DISKRETNI MODELI DINAMIKE POPULACIJA VRSTA UNUTAR TROČLANIH HRANIDBENIH LANACA I EKOLOŠKIH MREŽNIH STRUKTURA

Bilić - Dujmušić, Nikolina

Master's thesis / Diplomski rad

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:181:654205

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

ODJEL ZA BIOLOGIJU
Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

zir.nsk.hr

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU

ODJEL ZA BIOLOGIJU

Diplomski sveučilišni studij: Zaštita prirode i okoliša

Nikolina Bilić-Dujmušić

DISKRETNI MODELI DINAMIKE POPULACIJA VRSTA UNUTAR TROČLANIH HRANIDBENIH LANACA I EKOLOŠKIH MREŽNIH STRUKTURA

Diplomski rad

Osijek, 2017.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku Odjel za biologiju

Diplomski rad

Diplomski sveučilišni studij: Zaštita prirode i okoliša

Znanstveno područje: Prirodne znanosti

Znanstveno polje: Biologija

DISKRETNI MODELI DINAMIKE POPULACIJA VRSTA UNUTAR TROČLANIH HRANIDBENIH LANACA I EKOLOŠKIH MREŽNIH STRUKTURA

Nikolina Bilić-Dujmušić

Rad je izrađen: Odjel za biologiju, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Mentor: Dr.sc. Branimir K. Hackenberger, izv.prof.

Matematički modeli su pojednostavljeni prikazi realne situacije koji uz pomoć matematičkog jezika opisuju ponašanja prirodnih sustava kako bi predvidjeli ponašanje promatranih sustava u budućnosti uz njihovu manipulaciju. U radu su uspostavljeni modeli osnovnih tipova predator-plijen interakcija te diskretni model hranidbene mreže izgrađene na temelju tih odnosa. Naglasak je stavljen na predator-plijen odnose u tročlanim hranidbenim lancima uz prikaz promjene dinamike populacija kroz varijacije osnovnih parametara populacije: nosivi kapacitet, K; koeficijent rasta populacije, r; koeficijent predacije, cp. Dobiveni su realnosti bliski modeli pomoću kojih je omogućeno matematičko predviđanje dinamike populacija te trendova i promjena u gustoći promatranih populacija.

Ključne riječi: ekološko modeliranje, diskretni modeli, predator-plijen interakcije, ekološka mreža

Broj stranica: 115

Broj slika: 56

Broj tablica: 8

Broj literaturnih navoda: 64

Jezik izvornika: Hrvatski

Datum obrane: 10.02.2017.

Stručno povjerenstvo za obranu:

1. Dr.sc. Branimir K. Hackenberger, izvanredni profesor Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
2. Dr.sc. Davorka K. Hackenberger, docentica Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
3. Dr.sc. Goran Vignjević, docent Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Rad je pohranjen u:

Knjižnici Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku i u Nacionalnoj sveučilišnoj knjižnici u Zagrebu, u elektroničkom obliku, te je objavljen na web stranici Odjela za biologiju.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Josip Juraj Strossmayer in Osijek Department of Biology

Master thesis

Graduate university study programme in Nature and Environmental Protection

Scinetific area: Natural science

Scientific field: Biology

DISCRETE MODELS OF SPECIES POPULATION DYNAMICS IN THREE-MEMBER FOOD CHAINS AND ECOLOGICAL NET STRUCTURES

Nikolina Bilić-Dujmušić

Thesis performed at: Department of Biology, University of Josip Juraj Strossmayer in Osijek

Supervisor: Branimir K. Hackenberger, PhD, Associate Professor

Mathematical models are simplified presentation of real situations which use mathematical language to describe natural system behaviors and enable scientists to make assumptions and manipulate observed systems. In this work, models were established on the basis of basic types of predator-prey interactions. A discrete model of food web was conducted using these relationships. Emphasis is placed on predator-prey relationships in three-member food chains with displayed changes in population dynamics through variations of basic parameters of population: carrying capacity, K; growth rate, r; predation rate, cp. Results of this work are reality close models which make mathematical predictions of population dynamics possible, alongside with trends and density fluctuations in observed populations.

Key words: ecological modelling, discrete models, predator-prey interactions, ecological networks

Number of pages: 115

Number of figures: 56

Number of tables: 8

Number of references: 64

Original in: Croatian

Date of thesis defence: 10.02.2017.

Reviewers:

1. Branimir K. Hackenberger, PhD, Associate Professor, Department of Biology, University of Josip Juraj Strossmayer
2. Davorka K. Hackenberger, PhD, Assistant Professor, Department of Biology, University of Josip Juraj Strossmayer
3. Goran Vignjević, PhD, Assistant Professor, Department of Biology, University of Josip Juraj Strossmayer

Thesis deposited in:

Library of Department of Biology, University of J.J. Strossmayer Osijek and in National university library in Zagreb in elektronic form. It is also disposable on the web site of Departmetnt of Biology, University of J.J. Strossmayer Osijek.

Zahvaljujem mentoru izv. prof. dr. sc. Branimiru K. Hackenbergeru koji je omogućio kvalitetnu izradu ovog rada. Veliko hvala cijelom Zavodu za kvantitativnu ekologiju te predstojnici zavoda doc.dr. sc. Davorki K. Hackenberger na podršci i strpljenju.

Hvala svim kolegama i članovima Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku zbog velikog doprinosa mom obrazovanju.

Hvala mojoj obitelji i prijateljima na podršci i potpori koju su mi pružili tijekom cijelog studija.

SADRŽAJ:

1. UVOD **1**

1.1.Ekološka mreža 2

1.2.Ekološko modeliranje 7

1.3.Dinamika predator-plijen odnosa 10

2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA **14**

3. MATERIJALI I METODE **15**

3.1.Statistički program R 15

3.2.Modeli hranidbenih lanaca 16

3.3.Model hranidbene mreže 23

4. REZULTATI **27**

4.1.Hranidbeni lanci 27

4.2.Hranidbena mreža 81

5. RASPRAVA **87**

6. ZAKLJUČCI **96**

7. LITERATURA **97**

8. PRILOZI **103**

1. UVOD

Ekologija je znanost koja proučava međusobne interakcije organizama te interakcije organizama i okoliša koji ih okružuje. Proučavati organizme je relativno jednostavno, dok je proučavanje interakcija među vrstama poprilično zahtjevan posao (web 1). Iako su interakcije u parovima uvijek imale ključnu ulogu u ekologiji i evolucijskoj biologiji, nedavnim porastom u količini i dostupnosti bioloških podataka stavljen je novi fokus na kompleksne mreže ugrađene u biološke sustave (Proulx i sur., 2005).

Intenzivirala se potreba za razumijevanjem načina na koji ekološki sustavi reagiraju na globalne promjene što je bio mjerodavan poticaj za razvoj analize ekoloških mreža. Povećana dostupnost računalnih alata za pohranu i povrat bioloških podataka je uvelike olakšala pristup takvoj vrsti informacija. Istraživanja ekoloških mreža uz pomoć računalnih alata daju uvid u organizaciju i funkciju bioloških sustava (Proulx i sur., 2005). Analiza, sinteza i prognoza ekoloških sustava su u posljednjih desetak godina bile pod velikim utjecajem razvoja računalne tehnologije u svrhu poboljšanja razumijevanja ekoloških sustava i donošenja ključnih odluka (Recknagel, 2003).

Računalna biologija ima interdisciplinarni pristup koji koristi matematičke modele i računalne simulacije u rješavanju teoretskih i eksperimentalnih pitanja u biologiji. Zadaća računalne biologije je razvoj te primjena analitičkih i teoretskih metoda, matematičkog modeliranja i računalnih simulacija u svrhu proučavanja bioloških, bihevioralnih i socijalnih sustava (Huerta i sur., 2000). Matematičke jednadžbe vrlo često govore više nego okolni tekst stoga treba cijeniti ulogu modeliranja u biologiji. Modeli mogu biti nit vodilja znanstvenicima o tome kakva interakcija postoji među procesima, mogu ukazati na logičke greške u argumentima, identificirati hipoteze koje se mogu testirati te ispoljiti ključna predviđanja i predložiti prikladne eksperimente (Otto i Day, 2007). Računalni pristupi usmjereni na koncept digitalnih organizama uzimaju maha u biološkim istraživanjima i pružaju alate korisne za istraživanje sastava i dinamike ekoloških mreža *in silico* (Pascual i Dunne, 2007).

1.1.Ekološka mreža

Koncept ekološkog sustava ne uzima u obzir samo interakcije među vrstama u zajednici, već i interakcije vrsta sa integriranim komponentama njihovog fizičkog okoliša (Kepes, 2007; Junker i Schreiber, 2008). Utjecaji jednog organizma na drugi se nazivaju biotički faktori. S druge strane, abiotički faktori su utjecaji okoliša, kao što su klima i geologija, na prisutne organizme (Junker i Schreiber, 2008). Kompleksne interakcije među vrstama mogu se klasificirati kao antagonističke (predacija, herbivornost, parazitizam) ili pak mutualističke (oprašivanje bilja od strane kukaca). Sve interakcije u prirodi mogu biti vizualizirane kao ekološke mreže u kojima su vrste međusobno povezane direktno ili indirektno kroz intermedijarne vrste (Montoya i sur., 2006).

Mreže postoje na svim razinama biološke organizacije, od gena koji su u međusobnoj interakciji kroz obostranu regulaciju do međusobnih interakcija vrsta u biološkim zajednicama. Proučavanjem ekoloških mreža mijenja se način na koji promatramo i razumijemo biološke procese. Pravi biološki sustavi su jedinstveni i kompleksni, što znači da mrežni prikazi obavezno moraju uključiti što je više moguće informacija koje opisuje sam sustav (Proulx i sur., 2005; Wu i David, 2002).

Osnovni cilj ekoloških istraživanja je razumijevanje mehanizama koji utječu na stabilnost naizgled krhkih, osjetljivih ekoloških sustava. Proučavanje interakcija među organizmima koji sačinjavaju ekološke mreže je igralo središnju ulogu u razvoju ekologije kao znanstvene discipline. U proučavanju zajednica, članovi mreža su individualni organizmi koji čine populacije vrsta, dok odnosi koji ih povezuju prikazuju njihove utjecaje na populaciju. Interakcije u svim vrstama ekoloških mreža se u suštini odvijaju između individualnih organizama te uključuju protok energije (Ings i sur., 2009).

Ekološka zajednica je definirana kao skupina vrsta koje obitavaju na istom staništu i međusobno djeluju ili imaju potencijal da djeluju jedna na drugu. Zajednica je povezana mrežom utjecaja koje vrste imaju jedna na drugu. Ključno je da što god utječe na jednu vrstu vrlo vjerojatno ima utjecaj i na jednu ili više drugih vrsta – „ravnoteža prirode“. Razumijevanje zajednica potječe od proučavanja dvosmjernih, a zatim i višesmjernih interakcija koje uključuju parove vrsta ili skupine vrsta (Kepes, 2007; web 1).

Postoje 2 glavne vrste interakcija u ekološkoj zajednici: INTRASPECIFIČNE i INTERSPECIFIČNE INTERAKCIJE. Intraspecifične interakcije su one među pripadnicima iste vrste te su ključne za opstanak i reprodukciju. Ovaj tip odnosa pridonosi hijerarhijskim obrascima strukturiranih interakcija. Interspecifične interakcije označavaju odnose između organizama različitih vrsta (komensalizam, amensalizam, predacija, parazitizam, neutralizam, mutualizam, kompeticija)(web 1).

Hranidbena mreža je skupina vrsta povezana međusobnim interakcijama, a opisuje puteve kojima biomasa protječe kroz zajednicu. U kontekstu hranidbenih mreža često se koristi izraz trofička razina koji opisuje dio zajednice sa sličnim hranidbenim navikama (Kepes, 2007.). Trofičke razine su grafički prikazi povezanosti vrsta temeljeni na protoku energije. Energija ulazi u biološku mrežu na dnu kroz fotosintetsku fiksaciju ugljika od strane zelenih biljaka. Energija konzumacijom prolazi od nižih ka višim trofičkim razinama: biljojedi se hrane biljkama, predatori biljojedima, top predatori predatorima. Neke vrste se hrane na više trofičkih razina i nazivaju se svejedi. Hranidbene mreže također stječu energiju kroz dekompoziciju organske tvari potpomognutu bakterijama, primjerice raspadanjem lišća na šumskom tlu (web 2).

Interakcija između dviju vrsta na jednom dijelu mreže može utjecati na vrste na sasvim drugom kraju, ovisno o jačini povezanosti. Često unos novih ili uklanjanje nekih vrsta ima značajan utjecaj na mnoge druge vrste u hranidbenoj mreži upravo zbog kompleksnih unutarnjih veza (web 2; Wu i David, 2002; Moya-Larano, 2011).

Ekolozi međusobne utjecaje vrsta dijele u nekoliko kategorija: (i) DIREKTNI UTJECAJI – učinak prisutnosti ili promjene u brojnosti vrste A na vrstu B; (ii) INDIREKTNI UTJECAJI – učinak prisutnosti ili promjene u brojnosti vrste A na vrstu C preko intermedijarne vrste B (A → B → C); (iii) KASKADNI UTJECAJI – utjecaji koji se protežu preko tri ili više trofičkih razina te mogu biti odozgo prema dolje (biljojedi → biljka) ili odozdo prema gore (biljka → biljojed → predator); (iv) KLJUČNA VRSTA – vrste koje produciraju jake indirektne utjecaje (web 2).

Kao što je ranije spomenuto, veze u hranidbenim mrežama su prikazane trofičkim interakcijama. Trofičke interakcije upravljaju protokom tvari i energije kroz hranidbene mreže

i izuzetno su važne u transferu informacija u većini ekoloških sustava. Osim trofičkih interakcija, postoje i druge vrste interakcija među organizmima koje, među ostalim, imaju indirektan utjecaj na protok tvari i energije u cijeloj hranidbenoj mreži (Junker i Schreiber, 2008). To su nelinearne, prilagodljive interakcije koje se kontinuirano mijenjaju kroz odgovore na stanje samog sustava u kojem se nalaze (Pascual i Dunne, 2007). Postoji mnogo načina na koji se hranidbene mreže mogu klasificirati. Predator-plijen i domaćin-parazit mreže se opisuju kao antagonističke, dok mutualističke uključuju interakcije koje su korisne za oba partnera u odnosu. Predator-plijen mreže često imaju izražen i dobro definiran odnos veličina tijela, sa većim predatorskim vrstama na vrhu trofičkog lanca dok su na dnu raznolikije skupine manjih 'izvora' (Ings i sur., 2009). Drugim riječima, što je veća određena vrsta to je više vrsta kojima se može prehraniti i samim time zauzima višu trofičku razinu. Veliko tijelo i visoka trofička razina znače manju brojnost (Montoya i sur., 2006; Moya-Larano, 2011).

Hranidbene mreže u prirodi mogu sadržavati stotine vrsta i desetke tisuća hranidbenih veza, čak i kada pokrivaju samo jedan određeni tip staništa. Upravo ovakva kompleksnost ekoloških sustava nas usmjerava na korištenje matematičkih modela koji prikazuju različite osobine istog prirodnog sustava (Junker i Schreiber, 2008). Hranidbene mreže su jedan od najkorisnijih i najizazovnijih predmeta proučavanja u ekologiji. Izuzetno komplicirane za uzorkovanje, opisivanje i modeliranje, hranidbene mreže su i dalje nedvojbeno od središnje praktične i teorijske važnosti u biologiji i ekologiji (Pascual i Dunne, 2007).

Ekološke mreže tipično prikazuju hranidbene mreže koje se mogu definirati kao skupine interakcija potrošač-resurs među skupinama organizama te opisuju tko je prisutan i tko na koga djeluje indirektno ili direktno kroz interakcije hranjenja. Takve informacije su od esencijalne važnosti za razumijevanje i upravljanje dinamikom individualne skupine organizama i cijelog ekološkog sustava (Junker i Schreiber, 2008; Moya-Larano, 2011). Ekološke mreže, iako kompleksne, imaju dobro definirane obrasce koji rasvjetljuju osnovne ekološke mehanizme i omogućavaju bolje razumijevanje odnosa između kompleksnosti i ekološke stabilnosti (Montoya i sur., 2006). Razumijevanje ekologije i matematike ekoloških mreža jest središnja stavka u razumijevanju sudbine biološke raznolikosti i ekoloških sustava u odgovoru na smetnje (Pascual i Dunne, 2007).

Važan aspekt proučavanja ekoloških mreža jest koncept indirektnih utjecaja kada ne postoji direktna interakcija među organizmima, već je ona posredovana drugim prisutnim vrstama u mreži. Ovakva indirektna interakcija može imati veliki utjecaj na dinamiku zajednice i populacije. Kroz kompletan prikaz protoka biomase, hranidbene mreže u suštini inkorporiraju sve potrebne informacije kako bi se cijenila važnost indirektnih utjecaja u zajednici (Kepes, 2007). Jedna od glavnih stavki opsežnog proučavanja ekoloških mreža, osim baziranja na bogatstvu odnosa među vrstama, je i distribucija veza među vrstama što se često dovodi u vezu sa stabilnošću mreže (Ings i sur., 2009). Osim toga, kombinacije različitih arhitektonskih obrazaca također su od esencijalne važnosti za razumijevanje mehanizama koji stoje iza stabilnosti bioloških zajednica (Thebault i Fontaine, 2010).

Istraživanja ekoloških mreža su od velike važnosti za razumijevanje posljedica biološke raznolikosti na funkcioniranje ekološkog sustava. Bolji uvid u dinamiku velikih, kompleksnih mreža je važan međukorak u opisivanju na koji način ekološki sustavi funkcioniraju pod utjecajem strukturalnih osobina osnovne mreže. Povezanost i bogatstvo vrsta osiguravaju jednostavnu karakterizaciju strukture ekoloških mreža opisivanjem osobina cijele mreže vrsta u interakciji na globalnoj razini (Pascual i Dunne, 2007).

Ključni cilj proučavanja ekoloških mreža jest razumijevanje na koji način kompleksnost promatrana u prirodi opstaje i kako utječe na funkcioniranje ekološkog sustava. Mogućnost predviđanja uloge ekoloških mreža je od velike važnosti kako bismo s vremenom bili u mogućnosti ublažiti posljedice pojačanih okolišnih smetnji kao što su gubitak staništa, klimatske promjene i invazija egzotičnih vrsta. Pojačanim korištenjem računala i sofisticiranijih algoritama, znanstvenici su dobili djelotvoran alat, ali i svježiju perspektivu kada se radi o mrežnim obrascima i dinamici (Ings i sur., 2009).

Ekološke mreže pružaju prikladnu okosnicu za istraživanje mogućih utjecaja globalnih promjena i gubitka biološke raznolikosti na zajednice i ekološke sustave. Ovakav pristup također može pronaći primjenu u procjeni utjecaja potencijalnih invazivnih vrsta na okoliš i zajednice u njemu. Osim navedenog, pristup ekoloških mreža može potaknuti ispravak mnogih aktualnih konzervacijskih strategija pomicanjem naglaska sa karizmatičnih vrsta u smjeru holističke perspektive gdje su i vrste i međusobne veze od jednake važnosti (Ings i sur., 2009).

Ekološka mreža je model koji se razvio tokom posljednjih tridesetak godina sa glavnim ciljem održavanja integriteta okolišnih procesa. Eko-stabilizirajući pristup predlaže da krajolik treba biti podijeljen na zone na takav način da su intenzivno korištena područja u ravnoteži sa prirodnim područjima te da ona funkcioniraju kao koherentna, samoregulirajuća cjelina. Pristupi klasificirani kroz ekološke mreže imaju uglavnom dva opća cilja: (i) održavanje funkcioniranja ekološkog sustava kroz konzervaciju staništa i vrsta; (ii) provođenje održivog korištenja prirodnih izvora u svrhu smanjenja utjecaja ljudskih aktivnosti na biološku raznolikost i/ili povećanja vrijednosti biološke raznolikosti na području upravljanog krajolika (Bennett i Mulongoy, 2006).

Središnja okosnica konzervacijske biologije temelji se na činjenici i svjesnosti da bez učinkovitog upravljanja ekološkim sustavima nema ni ekonomskog razvitka koji generira održivo ljudsko i socijalno blagostanje. Ekološke mreže daju na raspolaganje razne metodološke pristupe i filozofije upravljanja. Programi kojima je cilj očuvanje biološke raznolikosti na razini krajolika, ekološkog sustava i ekološke regije kroz povezane i puferirane sustave zaštićenih područja, dominiraju konzervacijskom praksom. Jedan od najznačajnijih strateških razvitaka u konzervacijskom planiranju zadnjih nekoliko desetljeća zasigurno je povećana primjena ekoloških mreža (Bennett i Mulongoy, 2006). Ekološke mreže pružaju operacijski model za očuvanje biološke raznolikosti te alat za ekološki dizajn i fizičko planiranje koji olakšava interakciju sa drugim tipovima korištenja okoliša (Bennett i Mulongoy, 2006).

Proučavanje ekoloških mreža je značajno poboljšano u posljednjih nekoliko godina. Postoji pomak od proučavanja magnitude kompleksnosti (pr. broj vrsta i njihovih interakcija) ka razumijevanju konfiguracije kompleksnosti, te od fenomenološkog ka mehanističkom pristupu. Znanstvenici na raspolaganju trenutno imaju sofisticiraniji i efektivniji alat za proučavanje ekoloških mreža nego ikad prije (Ings i sur., 2009).

1.2.Ekološko modeliranje

Općenito govoreći, glavni cilj znanstvenika i inženjera je bavljenje kompleksnim sustavima. Kako bi rad istraživača bio što učinkovitiji, potrebne su specifične metode koje se mogu nositi sa kompleksnosti proučavanih sustava. Kada se radi o kompleksnim sustavima, opća strategija je simplifikacija. Vrijedi pravilo: ako je nešto komplicirano, pojednostavi to (Velten, 2009; Ledder, 2013; Dym, 2004).

Informatička ekologija je interdisciplinarna znanost koja promiče korištenje napredne računalne tehnologije u svrhu objašnjavanja principa procesiranja informacija na svim razinama kompleksnosti ekoloških sustava (od gena do ekoloških mreža), te opskrbu transparentnim odlukama koje ciljaju ekološku održivost, biološku raznolikost i globalno zatopljenje. Osobine informatičke ekologije su: integracija podataka kroz kategorije ekološkog sustava i razine kompleksnosti, zaključivanje iz uzoraka podataka i samih ekoloških procesa, te adaptivna simulacija i predvidivost ekološkog sustava (Recknagel, 2003).

Svrha modela je razumijevanje kompleksnih interakcija među komponentama sustava, a zatim i generiranje novih bioloških pitanja, postavljanje teorija u matematičkom jeziku, predviđanje te sama kontrola sustava. Kada se bavimo ekološkim pitanjima, važan korak je razumijevanje preklapanja i razlika između statističke analize i matematičkog modeliranja. Glavni cilj statističke analize je opisivanje trendova i distribucije u bazama podataka. Izražavanje modela u matematičkom obliku pruža kratkoću i formalnost opisa. Također dopušta manipulaciju modelom i pojednostavljenje realnosti (Gillman, 2009; Bolker, 2007).

Matematički modeli su skraćeni prikazi realne situacije u svijetu koji koriste matematički jezik kako bi opisali ponašanje prirodnih ili fizikalnih sustava (Ledder, 2013). Matematičke formule služe za opisivanje interakcija među različitim komponentama koje sačinjavaju sustav. Matematičko modeliranje je simuliranje situacija iz stvarnog života korištenjem matematičkih jednadžbi kako bi se predvidjelo njihovo ponašanje u budućnosti (Dym, 2004). Najbolji model je najjednostavniji model koji i dalje služi svojoj svrsi u smislu da je i dalje dovoljno kompleksan kako bi omogućio razumijevanje sustava i rješavanje eventualnih problema (Velten, 2009).

Ekološko modeliranje obuhvaća korištenje sistemske analize i simulacije u svrhu oponašanja kompleksnih ekoloških sustava sumirajući dostupne relevantne informacije. Sam proces uključuje razvoj konceptualnih i kvantitativnih modela, te evaluaciju i korištenje modela za traženje odgovora na specifična pitanja za koja je sam model sastavljen (Jackson i sur., 2000; Recknagel, 2003). Ekološko modeliranje je matematička simulacija pojednostavljenog modela međudjelovanja ekoloških sustava u vremenu i prostoru te predstavlja jednu od bitnih metodoloških vještina u modernom istraživanju okoliša. Ekološki modeli predstavljaju vrlo koristan alat za simulaciju i analizu dugoročne dinamike i stabilnosti složenih ekoloških sustava odnosno omogućuju integriranje informacija iz različitih disciplina, kao i analizu, tumačenje i razumijevanje opažanja na terenu.

Matematičko modeliranje u kombinaciji s kompjutorskim simulacijama omogućava rješavanje problema koji se ne mogu riješiti isključivo eksperimentima ili opažanjima. Štoviše, modeli omogućuju razvoj alternativnih scenarija te njihovu analizu, usporedbu i rangiranje prema snazi. Glavni cilj ekoloških modela je dati opći uvid u funkciju i interakciju ekoloških sustava, kako bi se omogućila predviđanja vezana za pojedine populacije, zajednice ili ekosustave. Ekološki modeli se koriste za ispitivanje mogućnosti ili predviđanje najvjerojatnijeg ishoda dinamike razvoja populacija ili ekosustava (Hussein, 2010). Kako ekologija postaje sofisticiranija i sve zahtjevnija disciplina, modeli se sve više koriste kao pomoć pri odlučivanju, posebice od strane države ili lokalnih vlasti pri donošenju odluka ili pri osmišljavanju novih strategija (Recknagel, 2003).

Modeli mogu opisivati bilo koji biološki fenomen. Dinamički modeli opisuju na koji način se sustav mijenja tijekom vremena i vrlo su česti u biologiji. Pružaju uvid u način na koji razne sile iz okoliša djeluju da bi promijenile stanicu, organizam, populaciju ili zajednicu vrsta. Postoje dvije vrste dinamičkih modela: deterministički i stohastički. Deterministički se odnose na one koji imaju pretpostavku da model u potpunosti predviđa buduće događaje. Stohastički se bazira na pretpostavci da nasumični događaji utječu na biološke sustave i da u ovom slučaju model može predvidjeti samo i isključivo vjerojatnost budućih ishoda (Otto i Day, 2007).

U determinističkom svijetu moguće je sve predvidjeti. Mnogi okolišni fenomeni nisu deterministički. Pojavljuju se nasumično i općenito su nepredvidljivi, ali uvelike doprinose ekološkim i evolucijskim procesima, a radi se o stohastičkim pojavama. Svaki set okolišnih dinamika je vrlo vjerojatno sastavljen i od stohastičkih i od determinističkih elemenata. Kombinacija stohastičkih i determinističkih modela je najbolji pristup. Ekstinkcija može biti uzrokovana od strane oba tipa procesa. Deterministički su primjerice gubitak staništa i lov, a stohastički ekstremni vremenski uvjeti (Gillman, 2009).

Dinamički modeli se s obzirom na promjene u varijablama dijele na diskretni i kontinuirani model. Diskretni modeli opisuju kako se varijable mijenjaju od jedne vremenske jedinice do druge (dan, godina, generacija). Kontinuirani modeli prate varijable tijekom određenog vremenskog perioda. Oba modela su idealizirana slika stvarnosti. Diskretni prati promjene varijabli u diskretnim vremenskim razmacima. Kontinuirani dopušta varijablama da se mijenjaju u bilo kojem trenutku. Drugim riječima, ove dvije vrste modela imaju različitu temporalnu dinamiku. U biologiji je nekada jednostavnije koristiti diskretne modele gdje promjene opisuju što se događa za vrijeme određenog vremenskog intervala (Otto i Day, 2007).

Matematičko modeliranje zahtijeva interdisciplinarne vještine. Modeli mogu biti klasificirani kao empirijski i mehanistički modeli. Mehanistički modeli su temeljeni na pretpostavkama o znanstvenim principima koji su uzrok promatranog obrasca. Empirijski model se temelji na proučavanju numeričkih podataka. Razlika leži u tome da se jedan bavi procjenama, a drugi kvantitativnim opisivanjem (Ledder, 2013; Jackson i sur., 2000).

Modeli i teorije o strukturi te funkcioniranju zajednice se moraju pokazati korisnima u predviđanjima kada se uzimaju u obzir primjerice klimatske promjene ili nekakve druge smetnje u okolišu. Interakcije se ne trebaju prikazivati kao prisutne ili odsutne već trebaju biti kvantificirane u odgovarajućim jedinicama uzimajući u obzir procjenu brojnosti vrste. Same zajednice je potrebno proučavati na različitim temporalnim i prostornim razinama. Drugim riječima, za proučavanje ekologije prirodnih zajednica potreban je multidisciplinarni pristup (Kepes, 2007; Hussein, 2010).

1.3.Dinamika predator-plijen odnosa

Interakcije između vrsta u prirodnim i divljim staništima su neizbježne. Različite vrste koje pripadaju određenom ekološkom sustavu međusobno djeluju jedne na druge. Vrste mogu stupati u različite interakcije. Mutualizam je odnos uzajamne koristi, primjerice oprašivanje. Parazitski odnos uključuje korist parazita dok se nanosi šteta domaćinu, primjerice pijavice, krpelji ili trakavice na čovjeku. Druge interakcije uključuju komensalizam (jedna vrsta ima koristi, dok na drugu nema ni pozitivnih ni negativnih utjecaja) ili pak neutralizam. Dva glavna tipa interakcija mogu biti kategorizirana kao predacija i kompeticija. Kompeticija označava odnos u kojem se organizmi iste (intraspecifična kompeticija) ili različite vrste (interspecifična kompeticija) natječu za ograničene resurse unutar istog ekološkog sustava. Predacija je interakcija u kojoj jedna vrsta, predator, koristi drugu vrstu, plijen, kao izvor hrane (Pulley, 2011).

Populacijska dinamika je dio ekologije koji se bavi vremenskim i prostornim varijacijama veličine i gustoće populacije jedne ili više vrsta. Sastoji se od dvije komponente: (i) kvantitativni opisi promjena u rastu ili padu broja vrsta u populacijama; (ii) istraživanje sila, te bioloških i fizikalnih procesa koji uzrokuju te promjene. Prva komponenta uključuje opisne podatke koji su korisni za stvaranje trendova, te uz prikladnu statističku obradu za predviđanje trendova u budućnosti. Druga komponenta pruža opći okvir za razvijanje strategija s obzirom da se bavi procesima koji imaju utjecaj na dinamiku populacije i na taj način također doprinosi prognozi budućih populacijskih trendova (Juliano, 2007).

Primarna briga svih vrsta u ekološkim sustavima i prirodnom okolišu je opstanak. Upravo borba za opstanak pokreće prirodni odabir, evoluciju i koevoluciju. Važnost proučavanja predacije leži u mogućoj direktnoj povezanosti odnosa predacije, koevolucije, prirodnog odabira i vjerojatnosti izumiranja. Slabije vrste su u uvjetima ekstremne predacije i kompeticije konstantno pod prijetnjom od izumiranja. Stoga, mogućnost predviđanja budućih ishoda uz pomoć trenutačnih matematičkih alata i vještina može potencijalno spriječiti tu tragediju (Pulley, 2011). Centralna važnost predator-plijen interakcija leži u činjenici da genetičke varijacije i predatora i plijena potencijalno mogu objasniti mehanizme koji stoje iza dinamike hranidbenih mreža (Moya-Larano, 2011).

Jedna od najvažnijih osobina koja opisuje tko koga jede u većini hranidbenih mreža je veličina tijela, a pogotovo u predator-plijen interakcijama. Uspješna predacija uvelike ovisi o omjeru veličine tijela između predatora i potencijalnog plijena. Drugim riječima što je veći omjer to je uspješnija predacija. U prirodnim zajednicama velike jedinke su često rjeđe odnosno top predatori imaju manju brojnost nego središnje i vrste na bazi hranidbene mreže (Moya-Larano, 2011). Veličina tijela determinira osobine vrste koje mogu utjecati na strukturu i dinamiku hranidbenih te ekoloških mreža i to na više organizacijskih razina. Predatori su obično između jednog i tri reda veličine veći od svog plijena u smislu biomase. Ovaj opći biološki fenomen ilustrira poveznicu između trofičke strukture zajednice i veličine tijela. Svaki predator se hrani plijenom određene veličine (Woodward i sur., 2005).

Prirodni odabir je definiran kao proces kojim probrane osobine postaju učestalije ili rjeđe u populaciji kao rezultat utjecaja na opstanak ili reprodukciju njihovih nositelja. Jedinka će za parenje odabrati partnera sa poželjnim karakteristikama i najboljim izgledom za preživljavanje te na taj način osigurati opstanak tih osobina u tzv. genetskom bazenu. Plijen bira partnera koji je teže dostupan, bolje kamufliran ili ima napredne prilagodbe za odupiranje predaciji. Predator bira partnere za razmnožavanje koji su bolji, brži, jači lovci. Intenzivna prirodna selekcija u kontekstu predacije vodi u ekstremnu koevoluciju, odnosno dolazi do promjena u vrsti tijekom određenog vremenskog perioda koje su rezultat dugoročnog bliskog odnosa i interakcije s drugom vrstom (Pulley, 2011).

Predator i plijen utječu na međusobnu koevoluciju. Poželjne osobine predatora su one koje poboljšavaju sposobnost pronalaženja plijena, dok su poželjne osobine plijena one koje poboljšavaju sposobnost izbjegavanja predatora. Ciljevi tih osobina nisu kompatibilni, no upravo interakcija selektivnih pritisaka utječe na dinamiku populacija predatora i plijena. Predviđanje ishoda interakcija među vrstama ključno je za razumijevanje načina na koji su zajednice strukturirane i održavane (web 3).

Predacija dakle ima važan utjecaj na evoluciju jer kroz prirodni odabir favorizira efikasne predatore i plijen koji ih je sposoban izbjeći. Predacija je široko rasprostranjena i relativno jednostavna za promatranje. Iz tog razloga matematički modeli predacije i jesu među najstarijima u ekologiji. Kada je plijen brojan, raste i brojnost njegovog predatora. Samim time dolazi do redukcije populacije plijena što posljedično uzrokuje opadanje broja predatora.

Populacija plijena se nakon nekog vremena oporavlja i započinje novi ciklus. Sposobnost obrane plijena može biti stabilizirajući faktor u predator-plijen odnosima. Predacija može biti snažan pokretač prirodne selekcije. Lako uhvatljiv plijen je često eliminiran, dok plijen sa efikasnom obranom dominira populacijom (web 4).

Dostupnost druge vrste plijena – alternativni plijen – može biti stabilizirajuća ili destabilizirajuća za populaciju. Čest je slučaj da se predator hrani sa više različitih vrsta plijena. Ako se predator naizmjence hrani plijenom A i B, jest će A kad je B rijedak i B kada je A rijedak. Pri tome dolazi do prigušenog kolebanja populacije plijena i predatora. To bi trebalo stabilizirati brojnost plijena. S druge strane, ako je jedan plijen brojniji i predator nije u mogućnosti reducirati njegovu brojnost, rezultat može biti održavanje kontinuirano visoke gustoće populacije predatora. Nadalje, tako brojan predator je sposoban u potpunosti istrijebiti drugu vrstu plijena što prikazuje destabilizirajući utjecaj alternativnog plijena (web 4).

Lotka-Volterra model je prvi model te vrste, a sastoji se od para diferencijalnih jednadžbi koje opisuju dinamiku jednostavnog predator-plijen odnosa. Za razvoj modela su zaslužni znanstvenici Alfred Lotka i Vito Volterra u dvadesetim godinama 20. stoljeća. Model je karakteriziran oscilacijama u veličinama populacija i predatora i plijena, sa vrhuncem predatorskih oscilacija u malom zaostatku za vrhuncem oscilacija plijena. Model postavlja nekoliko pojednostavljenih pretpostavki: (i) populacija plijena će rasti eksponencijalno kada je predator odsutan; (ii) populacija predatora će gladovati u odsustvu plijena (osim ako nema drugi izvor ishrane); (iii) predatori mogu konzumirati beskonačne količine plijena; (iv) ne postoji okolišna kompleksnost (obje populacije se kreću nasumično kroz homogeni okoliš) (web 3).

Postoji beskonačan broj novih i raznolikih modela koji se mogu razviti iz ovog osnovnog polazišta predator-plijen odnosa. Lotka-Volterra model može poslužiti kao pokretač u polju biološke matematike u smjeru prikazivanja ekološkog svijeta matematičkim izrazima (Pulley, 2011).

Matematički model predlaže da spareni sustavi predatora i plijena trebaju biti ciklički: predator raste kada je plijen brojan, plijen se smanjuje predacijom, dolazi do pada u brojnosti predatora, slijedi oporavak plijena, beskonačno. Predator-plijen sustavi su potencijalno

nestabilni. U prirodi minimalno tri faktora utječu na stabilnost i koegzistenciju. S obzirom na prostornu heterogenost u okolišu, plijen se često zadržava u lokalnim 'džepovima' gdje nije vidljiv. Kada nastupi pad u brojnosti predatora, taj plijen može potaknuti rast nove populacije odnosno oporavak iste. Vrste plijena često kroz evoluciju razvijaju ponašanja i obrambene mehanizme koji reduciraju njihovu osjetljivost prema predatorima (web 4).

Populacijska biologija predatora je sastavljena od dva osnovna elementa: stope ubijanja i koeficijenta predacije. Stopa ubijanja označava broj jedinki plijena koji je ubijen od strane predatora u jedinici vremena i predstavlja zalihu hrane predatora. Koeficijent predacije označava proporciju populacije plijena koja je ubijena od strane predatora i prikazuje pritisak predatora na populaciju plijena (Vucetich i sur., 2011).

Korištenje matematičkih modela je iznimno korisno za analiziranje predator-plijen interakcija i kolebanja njihovih populacija,. Korištenje matematike u biologiji daje znanstvenicima na raspolaganje projekcije budućih procjena rasta populacije i interakcije, kao i mogućnost analize fluktuacija u populacijama te istraživanja izvora oskudice u populacijama (Hussein, 2010). Predator-plijen modeli se razvijaju fokusiranjem na primarne populacijske varijable i temeljenjem modela na pretpostavkama da one varijable s manjim utjecajem ne postoje. Modeli predacije se temelje na faktorima kao što su prirodna brzina rasta ili stopa nataliteta te kapacitet okoliša u kojem populacija obitava. Kada su osnovne varijable utvrđene, dodaje se koeficijent predacije, odnosno stopa smrtnosti od strane predatora (Pulley, 2011).

2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA

Modeli predator-plijen odnosa omogućavaju matematičko predviđanje dinamike populacije te objašnjavanje prisutnih trendova. Stabilnost predator-plijen interakcija tijekom vremena je mjera snage i stabilnosti samog ekološkog sustava. U radu je prikazano šest osnovnih tipova predator-plijen odnosa s ciljem prikazivanja na koji način se mijenjaju dinamike populacija i međusobni odnosi članova hranidbenih lanaca kada se mijenjaju osnovni parametri populacije: *K*, *r* i *cp*. Drugi dio rada obuhvatio je izradu modela hranidbene mreže sastavljene od ukupno pet različitih hranidbenih lanaca. Opisivanje populacija na ovakav način ima ulogu u praćenju stanja ekoloških sustava i biološke raznolikosti.

3. MATERIJALI I METODE

Za simulaciju modela, obradu podataka i izradu grafičkih prikaza u radu su korišteni: Microsoft Office Excel 2007 i statistički program R.

3.1.Statistički program R

R je integrirano programsko okruženje za upravljanje podacima, računanje i grafički prikaz. Posjeduje mogućnost za učinkovito upravljanje podacima i njihovo pohranjivanje. Sadrži niz operatora za računanje sa poljima podataka, a posebno matricama te veliku koherentnu, integriranu zbirku programskih alata te grafičke mogućnosti za analizu podataka i njihovo povezivanje direktno na zaslonu računala ili na papiru. Nadalje, posjeduje dobro razvijen, jednostavan i učinkovit programski jezik koji uključuje tvrdnje, petlje, rekurzivne funkcije definirane od strane korisnika te postupke za učitavanje i spremanje podataka. Izraz "okruženje" je upotrijebljen da se istakne da je R dobro planiran i konzistentan sustav za razliku od nekih drugih programa za analizu podataka. Mnogi R koriste kao statistički sustav s obzirom da su u njemu ugrađene klasične i moderne statističke tehnike, a one koje nisu dobavljive su kao paketi (Kasum i Legović, 2004; Venables i sur., 2016).

Ekologija mreža je veliko i rastuće polje ekologije koje se bavi ekološkim sustavima kroz korištenje modela i analize mrežnih sustava kako bi se karakterizirale struktura, funkcija i evolucija istih (Borrett i Lau, 2014). Analiza mreža ekoloških sustava (ENA, engl. *Ecosystem Network Analysis*) je grana ekologije mreža koja se koristi za rješavanje različitih ključnih pitanja vezanih za ekološke sustave te osigurava okvir za istraživanje strukture, funkcije i dinamike ekoloških sustava (Lau i sur., 2015; Borrett i Lau, 2014). Modeli mreža se koriste za kartiranje transfera termodinamički konzervirane energije ili tvari između vrsta, skupina vrsta ili ne-živućih komponenti ekološkog sustava. ENA se može koristiti na različite načine uključujući otkrivanje važnosti indirektnih utjecaja u ekološkim sustavim. *enaR* je paket koji povezuje ENA algoritme u jedan zajednički programski okvir. Paket je napisan u R jeziku te je dizajniran da direktno radi sa postojećim paketima za analizu mreža: *network* i *sna* (Lau i sur., 2015). Ekološki sustavi u kontekstu analize ekoloških mreža su prikazani kao setovi članova (engl. *nodes*) spojeni vezama (engl. *links*) koje se odnose na prijenos energije, odnosno tvari kroz jedan ili više procesa (npr. konzumacija). S obzirom da su ekološki sustavi termodinamički otvoreni, mora postojati ulaz i izlaz energije, odnosno tvari (Lau i sur., 2015).

