

MODELIRANJE FIZIOLOŠKIH PROCESA ORGANIZAMA PRIMJENOM TEORIJE DINAMIČKIH ENERGIJSKIH PRORAČUNA KAO POTPORA ODRŽIVOM UPRAVLJANJU MORSKIM RESURSIMA

Haberle, Ines

Doctoral thesis / Doktorski rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:427067>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-12**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)





Sveučilište u Zagrebu

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
Geološki odsjek

Ines Haberle

**MODELIRANJE FIZIOLOŠKIH PROCESA
ORGANIZAMA PRIMJENOM TEORIJE
DINAMIČKIH ENERGIJSKIH
PRORAČUNA KAO POTPORA
ODRŽIVOM UPRAVLJANJU MORSKIM
RESURSIMA**

DOKTORSKI RAD

Zagreb, 2023.



Sveučilište u Zagrebu

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
Geološki odsjek

Ines Haberle

**MODELIRANJE FIZIOLOŠKIH PROCESA
ORGANIZAMA PRIMJENOM TEORIJE
DINAMIČKIH ENERGIJSKIH
PRORAČUNA KAO POTPORA
ODRŽIVOM UPRAVLJANJU MORSKIM
RESURSIMA**

DOKTORSKI RAD

Mentor:
dr. sc. Tin Klanjšček

Zagreb, 2023.



University of Zagreb

FACULTY OF SCIENCE
Department of Geology

Ines Haberle

**MODELLING PHYSIOLOGICAL
PROCESSES USING THE
DYNAMIC ENERGY BUDGET THEORY
TO SUPPORT SUSTAINABLE
MARINE RESOURCE MANAGEMENT**

DOCTORAL DISSERTATION

Supervisor:
dr. sc. Tin Klanjšček

Zagreb, 2023.

Ovaj doktorski rad izrađen je u sklopu Interdisciplinarnog doktorskog studija iz Oceanologije na Geološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, u Laboratoriju za informatiku i modeliranje okoliša Zavoda za istraživanje mora i okoliša Instituta Ruđer Bošković, pod vodstvom dr. sc. Tina Klanjšćeka, višeg znanstvenog suradnika u Zavodu za istraživanje mora i okoliša Instituta Ruđer Bošković, kroz program „Projekt razvoja karijera mladih istraživača – izobrazba novih doktora znanosti” Hrvatske zaklade za znanost (DOK-2018-09-4671).

Istraživanje je provedeno u sklopu projekta „Prilagodba uzgoja bijele ribe klimatskim promjenama – AqADAPT” financiranog od strane Hrvatske zaklade za znanost (IP-2018-01-3150), voditelja dr. sc. Tina Klanjšćeka.

Ines Haberle stipendirana je od strane L'Oréal ADRIA d.o.o. i Hrvatskog povjerenstva za UNESCO u okviru projekta L'ORÉAL - UNESCO „Za žene u znanosti” 2023.

ZAHVALE

Na početku, zahvaljujem mentoru dr. sc. Tinu Klanjščeku na pruženoj prilici da uđem u svijet modeliranja, za sve ideje, usmjeravanja i pomoć kada je to bilo potrebno, kao i za ukazano povjerenje, strpljenje, slobodu i poticaje da donosim vlastite odluke i razvijam se u svom smjeru. Hvala za nesebično izdvajanje vremena, neovisno o dobu dana, za svo preneseno znanje i iskustvo, kao i za sve savjete uslijed kojih su znanstveni rezultati u najboljem mogućem obliku ugledali svjetlo dana. Iznimno hvala što je svakim danom postajao sve bolji mentor, učeći na (svojim i mojim) greškama – vrlina koja se rijetko pronalazi, a radi najveću razliku.

Nadalje, hvala LIM(B)O kolegicama Mariji, Nini, Sunčani, Jasminki i Jadranki, te ostalim kolegama iz laboratorija, na zajedničkom vremenu kroz rad, rasprave i druženja, čime su me učinili (boljom) znanstvenicom, ali i boljom osobom.

Hvala kolegama sa Zavoda za kvantitativnu ekologiju Sveučilišta u Osijeku na divnoj suradnji, posebno Tamari i Domagoju, bez čije pomoći ovaj doktorat ne bi bio potpun.

Hvala članovima povjerenstva na razumijevanju i susretljivosti, kao i na konstruktivnim komentarima kroz koje je ovaj doktorat postigao viši stupanj kvalitete, a ja naučila mnogo.

Hvala kolegicama dr. sc. Andrei B. i (uskoro dr. sc.) Katarini K. na suživljavanju kada mi je to bilo neizmjereno potrebno, za suočavanje sa svim stvarnim i imaginarnim preprekama.

Hvala svim ostalim kolegama, kao i prijateljima, koji su na bilo koji način prošli kroz moj život i podržali me, jer svi su oni dio ove slagalice.

Posebno hvala,

Maja P. i Valentina K. za sve pokorene kilometre i visinske razlike, što ste me uvijek saslušale, ohrabrile i pružile bijeg od svakodnevnice;

Diana H. i Aleksandra N. za sve filozofske i psihoterapeutske rasprave, zanimljivu društveno-humanističku perspektivu na sve što radim, kao i za izvlačenje iz kolotečina kada sama nisam znala kako;

Tamara K. i Mihaela K. što ste uvijek tu – svuda i za sve – čak i kad fizički niste, čak i onda kada ni mene nema.

Mama, Tata, Vanja, Oma, hvala što ste me naučili, a i dalje me potičete da razmišljam svojom glavom, kao i na neizmjernoj podršci u svemu što radim i onome što jesam.

Na kraju, hvala nećaku Adrianu što me ponovno uči sve ono što samo djeca znaju - gledati svijet iskreno i znatiželjno i veseliti se malim stvarima.

U nadi da će odrasti u svijetu u kojem su ljudi dio prirode, a ne iznad nje, njemu posvećujem ovaj doktorat.

**MODELIRANJE FIZIOLOŠKIH PROCESA ORGANIZAMA PRIMJENOM
TEORIJE DINAMIČKIH ENERGIJSKIH PRORAČUNA KAO POTPORA
ODRŽIVOM UPRAVLJANJU MORSKIM RESURSIMA**

INES HABERLE

Prirodoslovno-matematički fakultet, Geološki odsjek

Predviđanje fiziološkog odgovora organizama na okolišne uvjete temelj je sustava informiranja upravljanja živim prirodnim resursima. Povezivanje fizioloških procesa jedinke s okolišnim uvjetima u kojima se ona nalazi stoga je od ključnog značaja, osobito u kontekstu klimatskih promjena. Teorija Dinamičkih Energijskih Proračuna (*Dynamic Energy Budget*, DEB) jedinstveni je konceptualni okvir koji povezivanjem saznanja o unosu, protoku i iskorištavanju energije unutar organizma pruža osnove za razvoj modela za predviđanje utjecaja niza okolišnih čimbenika na individualne procese rasta, sazrijevanja i razmnožavanja. U ovom je radu istražen potencijal DEB modela kao alata za informiranje aktivnosti upravljanja morskim resursima – očuvanja vrsta, marikulture i ribarstva – kroz razvoj i adaptaciju modela za tri reprezentativna organizma – plemenitu perisku, komarču i srdelu. Rezultati pokazuju kako simulacije modela u sva tri slučaja pokazuju vrlo dobro poklapanje s postojećim mjerenim podacima, a dodatna integracija okolišnih podataka, kao što su temperatura i količina hrane, poboljšava sposobnost modela za predviđanje rasta i reprodukcije u promjenljivim uvjetima. Integracija DEB modela jedinke u populacijski model temeljen na jedinkama (*individual-based model*, IBM) omogućuje predviđanje dinamike populacije i njenog odgovora na vanjske uvjete, dobivanje uvida u poveznice između svojstava jedinke i njene populacije, te istraživanje mehanizama povratnih sprega ove dvije razine. Povezivanje razvijenog DEB modela s platformom geografskog informacijskog sustava dodaje prostornu dimenziju, te daje mogućnost lokalno specifičnog modeliranja fiziologije organizama na široj prostornoj skali. Primjenom tog pristupa na vremenske nizove projekcija okolišnih uvjeta kao funkcije klimatskih promjena, stvorena je mogućnost vremensko-prostornih predviđanja utjecaja klimatskih promjena na organizme i populacije od interesa. Razvijene modele, kao i spoznaje proizašle iz rezultata, moguće je integrirati u postojeće prakse informiranja i donošenja odluka i mjera, a daljnjom nadogradnjom teži se uspostavi novih sustava potpore održivom upravljanju morskih resursa.

(119 stranica, 15 tablica, 31 slika, 267 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Ključne riječi: dinamički energijski proračun, održivi razvoj, plemenita periska, srdela, komarča, kompozitno modeliranje, klimatske promjene, akvakultura, GIS

Mentor: dr. sc. Tin Klanjšček, viši znanstveni suradnik

Ocjenjivači: izv. prof. dr. sc. Petar Kružić, izvanredni profesor

prof. dr. sc. Branimir Hackenberger Kutuzović, redovni profesor

dr. sc. Sunčana Geček, viša znanstvena suradnica

Zamjena: doc.dr.sc. Sandra Hudina, docent

**MODELLING PHYSIOLOGICAL PROCESSES USING
THE DYNAMIC ENERGY BUDGET THEORY TO SUPPORT
SUSTAINABLE MARINE RESOURCE MANAGEMENT**

INES HABERLE

Faculty of Science, Department of Geology

The management of living natural resources relies on predicting the physiological responses of organisms to environmental conditions. Relating the physiological processes of the individual to the surrounding environmental conditions is crucial, especially in the context of climate change. The Dynamic Energy Budget (DEB) theory is a unique concept that consolidates knowledge about the intake, flow and utilization of energy within the organism, providing a framework for modelling the effects of various environmental factors on individual processes of growth, maturation and reproduction. This study explores the potential of DEB models as tools for informing marine resource management activities - species conservation, mariculture, and fisheries - through the development and adaptation of models for three representative organisms – the noble pen shell, gilthead seabream, and sardine. The results demonstrate a strong alignment between the model simulations and measured data, while the additional integration of environmental data, such as temperature and food availability, improves the model's ability to predict growth and reproduction under variable conditions. Integrating the DEB model into an individual-based population model (IBM) enables the prediction of population dynamics and their response to external conditions, providing insights into the connections between individual and population characteristics, as well as investigating the feedback mechanisms between these two levels. Combining the developed DEB model with the geographic information system adds a spatial dimension, allowing for locally specific modeling of organism physiology on a broader spatial scale. Applying this approach to climate-change-driven projections of environmental conditions allows for a temporal-spatial predictions of the impact of climate change on organisms and populations of interest. Existing informing and decision-making practices benefit from the integration of developed models and newly derived knowledge, with further upgrades aiming to establish new support systems for the sustainable management of marine resources.

(119 pages, 15 tables, 31 figures, 267 references, original in Croatian)

Keywords: dynamic energy budget, sustainable development, noble pen shell, pilchard, gilthead seabream, composite modelling, climate change, aquaculture, GIS

Supervisor: Dr. sc. Tin Klanjšček, Senior Research Associate

Reviewers: Dr. sc. Petar Kružić, Associate Professor

Prof. dr. sc. Branimir Hackenberger Kutuzović, Tenured Professor

Dr. sc. Sunčana Geček, Senior Research Associate

Substitute: Dr. sc. Sandra Hudina, Assistant Professor

THESIS SUMMARY

Introduction

Sustainable development implies development that meets the needs of the present without compromising the ability of future generations to meet their own needs (WCED, 1987). This implies achieving human development of today while maintaining natural systems in a state in which they can provide both ecosystem resources and services in the long term. Sustainable development requires the alignment of goals and the synergy of the three main pillars of modern civilization: society, economy and environment, and is the only policy that gives equal importance to the goals of all civilization pillars (Szymborska, 2020).

Nature provides natural resources, both non-renewable and renewable, non-living and living. Among all, living resources are one of the most important ones driving the survival of the whole human civilization. Although considered renewable, living resources require a controlled way of exploitation in order to ensure their renewability. To enforce reasonable exploitation and maintain the renewability of these resources, establishment of adequate political and legal framework is fundamental. This includes number of policies and regulations aimed towards a sustainable management of marine ecosystems, on global, regional, and national scale.

In European Union, the central legal framework for marine environment policies of all EU member states is the *Marine Strategy Framework Directive* (MSFD), obligating each member state to take necessary actions to achieve or maintain a good state of marine environment (Vijeće EU, 2008). While having their own goals, all national legislation must therefore also agree with the goals and requirements set in the MSFD. *Croatian Strategy for management of marine environment and coastal area*, a national strategy developed under the national law and aligned with the MFDS, sets action programs for monitoring as well as for the protection and management of Croatian marine ecosystems (MGOR-RH, 2021a). Therein, key emphasis is given to the application of numerical models in all stages of establishment and implementation of management measures. The action plans encourage the development and implementation of new modelling approaches - integrating (as many as possible) relevant marine environment processes - to be used as tools for determining the current state of the system, and serve as a source of information for creating guidelines to maintain and/or establish good environmental status (MGOR-RH, 2021b).

The motivation behind the thesis is the need for development of new modelling tools that would contribute to the understanding of the biological components of marine ecosystems and that could direct related management efforts. The thesis focuses exclusively on living marine resources, i.e. marine organisms, and targets three management activities by which humans interact with them: conservation, mariculture, and fisheries. All these activities require a management system adapted to the future state of the environment, relying heavily on predictions in yet unmeasured conditions. To inform such systems, especially in the context of climate change, modelling in general, and prediction models in particular, are extremely important.

Describing life processes, such as survival, growth and reproduction, together with energy uptake and distribution they depend on, i.e. energy budgeting, can greatly contribute towards understanding the organisms physiology and its response to changes in its environment. However, directly measuring energy budgets is extremely difficult. In order to gain insight into the individual's energy budget, unmeasurable processes are linked to measurable quantities (e.g. length, weight, fecundity) through bioenergetic models (Nelson & Cox, 2004). Over the years, these models have become indispensable tool in various spheres of biological and ecological research, with the results serving as a significant source of information for decision-making processes supporting sustainable governance and nature protection (Cooke et al., 2013; Deslauriers et al., 2017).

The aim of this study is to explore the potential of the bioenergetic models as a tool for informing three omnipresent marine resource management activities - species conservation, mariculture, and fisheries - through the development and adaptation of the models for three representative organisms – the noble pen shell, gilthead seabream, and sardine.

Bioenergetic modelling - Dynamic Energy Budget

Bioenergetic models are mechanistic models based on the second law of thermodynamics, and are formulated as energy balance equations (Dumas et al., 2010; Deslauriers et al., 2017). To this day, the most theoretically elaborated bioenergetic models are models derived within the framework of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory. The DEB theory explains the flow of energy through the organism by defining a series of energy flow processes: ingestion from the environment, followed by assimilation and consequently distribution into growth, maintenance, and maturation or reproduction (Sousa et al., 2008; Kooijman, 2010). DEB models address the entire life cycle of the observed species, from embryo to the adult stage, while accounting for the influence of environmental factors, primarily temperature and food. The universality of the fundamental processes on which they are built, DEB models have so far been successfully applied to a wide range of different organisms (AmP, 2023). The advantage of the DEB model over other bioenergetic models lies in the simplified parameterization, which can be carried out with a relatively small amount of diverse data, and which results by a credible description of the individual's energy dynamics (Marques et al., 2018). The principles of DEB theory can be integrated into more complex models, e.g. population models, and enable obtaining realistic results of population dynamics based on the physiological processes of the individual (Grimm et al., 2016). DEB models are therefore emerging as one of the best tools for understanding the consequences of environmental changes on growth and reproduction of organisms, and can potentially make an extremely valuable contribution to the management of natural resources. Their ability to assimilate different types of data into a comprehensive model makes them particularly interesting for the development of tools for marine resource management purposes.

Within DEB, the organism is divided into four conceptual compartments described by abstract state variables - structure, reserve, maturity, and reproduction buffer. Structural compart-

ment relates to the size of the individual, and requires energy for growth and metabolic work (maintenance). The reserve compartment stores assimilated energy, and provides energy for metabolic processes. Maturity is associated with increase in general complexity of the organism, and enables modelling of life-stage transitions (birth, metamorphosis, sexual maturation). Energy investment into maturity ceases at sexual maturation, but some energy is dissipated for maintenance of the acquired maturity level throughout the life of the individual. Reproduction buffer corresponds to the energy stored for production of reproductive tissue and gametes once sexual maturation is reached. Structure, reserve, and reproduction buffer contribute to the weight of the organism, maturity does not.

The energy dynamics within each compartment are described by differential equations determined by mathematical expressions of energy fluxes. Ingestion of energy through food, and its storage into the reserve, are respectively described by ingestion (\dot{p}_X) and assimilation (\dot{p}_A). A part of ingested energy is returned into the environment as faeces, with the rest being assimilated into reserve. Energy is further mobilized by the catabolic flux (\dot{p}_C) into two distinct branches: (i) a somatic branch for maintenance of somatic processes (\dot{p}_S) and growth (\dot{p}_G), and (ii) reproductive branch for maintaining maturity (\dot{p}_J) and investment into maturation before sexual maturity, or reproduction afterwards (\dot{p}_R). Reabsorption of energy from the reproduction buffer can occur in extreme cases of starvation, when mobilization from the energy reserve is not sufficient to pay somatic and maturity maintenance costs (Kooijman, 2010). Assimilation, growth, and reproduction are characterized by costs of metabolic transformations causing energy losses, addressed by specific fractions of energy going to the related overhead fluxes.

Organisation of the life-cycle (e.g. existence of specific life stages) determines the type of the DEB model to be used. In this study all selected species undergo metamorphosis, characterized by an additional larval life stage, and implying a potential metabolic shift impacting the standard energy budget. Therefore, a typified *abj* DEB model, a one-parameter extension of the standard *std* model, accounting for a metabolic acceleration during the larval phase, is applied to all modeled species.

Environmental conditions, mainly impacts of temperature and food, are directly incorporated into the DEB model. Integration of temperature follows the Arrhenius equation correction factor that is directly applied to metabolic rates. Response to environmental food is incorporated as a Holling type-II functional response that reflects food availability, ranging from 0 (no food) to 1 (unlimited food).

Given the DEB model, energy dynamics are determined by species-specific parameters. Primary parameters govern energy fluxes, while auxiliary parameters relate the abstract DEB quantities to the observable metrics such as physical length, weight, and fertility. Parameter values are obtained through an automated parameterization process using a specialized software DEBtool (DEBtool, 2022), based on empirical data (Lika et al., 2011).

Conservation - *Noble pen shell*

Noble pen shell (*Pinna nobilis*), one of the prominent examples of a critically endangered species, was selected as a focus species for investigating the potential of DEB model as a tool in species conservation management. The species went through several mass extinction events since 2016, and its numbers have been drastically reduced, leaving scarce populations all across the Mediterranean, with urgent need for conservation actions. In this study the DEB model of the noble pen shell - the first of its kind for this organism - was parameterized and subsequently used to predict the impacts of food availability on its growth and reproduction. Noble pen shell undergoes metamorphosis, and selection of appropriate type of the DEB model was therefore crucial in order to obtain realistic results. The typified *abj* model showed better suitability compared to the standard *std* model when simulating existing data, implying the bivalve indeed undergoes a metabolic metamorphosis alongside the morphological changes. It was established that isomorphic growth can be assumed for the purposes of modelling, without sacrificing the realism of the results. The parameterized *abj* DEB model was validated on independent dataset and further used to predict impacts of four levels of food availability on growth and reproduction. The results showed that the model describes the existing data well and gives a good insight into the general trend of energy investment in reproduction with regard to food availability. It is argued that for its practical application, the model needs to be further tested through simulations at variable temperatures, and has to incorporate the influence of pathogens, as they are the main cause of mass mortality events.

Mariculture - *Gilthead seabream*

To adopt the DEB modelling practices for informing mariculture activities we focused on gilt-head seabream (*Sparus aurata*), a most widely cultured fished across the Mediterranean. A preliminary DEB model of the selected species was available (Lika & Kooijman, 2016), however its simulations deviated from the usually observed growth patterns. The preliminary model was therefore re-parameterized using newly collected data from aquaculture facilities, and further extended by the integration of seasonal temperature, which enabled realistic simulation of seasonal growth dynamics. This facilitated the overall performance of the model, with simulations matching the actual biometric data of cultivated fish. A modification of the DEB model with an additional state variable - blood compartment - was suggested. This new formulation, in contrast to classic DEB, enables unhindered investment of energy into growth regardless of the state of the energy reserves. The initial set of parameters for the new model was determined manually using literature data, and was further adjusted using automated parameterization process. The new model formulation better describes compensatory growth compared to the classic DEB model, and is therefore proposed to be considered for modelling growth in conditions of periodic starvation. However, prior to its practical enforcement, the newly developed model requires additional validation of its performance.

Fisheries - *European pilchard*

In the light of fisheries management, a composite model of the European pilchard (*Sardina pilchardus*, i.e. sardine) was developed to investigate the relation between the individual- and population-level status. The individual state, expressed through Fulton's condition index, was modeled using the DEB approach, which was then integrated into more comprehensive individual-based population model (IBM). The composite DEB-IBM was used to analyze the impact of fishing mortality on both individual and population condition. Emphasis is set on the influence of food as the main factor determining the environmental carrying capacity for the modeled population. The composite model consists of several modules, with DEB dictating the individual performance. The simulations were run for a range of realistic fishing mortalities to detect the impact of fisheries on the individual-population feedback. The results directly contradict the common wisdom – a low individual condition index indicates population size close to, or above, the carrying capacity, while high condition index indicates overfished stock. This relies on the fact that, when population is underfished and becomes larger, the intraspecific competition increases, reducing the food availability per individual. The knowledge derived from the simulations governed development of explicit suggestions on the integration of the condition index as a validation step for the standard stock assessment.

Temporal-spatial predictions of the impact of climate change

Previously parameterized DEB model of gilthead seabream was used to simulate the growth of fish on a larger spatial scale in regard to locally explicit temperature conditions. First, a set of simulations driven by recent temperature data for test locations in Croatia was run (breeding cycle 2019-2021). The model was then further applied to quantify the effects of future temperature conditions (IPCC RCP 4.5 and 8.5 climate scenarios; IPCC, 2014) on the key indicators of gilthead seabream aquaculture in the Mediterranean - time to market, weight after two years, and feed conversion ratio for marketable and two-year-old sizes. For this purpose, the model was extended by the upper limit of temperature tolerance through the integration of the extended Arrhenius formulation for temperature correction. A two-year rearing cycle 2021-2023 was used as a reference period, and the effects were simulated for the mid-term (rearing cycle 2051-2053) and long-term (rearing cycle 2091-2093) periods. As expected, the results indicate stronger impact of climate change in the long term, and a generally positive impact of the temperature rise on the growth rate and cultivation period. Exceptions are expected in the regions of intense warming (e.g. the Levantine Sea), where extreme temperatures cause the opposite effect - a reduced number of days for optimal gilthead growth will slow down the growth and prolong the time to market.

Conclusion and scientific contribution

The results for all three selected species indicate a great potential of the DEB model for simulating the characteristics of selected organisms in current conditions, while the obtained predictions do not deviate from the expected values according to the biology and physiology of the observed species. The next step in promoting the practical application of the presented models should be aimed at quantifying the models' suitability using appropriate statistical methods. The models should also be further validated using independent datasets, to investigate their generality of application, especially on a spatial scale in regard to local specifics of the species.

The overall research and results presented in this dissertation represent a step forward in understanding the practical application of mechanistic bioenergetic modelling, in particular Dynamic Energy Budget (DEB) models. The conducted research resulted in following original scientific contributions:

- Initial parameterization of the DEB model of the endangered and protected noble pen shell: it is the first model of its kind for the mentioned organism.
- Adaptation of the existing DEB model for gilthead seabream: the newly parameterized model successfully simulates the growth of farmed fish, and can be used to predict the impact of climate change on main aquaculture indicators (time to market, feed conversion ratio).
- Proposal for an improved structure of the DEB model: the introduction of a new state variable (blood compartment) results in a better description of compensatory growth after starvation.
- Development of the composite DEB-IBM model of the European pilchard: the model enables simultaneous monitoring of collective characteristics at the individual and population level, and the identification of the condition index as a relevant indicator of the population status; the concepts of the composite model are universal and, with certain adjustments, the same model can be applied to other species of interest.

SADRŽAJ

1	UVOD	1
2	PREGLED MODELIRANJA BIOLOŠKIH SUSTAVA	5
2.1	Jedinka kao temeljni sustav modeliranja	5
2.2	Značaj empirijskih podataka u modeliranju	6
2.3	Okolišni uvjeti	7
2.4	Vrste modela s obzirom na pristup modeliranju	8
2.5	Metaboličke teorije i bioenergijski modeli	9
2.5.1	Protok energije kao osnova mehanističkih modela	9
2.5.2	Potražnja i dostupnost energije	10
2.5.3	Teorija dinamičkih energijskih proračuna	12
3	TEORIJA I MODELI DINAMIČKIH ENERGIJSKIH PRORAČUNA	13
3.1	Struktura modela	13
3.1.1	Varijable stanja	13
3.1.2	Energijski tokovi	13
3.1.3	Životni ciklus jedinke u DEB modelu	14
3.2	Glavne pretpostavke	14
3.3	Parametri	16
3.4	Matematičke formulacije	17
3.5	Utjecaj okoliša	18
3.6	Tipizirana modifikacija standardnog DEB modela	18
3.7	Parametrizacija modela	19
3.7.1	Podaci	19
3.7.2	Metoda kovarijacije	20
3.7.3	Računalni programi i podrška	21
4	OČUVANJE VRSTA	22
4.1	Modelni organizam: Plemenita periska	23
4.1.1	Biologija i ekologija plemenite periske	23
4.2	Empirijski podaci	24
4.3	Implikacije za modeliranje	26
4.3.1	Metaboličke promjene u metamorfozi	26
4.3.2	Alometrijski rast	26
4.3.3	Parametrizacija	28
4.4	Usporedba modela	28
4.4.1	Standardni <i>std</i> vs. tipizirani <i>abj</i>	29
4.4.2	Tipizirani <i>abj</i> vs. alometrijski <i>abj</i>	31
4.4.3	Parametri tipiziranog <i>abj</i> modela	31
4.5	Simulacije i predviđanja	32
4.5.1	Simulacije i validacija	32
4.5.2	Predviđanja rasta i reprodukcije u uvjetima različite hrane	32
4.6	Rasprava o rezultatima	35
5	MARIKULTURA	38

5.1	Modelni organizam: Komarča	39
5.1.1	Biologija i ekologija komarče	40
5.2	Klasični DEB model	41
5.2.1	Preliminarni DEB model	41
5.2.2	Prilagodba parametara novim podacima	41
5.2.3	Simulacije	41
5.3	Model s prilagođenom strukturom	44
5.3.1	Opis modela	44
5.3.2	Parametri	45
5.3.3	Metbolički procesi	47
5.3.4	Dinamika varijabli stanja	48
5.3.5	Parametrizacija	49
5.3.6	Simulacije	49
5.4	Rasprava o rezultatima	51
6	RIBARSTVO	52
6.1	Modelni organizam: Europska srdela	53
6.1.1	Biologija i ekologija europske srdele	53
6.2	Kompozitni DEB-IBM model	54
6.2.1	Okoliš	54
6.2.2	Jedinke	55
6.2.3	Ribolovna smrtnost	57
6.2.4	Moduli DEB-IBM modela	57
6.2.5	Provođenje simulacija	60
6.2.6	Analiza podataka	62
6.3	Rasprava o rezultatima	62
7	PROSTORNO EKSPlicitNO DEB MODELIRANJE	68
7.1	Simulacije rasta na hrvatskim uzgajalištima	69
7.2	Modeliranje utjecaja klimatskih promjena na regionalnoj skali	71
7.2.1	Klimatski scenariji	71
7.2.2	Utjecaj temperature	71
7.2.3	Indikatori akvakulture	72
7.2.4	Postavke simulacija i izračuni	73
7.2.5	Rezultati simulacija	74
7.3	Prototip geoprostorne web aplikacije	77
8	GENERALNA RASPRAVA	79
9	ZAKLJUČCI	88
	LITERATURNI IZVORI	89
	PRILOZI	112
	ŽIVOTOPIS	115
	ZNANSTVENA AKTIVNOST I PUBLIKACIJE	116

Popis slika

Slika 1.	Tri glavne okosnice moderne civilizacije i njihovi odnosi.	1
Slika 2.	Razine biološke organizacije.	5
Slika 3.	Razvoj metaboličkih teorija i modela rasta.	10
Slika 4.	Karakteristike potražnih i ponudnih modela.	11
Slika 5.	Shematski prikaz standardnog DEB modela.	14
Slika 6.	Konceptualni pregled parametrizacije DEB modela.	20
Slika 7.	Pregled arhitekture skripti parametrizacijskog procesa DEB modela.	21
Slika 8.	Morfometrijske dimenzije plemenite periske.	27
Slika 9.	Usporedba simulacija standardnog <i>std</i> i tipiziranog <i>abj</i> modela.	30
Slika 10.	Simulacije životnih karakteristika plemenite periske tipiziranim <i>abj</i> DEB modelom.	33
Slika 11.	Predviđanja životnih karakteristika plemenite periske tipiziranim <i>abj</i> DEB modelom.	34
Slika 12.	Predviđanja energije uložene u reprodukciju i fekunditeta plemenite periske tipiziranim <i>abj</i> DEB modelom.	35
Slika 13.	Usporedba simulacija rasta komarče preliminarnim i novoparametriziranim klasičnim DEB modelom.	43
Slika 14.	Shematski prikaz DEB modela s modificiranom strukturom - transportni DEB.	45
Slika 15.	Simulacije rasta komarče modelom prilagođene strukture.	50
Slika 16.	Usporedba predviđanja rasta komarče klasičnim i transportnim DEB modelom.	50
Slika 17.	Kondicijski indeks srdele pri različitoj ribolovnoj smrtnosti.	61
Slika 18.	Utjecaj ribolovne smrtnosti na individualne i populacijske značajke srdele u uvjetima različite nosivosti okoliša.	64
Slika 19.	Funkcionalni odgovor i individualne karakteristike srdele simulirani kompozitnim DEB-IBM modelom.	65
Slika 20.	Funkcionalni odgovor i individualne karakteristike srdele simulirani kompozitnim DEB-IBM modelom s kemostatskom dinamikom hrane.	66
Slika 21.	Utjecaj ribolovne smrtnosti na individualne i populacijske značajke srdele u uvjetima različite nosivosti okoliša s kemostatskom dinamikom hrane.	67
Slika 22.	Lokacije odabranih uzgajališta riba u Hrvatskoj.	69
Slika 23.	Rezultati simulacija rasta komarče na odabranim hrvatskim uzgajalištima	70
Slika 24.	Razlike u prosječnoj temperaturi mora tijekom dvogodišnjeg uzgoja za srednjoročno i dugoročno razdoblje za klimatske scenarije RCP 4.5 i 8.5.	74
Slika 25.	Razlike u broju dana s temperaturom iznad termalne granice komarče tijekom dvogodišnjeg uzgoja za srednjoročno i dugoročno razdoblje za klimatske scenarije RCP 4.5 i 8.5.	75
Slika 26.	Razlike u vremenu uzgoja do tržišne veličine za komarču u uzgoju za srednjoročno i dugoročno razdoblje za klimatske scenarije RCP 4.5 i 8.5.	75
Slika 27.	Razlike u FCR za tržišnu veličinu komarče u uzgoju za srednjoročno i dugoročno razdoblje za klimatske scenarije RCP 4.5 i 8.5.	76
Slika 28.	Razlike u FCR za dvogodišnji uzgojni ciklus komarče za srednjoročno i dugoročno razdoblje za klimatske scenarije RCP 4.5 i 8.5.	76
Slika 29.	Razlike u težini komarče nakon dvogodišnjeg uzgoja za srednjoročno i dugoročno razdoblje za klimatske scenarije RCP 4.5 i 8.5.	77
Slika 30.	Sučelje prototipa geoprostorne web aplikacije.	78
Slika 31.	Predložena integracija kondicijskog indeksa u proces donošenja odluka u ribarstvu.	87

Popis tablica

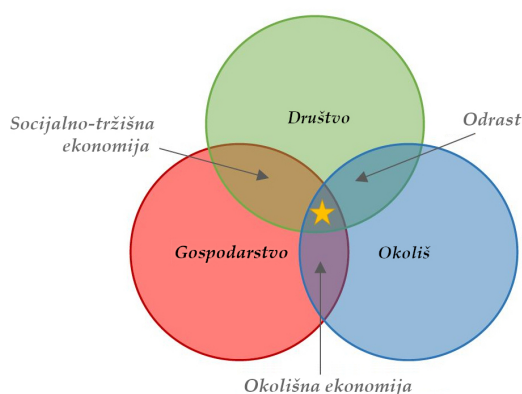
Tablica 1.	Relativne razlike empirijskog i mehanističkog pristupa modeliranju.	8
Tablica 2.	Primarni parametri DEB modela.	16
Tablica 3.	Pomoćni parametri DEB modela.	17
Tablica 4.	Osnovne matematičke jednadžbe DEB modela.	17
Tablica 5.	Mjerene vrijednosti karakteristika plemenite periske.	25
Tablica 6.	Procijenjeni parametri plemenite periske za standardni <i>std</i> , tipizirani <i>abj</i> i <i>abj</i> model s alometrijskim rastom.	29
Tablica 7.	Mjerene i predviđene životne karakteristike plemenite periske dobivene korištenjem standardnog <i>std</i> i tipiziranog <i>abj</i> DEB modela.	30
Tablica 8.	Inicijalne procjene i prilagođene vrijednosti funkcionalnih odgovora dobivene tipiziranim <i>abj</i> DEB modelom plemenite perske.	31
Tablica 9.	Preliminarne i podacima prilagođene vrijednosti parametara klasičnog DEB modela komarče.	42
Tablica 10.	Mjerene vrijednosti karakteristika komarče i njihove simulacije dobivene preliminarnim i novoprocijenjenim setom parametara klasičnog DEB modela.	42
Tablica 11.	Parametri DEB modela s modificiranom strukturom - transportni DEB.	46
Tablica 12.	Inicijalne i konačno procijenjene vrijednosti parametara transportnog DEB modela.	49
Tablica 13.	Parametri DEB modela europske srdele	56
Tablica 14.	Parametri smrtnosti europske srdele	57
Tablica 15.	Opis modula kompozitnog DEB-IBM modela.	58

1 UVOD

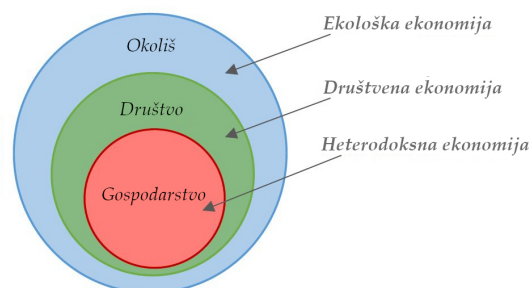
Održivi razvoj kao koncept napretka društva jedini je oblik razvoja koji omogućava “*zadovoljavanje potreba sadašnje generacije bez ugrožavanja mogućnosti budućih generacija da zadovolje svoje potrebe*” (WCED 1987, str. 54). Ovako definiran i prvi puta zabilježen 1987. godine na sjednici Svjetske komisije za okoliš i razvoj Ujedinjenih Naroda, pod predsjedanjem Gro Harlem Brundtlan (WCED, 1987), *održivi razvoj* podrazumijeva postizanje ciljeva ljudskog razvoja uz istovremeno održavanje prirodnih sustava u stanju u kojem dugoročno mogu pružati resurse i usluge ekosustava. S temeljima u sektoru šumarstva iz 18. stoljeća (Grober, 2007), gdje je prepoznato da održivost šuma podrazumijeva sadnju barem jednog stabla za svako posječeno, ovakav koncept proširiv je i primjenjiv na sve sektore ljudskog djelovanja koji se dotiču prirodnih sustava.

Održivi razvoj podrazumijeva usklađivanje ciljeva i sinergiju tri glavne okosnice moderne civilizacije: društva, gospodarstva (ekonomije) i okoliša (Slika 1). Društvena i gospodarska komponenta podrazumijevaju napredak isključivo ljudske zajednice, što se odražava porastom *socijalno-tržišne ekonomije*, no nije nužno u skladu s ciljevima očuvanja okoliša (Szymborska, 2020). Okolišna komponenta se, s druge strane, dotiče ljudskog ‘prirodnog staništa’, odnosno svih živih i neživih sastavnica okoliša kojima je čovjek okružen, koje iskorištava i svojim djelovanjem mijenja. Preklapanje održivosti okoliša uz poboljšanje socijalne komponente, no bez gospodarskog napretka, dio je politike *odrasta* (eng. *de-growth*). Ako se pak fokus stavi na utjecaj gospodarskih aktivnosti na prirodni okoliš, ali bez sagledavanja društvenih problema, ulazi se u domenu *okolišne ekonomije*. Održivi razvoj je, prema tome, samo jedna od politika suočavanja s problemima napretka civilizacije, no i jedina ona koja daje jednak značaj ciljevima svih njenih okosnica (Slika 1A).

A. Održivi razvoj ★



B. Ukorijenjenost



Slika 1. Tri glavne okosnice moderne civilizacije i njihovi odnosi. A) Presjeci venovog dijagrama prikazuju politike kojima se postižu zajednički ciljevi. Zvijezda označava politiku održivog razvoja, jedinu kojom se postiže napredak u sve tri okosnice. B) Ukorijenjenost ciljeva: gospodarski napredak ograničen je ne-gospodarskim okolnostima, a stanje okoliša određuje konačne granice cjelokupnog napretka. Preuzeto i prilagođeno iz Szymborska (2020).

Potrebno je biti svjestan međusobnog odnosa ciljeva triju okosnica, prikazanom kroz dijagram ukorijenjenosti (Slika 1B; Szymborska 2020). U skladu s time, vidljivo je da će gospodarska aktivnost uvijek biti ograničena ne-gospodarskim okolnostima, no istovremeno, ona uvijek ima utjecaj na društvo, kao i na prirodni okoliš. Time je implicirano da monetarna politika ne mora, a ni ne može, biti vođena odvojeno od društvenih i okolišnih politika, kao što ni one ne mogu biti neovisne o monetarnoj politici (Szántó, 1995). Ipak, ključno je primijetiti da su konačne granice socijalnih i ekonomskih postignuća ograničene upravo stanjem okoliša, odnosno cjelokupni napredak civilizacije ovisi o dostupnim prirodnim resursima.

