

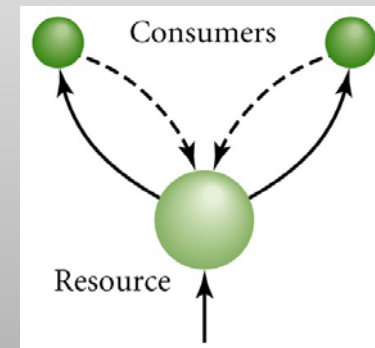
INTERAKCIJE IZMEĐU POPULACIJA



- 1. Takmičenje (kompeticija)**
- 2. Iskorištavanje (predacija, herbivornost, parazitizam)**
- 3. Suradnja (mutualizam)**
- 4. Koevolucija**

ISKORIŠTAVANJE

1. Odnos između resursa i konzumenata



2. Predacija, herbivornost, parazitizam

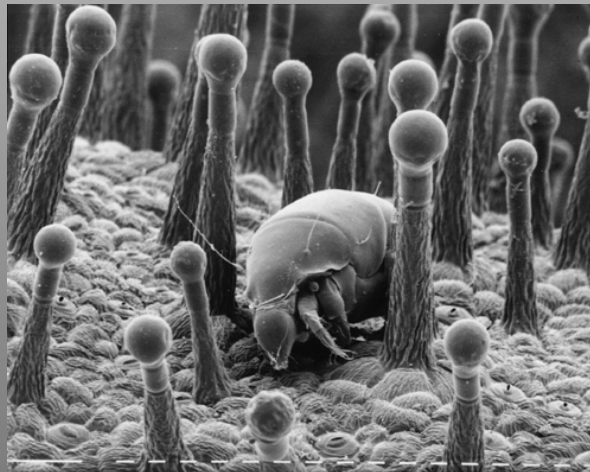


ISKORIŠTAVANJE:

Predacija



Herbivornost



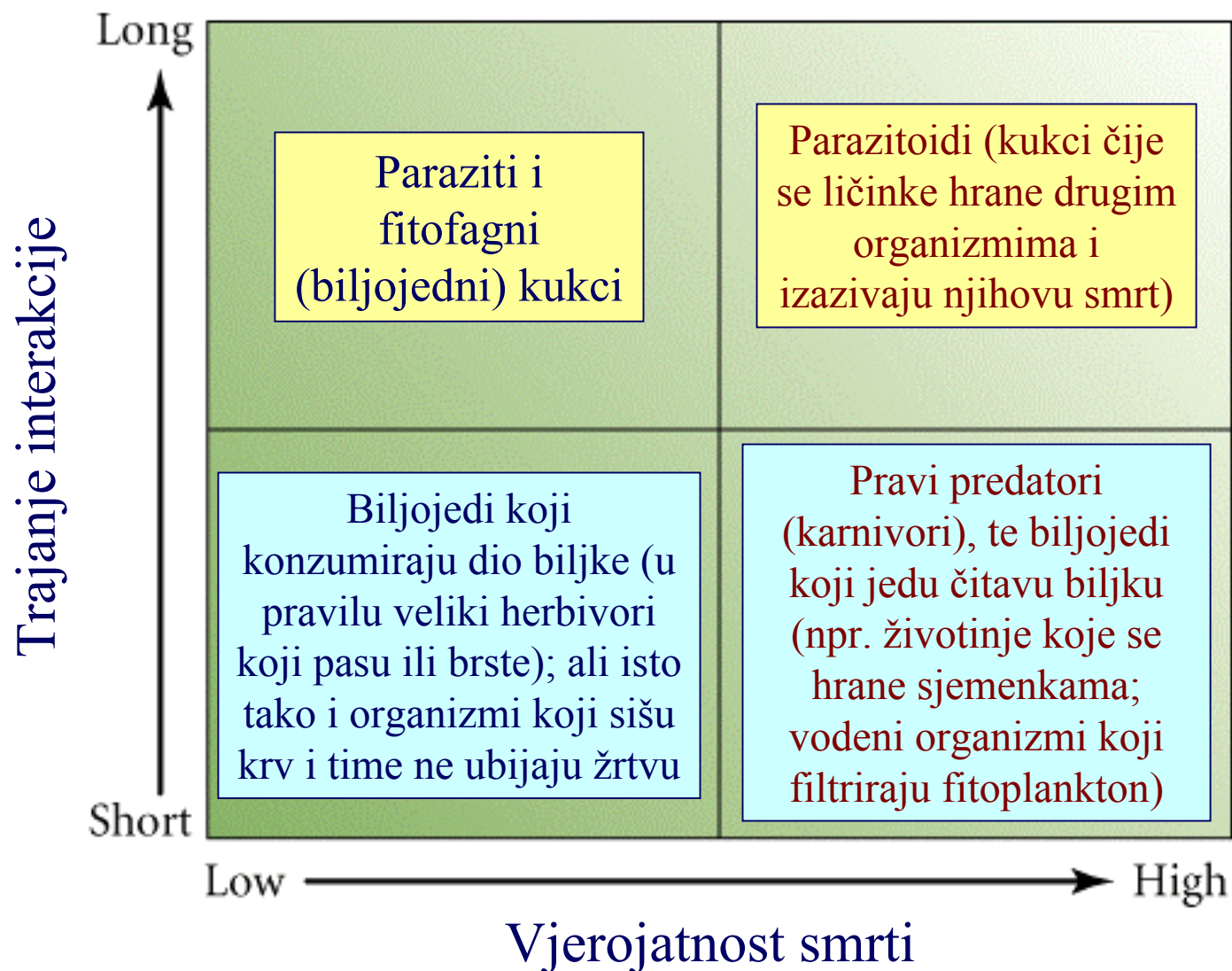
Parazitizam

Organizmi koji iskorištavaju druge žive organizme (žive na njihov račun) nose različita imena

- **Predator** — organizam koji koristi druge žive organizme (plijen) kao izvor energije, pri tome ih brzo ubija i na taj način uklanja iz populacije
- **Kanibal** — Organizam koji konzumira pripadnike svoje vrste
- **Parazit** — Organizam koji konzumira dijelove tijela ili tjelesnih tekućina svoga domaćina, pri čemu ga najčešće ne ubija ili ga barem ne ubija trenutačno
- **Herbivor** — Organizam koji konzumira žive biljke ili njihove dijelove
- **Parazitoid** — Kukci koji polažu svoja jaja u drugim organizmima (domaćinima), vrlo često drugim kukcima, a ličinke koje se izvaljuju iz jaja hrane se svojim domaćinom neizbježno ga vodeći u smrt
- **Patogen** — Organizam koji utječe na fiziologiju svoga domaćina i uzrokuje bolest

Brojna imena za organizme koji iskorištavaju druge organizme često unose nepotrebnu zbrku

- Izraz herbivori ima malu upotrebnu vrijednost. Između herbivora koji pojede čitavu biljku, i tako je ukoni iz populacije, i predatora koji pojede svoj plijen nema nikakve bitne razlike. S druge strane, herbivor koji pojede dio biljke (npr. hrani se listovima) i time je ne ubija funkcioniра na isti način kao i parazit.
- Parazitoid ubija žrtvu pa između njega i predatora nema bitne razlike
- Dva su temeljna kriterija za podjelu koja prevladava ove probleme:
 - 1. Da li interakcija ima za posljedicu **smrt žrtve**
 - 2. **Trajanje interakcije** (**duga interakcija** koja znači da konzument tijekom svog života napada relativno **mali broj** žrtava ili **kratka interakcija** koja znači da konzument tijekom svog života napada relativno **veliki broj** žrtava)



Iskorištavanje je vrlo raširena interakcija između organizama u prirodi

Broj interakcija iskorištavanja daleko je veći od broja vrsta na Zemlji!!

ZAŠTO?

Zato što je svaka vrsta na Zemlji hrana za veći broj drugih vrsta ili domaćin za veći broj parazita i patogena, a i sama se hrani većim brojem drugih vrsta

Na primjer: Oko 500 vrsta koje žive u jezeru Okeechobee u Floridi povezano je međusobno s oko 25.000 interakcija iskorištavanja (broj interakcija je 50 puta veći od broja vrsta) (K.E. Havens, 1994)

HERBIVORI



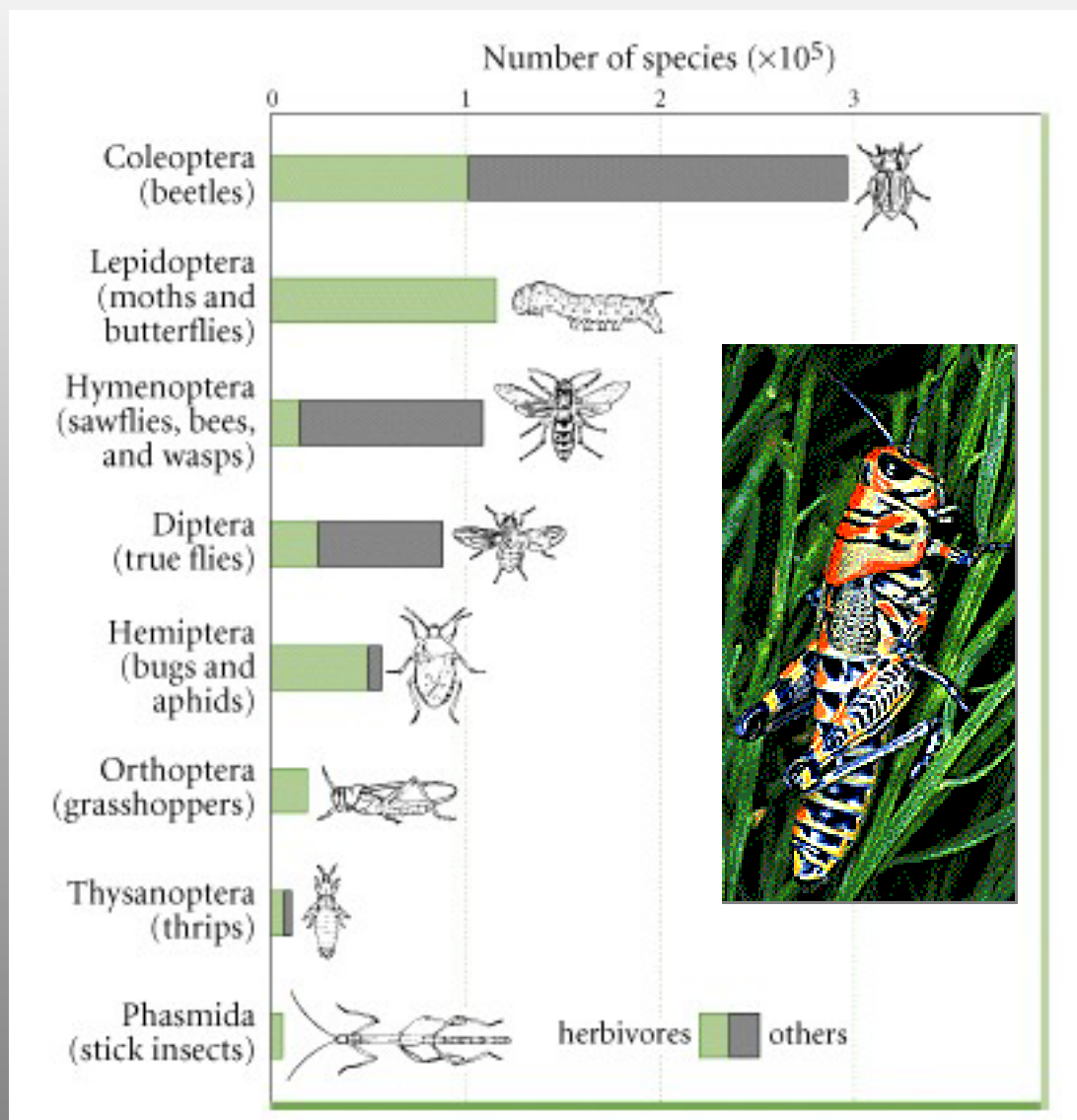
Herbivornost je vrlo raširena na Zemlji, a herbivorne su interakcije taksonomski i ekološki raznolike



Herbivorni su organizmi prisutni u velikom broju skupina (u najmanje 10 koljena) koje se kreću od jednostavnih jednostaničnih organizama (npr. ameba), pa do kralježnjaka

Fitofagni (biljojedni) kukci čine 25% svih poznatih vrsta na Zemlji, a mnogi od njih su gospodarski vrlo važni zbog šteta koje nanose biljkama koje čovjek uzgaja





Broj biljojednih kukaca u pojedinim redovima

 herbivori

 ostali

Herbivori se hrane širokim spektrom biljnih tkiva i pri tome upotrebljavaju različite tehnike hranjenja

TABLE 24-1 Various types of plant tissue and their herbivores

Tissue	Mode of feeding	Examples of feeders
Leaves	Clipping	Ungulates, slugs, sawflies, butterflies
	Skeletonizing	Beetles, sawflies, capsid bugs
	Holing	Moths, weevils, pigeons, slugs
	Rolling	Microlepidoptera, aphids
	Spinning	Lepidoptera, sawflies
	Mining	Microlepidoptera, Diptera
	Rasping	Slugs, snails
	Sucking	Aphids, psyllids, hoppers, whiteflies, mites
Buds	Removal	Finches, browsing ungulates
	Boring	Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera
	Deforming	Aphids, moths
Herbaceous stems	Removal	Ungulates, sawflies
	Boring	Weevils, flies, moths
	Sucking	Aphids, scales, cochineals, bugs
Bark	Tunneling	Beetles, wasps
	Stripping	Squirrels, deer, goats, voles
	Sucking	Scales, bark lice
Wood	Felling	Beavers, large ungulates
	Tunneling	Beetles, wasps
	Chewing	Termites
Flowers	Nectar drinking	Bats, hummingbirds, butterflies
	Pollen eating	Bees, butterflies, mice
	Receptacle eating	Diptera, microlepidoptera, thrips
	Spinning	Microlepidoptera
Fruits	Beneficial	Monkeys, thrushes, ungulates, elephants
	Destructive	Wasps, moths, rodents, finches, flies
Seeds	Predation	Deer, squirrels, mice, finches, pigeons
	Boring	Weevils, moths, bruchids
	Sucking	Lygaeid bugs
Sap	Phloem	Aphids, whiteflies, hoppers
	Xylem	Spittlebugs, cicadas
	Cell contents	Bugs, hoppers, mites, tardigrades
Roots	Clipping	Beetles, flies, rodents, ungulates
	Tunneling	Nematodes, flies
	Sucking	Aphids, cicadas, nematodes
Galls	Leaves	Hymenoptera, Diptera, aphids, mites
	Fruits	Hymenoptera
	Stems	Hymenoptera, Diptera
	Roots	Aphids, weevils, Hymenoptera

(From Crawley 1983.)

Fitofagni kukci



Fitofagni kukci



Krupni biljojedni sisavci







Karibu – biljojed tundre



Krupni biljojedni sisavci

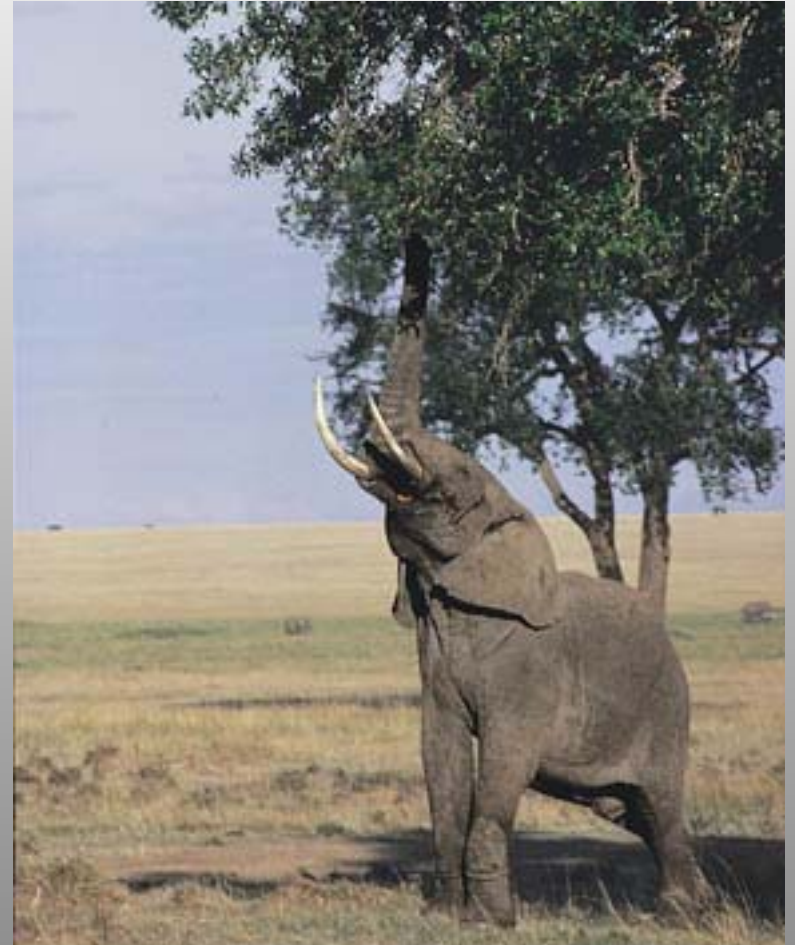






© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP







Australski endemični biljojedi tobolčari

© PhotoDisc, Inc.



Klokan



Koala se hrani isključivo lišćem eukaliptusa koje ima vrlo nisku hranjivu vrijednost, zbog čega koala stalno jede, a kada ne jede onda spava











Iguane s otočja Galapagos – hrane se morskim algama. Druge vrste iguana hrane se kopnenim biljkama

Velike kornjače na otočju Galapagos također su biljojedi



Panda je vrlo specijalizirani biljojed koji se hrani isključivo bambusom





Baltimore Oriole



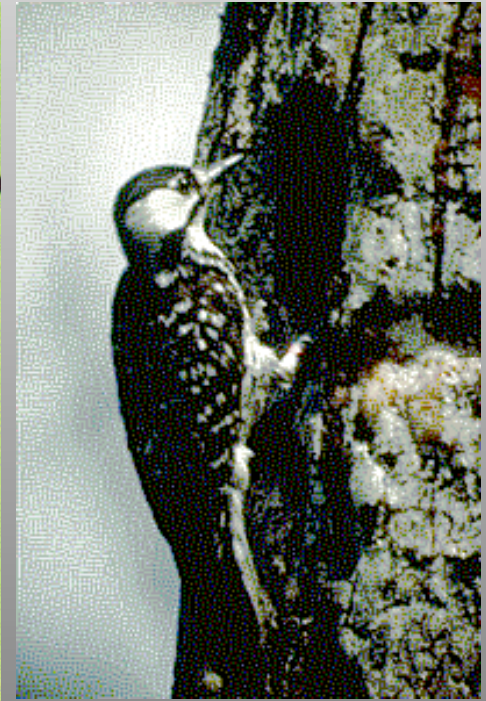
Bullock's Oriole

Mnoge su ptice
biljojedi, a često se
hrane sjemenjem i
voćem

KARNIVORI (Pravi predatori)



Karnivori (mesojedi) su također vrlo raširena skupina koja također pokriva široki spektar organizama od jednostaničnih do kralježnjaka



Grizli









**Puma, lav
i leopard**





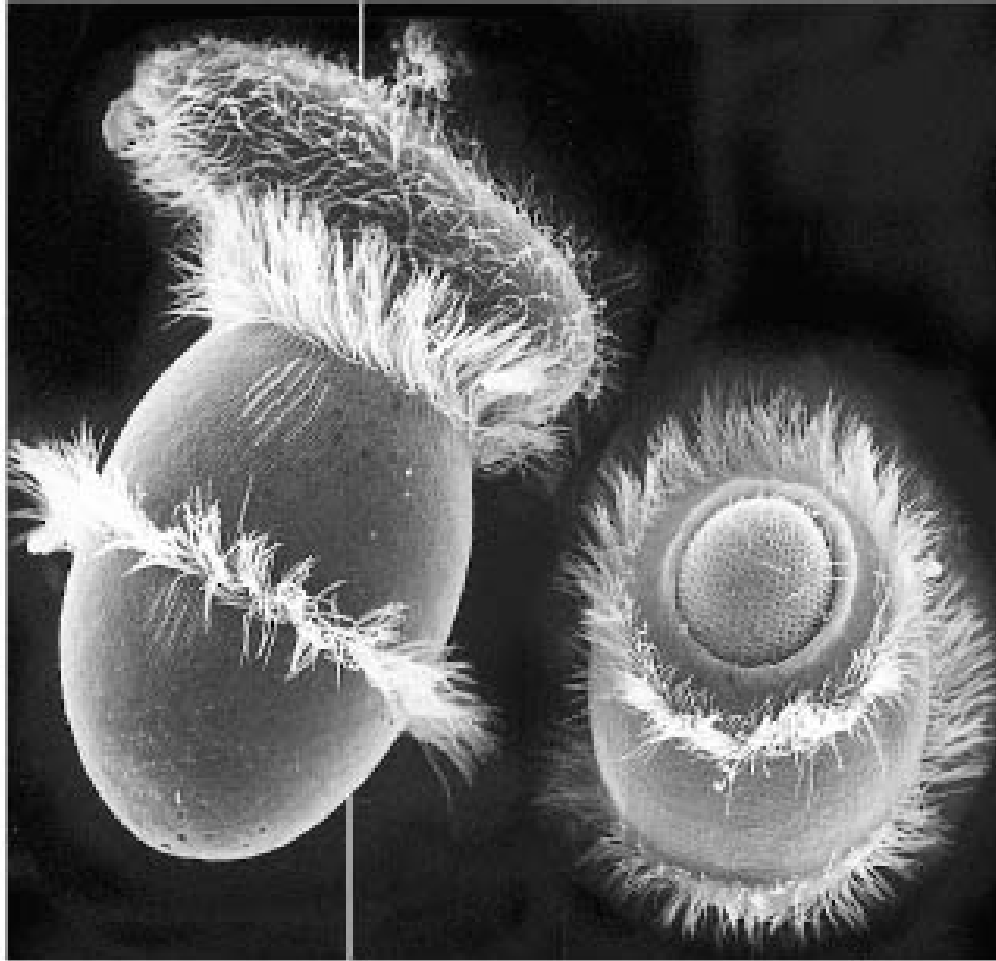


Pingvin – mesojed koji se hrani ribom

© Carol Vleck



Paramecium, a predatory protistan that ended up as a meal



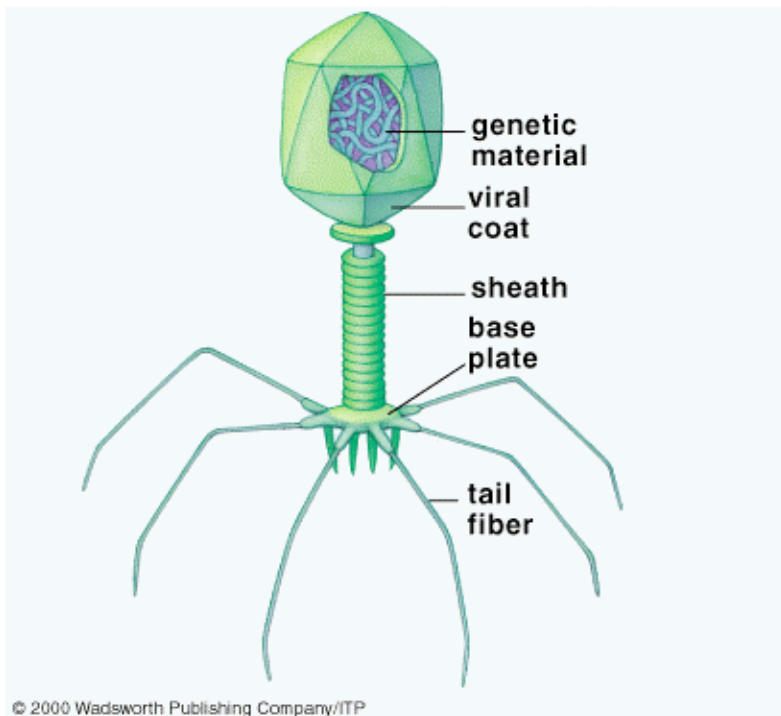
Predacija je
raširena i među
mikroskopskim
organizmima

Didinium, another predatory protistan

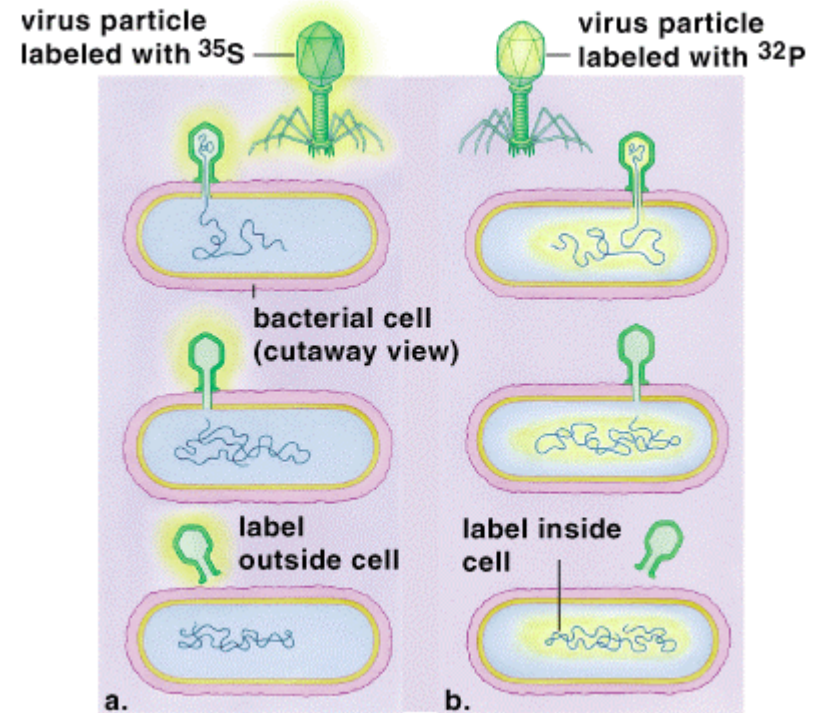
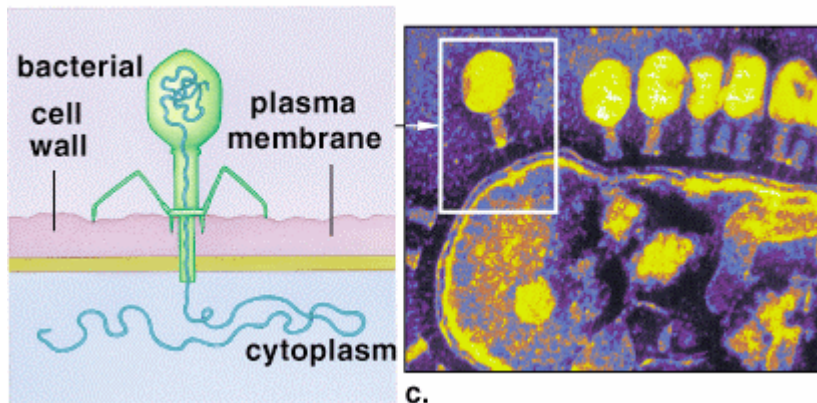
50 mm

Zvezdače napadaju nasad dagnji





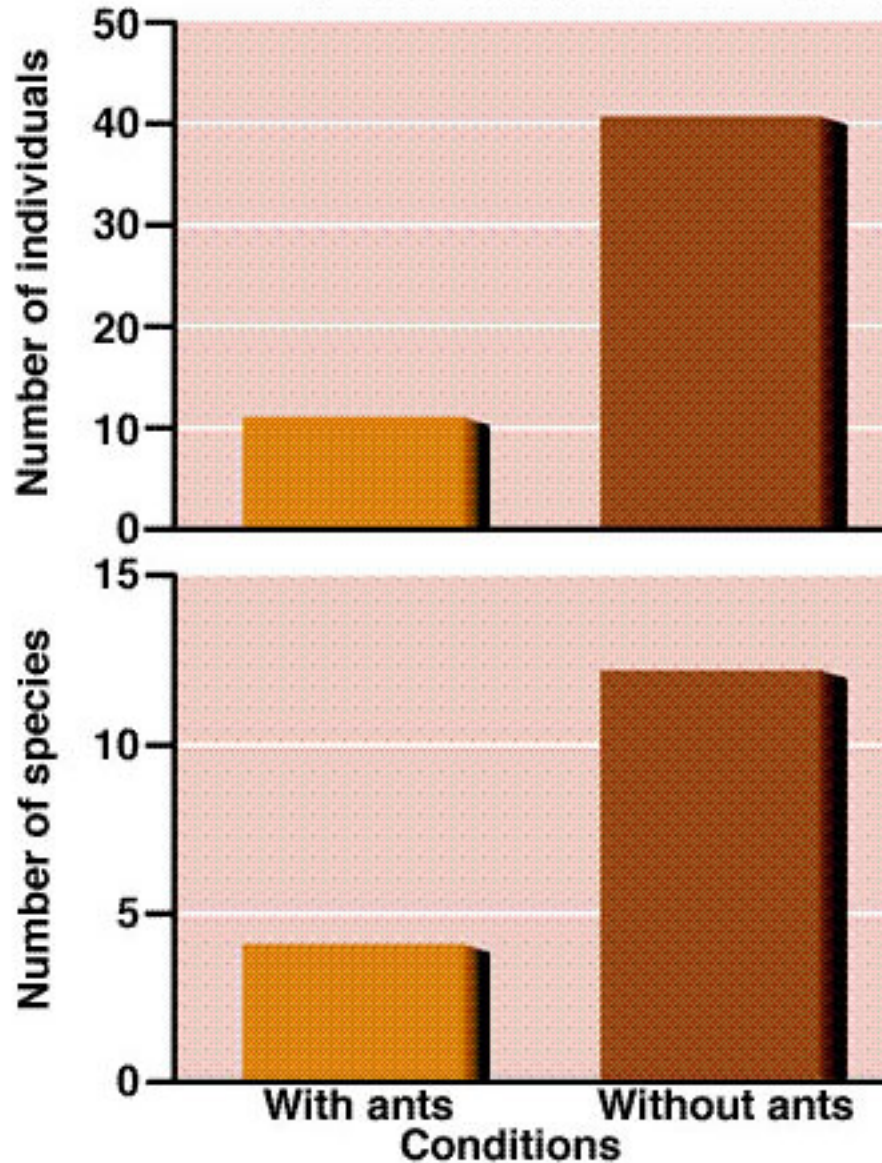
Bakteriofagi, virusi koji razaraju bakterijske stanice koristeći njihovu DNK za vlastito razmnožavanje, također funkcioniraju kao predatori



Biljka mesožderka
trofički
funkcionira kao
predator



Predators & Pest Control



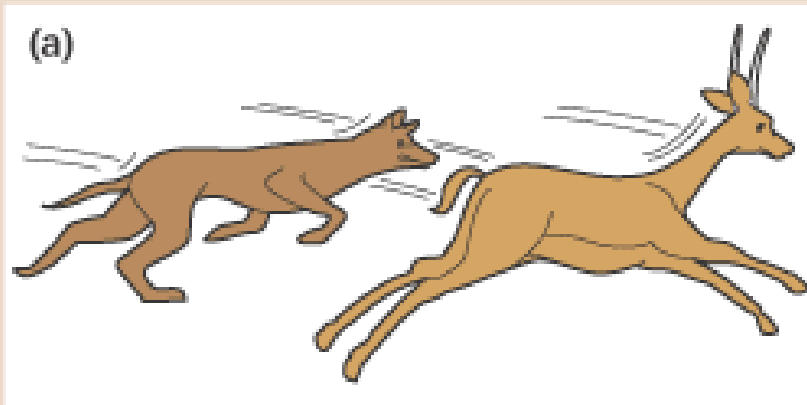
The fire ant, *Solenopsis*, significantly reduces both the number of individuals and . . .

Predatorski mravi uspješno kontroliraju štetne člankonošce na usjevima

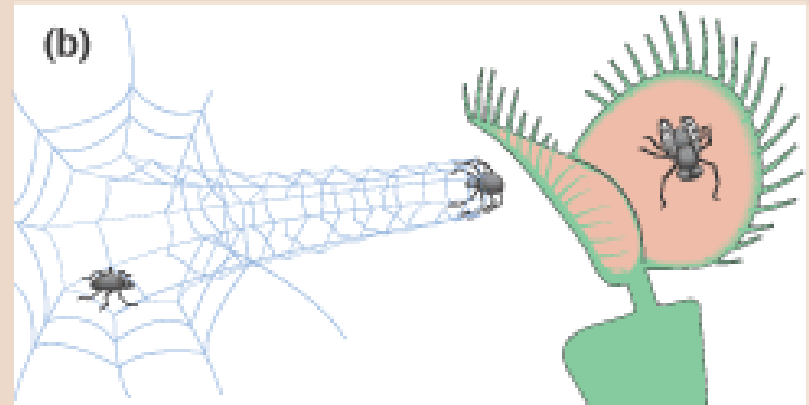
. . . the number of species of arthropods on corn.

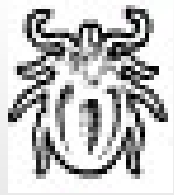
Strategije predatora u hvatanju plijena

**Neki predatori aktivno
love svoj plijen ...**

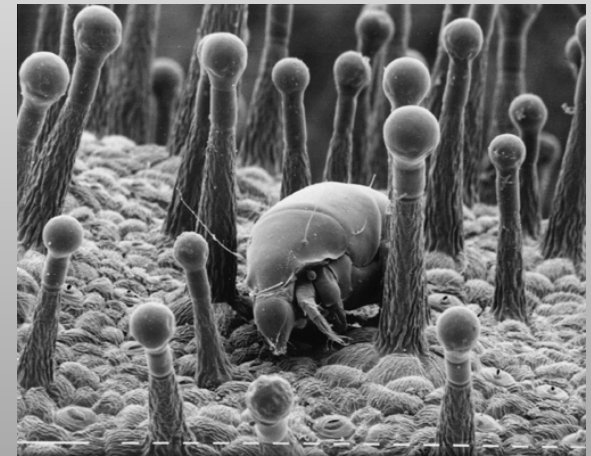
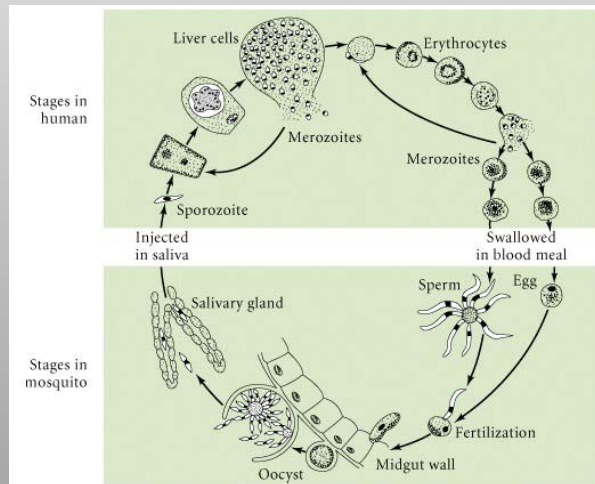


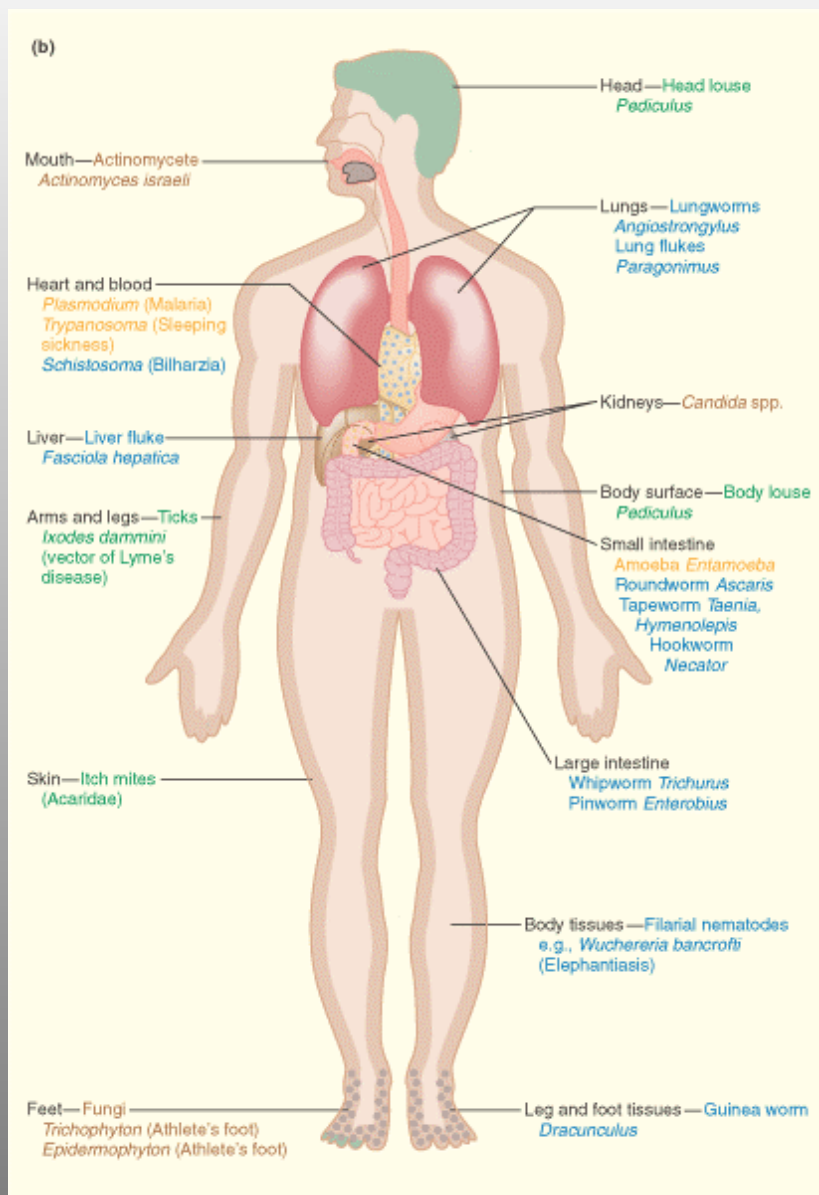
**... dok drugi pasivno
čekaju**





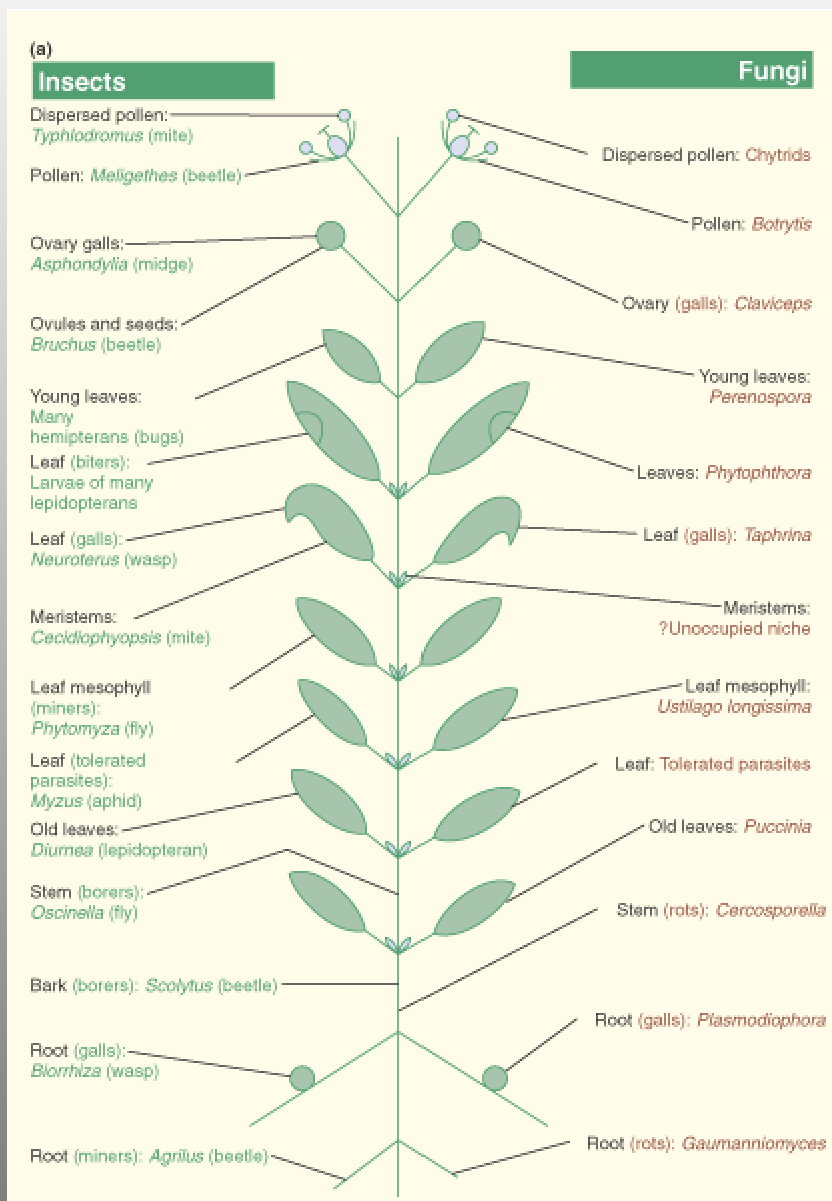
PARAZITI i PATOGENI





Više od pola svih poznatih vrsta žive na ili u tijelima drugih organizama i takva se asocijacija organizama naziva **simbioza**. Mnogi od tih organizama iskorištavaju svog domaćina i nazivaju se **paraziti**

Samo u jednoj jedinki šumskog miša moguće je pronaći i do 50 različitih vrsta koje žive na ili u mišu. Većina od njih su paraziti

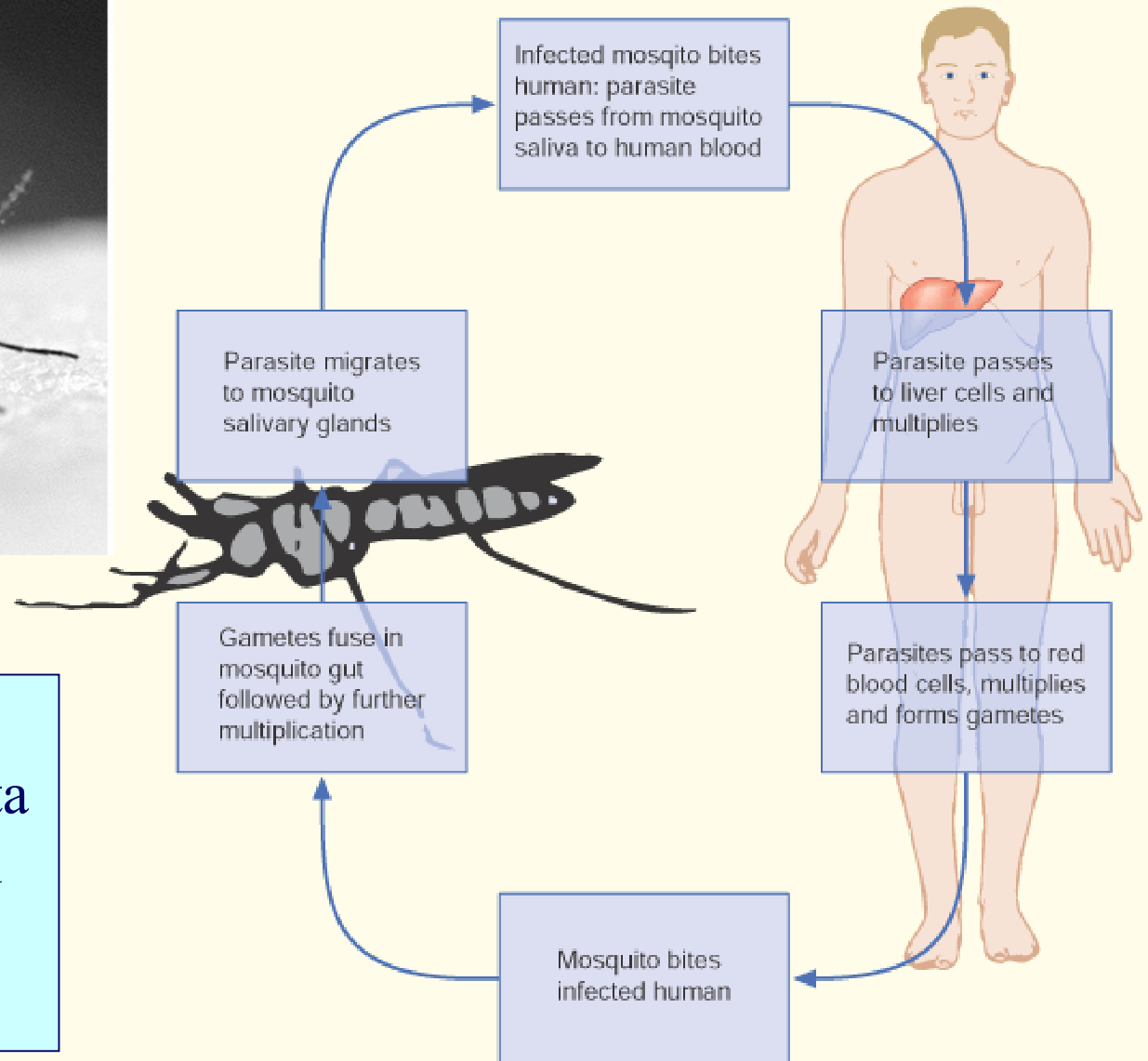


Parazite dijelimo na **mikroparazite** koji su malih dimenzija, ekstremno brojni i razmnožavaju se direktno u svom domaćinu; te **makroparazite** koji su većih dimenzija, rastu u domaćinu ali se tamo ne razmnožavaju već stvaraju infektivne stadije pomoću kojih prelaze na novog domaćina. Paraziti koji izazivaju bolest kod svog domaćina nazivaju se **patogeni** (češći su među mikroparazitima)



MALARIJA

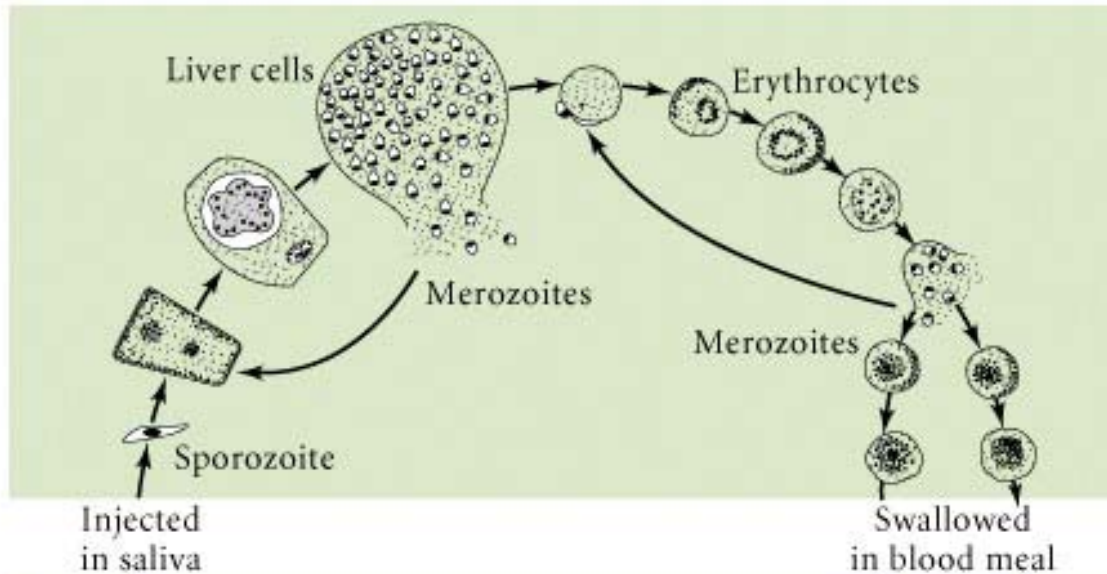
Komarac malaričar
prenosi mikroparazita
(patogena) koji kod
ljudi uzrokuje
malariju



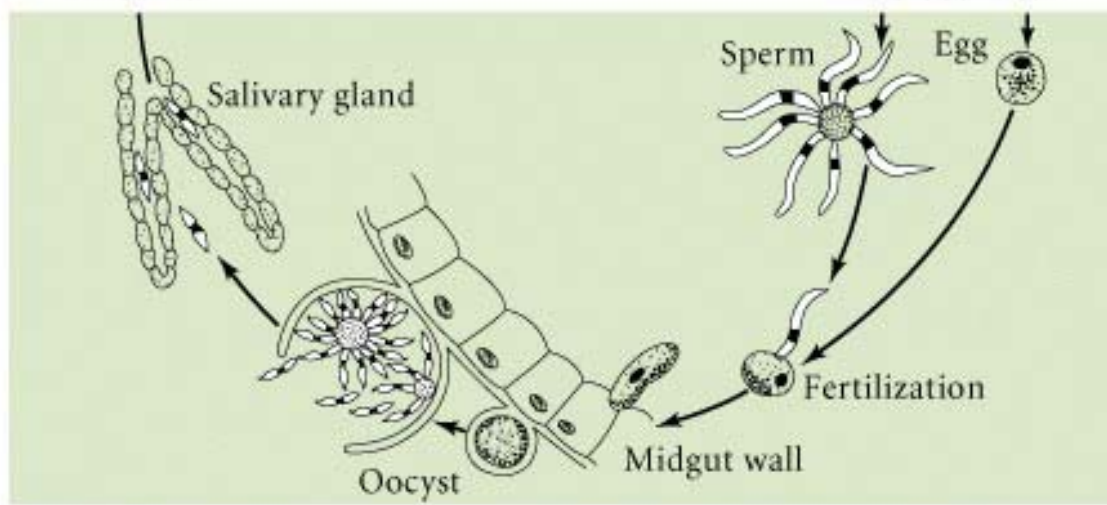
MALARIJA

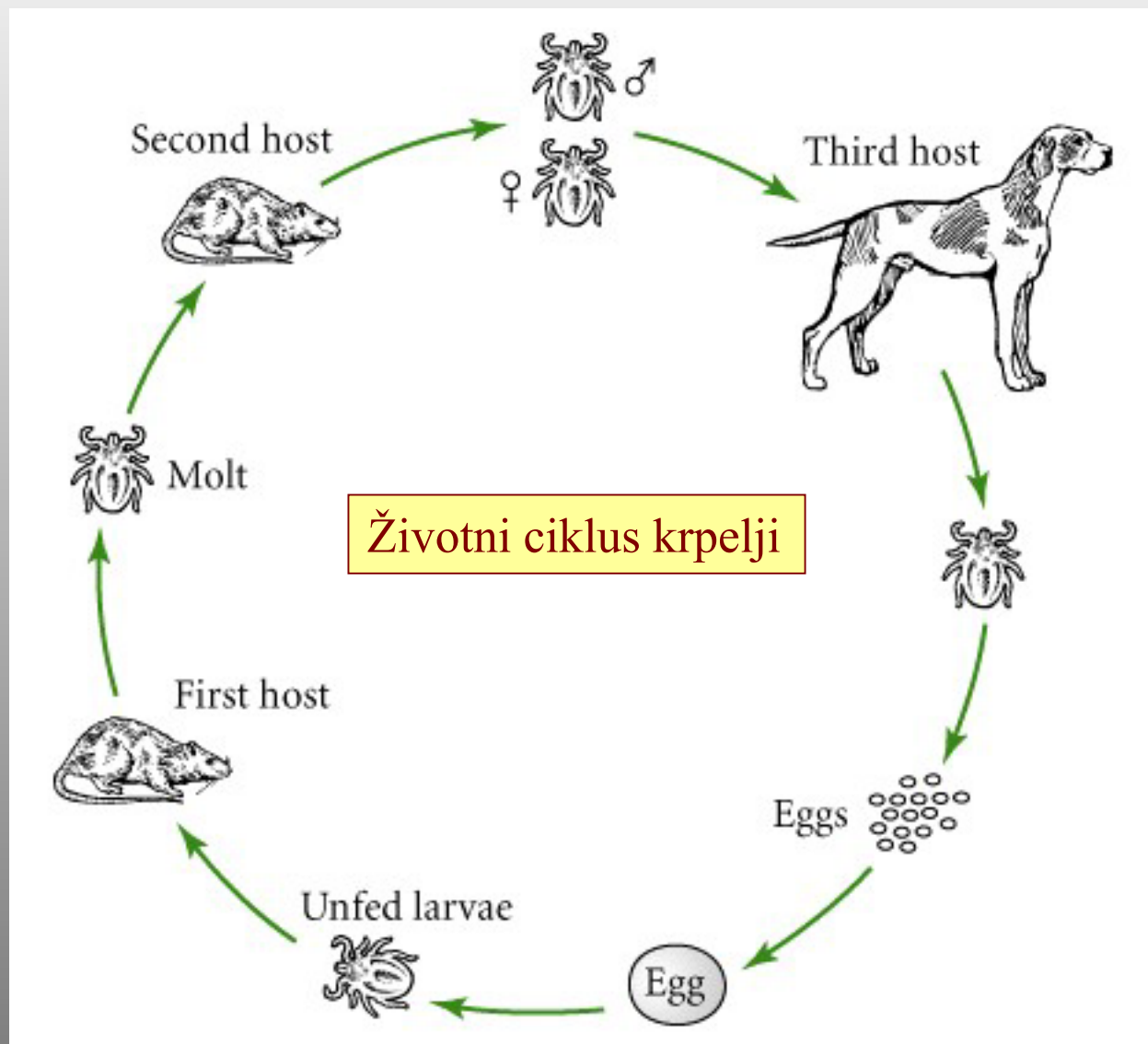
Životni ciklus
parazita
Plazmodiuma
(uzročnika
malarije) uključuje
dva domaćina,
komarca i čovjeka,
a spolna se faza
odvija u komarcu

Stages in
human

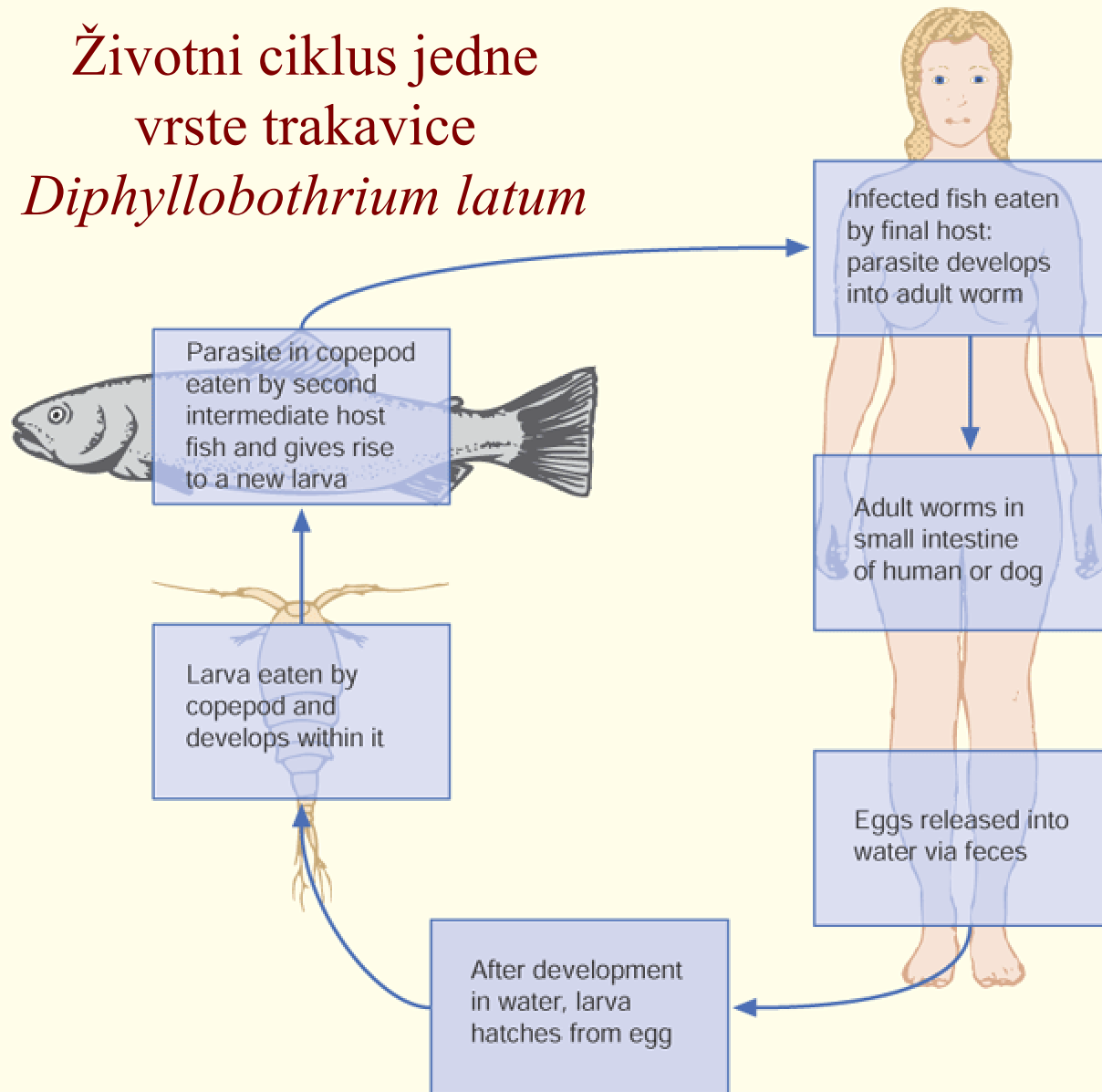


Stages in
mosquito





Životni ciklus jedne
vrste trakavice
Diphyllobothrium latum



Life Cycle of Schistosoma

Cercariae released by snails can infect humans by penetrating the skin.

