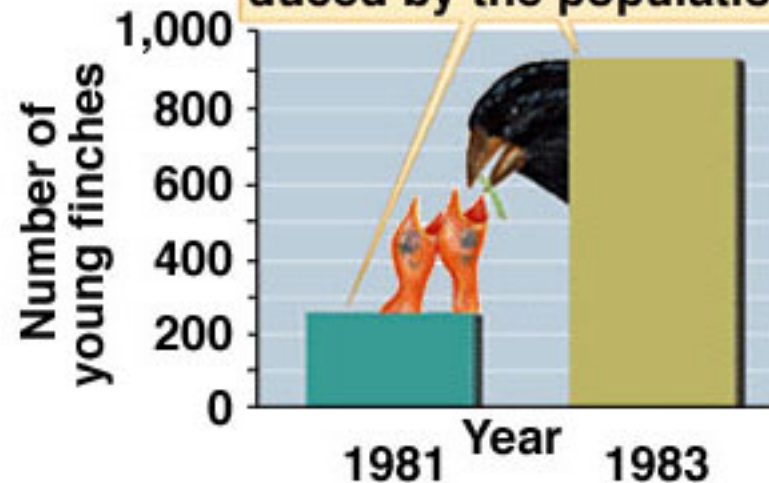
Caterpillars & Finches

Povećana količina
oborina povećava
količinu sjemenaka
kojima se hrane
odrasle zebe, kao i
količinu gusjenica
kojima odrasle zebe
hrane svoje mlade

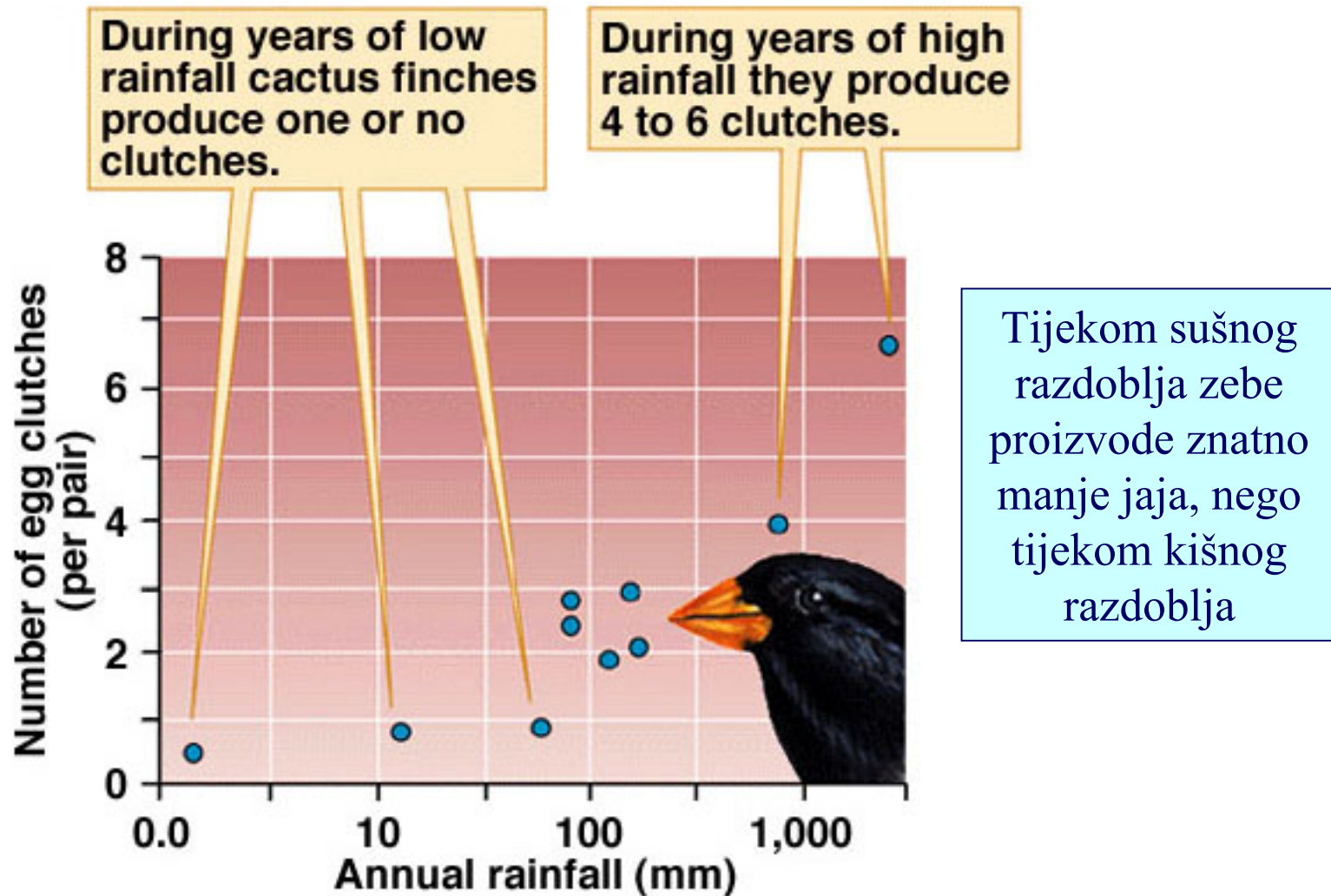


As the number of caterpillars available for feeding nestlings increased from 1981 to 1983. . .

↓
...the number of young birds produced by the population increased.



Rainfall & Egg Clutches



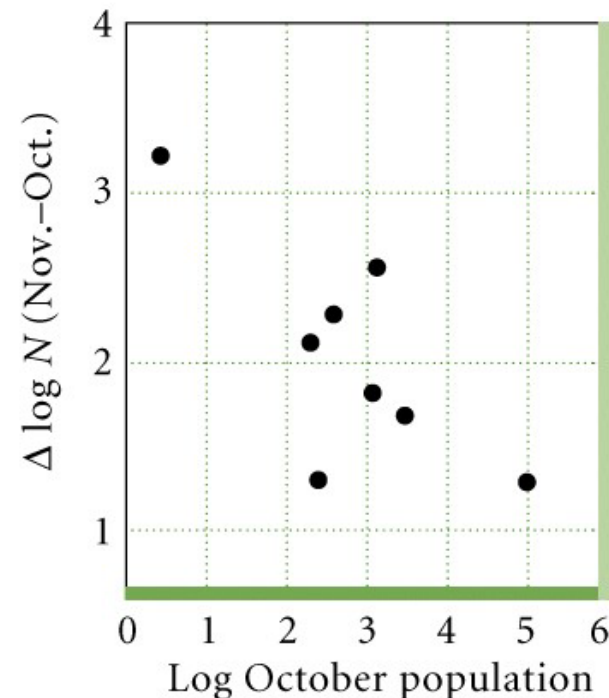
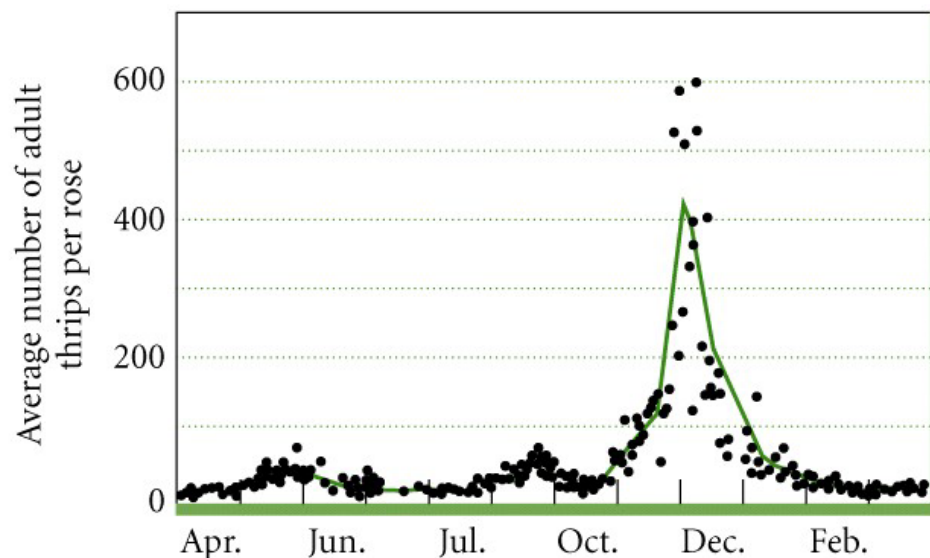
Mogu li se stavovi o ovisnosti i neovisnosti o gustoći pomiriti?

- Tko vjeruje da su faktori ovisni o gustoći jedini koji reguliraju populaciju taj svoju logiku temelji na laboratorijskim eksperimentima. S druge strane, tko ne prihvaća ulogu faktora ovisnih o gustoći taj ne uvažava brojne dokaze o ulozi ovih faktora u regulaciji prirodnih populacija
- Bolja analiza pokazuje da klimatski faktori vrlo često mogu djelovati kao faktori ovisni o gustoći (utjecaj klime na količinu raspoložive hrane; ograničeni broj povoljnih skloništa, itd.)
- Mnogi faktori utječu na stopu rasta populacije, ali jedino faktori ovisni o gustoći mogu populaciju držati pod kontrolom zbog finog samoregulacijskog povratnog mehanizma. Faktori koji nisu ovisni o gustoći mogu utjecati na stopu rasta populacije, ali ne mogu odrediti maksimalnu veličinu koju populacija može dostići u danim uvjetima u okolišu

Razlika između **određivanja** i **regulacije** abundancije

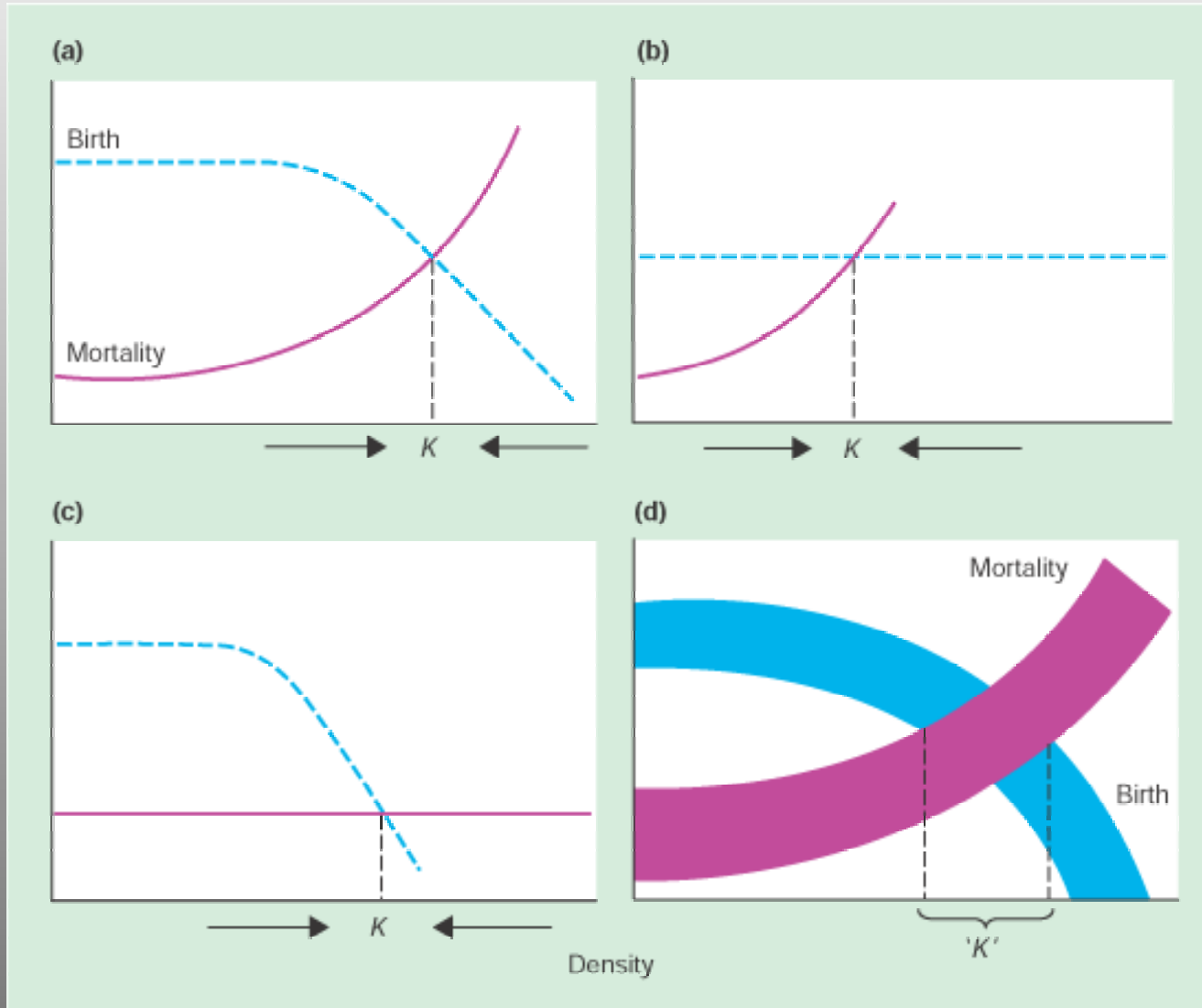
- **Regulacija** je tendencija populacije da smanjuje svoju veličinu kada kada se nalazi iznad određene razine, a da je povećava kada je ispod te razine. Drugim riječima, regulacija se može događati samo kao rezultat procesa ovisnih o gustoći, a koji djeluju preko stopa fekunditeta, preživljavanja/mortaliteta, te migracija jedinki
- S druge strane abundancija populacije biti će **određena** svim faktorima i procesima koji utječu na populaciju, bez obzira da li su oni ovisni ili neovisni o gustoći
- Čini se da su Anderwartha i Birch više bili zaokupljeni pitanjem što **određuje** abundancije, dok je Nicholson više bio zaokupljen pitanjem što **regulira** abundancije populacija

Mogu li se stavovi o ovisnosti i neovisnosti o gustoći pomiriti?

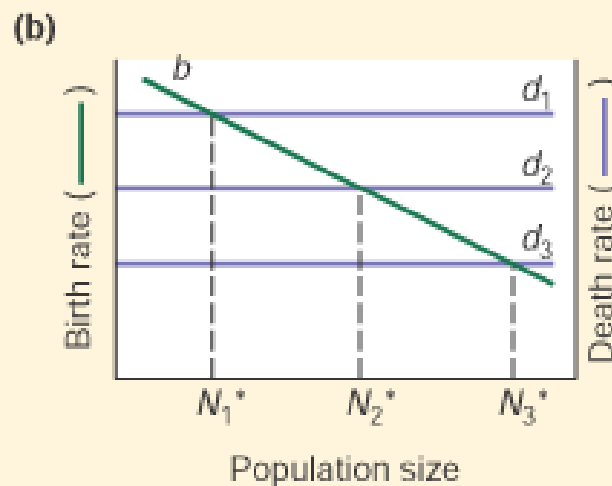
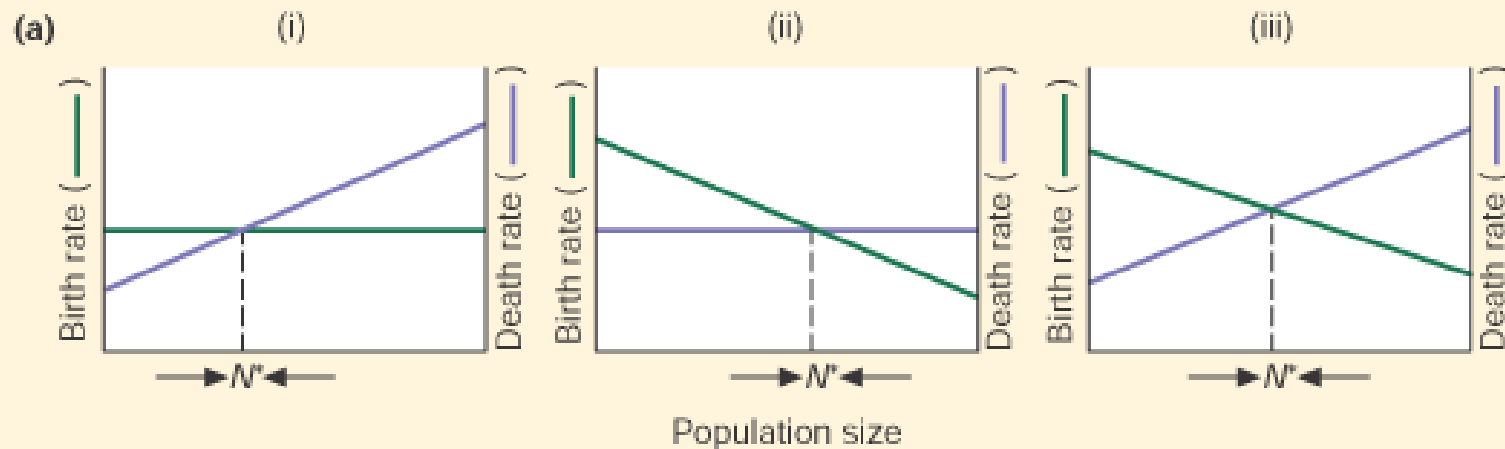


Kada je Smith (1961) podatke o porastu broja štetoina na cvjetovima ruža od listopada do studenog prikazao kao funkciju veličine njihove populacije u listopadu dobio je ovisnost o gustoći

Logistički model rasta vrijedi ukoliko su stopa fekunditeta ili stopa mortaliteta ili obje ovisne o gustoći

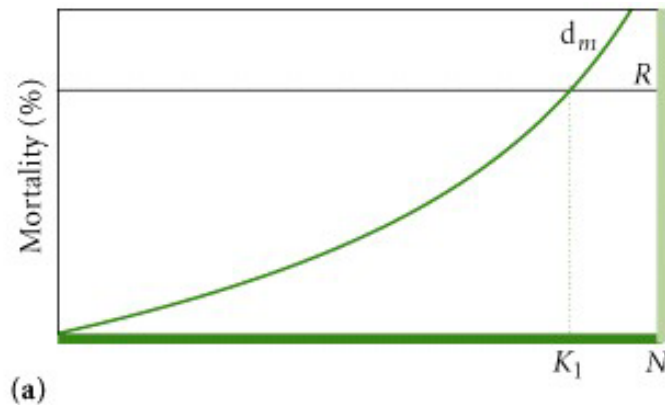


(a) Populacija je regulirana o gustoći ovisnim stopama fekunditeta i/ili mortaliteta

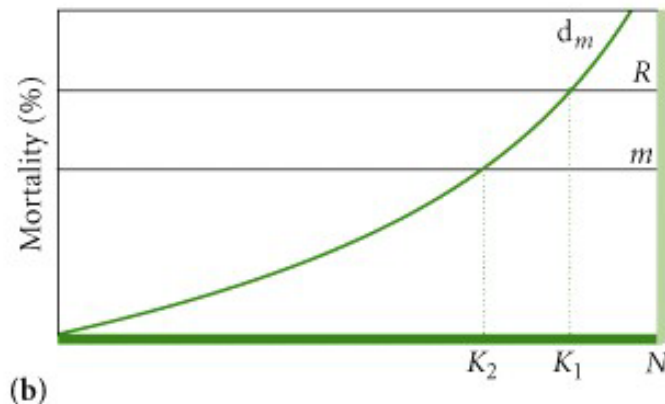


(b) Populacija je regulirana o gustoći ovisnom stopom fekunditeta i o gustoći neovisnim stopama mortaliteta (stope mortaliteta određene su fizikalnim uvjetima u okolišu)

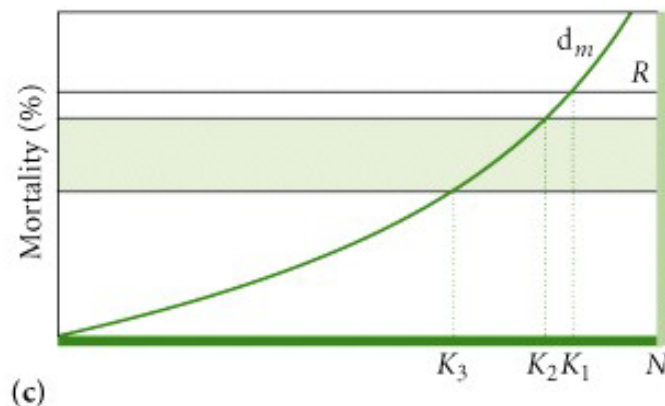
M. Šolić: Osnove ekologije



Faktori ovisni o gustoći i faktori neovisni o gustoći mogu biti u interakciji što rezultira vrlo složenim utjecajem na veličinu populacija