3.2.Modeli hranidbenih lanaca

Diskretan rast populacije plijena bez utjecaja predatora uspostavljen je na temelju osnovnog Verhulstovog modela logističkog rasta. Osnova logističkog rasta populacije jest ta da se stopa rasta populacije, r, smanjuje sa povećanjem broja jedinki.

Parametri koji opisuju rast populacije su nosivi kapacitet okoliša, *K* i koeficijent rasta populacije, *r*. *K* označava maksimalnu veličinu koju populacija može postići u zadanom vremenskom periodu, dok *r* označava omjer rođenih i uginulih jedinki. Koeficijent rasta populacije ovisi o veličini populacije te natalitetu i mortalitetu. Na koji način će se populacija mijenjati tijekom vremena ovisi o veličini početne populacije, N_0.

Ukoliko je $N_0<K$, veličina populacije tijekom vremena raste dok se ne izjednači sa nosivim kapacitetom. Veličina populacije se zadržava na razini nosivog kapaciteta te se polako povećava dok stopa rasta ne dosegne maksimum. Ukoliko je $N_0>K$, veličina populacije pada dok ne dosegne razinu nosivog kapaciteta. Pri tome, negativna stopa rasta usporava sve dok ne dosegne nulu. U slučaju da je $N_0=K$, stopa rasta je nula s obzirom da se veličina populacije ne mijenja.

Diskretan rast populacije plijena bez utjecaja predatora prikazan je izrazima:

$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + r_{PLA}\left(\frac{K_{PLA} - N_{PLA,t-1}}{K}\right)N_{PLA,t-1} \qquad N_t = N_{t-1} + r\left(\frac{K - N_{t-1}}{K}\right)N_{t-1} \tag{1)(2}$$

$$\left(\frac{K - N_{PLA,t-1}}{K}\right) = \left(\frac{K}{K} - \frac{N_{PLA,t-1}}{K}\right) = \left(1 - \frac{N_{PLA,t-1}}{K}\right) \tag{3}$$

$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + \left(r_{PLA}N_{PLA,t-1}\left(1 - \frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}}\right)\right) \tag{4}$$

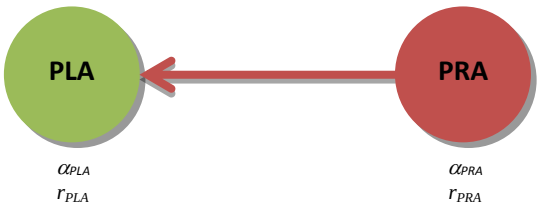
Na temelju ovih izraza uspostavljeni su slijedeći modeli predator-plijen interakcija.

Diskretan rast populacije plijena, PLA s predatorom I reda, PRA u slučaju kada je populacija predatora ovisna o veličini populacije plijena temeljen je na slijedećim pretpostavkama:

(i) Kada je plijena puno, predator se razmnožava brže, a kada je plijena malo predator se razmnožava sporije;

(ii) Predator ukupne potrebe za hranom podmiruje samo u populaciji plijena. Drugim riječima, ako plijen ide u ekstinkciju, u ekstinkciju ide i predator;

(iii) U svakom periodu broj plijena koji pojede predator je konstantan i ovisi o koeficijentu predacije, ***cp***. Najveći broj plijena koji predator može pojesti u jednom vremenskom periodu označen je varijablom ***mcp***.



Koeficijent predacije u trenutku ***t*** jednak je:

$$cp_{PRA,t} = mcp_{PRA}\frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \tag{5}$$

Koeficijent rasta populacije predatora u trenutku ***t*** je jednak:

$$r_{PRA,t} = r_{PRA}\frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \tag{6}$$

Diskretan rast populacija predatora i plijena u ovom slučaju prikazan je slijedećim izrazima:

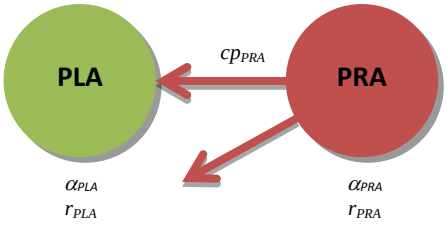
$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + \left(r_{PLA}N_{PLA,t-1}\left(1-\frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}}\right)\right) - \left(N_{PRA,t-1}cp_{PRA}\right) \tag{7}$$

$$N_{PRA,t} = N_{PRA,t-1} + \left(\frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}}\right)r_{PRA}N_{PRA,t-1}\left(1-\left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}}\right)\right) \tag{8}$$

Diskretan rast populacije plijena, PLA s predatorom I reda, PRA u slučaju kada populacija predatora nije ovisna o veličini populacije plijena temeljen je na slijedećim pretpostavkama:

(i) Predator ukupne potrebe za hranom podmiruje i iz drugog izvora;

(ii) U svakom periodu broj plijena koji pojede predator, ***cp,*** je proporcionalan veličini populacije plijena.



Diskretan rast populacija predatora i plijena u ovom slučaju prikazan je slijedećim izrazima:

$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + \left(r_{PLA} N_{PLA,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \right) \right) - \left(N_{PRA,t-1} cp_{PRA} \right) \quad (9)$$

$$N_{PRA,t} = N_{PRA,t-1} + \left(r_{PRA} N_{PRA,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}} \right) \right) \right) \quad (10)$$

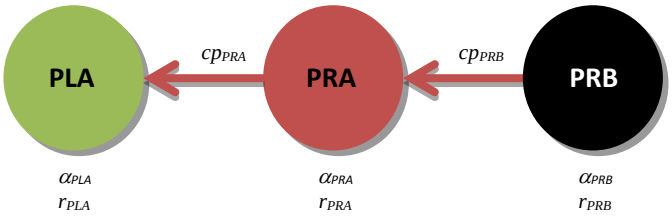
Diskretan rast populacije plijena, PLA s predatorima I i II reda (PRA i PRB) kada je populacija predatora II reda ovisna o veličini populacija plijena i predatora I reda, temeljen je na slijedećim pretpostavkama:

(i) U svakom periodu broj plijena koji pojedu predatori je konstantan i ovisi o koeficijentu predacije, ***cp*** za svakog predatora;

(ii) Populacija predatora II reda se razmnožava brže kada je plijena i predatora I reda puno;

(iii) Ako je populacija predatora II reda veća od populacije predatora I reda, predator I reda ide u ekstinkciju;

(iv) Veličina populacije predatora ovisi o koeficijentima predacije, ***cp*** oba predatora, odnosno predator sa manjim koeficijentom predacije ide u ekstinkciju.



Diskretan rast populacija predatora i plijena u ovom slučaju prikazan je slijedećim izrazima:

$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + \left(r_{PLA} N_{PLA,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \right) \right) - \left(N_{PRA,t-1} cp_{PRA} \right) \tag{11}$$

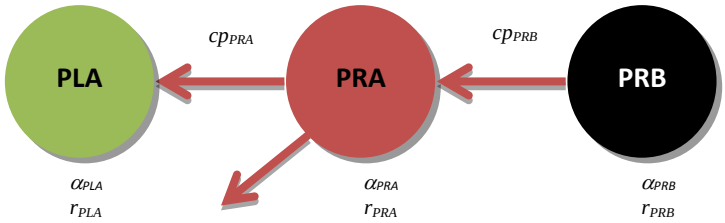
$$N_{PRA,t} = N_{PRA,t-1} + \left(\left(\frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \right) r_{PRA} N_{PRA,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}} \right) \right) \right) - \left(N_{PRB,t-1} cp_{PRB} \right) \tag{12}$$

$$N_{PRB,t} = N_{PRB,t-1} + \left(\left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}} \right) r_{PRB} N_{PRB,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB,t-1}}{K_{PRB}} \right) \right) \right) \tag{13}$$

Diskretan rast populacije plijena, PLA s predatorima I i II reda (PRA i PRB) kada je populacija predatora II reda ovisna o veličini populacija plijena i predatora I reda, a populacija predatora I reda nije ovisna o plijenu, temeljen je na slijedećim pretpostavkama:

(i) Diskretan rast populacije predatora II reda je ovisan o plijenu i predatoru I reda;

(ii) Diskretan rast populacije predatora I reda je neovisan o plijenu odnosno ukupne potrebe za hranom podmiruje i iz drugog izvora.



Diskretan rast populacija predatora i plijena u ovom slučaju prikazan je slijedećim izrazima:

$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + \left(r_{PLA} N_{PLA,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \right) \right) - \left(N_{PRA,t-1} cp_{PRA} \right) \tag{14}$$

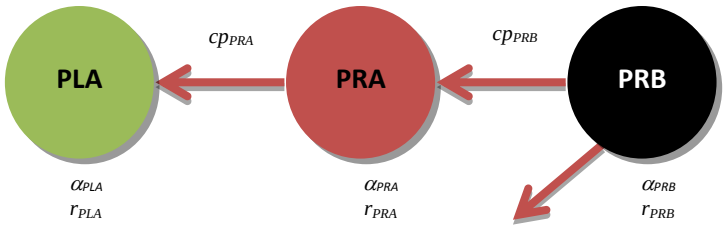
$$N_{PRA,t} = N_{PRA,t-1} + \left(r_{PRA} N_{PRA,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}} \right) \right) \right) - \left(N_{PRB,t-1} cp_{PRB} \right) \tag{15}$$

$$N_{PRB,t} = N_{PRB,t-1} + \left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}} \right) r_{PRB} N_{PRB,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB,t-1}}{K_{PRB}} \right) \right) \tag{16}$$

Diskretan rast populacije plijena, PLA s predatorima I i II reda (PRA i PRB) kada populacija predatora II reda nije ovisna o veličini populacija plijena i predatora I reda, a populacija predatora I reda je ovisna o plijenu, temeljen je na slijedećim pretpostavkama:

(i) Predator I reda podmiruje potrebe za hranom samo u populaciji plijena;

(ii) Predator II reda ukupne potrebe za hranom podmiruje i iz drugog izvora.



Diskretan rast populacija predatora i plijena u ovom slučaju prikazan je slijedećim izrazima:

$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + \left(r_{PLA} N_{PLA,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \right) \right) - \left(N_{PRA,t-1} cp_{PRA} \right) \quad (17)$$

$$N_{PRA,t} = N_{PRA,t-1} + \left(\frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \right) r_{PRA} N_{PRA,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}} \right) \right) - \left(N_{PRB,t-1} cp_{PRB} \right) \quad (18)$$

$$N_{PRB,_t} = N_{PRB,t-1} + \left(r_{PRB} N_{PRB,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB,t-1}}{K_{PRB}} \right) \right) \right) \quad (19)$$

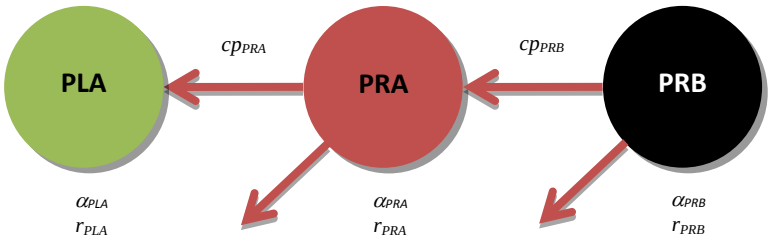
Diskretan rast populacije plijena, PLA s predatorima I i II reda (PRA i PRB) kada populacije predatora I i II reda nisu ovisne o veličini populacije plijena, temeljen je na slijedećim pretpostavkama:

(i) Predatori oba reda podmiruju potrebe za hranom i iz drugog izvora;

(ii) Diskretan rast populacija oba predatora je neovisan o plijenu;

(iii) Rast populacije oba reda predatora ovisi o koeficijentu predacije, ***cp*** za svakog predatora;

(iv) Rast populacija predatora ovisi o veličini populacije primarnog plijena i veličini drugog izvora odnosno veličini populacije sekundarnog plijena.



Diskretan rast populacija predatora i plijena u ovom slučaju prikazan je slijedećim izrazima:

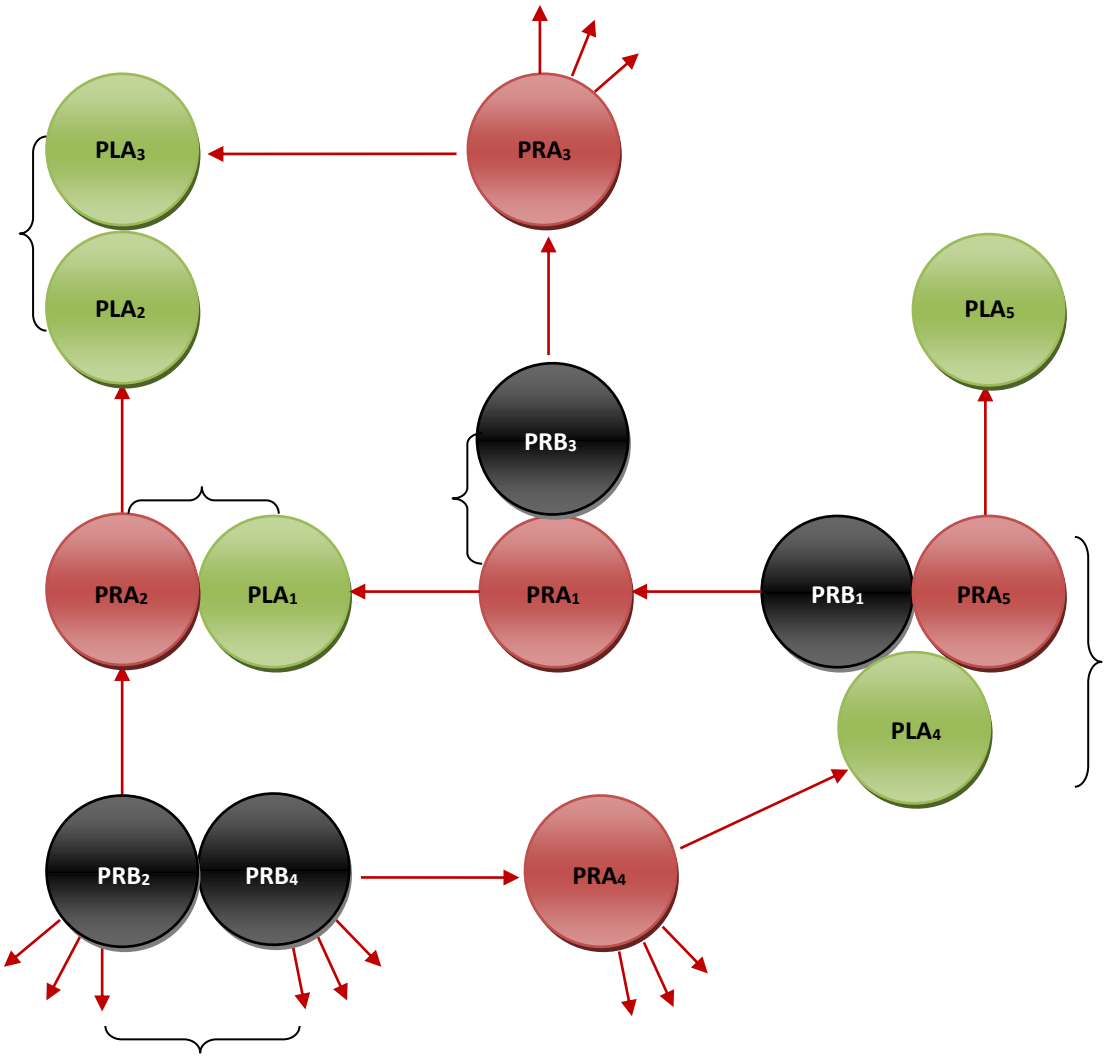
$$N_{PLA,t} = N_{PLA,t-1} + \left(r_{PLA} N_{PLA,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA,t-1}}{K_{PLA}} \right) \right) - \left(N_{PRA,t-1} cp_{PRA} \right) \quad (20)$$

$$N_{PRA,t} = N_{PRA,t-1} + \left(r_{PRA} N_{PRA,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA,t-1}}{K_{PRA}} \right) \right) \right) - \left(N_{PRB,t-1} cp_{PRB} \right) \quad (21)$$

$$N_{PRB,t} = N_{PRB,t-1} + \left(r_{PRB} N_{PRB,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB,t-1}}{K_{PRB}} \right) \right) \right) \quad (22)$$

3.3.Model hranidbene mreže

Hranidbena mreža je izgrađena od prethodno opisanih osnovnih tipova predator-plijen hranidbenih lanaca. Shema prikazuje strukturu hranidbene mreže sa pripadajućim komponentama i međusobnim interakcijama:



Veličina svake populacije koja čini komponentu pripadajućeg hranidbenog lanca, i u konačnici izgrađuje mrežu, prikazana je zasebnim izrazima.

a) Hranidbeni lanac broj 1

PLA1=PRA2

$$N_{PLA1,t} = N_{PLA1,t-1} + \left(r_{PLA1} N_{PLA1,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA1,t-1}}{K_{PLA1}} \right) \right) - \left(N_{PRA1,t-1} cp_{PRA1} \right) + N_{PRA2,t-1} + \left(\frac{N_{PLA2,t-1}}{K_{PLA2}} \right) r_{PRA2} N_{PRA2,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA2,t-1}}{K_{PRA2}} \right) \right) - \left(N_{PRB2,t-1} cp_{PRB2} \right) \quad (23)$$

PRA1=PRB3

$$N_{PRA1,t} = N_{PRA1,t-1} + \left(\frac{N_{PLA1,t-1}}{K_{PLA1}} \right) r_{PRA1} N_{PRA1,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA1,t-1}}{K_{PRA1}} \right) \right) - \left(N_{PRB1,t-1} cp_{PRB1} \right) + N_{PRB3,t-1} + \left(\frac{N_{PRA3,t-1}}{K_{PRA3}} \right) r_{PRB3} N_{PRB3,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB3,t-1}}{K_{PRB3}} \right) \right) \quad (24)$$

PRB1=PRA5=PLA4

$$N_{PRB1,t} = N_{PRB1,t-1} + \left(\frac{N_{PRA1,t-1}}{K_{PRA1}} \right) r_{PRB1} N_{PRB1,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB1,t-1}}{K_{PRB1}} \right) \right) + N_{PRA5,t-1} + \left(\frac{N_{PLA5,t-1}}{K_{PLA5}} \right) r_{PRA5} N_{PRA5,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA5,t-1}}{K_{PRA5}} \right) \right) - N_{PLA4,t-1} + \left(r_{PLA4} N_{PLA4,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA4,t-1}}{K_{PLA4}} \right) \right) - \left(N_{PRA4,t-1} cp_{PRA4} \right) \quad (25)$$

b) Hranidbeni lanac broj 2

PLA2=PLA3

$$N_{PLA2,t} = N_{PLA2,t-1} + \left(r_{PLA2} N_{PLA2,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA2,t-1}}{K_{PLA2}} \right) \right) - \left(N_{PRA2,t-1} cp_{PRA2} \right) - N_{PLA3,t-1} + \left(r_{PLA3} N_{PLA3,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA3,t-1}}{K_{PLA3}} \right) \right) - \left(N_{PRA3,t-1} cp_{PRA3} \right) \quad (26)$$

PRA2=PLA1

$$N_{PRA2,t} = N_{PRA2,t-1} + \left(\frac{N_{PLA2,t-1}}{K_{PLA2}} \right) r_{PRA2} N_{PRA2,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA2,t-1}}{K_{PRA2}} \right) \right) - \left(N_{PRB2,t-1} cp_{PRB2} \right) - N_{PLA1,t-1} + \left(r_{PLA1} N_{PLA1,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA1,t-1}}{K_{PLA1}} \right) \right) - \left(N_{PRA1,t-1} cp_{PRA1} \right) \quad (27)$$

PRB2=PRB4

$$N_{PRB2,_t} = N_{PRB2,t-1} + \left(r_{PRB2} N_{PRB2,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB2,t-1}}{K_{PRB2}} \right) \right) \right) + N_{PRB4,t-1} + \left(r_{PRB4} N_{PRB4,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB4,t-1}}{K_{PRB4}} \right) \right) \right) \quad (28)$$

c) Hranidbeni lanac broj 3

PLA3=PLA2

$$N_{PLA3,t} = N_{PLA3,t-1} + \left(r_{PLA3} N_{PLA3,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA3,t-1}}{K_{PLA3}} \right) \right) - \left(N_{PRA3,t-1} cp_{PRA3} \right) - N_{PLA2,t-1} + \left(r_{PLA2} N_{PLA2,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA2,t-1}}{K_{PLA2}} \right) \right) - \left(N_{PRA2,t-1} cp_{PRA2} \right) \quad (29)$$

PRA3

$$N_{PRA3,t} = N_{PRA3,t-1} + \left(r_{PRA3} N_{PRA3,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA3,t-1}}{K_{PRA3}} \right) \right) \right) - \left(N_{PRB3,t-1} cp_{PRB3} \right) \quad (30)$$

PRB3=PRA1

$$N_{PRB3,t} = N_{PRB3,t-1} + \left(\frac{N_{PRA3,t-1}}{K_{PRA3}} \right) r_{PRB3} N_{PRB3,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB3,t-1}}{K_{PRB3}} \right) \right) + N_{PRA1,t-1} + \left(\frac{N_{PLA1,t-1}}{K_{PLA1}} \right) r_{PRA1} N_{PRA1,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA1,t-1}}{K_{PRA1}} \right) \right) - \left(N_{PRB1,t-1} cp_{PRB1} \right) \quad (31)$$

d) Hranidbeni lanac broj 4:

PLA4=PRA5=PRB1

$$N_{PLA4,t} = N_{PLA4,t-1} + \left(r_{PLA4} N_{PLA4,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA4,t-1}}{K_{PLA4}} \right) \right) - \left(N_{PRA4,t-1} cp_{PRA4} \right) + N_{PRA5,t-1} + \left(\frac{N_{PLA5,t-1}}{K_{PLA5}} \right) r_{PRA5} N_{PRA5,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA5,t-1}}{K_{PRA5}} \right) \right) + N_{PRB1,t-1} + \left(\frac{N_{PRA1,t-1}}{K_{PRA1}} \right) r_{PRB1} N_{PRB1,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB1,t-1}}{K_{PRB1}} \right) \right) \quad (32)$$

PRA4

$$N_{PRA4,t} = N_{PRA4,t-1} + \left(r_{PRA4} N_{PRA4,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA4,t-1}}{K_{PRA4}} \right) \right) \right) - \left(N_{PRB4,t-1} cp_{PRB4} \right) \quad (33)$$

PRB4=PRB2

$$N_{PRB4,t} = N_{PRB4,t-1} + \left(r_{PRB4} N_{PRB4,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB4,t-1}}{K_{PRB4}} \right) \right) \right) + N_{PRB2,t-1} + \left(r_{PRB2} N_{PRB2,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB2,t-1}}{K_{PRB2}} \right) \right) \right) \quad (34)$$

e) Hranidbeni lanac broj 5

PLA5

$$N_{PLA5,t} = N_{PLA5,t-1} + \left(r_{PLA5} N_{PLA5,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA5,t-1}}{K_{PLA5}} \right) \right) - \left(N_{PRA5,t-1} cp_{PRA5} \right) \quad (35)$$

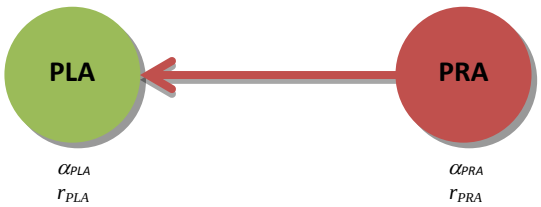
PRA5=PRB1=PLA4

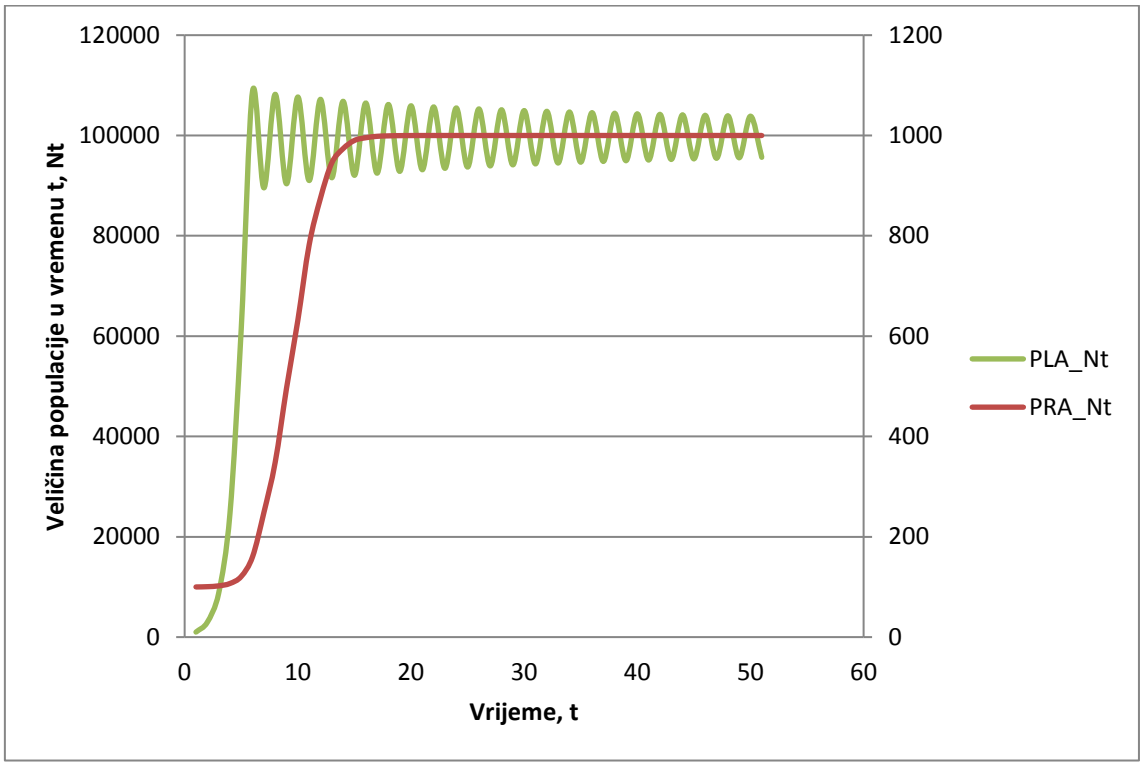
$$\begin{aligned} N_{PRA5,t} = {} & N_{PRA5,t-1} + \left(\frac{N_{PLA5,t-1}}{K_{PLA5}} \right) r_{PRA5} N_{PRA5,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRA5,t-1}}{K_{PRA5}} \right) \right) + \\ & N_{PRB1,t-1} + \left(\frac{N_{PRA1,t-1}}{K_{PRA1}} \right) r_{PRB1} N_{PRB1,t-1} \left(1 - \left(\frac{N_{PRB1,t-1}}{K_{PRB1}} \right) \right) - \\ & N_{PLA4,t-1} + \left(r_{PLA4} N_{PLA4,t-1} \left(1 - \frac{N_{PLA4,t-1}}{K_{PLA4}} \right) \right) - \left(N_{PRA4,t-1} cp_{PRA4} \right) \end{aligned} \quad (36)$$

4. REZULTATI

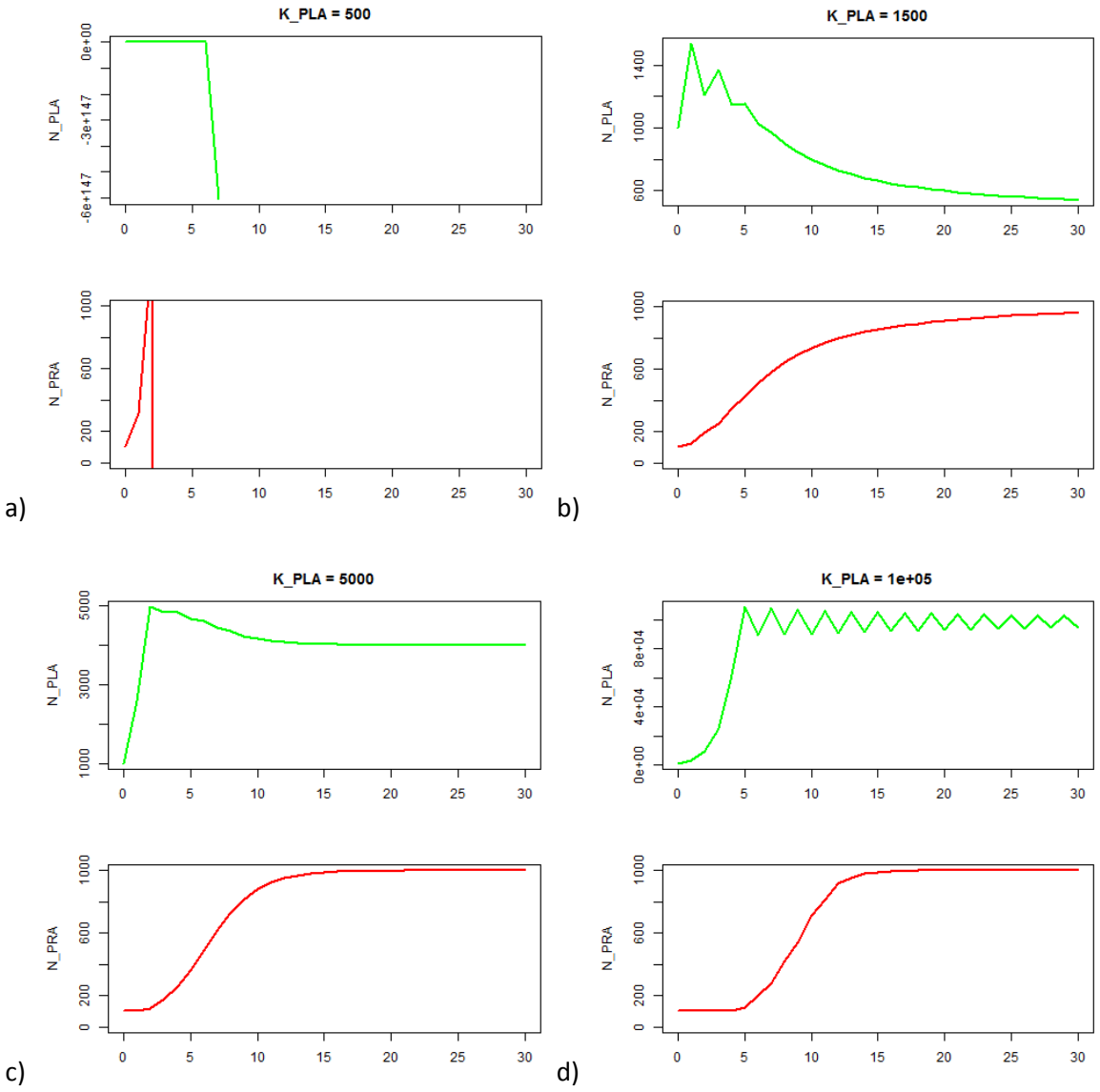
4.1.Hranidbeni lanci

U prvom scenariju je opisan diskretan rast populacije plijena s predatorom I. reda u slučaju kada je populacija predatora ovisna o veličini populacije plijena odnosno ne koristi niti jedan drugi izvor ishrane. Ako plijen ide u ekstinkciju ide i predator. U uvjetima konstantnih parametara populacije, nakon početnog naglog rasta populacija predatora se stabilizira kada dosegne razinu nosivog kapaciteta, dok populacija plijena titra (Slika 1). Rast populacije plijena i predatora kroz promjenu K_PLA prikazan je kroz četiri grafička prikaza. Povećanjem K_PLA rastu obje populacije, pri čemu se populacija predatora stabilizira, a plijena titra (Slika 2). Kada je K_PLA manji od 1500 nema uvjeta za održavanje populacija te obje idu u ekstinkciju. Promjenom K_PRA, populacija plijena titra do određene točke (K_PRA=10000) nakon koje počne opadati zbog velike prisutnosti predatora (Slika 3). Promjenom r_PLA prvotno dolazi do logističkog rasta obje populacije nakon čega nastupaju nepravilne fluktuacije populacije plijena i postepeni pad rasta te konačni kolaps obje populacije (Slika 4). Promjenom r_PRA vidljiv je rast u obje populacije sa oscilacijama u populaciji plijena (Slika 5). Nakon određenog praga dolazi do nepravilnog titranja i kolapsa populacije predatora. Grafički prikazi promjene varijable mcp prikazuju kako se mijenjaju veličine populacija s obzirom na količinu plijena koju predator može proždrijeti, odnosno s obzirom na koeficijent predacije. Rastom koeficijenta predacije dolazi do blagog pada populacije plijena (Slika 6). Smanjenjem populacije plijena dolazi do smanjenja populacije predatora nakon čega slijedi oporavak populacije plijena.

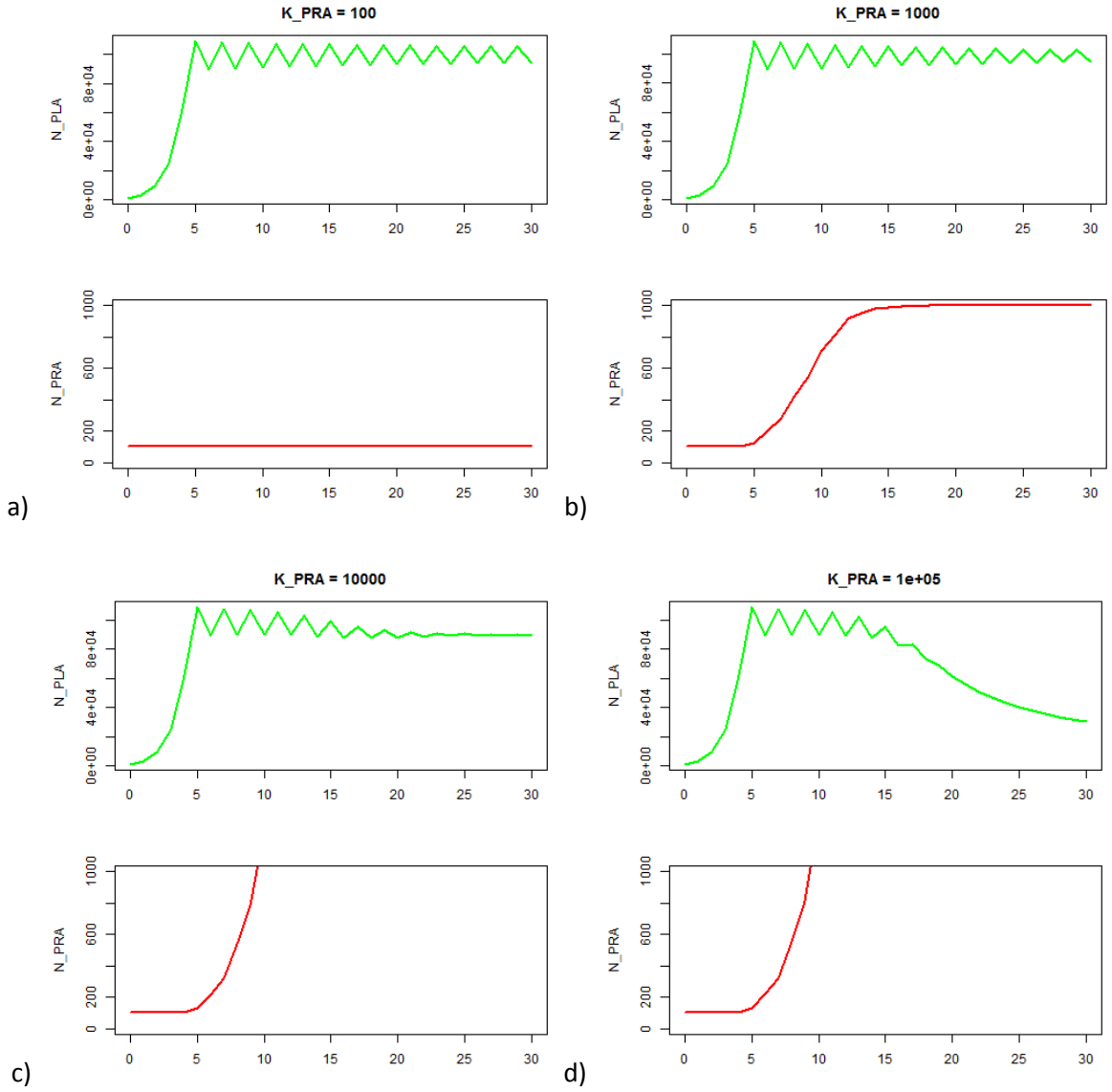




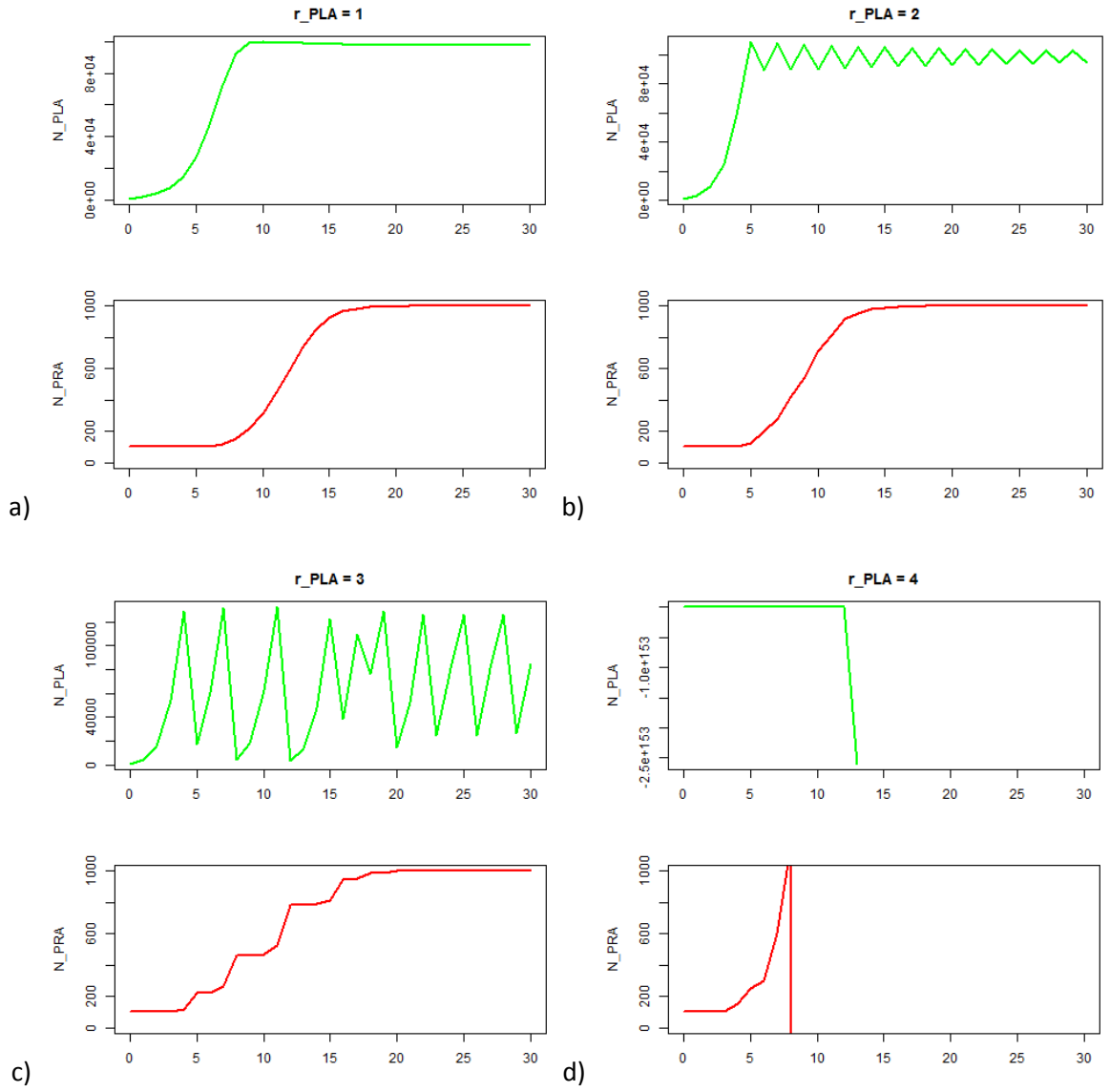
Slika 1. Grafički prikaz diskretnog rasta populacije plijena, PLA s predatorom I. reda, PRA tijekom vremena, t kada je populacija predatora ovisna o veličini populacije plijena; prikazan je rast populacija uz konstantan koeficijent rasta *r*, kapacitet populacije *K* i koeficijent predacije *cp*.