Human host

Adults

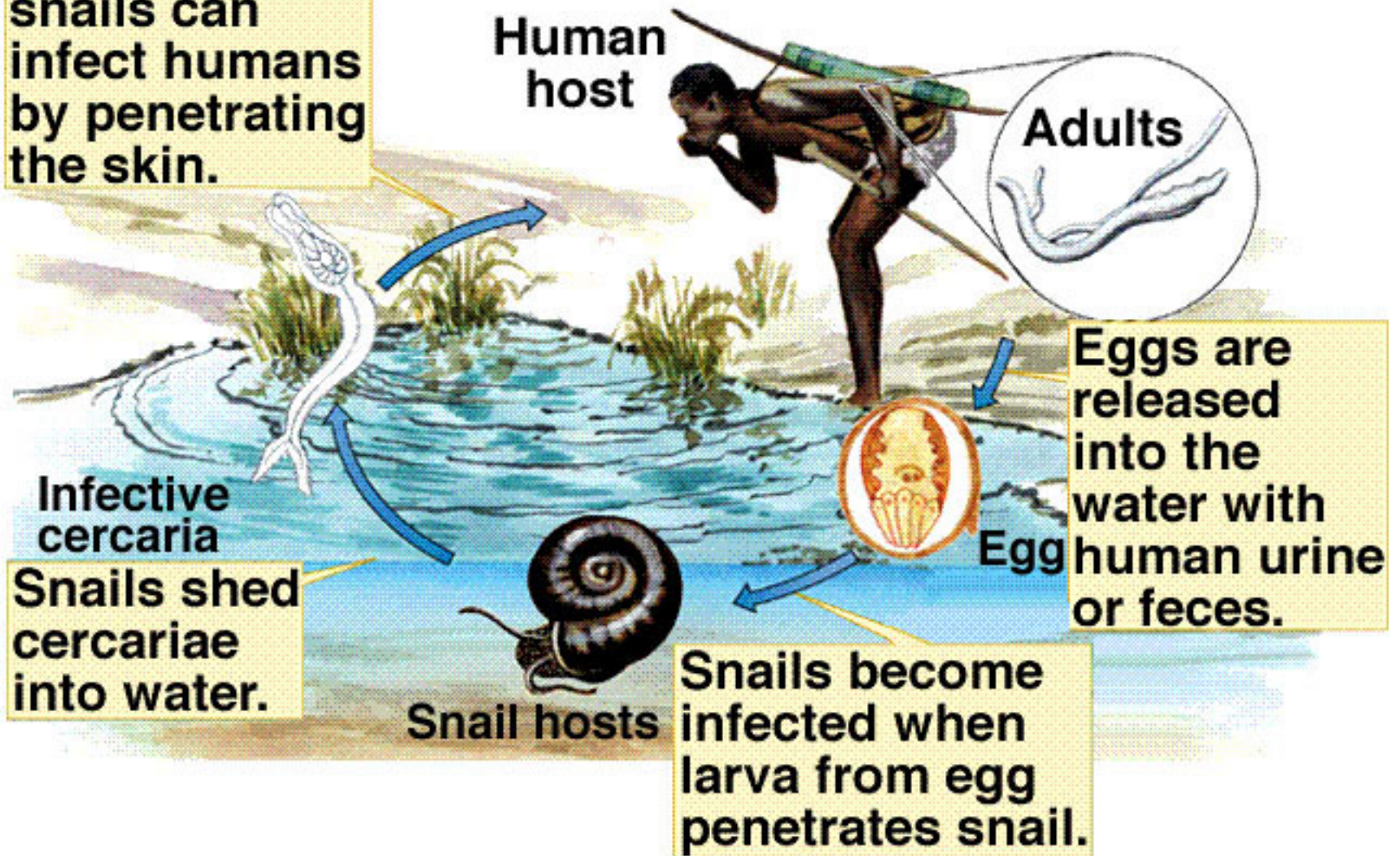
Infective cercaria

Snails shed cercariae into water.

Snail hosts

Eggs are released into the water with human urine or feces.

Snails become infected when larva from egg penetrates snail.



Načini prenošenja (infekcije) parazita (patogena)

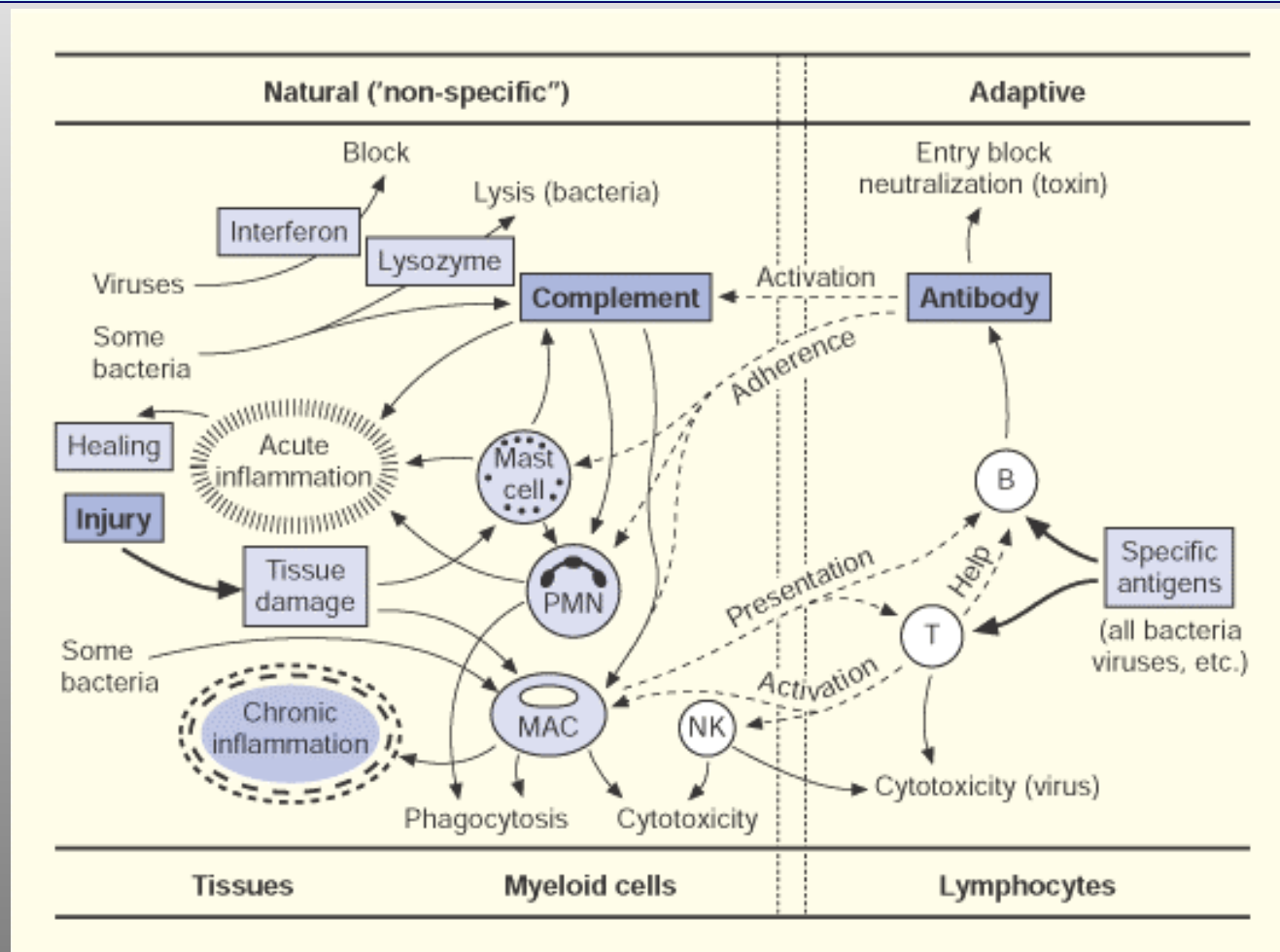
Izravno prenošenje
parazita s inficiranog na
neinficiranog domaćina

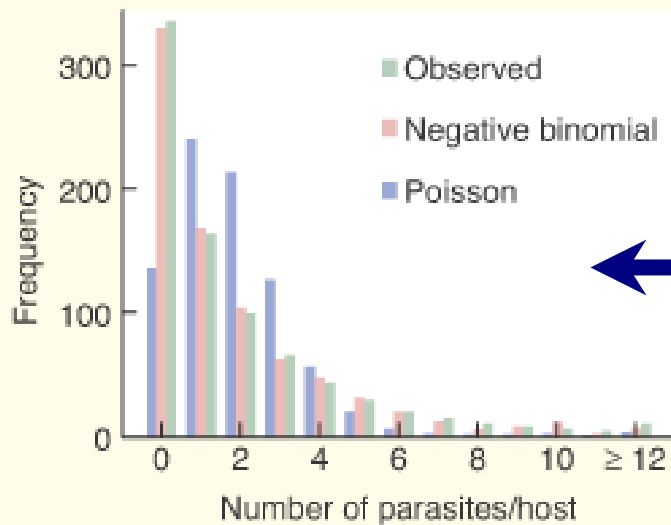


Prenošenje preko
slobodo-živećeg stadija
a inficiranog na
neinficiranog domaćina



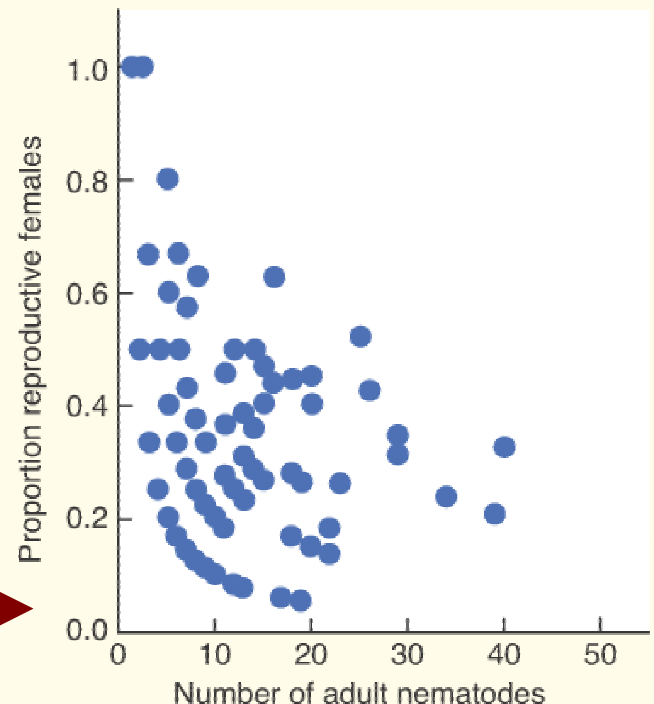
Domaćin se protiv patogena brani odgovorom imunološkog sustava



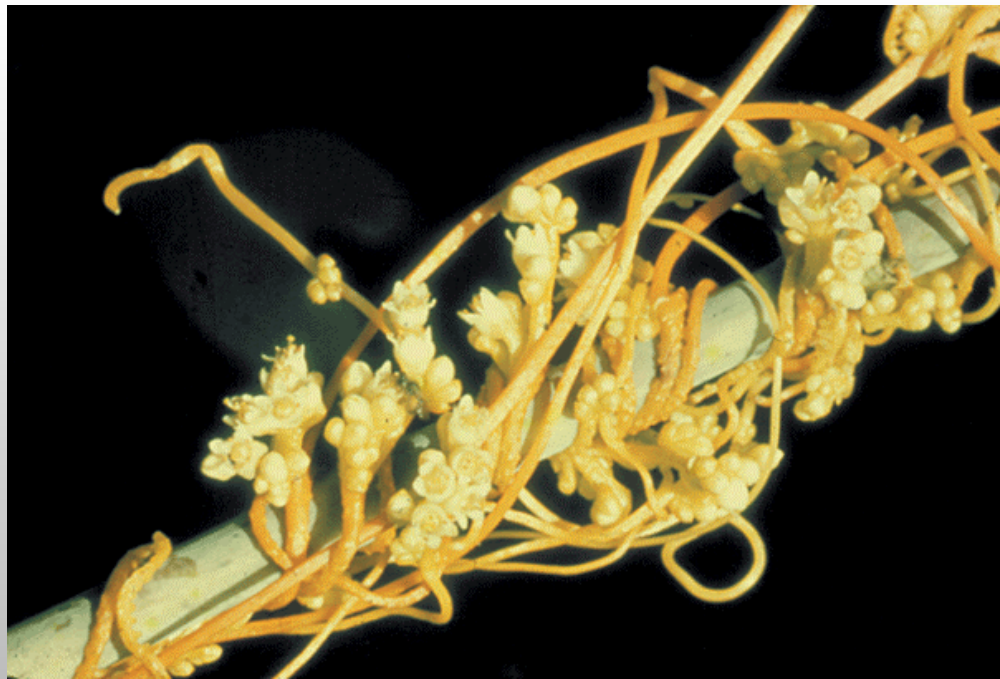


Distribucija parazita u populaciji domaćina rijetko je slučajna. U pravilu, najveći broj domaćina udomaćuje mali broj ili nijednog parazita, dok mali broj domaćina udomaćuje veliki broj parazita

Ovisnost o gustoći primjenjiva je i na parazite. Kada je gustoća parazita u domaćinu velika njihova reproduktivna sposobnost (mjerena kroz broj reproduktivnih ženki ili broj proizvedenih jaja) opada



**Neke biljke
parazitiraju na
drugim biljkama**



Mnoge su biljke
poluparaziti što
najčešće znači da vrše
fotosintezu ali do
minerala i vode
dolaze preko svog
domaćina

Paraziti gnijezda

Neke vrste ptica (npr. kukavica) podmeću svoja jaja drugim vrstama i tako se rješavaju brige za potomke što je također jedan oblik parazitizma



Mlada se kukavica prva izvali iz jaja i zatim izbaci iz gnijezda sva jaja domaćina



PARAZITOIDI





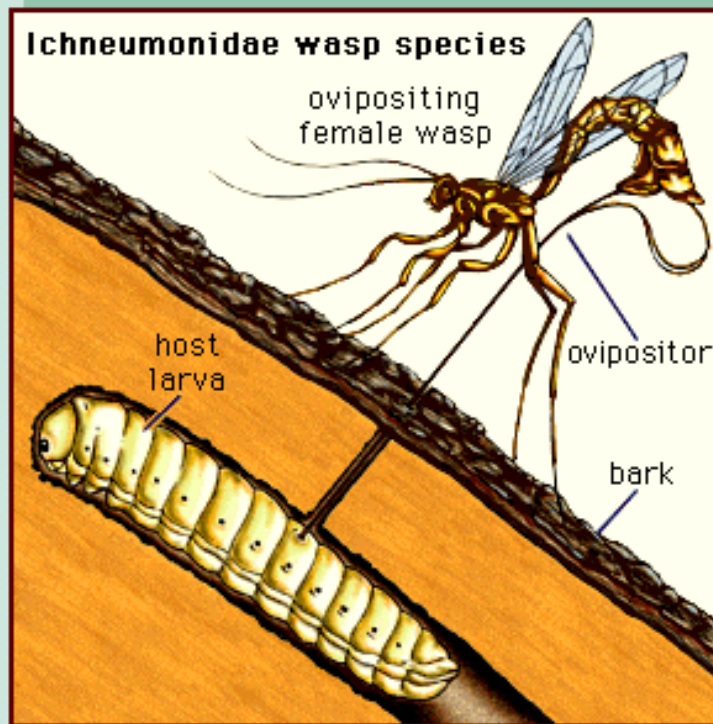
Mnoge vrste kukaca (osobito osa i muha) polažu svoja jajašca u ličinke drugih organizama (najčešće kukaca). Ličinke koje se izvale iz jaja hrane se svojim domaćinom i tako ga ubijaju



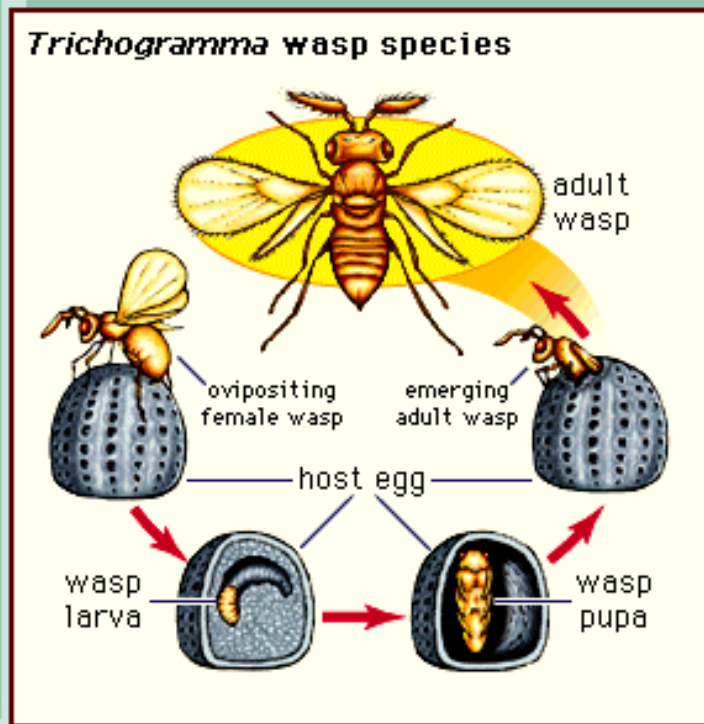


Parazitoidni kukci imaju veliku gospodarsku važnost jer se koriste za biološku kontrolu štetočina na biljkama koje uzgaja čovjek

Osa svojim kemijskim osjetilima nepogrešivo otkriva ličinku smještenu ispod kore, te svojim žalcem probija koru i dospijeva do ličinke u koju injektira jajašca. Iz jajašca izlazi ličinka ose koja se hrani svojim domaćinom sve do preobrazbe u odraslu osu

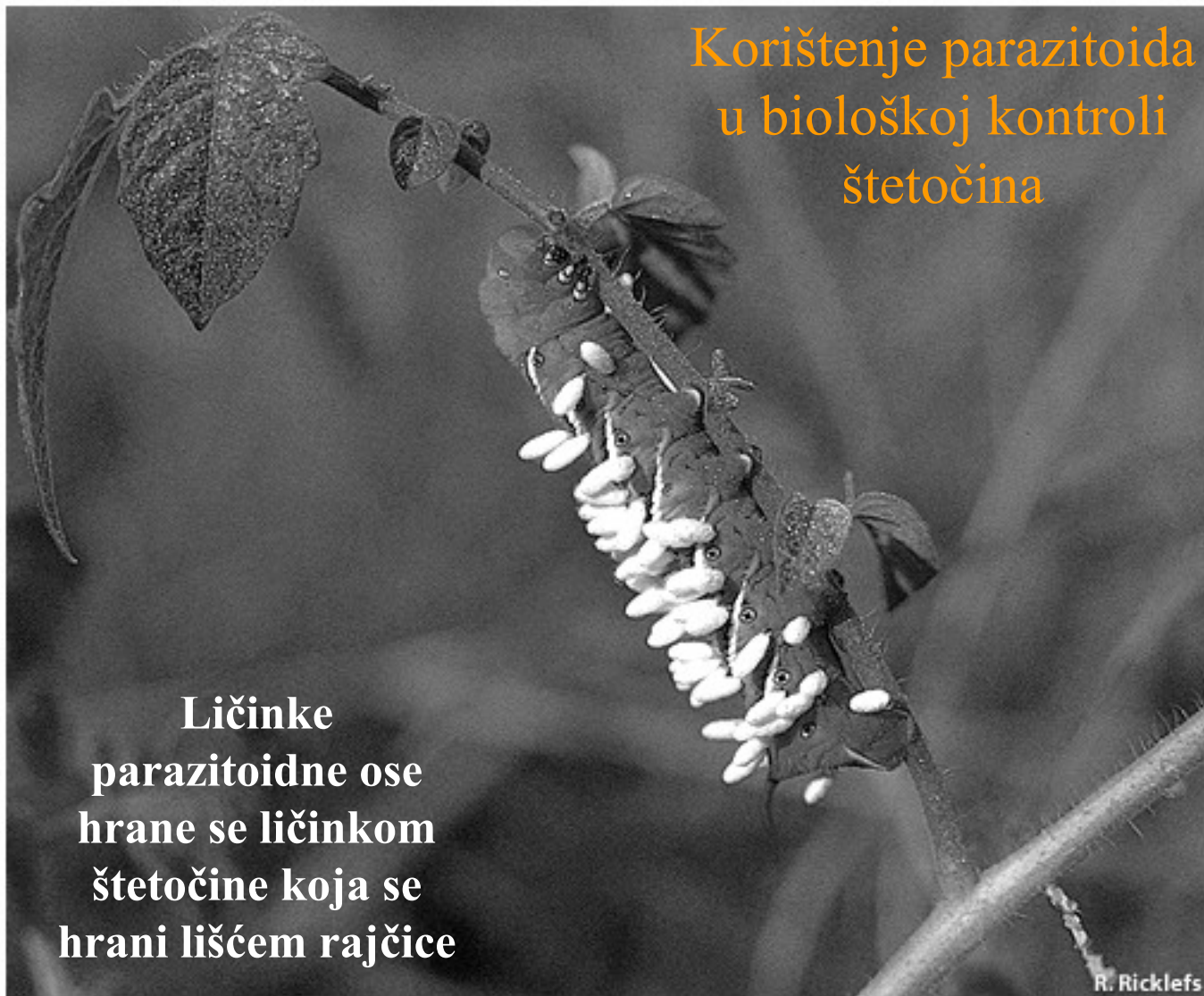


©1996 Encyclopaedia Britannica, Inc.



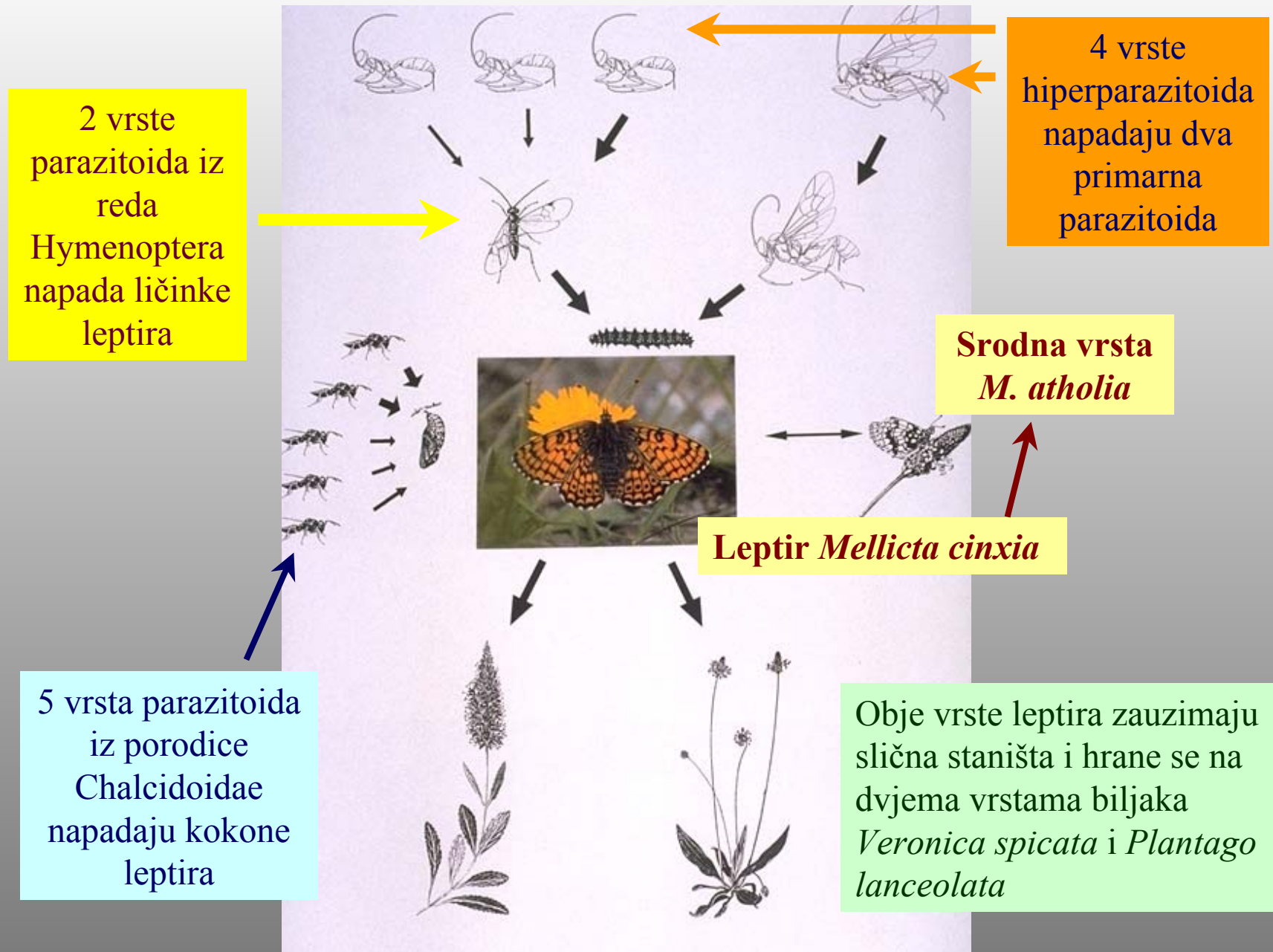
**Korištenje parazitoida
u biološkoj kontroli
štetočina**

**Ličinke
parazitoidne ose
hrane se ličinkom
štetočine koja se
hrani lišćem rajčice**



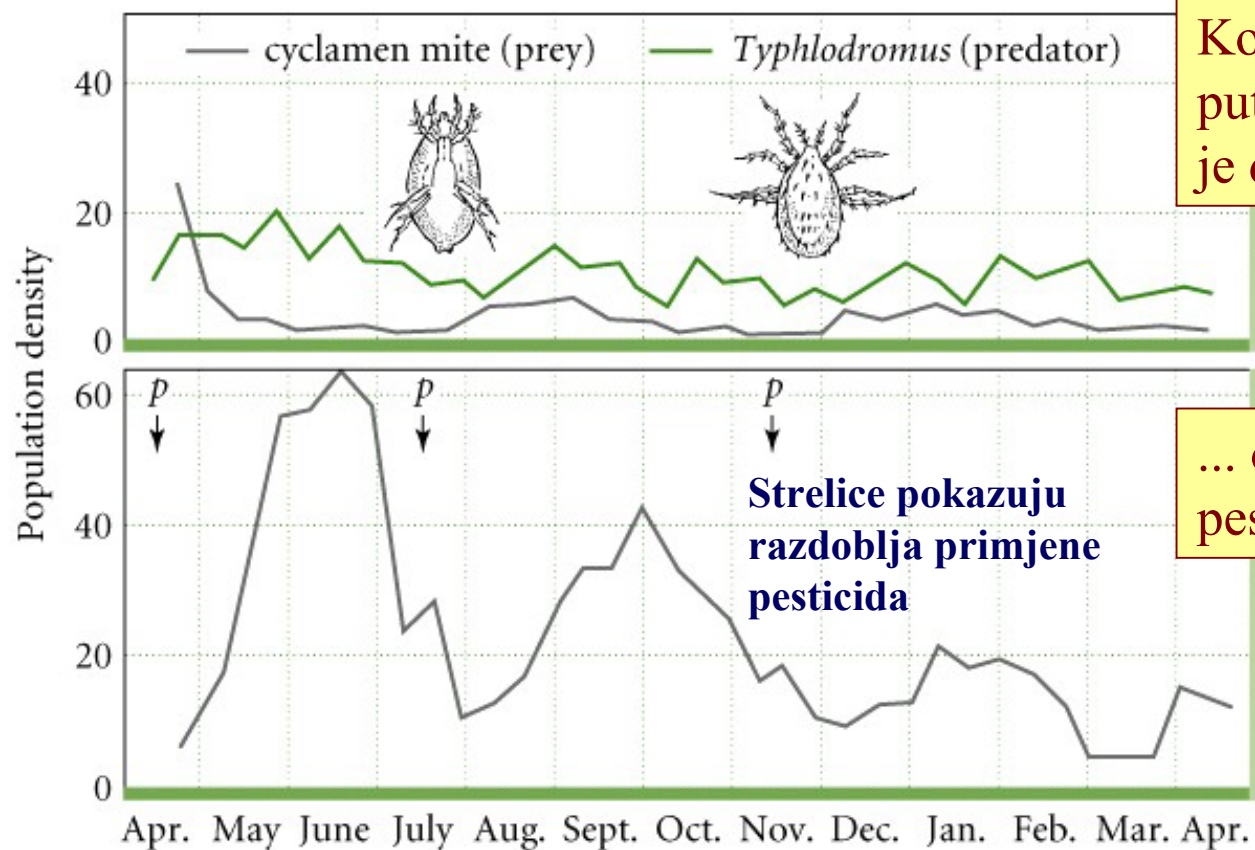
R. Ricklefs

M. Šolić: Osnove ekologije



**PREDATORI, PARAZITI I
PATOGENI UTJEČU NA
STRUKTURU I DINAMIKU
POPULACIJA PLIJENA I
DOMAĆINA**

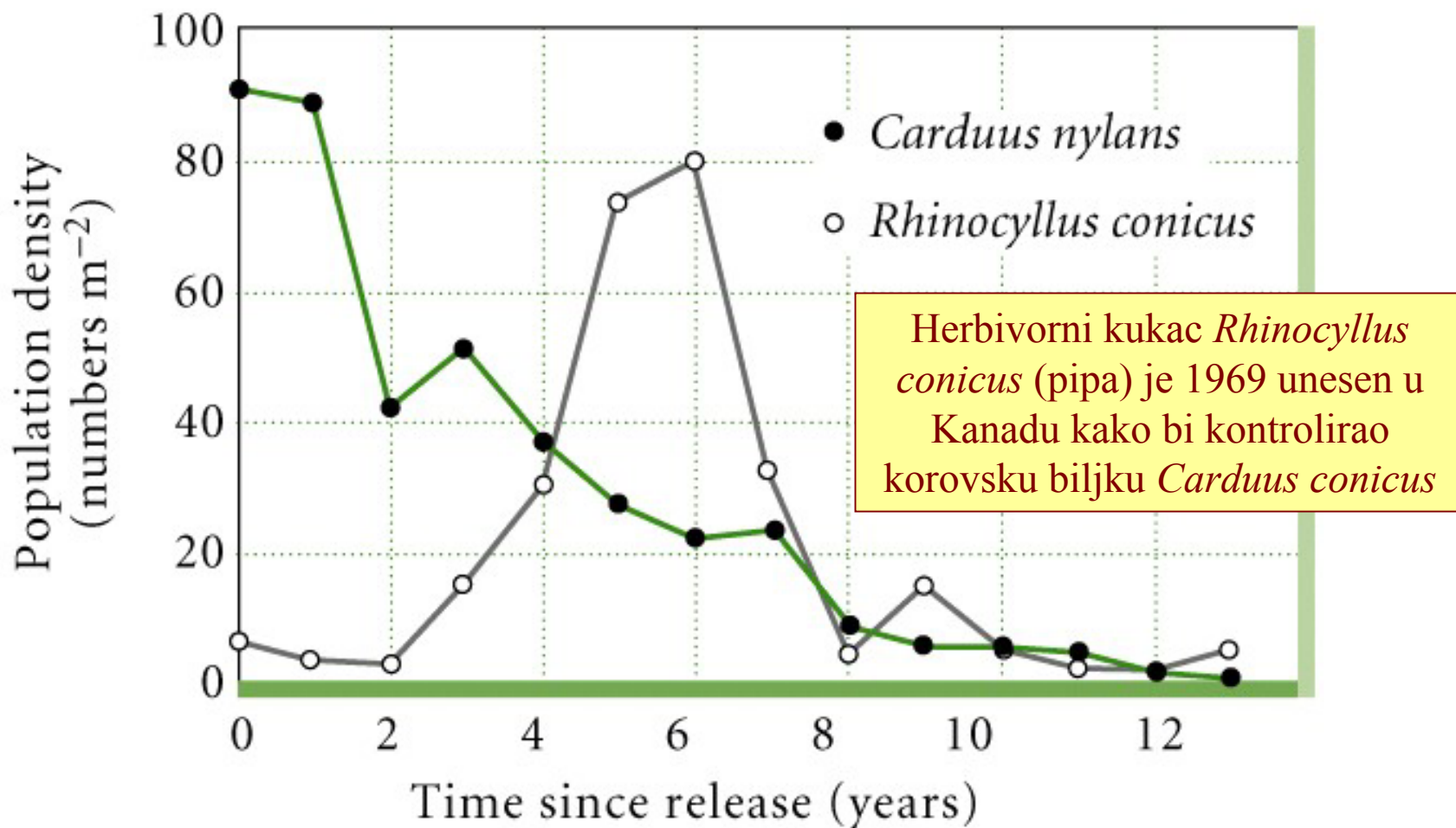
Predatori i parazitoidi mogu vrlo efikasno ograničavati populaciju plijena



Kontrola štetočine
putem predatora bila
je daleko efikasnija ...

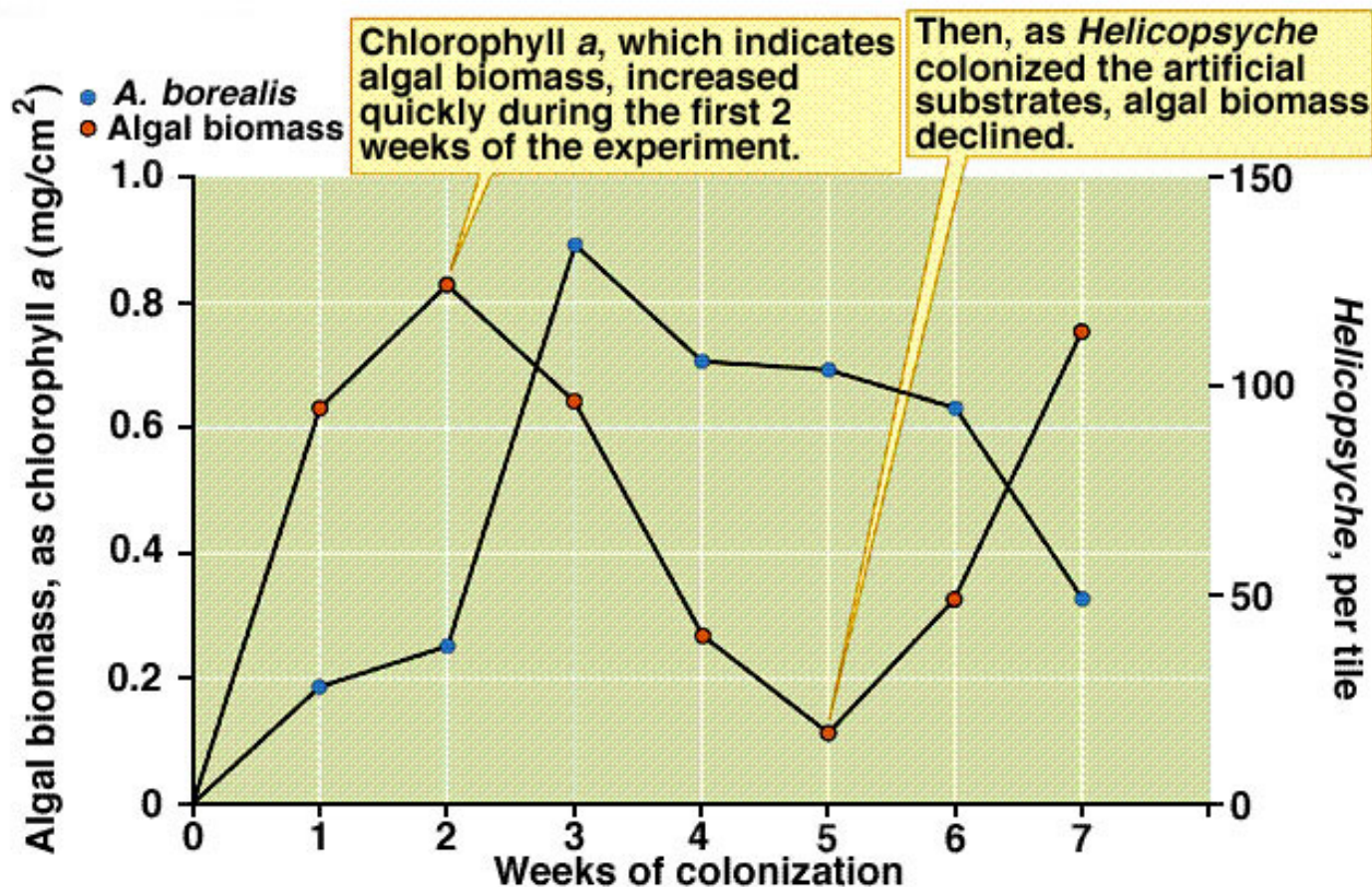
... od kontrole putem
pesticida

Herbivorni kukci mogu efikasno kontrolirati populaciju biljaka s kojima se hrane



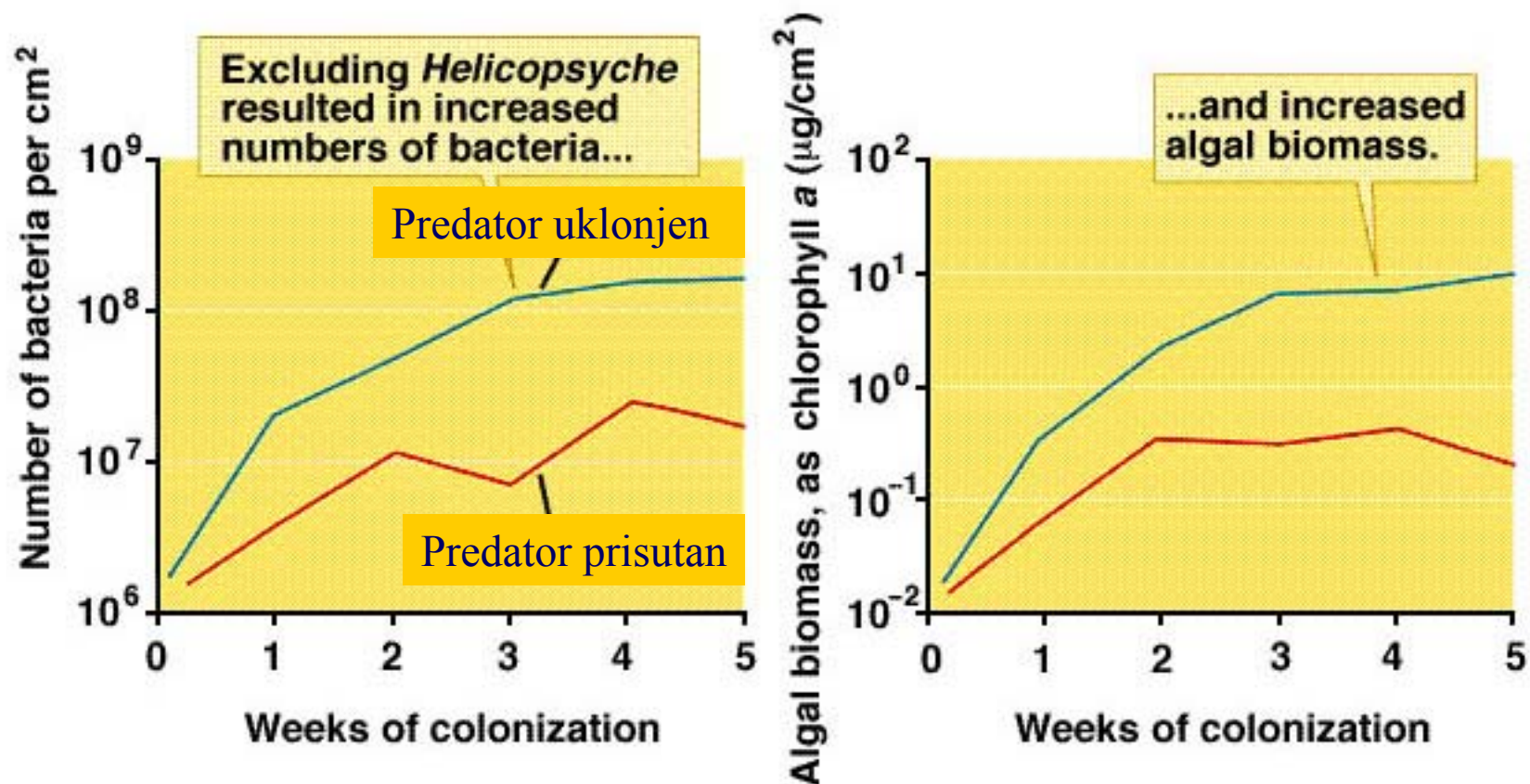
Herbivorni kukci u rijekama efikasno kontroliraju gustoću populacija alga s kojima se hrane

Biomass & Numbers of Algae



Herbivorne ličinke kukca *Helicopsyche borealis* (red Trichoptera) uspješno su kontrolirale biomasu alga u eksperimentalnim uvjetima

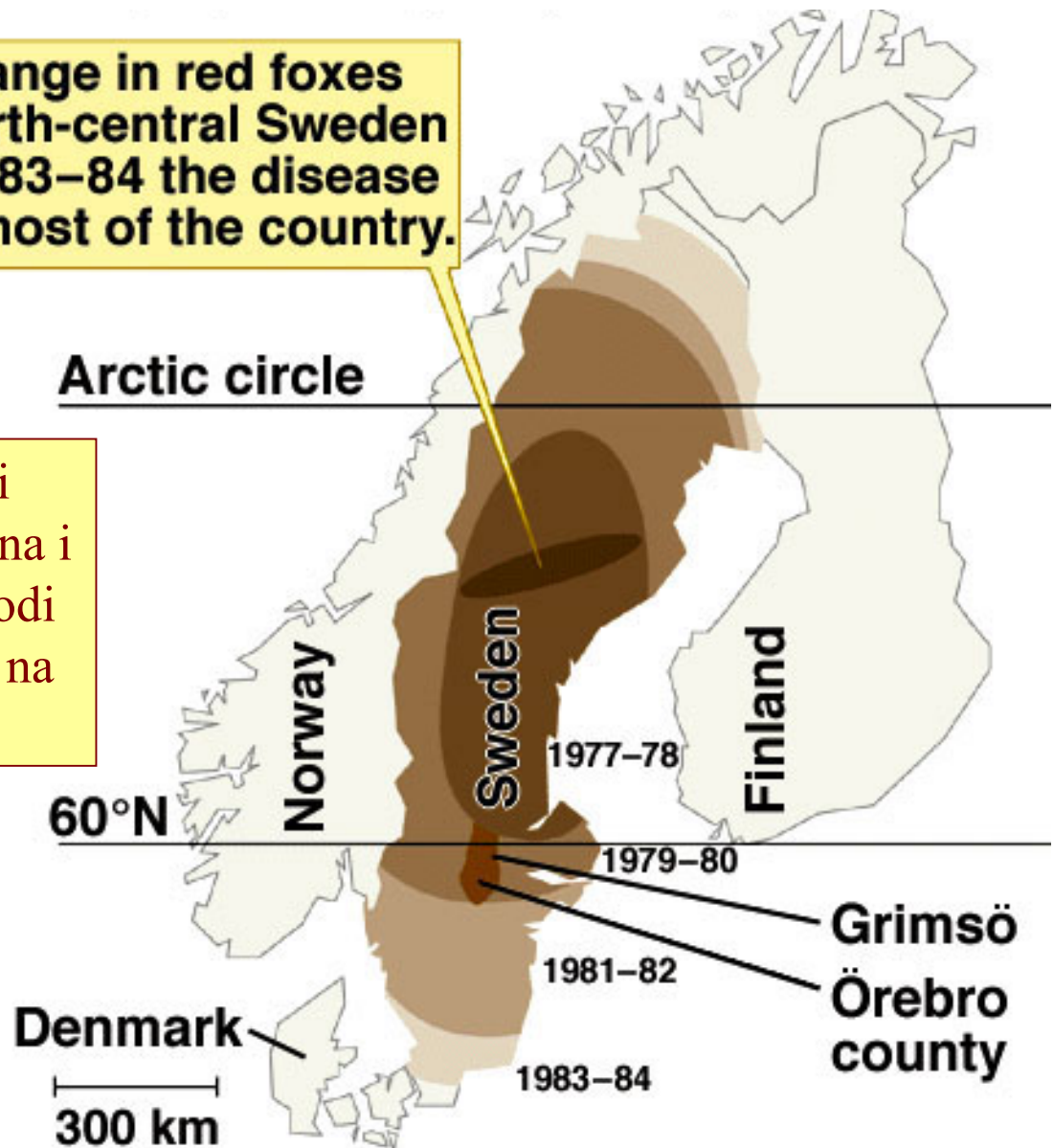
Utjecaj predacije na populaciju plijena najbolje se vidi kada se predator ukloni

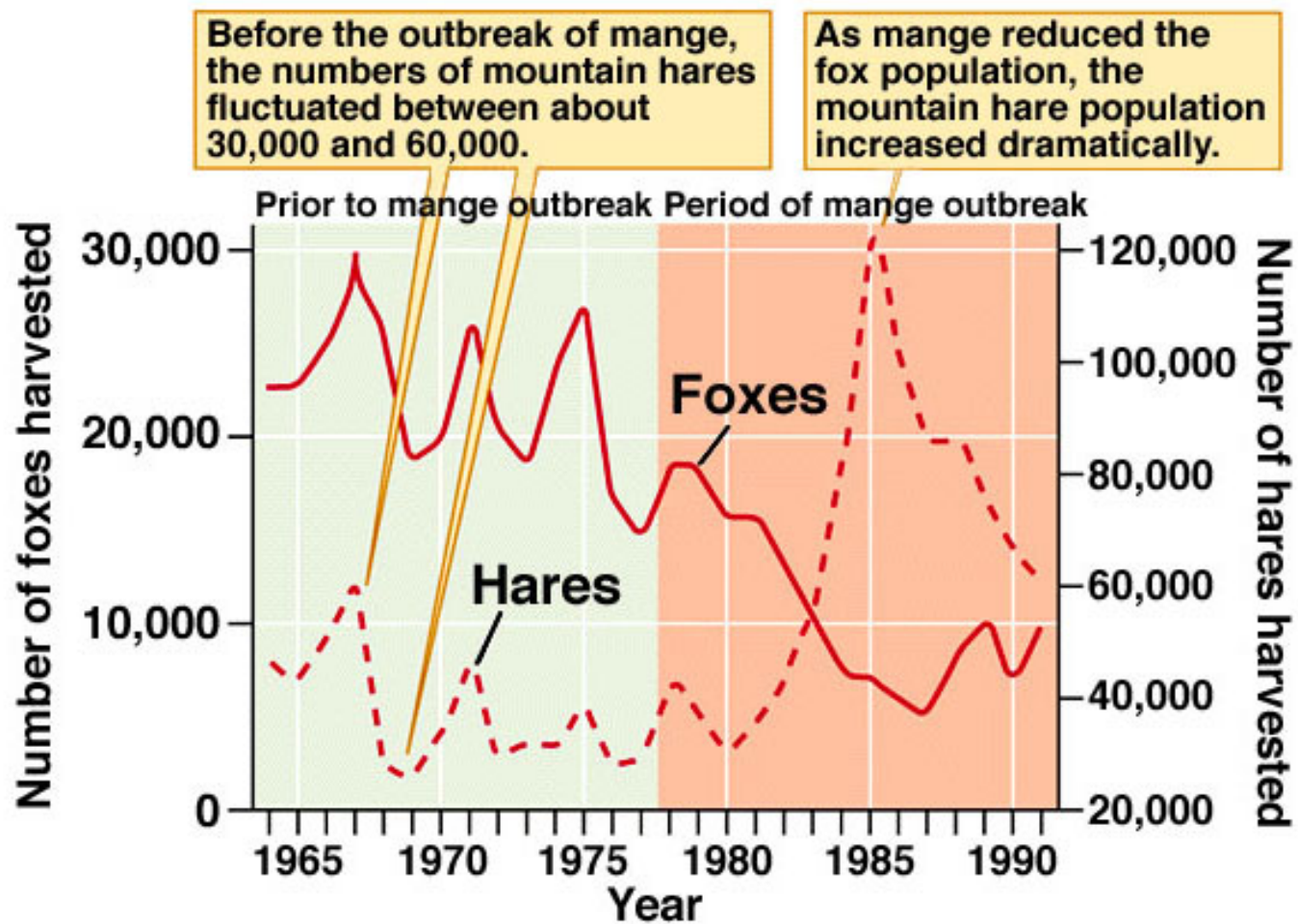


Usporedba rasta populacija bakterija i alga u prisustvu predatora i u njegovoj odsutnosti

The first cases of mange in red foxes were recorded in north-central Sweden in 1975–1976. By 1983–84 the disease had spread across most of the country.