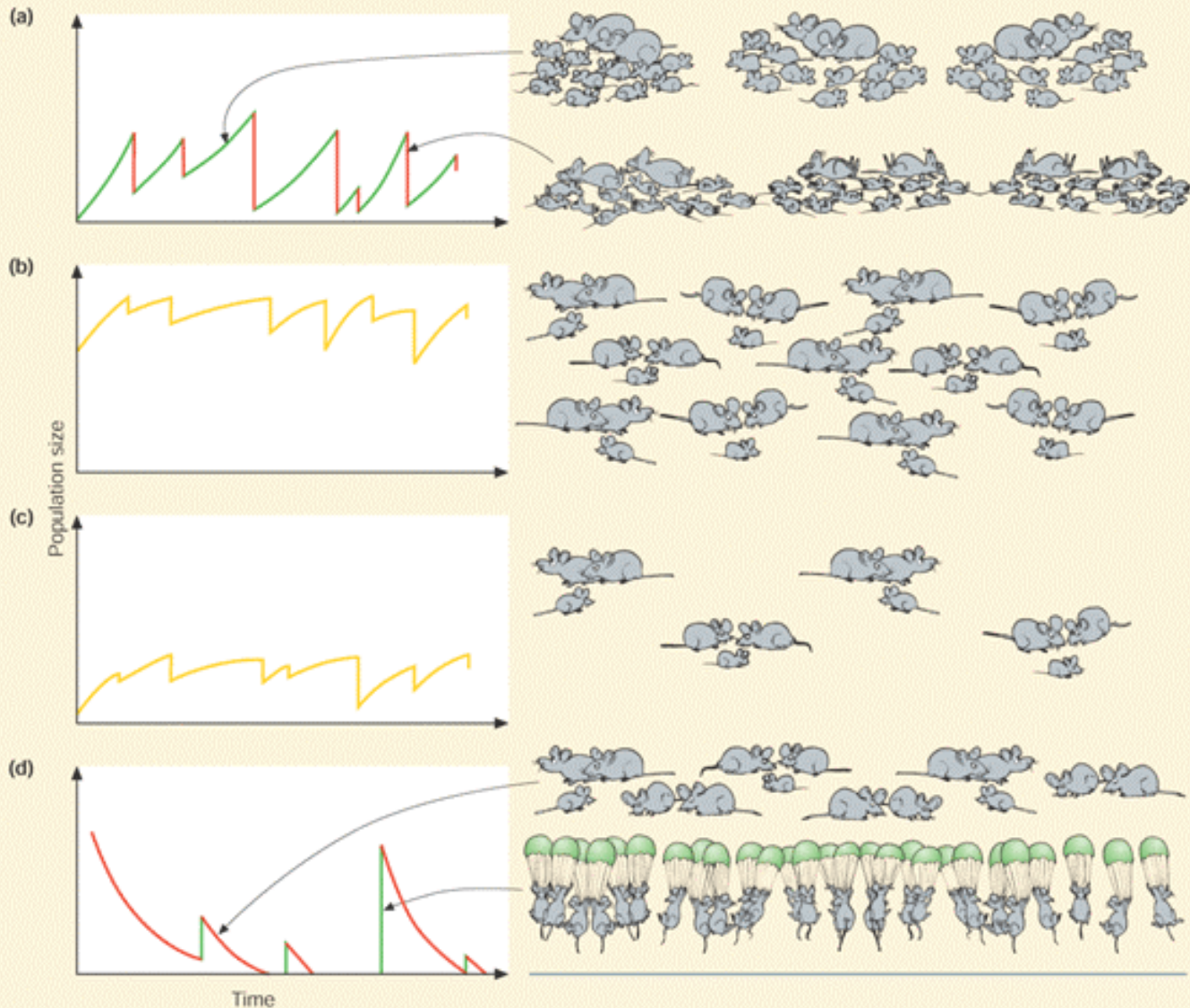
Populacija s konstantnom stopom reprodukcije i stopom mortaliteta koja je ovisna o gustoći



Pored stope mortaliteta ovisne o gustoći, populacija trpi i faktor mortaliteta (m) neovisan o gustoći, zbog čega se nosivi kapacitet okoliša smanjuje na vrijednost K_2

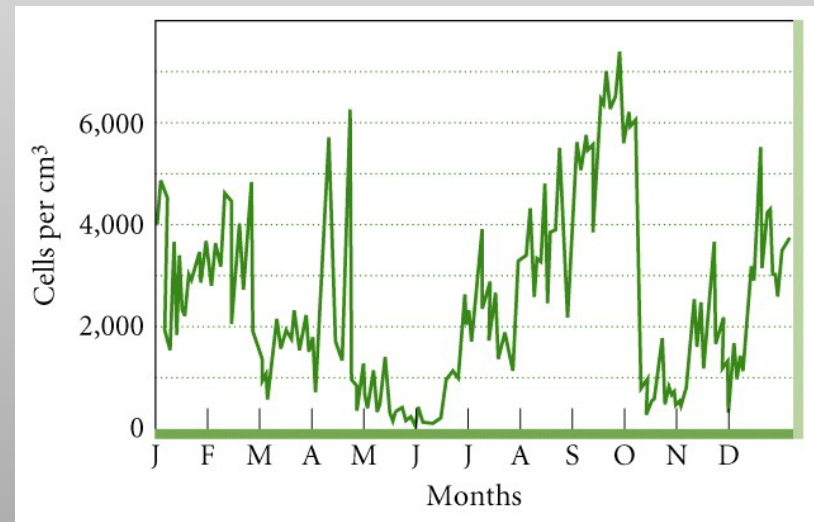
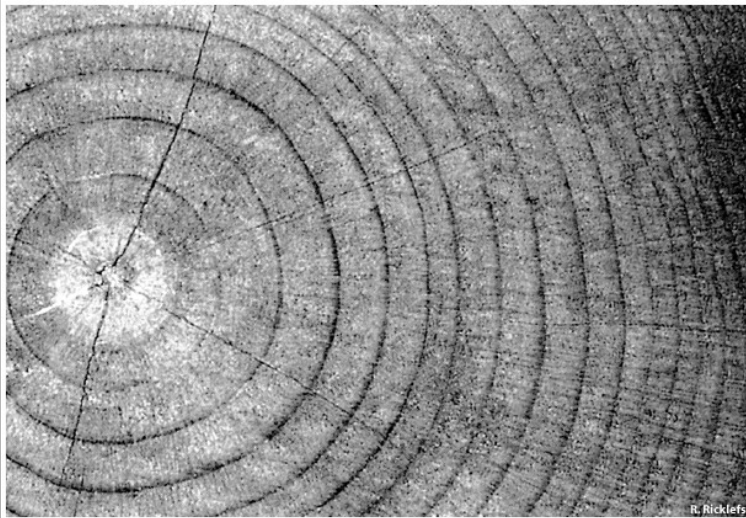
Faktor mortaliteta koji nije ovisan o gustoći fluktira u ovisnosti o varijacijama u okolišu, pa nosivi kapacitet okoliša fluktira između K_1 i K_2

Dinamika populacija: Zaključak



Vrlo je vjerojatno da nijedna populacija u prirodi nikada nije u potpunoj ravnoteži. Umjesto toga čini se razumnijim očekivati da ćemo u prirodi naći: (a) populacije koje se gotovo uvijek oporavljaju od zadnjeg poremećaja; (b) populacije koje su ograničene velikom i (c) malom količinom resursa; te (d) populacije koje se obično nalaze u opadanju nakon iznenadnih epizoda kolonizacije

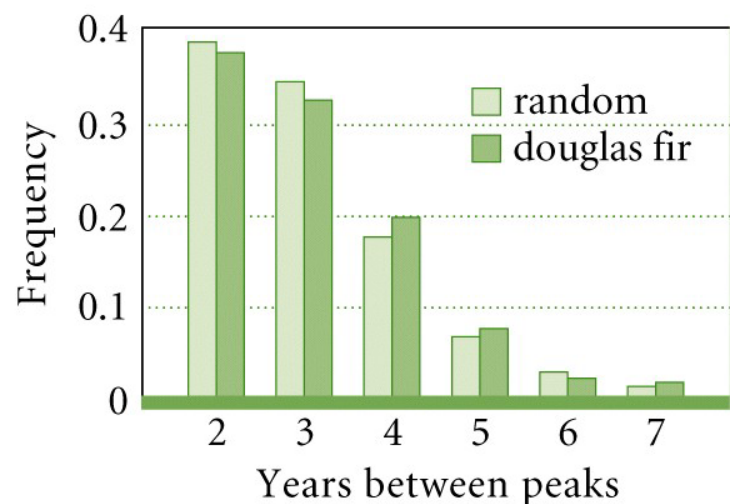
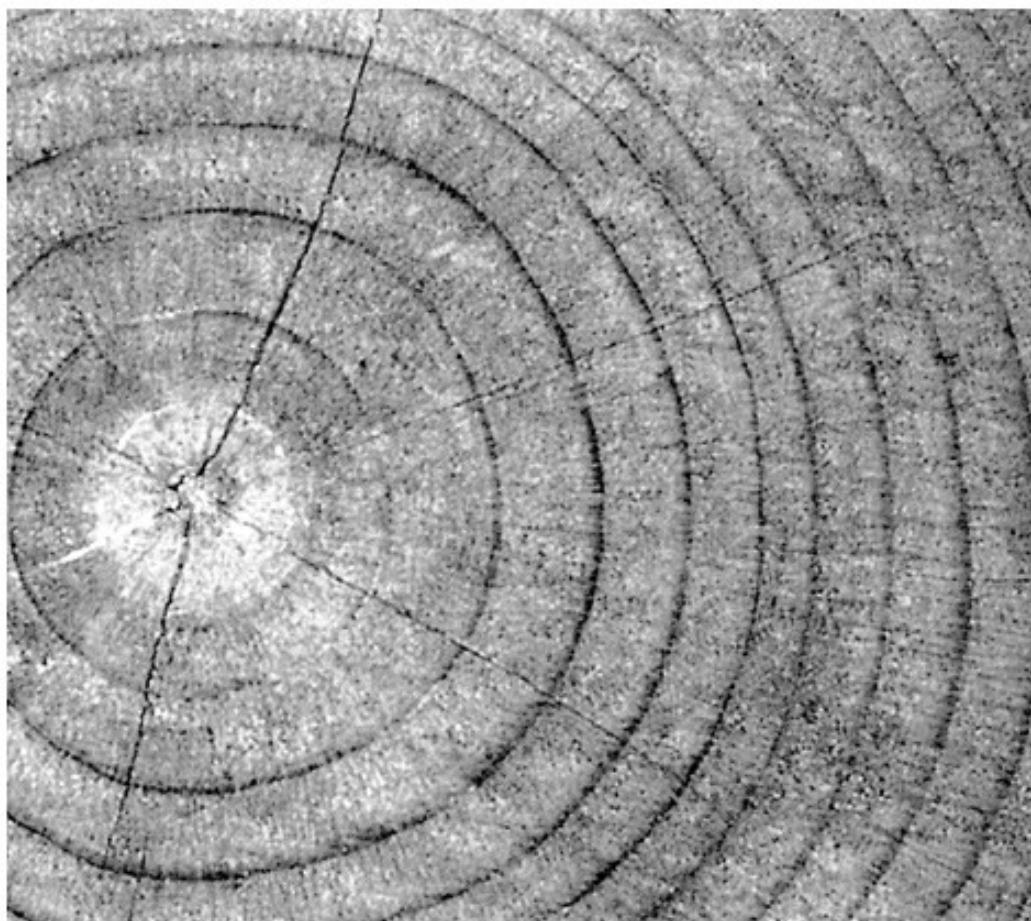
Fluktuacije i cikličko kretanje populacija



Što su fluktuacije i što ih uzrokuje?

- Fluktuacije su promjene u veličini populacije koje mogu biti nepravilne ili se mogu događati u pravilnim ciklusima
- Uzrok fluktuacija može biti dvojak:
 - 1. Populacije teže dostići veličinu koja je u ravnoteži s uvjetima u okolišu, a ta je vrijednost određena nosivim kapacitetom okoliša. Kako se uvjeti u okolišu neprestalno mijenjaju, tako se mijenja i vrijednost nosivog kapaciteta. Kretanje populacija prema stalno promjenljivoj vrijednosti kapaciteta okoliša rezultira fluktuacijama njihove veličine
 - 2. Varijacije u veličini populacija mogu pored promjena u okolišu također biti i rezultat unutrašnje dinamike odgovora populacija na te promjene

Osim dnevnih, lunarnih ili sezonskih promjena u okolišu koje su pravilne, većina promjena u okolišu nije periodička već se događa u nepravilnim vremenskim razmacima (ekstremne hladnoće ili vrućine, obilne kiše ili suše) ili čak slučajno (uragani, potresi, požari). Biološki su odgovori na ovakve promjene u okolišu također nepravilni



Analiza širine godova kod stabala (koji ukazuju na uvjete u okolišu) pokazala je da se taj niz brojeva ne razlikuje statistički od niza slučajnih brojeva

Varijacije gustoće populacija ovise o veličini fluktuacija uvjeta u okolišu, ali isto tako i o prirodnoj stabilnosti populacije

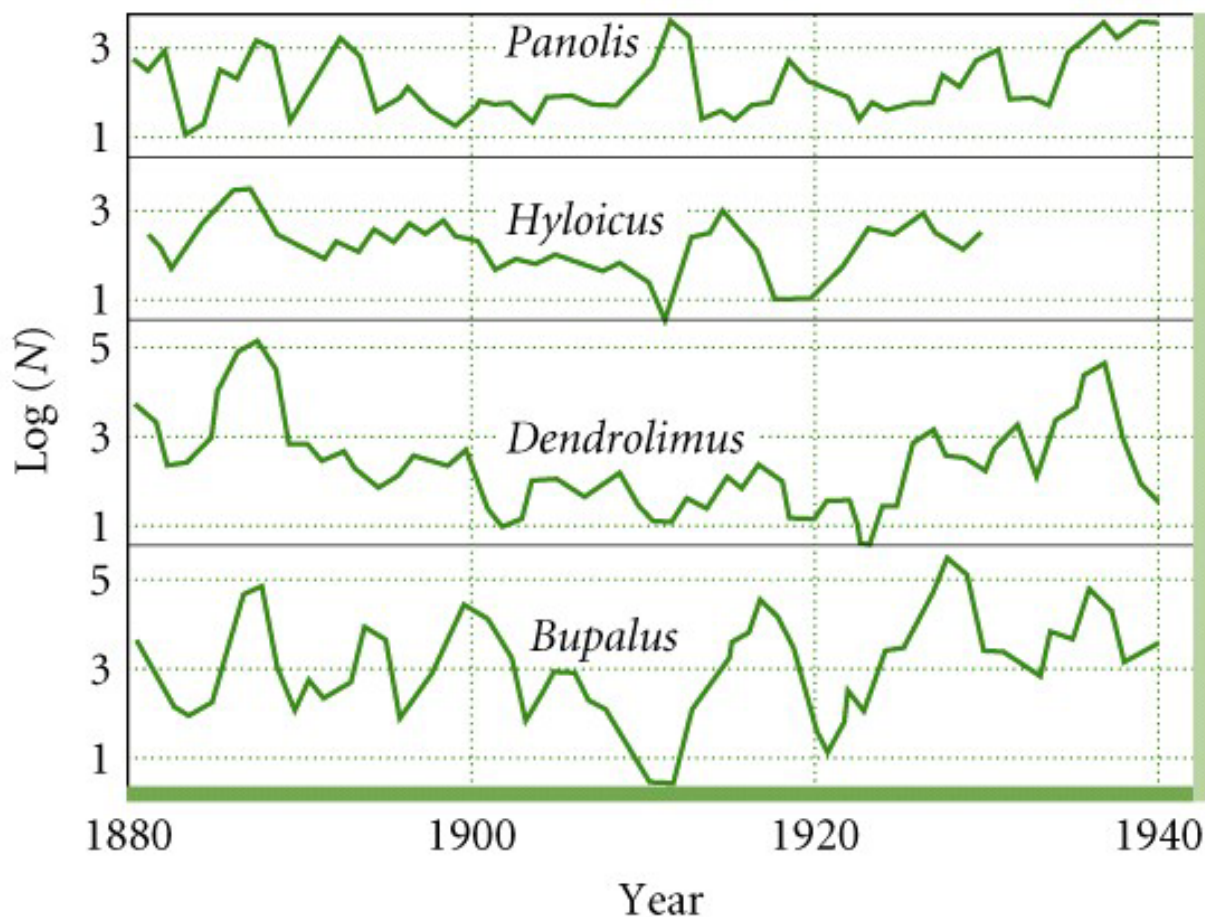


Nakon unošenja ovaca na Tasmaniju ranih 1800-tih njihov je broj rastao do 1950, kada je dostigao ravnotežnu vrijednost. Od tada je pokazivao nepravilne fluktuacije koje su bile relativno male u usporedbi s ukupnom veličinom populacije

Za razliku od malih varijacija u broju ovaca, male i kratko-živeće jednostanične alge pokazivale su vrlo velike fluktuacije (koje su iznosile nekoliko redova veličine) tijekom vrlo kratkog razdoblja (nekoliko dana ili tjedana)

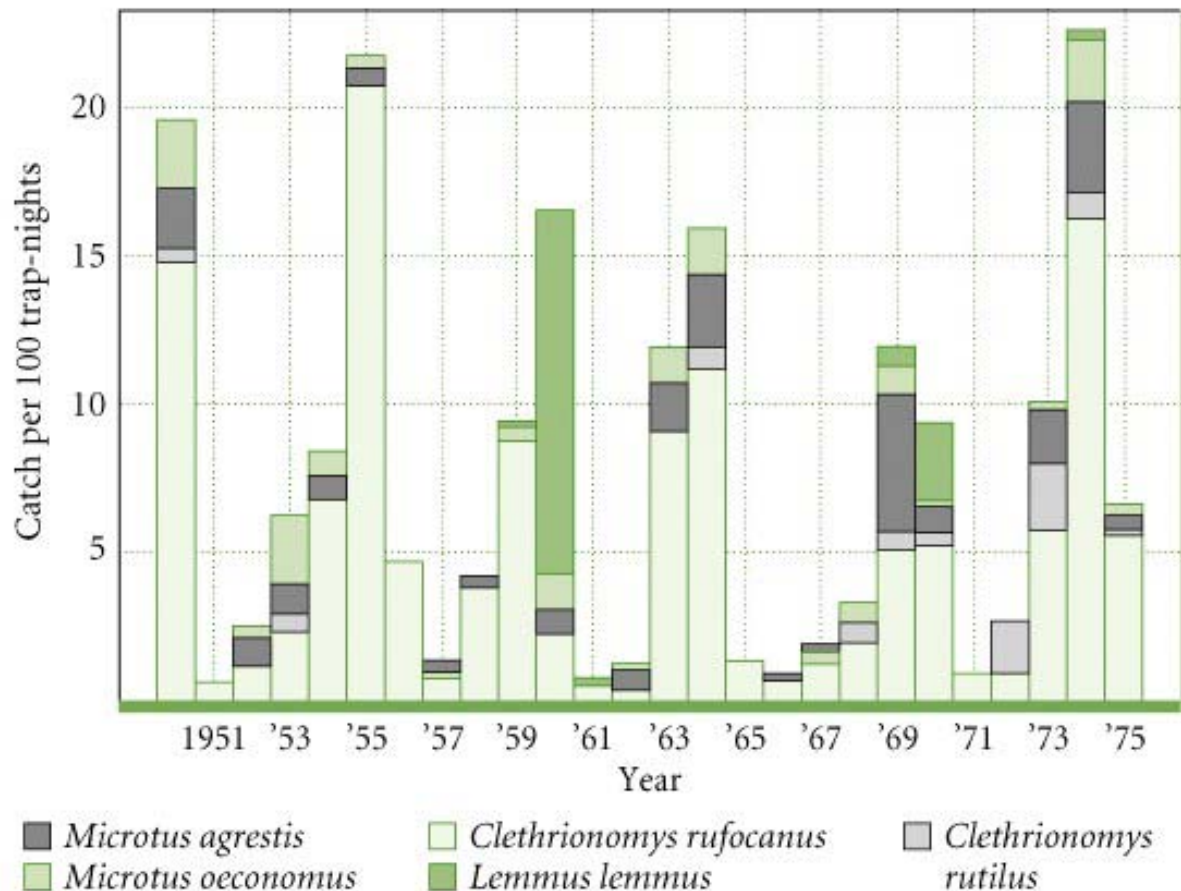


Populacije sličnih vrsta na istom području mogu reagirati na različite faktore u okolišu