Prirodni resursi podrazumijevaju žive i nežive komponente planeta Zemlje koje čovjek na bilo koji način izravno ili neizravno koristi. Sam pojam '*prirodni resursi*' populariziran je nakon objave knjige *Small is Beautiful* Ernsta F. Schumachera (1975), u kojoj autor ukazuje na problem želje za beskonačnim rastom materijalne potrošnje, a nauštrb iskorištavanja ograničene materije, odnosno resursa. Resursi mogu biti obnovljivi ili neobnovljivi, a shodno tome, potrebno je racionalizirati njihovu upotrebu te biti svjestan posljedica proizašlih iz njihovog iskorištavanja. Među njima, živi organizmi najvrijednijih su prirodni resurs bez kojih opstanak civilizacije nije moguć.

Iako u srži obnovljivi, živi resursi zahtijevaju kontroliran način iskorištavanja kako bi se osigurala njihova obnovljivost. S obzirom da je upravo društvo to koje može, i mora, samo sebe nadzirati, savjetovati i samim sobom upravljati, uspostava adekvatnog političkog i pravnog okvira osnovni je korak kako bi se osiguralo razumno iskorištavanje i održala obnovljivost ovih resursa. U skladu s tim, zakonodavni okviri (obalnih) država, kao instrumenti organizacije društva, uključuju niz politika i regulativa usmjerenih na održivo upravljanje morskim ekosustavima. U Europskoj Uniji, osnovni pravni akt za zaštitu mora i postizanje i/ili održavanje dobrog stanja morskog okoliša jest *Okvirna direktiva o pomorskoj strategiji* (ODPS; EU Direktiva 2008/56/EZ 2008). Ona predstavlja okosnicu svih EU politika i inicijativa orijentiranih ka održivom upravljanju i korištenju morskih prirodnih resursa. Implementacija Direktive podrazumijeva usklađivanje nacionalnog zakonodavstva s njenim odredbama, kao i izrade dokumenata strategije za morske vode pod nacionalnom jurisdikcijom, uz dodatno poštivanje protokola Barcelonske konvencije Ujedinjenih Naroda. U Hrvatskoj, usklađivanje s Direktivom počelo je 2011. godine *Uredbom o uspostavi okvira za djelovanje Republike Hrvatske u zaštiti morskog okoliša* (NN 136/11) koja je 2014. nadograđena *Uredbom o izradi i provedbi Strategije upravljanja morskim okolišem i obalnim područjem* (NN 112/14, 39/17, 112/18), a sve pod okriljem Zakona o zaštiti okoliša (MGOR-RH, 2021b). U sklopu Strategije utvrđeni su *Akcijski program sustava praćenja i promatranja* te *Program mjera zaštite i upravljanja morskim okolišem i obalnim područjem*, kao glavni alati za ostvarivanje općih ciljeva zaštite morskog okoliša pod jurisdikcijom RH. Pri tome, sustav praćenja temelji se na nizu deskriptora dobrog stanja okoliša, kao što su na primjer biološka raznolikost, staništa, eutrofikacija.

Jedna od ključnih stavki Akcijskog programa primjena je numeričkih modela u svim fazama uspostave i provedbe Direktive kao i protokola Barcelonske konvencije. Tako je navedeno da

„Kad se propisno odabiru i koriste pod striktno definiranim uvjetima i ograničenjima, numerički modeli su moćan alat u planiranju i procesu upravljanja morskim resursima.“ (MGOR-RH 2021a, str. 104). Nadalje, ističe se da „Razvijeni modeli korišteni u sprezi s procesom odlučivanja, mogu pružiti učinkovitu platformu za analiziranje, razumijevanje, diskusiju i potporu donošenju strateških odluka, te se trebaju koristiti u svrhu planiranja i poduzimanja neophodnih mjera za zaštitu i očuvanje morskog okoliša i njegovih resursa.“ (MGOR-RH 2021a, str. 104). Trenutno, Akcijski plan opisuje upotrebu hidrodinamičkih, disperzijskih i biokemijskih modela u svrhu procjene hidrografskih uvjeta, eutrofikacije i otpada u moru, te akustični model za praćenje širenja buke. Modeli za potrebe procjene deskriptora biološke raznolikosti, stanja komercijalno značajnih organizama i hranidbenih mreža i dalje su nezastupljeni, te se koristi samo *State-space Assessment Model* (SAM) za procjene biomase populacija i to samo komercijalno značajnih vrsta riba. Međutim, cilj akcijskih planova je, uz korištenje dosad uspostavljenih modela, implementirati i nove modelerske alate koji uključuju što više relevantnih procesa u morskom okolišu, doprinoseći tako lakšem određivanju stanja deskriptora i usmjeravanju odluka kako bi se održalo i/ili uspostavilo dobro stanje.

Izrada ovog doktorata potaknuta je upravo potrebom za razvojem novih modelerskih alata i to onih koji će doprinijeti razumijevanju bioloških komponenti morskih ekosustava i usmjeravanju njihovog upravljanja. Doktorat se bavi isključivo živim morskim resursima, odnosno morskim organizmima, te je usmjeren na tri ciljne aktivnosti kojima čovjek utječe na njih: očuvanje, marikulturu i ribarstvo. Svim ovim aktivnostima zajedničko je to što zahtijevaju sustav upravljanja koji bi trebao biti prilagođen i budućem stanju okoliša, odnosno potrebno je predviđanje ishoda u još neizmjerenim uvjetima. Za informiranje takvih sustava, osobito u kontekstu klimatskih promjena, modeliranje i predikcijski modeli imaju iznimno velik značaj.

Doktorska disertacija koncipirana je kroz devet poglavlja na način kako je opisano u nastavku. Nakon uvoda, drugo poglavlje donosi generalni pregled pristupa modeliranja bioloških sustava, objašnjava se odabir jedinice kao temeljne razine modeliranja, važnost podataka, te je dan povijesni pregled razvoja metaboličkih teorija i bioenergijskih modela. Treće poglavlje posvećeno je centralnoj metodologiji korištenoj u ovom doktoratu, odnosno opisuju se teorijska pozadina i praktična izvedba modeliranja temeljenog na teoriji dinamičkih energijskih proračuna (eng. *Dynamic Energy Budget*, DEB). Nadalje, kroz četvrto, peto i šesto poglavlje prikazana je specifična primjena DEB modela za tri značajne morske vrste kao predstavnika tri važne grane upravljanja morskim resursima: plemenitu perisku kao primjer za očuvanje vrsta, komarču kao predstavnika važne marikulture vrste, te srdelu kao iznimno značajnu ribolovnu vrstu. Svako od ovih poglavlja obuhvaća prilagodbu osnovne metodologije, odnosno razvoj DEB modela za dan slučaj, te prikazuje i analizira dobivene rezultate. Za perisku se tako parametrizira klasični DEB model i isti se koristi za predviđanje rasta i razmnožavanja u uvjetima različite dostupnosti hrane. Za komarču se asimilacijom novih podataka reparametrizira postojeći DEB model, a dodatno se istražuje i modifikacija njegove strukture za potrebe što boljih simulacija u uvjetima gladovanja. Za srdelu, DEB model se integrira s populacijskim

modelom temeljenom na jedinkama, a u svrhu otkrivanja relacija između stanja jedinke i stanja njene populacije, te implementacije tih spoznaja u upravljanje ribarstvom. U sedmom poglavlju prikazana je prostorno eksplicitna primjena DEB modela komarče, odnosno integracija lokalno specifičnih okolišnih uvjeta u simulacije modela, kao i vizualizacija rezultata kroz geografski informacijski sustav (GIS). Osmo poglavlje sačinjava rasprava koja objedinjuje postignuća ovog doktorata te diskutira značaj svih razvijenih modela i dobivenih rezultata u kontekstu održivog upravljanja morskim resursima. U devetom poglavlju dani su glavni zaključci. Na samom kraju nalazi se pregled korištenih literaturnih izvora.

Ciljevi i hipoteze Cilj ovog doktorata je razvoj alata za informiranje sustava donošenja odluka u tri važne grane upravljanja morskim resursima – očuvanju vrsta, marikulturi i ribarstvu – kroz razvoj i adaptaciju DEB modela za tri reprezentativna organizma – plemenitu perisku, komarču i srdelu.

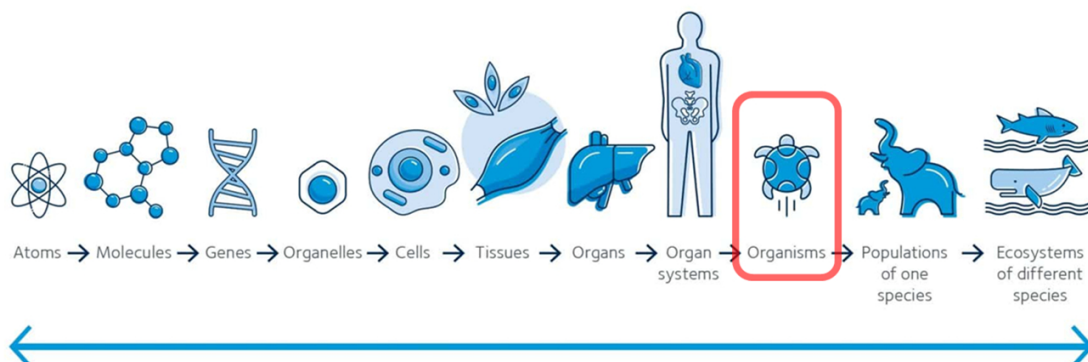
Specifično, istražuju se tri glavne hipoteze:

- H1 DEB model plemenite periske uspješno opisuje i predviđa rast i reprodukciju u ovisnosti o dostupnosti hrane u okolišu.
- H2 DEB model komarče omogućuje predviđanje promjene duljine uzgojnog ciklusa u kontekstu klimatskih promjena.
- H3 Promatranje dinamike populacije temeljene na DEB modelu daje relevantne informacije koje se mogu direktno koristiti za informiranje sustava upravljanja u ribarstvu.

2 PREGLED MODELIRANJA BIOLOŠKIH SUSTAVA

Opisivanje sustava koji nas okružuju, procesa koji se u njima odvijaju, kao i njihove međusobne interakcije, osnova su razumijevanja svijeta oko nas. Proces modeliranja, u najširem smislu, predstavlja stvaranje prikaza nekog fenomena ili sustava od interesa na što realniji, a istovremeno što jednostavniji i razumljiv način (Thornley i France, 2007). Dobar model obuhvatit će najvažnije čimbenike potrebne za razumijevanje modeliranog objekta ili pojave, a zanemarit će ono što nema značajan utjecaj. Ukoliko je sustav opisan numerički, odnosno ako su procesi i ponašanje nekog sustava definirani koristeći matematičke jednadžbe, govorimo o matematičkom, odnosno numeričkom modeliranju (Dumas i sur., 2010).

Isprva znatiželja, a danas i nužnost razumijevanja i predviđanja rasta, preživljavanja i ponašanja organizama u različitim uvjetima, glavni su razlozi za uvođenje matematičkih modela u biološka i ekološka istraživanja. Modelima se u ovom slučaju prikazuju i opisuju biološki sustavi, kao i procesi koji se u njima odvijaju (Thornley i France, 2007; Dumas i sur., 2010). Temelj ovih modela jest povezivanje bioloških procesa s određenim matematičkim zakonitostima, a s ciljem da se na što jednostavniji način opiše kompleksnost željenog sustava, koji može biti bilo koja razina biološke organizacije – od organela do ekosustava (Slika 2).



Slika 2. Razine biološke organizacije. Temeljna biološka razina modeliranja u teoriji dinamičkih energijskih proračuna je razina organizma, odnosno jedinke. Preuzeto i prilagođeno s physoc.org/explore-physiology/what-is-physiology/.

2.1 Jedinica kao temeljni sustav modeliranja

Živi organizam, kao jedinstven prirodni sustav i centralna točka bioloških istraživanja, određen je fiziološkim procesima rasta, razvoja i razmnožavanja utemeljenih na osnovnim biokemijskim principima. Zbog toga predstavlja jedan od najzanimljivijih, ali i vrlo kompleksnih sustava koje čovjek pokušava objasniti koristeći paletu matematičkih modela – od modela jednostavnog rasta, do onih koji detaljno opisuju cijeli set fizioloških procesa.

Jedinica je biološka razina karakterizirana kao cjeloviti sustav visokog stupnja integracije, koordinacije i povratne sprege održavanja homeostaze, odnosno stabilnosti neovisno o okolnim uvjetima. Fiziološki procesi jedinke most su između procesa nižih i viših bioloških razina,

povezujući stanične procese s posljedicama vidljivim na razini populacija i ekosustava (Slika 2; Peters, 1983). Upravo samostalnost i integriranost jedinke kao sustava, s ulogom posrednika od metaboličkih reakcija do odgovora viših razina, čini jedinku kao najpogodniji odabir za razvoj niza modela. Modeli koji opisuju razinu jedinke mogu se koristiti kao samostalni, fokusirajući se isključivo na jedinku od interesa, ali često mogu biti integrirani u kompleksnije modele kao moduli ili pod-modeli (DeAngelis i Matsinos, 1996; Klanjšček i sur., 2006; Grimm i sur., 2016).

Najviše istražen fiziološki proces jedinke, što zbog svoje očiglednosti tijekom vremena, što zbog relativne jednostavnosti mjerenja, jest rast. Sam proces rasta je kompleksan, no odvija se vrlo organizirano – različite regulatorne strategije usklađuju unos i korištenje potrebnih hranjivih tvari (ugljikohidrata, amino kiselina, masnih kiselina, minerala) te ekskreciju otpadnih tvari (Nelson i Cox, 2004). Zbog toga što se rast ne odvija stohastički ni kaotično, moguće ga je opisati i predvidjeti koristeći pristup konvencionalne matematike. Danas postoji niz modela koji pokušavaju opisati, ali i omogućiti predviđanje rasta u različitim životnim uvjetima. No model rasta koji se temelji isključivo na procesu rasta, odnosno veličini organizma, uglavnom nije dovoljan za dobivanje svih informacija potrebnih za donošenje menadžerskih odluka vezanih uz upravljanje živim resursima (Seginer, 2016). Stoga je uz proces rasta, razumijevanje i opisivanje ostalih fizioloških procesa jedinke, kao što su sazrijevanje, održavanje i razmnožavanje, nužno za razvoj sveobuhvatnih i pouzdanih modela primjenjivih za informiranje sustava upravljanja.

2.2 Značaj empirijskih podataka u modeliranju

Za modeliranje bilo kojeg sustava potrebne su pouzdane informacije o tom sustavu, odnosno podaci vezani uz procese koji se odvijaju u njemu i/ili utječu na njega (Harline i sur., 2021). Na primjer, u slučaju modeliranja procesa rasta organizma, za razvoj, parametrizaciju i validaciju modela potrebni su podaci o veličini tijekom vremena, u najboljem slučaju s istovremeno mjerenim podacima o relevantnim okolišnim uvjetima (AqADAPT, 2019). Za modeliranje nekog drugog fiziološkog odgovora, potrebno je poznavati njegove specifičnosti te sakupiti relevantne podatke. Tako je za modeliranje razmnožavanja potrebno poznavati reproduktivnu biologiju vrste, način i sezonalnost razmnožavanja, te sakupiti dostupne podatke o fekunditetu i/ili fertilitetu, također uz relevantne okolišne podatke. Poznavanje odnosa fiziologije i okoliša u kojem organizam živi neophodan je za razvoj prediktivnih modela koji nam tada pružaju mogućnost simuliranja ishoda u različitim i još nepoznatim uvjetima.

Napretkom tehnologije, način sakupljanja određenih podataka postao je jednostavniji i automatiziraniji, vrijeme utrošeno na sakupljanje podataka se značajno smanjilo, dok je njihova točnost istovremeno porasla (Morain, 1993; Porto i Voje, 2020). Uzmemo li primjer sakupljanja podataka o komercijalno uzgajanim ribama, može se primijetiti kako danas sva veća uzgajališta uspostavljaju sustave kontinuiranog praćenja uzgoja, bilježenje biometrije ribe te količine distribuirane hrane po kavezu (AqADAPT, 2019). Mjerenje okolišnih uvjeta nije uvijek uspostavljeno, pa je ove podatke ponekad potrebno sakupiti zasebno. Poželjno je da podaci koji se koriste za parametrizaciju modela dolaze u što potpunijim setovima, odnosno da sadrže

istovremeno mjerene vremenske serije biometrijskih podataka (veličina i težina) i fizioloških odgovora (rast, respiracija, reprodukcija), praćenih podacima o dostupnim resursima (hrana) i drugim relevantnim okolišnim uvjetima, na primjer temperature, kisika, saliniteta.

2.3 Okolišni uvjeti

Okolišni čimbenici određuju uvjete u kojima organizam živi, razvija se i obavlja sve životne procese (Townsend i sur., 2008). Stoga je prilikom modeliranja organizma preporučljivo da model uključuje najznačajnije okolišne čimbenike, bilo kao zasebne varijable ili putem funkcija koje opisuju njihovo djelovanje na organizam.

S obzirom da metabolizam organizama, osobito hladnokrvnih, značajno ovisi o okolnoj temperaturi, osnovni okolišni čimbenik kojeg je svakako potrebno uključiti u modele je temperatura. Uz to, promjena temperature predstavlja fokus klimatskih promjena kao najvećeg izazova u budućnosti, pa je uključivanje njezinog utjecaja od neizostavnog značaja za razvoj kvalitetnih predikcijskih modela. Količina hrane je također jedan od univerzalnih čimbenika koji bi svakako trebalo uzeti u obzir, jer ona direktno određuje količinu energije i gradivnih jedinica dostupnih organizmu za obavljanje svih metaboličkih funkcija. U kontekstu divljih populacija, gdje proces razmnožavanja igra ključnu ulogu za njihovu opstojnost, poznavanje dostupnosti energije može pomoći u modeliranju potencijalnog ulaganja u reprodukciju, odnosno ima li organizam dovoljno energije za održavanje normalnog životnog ciklusa i stvaranje potomaka (White, 2008). U kontekstu uzgoja vrsta, osim što predstavlja glavni trošak proizvodnje, hrana je često i glavni kontrolni faktor rasta. Poznavanje ovog čimbenika stoga može imati veliki utjecaj na cjelokupni proizvodni postupak, omogućavajući izračun omjera uloženog i dobivenog, pri čemu se želi postići optimalna veličina bez negativnih posljedica na konačan proizvod, a uz što manji ekonomski utrošak (Young i sur., 2006; Stagličić, 2008; Bavčević i sur., 2010).

Izbor ostalih čimbenika ovisi o staništu organizma koji želimo modelirati te o njegovoj ovisnosti i osjetljivosti na određene čimbenike. Na primjer, kisik u vodenim sustavima, za razliku od kopnenih staništa, predstavlja važan faktor budući da je njegova dostupnost u vodenim staništima varijabilna i često ograničavajuća (Audzijonyte i sur., 2019). Uz kisik, poznavanje saliniteta i njegovog utjecaja mogu biti značajni za stenohaline vrste, a pH kao često spominjan u okviru klimatskih promjena, specifično zakiseljavanja oceana, osobito je važan u plitkim bentičkim staništima gdje može imati velik utjecaj na kalcificirajuće organizme (Ries i sur., 2009). Količina sunčeve svjetlosti neizbježan je faktor ukoliko modeliramo fotosintetske organizme (Camacho i sur., 2003; Lee i sur., 2007; Brindley i sur., 2016), a toplinsko zračenje važno je za kopnene gmazove, budući da predstavlja jedan od glavnih izvora topline te na taj način ima izravan utjecaj na njihovu aktivnosti (Bulté i Blouin-Demers, 2015).

2.4 Vrste modela s obzirom na pristup modeliranju

Postoji niz različitih pristupa modeliranju kao i raznih varijacija modela, od jednostavnih koji samo opisuju profile rasta do složenijih koji se temelje na konceptima izmjene energije i metabolizma hranjivih tvari (Dumas i sur., 2010). Prema pristupu modeliranja tako postoje empirijski (statistički) i mehanistički (procesni) modeli (Tablica 1).

Tablica 1. Relativne razlike u karakteristikama empirijskog (statističkog) i mehanističkog (procesnog) pristupa modeliranju. Preuzeto i prilagođeno iz Adams i sur. (2013).

	Empirijski	Mehanistički
Vrsta ovisnosti	Korelacijska	Uzročna
Relativna sveobuhvatnost	Manje sveobuhvatan	Više sveobuhvatan
Uvođenje mehanizama	Implicitno	Eksplisitno
Primarni izvor greške	Ekstrapolacija	Nepoznati procesi i parametri
Nesigurnost modela	Niža	Viša
Prostorni raspon kalibracije	Manji do veći	Manji
Prostorni raspon predviđanja	Najbolji u rasponu kalibracije	Manji do veći

Empirijski modeli oslanjaju se na opisivanje mjerenih podataka, no bez nužnog razumijevanja stvarne ovisnosti o biološkim procesima. Primjer su jednostavni modeli rasta gdje se rast simulira na temelju jednadžbe krivulje dobivene provlačenjem kroz podatke mjerene za taj organizam ili za što sličniji organizam u što sličnijim uvjetima (Klanjšček i sur., 2006). Ovako dobivene jednadžbe opisuju rezultate samo određenog scenarija, bez razumijevanja uzročnih procesa, čime je ograničena njihova moć predviđanja u uvjetima van mjerenih okvira.

S druge strane, mehanistički modeli se temelje na detaljnom opisu procesa koji eksplicitno određuju ponašanje sustava. Budući da je model potrebno prilagoditi stvarnim mjerenjima, parametrizacija mehanističkih modela također zahtijeva empirijske podatke, no same jednadžbe i definicije parametara primarno su razvijene u skladu s biološkim konceptima i zakonitostima, neovisno o podacima. Razumijevanje različitih procesa i njihove međuovisnosti, kao i poznavanje njihove povezanosti s faktorima koji utječu na njih, poput okolišnih čimbenika, omogućuje stvaranje niza scenarija i predviđanja u uvjetima za koje mjerenja još ne postoje (Geček i sur., 2011).

Granica između dva navedena pristupa često je nejasna budući da su podprocesni mehanističkih modela ponekad prikazani empirijskim (statističkim) aproksimacijama, a empirijski su modeli ponekad odabrani na temelju određenog logičnog mehanizma (Kearney, 2021). Mnogi modeli se također temelje na hibridnom pristupu, povezujući ideje empirijskih i mehanističkih modela (Adams i sur., 2013).

Suvremeno modeliranje za primijenjene potrebe usmjereno je prema razvoju sofisticiranih mehanističkih modela koji bi što jednostavnije, a što točnije, opisali ključne fiziološke i metaboličke procese, a za čiji razvoj nije potrebna velika količina empirijskih podataka, ili je pak omogućena konsolidacija podataka iz različitih izvora, mjerenih u različitim uvjetima.

2.5 Metaboličke teorije i bioenergijski modeli

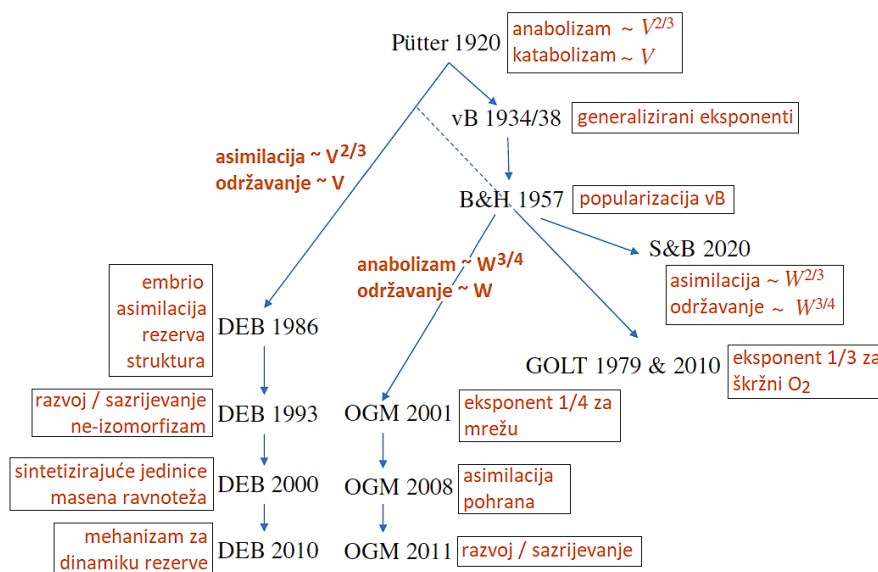
Tradicionalno, metabolizam jedinke definiran je kao set kemijskih transformacija unutar organizma koje omogućuju njegovo preživljavanje. U bioenergijskom smislu, metabolizam predstavlja razmjenu energije i tvari u organizmu koja se odvija zadanim metaboličkim putevima (Nelson i Cox, 2004). Metabolizam je usko vezan s proizvodnjom topline, a uključuje sve procese uzimanja i transformacije energije i tvari te njihovo trošenje za rast, razvoj, održavanje i razmnožavanje. Razvoj metaboličkih teorija stoga predstavlja glavni okvir za razvoj niza bioenergijskih modela koji, s obzirom na okvir u kojem su razvijeni, mogu služiti za odgovaranje na razna pitanja u sferama biologije, ekologije i evolucije.

Modeli rasta jedinke (eng. *individual growth models*) obuhvaćaju upravo razinu na kojoj se i odvija razmjena energije i tvari – jedinku – a u okviru metaboličkih teorija oni integriraju metaboličke procese u kompleksni sustav poštujući zakone termodinamike. Što je model rasta eksplicitnije povezan s temeljnim fizikalnim i kemijskim principima razmjene energije i tvari, to je univerzalniji, odnosno kapacitet simulacija i predviđanja je puno širi (Kearney, 2021).

Jednu od prvih definicija individualnog rasta, utemeljenu na metaboličkim i bioenergijskim osnovama stvaranja i razgradnje, odnosno anabolizma i katabolizma, prije više od 100 godina postavio je njemački fiziolog August Pütter (1920), a kasnije generalizirao von Bertalanffy (1934;1960) i popularizirali Beverton i Holt (1957). Ovaj koncept u kojem je rast dominacija anabolizma nad katabolizmom, u svojoj srži vrijedi i danas. Većina današnjih metaboličkih teorija i pristupa bioenergijskog modeliranja na neki je način izvedeno iz Pütterovih premisa, nadogradnjom i proširenjima Pütterovog modela (Slika 3). Unutar svake od izvedenih teorija, Pütterov, odnosno von Bertalanffy model, danas predstavlja samo specifičan slučaj.

2.5.1 Protok energije kao osnova mehanističkih modela

Želimo li potpunu sliku o tome kako jedinka funkcionira u nekim uvjetima, potrebno je integrirati niz metaboličkih procesa u jedinstven model koji će biti reprezentacija cjelokupnog organizma. Protok energije kao glavni odraz metabolizma i poveznica svih fizioloških procesa, prirodno se nameće kao dobar temelj za integraciju u okviru bioenergijskih modela. Bioenergijski su modeli u pravilu složeniji mehanistički modeli koji se temelje na drugom zakonu termodinamike, odnosno razumijevanju razmjene energije između organizma i okoliša putem metaboličkih procesa, a formulirani su kao jednadžbe energijske ravnoteže (Dumas i sur., 2010; Deslauriers i sur., 2017). Za razvoj bioenergijskih modela najčešće se koristi takozvani stopa:stanje (eng. *rate:state*) pristup gdje se većina varijabli stanja sustava može dinamički opisati i povezati (Dumas i sur., 2010). Stanje je rezultat dinamičke izmjene, odnosno unosa i izlučivanja materije i energije. Zbog smislenog koncepta temeljenog na osnovnim fizikalnim principima, bioenergijski modeli pružaju dobru platformu za procjenu raspodjele konzumirane energije u tri osnovne komponente: metabolizam, rast i otpad (Winberg, 1956). Ovi modeli najčešće obuhvaćaju tri ključna parametra potrebna za adekvatno modeliranje rasta – ishranu,



Slika 3. Razvoj metaboličkih teorija i modela rasta organizama u proteklih 100 godina. Od inicijalne Pütterove ideje 1920. godine, na jednu stranu se grana teorija dinamičkog energijskog proračuna (DEB), a na drugu stranu, preko von Bertalanffy (vB) i Beverton i Holt (B&H), proizlaze teorija ograničenja kisika škrgama (GOLT), teorija ontogenetskog modela rasta (OGM) i Sibly i Brown modela (S&B). Narančastom bojom navedene su važne konceptualne inovacije. V označava volumen, a W masu organizma. Preuzeto i prilagođeno iz Kearney (2021).

težinu organizma i temperaturu (Brett i Groves, 1979; Jørgensen i sur., 2016), a također mogu informirati o energijskim potrebama za preživljavanje, reprodukciju i obranu, te o proizvodnji otpada.

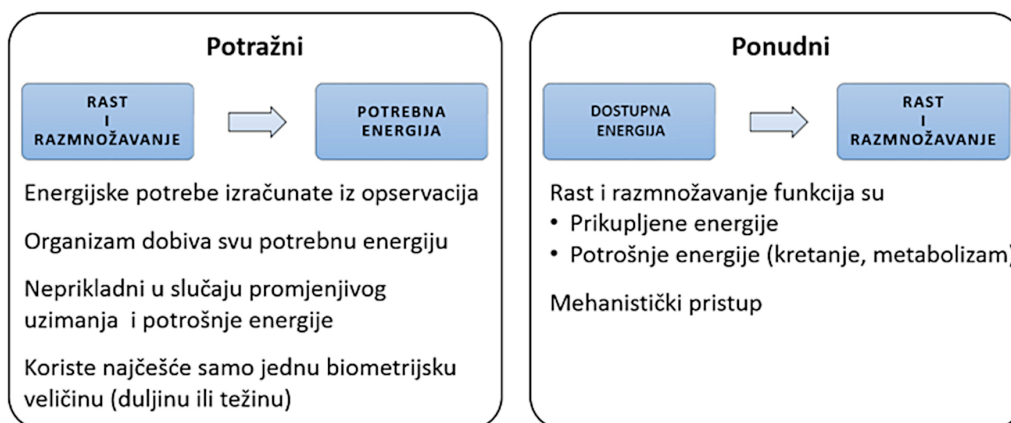
2.5.2 Potražnja i dostupnost energije

S obzirom na osnovnu strukturu, bioenergijski modeli se dijele na potražne i ponudne, a njihove glavne karakteristike prikazane su na Slici 4.

Potražni modeli stariji su od ponudnih, razvijeni iz osnovnih premisa o metabolizmu utemeljenih početkom 20. stoljeća. Ovi modeli računaju zahtjeve za energijom, te se na temelju opaženog ili željenog rasta, uz pretpostavku stalne veličine obroka, može izračunati količina potrebne hrane (Klanjšček i Bavčević, 2016). Najstariji i najpoznatiji potražni model rasta temeljen je na već prethodno spomenutoj Pütterov premissi odnosa anabolizma i katabolizma, danas poznatiji pod nazivom von Bertalanffy (Beverton i Holt, 1957) u generalnom obliku

$$\frac{dW}{dt} = hW^b - kW \quad (1)$$

gdje su h i k koeficijenti anabolizma i katabolizma, W težina, a b alometrijski eksponent. Ukoliko se pretpostavi da je brzina metaboličke sinteze ograničena površinom preko koje se događa izmjena tvari, tada je skalirajući eksponent $b = 2/3$. Kod organizama s izometričnim rastom,



Slika 4. Karakteristike potražnih i ponudnih bioenergijskih modela. Preuzeto i prilagođeno iz Klanjšček i Bavčević (2016) i AqADAPT (2019).

odnosno kada se rastom ne mijenja oblik organizma, težina je proporcionalna kubu duljine ($W \sim L^3$) pa se model može napisati i kao funkcija duljine tijela. Najčešće korišteno rješenje diferencijalne jednadžbe pod (1) jest tipični von Bertalanffy model rasta formuliran kao

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)}), \quad (2)$$

pri čemu je trenutna duljina L_t određena maksimalnom mogućom duljinom L_∞ , koeficijentom brzine rasta k , te razlikom trenutne starosti, t , i teorijske starost organizma kada je imao minimalnu veličinu, t_0 . Glavni nedostatak, te ujedno i ono što ove modele čini potražnima, je zanemarivanje promjenjive dostupnosti hrane u okolišu, čime je primjenjivost modela ograničena samo na uvjete kada organizam dobiva svu potrebnu energiju za opaženi rast. Potražni modeli temelje se na samo jednoj biometrijskoj veličini (duljini ili težini), te model ne razlikuje kondiciju organizma, odnosno predviđa jednak rast neovisno o njegovom stanju, što nikako nije točno (Bavčević i sur., 2010). Osim toga, vrijednosti parametara potražnih modela u velikoj mjeri obuhvaćaju i karakteristike organizma i karakteristike okoliša, te je teško razlučiti njihovo stvarno značenje. Rezultati ovih modela, kao i vrijednosti parametara, često se ne mogu međusobno uspoređivati jer ovise o specifičnim uvjetima za koje su procijenjeni.

Kao odgovor na nedostatke potražnih modela, ponudni su modeli razvijeni nešto kasnije, sredinom 20. stoljeća. Kako bi mogli uzeti količinu dostupne hrane u obzir, matematički izrazi ponudnih modela prošireni su procesima asimilacije i razgradnje energije, što na kraju daje biološki realnije rezultate kao i preciznije simulacije. Osnovni konceptualni prikaz energijskog proračuna u okviru ponudnih bioenergijskih modela dan je u obliku

$$C = M + A + SDA + U + F + G \quad (3)$$

gdje je unesena energija (C) uravnotežena energijom izgubljenom metabolizmom (M), aktivnošću (A), specifičnom dinamičkom akcijom (SDA), ekskrecijom (U) i/ili egestijom (F),

te energijom transformiranom u biomasu, odnosno rastom (G) (Chipps i Wahl, 2008; Nisbet i sur., 2012). Ponudni modeli uvode izravnu korelaciju energijskog proračuna organizma s energijom dostupnom u okolišu, odnosno rade integraciju fiziologije i okolišnih uvjeta. Njihova mogućnost predviđanja procesa kao funkcije okoliša doprinijela je tome da je većina modernih bioenergijskih modela razvijena upravo u teorijskim okvirima ponudnih modela. Pri tome je potrebno naglasiti kako se u kompleksnijim modelima neki procesi mogu opisivati već postojećim dobro prihvaćenim matematičkim izrazima, te se na primjer za izračun rasta G može koristiti gore navedena, standardna, von Bertalanffy jednadžba rasta.

2.5.3 Teorija dinamičkih energijskih proračuna

Teorija dinamičkih energijskih proračuna (eng. *Dynamic Energy Budget*, DEB) izravna je nadogradnja Pütterovih ideja (Slika 3) koju je 1986. godine predstavio S.A.L.M. Kooijman (Kooijman, 1986a,b) te ju uz potporu znanstvene zajednice nastavlja razvijati do danas (Kooijman, 1993, 2001; Sousa i sur., 2008; Kooijman, 2010; Jusup i sur., 2017; Marques i sur., 2019; Kooijman i sur., 2020; Kearney, 2021). Ova teorija raščlanjuje pojmove anabolizma i katabolizma, odnosno objašnjava protok energije kroz organizam specificirajući niz prethodno neraščlanjenih fizioloških procesa - od asimilacije hrane iz okoliša do procesa rasta, održavanja, sazrijevanja i razmnožavanja (Kooijman, 2010). Ona nadalje povezuje i znanje o fiziološkim procesima jedinke s okolišnim uvjetima u kojima se ta jedinka nalazi, te donosi zaključke o dinamici unosa, protoka i korištenja dostupne energije s obzirom na okolinu. U sklopu DEB teorije rast je definiran kao razlika između asimilacije energije i potrebe održavanja organizma. Unos energije je, kao i kod Pütera, ovisan o površini i u ravnoteži s potrošnjom koja je proporcionalna volumenu. Za razliku od ostalih metaboličkih teorija (Slika 3), DEB u jedinstven okvir obuhvaća sve životne faze, od embrija do odrasle jedinke, modelirajući tako cijeli životni ciklus.

Bitno je razlikovati pojmove DEB 'teorije' i DEB 'modela' pri čemu DEB teorija postavlja temeljne zakonitosti i pretpostavke fizioloških procesa i njihove povezanosti s protokom energije, koje DEB model zatim koristi u praksi, odnosno prilagođava specifičnim slučajevima i daje rezultate u obliku simulacija. DEB teorija stoga omogućava razvoj DEB bioenergijskog modela koji će dati uvid u raspodjelu energije u održavanje, rast i razmnožavanje organizma s obzirom na utjecaj okolišnih čimbenika.

Modeli razvijeni u skladu s DEB teorijom mogu biti korišteni samostalno (u klasičnom obliku ili modificirani), no također mogu biti integrirani u kompleksnije modele kao što su populacijski modeli ili modeli ekosustava. U ovom doktoratu, istražen je potencijal samostalnog klasičnog DEB modela (plemenita periska, komarča), napravljena je prilagodba standardne strukture modela (komarča), te je provedena integracija u populacijski model temeljen na jedinkama (srdela).

3 TEORIJA I MODELI DINAMIČKIH ENERGIJSKIH PRORAČUNA

Metodološku okosnicu ovog doktorata čini modeliranje fiziologije organizma utemeljeno na principima metaboličke teorije dinamičkih energijskih proračuna (eng. *Dynamic Energy Budget*, DEB). U ovom poglavlju dan je formalni opis DEB modela, počevši opisom njegove osnovne strukture, kao i pretpostavkama koje je potrebno uzeti u obzir prilikom modeliranja. Nadalje, prikazane su matematičke jednadžbe koje omogućavaju računanje dinamike energije, te je dan opis parametara i procesa parametrizacije.