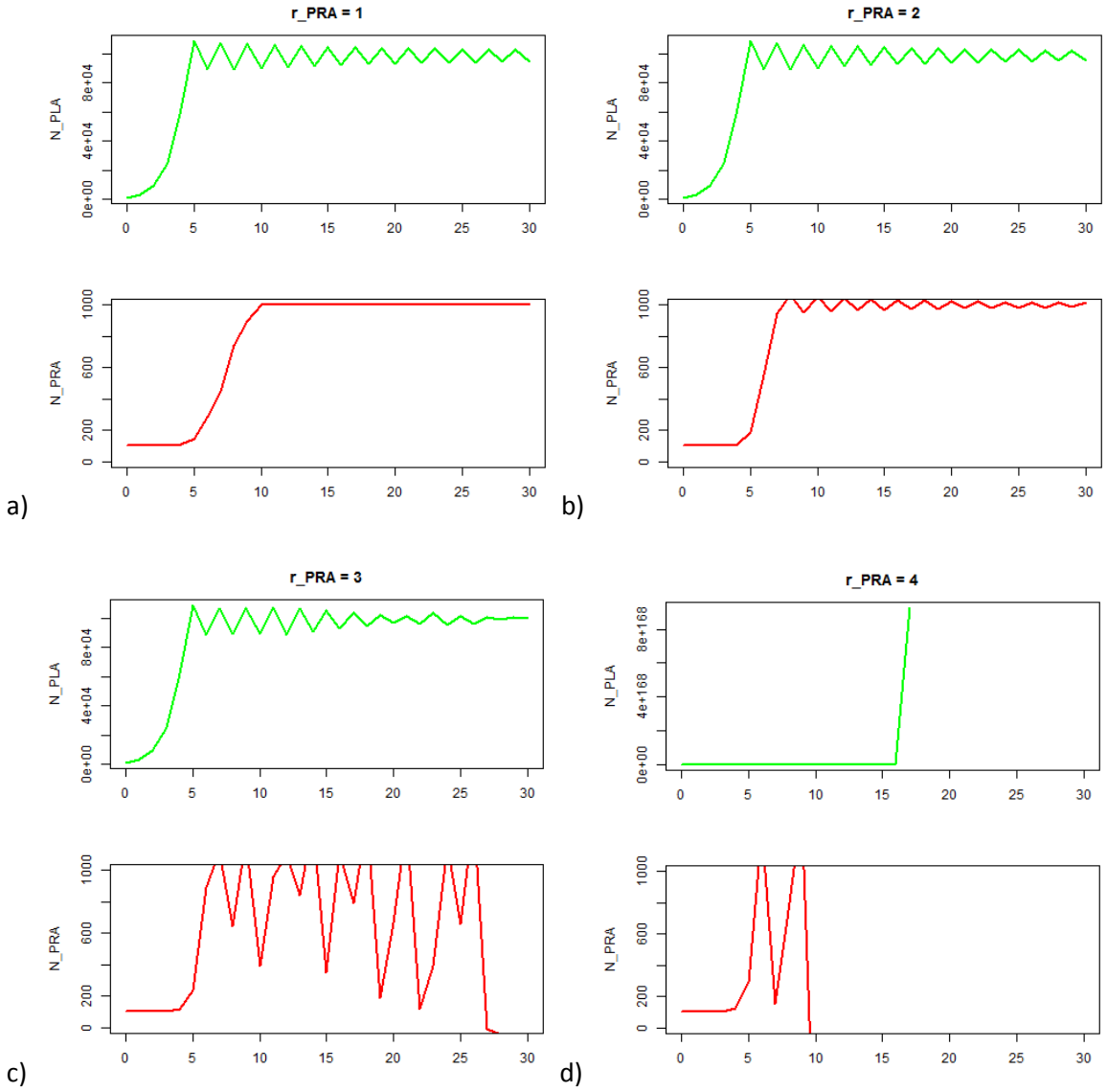
Slika 2. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu kapaciteta populacije plijena, K_PLA kroz vrijeme, t: a) K=500, b) K=1500, c) K=5000, d) K=10000.



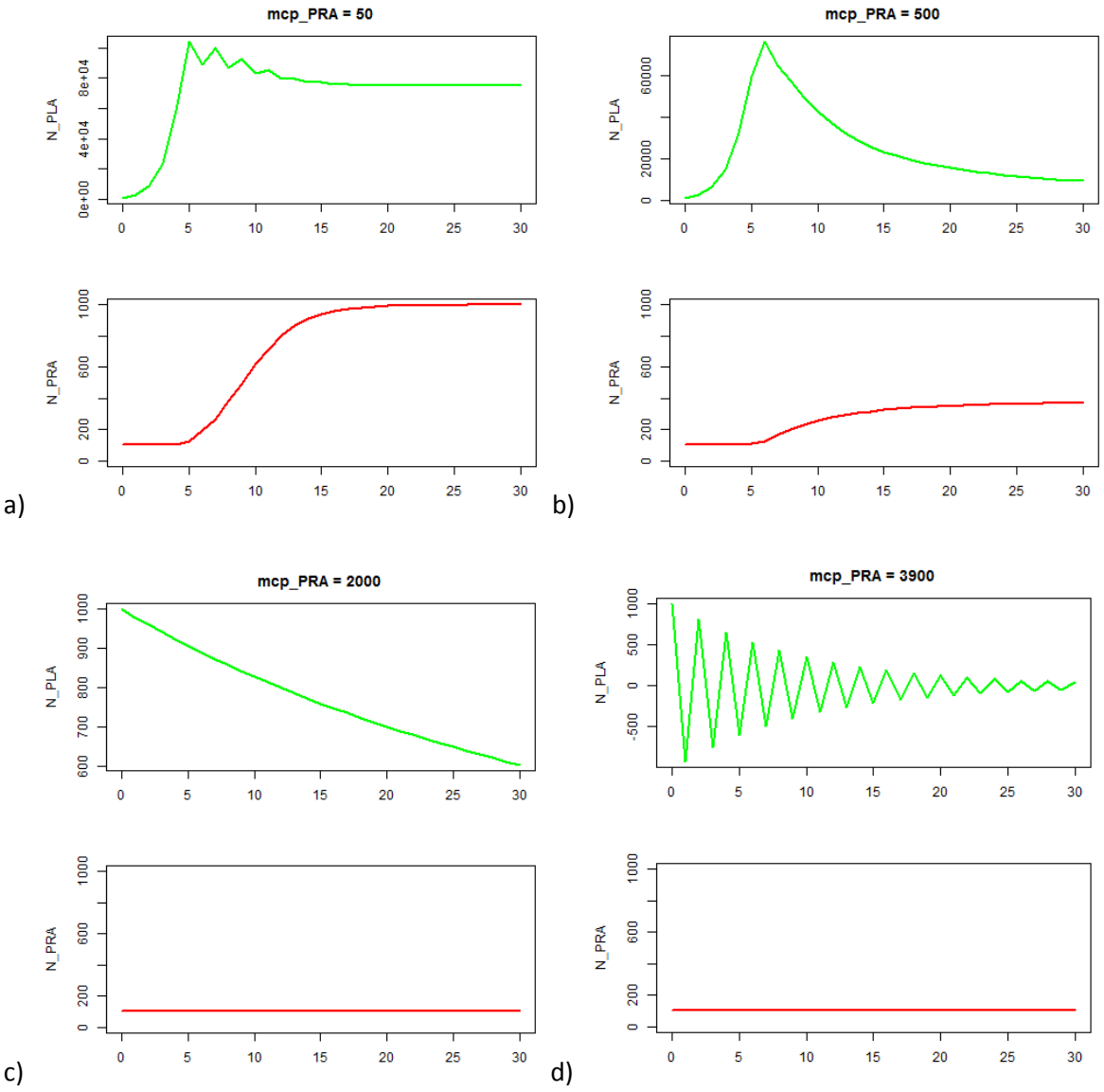
Slika 3. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora I. reda, K_PRA kroz vrijeme, t: a) K = 100, b) K=1000, c) K=10000, d) K=100000.



Slika 4. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije plijena, r_PLA kroz vrijeme, t: a) r =1, b) r=2, c) r=3, d) r=4.

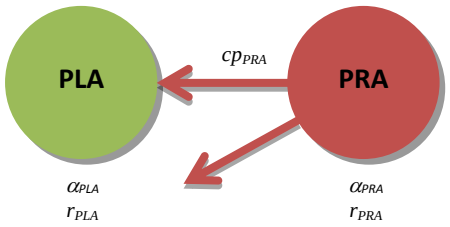


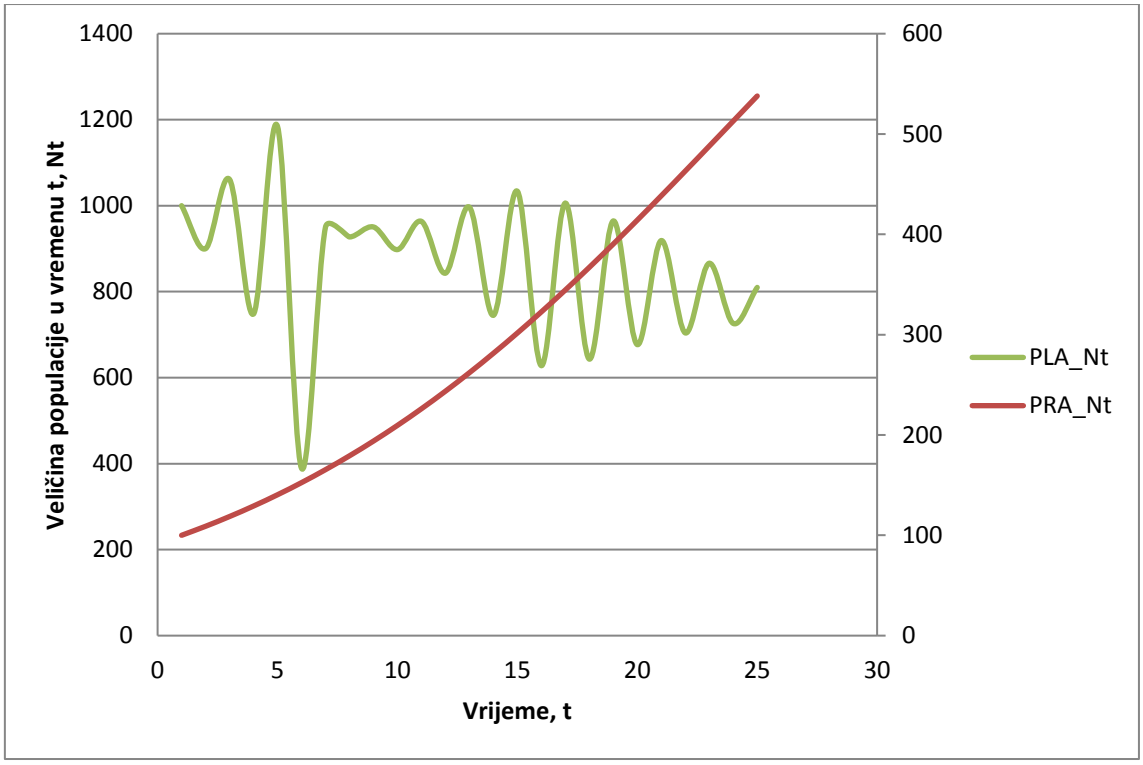
Slika 5. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora I. reda, r_PRA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=4.



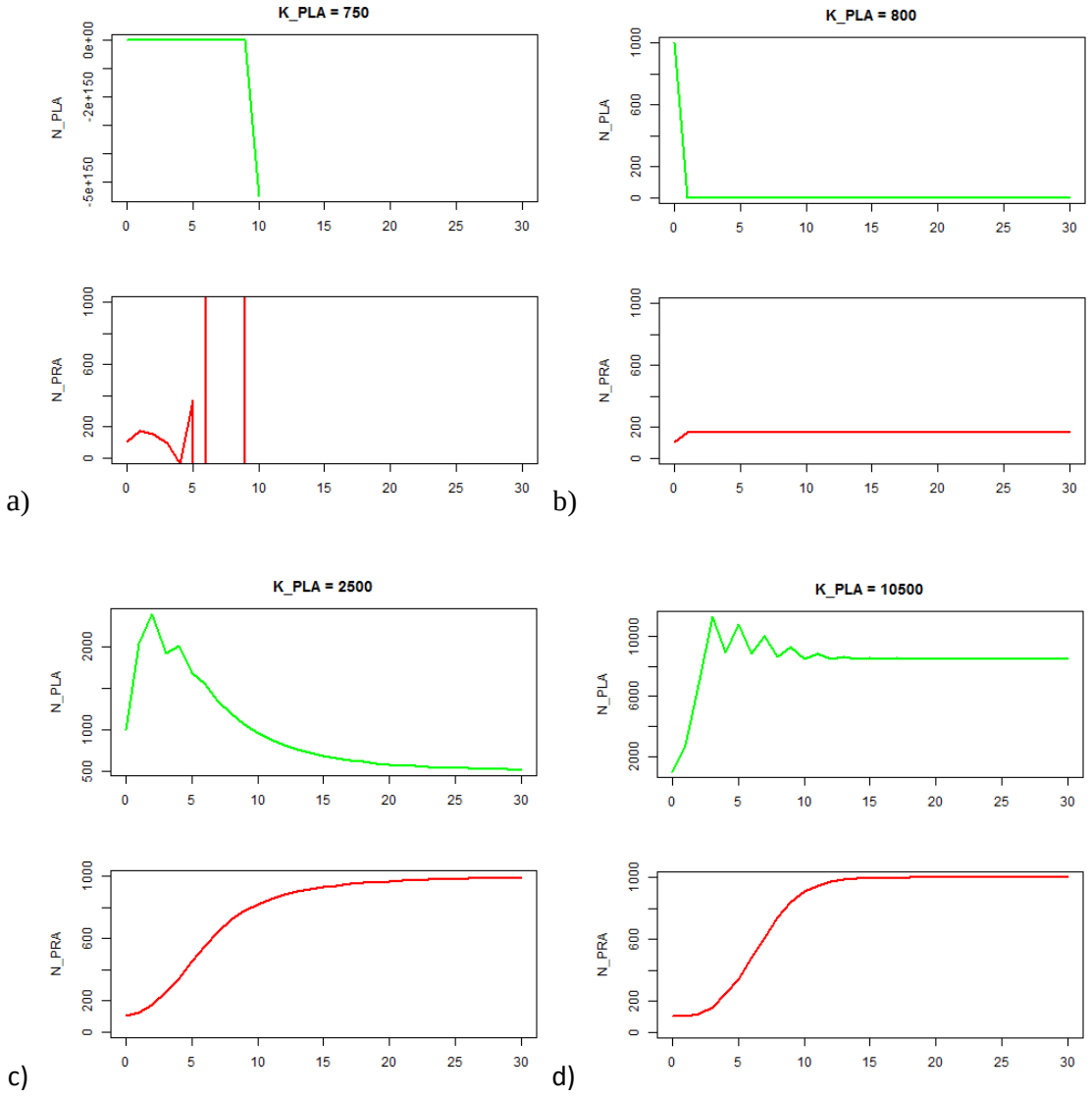
Slika 6. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora I. reda, cp_PRA kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp* odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=50, b) mcp=500, c) mcp=2000, d) mcp=3900.

Drugim scenarijem opisan je diskretan rast populacije plijena s predatorom I. reda kada populacija predatora ima dodatan izvor prehrane, odnosno nije ovisna o populaciji plijena. U uvjetima konstantnih parametara populacije zabilježeno je titranje populacije plijena i gotovo eksponencijalni rast populacije predatora (Slika 7). Povećanjem K_PLA dolazi do logističkog rasta populacije predatora te stabilizacije populacije plijena (Slika 8). Promjena K_PRA početno dovodi do titranja populacije plijena koja nakon nekog vremena opada i naposljetku ide u ekstinkciju, dok populacija predatora logistički raste (Slika 9). Rastom r_PLA dolazi do rasta populacije predatora, dok plijen ide u ekstinkciju (Slika 10). Rast r_PRA dovodi do titranja te kasnijeg rasta populacije plijena, dok populacija predatora nakon početnog rasta pokazuje titranje (Slika 11). Povećanjem broja jedinki koje predator može konzumirati, odnosno povećanjem cp_PRA (koeficijent predacije predatora I. reda), dolazi do pada u populaciji plijena i konačne ekstinkcije, dok populacija predatora nakon početnog rasta ulazi u stanje titranja (Slika 12).

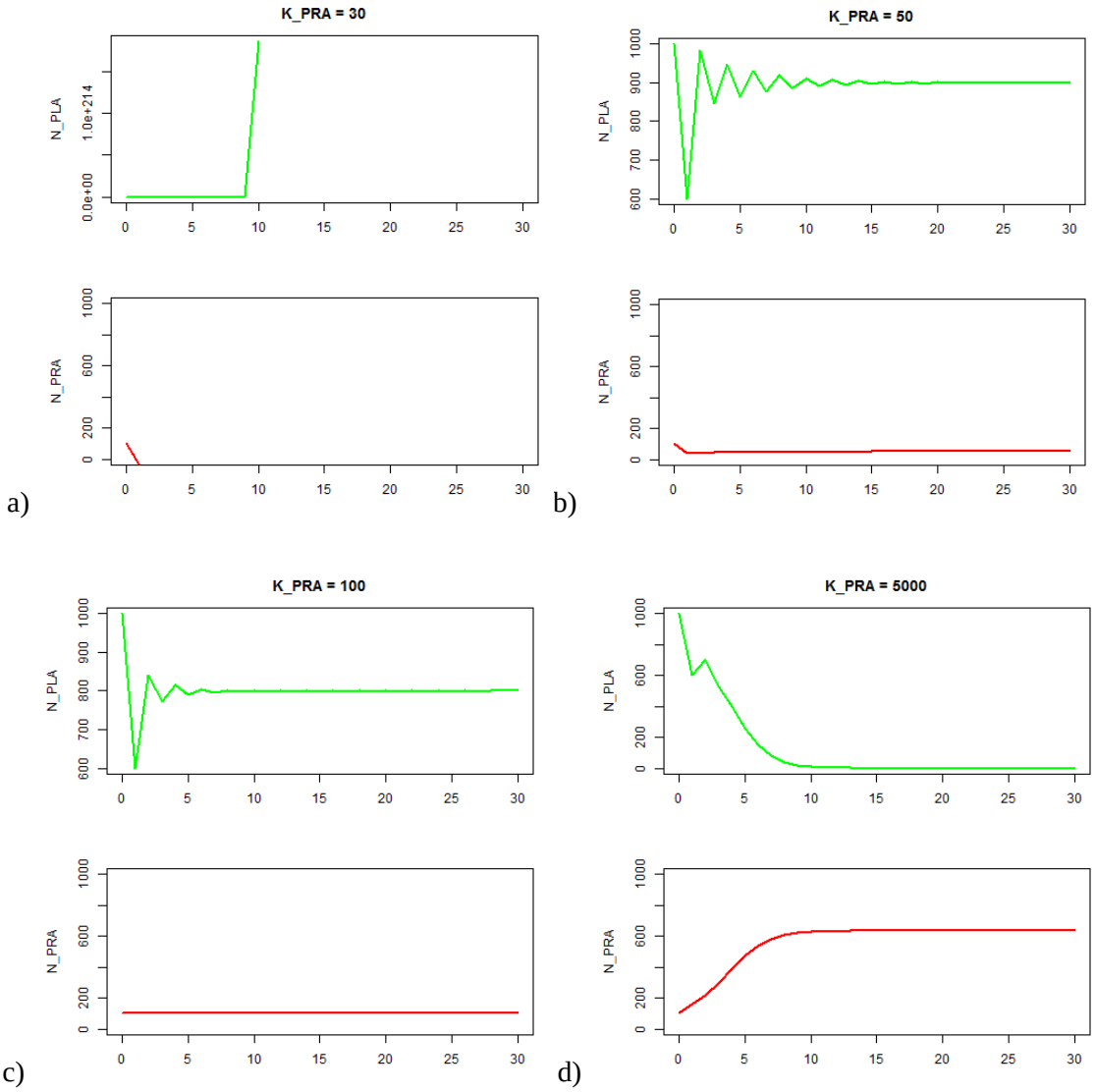




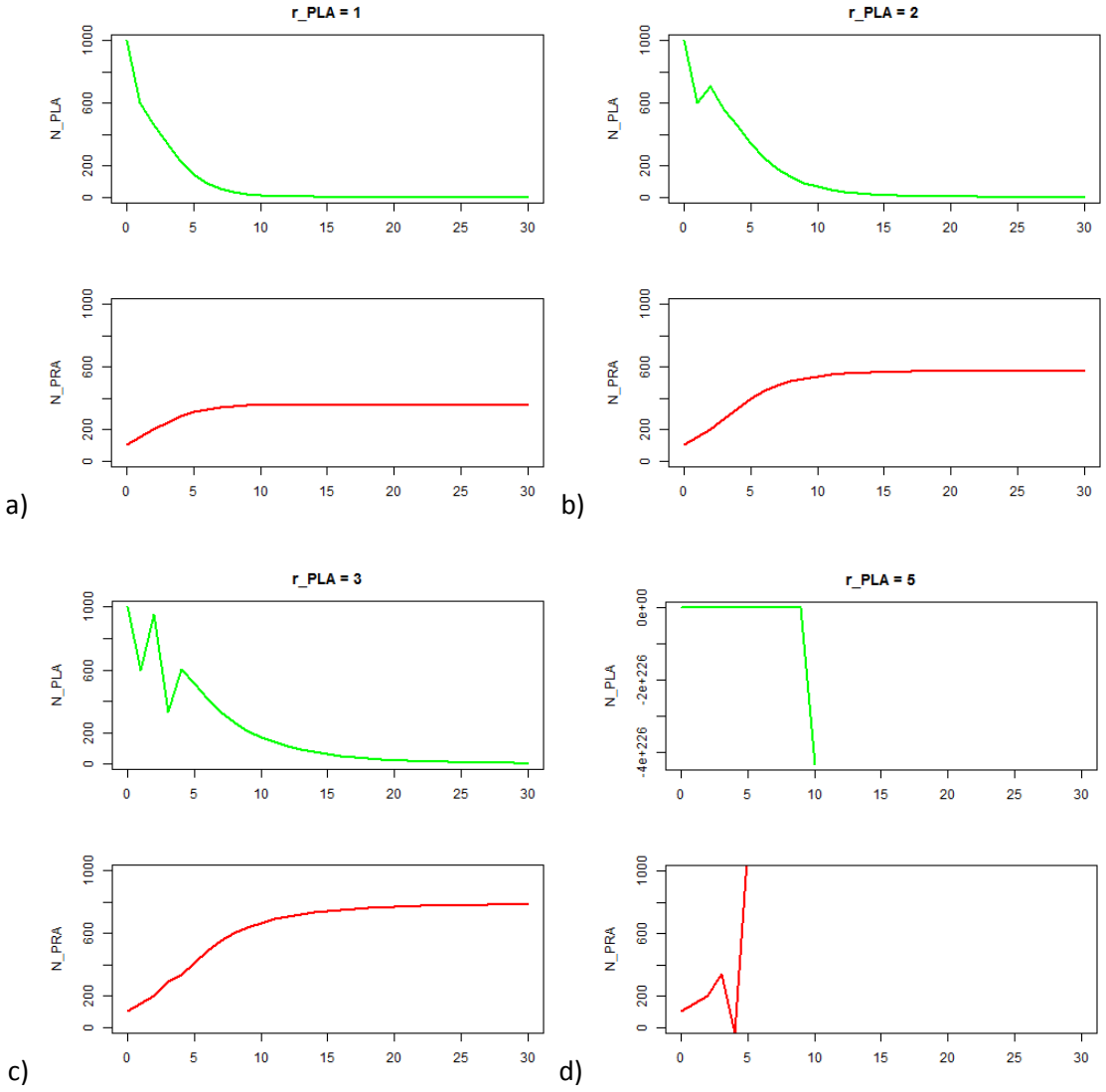
Slika 7. Grafički prikaz rasta populacije plijena, PLA s predatorom I. reda, PRA tijekom vremena, t kada populacija predatora nije ovisna o veličini populacije plijena; prikazan je rast populacija uz konstantan koeficijent rasta *r*, kapacitet populacije *K* i koeficijent predacije *cp*.



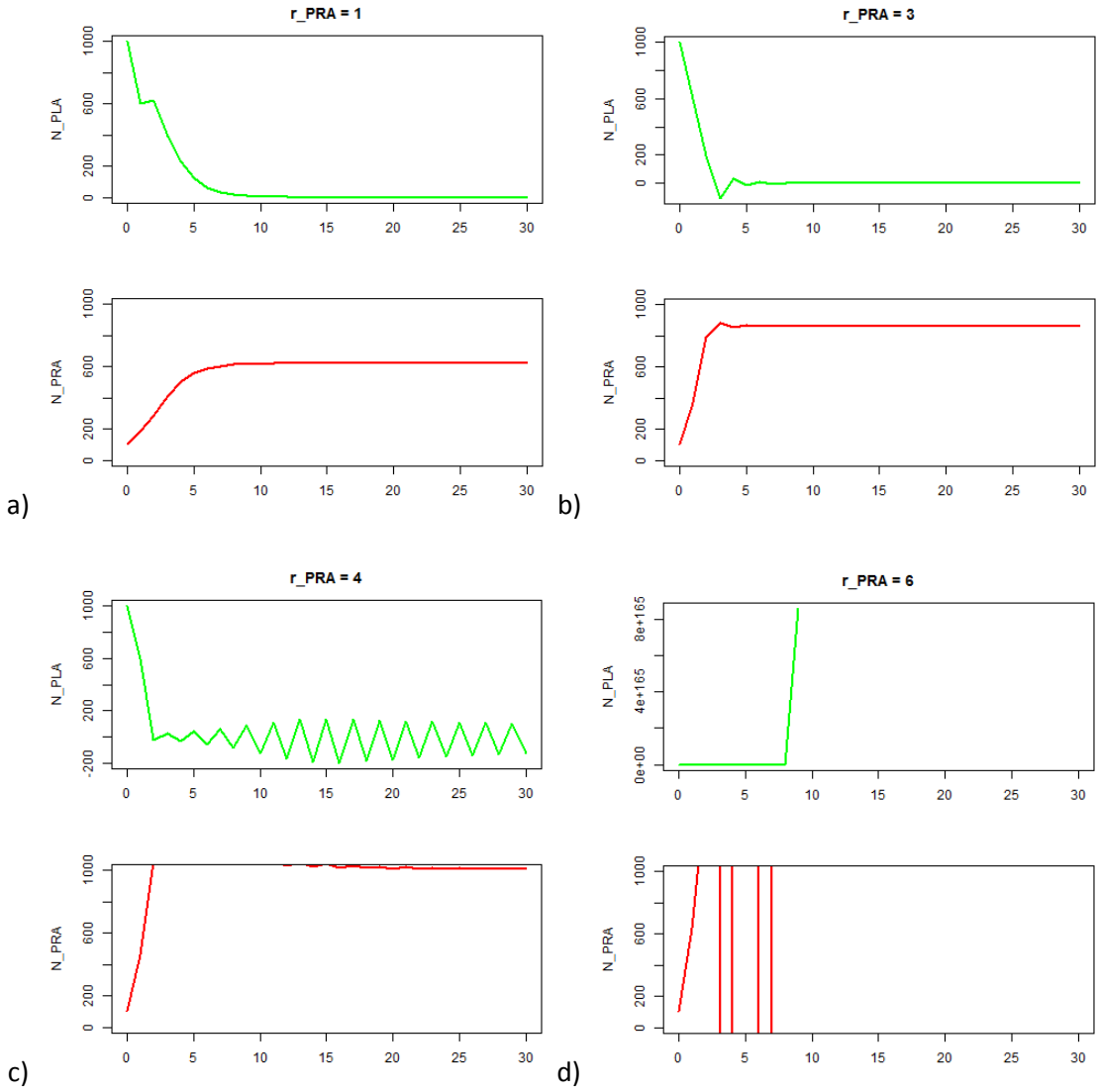
Slika 8. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu kapaciteta populacije plijena, K_PLA kroz vrijeme, t: a) K=750, b) K=800, c) K=2500, d) K=10500.



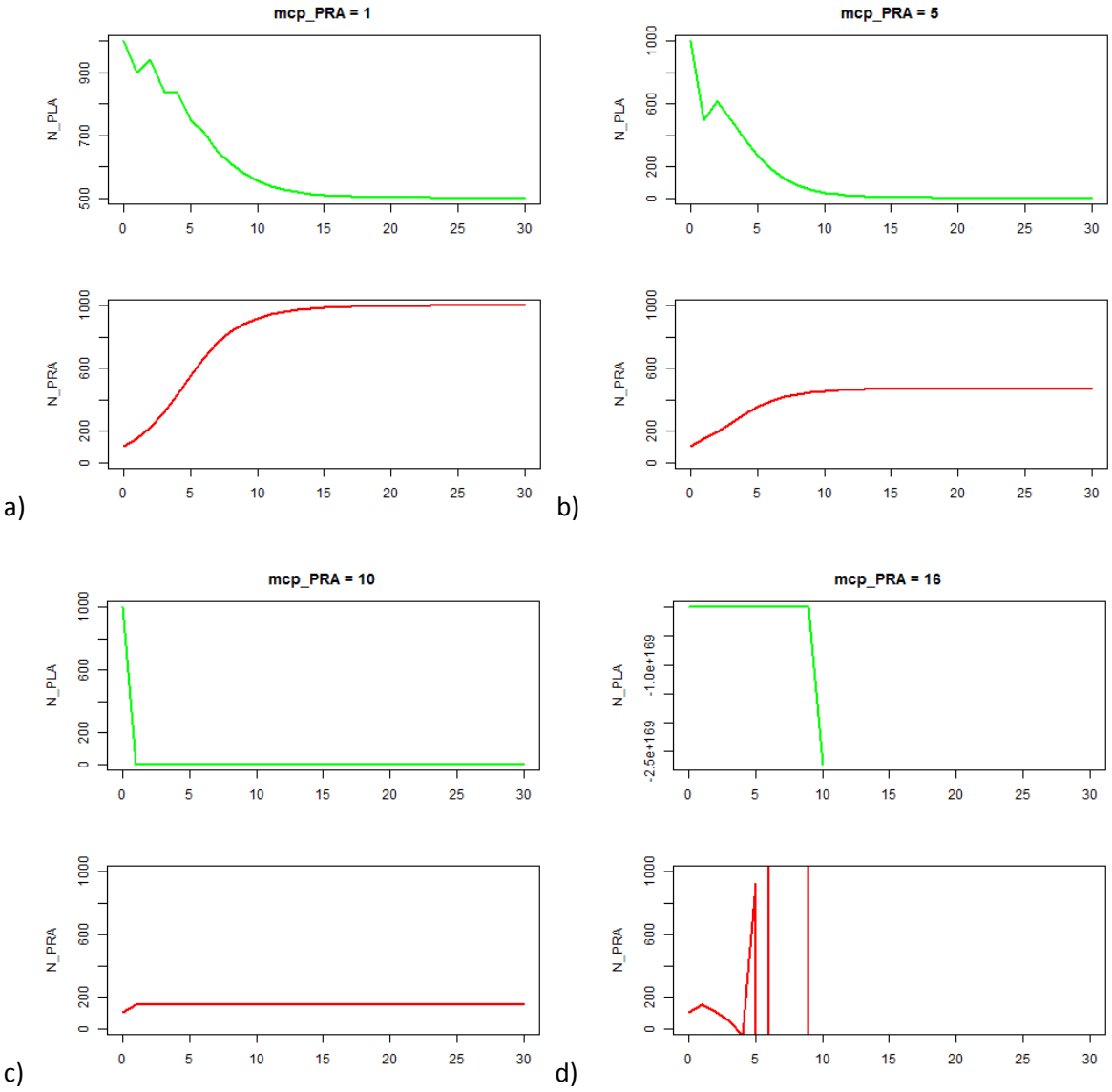
Slika 9. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora I. reda, K_PRA kroz vrijeme, t: a) K=30, b) K=50, c) K=100, d) K=5000.



Slika 10. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije plijena, r_PLA kroz vrijeme, t: s) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=5.

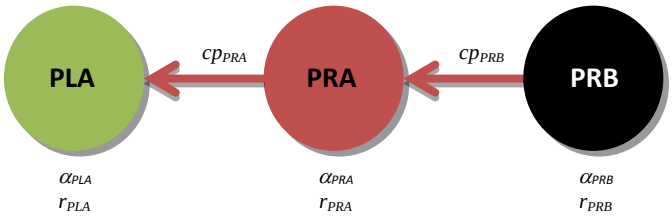


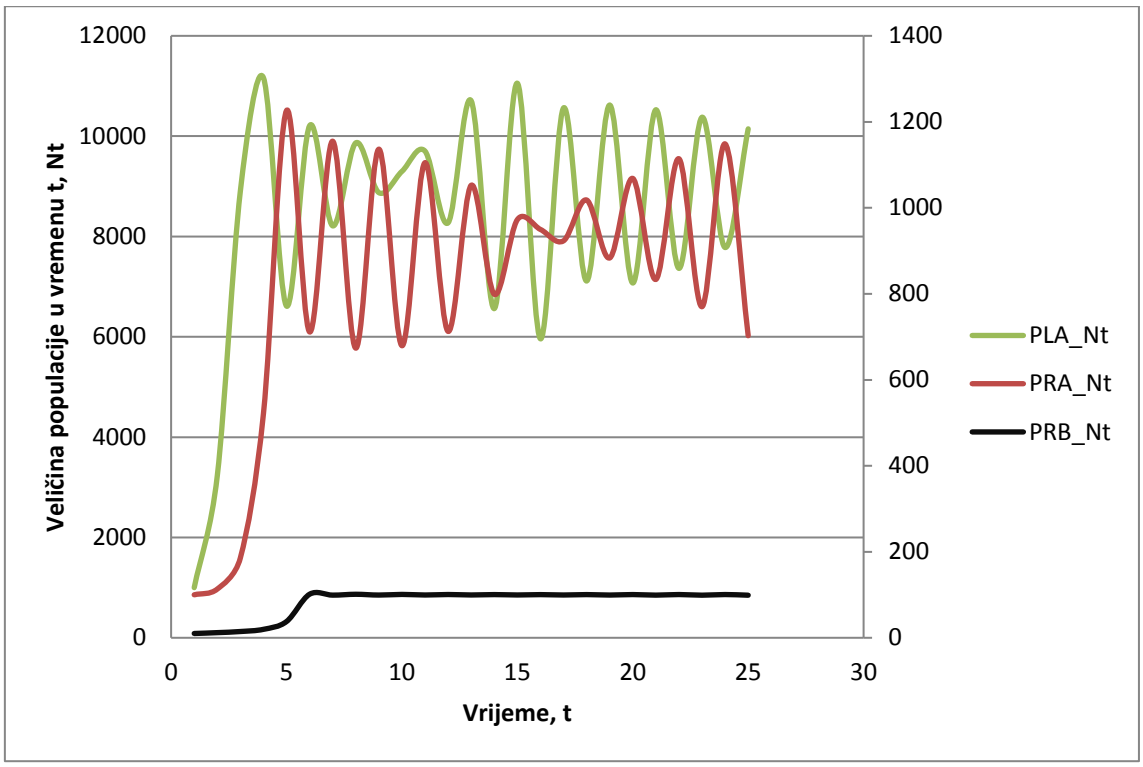
Slika 11. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora I. reda, r_PRA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=3, c) r=4, d) r=6.



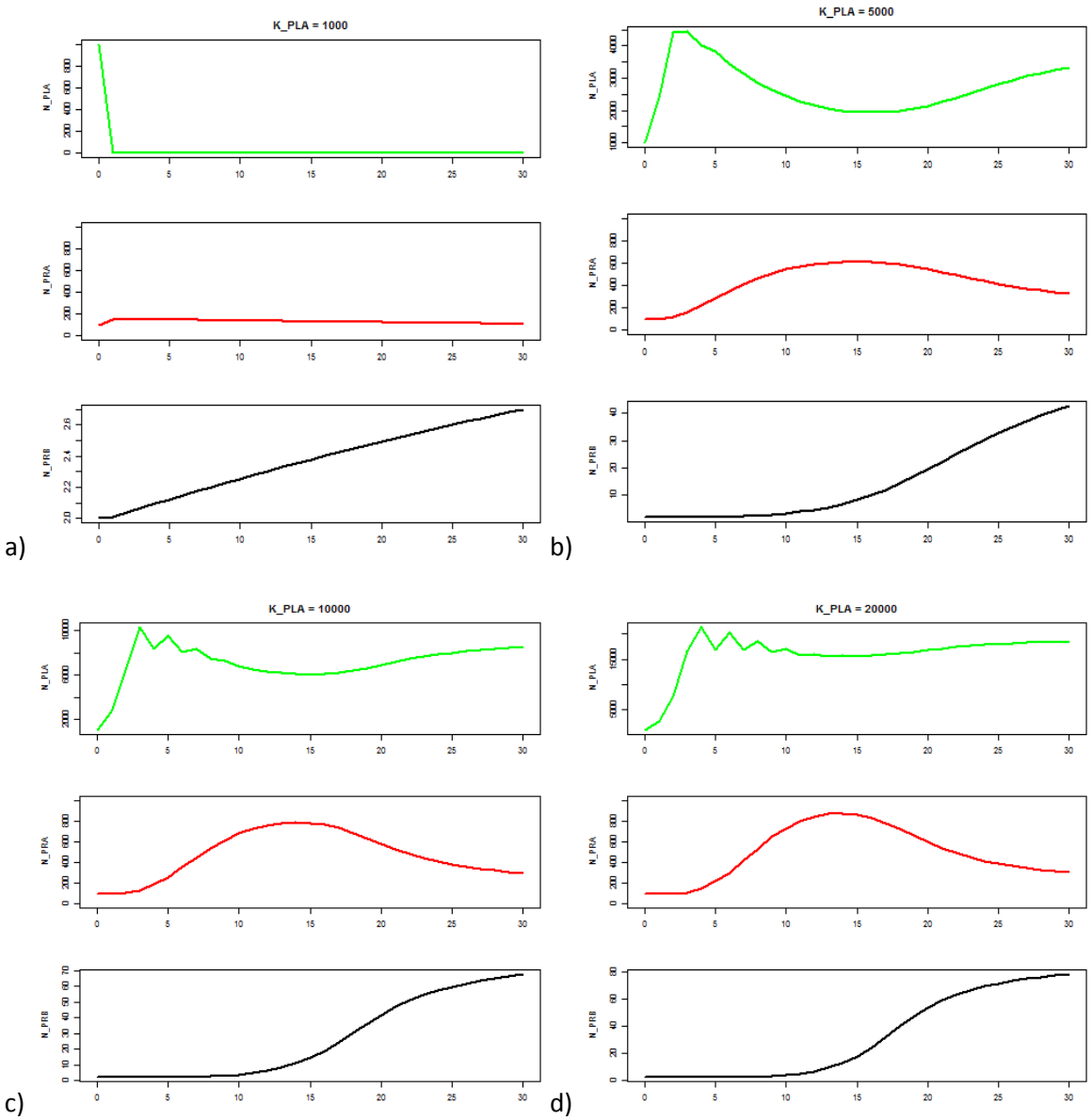
Slika 12. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora I. reda, cp_PRA kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=1, b) mcp=5, c) mcp=10, d) mcp=16.

Trećim scenarijem prikazan je diskretan rast populacije plijena sa predatorima I. i II. reda u slučaju kada su predatori ovisni o populaciji plijena. U uvjetima konstantnih parametara populacije vidljive su titrajuće populacije plijena i predatora I. reda te rast i stabilizacija populacije predatora II. reda (Slika 13). Povećanjem K_PLA dolazi do postupne stabilizacije populacije plijena (Slika 14). Nakon početnog logističkog rasta populacije predatora I. reda dolazi do postupnog pada, dok predator II. reda raste linearno te postupno prelazi u logistički rast. Nadalje, promjenom K_PRA veličina populacije plijena nakon početnih titracija opada dok predatori I. i II. reda bilježe rast u veličini populacija (Slika 15). Promjena K_PRB dovodi do blagog porasta u veličini populacije plijena (Slika 16). Populacija predatora I. reda nakon početnog rasta bilježi pad, dok populacija predatora II. reda raste logistički. Promjenom r_PLA dolazi do titranja populacije plijena pri čemu populacije predatora oba reda nakon početnog blagog rasta počinju opadati (Slika 17). Naposljetku sve tri populacije idu u ekstinkciju. U slučaju promjene r_PRA sve tri populacije u početku bilježe blagi rast nakon čega slijede oscilacije u veličini populacija (Slika 18). Promjenom r_PRB, populacije predatora bilježe rast dok populacija plijena opada (Slika 19). Naposljetku predatori idu u ekstinkciju, a populacija plijena bilježi nagli porast. Povećanje cp_PRA dovodi do blagog pada populacije plijena te do rasta populacije predatora I. reda (Slika 20). Populacija predatora I. reda postaje dostupnija predatoru II. reda pri čemu dolazi do smanjenja populacije prvog i linearnog rasta populacije drugog predatora. S druge strane povećanjem cp_PRB dolazi do smanjenja populacije predatora I. reda (Slika 21). Predator II. reda proždire veći broj jedinki predatora I. reda prilikom čega dolazi do rasta i oscilacija u populaciji plijena.