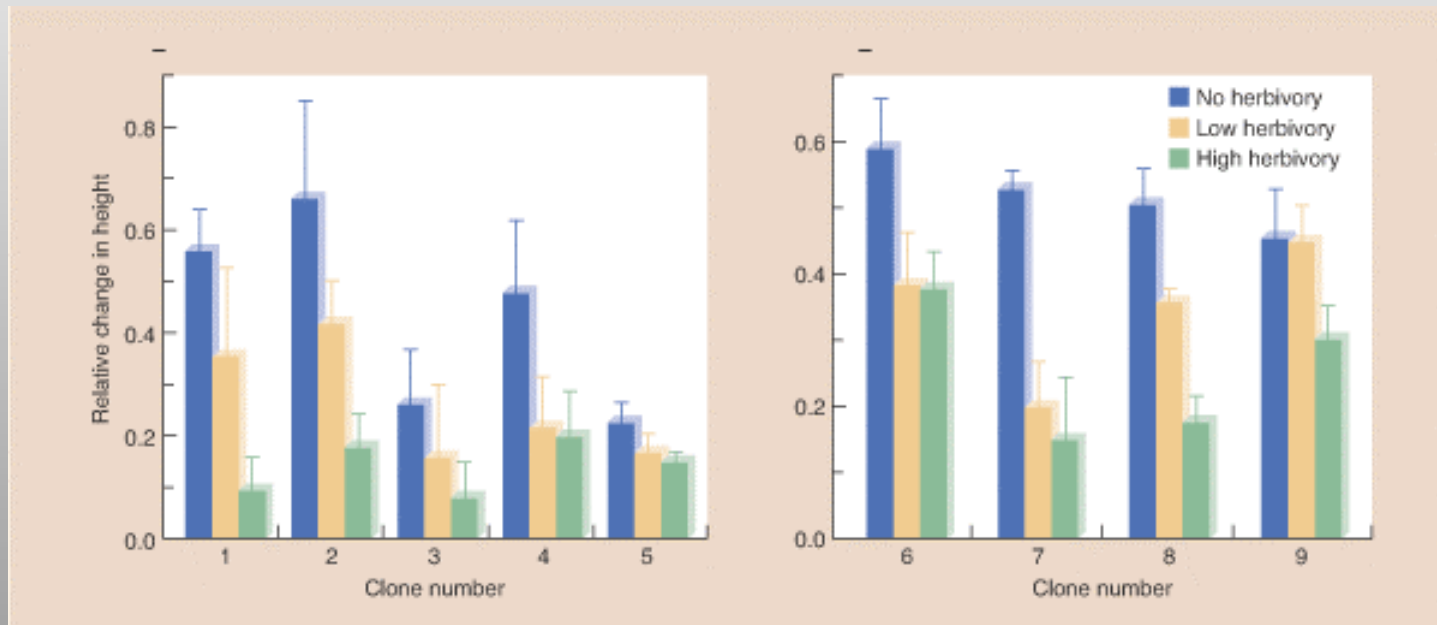
Širenje parazita koji uzrokuje oštećenja krzna i kože što na kraju dovodi do smrti crvene lisice na području Švedske





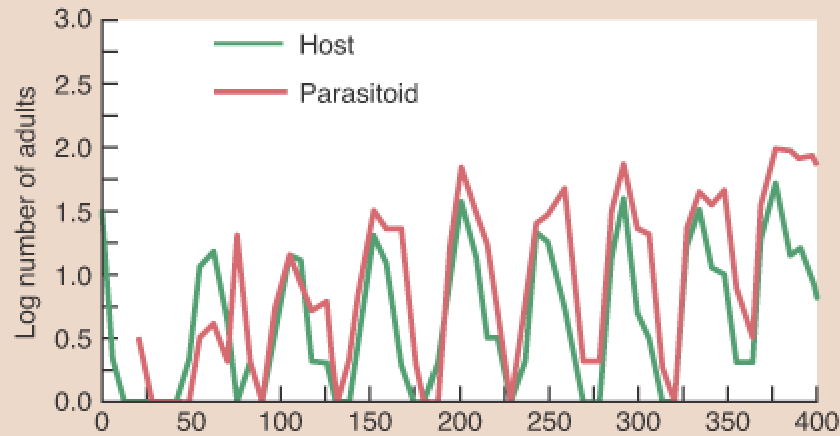
Prije epidemije nametnika crvena lisica je kontrolirala populaciju svog glavnog plijena planinskog zeca. Nakon epidemije koja je smanjila broj lisica za preko 70% populacija zeca je značajno porasla

Herbivori reduciraju rast biljaka

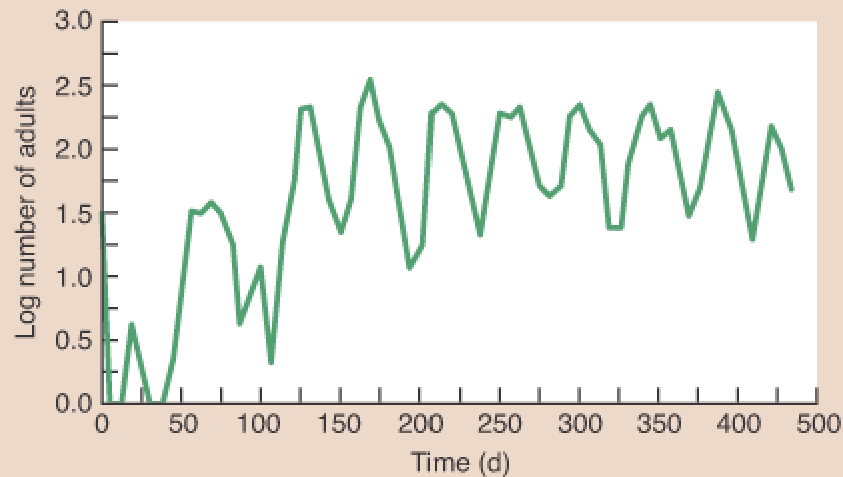


Rast (izražen kroz promjene u visini biljke) jedne vrste vrbe koja raste na pješčanim dinama (*Salix cordata*) u uvjetima male i velike herbivornosti, te bez herbivornosti

Parazitoidi reduciraju rast domaćina

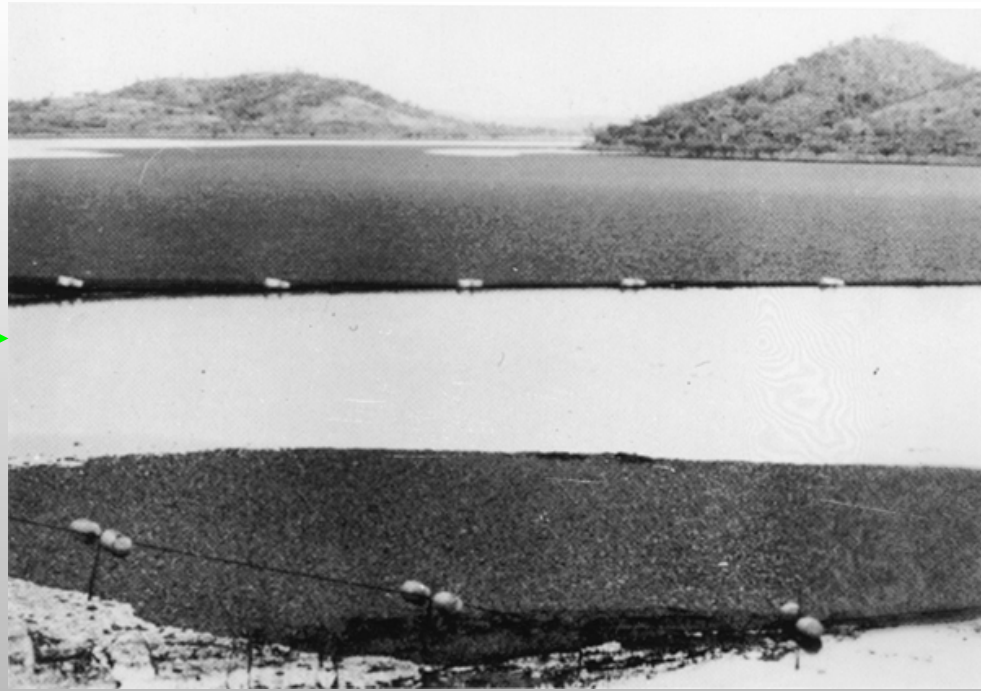


Laboratorijski
eksperiment rasta
populacije mesnog moljca
u prisustvu



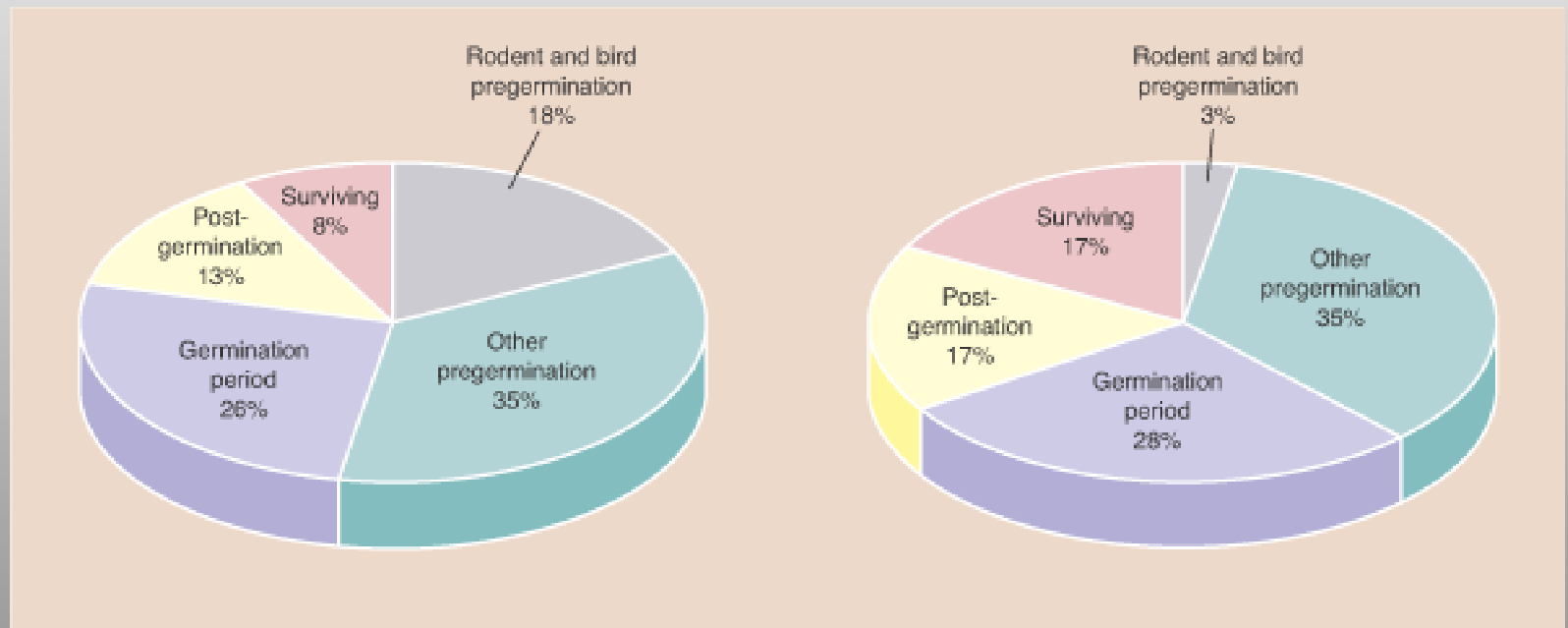
... i u odsustvu
parazitoidne ose

Gusta populacija
vodene paprati
(*Salvinia molesta*) u
jezeru u Australiji u
odsutnosti predatora ...



... te nakon uvođenja
predatorskog kukca
(pipa) specijaliziranog
za prehranu ovom
biljkom

Smanjenje jednog izvora mortaliteta kompenzira se povećanjem drugih



Zaštita sjemenja od glodavaca i ptica prije klijanja smanjila je mortalitet biljaka od strane ovih herbivora, ali je to djelomično kompenzirano drugim izvorima mortaliteta

**PREDATORI I PARAZITI
MOGU NA SVOJ PLIJEN I
DOMAĆINE DJELOVATI I NA
SUPTILNIJE NAČINE**

Paraziti i patogeni mogu manipulirati ponašanjem domaćina

1

Parazitski akantocefal *Plagiorhynchus cylindraceus* parazitira u crijevima čvorka gdje polaže svoja jaja

2

Kopneni izopod *Armadillidium vulgare* jede feces od čvorka i na taj se način inficira parazitom. Iz pojedenih se jajašaca razvija ličinka parazita u tijelu izopoda

3

Ličinka modificira ponašanje izopoda koji umjesto da se skriva u skloništima (negativna fototaksija) izlazi na otvoreno (pozitivna fototaksija)

4

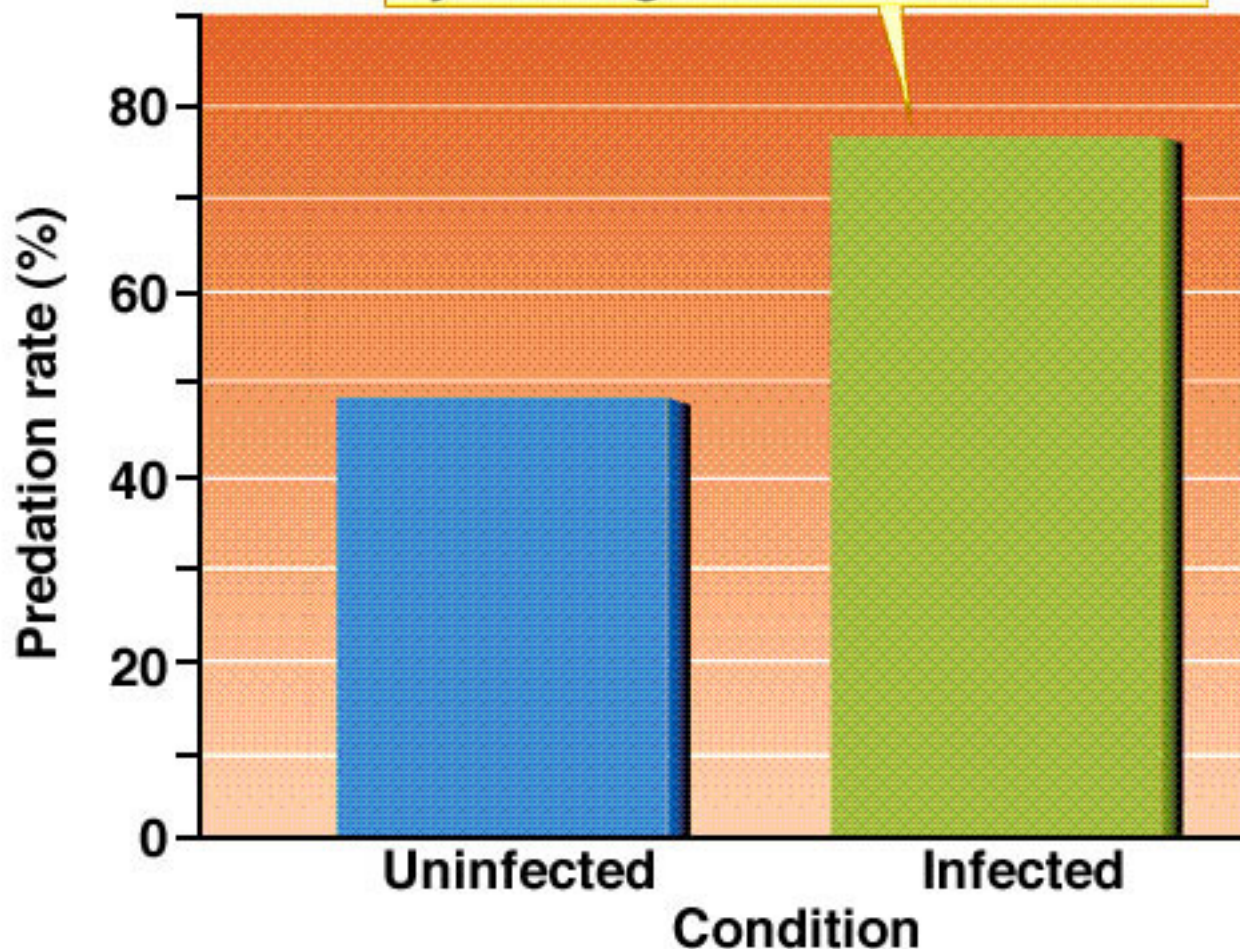
Na otvorenom, izopod postaje uočljiv i lakše postaje plijen čvorka. Kada čvorak pojede izopoda odrasli parazit dopijeva u njegov probavni trakt



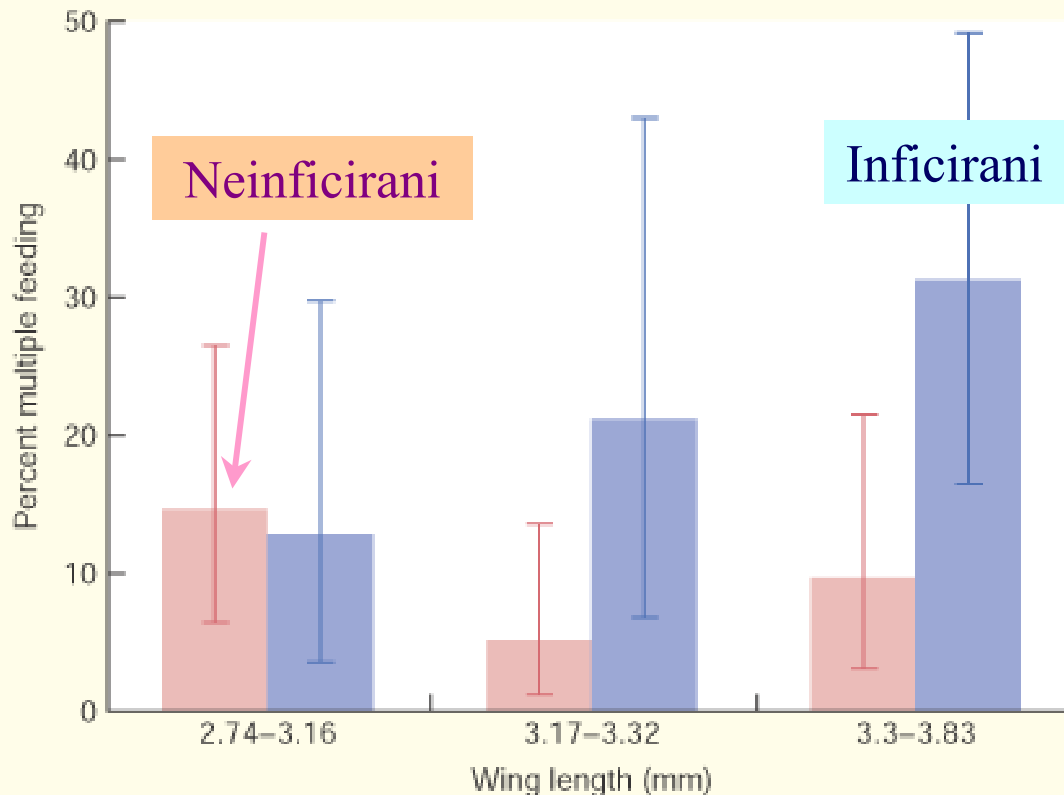
Starling Predation Rate

Probably because of their more conspicuous behavior, a higher proportion of isopods infected with *Plagiorhynchus* were eaten by starlings.

Zbog promjene ponašanja svoga plijena čvorci pojedu više inficiranih nego neinficiranih izopoda

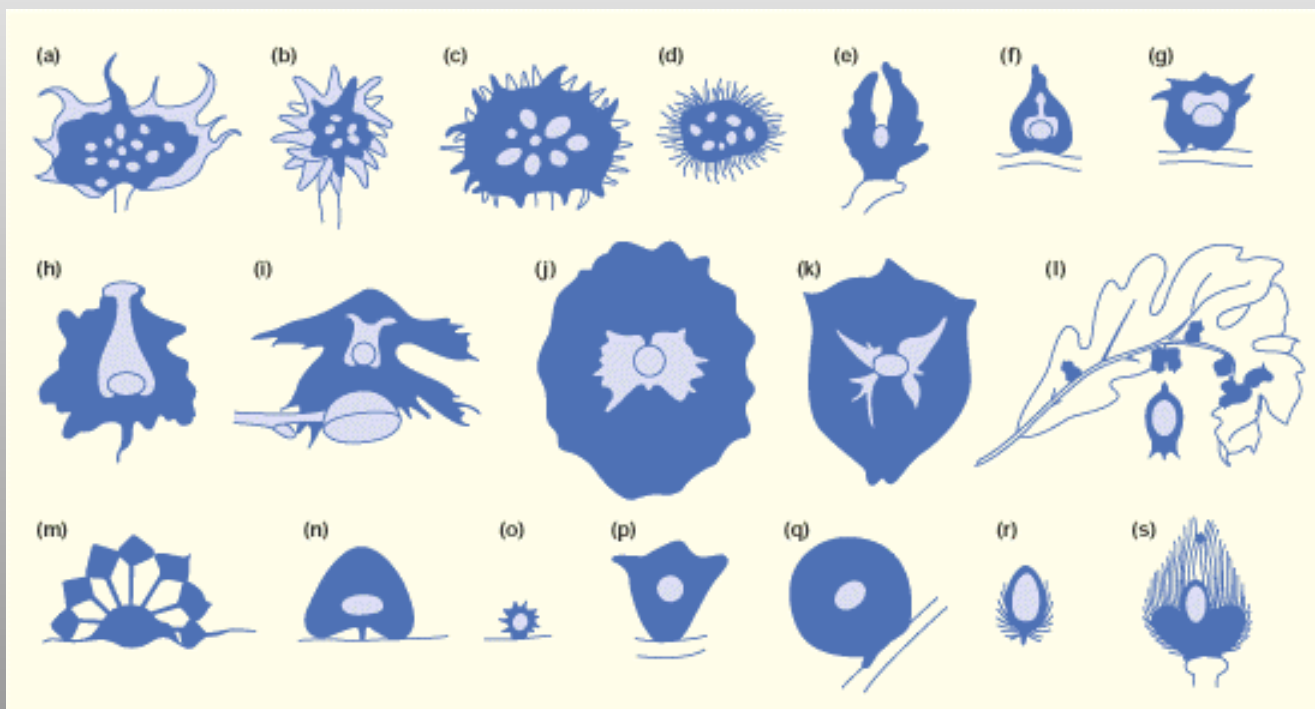


**Parazit *Plasmodium falciparum* (uzročnik malarije)
uzrokuje promjenu ponašanja komarca malaričara
(*Anopheles gambiae*)**



Inficirani komarci se češće i obilatije hrane (obilaze više ljudi i uzimaju više krvi) u odnosu na neinficirane komarce

Paraziti mogu potaknuti i kontrolirati formiranje posebnih tkiva kod biljaka



Mnoge biljke reagiraju na parazite tako što odbacuju inficirani dio biljke (npr. listove). Međutim neki paraziti mogu potaknuti biljku da formira posebno tkivo, “bolesno tkivo” ili šiška, koje pruža povoljno mikrostanište za razvitak njihovih ličinki. Na slici su prikazani različiti oblici šiški na hrastovima.

“Šiške”

(t)

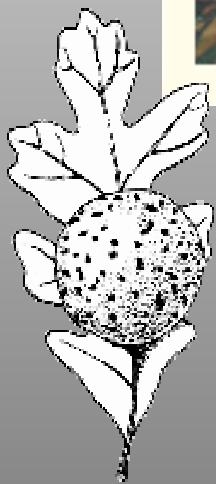
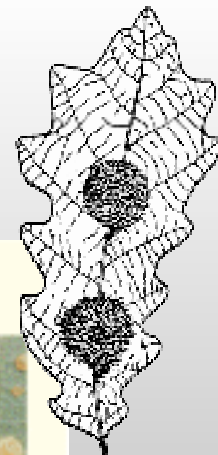


Šiške (“hrastove jabuke”)
jedne vrste ose

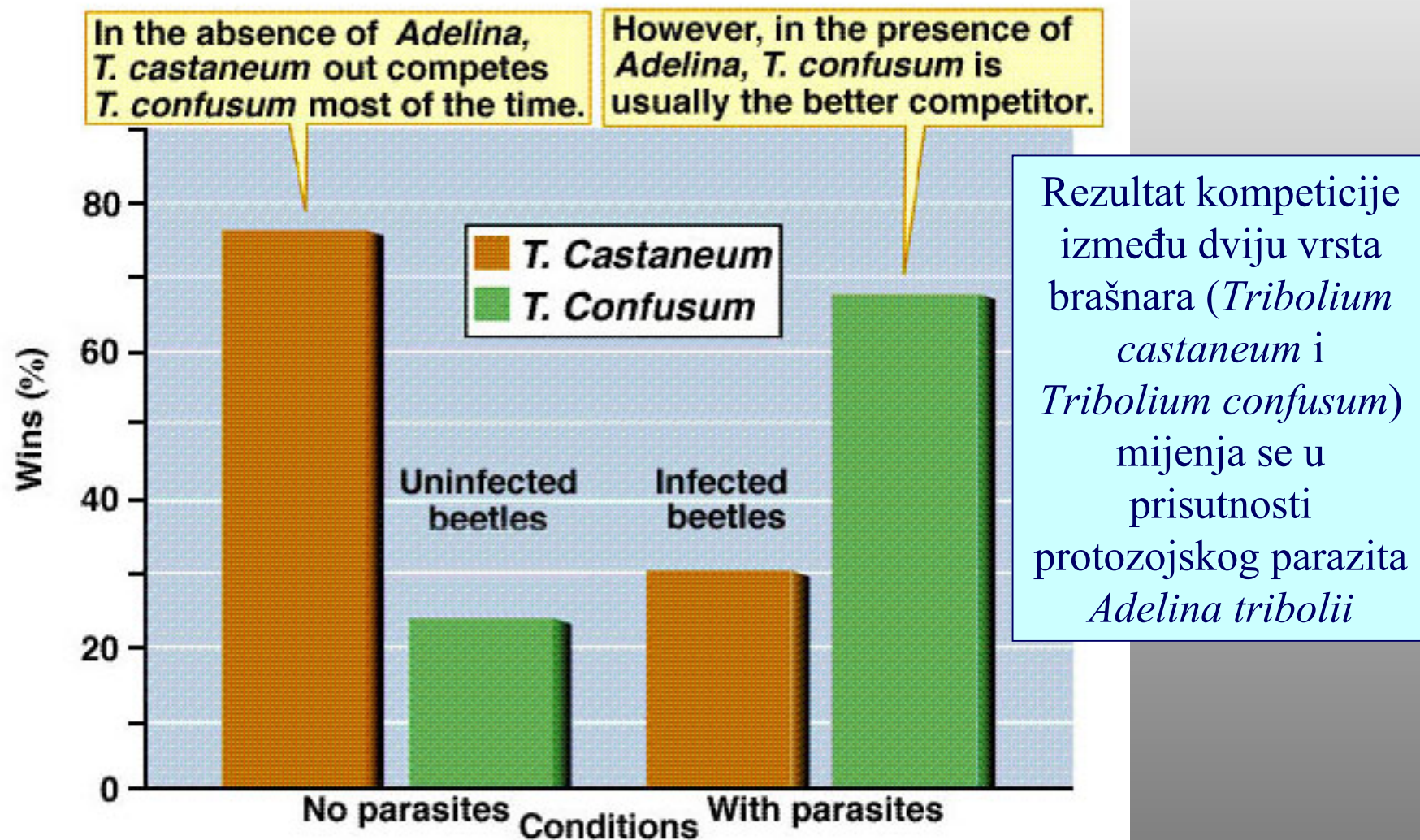
(u)



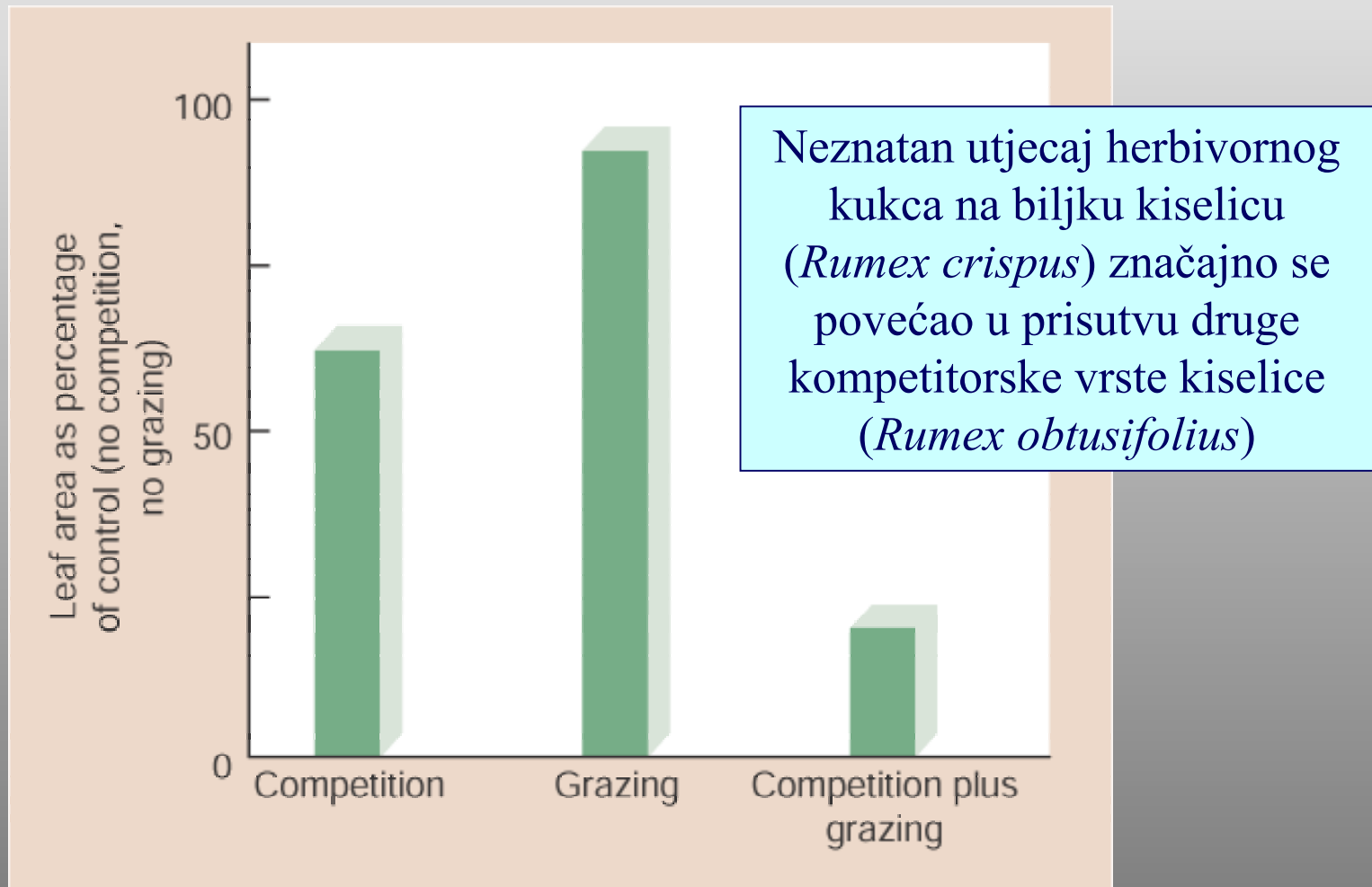
Plosnate gljivolike šiške
jedne vrste ose na hrastu



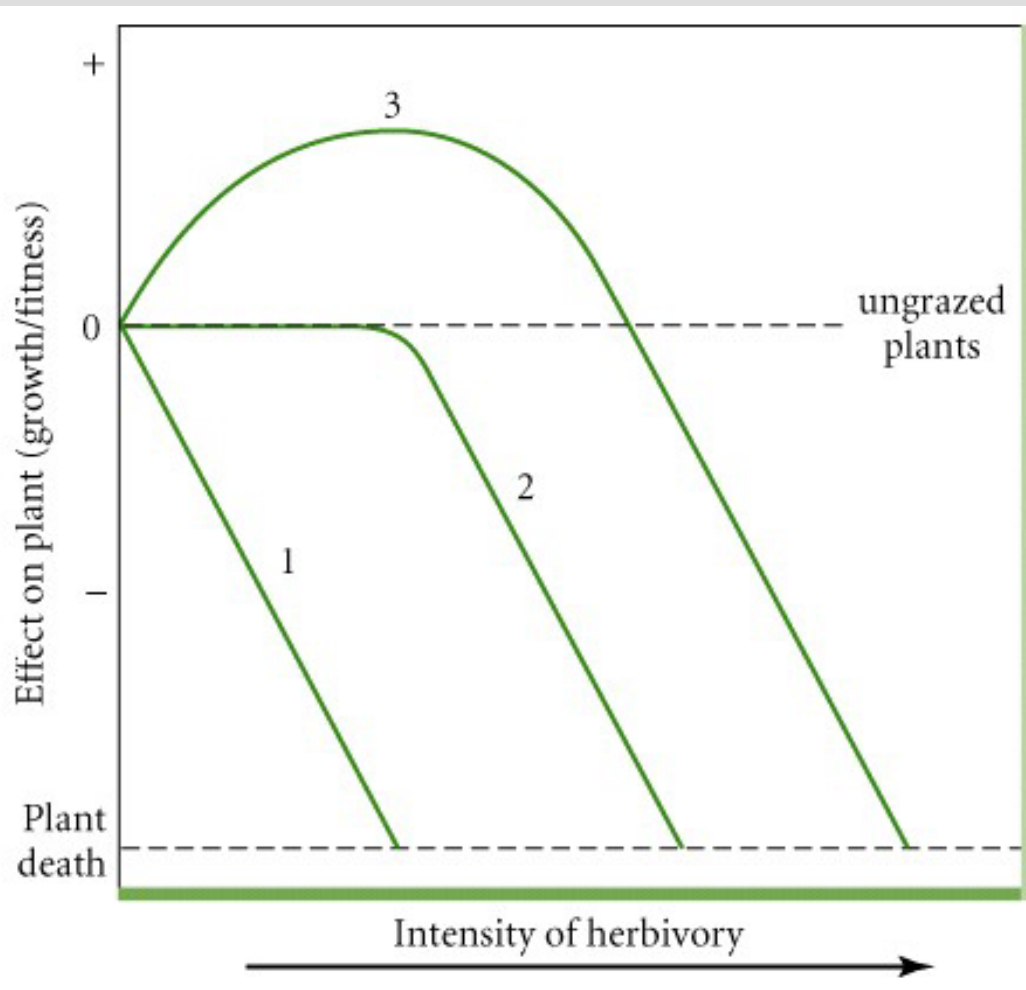
Paraziti mogu utjecati na rezultat kompeticije



Kompeticija i herbivornost mogu djelovati sinergistički



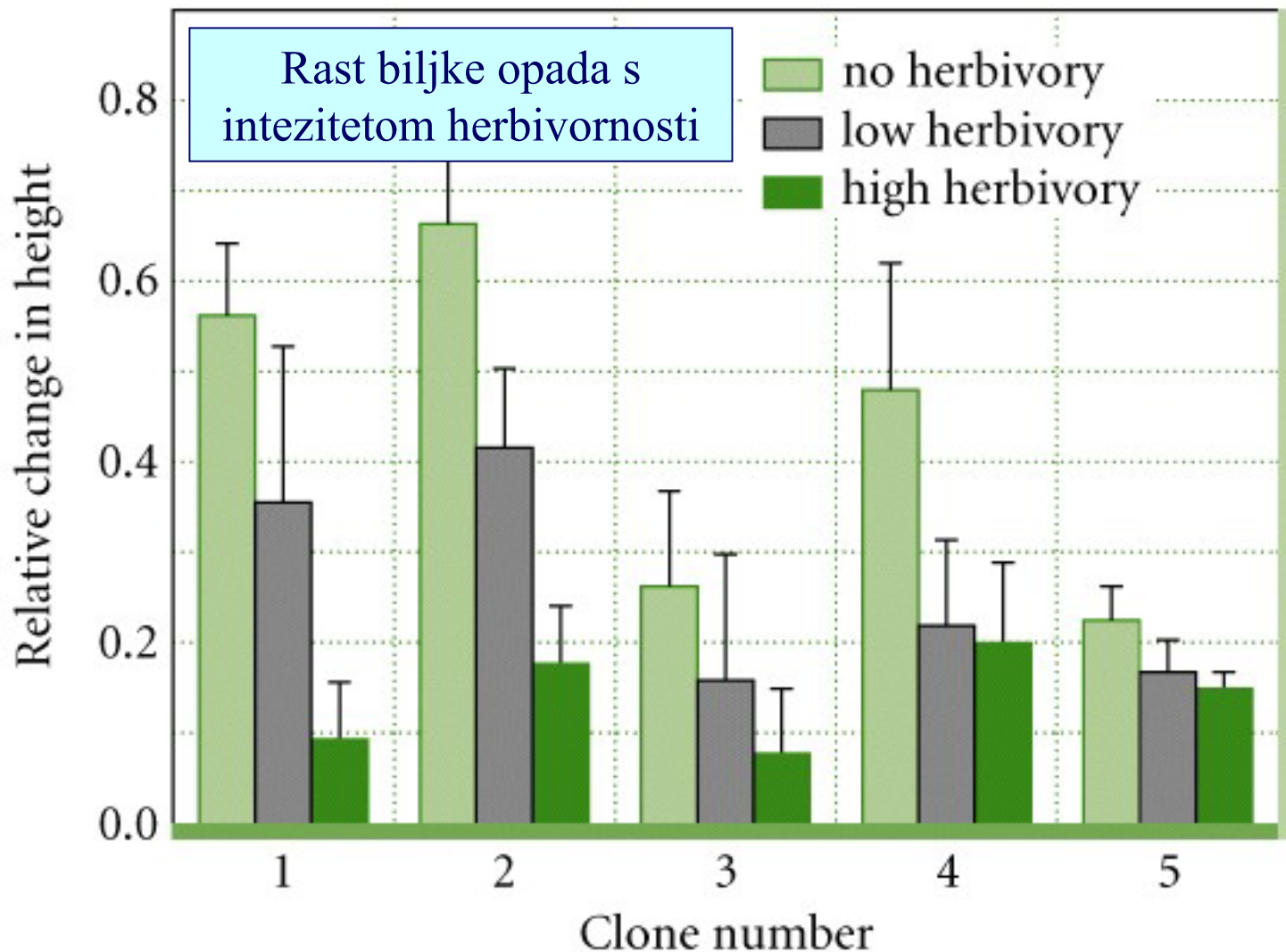
Herbivornost može inducirati kompenzacijski odgovor biljaka



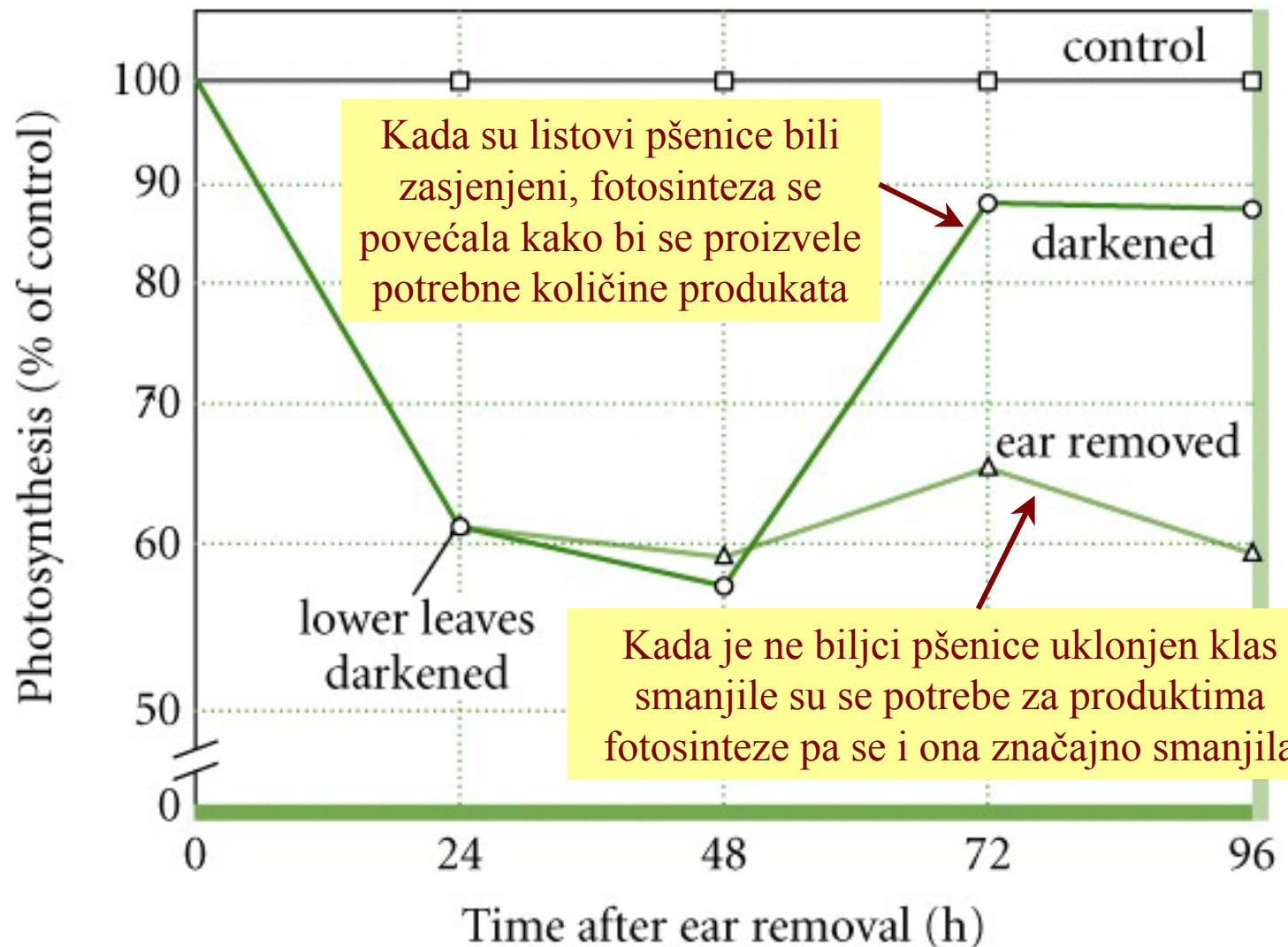
Tri načina na koje herbivori mogu utjecati na značajke kod biljaka (rast, reprodukciju itd.)

1. Negativni odgovor (vrijednost značajke opada proporcionalno s intezitetom herbivornosti)
2. Kompenzacija (vrijednost značajke se održava konstantnom unutar nekog raspona herbivornosti)
3. Nadkompenzacija (vrijednost značajke raste unutar nekog raspona herbivornosti)

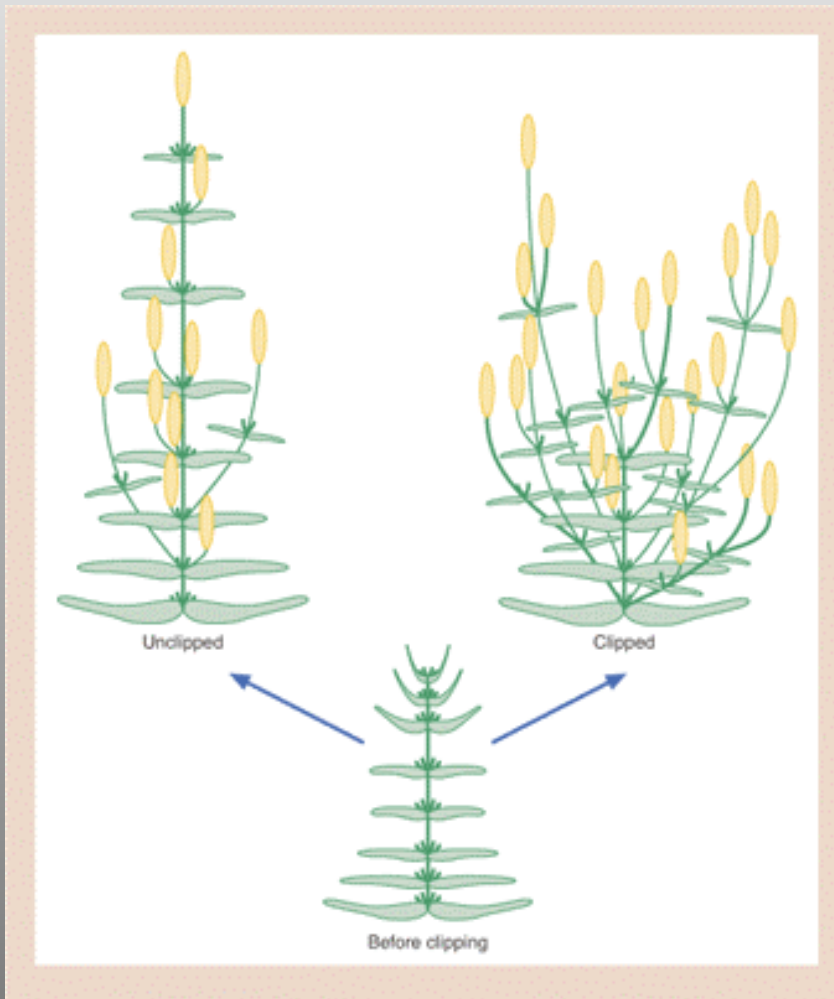
1. Negativni odgovor biljke na herbivornost



2. Kompenzacijski odgovor biljke na herbivornost



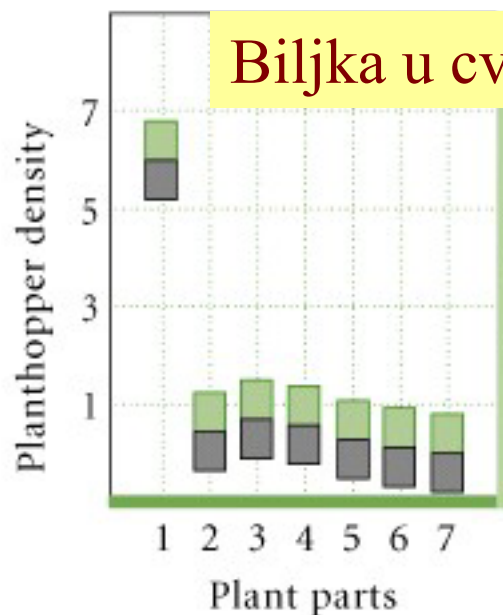
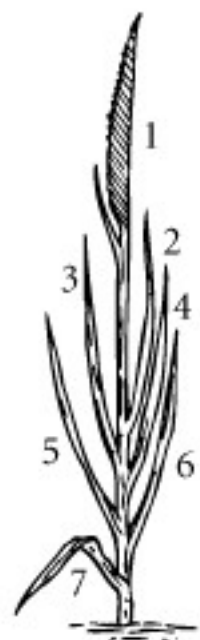
3. Nadkompenzacijski odgovor biljke na herbivornost



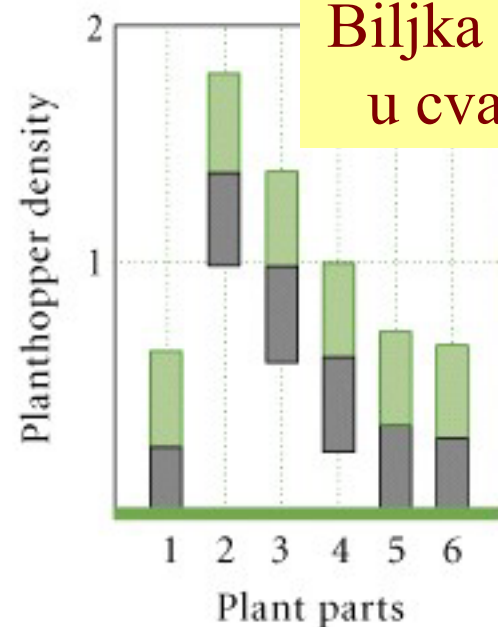
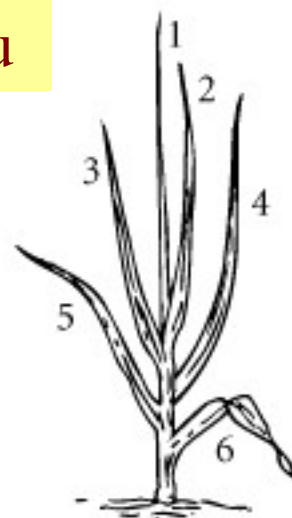
Odgovor kroz “arhitekturu biljke”

Kod rasta biljke vršni (apikalni) pup stabljike spriječava rast bočnih osi stabljike (apikalna dominacija). Na bočnim se osima u normalnim prilikama stvara mali broj cvjetova. Međutim ukoliko se primarna os stabljike odreže (ili biva pojedena od strane herbivora), bočne osi preuzimaju njenu ulogu, jako se razgranavaju i proizvode ukupno više cvjetova

Broj herbivornih kukaca *Prokelisia marginata* kao i njihov raspored na pojedinim djelovima biljke *Spartina alternifolia* mijenja se tijekom razvitka biljke



(a)



(b)

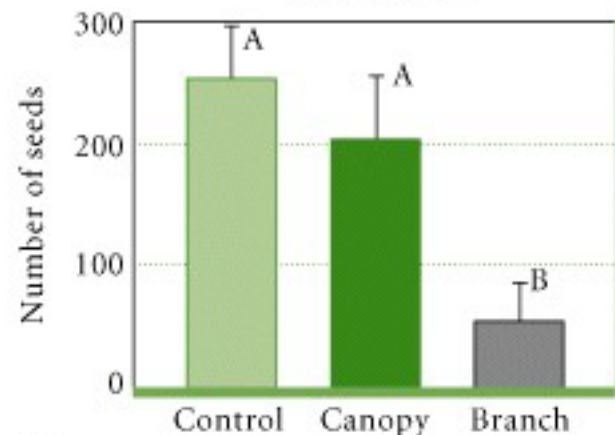
M. Šolić: Osnove ekologije

Broj sjemenaka proizveden na granama grmolike biljke *Piper arieianum* s kojih je uklonjeno 10% listova u odnosu na kontrolu 1 (nije uklonjeno lišće) i kontrolu 2 (uklonjeno je 10% listova ali na različitim mjestima u krošnji)

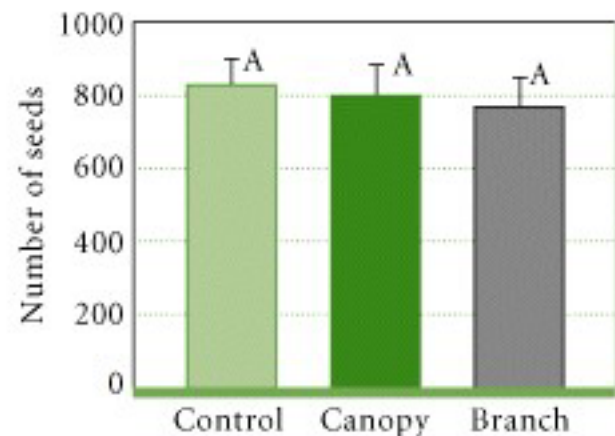
Kada je eksperiment napravljen u razdoblju neposredno prije cvjetanja biljaka, grana s koje je uklonjeno 10% listova proizvela je značajno manje sjemenaka

Kada je eksperiment napravljen u razdoblju kada su biljke bile usred cvjetanja, uklanjanje listova se nije odrazilo na broj proizvedenih sjemenaka

Odgovor biljaka na herbivornost ovisi i o “timingu” herbivornosti

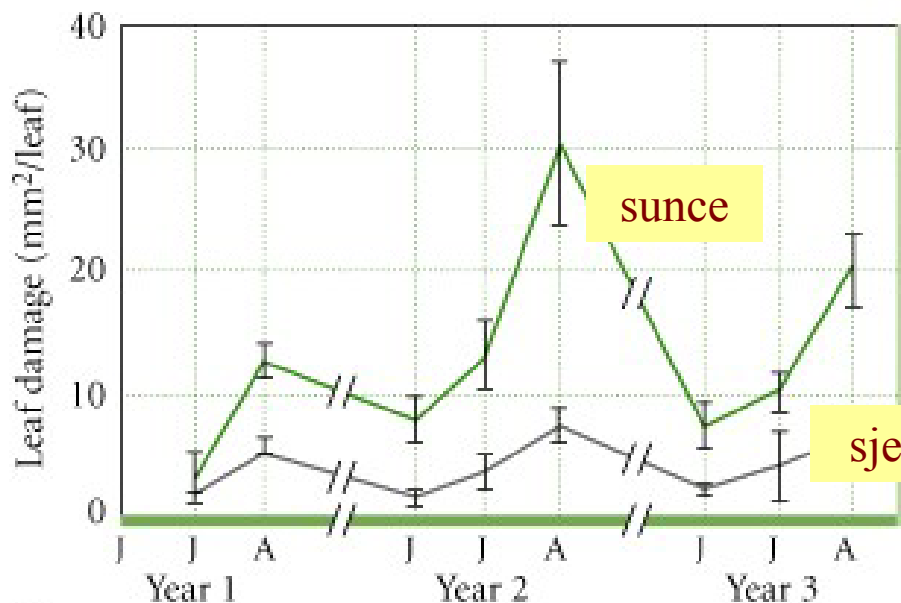


(a)

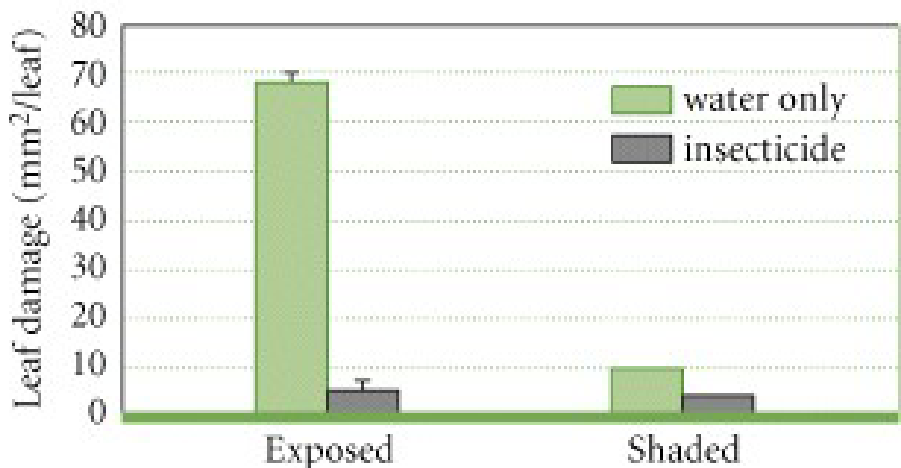


(c)