3.1 Struktura modela

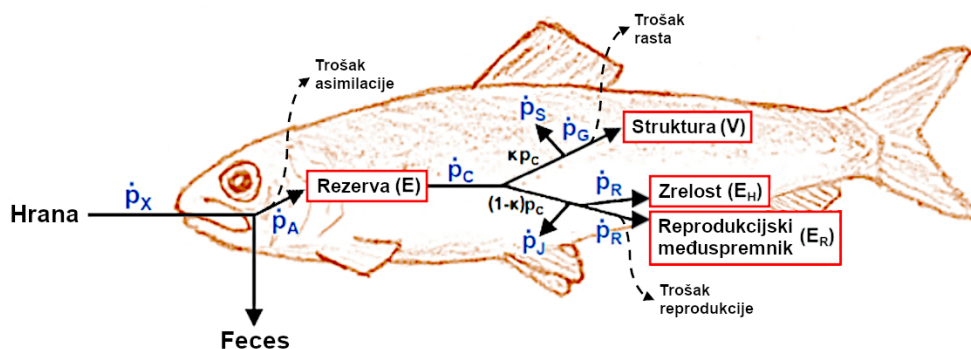
3.1.1 Varijable stanja

U sklopu standardnog DEB modela organizam je podijeljen na četiri konceptualna odjeljka opisana apstraktnim varijablama stanja - *Struktura*, *Rezerva*, *Zrelost* i *Reprodukcijski međuspremnik*¹ (Slika 5, pravokutnici). *Struktura* je povezana s veličinom jedinke, odnosno strukturnim volumenom biomase organizma. *Struktura* raste tijekom vremena i zahtijeva određenu količinu energije za održavanje, a predstavlja kub strukturalne duljine (L^3). Strukturna je duljina apstraktna veličina koja je pomoću parametara povezana s realnom fizičkom duljinom organizma (L_w) koju je moguće mjeriti. *Rezerva* predstavlja asimiliranu energiju iz hrane koja je pohranjena te služi kao izvor energije za sve metaboličke procese. Za razliku od *strukture*, *rezerva* ne zahtijeva dodatnu energiju za održavanje. *Zrelost* je povezana s povećanjem opće složenosti organizma, odnosno služi za praćenje uzastopnog ulaganja energije u njegov razvoj, te omogućuje modeliranje prijelaza životnih stadija (rođenje, metamorfoza, spolno sazrijevanje). Ulaganje energije u *zrelost* prestaje spolnim sazrijevanjem, no dio energije se nastavlja rasipati tijekom života jedinke kako bi se održala stečena razina kompleksnosti. Nakon spolnog sazrijevanja, energija se počinje ulagati u *reprodukcijski međuspremnik*, koji odgovara energiji pohranjenoj za proizvodnju reproduktivnog tkiva i gameta. Bitno je napomenuti kako *struktura*, *rezerva* i *reprodukcijski međuspremnik* pridonose težini organizma, a *zrelost* ne.

3.1.2 Energijski tokovi

Dinamika energije svakog odjeljka određena je energijskim tokovima (Slika 5, strelice). Unos energije putem hrane i njezino skladištenje opisani su ingestijom (\dot{p}_X) i asimilacijom (\dot{p}_A). Dio unesene energije vraća se u okoliš kao feces, a ostatak se asimilira u *rezervu*. Energija se iz *rezerve* mobilizira (\dot{p}_C) u dvije različite grane: somatsku granu za održavanje somatskih procesa (\dot{p}_S) i rast (\dot{p}_G), i reproduktivnu granu za održavanje zrelosti (\dot{p}_J) i ulaganje u sazrijevanje do spolne zrelosti, odnosno u razmnožavanje nakon što je organizam spolno sazrio (\dot{p}_R). Reapsorpcija energije iz *reprodukcijskog međuspremnika* može se dogoditi u ekstremnim slučajevima

¹Kurziv ističe da se radi o nazivu varijable stanja, kako bi se ovi izrazi kroz tekst mogli lakše razlikovati od istih standardnih hrvatskih riječi koje se ne odnose na varijable stanja, već prenose svoje izvorno značenje.



Slika 5. Shematski prikaz DEB modela s pridruženim varijablama stanja (pravokutnici) i tokovima energije (strelice). Varijable stanja: *rezerva (E)*, *struktura (V)*, *zrelost (E_H)*, *reprodukcijski međuspremnik (E_R)*. Energijski tokovi: \dot{p}_X - ingestija, \dot{p}_A - asimilacija, \dot{p}_C - mobilizacija, \dot{p}_S - somatsko održavanje, \dot{p}_G - rast, \dot{p}_J - održavanje zrelosti, \dot{p}_R - sazrijevanje prije/razmnožavanje nakon postizanja spolne zrelosti. Fiksni dio energije, $\kappa \dot{p}_C$, mobilizira se u somatsku granu (somatsko održavanje i rast), dok je preostala energija, $(1 - \kappa) \dot{p}_C$, usmjerena u reproduktivnu granu (održavanje zrelosti, te sazrijevanje ili razmnožavanje). Tokovi rasipanja energije (isprekidane strelice) označavaju gubitke energije vezane uz procese asimilacije, rasta i razmnožavanja. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2023).

gladovanja, kada mobilizacija energije iz *rezerve* nije dovoljna za plaćanje somatskih troškova i troškova održavanja zrelosti (Kooijman, 2010). Asimilacija, rast i razmnožavanje karakterizirani su troškovima metaboličkih transformacija koje uzrokuju gubitke energije - ovi gubici uračunati su u parametre učinkovitosti tih procesa.

3.1.3 Životni ciklus jedinke u DEB modelu

Životni ciklus u kontekstu DEB modela uglavnom se može poistovjetiti sa stvarnim životnim ciklusom organizama, no postoje određene konceptualne specifičnosti na koje je potrebno obratiti pažnju. Standardni DEB model prepoznaje 3 stupnja razvoja: embrio, juvenilnu jedinku i odraslu jedinku. Životni ciklus započinje oplodjenim jajem koje predstavlja agregiranu energijsku rezervu potrebnu za inicijalni rast i razvoj embrija koji se ne hrani samostalno, niti se razmnožava. Nakon postizanja dovoljne razine kompleksnosti dolazi do rođenja kojim embrio prelazi u juvenilnu jedinku koja se počinje samostalno hraniti iz okoliša. Juvenilne jedinke još uvijek ne ulažu energiju u razmnožavanje, već samo rastu i sazrijevaju. Daljnjim razvojem, juvenilna jedinka stječe spolnu zrelosti, te pubertetom postaje odrasla, reproduktivno aktivna jedinka. Nakon toga ona više ne sazrijeva, a asimiliranu energiju koristi za rast, održavanje i razmnožavanje.

3.2 Glavne pretpostavke

Uvođenje koncepta *rezerve* razlikuje DEB teoriju od ostalih metaboličkih pristupa (Kearney, 2021), a njezino uvođenje opravdano je nizom razloga (Kooijman, 2010). Energija pohranjena

u *rezervi* ujednačava prijelazna razdoblja značajnih varijacija hrane, odnosno pomaže objasniti slučajeve kad organizmi preživljavaju i dulje periode bez unosa vanjske energije, a da pri tome ne doživljavaju veće varijacije u funkcioniranju samog organizma. *Rezerva* također omogućuje da esencijalni elementi potrebni za rast budu stalno dostupni u točno određenom omjeru, te da se ujednačeno mobiliziraju u daljnje procese. Osim toga, jedino višekomponentni sustav, odnosno podjela organizma na više varijabli stanja, omogućava praćenje kemijskog sastava jedinice s obzirom na brzinu rasta. Protoci, npr. plinova i topline, su linearni zbroj tri osnovna protoka energije – asimilacije, rasipanja i rasta – što ne bi bilo moguće objasniti kada bi se organizam sastojao od samo jedne komponente, odnosno samo *strukture*. Također, *rezervom* je moguće objasniti pojavu da jaja, koja su zapravo gotovo cijelom masom izvor energije, s vremenom povećavaju respiraciju, dok se njihova masa smanjuje – *rezerva* se troši i smanjuje masu jajeta, a respiracija, kao indikator održavanja, raste.

Standardni DEB model razvijen je uzimajući u obzir 10 temeljnih pretpostavki potrebnih za formulaciju matematičkih jednadžbi kojima se prati energijska dinamika organizma (Kooijman, 2010):

1. *Struktura* i *rezerva* imaju stalni kemijski sastav (jaka homeostaza).
2. Razina zrelosti određuje prijelaze životnih faza - rođenjem započinje uzimanje hrane iz okoliša; alokacija energije u zrelost preusmjerena je u razmnožavanje nakon stjecanja spolne zrelosti (pubertet).
3. Hrana se asimilira u *rezervu*, a stopa mobilizacija energije iz *rezerve* za obavljanje ostalih metaboličkih procesa ovisi o varijablama stanja.
4. Embrionalni stadij ima zanemarivo malu količinu *strukture* i *zrelosti*, ali značajnu količinu *rezerve*, čija je gustoća jednaka gustoći *rezerve* majke prilikom formiranja jaja (majčinski učinak).
5. Stopa unosa hrane proporcionalna je površini jedinice, a vrijeme procesiranja hrane neovisno je o gustoći hrane.
6. Gustoća *rezerve* pri konstantnoj gustoći hrane neovisna je o količini *strukture* (slaba homeostaza).
7. Somatsko održavanje proporcionalno je strukturnom volumenu organizma. Neke komponente održavanja (npr. zagrijavanje kod endoterma) proporcionalne su strukturnoj površini².
8. Održavanje zrelosti (kompleksnosti) organizma proporcionalno je *zrelosti*.
9. Fiksni dio energije mobilizirane iz *rezerve* uvijek odlazi u somatsku granu za održavanje i rast, a ostatak zadovoljava potrebu održavanja zrelosti i ulaže se u sazrijevanje ili razmnožavanje (kappa pravilo).
10. Jedinica je izomorfna, odnosno ne mijenja oblik tijekom rasta (strukturna homeostaza).

²U ovom doktoratu svi modelni organizmi su ektoterma i njihovo je održavanje isključivo vezano uz volumen, tj. nemaju dodatnih troškova održavanja proporcionalnih s površinom.

U slučaju da organizam značajno krši neku od pretpostavki, potrebno je pribjeći modifikaciji standardnog modela, najčešće uvođenjem novih parametara i/ili jednadžbi. Za široko poznate i učestale slučajeve kršenja pretpostavki, kao što je odstupanje od klasičnog DEB životnog ciklusa (embrio - juvenilni - odrasli), ili pak odstupanja od izomornog rasta, razvijeni su posebni tipizirani modeli koji predstavljaju varijacije i nadogradnje standardnog modela (Marques i sur., 2018).

3.3 Parametri

Dinamika energije u organizmu određena je setom parametara specifičnih za svaku pojedinu vrstu. Parametri se dijele na primarne i pomoćne. Primarni parametri izravno određuju energijske tokove i dinamiku varijabli stanja i iako intuitivni, većina njih ne može se direktno mjeriti. Pomoćni parametri služe za povezivanje primarnih parametara u mjerljive složene parametre (najčešće omjeri dva primarna parametra) ili s realnim mjerljivim obilježjima, a također služe za povezivanje apstraktnih varijabli s mjerljivim veličinama (fizičkom duljinom, težinom, fekunditetom) kao i za konverziju između sustava mjernih jedinica. Popis parametara standardnog DEB modela kao i njihov opis prikazan je u Tablicama 2 i 3.

Tablica 2. Primarni parametri DEB modela. Točke iznad slova označavaju stope, dok uglate i vitičaste zagrade ukazuju da je parametar vezan uz strukturni volumen, odnosno površinu. Prilagođeno na temelju Kooijman (2010); Jusup i sur. (2011); Marn (2016).

Parametar	Simbol	Jedinica	Opis
Maksimalna stopa pronalaska hrane	$\{\dot{F}_m\}$	$1/d \text{ cm}^2$	Određuje unos hrane ukoliko nije u obilju
Maksimalna stopa asimilacije	$\{\dot{p}_{Am}\}$	$1/d \text{ cm}^2$	Određena maksimalnom veličinom organizma
Učinkovitost asimilacije	κ_X	–	Određuje udio energije iz hrane koja se fiksira u <i>rezervu</i>
Udio alokacije u somatsku granu	κ	-	Određuje odnos ulaganja energije u somatsku i reproduktivnu granu
Učinkovitost reprodukcije	κ_R	–	Određuje udio energije alocirane u reprodukciju koja se fiksira u jaja
Vodljivost energije	\dot{v}	cm/d	Određuje mobilizaciju energije iz <i>rezerve</i>
Volumno-specifičan trošak održavanja	$[\dot{p}_M]$	$1/d \text{ cm}^3$	Određuje količinu održavanja proporcionalno volumenu
Površinski-specifičan trošak održavanja	$[\dot{p}_T]$	$1/d \text{ cm}^3$	Određuje količinu energije održavanja proporcionalno površini
Volumno-specifičan trošak strukture	$[E_G]$	$1/\text{cm}^3$	Količina energije potrebna za sintezu jedinice volumena <i>strukture</i>
Koeficijent stope održavanja zrelosti	\dot{k}_J	$1/d$	Određuje trošak energije za održavanje postignute zrelosti
Prag zrelosti za rođenje	E_H^b	J	Određuje vrijeme i veličinu prilikom rođenja
Prag zrelosti za pubertet	E_H^p	J	Određuje vrijeme i veličinu prilikom postizanja spolne zrelosti

Tablica 3. Pomoćni parametri DEB modela. Prilagođeno na temelju Kooijman (2010); Jusup i sur. (2011); Marn (2016).

Parametar	Simbol	Jedinica	Opis
Konstanta poluzasićenja	K_X	\mathcal{Y}_l	Određena pronalaskom hrane i asimilacijom; $\{\dot{p}_{Am}\}^{SM}/\kappa_X\{\dot{F}_m\}$
Referentna temperatura	T_{ref}	K	Temperatura na koju se skaliraju sve stope; $T_{ref} = 293.15\text{K}$
Arrheniusova temperatura	T_A	K	Određuje učinak temperature na stope fizioloških procesa
Koeficijent oblika	δ_M	-	Prevodi fizičku duljinu u strukturnu (volumetrijsku) duljinu
Specifična gustoća	d_*	\mathcal{g}/cm^3	Prevodi volumen u masu; za <i>strukturu</i> $d_V = 0,2$
Kemijski potencijal	μ_*	\mathcal{Y}_{mol}	Prevodi molove u energiju; za <i>rezervu</i> $\mu_E = 550000$
Molekularna težina	ω_*	\mathcal{g}/mol	Određena kemijskim sastavom i atomskom masom; za <i>rezervu</i> $\omega_E = 2,9$

3.4 Matematičke formulacije

Procesi protoka energije kroz organizam, kao i dinamika varijabli stanja, opisani su nizom pripadajućih (diferencijalnih) matematičkih jednadžbi (Tablica 4). Tokovi energije ovise o vrijednostima parametara, a odnosi tih tokova određuju dinamiku varijabli stanja. Ovako izračunate apstraktne varijable moguće je zatim prevesti u mjerljive veličine, kao što su npr. duljina, težina, fekunditet, koristeći pripadajuće jednadžbe, pomoćne parametre i konverzijske faktore.

Tablica 4. Osnovne matematičke jednadžbe DEB modela koje opisuju energijske tokove i dinamiku varijabli stanja, te povezuju mjerljive veličine (duljinu, težinu, fekunditet) s apstraktnim varijablama. Parametri su opisani u Tablicama 2 i 3.

Energijski tok

Ingestija	$\dot{p}_X = f\{\dot{p}_{Am}\}L^2/\kappa_X$	(4)
Asimilacija [†]	$\dot{p}_A = f\{\dot{p}_{Am}\}L^2$	(5)
Mobilizacija [‡]	$\dot{p}_C = [E] \cdot \frac{\dot{v}[E_G]V^{2/3} + \dot{p}_S}{\kappa[E] + [E_G]}$	(6)
Somatsko održavanje	$\dot{p}_S = [\dot{p}_M]V$	(7)
Održavanje zrelosti	$\dot{p}_J = k_J E_H$	(8)
Rast	$\dot{p}_G = \kappa \dot{p}_C - \dot{p}_S$	(9)
Sazrijevanje/Razmnožavanje	$\dot{p}_R = (1 - \kappa)\dot{p}_C - \dot{p}_J$	(10)

[†] Asimilacija počinje rođenjem; jednaka je 0 prije rođenja. [‡] $[E]$ označava gustoću energije, E/v .

Dinamika varijabli stanja

Rezerva	$\frac{d}{dt}E = \dot{p}_A - \dot{p}_C$	(11)
Struktura	$\frac{d}{dt}V = \frac{\dot{p}_G}{[E_G]}$	(12)
Zrelost	$\frac{d}{dt}E_H = \dot{p}_R$ dok $E_H < E_H^p$	(13)
Reprodukcijski međuspremnik	$\frac{d}{dt}E_R = \dot{p}_R$ kada $E_H = E_H^p$	(14)

Pretvorba u mjerljive veličine

Fizička duljina	$L_w = \frac{V^{1/3}}{\delta_M}$	(15)
Težina [§]	$W_w = w(d_V V + \frac{\omega_E}{\mu_E}(E + E_R))$	(16)
Fekunditet	$N_{jaja} = \kappa_R \frac{E_R}{E_0}$	(17)

[§] w predstavlja koeficijent odnosa mokre i suhe mase.

3.5 Utjecaj okoliša

Prednost DEB modela pred ostalim bioneregijским modelima je što na vrlo jednostavan način uključuje utjecaj okolišnih uvjeta na fiziološke procese organizma. Uzimanje utjecaja okoline u obzir omogućuje konsolidaciju višestrukih skupova podataka u jedinstven parametrizacijski okvir, unatoč tome što su ti podaci prikupljeni u različitim okolišnim i laboratorijskim uvjetima. Osim toga, mehanističko uključivanje okolišnih utjecaja povećava predikcijsku moć modela, osobito za simulacije u još neizmjenjenim uvjetima. U svom standardnom obliku, DEB model uključuje utjecaj dva ključna okolišna čimbenika, temperaturu i hranu.

Učinak temperature uključen je kao korekcijski faktor za brzine fizioloških procesa. Temelji se na Arrheniusovoj jednadžbi

$$k(T) = k_0 e^{T_A \left(\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{T} \right)} \quad (18)$$

gdje je k_0 brzina fiziološkog procesa na referentnoj temperaturi $T_{ref} = 20^\circ C$, $k(T)$ brzina procesa na okolišnoj temperaturi T , a T_A Arrheniusova temperatura. U modelu, temperatura utječe na fiziološke procese putem modifikacije primarnih parametara, te se primjenjuje na maksimalnu stopu asimilacije $\{\dot{p}_{Am}\}$, vodljivost energije \dot{v} , stopu somatskog održavanja $[\dot{p}_M]$ i koeficijent stope održavanja zrelosti \dot{k}_J .

Utjecaj dostupnosti hrane u okolišu uobičajeno je uključen kao Hollingov funkcionalni odgovor tipa II

$$f = \frac{X}{X + K_X} \quad (19)$$

gdje X predstavlja koncentraciju hrane u okolišu, a K_X je konstanta poluzasićenja. Vrijednost funkcionalnog odgovora leži u rasponu od 0 (gladovanje) do 1 (neograničena količina hrane), a direktno utječe na procese ingestije, odnosno asimilacije.

Dodatno, u DEB model moguće je uključiti i utjecaj nekih drugih okolišnih čimbenika (kisik, salinitet, pH) ili različitih tipova stresora (patogeni, toksikanti). Tome se pristupa tako da se vrijednosti relevantnih parametara modificiraju putem dodatno definiranih korekcijskih faktora. S obzirom na to da su parametri direktno vezani na određene metaboličke procese, promjena vrijednosti određenog parametra odrazit će se i na fiziološke značajke organizma.

3.6 Tipizirana modifikacija standardnog DEB modela

Kao što je prethodno navedeno, standardni DEB model primjenjuje se za većinu organizama koji ne odstupaju od jednostavnog životnog ciklusa, odnosno tijekom života ne prolaze kroz metaboličke promjene i/ili dodatne životne stadije. Iznimno, standardni model može se primijeniti kod organizama s dodatnim životnim stadijem (npr. ličinka), ali samo u slučaju kada je prijelaz iz jednog u drugi stadij isključivo morfološke naravi (morfološka metamorfoza), odnosno ukoliko nije praćen promjenama u metaboličkim procesima. U tom slučaju, uvođenje dodatnog koeficijenta oblika za dodatni stadij može osigurati da isti parametri i dalje dobro

opisuju cijeli životni ciklus. Veliko odstupanje rezultata simulacija od stvarno mjerenih podataka može ukazivati na postojanje i metaboličke metamorfoze, te je potrebno primijeniti jedan od modificiranih DEB modela, posebno razvijenih za ovakve slučajeve (Marques i sur., 2018).

Svi organizmi promatrani u sklopu doktorata imaju stadij ličinke pa se odmah nameće pitanje koji model najbolje opisuje njihovu fiziologiju. Tipizirani *abj* model proširenje je prethodno opisanog standardnog modela, te je primarno razvijen za organizme koji prolaze ličinačku fazu s metaboličkim promjenama. Ova formulacija modela proširena je dodatnim parametrima pa, uz dodatni koeficijent oblika za ličinke, također uključuje i faktor ubrzanja s_M , parametar koji opisuje ubrzanje metabolizma u periodu između rođenja i metamorfoze (Kooijman, 2014; Marques i sur., 2018), te prag sazrijevanja za metamorfozu E_H^j koji određuje vrijeme kada će do nje doći. Faktor ubrzanja određen je strukturnom veličinom organizma (L) te kontinuirano raste od vrijednosti 1 pri rođenju ($L = L_b$) do metamorfoze, nakon čega ostaje konstantan i jednak omjeru duljine pri metamorfozi L_j i duljine pri rođenju L_b , odnosno

$$s_M = \min\left(\frac{L}{L_b}, \frac{L_j}{L_b}\right). \quad (20)$$

Faktor ubrzanja utječe na dva primarna parametra DEB modela: specifičnu maksimalnu brzinu asimilacije $\{\dot{p}_{Am}\}$ i energijsku vodljivost \dot{v} . Ovaj utjecaj se u model uključuje vrlo jednostavno - množenjem spomenutih parametara sa s_M . Promjena vrijednosti ovih parametara zatim izravno mijenja asimilaciju i mobilizaciju energije, a konačno i dinamiku varijabli stanja.

3.7 Parametrizacija modela

Kako bi se dobio funkcionalni model koji je moguće dalje koristiti za provođenje simulacija i predviđanja, potrebno ga je parametrizirati, odnosno odrediti set parametara reprezentativnih za odabranu vrstu. Do danas, parametrizacija je provedena za više od 3000 vrsta, a setovi parametara javno su dostupni u otvorenoj bazi Add-my-Pet (AmP, 2023). U sklopu ovog doktorata proces parametrizacije proveden je *de novo* za plemenitu perisku, dok su za komarču i srdelu korišteni postojeći setovi parametara koji su po potrebi re-parametrizirani, a sve kako je opisano u pripadajućim poglavljima.

3.7.1 Podaci

Parametrizacijska rutina koristi dvije osnovne skupine empirijskih podataka: točkaste i serijske podatke. Uz to, koristi i pomoćne pseudo-podatke.

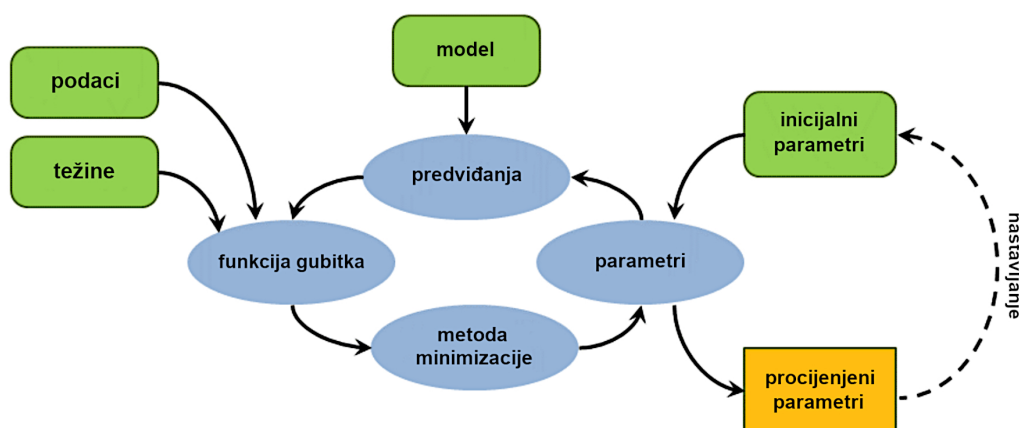
Točkasti podaci Točkasti podaci odnose se na neovisne, pojedinačne podatke koji opisuju različite fiziološke karakteristike organizma. Ovdje pripadaju starost, veličina i težina pri prijelazima iz jedne u drugu životnu fazu (rođenju, pubertetu), maksimalna starost, maksimalna moguća veličina organizma, te podaci o reprodukciji kao što su maksimalna stopa reprodukcije, gonadosomatski indeks i inicijalna energija jaja.

Serijski podaci Serijski podaci odnose se na nizove uparenih podataka, najčešće vremenskih nizova, ali i ostale kombinacije mjerenih podataka. Tu se primjerice ubrajaju veličina s obzirom na vrijeme i/ili starost organizma, stopa rasta s obzirom na veličinu organizma ili temperaturu, fekunditet u ovisnosti o veličini organizma.

Pseudo-podaci Osim empirijskih podataka, parametrizacija zahtijeva početne vrijednosti parametara, takozvane pseudo-podatke, koji ne određuju konačne vrijednosti parametara, ali utječu na proces parametrizacije. Ove vrijednosti najčešće su one koje već postoje za tu (ili srodnu) vrstu ili se uzimaju vrijednost generalizirane životinje (Kooijman, 2010).

3.7.2 Metoda kovarijacije

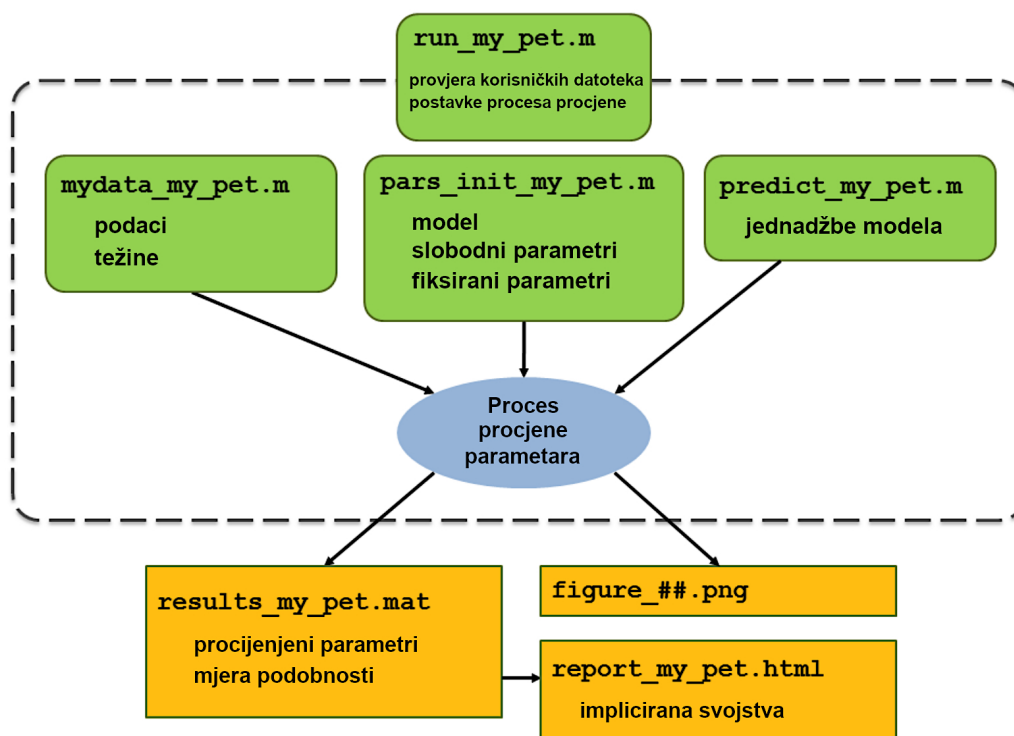
Parametrizacija DEB modela temelji se na kovarijacijskoj metodi koja asimilira sve dostupne podatke, te zatim provodi proces procjene vrijednosti parametara (Lika i sur., 2011; Marques i sur., 2018). Ovaj postupak ponavlja se iterativno koristeći Nelder-Mead simpleks metodu, pri čemu se u svakom koraku procjenjuju vrijednosti parametara, izvode predviđanja podataka koristeći te parametre u ulaznim jednadžbama modela, te zatim računa odstupanje dobivenih predviđanja od stvarnih empirijskih podataka (Slika 6). Proces parametrizacije staje kada je odstupanje najmanje, te se kao izlaz dobiva kompletan set parametara. Prikladnost dobivenog seta kvantificirana je srednjom relativnom pogreškom (eng. *mean relative error*, MRE) i standardiziranom srednjom kvadratnom pogreškom (eng. *standardized mean square error*, SMSE). Vrijednosti ovih statistika nalaze se u intervalu $[0, \infty)$ za MRE i $[0, 1]$ za SMSE, pri čemu 0 označava točnu podudarnost između stvarno mjerenih podataka i njihovih predviđanja. Kao dodatna indikacija kvalitete modela koristi se mjera potpunosti - potpunost DEB modela određena je vrstom i količinom korištenih empirijskih podataka, a procjenjuje se na temelju kriterija definiranih u Lika i sur. (2011).



Slika 6. Konceptualni pregled parametrizacije DEB modela. Zeleni pravokutnici predstavljaju ulazne elemente koji se koriste za procjenu parametara kroz proces označen ovalima. Narančasti pravokutnik predstavlja izlazni set procijenjenih parametara. Rezultati koje je vratila rutina mogu se koristiti kao ulazni početni set u ponovno pokrenutoj rutini. Preuzeto i prilagođeno iz Marques i sur. (2018).

3.7.3 Računalni programi i podrška

Kako bi se olakšao cijeli postupak parametrizacije DEB modela, postoji javno dostupan alat, DEBtool. Ovaj alat omogućuje unos i asimilaciju različitih vrsta empirijskih podataka, te automatizira cijeli proces kroz niz pred-pripremljenih programskih skripti koje je, prema potrebi, moguće modificirati (Slika 7, Marques i sur. 2018; DEBtool 2022). U doktoratu je korišten DEBtool-M, odnosno inačica alata razvijena za upotrebu u MATLAB programskom okruženju.



Slika 7. Pregled arhitekture skripti parametrizacijskog postupka. Zeleni pravokutnici predstavljaju datoteke koje postavlja korisnik. Narančasti pravokutnici predstavljaju izlazne datoteke s procijenjenim parametrima, slikama i izvještajem. Plavi oval odgovara procesu procjene parametara detaljno prikazanom na Slici 6. Preuzeto i prilagođeno iz Marques i sur. (2018).

4 OČUVANJE VRSTA

Očuvanje vrsta predstavlja jednu od osnovnih aktivnosti kojom čovjek upravlja biološkim resursima, s glavnim ciljem održavanja bioraznolikosti, poboljšanja stanja ugroženih vrsta, kao i održavanje dobrog stanja neugroženih. Učinkovite strategije zaštite ugroženih vrsta ovise o razumijevanju potreba organizama i njihove ekološke funkcije (Seebacher i Franklin, 2012), što se u stabilnom okolišu može istraživati i metodama opažanja. No klimatske promjene, zagađenje i drugi antropogeni pritisci ubrzano mijenjaju okoliš (Brierley i Kingsford, 2009), pa strategije očuvanja ne ovise samo o trenutnom stanju okoliša, nego i o njegovom stanju u budućnosti. Stoga je potrebno razviti sustav upravljanja koji može predvidjeti utjecaje tek očekivanih stanja okoliša na štice organizam, te pomoći razviti optimalne strategije zaštite.

U konzervacijskoj fiziologiji, jednoj od ključnih znanstvenih grana koja doprinosi boljem razumijevanju ugroženih vrsta, mehanistički prediktivni modeli prepoznati su kao ključan alat za dobivanje znanja relevantnog za uspostavu očuvanja ugroženih vrsta (Wikelski i Cooke, 2006; Cooke i sur., 2013). Kao što je spomenuto, ovi modeli eksplicitno opisuju procese koji dovode do određenih ishoda, a ne samo ishode, te zbog toga imaju čvrsto uporište za predviđanje tih istih procesa u promjenjivim okolišnim uvjetima (Urban i sur., 2016; Ijima i sur., 2019; Marn i sur., 2020). Posebno su vrijedni bioenergetski modeli na razini jedinke jer otkrivaju kako organizmi koriste valutu života – energiju - za različite fiziološke procese, a koji se tada mogu simulirati u nizu raznih okolišnih scenarija. S obzirom da se u domeni očuvanja vrsta često radi o već ugroženim ili gotovo izumrlim vrstama, svaka dodatna invazija na njihove populacije je rizična, pa su uzorkovanja, mjerenja i eksperimenti često ograničeni, a ukoliko i jesu dozvoljeni, trebali bi biti pomno planirani kako bi se umanjio negativan utjecaj. U tom kontekstu, DEB modeli predstavljaju iznimno pogodan pristup istraživanju, jer parametrizacija kroz konsolidaciju već postojećih (literaturnih) podataka rezultira inicijalnim funkcionalnim modelom koji, osim što daje uvid u energetiku organizma, dodatno može ukazati na podatke koji nedostaju kako bi se model poboljšao. Na taj se način zatim mogu usmjeriti *in-* i *ex situ* mjerenja i eksperimenti kako bi se uz što manji broj žrtvovanih jedinki i što manje napora sakupile relevantne informacije.

Kao modelni organizam za testiranje korisnosti DEB modela u svrhu informiranja aktivnosti očuvanja vrsta odabrana je kritično ugrožena plemenita periska. Kroz ovo poglavlje predstavljen je modelni organizam, njegova biologija i ekologija te specifičnost životnog ciklusa koje utječu na pristup modeliranju - metamorfoza i alometrijski rast. Dan je pregled podataka korištenih za parametrizaciju DEB modela i prikazani su dobiveni rezultati - parametri modela, simulacije i predviđanja. Na kraju, analizira se značaj rezultata u daljnjim naporima očuvanja ove vrste.

4.1 Modelni organizam: Plemenita periska

Plemenita periska, *Pinna nobilis* (Linnaeus, 1758) jedan je od najvećih i najdugovječnijih školjkaša diljem svijeta, te najveći endemski školjkaš Mediteranskog mora. Prvenstveno prikupljana zbog mesa i bisusnih niti, te kao suvenir, periska je u posljednjem desetljeću trpila izravnu i neizravnu štetu uslijed niza drugih ljudskih aktivnosti kao što su sidrenje, izgradnja obale i ilegalno kočarenje (Katsanevakis i sur., 2011; Basso i sur., 2015b; Deudero i sur., 2015). Unatoč zakonskoj zaštiti u Hrvatskoj od 1977., te diljem Europe od 1992. (Direktiva EU 92/43/EEC, Aneks II Barcelonske konvencije), populacije periske doživjele su ubrzan pad. Masovni pomor uslijed serija infekcija parazitima diljem Mediterana, koji je započeo 2016., obilježava kulminaciju ugroženosti ove vrste (Vázquez-Luis i sur., 2017; Cabanellas-Reboredo i sur., 2019; Carella i sur., 2019). U listopadu 2019., kao odgovor na kolaps populacija, status očuvanosti periske na crvenoj listi Međunarodnog saveza za očuvanje prirode (eng. *International Union for Conservation of Nature*, IUCN) ažuriran je s 'ugrožen' na 'kritično ugrožen' (Kersting i sur., 2019). Nekoliko mediteranskih institucija istovremeno je pokrenulo *ex situ* programe očuvanja ove vrste. Ovi akcijski programi usredotočeni su na uzgoj jedinki u zatočeništvu te njihovo preseljenje u prirodna staništa (Kersting i sur., 2019; Prado i sur., 2019), s dodatnim naglaskom na identifikaciju i očuvanje još netaknutih divljih populacija. Da bi bili učinkoviti, ovakvi programi očuvanja zahtijevaju razumijevanje kako okolišne promjene u kombinaciji s antropogenim pritiscima utječu na fiziologiju vrste, a time i na njihovu ekološku ulogu, postojanost populacija i generalni opstanak (Seebacher i Franklin, 2012).

4.1.1 Biologija i ekologija plemenite periske

Plemenita periska endemska je vrsta u Mediteranu od razdoblja miocena, s najvećim ikad pronađenim primjerkom od 120 cm (Zavodnik i sur., 1991). Prosječna veličina školjke odrasle jedinke iznosi 86 cm (Richardson i sur., 1999), uz prosječni životni vijek od 27 godina (Galinou-Mitsoudi i sur., 2006; Rouanet i sur., 2015), s pronađenim primjercima starima i do 50 godina (Rouanet i sur., 2015). Primarna staništa plemenite periske su meki sedimenti, prvenstveno obrasli livadama morskih cvjetnica, ali i područja golog pijeska, gdje joj je omogućeno ukopavanje i učvršćivanje u podlogu. Naime, vrsta je obilježena karakterističnim sedentarnim načinom života pri čemu je gotovo trećina školjke prednjim dijelom ukopana u sediment, a stražnjim krajem izlazi u vodeni stupac (Šiletić i Peharda, 2003; Katsanevakis, 2005; Marin i sur., 2011).

Plemenita periska je hermafrodit, odnosno razvija i muške i ženske spolne žlijezde. Razvoj oba tipa gonada započinje u rano proljeće, praćeno asinkronim sazrijevanjem gameta (Deudero i sur., 2017), sezonom mrijesta koja se odvija tijekom ljeta (De Gaulejac, 1993; Richardson i sur., 1999) i novačenjem tijekom kasnog ljeta i rane jeseni (Butler i sur., 1993). Kao i većina školjkaša, periska prolazi kroz klasičan ličinački razvoj: nakon oplodnje, razvija se slobodnoplivajuća ličinka koja se počinje hraniti nakon dva dana, te se prihvaća za odgovarajuću podlogu unutar deset dana (Trigos i sur., 2018). Jednom fiksirana, mlada jedinka iznimno brzo raste

i uobičajeno spolno sazrijeva u dobi od dvije godine (Butler i sur., 1993; Richardson i sur., 1999). Razmnožavanje kao i sam potencijal novačenja mladih jedinki uvelike varira između godina (Peharda i sur., 2012; Vafidis i sur., 2014) jer ovise o fiziološkom stanju odrasle jedinke prije samog mrijesta (Cabanellas-Reboredo i sur., 2009) kao i o okolišnim uvjetima u kojima se nalaze.

Zbog svog načina života i hranjenja, plemenita periska ima dvije značajne ekološke uloge - kao pročistač vode, te kao podloga za rast drugih organizama. Zbog svoje iznimne veličine, te posljedično velike količine vode koju dnevno može profiltrirati, periska uvelike doprinosi pročišćavanju okolne vode, zadržavajući znatne količine detritusa i organske tvari, čime se povećava prozirnost (Trigos i sur., 2014). Kako je time omogućen veći i dublji prodor svjetla u vodeni stupac, omogućena je i veća primarna produkcija fitoplanktona i morskih cvjetnica. Druga važna uloga periske je da djelomičnim ukopavanjem u meko dno, na često jednoličnom sedimentu, njene hrapave školjke stvaraju dodatnu tvrdu podlogu i predstavljaju odličan medij za nastanjivanje i zaklon niza drugih bentoskih organizama. Na taj način, samo svojim prisustvom, periska doprinosi povećanju cjelokupne biološke raznolikosti područja koja nastanjuje (Garcia-Marsh i Vicente, 2006; Basso i sur., 2015b). Osim svojih ekoloških uloga, periska je zbog svoje osjetljivosti na različite prirodne i antropogene pritiske vrlo dobar i važan bioindikator zdravstvenog stanja mediteranskih ekosustava (Cabanellas-Reboredo i sur., 2019).