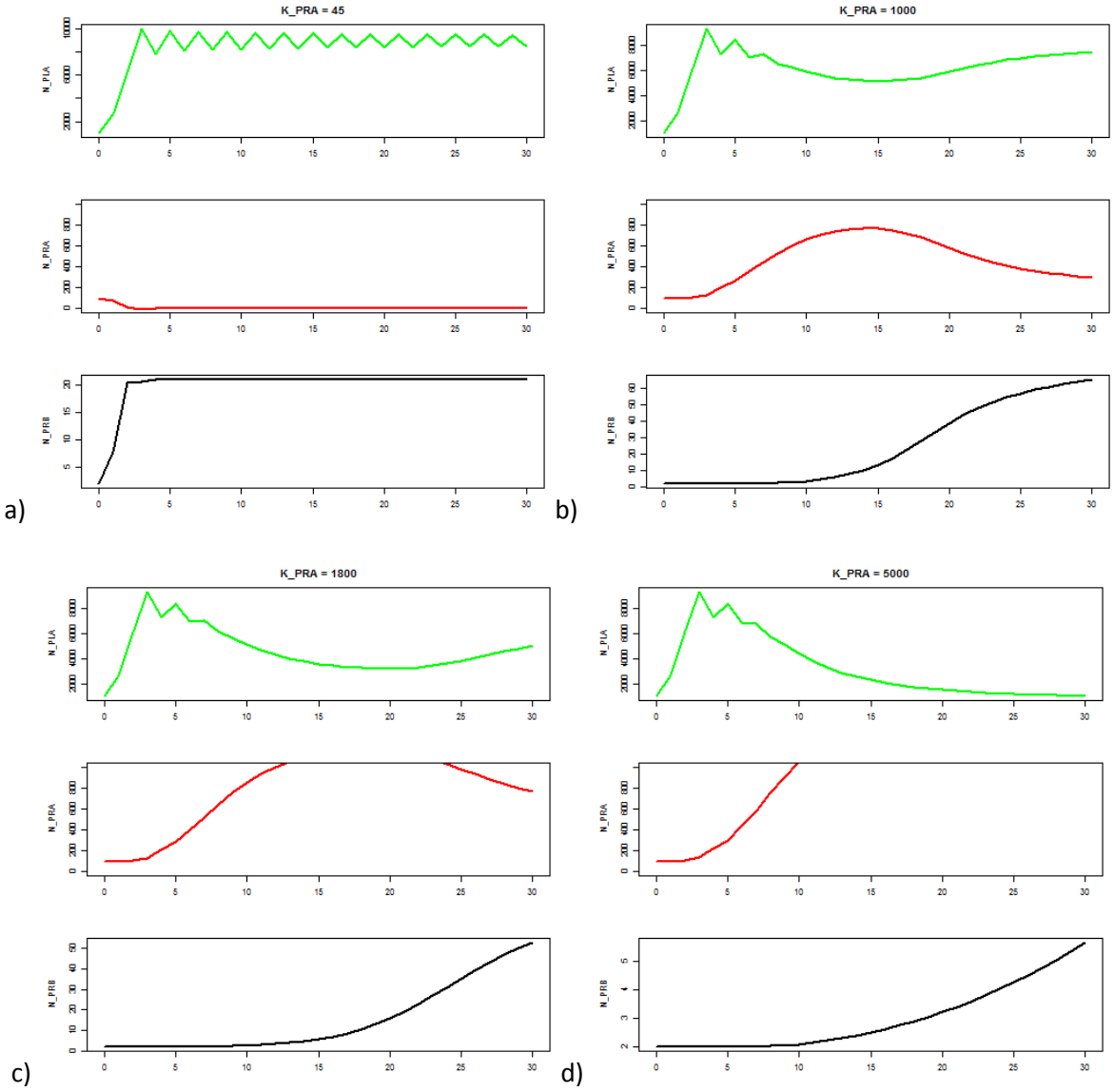




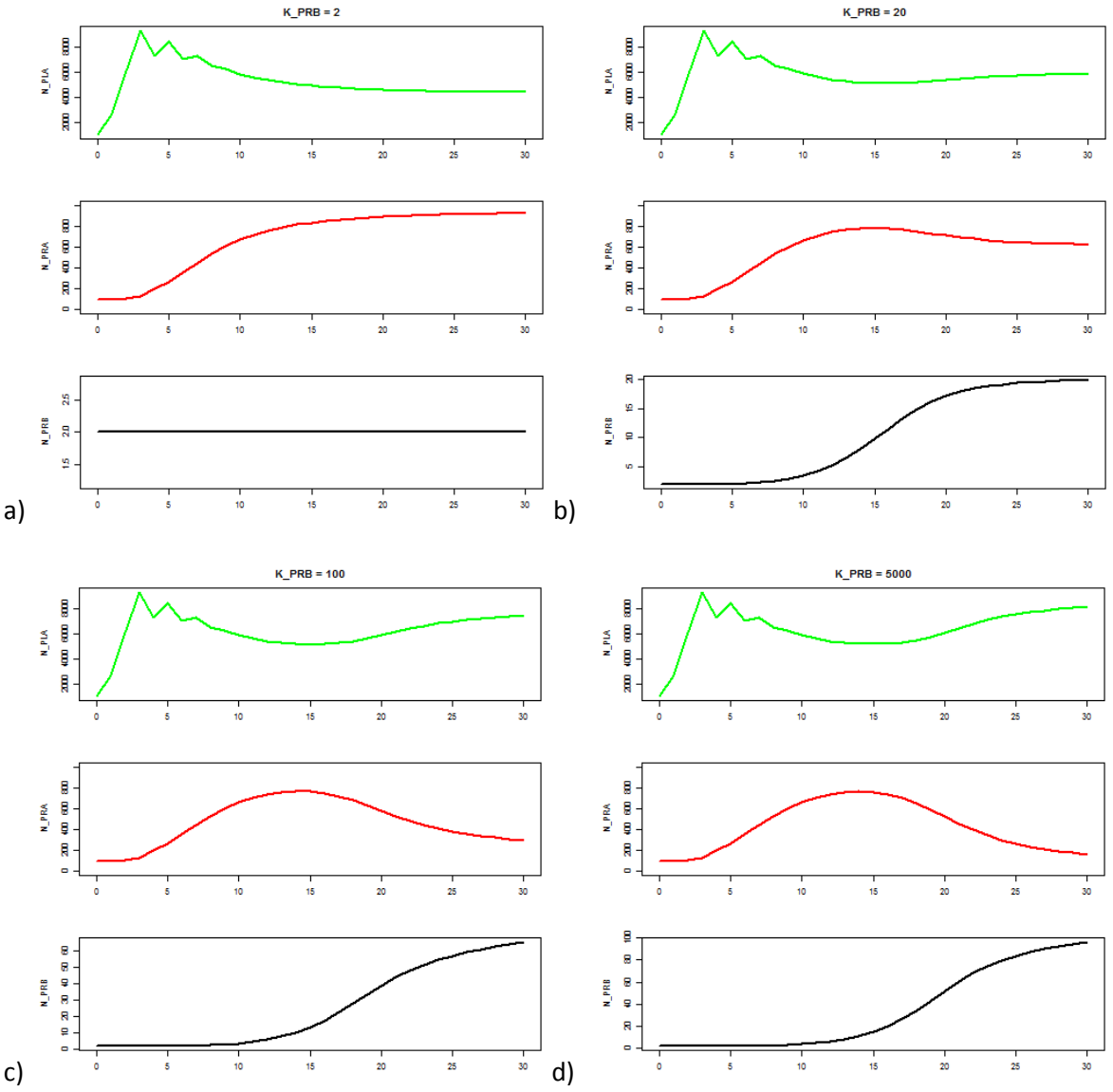
Slika 13. Grafički prikaz diskretnog rasta populacije plijena, PLA s predatorima I. i II. reda (PRA i PRB) tijekom vremena, t kada je populacija predatora II. reda ovisna o veličini populacije plijena i predatora I. reda; prikazan je rast populacija uz konstantan koeficijent rasta *r*, kapacitet populacije *K* i koeficijent predacije *cp*.



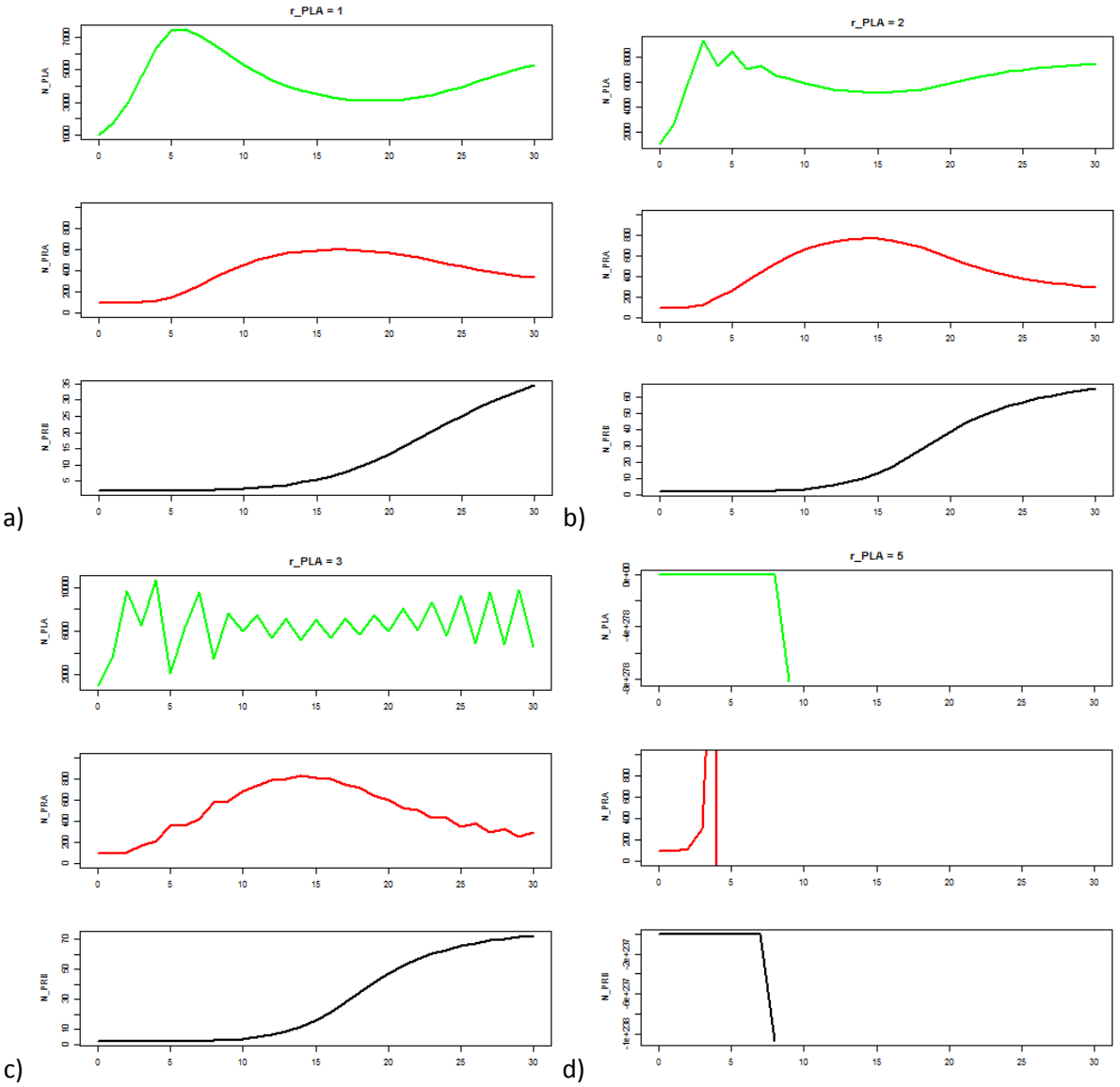
Slika 14. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije plijena, K_PLA kroz vrijeme, t: a) K=1000, b) K=5000, c) K=10000, d) K=20000.



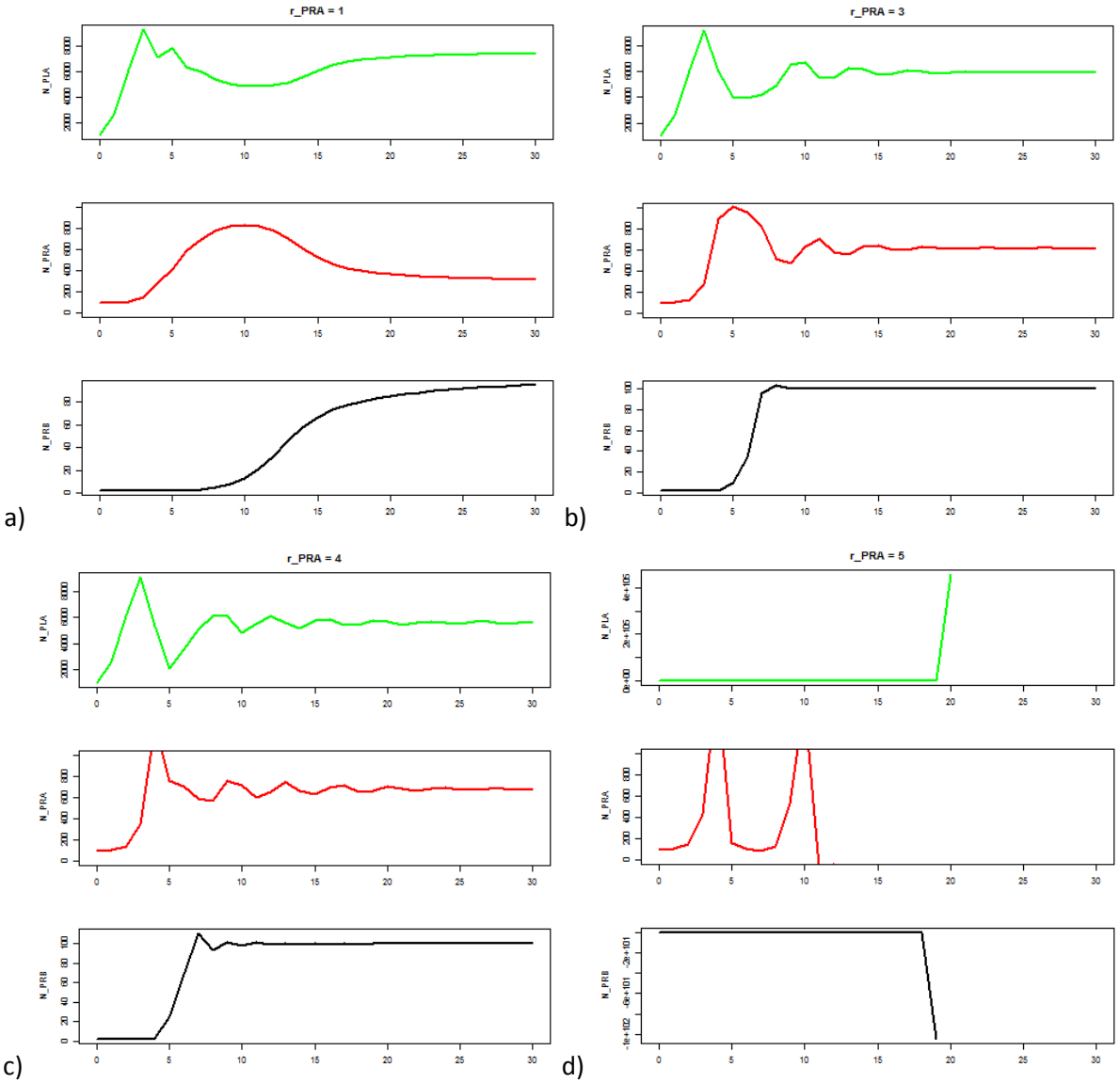
Slika 15. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora I. reda, K_PRA kroz vrijeme, t: a) K=45, b) K=1000, c) K=1800, d) K=5000.



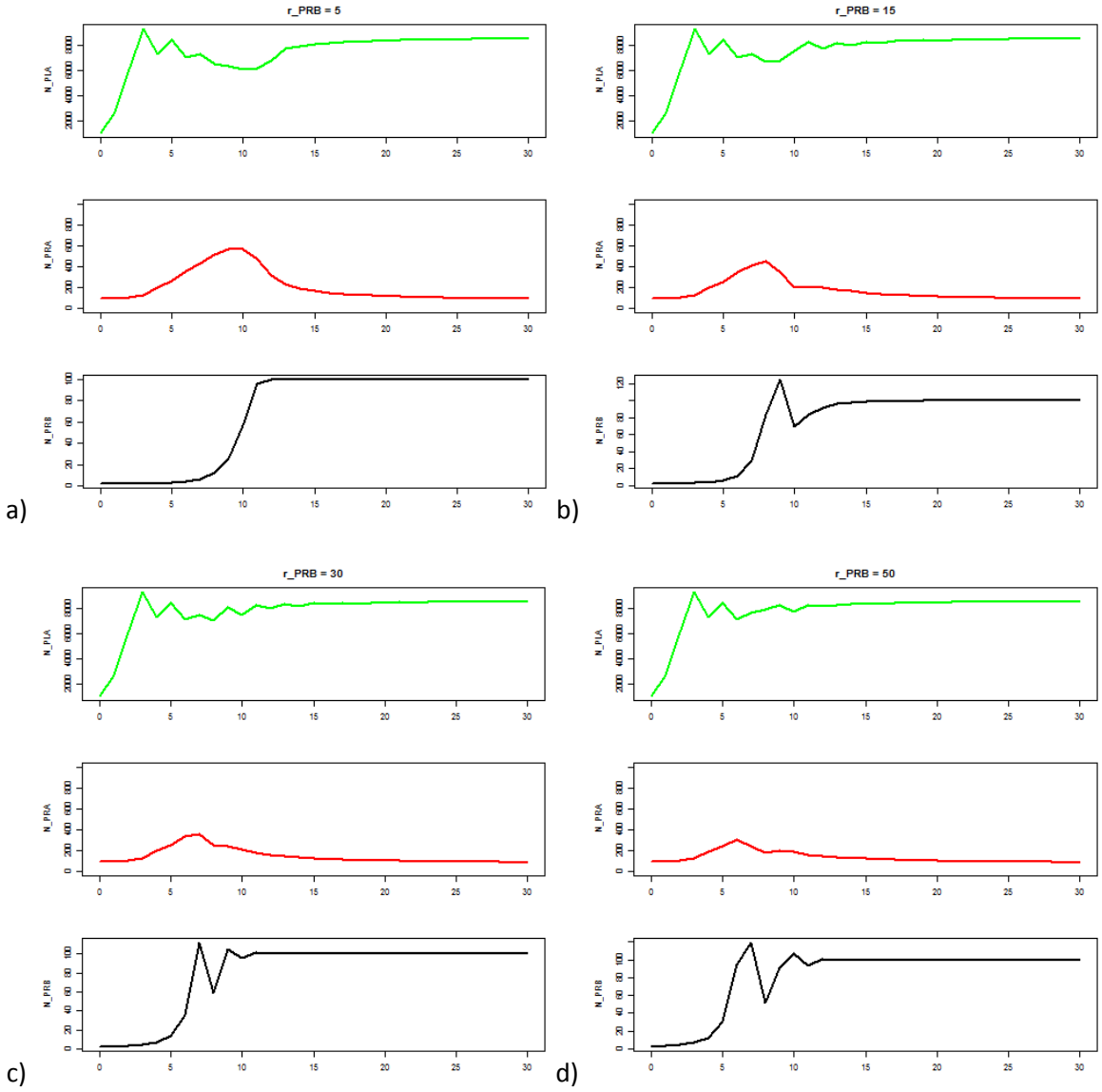
Slika 16. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora II. reda, K_PRB kroz vrijeme, t: a) K=2, b) K=20, c) K=100, d) K=5000.



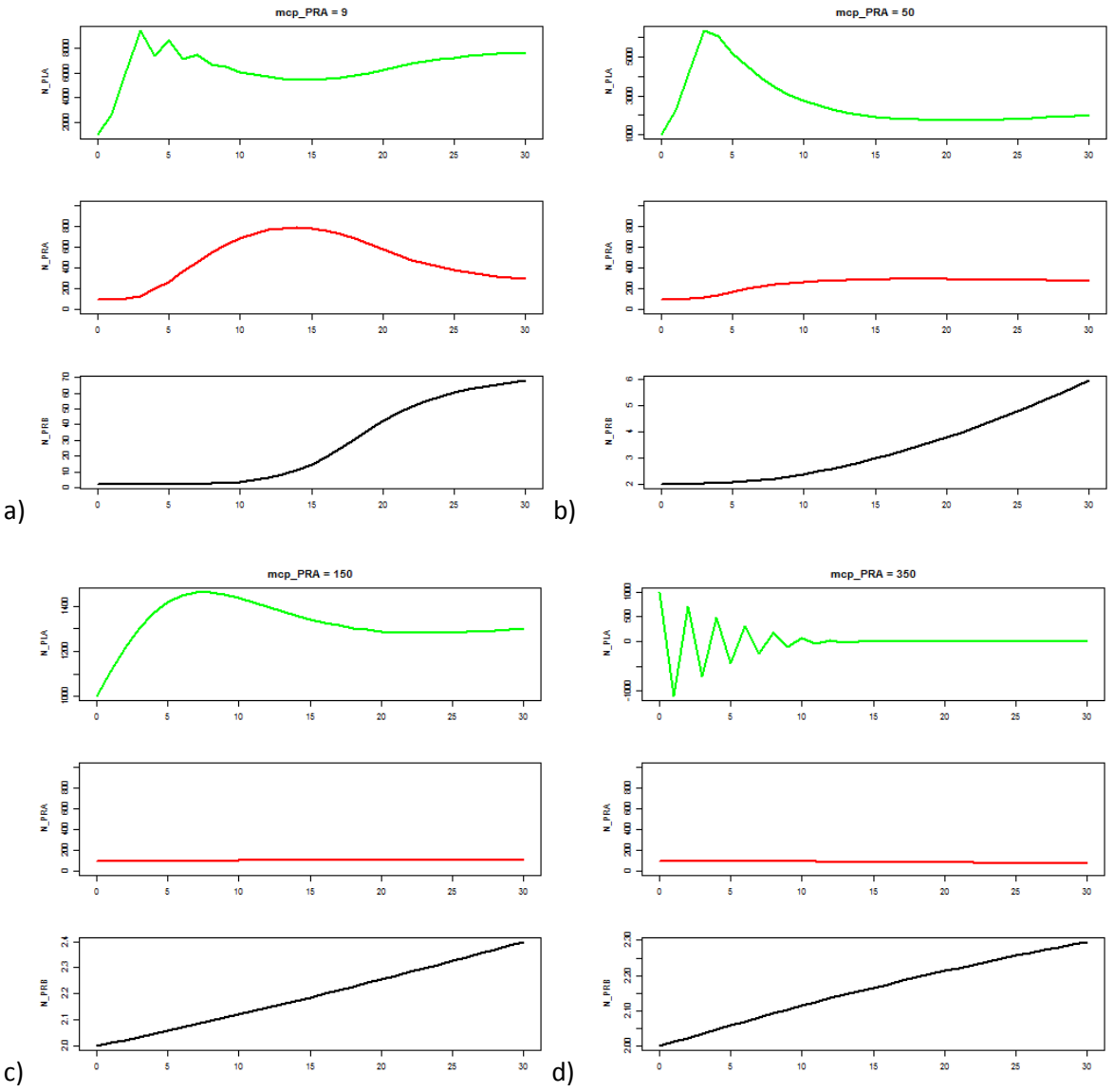
Slika 17. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije plijena, r_PLA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=5.



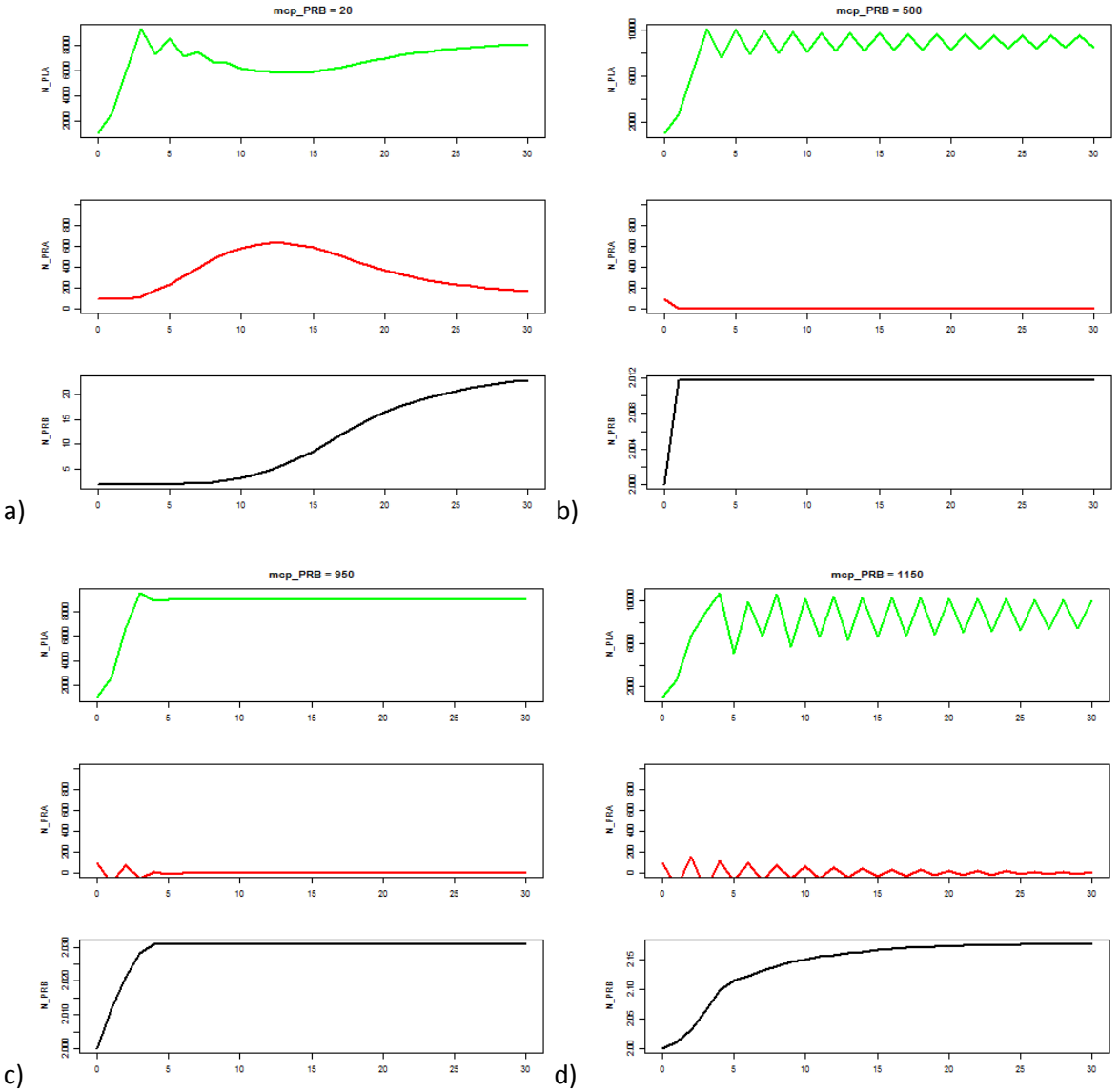
Slika 18. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora I. reda, r_PRA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=3, c) r=4, d) r=5.



Slika 19. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora II. reda, r_PRB kroz vrijeme, t: a) r=5, b) r=15, c) r=30, d) r=50.

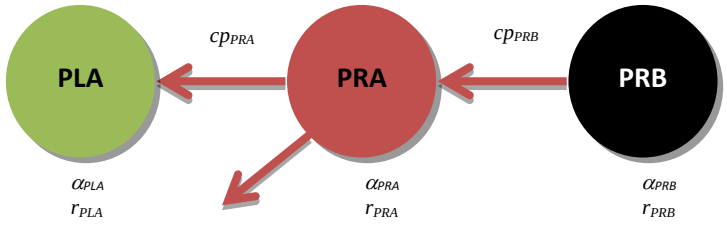


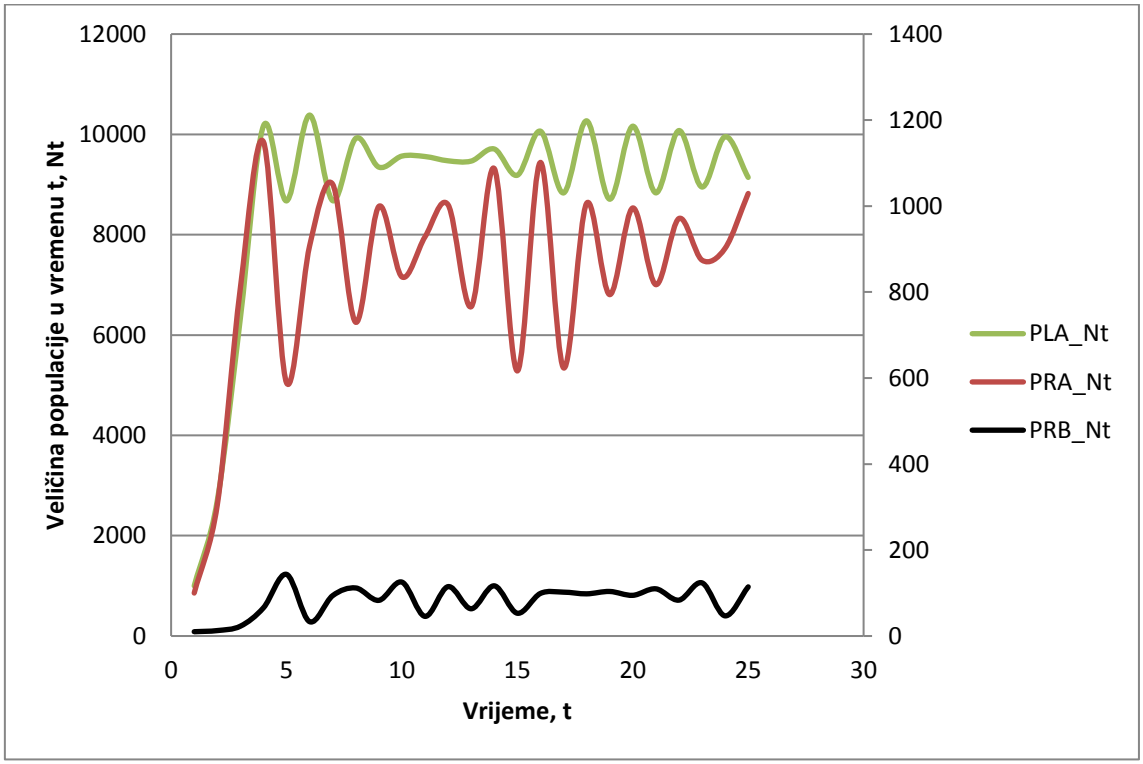
Slika 20. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora I. reda, cp_PRA kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=9, b) mcp=50, c) mcp=150, d) mcp=350.



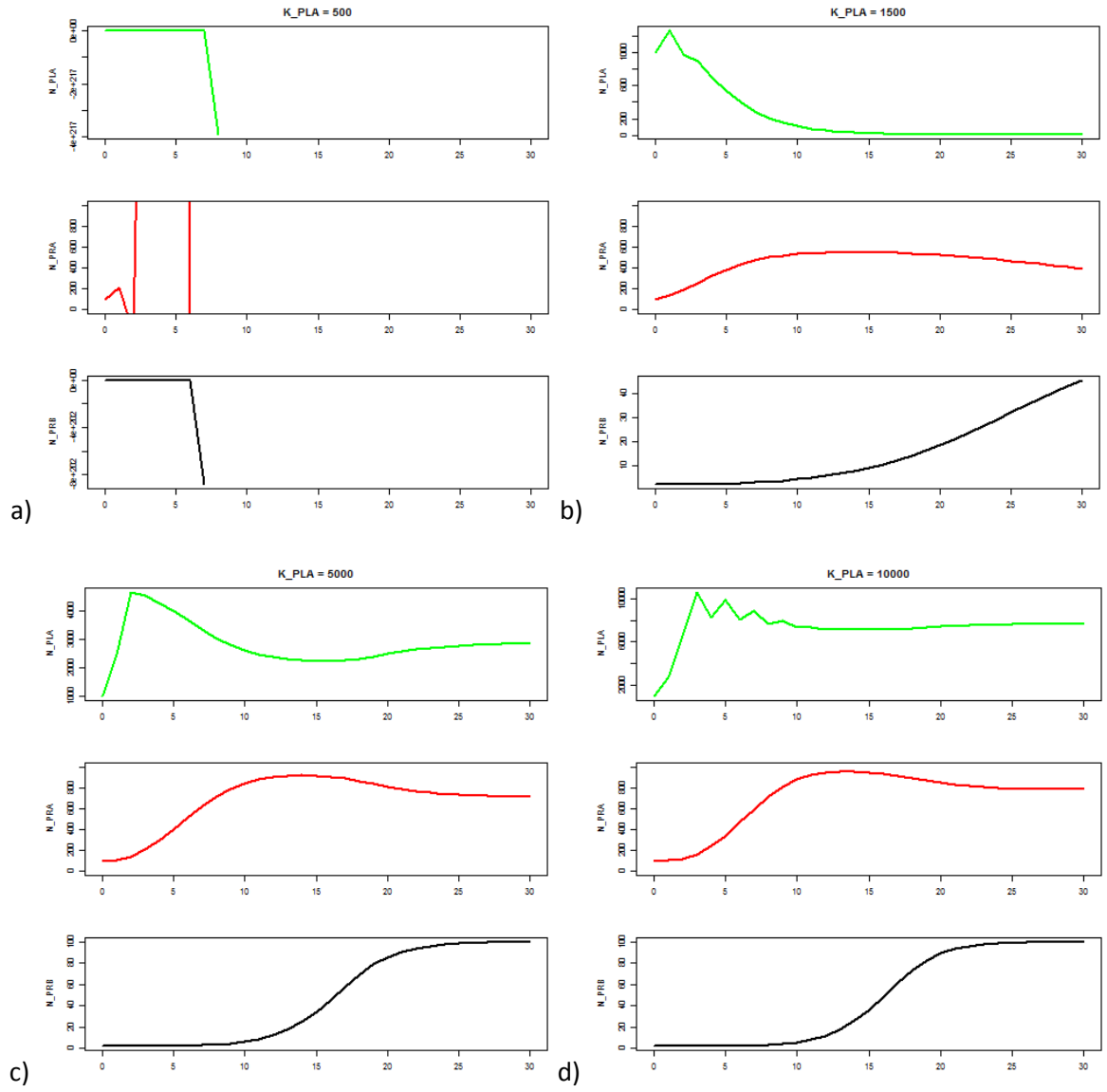
Slika 21. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora II. reda, cp_PRB kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=20, b) mcp=500, c) mcp=950, d) mcp=1150.

Četvrtim scenarijem opisan je diskretan rast populacije plijena s predatorima I. i II. reda kada populacija predatora I. reda ima dodatan izvor ishrane. U uvjetima konstantnih parametara populacije sve tri populacije titraju (Slika 22). Rastom K_PLA dolazi do rasta i stabilizacije populacije plijena te do logističkog rasta populacija predatora (Slika 23). Nadalje, povećanjem K_PRA nakon početnog rasta populacije plijena pri manjem K_PRA, dolazi do pada i smanjenja same populacije (Slika 24). Obje populacije predatora bilježe rast. Promjenom K_PRB bilježi se pad populacije plijena, blagi rast populacije prvog predatora te gotovo eksponencijalni rast drugog predatora (Slika 25). Rast r_PLA čini plijen dostupnijim predatoru što vodi do smanjenja populacije. Predatori oba reda bilježe rast do točke u kojoj plijen ide u ekstinkciju (slika 26). Rast r_PRA čini predatora I. reda dostupnijim predatoru II. reda pri čemu dolazi do smanjenja populacije prvog i rasta drugog predatora (Slika 27). Rastom r_PRB populacije plijena i predatora I. reda se nakon blagog pada stabiliziraju, dok populacija predatora II. reda bilježi rast i titranje (Slika 28). Plijen bilježi rast populacije zbog odsustva predatora. Prilikom rasta cp_PRA populacija plijena se smanjuje, dok predatori bilježe blagi rast (Slika 29). Nakon određenog praga, plijen i predator II. reda idu u ekstinkciju, a populacija predatora I. reda se oporavlja s obzirom na to da ima drugi izvor ishrane. U slučaju promjene cp_PRB, samim rastom populacije predatora II. reda dolazi do smanjenja populacije predatora I. reda pri čemu populacija plijena raste i titra (Slika 30).

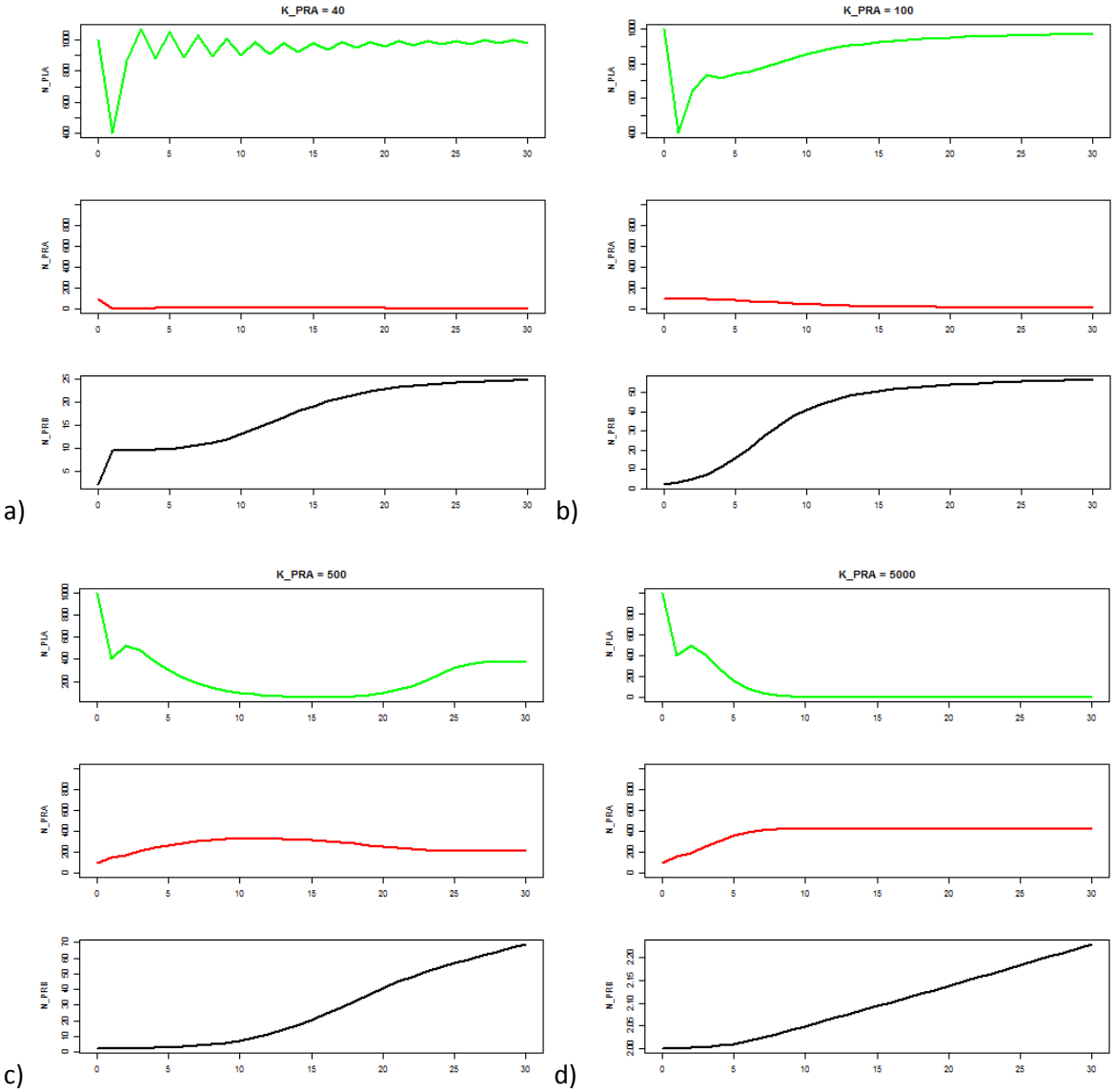




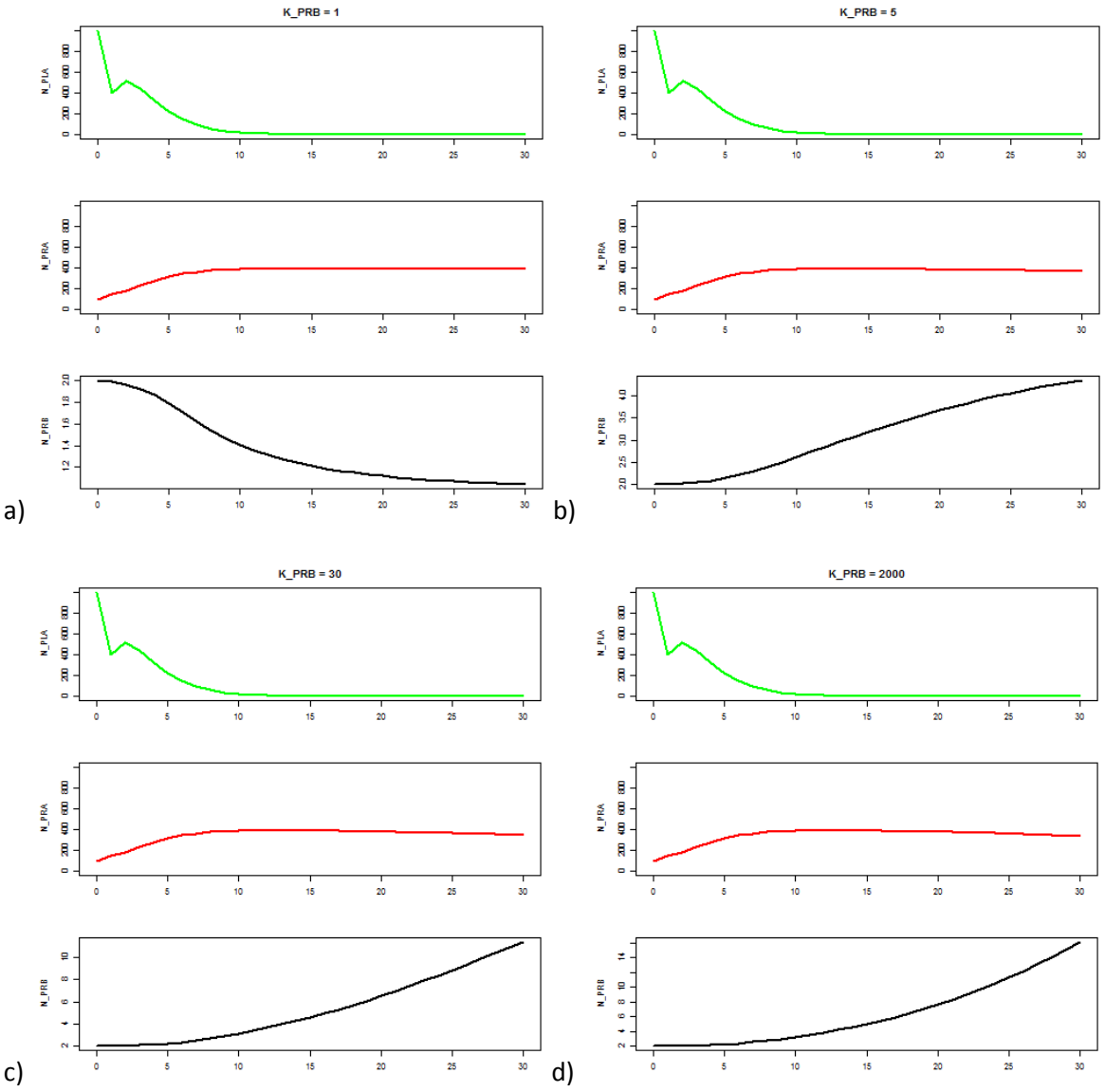
Slika 22. Grafički prikaz diskretnog rasta populacije plijena, PLA s predatorima I. i II. reda (PRA i PRB) tijekom vremena, t kada je populacija predatora II. reda ovisna o veličini populacija plijena i predatora I. reda, dok predator I. reda nije ovisan o populaciji plijena odnosno podmiruje potrebu za hranom i iz drugog izvora; prikazan je rast populacija uz konstantan koeficijent rasta *r*, kapacitet populacije *K* i koeficijent predacije *cp*.