Treatment



(a)



(b)

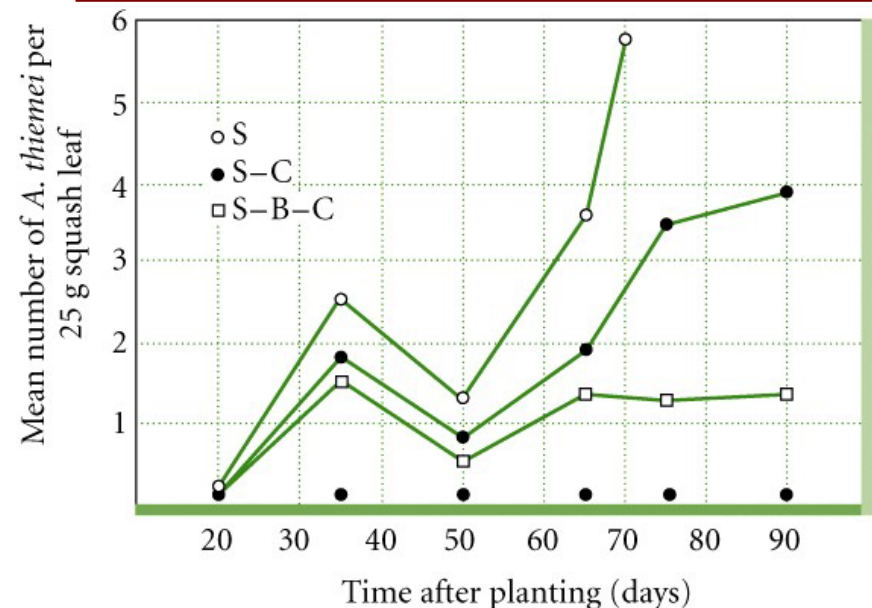
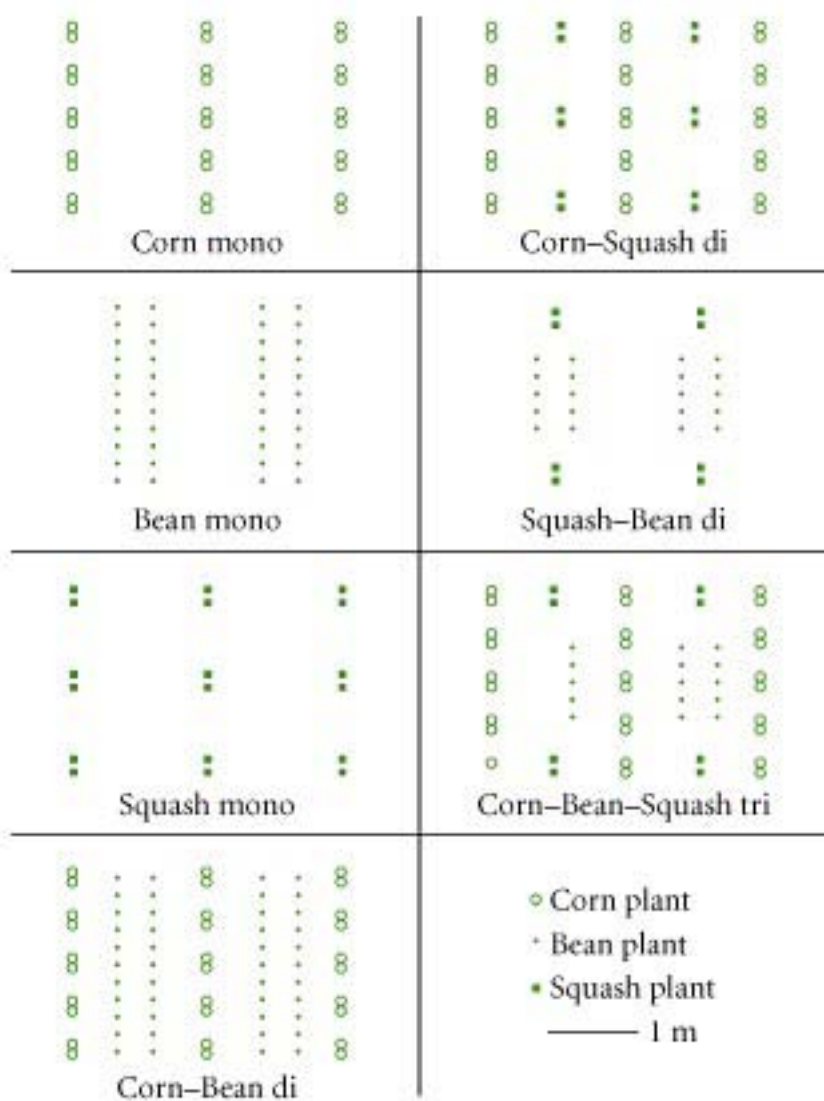
Herbivornost ovisi o staništu (distribuciji biljaka)

Utjecaj herbivora na biljku *Cardamine cordifolia* bio je daleko manji u sjeni nego na suncu

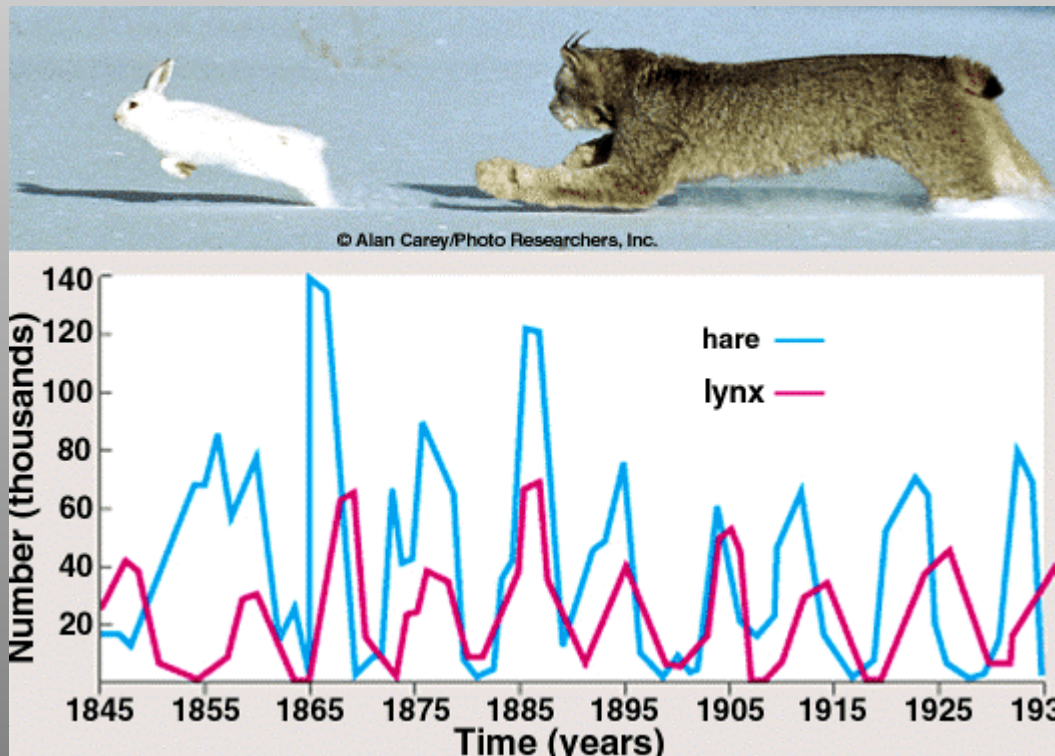
Štoviše, u sjeni je biljka toliko dobro zaštićena od herbivora da primjena insekticida nije potrebna

Polikulture biljaka redovito podržavaju manji broj i manje gustoće herbivornih kukaca (“otpornost zbog udruživanja”)

1. Hipoteza: veći broj predatora (neprijatelja herbivora)
2. Hipoteza: smanjena gustoća svake od vrsta (herbivor se ne zadržava dugo tamo gdje je gustoća biljaka na kojima se hrani mala)



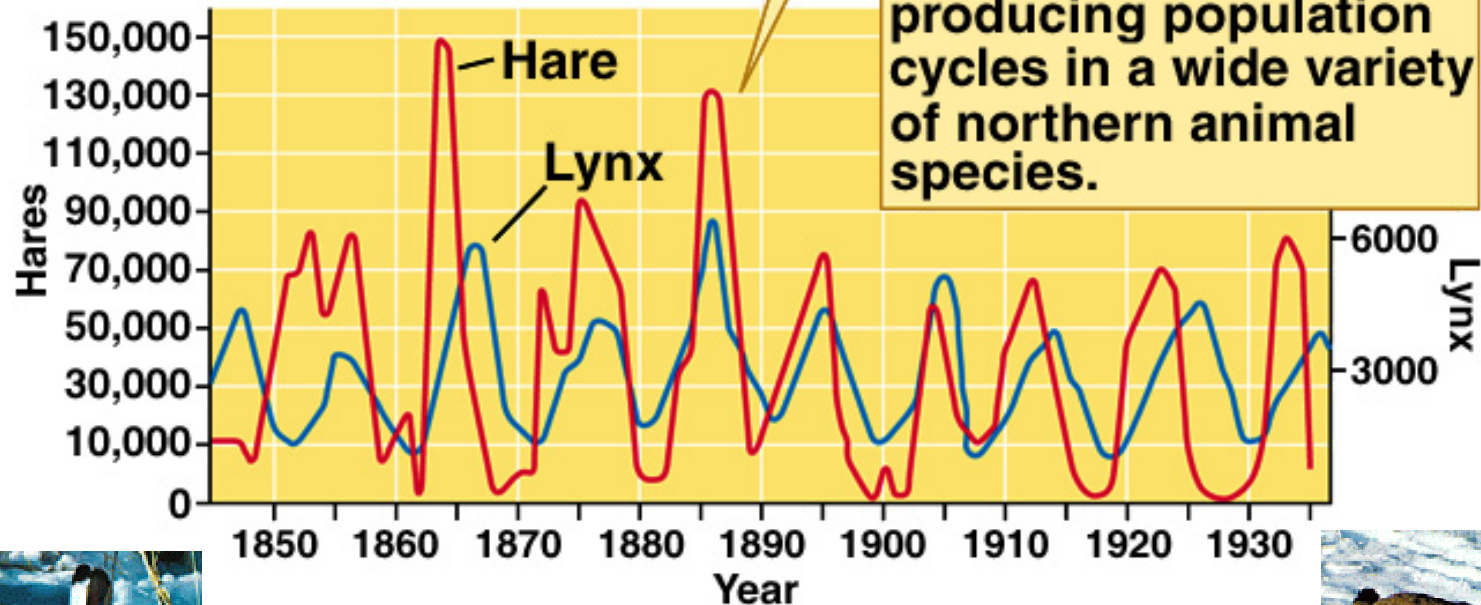
Predacija/parazitizam može uzrokovati međusobno povezane oscilacije populacija plijena/domaćina i predatora/parazita



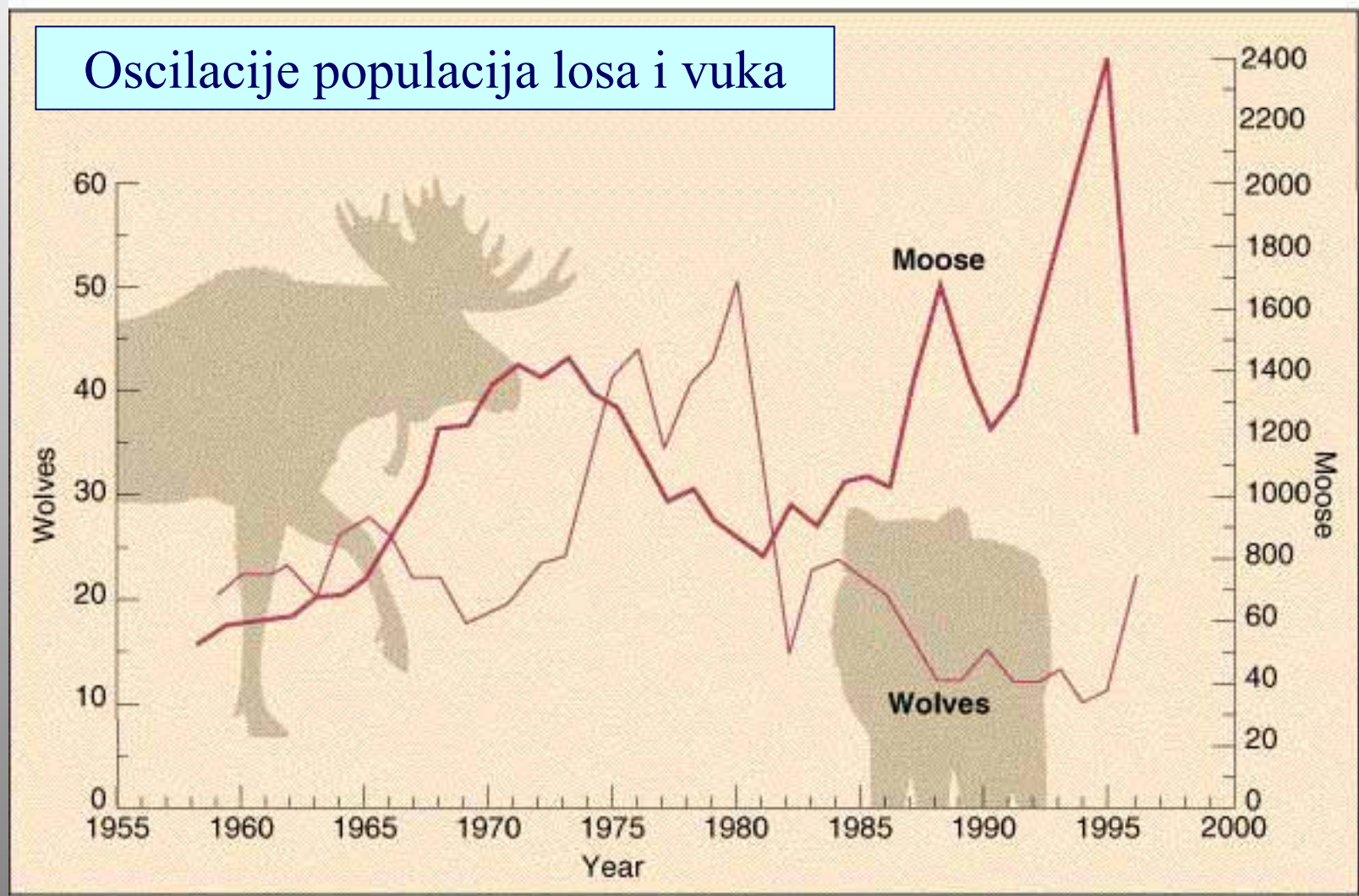
Lynx and Hare Fluctuation

Lynx and snowshoe hare populations show long-term cycles in population density.

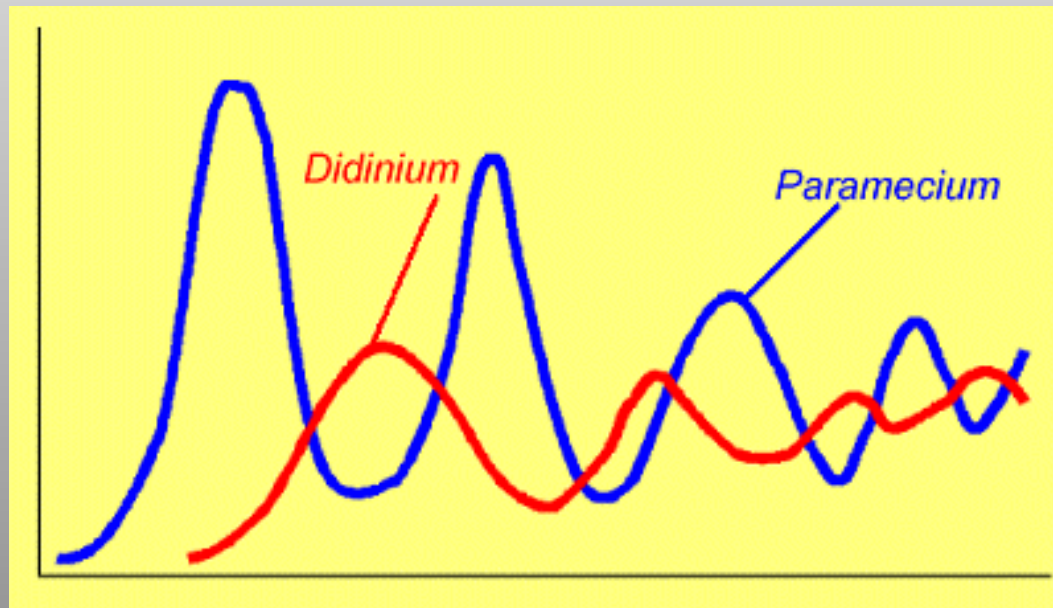
This impressive record of population cycles led ecologists to explore the role that predation may play in producing population cycles in a wide variety of northern animal species.



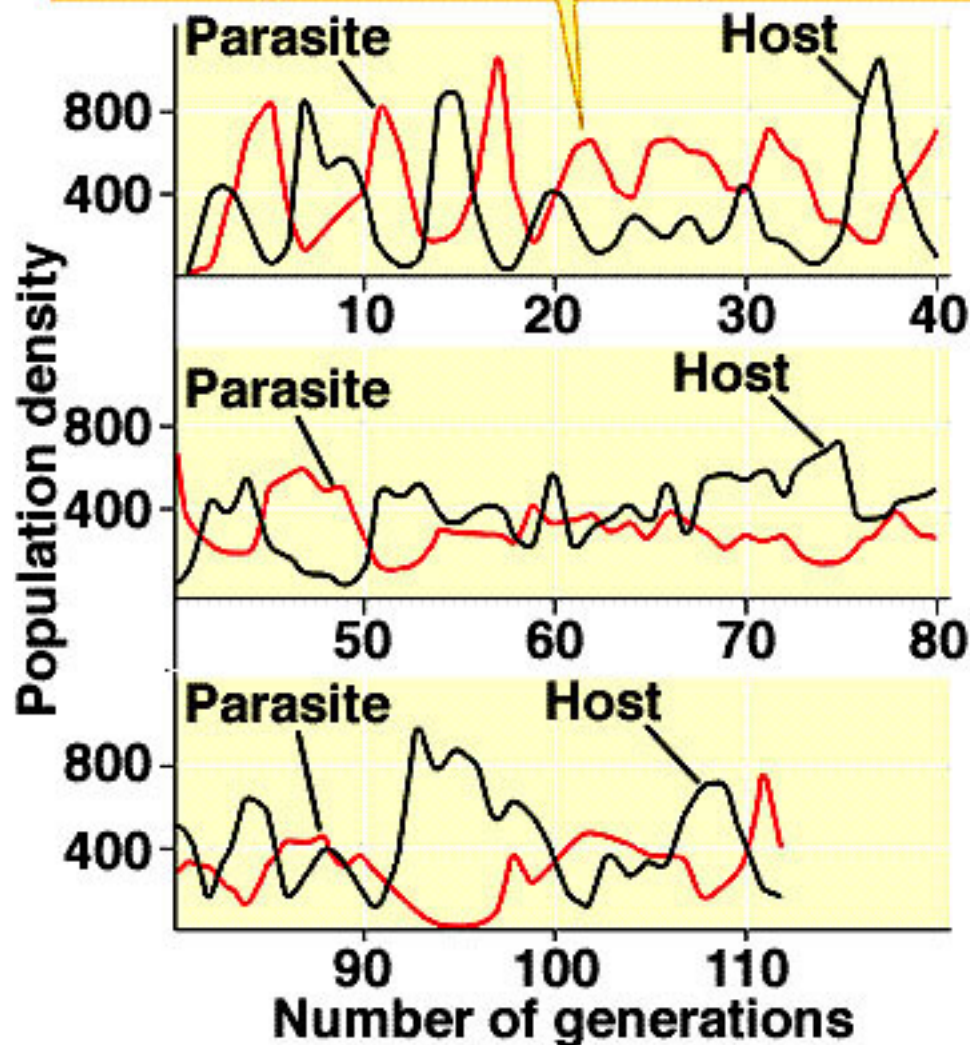
Oscilacije populacija losa i vuka



Oscilacije populacija dviju vrsta trepetljikaša, plijena (*Paramecium*) i predatora (*Didinium*)

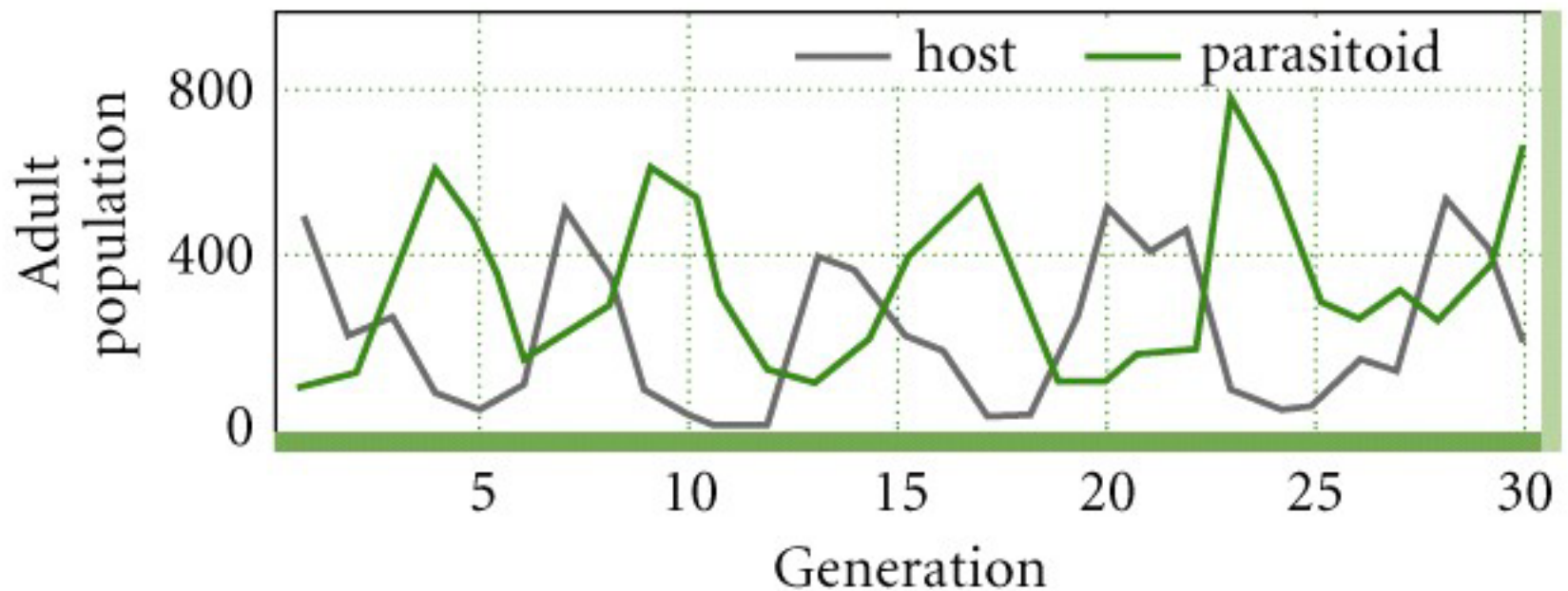


These laboratory populations showed reciprocal oscillations of host and parasite numbers that continued for 112 generations, or 6 years.



**Oscilacije
populacija
parazita i
domaćina**

Oscilacije populacija parazitoida i domaćina





MATEMATIČKI MODELI PREDACIJE

Lotka-Volterrin model predacije (Lotka, 1925; Volterra, 1926)

Model se temelji na ideji da su stope rasta populacija predatora (P) i plijena (H) funkcije veličine obaju populacija:

$$dH/dt = f(H, P)$$

$$dP/dt = g(H, P)$$

Rast populacije plijena

dH/dt – promjena
veličine populacije
plijena

rH – eksponencijalna
stopa rasta populacije
plijena u odsutnosti
predatora

pHP – stopa mortaliteta
populacije plijena
uzrokovana predacijom

$$dH/dt = rH - pHP$$

Samo će jedan dio susreta predatora s plijenom završiti predacijom. Taj je udio u jednadžbi prikazan koeficijentom **p** koji predstavlja **efikasnost predacije**

Izraz za predaciju polazi od ideje da će stopa predacije biti veća što je broj jedinki predatora i plijena veći (veći je broj susreta između predatora i plijena pa je i veća vjerojatnost interakcija). To je u jednadžbi prikazano produktom **HP** .

Rast populacije predatora

dP/dt – promjena
veličine populacije
predatora

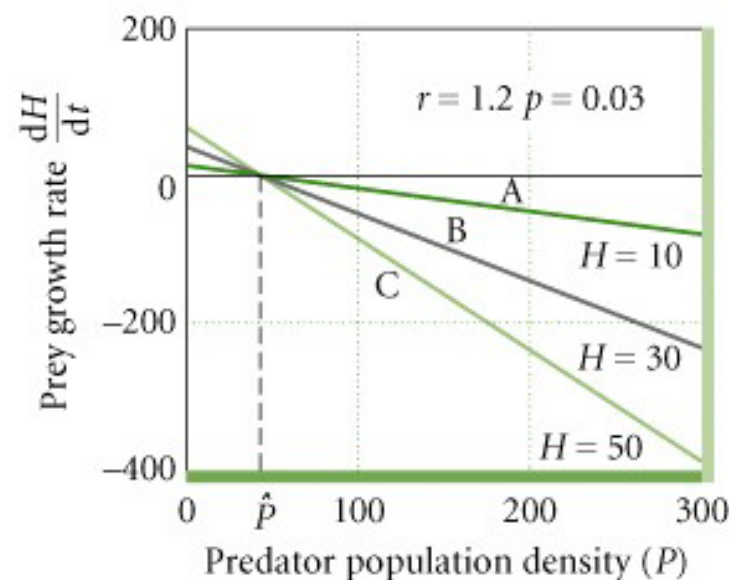
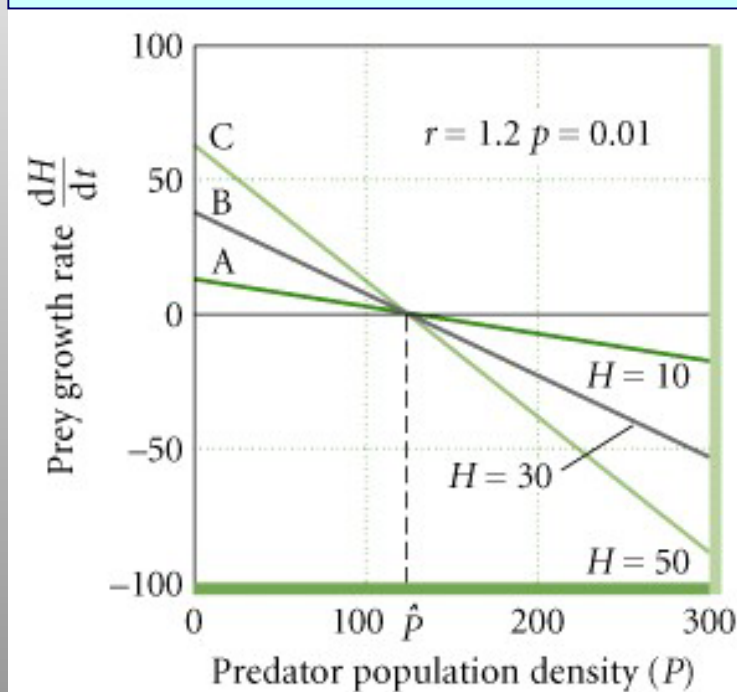
ap_{HP} – stopa rasta populacije predatora. Stopa rasta je proporcionalna broju uhvaćenog plijena što je dano izrazom **p_{HP}** . Međutim, predator ne može svu energiju sadržanu u plijenu upotrijebiti za svoj rast (efikasnost proizvodnje nije 100%). Zbog toga je efikasnost kojom predator konzumiranu hranu pretvara u populacijski rast u jednadžbi prikazana koeficijentom **a**

$$dP/dt = ap_{HP} - dP$$

dP – stopa mortaliteta populacije predatora čiji je uzrok izvan sustava (nije ovisna o broju jedinki plijena)

Dinamika jednačbi koje opisuju rast populacija plijena i predatora

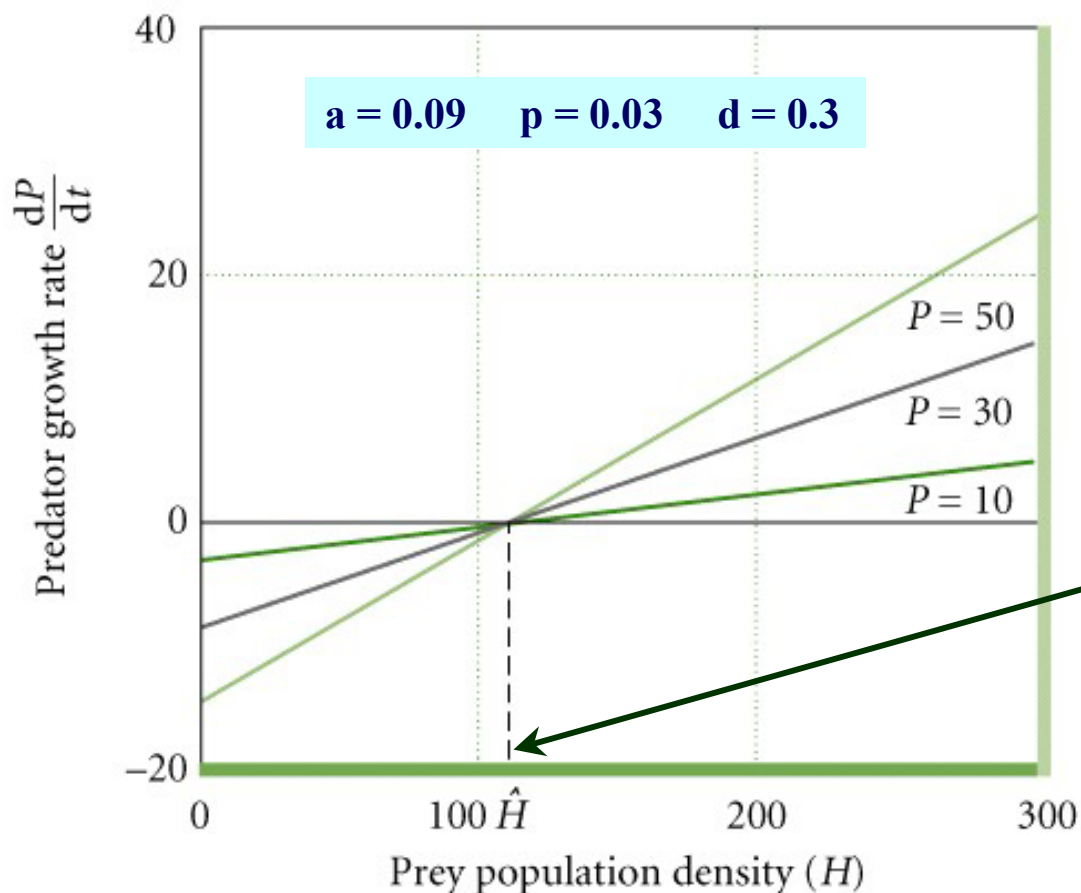
Stopa rasta populacije plijena u ovisnosti o gustoći populacije predatora



Mjesta gdje pravci sjeku os y predstavljaju stopu rasta populacije plijena u odsutnosti predatora. U prisustvu predatora stopa rasta populacije plijena opada po stopi $-pH$. Populacija plijena bez obzira na početnu veličinu dostiže ravnotežnu vrijednost ($dH/dt = 0$) kod iste gustoće populacije predatora (ravnotežna vrijednost - P^*), koja se mijenja s efikasnošću predacije

Dinamika jednadžbi koje opisuju rast populacija plijena i predatora

Stopa rasta populacije predatora u ovisnosti o gustoći populacije plijena



Populacija predatora bez obzira na početnu veličinu dostiže ravnotežnu vrijednost ($dP/dt = 0$) kod iste gustoće populacije plijena

H^* (ravnotežna veličina plijena) – gustoća populacije plijena kod koje je rast populacije predatora jednak nuli ($dP/dt = 0$)

Određivanje ravnotežnih vrijednosti predatora (P^*) i plijena (H^*)

- 1. Ravnotežna veličina predatora (P^*) – gustoća populacije predatora kod koje je rast populacije plijena jednak nuli

$$dH/dt = rH - pHP$$

$$dH/dt = 0 \rightarrow rH = pHP \rightarrow \mathbf{P^* = r/p}$$

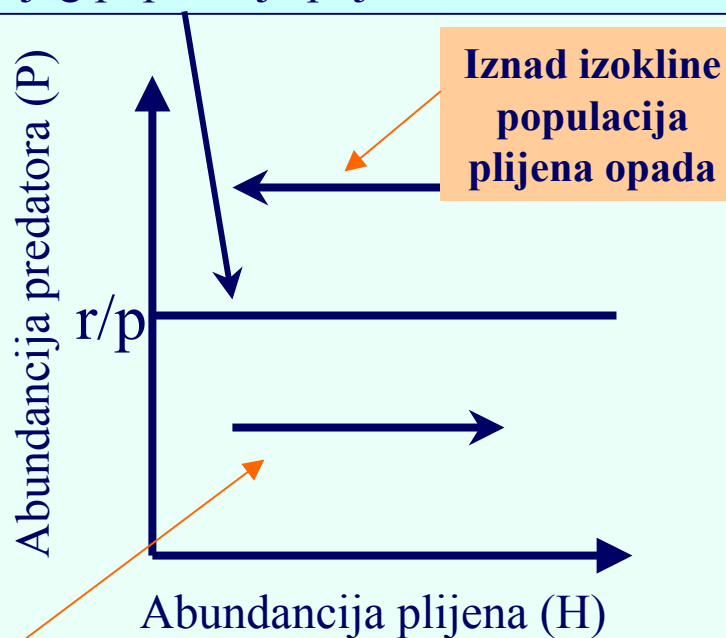
- 2. Ravnotežna veličina plijena (H^*) – gustoća populacije plijena kod koje je rast populacije predatora jednak nuli

$$dP/dt = apHP - dP$$

$$dP/dt = 0 \rightarrow apHP = dP \rightarrow \mathbf{H^* = d/ap}$$

Izokline nultog rasta

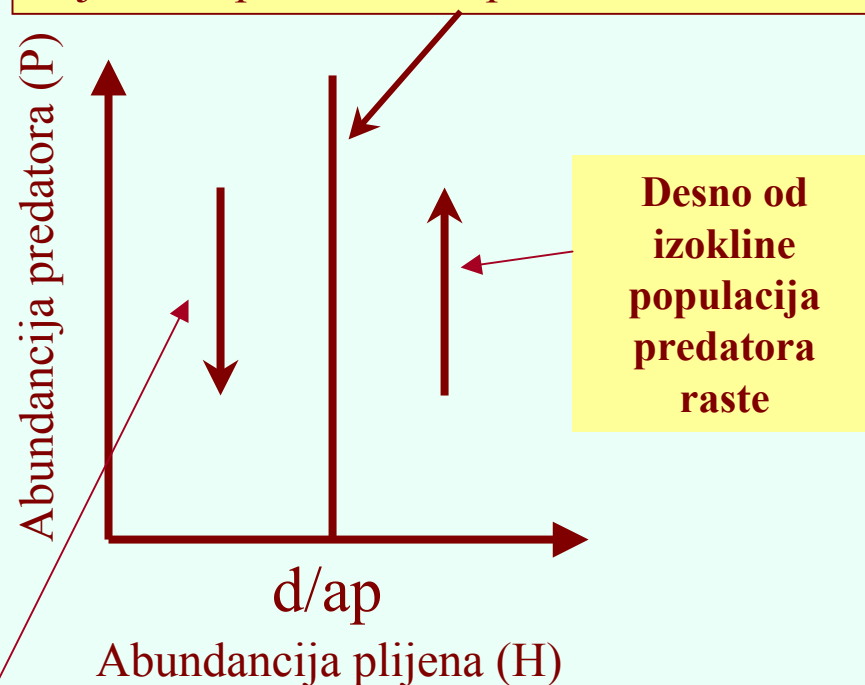
Ravnotežna izoklina plijena ($dH/dt = 0$)
definiira najveći broj predatora ($P^* = r/p$)
do kojeg populacija plijena može rasti



Ispod izokline
populacija
plijena raste

Iznad izokline
populacija
plijena opada

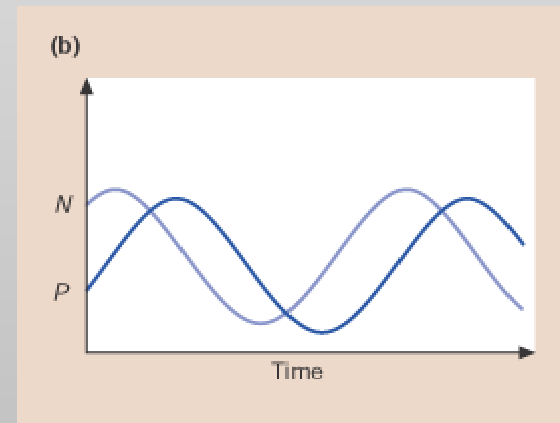
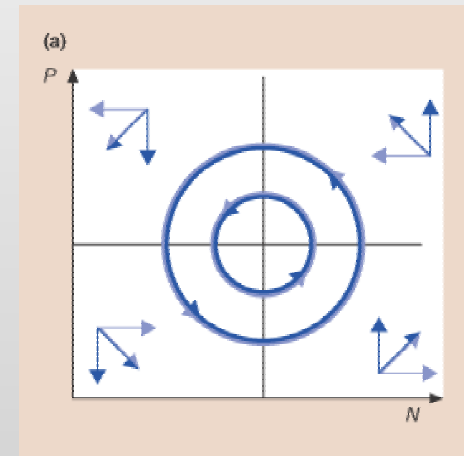
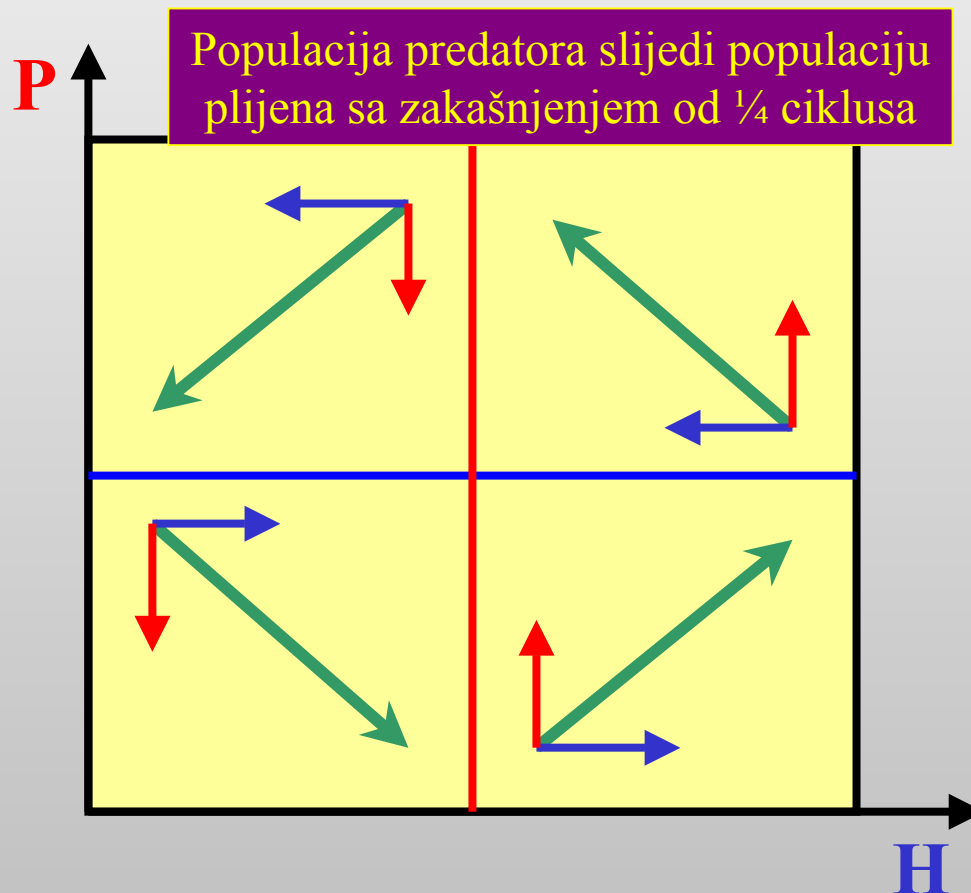
Ravnotežna izoklina predatora ($dP/dt = 0$)
definiira minimalni broj plijena ($H^* = d/ap$)
koji može podržati rast predatora



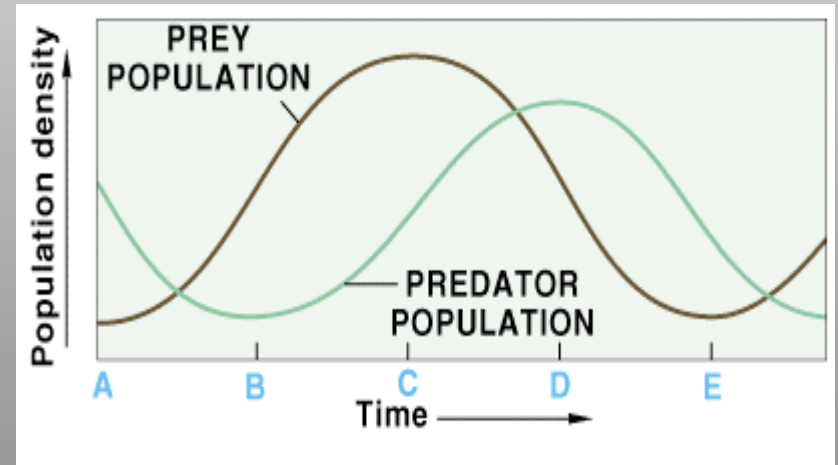
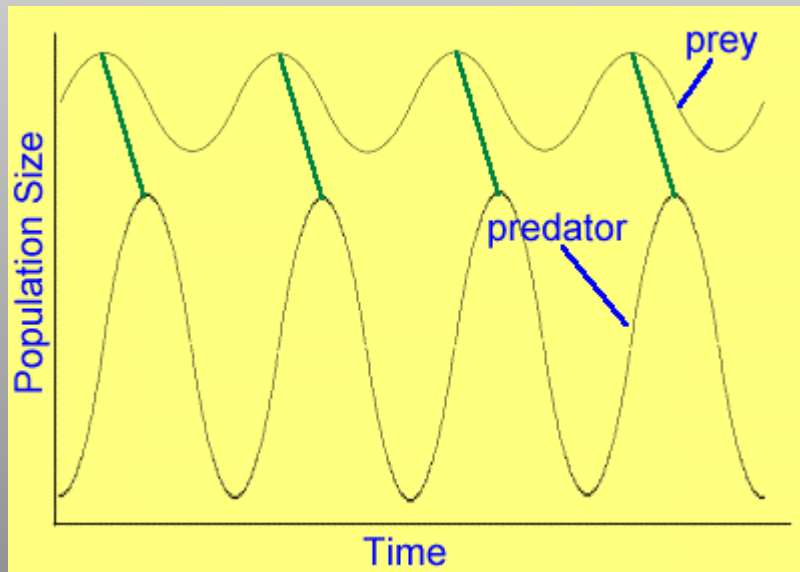
Lijevo od izokline
populacija
predatora opada

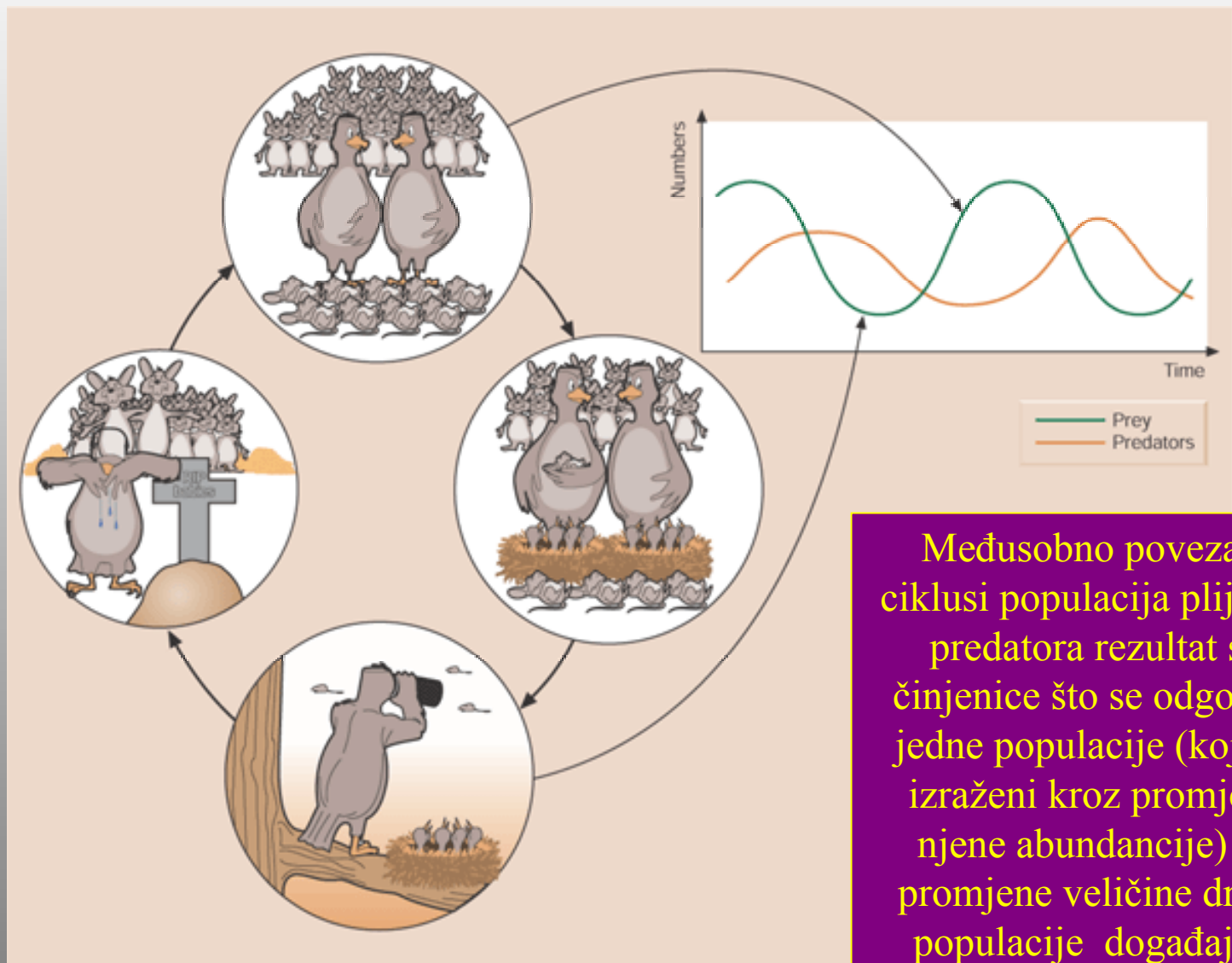
Desno od
izokline
populacija
predatora
raste

Ako se izokline nultog rasta predatora i plijena prikažu na istom grafu postat će jasno da Lotka-Volterrin matematički model predacije predviđa međusobno povezane oscilacije populacija plijena i predatora

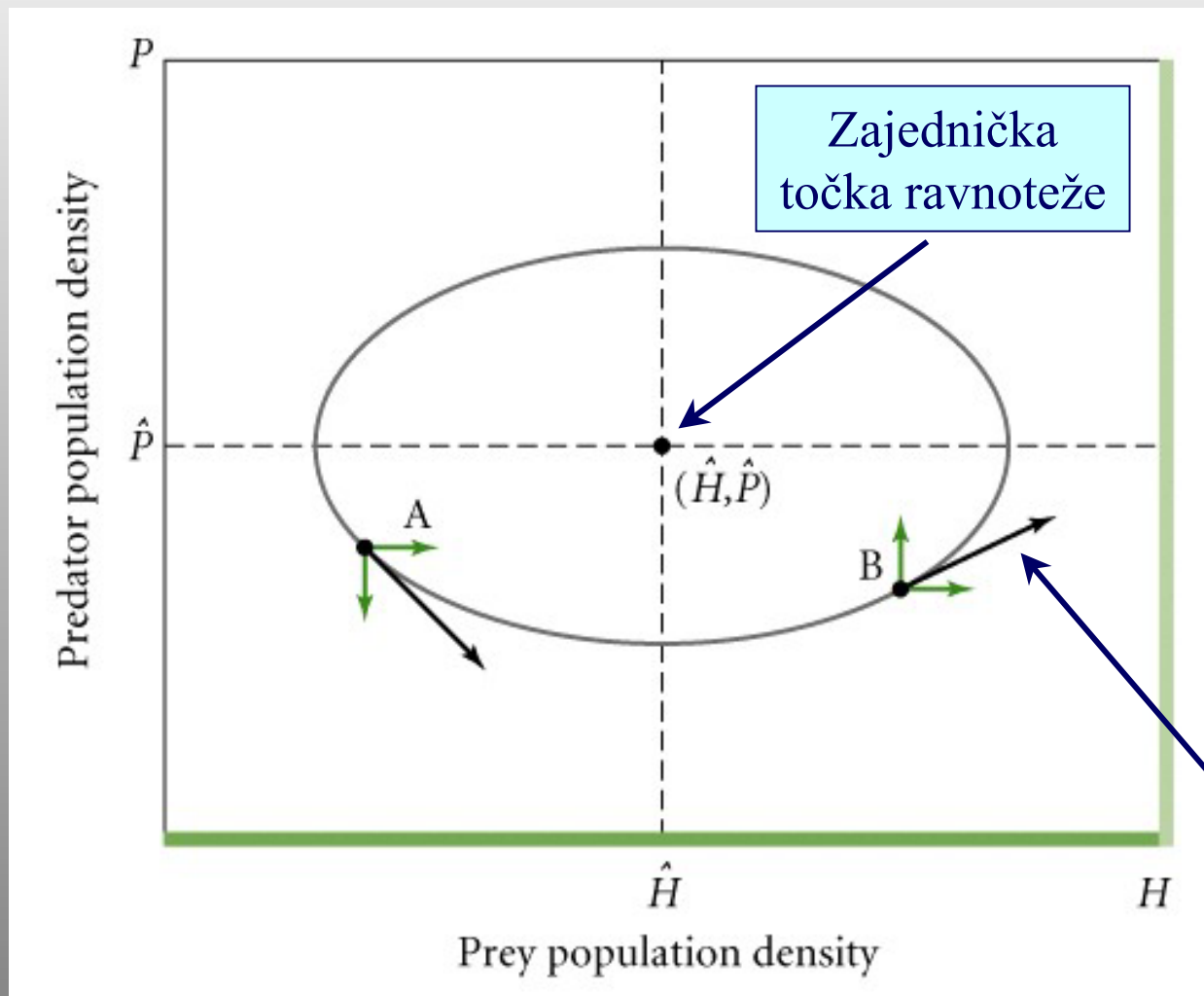


Oscilacije populacije predatora kasne za oscilacijama populacije plijena





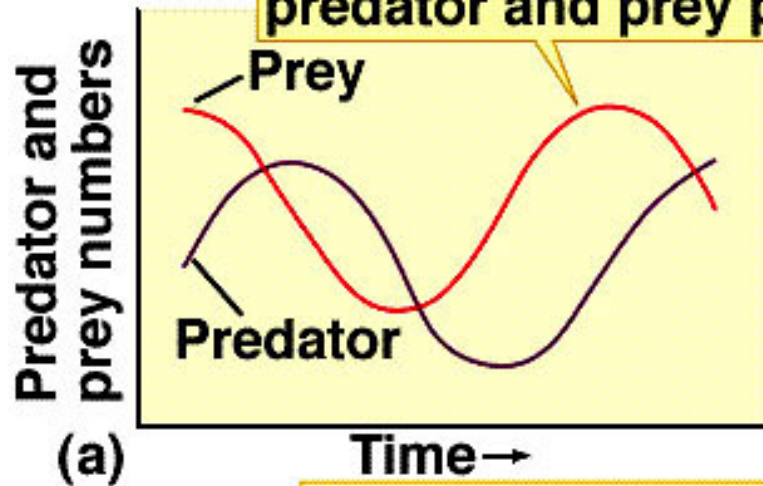
Međusobno povezani ciklusi populacija plijena i predatora rezultat su činjenice što se odgovori jedne populacije (koji su izraženi kroz promjene njene abundancije) na promjene veličine druge populacije događaju s vremenskim zakašnjenjem



Prema Lotka-Volterrinom modelu putanje oscilacija populacija plijena i predatora su elipse

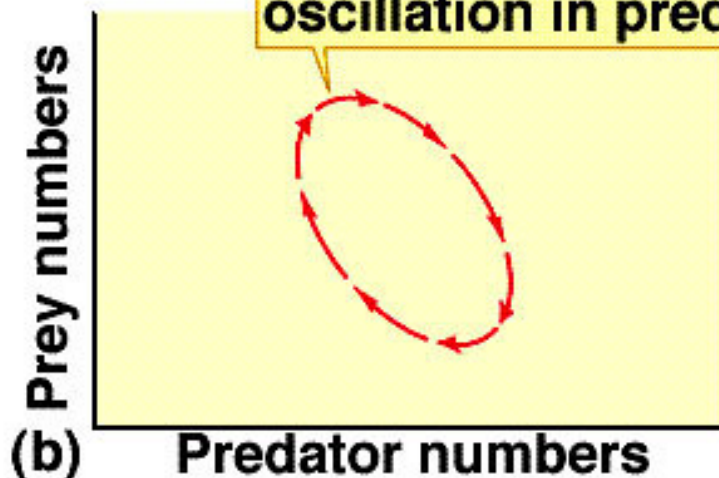
Rezultattni vektor za bilo koju točku na elipsi ima smjer njene tangente

The Lotka-Volterra predator-prey model produces reciprocal oscillations in predator and prey populations.



