

Ekološko modeliranje i predviđanje

Sveobuhvatni koncept sveučilišnog udžbenika

Branimir Hackenberger

2025

Sadržaj

I	Osnove i matematički okvir	1
1	Uvod u ekološko modeliranje	2
1.1	Što je ekološko modeliranje?	2
1.2	Definicije, opseg i uloga	2
1.3	Povijesni pregled	3
2	Matematičke i statističke osnove	4
2.1	Linearna algebra i matricni modeli	4
2.2	Diferencijalne i diskretne jednačbe	4
2.3	Vjerojatnost, statistika i stohastičnost	4
2.4	Računalni alati	4
II	Populacije, zajednice i ekosustavi	5
3	Modeli populacijske dinamike	6
3.1	Jednostavni modeli	6
3.2	Dobno/stanovno strukturirani modeli	6
3.3	Metapopulacijski modeli	6
4	Međuspecijske interakcije i modeli zajednica	7
4.1	Grabljivac–plijen i funkcijski odgovori	7
4.2	Konkurencija i koegzistencija	7
4.3	Ekološke mreže i stabilnost zajednica	7
5	Modeli ekosustava i bioenergetika	8
5.1	Kruženje tvari i energije	8
5.2	Bioenergetski i DEB modeli	8
5.3	Ecosystem services	8
III	Prostor, predviđanje i AI	9
6	Prostorno-ekološko modeliranje	10
6.1	GIS, daljinska istraživanja i skale	10
6.2	Modeli rasprostiranja vrsta (SDM/ENM)	10
6.3	IBM modeli	10

7	Prediktivno modeliranje i scenariji	11
7.1	Scenariji klimatskih promjena	11
7.2	Predviđanje invazija i rani sustavi upozorenja	11
7.3	Spajanje mehanističkih i statističkih pristupa	11
8	Statistički i AI pristupi	12
8.1	Klasična i Bayesovska statistika	12
8.2	Strojno učenje	12
8.3	Duboko učenje i digitalni blizanci ekosustava	12
IV	Validacija, nesigurnost i primjene	13
9	Validacija, verifikacija i osjetljivost	14
9.1	Kalibracija i verifikacija	14
9.2	Analize osjetljivosti i robustnosti	14
9.3	Etika i komunikacija nesigurnosti	14
10	Primjene u upravljanju okolišem	15
10.1	Zaštita prirode i bioraznolikosti	15
10.2	Poljoprivreda i šumarstvo	15
10.3	Ekotoksikologija i procjena rizika	15
10.4	Klimatske politike i održivi razvoj	15
V	Studije slučaja i praktične vježbe	16
11	Studije slučaja	17
11.1	Gujavice u agroekosustavima	17
11.2	Širenje komaraca	17
11.3	Eutrofikacija riječnog ekosustava	17
11.4	Fragmentacija šuma i ptice metapopulacija	17
11.5	Bayesove mreže u ekotoksikologiji	17
12	Praktične vježbe (R i Python)	18
12.1	Uvod u R i Python alate	18
12.2	Leslie matrica u R	18
12.3	Lotka–Volterra simulacija u Python	18
12.4	SDM u R (skica s <code>dismo</code>)	19
12.5	Random Forest za invazije	19
12.6	DEB simulacije (skica)	20
A	Matematički prilozi	21
A.1	Osnovni populacijski modeli	21
B	Instalacija softvera	22
C	Primjeri koda	23

Predgovor

Ovaj udžbenik sintetizira teorijske temelje, metode i praktične primjene ekološkog modeliranja s posebnim naglaskom na validaciju, nesigurnost i prediktivne scenarije. Struktura je objedinjena iz dvije početne skice i prilagođena kao koherentan kurikulum za preddiplomske i diplomske studije ekologije, biologije i znanosti o okolišu, te kao referentni priručnik za istraživače i praktičare.¹

¹Temeljni raspored poglavlja, definicije i okviri preuzeti su i integrirani iz *Koncept.pdf* i *Koncept2.pdf*.

Dio I

Osnove i matematički okvir

Poglavlje 1

Uvod u ekološko modeliranje

1.1 Što je ekološko modeliranje?