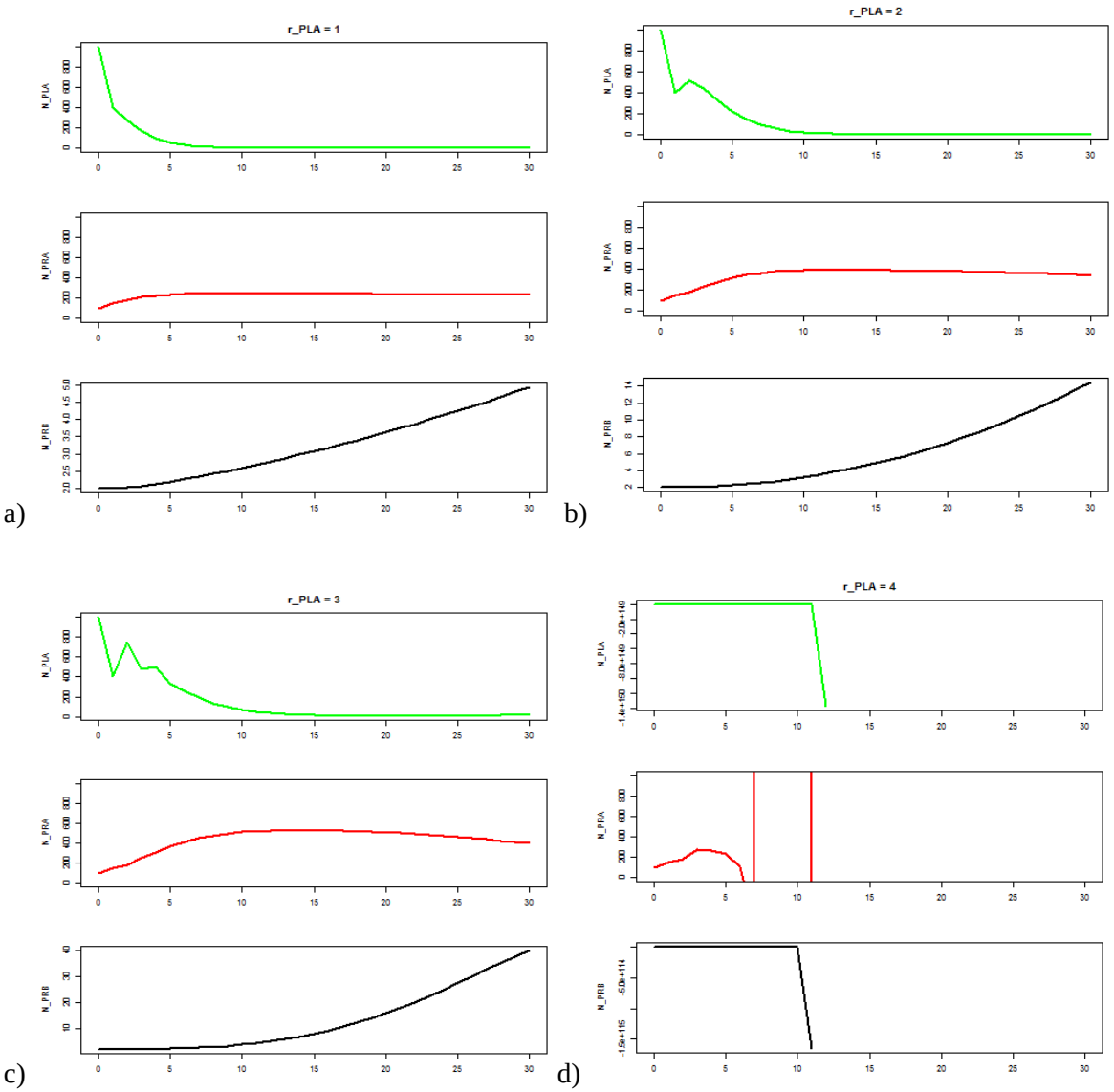
Slika 23. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije plijena, K_PLA kroz vrijeme, t: a) K=500, b) K=1500, c) K=5000, d) K=10000.



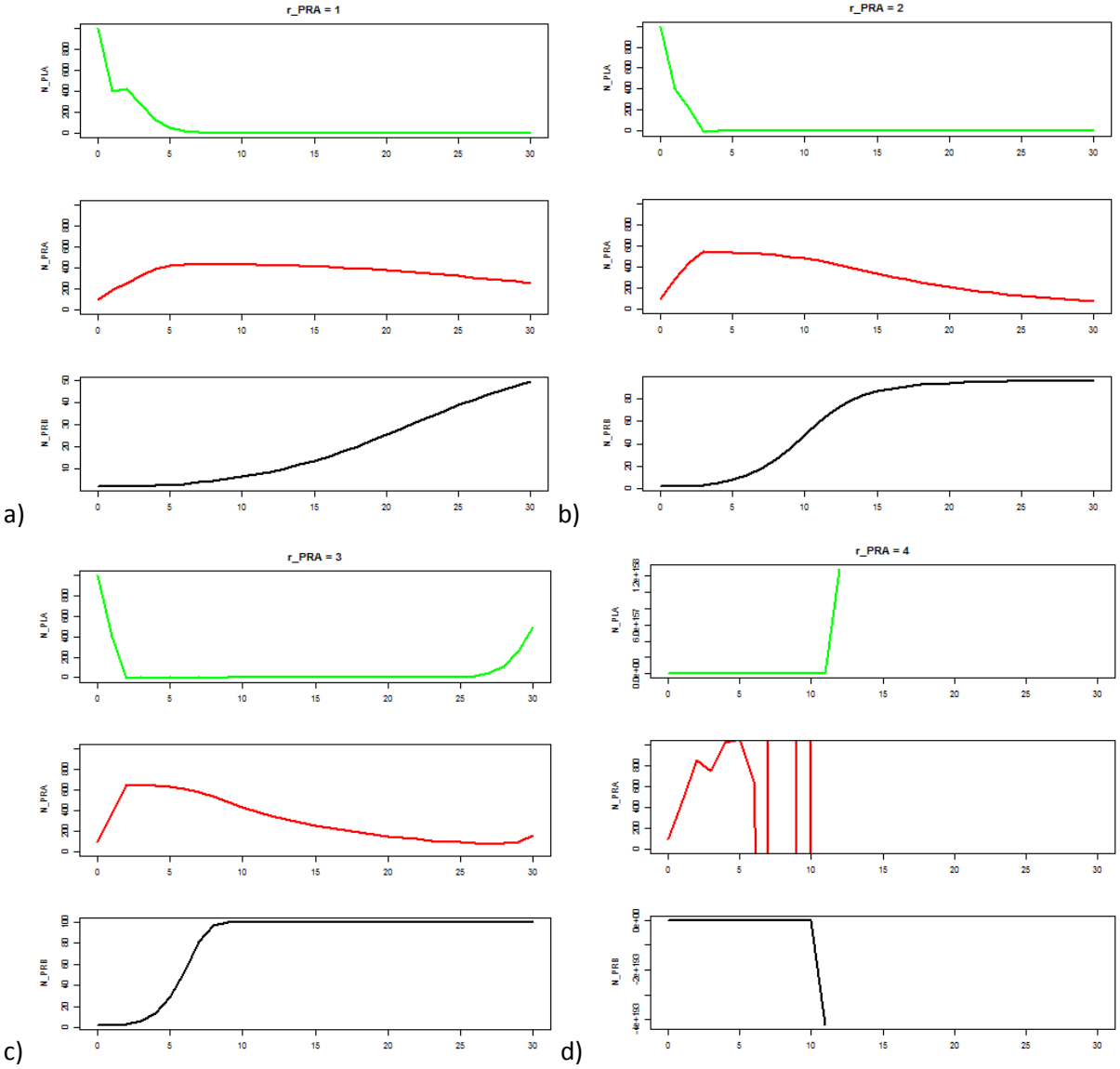
Slika 24. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora I. reda, K_PRA kroz vrijeme, t: a) K=40, b) K=100, c) K=500, d) K=5000.



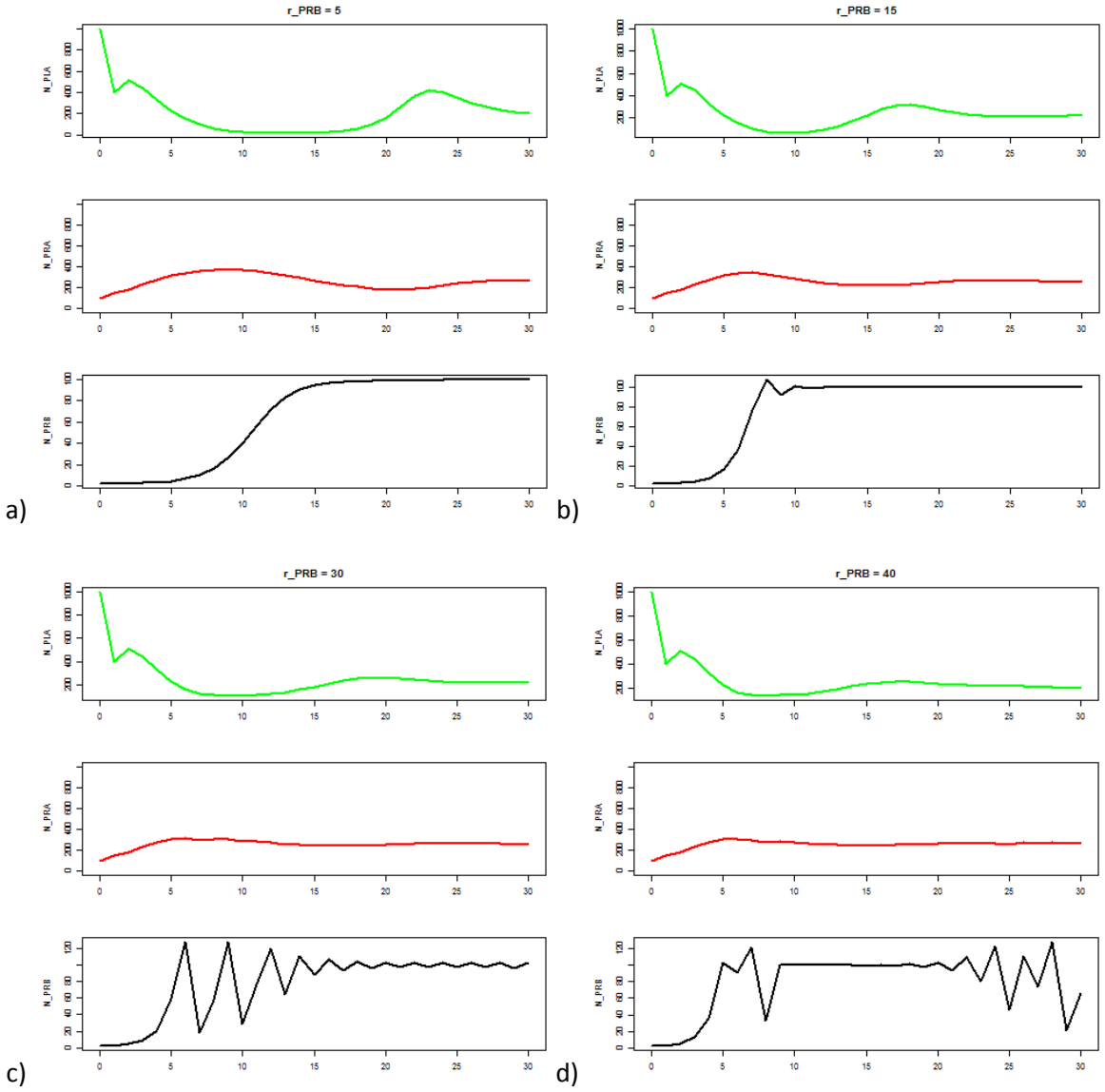
Slika 25. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora II. reda, K_PRB kroz vrijeme, t: a) K=1, b) K=5, c) K=30, d) K=2000.



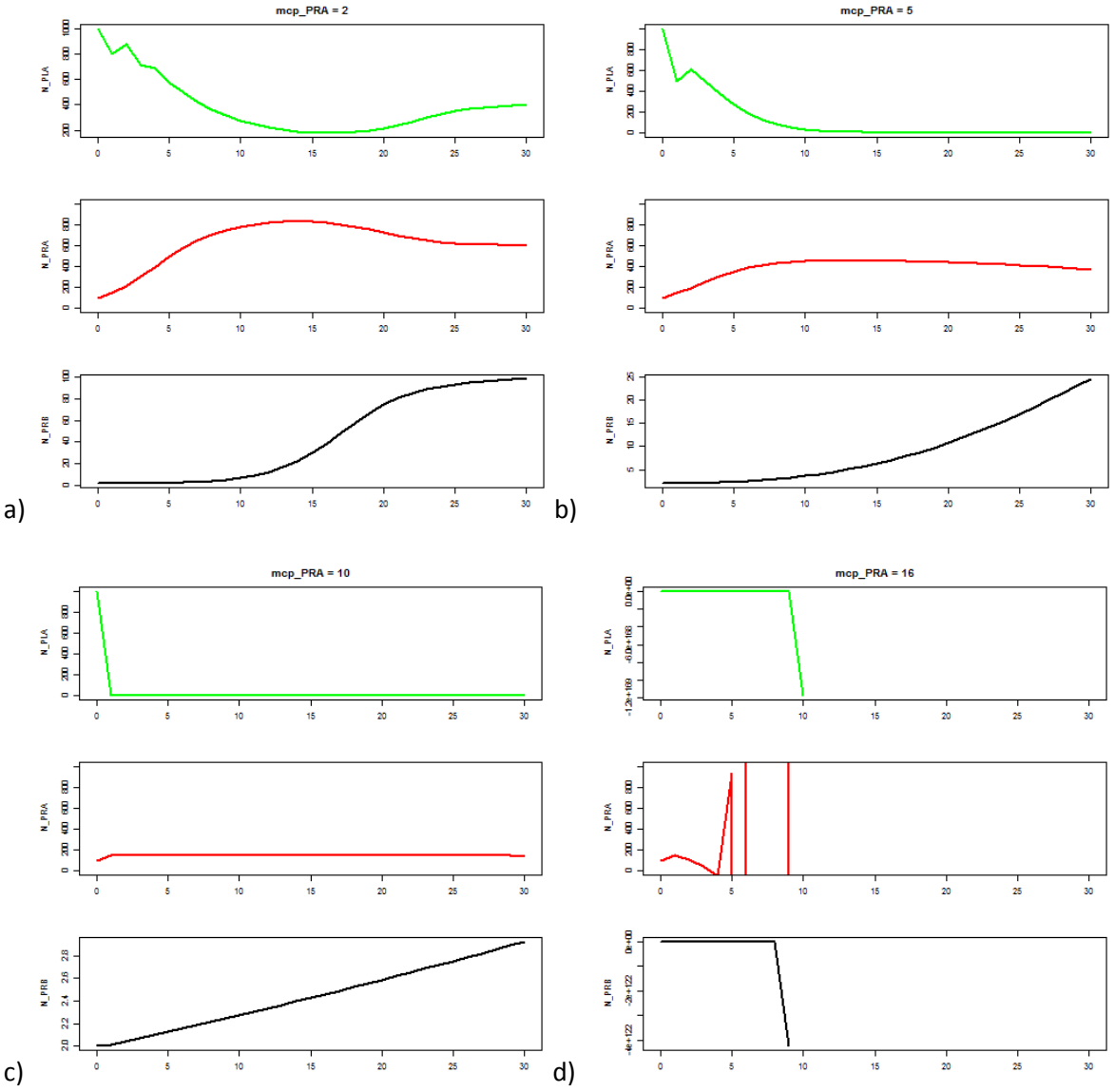
Slika 26. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije plijena, r_PLA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=4.



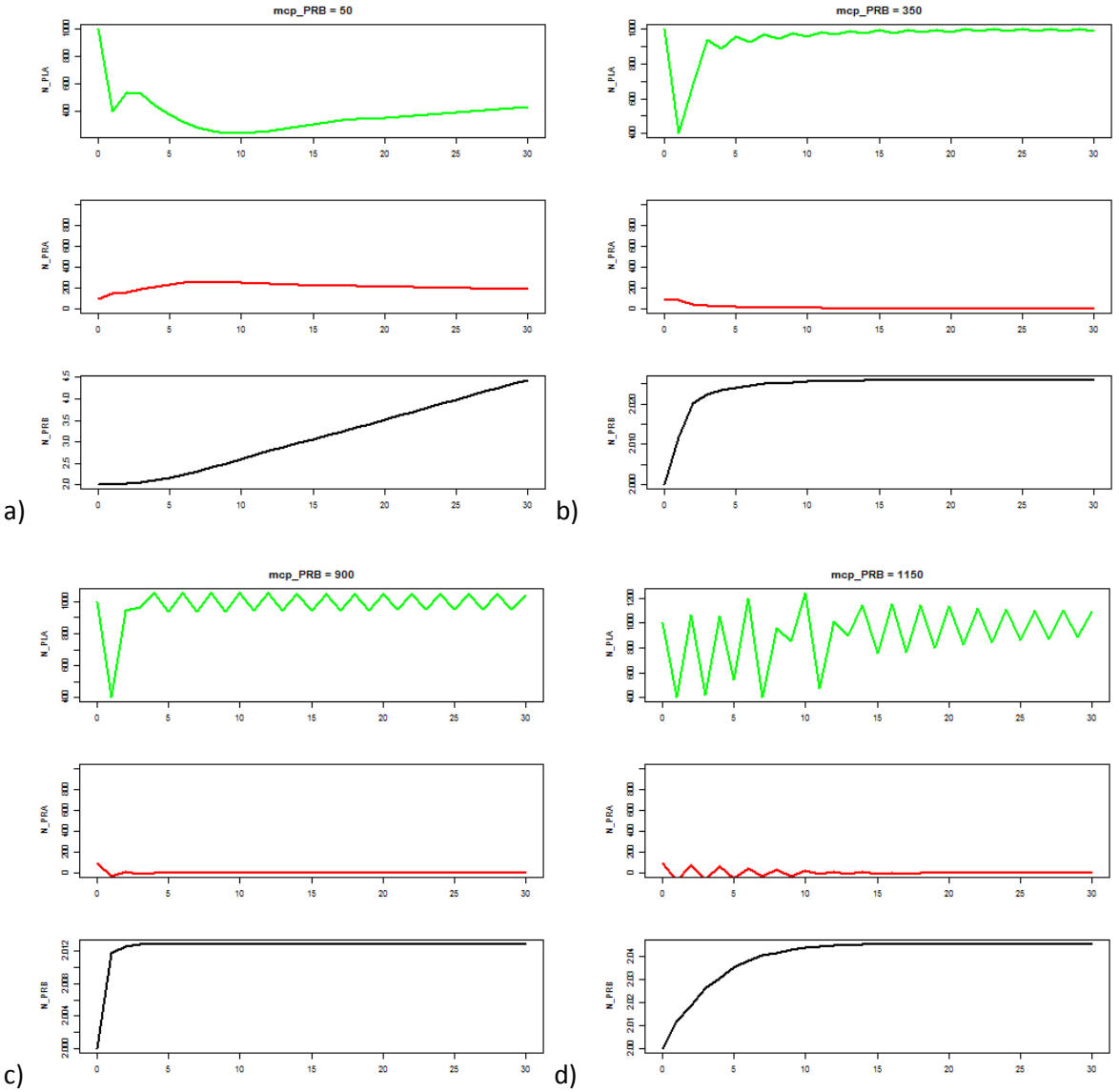
Slika 27. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora I. reda, r_PRA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=4.



Slika 28. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora II. reda, r_PRB kroz vrijeme, t: a) r=5, b) r=15, c) r=30, d) r=40.

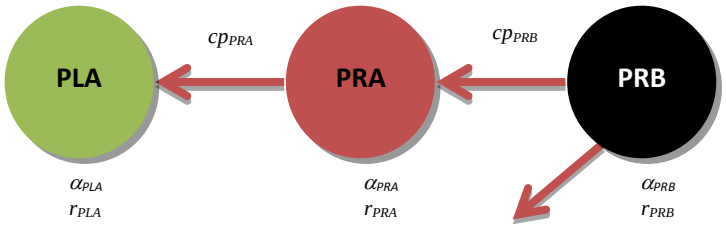


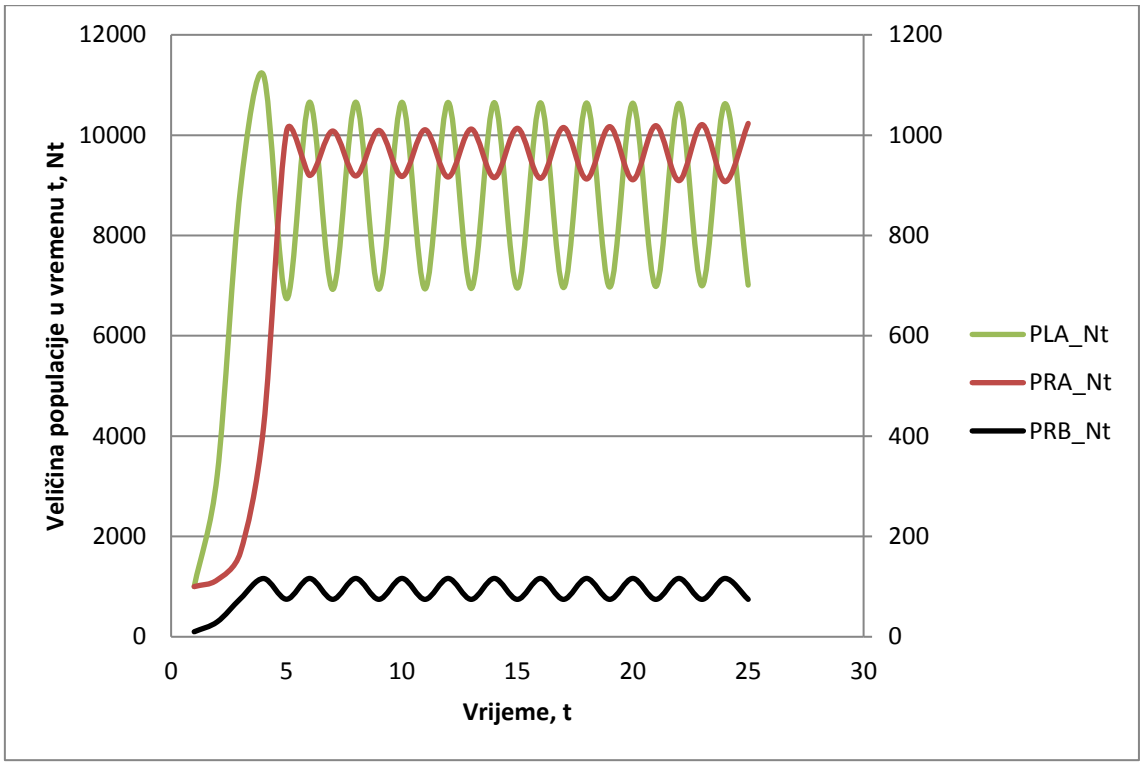
Slika 29. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora I. reda, cp_PRA kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=2, b) mcp=5, c) mcp=10, d) mcp=16.



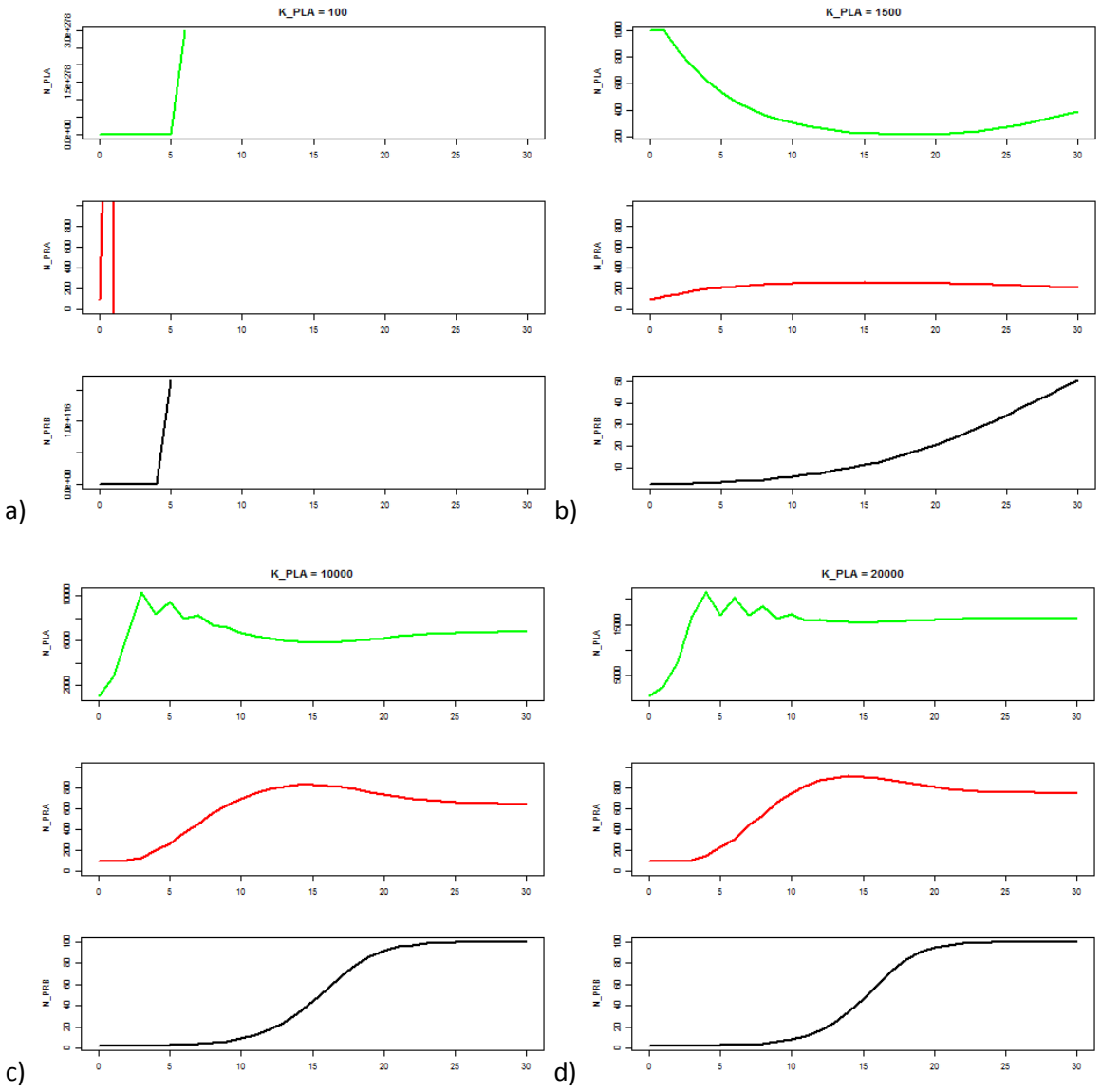
Slika 30. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora II. reda, cp_PRB kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=50, b) mcp=350, c) mcp=900, d) mcp=1150.

U petom scenariju prikazan je diskretan rast populacije plijena s predatorima I. i II. reda u slučaju kada populacija predatora II. reda ima dodatan izvor ishrane, odnosno nije ovisna o populaciji plijena i prvog predatora. U uvjetima konstantnih parametara sve tri populacije titraju, dok populacija plijena pokazuje najveće oscilacije (Slika 31). Povećanje K_PLA dovodi do rasta u sve tri promatrane populacije (Slika 32). Nadalje, rastom K_PRA dolazi do titranja i blagog pada u populaciji plijena, dok populacije oba predatora bilježe rast (Slika 33). Sličan slučaj je i sa promjenom K_PRB, no ne dolazi do pada u populaciji plijena već do smanjenja populacije predatora I. reda (Slika 34). Promjenom r_PLA dolazi do oscilacija u populacijama plijena i prvog predatora nakon čega slijedi smanjenje praćeno ekstinkcijom, dok populacija predatora II. reda, s obzirom da ima dodatan izvor ishrane, logistički raste (Slika 35). U slučaju promjene r_PRA titraju sve tri populacije nakon čega slijedi smanjenje populacije predatora I. reda, dok plijen i predator II. reda rastu (Slika 36). Promjenom r_PRB, nakon početnog rasta i titranja, populacije plijena i predatora II. reda opadaju dok populacija predatora I. reda bilježi nagli pad (Slika 37). Rastom cp_PRA dolazi do snažnih oscilacija u populaciji plijena, kolapsa populacije predatora I. reda te rasta populacije II. predatora (Slika 38). Rast cp_PRB dovodi do titracija populacije plijena te pada populacije predatora I. reda (Slika 39). Nakon određenog praga, bilježi se titranje populacija predatora nakon čega slijedi stabilizacija.

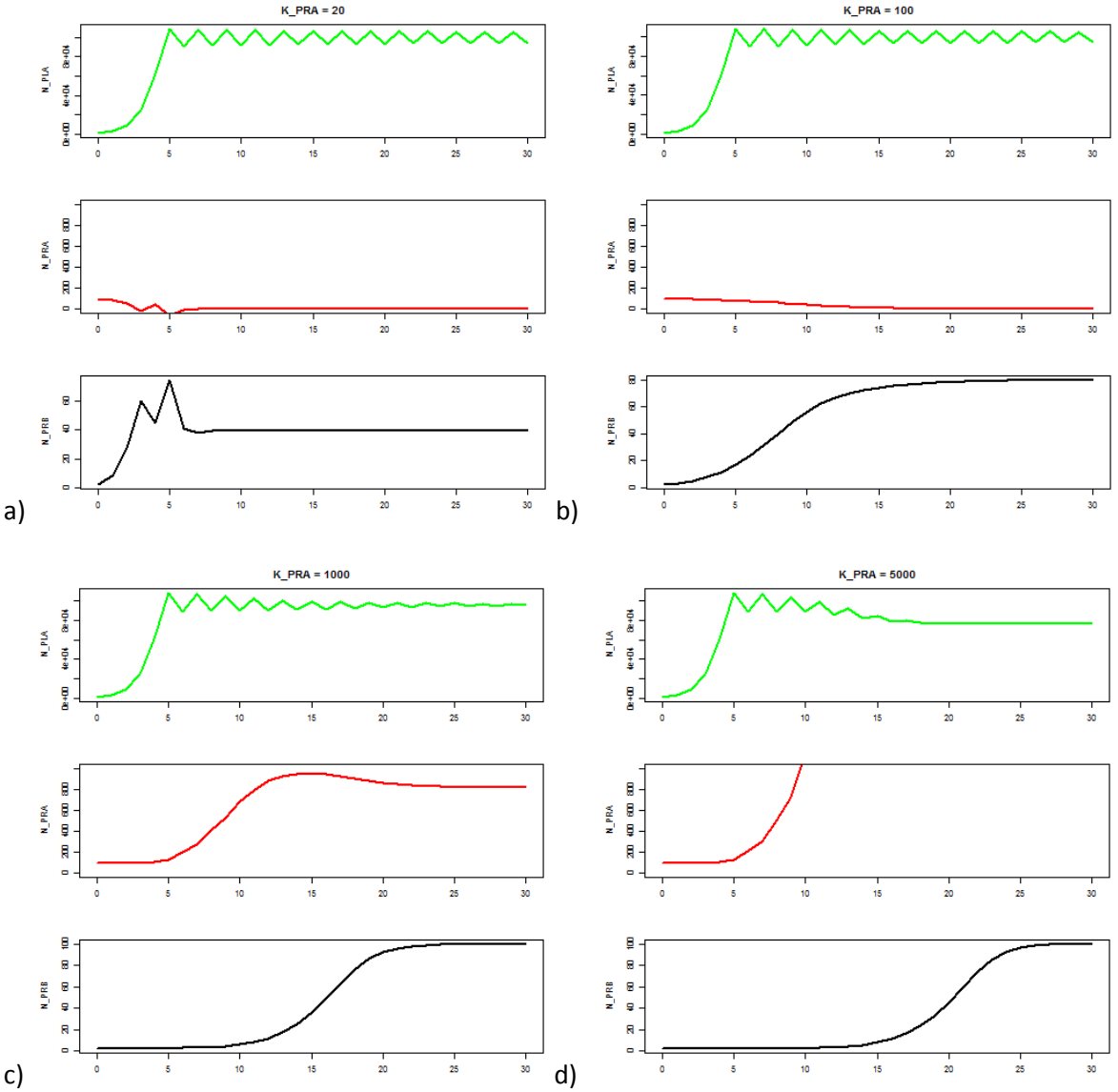




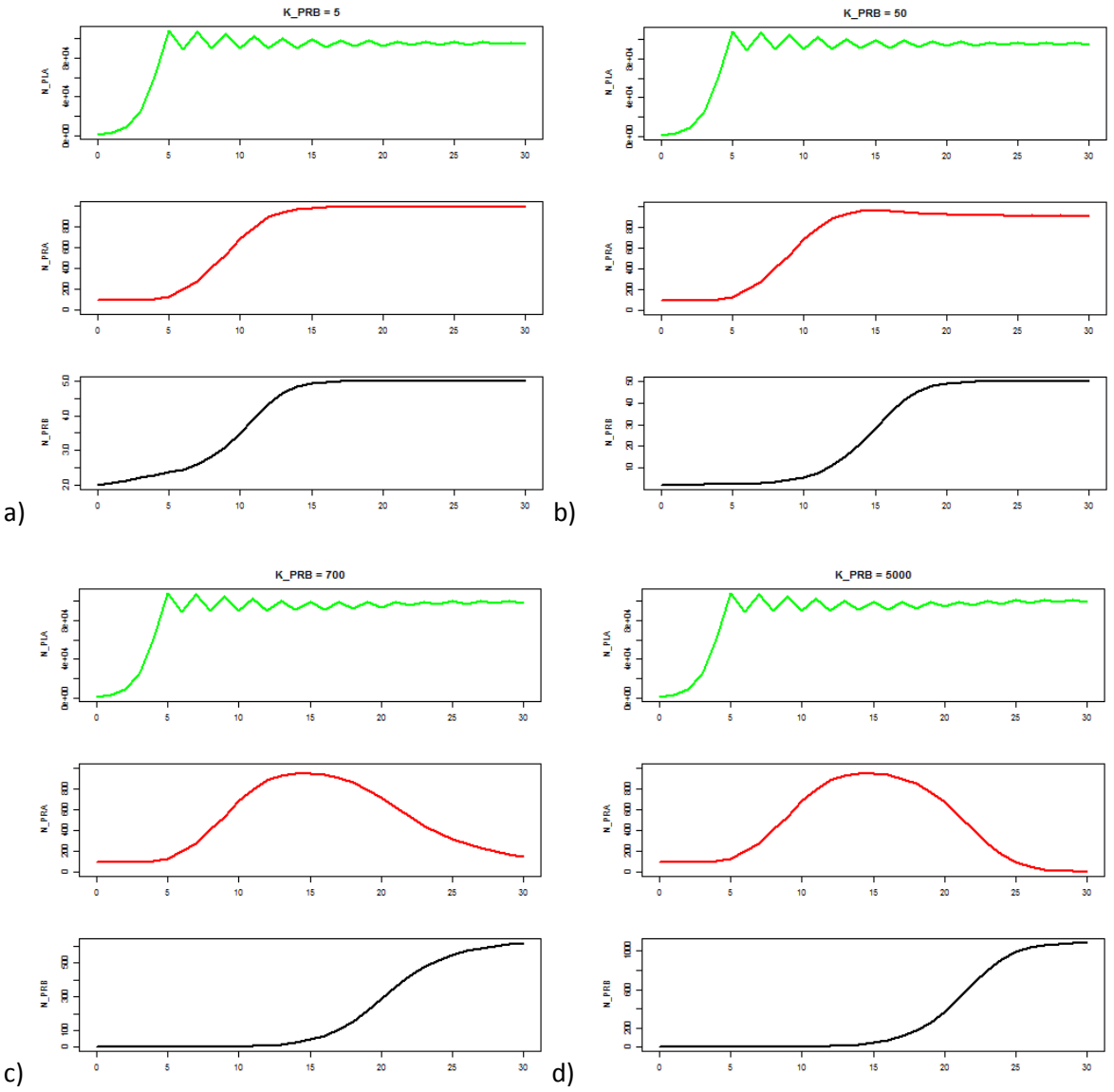
Slika 31. Grafički prikaz diskretnog rasta populacije plijena, PLA s predatorima I. i II. reda (PRA i PRB) tijekom vremena, t kada populacija predatora II. reda nije ovisna o veličini populacija plijena i predatora I. reda, dok je predator I. reda ovisan o populaciji plijena; prikazan je rast populacija uz konstantan koeficijent rasta *r*, kapacitet populacije *K* i koeficijent predacije *cp*.



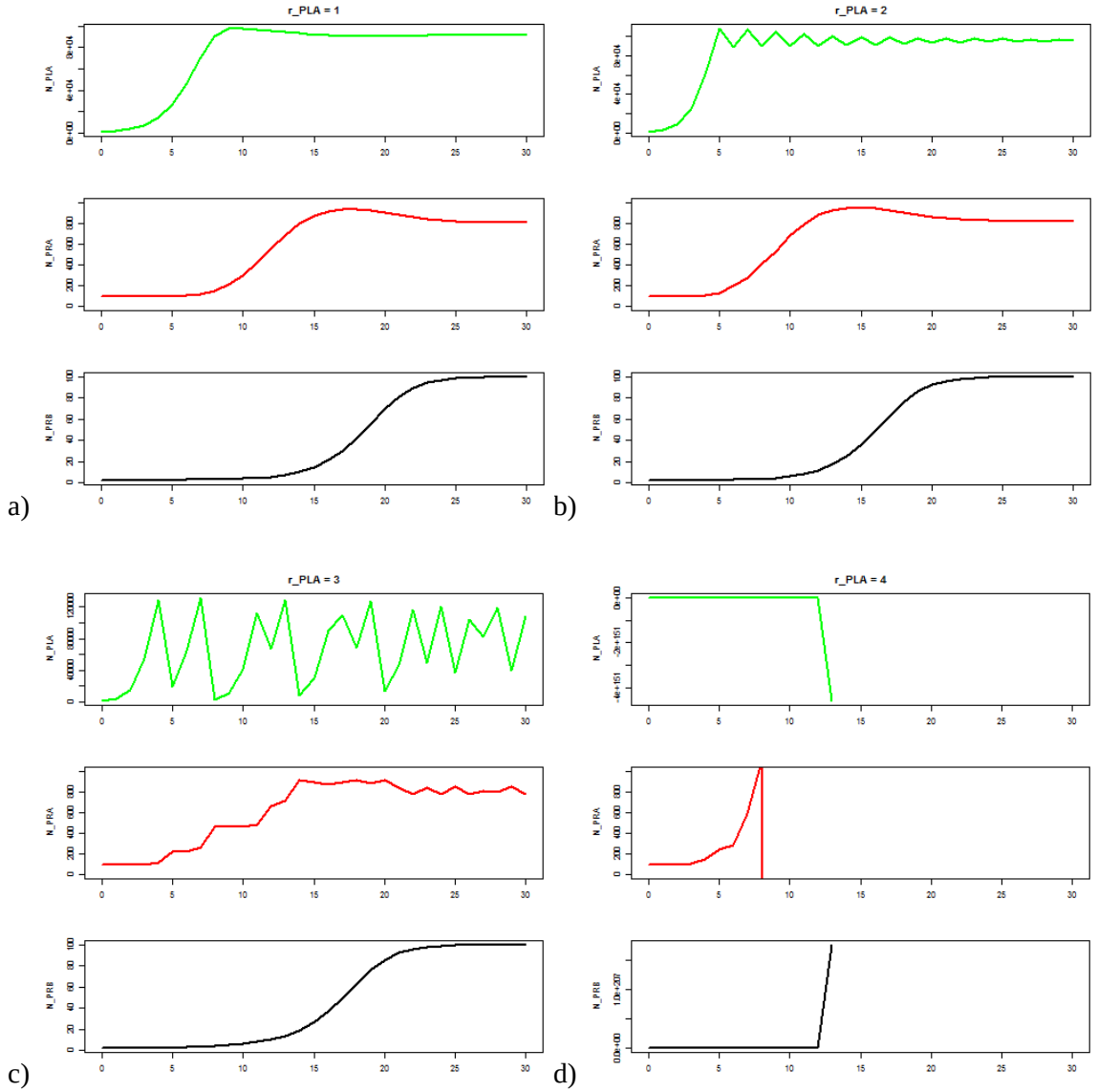
Slika 32. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije plijena, K_PLA kroz vrijeme, t: a) K=100, b) K=1500, c) K=10000, d) K=20000.