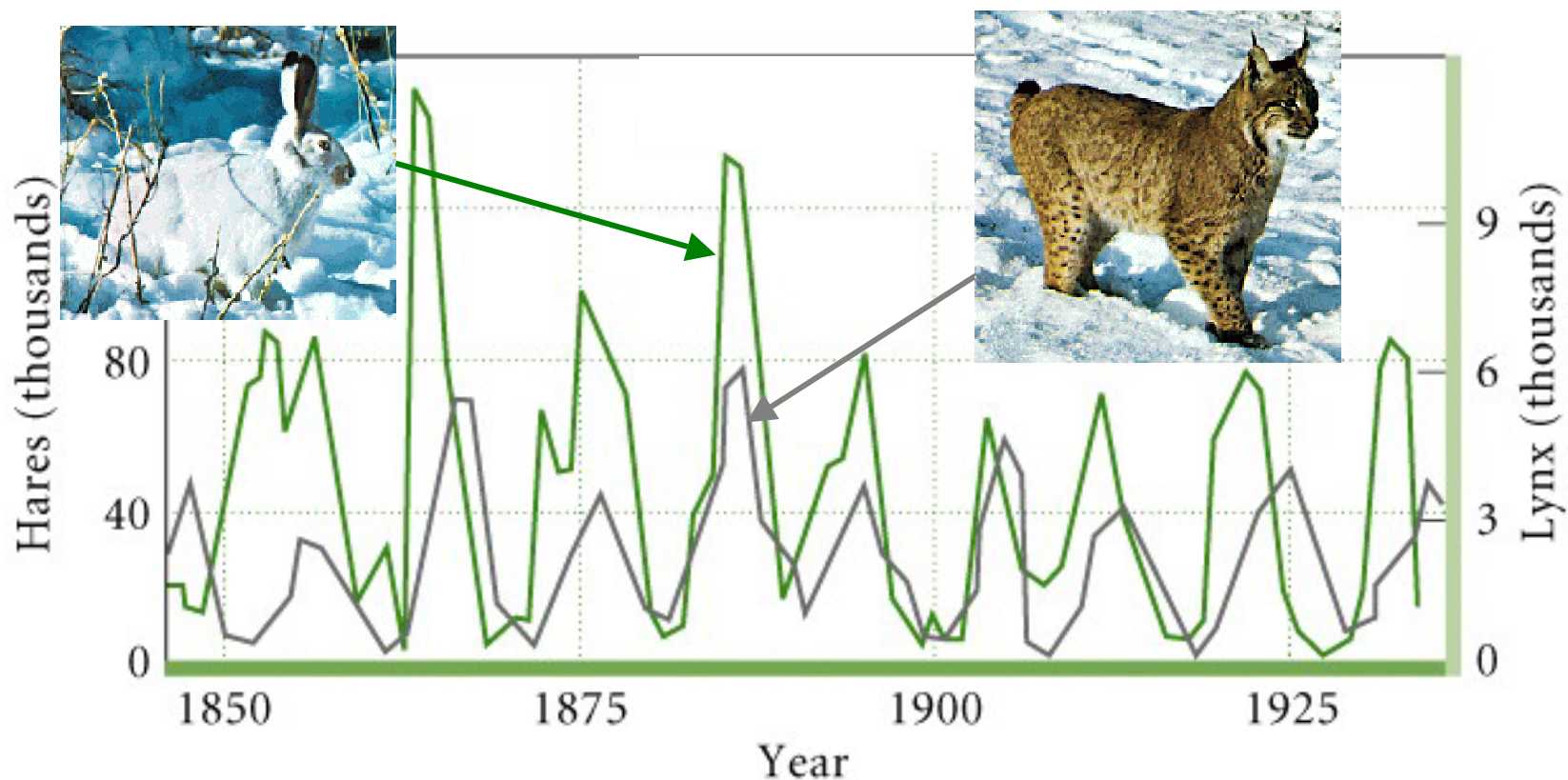
Četiri vrste moljaca čije se ličinke hrane istom vrstom hrane (borove iglice) fluktuirale su tijekom 60-godišnjeg razdoblja više-manje neovisno jedna o drugoj. S obzirom da su klima i hrana djelovale jednako na sve vrste, za pretpostaviti je da je regulacija njihovih populacija bila određena specijaliziranim predatorima ili parazitima

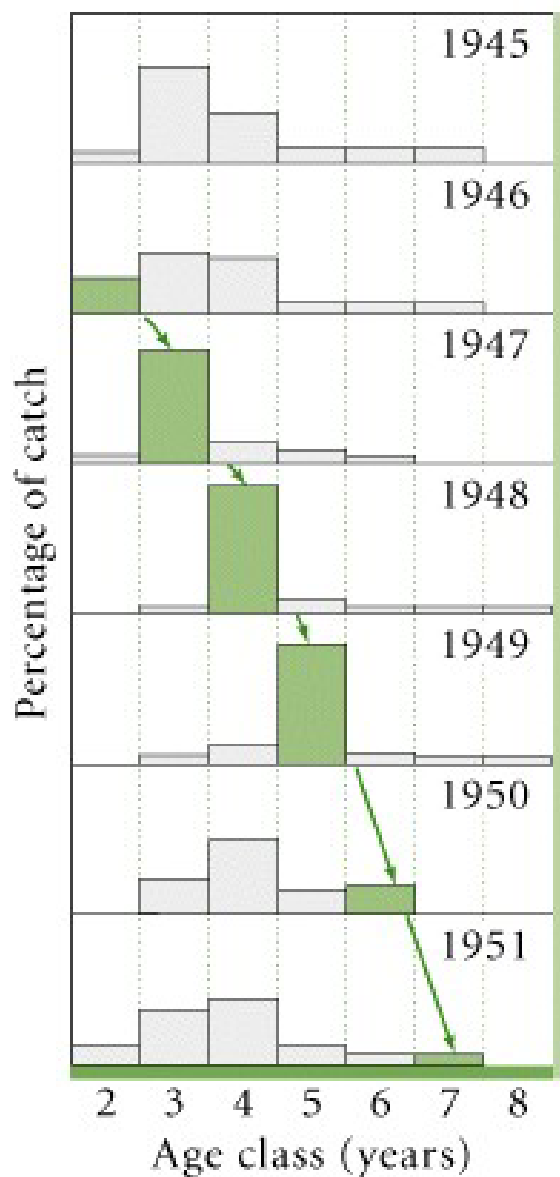
Neke populacije pokazuju pravilne cikličke oscilacije gustoće



Varijacije u broju malih sisavaca u sjevernoj Finskoj pokazuju pravilne cikluse koji se ponavljaju svakih 4-5 godina. Ciklusi su dominantno određeni najabundatnijom vrstom, ali su i ciklusi drugih vrsta više-manje sinkronizirani s njom

Populacije risa i njegovog glavnog plijena zeca pokazuju vrlo pravilne fluktuacije koje slijede cikluse od oko 10 godina. Fluktuacije ovih dviju vrsta su sinkronizirane na način da promjene abundancije risa slijede promjene abundancije zeca sa zakašnjenjem od 1-2 godine





Varijacije u stopi mortaliteta između različitih dobnih kategorija mogu uzrokovati promjenu dobne strukture populacija tijekom vremena

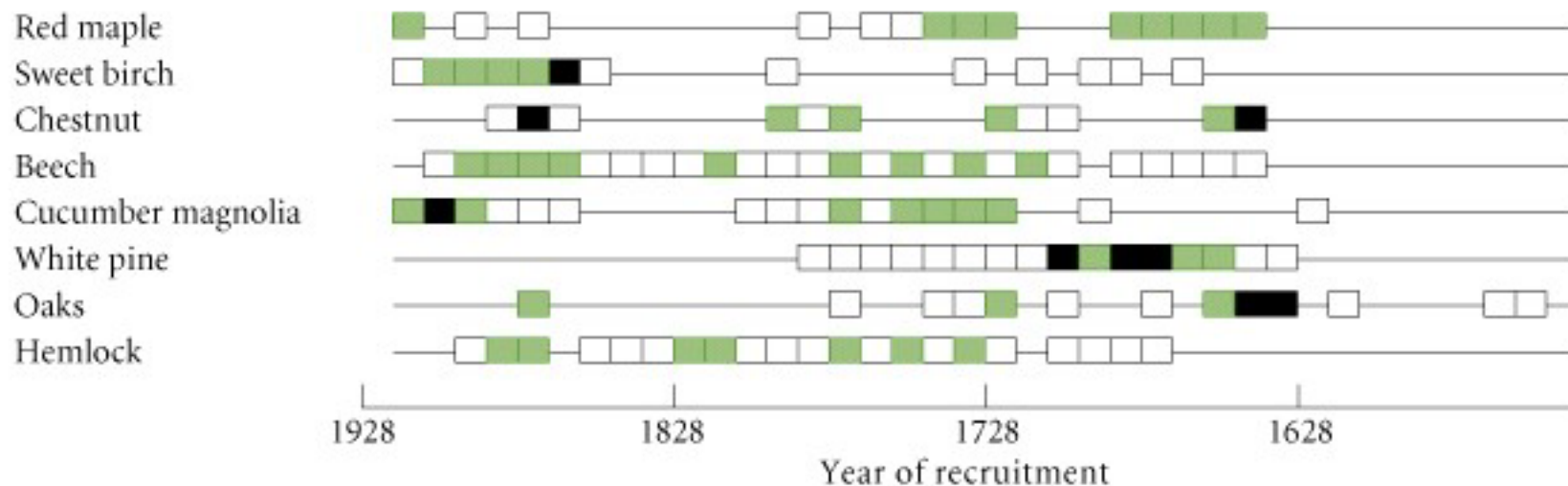
Veličina pojedinih dobnih kategorija nam govori o tome što se s populacijom događalo u prošlosti



Većina riba ulovljenih u jezeru Erie tijekom 1947, 1948 i 1949 pripada godištu izmriješćenom 1944. Ovi podaci upućuju na činjenicu da je 1944 bila vrlo uspješna godina što se tiče mriješta i preživljavanja jaja i ličinki

Fluktuacije različitih vrsta drveća u listopadnoj šumi u Pensilvaniji

Percentage of each species 0–5 □ 5–15 ■ 15–40 ■

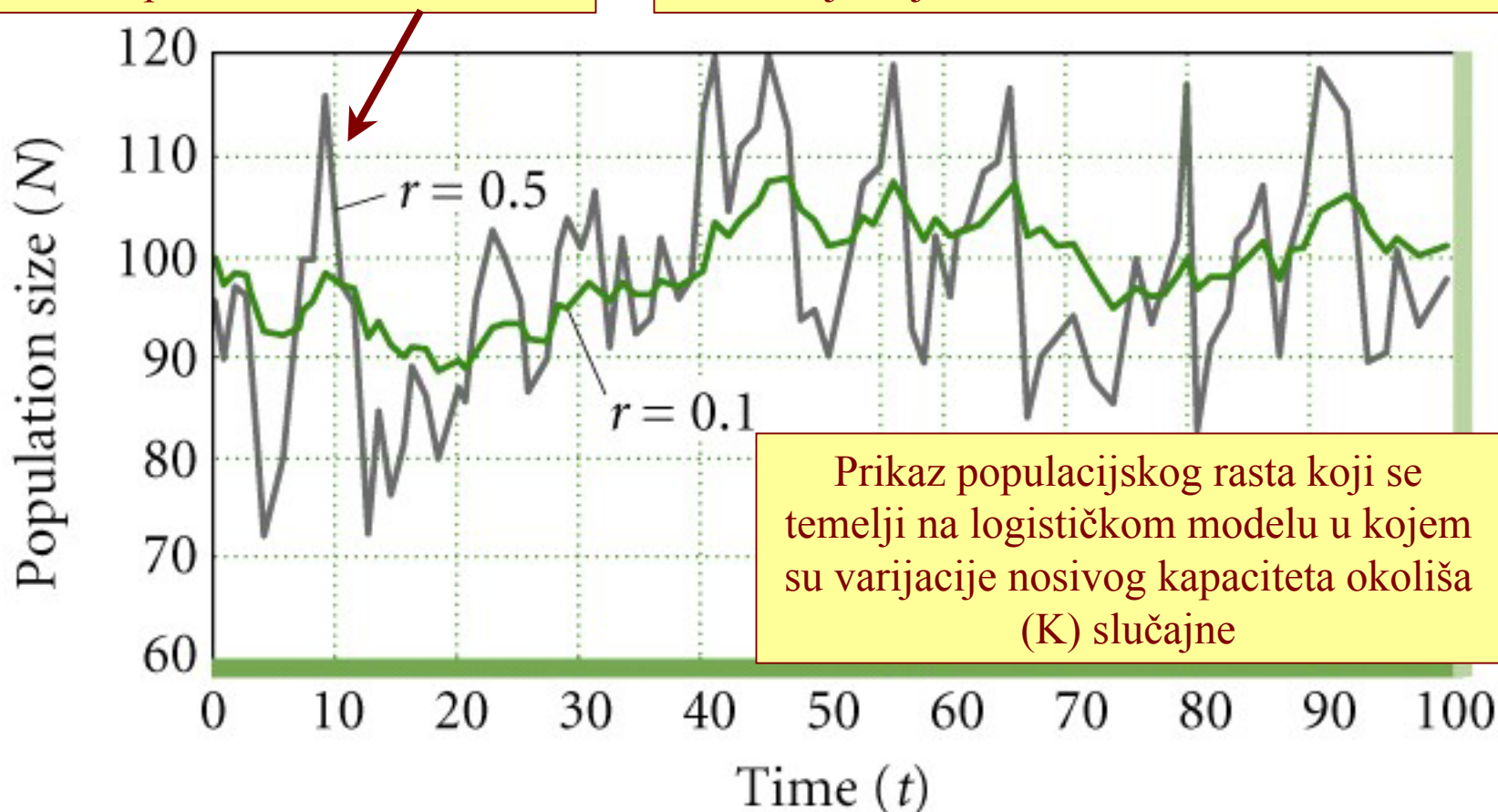


Godine velikih suša i požara značajno su utjecale na fluktuacije gustoće pojedinih vrsta drveća, pa prema tome i na udio pojedinih vrsta u šumi

Populacije koje imaju veću stopu rasta striktnije slijede promjene u okolišu od populacija s manjom stopom rasta

Populacija s većom stopom rasta striktnije slijedi fluktuacije nosivog kapaciteta okoliša

$r \gg 1$ populacija vrlo brzo odgovara na promjene
 $r \ll 1$ populacija ne daje odgovor na kratkoročne fluktuacije uvjeta u okolišu



Karakteristično vrijeme povratka

- Promjene u okolišu mijenjaju vrijednost nosivog kapaciteta okoliša (K), uslijed čega se populacija dovodi izvan ravnoteže
- Koliko će populacija biti uspješna u dostizanju nove vrijednosti K (u povratku na ravnotežu) ovisit će o kapacitetu populacije za rastom u odnosu na period fluktuiranja faktora u okolišu koji je odgovoran za nastale promjene

Karakteristično vrijeme povratka $(T) = 1/r$

- Populacija će vrlo striktno slijediti promjene u okolišu ukoliko vrijedi:

$T < \text{period fluktuiranja faktora okoliša} / 2\pi$

**“Analiza ključnog faktora” i “k-faktor analiza”:
Prepoznavanje faktora odgovornog za promjenu veličine
populacije**

- **“Analiza ključnog faktora” (Morris, 1959):** Faktor porasta populacije od vremena t do $t+1$ je produkt fekunditeta (F) i preživljavanja respektirajući potencijalne faktore mortaliteta (S_i):

$$N_{t+1} = N_t F S_1 S_2 S_3 \dots$$

ili

$$\log N_{t+1} = \log N_t + \log F + \log S_1 + \log S_2 + \log S_3 \dots$$

- **“k-faktor analiza” (Varley i Gardwell, 1960):** Koristi se “snagom ubijanja” ($k = -\log s$) svakog pojedinog uzročnika mortaliteta, te njegovom udjelu u ukupnoj “snazi ubijanja” ($k_{\text{tot}} = k_1 + k_2 + k_3 + \dots$)

“k-faktor analiza”

PRIMJER: Kanadski
krumpirov kornjaš
(*Leptinotarsa decemlineata*)



Razvojni stadij (kornjaš koji napada krumpir)	Broj na 96 okopa krumpira	Broj uginulih	Faktor mortaliteta	Log N	k
Jaja	11799	2531	Nepoložena jaja	4.072	$k_{1a} = 0.105$
	9268	445	Neoplođena jaja	3.967	$k_{1b} = 0.021$
	8823	408	Oborine	3.946	$k_{1c} = 0.021$
	8415	1147	Kanibalizam	3.925	$k_{1d} = 0.064$
	7268	376	Predatori	3.861	$k_{1e} = 0.024$
Rane ličinke	6892	0	Oborine	3.838	$k_2 = 0.000$
Kasne ličinke	6892	3722	Starvacija	3.838	$k_3 = 0.337$
Pupe	3170	16	Parazitizam	3.501	$k_4 = 0.002$
Ljetni odrasli	3154	126	Omjer spolova	3.499	$k_5 = -0.017$
Ženke	3280	3264	Emigracija	3.516	$k_6 = 2.312$
Hibernirajući odrasli	16	2	Smrzavanje	1.204	$k_7 = 0.058$
Proljetni odrasli	14			1.146	
					$k_{tot} = 2.926$

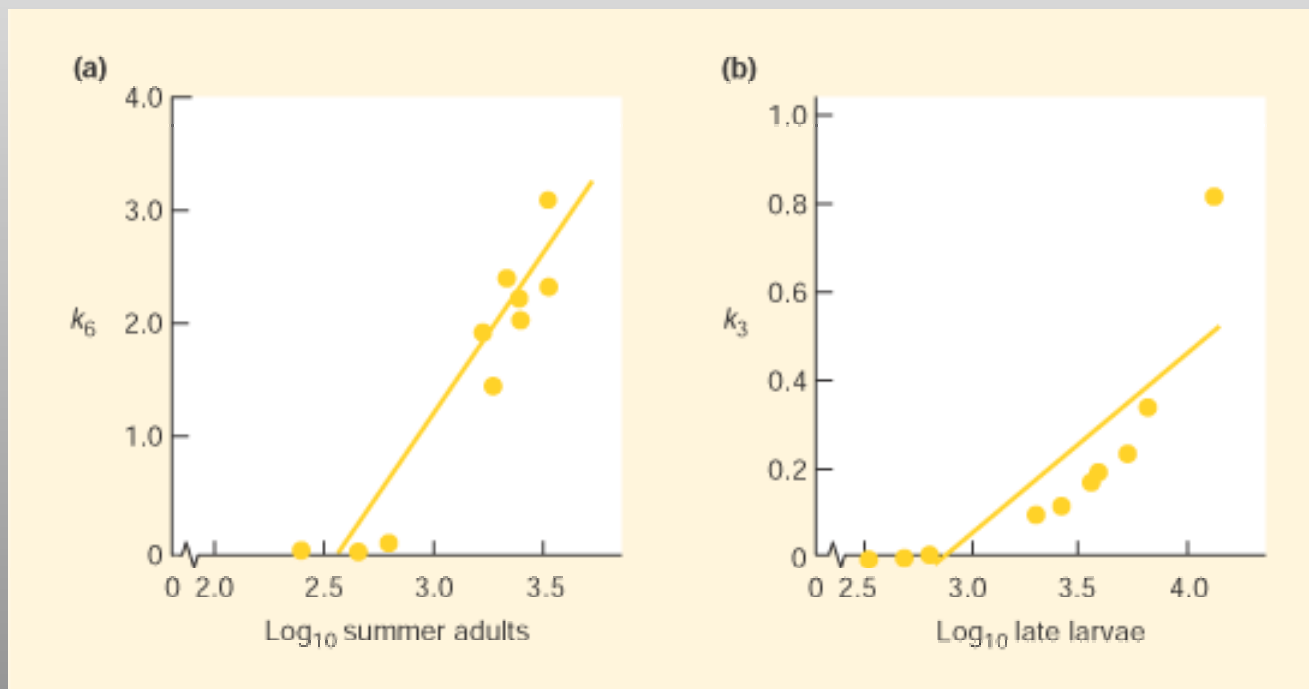
Faktor mortaliteta (smanjenja broja jedinki u populaciji)	k (10-godišnji srednjak)	Koeficijent regresije prema k_{tot}
Nepoložena jaja	$k_{1a} = 0.095$	- 0.020
Neoplođena jaja	$k_{1b} = 0.026$	- 0.005
Oborine (jaja)	$k_{1c} = 0.006$	0.000
Kanibalizam (jaja)	$k_{1d} = 0.090$	- 0.002
Predacija (jaja)	$k_{1e} = 0.036$	- 0.011
Oborine (rane ličinke)	$k_2 = 0.091$	0.010
Starvacija (kasne ličinke)	$k_3 = 0.185$	0.136
Parazitizam (pupe)	$k_4 = 0.033$	- 0.029
Nejednak omjer spolova	$k_5 = -0.012$	0.004
Emigracija	$k_6 = 1.543$	0.906
Smrzavanje	$k_7 = 0.170$	0.010
	$k_{\text{tot}} = 2.263$	

“k-faktor analiza”

Emigracija ljetnih odraslih oblika predstavlja ključni faktor koji je u najvećoj mjeri odgovoran za fluktuacije abundancije kornjaša *Leptinotarsa decemlineata*.