4.2 Empirijski podaci

Status plemenite periske kao ugrožene i strogo zaštićene vrste do neke mjere otežava sakupljanje određenih vrsta podataka, kao i provođenje eksperimenata kako bi se dobila specifična fiziološka mjerenja koja bi mogla pomoći u identifikaciji optimalnih uvjeta rasta i razmnožavanja. Mjerenja provedena na perisci stoga su većinom neinvazivnog karaktera i svode se na *in situ* morfometrijska mjerenja i na promatranje i bilježenje životnih događaja kao što su mrijest i pričvršćivanje juvenilnih jedinki na podlogu (Butler i sur., 1993; Richardson i sur., 1999; Galinou-Mitsoudi i sur., 2006; Trigos i sur., 2018). Iznimno, uz odgovarajuće dozvole, provode se invazivne metode, kao što je analiza tkiva, koja omogućuje praćenje sazrijevanja gonada i izračun gonadosomatskog indeksa (Deudero i sur., 2017).

U sklopu doktorata, za parametrizaciju i validaciju modela plemenite periske korišteni su empirijski podaci dostupni isključivo iz literature. Popis točkastih podataka s pripadajućim referencama prikazani su u Tablici 5. Setovi serijskih podataka preuzeti su iz tri literaturna izvora kako slijedi: prosječna duljina odraslih jedinki u odnosu na starost za dvije populacije, duljina u odnosu na vrijeme za dvije juvenilne jedinke, i stopa rasta u odnosu na temperaturu iz Richardson i sur. (1999); stopa rasta u odnosu na duljinu iz Šiletić i Peharda (2003); i fekunditet u odnosu na duljinu mjeren u laboratorijskim uvjetima iz Trigos i sur. (2018). Svi setovi podataka ekstrahirani su sa grafova iz pripadajućih literaturnih izvora pomoću besplatnog javno dostupnog programa PlotReader (<https://github.com/jornbr/plotreader/>).

Tablica 5. Mjerene vrijednosti karakteristika plemenite periske korišteni kao točkasti podaci u parametrizaciji DEB modela. Referenca označava izvor podatka.

Podatak	Jedinica	Vrijednost	Referenca
Starost pri rođenju	d	2	Trigos i sur. (2018)
Starost pri metamorfozi	d	10	Butler i sur. (1993)
Starost pri pubertetu	god	1,5	Richardson i sur. (1999)
Životni vijek	god	27	Galinou-Mitsoudi i sur. (2006)
Duljina pri rođenju	cm	0,0085	Trigos i sur. (2018)
Duljina pri metamorfozi	cm	0,1	Butler i sur. (1993)
Duljina pri pubertetu	cm	16,5	Deudero i sur. (2017)
Maksimalna duljina	cm	86	Richardson i sur. (1999)
Inicijalna energija jaja	J	0,001 [†]	van der Veer i sur. (2006)
Gonadosomatski indeks	-	0,52	Deudero i sur. (2017)

[†] Podatak za srodnu vrstu *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (referirana kao *Crassostrea gigas*), Ostreidae.

Prilikom unosa podataka u parametrizacijsku rutinu svaki podatak praćen je informacijama o okolišnim uvjetima, odnosno temperaturi ukoliko je to dostupno, te procijenjenim funkcionalnim odgovorom kao indikatorom dostupnosti hrane na danoj lokaciji ili u eksperimentu. Utjecaj temperature je uveden putem korekcijskog faktora baziranog na Arrheniusovoj jednadžbi, a dostupnost hrane obuhvaćena je funkcionalnim odgovorom, kako je opisano u potpoglavlju 3.5 prethodnog poglavlja. S obzirom na dostupnost podataka, Arrheniusova temperatura za perisku izračunata je iz odnosa brzina rasta i temperatura objavljenih u Richardson i sur. (1999).

Za validaciju modela korišten je neovisan skup podataka o duljini školjke u ovisnosti o starosti iz *in situ* eksperimenta rasta (Kožul i sur., 2012) s podacima o temperaturi za pripadajuće područje preuzetih iz Peharda i sur. (2012), te odgovarajućom procjenom funkcionalnog odgovora (Tablica 8, treći stupac).

Procjena funkcionalnog odgovora S obzirom da informacije o točnoj količini hrane nisu bile dostupne, početna vrijednost funkcionalnog odgovora za svaku je lokaciju procijenjena koristeći pristup opisan u Marn i sur. (2017). Ovaj pristup pretpostavlja da je funkcionalni odgovor jednak omjeru veličine najveće jedinke ikada prijavljene na toj lokaciji i veličine najveće ikad zabilježene jedinke (120 cm, Zavodnik i sur. 1991) odnosno one za koju se pretpostavlja da je najveća veličina koju vrsta može doseći pri obilnoj hrani, odnosno funkcionalnom odgovoru $f = 1$. S obzirom da ovako određen funkcionalni odgovor predstavlja samo procijenjenu, a ne točno izmjerenu vrijednost, njegova vrijednost nije fiksirana, već je dopuštena prilagodba tijekom parametrizacije. Na isti način izračunata je i vrijednost funkcionalnog odgovora vezanog za podatke bez specifične prostorne pripadnosti (točkasti podaci, Tablica 5), pri čemu je vrijednost prosječne maksimalne veličine u divljini, 86 cm (Richardson i sur., 1999), podijeljena najvećom ikad zabilježenom veličinom, već spomenutih 120 cm. Vrijednost funkcionalnog odgovora za podatke dobivene u laboratorijskim eksperimentima fiksiran je na 1, na temelju pretpostavke da su jedinke u zatočeništvu hranjenje *ad libitum*.

4.3 Implikacije za modeliranje

Kako bi se dobio DEB model plemenite periske koji će što realnije opisivati njezine fiziološke funkcije te naposljetku dati što točnija predviđanja u novim okolišnim uvjetima, potrebno je u obzir uzeti dvije važne ontogenske karakteristike ove vrste. Prvo, potrebno je razmotriti odvija li se prilikom fizičke metamorfoze ličinke u mladu školjku ujedno i metabolička metamorfoza, što je bitno za odabir odgovarajućeg tipa DEB modela. Druga karakteristika je alometrijski rast koji je kao takav zabilježen za perisku (Katsanevakis i sur., 2007), no možda nema značajan utjecaj na performanse jednostavnijeg modela koji pretpostavlja izometričan rast.

4.3.1 Metaboličke promjene u metamorfozi

Razvojne karakteristike plemenite periske, kao što je iznimno brz rast i razvoj u prve tri godine života (Butler i sur., 1993; Katsanevakis, 2005), ukazuju na to da samo morfološka metamorfoza možda nije dostatna za objašnjavanje značajnih prilagodbi koje su potrebne za sveobuhvatnu transformaciju iz planktonskog slobodnoplivajućeg u bentoski sjedilački načina života. Iz tog se razloga nameće pretpostavka kako promatranu morfološku metamorfozu može pratiti i unutarnja, metabolička promjena.

Kako bi se utvrdilo odražava li metamorfoza plemenite periske samo morfološke promjene, koje se mogu uhvatiti najjednostavnijim standardnim *std* DEB modelom, ili postoji i metabolička promjena koju ovaj tip modela zanemaruje, parametrizirani su i *std* i *abj* DEB model. Ova se dva tipa modela razlikuju u dodatnom parametru kod *abj* modela, faktoru ubrzanja s_M , koji odražava metaboličko ubrzanje za vrijeme ličinačkog razvoja (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.6).

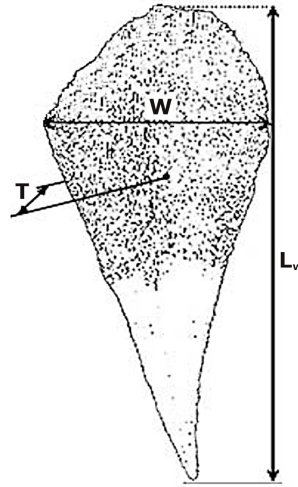
4.3.2 Alometrijski rast

Standardni DEB model u svom primarnom obliku podrazumijeva izometrijski rast modeliranog organizma, odnosno pretpostavlja da ne dolazi do promjena proporcija između dijelova organizma, te da je mlada jedinka morfološki identična odrasloj. Prema Katsanevakis i sur. (2007), rast plemenite periske je alometrijski i najbolje je opisan dvosegmentnim alometrijskim modelom rasta s prijelomnom točkom na duljini od 20 cm. Do prijelomne točke, relativan rast širine u odnosu na duljinu školjke izrazito je pozitivan, tj. školjkaš se pretežito širi. Nakon postizanja duljine od 20 cm alometrija postaje negativna, te se školjka sve više izdužuje. U skladu s principom parsimonije, ukoliko odstupanje od izometrijskog rasta ne utječe na rezultate, pretpostavka izometrije može biti opravdana za potrebe jednostavnosti modela. Kako bi se utvrdilo utječe li alometrijski rast na rezultate modela, parametriziran je dodatni *abj* model koji taj faktor uzima u obzir. Detaljan opis modificiranog *abj* modela prikazan je u nastavku.

U slučaju pretpostavke izometrijskog rasta, omjeri između morfometrijskih dimenzija ostaju nepromijenjeni tijekom ontogeneze, a strukturni volumen se u svakoj fazi života može izračunati kao kub strukturne duljine

$$V = L^3 = (\delta_M L_w)^3 \quad (21)$$

pri čemu δ_M predstavlja koeficijent oblika, pomoćni parametar koji obuhvaća proporcije između morfometrijskih dimenzija i njihov odnos prema strukturnoj duljini L . Za plemenitu perisku reprezentativna morfometrijska dimenzija je duljina školjke (Slika 8).



Slika 8. Morfometrijske dimenzije plemenite periske. L_w - duljina, W - širina, T - debljina. Prilagođeno prema Rabaoui i sur. (2007).

Periska ima izometrijski rast tijekom faze ličinke, no pokazuje alometrijski rast nakon metamorfoze pri čemu dolazi do promjene omjera između širine i duljine školjke (Katsanevakis i sur., 2007; Rabaoui i sur., 2007). Alometrijski odnos najbolje je opisan dvosegmentnim alometrijskim modelom Katsanevakis i sur. (2007)

$$W = \begin{cases} \alpha_1 L_w^{b_1} & \text{za } L_w \leq B \\ \alpha_2 L_w^{b_2} & \text{za } L_w > B \end{cases} \quad (22)$$

gdje je W širina školjke, L_w njezina duljina, a b_1 i b_2 alometrijski eksponenti za svaki od segmenata. Alometrijski model pretpostavlja prijelomnu točku B , odnosno duljinu školjke pri kojoj se pozitivna alometrija (pretežno proširivanje) mijenja u negativnu alometriju (pretežno produljivanje). U ovakvom slučaju, kada je izometrijski rast narušen, a omjeri između dimenzija tijela se mijenjaju kako organizam raste, strukturni volumen izračunat pomoću jednadžbe 21 može biti pod- ili precijenjen. Za uvođenje alometrije u DEB model periske, na temelju alometrijskih odnosa iz jednadžbe 22, izveden je novi izraz za izračunavanje strukturnog volumena, odnosno strukturne duljine, nakon metamorfoze,

$$V^{1/3} = L = \begin{cases} \delta_M L_w^{\frac{2+b_1}{3}} & \text{za } L_w \leq B \\ \beta \delta_M L_w^{\frac{2+b_2}{3}} & \text{za } L_w > B \text{ s } \beta = B^{\frac{b_1-b_2}{3}} \end{cases} \quad (23)$$

gdje je δ_M koeficijent oblika, β faktor normalizacije, a b_1 i b_2 alometrijski eksponenti za duljinu

prije i nakon točke prijeloma B . Potrebno je primijetiti da pri $L_w = B$ vrijedi istinitost izraza

$$\delta_M L_w^{\frac{2+b_1}{3}} = \beta \delta_M L_w^{\frac{2+b_2}{3}} \quad (24)$$

te je iz njega moguće izraziti i izračunati faktor normalizacije β

$$\beta = L_w^{\frac{b_1-b_2}{3}}. \quad (25)$$

Kao što je vidljivo, uvođenje alometrijskog rasta nakon metamorfoze proširuje DEB model za tri dodatna parametra: prijelomnu točku alometrije (B) i dva alometrijska eksponenta (b_1 i b_2). Tokovi energije i varijable stanja opisani su i dalje istim DEB jednadžbama (Tablica 4), a razlika se pojavljuje u pretvorbi između reprezentativne morfometrijske dimenzije (duljina školjke) i strukturne duljine, odnosno strukturnog volumena. Vrijednosti dodatnih parametara preuzete su iz Katsanevakis i sur. (2007): $B = 20$, $b_1 = 1,2554$ i $b_2 = 0,5801$.

4.3.3 Parametrizacija

S obzirom na navedene implikacije za modeliranje, parametrizirana su ukupno tri tipa DEB modela: standardni *std* model, tipizirani *abj* model, te *abj* model koji uključuje alometrijski rast (alometrijski *abj*). Za procjenu parametara svih modela korišteni su isti empirijski podaci (potpoglavlje 4.2) i početne vrijednosti parametara. Parametrizacija je provedena koristeći rutinu DEBtool alata (DEBtool, 2022) u programu Matlab R2011b (MATLAB, 2011), kako je opisano u potpoglavlju 3.7. Nakon odabira najpogodnijeg modela, isti je validiran, odnosno provedena je provjera kako model simulira podatke koji nisu bili korišteni u njegovoj parametrizaciji.

4.4 Usporedba modela

Procijenjeni parametri sva tri DEB modela (Tablica 6) omogućili su vrlo dobru reprodukciju stvarno izmjerenih karakteristika plemenite periske. Ipak, sveukupna izvedba tipiziranog *abj* modela je bila najbolja - osim realističnijih simulacija životnih karakteristika (Tablica 7) i simulacija rasta (Slika 9) u odnosu na standardni *std* model, tipizirani *abj* je zadržao jednostavnost u odnosu na kompleksniji alometrijski *abj*. Prema Lika i sur. (2011), potpunost DEB modela na temelju podataka koji su korišteni za parametrizaciju je 3 od 10, na temelju čega model plemenite periske ulazi među prvih 3% vrsta u AmP bazi na temelju potpunosti (AmP, 2023). U nastavku je dan prikaz usporedbe dobivenih parametara i simulacija parametriziranih modela, s naglasakom na tipizirani *abj* model kao najprikladniji za daljnje simulacije i predviđanja rasta i razmnožavanja plemenite periske.

Tablica 6. Procijenjeni parametri plemenite periske za standardni *std*, tipizirani *abj* i *abj* model s alometrijskim rastom, na referentnoj temperaturi $T_{ref} = 20^\circ\text{C}$. Fiksirani parametri su označeni podebljanim fontom ($\{\dot{F}_m\}$, κ_X , κ_R , T_{ref} , T_A , B , b_1 b_2).

Parametar		<i>std</i> model	tipizirani <i>abj</i> [†]	alometrijski <i>abj</i> [‡]	Jed.
Maksimalna stopa pronalaska hrane	$\{\dot{F}_m\}$	6,5	6,5	6,5	1/d cm ²
Maksimalna stopa asimilacije	$\{\dot{p}_{Am}\}$	270,06	34,74 (101,44) [§]	34,08 (94,74) [§]	1/d cm ²
Učinkovitost asimilacije	κ_X	0,80	0,80	0,80	–
Udio alokacije u somatsku granu	κ	0,40	0,53	0,51	–
Učinkovitost reprodukcije	κ_R	0,95	0,95	0,95	–
Vodljivost energije	\dot{v}	0,006	0,0089 (0,026) [§]	0,0087 (0,024) [§]	cm/d
Volumno-specifičan trošak održavanja	$[\dot{p}_M]$	30,03	7,299	6,785	1/d cm ³
Volumno-specifičan trošak strukture	$[E_G]$	2346	2362	2362	1/cm ³
Koeficijent stope održavanja zrelosti	\dot{k}_J	0,002	0,002	0,002	/d
Prag sazrijevanja za rođenje	E_H^b	$9,8 \cdot 10^{-05}$	$2,9 \cdot 10^{-04}$	$3,1 \cdot 10^{-04}$	J
Prag sazrijevanja za metamorfozu	E_H^j	-	$7,3 \cdot 10^{-03}$	$6,6 \cdot 10^{-03}$	J
Prag spolnog sazrijevanja (pubertet)	E_H^p	2522	5601	6098	J
Koeficijent oblika (ličinka)	δ_{M1}	0,357	0,611	0,606	-
Koeficijent oblika (odrasli)	δ_{M2}	0,035	0,066	0,059	-
Faktor metaboličkog ubrzanja	$s_M^{\text{¶}}$	-	2,92	2,78	-
Referentna temperatura	T_{ref}	293,15	293,15	293,15	K
Arrheniusova temperatura	T_A	9002	9002	9002	K
Alometrijska prijelomna točka	B	-	-	20	cm
Alometrijski koeficijenti	$b_1; b_2$	-	-	1,2554; 0,5801	-

[†] Pretpostavlja izometrijski rast tijekom cijelog života.

[‡] Pretpostavlja izometrijski rast prije i alometrijski rast nakon metamorfoze.

[§] Vrijednost u zagradi je vrijednost parametra nakon metamorfoze (uključen utjecaj faktora ubrzanja s_M).

[¶] Maksimalni faktor ubrzanja (vrijednost kod i nakon metamorfoze).

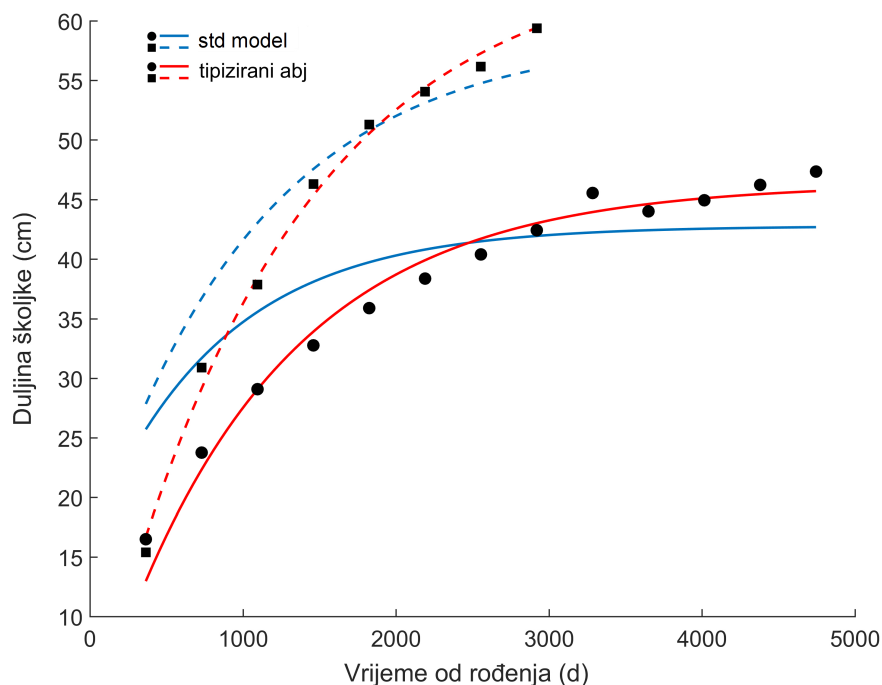
4.4.1 Standardni *std* vs. tipizirani *abj*

Iako su statistike prikladnosti (MRE, SMSE) pokazale da i standardni *std* model dobro opisuje stvarno mjerene podatke, ukupni učinak bio je lošiji od *abj* modela. Duljina školjke u trenutku spolnog sazrijevanja precijenjena je, a starost pri rođenju i pubertetu (spolnom sazrijevanju), maksimalna duljina te gonadosomatski indeks podcijenjeni (Tablica 7). S obzirom da standardni model podrazumijeva konstantne vrijednosti primarnih parametara, u usporedbi s parametrima tipiziranog *abj* modela, obilježen je visokom maksimalnom površinski-specifičnom stopom asimilacije $\{\dot{p}_{Am}\}$, niskom energijskom vodljivošću \dot{v} i relativno visokim volumno-specifičnim troškom somatskog održavanja $[\dot{p}_M]$ (Tablica 6). Veća asimilacija tijekom ličinačkog životnog stadija rezultira bržim početnim rastom i nižom maksimalnom veličinom jer se asimilacija ne mijenja kako bi pratila troškove održavanja (Slika 9). Budući da oba ova učinka nisu u skladu s opažanjima, zaključeno je kako tipizirani *abj* model nudi prikladniji opis ontogeneze plemenite periske.

Tablica 7. Mjerene i predviđene životne karakteristike plemenite periske dobivene korištenjem standardnog *std* i tipiziranog *abj* DEB modela pri funkcionalnom odgovoru $f = 0,72$. RE predstavlja relativnu pogrešku odstupanja predviđenih od mjerenih vrijednosti. Statistika prikladnosti (redom *std*; *abj*): MRE = 0,167; 0,202; SMSE = 0,193; 0,194. Reference za mjerene podatke dane su u Tablici 5.

Podatak	Jedinica	Mjereno	<i>std</i> model		tipizirani <i>abj</i>	
			Predviđeno	RE	Predviđeno	RE
Starost pri rođenju	d	2	1,34	0,33	1,98	0,01
Starost pri metamorfozi	d	10	-	-	7,05	0,29
Starost pri pubertetu	god	1,5	1,24	0,17	1,26	0,15
Životni vijek	god	27	27	< 0,01	27	< 0,01
Duljina pri rođenju	cm	0,0085	0,0085	< 0,01	0,0085	< 0,01
Duljina pri metamorfozi	cm	0,1	-	-	0,23	1,28
Duljina pri pubertetu	cm	16,5	19,95	0,21	20,18	0,22
Maksimalna duljina	cm	86	74,28	0,14	79,82	0,07
Inicijalna energija jaja	J	0,001 [†]	0,001	0,01	0,001	0,02
Gonadosomatski indeks	-	0,52	0,50	0,04	0,48	0,08

[†] Podatak za *Crassostrea gigas*.



Slika 9. Usporedba simulacija rasta plemenite periske dobivenih standardnim *std* (plave linije) i tipiziranim *abj* (crvene linije) DEB modelom za dvije španjolske populacije, Aguamarga (●, pune linije) i Carboneras (■, isprekidane linije). Podaci su preuzeti iz Richardson i sur. (1999).

4.4.2 Tipizirani *abj* vs. alometrijski *abj*

Uključivanje alometrijskog rasta u *abj* model imalo je neznatan utjecaj na vrijednosti parametara u odnosu na tipizirani *abj*, s najvećim promjenama u vrijednostima energijskih pragova sazrijevanja, te koeficijentu oblika nakon metamorfoze (Tablica 6). Predviđena starost i duljina kod puberteta i maksimalna duljina bile su bolje u usporedbi s procjenama tipiziranog *abj* modela. Međutim, alometrijski *abj* model imao je lošije vrijednosti statistika prikladnosti unatoč većoj kompleksnosti (MRE: 0.212 prema 0.202; SMSE: 0.201 prema 0.194; alometrijski *abj* u odnosu na tipizirani *abj*) te tri dodatna parametra. U konačnici, parametri, a ni simulacije alometrijskog *abj* modela ne razlikuju se mnogo od onih dobiveni tipiziranim *abj* modelom koji pretpostavlja izometrijski rast, dok dodana tri parametra povećavaju kompleksnost modela.

4.4.3 Parametri tipiziranog *abj* modela

Procijenjeni koeficijenti oblika, 0,611 za razdoblje prije i 0,066 za razdoblje poslije metamorfoze vrlo dobro ukazuju na promjenu iz sfernog u izduženi oblik. Faktor ubrzanja odgovoran za metaboličku metamorfozu s_M ubrzava početni metabolizam ličinke za gotovo 3 puta tijekom metamorfoze. Time maksimalna površinski-specifična brzina asimilacije $\{\dot{p}_{Am}\}$ raste s početnih 34,74 na 101,44 $\mu\text{d cm}^2$, a energijska vodljivost \dot{v} s 0,0089 na 0,026 cm/d . Udio energije koji se raspodjeljuje u somatsku granu, $\kappa = 0,53$ implicira da se energija gotovo jednako ulaže u rast i razmnožavanje organizma. Volumno-specifičan trošak strukture $[E_G] = 2362 \mu\text{cm}^3$ u skladu je sa srednjom vrijednosti ovog parametara za školjkaše koji iznosi 2357 μcm^3 (AmP, 2023). Volumno-specifičan trošak održavanja $[\dot{p}_M]$ od 7,299 $\mu\text{d cm}^3$ je niži od prosječne vrijednosti, no i dalje u rasponu zabilježenom za druge školjke (0,49–51,68 $\mu\text{d cm}^3$). Prag spolnog sazrijevanja je relativno visok u odnosu na druge školjkaše, no to nije rijetkost za dugovječne organizme. Prilagođene vrijednosti funkcionalnih odgovora neznatno se razlikuju od početno procijenjenih vrijednosti, osim za jednu lokaciju, gdje je početna vrijednost bila podcijenjena (Tablica 8).

Tablica 8. Inicijalne procjene i prilagođene vrijednosti funkcionalnih odgovora dobivene parametrizacijom *abj* DEB modela za korištene setove podataka. f nije prilagođavan za točkaste podatke, skupove podataka sakupljene u laboratoriju, kao i one korištene za validaciju.

Lokacija	Podaci	Procijenjen f	Prilagođen f	Referenca
-	Točkasti [†]	0,72	-	Tablica 5
1	Duljina - starost	0,41	0,43	Richardson i sur. (1999)
2	Duljina - starost	0,58	0,61	Richardson i sur. (1999)
3	Duljina - vrijeme	0,38	1	Richardson i sur. (1999)
3	Stopa rasta - temperatura	0,38	1	Richardson i sur. (1999)
4	Stopa rasta - duljina	0,65	0,55	Šiletić i Peharda (2003)
Lab	Fekunditet - duljina	1	-	Trigos i sur. (2018)
-	Duljina - starost [‡]	0,58	-	Kožul i sur. (2012)

[†] Maksimalna veličina korištena za procjenu (86 cm) preuzeta je iz Richardson i sur. (1999).

[‡] Set podataka za validaciju modela. Maksimalna veličina korištena za procjenu (69 cm) preuzeta je iz Davenport i sur. (2011).

4.5 Simulacije i predviđanja

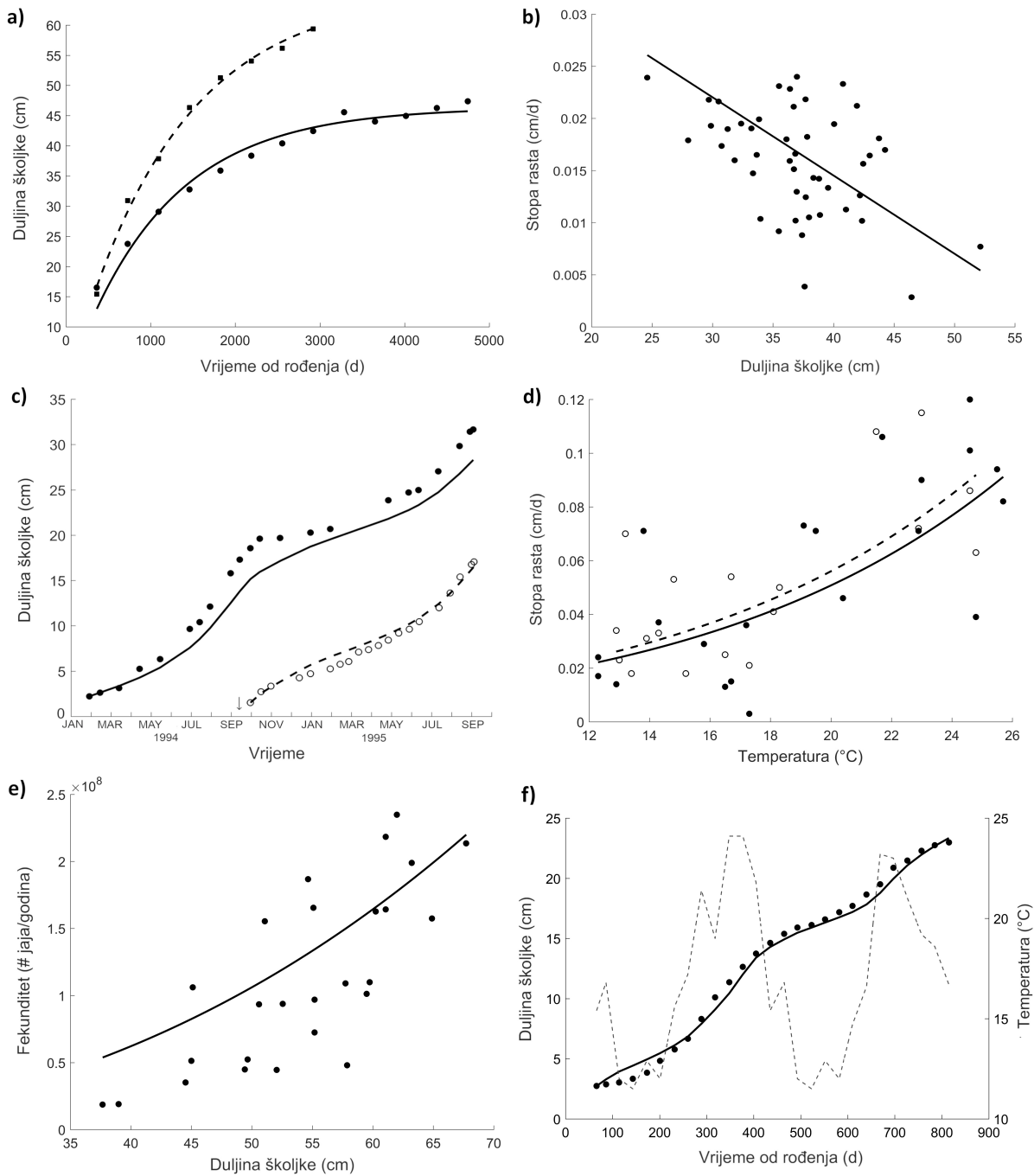
4.5.1 Simulacije i validacija

Tipizirani *abj* model vrlo je dobro simulirao morfološke i fiziološke osobine plemenite periske (Tablica 7). Inicijalna energija jaja, duljina pri rođenju kao i životni vijek simulirani su s relativnom greškom manjom od 0,01. Maksimalna duljina školjke i gonadosomatski indeks (GSI) su blago podcijenjeni, no i dalje s relativnom greškom ispod 0,1. Simulacije modela najviše odstupaju u procjeni dobi i duljine školjke u točkama prelaska iz jedne u drugu životnu fazu, odnosno kada dolazi do metamorfoze i spolne zrelosti. Dob je podcijenjena, a duljina precijenjena u oba slučaja, osobito za metamorfozu. Rast odraslih i juvenilnih jedinki (Slika 10a i c) simuliran je vrlo dobro, s greškom manjom od 0,05 za odrasle i 0,15 za juvenilne. Očekivano, stopa rasta smanjuje se s porastom veličine (Slika 10b), a povećava s temperaturom (Slika 10d). Model također uspijeva reproducirati pozitivnu korelaciju između veličine organizma i fekunditeta (Slika 10e).

Validacija modela nezavisnim podacima rasta pokazuje da model ima velik potencijal u predviđanju karakteristika periske čak i izvan okvira unutar kojeg je model parametriziran (Slika 10f). Uključivanjem podataka o sezonalnoj temperaturi koji prate podatke korištene za validaciju modela, vidljivo je da model poboljšava simulaciju rasta, pri čemu uspijeva uhvatiti promjene brzine rasta tijekom godine - brži rast tijekom tople, te stagnaciju rasta tijekom hladne sezone. Validacija tipiziranog *abj* modela stoga sugerira da set parametara dobiven procesom parametrizacije dobro obuhvaća fiziološke karakteristike plemenite periske, te da se isti može koristiti za daljnje simulacije i predviđanja.

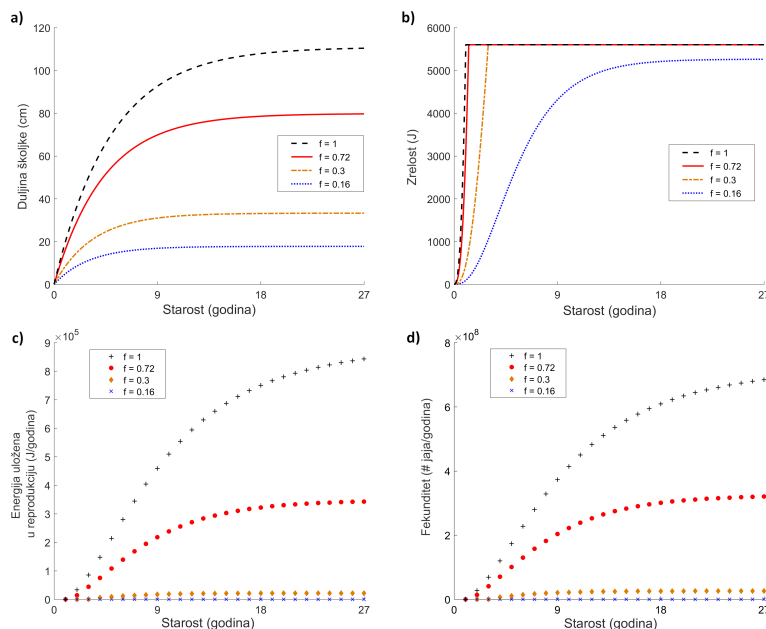
4.5.2 Predviđanja rasta i reprodukcije u uvjetima različite hrane

Kako bi se predvidio utjecaj dostupnosti hrane na energiju uloženu u rast, sazrijevanje i razmnožavanje korišten je parametrizirani tipizirani *abj* DEB model. Provedene su simulacije u trajanju od 27 godina, odnosno uobičajenog maksimalnog životnog vijeka periske, za četiri razine hrane. Količina hrane uvedena je, kako je već ranije definirano, putem funkcionalnog odgovora. Za scenarij obilne hrane funkcionalni odgovor jednak je 1, uobičajena razina hrane za populacije u divljini određena je s $f = 0.72$, a za najniži scenarij hrane odabran je kao najviši f pri kojem periska ne postiže spolnu zrelost. Proizvoljno je odabrana još jedna dodatna razina hrane, $f = 0.3$ kako bi se predvidio utjecaj niže razine hrane, a koja omogućava razmnožavanje. Dodatno, predviđan je i zajednički učinak dostupnosti hrane i veličine školjkaša na količinu energije uložene u razmnožavanje i broj proizvedenih jaja, odnosno fekunditet. Fekunditet je određen tako da je količina energije akumulirana za reprodukciju prvo pomnožena parametrom učinkovitosti reprodukcije, odnosno fiksacije energije u jaja, κ_R , a dobivena vrijednost je zatim podijeljena s pripadajućom početnom energijom jaja E_0 za svaku razinu hrane.

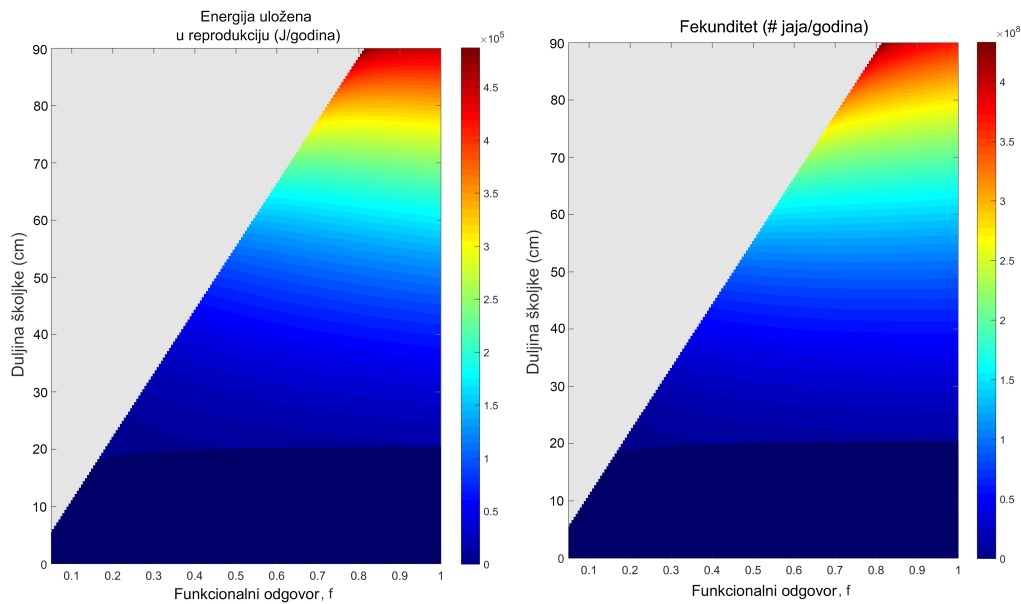


Slika 10. Mjereni podaci (točke) i simulacije modela (linije) plemenite periske dobiveni tipiziranim *abj* DEB modelom. (a) Duljina školjke u odnosu na starost za dvije španjolske populacije, Agumarga (●, –) i Carboneras (■, – –). (b) Stopa rasta u odnosu na vrijeme za populaciju na Mljetu, Hrvatska. (c) Duljina u odnosu na vrijeme i (d) brzina rasta u odnosu na temperaturu za jednogodišnju (○, – –) i dvogodišnju (●, –) jedinku iz Villaricos, Španjolska. (e) Fekunditet u odnosu na duljinu školjke. (f) Validacija modela: duljina školjke u odnosu na starost za populaciju u Malostonskom zaljevu, Hrvatska. Temperatura (isprekidana linija) preuzeta je iz Peharda i sur. (2012). Mjereni podaci preuzeti iz: (a), (c) i (d) Richardson i sur. (1999); (b) Šiletić i Peharda (2003); (e) Trigos i sur. (2018); (f) Kožul i sur. (2012). Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2020).