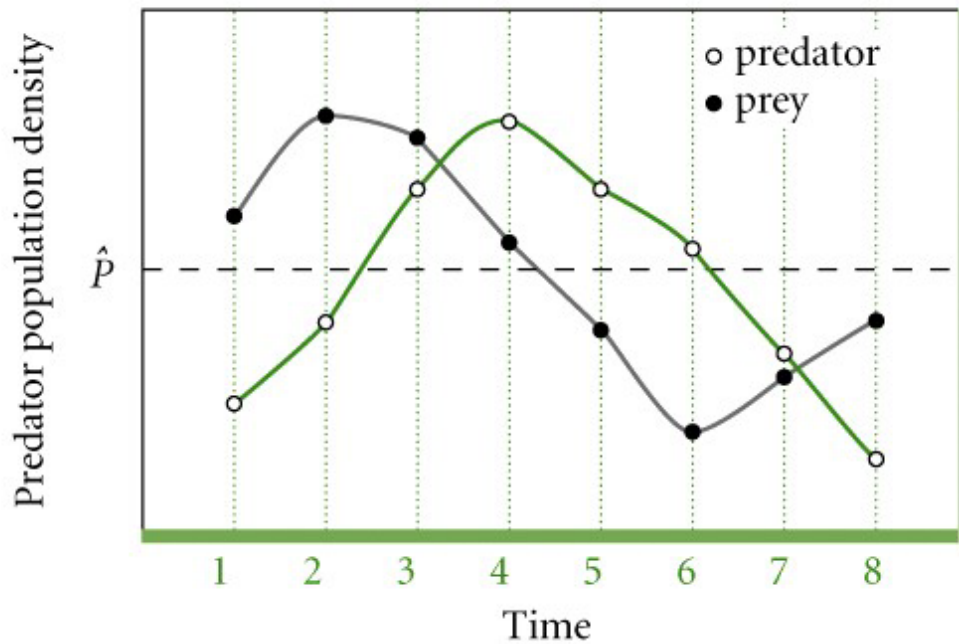
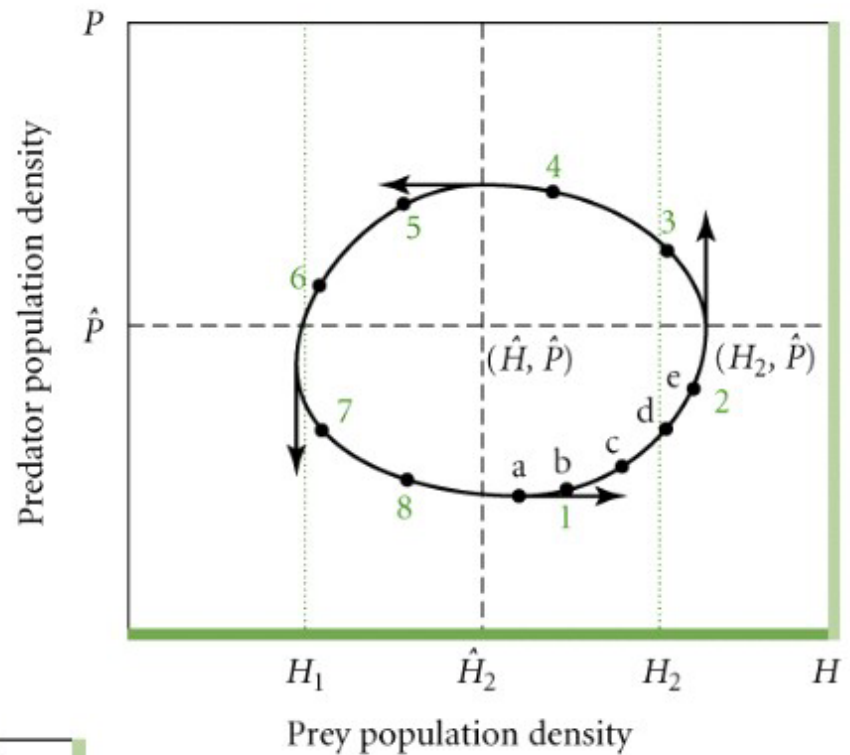
Oscilacije populacija plijena i predatora u vremenu

Eliminating the time axis reveals an elliptical oscillation in predator and prey numbers.



Kada se ukloni vremenska os, a promjene populacija se prikazu kao funkcija jedna druge, dobije se eliptična oscilacija broja plijena i predatora

Promjene veličine
populacija plijena i
predatora prikazane preko
zajedničkih putanja
kretanja (rezultantnih
vektora) ...



... te prikazanih na
vremenskoj skali

Volterrino pravilo

Volterra (1926) je pokazao da ukoliko se ubaci dodatna konstantna smrtnost (D) u obje populacije (plijena i predatora), ravnotežna veličina populacije predatora će se smanjiti

$$P = (r - D)/p$$

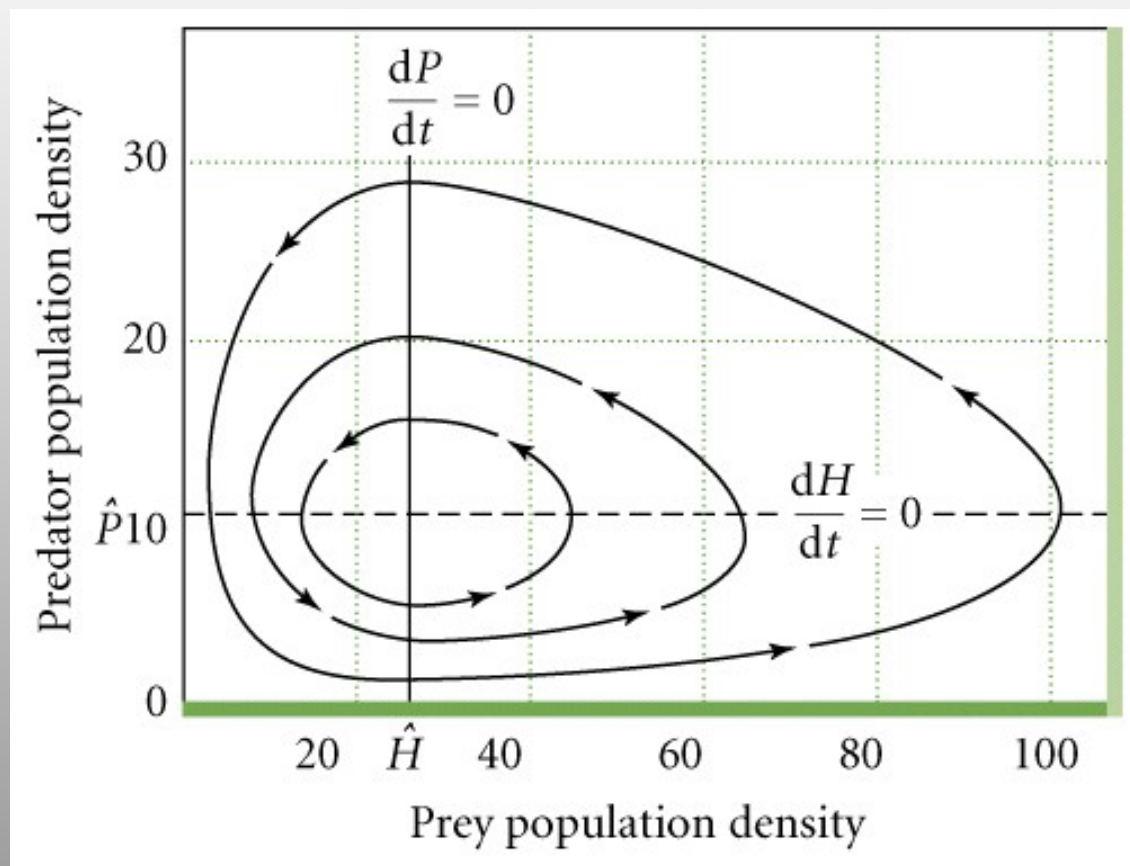
dok će se ravnotežna veličina populacije plijena povećati

$$H = (d + D)/ap$$

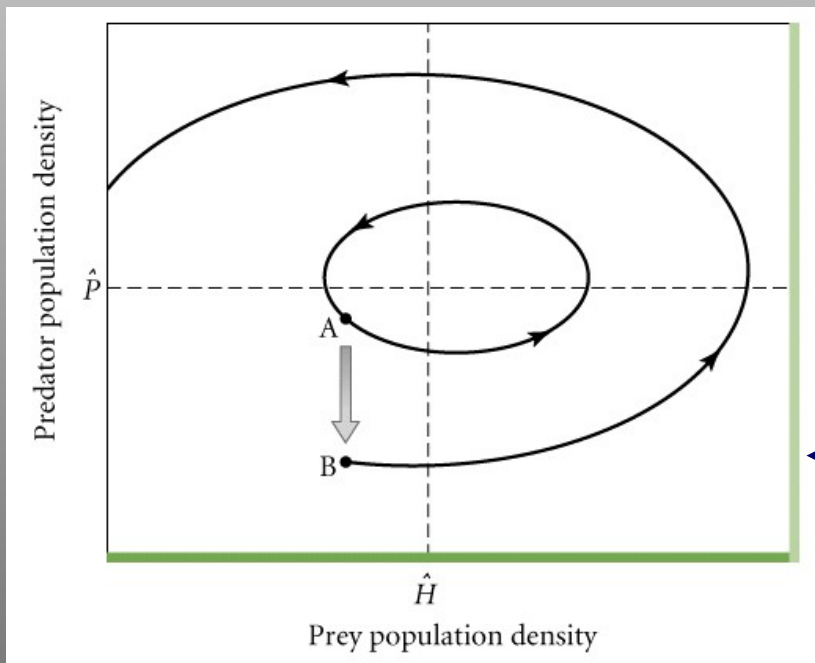
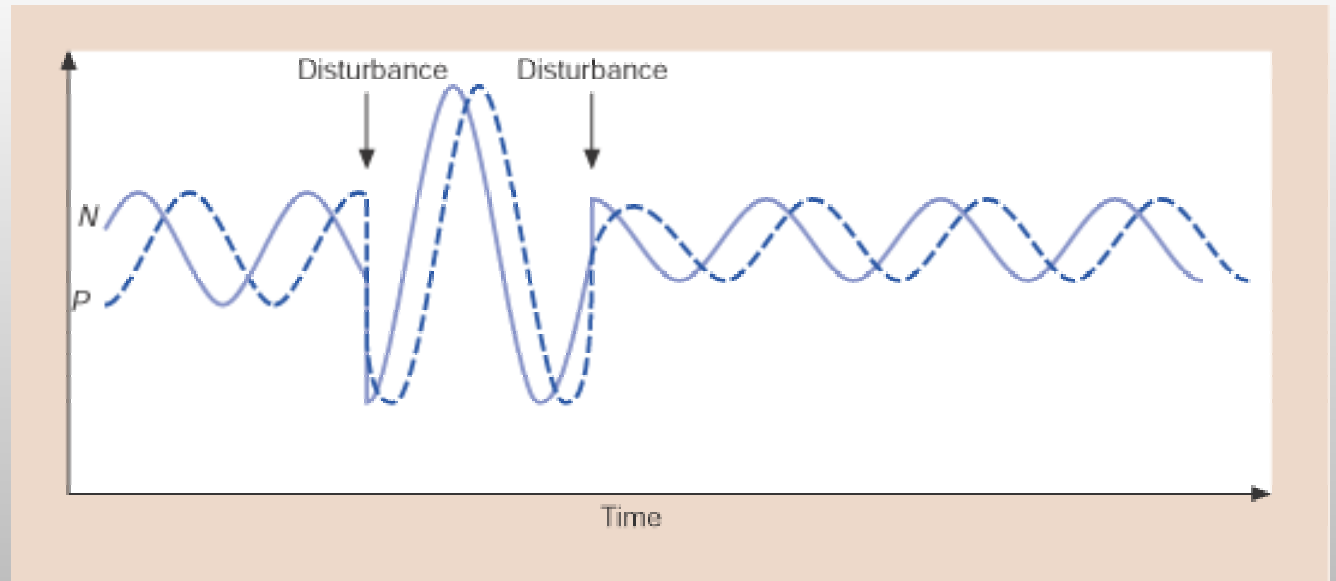
Dakle, određeni dodatni izvor smrtnosti (na primjer izlovljavanje od strane čovjeka) će povećati populaciju plijena na račun njihovih predatora

Nedostaci modela

- Glavni nedostatak Lotka-Volterrinog matematičkog modela predacije, a to je njegova **neutralna stabilnost**, proizlaze iz činjenice da model nema u sebi ugrađenu ovisnost o gustoći
- Prema modelu, populacija plijena raste eksponencijalno, a **odgovor predatora** (izražen kroz povećanje broja ili kroz stopu konzumacije plijena) na gustoću plijena je linearan. Drugim riječima, gustoća plijena nema utjecaja na vjerojatnost da jedinka plijena bude pojedena.



Glavna slabost Lotka-Volterrino model predacije je njegova “**neutralna stabilnost**” što znači da populacije slijede iste cikluse oscilacija do u beskonačnost. Kolike će biti amplitude oscilacija oko zajedničke ravnotežne točke ovisi o početnim veličinama populacija



Vanjski utjecaji okoliša mogu promijeniti amplitude oscilacija ...

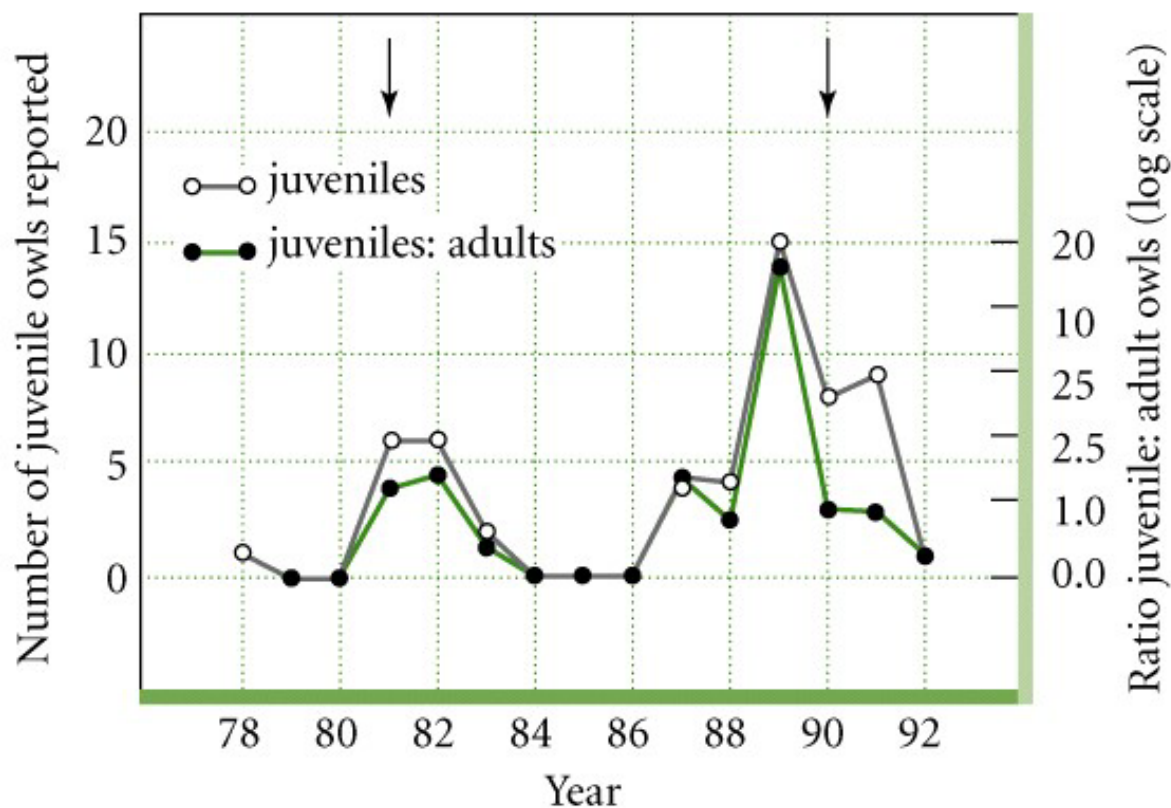
... te rezultirati nestankom jedne ili druge populacije

Odgovor predatora na promjene gustoće plijena

- Koji je odgovor populacije plijena na promjene gustoće populacije plijena?
- Kanadski ekolog Holling (1959) je dao dva odgovora na ovo pitanje:
 - **Numerički odgovor** – na povećanje gustoće plijena populacija predatora odgovara kroz povećanje broja jedinki u svojoj populaciji (bilo zbog veće stope reprodukcije, bilo zbog imigracije jedinki iz susjednih područja)
 - **Funkcionalni odgovor** - na povećanje gustoće plijena populacija predatora odgovara kroz povećanje stope konzumacije plijena
 - **Ukupni odgovor** – ukupni odgovor predatora na povećanje gustoće plijena matematički je izražen kao produkt numeričkog i funkcionalnog odgovora

Numerički odgovor

Predator na povećanu gustoću plijena odgovara povećanjem gustoće svoje populacije, što se događa kroz proces populacijskog rasta i/ili imigracije



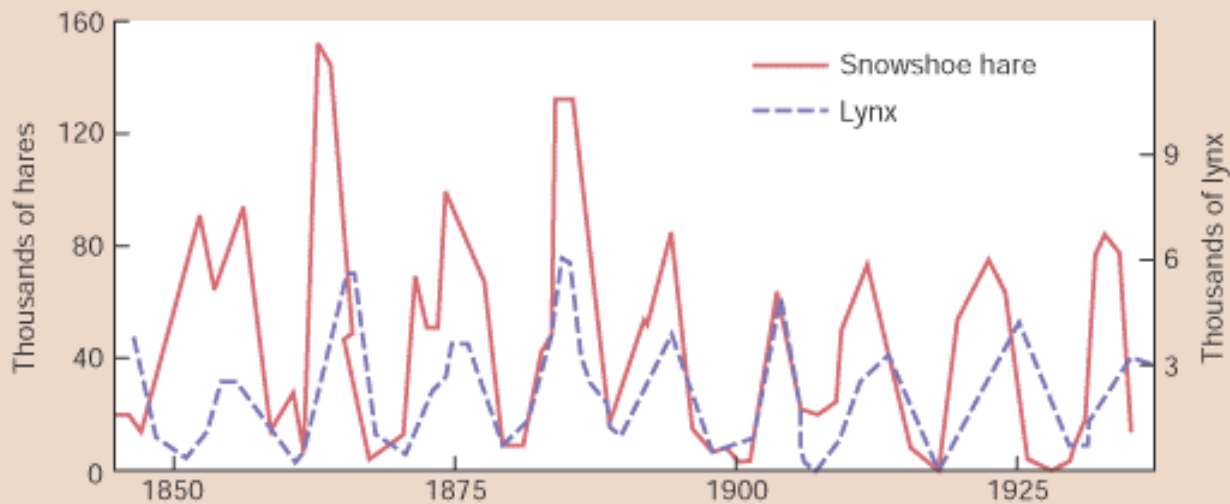
Numerički odgovor sove ušare (*Bubo virginianus*) na gustoću populacije polarnog zeca *Lepus americanus*).
Maksimumi broja mladih sova, kao i omjera između mladih i odraslih sova poklapaju se s maksimumima gustoće populacije zeca

Numerički odgovor nekoliko vrsta predatorskih ptica na gustoću populacija njihovog glavnog plijena (leminga) na području Aljaske

TABLE 23-2 Response of predatory birds to different densities of the brown lemming near Barrow, Alaska

	1951	1952	1953
Broj leminga / acre	1–5	15–20	70–80
Galeb	Uncommon, no breeding	Breeding pairs 4 mi^{-2}	Breeding pairs 18 mi^{-2}
Sniježna sova	Scarce, no breeding	Breeding pairs $0.2–0.5 \text{ mi}^{-2}$, many nonbreeders	Breeding pairs $0.2–0.5 \text{ mi}^{-2}$, few nonbreeders
Kratkouha sova	Absent	One record $3–4 \text{ mi}^{-2}$	Breeding pairs

(From Pitelka et al. 1955.)



Numerički odgovor
risa na gustoću
populacije polarnog
zeca (odgovor
predatora javlja se s
određenim
vremenskim
zakašnjenjem)

Odgovor predatora na gustoću plijena nije linearan

- Jedna od pretpostavki Lotka-Volterrinog modela predacije je ta da će individualna (*per capita*) stopa konzumacije plijena od strane predatora rasti linearno s gustoćom plijena
- Kako je u modelu stopa predacije opisana izrazom pHP , to znači da će za danu gustoću populacije predatora (P) stopa predacije rasti u direktnoj proporciji s gustoćom plijena (H)
- Holling (1959) je izrazio sumnju u linearnost odnosa između broja jedinki plijena pojedenih po predatoru i gustoće plijena, te je pored linearnog ponudio još dva tipa funkcionalnih odgovora

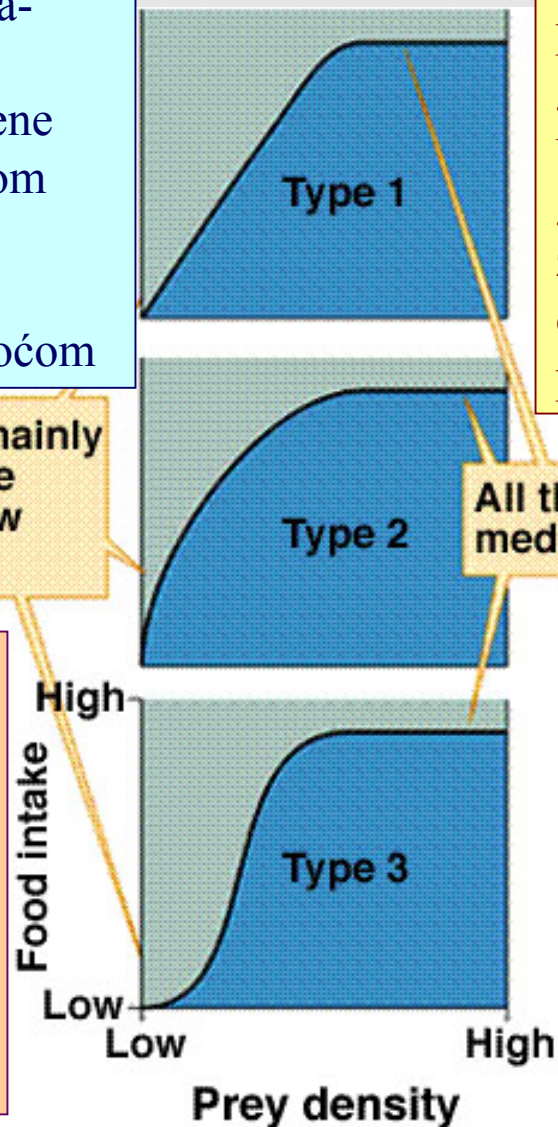
M. Šolić: Osnove ekologije

TIP I: Predstavlja linearan odnos između stope konzumacije i gustoće plijena koji je pretpostavka Lotka-Volterrinog modela. Ovaj je tip odgovora karakterističan za vodene organizme koji se hrane filtracijom vode i kod kojih je učestalost susretanja plijena izravno proporcionalna s njegovom gustoćom

The three curves differ mainly in how food intake by the consumer changes at low food densities.

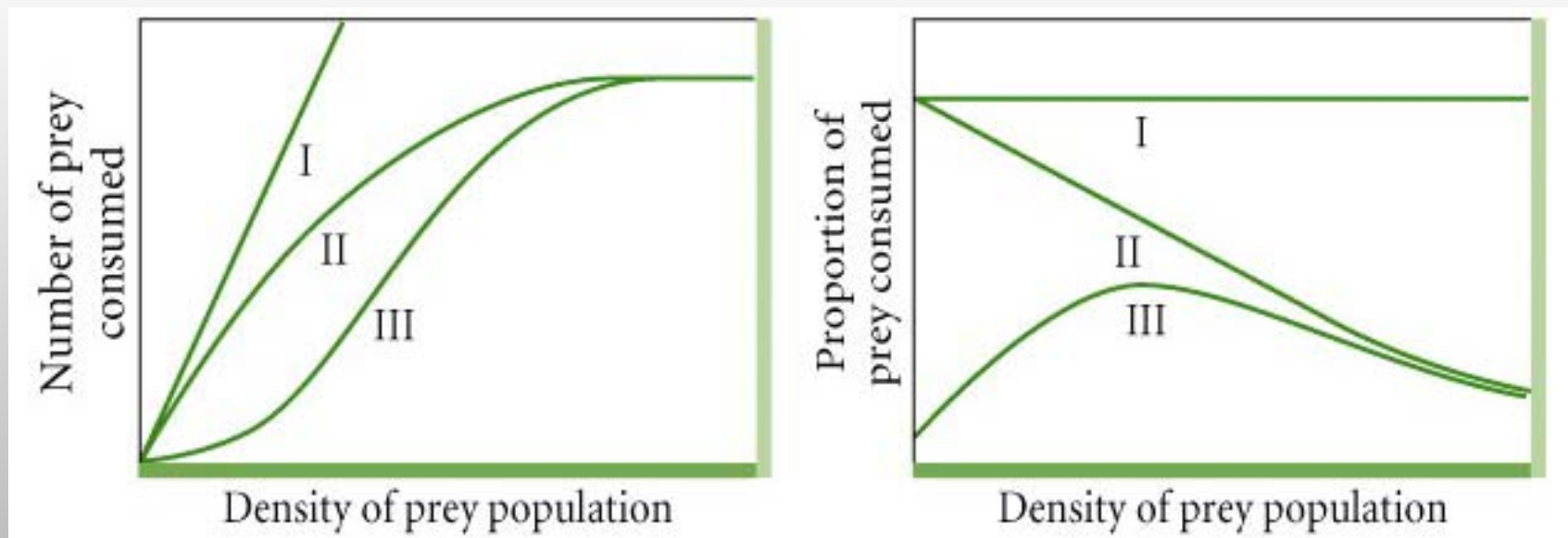
TIP III: Sličan je Tipu II u pogledu gornje granice konzumacije plijena, ali se razlikuje u odgovoru predatora koji je potisnut i kod niske gustoće plijena. Funkcionalni odgovor tipa III opisan je sigmoidnom krivuljom

TIP II: Opisuje situaciju u kojoj broj jedinki plijena konzumiranih po predatoru u početku raste brzo s porastom gustoće plijena, nakon toga usporava i kod određene gustoće plijena dostiže zasićenje (ne mijenja se s daljnjim povećanjem gustoće plijena)



All three curves level off at medium to high prey density.

Tipovi funkcionalnih odgovora



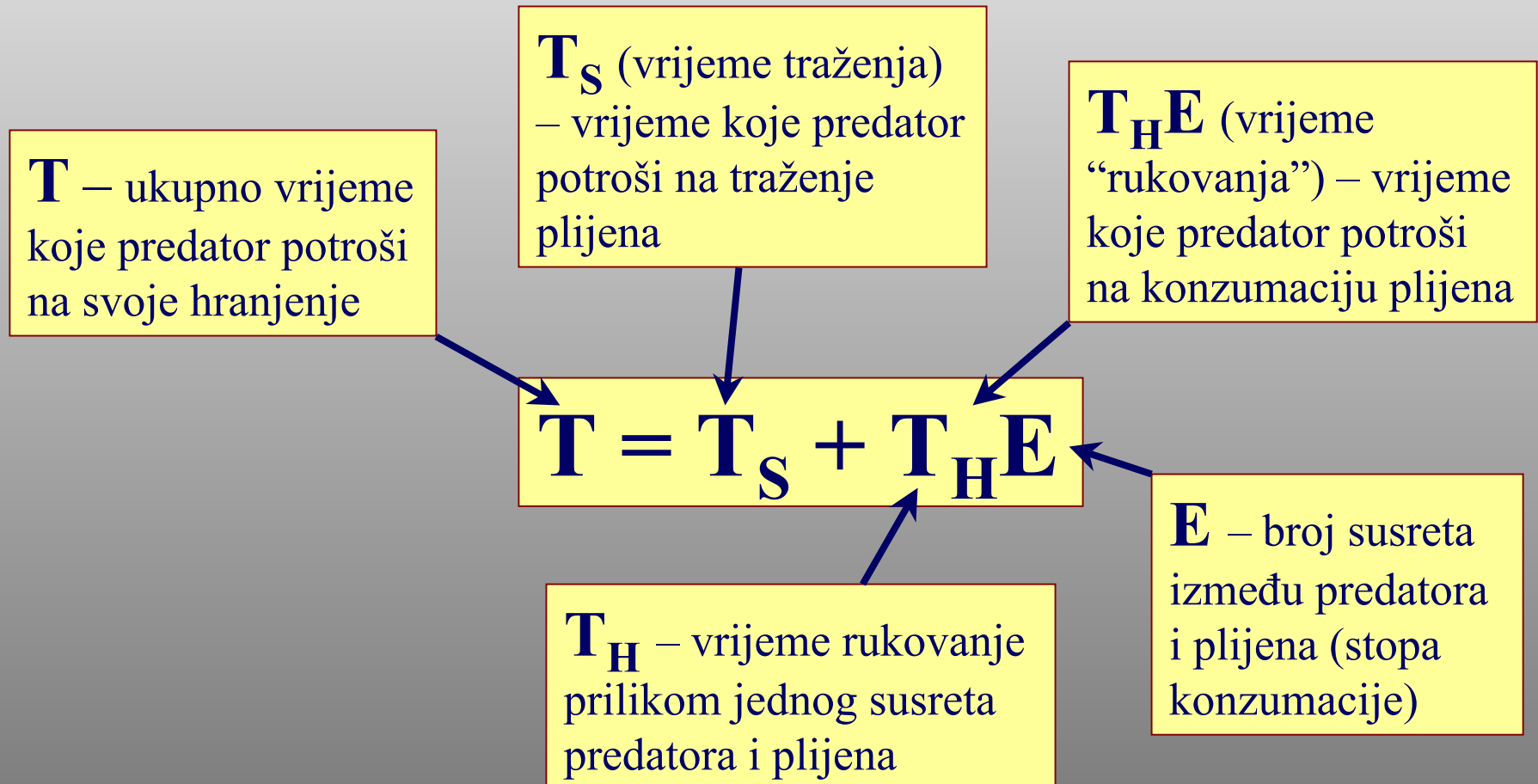
Funkcionalni odgovor tipa I: Proporcija konzumiranog plijena je konstantna. Karakteristično za filtratore

Funkcionalni odgovor tipa II: Proporcija konzumiranog plijena opada s gustoćom plijena. Ovaj je tip odgovora karakterističan za organizme koji imaju genetički fiksiran koncept plijena i tehnike njegovog lova (većinom beskralježnjaci). Kako se povećava gustoća plijena tako se kod ovih organizama smanjuje ukupno vrijeme potrošeno na traženje i lovljenje plijena, dok se povećava vrijeme potrošeno na konzumaciju plijena

Funkcionalni odgovor tipa III: Proporcija konzumiranog plijena raste u početku s porastom gustoće plijena, a potom opada. Ovaj je tip odgovora karakterističan za organizme koji imaju dobro razvijen živčani sustav i koji su sposobni učiti (uglavnom kralježnjaci). Da bi plijen bio poželjan njegova gustoća mora biti zadovoljavajuće visoka i to je ono što uzrokuje vremensko kašnjenje između početka rasta plijena i trenutka kada predator taj rast uoči

Dinamika funkcionalnog odgovora Tipa II

“Disk jednadžba” (Holling, 1959)



“Disk jednadžba” (Holling, 1959)

$$T = T_S + T_H E$$



$$T_S = T - T_H E$$



$$E = a(T - T_H E)H$$



Broj susreta ili broj konzumiranog plijena (E) jednak je produktu vremena traženja ($T - T_H E$), gustoće plijena (H), te konstante koja označava efikasnost traženja plijena (a – broj nađenih jedinki plijena po jedinici vremena)

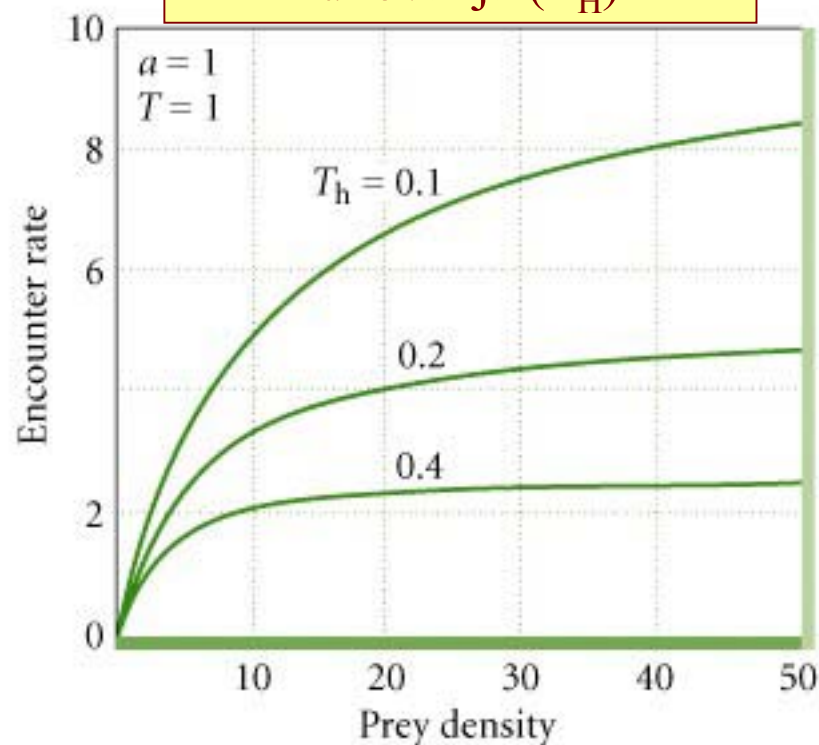
DISK JEDNADŽBA:

$$E = \frac{aHT}{1 + aHT_H}$$

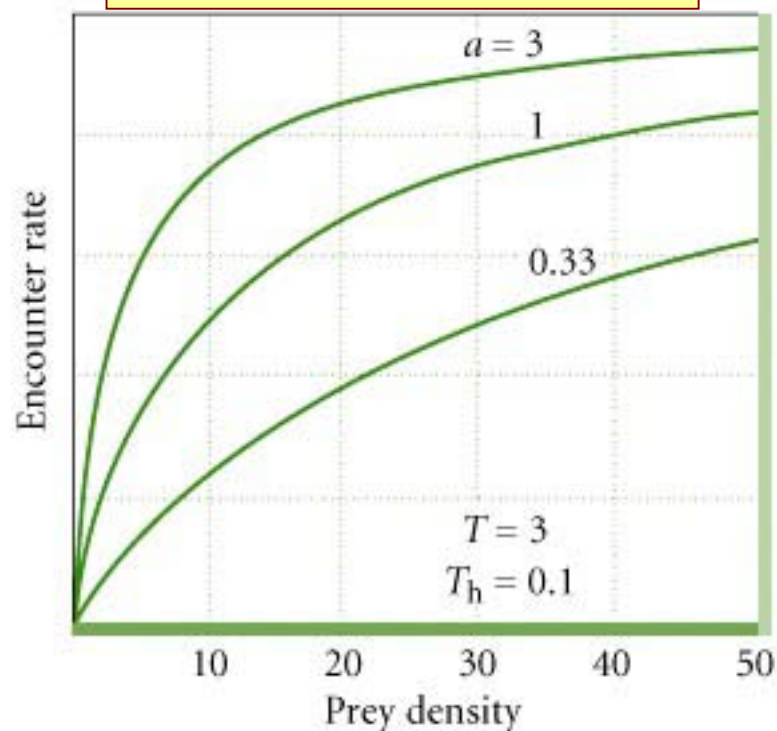
1. Kada je plijen rijedak, izraz aHT_H je mali u usporedbi s 1, pa je E približno jednako izrazu aHT , dakle stopa konzumacije je direktno proporcionalna s gustoćom plijena
2. Kada je plijen brojan, izraz aHT_H je velik u usporedbi s 1, pa je E približno jednako omjeru T/T_H (maksimalni broj plijena koji može biti uhvaćen u vremenu T). Dakle, T_S je približno jednak nuli, pa je E proporcionalno T_H

Ovisnost stope susretanja plijena (konzumacije plijena) o gustoći plijena prema Hollingovoj “disk jednadžbi”

Kod različitih vremena rukovanja (T_H)



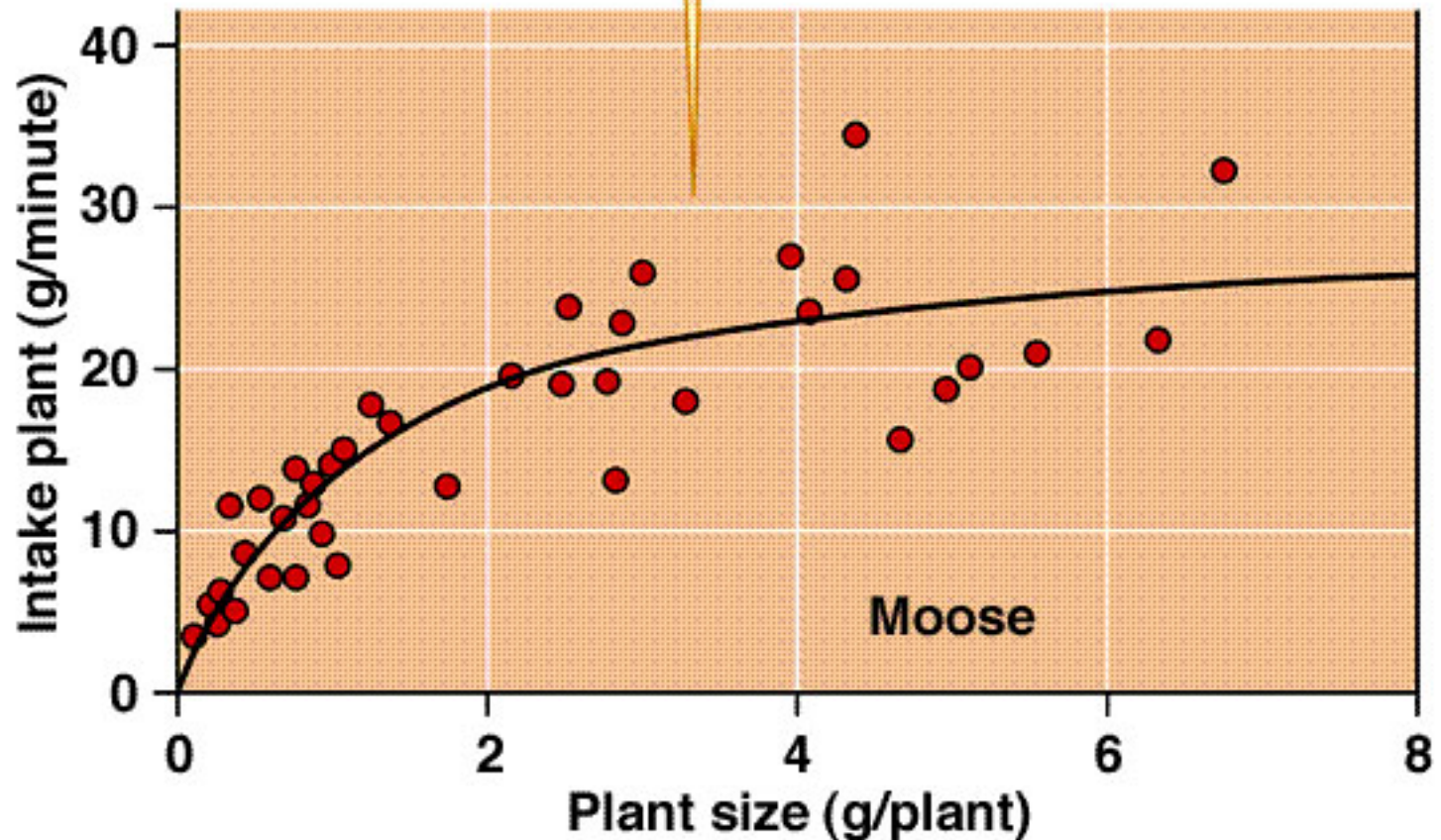
Kod različitih efikasnosti traženja plijena (a)

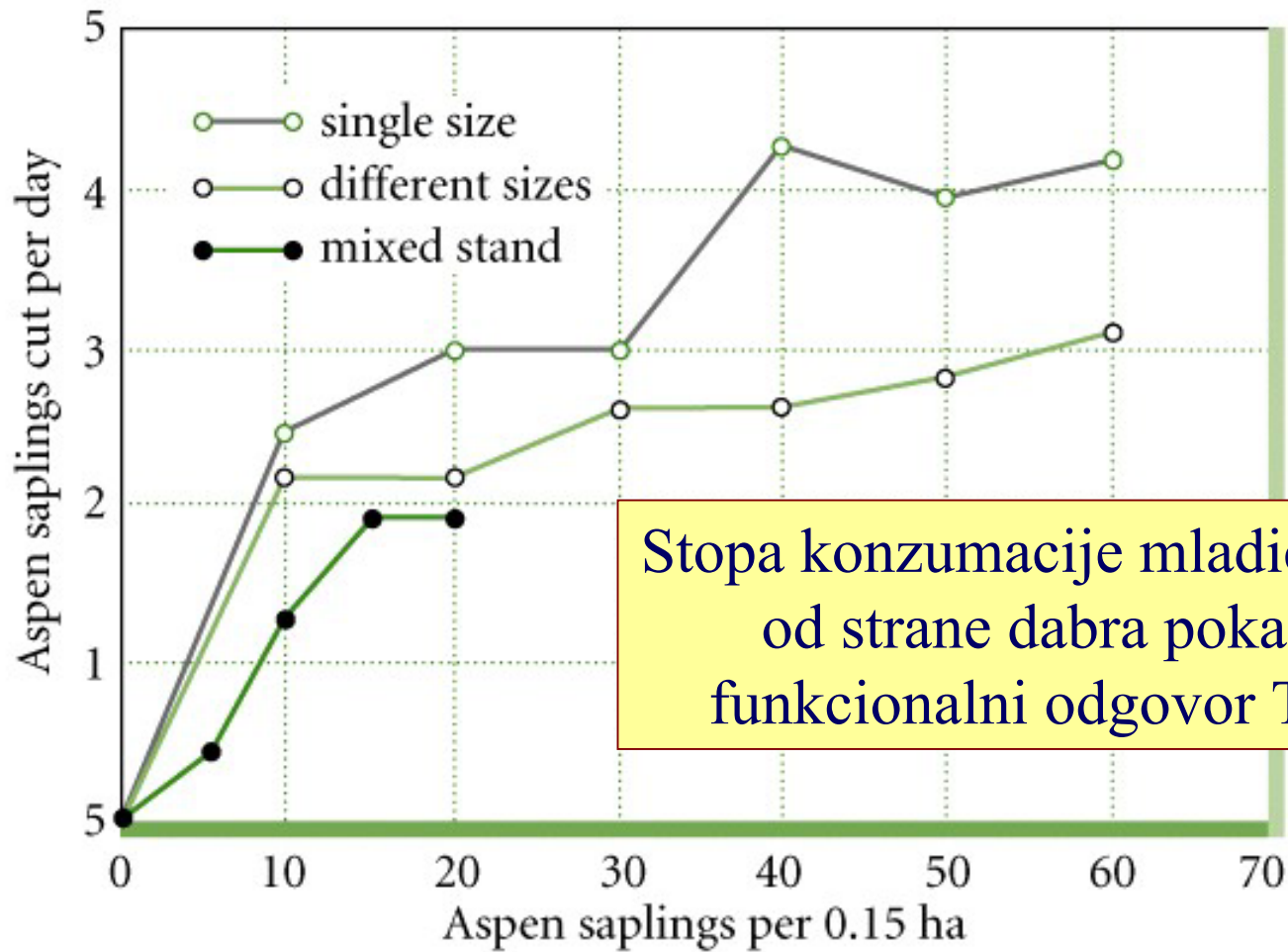


Stopa konzumacije plijena je veća što je kraće vrijeme rukovanja i što je veća efikasnost traženja plijena

Mnogi herbivori
pokazuju
funkcionalni odgovor
Tipa II

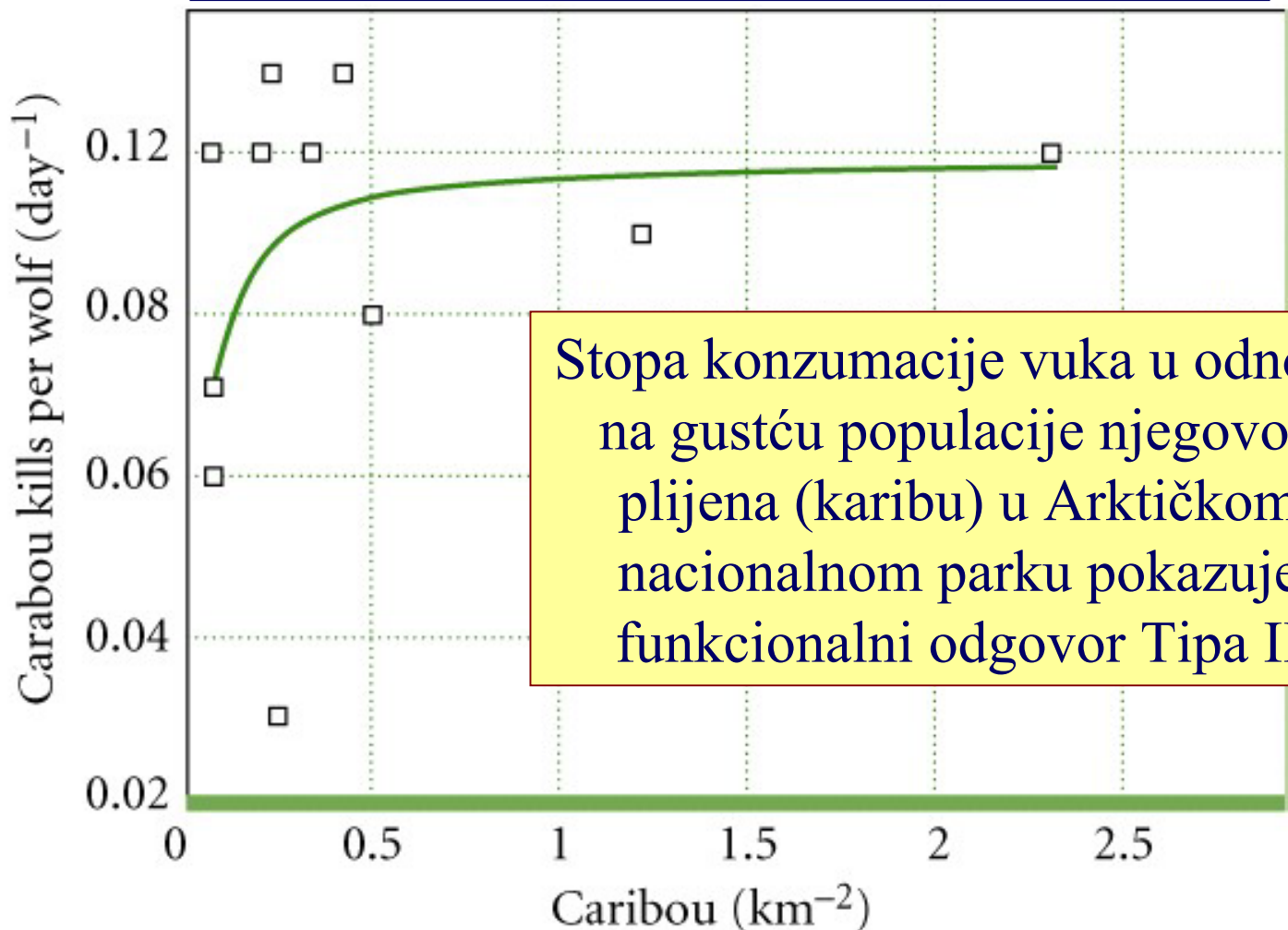
Hranjenje losa u kontroliranim
eksperimentalnim uvjetima imalo
je za rezultat funkcionalni
odgovor Tipa II





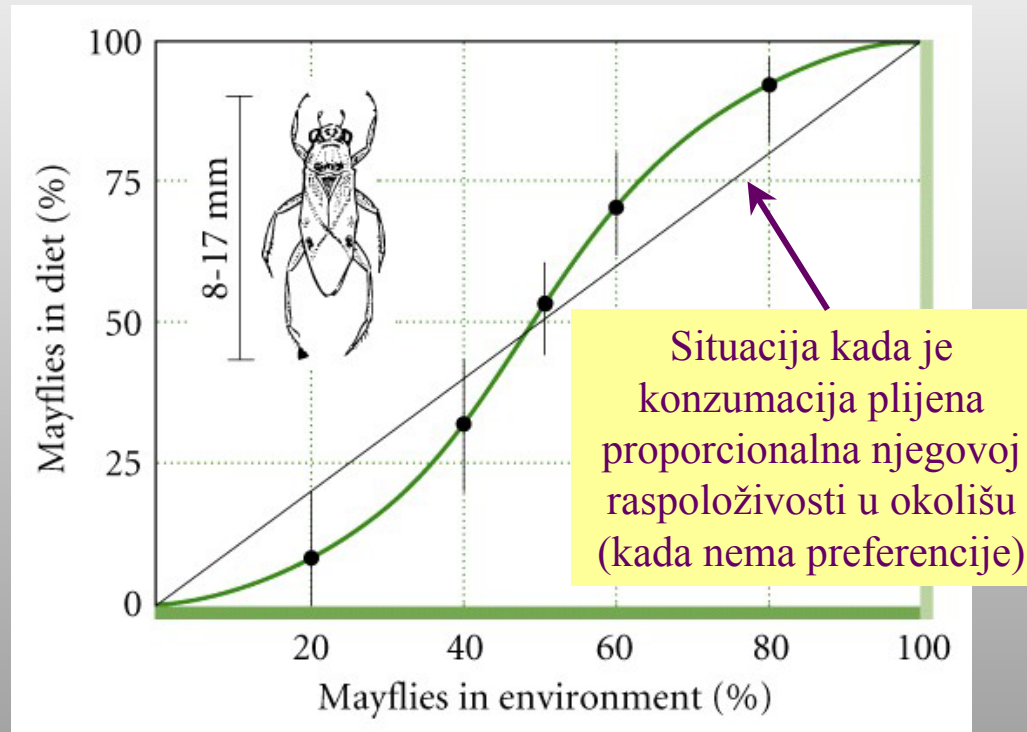
Stopa konzumacije mladica topole
od strane dabra pokazuje
funkcionalni odgovor Tipa II

U nekim slučajevima i karnivori pokazuju funkcionalni odgovor Tipa II



Stopa konzumacije vuka u odnosu na gustću populacije njegovog plijena (karibu) u Arktičkom nacionalnom parku pokazuje funkcionalni odgovor Tipa II

Funkcionalni odgovor Tipa III



Proporcija ličinke vodencvijeta u ukupnoj prehrani predatorskog vodenog kukca, kao funkcija relativne abundancije ličinki. Kada je njihova relativna abundancija mala, predator se prebacuje na alternativni plijen, dok kod velike relativne abundancije ličinki, ona čini veliki udio u prehrani predatora

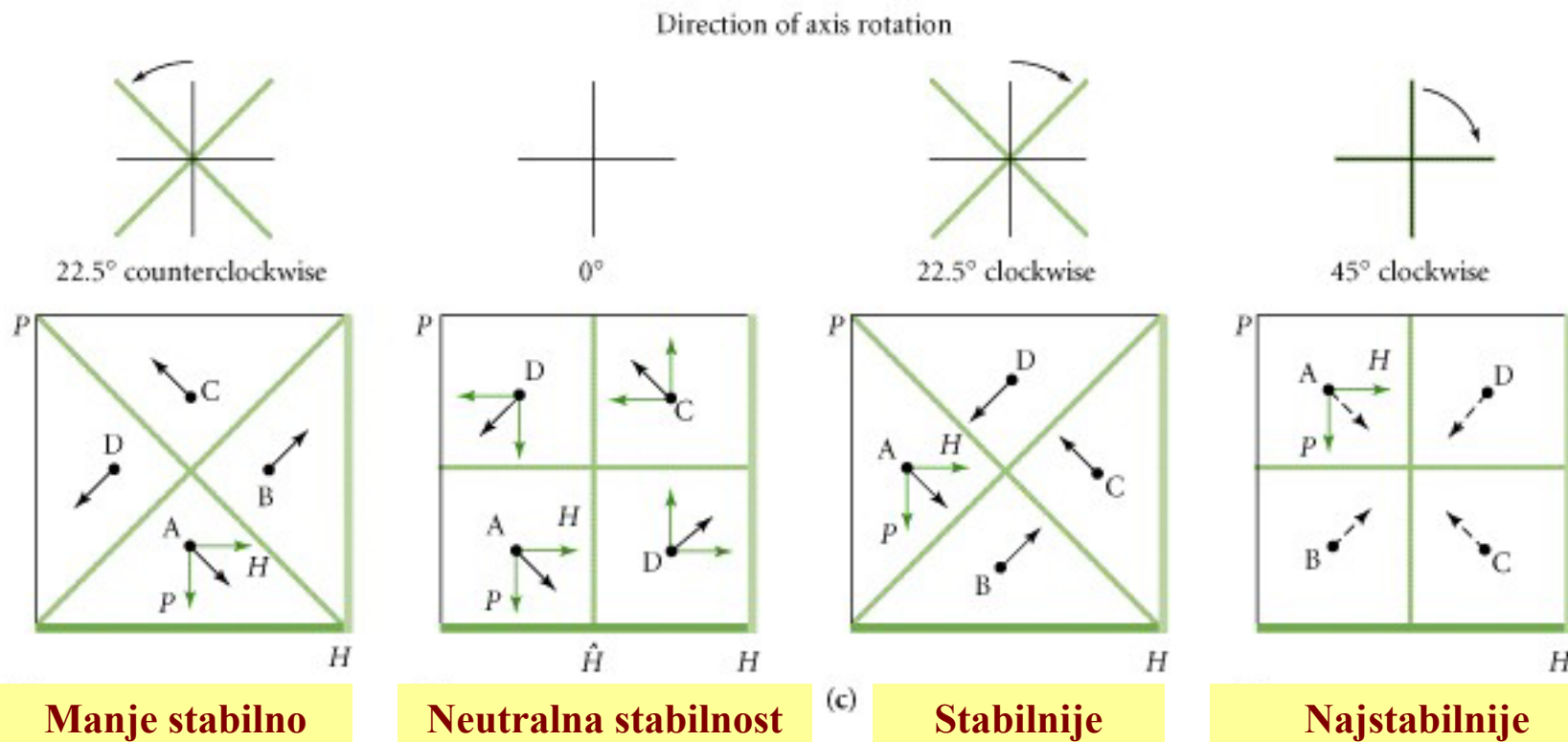
Smanjenje odgovora predatora kod niske gustoće plijena može biti uzrokovano s nekoliko faktora:

1. Stanište pruža ograničeni broj skloništa koja štite veću proporciju plijena kod njegove niske gustoće
2. Mala stopa susretanja plijena daje malo prilike za formiranje naučenog ponašanja (“search image”), što smanjuje efikasnost lova
3. Prebacivanje na alternativni izvor hrane (alternativni plijen)

Uvođenje ovisnosti o gustoći u Lotka-Volterrin matematički model predacije

- Glavni nedostatak Lotka-Volterrinog modela proizlazi iz pretpostavke da je odgovor predatora na gustoću plijena linearan
- Lotka-Volterrin model predacije može se učiniti realnijim ukoliko se u njega ugradi ovisnost o gustoći
- Ugrađivanje ovisnosti o gustoći u model predacije modificira položaj izoklina nultog rasta na grafu

Utjecaj promjene položaja (rotacije izoklina) na stabilnost predator-plijen sustava

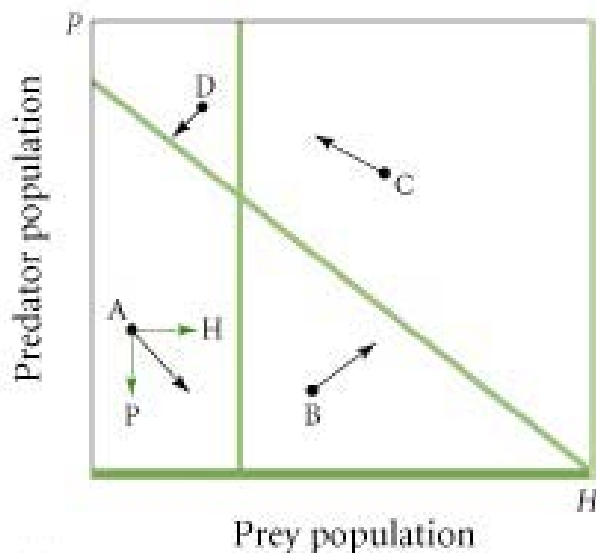


Rotacije izoklina u smjeru kazaljke na satu djeluju stabilizirajuće na sustav, dok rotacije u smjeru obrnutom od kazaljke destabiliziraju sustav. Rotacijom izoklina se položaj rezultatnih vektora mijenja u odnosu na položaj izoklina.