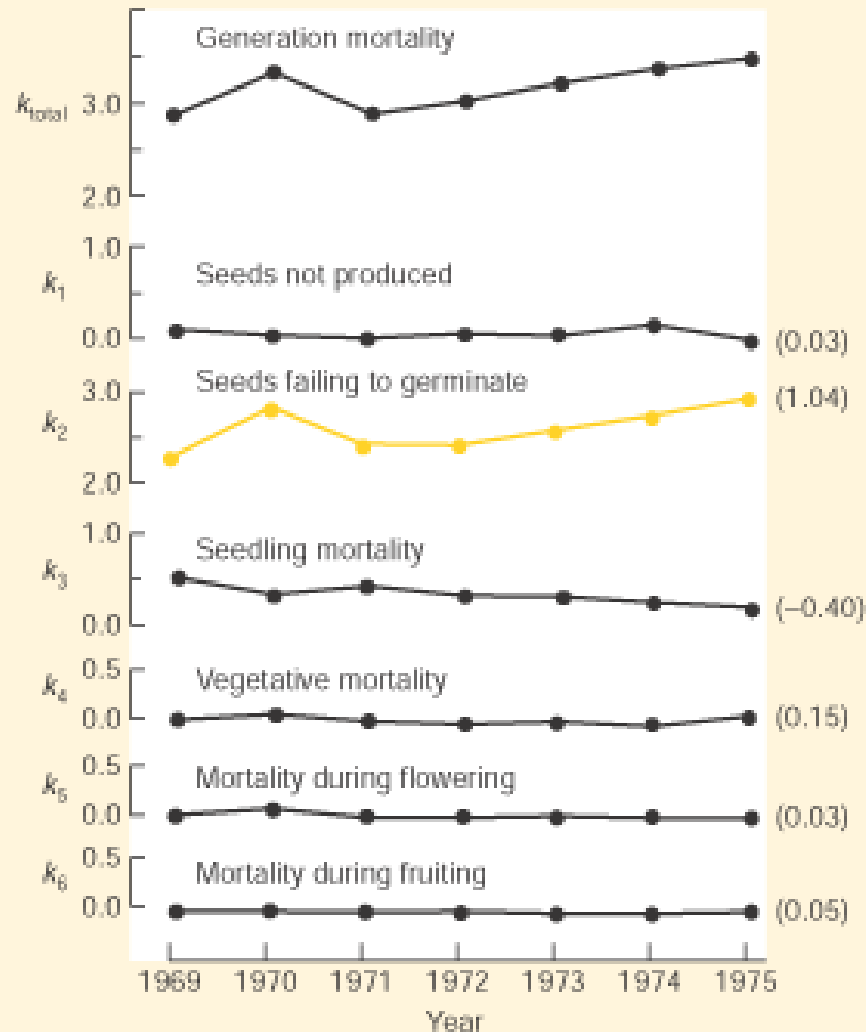
Emigracija čini daleko najveći udio u ukupnom mortalitetu (smanjenju broja) i u visokoj korelaciji je s ukupnim mortalitetom

Dva najvažnija faktora koja utječu na fluktuacije veličine populacije kod krumpirovog kornjaša pokazuju ovisnost o gustoći

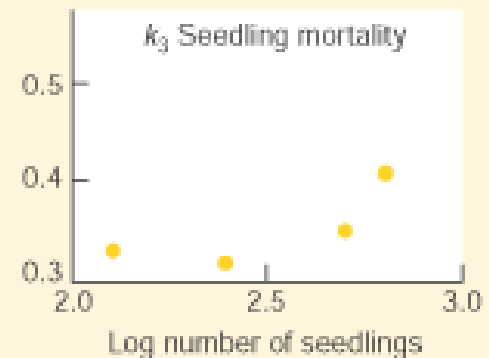


k_6 – emigracija
ljetnih odraslih oblika

k_3 – starvacija kasnih
ličinki



k-faktor analiza za
jednogodišnju biljku *Androsace
septentrionalis* koja raste na
pješčanim dinama



Najveću korelaciju s k_{tot}
pokazuje k_2 (sjemenke koje nisu
proklijale), dok k_3 (mortalitet
mladica) pokazuje najveću
ovisnost o gustoći

Cikličko ponašanje populacija kao rezultat unutrašnjih demografskih procesa

- Brojne prirodne i laboratorijske populacije pokazuju pravilne promjene svoje abundancije (cikličko ponašanje)
- Razvoj populacijskih modela tijekom 1920-tih i 1930-tih je pokazao da populacije koje su izložene čak i neznatnim slučajnim varijacijama u okolišu mogu biti potaknute na osciliranje
- Takvi ciklusi abundancije rezultat su vremenskog kašnjenja u odgovoru populacije na promjene u okolišu (odgovor populacije na promjene u okolišu manifestira se kroz promjene stopa fekunditeta i mortaliteta) (**Analogija s njihalom**)
- Što je kašnjenje u odgovoru veće oscilacije su veće (**Analogija s termostatom**)
- Visoka stopa reprodukcije pridonosi cikličkom ponašanju populacije

Cikličko ponašanje populacija s vremenski odjeljenom reprodukcijom

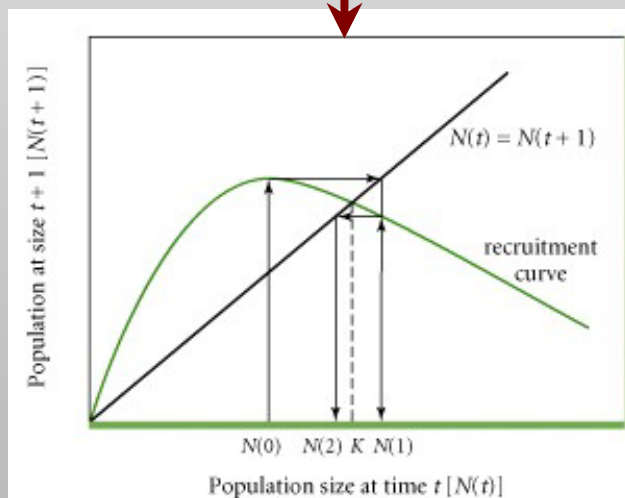
- Logistički model rasta populacija s odjeljenom reprodukcijom već ima u sebi ugrađeno vremensko kašnjenje. Stopa reprodukcije u jednoj godini ovisit će o količini resursa (dakle o gustoći populacije) u prethodnoj godini. Dakle, kod populacija koje se reproduciraju periodički, veličina populacije u vremenu $t+1$ funkcija je veličine populacije u vremenu t
- Ponašanje populacije u blizini točke ravnoteže (K) odlučujuće će ovisiti o stopi rasta (r)

Rickerov model dinamike populacija s vremenski odjeljenim generacijama (Ricker, 1954)

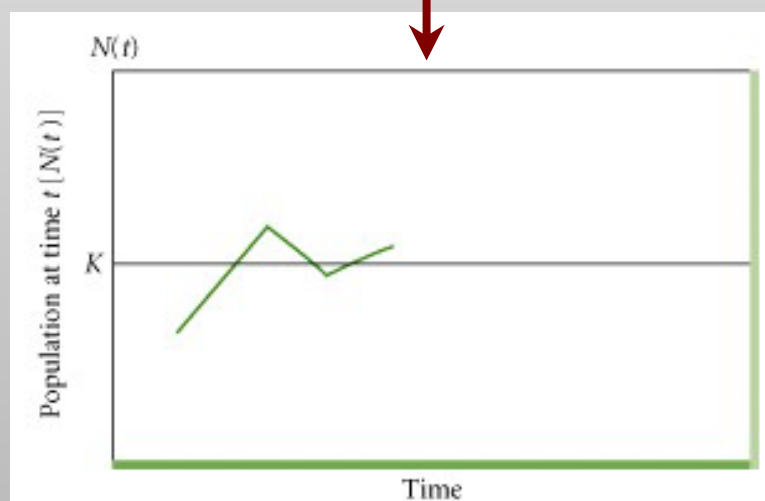
$$N_{t+1} = N_t e^{[r (1-N_t/K)]}$$

Ova se jednačba grafički može prikazati na dva načina

Graf koji prikazuje veličinu populacije u slijedećoj godini kao funkciju tekuće veličine populacije

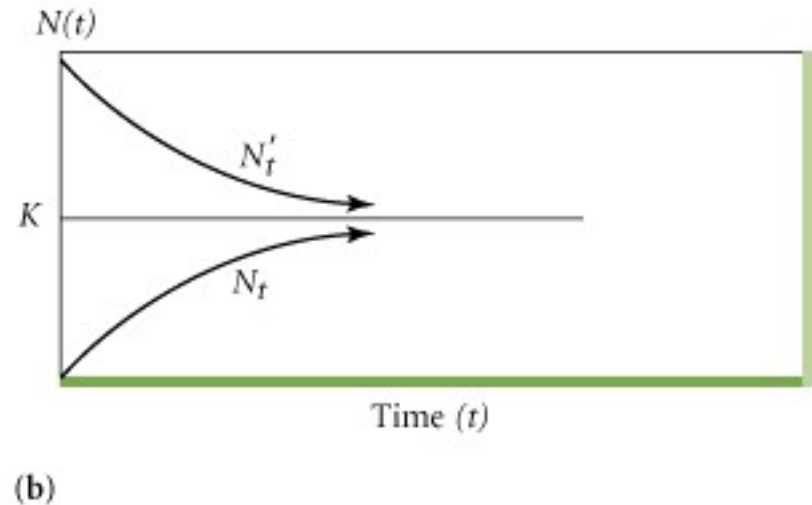
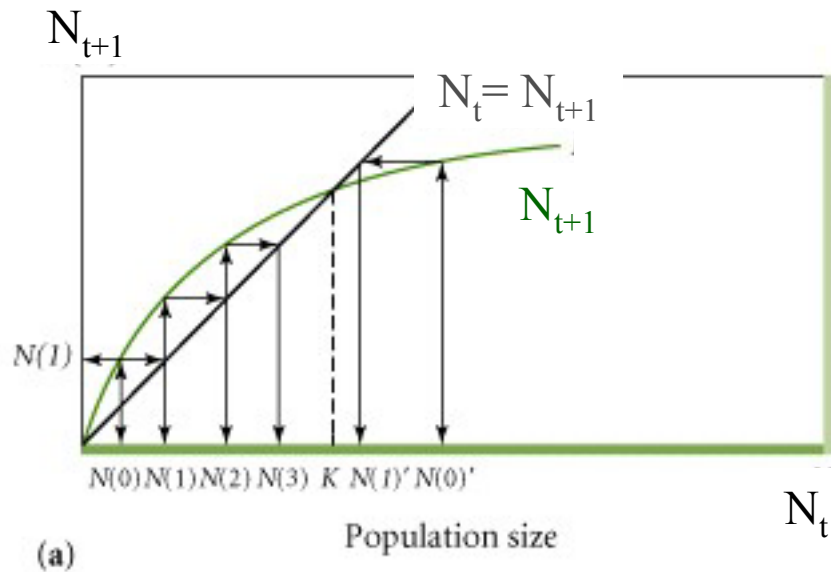


Graf koji prikazuje promjene veličine populacije u vremenu



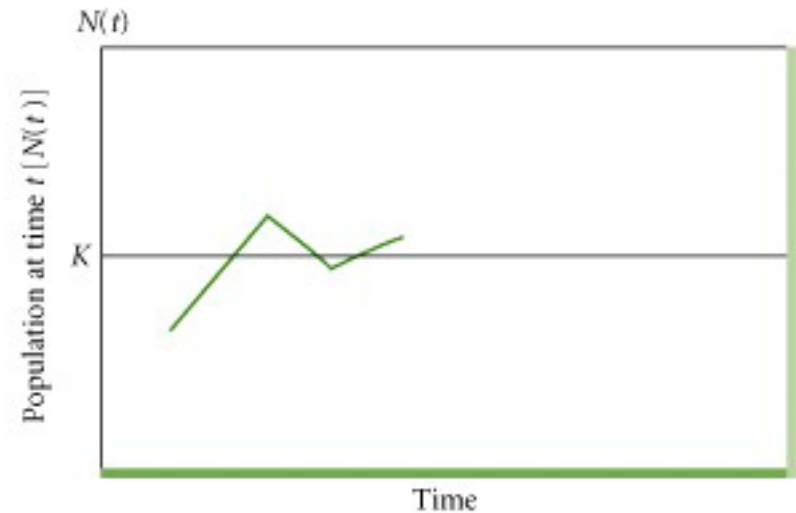
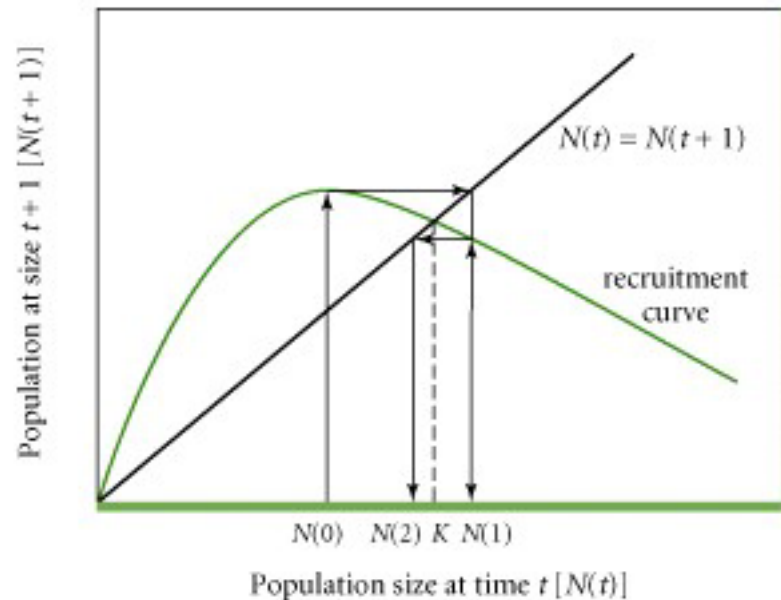
Ponašanje populacije u dostizanju ravnoteže (vrijednosti K)
ovisi o stopi rasta populacije (r)

$$r < 1$$



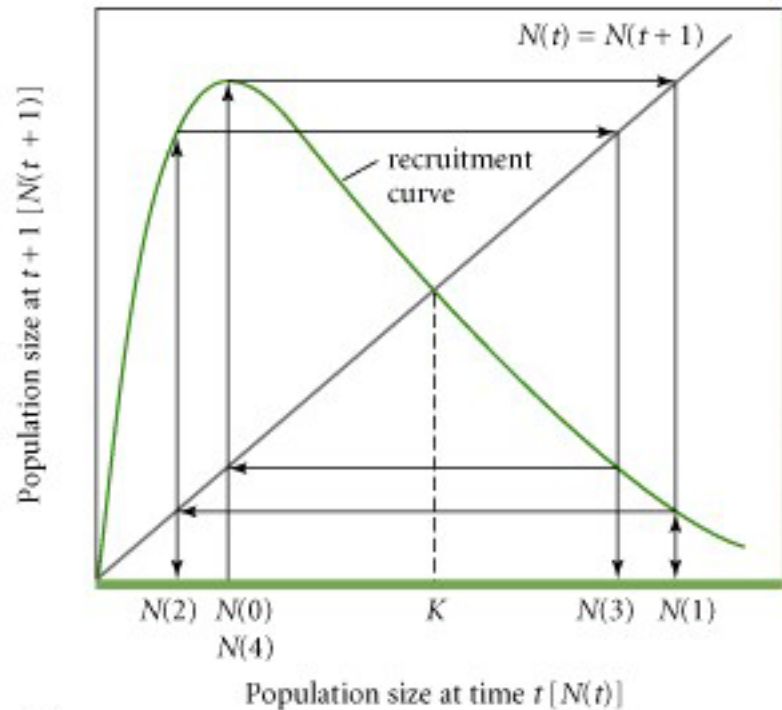
$$\Delta \log N < (\log K - \log N) \Rightarrow \text{jednolično dostizanje ravnoteže}$$

$$1 < r < 2$$

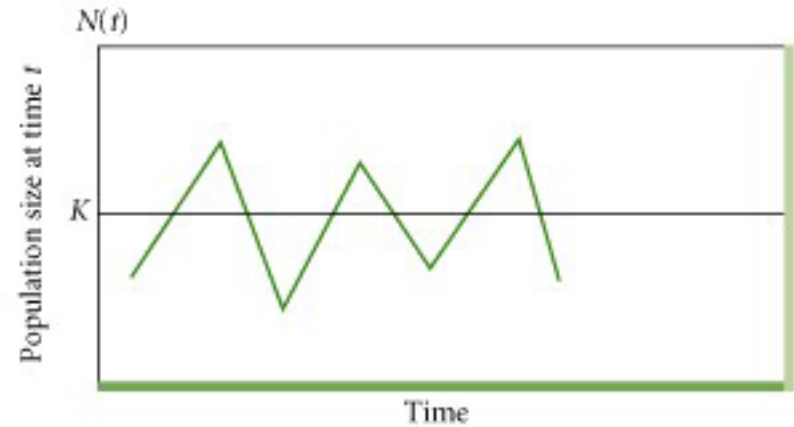


$$\Delta \log N > (\log K - \log N) \Rightarrow \text{prigušena oscilacija}$$

$$r > 2$$



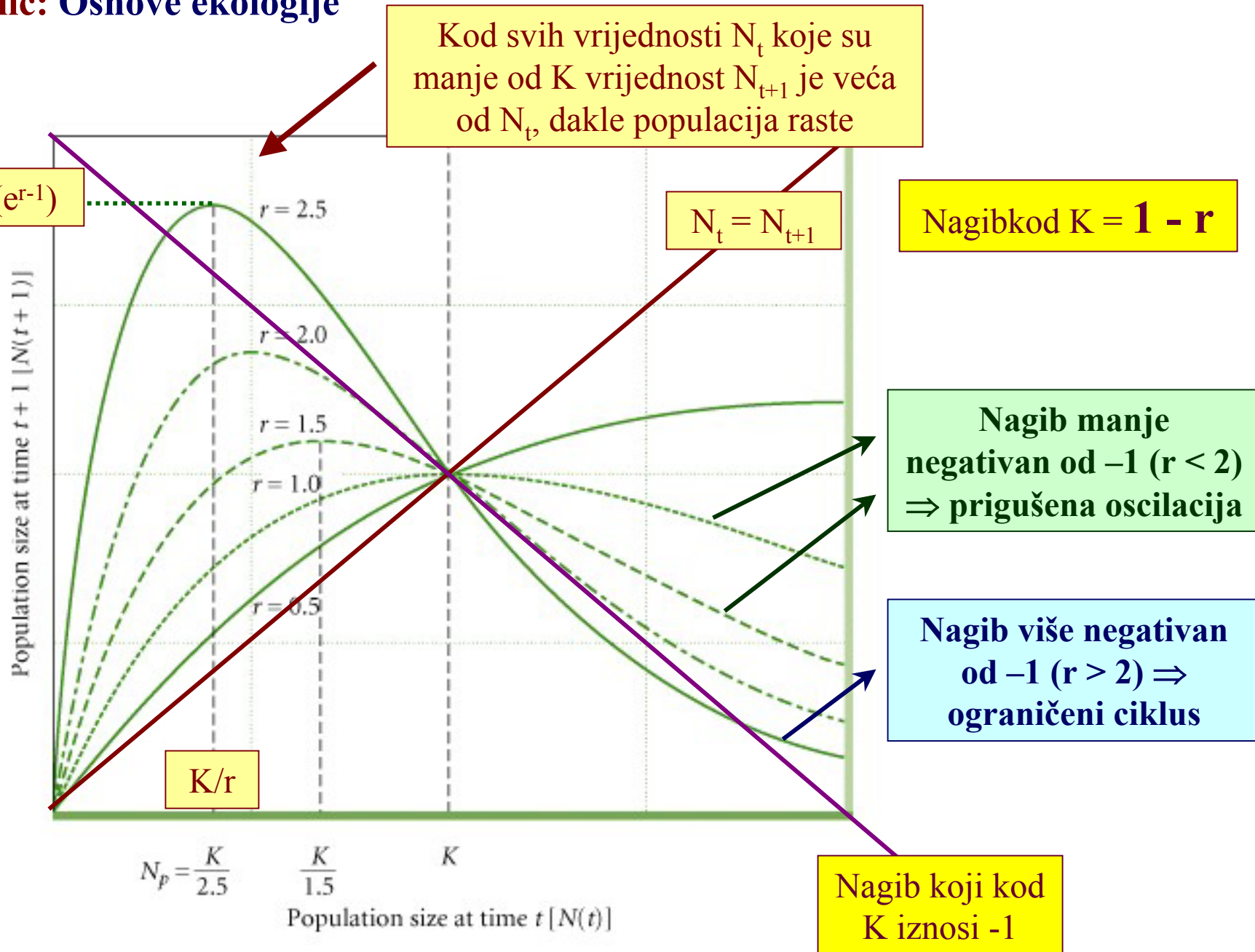
(a)