Na Slici 11 prikazani su ishodi predviđanja. Očekivano, pri obilnoj hrani ($f = 1$) školjkaš postiže najveću maksimalnu duljinu koja iznosi 110 cm, raste i sazrijeva najbrže, te spolnu zrelost postiže nakon nešto više od jedne godine (373 dana), pri veličini školjke od 20,6 cm (Slike 11a i b, crna isprekidana linija). Snižavanjem količine dostupne hrane na uobičajenu razinu u prirodi ($f = 0.72$), maksimalna duljina i fekunditet smanjeni su za 28% i 60%, dok se vrijeme potrebno za postizanje spolne zrelosti povećalo za oko 25% u usporedbi s obilnom hranom (Slike 11a i b, crvena puna u odnosu na crnu isprekidanu liniju; Slika 11d, crvene točke naspram crnih križića). Duljina školjke potrebna za postizanje spolne zrelosti neznatno se promijenila, odnosno smanjila za samo 1%. Za nisku razinu hrane, ali pri kojoj je moguće postizanje spolne zrelosti ($f = 0.3$) periska se uspijeva razmnožavati prvi puta tek nakon otprilike 3 godine, pri duljini školjke od 19,5 cm (Slika 11b, narančasta isprekidana linija). Fekunditet je 96% niži u usporedbi sa scenarijem obilne hrane (Slike 11d, narančasti dijamaniti naspram crnih križića). Za f niži od 0,164, predviđena maksimalna duljina periske je 16,6 cm, ona nikada ne postiže spolnu zrelost, te nema mogućnost razmnožavanja (Slika 11, plava točkasta linija i plavi 'x' markeri). Fekunditet (Slika 12) koji ovisi o količini energije uložene u reproduktivnu granu organizma, pokazuje pozitivnu korelaciju s duljinom školjke kao i funkcionalnim odgovorom. Predviđanja fekunditeta pokazuje da se veći broj jaja, iako s nižom inicijalnom količinom energije, može pronaći u uvjetima manje količine dostupne hrane. Ovaj rezultat, kontraintuitivan u odnosu na karakteristiku većine školjkaša da u uvjetima manje hrane proizvode manju količinu jaja, sugerira potencijalni artefakt modeliranja uslijed preračunavanja energije alocirane za reprodukciju u energiju jaja.



Slika 11. Predviđanja (a) rasta, (b) sazrijevanja, (c) godišnje energije uložene u reprodukciju i (d) godišnjeg fekunditeta plemenite periske za životni vijek od 27 godina na različitim razinama hrane, dobiveno tipiziranim *abj* DEB modelom. Vrijednost f kreće se od najviše f koja nije podržavala reprodukciju ($f = 0, 16$) do *ad libitum* hranjenja ($f = 1$). Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2020).



Slika 12. Predviđanja energije uložene u reprodukciju (lijevo) i fekunditeta (broj jaja godišnje; desno) plemenite periske s obzirom na duljinu školjke i dostupnosti hrane, dobiveno tipiziranim *abj* DEB modelom. Sivo područje predstavlja duljine školjke veće od maksimalno moguće za određenu dostupnost hrane. Tamno područje odgovara nepostojanju reprodukcije. Energija potrebna za proizvodnju muških spolnih stanica nije uključena. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2020).

4.6 Rasprava o rezultatima

Bolja izvedba tipiziranog *abj* modela u usporedbi sa standardnim *std* modelom ukazuje na to da plemenita periska zaista prolazi kroz značajne metaboličke promjene zajedno s promjenom oblika tijekom metamorfoze. Standardni DEB model koji u obzir uzima samo promjenu oblika, rezultira (i) visokom maksimalnom stopom asimilacije i somatskog održavanja, visokom maksimalnom gustoćom rezerve i iznimno brzim razvojem, te (ii) niskom energijskom vodljivosti i malom maksimalnom duljinom. Tipizirani *abj* model, s druge strane, uzima u obzir metaboličko ubrzanje do kojeg dolazi u razdoblju između rođenja i metamorfoze, te daje bolje simulacije mjerenih podataka. Uz to, vrijednosti parametara *abj* modela u skladu su s onima srodnih vrsta (van der Veer i sur., 2006; Saraiva i sur., 2011; Sarà i sur., 2013; Matzelle i sur., 2014; AmP, 2023). Ubrzanje metabolizma dosljedno je i s fiziološkim zahtjevima planktonskog ličinačkog i bentičkog odraslog stadija periske. Naime, spori metabolizam tijekom ličinačkog stadija omogućuje duže vrijeme disperzije (Kooijman, 2014), a koja je dominantan način rasprostranjivanja ove vrste (Garstang, 1951). Nasuprot tome, veća stopa asimilacije nakon prelaska na bentički način života optimizira sposobnost organizama da zadrži dostupnu hranu, što je vrlo važna osobina sjedilačkih filtratora kao što su školjkaši. Metaboličko ubrzanje istovremeno povećava asimilaciju i mobilizaciju energije, pri čemu maksimalna gustoća energije i stopa somatskog održavanja ostaju nepromijenjene (Kooijman, 2014). Povećana maksimalna brzina asimilacije u kombinaciji s relativno niskim somatskim održavanjem tako podržava ubrzani rast karakterističan za perisku.

Naizgled podcijenjena dob postizanja spolne zrelosti, 15 mjeseci, u usporedbi s tipičnih 18 mjeseci u prirodi (Richardson i sur., 1999), omogućava uvid u ontogenezu periske. Naime, dob sazrijevanja u prirodi često se određuje na temelju promatranja ishoda procesa razmnožavanja kao što su proizvodnja gameta ili mrijest. U kontekstu DEB modela, međutim, spolno sazrijevanje označava *početak* ulaganja energije u proces razmnožavanja. Početak diferencijacije gonada – premda je i to već precijenjeno – mnogo je bliže stvarnom vremenu spolnog sazrijevanja u odnosu na vidljive događaje (npr. mrijest). Procjena vremena spolnog sazrijevanja dobivenog DEB modelom doista se podudara s opaženim vremenom diferencijacije gonada kod plemenite periske: Deudero i sur. (2017) izvještavaju kako diferencijacija gonada počinje u prosincu, odnosno 15 mjeseci nakon mrijesta koji se odvija tijekom kasnog ljeta (Butler i sur., 1993) – baš kako je predviđeno i tipiziranim *abj* DEB modelom.

Kada je ograničena hranom, periska ima manje raspoložive energije za rast, sazrijevanje i razmnožavanje. Kao protandrični hermafrodit, ona prvo razvija muške, a tek kasnije ženske spolne žlijezde (Deudero i sur., 2017). Pod pretpostavkama da razvoj muških spolnih žlijezda počinje kada periska doseže veličinu od 16,5 cm, a razvoj ženskih spolnih žlijezda nakon 23 cm (Deudero i sur., 2017), može se primijetiti kako će periska, do trenutka prvog mrijesta, proizvoditi obje vrste spolnih stanica samo u slučaju kada je količina dostupne hrane visoka. Ukoliko je dostupnost hrane niska, iako školjkaš može proizvesti muške spolne stanice, potrebna je dodatna godina kako bi dosegao veličinu potrebnu za proizvodnju ženskih gameta, odnosno jaja.

Za niži f , odnosno nisku dostupnost hrane, model je predvidio manju ukupnu energiju uloženu u razmnožavanje, nižu početnu energiju *rezerve* ličinaka, no veći broj potomaka po jedinci iste duljine (Slike 11c i 12). Ovaj prividno kontradiktorni rezultat većeg fekunditeta na nižoj dostupnosti hrane proizlazi iz ravnoteže između duljine školjke i broja potomaka u odnosu na majčinski učinak uslijed određenih okolišnih uvjeta (Smith i Fretwell, 1974; Marshall i Uller, 2007; Segers i Taborsky, 2011). Opći koncept majčinskog učinka u sklopu DEB teorije jest taj da će ženke izložene manjoj količini hrane proizvesti manja jaja koja sadržavaju manje energije po jajetu (Kooijman, 2010). Iz toga proizlazi da, unatoč nižoj ukupnoj energiji akumuliranoj za razmnožavanje, broj jaja - a s time i fekunditet - može biti veći. Ipak, kod većine školjkaša, manja dostupnost hrane uglavnom rezultira manjom veličinom i količinom proizvedenih jaja (Bayne i sur. 1978, međutim McEdward i Miner 2003). Ovo dovodi do mogućnosti kako bi u ovom slučaju veći fekunditet utvrđen pri nižoj dostupnosti hrane mogao biti artefakt matematičkog modeliranja. Predviđanja modela slažu se sa stvarnim opažanjima da niža količina hrane dovodi do manjih početnih rezervi ličinaka. Nedostatak hrane bi stoga mogao utjecati na rane faze razvoja školjkaša, smanjujući mogućnost preživljavanja (Bayne, 1976; Helm i sur., 2004), ukupno novačenje i, u konačnici, održivost populacija.

Rezultati podržavaju ideju da količina dostupne hrane u okolišu, odnosno funkcionalni odgovor f , može biti procijenjen kao omjer lokalno specifične maksimalne duljine školjke prema općenito maksimalnoj duljini za tu vrstu. Početne procjene funkcionalnog odgovora

podudaraju se s prilagođenim vrijednostima za tri od četiri lokacije (Tablica 8). Za jednu lokaciju, inicijalno procijenjena vrijednost bila je znatno niža od prilagođene. Međutim, ta je lokacija obilježena intenzivnim antropogenim utjecajem, kao što su opetovano kočarenje i nesankcionirano sakupljanje jedinki periske (Richardson i sur., 1999), implicirajući da su najvjerojatnije ljudske aktivnosti, a ne količina hrane, ograničile veličinu koju je školjkaš na toj lokaciji mogao doseći. Iz toga se može zaključiti da je metoda procjene količine dostupne hrane, odnosno pripadajućeg funkcionalnog odgovora, na temelju promatrane duljine školjke, doista pouzdana. Ipak, potrebno je prihvatiti ograničenje da se ona može primijeniti samo na lokacijama gdje je hrana glavni ograničavajući čimbenik, te da nije prikladna za procjenu funkcionalnog odgovora u područjima gdje prevladavaju direktni antropogeni pritisci.

Kvaliteta, a ne samo količina hrane također bi mogla utjecati na ontogenezu plemenite periske. Zbog jednostavnosti, u modelu se pretpostavlja da sve jedinke asimiliraju hranu iste kvalitete. To, međutim, obično nije slučaj. Manji primjerci plemenite periske unose detritus većeg organskog sadržaja, dok veći uglavnom filtriraju fito- i zooplankton (Davenport i sur., 2011). Stoga bi se prilikom integracije DEB modela periske u kompleksnije ekološke modele u obzir trebalo uzeti i diferencijalno hranjenje ovisno o veličini jedinke. Kvalitetu hrane, ukoliko je to potrebno, u DEB model je moguće uključiti uvođenjem dodatnog koeficijenta koji modificira učinkovitost asimilacije.

Osim temperature, čiji je utjecaj uključen i u najjednostavnijim formama DEB modela, predstavljeni model plemenite periske moguće je proširiti i utjecajem nekih drugih okolišnih čimbenika, ukoliko se za to pokaže potreba. S obzirom na veličinu do koje može narasti, normalno funkcioniranje plemenite periske zahtijeva veliku količinu dostupnog kisika, te je stoga vrsta iznimno osjetljiva na hipoksiju. Ovo je posebno izraženo u zatvorenim plitkim lagunama gdje visoke temperature doprinose smanjenoj dostupnosti kisika, što može dovesti do kolapsa gustih i naizgled zdravih populacija (Trigos i sur., 2015). Uključivanje koncentracije otopljenog kisika u model može stoga poboljšati njegove performanse i dati realnija predviđanja, osobito za prethodno opisana područja. S obzirom da je utjecaj kisika najizraženiji na proces unosa energije, u DEB model ga je najlakše uvesti putem korekcijskog faktora na stopu unosa energije kao što je napravljeno za srodnu vrstu *Crassostrea gigas* (Thomas i sur., 2019). Uz kisik, potencijalno važan okolišni čimbenik jest pH, koji je uz temperaturu, pod jakim utjecajem klimatskih promjena. Utjecaj pH na metabolizam organizma u kontekstu DEB modela istražen je do određene mjere (Muller i Nisbet, 2014), te je do sad primijenjen na neke vrste školjkaša. Učinak ovog okolišnog čimbenika uključen je kroz prilagodbu relevantnih parametara kako bi se postigla što bolja simulacija podataka izmjerenih u okolišu osjetnih promjena pH (Klok i sur., 2014). Utjecaj niskog pH na fiziologiju i metabolizam plemenite periske još nije dovoljno istražen, te nedostaju podaci pomoću kojih bi bilo moguće odrediti na koje točno procese pH ima najviše utjecaja. Međutim, za tako veliki kalcificirajući organizam, negativni učinci sve nižeg pH sigurno postoje, ograničavajući optimalno funkcioniranje. U budućnosti će stoga biti potrebno dublje istražiti taj utjecaj, te ga u konačnici uključiti u DEB model.

5 **MARIKULTURA**

Zadovoljavanje sve većih potreba za hranom stalno rastuće ljudske populacije, suzbijanje gladi i sigurna prehrana za sve, zahtijeva hitnu transformaciju poljoprivredno-prehrambenih sustava (FAO, 2022c). Morska hrana prepoznata je kao važan izvor proteina, esencijalnih omega-3 masnih kiselina i mikronutrienata neophodnih za zdravu ljudsku prehranu, no stagnacijom njene dostupnosti iz prirodnih populacija, uzgoj morskih organizama postao je ključno rješenje kao njihov održivi izvor (Beveridge i sur., 2013; Katavić, 2017). U 2020. godini oko 56% (68 milijuna tona) uzgojenih vodenih organizama potjecalo je upravo iz (obalne) marikulture (FAO, 2022c). Osim što predstavlja izvor hrane, marikultura je izuzetno važan gospodarski sektor koji podržava ekonomski i socijalni status velikog dijela stanovništva: oko 20,7 milijuna ljudi zaposlenih u sektoru u 2020., što je oko 2,6 puta više u odnosu na 1995. godinu (FAO, 2022c).

Cilj održive marikulture je postizanje optimalnog i kvalitetnog prinosa sa što manjim financijskim ulaganjima, odnosno osigurati profitabilnost sektora, uz istovremeno smanjenje negativnih utjecaja koje uzgoj ima na okoliš. Uzimajući prethodno u obzir, kroz niz globalnih, europskih i hrvatskih propisa teži se ojačanju postojeće prakse uzgoja, uz osiguranje visoke kvalitete proizvoda koja se plasira na tržište (Europska komisija, 2021; FAO, 2022c; MPOLJ-RH, 2022b). Intenzivna marikultura u Hrvatskoj, ali i svijetu, uglavnom se temelji na kaveznom uzgoju, gdje ribe imaju ograničen prostor kretanja i nisu u mogućnosti migrirati (Bavčević, 2014). Iako ovakav pristup smanjuje troškove, u takvim postrojenjima nema mogućnosti potpune kontrole uzgojnih uvjeta, te je riba izložena prirodnim okolišnim uvjetima kao i fluktuacijama istih. Na taj način povećani su i rizici vezani uz promjene u okolišu, uključujući nesigurnost proizvodnje u uvjetima klimatskih promjena - utjecaj na infrastrukturu (npr. oštećenja kaveza uslijed ekstremnih oluja) i na sam uzgojni proces (nepovoljni uvjeti za rast).

Optimizacija marikulturnih aktivnosti, osobito u kontekstu njihove prilagodbe potencijalnim problemima, ovisi o uspostavi vjerodostojnog sustava upravljanja i donošenja odluka za uspostavu adekvatnih adaptacijskih mjera. Kako bi se postigao najbolji mogući omjer uloženog i dobivenog, sustav upravljanja mora biti utemeljen na pouzdanim projekcijama proizvodnje, rasta i kvalitete ribe, a u ovisnosti o okolišnim čimbenicima, kao i socio-ekonomskim i ekološkim aspektima industrije (Young i sur., 2006; Dumas i sur., 2010). U tu svrhu, matematičko modeliranje predstavlja vrlo učinkovit pristup, a matematički modeli neizostavan alat za stvaranje vrijednih informacija, kao što su procjene rasta, kompozicije biomase, zahtjevi hranjenja, optimalna gustoća riba u kavezu, kvantifikacija utjecaja na okoliš i simulacija potencijalne ekonomske dobiti (Libralato i Solidoro, 2008; Nobre i sur., 2009; Dumas i sur., 2010; Seginer, 2016; Besson i sur., 2017). U tom kontekstu, DEB teorija, kao jedna od trenutno vodećih bioenergijskih teorija za razvoj predikcijskih modela na razini jedinice, prepoznata je kao iznimno pogodna (Kooijman, 2020; Lavaud i sur., 2021; Stavrakidis-Zachou i sur., 2021).

S obzirom na mogućnosti i ograničenja DEB modela čiji se potencijal istražuje u sklopu ovog doktorata, svrha ovog dijela istraživanja je dvojak. Prvo, želi se istražiti utjecaj uključ-

vanja temperaturnih fluktuacija - kao indikatora klimatskih promjena - na simulacije rasta ribe. Drugo, osim klasičnog DEB pristupa, želi se istražiti i modificirani DEB model, takozvani *transportni* DEB, s ciljem što boljeg predviđanja (kompenzacijskog) rasta u uvjetima varijabilnog hranjenja, odnosno ciljanog gladovanja kao metode optimizacije uzgoja. Odabrani modelni organizam je komarča, jedan od najznačajnijih predstavnika komercijalno kavezno uzgojne vrste riba. Poglavlje započinje pregledom značajki modelnog organizma, a nastavlja se prikazom dva parametrizirana klasična DEB modela komarče - preliminarnog modela i modela prilagođenog novosakupljenim podacima - te usporedbom dobivenih simulacija. Nakon toga predstavljen je modificirani model - *transportni* DEB - kroz detaljan opis parametara i procesa parametrizacije, te prikazom pripadajućih simulacija rasta komarče u uvjetima ciljanog izgladnjivanja.

5.1 Modelni organizam: Komarča

Komarča (orada, lovata, podlanica), *Sparus aurata* Linnaeus, 1758 jedna je od najznačajnijih uzgojnih vrsta ribe u Mediteranu. Od 1980-ih uzgaja se primarno u intenzivnoj kaveznoj marikulturi, koja je gotovo u potpunosti zamijenila tradicionalan način uzgoja vezan uz obalne morske bazene i lagune kao prirodne sustave zamki za ribe (tal. *vallicoltura*; Ravagnan 1992; FAO 2023b). Zbog iznimno visoke prilagodljivost ove vrste uvjetima intenzivnog uzgoja, cjelokupni uzgojni ciklus komarče danas je u potpunosti moguće provesti u umjetnim postrojenjima. Mrijest, te uzgoj ličinki i juvenilnih jedinki do veličine od oko 6 cm i težine 3-4 grama odvija se pod strogo kontroliranim uvjetima, s obzirom da se radi o najosjetljivijim fazama života (Cardia i Lovatelli, 2015; FAO, 2023b). Nakon toga, dohrana i rast do konzumne veličine odvija se u otvorenim kavezima (Bavčević, 2014; FAO, 2023b). Ovakva trenutna praksa kaveznog uzgoja komarče direktno je ovisna o uvjetima u okolišu, s obzirom da su postrojenja zbog ekonomske i organizacijske prihvatljivosti uspostavljena u obalnim područjima te izložena direktnom utjecaju atmosfere i uvjeta u moru. Stoga odabir povoljne lokacije igra veliku ulogu pri uspostavi kaveza. Značajan napor u marikulturi komarče je i uspostava adekvatnog režima hranjenja, kako bi se smanjili gubici i utjecaj na okoliš, uz odabir sastava hrane za dobivanje kvalitetnog ribljeg mesa, odnosno postizanje povoljnog omjera proteina i zdravih masti u konačnom proizvodu. Korak dalje je i predviđanje posljedica režima hranjenja u uvjetima promijenjenog okoliša. Osim uzgoja, izlov divlje komarče također je prisutan, no u manjoj mjeri, sa stabilnim godišnjim ulovom koji je u 2020. iznosio 8 646 tona (FAO, 2023a). Iako to predstavlja samo oko 3% ukupne proizvodnje (290 720 tona u 2020.), izlov ostaje važna praksa u malim lokalnim ribarskim zajednicama, gdje osigurava socijalnu, ekonomsku i prehrambenu dobrobit (Jentoft i sur., 2017; Smith i Basurto, 2019).

5.1.1 Biologija i ekologija komarče

Komarča pripada skupini morskih riba koštunjača iz porodice ljuskavki (Sparidae). Izgledom je dugoljastog ovalnog oblika, bočno spljoštenog tijela s jakom glavom i snažnom vilicom. Latinski naziv proizlazi iz prepoznatljivog zlatnožutog mosta između očiju, a dodatne oznake raspoznavanja su crni rub repne peraje, tamna pruga ledne peraje, te tamna mrlja na škržnom poklopcu. Najčešći raspon veličina je između 20 i 50 cm, obično 35 cm, težine do 10 kg, s maksimalnom zabilježenom duljinom od 70 cm i težinom 17,2 kg, te životnim vijekom od oko 11 godina (Moretti i sur., 1999; Froese i Pauly, 2022b). Komarča je rasprostranjena u cijelom Sredozemnom i Crnom moru, te uz obale istočnog Atlantika od Britanskih otoka na sjeveru do Senegala i Zelenortskih Otoka na jugu (Bauchot i Hureau, 1990; Colloca i Cerasi, 2015; GBIF Secretariat, 2021a; Froese i Pauly, 2022b). U Hrvatskoj ju nalazimo duž cijelog Jadrana, uključujući luke i ušća rijeka.

Komarča je obalna vrsta koja obitava u staništima livada morskih cvjetnica, pješćanim i kamenitim dnima, u pravilu do dubine od 50 m (Colloca i Cerasi, 2015). Iznimno, odrasle jedinke mogu se pronaći i do dubine od 150 m, dok juvenilne rijetko prelaze 30 m. Bentopelagičke su, sedentarnog ponašanja i noćne ili diurnalne aktivnosti. Najčešće su solitarne ili se pojavljuju u manjim skupinama gdje postoji linearna hijerarhija (Volfstorf, 2022). Pretežito su mjesojedne te se hrane mekušcima, rakovima, bodljikašima i drugim ribama, no oportunistički karakter im omogućava da u slučaju potrebe konzumiraju i biljnu hranu (Bauchot i Hureau, 1990; Carpenter i De Angelis, 2016).

Vrsta pripada protandričnim hermafroditima, odnosno nakon postizanja spolne zrelosti, jedinka se prvo razmnožava kao mužjak, a pri određenoj veličini prelazi u ženku (Moretti i sur., 1999). Razmnožava se vanjskom oplodnjom, a sekvencirani mrijest se odvija kroz oko 3 mjeseca u otvorenom moru u razdoblju od listopada do prosinca. Životni ciklus započinje kao planktonska ličinka koja se tijekom 50 do 60 dana na optimalnoj temperaturi od 18°C razvija u juvenilnu jedinku. Juvenilne jedinke tijekom proljeća i ljeta migriraju do hranilišta u plitkim dijelovima obalnih laguna i estuarija, gdje ostaju do sazrijevanja u odrasle jedinke (Suau i Lopez, 1976; Verdiell-Cubedo i sur., 2013; Crosetti i sur., 2014). Sazrijevaju u mužjake do druge godine života, te prelaze u ženke krajem druge i tijekom treće godine, kada narastu na veličinu veću od oko 30 cm (Colloca i Cerasi, 2015).

U ekološkom kontekstu komarča predstavlja predatorsku vrstu koja se u staništima na kojima boravi nalazi na vrhu prehrambenog lanca. Svojom predacijom ima vršni učinak (eng. *top-down control*), te na taj način kontrolira brojnost plijena i stabilnost cjelokupne životne zajednice (Madeira i sur., 2016). Komarča izuzetno dobro koristi inače teško dostupne izvore hrane, poput beskralježnjaka čvrstih oklopa, te stoga ima posebno važnu ulogu u bentičkim zajednicama tvrdog supstrata (Pavlidis i Mylonas, 2011).

5.2 Klasični DEB model

5.2.1 Preliminarni DEB model

Kao preliminarni model komarče preuzet je već postojeći unos iz Add-my-Pet baze (Lika i Kooijman, 2016). S obzirom da se radi o vrsti koja, kao i većina riba, prolazi kroz proces metamorfoze, odnosno prelazi iz planktonskog ličinačkog stadija u oblik odrasle jedinke, korišten je tipizirani *abj* DEB model koji ima mogućnost modeliranja ovih fizičkih i metaboličkih prijelaza (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.6). Pripadajući set parametara dobiven je na temelju postojećih podataka uključenih u unos iz baze: točkastih podataka o životnim karakteristikama komarče (starost, duljina i težina u prijelazima životnih faza, gonadosomatski indeks) i jednoj vremenskoj seriji podataka o rastu ličinki (Lika i Kooijman, 2016).

5.2.2 Prilagodba parametara novim podacima

S obzirom da preliminarni model koristi set parametara dobiven korištenjem samo jednog vremenskog niza podataka o rastu komarče, i to podataka o rastu ličinki, dobivene simulacije rasta juvenilnih i odraslih jedinki nisu se pokazale zadovoljavajuće. Kako bi dobili realističnije simulacije za cijeli životni ciklus komarče, provedena je ponovna parametrizacija modela asimilacijom novih serija podataka sakupljenih u uzgojnim postrojenjima u sklopu AqADAPT projekta. Novi setovi podataka sastoje se od biometrijskih mjerenja - duljine i težine ribe - tijekom uzgojnog razdoblja od jedne i pol godine - od nasada 28. siječnja 2019. do izlova 30. srpnja 2020. Biometrije su sakupljane jednom mjesečno za prosječno 100 jedinki po uzgojnom kavezu, iz ukupno pet kaveza, zaključno s 18. lipnja 2020. (izuzev 1. i 2. mjeseca 2020. kada podaci nisu skupljeni) - ukupno 16 vremenskih točaka. Za svako uzorkovanje za svaki od kaveza izračunate su srednje vrijednosti duljine i težine. U parametrizaciju su zatim uključene serije podataka težine s obzirom na duljinu, te vremenske serije prosječne duljine i težine. Biometrijski podaci praćeni su podacima o temperaturi mjerenih na lokacijama uzorkovanja. U parametrizaciji su uz novoasimilirane podatke zadržani i postojeći točkasti podaci iz preliminarnog modela. Parametrizacija je slijedila standardni postupak procjene parametara pomoću DEBtool alata u MATLAB okruženju (DEBtool, 2022), prilagodbom skripti za učitavanje i simuliranje novih podataka (potpoglavlje 3.7; Lika i sur. 2011; Marques i sur. 2018).

5.2.3 Simulacije

Simulacije točkastih podataka i novo asimiliranih serija podataka provedene su korištenjem i preliminarnog i novoparametriziranog *abj* DEB modela. Jednadžbe korištene u oba modela su klasične DEB jednadžbe opisane u Poglavlju 3 (Tablica 4). Vrijednosti parametara za svaki od modela navedene su u Tablici 9. Simulacije i odstupanja od stvarno mjerenih podataka prikazani su u Tablici 10 (točkasti podaci) i na Slici 13 (serije podataka). Detaljna analiza dobivenih rezultata nalazi se u raspravi o rezultatima (potpoglavlje 5.4) na kraju ovog poglavlja.

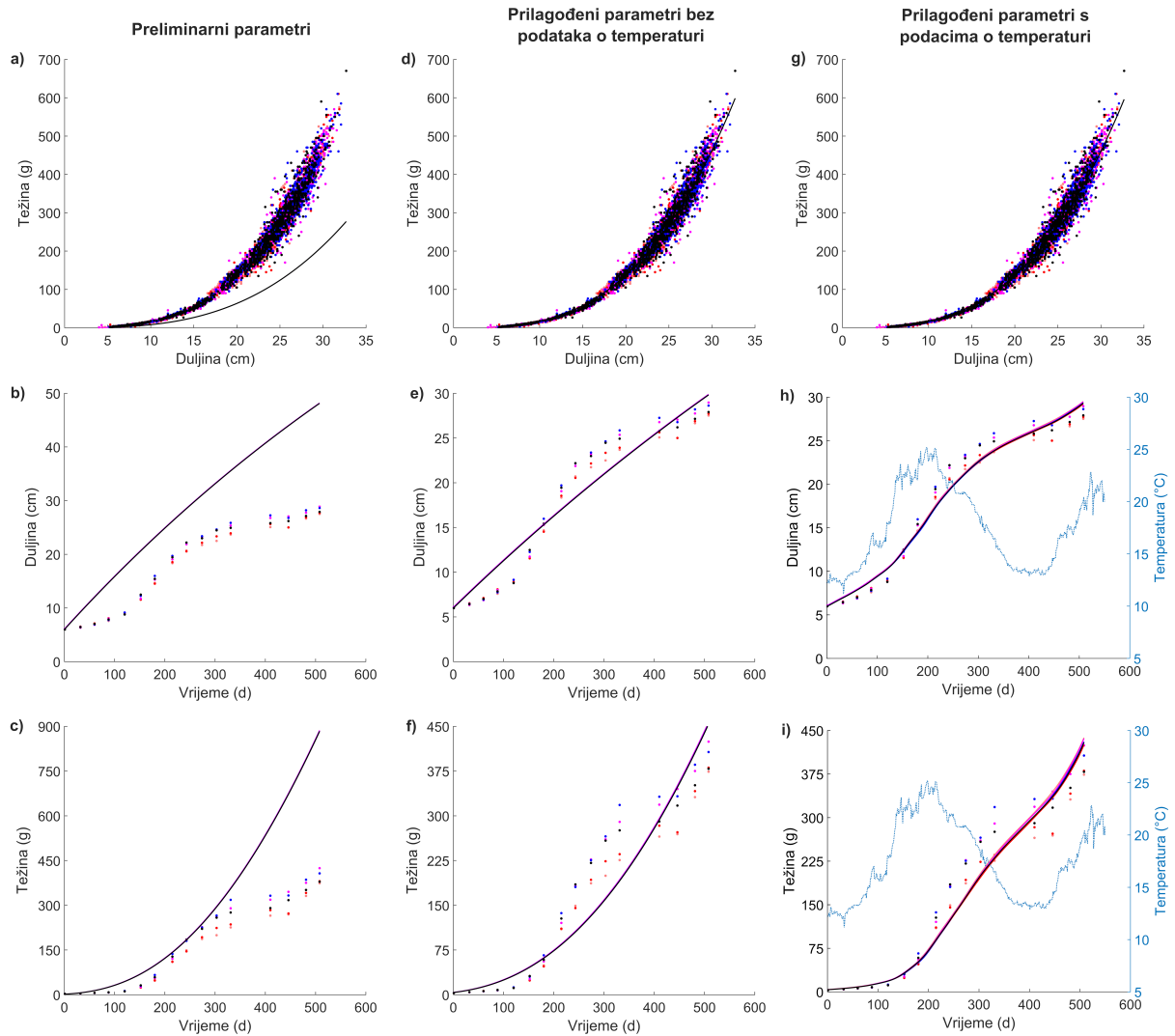
Tablica 9. Preliminarne vrijednosti parametara klasičnog DEB modela komarče i njihove vrijednosti nakon prilagodbe novo asimiliranim podacima. Vrijednosti označene podebljanim slovima su fiksirane.

Parametar		Preliminarno	Prilagođeno	Jedinica
Maksimalna stopa pronalaska hrane	$\{\dot{F}_m\}$	6,5	6,5	1/d cm^2
Maksimalna stopa asimilacije	$\{\dot{P}_{Am}\}$	19,926	17,180	1/d cm^2
Učinkovitost asimilacije	κ_X	0,80	0,80	–
Udio alokacije u somatsku granu	κ	0,944	0,935	–
Učinkovitost reprodukcije	κ_R	0,95	0,95	–
Vodljivost energije	\dot{v}	0,0468	0,0534	cm/d
Volumno-specifičan trošak održavanja	$[\dot{P}_M]$	14,9712	12,4891	1/d cm^3
Volumno-specifičan trošak strukture	$[E_G]$	5235	5312	1/cm^3
Koeficijent stope održavanja zrelosti	\dot{k}_J	0,002	0,002	/d
Prag sazrijevanja za rođenje	E_H^b	0,0437	0,0711	J
Prag sazrijevanja za metamorfozu	E_H^j	375,3	429,6	J
Prag sazrijevanja za pubertet	E_H^p	178400	210600	J

Tablica 10. Mjerene vrijednosti karakteristika komarče korištene kao točkasti podaci u parametrizaciji klasičnog DEB modela i simulacije dobivene korištenjem preliminarnog i novoprocijenjenog seta parametara. RE predstavlja relativnu pogrešku predviđenih u odnosu na mjerene vrijednosti. Statistike prikladnosti modela (redom preliminarni; novoparametrizirani): MRE = 0,209; 0,170; SMSE = 0,073; 0,050. Reference za mjerene podatke navedene su u fusnoti tablice.

Podatak	Jedinica	PRELIMINARNI			NOVOPARAMETRIZIRAN		
		Mjereno	Simulirano	RE	Simulirano	RE	Ref
Starost pri izlijeganju	d	3	3,423	0,14	3,47	0,16	†
Starost pri rođenju	d	9	8,099	0,10	7,604	0,16	†
Starost pri metamorfozi	d	100	142,4	0,42	208,1	1,08	†
Starost pri pubertetu	d	1095	509	0,54	776	0,29	‡
Životni vijek	d	4015	4015	< 0,01	3945	0,02	‡
Duljina pri izlijeganju	cm	0,226	0,1913	0,15	0,1716	0,24	†
Duljina pri rođenju	cm	0,363	0,2908	0,20	0,2291	0,37	†
Duljina pri pubertetu	cm	36,5	41,5	0,14	32,44	0,11	‡, §
Maksimalna duljina	cm	70	122,2	0,75	92,93	0,33	‡
Težina pri rođenju	g	1,6e-4	1,95e-4	0,22	2,05e-4	0,28	†
Težina pri metamorfozi	g	1,5	1,275	0,15	1,232	0,18	†
Težina pri pubertetu	g	500	566,6	0,13	581,5	0,16	‡
Maksimalna težina	g	17200	14480	0,16	13670	0,21	‡
Gonadosomatski indeks	-	0,05	0,05	< 0,01	0,04912	0,02	†

† Lika i sur. (2014); ‡ Froese i Pauly (2022b); § Kraljević i Dulčić (1997)



Slika 13. Simulacije (linije) i mjereni podaci (točke): Duljina u ovisnosti o težini (prvi red - a, d, g), rast u duljinu (drugi red - b, e, h) i rast u težinu (treći red – c, f, i). Simulacije dobivene korištenjem preliminarnih parametara (lijevi stupac) pokazivale su znatno odstupanje od stvarnih podataka, pa je provedena ponovna procjena parametara i zatim dobivene nove simulacije reparametriziranim modelom (paneli d-i). Uključivanje podataka o temperaturi (treći stupac, točkasta plava linija) doprinosi poboljšanju simulacija: simulacije u panelima e) i f) lošije prate mjerene podatke od simulacija u panelima h) i i).

5.3 Model s prilagođenom strukturom

U slučaju duljih perioda gladovanja zabilježeno je da ribe mogu kompenzirati rast nakon ponovne uspostave hranjenja (Ali i sur., 2003; Bavčević i sur., 2010). Međutim, ovisno o uvjetima izgladnjivanja, ponovno hranjenje dovodi do potpunog, djelomičnog ili neučinkovitog oporavka organizma (Ali i sur., 2003). Kako u većini slučajeva oštećenja nisu nepovratna, povratak fizioloških funkcija ribe na stanje prije gladovanja je uobičajeno. Pri tome, naknadno povećanje težine poznato kao 'kompenzacijski rast' obično je povezan s povećanom stopom rasta koja može premašiti i izvorne vrijednosti brzine rasta prije gladovanja (Bavčević i sur., 2010; Pérez-Jiménez i sur., 2011).

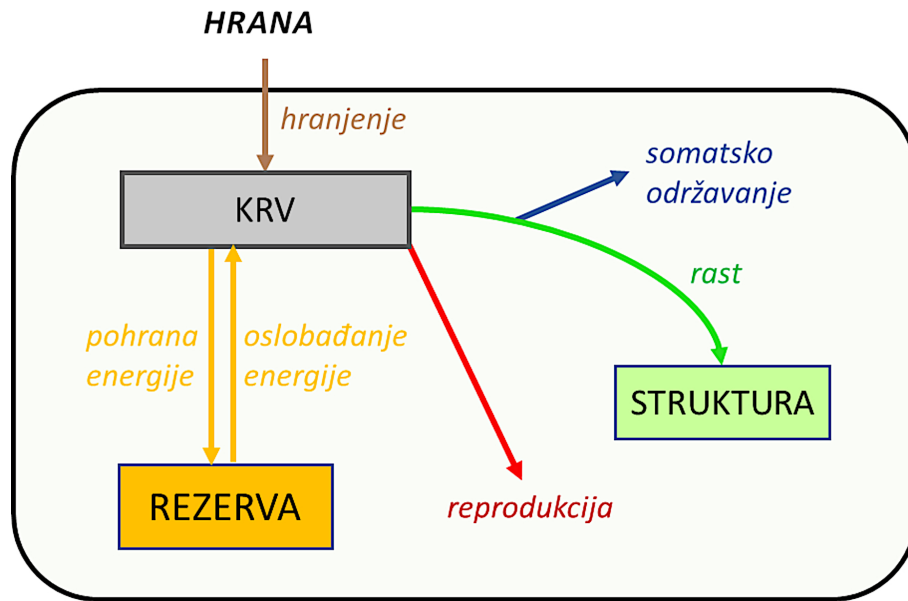
Klasični DEB pristup temelji se na konceptu *rezerve* kao glavnog posrednika energije prema svim ostalim procesima. Količina energije u *rezervi* ovisi o razlici između asimilacije i mobilizacije, a 'kappa pravilom' određena je daljnja raspodjela energije u somatsku i reproduktivnu granu, odnosno u rast i razmnožavanje (Kooijman, 2010). Jedna od glavnih uloga *rezerve* je ublažavanje utjecaja promjene dostupnosti hrane u okolišu, no ukoliko je stopa ovih promjena brža od izmjene energije u *rezervi*, model razvijen na ovakvoj premisi više ne može dovoljno dobro opisati opaženi rast (FIMDEB, 2010).

Ovaj nedostatak klasičnog DEB pristupa moguće je poboljšati uvođenjem novog odjeljka, odnosno nove varijable stanja, koja omogućuje bržu izmjenu energije. Odjeljak *krvi* jedan je od načina da se sva asimilirana energija relativno brzo transportira u sve dijelove organizma, te se da se bez zadržke koristi za niz različitih procesa, od održavanja, rasta, razmnožavanja i stvaranja energijskih zaliha (Klanjšček i sur., 2007). Ovakav koncept stavlja rast i pohranu energije u direktnu kompeticiju za energijom dostupnoj u *krvi*. Na taj je način omogućeno da se, u slučaju kada u okolišu ima dovoljne hrane, rast nastavi jednakom brzinom čak i kada su energijske zalihe organizma istrošene.