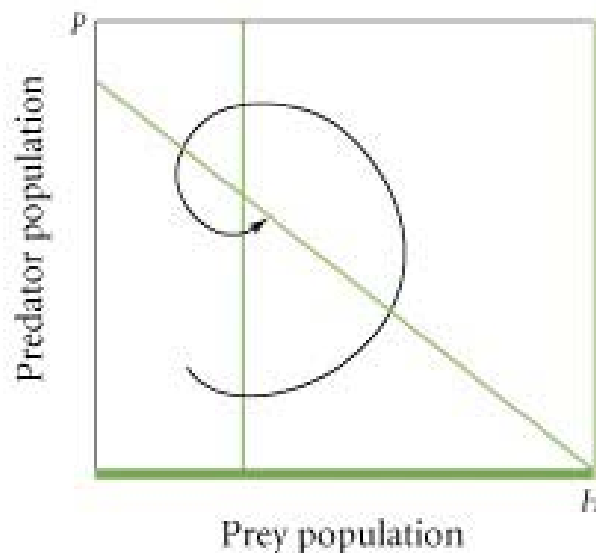
Uvođenje izraza za ovisnost o gustoći u jednadžbu za populaciju plijena

$$\frac{dH}{dt} = rH (1 - H/K) - pHP$$

$$P^* = r/p (1 - H/K)$$



(a)



Ravnotežna veličina predatora (broj predatora kod kojeg je rast plijena jednak nuli) (P^*) opada s gustoćom populacije plijena, što je biološki realnije. Nagnuti položaj izokline plijena korespondira s njenom rotacijom u smjeru kazaljke što povećava stabilnost sustava

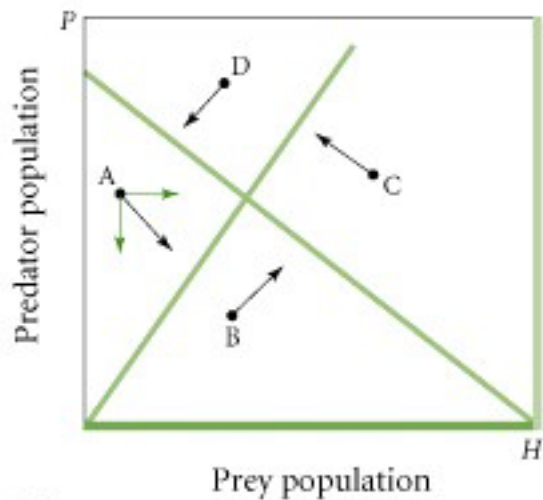
Uvođenje izraza za ovisnost o gustoći u jednadžbu za populaciju predatora (Leslie, 1948)

$$dP/dt = apP (1 - cP/H)$$

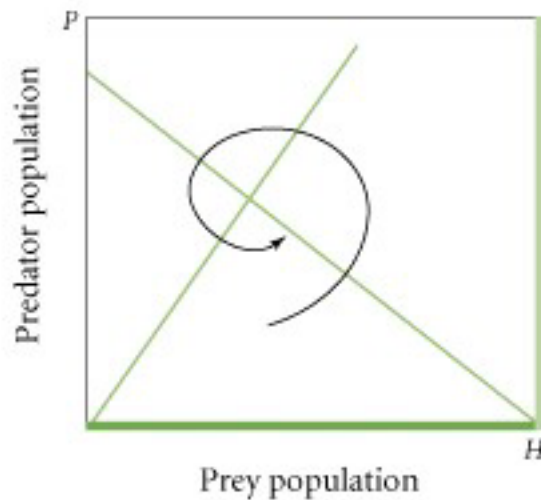
$$H^* = cP$$

c – broj jedinki plijena koji je potreban jednom predatoru da bi održao samog sebe i da bi proizveo jednog potomka

Ova jednadžba ima jedinstvenu formu u kojoj umjesto produkta PH , imamo omjer P/H . Takvi se modeli nazivaju **modeli ovisni o omjeru**



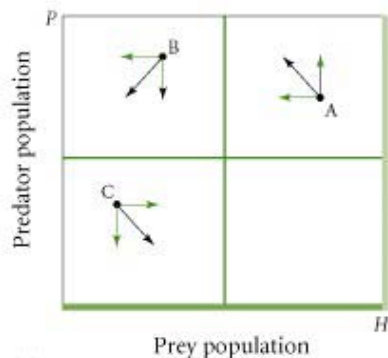
(b)



Ravnotežna veličina plijena (broj jedinki plijena kod kojeg je rast populacije predatora jednak nuli) (H^*) raste s povećanjem gustoće predatora. Kada su obje izokline zarotirane sustav je stabilan

Izokline nultog rasta mogu biti krivulje

Michael L. Rosenzweig i Robert H. MacArthur (1963) su pokazali da određeni biološki faktori mogu promjeniti ne samo položaj izoklina već i njihov oblik

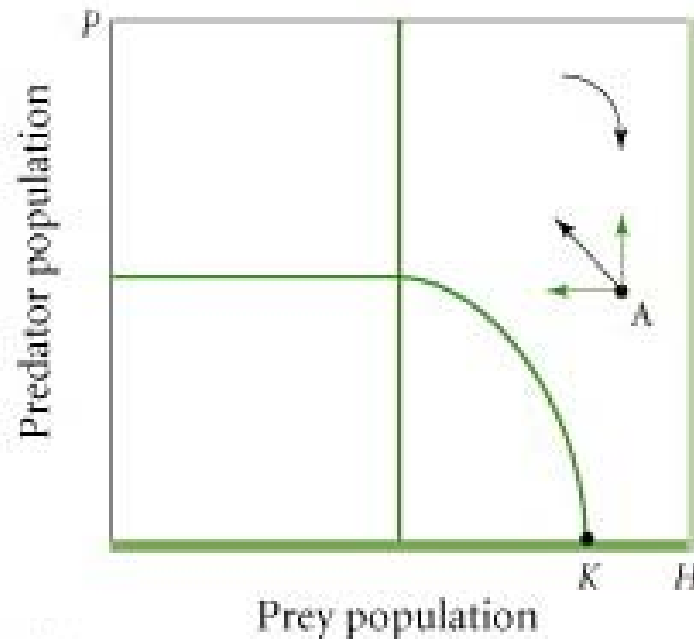


(a)

**Osnovni Lotka-Volterrini model
s vertikalnom predatorskom i
horizontalnom izoklinom plijena**

1. Promjene oblika izokline plijena

Slučaj 1

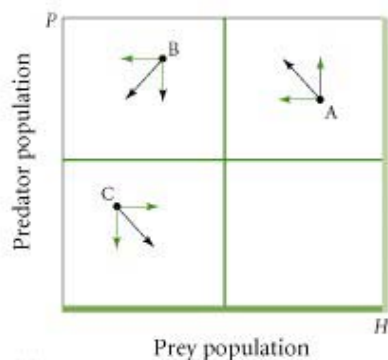


(b)

U odsutnosti predatora (ili kod male gustoće predatora), populacija plijena je ograničena nosivim kapacitetom okoliša (K), dakle svojom vlastitom gustoćom. Kao rezultat izoklina plijena savija prema osi plijena i sječe je kod vrijednosti K . Dakle, ovaj model slijedi logistički rast. U ovom je slučaju savijanje izokline ekvivalentno njenoj rotaciji u smjeru kazaljke što ima stabilizirajuće djelovanje

Izokline nultog rasta mogu biti krivulje

Michael L. Rosenzweig i Robert H. MacArthur (1963) su pokazali da određeni biološki faktori mogu promijeniti ne samo položaj izoklina već i njihov oblik

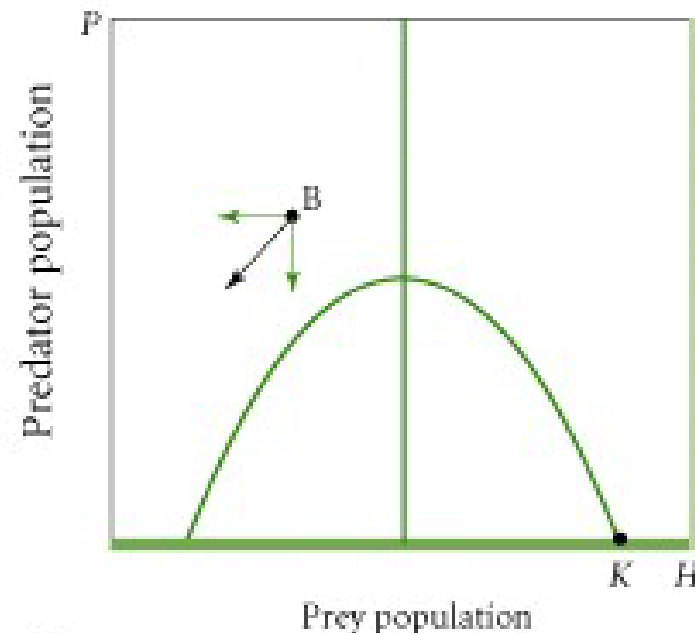


(a)

**Osnovni Lotka-Volterrini model
s vertikalnom predatorskom i
horizontalnom izoklinom plijena**

1. Promjene oblika izokline plijena

Slučaj 2

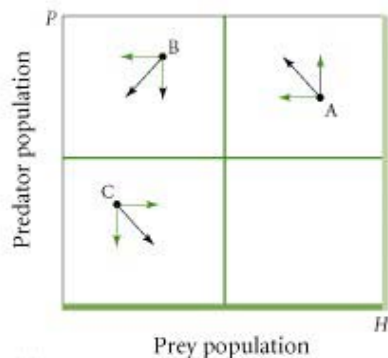


(c)

Kod male gustoće plijena stopa novih jedinki koje se pridodaju populaciji može biti vrlo mala što ograničava populaciju plijena i uzrokuje savijanje izokline plijena prema osi plijena i kod njegove male gustoće. Na taj način izoklina plijena poprima karakterističan grbavi oblik. Ovo je savijanje izokline kod male gustoće ekvivalentno njenoj rotaciji u smjeru obrnutom od kazaljke što ima destabilizirajuće djelovanje

Izokline nultog rasta mogu biti krivulje

Michael L. Rosenzweig i Robert H. MacArthur (1963) su pokazali da određeni biološki faktori mogu promijeniti ne samo položaj izoklina već i njihov oblik



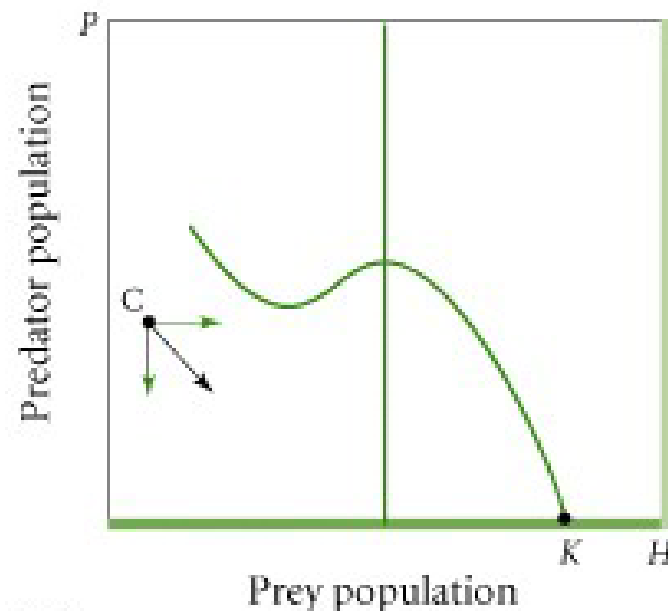
(a)

**Osnovni Lotka-Volterrini model
s vertikalnom predatorskom i
horizontalnom izoklinom plijena**

S druge strane, kada je plijen rijedak predator može imati poteškoća u njegovom pronalaženju (npr. zbog toga što veća proporcija plijena može naći dobro sklonište). To smanjuje predaciju, pa populacija plijena može opstati i kod veće gustoće predatora. Grafički to korespondira sa savijanjem lijevog kraka izokline plijena prema gore, što ima stabilizirajuće djelovanje (savijanje prema gore je ekvivalentno rotaciji u smjeru kazaljke)

1. Promjene oblika izokline plijena

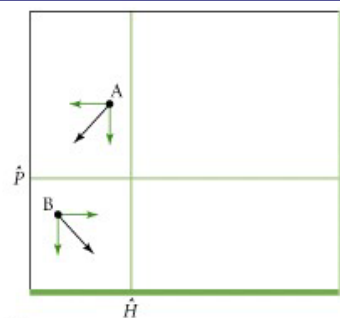
Slučaj 3



(d)

Izokline nultog rasta mogu biti krivulje

Michael L. Rosenzweig i Robert H. MacArthur (1963) su pokazali da određeni biološki faktori mogu promjeniti ne samo položaj izoklina već i njihov oblik



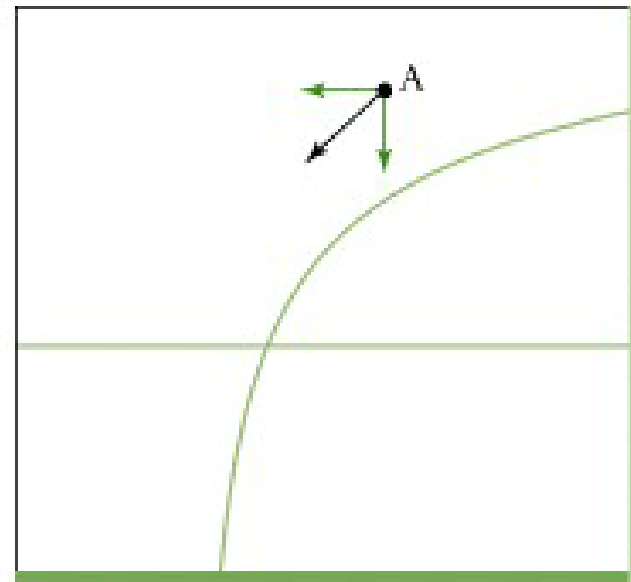
(a)

1. Promjene oblika izokline predatora

**Osnovni Lotka-Volterrini model
s vertikalnom predatorskom i
horizontalnom izoklinom plijena**

Slučaj 1

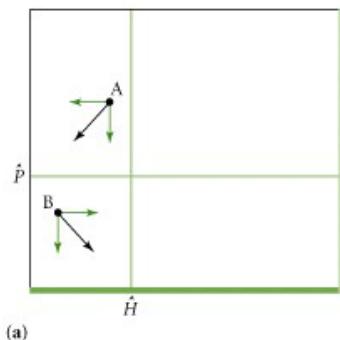
Kako populacija predatora raste tako rastu i njene potrebe za hranom pa predatori moraju uhvatiti puno više plijena da bi održali svoju populaciju na konstantnoj razini. Pored toga socijalne interakcije između jedinki plijena (npr. teritorijalnost) dodatno će reducirati njihovu efikasnost u korištenju plijena. Rezultat toga je sve jače savijanje izokline predatora prema desno. Ograničenost pogodnim mjestima za parenje i/ili s alternativnim plijenom može dodatno ograničiti populaciju predatora neovisno o populaciji plijena, pa će to rezultirati time da će kod visoke gustoće plijena izoklina predatora postati horizontalna



Izokline nultog rasta mogu biti krivulje

Michael L. Rosenzweig i Robert H. MacArthur (1963) su pokazali da određeni biološki faktori mogu promijeniti ne samo položaj izoklina već i njihov oblik

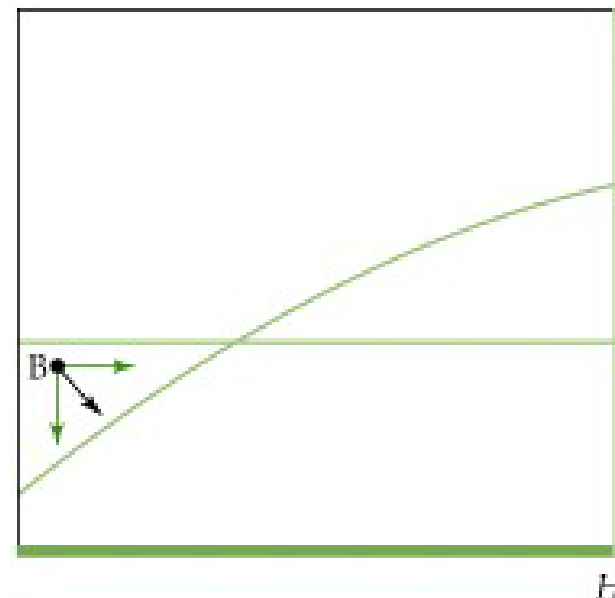
1. Promjene oblika izokline predatora



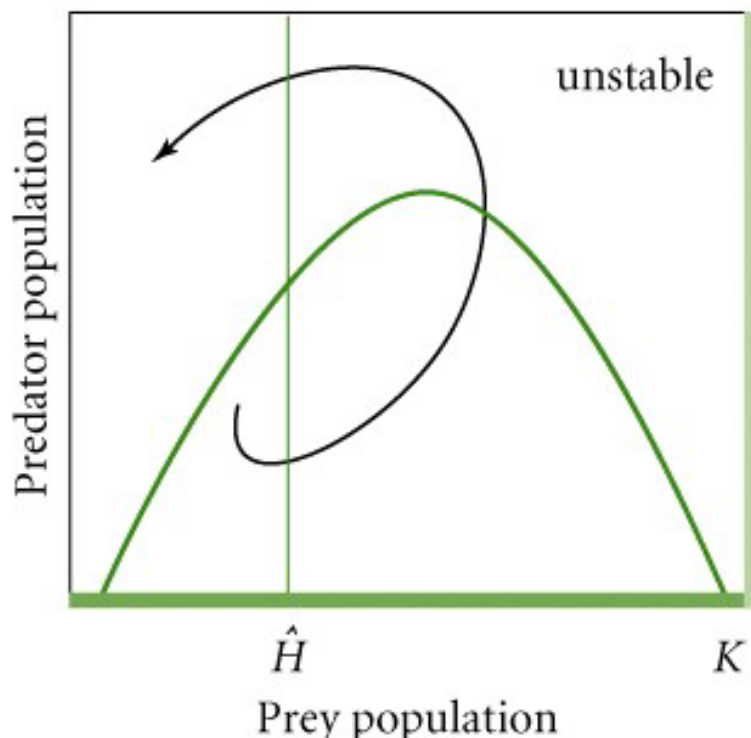
Osnovni Lotka-Volterrini model
s vertikalnom predatorskom i
horizontalnom izoklinom plijena

Prelazak na alternativni plijen omogućava populaciji predatora da raste u odsutnosti prvog plijena. U tom slučaju izoklina predatora rotira u smjeru kazaljke na satu (stabilizirajući utjecaj) i u ekstremnom slučaju postaje gotovo horizontalna, što znači da je rast populacije predatora potpuno neovisan o gustoći populacije prvog plijena

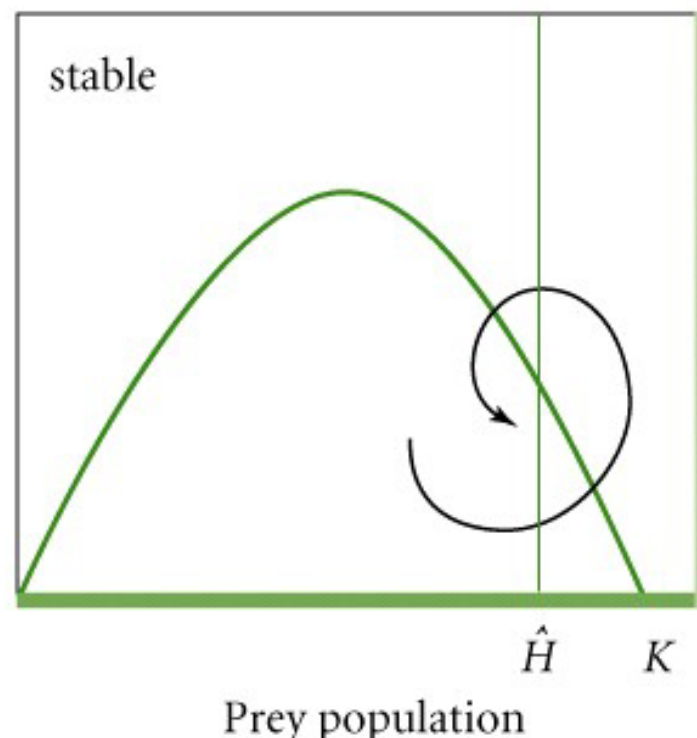
Slučaj 2



Utjecaj oblika i položaja izoklina na stabilnost predator-plijen sustava

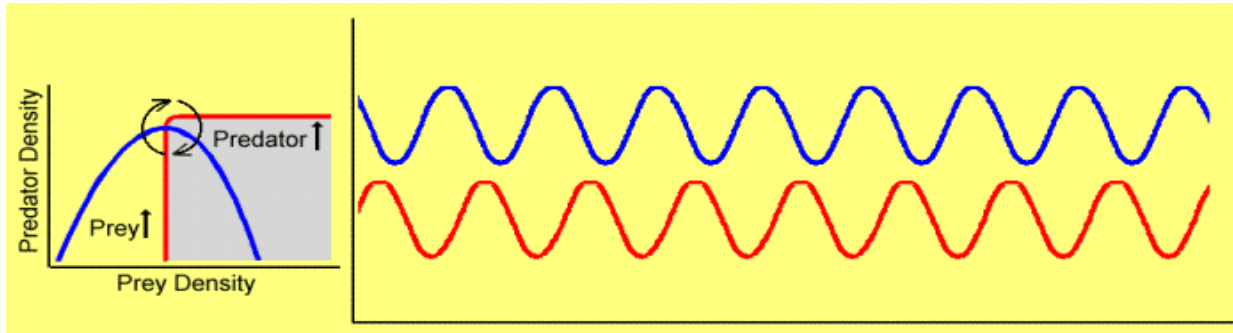


Kada izoklina plijena ima grbavi oblik tada će sustav biti nestabilan ukoliko izoklina predatora sječe izoklinu plijena u njenom rastućem dijelu (lijevo od maksimuma), što ima za rezultat divergirajuće oscilacije predatora i plijena (oscilacije koje idu spiralno prema vani; udaljuju se od zajedničke točke ravnoteže). Dakle, točka ravnoteže je nestabilna

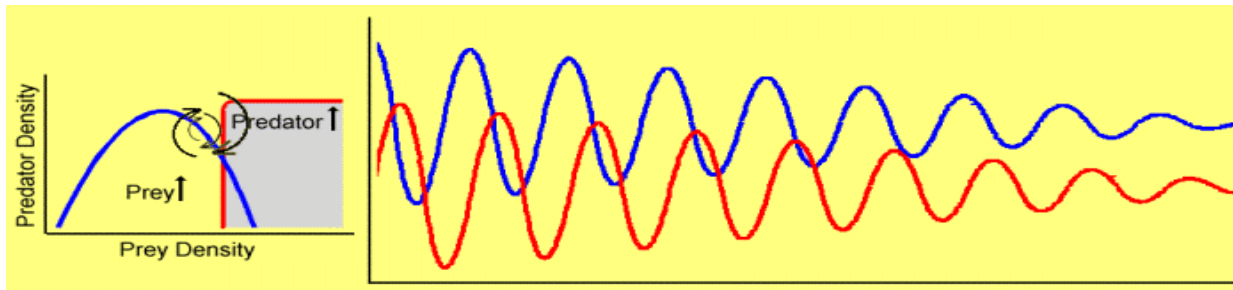


Kada izoklina plijena ima grbavi oblik tada će sustav biti stabilan ukoliko izoklina predatora sječe izoklinu plijena u njenom opadajućem dijelu (desno od maksimuma), što ima za rezultat konvergentne oscilacije predatora i plijena koje idu u pravcu dostizanja stabilne zajedničke točke ravnoteže (oscilacije idu spiralno prema unutra približavajući se zajedničkoj točki ravnoteže)

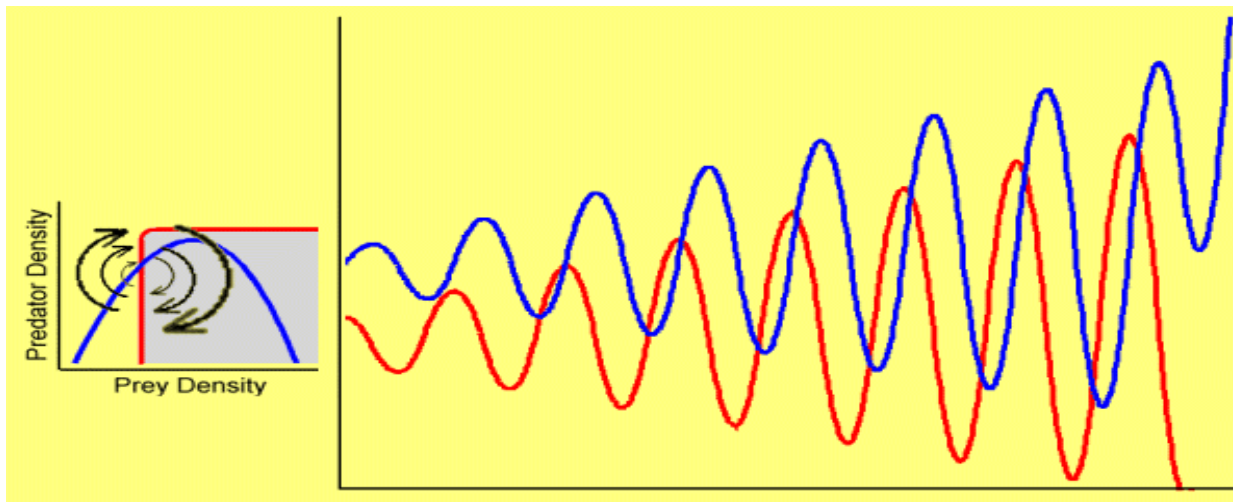
M. Šolić: Osnove ekologije



Kada izoklina predatora sječe izoklinu plijena na mjestu njenog maksimuma, to će rezultirati stabilnim oscilacijama obaju populacija

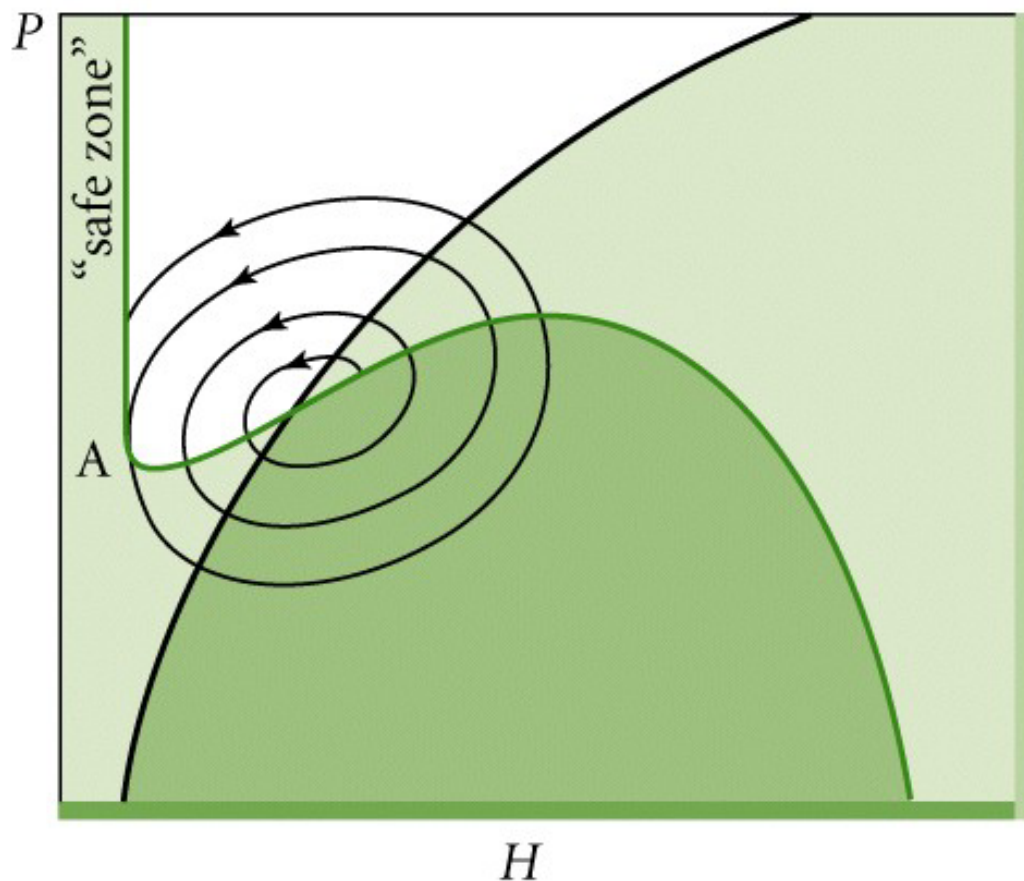


Kada izoklina predatora sječe izoklinu plijena desno od maksimuma, oscilacije plijena i predatora se smanjuju i teže dostizanju ravnotežne točke



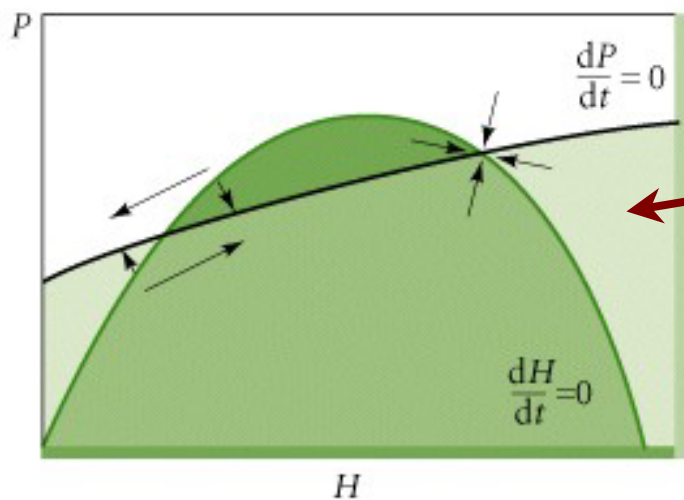
Kada izoklina predatora sječe izoklinu plijena lijevo od maksimuma, oscilacije plijena i predatora se povećavaju, što će rezultirati eliminacijom jedne ili obje populacije

Kada je predator efikasan, ali plijen ima prikladno utočište ili sklonište koje ga efikasno štiti kada je njegova populacija vrlo mala, tada geometrija izoklina predatora i plijena može stvoriti stabilan ciklus

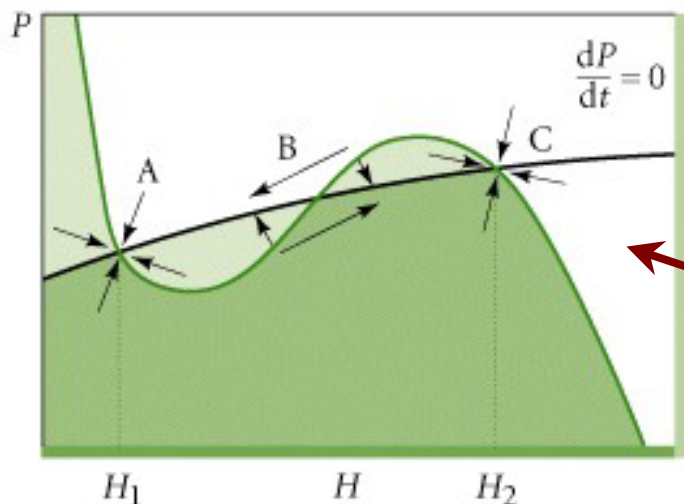


Spiralno kretanje prema vani (udaljavanje od zajedničke točke ravnoteže) se zaustavlja kada populacija plijena postane mala i kada plijen ima sigurno utočište (ili što je ekvivalentno kada postoji konstantna stopa imigracije plijena). Populacija predatora opada duž “sigurne zone”, sve dok ne postane toliko mala da populacija plijena počne ponovo rasti. Rezultat je uspostavljanje stabilne oscilacije

Predator-plijen sustav može imati dvije stabilne ravnotežne točke

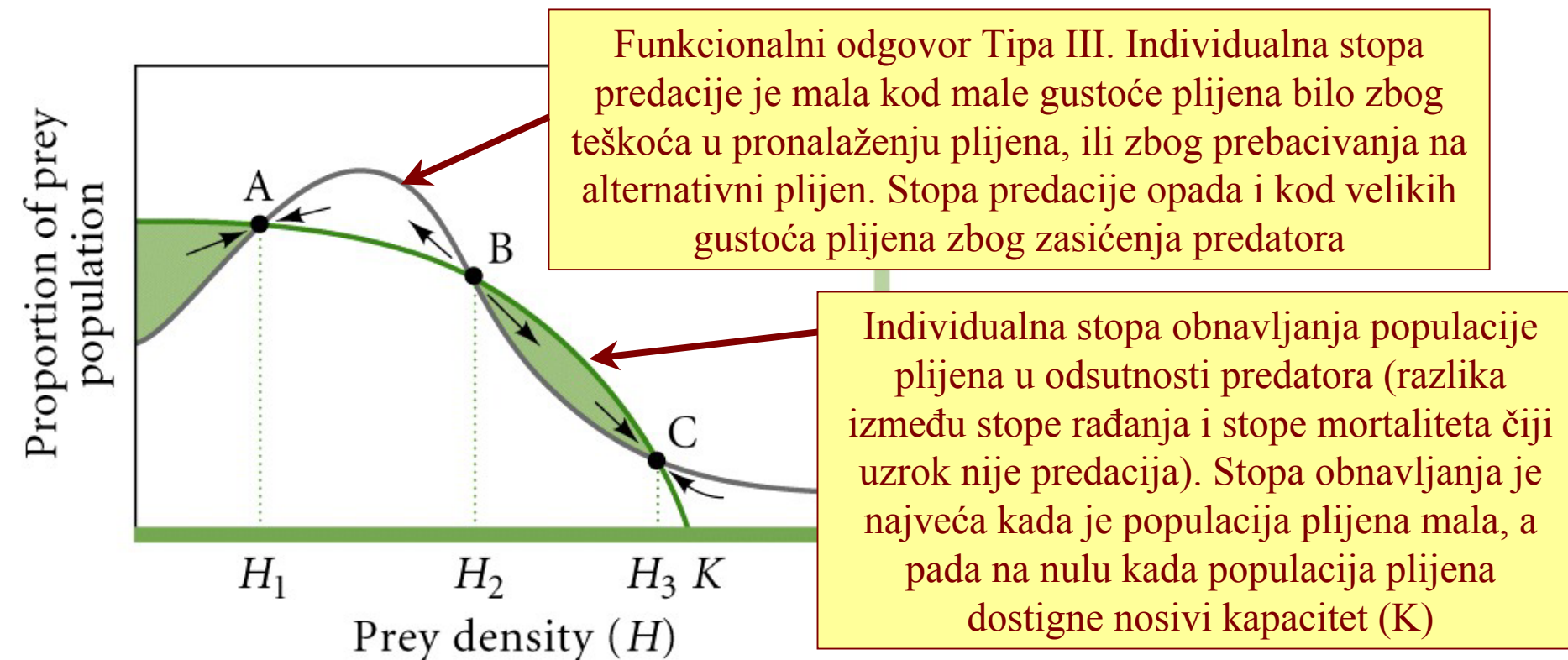


Kada izoklina plijena ima grbavi oblik, a predator ima mogućnost prelaska na alternativni plijen, tada se ove dvije izoline mogu sjeći na dva mjesta. U ovom slučaju je desna zajednička ravnotežna točka stabilna, dok je lijeva nestabilna



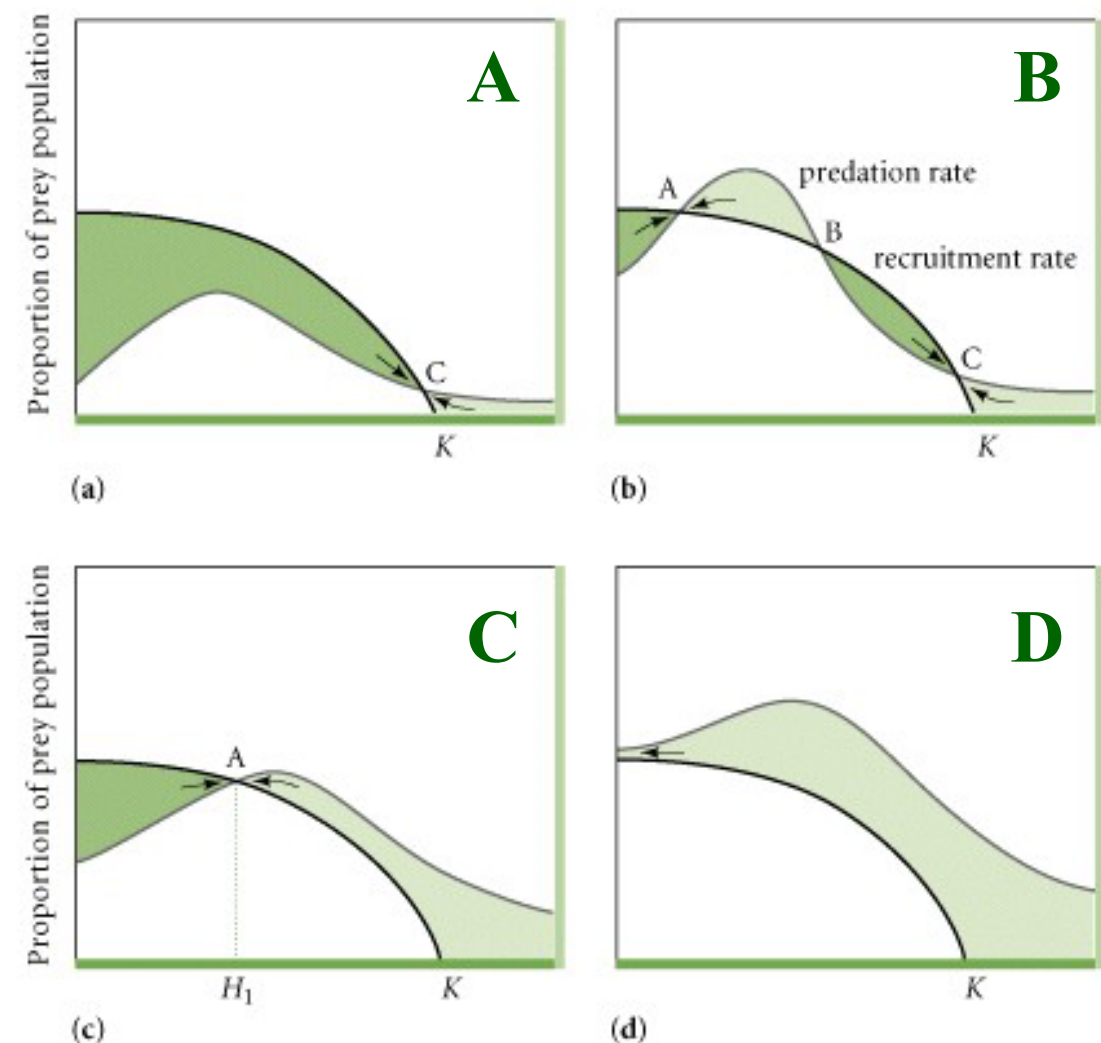
Kada plijen kod male gustoće ima pribježište (sklonište), tada se izokline plijena i predatora mogu sjeći u tri točke, od kojih su krajnje ravnotežne točke stabilne, dok je središnja nestabilna. Uvjeti u okolišu mogu uzrokovati da populacije preskaču s jedne stabilne ravnoteže na drugu. Na primjer, ukoliko se sustav nalazi u ravnotežnoj točki A, povećana stopa reprodukcije plijena (zbog prebacivanja predatora na alternativni plijen) će populaciju plijena pomaknuti iz točke H_1 u točku H_2 , što će imati za rezultat da će se predator-plijen sustav pomaknuti na stabilnu ravnotežnu točku C

Uvjeti za stabilnost predator-plijen sustava mogu se odrediti i na grafu koji prikazuje krivulje funkcionalnog odgovora predatora i stope obnavljanja populacije plijena



Krivulje funkcionalnog odgovora i obnavljanja se sijeku u tri točke od kojih su točke A i C stabilne (oko ovih točaka su populacije regulirane). Ravnotežna točka A korespondira sa situacijom u kojoj predatori reguliraju populaciju plijena značajno ispod nosivog kapaciteta; dok točka C korespondira sa situacijom kada je populacija plijena prvenstveno regulirana hranom i drugim resursima, dok je uloga predacije minimalna

“Predacija-obnavljanje” dijagrami omogućavaju istraživanje posljedica koje imaju različiti inteziteti predacije na kontrolu populacije plijena



A – Neefiksani predatori ne mogu regulirati populaciju plijena kada je ona male gustoće (predacija neće utjecati na plijen sve dok je on ispod nosivog kapaciteta (K))

B – Stopa predacije je niska kod male i velike gustoće plijena (funkcionalni odgovor tipa III). Porast efikasnosti predacije kod niske gustoće plijena rezultirat će kontrolom plijena od strane predatora

C – Predacija efikasno ograničava rast plijena nakon što on dostigne gustoću od oko $K/2$

D – Predacija je intezivna kod svih gustoća plijena, što vodi k njegovom istrjebljenju

Populacije predatora i plijena često u prirodi održavaju karakteristične omjere njihovih abundancija (biomasa) koji omogućavaju maksimalni održivi prirod plijena

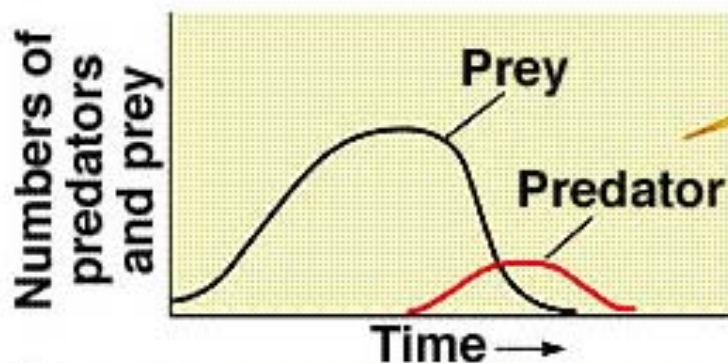
TABLE 23-3 The relationship between populations of predators and their prey in several localities

Locality	Predator	Principal prey	Density of predators (individuals 100 mi ⁻²)	Ratio between predator and prey populations	
				Numbers	Biomass
Jasper National Park ¹	Wolf	Elk, mule deer	1	1:100	1:250
Wisconsin ²	Wolf	White-tailed deer	3	1:300	1:300
Isle Royale ³	Wolf	Moose	10	1:30	1:175
Algonquin Park ⁴	Wolf	White-tailed deer	10	1:150	1:150
Canadian Arctic ⁵	Wolf	Caribou	1.7	1:84	1:186
Utah ⁶	Coyote	Jackrabbits	28	1:1,000	1:100
Idaho Primitive Area ⁷	Mountain lion	Elk, mule deer	7.5	1:116	1:524
Ngorongoro Crater, Tanzania ⁸	Hyena	Ungulates	440	1:135	1:46
Nairobi Park, Kenya ⁹	Felids	Ungulates	96	1:97	1:140
Alaska ¹⁰	Pomarine jaeger	Lemmings		1:1,263	1:90

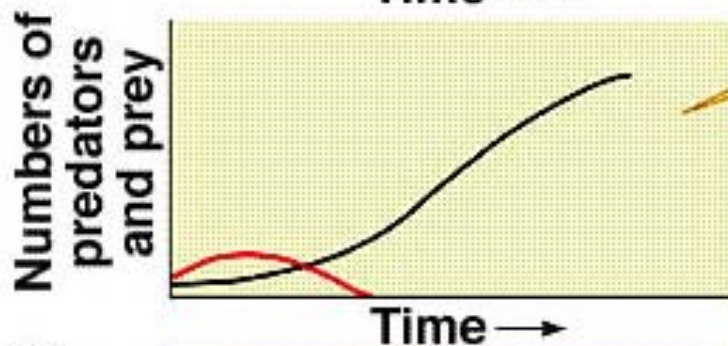
Pribježište omogućava opstanak za populacije plijena i domaćina

- Ukoliko populacija plijena/domaćina ima pribježište u kojem je eksploatacijska moć predatora/parazita ograničena, to će omogućiti opstanak plijena/domaćina i stabilizaciju njihovih interakcija
- Pribježište ne mora uvijek biti skrovište (fizički prostor). Ulogu pribježišta mogu imati i mnogi drugi faktori od kojih neki nemaju nikakve veze s prostorom

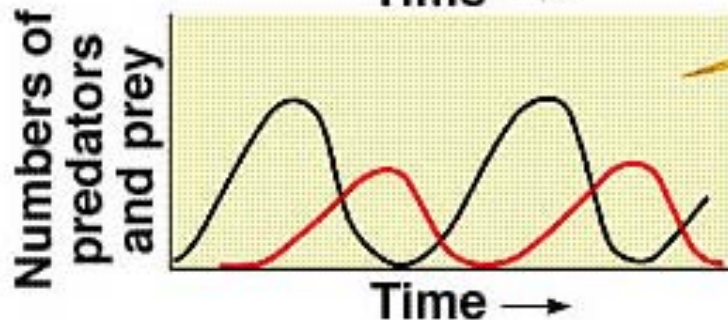
Gausovi eksperimenti s praživotinjama pokazali su da dodatak pribježišta za populaciju plijena može rezultirati uspostavljanjem stabilnih oscilacija populacija predatora i plijena



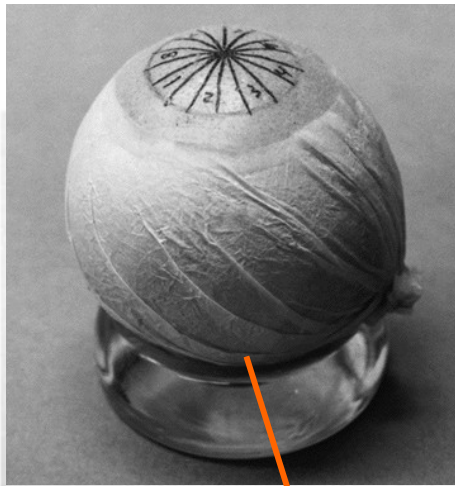
In the absence of refuges and immigration, both prey and predator populations became extinct.



Adding a refuge allowed the prey population to persist but the predators still became extinct.



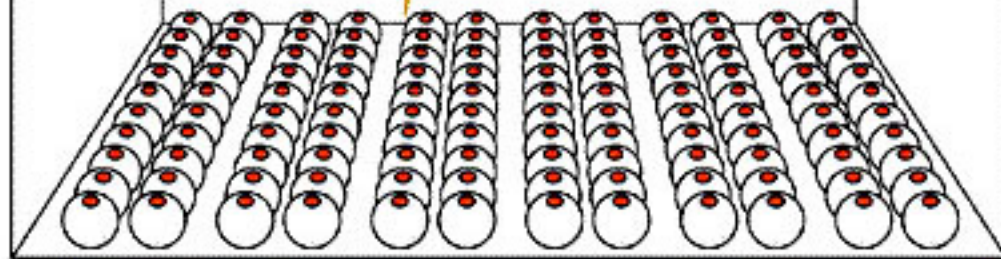
However, immigration from source populations maintained oscillations in predator-prey populations.



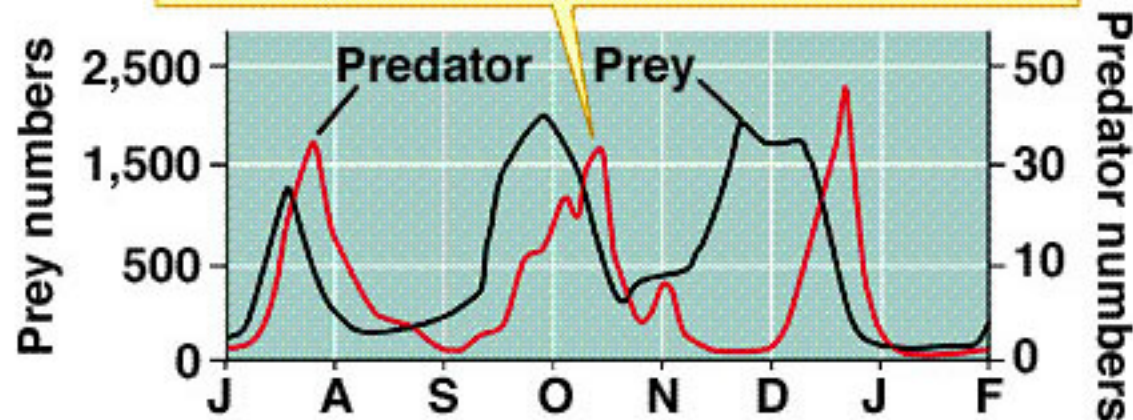
Huffakerov eksperiment s dvije vrste grinja od kojih je jedna plijen koji se hrani narančom, a druga je predator koji se hrani prvom vrstom. Huffaker je različitim rasporedom naranči i gumenih lopti slične veličine pokušao dobiti uvjete u kojima će predator i plijen proizvesti stabilne oscilacije. Udaljenost između naranči usporavala je rasprostranjenje predatorske grinje i davala mogućnost vrsti koja je plijen da se obnovi migracijom s drugih naranača (Huffaker, 1958)



A complex array of 120 oranges with numerous barriers of petroleum jelly and about 5% of the area of each orange exposed to attack by mites.