(b)

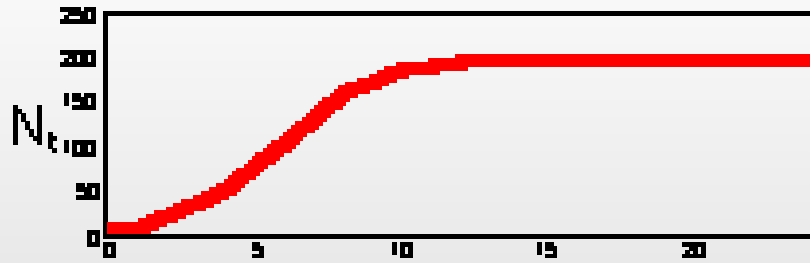
$$\Delta \log N > (\log K - \log N) \Rightarrow \text{ograničeni ciklus; kaos}$$

M. Šolić: Osnove ekologije



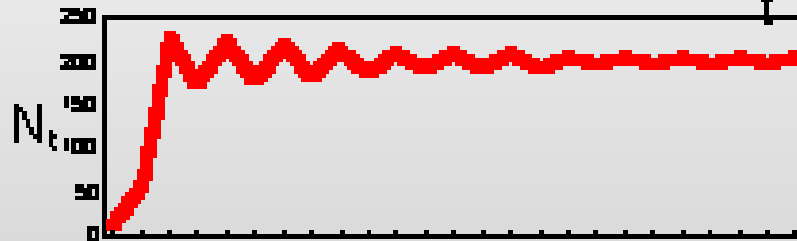
Dinamika populacija s vremenski odjeljenom reprodukcijom
u ovisnosti o stopi rasta (r)

r	Nagib kod K	Maksimalni N_{t+1}	Tip oscilacije
$r < 1$	Pozitivan	Kod $N_t > K$	Nema oscilacije (jednolično dostizanje ravnoteže)
$r = 1$	0	Kod $N_t = K$	Nema oscilacije
$1 < r < 2$	Negativan (manje negativan od -1)	Kod $N_t < K$	Prigušena oscilacija
$r > 2$	Negativan (više negativan od -1)	Kod $N_t < K$	Ograničeni ciklus (kod velikog r “kaos”)



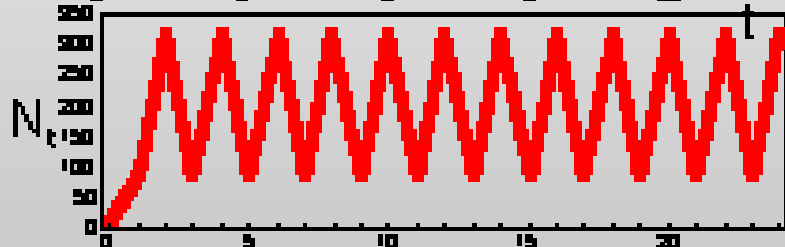
$$r < 1$$

**Jednolično (monotono)
dostizanje ravnoteže**



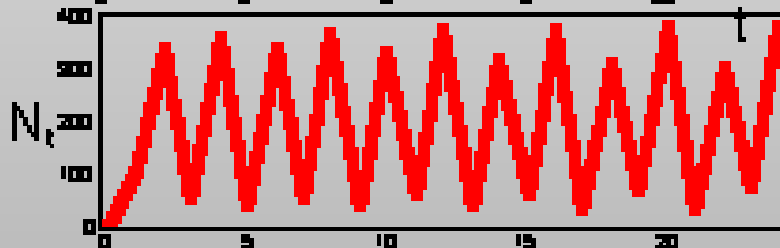
$$1 < r < 2$$

Prigušena oscilacija

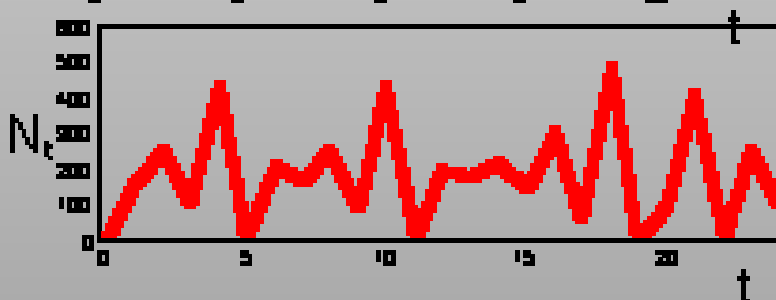


$$r > 2$$

**Stabilno osciliranje
između 2 točke ravnoteže**

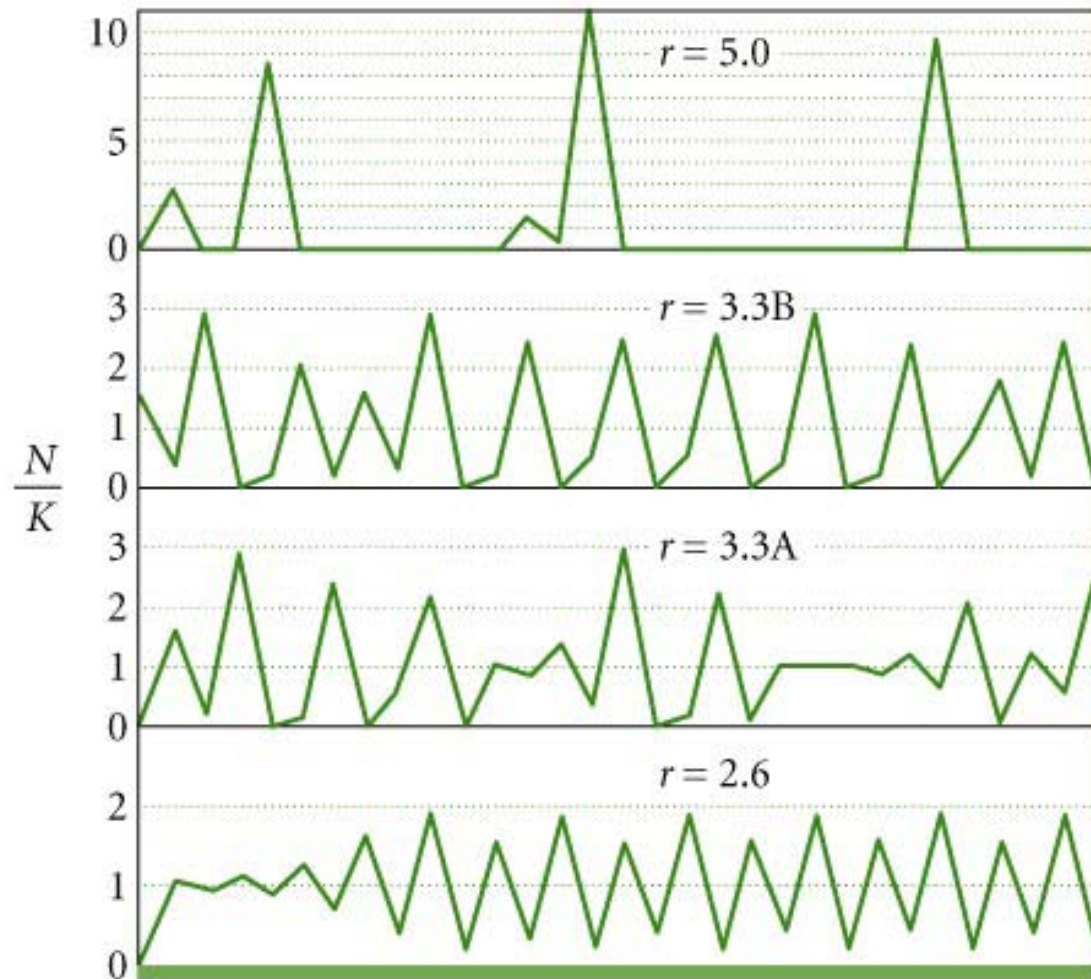


**Stabilno osciliranje
između 4 točke ravnoteže**



**Kaotično ponašanje
populacije**

Primjeri promjena veličine populacija tijekom vremena kod
različitih stopa rasta populacija



Cikličko ponašanje populacija s kontinuiranom reprodukcijom

- U vremenski kontinuiranim modelima rasta do pojave oscilacija dolazi zbog kašnjenja odgovora populacije na efekt ovisnosti o gustoći
- Pretpostavimo da odgovor populacije na ovisnost o gustoći odražava gustoću populacije τ vremenskih jedinica u prošlosti
- Logistička jednačba u kojoj je ugrađeno vremensko kašnjenje u regulaciji populacije, što će za rezultat imati oscilacije, imat će sljedeći oblik:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N_t (1 - N_{(t-\tau)} / K)$$

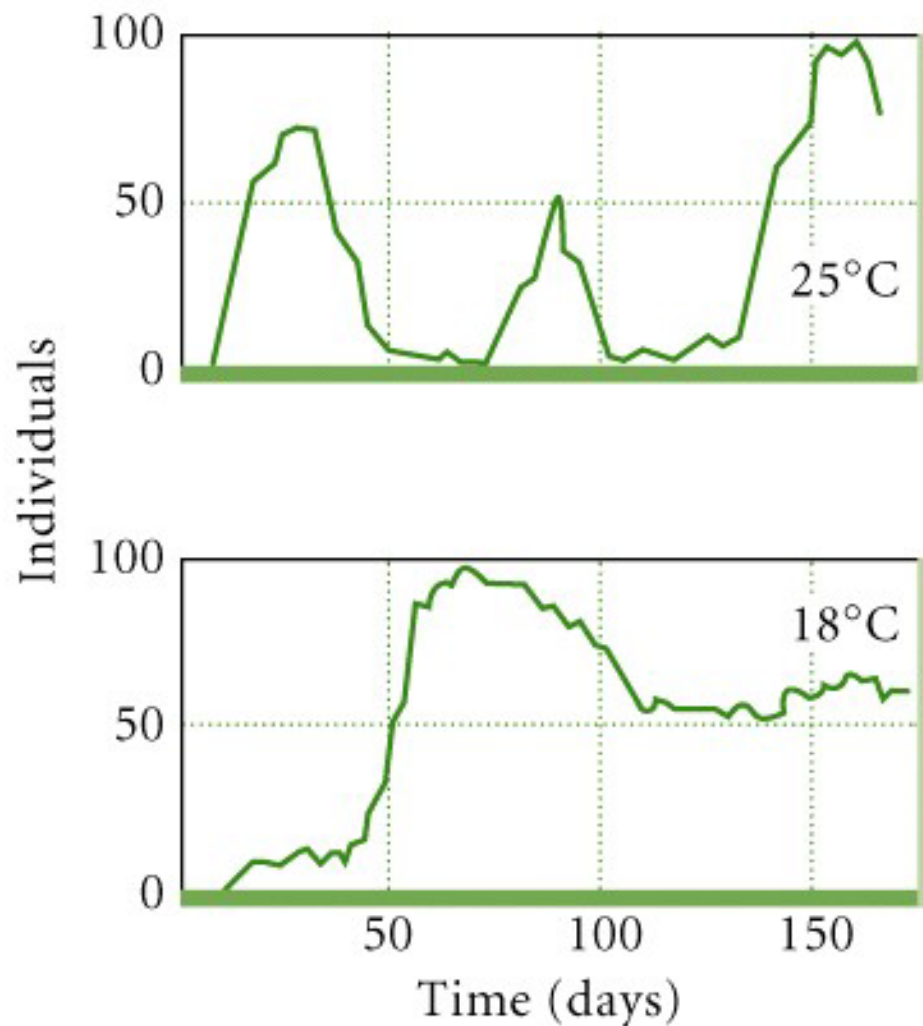
Tip oscilacija ovisi o stopi rasta (r) i vremenu kašnjenja (τ)

$r\tau$	Tip oscilacije
$r\tau < e^{-1}$ (oko 0.37)	Nema oscilacija; populacija raste ili opada jednolično do točke ravnoteže
$r\tau < \pi/2$ (oko 1.6)	Prigušene oscilacije
$r\tau > \pi/2$ (oko 1.6)	Ograničeni ciklus (oscilacije će se povećavati dok maksimalna veličina populacije ne dostigne vrijednost $N = e^{r\tau}K$)

Period osciliranja (vrijeme od pika do pika) u pravilu iznosi oko 4τ ali kako raste r periodi se povećavaju sve do više od 5τ

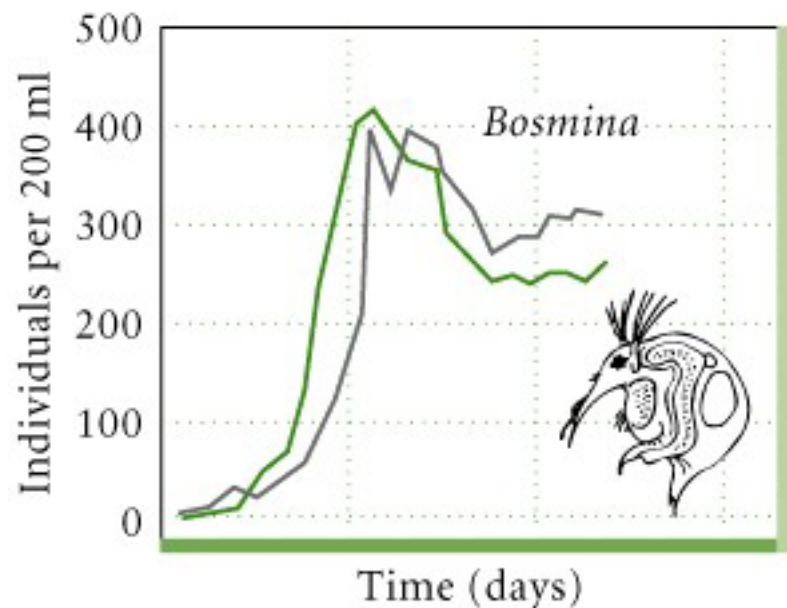
$r\tau$	$N_{\max}/N_{\min}$	Period oscilacija (τ)
≤ 1.57	1.00	Nema ciklusa
1.6	2.56	4.03
1.9	22.2	4.29
2.5	2930.0	5.36

Utjecaj temperature na oscilacije gustoće populacije vodenbuhe (*Daphnia magna*)

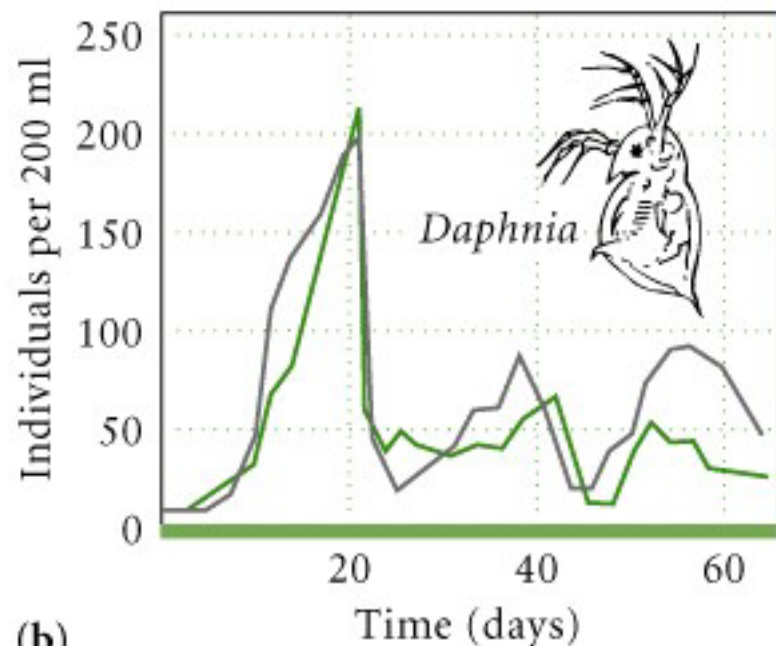


Kod više temperature dolazi do vremenskog kašnjenja u odgovoru populacije što rezultira značajnim oscilacijama (ograničeni ciklus)

Kod niže temperature stopa reprodukcije vrlo brzo opada s porastom gustoće populacije, tako da nema većeg vremeskog kašnjenja što rezultira prigušenim oscilacijama



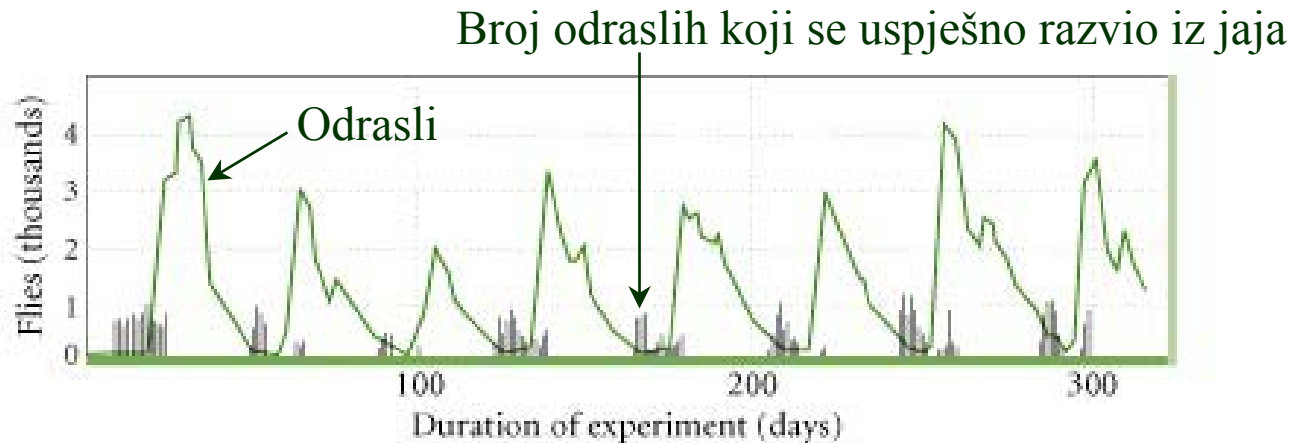
(a)



(b)

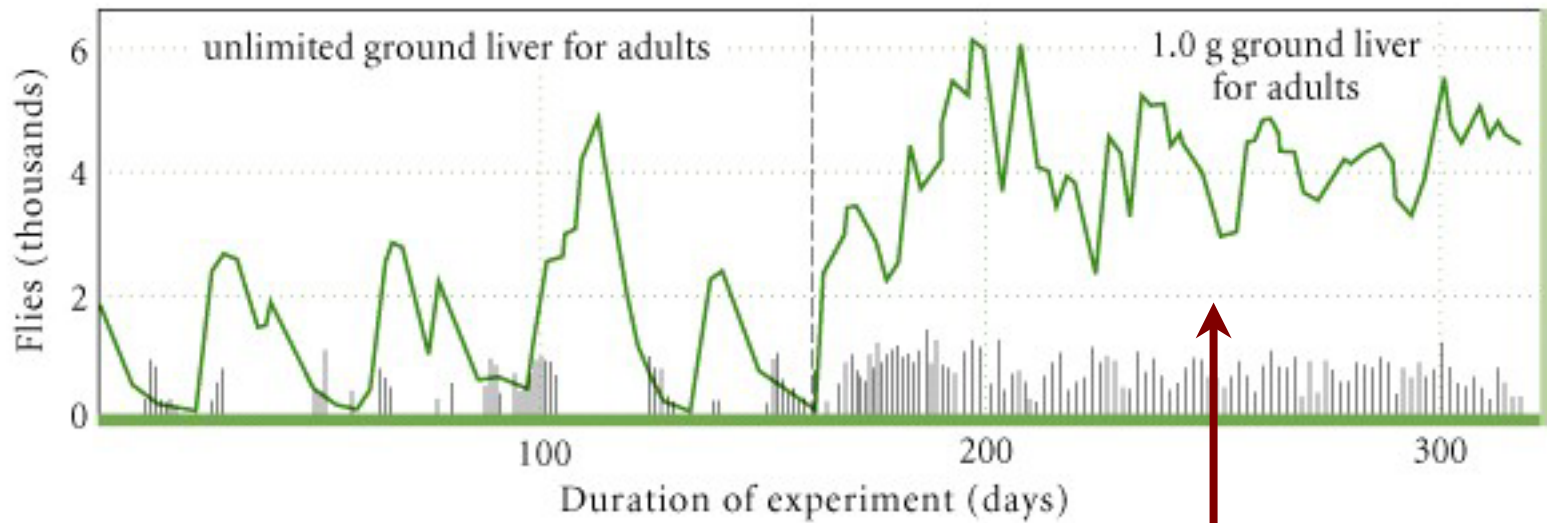
Veća vrsta vodenbuhe (*Daphnia*) sprema rezerve hrane u obliku kapljica masnoće, koje može upotrijebiti kao hranu u razdobljima kada hrane ima manje na raspolaganju. To povećava njeno preživljavanje i uvodi vremensko kašnjenje koje se manifestira kroz ograničene cikluse. Manja vrsta (*Bosmina*) sprema malo hrane pa brzo odgovara na porast gustoće populacije i brzo dostiže ravnotežnu vrijednost