Ekološko modeliranje je sustavno korištenje matematičkih, statističkih i računalnih alata za *formaliziranje* naše spoznaje o organizmima, populacijama, zajednicama i ekosustavima te za *predviđanje* njihovog ponašanja u različitim uvjetima. Model je pojednostavljenje stvarnosti: on izdvaja bitne komponente i procese kako bi omogućio razumijevanje (*zašto* se nešto događa), kvantifikaciju (*koliko* i *koliko brzo*) i prosudbu (*što ako* promijenimo uvjete).

Savjet

Dobar model ne mora biti složen: često je jednostavniji model koji hvata ključne procese vrijedniji od kompliciranog modela s teško dostupnim parametrima.

Zadatak 1

Napišite vlastitim riječima kako biste modelirali populaciju žaba u baru: koje varijable stanja biste uveli, koji parametri bi bili važni, i kako biste opisali dinamiku?

1.2 Definicije, opseg i uloga

Ekološko modeliranje obuhvaća četiri komplementarne uloge:

- **Deskriptivna** — opis obrazaca (npr. trend populacije).
- **Eksplanatorna** — uzročno-posljedične hipoteze.
- **Prediktivna** — predviđanja izvan opaženog raspona.
- **Preskriptivna** — preporuke za upravljanje i politiku.

Savjet

Prije nego što izradite model, pitajte se: *Je li svrha mog modela opis, objašnjenje, predviđanje ili preporuka?* Odgovor određuje tip modela i potrebnu razinu složenosti.

Zadatak 2

Za sljedeće primjere odredite kojoj kategoriji modeliranja pripadaju:

1. Projekcija širenja invazivne vrste pod klimatskim promjenama.
2. Analiza učinka temperature na brzinu metabolizma riba.
3. Karta raspodjele šumskih tipova prema satelitskim snimkama.
4. Model koji preporučuje kvote ribolova radi održivosti.

1.3 Povijesni pregled

Razvoj ekološkog modeliranja može se podijeliti u nekoliko ključnih etapa:

- **18.–19. st.:** Malthus (eksponencijalni rast), Verhulst (logistički rast).
- **20. st. rana polovica:** Lotka–Volterra (grabljivac–plijen), Gause (kompetitivna isključenost), Holling (funkcijski odgovori).
- **Sredina 20. st.:** Leslie (dobno strukturirane matrice), Lefkovitch (stadiji).
- **1960.–1980.:** Levins (metapopulacije), May (složenost i stabilnost, kaos).
- **1990.–danas:** SDM/ENM, Bayes, strojno učenje, DEB, digitalni blizanci.

Savjet

Povijesni pregled nije samo lista imena — on pokazuje kako se pitanja ekologije razvijaju u skladu s dostupnim matematičkim alatima i tehnologijom.

Zadatak 3

Istražite:

1. Koji je bio glavni nedostatak Malthusovog modela u odnosu na stvarne populacije?
2. Kako je Verhulstov logistički model popravio taj nedostatak?
3. U kojim uvjetima Lotka–Volterra model gubi stabilnost i prelazi u oscilacije?

Poglavlje 2

Matematičke i statističke osnove

2.1 Linearna algebra i matrični modeli

Leslie i Lefkovitch matrice; dominantna vlastita vrijednost λ_1 određuje asimptotsku stopu rasta.

2.2 Diferencijalne i diskretne jednadžbe

Eksponencijalni i logistički rast:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K-N_0}{N_0}\right)e^{-rt}}. \quad (2.1)$$

2.3 Vjerojatnost, statistika i stohastičnost

Demografska, okolišna i katastrofična stohastičnost; maksimumna vjerojatnost, Bayesov pristup.

2.4 Računalni alati

R, Python, Matlab, NetLogo; reproducibilnost i upravljanje paketima.

Dio II

Populacije, zajednice i ekosustavi

Poglavlje 3

Modeli populacijske dinamike

3.1 Jednostavni modeli

Eksponencijalni i logistički rast; diskretni modeli (Ricker, Beverton–Holt).

3.2 Dobno/stanovno strukturirani modeli

Leslie/Lefkovitch; tranzicijske matrice; elastičnosti i osjetljivosti.