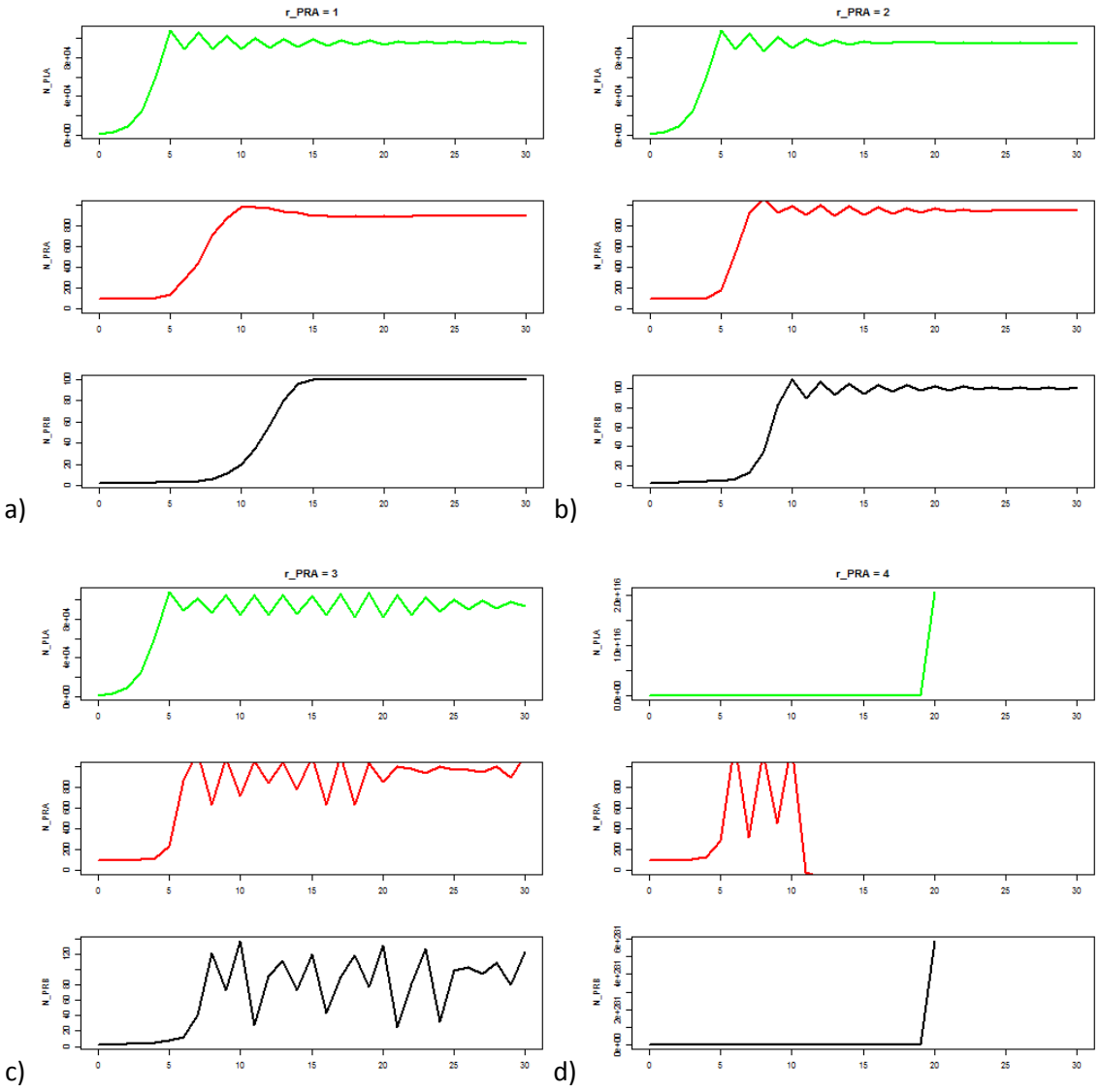
Slika 33. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora I. reda, K_PRA kroz vrijeme, t: a) K=20, b) K=100, c) K=1000, d) K=5000.



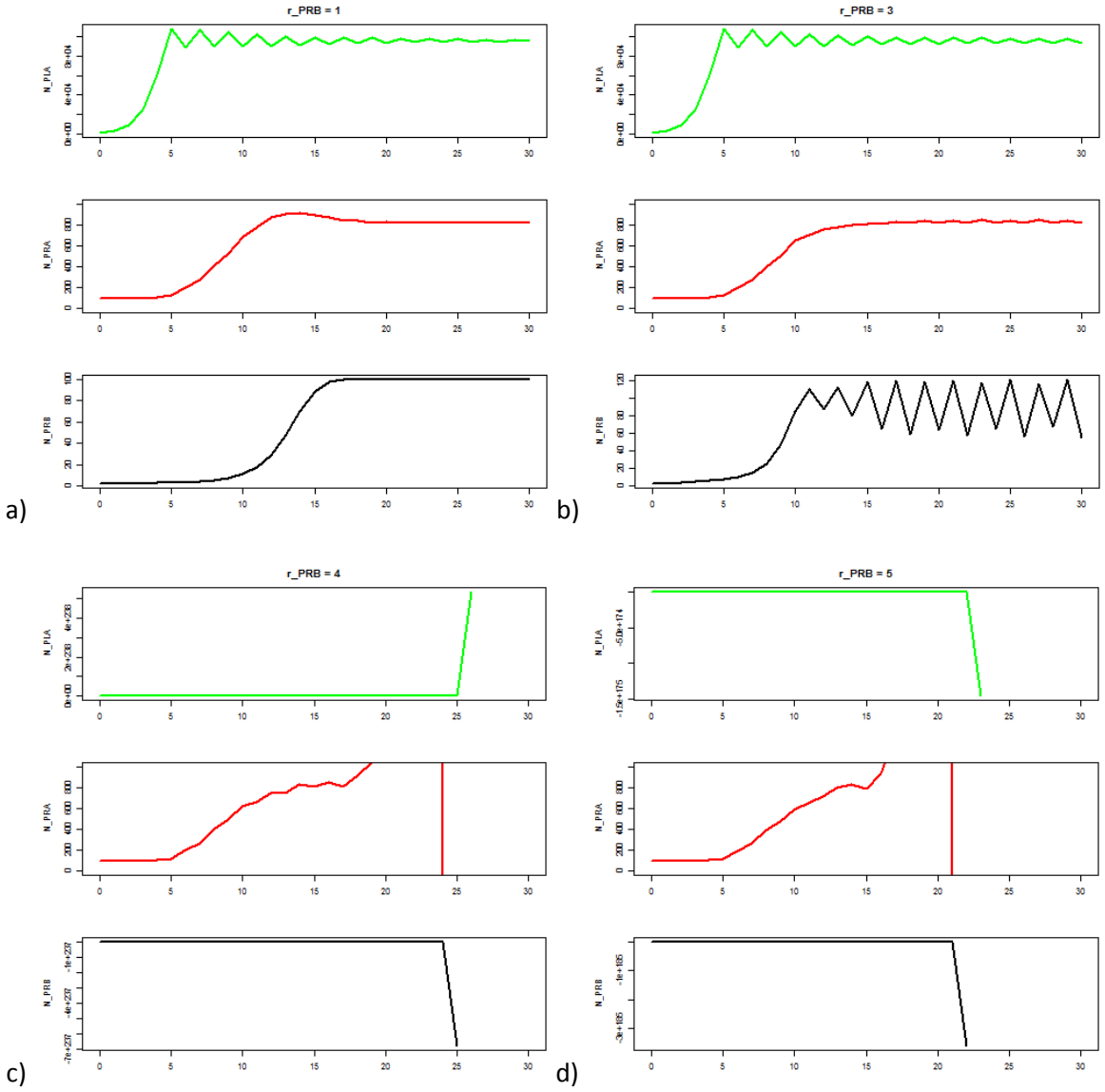
Slika 34. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora II. reda, K_PRB kroz vrijeme, t: a) K=5, b) K=50, c) K=700, d) K=5000.



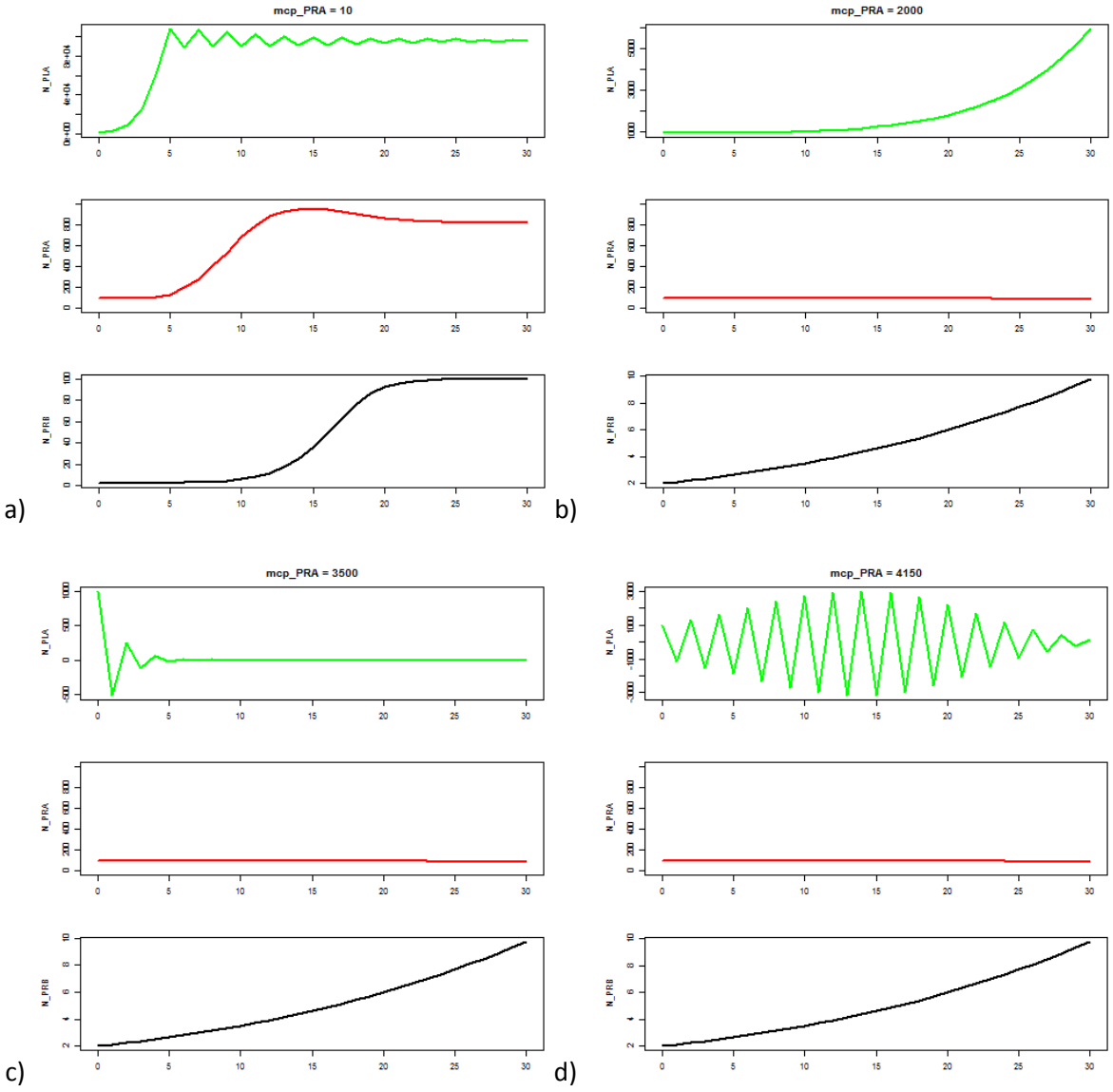
Slika 35. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije plijena, r_PLA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=4.



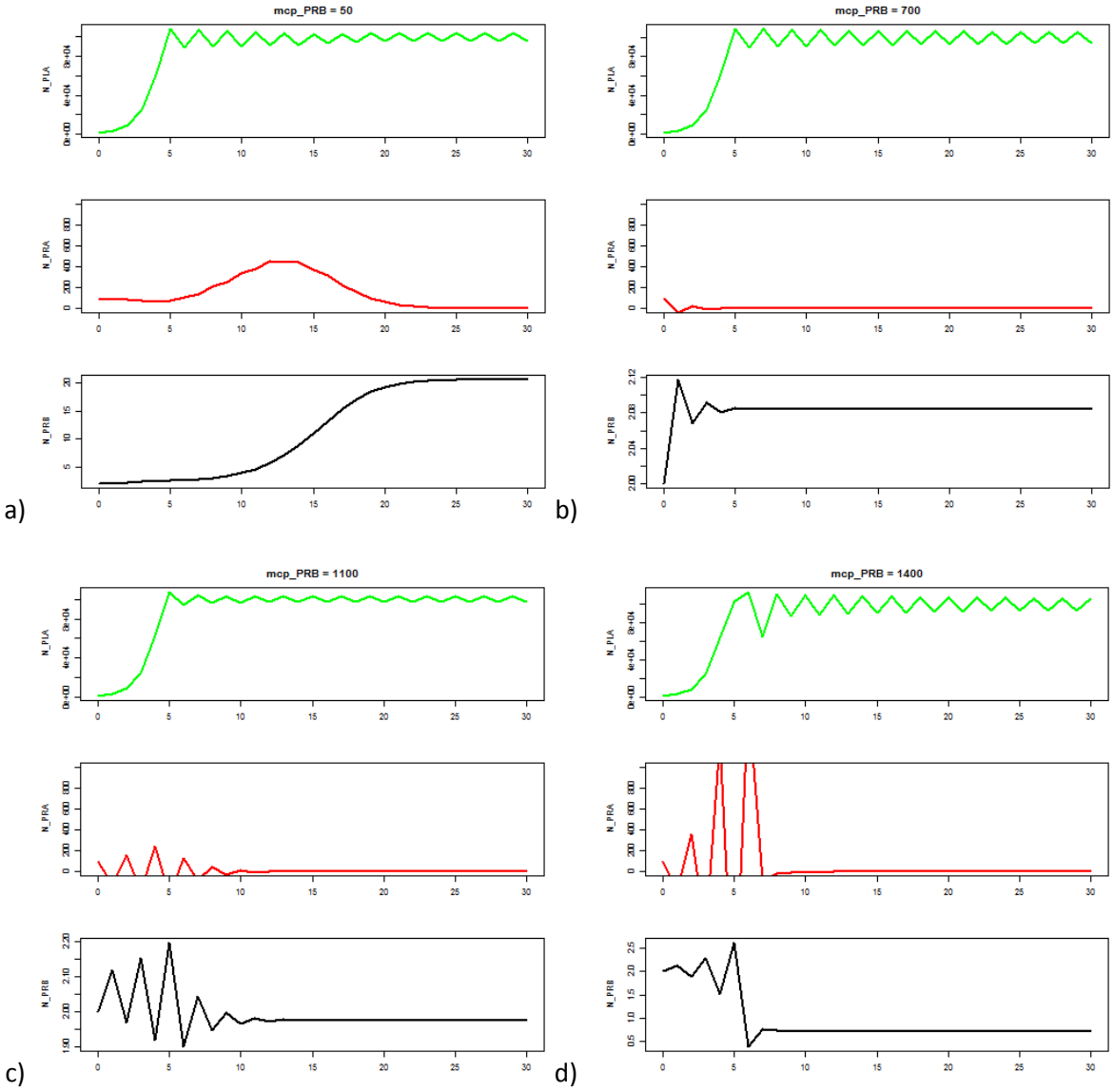
Slika 36. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora I. reda, r_PRA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=4.



Slika 37. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora II. reda, r_PRB kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=3, c) r=4, d) r=5.

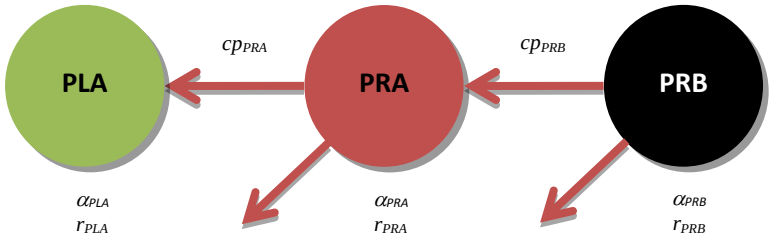


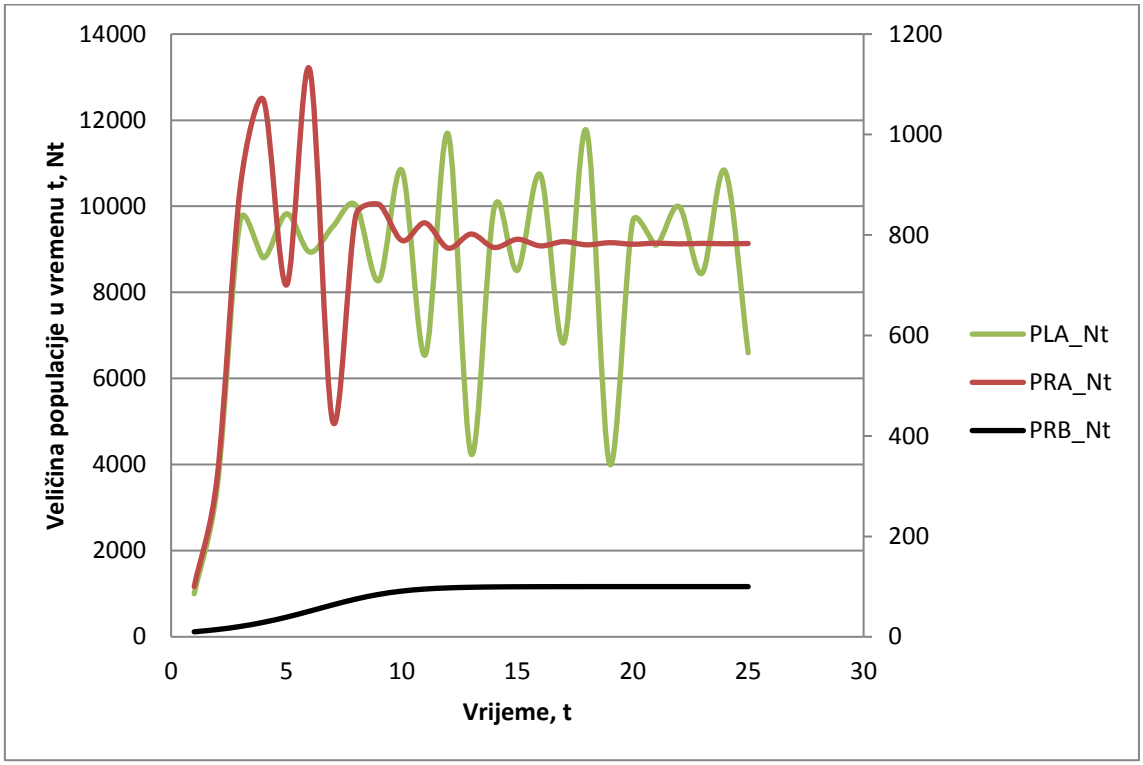
Slika 38. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora I. reda, cp_PRA kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=10, b) mcp=2000, c) mcp=3500, d) mcp=4150.



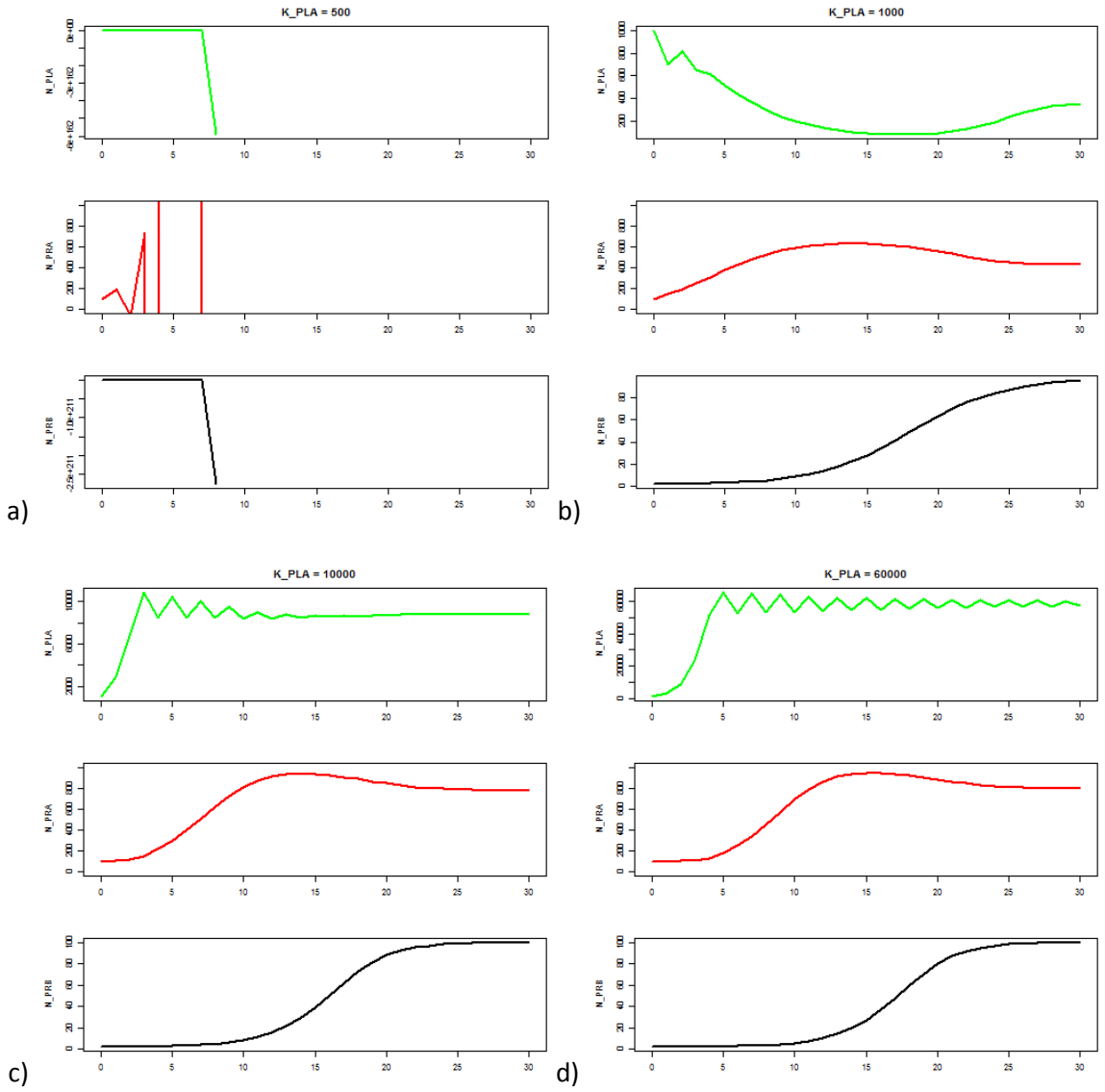
Slika 39. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora II. reda, cp_PRB kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=50, b) mcp=700, c) mcp=1100, d) mcp=1400.

Šesti scenarij prikazuje diskretan rast populacije plijena s predatorima I. i II. reda u slučaju kada oba predatora imaju dodatan izvor ishrane. U uvjetima konstantnih parametara populacije, populacija predatora II. reda raste, populacija predatora I. reda se stabilizira, dok populacija plijena pokazuje snažne fluktuacije (Slika 40). Promjenom K_PLA populacija plijena titra dok populacije predatora bilježe rast (Slika 41). Promjenom K_PRA, populacije predatora bilježe rast, dok u ovom slučaju populacija plijena nakon početnog stabilnog stanja opada (Slika 42). Promjenom K_PRB dolazi do smanjenja populacije predatora I. reda, dok plijen i predator II. reda bilježe rast (Slika 43). Rastom r_PLA sve tri populacije u početku bilježe rast nakon čega populacija plijena oscilira i u konačnici pada dok predatori bilježe rast (Slika 44). Promjenom r_PRA dolazi do snažnih titracija u sve tri populacije te ekstinkcije populacije plijena (Slika 45). Promjenom r_PRB, populacija plijena opada, dok populacija predatora I. reda raste (Slika 46). Rast cp_PRA vodi ka smanjenju populacije plijena te rastu populacije predatora II. reda (Slika 47). S druge strane, rast cp_PRB dovodi do pada u populaciji predatora I. reda te samim tim do rasta populacije plijena (Slika 48). Dolazi do oscilacija u sve tri populacije s obzirom na dodatne izvore prehrane.

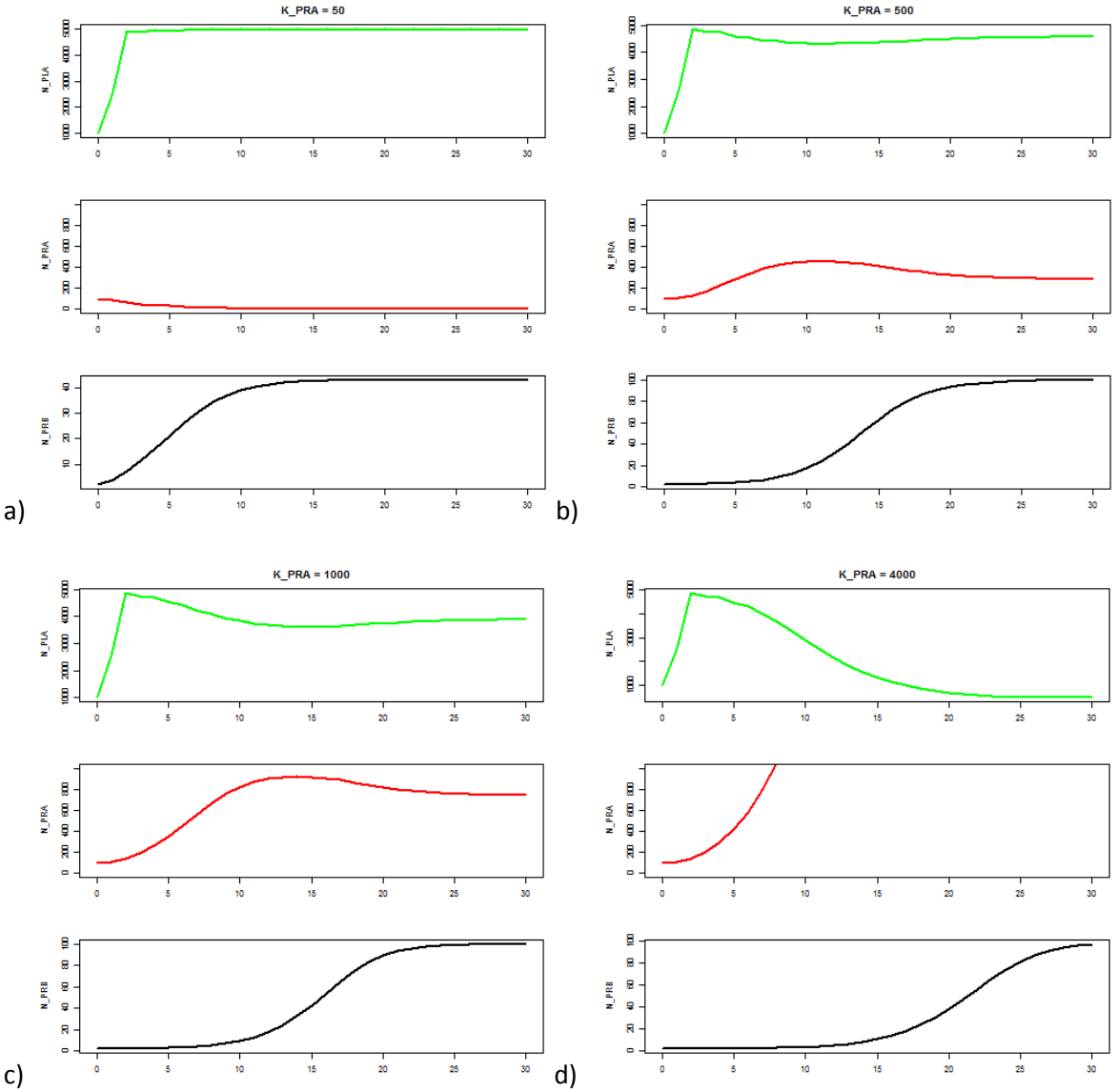




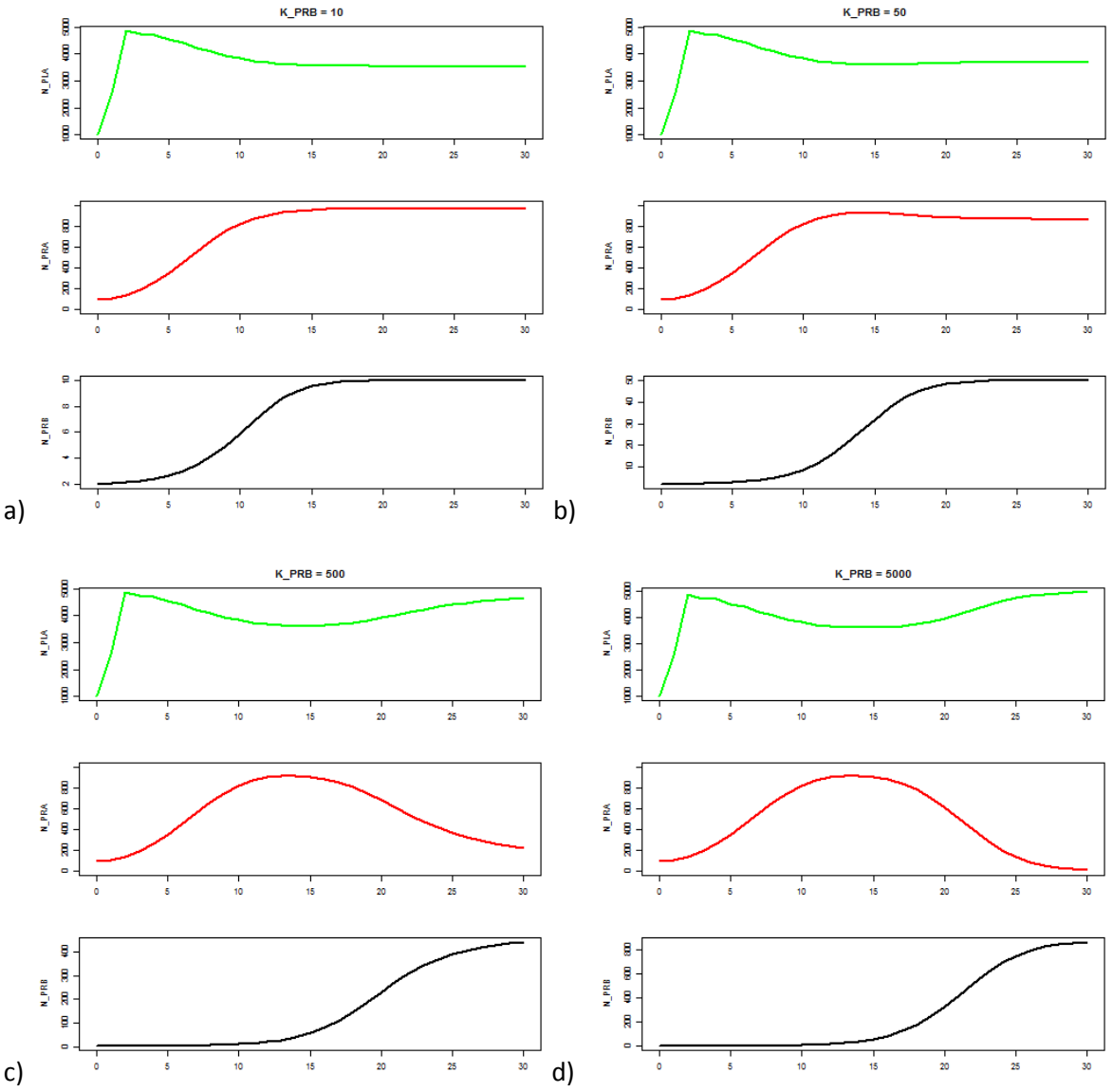
Slika 40. Grafički prikaz diskretnog rasta populacije plijena, PLA s predatorima I. i II. reda (PRA i PRB) tijekom vremena, t kada populacije predatora I. i II. reda nisu ovisne o veličini populacije plijena; prikazan je rast populacija uz konstantan koeficijent rasta *r*, kapacitet populacije *K* i koeficijent predacije *cp*.



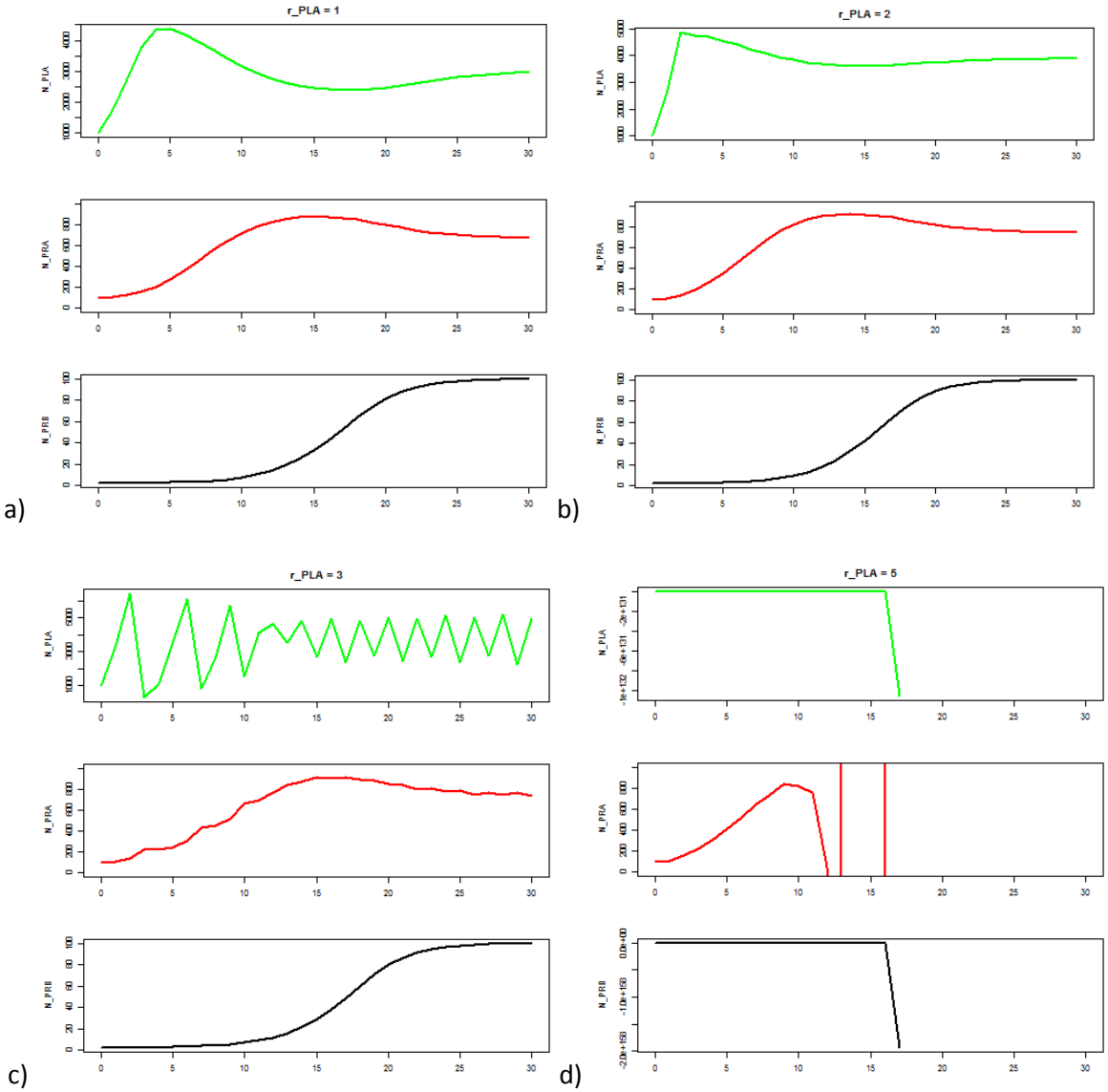
Slika 41. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije plijena, K_PLA kroz vrijeme, t: a) K=500, b) K=1000, c) K=10000, d) K=60000.



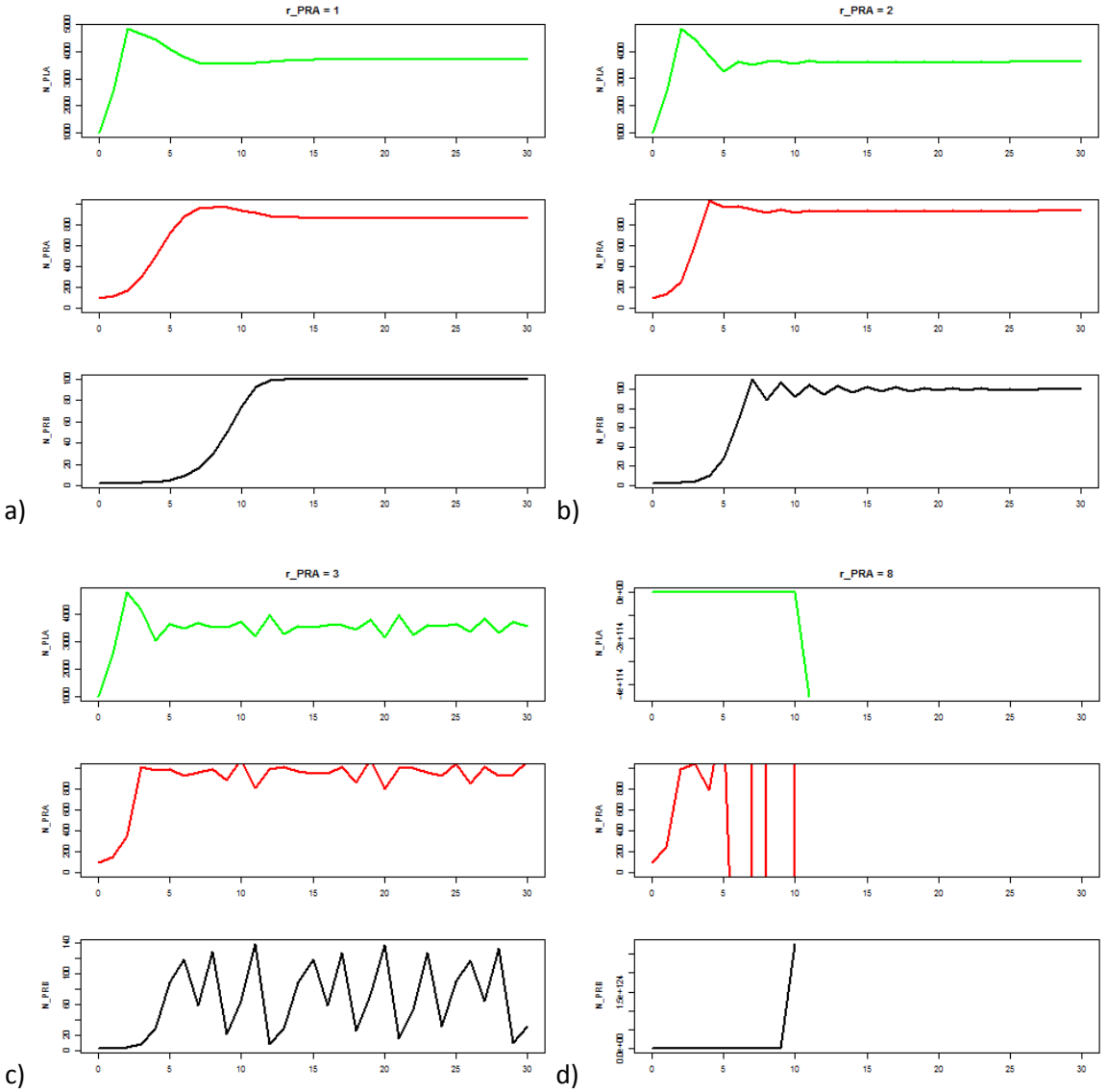
Slika 42. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora I. reda, K_PRA kroz vrijeme, t: a) K=50, b) K=500, c) K=1000, d) K=4000.