Eksperiment s muhom (*Lucilia cuprina*) (Nicholson, 1958)



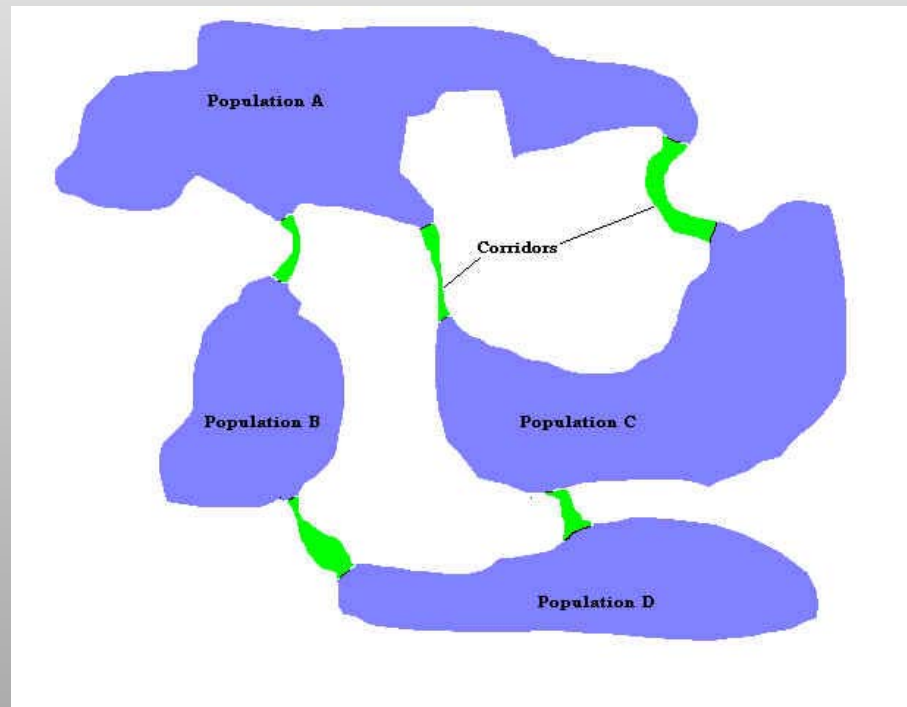
Ličinkama je hrana ograničena na 50 g jetre dnevno, dok odraslim muhama hrana nije bila ograničena. Broj odraslih muha je oscilirao od 0 (u populaciji su bili prisutni samo jaja i ličinke) do 4000 jedinki, a period osciliranja je bio između 30 i 40 dana. Oscilacije odraslih muha rezultat su vremenskog kašnjenja u odgovoru populacije na gustoću kroz njihove stope fekunditeta i mortaliteta. Kada su odrasle jedinke bile brojne broj položenih jaja bio je velik, te je došlo do snažne kompeticije između jedinki za ograničeni izvor hrane, što je rezultiralo malim preživljavanjem jaja i ličinki.

Eksperiment s muhom (*Lucilia cuprina*) (Nicholson, 1958)

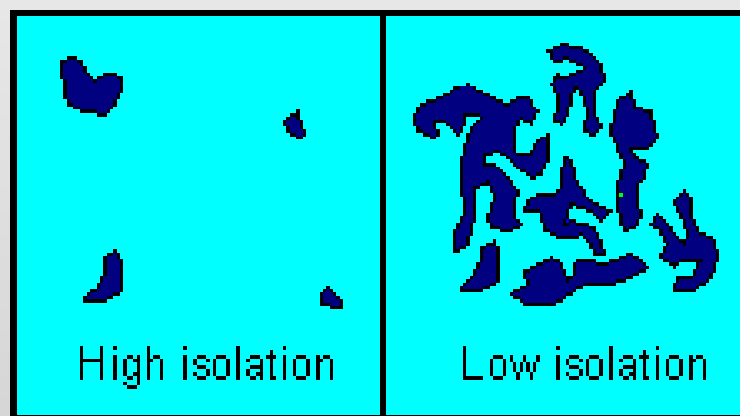


Da bi dokazao hipotezu da su populacijski ciklusi kod muhe rezultat vremenskog kašnjenja Nicholson je hranu osim ličinkama ograničio i odraslim jedinkama, čime je postigao da je proizvodnja jaja od strane odraslih jedinki bila određena količinom raspoložive hrane, a ne brojem odraslih jedinki. U tim je uvjetima pridodavanje novih jedinki populaciji bilo određeno količinom hrane koja je bila na raspolaganju odraslima, pa je većina ličinki preživljavala. Rezultat toga bio je nestanak populacijskih ciklusa

Metapopulacije

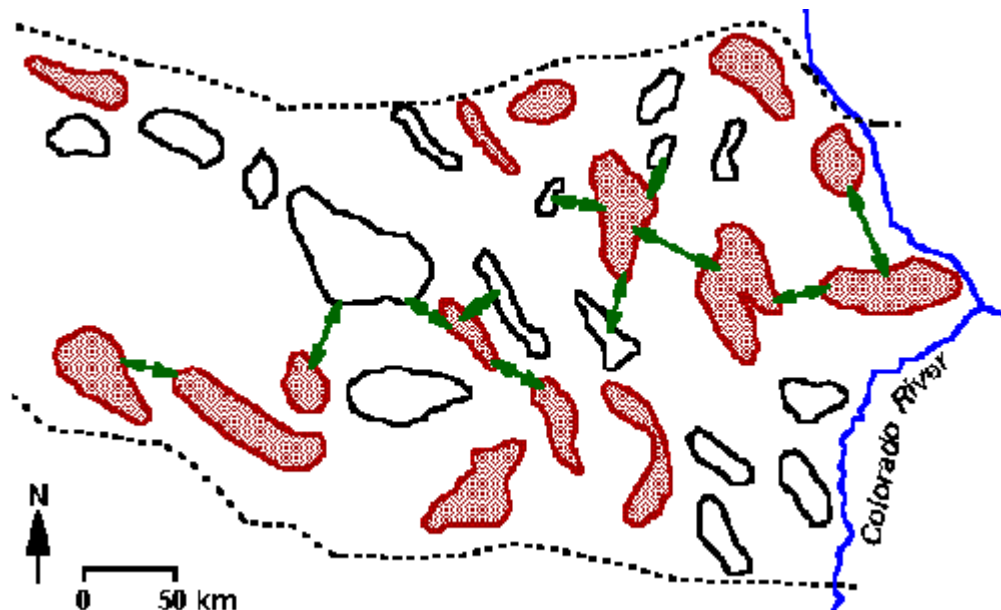
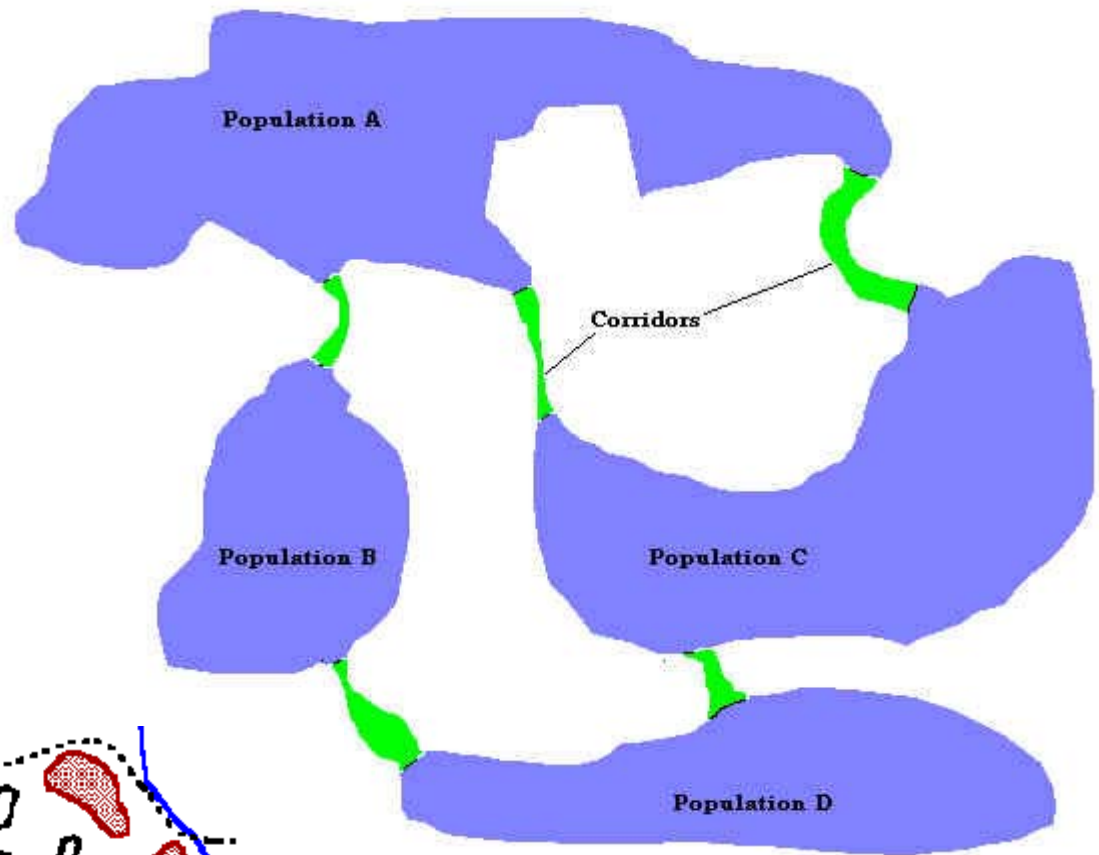


- **Metapopulacija** – populacija koja se sastoji od niza manjih dijelova (subpopulacija; lokalnih populacija) između kojih postoji ograničeni protok jedinki (gena) putem migracija
- Reprodukcijska aktivnost (protok gena) je veća između jedinki unutar subpopulacija nego između subpopulacija

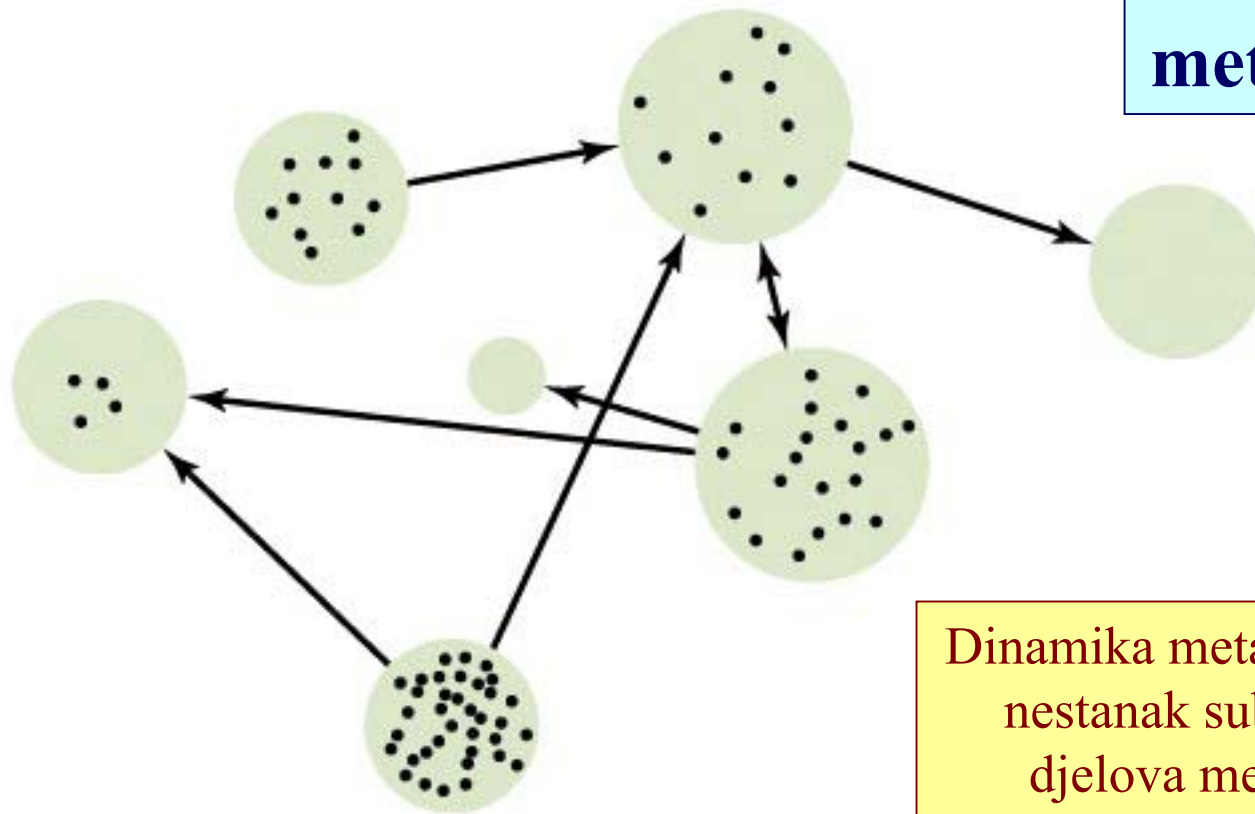


- S obzirom da između subpopulacija postoji određeni stupanj izoliranosti, svaka od subpopulacija ima djelomično neovisnu dinamiku, pa se dinamika metapopulacije može promatrati kao suma dinamika njenih subpopulacija

**Shematski
prikazi
metapopulacija**



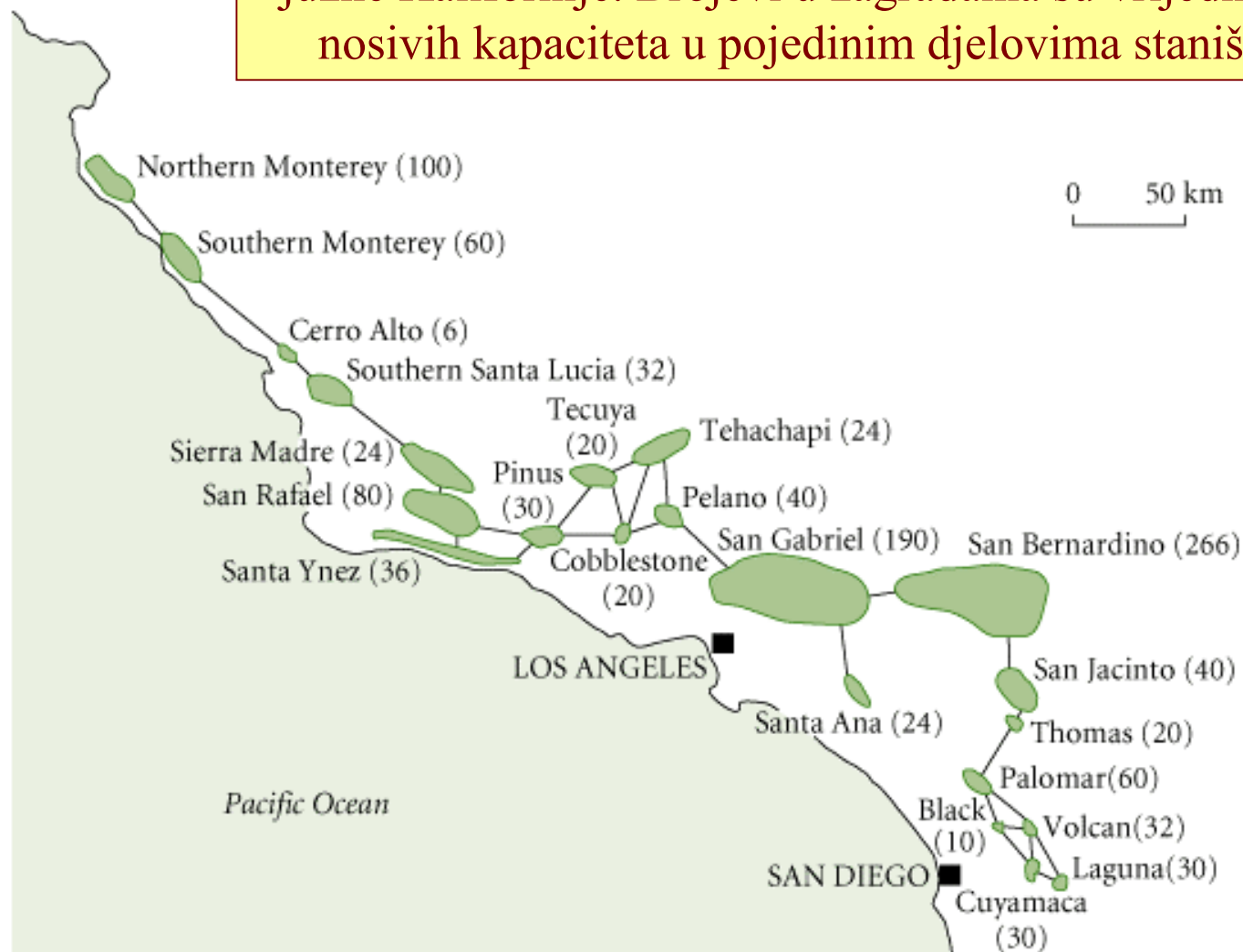
Dinamika metapopulacija



- Suitable habitat area
- Individual
- Migration event

Dinamika metapopulacija uključuje nestanak subpopulacija (dakle dijelova metapopulacije koji naseljavaju pojedine dijelove pogodnog staništa), te ponovnu rekolonizaciju tih dijelova staništa od strane jedinki iz susjednih subpopulacija (susjednih dijelova staništa)

Metapopulacija pjegave sove u planinskim područjima
južne Kalifornije. Brojevi u zagradama su vrijednosti
nosivih kapaciteta u pojedinim djelovima staništa

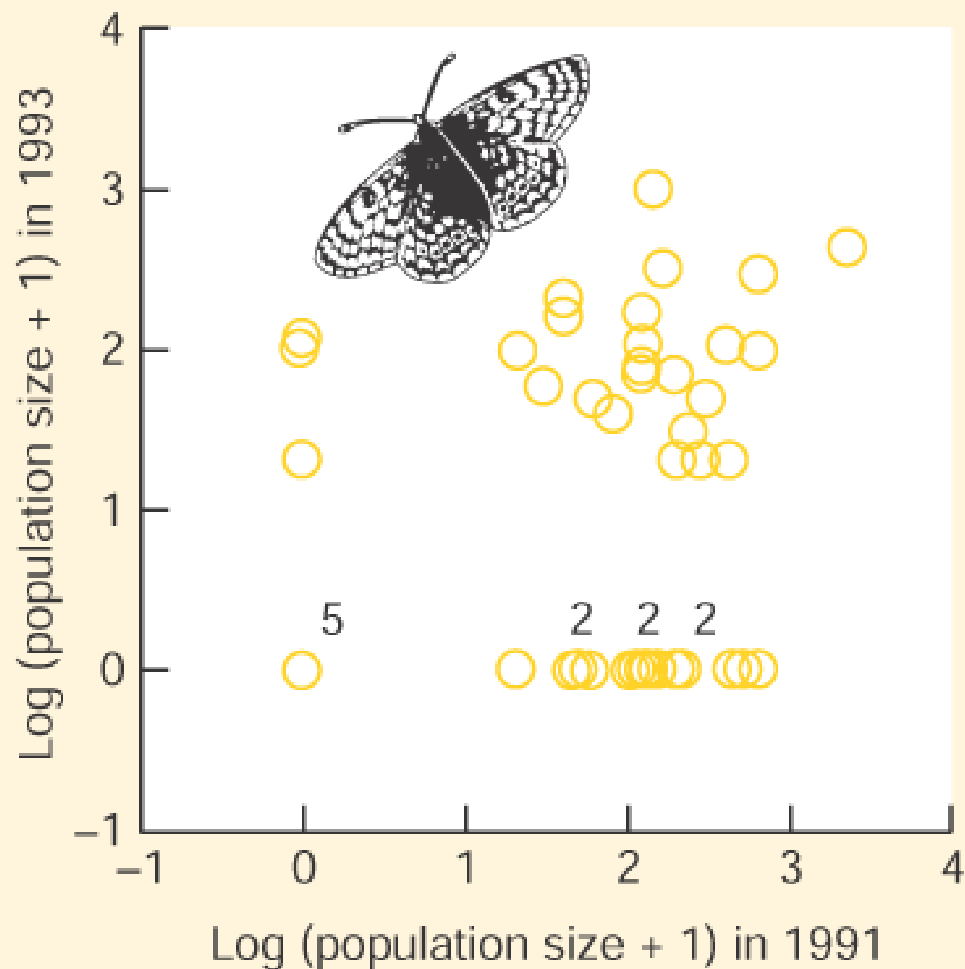


Dvije metapopulacije srebrno-plavog leptira (*Plejebus argus*)
u sjevernom Walesu