3.3 Metapopulacijski modeli

Levinsov okvir, kolonizacija i izumiranje, fragmentacija.

Poglavlje 4

Međuspecijske interakcije i modeli zajednica

4.1 Grabljivac–plijen i funkcijski odgovori

Lotka–Volterra; Holling tip I–III.

4.2 Konkurencija i koegzistencija

Uvjete koegzistencije i stabilnost; niše i preklapanje resursa.

4.3 Ekološke mreže i stabilnost zajednica

Topologija mreža, otpornost, kaskadni učinci.

Poglavlje 5

Modeli ekosustava i bioenergetika

5.1 Kruženje tvari i energije

Bilance, tokovi i pretvorbe; biogeokemijski ciklusi.

5.2 Bioenergetski i DEB modeli

DEB teorija za protok energije i tvari kroz organizme; povezivanje s razinama bioraznolikosti.

5.3 Ecosystem services

Kvantifikacija usluga ekosustava i trade-off analize.

Dio III

Prostor, predviđanje i AI

Poglavlje 6

Prostorno-ekološko modeliranje

6.1 GIS, daljinska istraživanja i skale

Lokalna <1 km, krajobrazna 1–100 km, regionalna 100–1000 km, kontinentalna >1000 km.

6.2 Modeli rasprostiranja vrsta (SDM/ENM)

Klimatske varijable, bioklimatski slojevi, pristranost uzorkovanja.

6.3 IBM modeli

Individualno temeljeni pristupi i emergentna svojstva.

Poglavlje 7

Prediktivno modeliranje i scenariji

7.1 Scenariji klimatskih promjena

Korištenje scenarija (npr. SSP/RCP) u ekološkim projekcijama.

7.2 Predviđanje invazija i rani sustavi upozorenja

Integracija podataka nadzora i modela rizika; pragovi upozorenja.

7.3 Spajanje mehanističkih i statističkih pristupa

Hibridni modeli i kalibracija.

Poglavlje 8

Statistički i AI pristupi

8.1 Klasična i Bayesovska statistika

GLM/GLMM, MCMC, kredibilni intervali.

8.2 Strojno učenje

RF, XGBoost, SVM; značajke, regularizacija, unakrsna provjera.

8.3 Duboko učenje i digitalni blizanci ekosustava

Grafovi, konvolucijske i sekvencijske mreže; digital twins za *what-if* scenarije.

Dio IV

Validacija, nesigurnost i primjene

Poglavlje 9

Validacija, verifikacija i osjetljivost

9.1 Kalibracija i verifikacija

Podjela podataka, *out-of-sample* procjene, nezavisni skupovi.

9.2 Analize osjetljivosti i robustnosti

Lokalne i globalne metode; Monte Carlo; propagacija nesigurnosti.

9.3 Etika i komunikacija nesigurnosti

Transparentnost i odgovornost modelara.

Poglavlje 10

Primjene u upravljanju okolišem

10.1 Zaštita prirode i bioraznolikosti

Prioritizacija očuvanja, planovi upravljanja.

10.2 Poljoprivreda i šumarstvo

Produktivnost, štetnici, otpornost agroekosustava.

10.3 Ekotoksikologija i procjena rizika

LC/EC
ke, PNEC, scenariji izloženosti; integracija s populacijskim modelima.

metri

10.4 Klimatske politike i održivi razvoj

Podrška odlučivanju, socio-ekonomske poveznice.

Dio V

Studije slučaja i praktične vježbe

Poglavlje 11

Studije slučaja

11.1 Gujavice u agroekosustavima

Dobno strukturirani modeli, elastičnost i scenariji upravljanja.

11.2 Širenje komaraca

SDM + meteorološki pogonjeni prediktori; rani sustavi upozorenja.

11.3 Eutrofikacija riječnog ekosustava

Kutije (box) modeli i validacija na nizvodnim mjerenjima.

11.4 Fragmentacija šuma i ptice metapopulacija

Povezanost staništa i pragovi propusnosti krajolika.

11.5 Bayesove mreže u ekotoksikologiji

Kauzalni grafikoni i inverzna inferencija.