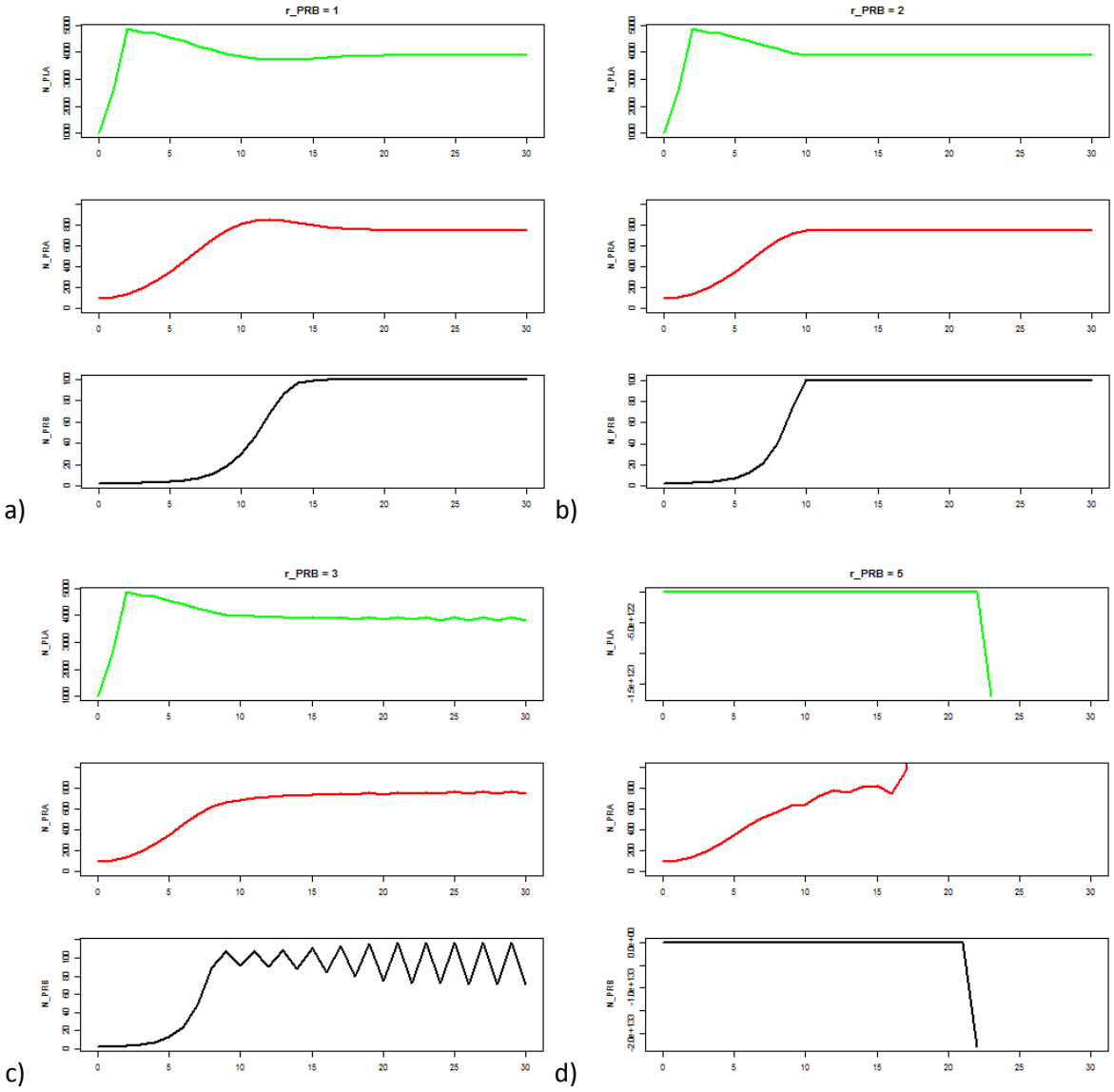
Slika 43. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu kapaciteta populacije predatora II. reda, K_PRB kroz vrijeme, t: a) K=10, b) K=50, c) K=500, d) K=5000.



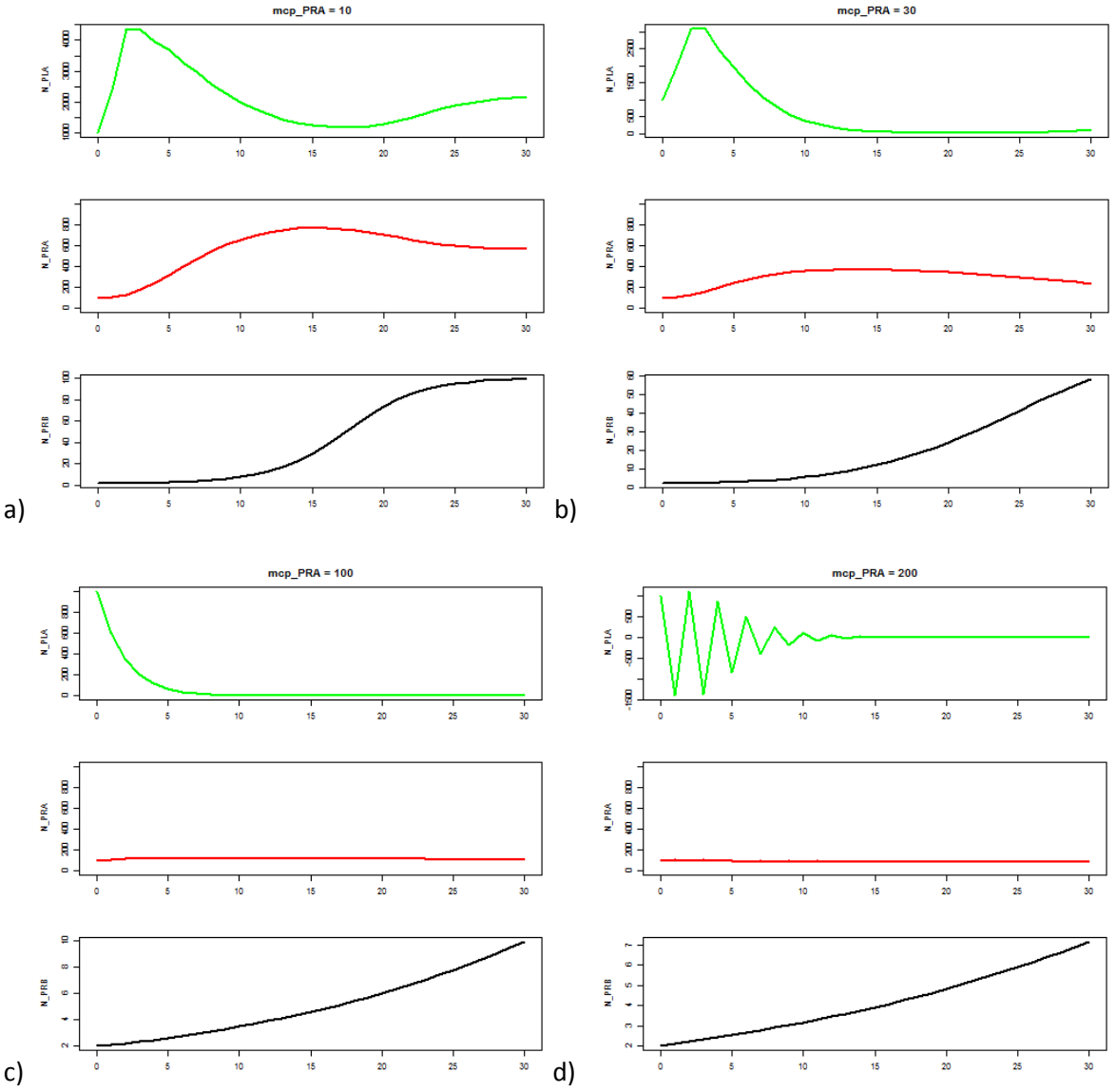
Slika 44. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije plijena, r_PLA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=5.



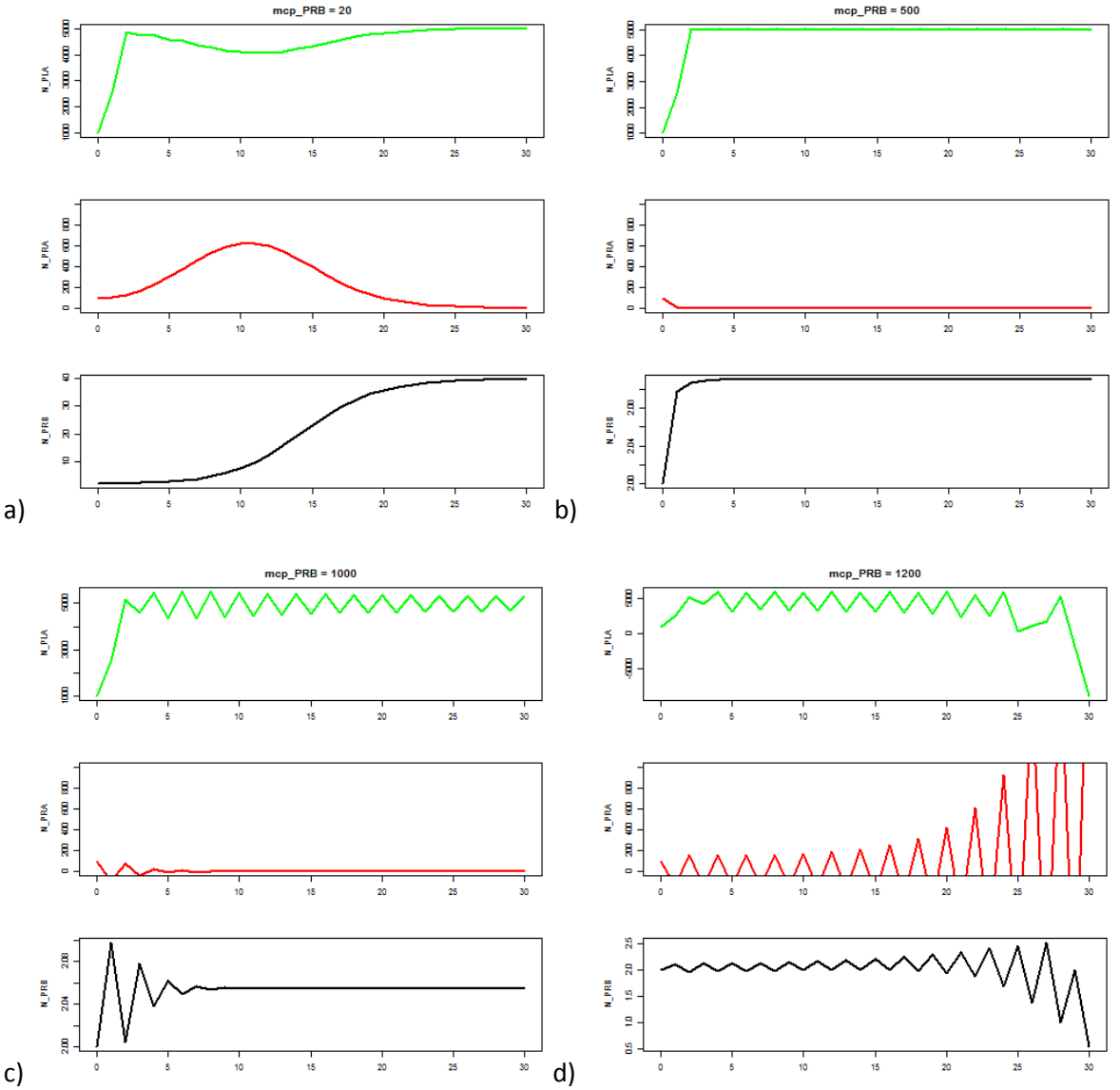
Slika 45. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora I. reda, r_PRA kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=8.



Slika 46. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta rasta populacije predatora II. reda, r_PRB kroz vrijeme, t: a) r=1, b) r=2, c) r=3, d) r=5.



Slika 47. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora I. reda, cp_PRA kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=10, b) mcp=30, c) mcp=100, d) mcp=200.



Slika 48. Prikaz promjene rasta populacija plijena i predatora I. i II. reda uz promjenu koeficijenta predacije populacije predatora II. reda, cp_PRB kroz vrijeme, t; koeficijent predacije *cp* ovisi o varijabli *mcp*, odnosno najvećem broju plijena koji predator može pojesti u određenom vremenskom periodu: a) mcp=20, b) mcp=500, c) mcp=1000, d) mcp=1200.

4.2.Hranidbena mreža

Veličina populacije svakog člana hranidbene mreže izračunata je pomoću prethodno uspostavljenih jednadžbi. Za računanje veličina populacija korištene su jednake vrijednosti parametara kao i u izračunima korištenim za grafičko prikazivanje diskretnog rasta populacija u različitim scenarijima sa konstantnim *K, R* i *cp*. Mreža je sastavljena od pet hranidbenih lanaca koji su prethodno opisani. Svaki lanac prikazuje drugačiji scenarij. Brojevi u nazivu članova označavaju hranidbeni lanac kojemu član mreže pripada. Neki članovi imaju različitu ulogu u dva ili tri različita hranidbena lanca. Član PLA1 u prvom hranidbenom lancu ima ulogu plijena, dok u drugom ima ulogu predatora I. reda, PRA2. Član PRA1, predator I. reda prvog lanca, u trećem lancu ima ulogu predatora II. reda, PRB2. Nadalje, član PRB1 prvog lanca u četvrtom lancu ima ulogu plijena, PLA4, a u petom predatora I. reda, PRA5. Član PLA2 ima ulogu plijena i u trećem hranidbenom lancu, PLA3. Naposljetku, član PRB2 ima ulogu predatora II. reda i u četvrtom hranidbenom lancu, PRB4. Veličina populacije svakog člana je izračunata u svakom hranidbenom lancu zasebno ovisno o tome koju ulogu član ima.

Osim što određeni članovi imaju više uloga u hranidbenoj mreži, neki od njih imaju i dodatan izvor ishrane: PRB2, PRA3, PRA4, PRB4. Drugim riječima, članovi mreže sa dodatnim izvorom hrane imaju rezervu u slučaju naglog smanjenja ili ekstinkcije primarnog plijena i samim tim osiguran im je opstanak.

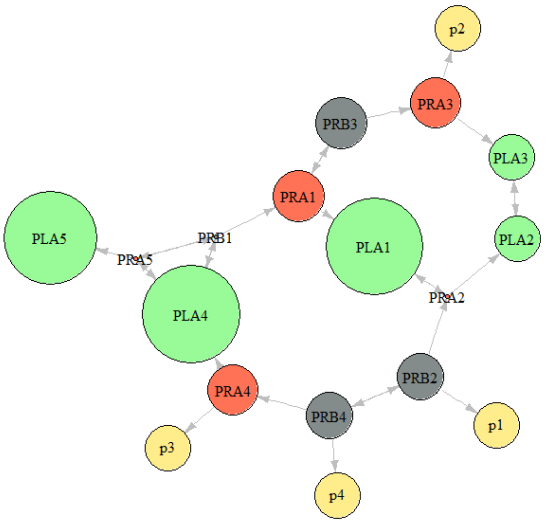
U nastavku su prikazane hranidbene mreže u vremenu t (t1, t2, t3, t4, t5, t15, t25) sa pripadajućim shematskih prikazima i tablicama u kojima su sadržani ime (ID), vrsta (Tip) i veličina populacijesvakog člana (Veličina populacije). Iz shematskih prikaza je jasno vidljiva razlika u veličini populacija u različitim vremenima: veličina kruga označava veličinu populacije. S obzirom na međusobne interakcije i početne parametre, već u vremenu t1 (Tablica 1) zabilježena je ekstinkcija tri populacije: PRB1, PRA2 i PRA5 (Slika 49). U vremenima t2 (Tablica 2), t3 (Tablica 3) i t4 (Tablica 4), dodatno populacija PLA3 ide u ekstinkciju (Slika 50; Slika 51; Slika 52). U vremenu t5 (Tablica 5) i t15 (Tablica 6) dolazi do oporavka populacije PLA3 te ekstinkcije populacije PLA2 (Slika 53; Slika 54). U vremenu t20 (Tablica 7) dolazi do oporavka PLA2 te ekstinkcije PLA3 (Slika 55). U vremenu t25 (Tablica 8), zabilježena je ekstinkcija PLA2 i oporavak PLA3 (Slika 56). Drugim riječima, članovi PLA2 i PLA3 se ciklički izmjenjuju.

Najupečatljiviji je rast populacije plijena petog hranidbenog lanca, PLA5 (Slika 54; Slika 55; Slika 56) u slučaju hranidbenog lanca prvog scenarija kada populacija predatora, PRA5 nema dodatan izvor ishrane te ovisi o populaciji plijena (Slika 1). Ostale populacije koje nisu otišle u ekstinkciju stabilno titraju nakon t5 te više-manje imaju podjednaku vrijednost u svakom vremenu t.

Prikazi od t6-t14, t16-t19 i t21-t24 nisu prikazani u radu jer ne prikazuju značajnije promjene veličina populacija. Prikazane mreže su one u kojima se promjena dogodila i imaju značenje za tematiku ovog rada. Grafički prikazi, odnosno sheme hranidbenih mreža rađene su u programu R pomoću paketa *igraph* koji omogućava stvaranje i manipulaciju dobivenim grafičkim prikazima (Arias i Ferrer-i-Cancho, 2014; Ognyanova, 2016).

Tablica 1. Hranidbena mreža u vremenu t1

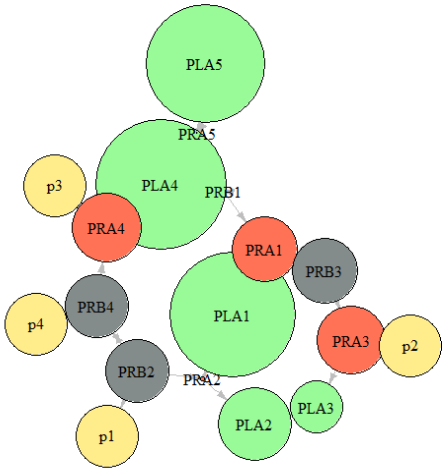
ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	1100
PRA1	predator1	110
PRB1	predator2	-890
PLA2	plijen	0
PRA2	predator1	-900
PRB2	predator2	20
PLA3	plijen	0
PRA3	predator1	100
PRB3	predator2	110
PLA4	plijen	1110
PRA4	predator1	100
PRB4	predator2	20
PLA5	plijen	1000
PRA5	predator1	-890
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 49. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t1(/50)

Tablica 2. Hranidbena mreža u vremenu t2

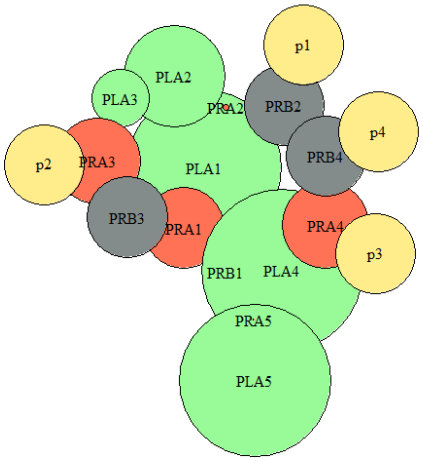
ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	3343
PRA1	predator1	126
PRB1	predator2	-3387
PLA2	plijen	530
PRA2	predator1	-3117
PRB2	predator2	44
PLA3	plijen	-530
PRA3	predator1	305
PRB3	predator2	126
PLA4	plijen	3613
PRA4	predator1	319
PRB4	predator2	44
PLA5	plijen	2960
PRA5	predator1	-3387
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 50. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t2 (/100)

Tablica 3. Hranidbena mreža u vremenu t3

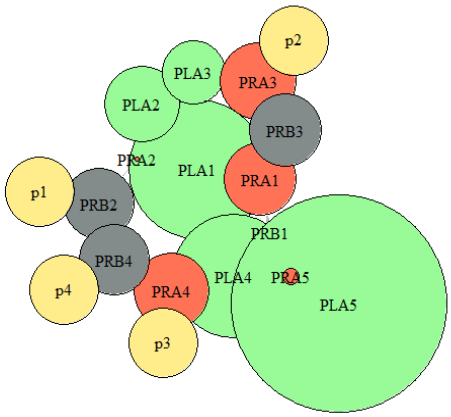
ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	9075
PRA1	predator1	209
PRB1	predator2	-9570
PLA2	plijen	2570
PRA2	predator1	-8739
PRB2	predator2	97
PLA3	plijen	-2570
PRA3	predator1	810
PRB3	predator2	209
PLA4	plijen	9804
PRA4	predator1	897
PRB4	predator2	97
PLA5	plijen	8685
PRA5	predator1	-9570
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 51. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t3 (/200)

Tablica 4. Hranidbena mreža u vremenu t4

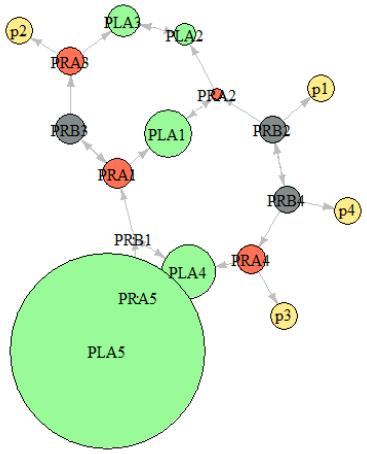
ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	11579
PRA1	predator1	587
PRB1	predator2	-8676
PLA2	plijen	1029
PRA2	predator1	-10748
PRB2	predator2	145
PLA3	plijen	-1029
PRA3	predator1	1149
PRB3	predator2	587
PLA4	plijen	8930
PRA4	predator1	1069
PRB4	predator2	145
PLA5	plijen	24525
PRA5	predator1	-8676
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 52. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t4 (/250)

Tablica 5. Hranidbena mreža u vremenu t5

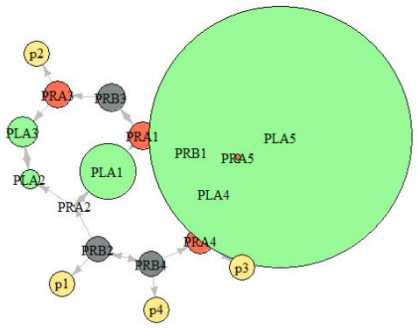
ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	7620
PRA1	predator1	1370
PRB1	predator2	-9667
PLA2	plijen	-1934
PRA2	predator1	-5606
PRB2	predator2	114
PLA3	plijen	1934
PRA3	predator1	589
PRB3	predator2	1370
PLA4	plijen	9985
PRA4	predator1	700
PRB4	predator2	114
PLA5	plijen	61524
PRA5	predator1	-9667
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 53. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t5(/600)

Tablica 6. Hranidbena mreža u vremenu t15

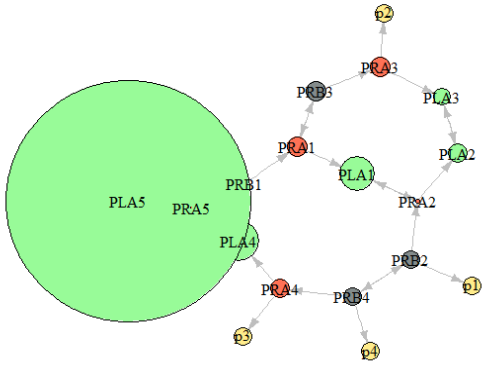
ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	12069
PRA1	predator1	1026
PRB1	predator2	-7422
PLA2	plijen	-2235
PRA2	predator1	-10042
PRB2	predator2	174
PLA3	plijen	2235
PRA3	predator1	617
PRB3	predator2	1026
PLA4	plijen	9602
PRA4	predator1	791
PRB4	predator2	174
PLA5	plijen	92059
PRA5	predator1	-7422
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 54. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t15(/500)

Tablica 7. Hranidbena mreža u vremenu t20

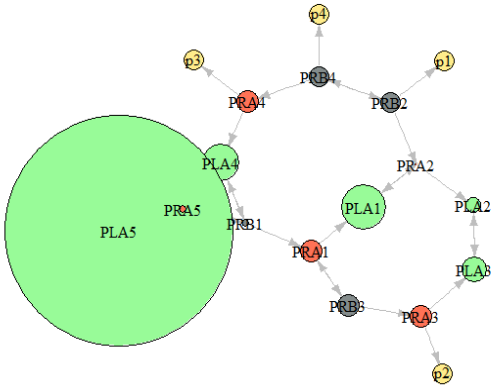
ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	7984
PRA1	predator1	1163
PRB1	predator2	-8552
PLA2	plijen	474
PRA2	predator1	-6162
PRB2	predator2	216
PLA3	plijen	-474
PRA3	predator1	996
PRB3	predator2	1163
PLA4	plijen	10753
PRA4	predator1	782
PRB4	predator2	216
PLA5	plijen	105932
PRA5	predator1	-8552
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 55. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t20(/800)

Tablica 8. Hranidbena mreža u vremenu t25

ID	Tip	Veličina populacije
PLA1	plijen	11169
PRA1	predator1	817
PRB1	predator2	-5479
PLA2	plijen	-2133
PRA2	predator1	-9122
PRB2	predator2	175
PLA3	plijen	2133
PRA3	predator1	1029
PRB3	predator2	817
PLA4	plijen	7695
PRA4	predator1	783
PRB4	predator2	175
PLA5	plijen	93704
PRA5	predator1	-5497
p1	2. izvor	0
p2	2. izvor	0
p3	2. izvor	0
p4	2. izvor	0



Slika 56. Shematski prikaz hranidbene mreže u vremenu t25(/800)

5. RASPRAVA

U radu su uspostavljeni diskretni modeli osnovnih tipova predator-plijen odnosa te model ekološke mreže sastavljen od opisanih tročlanih/dvočlanih hranidbenih lanaca. Prikazane su veličine populacija i njihovo titranje kroz određeni vremenski period, *t*, promjenu nosivog kapaciteta okoliša, *K*, koeficijenta rasta populacije, *r*, te koeficijenta predacije, *cp*. Periodične oscilacije parametara u okolišu su normalna pojava u pogledu sezonskih fenomena pod čijim utjecajem mogu biti navike parenja, dostupnost hrane, vremenski uvjeti, žetva i lov (Fan i Wang, 2001). Cilj ovog rada je bio prikazati na koji način promjena promatranih parametara utječe na veličine populacija plijena i predatora te na njihovu međusobnu interakciju u hranidbenim lancima te u mreži odnosa u vremenu, t.

Kada je predator odsutan, rast populacije plijena je opisan logističkom jednadžbom te je prikazan sigmoidalnom krivuljom gdje se svaki pojedinac natječe sa ostalima za isti izvor prehrane. Drugim riječima, stopa rasta populacije plijena se smanjuje sa povećanjem broja jedinki u populaciji (web 5). Okoliš oscilira po načelu slučajnosti, stoga stopa rasta populacije može biti i pozitivna i negativna. U odsustvu plijena, prosječna stopa rasta populacije predatora smanjuje se eksponencijalno (Fan i Wang, 2001).

Lotka -Volterra model, poznat i kao predator-plijen model, opisuje dinamiku populacija dviju vrsta u interakciji od kojih je jedna glavni izvor ishrane drugoj. Ovaj model pretpostavlja da plijen ugiba isključivo zbog kontakta s predatorima, dok stopa plodnosti predatora ovisi o dostupnosti hrane – plijena. Prosječni broj kontakata između plijena i predatora ovisi o veličini obje populacije, drugim riječima, model generira cikličku dinamiku. Rast populacije plijena vodi prema rastu populacije predatora; rast populacije predatora vodi ka smanjenju populacije plijena; smanjenje populacije plijena vodi ka smanjenju populacije predatora; kada je populacija predatora smanjena dolazi do naglog rasta populacije plijena (Korotayev i sur., 2006). Lotka – Volaterra model se odnosi samo na promjene populacija uslijed predacije u situacijama gdje gustoće populacija plijena i predatora nisu prostorno ovisne. Ovaj model ne uzima u obzir činjenicu da populacije najčešće u realnosti nisu homogeno distribuirane, niti to da predatori i plijen prirodno razvijaju strategije preživljavanja (Pang i Wang, 2004).

Dinamika populacija ima ulogu u proučavanju na koji način i zašto se veličine populacija mijenjaju u prostoru i vremenu. Razumijevanju predator-plijen odnosa možemo

pristupiti u 2 koraka. Prvi korak je proučavanje individualnih predatorskih procesa i pokušaj sažimanja istih u jednostavne odnose. U drugom koraku, funkcije koje prikazuju sažetu sliku ponašanja i fiziologije pojedinaca služe kao građevni blokovi u modelu populacijske dinamike. Za povezivanje specifičnih ekoloških mehanizama sa eksperimentalnim predviđanjima potrebno je formirati u potpunosti specificirani model. Konstruiranje modela se vrši u tri koraka: 1) odabir matematičkog okvira i varijabli; 2) odabir funkcionalnih oblika; 3) određivanje vrijednosti parametara (stopa rasta populacije, nosivi kapacitet…) (Turchin, 2003).

Ovim radom omogućen je univerzalan pregled promjena u veličini i ponašanju populacija plijena i predatora s obzirom na međusobne interakcije i promjenu parametara u hranidbenim lancima i mreži. U prva dva scenarija hranidbeni lanac sastavljen je od dva člana, plijena i predatora. U uvjetima konstantnih parametara primjetne su velike razlike u rastu populacija plijena i predatora I. reda. Naime, u prvom scenariju, gdje je predator ovisan o plijenu, sama populacija plijena oscilira no relativno je stabilna dok populacija predatora raste logistički (Slika 1). Logistički model je najjednostavniji prikaz animalnih populacija. U drugom scenariju u kojem predator ima drugi izvor ishrane, populacija plijena pokazuje snažne oscilacije, dok populacija predatora raste eksponencijalno (Slika 7). Ovisno o tome koji je plijen dostupniji, predator mijenja svoju ishranu zbog čega populacija raste eksponencijalno, odnosno beskonačno. Populacija plijena pokazuje određenu nestabilnost, odnosno kolebanje populacije, a razlog tomu je upravo dostupnost samog plijena, odnosno preferencija predatora u danom trenutku. Što se tiče ostalih scenarija, hranidbenom lancu je dodan još jedan član: predator II. reda. U trećem (Slika 13), četvrtom (Slika 22) i šestom scenariju (Slika 40) vidljive su snažne titracije populacija plijena i predatora I. reda dok je populacija predatora II. reda nešto stabilnija te bilježi blagi logistički rast u trećem i šestom scenariju. Kako populacija predatora raste tako pada populacija plijena što je vidljivo na grafičkim prikazima – kada predator doseže najvišu vrijednost, plijen doseže najnižu. U petom scenariju sve tri populacije titraju, ali su stabilne (Slika 31).

Uspostavljena mreža odnosa u radu prikazana je pomoću prethodno osmišljenih lanaca i odabranih parametara te je promatrana promjena iste kroz vrijeme t. Jasno je vidljivo da one populacije sa najvećim nosivim kapacitetom (K=100000) najčešće opstaju, odnosno odupiru se ekstinkciji (PLA5). Također, veliku ulogu igraju i stopa rasta predatora, *r* i sam koeficijent

predacije, *cp*. U hipotetskim uvjetima postavljenim u radu, plijen PLA5 pokazuje najveći rast što zbog visokog *K*, što zbog same ekstinkcije pripadajućeg predatora PRA5 (Slika 56). Do ekstinkcije samih predatora dolazi uglavnom u slučajevima niskog koeficijenta predacije, *cp* te ovisnosti o jednom plijenu (PRB1, PRA2, PRA5) (Slika 49). S druge strane, do ekstinkcije plijena dolazi iz očiglednih razloga: malen K i *r* plijena te visok *cp* predatora. Odnosno, populacija plijena nema uvjeta ni sposobnosti za brz oporavak uslijed proždiranja od strane predatora.

Predacija je jedan od ključnih faktora koji reguliraju obrasce u prirodnim sustavima. Eksperimentalne manipulacije predatorima pokazuju njihov važan utjecaj na osobine plijena, populacije i zajednice. Plijen se u stvarnosti suočava sa brojnim predatorima ako je izložen različitim predatorskim vrstama. Dva različita predatora u teoriji mogu biti funkcionalno identični. S druge strane, različiti pojedinci unutar vrste se mogu uvelike razlikovati u smislu predatorskog ponašanja ili potencijalnih učinaka na plijen. Važnost ili snaga interakcije među vrstama se može definirati utjecajem *per capita* jedne vrste na proporcionalnu promjenu u veličini populacije ciljne vrste. U radu Sih i sur. (1998) primarni fokus je stavljen na utjecaje višestrukih predatora na stopu predacije, odnosno preživljavanje/smrtnost plijena. Višestruki predatori imaju utjecaje povećanja ili smanjenja rizika ovisno o tome uzrokuju li više ili niže stope predacije. Glavni predloženi mehanizam jest povećanje rizika koje uključuje obrambene mehanizme plijena. Drugim riječima, odgovor plijena na jednog predatora može rezultirati većim rizikom od drugog predatora i obrnuto.

Radom Pang i Wang (2004) utvrđeno je da se u ekološkom sustavu sastavljenom od dva predatora i jednog plijena može očekivati da će plijen razviti dva odvojena seta obrambenih sposobnosti, svaki učinkovit protiv svakog od predatora, s tim da može mijenjati koji set koristi ovisno o brojnosti dviju predatorskih vrsta. Također, očekivano je da će predatori razviti migratorne strategije kako bi iskoristili ponašanje plijena s obzirom na obranu. Zamijećena je bogata dinamička međuigra između tri vrste.

Upravo najveći interes u predator-plijen odnosima jest vjerojatnost koegzistencije među različitim vrstama. U nekim slučajevima vrste koegzistiraju u steady state stanju. U slučaju kada su vrste homogeno distribuirane, matematički model ima konstantno pozitivno rješenje (Wang, 2006; Wang i Pang, 2004; Kuto i Yamada, 2004).

Kao što je ranije spomenuto, osnovni i najjednostavniji model dinamike animalnih populacija je logistički model koji je predložio Verhulst 1838. godine. Populacija opisana logističkom jednadžbom u početku je malena, a kasnije logistički raste (sigmoidalna krivulja). Kako se ekološka niša popunjava, rast populacije usporava i populacija doseže razinu konstante K. Parametar K, odnosno nosivi kapacitet ekološke niše za danu populaciju, je od centralne važnosti za dinamiku populacije. Vrijednost ovog parametra određuje ravnotežno stanje dinamike populacije za ograničenja danog izvora te kontrolira granice njegovog rasta. Nosivi kapacitet je u globalu definiran kao maksimalna populacija ljudi, stoke ili divljih životinja koju dano stanište može podržati bez da bude trajno oštećeno. Drugim riječima, nosivi kapacitet je maksimalna razina eksploatacije obnovljivih izvora energije koja može biti održana bez nanošenja ireverzibilne degradacije na naseljenom području (Yue i sur., 2008).

Povećanjem K_PLA u svim postavljenim scenarijima rada dolazi do kolebanja i konačne stabilizacije populacije plijena te gotovo logističkog rasta populacija oba predatora. Kada je K_PLA između 10000 i 20000, u svim scenarijima dolazi do blagog rasta i konačne stabilizacije svih populacija. Kada je kapacitet okoliša za plijen visok, posljedično rastu sve populacije. Rast K_PRA u svim scenarijima dovodi do rasta u populaciji oba predatora što vodi ka smanjenju populacije plijena kao izvora ishrane. U prvom i petom scenariju smanjenje populacije plijena nastupa kada je K_PRA iznad 5000, za razliku od ostalih scenarija u kojima pad nastupa ranije. Scenariji se odnose na interakcije u kojima je predator I. reda zavisan od plijena, odnosno nema drugog izvora ishrane. Rastom K_PRB populacija plijena raste u trećem i šestom scenariju, opada u četvrtom, a u petom pokazuje slabe oscilacije i naposljetku se stabilizira. Populacija predatora I. reda u trećem, petom i šestom scenariju raste te nakon određenog praga pada, dok u četvrtom započinje s blagim rastom nakon čega zadržava konstantu. Rast populacije plijena je posljedično vezan za smanjenje populacije predatora I. reda.

Uporaba parametra nosivog kapaciteta, K u konstruiranju modela nema ključnu ulogu samo u proučavanju i analizi ekoloških zajednica, već uvelike doprinosi i rješavanju okolišnih problema kao što su eksponencijalni rast ljudske populacije i ekonomije, dostupnost obradivih površina i hrane te korištenje neobnovljivih izvora energije. Seidl i Tisdell (1999) su se bavili upravo proučavanjem nosivog kapaciteta, razumijevanjem koncepta, svrhe, karakteristika i nedostataka, u svrhu saznanja gdje i kako ga primijeniti prvenstveno u ekologiji ljudske

populacije. U ekologiji, nosivi kapacitet je usmjeren na kvalitetu samog ekološkog sustava i pritisaka okoline te veličine odgovarajućih populacija. Kada se radi o ljudskoj populaciji, pokazalo se da nosivi kapacitet zapravo predstavlja kompleksan normativni koncept pod utjecajem ekološke dinamike, ljudskih vrijednosti i ciljeva, te institucionalnih okvira i prakse upravljanja. Iako ima određenu ulogu, iz tih razloga nije moguće objektivno upotrijebiti nosivi kapacitet kao univerzalno ograničenje kada se radi o ljudskoj populaciji. Nova tehnologija mijenja način na koji se koriste resursi, a s obzirom na ovisnost nosivog kapaciteta o izvorima, sama vrijednost kapaciteta se također mijenja. Stoga, modeli rasta za ljudske sustave nisu realistični kada su temeljeni na fiksnim ograničenjima resursa ili nepromjenjivom nosivom kapacitetu. S druge strane, nosivi kapacitet koji je dinamičan te logistički raste skupa sa ostalim parametrima se bolje uklapa u model (Meyer i Ausubel, 1999). Upravo u radu Haraldsson i Ólafsdóttir (2006) konstruiran je dinamični model koji simulira veličinu ljudske populacije s obzirom na potencijal biološke proizvodnje dostupne stoci u predindustrijskom islandskom okolišu. Postizanje održivosti na regionalnoj razini je od velike važnosti zbog same uske povezanosti socijalnih institucija i ekološkog funkcioniranja. Metode i modeli koji koriste nosivi kapacitet mogu pomoći u procjeni održivosti uzimanjem u obzir upravo pritisak od strane ljudskih aktivnosti na regionalne ekološke sustave (Graymore i sur., 2010).

Što se tiče animalnih populacija, nosivi kapacitet se često upotrebljava u svrhu konzervacije i revitalizacije zajednica. U radu Hayward i sur. (2007) predviđen je i testiran nosivi kapacitet velikih predatora na području deset južnoafričkih konzervacijskih područja. Uspostavljeni su predator-plijen odnosi temeljeni na biomasi preferiranog plijena i predatora: lav, leopard, hijena i afrički divlji pas. Pokazalo se da je za svakog predatora koji se hrani velikim te jednostavno proučavanim životinjskim svijetom, moguće predvidjeti nosivi kapacitet temeljen na brojnosti preferiranog plijena. Na ovaj način moguće je utvrditi da li je na određenom zaštićenom području potrebno poduzeti određene mjere kako bi se povećali resursi hrane ili pak smanjilo broj predatora te predstavlja vrijedan alat u konzervaciji biološke raznolikosti.

U zatvorenoj populaciji, plodnost i mortalitet određuju stopu rasta populacije. Drugim riječima, stopa rasta, r u vremenu, t označava razliku između rođenih (stopa rađanja) i umrlih jedinki (stopa smrtnosti) u populaciji (Espenshade i Tannen, 2015). U radu Bieber i Ruf

(2005) istraživana je dinamika populacije divlje svinje, *Sus scrofa* pomoću modela temeljenih na stopi rasta u ovisnosti o okolišnim uvjetima odnosno dostupnosti hrane. Pokazalo se da bi stopu rasta bilo dobro koristiti za razvijanje strategija upravljanja kad god je to moguće i to upravo uzimajući u obzir okolišne uvjete te dostupnost hrane. Johansen i sur. (2016) su bazirali svoje istraživanje na dinamici populacije travnjačke vrste *Knautia arvensis* u Norveškoj gdje predstavlja ključnu vrstu te važan izvor nektara za mnoge vrste leptira, bumbara, pčela i drugih skupina oprašivača. U radu su uspostavljeni modeli kojima je omogućen uvid u način na koji napuštanje travnjaka te različite razine ispaše utječu na promjenu stope rasta ove travnjačke vrste.

Promjena r_PLA u radu dovodi do rasta populacije prvog predatora u drugom i četvrtom scenariju u kojima predator ima dodatni izvor ishrane, dok plijen ide u ekstinkciju. Povećanjem stope rasta plijena raste i njegova dostupnost predatorima te samim tim dovodi i do promjena u veličini predatorskih populacija. Iz tog razloga, značajniji rast je zabilježen u drugom i četvrtom scenariju gdje se predator prehranjuje dvjema vrstama plijena, odnosno dostupna mu je veća količina hrane. U trećem scenariju sve populacije rastu: povećanje populacije plijena vodi prema rastu populacije prvog predatora što vodi prema rastu populacije i drugog predatora. S obzirom na povećanu potražnju i odsutnost dodatnih izvora ishrane predatorima, naposljetku dolazi do ekstinkcije sve tri populacije. Populacija drugog predatora raste u petom scenariju gdje nije ovisan o jednom izvoru. U šestom scenariju sve tri populacije idu u ekstinkciju jer nije moguće zadovoljiti potražnju za plijenom. Promjena r_PRA dovodi do rasta populacije plijena u svim scenarijima, osim šestog u kojem populacija ide u ekstinkciju. Populacija prvog predatora raste u scenarijima dva, četiri i šest u kojima ne ovisi o populaciji plijena. Za predatora drugog reda također vrijedi da raste u scenarijima u kojima ima dodatni izvor ishrane, a to su scenariji pet i šest. U trećem i četvrtom scenariju predatori naposljetku idu u ekstinkciju (predator II. reda se hrani predatorom I. reda), dok plijen eksponencijalno raste. Promjena r_PRB dovodi do pada populacije plijena u svim scenarijima osim u trećem scenariju gdje bilježi rast. Populacija predatora prvog reda u četvrtom i šestom scenariju bilježi rast, dok u scenarijima gdje ovisi o populaciji plijena bilježi pad. Populacija predatora 2. reda titra kroz promjenu. U petom scenariju sve tri populacije zbog uske posljedične veze idu u ekstinkciju.