5.3.1 Opis modela

Protok energije u organizmu odvija se od asimilacije energije iz okoliša, pa preko transporta, do njene konačne raspodjele u životne procese održavanja, rasta, razmnožavanja. Organizam je podijeljen na 3 osnovna odjeljka: *krv* (B) koja je odgovorna za transport sve energije kroz organizam, *struktura* (V) koja predstavlja funkcionalna tkiva koja se ne mogu iskoristiti kao energijske rezerve, te *energijska rezerva* (L) koja predstavlja zalihe iskoristive energije (Slika 14). Osim za izgradnju novih tkiva (povećanje *strukture*) i nakupljanje energijskih rezervi, energija se troši i za održavanje postojeće *strukture*, te se ulaže u stvaranje reproduktivnih stanica, odnosno potomaka.

Modifikacija strukture modela i uvođenje novog odjeljka *krvi* uključivala je uspostavu matematičkih izraza koji opisuju izmjenu energije između *krvi* i ostalih odjeljaka, a na temelju Klanjšček i sur. (2006). Ovi izrazi ovise o pretpostavkama oblika same vaskularne mreže preko koje se ta izmjena odvija. U ovom je slučaju pretpostavljen standardni izomorfni vaskularni sustav u kojem se površina vaskularne mreže povećava proporcionalno strukturnoj površini ribe.



Slika 14. Shematski prikaz DEB modela s prilagođenom strukturom - transportni DEB. Transportni DEB model uključuje odjeljak *krvi* koji omogućava prijenos i brzu izmjenu energije, pri čemu su procesi rasta i pohrane energije direktno kompetitivni.

5.3.2 Parametri

Organizmi su u transportnom DEB modelu određeni s osam osnovnih parametara (Tablica 11, bijela pozadina). Uz njih, nekoliko pomoćnih parametara (Tablica 11, siva pozadina) omogućava povezivanje mjerljivih obilježja organizma (duljine, težine) s nemjerljivim veličinama modela (strukturnom površinom i volumenom) i prelazak iz jednog mjernog sustava u drugi, odnosno konverziju između mase, volumena i energije. Parametri su uključeni u matematičke izraze metaboličkih procesa opisanih u sljedećoj sekciji.

Inicijalne vrijednosti parametara

Inicijalne vrijednosti parametara za transportni DEB model određene su na temelju literaturnih podataka i informacija o fiziološkim procesima koji odgovaraju svakom pojedinom parametru, uz određene pretpostavke. Ove su vrijednosti zatim poslužile kao ishodišne za automatiziran postupak dodatne prilagodbe parametara opisan u sekciji 5.3.5.

δ_M – Odnos strukturne i fizičke duljine moguće je odrediti iz eksperimenata izgladnjivanja riba, uz pretpostavku da su kod izgladnjelih riba energetske rezerve potpuno iskorištene, te da težina ribe odgovara težini preostalog tkiva, odnosno njezin volumen (V_v) ekvivalent je strukturnom volumenu (V). Iz podataka o težini (W) i duljini (L_w) izgladnjele ribe, te uzimajući gustoću tkiva $\rho = 1 \text{ g/cm}^3$ moguće je iz jednakosti $W/\rho = V_v = V = L^3 = \delta_M L_w^3$ odrediti $\delta_M = \sqrt[3]{W}/L_w$. Za određivanje δ_M korišteni su podaci iz Ceballos-Francisco i sur. (2020), pri čemu je dobivena vrijednost 0,217, što pada u raspon prethodno prijavljenih vrijednosti δ_M iz drugih izvora (0,1917 u AmP bazi, Lika i Kooijman, 2016; 0,229 u Bavčević i sur., 2020).

Tablica 11. Osnovni i pomoćni parametri transportnog DEB modela. Sivom pozadinom istaknuti su pomoćni parametri.

Parametar	Simbol	Jedinica	Opis
Maksimalna stopa asimilacije	I_{max}	J/d cm^2	Određuje maksimalnu duljinu organizma i potencijal asimilacije energije po površini
Trošak održavanja volumena	m	J/d cm^3	Određuje koliko energije je potrebno u jedinici vremena za održavanje jedinice volumena <i>strukture</i> ; većinom vezano uz obnavljanje strukture
Trošak rasta volumena	g	Jcm^3	Količina energije potrebna za sintezu jedinice <i>strukture</i>
Stopa korištenja energije za rast	β_G	$/d$	Određuje iskorištavanje energije iz <i>krvi</i> za potrebe rasta <i>strukture</i>
Vodljivost energije	β_L	$/d$	Određuje mobilizaciju energije između <i>krvi</i> i <i>rezerve</i>
Konstanta ravnotežnog omjera	k_L	-	Konstanta ravnotežnog omjera između <i>krvi</i> i <i>rezervi</i>
Učinkovitost reprodukcije	k_R	-	Učinkovitost fiksiranja energije u reprodukcijском materijalu
Konstanta poluzasićenja	K	J/l	Određuje funkcionalni odgovor organizma s obzirom na dostupnost hrane u okolišu
Koeficijent oblika	δ_M	-	Koeficijent za konverziju fizičke duljine u strukturnu
Energetska vrijednost lipida	L_{en}	J/g	Energetska vrijednost lipida po jedinici mase
Energetska vrijednost proteina	P_{en}	J/g	Energetska vrijednost proteina po jedinici mase
Energetska vrijednost krvi	B_{en}	J/g	Energetska vrijednost krvi po jedinici mase

m – Energija potrebna za održavanje jedinice strukture može se izračunati iz podataka o bazalnom metabolizmu organizma, odnosno respiraciji. Potrošnja kisika komarče pri 20 °C iznosi 3,4 $\text{mgO}_2/\text{kg.min}$ (Remen i sur., 2015), te koristeći oksikalorijsku vrijednost za karnivorne ribe 3,24 cal/mgO_2 (Elliott i Davison, 1975) i konverzijski faktor kalorija u džule 4,184 J/cal , dobiva se potrošnja bazalnog metabolizma od 66 $\text{J}/\text{g}_{\text{ww}}.\text{d}$. Uz pomoć konverzijskih faktora mokrog u suho tkivo^{3*} ($\text{gdw}/\text{g}_{\text{ww}} = 0,1$) i odnosa težine i volumena ($0,2 \text{ g}/\text{cm}^3$) može se izračunati energijska potrošnja stvaranja jedinice strukturnog volumena, koji iznosi 132 $\text{J}/\text{d.cm}^3$.

I_{max} – Uz pretpostavku konstantnog okoliša, strukturni volumen organizma približava se asimptoti volumena V_{∞} . Volumen će doseći maksimalnu vrijednost V_{max} za dostupnost hrane $f = 1$, pa iz izraza $V_{\infty} = V_{max} = (I_{max}/m)^3$ možemo izračunati I_{max} . Najveća zabilježena veličina komarče je 70 cm (Froese i Pauly, 2022b) iz čega, koristeći prethodno određene δ_M i m , dobivamo $V_{max} = 3505 \text{ cm}^3$, a zatim $I_{max} = 2005 \text{ J}/\text{d.cm}^2$.

β_L – Pretpostavimo li da je vrijeme pražnjenja probavnog trakta dovoljno za uspostavljanje ravnoteže protoka energije između *krvi* i *rezervi*, β_L se može izračunati iz stope gastričkog pražnjenja. Za komarču, brzina gastričkog pražnjenja nakon hranjenja komercijalnim peletima iznosi oko 8% po satu (Pedro Andrade i sur., 1996). Iz toga proizlazi $\beta_L = \frac{24 \text{ h d}^{-1}}{1 / 0,08 \text{ h}^{-1}} = 1,92 \text{ d}^{-1}$.

^{3*} g_{ww} označava jedinicu mase mokrog tkiva, tj. 'gram wet weight', nasuprot gdw koji označava jedinicu mase suhog tkiva 'gram dry weight'

k_L – Uz pretpostavku da uobičajeno najveći Fultonov indeks kondicije⁴ od 1,9 označava maksimalno uhranjenu ribu s maksimalnim energijskim rezervama, te da krv čini 3 % ukupne mase ribe (Conte i sur., 1963), moguće je odrediti masu, a zatim i sadržaj energije u pojedinom odjeljku. Prilikom konverzije mase u sadržaj energije korišteni su konverzijski faktori 35,8 kJ/g za *rezervu* (L_{en} , energija lipida, uz pretpostavka da je većina rezervi pohranjena u obliku lipida) i 23,1 kJ/g za *strukturu* (P_{en} , energija proteina, uz pretpostavka da je *struktura* izgrađena većinom od proteina). Iz pretpostavke da krv sadrži oko 7 grama proteina, dobiven je konverzijski faktor energijske vrijednosti *krvi* 1,617 kJ/g (B_{en}). Parametar k_L je konačno izračunat kao omjer energije *krvi* i energije *rezerve* iz čega je dobivena vrijednost 0,0015.

β_G – Pretpostavkom da su prilikom maksimalne gustoće energije u *rezervi* (e_{Lmax}) svi odjeljci, a i proces rasta, u ravnoteži, iz formule $k_L = \frac{m}{\beta_G e_{Lmax}}$ iz prethodno određenih parametara moguće je odrediti β_G , pri čemu on iznosi 2,65 $/d$.

Vrijednosti parametara g – energija potrebna za sintezu jedinice strukture i k_R – efikasnost konverzije energije u reproduktivni materijal, preuzeti su iz ekvivalentnih preliminarnih parametara klasičnog DEB modela, pri čemu je $g = E_G = 5235 \text{ J/cm}^3$, a $k_R = \kappa_R = 0,95$.

5.3.3 Metbolički procesi

Unos energije iz okoliša u krv (asimilacija)

Samo dio ukupne unesene energije hranom je asimilirano i transportirano krvlju kroz tijelo. Zbog toga protok energije iz okoliša u *krv* (F_{IB}) ovisi o gustoći hrane, sposobnosti organizma da unosi i procesira hranu, te učinkovitosti asimilacije. U slučaju pretpostavke da organizam raste izomorfno, uzimanje energije proporcionalno je njegovoj strukturnoj površini iz čega dobivamo izraz

$$F_{IB} = I_{max} f V^{2/3}. \quad (26)$$

Održavanje

Održavanje organizma obuhvaća protok energije za osnovne metaboličke procese koji održavaju organizam na životu, a ovisi o njegovoj veličini, kao i fizičkoj aktivnosti. Pretpostavkom da je taj trošak energije proporcionalan strukturnom volumenu organizma (V), tok energije u održavanje može se prikazati kao umnožak volumena i energijskog zahtjeva za održavanje jedinice tog volumena (m)

$$F_{BM} = m V. \quad (27)$$

Rast

Proces rasta obuhvaća povećanje strukturne biomase, a definiran je kao tok energije iz *krvi*

⁴Najčešća mjera kondicije ribe, računa se na temelju težine (W) i duljine (L), prema formuli $K = 100 W/L^3$.

nakon što se zadovolji održavanje postojeće strukture. Ovisi o količini energije dostupnoj u *krvi* (E_B) i stopi iskorištavanje energije (β_G)

$$F_{BG} = [\beta_G E_B - F_{BM}]_+^5. \quad (28)$$

Dinamička ravnoteža između *krvi* i *rezerve*

Krv i *rezerva* u direktnom su kontaktu te postoji stalna težnja za uspostavljanjem ravnoteže između ova dva odjeljka. Pretpostavkom da je tok iz *krvi* u *rezervu*, i obratno, linearno ovisan o količini energije u izvorišnom odjeljku, i da ne ovisi o stanju odredišnog, dobivamo sljedeće izraze:

- Pohrana energije u *rezervu*

$$F_{BL} = \beta_L E_B. \quad (29)$$

- Oslobođanje energije iz *rezerve*

$$F_{LB} = \beta_L k_L E_L. \quad (30)$$

Razmnožavanje

Proces razmnožavanja u direktnoj je kompeticiji s procesima rasta i stvaranja energijskih zaliha za energiju dostupnu u *krvi*, a količina energije koja će se uložiti u stvaranje reproduktivnih tkiva i stanica ovisi o učinkovitosti fiksiranja energije u reproduktivni materijal (k_R):

$$F_{BR} = k_R E_B. \quad (31)$$

5.3.4 Dinamika varijabli stanja

Dinamičke promjene varijabli stanja u jedinici vremena određene su prethodno opisanim metaboličkim procesima. Promjena energije u odjeljku *krvi* ovisi o dotoku energije iz okoliša i unutarnje *rezerve*, te toku energije prema procesima održavanja, rasta, razmnožavanja i pohrane

$$\frac{dE_B}{dt} = F_{IB} + F_{LB} - F_{BL} - F_{BM} - F_{BG} - F_{BR}. \quad (32)$$

Promjena *strukture* ovisi o toku energije u proces rasta te cijene sinteze jedinice strukture, nakon što su zadovoljene potrebe održavanja

$$\frac{dV}{dt} = \frac{1}{g} F_{BG}. \quad (33)$$

Promjena energije pohranjene u *rezervi* ovisi o ravnotežnoj dinamici s odjeljkom *krvi* te je određena tokovima energije iz i u *krv*

$$\frac{dE_L}{dt} = F_{BL} - F_{LB}. \quad (34)$$

⁵ $[X]_+$ je skraćena oznaka za veću nenegativnu vrijednost, odnosno $\max(0, X)$.

5.3.5 Parametrizacija

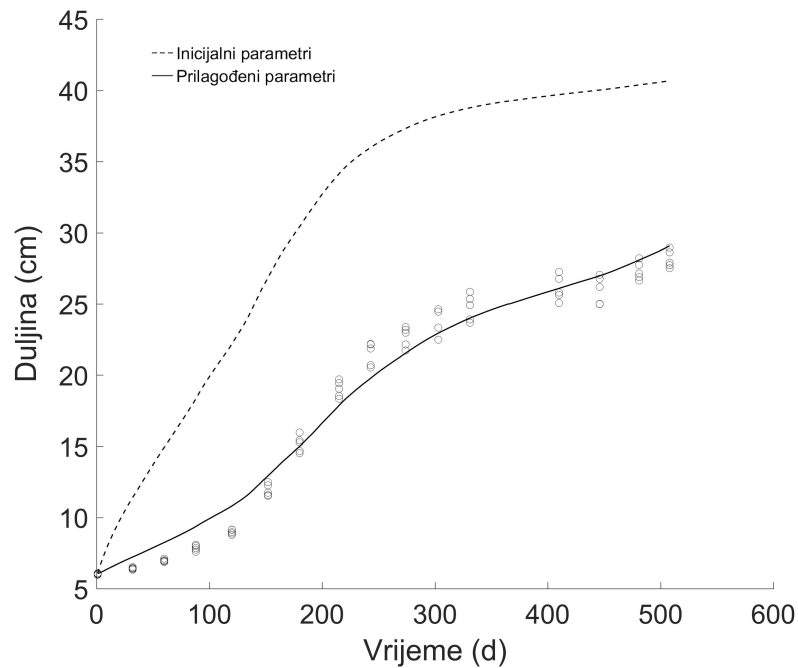
Za prethodno opisan transportni DEB model izrađene su programske skripte koje integriraju gore opisane jednadžbe metaboličkih procesa i dinamike varijabli stanja. Time je dobiven algoritam za određivanje energijskog proračuna, te omogućena parametrizacija modela i korištenje istog za simulacije podataka i predviđanja. Prilagođavanje parametara provedeno je koristeći podatke o rastu u duljinu iz seta gore opisanih novo sakupljenih biometrijskih podataka (sekcija 5.2.2) s pripadajućim podacima o okolišnoj temperaturi. Algoritam korišten za određivanje najboljeg skupa parametara je logaritmirana vjerodostojnost modela (eng. *log-likelihood*). Ovaj pristup računa vrijednost *log-likelihood* funkcije za svaki pojedini set parametara i odabire onaj za koji je ta vrijednost najveća. Model konvergira kad se *log-likelihood* zanemarivo mijenja u iteracijama algoritma. Algoritam je integriran u programske skripte izrađene za ovu svrhu. Postupak parametrizacije rezultirao je setom parametara navedenih u Tablici 12 (stupac 5). Usporedba simulacija dobivenih transportnim DEB modelom prije i nakon automatizirane parametrizacije prikazana je na Slici 15.

Tablica 12. Inicijalne i konačno procijenjene vrijednosti parametara transportnog DEB modela. Fiksirane vrijednosti označene su s † i podebljanim fontom.

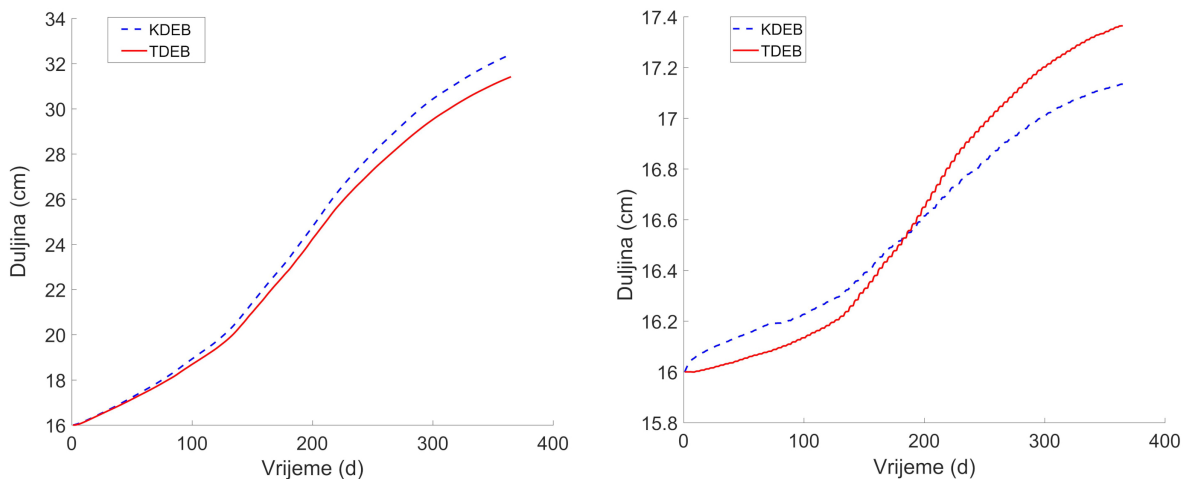
Parametar	Simbol	Jedinica	Inicijalni	Prilagođeni
Maksimalna stopa asimilacije	I_{max}	$\%d\text{ cm}^2$	2005	3731,8
Volumno-specifičan trošak održavanja	m	$\%d\text{ cm}^3$	132	42,7712
Volumno-specifičan trošak rasta	g	$\%cm^3$	5235	14645
Stopa korištenja energije za rast	β_G	/d	2,65	0,3405
Vodljivost energije	β_L	/d	1,92	1,5965
Konstanta ravnotežnog omjera	k_L	-	0,0015	0,0014
Učinkovitost reprodukcije [†]	k_R	-	0,95	0,95
Koeficijent oblika [†]	δ_M	-	0,217	0,217
Energijska vrijednost lipida [†]	L_{en}	$\%g$	35800	35800
Energijska vrijednost proteina [†]	P_{en}	$\%g$	23100	23100
Energijska vrijednost krvi [†]	B_{en}	$\%g$	1617	1617

5.3.6 Simulacije

Model s prilagođenim strukturom - transportni DEB - korišten je za simulaciju scenarija rasta u uvjetima periodičnog izgladnjivanja, odnosno uzgojnom procesu s uključenim periodima kada može doći do izostanka regularnog hranjenja. Periodi izgladnjivanja u model su uvedeni tako da je vrijednost funkcionalnog odgovora ribe f za taj period jednak 0. Za periode regularnog hranjenja f je jednak 1, odnosno odgovara hranjenju *ad libitum*. Simulacija obuhvaća izmjenu 1 dan hranjenja / 3 dana gladovanja, tijekom uzgojnog perioda od jedne godine. Za usporedbu, jednaki uvjeti korišteni su za simulaciju energijskog proračuna klasičnim DEB modelom, a sve dobivene simulacije prikazane su na Slici 16.



Slika 15. Mjereni podaci (kružići) i simulacije rasta komarče transportnim DEB modelom (linije). Iscrtkana linija označava simulaciju inicijalnim parametrima, a puna linija simulaciju s prilagođenim parametrima, dobivenih nakon automatizirane parametrizacije.



Slika 16. Simulacije rasta komarče klasičnim DEB modelom (plava crtkana linija) i transportnim DEB modelom (crvena puna linija). Lijevo je simulacija rasta uz svakodnevno *ad-libitum* hranjenje tijekom jedne godine. Desno je simulacija scenarija za isto razdoblje no s periodima izgladnjivanja, odnosno izmjene 1 dan hranjenja / 3 dana gladovanja.

5.4 Rasprava o rezultatima

Prilagodбом parametara klasičnog DEB modela novoasimiliranim podacima poboljšana je generalna prikladnost modela u odnosu na preliminarni set parametara (MRE 0,170 u odnosu na 0,209; SMSE 0,050 u odnosu na 0,073). Iako je relativna greška za većinu simulacija točkastih podataka veća u odnosu na inicijalni model, simulacije podataka usko vezanih za praćenje rasta, odnosno duljine pri pubertetu i maksimalne duljine, su bolje nakon prilagodbe (Tablica 10). Simulacije težina u prijelazima životnih faza imaju veće odstupanje, pri čemu je težina pri pubertetu precijenjena, a maksimalna težina podcijenjena. Mjereni podatak maksimalne težine iznosi 17,2 kg (Froese i Pauly, 2022b) što se smatra izuzetno visokom vrijednosti, s obzirom da je prosječna maksimalna težina komarče u pravilu oko 10 kilograma, te iznimno prelazi tu vrijednost. U skladu s time, dobivena simulacija maksimalne težine od oko 13,7 kg bliža je biološkoj realnosti. Model s prilagođenim setom parametara bolje simulira i serije podataka rasta u odnosu na preliminarni model (Slika 13). Simulacija starosti pri pubertetu je također prilično visoke vrijednosti - 3 godine - što omogućuje ribi da naraste do nešto veće težine. S obzirom na protandrični hermafroditски način života, komarče prvo spolno sazrijevaju u mužjake, te prelaze u ženke nakon dosezanja težine od oko 500 g. S obzirom da su uneseni podaci prosjek neovisan o spolu, model radi 'kompromis' između simulacija starosti i težine pripubertetu - prva je nešto manja, a druga nešto veća od referentnih vrijednosti. U prosjeku, ova kombinacija vrijednosti (776 dana, 582 g) odgovarala bi konačnom spolnom sazrijevanju u ženku. S obzirom da se u akvakulturi ciljano uzgajaju spolno nezrele jedinke, odnosno želi se izbjeći trošenje energije za stvaranje gonada, sve ove vrijednosti dostižu se uglavnom nakon postizanja konzumne veličine. Uključivanje podataka o okolišnoj temperaturi u model poboljšava simulacije rasta. Hladni periodi uzrokuju usporavanje metabolizma pa tako i proces rasta, što je zanemareno kada temperaturne fluktuacije nisu uključene. Njihovim uključivanjem, model ima mogućnost simulacije perioda sporijeg rasta ili stagnacije upravo u uvjetima nižih temperatura (Slika 13h, i).

Usporedbom predviđanja rasta klasičnim DEB modelom u odnosu na transportni DEB model može se primijetiti da su u uvjetima konstantne hrane njihove simulacije bliske (Slika 16, lijevo). Međutim, klasični DEB sporije reagira na promjene dostupnosti hrane (Slika 16, desno, isprekidana linija), što odražava činjenicu da se prvo puni *rezerva*, a tek se nakon toga energija ulaže u rast. To rezultira sporijom uspostavom brzine rasta na onu prije izgladnjivanja, te riba u konačnici doseže manju veličinu u istom vremenskom periodu. Transportni DEB model, s druge strane, brzo reagira na promjenu količine hrane, energija za rast se počinje izdvajati odmah iz *krvi*, pa je i simulirana duljina ribe veća (Slika 16, desno, puna linija). Trenutno predloženi transportni DEB model pokazuje potencijal za predviđanje rasta u uvjetima varijabilne hrane i ciklusa gladovanja, no za njegovu praktičnu upotrebu potrebno ga je validirati na nezavisnim podacima, potvrditi njegove performanse, te ga po potrebi dodatno prilagoditi.

S obzirom da je u sklopu doktorata klasični DEB model komarče praktično primijenjen za prostorno eksplicitno modeliranje rasta s obzirom na okolišne uvjete (Poglavlje 7), performanse modela dodatno će biti analizirane u pripadajućem poglavlju i generalnoj raspravi.

6 RIBARSTVO

Ribarstvo je primarni način iskorištavanja divljih morskih populacija i kao takvo je neodvojivo od pojma održivosti, ukoliko se njegove dobrobiti žele omogućiti i budućim generacijama. Osim što osigurava prihode za 37,9 milijuna ljudi direktno zaposlenih u sektoru, ukupno oko 492 milijuna na neki način ovisi o lokalnim ribarskim aktivnostima (FAO, 2022c). Ribarstvo ima vrlo važnu ulogu u društvu kao temelj prihoda za mnoge zajednice, a također predstavlja i izvor zdrave ljudske prehrane, osobito proteina i masnih kiselina. Ono izravno podržava i ostale sektore, osiguravajući riblje brašno i druge proizvode nužne za uzgoj u akva- i agrikulturni (Merino i sur., 2014).

Glavni cilj održivog ribarstva je postići što veći ulov bez ugrožavanja samoobnovljivosti izvornih populacija, odnosno ribolovnog stoka (reproduktivni dio populacije). To se može osigurati uspostavom kontroliranog ribolova koji je nužno prilagođavati stanju populacije, a koja je pod utjecajem ne samo ribarstva, već i niza drugih abiotičkih i biotičkih čimbenika. Sustav odlučivanja koji omogućuje takvu regulaciju stoga ovisi o poznavanju stanja (veličine) stoka i razumijevanju kako populacija reagira i mijenja se s obzirom na vanjske - prirodne i antropogene - utjecaje.

Učinkovito donošenje odluka u upravljanju ribolovno važnim populacijama oslanja se na znanstvene savjete temeljene na podacima i modelima. Tradicionalno, savjeti se izvode iz analitičkih procjena stokova na temelju podataka o ulovu po jedinici napora (eng. *catch per unit effort*, CPUE), indeksima brojnosti i podacima o dobroj strukturi stokova (Quinn i Deriso, 1999; Tesfaye i Getahun, 2021). Nažalost, zbog napora potrebnog za njihovo prikupljanje, takvi podaci nedostaju za više od 80% svjetskog ribarstva (Costello i sur., 2012; Mu i sur., 2021), ograničavajući trenutnu praksu uspostave učinkovitih mjera upravljanja kao temelja održivosti (Hilborn i sur., 2020; FAO, 2021). S druge strane, biometrije, odnosno duljina i težina, uobičajeni su podaci koji se prikupljaju čak i na razini malog lokalnog ribolova (Dennis i sur., 2015; Mackinson i sur., 2017). Unatoč tome što ova mjerenja sadrže puno više informacija nego što se obično smatra, njihov potencijal još je uvijek neiskorišten.

Kondicijski indeks - jednostavan omjer biometrija - identificiran je kao dobar pokazatelj energijskog statusa i fizičkog stanja riba, a povezan je s njihovom fiziologijom uključujući rast, reprodukciju i sposobnost plivanja (Martinez i sur., 2003; Schloesser i Fabrizio, 2017; Bavčević i sur., 2020). Nadalje, može se koristiti za identifikaciju fiziološkog stanja jedinke i, posljedično, za procjenu njihovog preživljavanja i budućeg reproduktivnog uspjeha (Mu i sur., 2021). S obzirom da fiziološki odgovor jedinke definira populacijsku dinamiku, informacije sadržane unutar kondicijskog indeksa u načelu sadrže informacije o statusu populacije. Takve informacije se zatim mogu koristiti u procjeni stoka, te posljedično kao podrška donošenju odluka vezanih uz njegovo iskorištavanje. Nažalost, zbog nedostatka razumijevanja korelacija između procesa na razini jedinke i odgovora na razini populacije, menadžeri trenutno teško povezuju individualni kondicijski indeks sa stanjem populacije, te se ustručavaju koristiti ga u donošenju

odluka. Upravo zbog uske povezanosti energijskog statusa i kondicije ribe, bioenergijski modeli, pa tako i DEB, imaju velik potencijal u istraživanju kondicijskog indeksa i njegove relacije s drugim karakteristikama jedinke, ali i populacije.

U ovom se poglavlju istražuje mogućnost modeliranja fiziologije jedinke u sklopu populacijskog modela kako bi se dobio uvid u povezanost ove dvije biološke razine kao i utjecaj ribolovnog pritiska na njih, te položili temelji za razumijevanje i praktično korištenje kondicijskog indeksa kao dodatnog indikatora stanja populacije. Odabrani modelni organizam je europska srdela, jedna od najznačajnijih ribolovnih vrsta u Mediteranu i duž istočnoatlantske obale. Nakon predstavljanja odabranog organizma, u ovom je poglavlju prikazan detaljni pregled izrađenog kompozitnog populacijskog modela, te uloga i položaj DEB individualnog modela kao njegovog ključnog modula. Prikazane su simulacije dinamike jedinki i populacije pod utjecajem ribolova, analizirani dobiveni rezultati, kao i prednosti i nedostaci modela. Širi značaj i potencijalna primjena u sustavu donošenja odluka diskutira se u generalnoj raspravi (Poglavlje 8).

6.1 Modelni organizam: Europska srdela

Europska srdela, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), iznimno je važna ribolovna vrsta u Europskoj uniji i Sjevernoj Africi gdje se primarno iskorištava za ljudsku prehranu, a predstavlja i jednu od osnovnih sirovina za proizvodnju ribljeg brašna i ulja. S ulovom od oko 1,5 milijuna tona godišnje (FAO, 2023a) činila je čak 14% ukupnog ulova u Mediteranu od 2018. do 2020. godine (FAO, 2022b). Istovremeno, udio prelovljenih stokova srdele prelazi svjetski godišnji prosjek u odnosu na ostale ribolovne vrste (FAO, 2022c). Tijekom posljednja dva desetljeća, osobito nakon sredine 1990-ih, klimatske su promjene dodatno utjecale na dinamiku, ali i distribuciju populacija srdele, pomičući granice areala prema polovima (Giannoulaki i sur., 2014). Uz to, generalno je poznato kako populacije srdela, kao i većine vrsta malih pelagičkih riba, pokazuju snažne fluktuacije u brojnosti i neovisno o utjecaju ribarstva (MacCall, 2009). Kombinacija svih ovih čimbenika predstavlja izazov za održivost populacija ove vrste, te ugrožava našu ovisnost o njima. Nadležna tijela za informiranje odluka u ribarstvenoj politici, kao što su Znanstveno savjetodavni odbor za ribarstvo (SAC) Opće komisije za ribarstvo Sredozemlja (GFCM) i Znanstveni, tehnički i gospodarski odbor za ribarstvo (STECF) Europske Unije, ulažu značajne napore kako bi se postigao oporavak kolabiranih populacija i očuvali zdravi stokovi srdela, uz stalno poticanje dodatnih istraživanja (FAO, 2022b).

6.1.1 Biologija i ekologija europske srdele

Europska srdela obitava u otvorenim vodama Sredozemnog mora i istočnog Atlantika duž obale od Velike Britanije do Senegala (GBIF Secretariat, 2021b) s perifernim populacijama u području Azora, Madeire i Kanarskih otoka. Pripada porodici srdeljki (Clupeidae) karakteriziranih malom veličinom tijela i relativno kratkim životnim vijekom, s maksimalnom veličinom odrasle

jedinke od 17,5 do 27 cm i prosječnim životnim vijekom od 8 godina (Rochet, 2000; Silva i sur., 2008; Froese i Pauly, 2022a). Odrasle jedinke nastanjuju pelagičko stanište kontinentalne podine u rasponu od 10 do 100 m dubine, pokazujući tipičnu agregaciju u jata (Froese i Pauly, 2022a). Rani životni stadiji ograničeni su na obalno more, uz izbjegavanje područja visoke zamućenosti i niskog saliniteta (Giannoulaki i sur., 2014). Srdele se hrane širokim rasponom veličinskih frakcija plijena u kojem dominiraju mezozooplanktonski kopepodi te jaja i rani razvojni stadiji drugih morskih organizama, ali i vlastite vrste (kanibalizam; Nikolioudakis i sur. 2012; Garrido i van der Lingen 2014). Hranu mogu uzimati neselektivno filtriranjem i ciljano aktivnom selekcijom većih čestica. Jedinke su razdvojena spola, a spolnu zrelost postižu tijekom prve dvije godine života, kada dosegnu otprilike 50% svoje maksimalne veličine (Véron i sur., 2020; Froese i Pauly, 2022a). Mrijeste se serijski u trajanju do šest uzastopnih mjeseci tijekom jedne sezone, pri čemu je točno razdoblje mrijesta određeno temperaturnim uvjetima geografskog područja (Whitehead, 1985; Basilone i sur., 2021).

Srdela ima iznimno važnu ekološku ulogu u pelagičkim ekosustavima koja primarno proizlazi iz njenog položaja u trofičkoj mreži. Naime, kao predator fito- i zooplanktona, a plijen predatorskih riba, morskih sisavaca i ptica, srdela ima ključnu ulogu u prijenosu energije s nižih na više trofičke razine (Cury i sur., 2000). Na taj način srdela održava stabilnost zdravog ekosustava, a svaka značajna promjena njene brojnosti može se izravno odraziti na druge komponente trofičkog lanca (Smith i sur., 2011).

6.2 Kompozitni DEB-IBM model

U ovom dijelu istraživanja razvijen je kompozitni model u kojem je DEB model jedinke integriran kao modul populacijskog modela temeljenog na jedinkama (eng. *individual-based model*, IBM). Kompozitni model prevodi energijski status jedinke s obzirom na okolišne uvjete i antropogeni utjecaj (ribolovni pritisak) u dinamiku promatranu na razini populacije, pruža mogućnost simultanog praćenja stanja ove dvije biološke razine, te identifikaciju mehanizama povratnih sprega.

Kompozitni model ima dvije glavne komponente, okoliš i jedinke. Njegov algoritam odvija se kroz niz modula zaduženih za provođenje slijeda životnih funkcija i aktivnosti jedinki, kao i dinamiku okoliša, pri čemu se istovremeno prati populacijska dinamika koja proizlazi iz interakcije ovih komponenti. Model je izrađen u javno dostupnom i besplatnom programskom paketu NetLogo 6.2.1, specijaliziranom za izradu IBM modela (Wilensky, 1999).

6.2.1 Okoliš

Okoliš je definiran s dva čimbenika: temperaturom i dostupnošću hrane. U trenutnom modelu, temperatura je fiksni parametar i iznosi 20°C u svim simulacijama. Dostupnost hrane proizlazi iz koncepta konstantnog i hranom ograničenog nosivog kapaciteta okoliša za modeliranu vrstu. U takvom sustavu, ukupna dnevna raspoloživa hrana dostupna cijeloj populaciji je konstantna,

te stoga određuje nosivi kapacitet (maksimalni broj jedinki), pri čemu on odgovara ravnotežnom stanju neeksploatiranog stoka. Kako bi se utvrdio utjecaj nosivog kapaciteta, provedene su simulacije za dva scenarija, odnosno dvije razine hrane, visoku i nisku. U oba scenarija, ukupna hrana dostupna populaciji na početku svakog vremenskog koraka (dana) je fiksni iznos, X . Dostupna hrana tada određuje zajednički funkcionalni odgovor populacije f_{comm} , a na temelju broja jedinki i njihove veličine (detaljno opisano niže u sekciji 6.2.4, modul Hrana). Niska dostupnost hrane, koja predstavlja niski nosivi kapacitet okoliša, postavljena je tako da ukupna dnevno dostupna koncentracija hrane odgovara konstanti poluzasićenja srdele (zaokruženo na najbližih nižih 10), odnosno $X = 230 \text{ } \mu\text{l} \approx K_X$. Za scenarij visokog nosivog kapaciteta, dostupnost hrane je postavljena na približno 50 puta veću vrijednost, odnosno $X = 11500 \text{ } \mu\text{l}$.

Alternativna dinamika hrane - kemostat

Kako bi se testiralo vrijede li promatrani obrasci promjena osobina jedinki i populacije s obzirom na ribolovni pritisak bez obzira na dinamiku hrane, provedene su dodatne simulacije u kojima je uključena zasebna dinamika hrane. Umjesto statične hrane, ovdje je razmotrena kemostatska dinamika opisana u De Roos i sur. (1990), pri čemu se promjena hrane u svakom vremenskom koraku, ΔX , izračunava kao

$$\Delta X = r(X_{max} - X) - I \quad (35)$$

gdje r predstavlja brzinu protoka kroz promatrani sustavu, X_{max} maksimalnu količinu hrane u sustavu (kada se ne konzumira, tj. kada nema predatora), X trenutnu dostupnost hrane, a I konzumaciju od strane predatora (srdele). Vrijednost X_{max} odabrana je u skladu s time da nosivi kapacitet okoliša za ribe bude jednak onome u simulacijama sa statičnom hranom, pa je tako u ovom slučaju $X_{max} \approx 2K_X$ za scenarij niskog nosivog kapaciteta i 50 puta veći za scenarij visokog nosivog kapaciteta. U svakom vremenskom koraku prvo se računa dotok hrane, $r(X_{Max} - X)$, koji se zbraja s postojećom hranom u sustavu kako bi se odredila ukupna dostupna hrana za taj vremenski korak, $X = X + r(X_{Max} - X)$. Nakon toga primijenjen je isti pristup kao sa statičnom hranom: određen je zajednički funkcionalni odgovor f_{comm} te izračunato uzimanje hrane svake jedinke (opisano u sekciji 6.2.4, modul Hrana). Ukupna konzumirana hrana I oduzeta je od ukupno dostupne hrane, a preostala hrana prosljeđena je u sljedeći vremenski korak.