Vapnenačko stanište –
veliki broj stalnih, često
velikih lokalnih populacija
(subpopulacija)

Vriština – veliki broj malih
prolaznih lokalnih
populacija



Veliki broj subpopulacija prisutnih tijekom 1991 unutar metapopulacije leptira *Melitaea cinxia* na finskom otoku Aland nisu više postojale 1993. godine. Metapopulacija je u cjelini pokazivala stabilnost koja je bila rezultat ravnoteže između nestanaka subpopulacija i ponovnih rekolonizacije, unatoč činjenici da nijedna subpopulacija za sebe nije bila stabilna

Jednostavni modeli metapopulacija temelje se na ravnoteži između lokalnih nestanaka i rekolonizacija

Model metapopulacije (Levins, 1969; 1970)

- Model polazi od pojednostavljene pretpostavke da je gustoća subpopulacija u metapopulaciji ili 0 (subpopulacija je nestala; izumrla) ili ima ravnotežnu vrijednost K (nosivi kapacitet danog dijela staništa)
- U svakom trenutku će određeni udio (proporcija; p) od ukupnog broja dijelova staništa biti zauzet jedinkama, dok će preostali udio staništa ($1-p$) biti prazan (nezauzet, jer je subpopulacija nestala)

- Stopa promjene proporcije (p) zauzetih dijelova staništa u vremenu dana je sljedećim izrazom:

$$dp/dt = mp(1-p) - ep$$

gdje su:

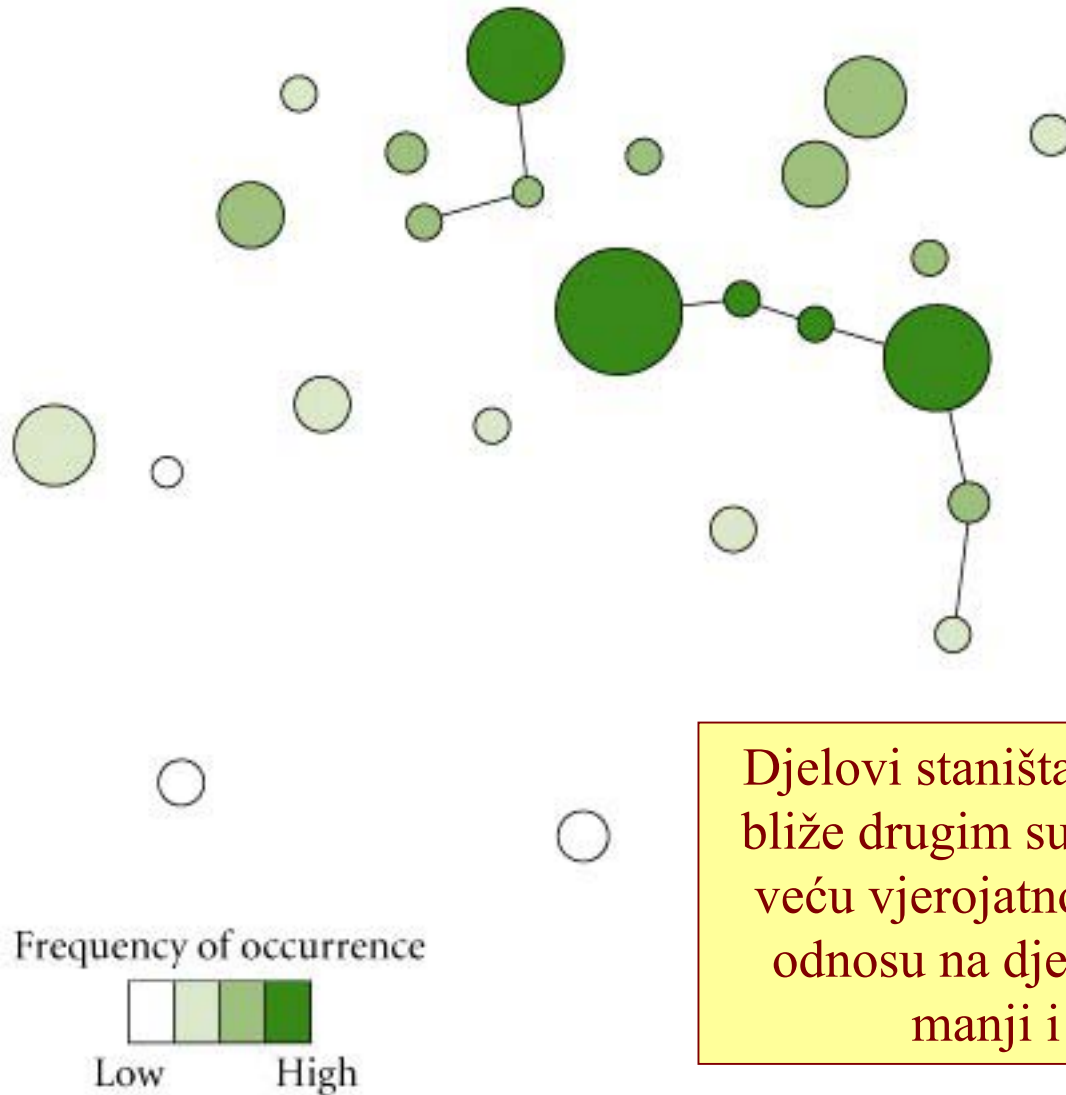
m – stopa kolonizacije dijelova staništa

e – stopa nestanka subpopulacija iz pojedinih dijelova staništa

- Kada je stopa promjene proporcije zauzetih staništa $dp/dt=0$, tada je ravnotežna proporcija zauzetih staništa (p^*) jednaka:

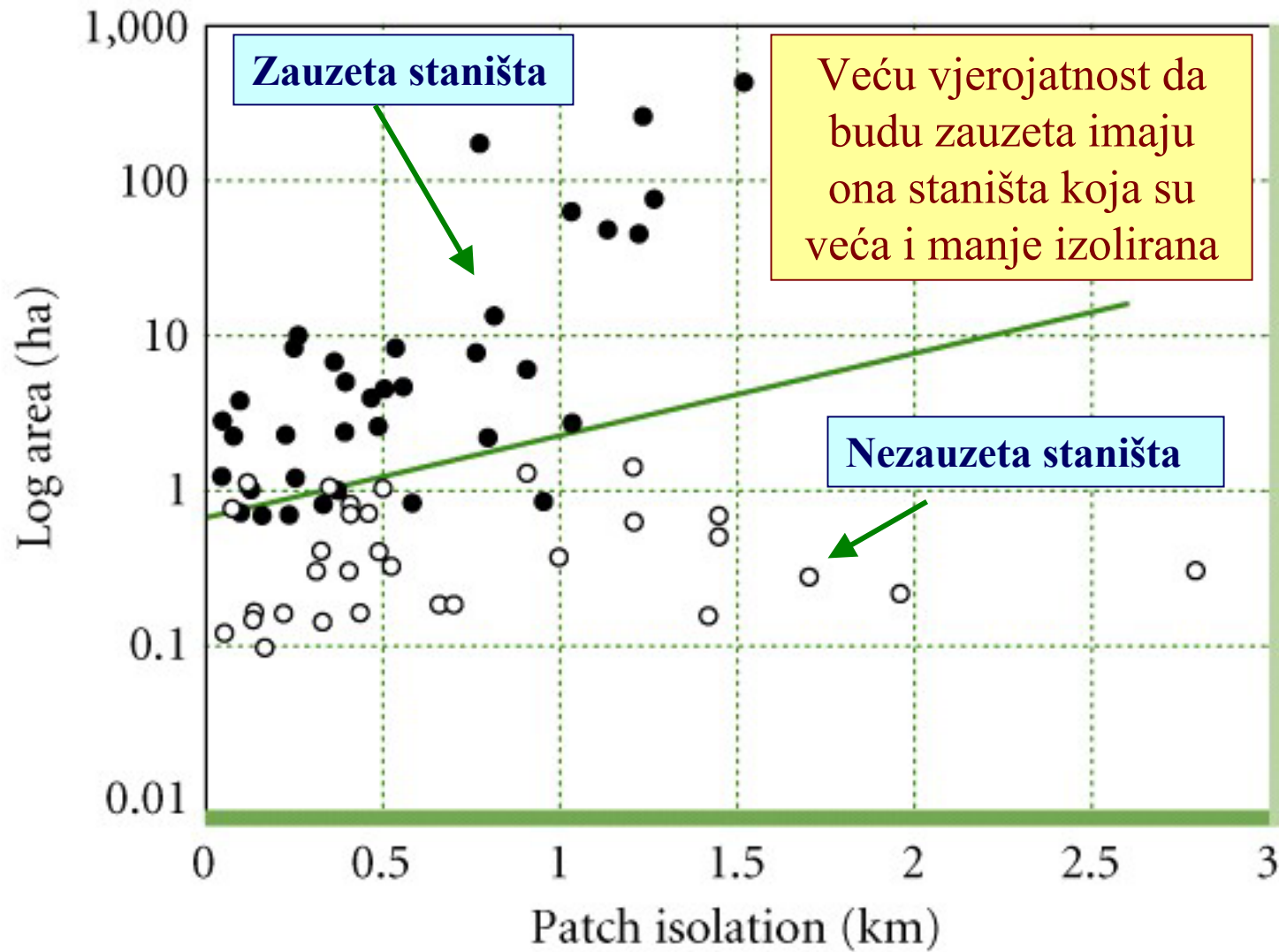
$$p^* = 1 - e/m$$

- Dakle, glavna prognoza modela je da vrsta neće opstati ukoliko je stopa nestanka subpopulacija veća od stope njihove rekolonizacije

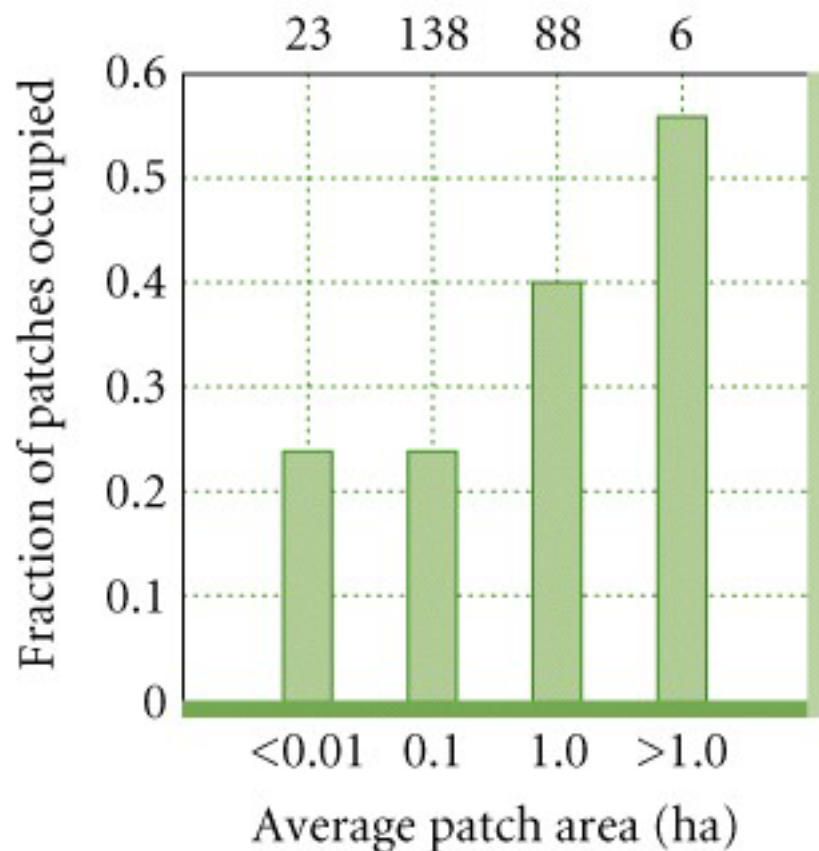


Dinamika metapopulacija je osim stopama nestanka i kolonizacije određena i veličinom i gustoćom pogodnih djelova staništa

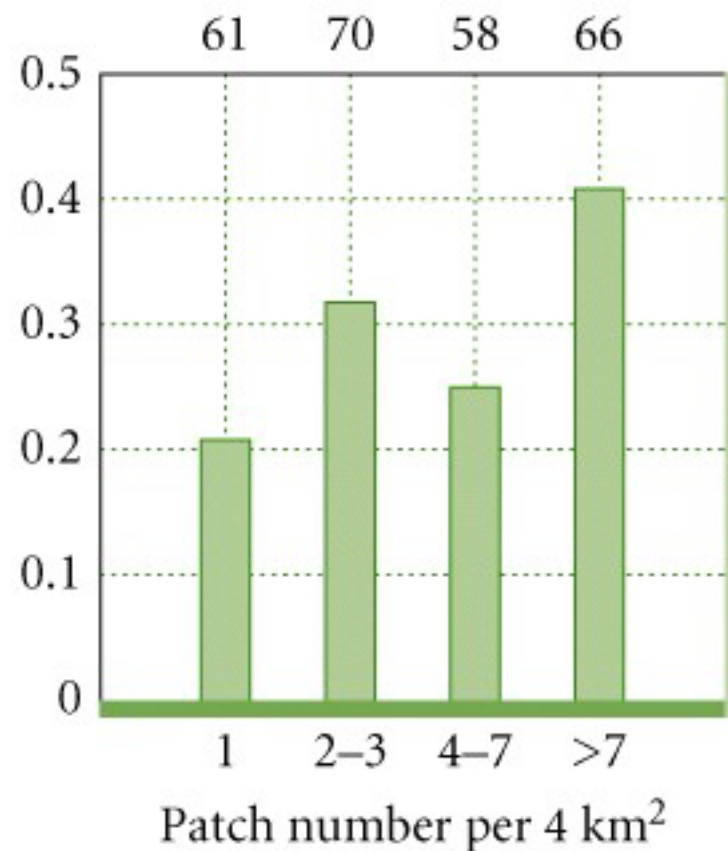
Djelovi staništa koji su veći i koji su bliže drugim subpopulacijama imaju veću vjerojatnost da budu zauzeti u odnosu na djelove staništa koji su manji i više izolirani



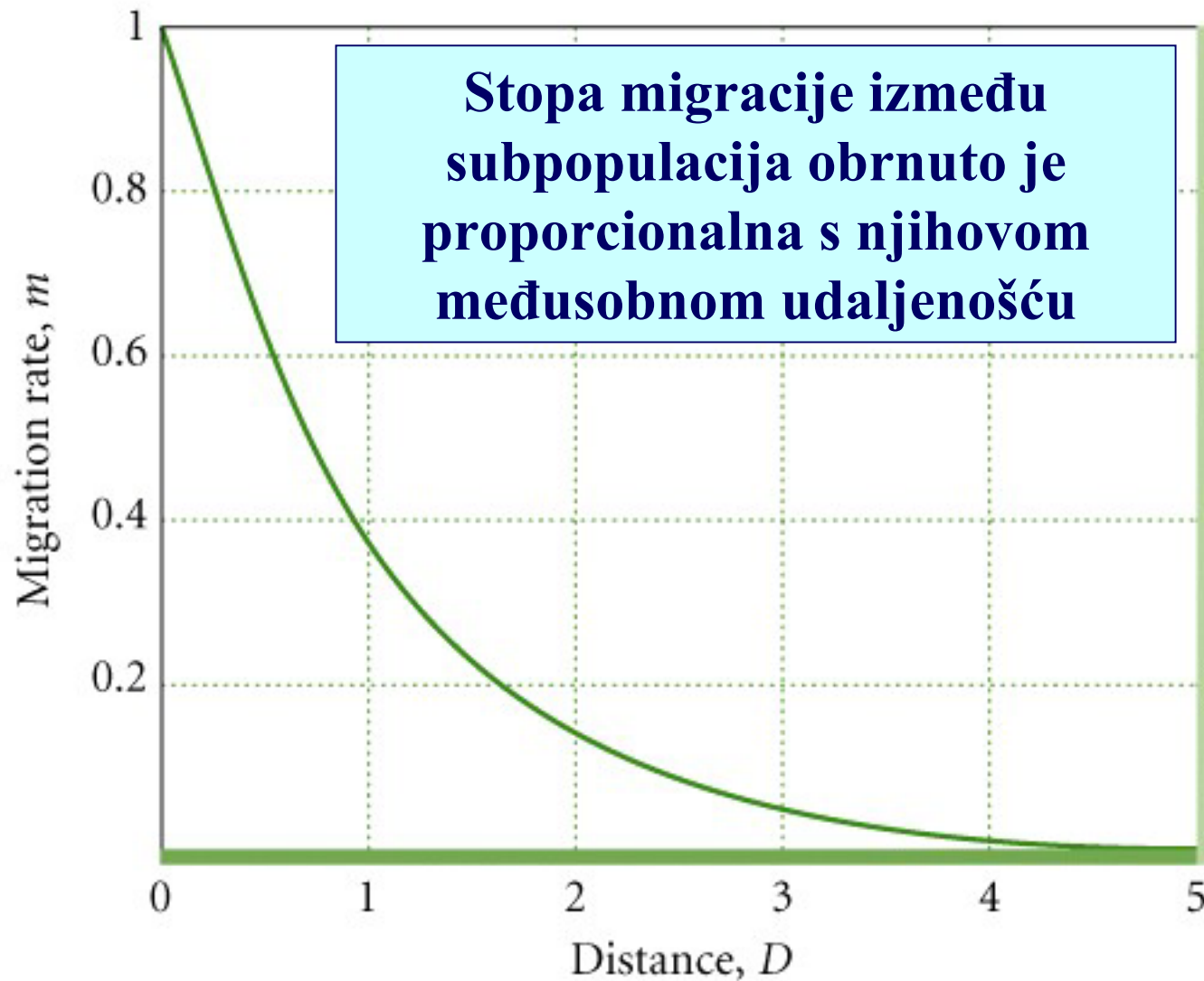
Proporcija zauzetih staništa veća je što je ...