Poglavlje 12

Praktične vježbe (R i Python)

12.1 Uvod u R i Python alate

Instalacija, radna okolina, reproducibilnost.

12.2 Leslie matrica u R

Listing 12.1: Leslie matrica i projekcija populacije u R-u

```
F <- c(0, 0.3, 1.2, 1.5)
P <- c(0.6, 0.7, 0.8)
L <- matrix(c(F,
P[1],0,0,0,
0,P[2],0,0,
0,0,P[3],0), nrow=4, byrow=TRUE)
n0 <- c(50, 40, 20, 10)
proj <- function(L, n, t=20){
  N <- matrix(NA, nrow=length(n), ncol=t+1)
  N[,1] <- n
  for(i in 1:t) N[,i+1] <- L %*% N[,i]
  N
}
N <- proj(L, n0, t=30)
colSums(N) -> Tot
plot(Tot, type="l", xlab="Vrijeme", ylab="Uk. čvelliina")
```

12.3 Lotka–Volterra simulacija u Python

Listing 12.2: Jednostavni LV model u Pythonu (scipy.integrate)

```
import numpy as np
from scipy.integrate import solve_ivp
import matplotlib.pyplot as plt

def lv(t, z, r, a, e, m):
```

```

N, P = z
dN = r*N - a*N*P
dP = e*a*N*P - m*P
return [dN, dP]

pars = dict(r=0.8, a=0.02, e=0.1, m=0.3)
sol = solve_ivp(lambda t,z: lv(t,z,**pars),
[0, 200], [40, 9], dense_output=True)
t = np.linspace(0,200,1000)
N, P = sol.sol(t)
plt.plot(t, N, label="Plijen")
plt.plot(t, P, label="ŽGrabeljivac")
plt.xlabel("Vrijeme"); plt.ylabel("čGustoa"); plt.legend();
plt.show()

```

12.4 SDM u R (skica s dismo)

Listing 12.3: SDM skica s bioklimatskim varijablama

```

library(dismo); library(raster)
# bioclim <- getData('worldclim', var='bio', res=10) # primjer
#   čdohvaanja
# occ <- read.csv("occ_points.csv") # popisi žopaanja (lon,
#   lat)
# m <- maxent(bioclim, occ)
# p <- predict(bioclim, m)
# plot(p)

```

12.5 Random Forest za invazije

Listing 12.4: RF klasifikator s unakrsnom provjerom

```

library(tidymodels)
set.seed(1)
# df: response ~ predictors
split <- initial_split(df, prop=0.8, strata=response)
train <- training(split); test <- testing(split)
rf_spec <- rand_forest(trees=500) %>% set_engine("ranger") %>%
  set_mode("classification")
rec <- recipe(response ~ ., data=train) %>% step_zv(all_
  predictors())
wf <- workflow() %>% add_model(rf_spec) %>% add_recipe(rec)
res <- wf %>% fit_resamples(vfold_cv(train, v=5, strata=
  response), metrics=metric_set(roc_auc,accuracy))
collect_metrics(res)

```


12.6 DEB simulacije (skica)

Listing 12.5: Minimalna DEB skica (konceptualno)

```
# Ovo je conceptual stub: definirajte parametre i tokove E, V
...
pars <- list(p_Am=1, v=0.02, kappa=0.8)
state <- c(E=1, V=0.1)
deb_model <- function(t, y, p){
  with(as.list(c(y,p)), {
    dE <- p_Am - v*E
    dV <- kappa*v*E - 0.01*V
    list(c(dE,dV))
  })
}
# solve s deSolve::ode(...)
```

Dodatak A

Matematički prilozi

A.1 Osnovni populacijski modeli

Sažeti popis formula (eksponencijalni, logistički, Ricker, Beverton–Holt).

Dodatak B

Instalacija softvera

Upute za R/Python okruženja, pakete i reproducibilnost.

Dodatak C

Primjeri koda

Proširene skripte za poglavlja iz *Praktičnih vježbi*.

Dodatak D

Rječnik pojmova

Bioraznolikost, nosivost staništa, metapopulacija, ekološka niša, stohastičnost.