6.2.2 Jedinke

Jedinke pridonose dinamici populacije kroz životne aktivnosti preživljavanja, rasta i novačenja, pri čemu je novačenje određeno izlijeganjem, sazrijevanjem i mriještenjem. Fiziologija jedinke modelirana je korištenjem osnovnih načela DEB teorije, što podrazumijeva da je svaka jedinka karakterizirana standardnim DEB varijablama stanja i protocima energije (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.1). Kompozitni model koristi pripadajuće matematičke jednadžbe koje opisuju fiziološke procese asimilacije, rasta, održavanja, sazrijevanja i reprodukcije, kao i dinamiku

varijabli stanja (potpoglavlje 3.4, Tablica 4). Odabrani modalni organizam, srdela, već je parametrizirana u okviru DEB teorije, pa su vrijednosti parametara preuzete iz pripadajućeg unosa u Add-my-Pet bazi (Tablica 13; Nunes i sur. 2019). S obzirom da životni ciklus srdele uključuje dodatan životni stadij ličinke, za modeliranje je korišten tipizirani *abj* DEB model (Marques i sur. 2018; Nunes i sur. 2019; potpoglavlje 3.6).

Asimilacija svake jedinke ključni je korak koji utječe na njezinu interakciju s okolišem kao i na interakciju s drugim jedinkama kroz intraspecijsku kompeticiju. Individualna asimilacija računa se na klasični način u sklopu DEB modula (detaljnije opisano niže u sekciji 6.2.4).

Tablica 13. Parametri DEB modela europske srdele (*Sardina pilchardus*), preuzeti iz Add-my-Pet baze (Nunes i sur., 2019). Formulacija za izračun početne energije jaja izvedena je u sklopu ovog istraživanja.

Primarni DEB parametri	Oznaka	Vrijednost	Jedinica
Maksimalna stopa pronalaska hrane	$\{\dot{F}_m\}$	6,5	1/d cm^2
Maksimalna stopa asimilacije	$\{\dot{p}_{Am}\}$	396,002	1/d cm^2
Učinkovitost asimilacije	κ_X	0,80	–
Udio alokacije u somatsku granu	κ	0,945	–
Učinkovitost reprodukcije	κ_R	0,95	–
Vodljivost energije	\dot{v}	0,0172	cm/d
Volumno-specifičan trošak održavanja	$[\dot{p}_M]$	396,195	1/d cm^3
Volumno-specifičan trošak strukture	$[E_G]$	5197	1/cm^3
Koeficijent stope održavanja zrelosti	\dot{k}_J	0,002	/d
Prag sazrijevanja za rođenje	E_H^b	0,0112	J
Prag sazrijevanja za metamorfozu	E_H^j	0,3478	J
Prag sazrijevanja za pubertet	E_H^p	3013	J

Pomoćni DEB parametri	Oznaka	Vrijednost	Jedinica
Konstanta poluzasićenja [†]	K_X	235	1/l
Koeficijent oblika	δ_M	0,1152	–
Specifična gustoća strukture	d_V	0,2	g/cm^3
Koeficijenti mase/energije/težine	ω_E	23,9	g/mol
	μ_E	550000	1/mol
Koeficijent omjera mokre/suhe mase	w	5	–
Faktor ubrzanja [‡]	s_M	$\min(\frac{L}{L_b}, \frac{L_j}{L_b})$	–
Početa energija jaja [§]	E_0	$\frac{E_{0max} - E_{0min}}{[E_m] - [E_{pmin}]} ([E] - [E_{pmin}]) + E_{0min}$	J

[†] Izračunato kao $\frac{\{\dot{p}_{Am}\}^{s_M}}{\kappa_X \{\dot{F}_m\}}$ i zaokruženo na najbližih 5.

[‡] Izračunat kao omjer trenutne duljine L i duljine pri rođenju, L_b , $\frac{L}{L_b}$. Ostaje konstantan nakon metamorfoze jednak $\frac{L_j}{L_b}$ gdje je L_j duljina pri metamorfozi (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.6).

[§] Određeno s obzirom na majčinski učinak, odnosno ovisi o stvarnoj gustoći energije majke $[E]$. $[E_m]$ i $[E_{pmin}]$ su maksimalna i minimalna energija fertilne majke koja proizvodi vijabilna jaja s maksimalnom, E_{0max} , odnosno minimalom, E_{0min} , početnom energijom.

6.2.3 Ribolovna smrtnost

Utjecaj ribolova uključen je u model putem trenutačne stope ribolovne smrtnosti koja se pribraja prirodnoj smrtnosti. Ukupna vjerojatnost smrti svake jedinke, M , izračunata je kao

$$M = 1 - e^{-(\dot{M}_n + \dot{M}_f)\Delta t} \quad (36)$$

gdje \dot{M}_n predstavlja specifičnu prirodnu stopu smrtnosti, koja obuhvaća smrtnost povezanu sa starošću organizma i smrtnost zbog predatora, \dot{M}_f predstavlja trenutačnu stopu ribolovne smrtnosti (Tablica 14), a Δt je vremenski korak modela jednak $1/365$ godine (1 dan). Ribolovna smrtnost primijenjena je samo na odrasle jedinke, odnosno riblji stok. Preživljavanje je stohastički proces u skladu s izračunatom vjerojatnošću smrti. Pretpostavlja se da populacija kolabira kada prosječna veličina populacije u ravnotežnom stanju padne ispod 10% početne veličine stoka.

Tablica 14. Parametri smrtnosti europske srdele (*Sardina pilchardus*) preuzeti iz ICES (2019). Smrtnost jaja izražava se kao udio ukupne količine proizvedenih jaja; smrtnosti za druge životne faze su trenutačne stope smrtnosti.

Životna faza	Simbol	Vrijednost	Jedinica
Jaja [†]	M_{egg}	0,998	%
Juvenilni	\dot{M}_j	1,071	/y
Odrasli	\dot{M}_a	0,61 [‡] / 0,38	/y
Ribolov	\dot{M}_f	raspon od 0 do 4	/y

[†] Smrtnost jaja primjenjuje se kao jednokratni događaj smrtnosti prije izlijeganja.

[‡] Smrtnost mladih odraslih, do 1 godine nakon sazrijevanja.

6.2.4 Moduli DEB-IBM modela

Kompozitni model sastoji se od niza pojedinačnih modula zaduženih za izvršavanje određenih funkcija, uključujući dinamiku okoliša (hrana), računanje energijskog proračuna jedinke, te odvijanje njenih životnih aktivnosti (preživljavanje, sazrijevanje, razmnožavanje). Model razlikuje tri tipa jedinke s obzirom na razinu zrelosti - nakupine oplođenih jaja (embrio), juvenilne jedinke i odrasle jedinke - koje svojim djelovanjem određuju populacijsku dinamiku. Svaki modul izvodi se jednom u svakom vremenskom koraku simulacije, osim *Mrijesta* koji je ograničen na pripadajuće razdoblje mrijesta. Popis modula i kratki opis svakog prikazan je u Tablici 15, a detaljan pregled dan je u nastavku.

Preživljavanje Modul preživljavanja razlikuje juvenilne jedinke koje umiru samo uslijed prirodne smrtnosti te odrasle jedinke na koje utječe i ribolovna smrtnost. Smrt svake jedinke je stohastički događaj s vjerojatnošću smrti izračunatom koristeći jednadžbu 36. Modul prati količinu i biomasu ulovljenih riba, odnosno onih koje su uginule isključivo zbog ribolova, a inače bi preživjele.

Tablica 15. Opis modula kompozitnog DEB-IBM modela.

Modul	Kodni naziv	Uloga
Preživljavanje	<i>Survival</i>	Računanje stope preživljavanja svake jedinke; umiranje
Hrana	<i>Food update</i>	Računanje količine dostupne hrane u okolišu
DEB	<i>DEB</i>	Računanje energijske dinamike jedinke (uzimanje energije, raspodijela u fiziološke procese); energijska dinamika jaja; provođenje strategije resorpcije energije u slučaju gladovanja
Mrijest	<i>Spawning</i>	Raspodijela energije reprodukcijskog međuspremnik u jaja
Izlijeganje	<i>Hatching</i>	Izlijeganje jaja i stvaranje potomaka
Sazrijevanje	<i>Maturation</i>	Prijelaz juvenilnih jedini u odrasle
Starenje	<i>Aging</i>	Praćenje dobi svake jedinke

Hrana Hrana se obnavlja u svakom vremenskom koraku - danu - kao ukupna dnevno dostupna hrana, izražena kao koncentracija energije X (\mathcal{M}). Vrijednost je unaprijed određena i konstantna tijekom simulacije u slučaju statičke hrane, ili se iznova računa svaki vremenski korak u slučaju kemostatske dinamike hrane. Ukupna raspoloživa hrana se u svakom vremenskom koraku ravnomjerno raspoređuje svim jedinkama, implementirano putem zajedničkog funkcionalnog odgovora f_{comm} . Izračun f_{comm} prati opću definiciju iz Martin i sur. (2017): funkcionalni odgovor može se definirati kao omjer stvarno asimilirane hrane u jednom danu i maksimalne količine hrane koja fiziološki može biti asimilirana u danu, odnosno

$$f_{comm} = \frac{\dot{p}_A}{\dot{p}_{Amax}}. \quad (37)$$

Pod pretpostavkom da populacija potencijalno može pojesti sav raspoloživi plijen, ukupna asimilacija hrane cijele populacije (\dot{p}_A) jednaka je asimilaciji ukupne dnevno dostupne hrane

$$\dot{p}_A = \frac{\kappa_X X W_V}{\Delta t} \quad (38)$$

pri čemu je X koncentracija hrane, W_V volumen sustava, κ_X učinkovitost asimilacije, a Δt vremenski korak modela (1 dan). Maksimalna količina hrane koju bi populacija u principu mogla asimilirati u jednom danu (\dot{p}_{Amax}) određuje se kao zbroj individualnih maksimalnih asimilacija (\dot{p}_{Amax_i} , i označava jedinku) svih N jedinki, a s obzirom na njihovu strukturnu duljinu L_i ,

$$\dot{p}_{Amax} = \sum_{i=1}^N \dot{p}_{Amax_i} = \sum_{i=1}^N \{ \dot{p}_{Am} \} s_{M_i} L_i^2. \quad (39)$$

Uvrštenjem jednadžbi 38 i 39 u izraz jednadžbe 37 dobiva se zajednički funkcionalni odgovor:

$$f_{comm} = \min \left(\frac{\dot{p}_A}{\dot{p}_{Amax}}, 1 \right) = \min \left(\frac{\kappa_X X W_V}{\Delta t \sum_{i=1}^N \{ \dot{p}_{Am} \} s_{M_i} L_i^2}, 1 \right). \quad (40)$$

Uputno je primijetiti kako je u slučaju obilne hrane brojnik u jednadžbi 40 jednak ili veći od nazivnika, pa će f_{comm} biti 1. U slučaju niske količine hrane, \dot{p}_A je niži od \dot{p}_{Amax} , pa će f_{comm} biti niži od 1.

DEB Algoritam DEB modula izvodi se za svaku jedinku zasebno, računajući energijske tokove i proizašlu energijsku dinamiku koja diktira rast, razvoj i razmnožavanje.

Individualna asimilacija, \dot{p}_{A_i} , izračunata je na klasični DEB način, ali vođena zajedničkim funkcionalnim odgovorom f_{comm} ,

$$\dot{p}_{A_i} = f_{comm} \{ \dot{p}_{Am} \} s_{M_i} L_i^2. \quad (41)$$

Nakon što je asimilacija poznata, preostali energijski tokovi i dinamika varijabli stanja slijede klasičnu DEB teoriju (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.1).

Koristeći jednadžbe pretvorbe (Poglavlje 3: Tablica 4) i odgovarajuće parametre (trenutno poglavlje, sekcija 6.2.2: Tablica 13), apstraktne DEB varijable prevedene su u biološke veličine, odnosno fizičku duljinu

$$L_w = \frac{V^{1/3}}{\delta_M}, \quad (42)$$

mokru masu

$$W_w = w \left(d_V V + \frac{\omega_E}{\mu_E} (E + E_R) \right), \quad (43)$$

i fekunditet

$$N_{jaja} = \kappa_R \frac{E_R}{E_0}. \quad (44)$$

Duljina i težina su zatim korištene za izračun Fultonovog kondicijskog indeksa (K), najčešće korištene metrike fiziološkog stanja ribe (Ricker, 1975; Nash i sur., 2006), kao omjer fizičke težine (g) i kubne duljine (cm³), skaliran faktorom 100 kako bi se vrijednost približila jedinici,

$$K = 100 \frac{W_w}{L_w^3}. \quad (45)$$

Energijska dinamika oplođenih jaja (embrija) računa se na isti način kao gore opisano, no s obzirom da se oni ne hrane, njihova asimilacija jednaka je 0.

Mrijest U ovom se modulu energija sadržana u *reprodukcijском međuspremniku* odraslih jedinki prenosi u gamete. Algoritam ovog modula izvodi se tijekom sezone mrijesta koja je za srdelu postavljena na 90 uzastopnih dana godišnje (od 180. do 270. dana). Svaka ženka mora biti uparena s jednim mužjakom kako bi se jaja mogla oploditi. Kada je uparena, ženka stvara po jednu nakupinu jaja u svakom vremenskom koraku, raspoređujući dio ukupne energije sadržane u *reprodukcijском međuspremniku*, a u skladu s učinkovitosti reprodukcije κ_R i proporcionalno trajanju sezone (broju dana) mrijesta. Broj jaja koji će nakupina sadržavati određen je ukupnom dodijeljenom energijom i početnom energijskom *rezervom* jaja, E_0 . Početna *rezerva* izračunava

se u skladu s majčnim učinkom, odnosno ovisno o gustoći rezerve energije majke $[E]$,

$$E_0 = \frac{E_{0max} - E_{0min}}{[E_m] - [E_{pmin}]} ([E] - [E_{pmin}]) + E_{0min} \quad (46)$$

gdje su $[E_m]$ i $[E_{pmin}]$ maksimalna i minimalna gustoća energije fertilne majke, koja proizvodi održiva jaja s maksimalnom, E_{0max} , odnosno minimalnom, E_{0min} , početnom energijskom rezervom.

Mrijest mužjaka obuhvaćen je na sličan način. Svaki mužjak može biti uparen s najviše 10 ženki. Iz njihovog *reprodukcijskog međuspremnika* se u svakom vremenskom koraku tijekom sezone mrijesta oduzima odgovarajući udio energije za stvaranje gameta, koje će oploditi jaja uparenih ženki.

Izlijeganje Iz svake nakupine oplođenih jaja koja su dosegla prag zrelosti za rođenje izleći će se pripadajući broj potomaka. Prilikom izlijeganja, dio ukupnog broja potomaka podliježe smrti u skladu s prirodnim mortalitetom, M_{egg} (Tablica 14). Preživjele ličinke zadržavaju konačnu strukturu (veličinu), *energijsku rezervu* i *zrelost* jajašca iz kojeg su se izlegle, a njihov *reprodukcijski međuspremnik* je prazan.

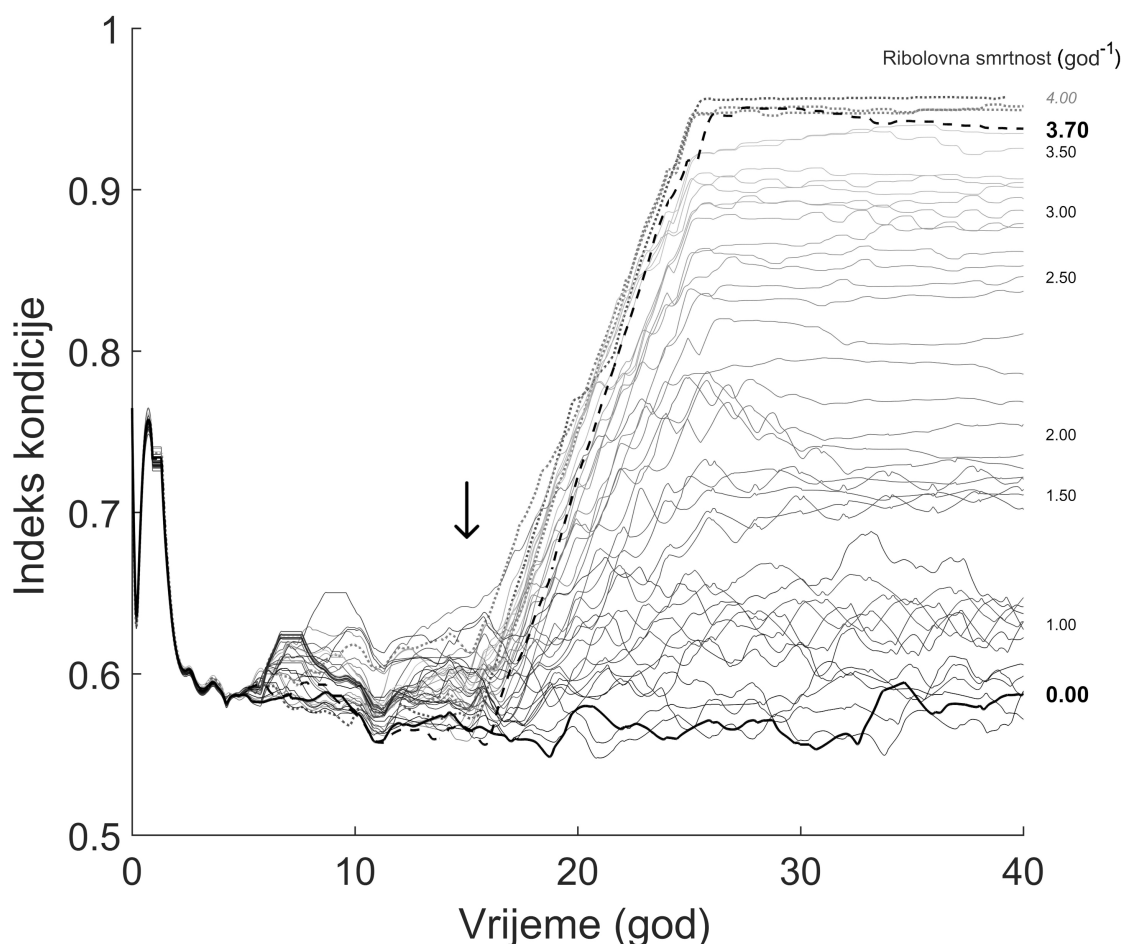
Sazrijevanje Modul sazrijevanja provjerava razinu zrelosti juvenilnih jedinki te u skladu s njom provodi prijelaz životnih faza. Svaka juvenilna jedinka metamorfozira iz ličinačkog oblika u oblik odrasle ribe nakon što dosegne prag zrelosti za metamorfozu. Proces metamorfoze očituje se na metabolizam kroz faktor ubrzanja s_M (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.6), a koji se u skladu s razinom zrelosti računa u sklopu ovog modula. Uz metamorfozu, ovaj modul prati i dostizanje spolne zrelosti - kada dostignu prag zrelosti za spolno sazrijevanje, juvenilne jedinke postaju odrasle, prestaju ulagati energiju u sazrijevanje i počinju se razmnožavati.

Starenje Modul starenja zadužen je za uvećavanje dobi svake jedinke za 1 dan na kraju svakog vremenskog koraka. Uz to, u njega je moguće definirati i dodatne provjere i funkcije koje ovise o starosti organizma.

6.2.5 Provođenje simulacija

Računalni program NetLogo kroz integrirani alat BehaviorSpace omogućava automatizirano postavljanje serije simulacija s različitim kombinacijama unaprijed definiranih ulaznih parametara. Za srdelu, simulirane su dvije razine dostupnosti hrane - visoka i niska - koje odgovaraju odabranim scenarijima nosivog kapaciteta okoliša. Unutar svakog scenarija proveden je niz simulacija određenih stopom ribolovne smrtnosti u rasponu od 0 do 4 godišnje, s korakom od 0,1: ukupno 41 simulacija za svaki od dva scenarija nosivosti. Svaka simulacija započela je s 15-godišnjim razdobljem bez ribolova kako bi se umanjio utjecaj prijelaznog perioda i dopustilo populaciji da prvo postigne ravnotežno stanje neeksploatirane populacije.

Nakon početnog perioda bez ribolova, konstantna stopa ribolovne smrtnosti specifična za simulaciju primjenjena je na populaciju u minimalnom trajanju od 25 godina (ukupno 40 godina simulacije; Slika 17). Simulacija traje dok populacija ne dosegne novo ravnotežno stanje ili dok ne izumre. Kriterij novog ravnotežnog stanja postignut je kada se dvogodišnji prosjek vrijednosti f_{comm} preklopi s 10-godišnjim prosjekom, odnosno kada se ova dva prosjeka razlikuju manje od $\pm 1\%$.



Slika 17. Kondicijski indeks srdele pri različitoj ribolovnoj smrtnosti za scenarij visokog nosivog kapaciteta okoliša. Linije odgovaraju 10-godišnjem pomičnom prosjeku kondicijskog indeksa odraslih ženki. Podebljana linija predstavlja neeksploatiranu populaciju, isprekidana linija odgovara maksimalnoj simuliranoj održivoj ribolovnoj smrtnosti (3,7 godišnje). Točkaste linije su simulacije pri stopama ribolovne smrtnosti $\geq 3,8$ godišnje, koje su rezultirale kolapsom populacije (prosječna veličina populacije manja od 10% početne veličine stoka). Strelica označava vrijeme uvođenja ribolovne smrtnosti, na kraju 15. godine simulacije. Oznake s desne strane predstavljaju trenutne stope ribolovne smrtnosti koje odgovaraju pripadajućim linijama; označena je samo svaka peta simulacija, a ribolovna smrtnost koja uzrokuje kolaps populacije označena je kurzivom. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2023).

Inicijalizacija simulacije Inicijalizacija simulacije modela sastoji se od postavljanja DEB i IBM parametara, okolišnih uvjeta i početne populacije. Početna veličina populacije postavljena je tako da bude blizu ravnotežne vrijednosti neeksploatirane populacije, a sastoji se samo od odraslih jedinki, s omjerom muškog u odnosu na ženski spol unutar raspona zabilježenog za srdelu (0,88 - 1,28; Mustač i Sinovčić 2010; Keznine i sur. 2020). Početna veličina svake jedinke nasumično je dodijeljena iz normalne distribucije sa srednjom vrijednosti koja odgovara uobičajenoj duljini (20 cm; Froese i Pauly 2022a) i standardnom devijacijom od 5 cm. Starost jedinke je određena prema skaliranoj duljini ($\text{duljina}/\text{maksimalna duljina}$), a težina, *struktura* i *rezerva* izvedeni su iz duljine pomoću jednadžbi pretvorbi (Poglavlje 3: Tablica 4), uz pretpostavku funkcionalnog odgovora $f = 0,8$. *Zrelost* je postavljena na maksimalnu vrijednost, odnosno *zrelost* spolnog sazrijevanja, a *reprodukcijski međuspremnik* jedinki je prazan. Volumen modeliranog okoliša odabran je prema zahtjevima modeliranja za svaki od scenarija - dovoljno mali da smanji vrijeme trajanja izračuna, no dovoljno velik da se izbjegne nasumično izumiranje početne populacije. Početne osnovne postavke za niski / visoki nosivi kapacitet okoliša bile su:

- Volumen sustava (I): 5000 / 500
- Količina hrane (J/I): 230 / 11500 (statična hrana); 460 / 23000 (kemostatska dinamika)
- Početni broj jedinki (mužjaka; ženki): 500; 500 / 2000; 2000

6.2.6 Analiza podataka

Karakteristike jedinki (duljina, težina, kondicijski indeks, energijska rezerva i dob spolnog sazrijevanja) i populacije (brojnost, biomasa stoka i biomasa ulova) bilježene su u svakom vremenskom koraku. Svi snimljeni podaci su obrađeni, analizirani i vizualizirani pomoću računalnog programa MATLAB R2011b (MATLAB, 2011). Statistički značaj utjecaja nosivog kapaciteta okoliša na individualna i populacijska svojstva preživjelih populacija testiran je neparametrijskim Wilcoxon testom za uparene podatke. Regresija prikazana na Slikama 18 i 19 je robustni pomični prosjek vrijednosti zabilježen na kraju simulacije, u ravnotežnom stanju populacije, dobiven korištenjem ponderiranih linearnih najmanjih kvadrata i modela polinoma drugog stupnja: smooth funkcija s rloess metodom i rasponom od 0,7. U svrhu vizualizacije, rezultati brojnosti populacije su \log_{10} transformirani.

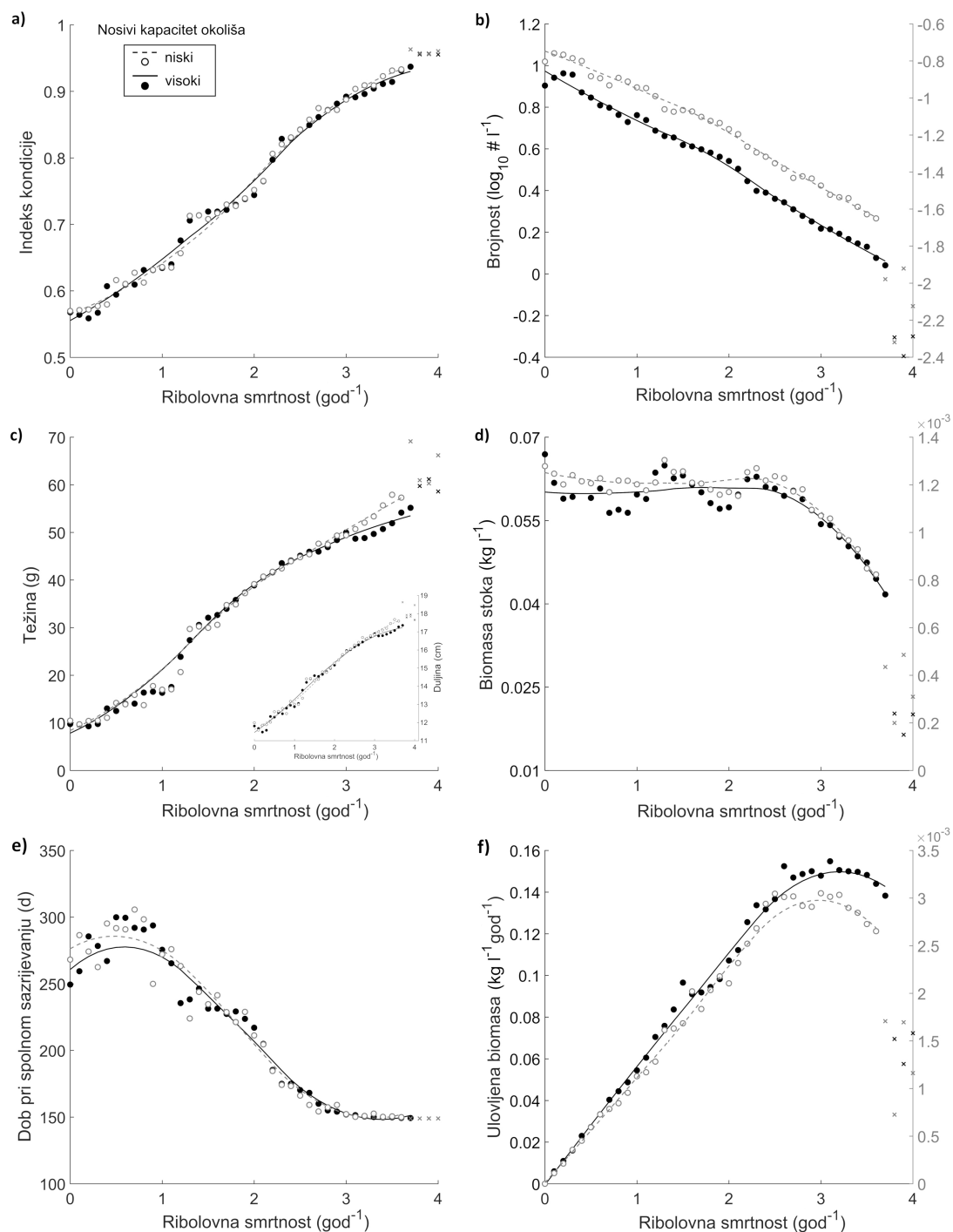
6.3 Rasprava o rezultatima

Kompozitni DEB-IBM model realistično simulira životne značajke srdele te bilježi dinamiku populacije koja proizlazi iz njih. Sve fiziološke karakteristike opažene u ravnotežnom stanju populacije su unutar prijavljenih raspona. Ribolovna smrtnost utječe na veličinu populacije, a time i na razinu intraspecifične kompeticiju za hranu. Posljedično, kompeticija utječe na modelirane individualne karakteristike. Nosivi kapacitet okoliša ima značajan utjecaj na sva mjerena svojstva populacije, ali, iznenađujuće, učinci kapaciteta na individualne karakteristike nisu značajni. Isti trendovi, kao i raspon vrijednosti, zabilježeni su i u slučaju korištenja alternativne dinamike hrane (kemostat).

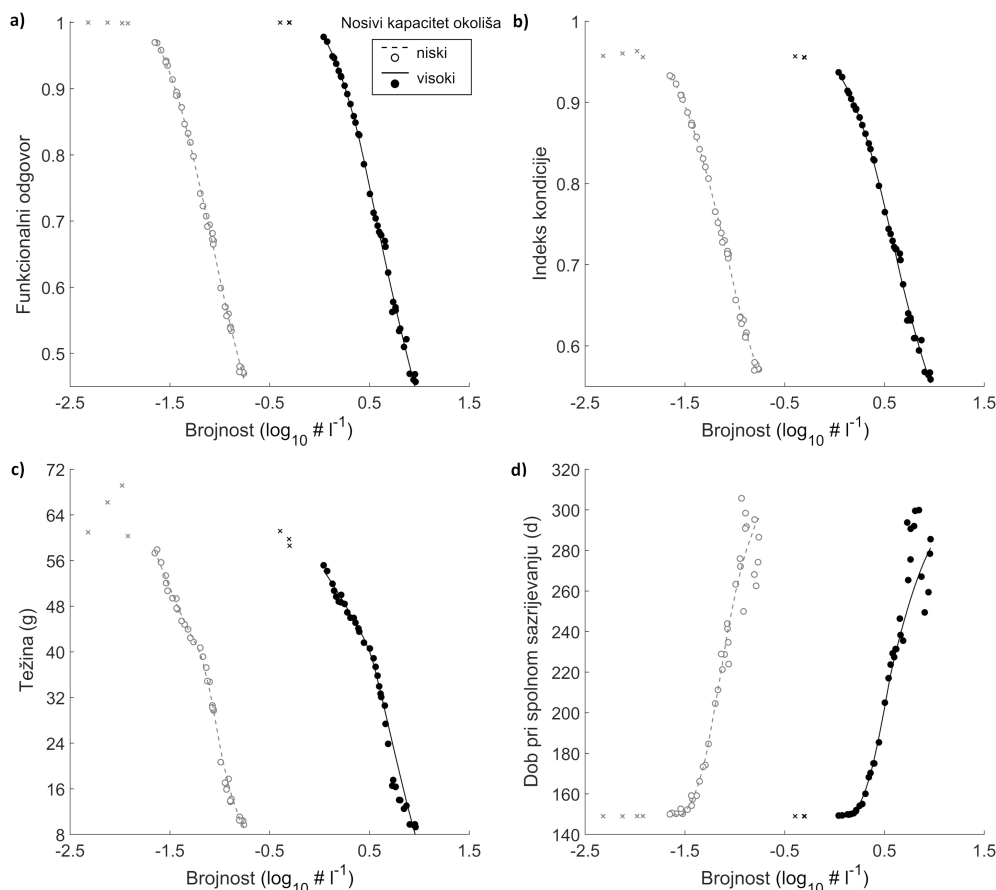
Utjecaj ribolova Najveća održiva ribolovna smrtnost srdele, F_{ms} , koja ne dovodi do kolapsa populacije, slična je u oba scenarija nosivog kapaciteta okoliša, te iznosi 3,7 i 3,6 godišnje za visoku odnosno nisku nosivost (Slika 18). Prosječni kondicijski indeks, težina i duljina ribe pozitivno su korelirani s porastom ribolovne smrtnosti (Slika 18a i c). Za obje razine nosivog kapaciteta, najviši kondicijski indeks zabilježen je na F_{ms} pri čemu iznosi 0,94 za višu, odnosno 0,93 za nižu nosivost. Dob pri spolnom sazrijevanju smanjuje se kako se ribolovna smrtnost povećava te se kreće u rasponu od oko 270 dana u neeksploatiranoj populaciji, do 150 dana pri F_{ms} (Slika 18e). Veličina ribolovnog stoka je u negativnoj korelaciji s ribolovnom smrtnošću (Slika 18b), a biomasa stoka stagnira do stope smrtnosti od 2,5 godišnje, nakon čega pada (Slika 18d). U oba scenarija nosivog kapaciteta, veličina neeksploatiranog stoka je oko 7 puta veća, a njegova biomasa je oko 1,6 puta veća u usporedbi s pripadajućim vrijednostima na F_{ms} . Biomasa ulovljene ribe raste s porastom ribolovne smrtnosti do 3,1 i 3 godišnje, te naglo pada iznad 3,4 i 3,2 (Slika 18f), za scenarij visoke odnosno niske nosivosti.

Utjecaj nosivog kapaciteta okoliša Nosivi kapacitet okoliša određuje maksimalnu brojnost jedinki koju populacija može postići. Očekivano, veći nosivi kapacitet podržava veću brojnost. U oba scenarija nosivog kapaciteta, brojnost se smanjuje s povećanjem ribolovnog mortaliteta (Slika 18b) te rezultira jednakim obrascem odnosa između individualnih karakteristika jedinki i njihove brojnosti (Slika 19). Prosječni funkcionalni odgovor (kao indikator dostupnosti hrane po jedinci), kondicijski indeks i težina negativno su korelirani s veličinom stoka. Najveći kondicijski indeks zabilježen je pri najnižoj brojnosti, dok je najmanji kondicijski indeks zabilježen pri visokoj brojnosti, te iznosi 0,56 u oba scenarija (Slika 19b). Prosječna težina jedinke se smanjuje s oko 56 na 9 grama, kako se veličina stoka povećava (Slika 19c). Dob pri spolnom sazrijevanju raste s povećanjem brojnosti stoka kao posljedica veće intraspecijske kompeticije za hranu (Slika 19d). U skladu s terenskim opažanjima da srdela spolnu zrelost uglavnom postiže unutar prve godine života (Véron i sur., 2020; Froese i Pauly, 2022a), simulirana dob pri spolnom sazrijevanja kreće se od 150 dana pri niskoj brojnosti do oko 300 dana pri visokoj brojnosti, u oba scenarija nosivog kapaciteta.

Kemostatska dinamika hrane Provedba simulacija s alternativnom - kemostatskom - dinamikom hrane, rezultira jednakim trendovima promjena karakteristika jedinki i populacija s obzirom na ribolovnu smrtnost (Slike 20 i 21). I u slučaju dinamičke, kao i statične hrane, jedinke se natječu za resurse: povećanje veličine populacije smanjuje dostupnost hrane po jedinci. Niža dostupnost hrane zatim dovodi do manjih energijskih rezervi kao i smanjene reprodukcije, što u konačnici rezultira i promjenu kondicijskog indeksa u ovisnosti o brojnosti populacije. Ovakav trend bi se stoga mogao primijetiti u svim sustavima koji su ograničeni hranom, a u kojima dolazi do intraspecijske kompeticije za hranu.

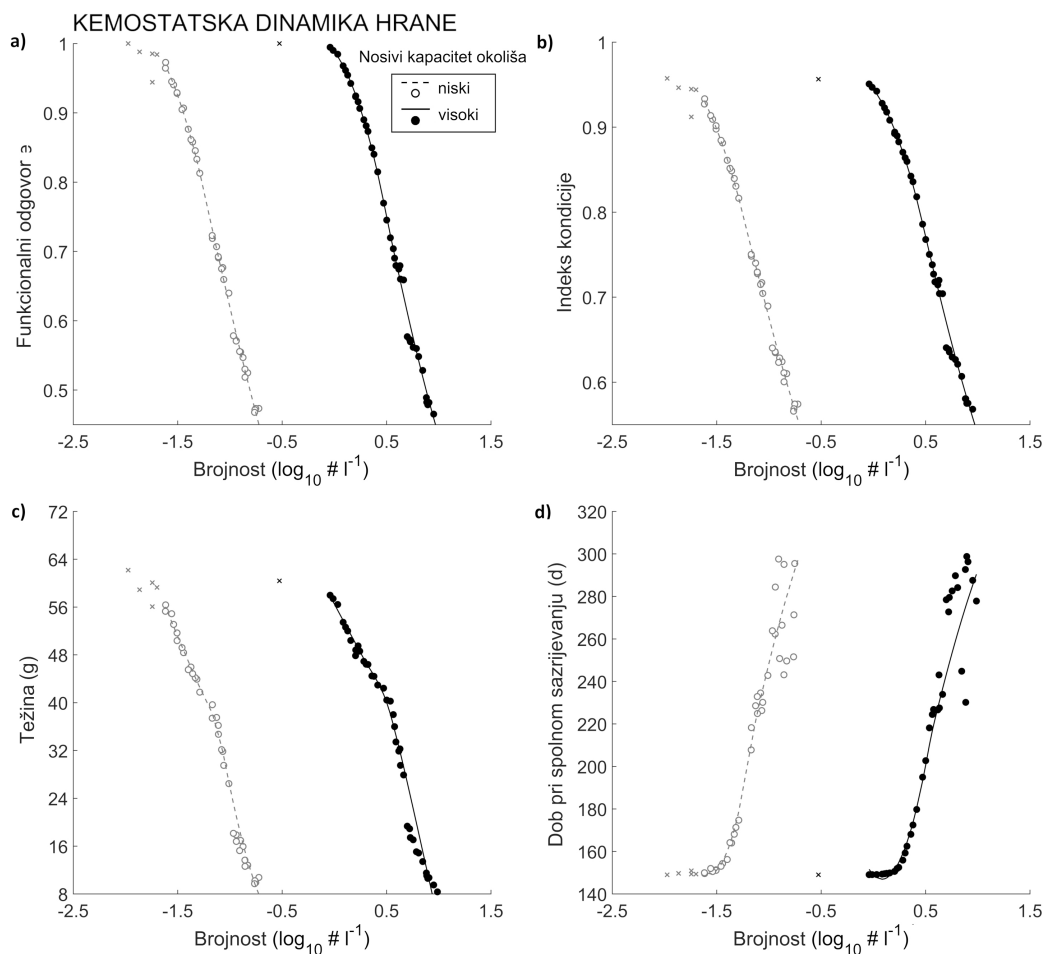


Slika 18. Utjecaj ribolovne smrtnosti na individualne (lijevi paneli) i populacijske (desni paneli) značajke srdele, za visoku i nisku nosivost okoliša. Markeri predstavljaju 10-godišnji prosjek zabilježen na kraju svake simulacije, a linije su regresije pomičnih prosjeka, primijenjene na nekolabirane populacije (kružići); X markeri odgovaraju kolabiranim populacijama (prosječna veličina populacije ispod 10% početne veličine). Desne vertikalne osi na panelima (b), (d) i (f) odgovaraju scenariju niske nosivosti. Individualni kondicijski indeks (a), težina (c) i duljina (c - umetak) povećavaju se, a vrijeme postizanja spolne zrelosti (e) smanjuje se s ribolovnom smrtnošću u oba scenarija. Veličina ribolovnog stoka (b) smanjuje se s ribolovnom smrtnošću za oba scenarija, dok biomasa stoka stagnira do ribolovne smrtnosti 2,5 godišnje te se nakon toga smanjuje (d). Ulovljena biomasa (f) raste do ribolovne smrtnosti od oko 3 godišnje, a nakon toga se smanjuje. *Napomena:* Za vizualizaciju brojnosti (panel b) korištena je \log_{10} skala. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2023).