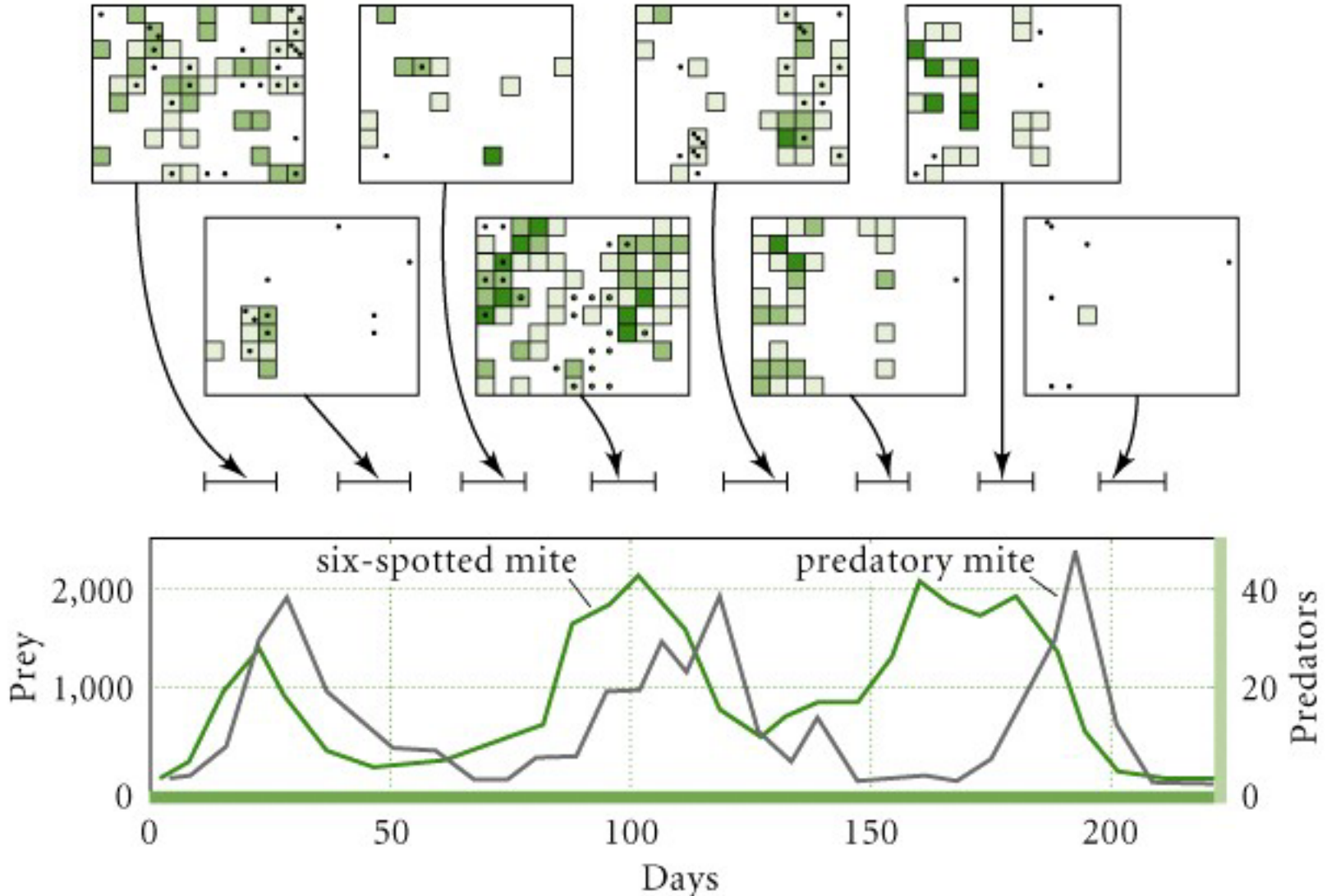


Within this complex array herbivorous mites and their predators produced two full population oscillations.



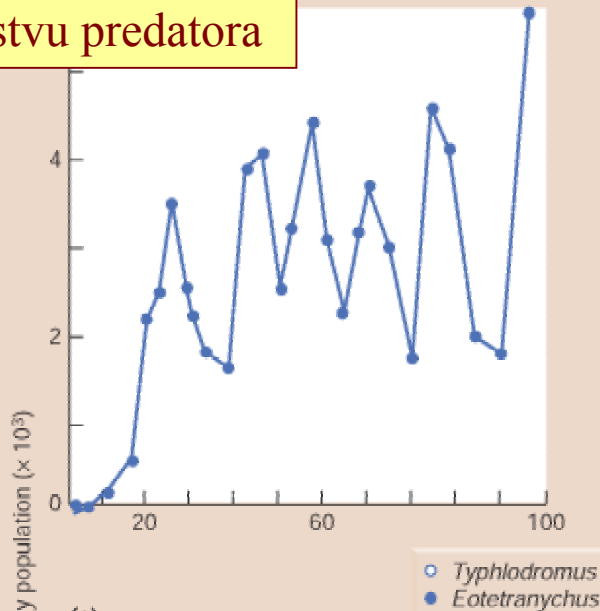
Eksperiment s 40 pozicija nije proizveo oscilacije, ali kada je Huffaker proizveo složenije uvjete u okolišu (naranče su raspoređene duž 120 mogućih pozicija, između nekih pozicija su napravljene barijere od vazelina, na nekim mjestima su postavljeni vertikalni štapići pomoću kojih se grinje koje su plijen mogu lakše rasprostranjivati leteći zrakom pomoću malih padobrana i tako savladavati barijere što predator nije mogao) rezultat su bile oscilacije koje su trajale oko 8 mjeseci.

Huffakerov eksperiment je pokazao da postojanje pribježišta za plijen može rezultirati stabilnim oscilacijama između plijena i predatora

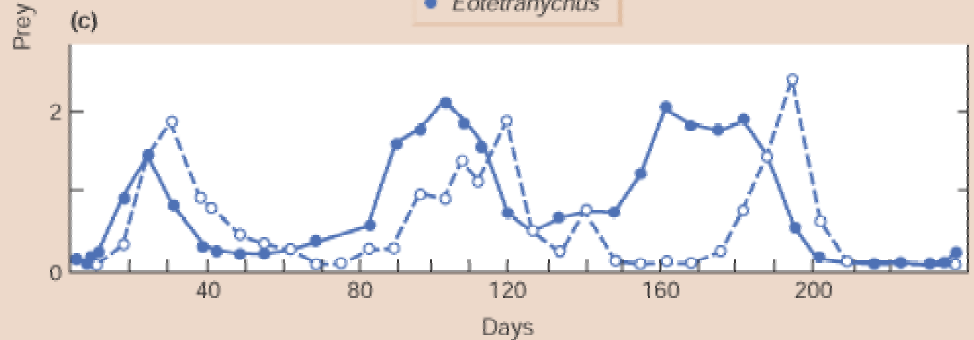
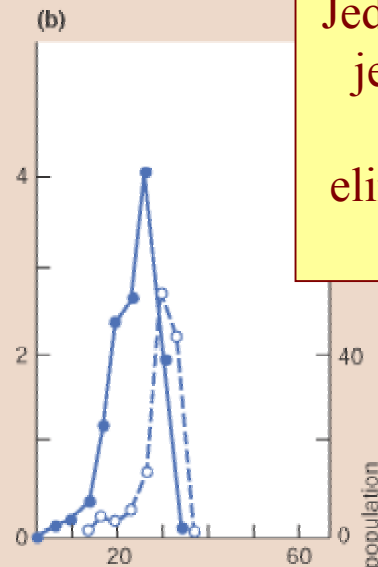


Huffakerov eksperiment

Oscilacije grinje
koja je plijen u
odsustvu predatora



Jedna oscilacija plijena i predatora u
jednostavnom eksperimentalnom
okolišu, nakon koje predator
eliminira plijen, a potom i sam biva
eliminiran

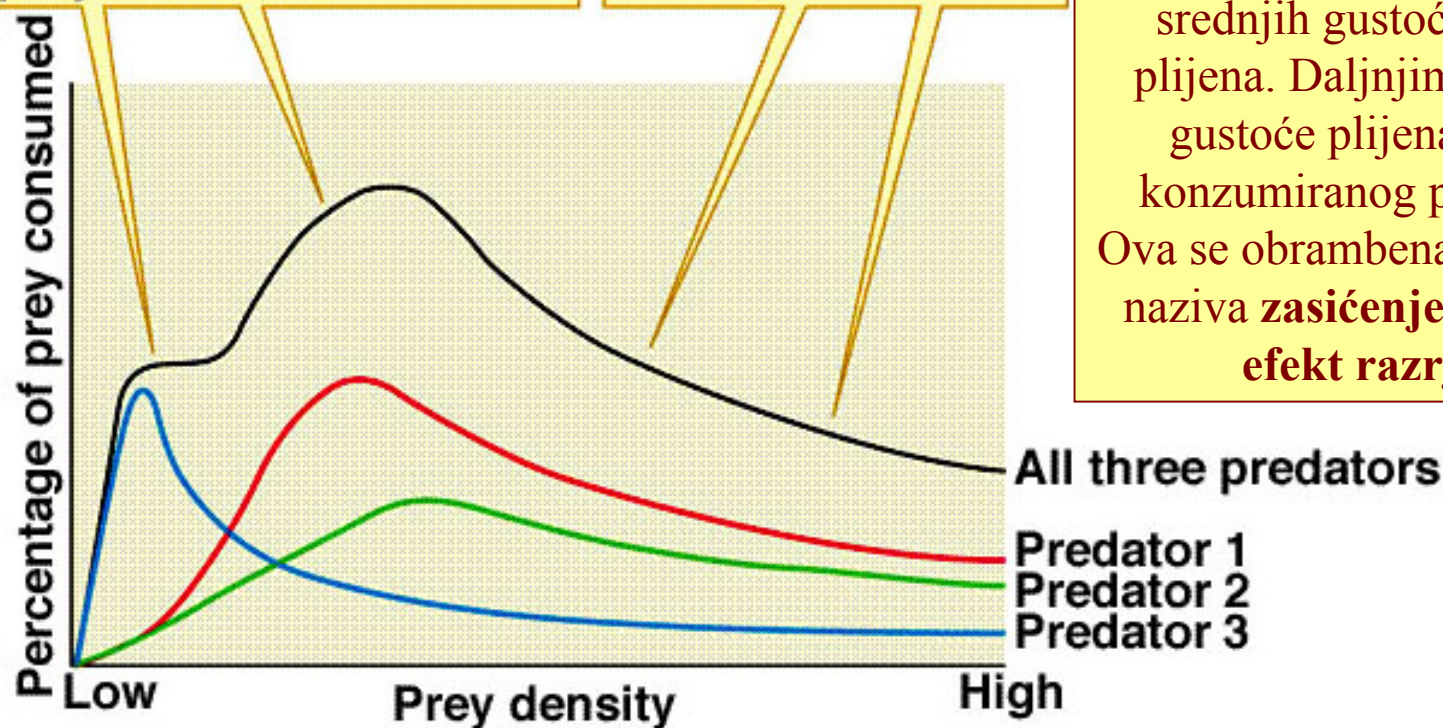


Stabilne oscilacije plijena i
predatora ostvarene su u
složenijem
eksperimentalnom okolišu

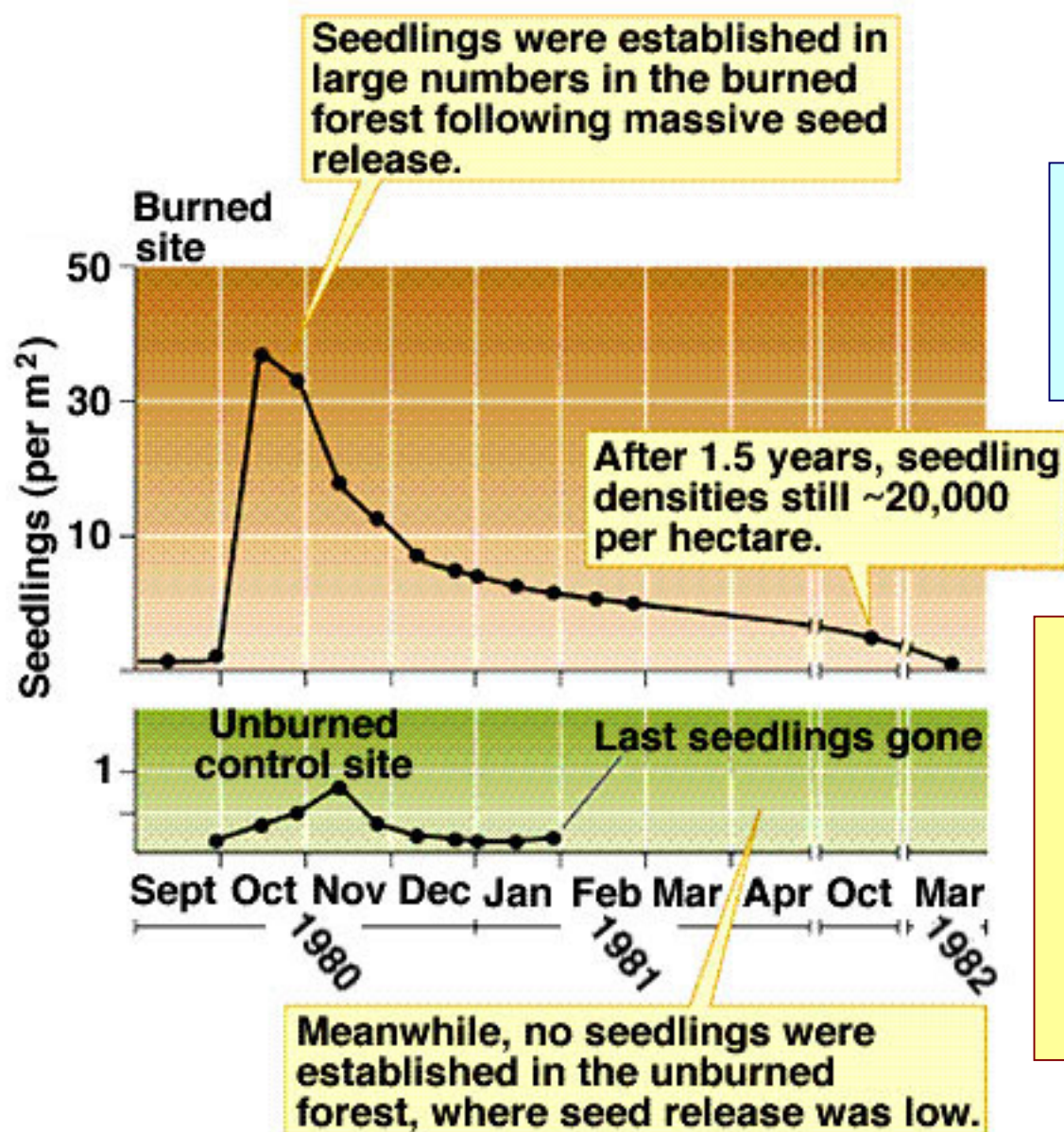
Brojnost kao pribježište (zaštita)

Combined functional and numerical responses result in an increasing percent consumption of prey at low to medium prey densities.

However, at higher densities the percentage of prey consumed declines with increased prey density.



Svaka jedinka plijena može smanjiti vjerojatnost da bude pojedena tako što će biti dio populacije koja ima veliku gustoću. Funkcionalni odgovor predatora dostiže maksimum kod srednjih gustoća populacije plijena. Daljnjim povećanjem gustoće plijena proporcija konzumiranog plijena opada. Ova se obrambena taktika plijena naziva **zasićenje predatora** ili **efekt razrjeđenja**



**Eukaliptus – zaštita
kroz zasićenje
predatora**

Masovno simultano oslobađanje sjemenja kod eukaliptusa koje je potaknuto požarom pokazalo se kao dobra zaštita od predacije od strane mravi (zbog efekta zasićenja predatora)

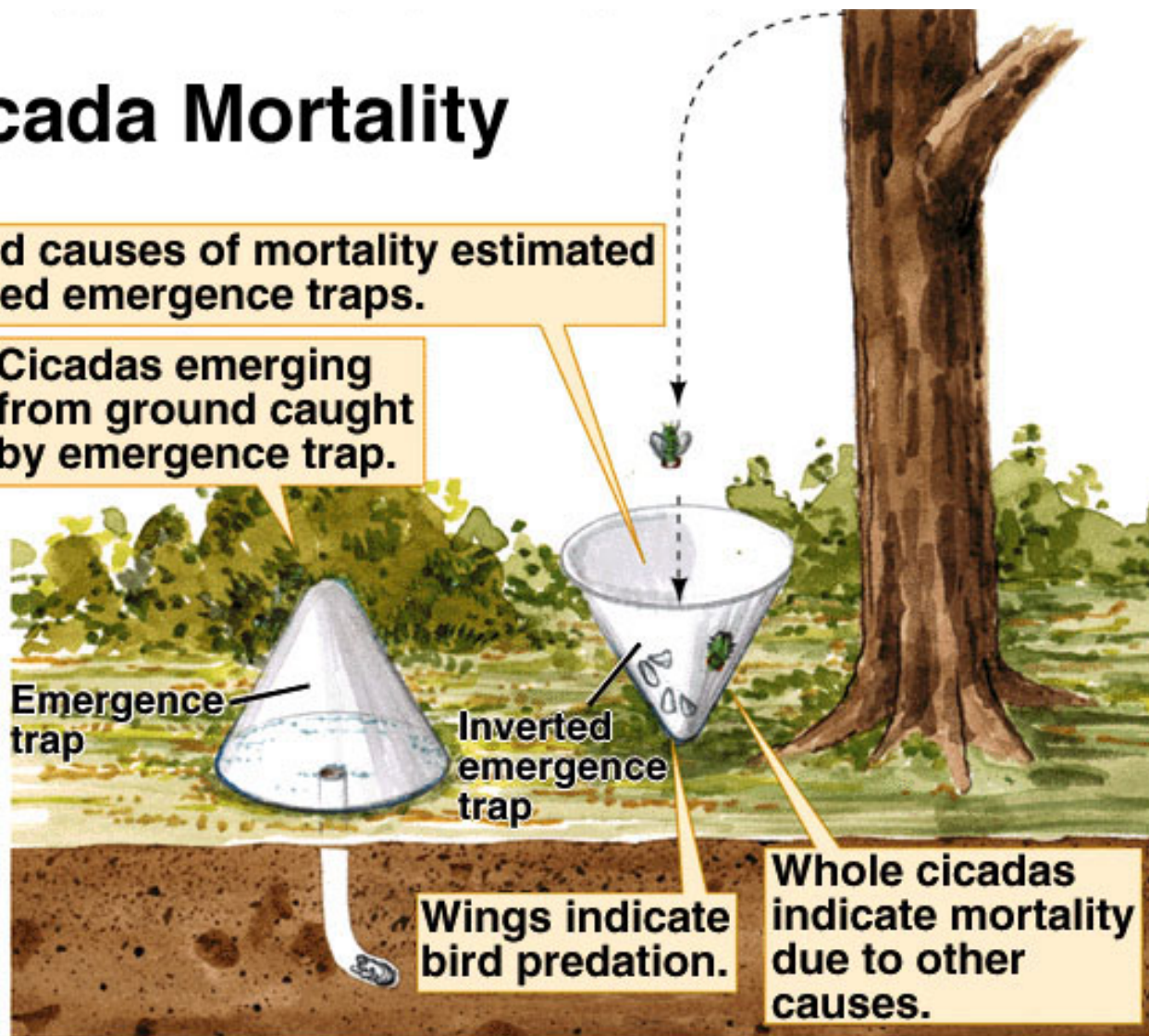
Cvrčak – zaštita kroz zasićenje predatora

Cicada Mortality

Rates and causes of mortality estimated by inverted emergence traps.

Cicadas emerging from ground caught by emergence trap.

Neke vrste američkih cvrčaka (porodica Cicadea) žive u tlu kao ličinke 13 ili 17 godina i nakon tog dugačkog razdoblja odrasle se jedinke masovno pojavljuju na površini (nekoliko milijuna po hektaru)

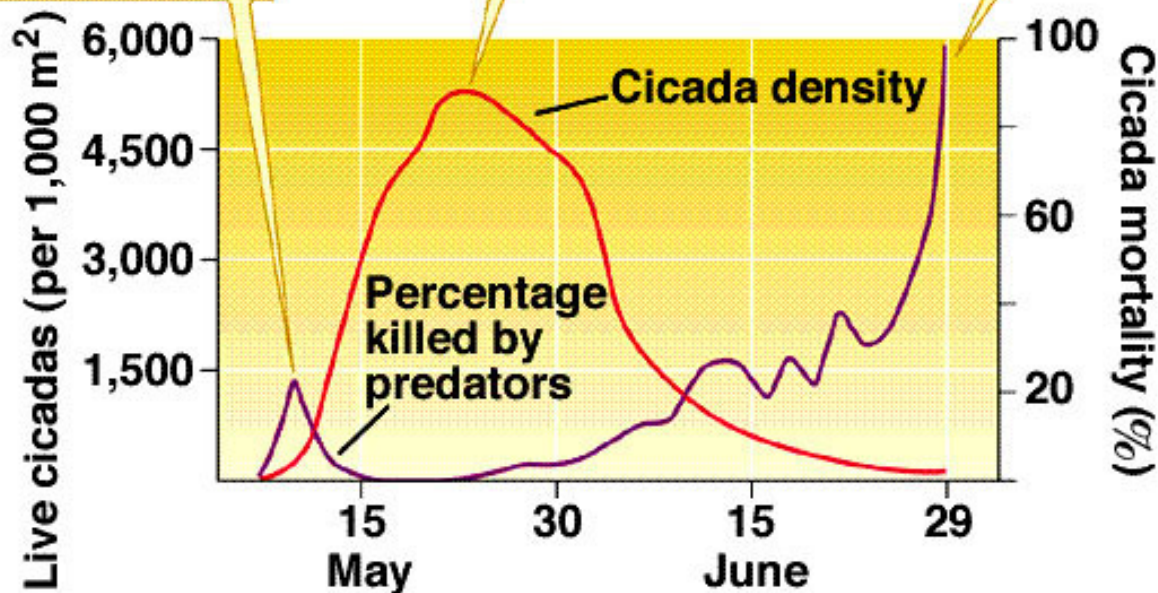


Cicadas & Predation

Predators kill a significant percentage of cicadas emerging early when cicada density is low.

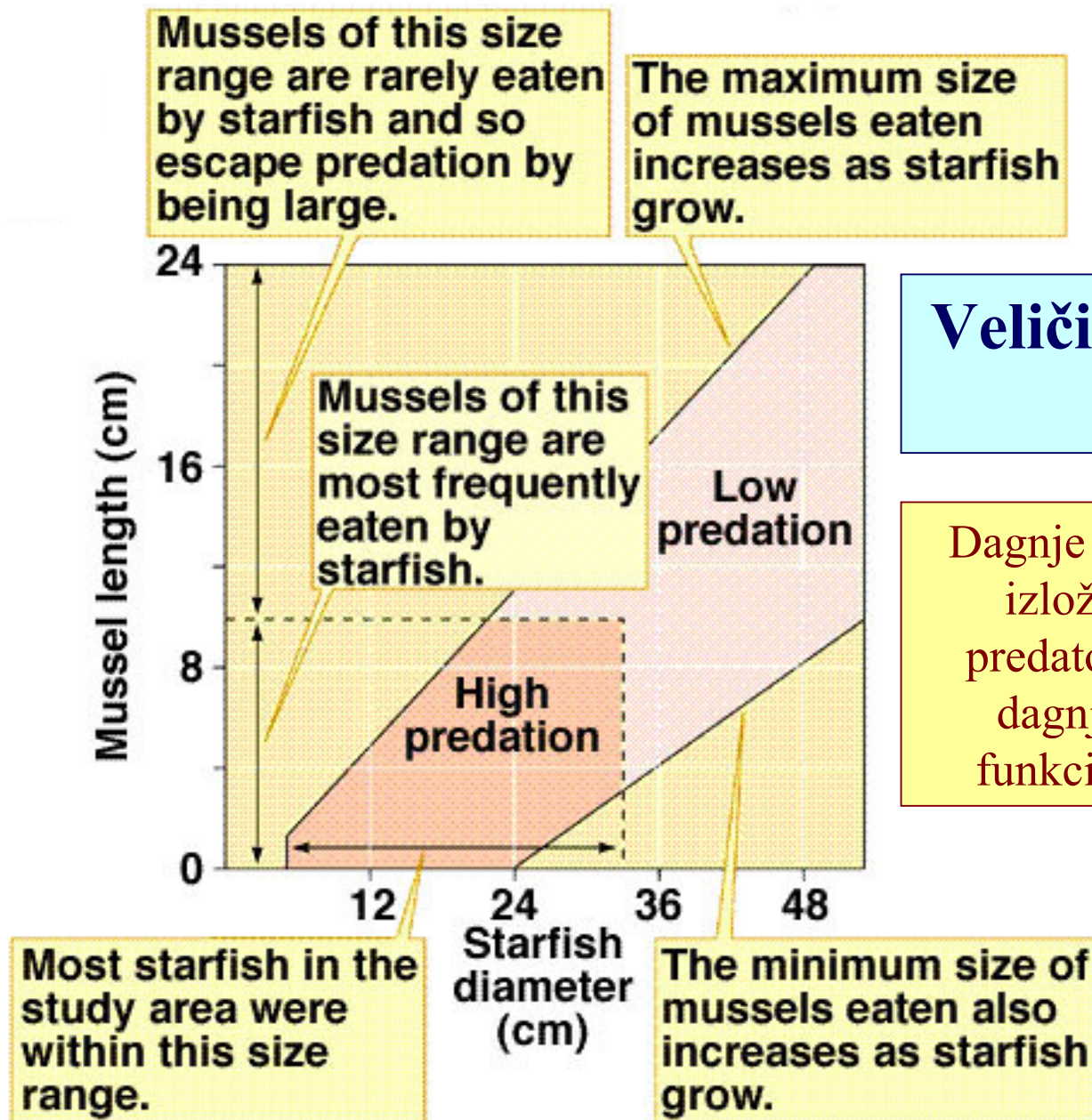
Then, as cicada density increases the percentage taken by predators declines markedly.

Finally, as cicada numbers decline at the end of the season, the percentage killed by predators again increases.



Proporcija pojedenih cvrčaka bila je obrnuto proporcionalna s njihovom gustoćom. Najbolju zaštitu imale su jedinke koje su se na površini pojavile u sredini razdoblja pojavljivanja odraslih (zaštita u vremenu pojavljivanja)

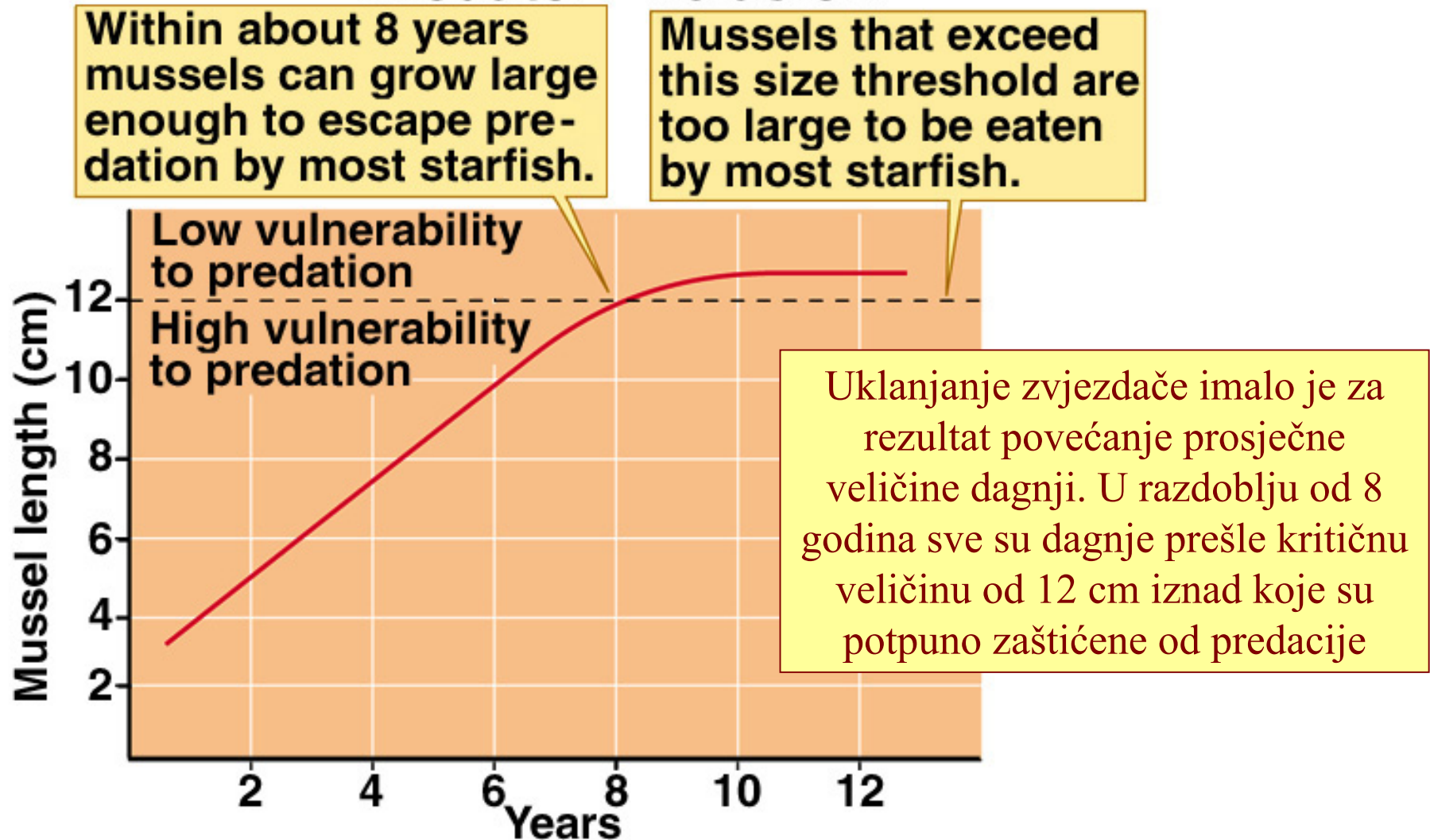
Kao što je ptica ili riba koja se nalazi u sredini jata bolje zaštićena od predatora od one koja je na rubu jata, tako je i cvrčak koji se pojavi sredinom razdoblja pojavljivanja zaštićeniji od cvrčka koji se pojavi na početku ili kraju tog razdoblja



Veličina kao pribježište (zaštita)

Dagnje većih dimenzija su manje izložene predaciji od strane predatorske zvjezdače (veličina dagnji koje su najugroženije funkcija je veličine zvjezdača)

Predator Exclusion



Model koji opisuje dinamiku populacija parazitoidea i domaćina (Nicholson i Bailey, 1935)

Nicholson i Bailey su u želji da prevladaju nedostatke Lotka-Volterrinog modela predacije razvili vlastiti model koji opisuje dinamiku populacija parazitoidea i domaćina

Ovaj se model temelji na dvije pojednostavljene pretpostavke:

1. Broj parazitoidea je određen jedino stopom slučajnog susretanja domaćina (nije ovisan o gustoći)
2. Broj domaćina raste eksponencijalno (nije ovisan o gustoći), a jedinke domaćina se uklanjaju iz populacije kroz slučajne susrete s parazitoidima

Nicholson-Baileyev model

Bitna razlika između predator-plijen i parazitoid-domaćin odnosa je u tome što svaki susret između predatora i plijena završava eliminacijom jedinke plijena iz populacije, čime je ponovni susret s tom jedinkom plijena nemoguć. Nasuprot tome, parazitoid ne uklanja trenutačno domaćina iz populacije, pa pojedini domaćin može biti više puta pronađen od strane parazitoida, ali u pravilu samo onaj parazitoid koji je prvi pronašao domaćina može računati na uspjeh (parazitoidi najčešće polažu jaja samo u domaćinu koji nije napadnut)

$H(t)$ – Broj domaćina u populaciji u generaciji t

H_a – Broj domaćina koji je napadnut od parazitoida i time uklonjen iz populacije

$P(t)$ – Broj parazitoida u populaciji u generaciji t

Nicholson-Baileyev model

Broj domaćina u narednoj generaciji, $H(t+1)$ jednak je broju nenapadnutih domaćina iz prethodne godine ($H(t) - H_a$) pomnoženim sa stopom fekunditeta domaćina (b)

$$H(t+1) = b (H(t) - H_a)$$

Svaki napadnuti domaćin omogućava razvitak određenog broja potomaka parazitoide (c), pa se broj parazitoide u sljedećoj generaciji može opisati kao:

$$P(t+1) = cH_a$$

Drugim riječima domaćini koji nisu napadnuti se reproduciraju, a oni koji su napadnuti ne produciraju nove domaćine, već nove parazitoide. Dakle, dinamika populacija parazitoide i domaćina će prvenstveno ovisiti o broju napadnutih domaćina, a ne o ukupnom broju domaćina u populaciji.

Matematički izraz za stopu napadnutosti domaćina (H_a) kao funkciju gustoće populacija domaćina i parazitoida

Pretpostavka modela je da parazitoid pronalazi svog domaćina slučajno s efikasnošću pronalaženja a

Ukoliko se susreti između parazitoida i domaćina događaju slučajno onda je proporcija domaćina koji su imali određeni broj susreta s domaćinom definirana Poissonovom raspodjelom:

$$P(x) = (M^x e^{-M})/x!$$

gdje je M prosječan broj susreta po domaćinu

Parazitoid će položiti jaja samo u domaćinu koji nije napadnut, a proporcija domaćina koji nisu imali susret s parazitoidom ($x = 0$) biti će:

$$P(0) = M^0 e^{-M}/0! = e^{-M}$$

Vjerojatnost susreta između parazitoida i domaćina direktno je proporcionalna broju parazitoida, pa će prosječan broj susreta po domaćinu (M) biti $M = aP(t)$. Iz toga proizlazi da će proporcija napadnutih domaćina u populaciji biti:

$$H_a = 1 - e^{-aP(t)}$$

A broj napadnutih domaćina: $H_a = H(t) (1 - e^{-aP(t)})$

Nicholson-Baileyev model

Ako se izraz :

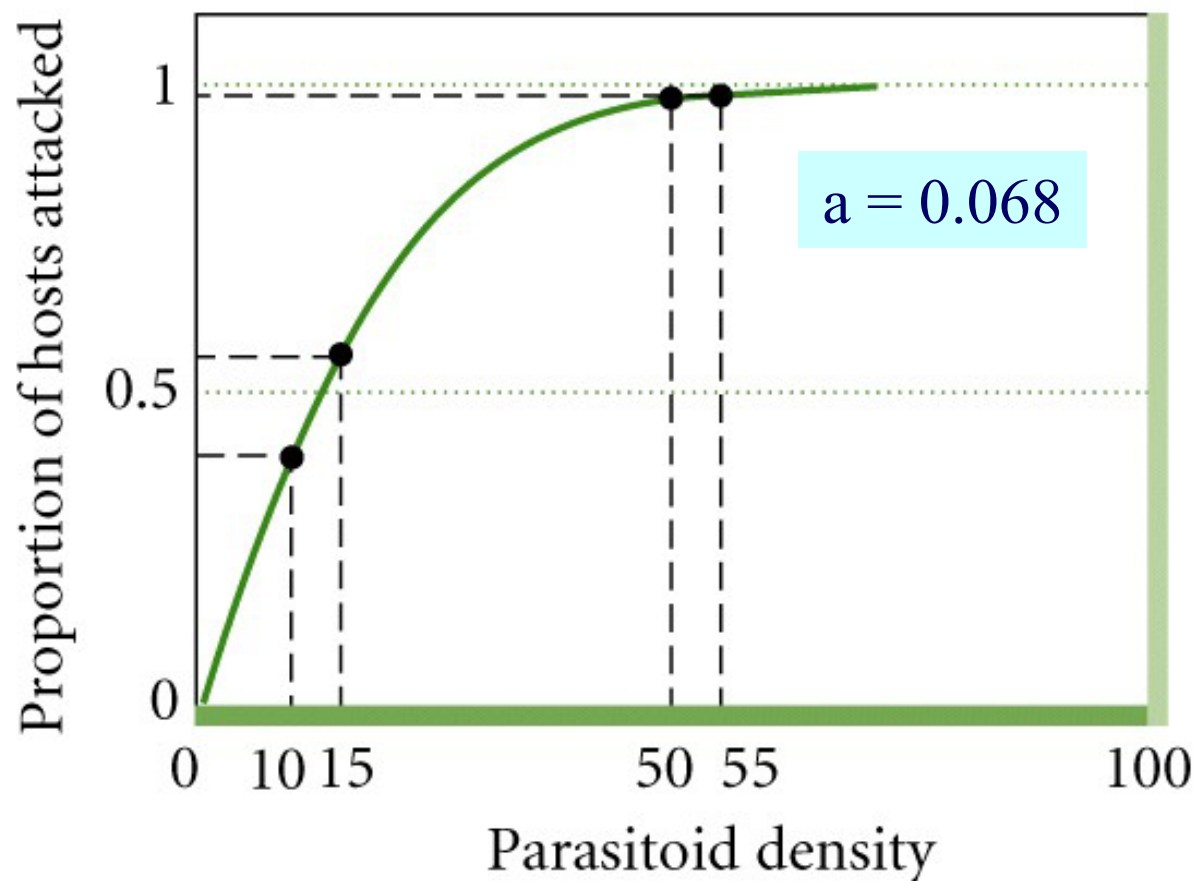
$$H_a = H(t) (1 - e^{-aP(t)})$$

Uvrsti u jednažbe za $H(t+1)$ i $P(t+1)$ dobiju se osnovne formule za Nicholson-Baileyev model:

$$H(t+1) = b H(t) (e^{-aP(t)})$$

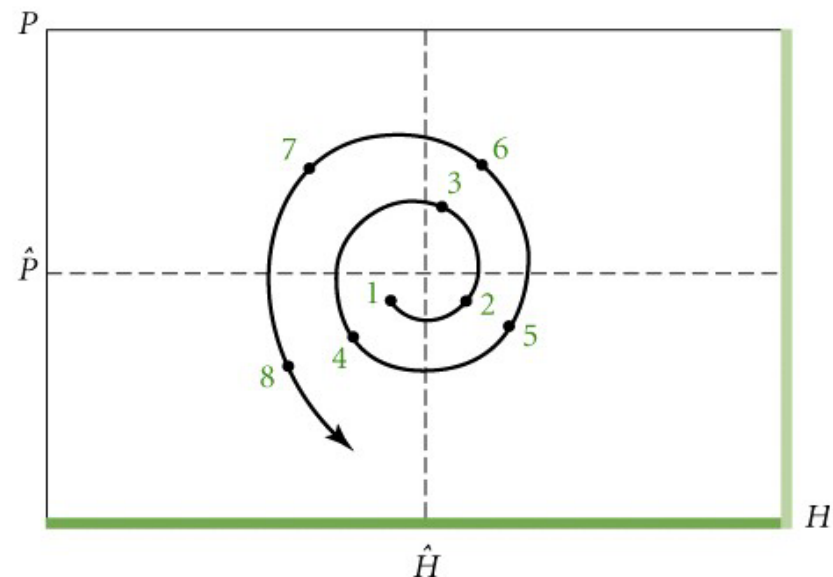
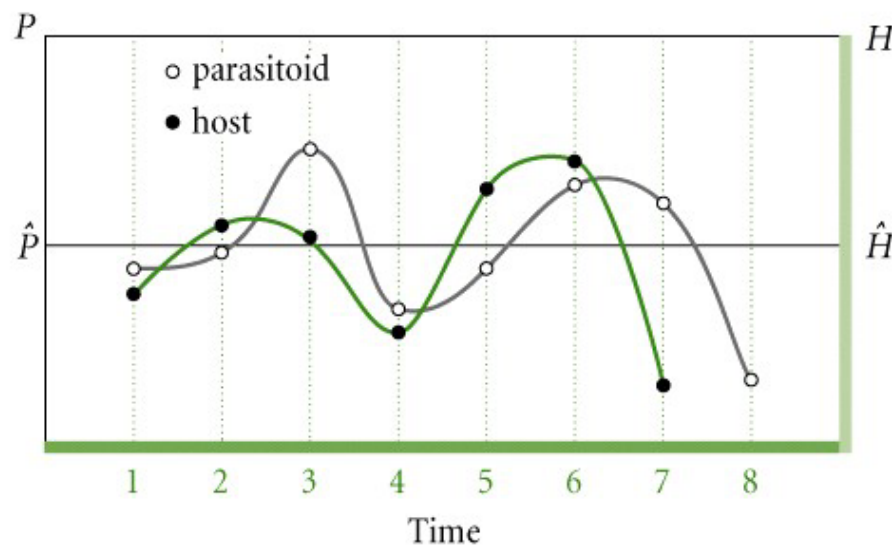
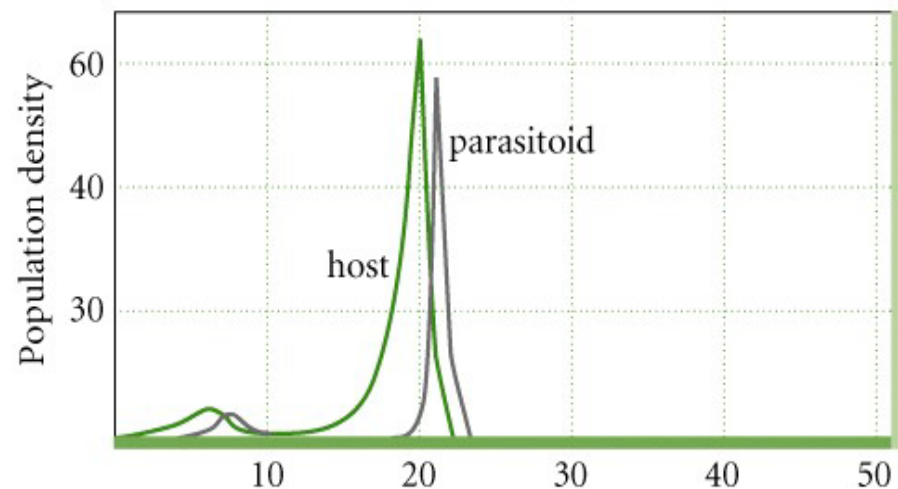
$$P(t+1) = c H(t) (1 - e^{-aP(t)})$$

Odnos između gustoće parazitoida i proporcije napadnutih
domaćina ($1 - e^{-aP(t)}$)



Kako gustoća parazitoida raste tako u početku i stopa napadanja domaćina raste naglo, a zatim sve manje brzo kako parazitoidi sve češće susreću već napadnute domaćine. Kada je traženje domaćina slučajno, tada postoji vjerojatnost da neki od domaćina nisu napadnuti bez obzira koliko je velika populacija parazitoida

Simulacija dinamike populacija parazitoida i domaćina uz korištenje Nicholson-Baileyevog modela ($b = 2$; $a = 1$; $c = 1$)

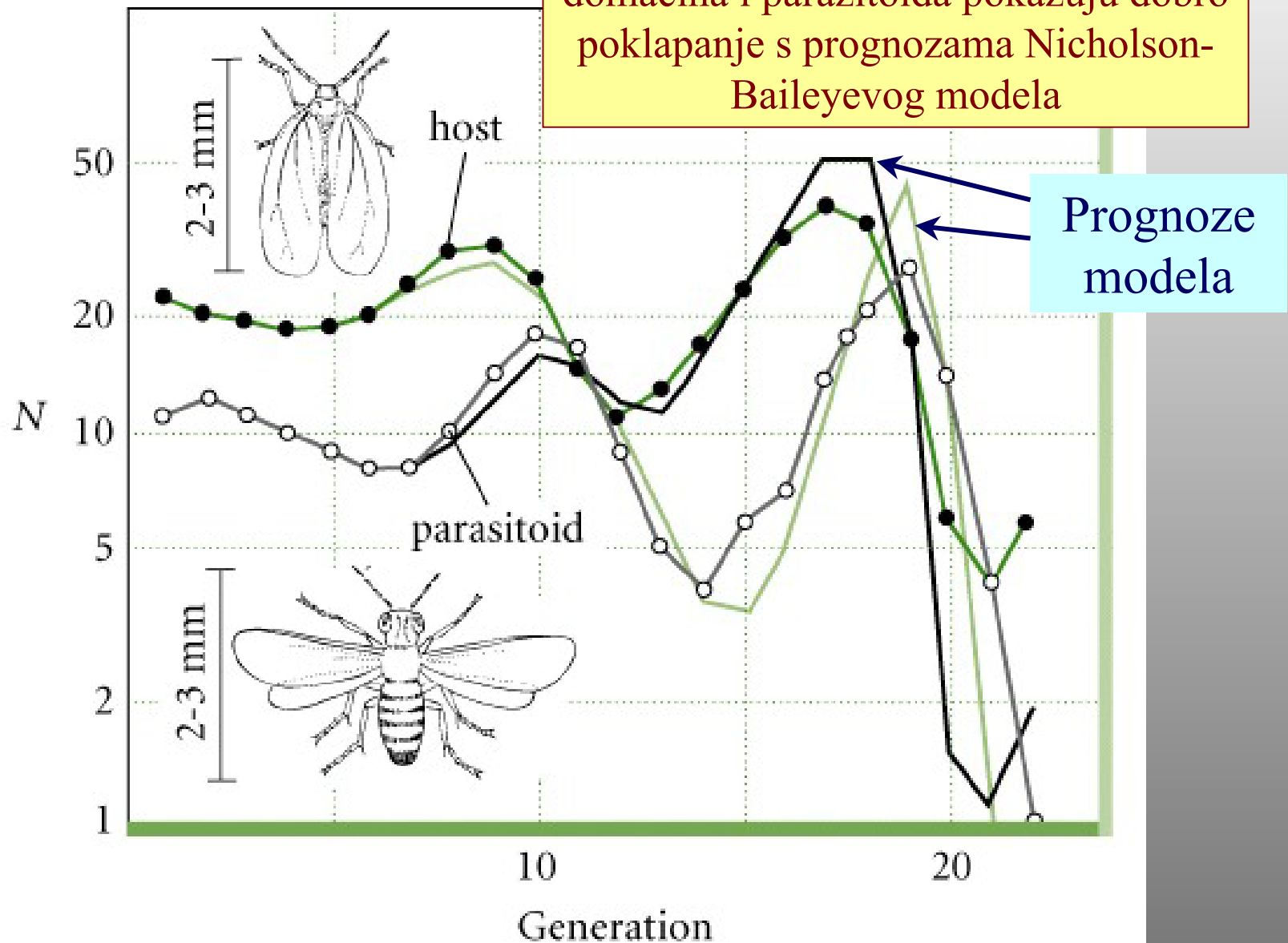


Za razliku od neutralne stabilnosti Lotka-Volterrino modela predacije, glavni nedostatak Nicholson-Baileyevog modela je njegova nestabilnost. Prema modelu će fluktuacije populacija domaćina i parazitoida kontinuirano povećavati svoje amplitude sve dok jedna ili obje populacije ne budu eliminirane

Uz pomoć određenih modifikacija Nicholson-Baileyevom modelu se može povećati stabilnost

- Jedna od najočitijih modifikacija sastojala bi se u tome da se eksponencijalni rast domaćina zamjeni rastom ovisnim o gustoći. Beddington et al. (1975) su to postigli ugrađivanjem u jednadžbu za rast domaćina izraza koji je identičan izrazu za ovisnost o gustoći u logističkom modelu. Slično bi se i rast populacije parazitoida mogao učiniti ovisnim o gustoći (s gustoćom opada stopa fekunditeta, kao i efikasnost traženja domaćina)
- Druga modifikacija koja bi povećala stabilnost modela sastojala bi se u ugrađivanju nelinearnog funkcionalnog odgovora parazitoida na gustoću domaćina

Neka opažanja dinamike populacija
domaćina i parazitoide pokazuju dobro
poklapanje s prognozama Nicholson-
Baileyevog modela



Model infekcije

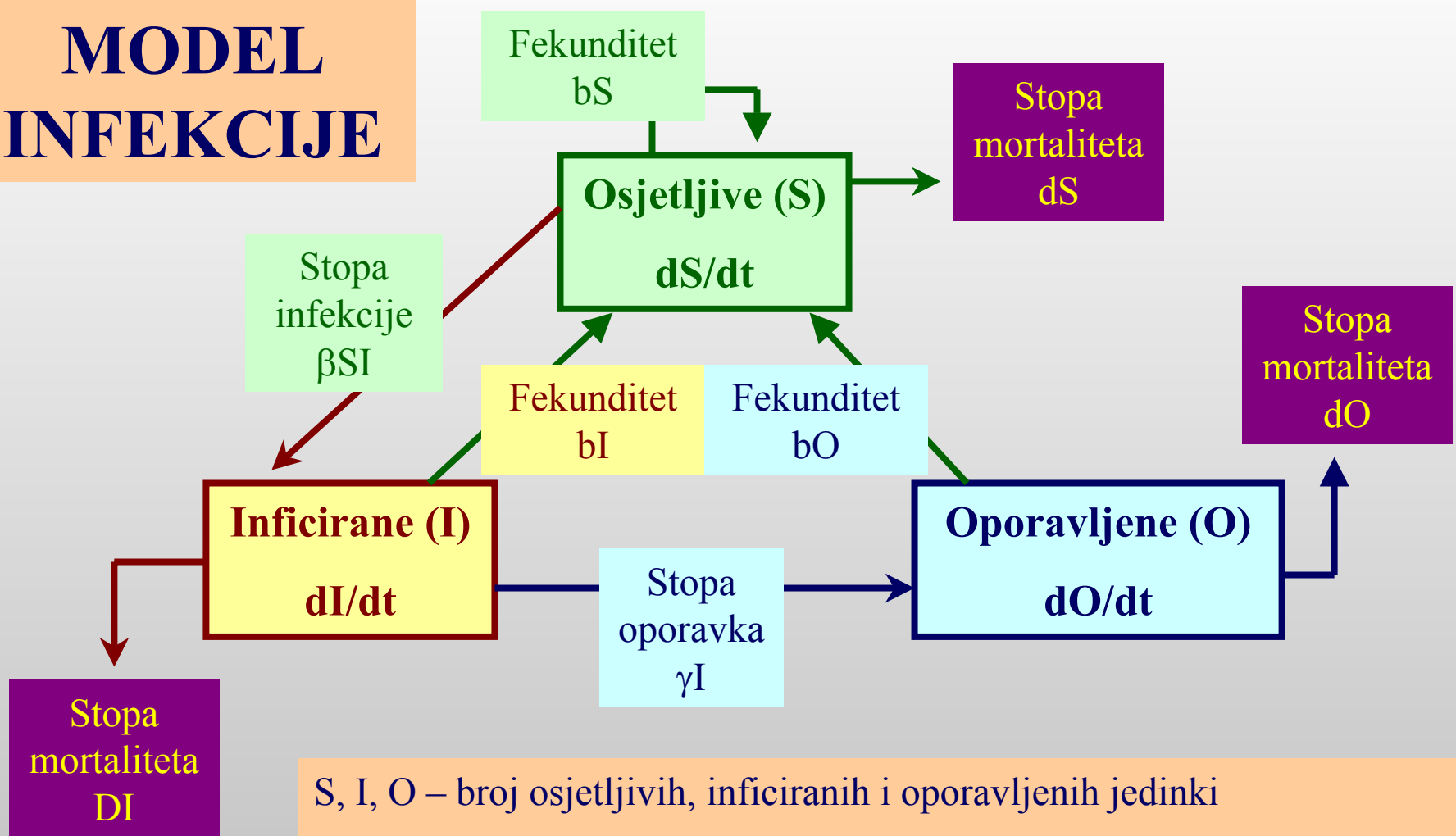
Matematički model dinamike populacija mikroparazita koji izazivaju bolesti

- U svakom trenutku populacija domaćina sastoji se od tri tipa jedinki:
 - 1. **Osjetljive jedinke** – to su jedinke koje još nisu inficirane, a mogu biti inficirane
 - 2. **Inficirane jedinke** – ove jedinke prenose bolest na osjetljive jedinke
 - 3. **Oporavljene jedinke** – jedinke koje su bile inficirane, ali su se oporavile od bolesti i imune su na ponovnu infekciju
- Model koji se bavi dinamikom ovih triju stanja domaćina predstavlja dinamiku populacije patogena (parazita koji izaziva bolest) i taj se model zove **model infekcije**

Definicije...