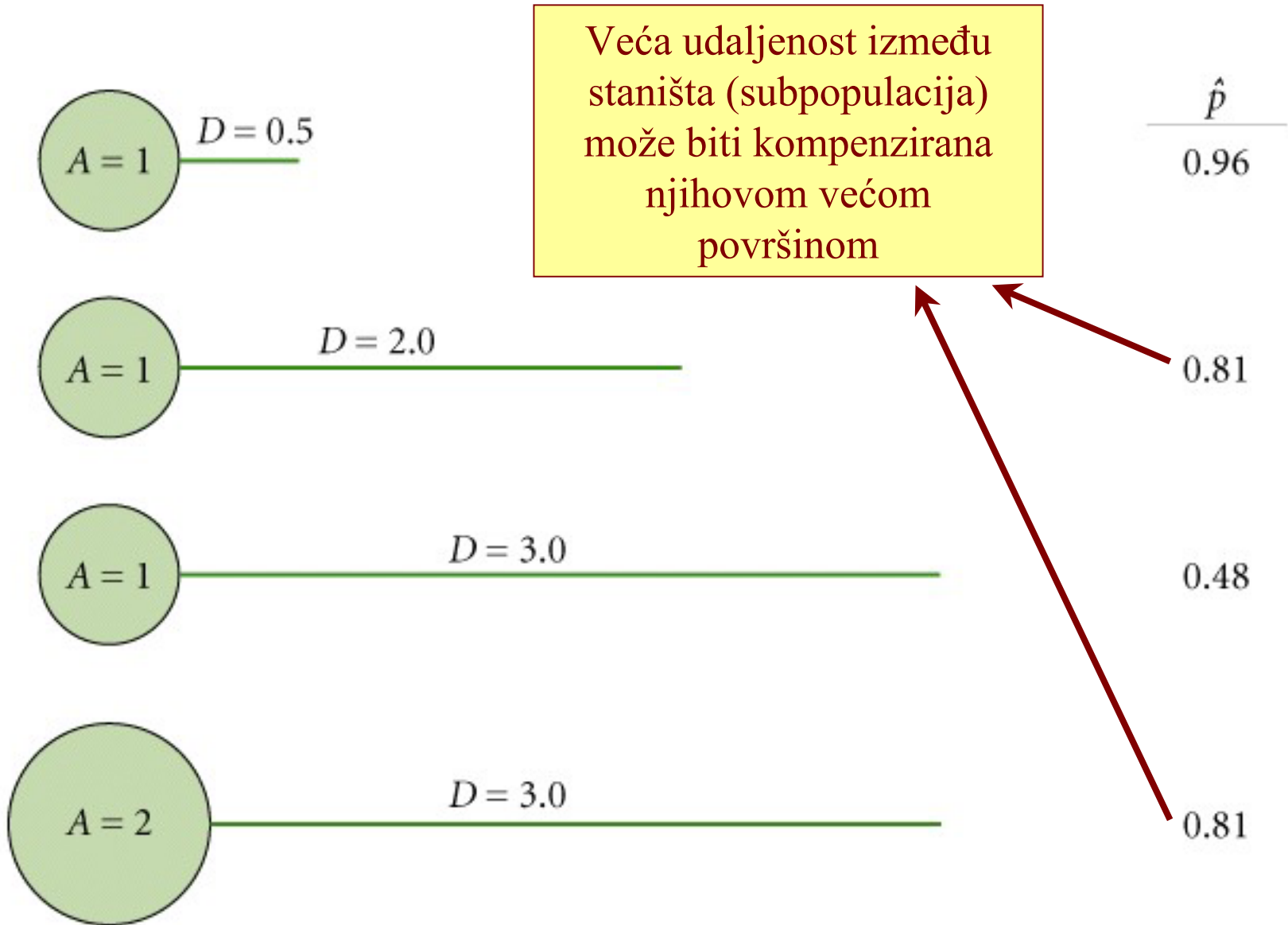


... površina staništa veća

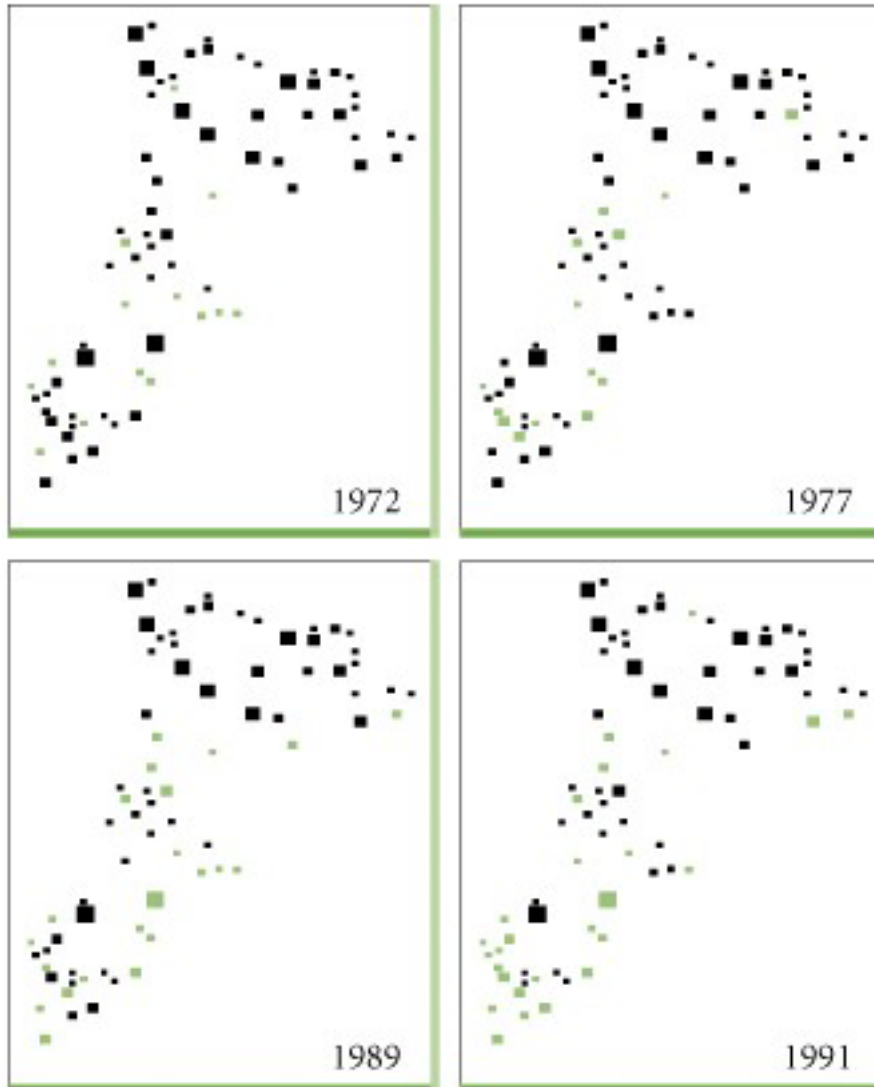


... gustoća staništa veća





Stupanj zauzetosti dijelova staništa u
metapopulacijama može varirati tijekom
vremena

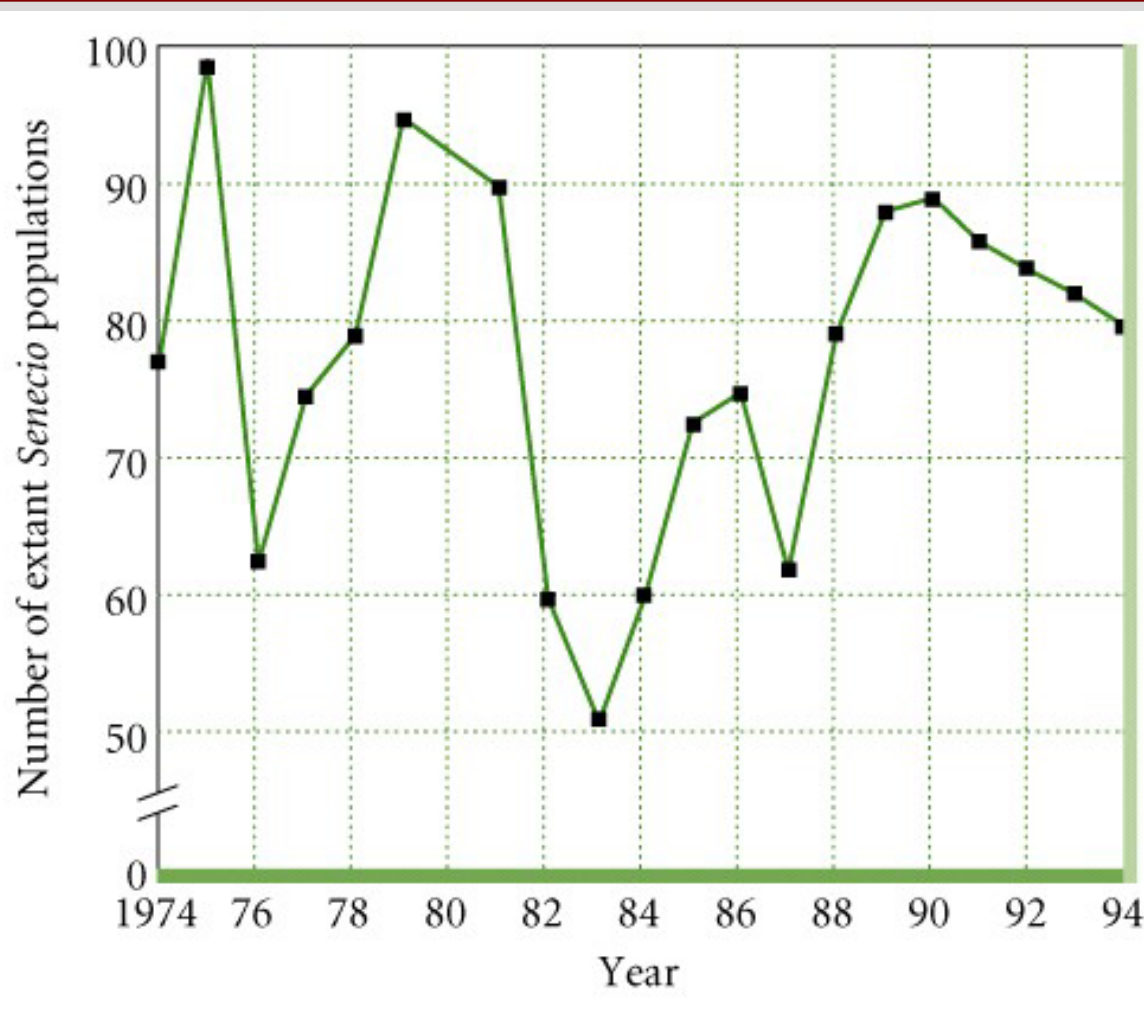


Proporcija zauzetih staništa u metapopulaciji američke svrake u Kaliforniji smanjila se tijekom 1989 i 1991 kao rezultat kombiniranog djelovanja kvalitete staništa, predatora i kompetitora. Najveći broj nestanaka subpopulacija dogodio se u južnim dijelovima metapopulacije

■ - zauzeta staništa

■ - nezauzeta staništa

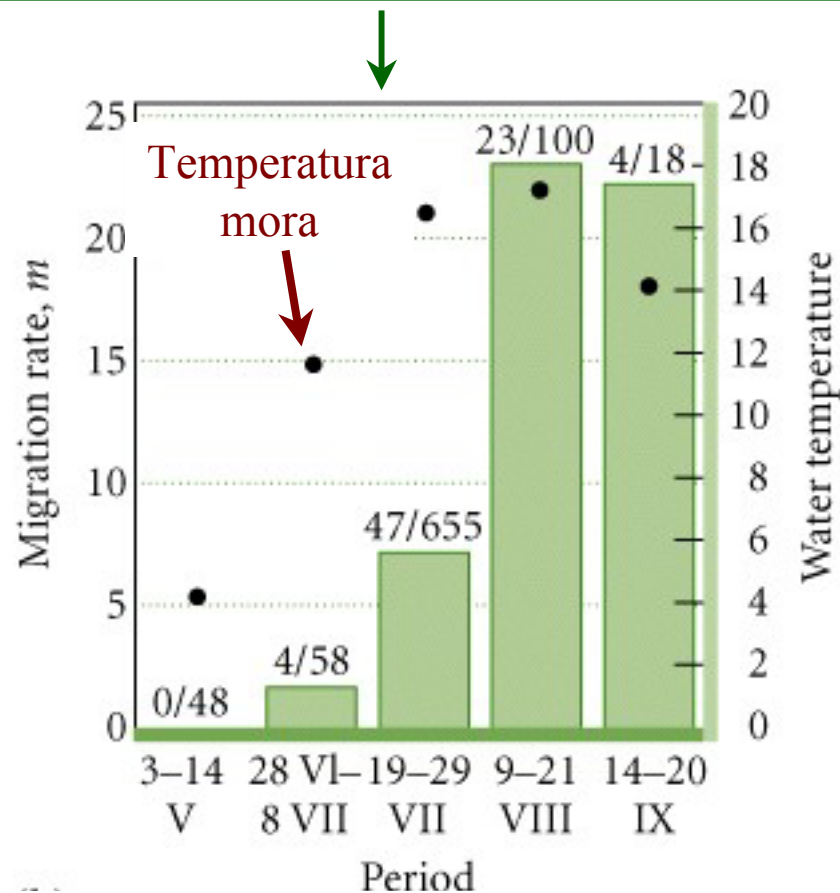
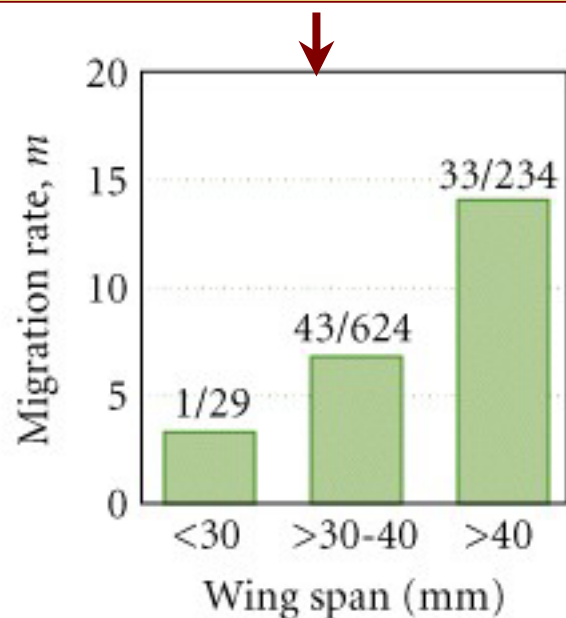
Vremenske promjene u broju subpopulacija u metapopulaciji biljke kostriš (*Senecio jacobaea*) koje su rezultat ekstremno velikog kapaciteta razmnožavanja kao i interakcija s drugim kompetitorskim biljkama koje žive na istom području (pješčane dine u Nizozemskoj)



Stopa migracije ovisi o morfološkim značajkama vrste, kao i o faktorima u okolišu

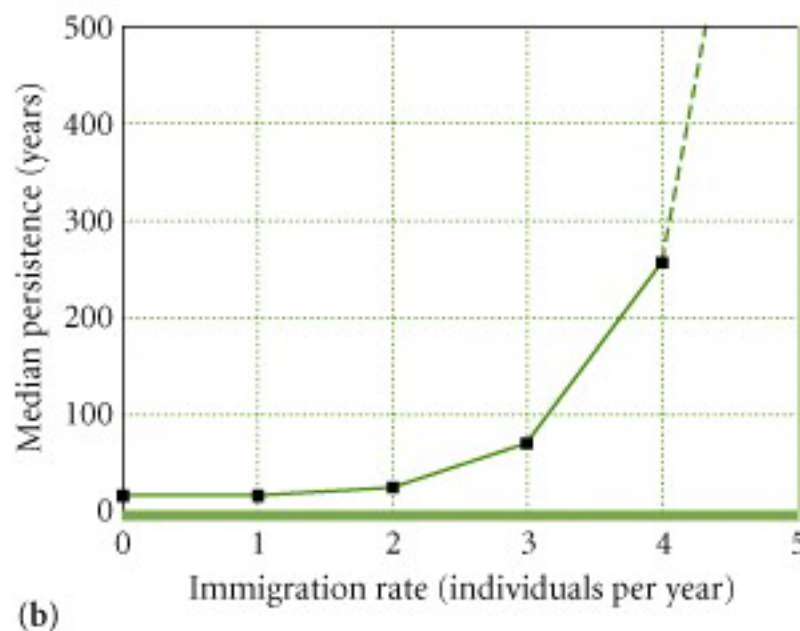
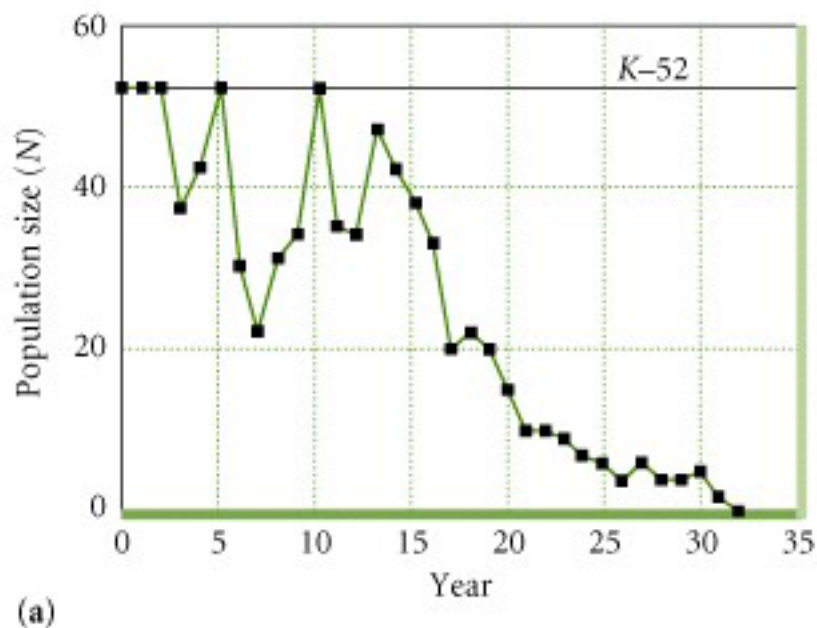
Stopa migracije moljaca je veća u razdoblju kada je temperatura mora viša (pretpostavka je da migracija preko mora lakša kada je zrak iznad mora topliji)

Stopa migracije je veća kod vrsta moljaca koje imaju veći raspon krila



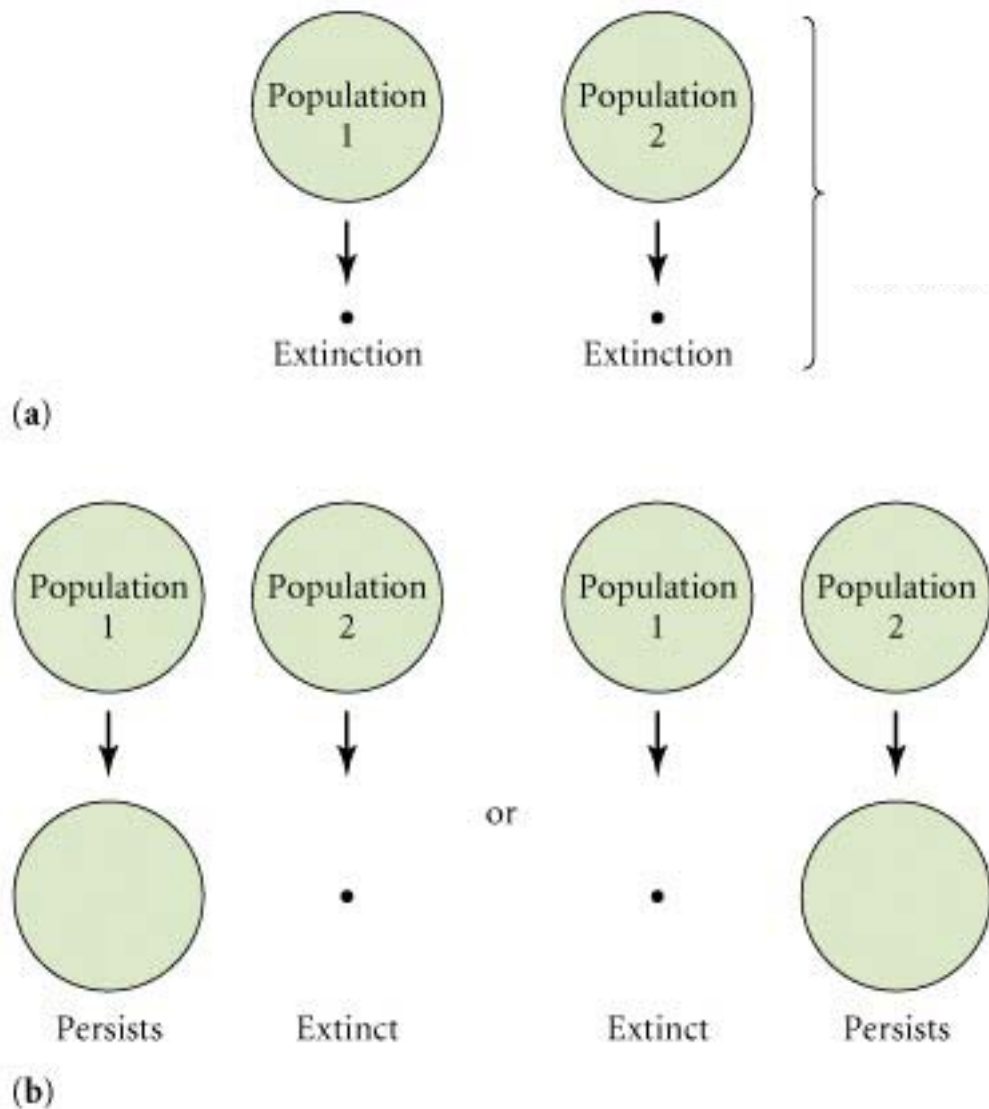
Efekt spašavanja (Rescue effect)

Migracije između subpopulacija sprječavaju njihov nestanak i produžavaju vrijeme njihovog opstanka. Taj se fenomen naziva **efekt spašavanja**



Kretanje veličine populacije pod uvjetom da nema dolaska imigranata

Vrijeme opstanka populacije kod različitih stopa imigracije



Korelirani nestanak

Ukoliko subpopulacije daju sinkronizirani odgovor na promjene uvjeta u okolišu, što rezultira istovremenim smanjenjem njihovih gustoća, to povećava izgleda da cijela metapopulacija nestane. Taj se fenomen naziva **korelirani nestanak**. Ukoliko su demografski procesi u subpopulacijama međusobno neovisni tada metapopulacija ima veće izgleda da opstane zahvaljujući **efektu spašavanja**