Kod modeliranja hranidbenih lanaca i ekoloških mreža od iznimne je važnosti univerzalnost modela i mogućnost korištenja na različitim zajednicama. Villar i sur. (2013) se u istraživanju fokusiraju na utjecaj intenziteta ispaše kopitara na strukturu i sastav prirodnih zajednica travnjačkih ekoloških sustava. Naime, na travnjacima sjeverne hemisfere pojačana ispaša stoke dovela je do smanjenja brojnosti malih sisavaca na širokom geografskom području raspona od Skandinavije do Mediterana. Posljedično, dolazi do snažnog funkcionalnog i numeričkog odgovora od strane predatora čija se ishrana sastoji od malih sisavaca. Ovaj rad je idealan primjer korištenja ekološkog modeliranja u mreži koja se sastoji od tri člana gdje svaki utječe na svakog, direktno ili indirektno. U radu su eksperimentalno manipulirali intenzitete ispaše od strane ovaca i stoke na škotskim uzvisinama kako bi testirali utjecaje na poljsku voluharicu, *Microtus agrestis* i njezinog arhetipskog predatora crvenu lisicu, *Vulpes vulpes*. Pretpostavljeno je da će povećanjem intenziteta ispaše doći do smanjenja brojnosti poljske voluharice, no da će pri osrednjoj ispaši doći do povećanja aktivnosti predatora uslijed smanjenog vegetacijskog pokrova i veće dostupnosti plijena. Utvrđeno je da intenzitet ispaše ima snažan i dosljedan negativan utjecaj na gustoću poljske voluharice te indekse aktivnosti crvene lisice. S obzirom da je intenzivna ispaša povezana sa drastičnim smanjenjem brojnosti voluharica, samim tim dolazi do smanjenja aktivnosti lisica. Smanjenjem aktivnosti predatora u ovom slučaju zaključeno je da ispaša kopitara posljedično vodi do smanjenja u gustoći predatora na visinskim travnjacima. Također, utvrđeno je da sam odnos između predatora i plijena nije pokazao nikakve značajne promjene uslijed promjene intenziteta ispaše.

Prema Abramsu i Ginzburgu (2000), kako bi opisali predator-plijen odnos nužno je specificirati stopu konzumacije plijena od strane prosječnog predatora. Ovaj funkcionalni odgovor uvelike određuje dinamičku stabilnost, odgovor na okolišne utjecaje i prirodu indirektnih posljedica u hranidbenoj mreži koja sadrži sam predator-plijen par. Brojnost predatora često ima utjecaj na stopu konzumacije pojedinog predatora. Sama stopa predacije može biti ovisna o plijenu ili pak o samom predatoru. Stopa rasta populacije predatora ne ovisi samo o pojedincima koje pojede već i o tome kako konvertiraju pojedeni plijen u nove predatore. Brojčani odgovor opisuje stopu rasta populacije po glavi kao funkciju svih varijabli koje utječu na istu. Numerički i funkcionalni odgovori zajedno pružaju kompletan opis dinamike populacije predatora.

Modeli u radu su pokazali da rastom koeficijenta predacije prvog predatora dolazi do pada u populaciji plijena u svim scenarijima. Naime, u početku populacija plijena opada dok predator I. reda raste do određene točke. Nakon nekog vremena, količina plijena više ne zadovoljava potrebe predatora I. reda i on ide u ekstinkciju, dok se populacija plijena oporavlja. U svim scenarijima dolazi do konačnog kolapsa populacija. Populacija predatora II. reda raste u trećem, petom i šestom scenariju, dok opada u četvrtom u kojem prvi predator ima dodatne izvore ishrane. Rastom koeficijenta predacije drugog predatora, zabilježeno je osciliranje populacije plijena u svim scenarijima. Populacija prvog predatora u početku titra, no kasnije raste. Populacija drugog predatora u trećem i četvrtom scenariju raste, a u petom i šestom titra. Peti i šesti scenarij su obilježeni kolebanjem populacija.

Pronalaženje funkcionalnih veza između predatora i plijena bi poboljšalo razumijevanje ekoloških procesa što samim tim postaje izazov za moderne ekologe. Modeli predator-plijen odnosa koji u funkcionalni odgovor predatora uključuju nosivi kapacitet plijena i efekt zasićenja su realističniji. U radu Piana i sur. (2006), Lotka-Volterra model je podešen prema podacima o ribljim zajednicama lagune Osmar koja se nalazi u gornjem poplavnom području rijeke Paraná, kako bi odredili moguće faktore koji pokreću intenzitet predacije. Predacija je jedna od glavnih strukturirajućih sila u ribljim zajednicama akvatičkih ekoloških sustava. Ciljevi su bili odrediti efikasnost predatora u kontroliranju populacije plijena, koji funkcionalni odgovor najbolje predstavlja konzumaciju plijena i koja je važnost „izbjeglica“ u predator-plijen odnosima. Pokazalo se da predatori u zajednici Osmar lagune održavaju gustoću populacije plijena ispod one koja bi teoretski bila u odsutnosti predatora. Drugim riječima, predatori su u ovoj zajednici glavni faktor kontrole populacije plijena.

Posljednjih godina porastao je interes za proučavanjem stabilnosti predator-plijen odnosa uzimajući u obzir utjecaje difuzije jedinki (Kuto i Yamada, 2004; Peng i sur., 2007; Peng i Wang, 2006). Kada se radi o stabilnosti populacije, možemo promatrati dvije vrste difuzije. Prvi slučaj je difuzija koja podrazumijeva kretanje jedinki od regije sa višom koncentracijom ka regiji sa nižom koncentracijom jedinki (engl. *Self-diffusion*). Drugi slučaj je kretanje populacije jedne vrste zbog prisutnosti druge vrste (engl. *Cross-diffusion*) (Wang, 2004). Vrijednosti koeficijenta difuzije mogu biti pozitivne, negativne ili nula, gdje pozitivan koeficijent označava kretanje vrste u smjeru niže koncentracije druge vrste, dok negativni koeficijent označava tendenciju kretanja u smjeru veće koncentracije druge vrste. U radu

Dubey i sur. (2001), uspostavljen je matematički model predator-plijen odnosa uključujući upravo ove dvije vrste difuzije jedinki. Glavna svrha rada je bila istražiti stabilnost ponašanja predator-plijen modela uzimajući u obzir oba tipa difuzije te stabilnost uvjeta u različitim okolišnim situacijama. U prirodi, plijen ima sklonost izbjegavanja predatora, stoga se brzina bijega istoga može opisati kao proporcionalna brzini disperzije predatora. S druge strane, cilj predatora je što više se približiti plijenu te se brzina lova istoga može opisati kao proporcionalna brzini disperzije plijena.

Dobiveni univerzalni modeli predator-plijen odnosa i ekološke mreže se u budućim istraživanjima mogu nadograditi. Model je relativno lako modificirati u onom smjeru u kojem ćemo dobiti željene informacije. U obzir se mogu, osim biotičkih, uzeti i okolišni uvjeti odnosno abiotički faktori kao što su temperatura, tlak, zasićenost kisikom i vlažnost ili pak dostupnost hrane u okolišu (Braumann, 2008; Vanoverbeke, 2008; Rinke i Vijverberg, 2005; Preuss i sur., 2009; Rinke i Petzoldt, 2003; Bieber i Ruf, 2005). Na taj način moguće je promatrati promjene u veličinama i populacijama te njihovim interakcijama u realističnijim uvjetima. Osim hranidbenih lanaca sa 2 ili 3 predatora, mogu se sastaviti lanci od 5, 7, 10 predatora. Mogućnosti su beskonačne kada govorimo o hranidbenim mrežama. Nadalje, kako bi dobili bolji uvid u funkcioniranje same zajednice i djelovanje predatora, kod konstruiranja modela u obzir je moguće uzeti juvenilne i zrele jedinke predatora te odnos spolova i na taj način usporediti koje su razlike u stopi konzumacije između tih skupina te kakva je međusobna interakcija i ona s populacijama plijena (Gaillard i sur., 1998). Koje su razlike u veličinama populacija juvenilne i zrele faze, svake zasebno i naravno u međusobnoj interakciji kada konzumiraju jednaki plijen. Zatim, kanibalizam koji je u animalnom svijetu relativno česta pojava bi, ovisno o tome na kojim se populacijama radi istraživanje, bilo dobro uključiti u samu izradu modela. Kada se radi o ekologiji, također možemo u obzir uzeti utjecaj koncentracija određenih onečišćenja i zagađenja na promjene veličina populacija. Ovakvi modeli također imaju ulogu u konzervaciji kroz donošenje odluka o odstrelu ili uvođenju novih populacija/jedinki u ekološki sustav (Hayward i sur., 2007). Postoji bezbroj opcija i mogućnosti kada se radi o modeliranju živog svijeta i svih pripadajućih komponenti. Stoga treba prigrliti nove tehnologije i olakšati pristup potrebnim informacijama i novim, svježim viđenjima fenomena i odnosa u prirodi.

6. ZAKLJUČCI

Uspostavljanje realnosti bliskih modela predator-plijen odnosa i hranidbenih mreža koje su univerzalne te primjenjive na bilo koji ekološki sustav ili zajednicu je u današnje vrijeme poželjno uzimajući u obzir beskonačne mogućnosti i velik obujam informacija koje mogu proizaći iz samih modela. Modeliranje u ekološkim istraživanjima daje mogućnost nadziranja same stabilnosti i zdravlja ekoloških sustava te osmišljavanja eventualnih strategija u smjeru održivog razvoja, konverzacije biološke raznolikosti, razvoja ekologije te ekološke svijesti ljudske populacije. Iz rada je zaključeno:

- Svi članovi hranidbenih lanaca i hranidbene mreže direktno ili indirektno utječu na veličine populacija;
- Promjena parametara daje novi uvid u veličine populacije te promjenu interakcija;
- Uzimanjem u obzir parametara populacija, okolišnih uvjeta i interakcija u hranidbenim mrežama može se dobiti uvid u zdravlje zajednice i samog ekološkog sustava;
- Ekološko modeliranje je put ka razvijanju novih tehnologija i strategija konzervacije okoliša i pripadajućih zajednica, pa tako i ljudske zajednice koja je također neizostavni dio najvećeg ekološkog sustava, planete Zemlje.

7. LITERATURA

Abrams PA, Ginzburg LR. 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither?. *TREE* 15:337-341

Arias M, Ferrer-i-Cancho, R. 2014. Introduction to *igraph*

Bennett G, Mulongoy KJ. 2006. *Review of Experience with Ecological Networks, Corridors and Buffer Zones.* Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Technical Series No.23, 100 pp

Bieber C, Ruf T. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology* 42:1203-1213

Bolker B. 2007. *Ecological Models and Dana in R.* Princeton University Press

Borrett SR, Lau MK. 2014. enaR: An R package for Ecosystem Network Analysis. *Methods in Ecology and Evolution* Vol.5, 1206 pp

Braumann CA. 2008. Growth and extinction of populations in randomly varying environment. *Computers and Mathematics with Applications* 56:631-644

Dubey B, Das B, Hussain J. 2001. A predator-prey interaction model with self and cross-diffusion. *Ecological Modelling* 141:67-76

Dym CL 2004. *Principles of Mathematical Modeling,* Second Edition. Elsevier Inc.

Espenshade TJ, Tannen JBC. 2015. Population Dynamics: Momentum of Population Growth. *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences, 2nd Edition* 18:572-578

Fan M, Wang K. 2001. Periodicity in a Delayed Ratio-Dependent Predator-Prey System. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 262:179-190

Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *TREE* 13:58-63

Gillman M. 2009. *An Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution*. Time and Space Second Edition. Ecological Methods and Concepts. A John Wiley & Sons, Ltd., Publication

Graymore MLM, Sipe NG, Rickson RE. 2010. Sustaining Human Carrying Capacity: A tool for regional sustainability assessment. *Ecological Economics* 69:459-468

Haraldsson HV, Ólafsdóttir R. 2006. A novel modelling approach for evaluating the preindustrial natural carrying capacity of human population in Iceland. *Science of the Total Environment* 372:109-119

Hayward MW, O'Brien J, Kerley GIH. 2007. Carrying capacity of large African predators: Predictions and tests. *Biological Conservation* 139:219-229

Huerta M, Haseltine F, Liu Y, Downing G, Seto B 2000. NIH Working definition of Bioniformatics and Computational Biology. BISTIC Definition Committee

Hussein S. 2010. Predator-Prey Modeling. *Undergraduate Journal of Mathematical Modeling: One + Two* Vol.3, Iss.1, Article 20

Ings TC, Motnoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Broewn L, Dormann CF, Edwards F, Figueroa D, Jacob U, Jones JI, Lauridsen RB, Ledger ME, Lewis HM, Olesen JM, Frank van Veen FJ, Warren PH, Woodward G. 2009. *Review*: Ecological Networks – beyond food webs. *J Anim Ecol* 78(1):253-269

Jackson LJ, Trebitz AS, Cottingham KL. 2000. *An Introduction to the Practice of Ecological Modeling.* Education. American Institute of Biological Sciences

Johansen L, Wehn S, Hovstad KA. 2016. Clonal growth buffers the effect of grazing management on the population growth rate of perennial grassland herb. *Flora* 223:11-18

Juliano SA. 2007. Population Dynamics. J Am Mosq Control Assoc 23(2):265-275

Junker BH, Schreiber F. 2008. *Analysis of Biological Networks*. John Wiley & Sons, Inc.

Kasum D, Legović T. 2004. Uvod u korištenje R-a – Programskom okruženju za analizu podataka i grafički prikaz

Kepes F. 2007. *Biological Networks* Vol. 3 Complex Systems and Interdisciplinary Science. World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd.

Korotayev A, Malkov A, Khaltourina D. 2006. Introduction to Social Macrodynamics: Compact Macromodels of the World System Growth. Moscow: Editorial URSS, 128 pp.

Kuto K, Yamada Y. 2004. Multiple coexistence states for a prey-predator system with cross-diffusion. *J. Differential Equations* 197:315-348

Lau MK, Borrett SR, Singh P. 2015. Ecosystem *Analysis with R: A guide for using ena*R

Ledder G 2013. *Mathematics for the Life Sciences: Calculus, Modeling, Probability, and Dynamical Systems.* Springer Undergraduate Texts in Mathematics and Technology. Springer Science Business Media

Meyer PS, Ausubel JH. 1999. Carrying Capacity: A Model with Logistically Varying Limits. *Technological Forecasting and Social Change* 61:209-214

Montoya JM, Pimm SL, Sole RV. 2006. Review: Ecological networks and their fragility. *Nature* 442:259-264

Moya-Larano J. 2011. Genetic Variation, Predator-prey interactions and food web structures. *Phil Trans R Soc B* 366:1425-1437.

Ognyanova K. 2016. Network Visualization with R. PolNet 2016 Workshop

Otto SP, Day T. 2007. *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press

Pang PYH, Wang M. 2004. Strategy and stationary pattern in a three-species predator-prey model. *J. Differential Equations* 200:245-273

Pascual M, Dunne JA. 2007. From Small to Large Ecological Networks in a Dynamic World. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, Oxford University Press

Peng R, Wang M. 2006. On multiplicity and stability of positive solutions of a diffusive prey-predator model. *J. Math. Anal. Appl.* 316:256-268

Peng R,Wang M, Yang M. 2007. Positive solutions of a diffusive prey-predator model in a heterogeneous environment. *Mathematical and Computer Modelling* 46:1410-1418

Piana PA, Gomes LC, Agostinho AA. 2006. Comparison of predator-prey interaction models for fish assemblages from neotropical region. *Ecological Modelling* 192:259-270

Preuss TG, Hammers-Wirtz M, Hommen U, Rubach MN, Ratte HT. 2009. Development and validation of an individual based *Daphnia magna* population model: The influence of crowding on population dynamics. *Ecological modelling* 220:310-329

Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC. 2005. *Review*: Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.20 No.6

Pulley LC. 2011. Analyzing Predator-Prey Models Using Systems of Ordinary Linear Differential Equations. Honors Theses. University Honors Program. Paper 344

Recknagel F. 2003. *Ecological Informatics – Understanding Ecology by Biologically-Inspired Computation.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg

Rinke K, Petzoldt T. 2003. Modelling the effects of temperature and food on individual growth and reproduction of *Daphnia* and their consequences on the population level. *Limnologica* 33:293-304

Rinke K, Vijverberg J. 2005. A model approach to evaluate the effect of the temperature and food concentration on individual life-history and population dynamics of Daphnia. *Ecological Modelling* 186:326-344

Seidl I, Tisdell CA. 1999. Carrying capacity reconsidered: from Malthus' population theory to cultural carrying capacity. *Ecological Economics* 31:395-408

Sih A, Englund G, Wooster D. 1998. *Review:* Emergent impacts of multiple predators on prey. *TREE* 13:350-255

Thébault E, Fontaine C. 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329, 853 pp.

Turchin P. 2003. Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis (MPB-35). Princeton University Press

Vanoverbeke J. 2008. Modelling individual and population dynamics in a consumer-resource system: Behaviour under food limitation and crowding and the effect on population cycling in *Daphnia*. *Ecological Modelling* 216:385-401

Velten K 2009. *Mathematical Modeling and Simulation: Introduction for Scientists and Engineers.* Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Venables WN, Smith DM and the R Core Team. 2016. An Introduction to R. Notes on R: A Programming Environment for Dana Analysis and Graphics

Villar N, Lambin X, Evans D, Pakeman R, Redpath S. 2013. Experimental evidence that livestock grazing intensity affects the activity of generalist predator. *Acta Oecologica* 49:12-16

Vucetich JA, Hebblewhite M, Smith DW, Peterson RO. 2011. Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator-prey ratios in three wolf-ungulate systems. *Journal of Animal Ecology* 80:1236-1245

Wang M. 2004. Stationary patterns of strongly coupled prey-predator models. *J. Math. Anal. Appl.* 292:484-505

Wang M. 2006. Stationary Patterns Caused by Cross-Diffusion for a Three-Species Prey-Predator Model. *Computers and Mathematics with Application* 52:707-720

Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A, Warren PH. 2005. Body size in ecological networks. *Trends Ecol Evol* 20(7):402-409

Wu J, David JL. 2002. A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: theory and applications. *Ecological Modelling* 153:7-26

Yue TX, Tian YZ, Liu JY, Fan ZM. 2008. Surface modelling of human carrying capacity of terrestrial ecosystems in China. *Ecological Modelling* 214:168-180

WEB IZVORI:

1.https://biology.knoji.com/the-interspecific-and-intraspecific-relationships-of-organisms-in-an-ecosystem/

2.http://www.globalchange.umich.edu/globalchange1/current/lectures/ecol_com/ecol_com.html#keystone

3. http://www.tiem.utk.edu/~gross/bioed/bealsmodules/predator-prey.html

4.http://www.globalchange.umich.edu/globalchange1/current/lectures/predation/predation.html

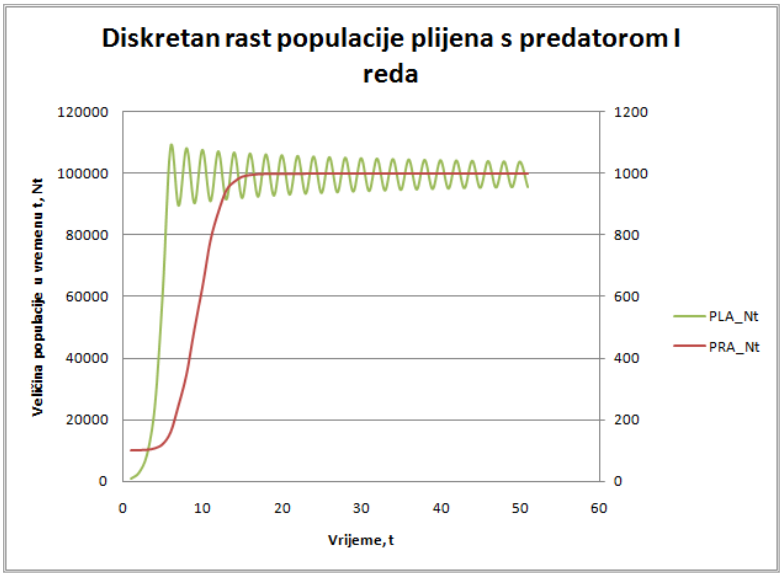
5. http://mathworld.wolfram.com/LogisticEquation.html

8. PRILOZI

Prilog 1. Primjer vrijednosti parametara i računanja promjene veličina populacija u dvočlanim hranidbenim lancima tijekom vremena, t u excelu:

K	100000	1000	mcp	20
a	0,00001	0,001	cp	0,2
r	2	0,6		

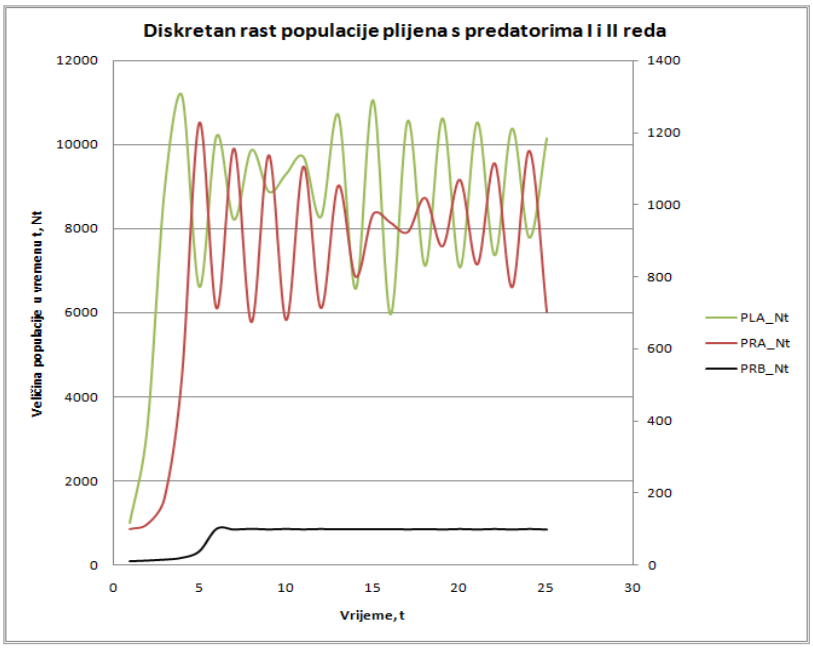
t	PLA_Nt	PRA_Nt
0	1000	100
1	2960	100,54
2	8684,66	102,1461
3	24525,08	106,925
4	61524,27	120,9767
5	108843,9	160,2322
6	89559,76	248,1069
7	108210,6	348,3511
8	90371,39	495,7357
9	107675,3	631,2829
10	91020,29	781,661
11	107210,7	874,866
12	91574,48	945,2876
13	106816,7	973,7044
14	92059,24	990,1141
15	106481,6	995,5207
16	92479,04	998,3696
17	106190	999,2728
18	92843,84	999,7358
19	105932	999,8829
20	93164,25	999,9573

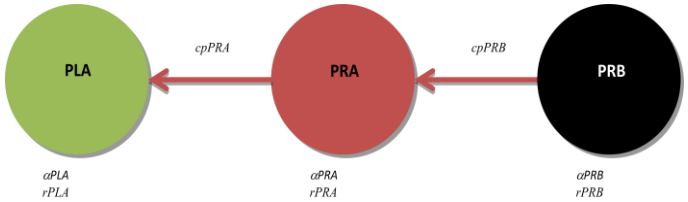




Prilog 2. Primjer vrijednosti parametara i računanja promjene veličina populacija u tročlanim hranidbenim lancima tijekom vremena, t u excelu:

K	10000	1000	100	mcp_PRA	20
a	0,0001	0,001	0,01	cp_PRA	2
r	2,7	2,6	2,2	mcp_PRB	10
t	PLA_Nt	PRA_Nt	PRB_Nt	cp_PRB	1
0	1000	100	10		
1	3230	113,4	11,98		
2	8907,317	185,8539	14,61072		
3	11163,49	521,6674	19,71188		
4	6613,242	1226,219	37,87522		
5	10208,11	711,3799	101,3514		
6	8211,751	1154,966	99,20782		
7	9866,675	673,6242	101,2047		
8	8874,605	1136,42	99,39784		
9	9298,373	679,3047	100,8943		
10	9701,241	1105,079	99,54587		
11	8273,632	712,6392	100,6449		
12	10704,85	1052,515	99,62728		
13	6562,577	799,0481	100,4871		
14	11055,24	972,5372	99,62665		
15	5960,373	949,6807	100,4225		
16	10561,99	923,314	99,53606		
17	7112,722	1018,217	100,4741		
18	10621,12	883,44	99,40707		
19	7073,06	1068,394	100,5526		
20	10525,93	833,4627	99,2465		
21	7364,319	1114,083	100,6177		
22	10376,85	770,108	99,09434		
23	7780,791	1148,669	100,6148		
24	10145,6	702,5828	99,05154		





Prilog 3. Primjer koda za prikaz promjene parametra K plijena u dvočlanom hranidbenom lancu tijekom vremena, t:

```
# duljina simulacije
bi=30
# parametri plijena A
K_PLA=100000
a_PLA=1/K_PLA
r_PLA=2
N0_PLA=1000
alpha_PLA=1/K_PLA
# parametri predatora A
mcp_PRA=2
K_PRA=1000
a_PRA=1/K_PRA
r_PRA=0.6
N0_PRA=100
alpha_PRA=1/K_PRA

ti=0:bi
nti=length(ti)
cpi_PRA=numeric(nti)
ri_PRA=numeric(nti)
N_PLA=numeric(nti)
N_PRA=numeric(nti)
N_PLA[1]=N0_PLA
N_PRA[1]=N0_PRA
brojac=1
for(K_PLA in c(seq(0, 49, by=1), seq(50, 100000, by=50))){
  alpha_PLA=1/K_PLA
  for(t in 2:length(ti)){
    cpi_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*mcp_PRA
    ri_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*r_PRA
    N_PLA[t]=N_PLA[t-1]+(r_PLA*N_PLA[t-1]*(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))-(cpi_PRA[t]*N_PRA[t-1])
    N_PRA[t]=N_PRA[t-1]+((alpha_PLA*N_PLA[t-1])*ri_PRA[t]*N_PRA[t-1]*(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))
  }
```

```
  putanja="C:/Users/nina/Desktop/DIPLOMSKIRAD/R_diplomski/NinaR/R_animacije/scenario_2a/K_PLA"
  imeslike=paste(putanja,"\\Slika_K_PLA_", formatC(brojac, width=4, flag="0"), ".png", sep="")
  brojac=brojac+1
  png(imeslike)
  par(mfrow=c(2,1), mar=c(3,5,3,1))
  plot(N_PLA~ti, type="l", col="green", lwd=2)
  title(paste("K_PLA =", K_PLA))
  plot(N_PRA~ti, type="l", col="red", lwd=2, ylim=c(0,1000))
  dev.off()
 }
```

Prilog 4. Primjer koda za prikaz promjene parametra r plijena u dvočlanom hranidbenom lancu tijekom vremena, t:

```
# duljina simulacije
bi=30
# parametri plijena A
K_PLA=100000
a_PLA=1/K_PLA
r_PLA=2
N0_PLA=1000
alpha_PLA=1/K_PLA
# parametri predatora A
mcp_PRA=2
K_PRA=1000
a_PRA=1/K_PRA
r_PRA=0.6
N0_PRA=100
alpha_PRA=1/K_PRA

ti=0:bi
nti=length(ti)
cpi_PRA=numeric(nti)
ri_PRA=numeric(nti)
N_PLA=numeric(nti)
```

```
N_PRA=numeric(nti)
N_PLA[1]=N0_PLA
N_PRA[1]=N0_PRA

brojac=1
for(r_PLA in c(seq(0, 49, by=1), seq(50, 100000, by=50))){
  alpha_PLA=1/K_PLA
  for(t in 2:length(ti)){
    cpi_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*mcp_PRA
    ri_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*r_PRA
    N_PLA[t]=N_PLA[t-1]+(r_PLA*N_PLA[t-1]*(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))-(cpi_PRA[t]*N_PRA[t-1])

  N_PRA[t]=N_PRA[t-1]+((alpha_PLA*N_PLA[t-1])*ri_PRA[t]*N_PRA[t-1]*(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))
  }
putanja="C:/Users/nina/Desktop/DIPLOMSKI RAD/R_diplomski/NinaR/R_animacije/scenario_2a/r_PLA"
imeslike=paste(putanja,"\\Slika_r_PLA_", formatC(brojac, width=4, flag="0"), ".png", sep="")
brojac=brojac+1
png(imeslike)
par(mfrow=c(2,1), mar=c(3,5,3,1))
plot(N_PLA~ti, type="l", col="green", lwd=2)
title(paste("r_PLA =", r_PLA))
plot(N_PRA~ti, type="l", col="red", lwd=2, ylim=c(0,1000))
dev.off()
 }
```

Prilog 5. Primjer koda za prikaz promjene parametra cp predatora I. reda u dvočlanom hranidbenom lancu tijekom vremena, t:

```
# duljina simulacije
bi=30
# parametri plijena A
K_PLA=100000
a_PLA=1/K_PLA
r_PLA=2
N0_PLA=1000
```

```
alpha_PLA=1/K_PLA
# parametri predatora A
mcp_PRA=2
K_PRA=1000
a_PRA=1/K_PRA
r_PRA=0.6
N0_PRA=100
alpha_PRA=1/K_PRA
ti=0:bi
nti=length(ti)
cpi_PRA=numeric(nti)
ri_PRA=numeric(nti)
N_PLA=numeric(nti)
N_PRA=numeric(nti)
N_PLA[1]=N0_PLA
N_PRA[1]=N0_PRA
brojac=1
for(cp_PRA in c(seq(0, 49, by=1), seq(50, 100000, by=50))){
  alpha_PRA=1/K_PRA
  for(t in 2:length(ti)){
    cpi_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*mcp_PRA
    ri_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*r_PRA
    N_PLA[t]=N_PLA[t-1]+(r_PLA*N_PLA[t-1]*(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))-(cp_PRA[t]*N_PRA[t-1])
    N_PRA[t]=N_PRA[t-1]+((alpha_PLA*N_PLA[t-1])*ri_PRA[t]*N_PRA[t-1]*(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))
  }
putanja="C:/Users/nina/Desktop/DIPLOMSKIRAD/R_diplomski/NinaR/R_animacije/scenario_2a/cp_PRA"
imeslike=paste(putanja,"\\Slika_cp_PRA_", formatC(brojac, width=4, flag="0"), ".png", sep="")
brojac=brojac+1
png(imeslike)
par(mfrow=c(2,1), mar=c(3,5,3,1))
plot(N_PLA~ti, type="l", col="green", lwd=2)
title(paste("cp_PRA =", cp_PRA))
plot(N_PRA~ti, type="l", col="red", lwd=2, ylim=c(0,1000))
dev.off()
}
```

Prilog 6. Primjer koda za prikaz promjene parametra K plijena u tročlanom hranidbenom lancu tijekom vremena, t:

```
# duljina simulacije
bi=30
# parametri plijena A
K_PLA=9000
a_PLA=1/K_PLA
r_PLA=2
N0_PLA=1000
alpha_PLA=1/K_PLA
# parametri predatora A
mcp_PRA=10
K_PRA=1000
a_PRA=1/K_PRA
r_PRA=0.6
N0_PRA=100
alpha_PRA=1/K_PRA
# parametri predatora B
mcp_PRB=5
K_PRB=100
a_PRB=1/K_PRA
r_PRB=0.4
N0_PRB=2
alpha_PRB=1/K_PRB
ti=0:bi
nti=length(ti)
cpi_PRA=numeric(nti)
ri_PRA=numeric(nti)
cpi_PRB=numeric(nti)
ri_PRB=numeric(nti)
N_PLA=numeric(nti)
N_PRA=numeric(nti)
N_PRB=numeric(nti)
N_PLA[1]=N0_PLA
N_PRA[1]=N0_PRA
N_PRB[1]=N0_PRB
```

```
brojac=1

for(K_PLA in c(seq(0, 49, by=1), seq(50, 100000, by=50))){

  alpha_PLA=1/K_PLA

  for(t in 2:length(ti)){

    cpi_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*mcp_PRA

    ri_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*r_PRA

    cpi_PRB[t]=(1-(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))*mcp_PRB

    ri_PRB[t]=(1-(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))*r_PRA

 N_PLA[t]=N_PLA[t-1]+(r_PLA*N_PLA[t-1]*(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))-(N_PRA[t-1]*cpi_PRA[t])

 N_PRA[t]=N_PRA[t-1]+(N_PLA[t-1]*alpha_PLA)*ri_PRA[t]*N_PRA[t-1]*(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1])-
(N_PRB[t-1]*cpi_PRB[t])

 N_PRB[t]=N_PRB[t-1]+(N_PRA[t-1]*alpha_PRA)*ri_PRB[t]*N_PRB[t-1]*(1-alpha_PRB*N_PRB[t-1])

  }

putanja="C:/Users/nina/Desktop/DIPLOMSKIRAD/R_diplomski/NinaR/R_animacije/scenario_3a/K_PLA"

imeslike=paste(putanja,"\\Slika_K_PLA_", formatC(brojac, width=4, flag="0"), ".png", sep="")

brojac=brojac+1

png(imeslike)

par(mfrow=c(3,1), mar=c(3,5,3,1))

plot(N_PLA~ti, type="l", col="green", lwd=2)

title(paste("K_PLA =", K_PLA))

plot(N_PRA~ti, type="l", col="red", lwd=2, ylim=c(0,1000))

plot(N_PRB~ti, type="l", col="black", lwd=2)

dev.off()

}
```

Prilog 7. Primjer koda za prikaz promjene parametra r plijena u tročlanom hranidbenom lancu tijekom vremena, t:

```
# parametri

# duljina simulacije

bi=30

# parametri plijena A

K_PLA=9000

a_PLA=1/K_PLA

r_PLA=2
```

```
N0_PLA=1000
alpha_PLA=1/K_PLA
# parametri predatora A
mcp_PRA=10
K_PRA=1000
a_PRA=1/K_PRA
r_PRA=0.6
N0_PRA=100
alpha_PRA=1/K_PRA

# parametri predatora B
mcp_PRB=5
K_PRB=100
a_PRB=1/K_PRA
r_PRB=0.4
N0_PRB=2
alpha_PRB=1/K_PRB
ti=0:bi
nti=length(ti)
cpi_PRA=numeric(nti)
ri_PRA=numeric(nti)
cpi_PRB=numeric(nti)
ri_PRB=numeric(nti)
N_PLA=numeric(nti)
N_PRA=numeric(nti)
N_PRB=numeric(nti)
N_PLA[1]=N0_PLA
N_PRA[1]=N0_PRA
N_PRB[1]=N0_PRB

brojac=1
for(r_PLA in c(seq(0, 49, by=1), seq(50, 100000, by=50))){
  alpha_PLA=1/K_PLA
```

```
  for(t in 2:length(ti)){
    cpi_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*mcp_PRA
    ri_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*r_PRA
    cpi_PRB[t]=(1-(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))*mcp_PRB
    ri_PRB[t]=(1-(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))*r_PRA
 N_PLA[t]=N_PLA[t-1]+(r_PLA*N_PLA[t-1]*(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))-(N_PRA[t-1]*cpi_PRA[t])
 N_PRA[t]=N_PRA[t-1]+(N_PLA[t-1]*alpha_PLA)*ri_PRA[t]*N_PRA[t-1]*(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1])-
(N_PRB[t-1]*cpi_PRB[t])
 N_PRB[t]=N_PRB[t-1]+(N_PRA[t-1]*alpha_PRA)*ri_PRB[t]*N_PRB[t-1]*(1-alpha_PRB*N_PRB[t-1])
  }
 putanja="C:/Users/nina/Desktop/DIPLOMSKI RAD/R_diplomski/NinaR/R_animacije/scenario_3a/r_PLA"

  imeslike=paste(putanja,"\\Slika_r_PLA_", formatC(brojac, width=4, flag="0"), ".png", sep="")
  brojac=brojac+1
  png(imeslike)
  par(mfrow=c(3,1), mar=c(3,5,3,1))
  plot(N_PLA~ti, type="l", col="green", lwd=2)
  title(paste("r_PLA =", r_PLA))
  plot(N_PRA~ti, type="l", col="red", lwd=2, ylim=c(0,1000))
  plot(N_PRB~ti, type="l", col="black", lwd=2)
  dev.off()
}
```

Prilog 8. Primjer koda za prikaz promjene parametra cp predatora I. reda u tročlanom hranidbenom lancu tijekom vremena, t:

```
# parametri
# duljina simulacije
bi=30
# parametri plijena A
K_PLA=9000
a_PLA=1/K_PLA
r_PLA=2
N0_PLA=1000
```

```
alpha_PLA=1/K_PLA
# parametri predatora A
mcp_PRA=10
K_PRA=1000
a_PRA=1/K_PRA
r_PRA=0.6
N0_PRA=100
alpha_PRA=1/K_PRA
# parametri predatora B
mcp_PRB=5
K_PRB=100
a_PRB=1/K_PRA
r_PRB=0.4
N0_PRB=2
alpha_PRB=1/K_PRB
ti=0:bi
nti=length(ti)
cpi_PRA=numeric(nti)
ri_PRA=numeric(nti)
cpi_PRB=numeric(nti)
ri_PRB=numeric(nti)
N_PLA=numeric(nti)
N_PRA=numeric(nti)
N_PRB=numeric(nti)
N_PLA[1]=N0_PLA
N_PRA[1]=N0_PRA
N_PRB[1]=N0_PRB

brojac=1
for(mcp_PRA in c(seq(0, 49, by=1), seq(50, 100000, by=50))){
  alpha_PLA=1/K_PLA
  for(t in 2:length(ti)){
    cpi_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*mcp_PRA
    ri_PRA[t]=(1-(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))*r_PRA
    cpi_PRB[t]=(1-(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))*mcp_PRB
```

```
 ri_PRB[t]=(1-(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1]))*r_PRB

 N_PLA[t]=N_PLA[t-1]+(r_PLA*N_PLA[t-1]*(1-alpha_PLA*N_PLA[t-1]))-(N_PRA[t-1]*cpi_PRA[t])

 N_PRA[t]=N_PRA[t-1]+(N_PLA[t-1]*alpha_PLA)*ri_PRA[t]*N_PRA[t-1]*(1-alpha_PRA*N_PRA[t-1])-
(N_PRB[t-1]*cpi_PRB[t])

 N_PRB[t]=N_PRB[t-1]+(N_PRA[t-1]*alpha_PRA)*ri_PRB[t]*N_PRB[t-1]*(1-alpha_PRB*N_PRB[t-1])

  }


putanja="C:/Users/nina/Desktop/DIPLOMSKIRAD/R_diplomski/NinaR/R_animacije/scenario_3a/cp_PRA"

imeslike=paste(putanja,"\\Slika_cp_PRA_", formatC(brojac, width=4, flag="0"), ".png", sep="")

brojac=brojac+1

png(imeslike)

par(mfrow=c(3,1), mar=c(3,5,3,1))

plot(N_PLA~ti, type="l", col="green", lwd=2)

title(paste("mcp_PRA =", mcp_PRA))

plot(N_PRA~ti, type="l", col="red", lwd=2, ylim=c(0,1000))

plot(N_PRB~ti, type="l", col="black", lwd=2)

dev.off()

}
```

Prilog 9. Primjer koda za uspostavljanje grafičkog prikaza ekološke mreže u R-u:

```
nodes <- read.csv("C:/Users/nina/Documents/nodes_1.csv", header=T, as.is=T, sep=";", dec=".")

links <- read.csv("C:/Users/nina/Documents/links_1.csv", header=T, as.is=T, sep=";", dec=".")

head(nodes)

head(links)

nrow(nodes); length(unique(nodes$id))

nrow(links); nrow(unique(links[,c("From", "To")]))

net <- graph.data.frame(d=links, vertices=nodes, directed=T)

plot(net)

E(net) # The edges of the "net" object

V(net) # The vertices of the "net" object

net <- graph.data.frame(d=links, vertices=nodes, directed=T)

plot(net)

net <- simplify(net, remove.multiple = F, remove.loops = T)

plot(net, edge.arrow.size=.4,vertex.label=NA)

plot(net, edge.arrow.size=.4, edge.curved=.1)
```

```
plot(net, edge.arrow.size=.2, edge.color="grey", vertex.color="tomato",
vertex.frame.color="#ffffff",vertex.label=V(net)$type, vertex.label.color="black")



V(net)$color[1] <- "palegreen"

V(net)$color[2] <- "coral1"

V(net)$color[3] <- "azure4"

V(net)$color[4] <- "palegreen"

V(net)$color[5] <- "coral1"

V(net)$color[6] <- "azure4"

V(net)$color[7] <- "palegreen"

V(net)$color[8] <- "coral1"

V(net)$color[9] <- "azure4"

V(net)$color[10] <- "palegreen"

V(net)$color[11] <- "coral1"

V(net)$color[12] <- "azure4"

V(net)$color[13] <- "palegreen"

V(net)$color[14] <- "coral1"

V(net)$color[15] <- "lightgoldenrod1"

V(net)$color[16] <- "lightgoldenrod1"

V(net)$color[17] <- "lightgoldenrod1"

V(net)$color[18] <- "lightgoldenrod1"



plot(net)

plot(net, edge.arrow.size=.2, edge.color="grey",vertex.label=V(net)$type,
vertex.label.color="black")

node.size<-setNames(c(1100,110,-890,0,-900,20,0,100,110,1110,100,20,1000,-
890,0,0,0,0)+1000,c("PLA1", "PRA1", "PRA2", "PLA3", "PRA3", "PRB3", "PLA4", "PRA4", "PRB4",
"PLA5", "p1", "p2", "p3", "p4"))

plot(net, edge.arrow.size=.2,edge.color="grey",vertex.label=V(net)$type,
vertex.label.color="black", vertex.size=node.size/50)
```