PATOGEN	Parazit koji uzrokuje bolest (najčešće mikroparaziti: bakterije, virusi)
TRANSMISIJA	Prijenos parazita s jednog domaćina na drugog
DIREKTNA TRANSMISIJA	Prijenos parazita sa zaraženog domaćina na nezaraženog, najčešće kroz izravan kontakt
INDIREKTNA TRANSMISIJA	Pojava kada odrasli parazit koji živi na primarnom domaćinu proizvodi nezrele stadije koji inficiraju jednog ili više međudomaćina
VEKTOR	Organizam koji prenosi parazita s jednog domaćina na drugog (npr. komarac u slučaju malarije)
KOEFICIJENT TRANSMISIJE	Prosječna brzina kojom se bolest prenosi s jednog domaćina na drugog
VIRULENCIJA	Razmjeri u kojima patogen ili parazit izaziva štetu ili smrtnost kod svog domaćina
PRAG TRANSMISIJE	Kada je reproduktivna stopa infekcije jednaka 1, što znači da se infekcija u populaciji niti širi niti jenjava
REPRODUKTIVNA STOPA INFEKCIJE	Ukupni broj jedinki koje su direktno ili indirektno inficirane preko jedne bolesne jedinke

MODEL INFEKCIJE



S, I, O – broj osjetljivih, inficiranih i oporavljenih jedinki

b – stopa fekunditeta

d – stopa mortaliteta (D za inficirane jer je kod njih mortalitet najveći)

β - koeficijent transmisije

Dinamika populacije domaćina određena je sljedećim izrazima:

Promjene broja **osjetljivih jedinki** određene su stopama fekunditeta svih jedinki u populaciji umanjenim za stopu kojim se osjetljive jedinke inficiraju, te za stopu mortaliteta:

$$dS/dt = bS + bI + bO - \beta SI - dS$$

Promjene broja **inficiranih jedinki** određene su stopom kojom se osjetljive jedinke inficiraju umanjenom za stopu kojom se inficirane jedinke oporavljaju, te za stopu mortaliteta:

$$dI/dt = \beta SI - \gamma I - dI$$

Promjene broja **oporavljenih jedinki** određene su stopom kojom se inficirane jedinke oporavljaju umanjenom za stopu mortaliteta:

$$dO/dt = \gamma I - dO$$

Reproduktivna stopa infekcije (R_s)

Reproduktivna stopa infekcije je ukupni broj jedinki u populaciji koje je direktno ili indirektno inficirala jedna bolesna jedinka tijekom svog životnog vijeka

Reproduktivna stopa infekcije raste s:

1. Životnim vijekom inficiranog domaćina (prosječnim vremenom tijekom kojega je inficirani domaćin bio infektivan)
2. Brojem osjetljivih jedinki u populaciji (jedinki koje potencijalno mogu biti inficirane)
3. Brzinom transmisije (prijenosa) infekcije (β), što opet ovisi o infektivnosti bolesti, te o ponašanju domaćina (koliko često stupa u kontakte s drugim jedinkama u populaciji)

**Reproduktivna
stopa infekcije**

Brzina
prijenosa
infekcije

Broj
osjetljivih
jedinki

Životni vijek inficiranog
domaćina izražen kao recipročna
vrijednost od stope kojom se
inficirane jedinice uklanjaju iz
populacije ($D + \gamma$)

$$R_S = \beta S [1/(D + \gamma)]$$

**Granična veličina populacije
(S_G)**

“Prag transmisije” se sada može
izraziti kao kritična granična veličina
populacije (S_G) koja predstavlja
minimalni broj osjetljivih jedinki u
populaciji domaćina koji je potreban
da bi populacija parazita (patogena)
mogla održavati samu sebe

Kod “praga
transmisije” je
 $R_S = 1$, pa je:

$$\begin{aligned} dI/dt &= \beta SI - \gamma I - DI \\ dI/dt &= 0 \\ \text{pa je:} \end{aligned}$$

$$S_G = (D + \gamma) / \beta$$

“Prag transmisije”

1. Kada je $R_s < 1$ infekcija će se zaustaviti (svaka postojeća infekcija vodi k manje od jednoj infekciji u budućnosti)
2. Kada je $R_s > 1$ infekcija će se širiti u populaciji
3. Dakle, postoji “prag transmisije” kada je $R_s = 1$

“Granična veličina populacije”

1. U populaciji koja ima manje osjetljivih jedinki od S_G infekcija će jenjavati i na kraju će se zaustaviti
2. U populaciji koja ima više osjetljivih jedinki od S_G infekcija će se širiti
3. U populaciji u kojoj je broj osjetljivih jedinki jednak S_G infekcija se neće ni širiti ni zaustaviti; populacija parazita (patogena) će održavati samu sebe

Primjena modela infekcije

- Model infekcije nalazi veliku primjenu u zaštiti ljudskog zdravlja
- Svaki se program imunizacije populacije protiv infektivnih bolesti mora temeljiti na činjenici da broj imuniziranih ljudi treba biti dovoljno velik kako bi se broj osjetljivih jedinki u populaciji spustio ispod granične veličine (S_G)
- Kako odrediti proporciju populacije koja bi trebala biti cijepljena?

Određivanje proporcije populacije koja bi trebala biti cijepljena kako bi se infekcija zaustavila

Prije programa imunizacije $R_S > 1$

Ako se jednačba $R_S = \beta S [1/(D + \gamma)]$ preuredi i riješi za S dobije se:

$$S = R_S (D + \gamma)/\beta$$

Označimo ovaj S kao S_0

Ukoliko je program imunizacije uspješan tada je $R_S = 1$,

a jednačba za S se mijenja u:

$$S = (D + \gamma)/\beta$$

Označimo ovaj S kao S_1

Proporcija populacije koja mora biti cijepljena kako bi se infekcija zaustavila (p_v) može se izračunati kao:

$$p_v = 1 - S_1/S_0$$

ili

$$p_v = 1 - 1/R_S$$

Primjer:

Pretpostavimo da je započela infekcija bolesti u populaciji od milijun ljudi

Bolest ima sljedeće karakteristike:

$$D = 0.7$$

$$\gamma = 0.1$$

$$\beta = 0.9$$

$$R_S = 2$$



$$p_v = 1 - S_1/S_0$$

$$p_v = 1 - [(0.7 + 0.1)/0.9]/[2(0.7 + 0.1)/0.9]$$

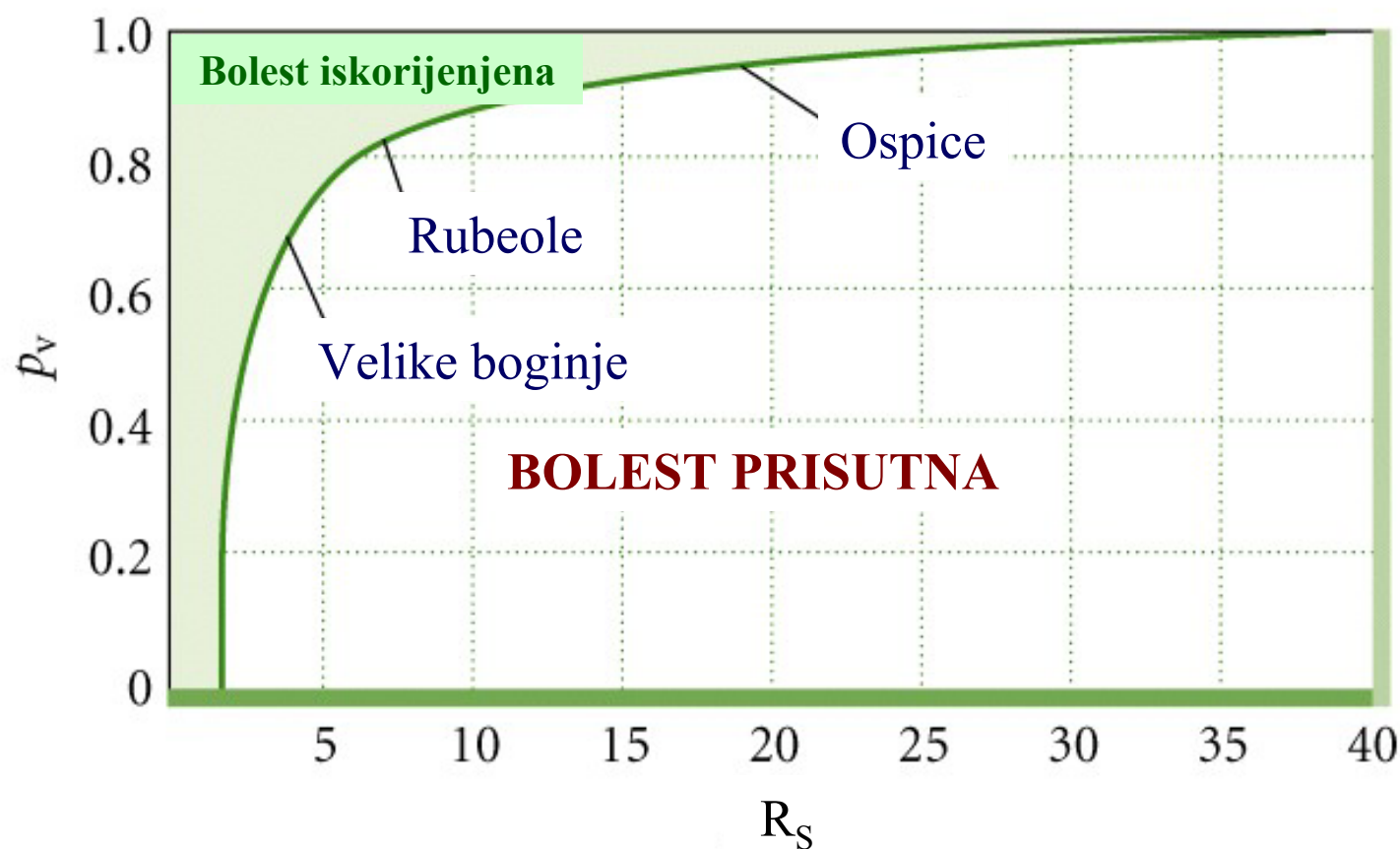
$$p_v = 0.5$$



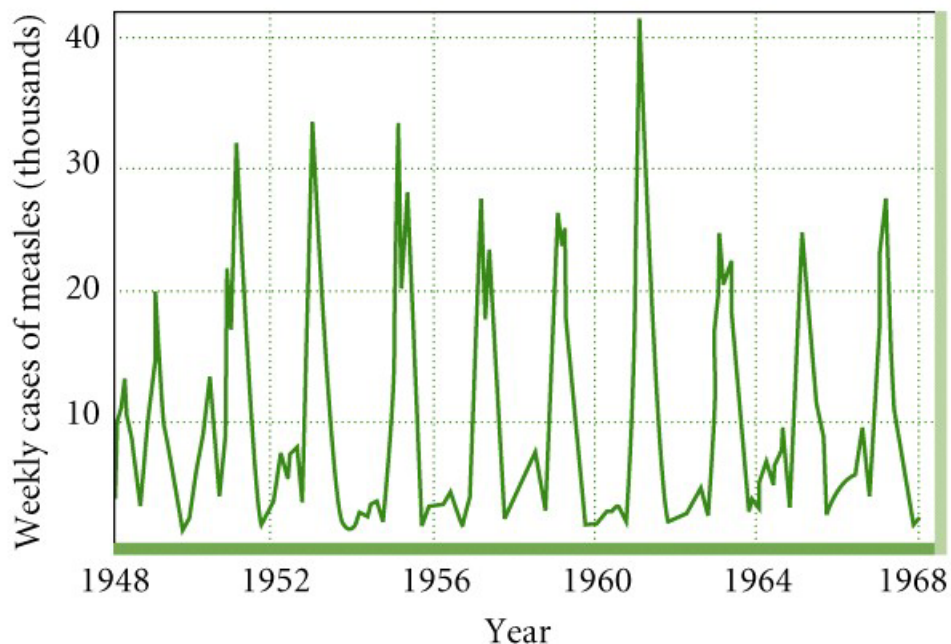
Dakle, trebalo bi cijepiti 500.000 ljudi

Da je R_S bio 10, što znači da je u prosjeku svaka inficirana jedinka odgovorna za 10 novih infekcija, tada bi trebalo cijepiti 900.000 ljudi ($p_v = 0.9$)

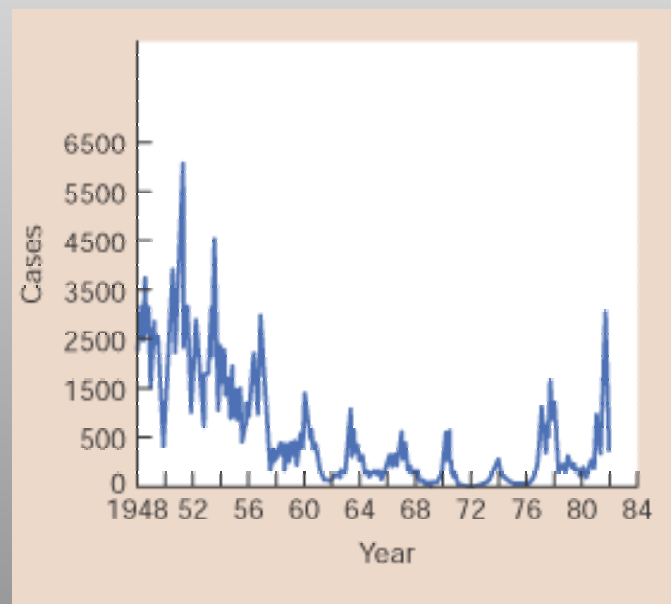
Proporcija osjetljivih jedinki u populaciji koja mora biti cijepljena da bi se zaustavila infekcija, prikazana za neke bolesti uobičajene kod ljudi



Mnoge bolesti slijede pravilne cikluse (pojavljuju se u pravilnim vremenskim razmacima), što je povezano s brzinom širenja bolesti, brzinom sticanja imuniteta i brzinom pridodavanja novih jedinki u populaciji

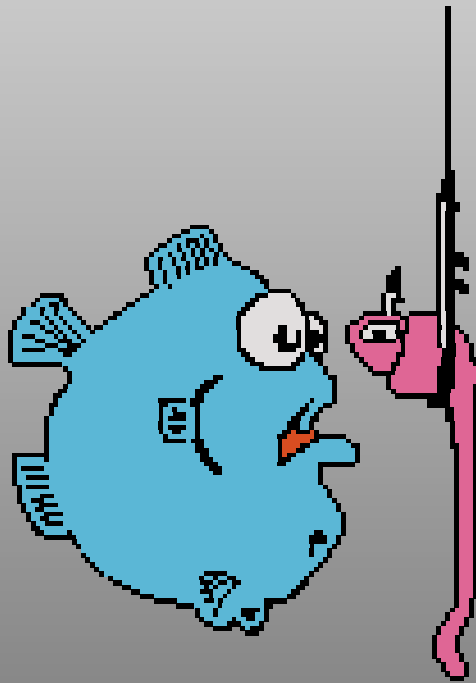


Slučajevi pojavljivanja ospica u Engleskoj i Velsu između 1948 i 1968, prije masovnih vakcinacija



Slučajevi hripavca u Engleskoj i Velsu između 1948 i 1982. Masovna vakcinacija je uvedena 1956

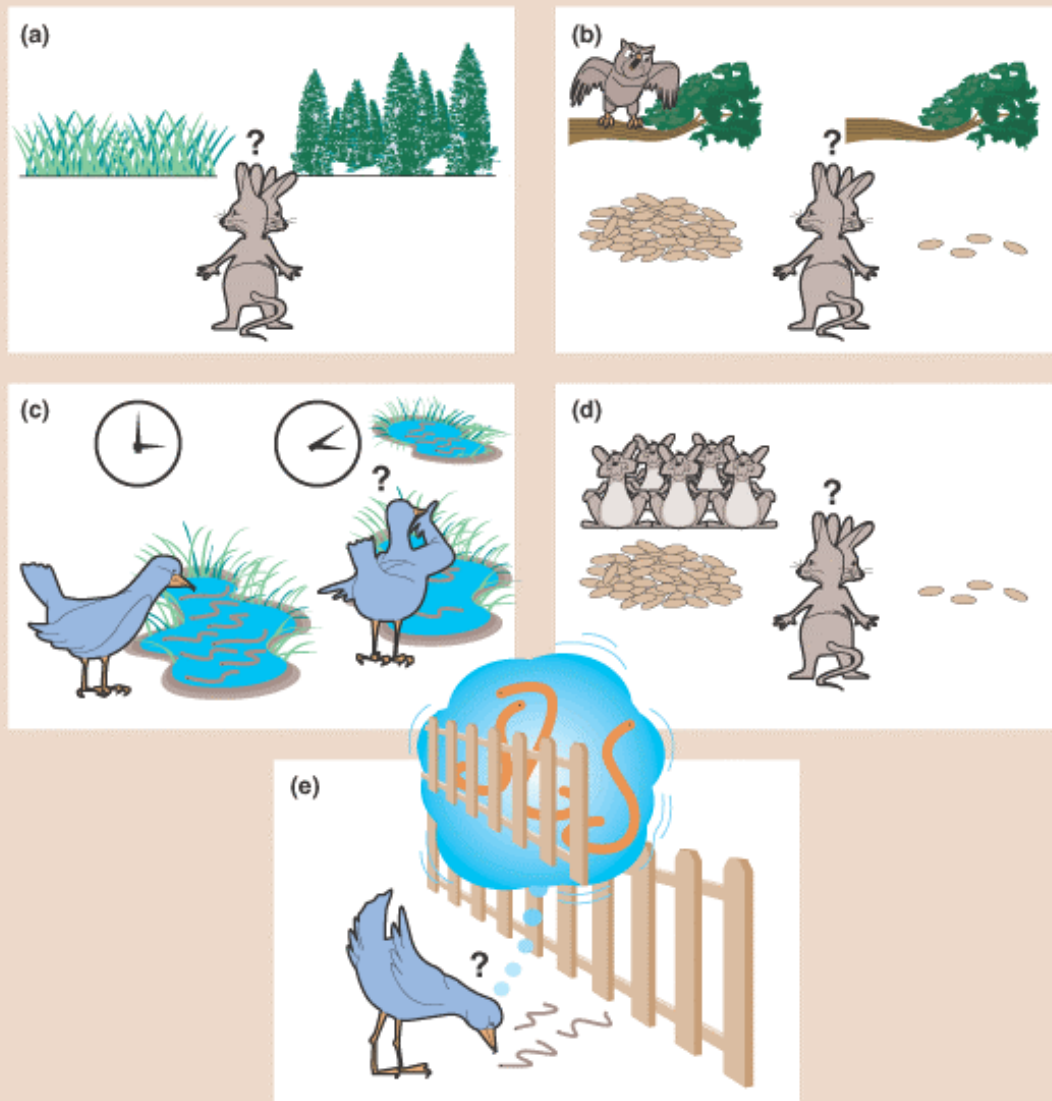
TEORIJA OPTIMALNE PREHRANE



“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)
- Predator bi se trebao ponašati na način da ostvari najveću moguću korist (pojede što više hrane) uz plaćanje najmanje moguće cijene (utrošak vremena i energije)
- Ekološka teorija koja se bavi analizom cijene i koristi prilikom izbora plijena od strane predatora naziva se **“teorija optimalne prehrane”**

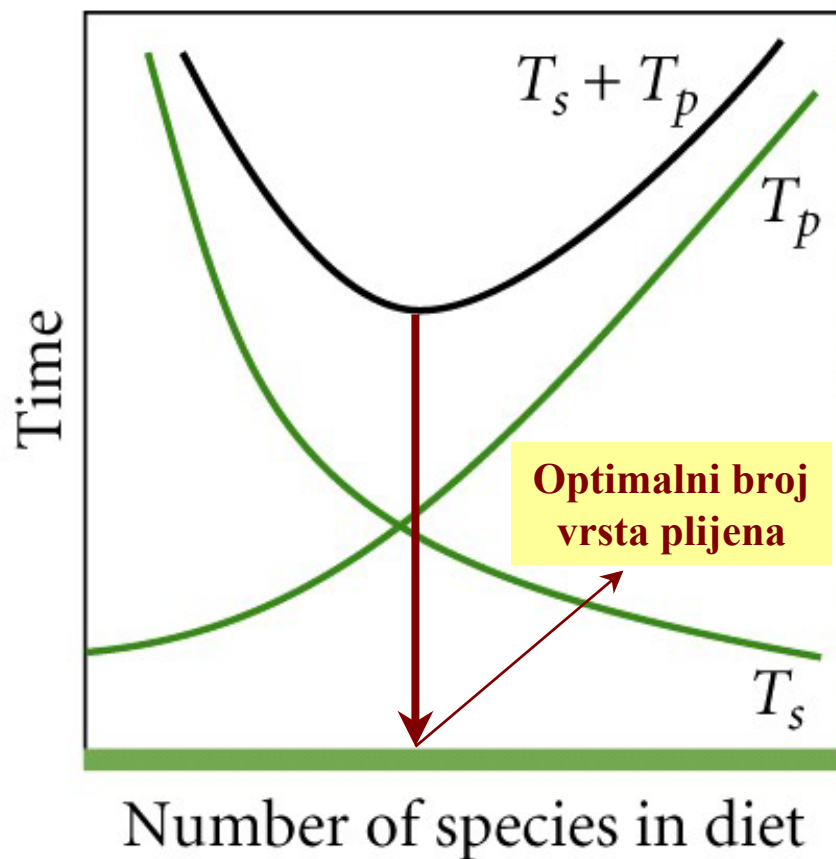
Predatori mogu biti suočeni s različitim tipovima izbora:



- 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

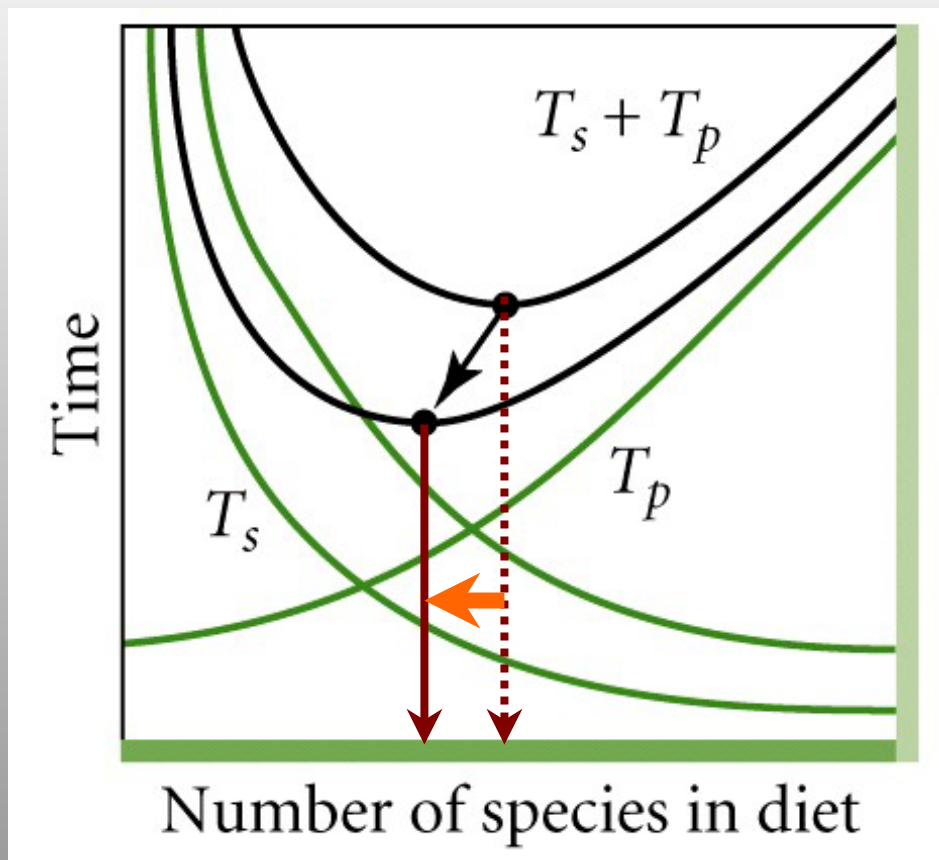
Predatori mogu odabrati optimalni broj različitih vrsta plijena koje uključuju u svoju prehranu

- 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)

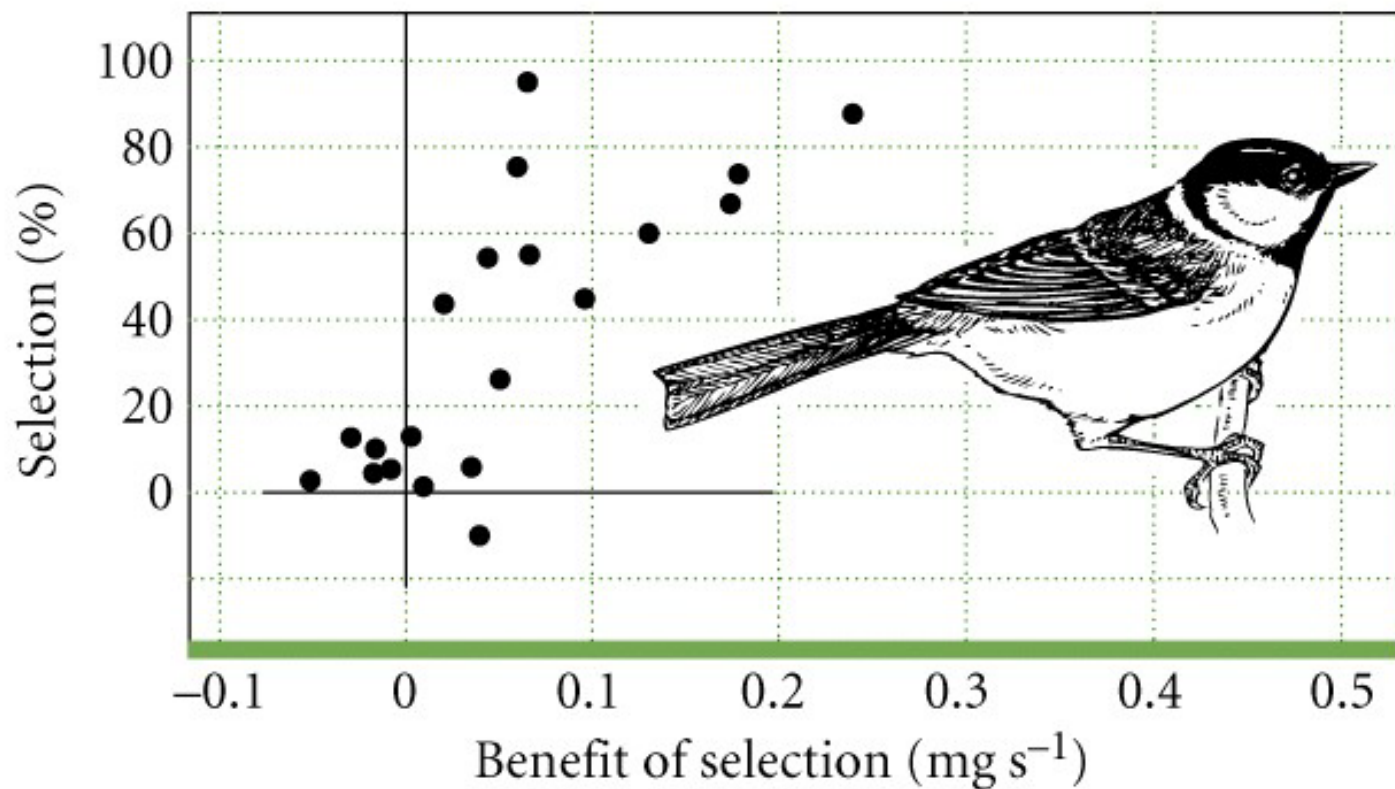


$$E_2/h_2 > E_1/(h_1 + S_1)$$



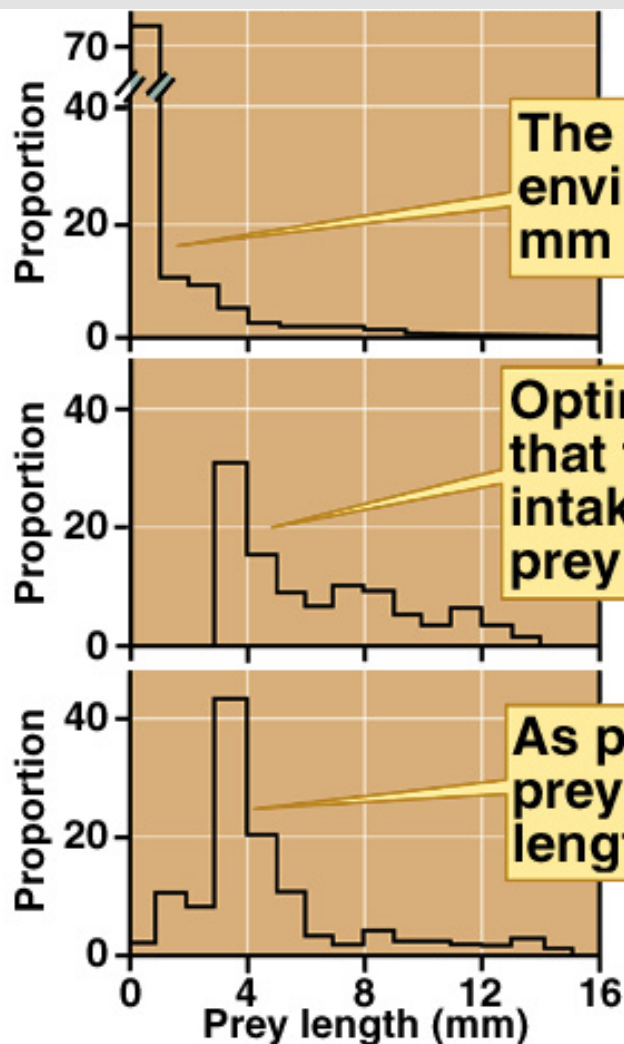
$$S_1 > (E_1 h_2 / E_2) - h_1$$

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

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

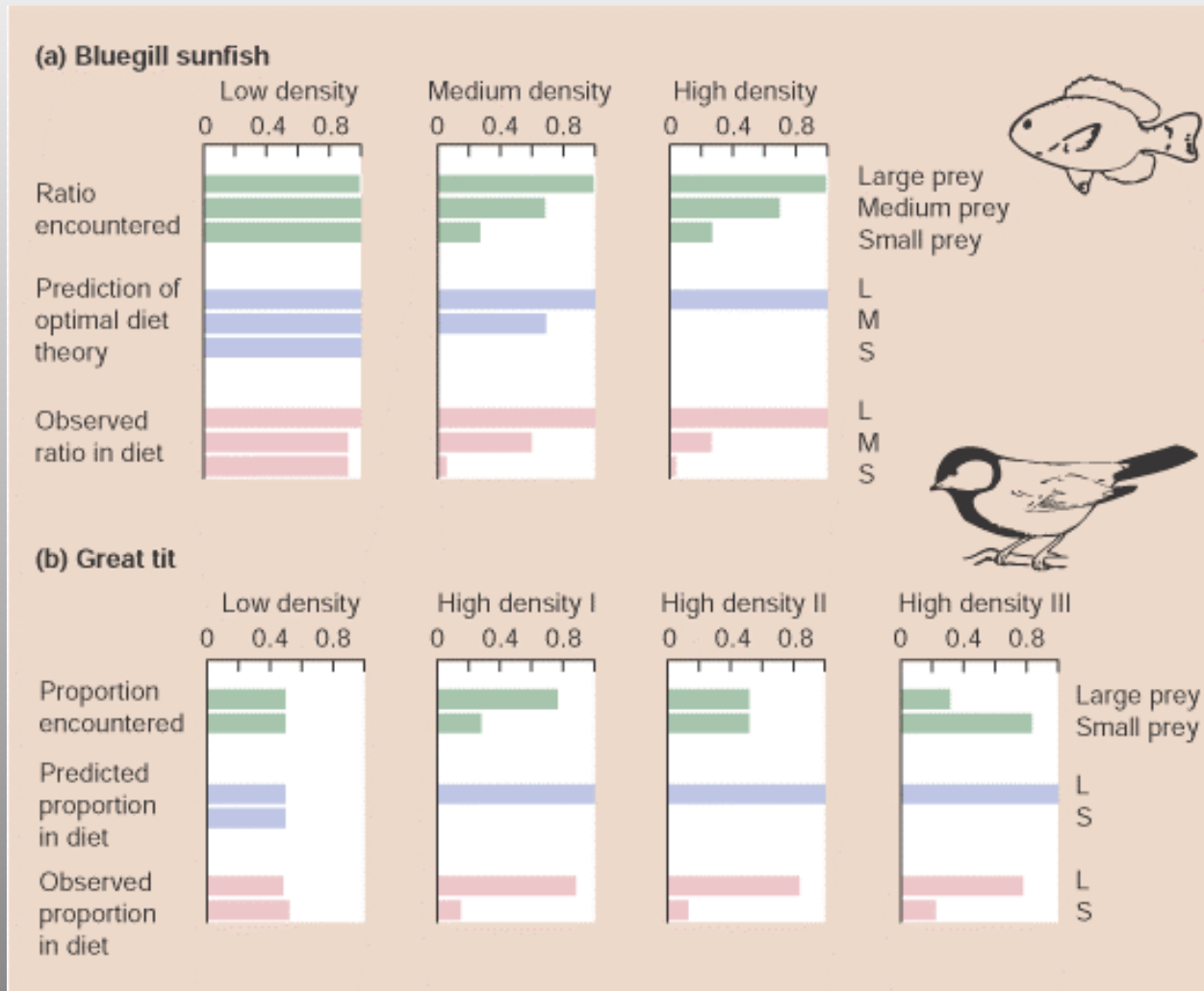


The most abundant prey in the environment are approximately 1 mm long.

Optimal foraging theory predicts that to maximize rate of energy intake, bluegills should feed on prey 3 mm or longer.

As predicted the most abundant prey in bluegill diets are 3 mm in length.

Optimal Foraging Theory



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

“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

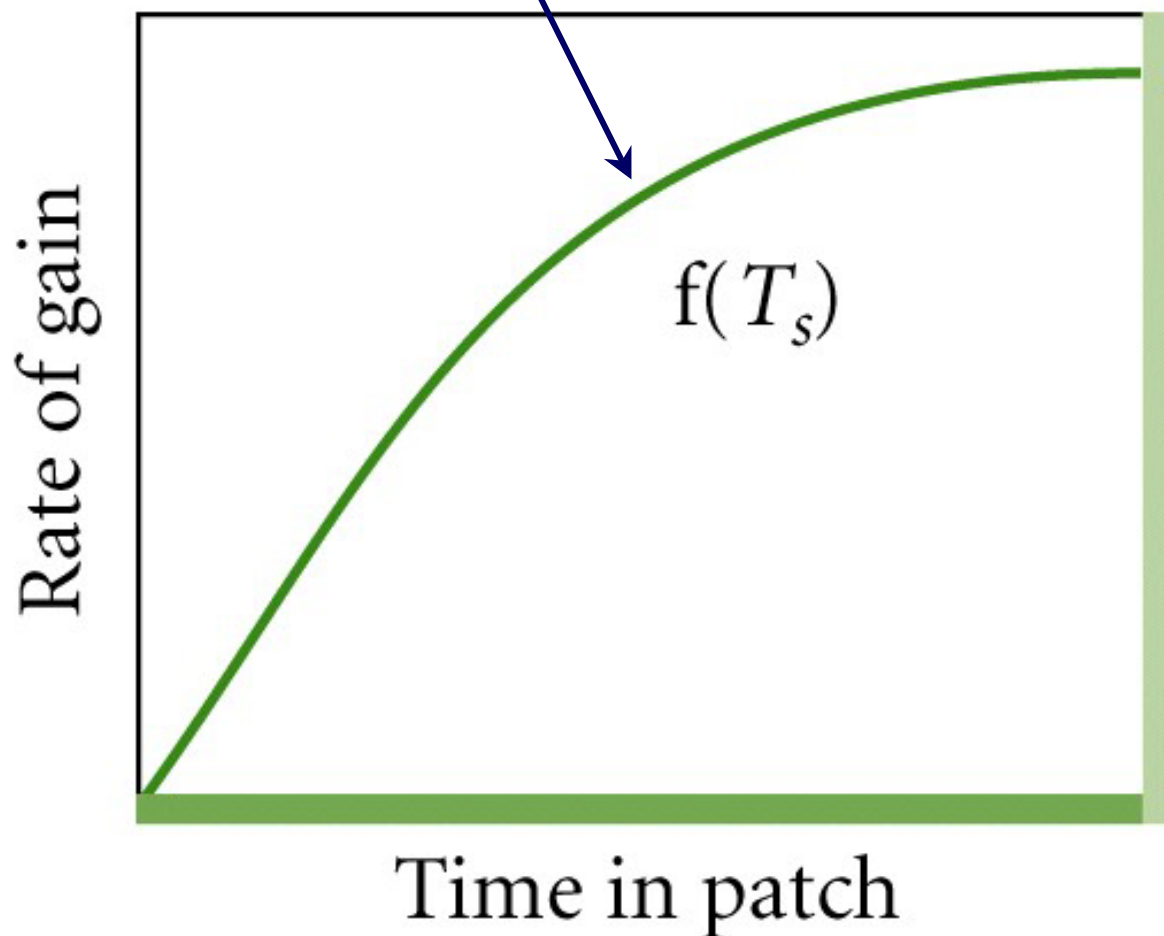
Korištenje teorema marginalne vrijednosti u prognozi koliko dugo će se organizam zadržati u pojedinom staništu ("Model optimalnog korištenja staništa")

- 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 predator hvata plijen i time smanjuje njegovu količinu u staništu



Krivulja dobitka (kumulativna količina konzumiranog plijena) u početku raste velikom brzinom, međutim kako predator smanjuje količinu plijena tako i konzumacija plijena 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)

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

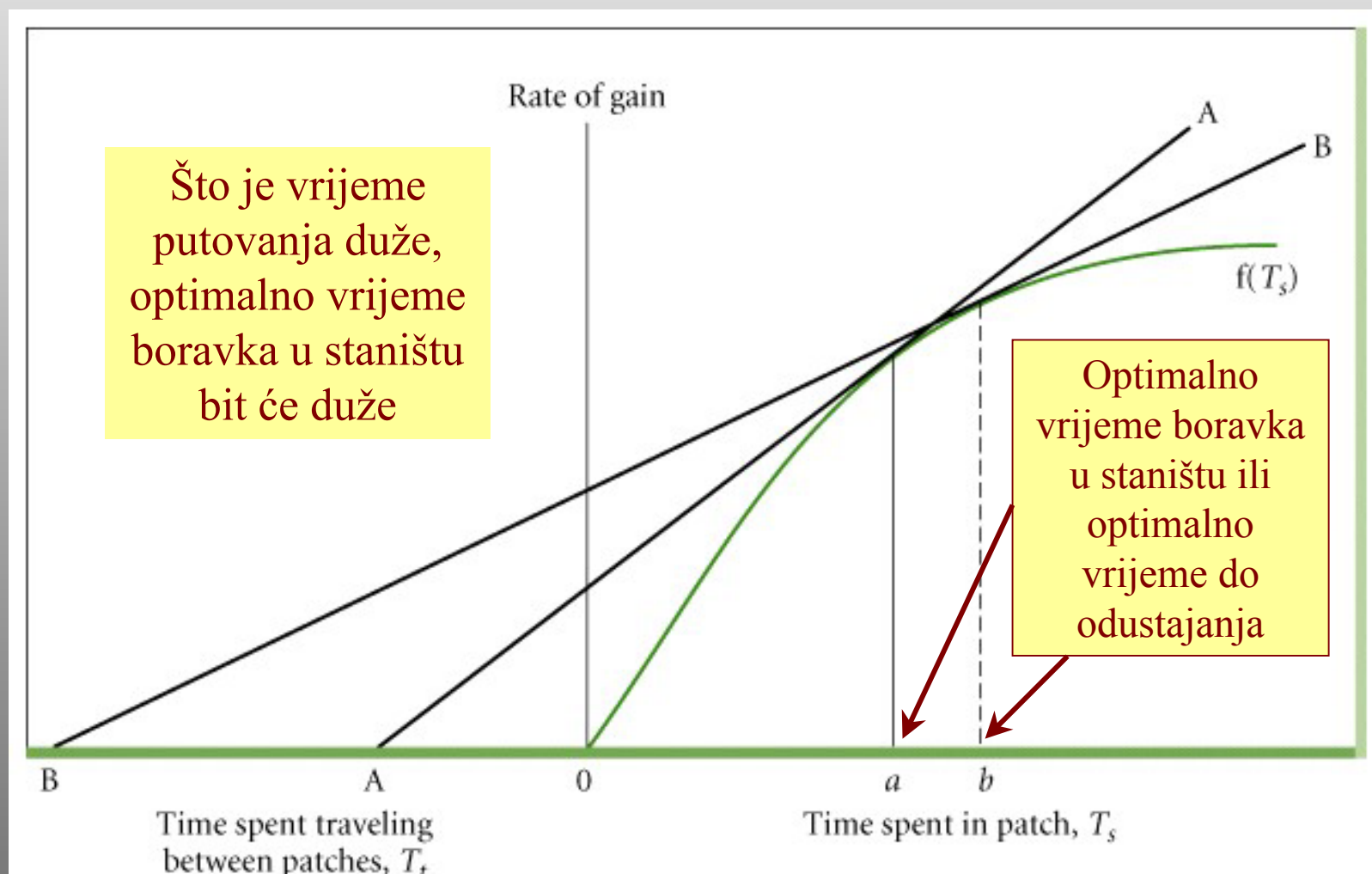
Količina konzumiranog plijena se može prikazati sa sljedećom jednačicom, gdje je N ukupna količina plijena u staništu, dok je a efikasnost predacije

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

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

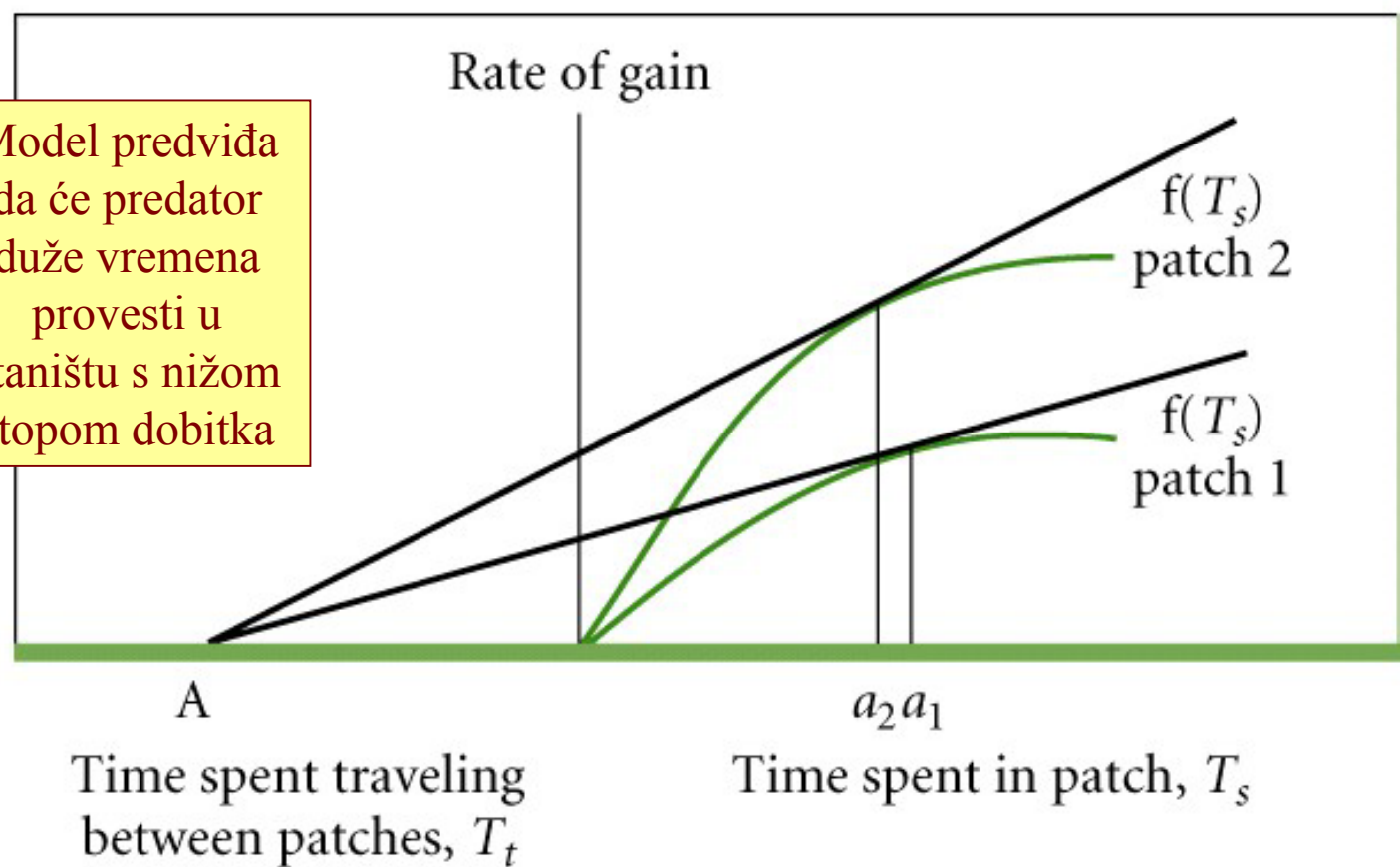
$$T_s^* = \sqrt{(T_t/a)}$$

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



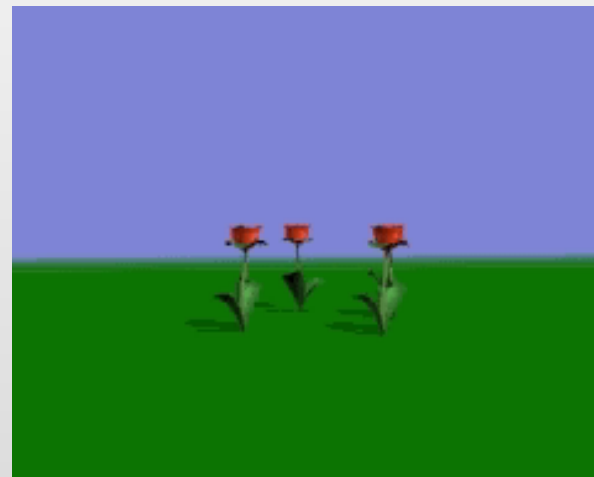
Dva staništa od kojih je vrijeme putovanja do sljedećeg povoljnog staništa jednako, ali su krivulje dobitka za ova dva staništa različite

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



Glavni zaključci modela:

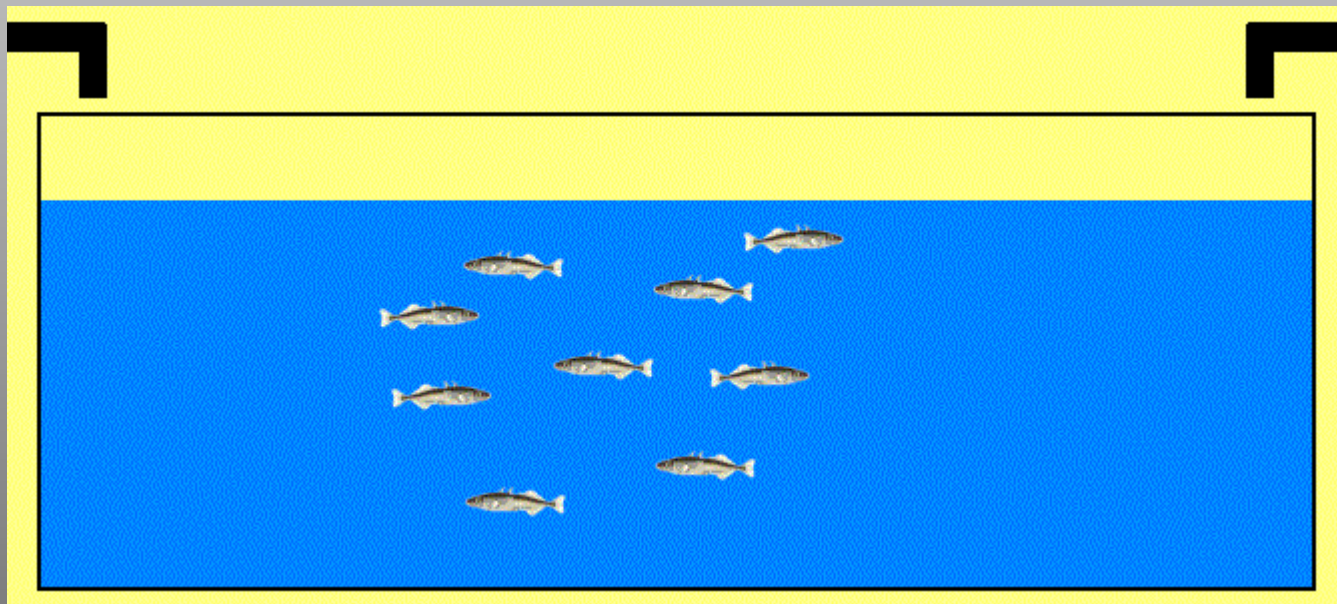
- Vrijeme boravka predatora u staništu opada kako vrijeme putovanja do sljedećeg povoljnog staništa opada (kada je novo povoljno stanište blizu tada se isplati brzo napustiti postojeće stanište čim kvaliteta prehrane malo opadne)
- Vrijeme boravka predatora u staništu opada s porastom stope iscrpljivanja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



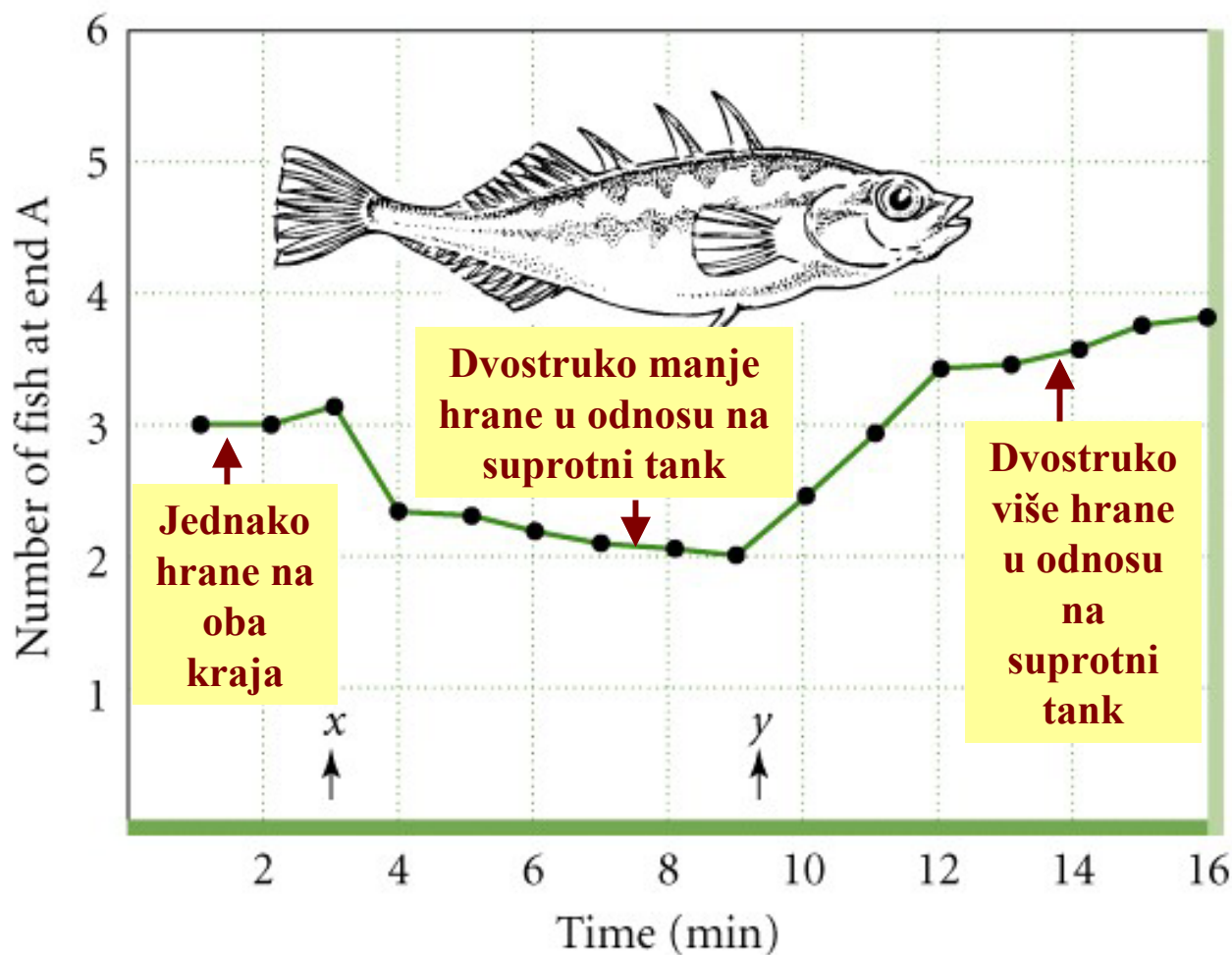
“Idealna slobodna raspodjela” (Fretwell, 1972)

- Model koji prognozira rješenje dileme između obilja hrane i broja kompetitora naziva se **“Idealna slobodna raspodjela”** (Fretwell, 1972)
- Ukoliko organizmi mogu birati između bogatog i siromašnog staništa, prvi će kolonizatori odabirati bogato stanište, koje će dolaskom sve većeg broja kompetitora postajati sve manje profitabilno. U jednom će trenutku novim kolonizatorima biti isplativije naseliti siromašno stanište, jer je tamo kompeticija manja pa je dobitak po jedinki veći nego u bogatijem staništu
- Drugim riječima, kompetitori podešavaju svoju raspodjelu u odnosu na kvalitetu staništa na način da svaka jedinka ostvari maksimalni mogući dobitak

Primjer “Idealne slobodne raspodjele” u eksperimentalnom tanku u kojem su ribe hranjene različitim intezitetom na dva kraja tanka (dva kraja tanka su predstavljala dva različito bogata staništa)



Primjer “Idealne slobodne raspodjele” u eksperimentalnom tanku u kojem je 6 riba hranjeno vodenim buhama na dva kraja tanka



U vremenu x na suprotnom kraju tanka je stopa dodatka hrane bila dvostruka u odnosu na kraj tanka koji prikazuje graf. Kao rezultat u ovom su dijelu tanka ostale dvije ribe dok su 4 ribe otišle na suprotni kraj. U vremenu y se hrana počela dodavati obrnutim stopama, pa se i raspodjela riba obrnula