Slika 19. Funkcionalni odgovor i individualne karakteristike odrasle sredele kao funkcije brojnosti (veličine stoka) u ravnotežnom stanju populacije, za scenarije niskog i visokog nosivog kapaciteta okoliša. Marker i linije predstavljaju 10-godišnji prosjek zabilježen na kraju svake simulacije, a X markeri odgovaraju kolabiranim populacijama (prosječna veličina populacije ispod 10% početne veličine). Funkcionalni odgovor (a), kondicijski indeks (b) i težina (c) se smanjuju, dok dob pri spolnom sazrijevanju (d) raste s brojnošću, u oba scenarija nosivosti. *Napomena:* brojnost (x-os) je \log_{10} transformirana radi lakše vizualizacije. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2023)

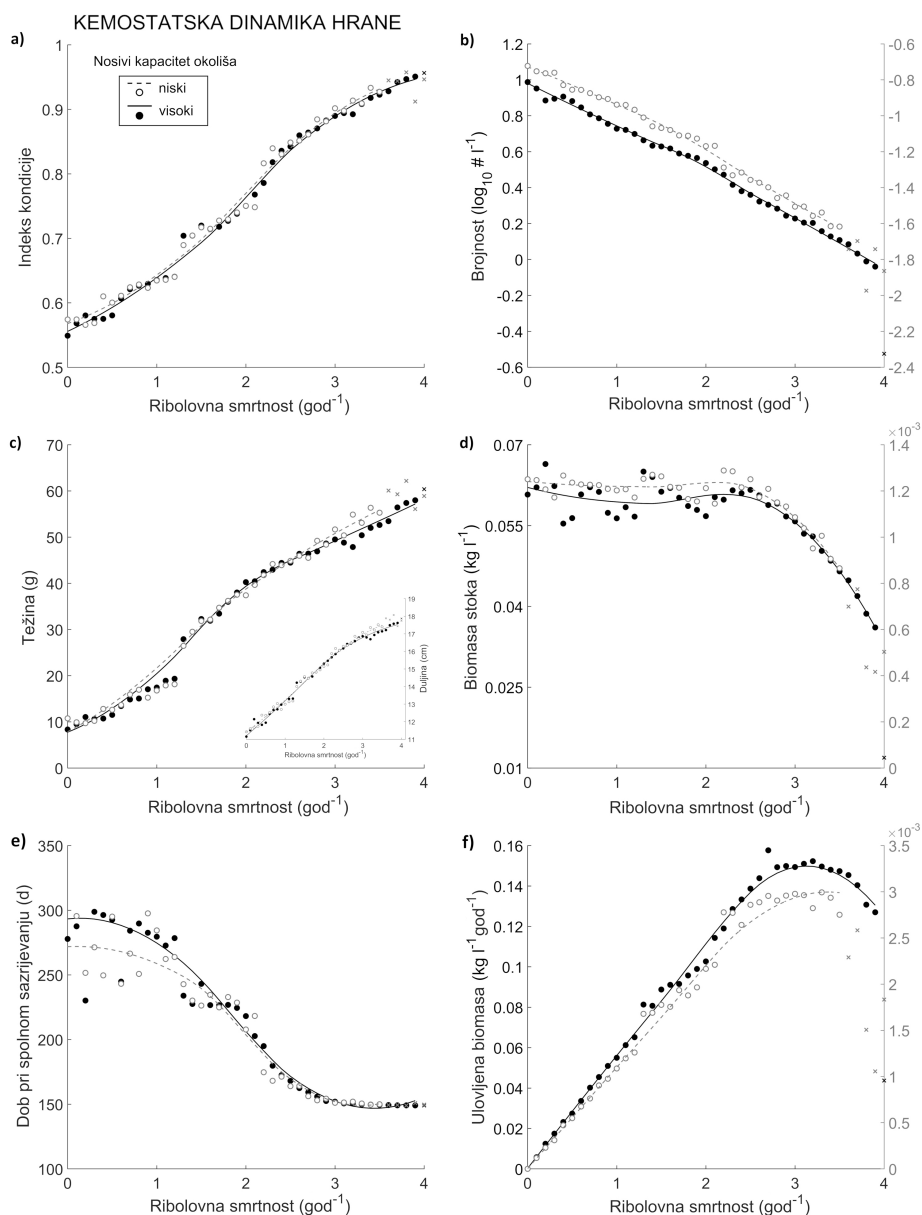
Univerzalnost modela S obzirom da je intraspecijska kompeticija za resurse univerzalno svojstvo populacija (Ward i sur., 2006), kvalitativna korelacija između kondicijskog indeksa i veličine populacije u odnosu na nosivi kapacitet okoliša također je univerzalna značajka, a ne funkcija parametara specifičnih za pojedinu vrstu. Kondicijski indeks se povećava samo ako povećanje težine prestigne povećanje volumena (kub duljine) - a ova pojava je zapravo uvijek točna. Naime, svaki organizam izložen većoj dostupnosti hrani će se udebljati, odnosno imat će više energijskih rezervi u odnosu na svoju veličinu, koje tada i više pridonose njegovoj težini. Ovaj koncept jedan je od glavnih zahtjeva bilo kojeg bioenergijskog modela, uključujući i DEB modele (Kooijman i sur., 2020). Uz to, mehanizmi ugrađeni u DEB i IBM pristup modeliranja su univerzalni, što implicira da su promatrani odnosi između kondicijskog indeksa i karakteristika populacije također univerzalni.



Slika 20. Funkcionalni odgovor i individualne karakteristike odrasle srdele kao funkcije brojnosti (veličine stoka), u ravnotežnom stanju populacije, za scenarije niskog i visokog nosivog kapaciteta okoliša, s kemostatskom dinamikom hrane. Sve oznake jednake su onima kako je navedeno u opisu Slike 19. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2023).

Ovisnost o gustoći populacije Ovisnost karakteristika jedinki i populacije o gustoći populacije (eng. *density-dependence*) igra značajnu ulogu u dinamici populacije i stanju jedinki. Ovisnost o gustoći često je uvedena kroz negativan učinak na razmnožavanje, rast i/ili preživljavanje, koji se povećava s veličinom populacije (van Gemert i Andersen, 2018), a temeljni uzrok ovisnosti o gustoći je intraspecifična kompeticija za resurse, često hranu (Amundsen i sur., 2007; Hazlerigg i sur., 2012). Ovaj mehanizam je inherentno obuhvaćen predstavljenim DEB-IBM pristupom, čime se izbjegavaju klasične ad-hoc pretpostavke i dodatni parametri kako bi se adresirala ovakva ovisnost. Međutim, drugi mehanizmi ovisnosti o gustoći također mogu biti aktivni, što trenutni model ne uzima u obzir. Na primjer, smrtnost ovisna o gustoći (Rose i sur., 2001; Stige i sur., 2019) ili pojava kanibalizma (Ricard i sur., 2016; Canales i sur., 2020) mogu ograničiti veličinu populacije znatno ispod razine koju bi ograničila dostupnost hrane. U ovakvim slučajevima, kada drugi čimbenici kontroliraju rast populacije, populacija možda nikada neće dosegnuti stanje u kojem je kompeticija za hranom dovoljno izražena da utječe na energijski status jedinke i, posljedično, na individualna svojstva kao što je kondicijski indeks.

Okolišne fluktuacije Kompozitni model trenutno u obzir ne uzima sezonske fluktuacije okolišnih čimbenika za koje je poznato da utječu na fiziološko stanje i reproduktivni učinak organizma (Morgan i sur., 2010; Mazumder i sur., 2016). Tako je, radi jednostavnosti, temperatura konstantna u svim provedenim simulacijama, iako je poznato da promjene temperature utječu na brzinu fizioloških procesa. Međutim, ove fluktuacije ne utječu na povratnu spregu između hrane i veličine populacije, stoga njihovo uvođenje ne bi promijenilo promatrane trendove između kondicijskog indeksa i veličine populacije. Ukoliko je potrebno, ove fluktuacije moguće je uvesti putem korekcijskog faktora koji utječe na stopu asimilacije i održavanja, te vodljivost energije, kako je već prethodno opisano (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.5).



Slika 21. Utjecaj ribolovne smrtnosti na individualne (lijevi paneli) i populacijske (desni paneli) značajke srdele, za visoku i nisku nosivost okoliša, s kemostatskom dinamikom hrane. Sve oznake jednake su onima kako je navedeno u opisu Slike 18. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2023).

7 PROSTORNO EKSPLICITNO DEB MODELIRANJE

Mjera zaštite okoliša usmjerena na odabir pogodnih lokacija za uspostavu akvakulturnih postrojenja eksplicitno je definirana u sklopu „Izvešća o provedenom postupku strateške procjene utjecaja na okoliš za nacionalni plan razvoja akvakulture za razdoblje do 2027. godine“, Nacionalnog plana razvoja akvakulture, kroz Mjeru 3.1 *Uspostavljanje ravnoteže između održivog razvoja akvakulture, zaštite prirode i prilagodbe klimatskim promjenama* (MPOLJ-RH, 2022a,b). Točka 12. navedene Mjere glasi:

„Prioritet dati provođenju aktivnosti utvrđivanja i kartiranja najpovoljnijih područja za razvoj akvakulture i područja gdje bi akvakulturu trebalo isključiti.“

(MPOLJ-RH 2022a, str. 7),

čime se naglašava važnost odabira lokacije, odnosno isključivanje onih koje je potrebno sačuvati od utjecaja. Osim toga, 1. točka Mjere eksplicitno ističe da je neophodno *„izbjegavati negativne utjecaje na područja rasprostranjenosti ciljnih stanišnih tipova“* (MPOLJ-RH 2022a, str. 8) u koje spadaju staništa morskih cvjetnica, grebeni, morske špilje, staništa važnih halofita i određene vrste dna. Sve odluke Nacionalnog plana donešene su u skladu s Europskom strategijom razvoja akvakulture (Europska komisija, 2021), a također se poklapaju i s ciljevima niza Europskih inicijativa, kao što su EU Mission Starfish, Farm2Fork i Blue Economy, te globalnih pokreta uključujući FAO Blue Transformation (FAO, 2022a) i Ciljeva za održivi razvoj Ujedinjenih Naroda (Hambrey, 2017). Uspješna provedba ovih strategija nedvojbeno ovisi o donošenju odgovarajućih menadžerskih odluka koje usklađuju akvakulturnu proizvodnju sa zahtjevima tržišta, a s obzirom na okolišne čimbenike, uzimajući u obzir socio-ekonomske i ekološke aspekte ove industrije (Young i sur., 2006; Dumas i sur., 2010). Osim toga, održivi razvoj akvakulture moguć je jedino uz stalna ulaganja u cjelokupni sektor (Cherry, 2021; Pedersen i Tang, 2021). Kako bi se to postiglo, potrebno je unaprijediti razumijevanje utjecaja okolišnih uvjeta, osobito u kontekstu klimatskih promjena, te uspostaviti jasnu komunikaciju prema potencijalnim investitorima, uz preporuke mjera prilagodbi koje će povećati dobit i umanjiti eventualne gubitke.

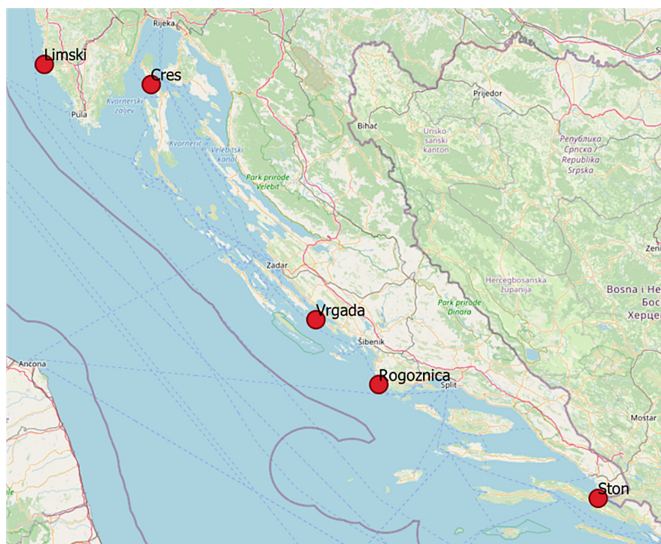
Poznavanje ključnih indikatora uspješnosti akvakulturnog uzgoja kao što su vrijeme uzgoja do tržišne veličine, indeks konverzije hrane i rizik od bolesti, te mogućnost njihovog predviđanja, temeljna su znanja koja podupiru donošenje i provođenje adekvatnih mjera. Kako je već spomenuto (Poglavlje 5: Marikultura) većina uzgojnih postrojenja nalazi se u otvorenim kavezima direktno izloženim promjenjivim uvjetima, te je odabir pogodne lokacije ključan. Lokacija mora osigurati povoljne uvjete za rast ribe, no istovremeno poštivati mjere očuvanja okoliša spomenutog Nacionalnog plana razvoja akvakulture (MPOLJ-RH, 2022b) i Europske strategije razvoja akvakulture (Europska komisija, 2021). Povezivanje rasta riba s lokalno specifičnim uvjetima prirodan je korak naprijed u modeliranju kako bi se dobile relevantne informacije za adekvatno planiranje i optimizaciju uzgojnog procesa, sada i u budućnosti.

U ovom poglavlju prikazana je primjena klasičnog *abj* DEB modela za simuliranje rasta komarče koristeći lokalno specifične temperaturne uvjete. Preliminarno su provedene simulacije rasta na odabranim hrvatskim uzgajalištima, uz vizualizaciju rezultata u geografskom informacijskom sustavu (GIS). Također su kvantificirani učinci budućih temperaturnih uvjeta, odnosno klimatskih scenarija Međuvladinog panela o klimatskim promjenama (IPCC, 2014), na ključne faktore akvakulture komarče u Sredozemlju, u suradnji s kolegama iz Zavoda za kvantitativnu ekologiju Odjela za biologiju Sveučilišta u Osijeku. Kroz istu suradnju razvijen je i prototip alata koji objedinjuje simulacije u pristupačnu web aplikaciju koja omogućuje uvid u relativne promjene performansi uzgoja s obzirom na uzgajanu vrstu i odabrani scenarij.

7.1 Simulacije rasta na hrvatskim uzgajalištima

U sklopu AqADAPT projekta (HRZZ IP-2018-01-3150) odabrano je 5 uzgajališta na kojima je provedena preliminarna evaluacija rasta komarče (Slika 22):

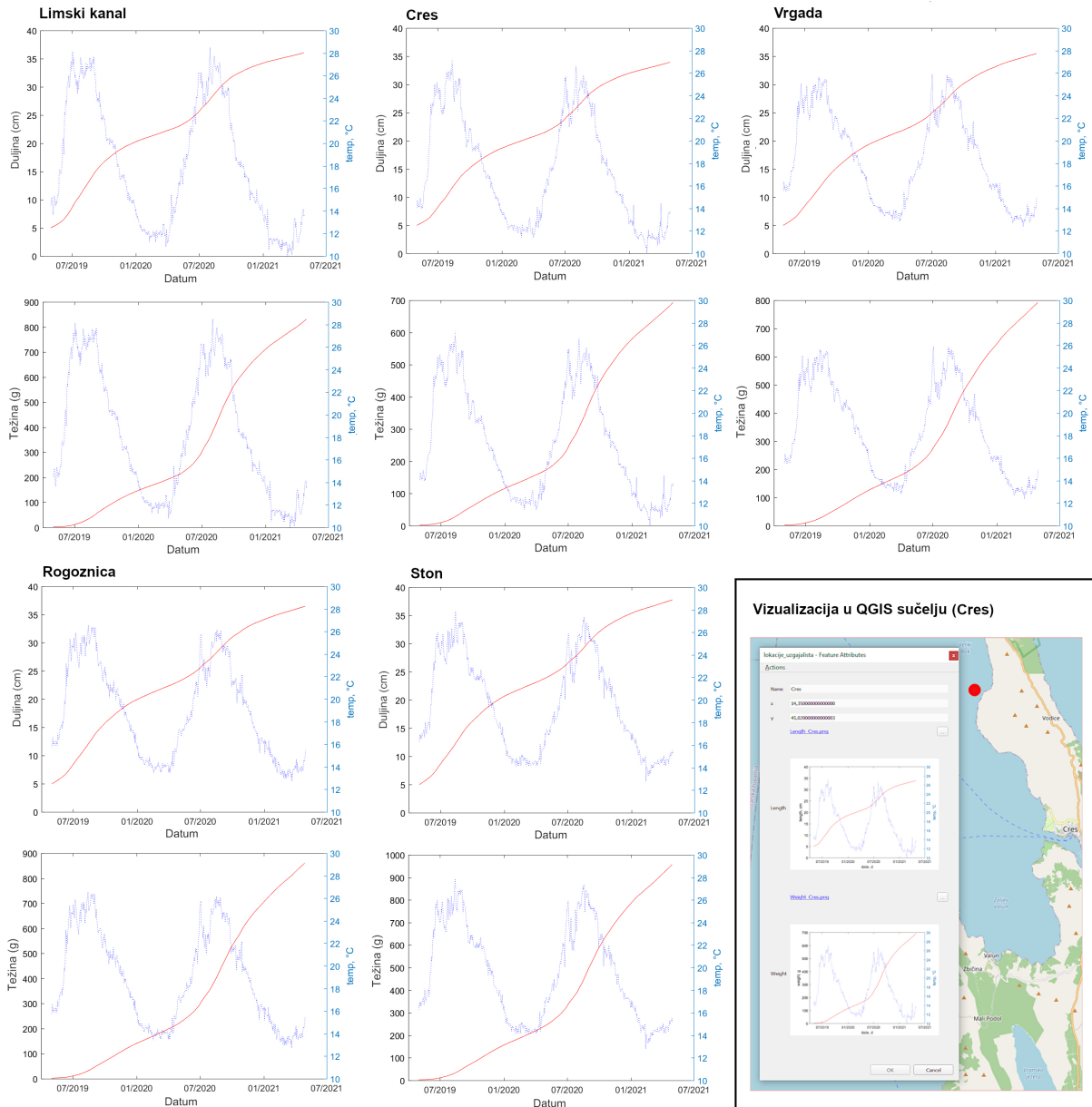
- Limski kanal - 45,12 °N, 13,60 °E
- Cres - 45,02 °N, 14,35 °E
- Vrgada - 46,84 °N, 15,51 °E
- Rogoznica - 43,51 °N, 15,95 °E
- Ston - 42,93 °N, 17,49 °E



Slika 22. Lokacije odabranih uzgajališta riba u Hrvatskoj. Koordinate lokacija dane su u tekstu iznad. Karta izrađena u QGIS programu (QGIS.org, 2020).

Za navedene lokacije preuzeti su temperaturni podaci s Europske platforme Copernicus. Iz cjelokupnog seta podataka za Mediteranski bazen (CMEMS, 2023), u QGIS programu (QGIS.org, 2020) su ekstrahirani oni vezani na koordinate odabranih uzgajališta, pri čemu je iz višegodišnjeg vremenskog niza izdvojen period od dvije godine, od 1. svibnja 2019. do 30. travnja 2021., kao reprezentativni uzgojni ciklus.

Koristeći klasični *abj* DEB model za komarču opisan u poglavlju Marikultura (Poglavlje 5, potpoglavlje 5.2), pokrenute su simulacije rasta ribe nasadne veličine 5 cm s dostupnom relativnom količinom hrane koja odgovara funkcionalnom odgovoru $f = 0.9$. Simulacije su tjerane odgovarajućim temperaturnim podacima za svaku odabranu lokaciju, u programu MATLAB (MATLAB, 2011). Dobiveni rezultati, odnosno krivulje rasta u duljinu i težinu, su zatim dodani kao grafički atribut pripadajućoj lokaciji u QGIS sučelju (Slika 23).



Slika 23. Rezultati simulacija rasta komarče na odabranim hrvatskim uzgajalištima, tjerani pripadajućim temperaturnim podacima preuzetih sa Copernicus platforme (CMEMS, 2023). Desno dolje, uokvireno, prikazana je vizualizacija rezultata simulacija za lokaciju Cres, kao grafički atribut u QGIS sučelju (QGIS.org, 2020).

7.2 Modeliranje utjecaja klimatskih promjena na regionalnoj skali

Rezultati predstavljeni u ovom potpoglavlju proizašli su iz uske suradnje s kolegama iz Zavoda za kvantitativnu ekologiju Odjela za biologiju Sveučilišta u Osijeku, koji su zaslužni za tehničku izvedbu ovog dijela istraživanja, odnosno (i) dobavljanje i pohranu podataka klimatskih scenarija, (ii) integriranje DEB modela u programski algoritam za provođenje simulacija na široj prostornoj i vremenskoj skali, (iii) provođenje niza simulacija za odabrane scenarije, i (iv) formatiranje rezultata u pristupačni format za što lakšu daljnju manipulaciju i vizualizaciju.

7.2.1 Klimatski scenariji

Putevi reprezentativne koncentracije (eng. *Representative Concentration Pathway*, RCP) predstavljaju skup od četiri klimatska scenarija do kraja 21. stoljeća, a formulirao ih je Međuvladin panel o klimatskim promjenama (eng. *Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC) 2014. godine u sklopu svog 5. izvješća o procjeni (IPCC, 2014). Ovim se scenarijima iskazuju različiti potencijalni klimatski ishodi – RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 i RCP8.5 – pri čemu broj odražava dodatno zračenje (izraženo u W/m^2) u 2100. godini kao posljedicu emisije stakleničkih plinova i drugih čimbenika, u odnosu na predindustrijsko vrijeme (status zračenja u 2011. u odnosu na predindustrijsku razinu iznosila je $2,3 W/m^2$; IPCC 2014). Počevši od 2021. pa do ožujka 2023., formulacijom 6. izvješća o procjeni IPCC-a predstavljeno je 5 novoprilagođenih klimatski scenarija, tzv. Zajednički društveno-ekonomski putevi (eng. *Shared Socioeconomic Pathway*, SSP; IPCC 2021). Ovi scenariji utemeljeni su na potencijalnim svjetskim socio-ekonomskim i tehnološkim putanjama 21. stoljeća, te su povezani s klimatskim politikama kako bi se prikazali različiti klimatski ishodi za kraj stoljeća. Međutim, SSP scenariji tek su u začetku uključivanja u novijim istraživanjima, dok RCP scenariji prevladavaju u dosadašnjoj literaturi. U skladu s tim, u sklopu doktorata su za predviđanja utjecaja promjene klime na rast riba također korišteni RCP klimatski scenariji, kako bi rezultate mogli staviti u kontekst dosadašnjih spoznaja. Odabrani su umjereni RCP 4.5 scenarij s prosječnim porastom temperature od $1.8^{\circ}C$, odnosno pesimistični RCP 8.5 scenarij s prosječnim porastom od $3.7^{\circ}C$ (IPCC, 2013). Ključni podaci dobiveni iz ovih klimatskih scenarija jesu upravo predviđanja promjena temperature u skladu s pripadajućom koncentracijom stakleničkih plinova - ovi podaci su javno dostupni putem Copernicus Climate Change servisa (C3S, 2020).

7.2.2 Utjecaj temperature

Utjecaj temperature na metabolizam u DEB model je uključen putem Arrheniusove relacije koja određuje korekcijski faktor za brzinu metaboličkih procesa ispod i iznad referentne temperature ($T_{ref} = 20^{\circ}C$, Kooijman 2010). Za potrebe modeliranja na većoj prostornoj skali, primijenjena je proširena Arrheniusova formulacija koja, za razliku od osnovne formulacije (Poglavlje 3, potpoglavlje 3.5), uključuje korekciju i za gornju granicu raspona temperaturene tolerancije, te

je integrirana u obliku:

$$k(T) = \begin{cases} k_0 \cdot s_A(T), & \text{ako } T < T_{ref} \\ k_0 \cdot s_A(T) \cdot s_H(T), & \text{ako } T \geq T_{ref}, \end{cases} \quad (47)$$

gdje je k_0 brzina metabolizma na referentnoj temperaturi (T_{ref}), a izrazi

$$s_A(T) = e^{T_A \left(\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{T} \right)} \quad (48)$$

$$s_H(T) = \left(1 + e^{T_{AH} \left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T_{ref}} \right)} \right) \cdot \left(1 + e^{T_{AH} \left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T} \right)} \right)^{-1}$$

predstavljaju klasičnu Arrheniusovu formulaciju za korekciju na danju temperaturi T ($s_A(T)$), te utjecaj gornje granice raspona termalne tolerancije ($s_H(T)$). Korištene su sljedeće vrijednosti temperaturnih parametara:

Arrheniusova temperatura	T_A	8414 K
Arrheniusova temperatura gornje termalne granice	T_{AH}	84842 K
Gornja temperaturna granica	T_H	301,15 K (28°C)
Referentna temperatura	T_{ref}	293,15 K (20°C)

Gornja temperaturna granica ($T_H = 28^\circ\text{C}$) je specifična za komarču (Kaya Öztürk i sur., 2020), a T_{AH} koja određuje stopu smanjenja metaboličkih stopa iznad T_H , zbog nedostatka podataka za komarču, preuzeta je od lubina (Lika i sur., 2018).

7.2.3 Indikatori akvakulture

Kako bi se dobio uvid u utjecaj klimatskih promjena na akvakulturnu proizvodnju, iz rezultata DEB modela procijenjeni su ključni indikatori akvakulture:

1. Vrijeme do tržišta (eng. *time to market* - TTM): vrijeme uzgoja potrebno da riba dosegne prosječnu tržišnu veličinu (400 grama za komarču; Seginer i Ben-Asher 2011). Indikator je važan jer utječe na troškove infrastrukture i osoblja, a s obzirom na godišnji proizvodni kapacitet.
2. Indeks konverzije hrane (eng. *feed conversion ratio* - FCR) na 400 g: budući da hrana čini do 60% troškova proizvodnje akvakulture, promjene u FCR mogu značajno utjecati na troškove proizvodnje. Izračunat je iz količine pojedene hrane kao

$$\text{FCR} = \frac{\text{ukupna pojedena hrana (g suhe mase)}}{\text{prirast težine (g suhe mase)}}.$$
3. Težina nakon 2 godine: veća masa ribe postaje sve popularnija na tržištu, a ciklus rasta zaokružen na cijelu godinu pomaže učinkovitom korištenju infrastrukture.
4. FCR nakon 2 godine: pomaže procjeni troškova proizvodnje dvogodišnjeg ciklusa rasta.

Uz to, promatrana su i dva okolišna pokazatelja koji određuju prikladnost za uzgoj komarče i potencijalno drugih vrsta: (i) prosječna temperatura mora kao odraz klimatskih promjena i (ii) broj dana s temperaturom mora jednakom ili višom od 28°C, granicom iznad koje je komarča izložena povećanom stresu i smanjenom rastu (Kaya Öztürk i sur. 2020 i pripadajuće reference).

7.2.4 Postavke simulacija i izračuni

Za simulacije rasta korištene su srednje dnevne temperature površine mora prethodno opisanih klimatskih scenarija. Simulacije su provedene za dvogodišnji uzgojni ciklus u tri vremenska razdoblja, s početkom 1. travnja 2021. godine (referentno), 2051. godine (srednjoročno) i 2091. godine (dugoročno). Odabrana je nasadna veličina riblje mlađi od 6.5 cm, koja odgovara težini od 4.78 grama (uz pretpostavku da je mlađ hranjena do sita te prilikom nasada ima maksimalnu energijsku rezervu), što je u rasponu uobičajene nasadne veličine komarče (Ökte, 2002; EFSA, 2008). Za vrijeme trajanja simulacija, pretpostavljena je relativno visoka dostupnost hrane ($f = 0.9$), no malo ispod *ad libitum* - ovakva strategija preporuča se u akvakulturi s ciljem izbjegavanja nedovoljnog ili prekomjernog hranjenja uz optimizaciju troškova (White, 2008; Bonaldo i sur., 2010).

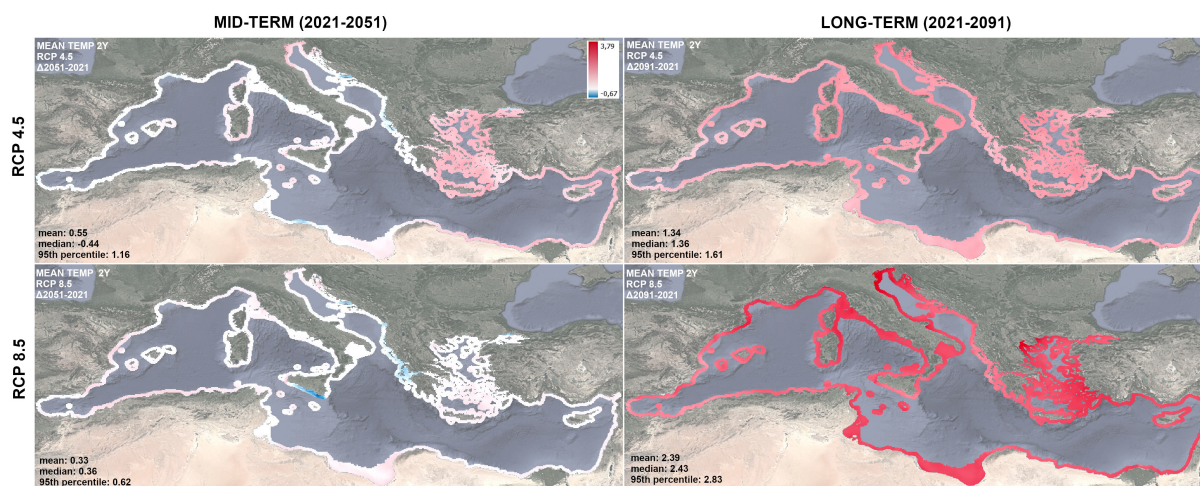
Količina unesene hrane važna je za izračun FCR indikatora, pa je ona praćena tijekom uzgojnog ciklusa kao zbroj energijskih tokova ingestije \dot{p}_X . Ovaj je zbroj preveden u suhu težinu hrane koristeći indekse konverzije hrane i energije $\omega_X = 23.9 \text{ g/mol}$ i $\mu_X = 525000 \text{ J/mol}$. Prinos težine izračunat je kao razlika postignute težine (W_w ; tržišne od 400 g, odnosno težine nakon 2 godine) i nasadne težine ($W_{w_{init}}$), te preveden u suhu masu pomoću omjera mokre i suhe mase ribe ($w = 5$). Konačno, FCR je izračunat kao omjer suhe mase pojedene hrane prema ukupnom prinosu suhe mase ribe u danom uzgojnom periodu:

$$FCR = \frac{X \frac{\omega_X}{\mu_X}}{1/w(W_w - W_{w_{init}})}. \quad (49)$$

Učinci klimatskih promjena na indikatore za svaku lokaciju izračunati su kao razlika između simulacija koje počinju 2051. godine i simulacija koje počinju 2021. za srednjoročne, odnosno kao razlika između simulacija koje počinju 2091. i simulacija koje počinju 2021. za dugoročne učinke. Izračunate su osnovne statistike svih lokacija zajedno - srednja vrijednost, medijan i 95-i percentil - za simulacije svakog indikatora, kao i njihove razlike između perioda. Prostorno, simulacije su provedene na standardnoj mreži teritorijalnih voda Sredozemnog mora, 10x10 km, Europske okolišne agencije (EEA). Simulacije su kodirane u programskom jeziku Python v3.10, koristeći računalne pakete za znanstvene izračune, Numpy (Harris i sur., 2020) i SciPy (Virtanen i sur., 2020) kao i pakete za analizu podataka i manipulaciju Pandas (McKinney, 2010) i GeoPandas (Jordahl i sur., 2020). Analiza podataka provedena je u programu MATLAB R2011b (MATLAB, 2011), a za vizualizaciju rezultata korišten je slobodno dostupan program QGIS (QGIS.org, 2020).

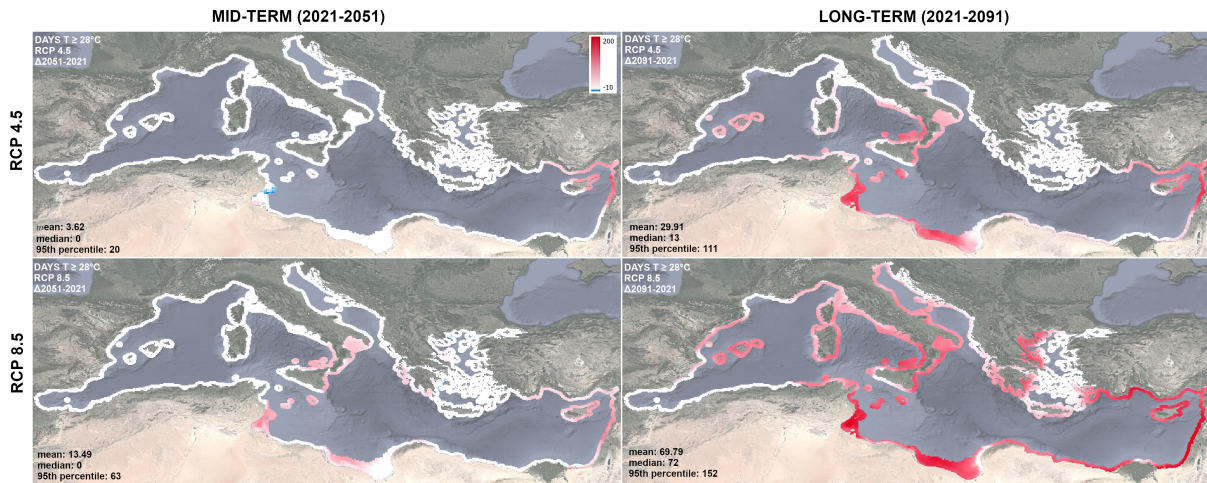
7.2.5 Rezultati simulacija

Simulacije indikatora za sve scenarije i periode prikazane su u Prilogu 1 (Slike P1 do P6), a u nastavku su prikazane razlike indikatora za svaki scenarij, za srednjoročno (razlika 2051. i 2021.) i dugoročno (razlika 2091. i 2021.) razdoblje. Sveukupni porast temperature zbog klimatskih promjena očit je za dugoročno razdoblje za oba RCP scenarija, pri čemu scenarij 8.5 ukazuje na znatno toplije obalne vode (Slika 24). Simulacije za srednjoročno razdoblje predviđaju manji porast temperature za pesimistični scenarij (RCP 8.5) s prosjekom od 0,33°C, u odnosu na porast od prosječno 0,55°C za umjereni scenarij (RCP 4.5). Ovo je artefakt koji proizlazi iz činjenice da se za referentno razdoblje (2021.) također koriste projekcije, a ne mjerene vrijednosti. Sveukupno, očekuje se porast temperature mora u cijelom Sredozemlju, a najveće zagrijavanje, a s time i potencijalni utjecaji klimatskih promjena na indikatore akvakulture, očekuju se u sjevernom Jadranu, Egejskom i Levantinskom moru te Tunisu i Libiji.



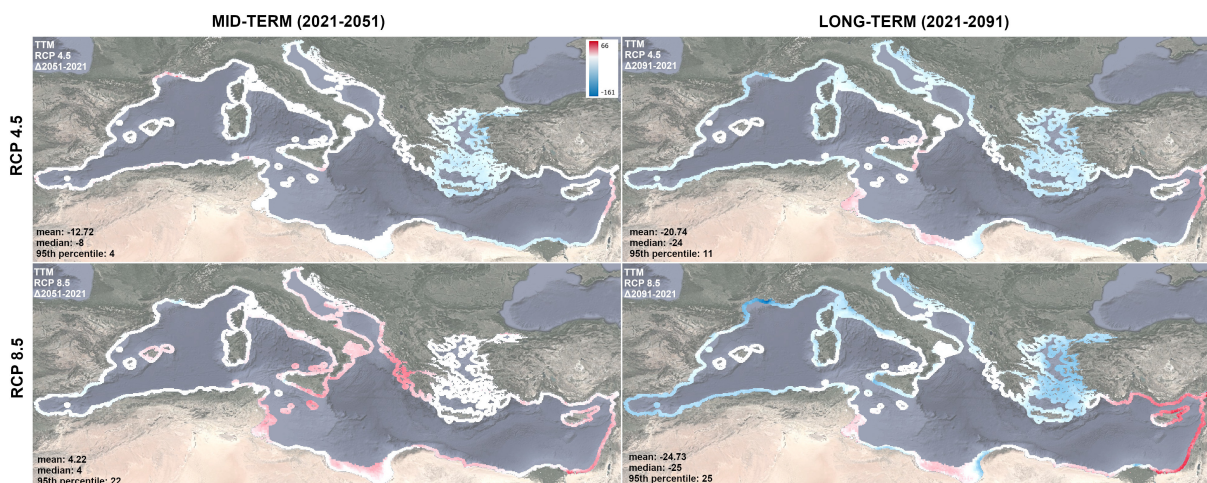
Slika 24. Razlike u prosječnoj temperaturi tijekom dvogodišnjeg uzgoja za srednjoročno (2021./2051.; lijevo) i dugoročno (2021./2091.; desno) razdoblje, za IPCC scenarije RCP 4.5 (gore) i 8.5 (dolje). Bijela boja označava promjenu manju od $\pm 0,32^{\circ}\text{C}$. Srednja vrijednost, medijan i 95-i percentil prikazani su u donjem lijevom kutu svakog panela.

Unatoč predviđenom povećanju temperature, područja Egejskog, Mramornog i Ligurskog mora te Lionskog zaljeva će, s obzirom na predviđen broj dana s temperaturom iznad 28°C i dalje ostati prikladna za uzgoj komarče (Slika 25). U području Levantinskog mora, Gabeskog zaljeva i Syrtisa uz obalu Libije očekuje se povećanje broja dana neprikladnih za uzgoj ($\geq 28^{\circ}\text{C}$; Slika 25). Broj takvih dana veći je za RCP 8.5 nego za RCP 4.5 za oba perioda. Iako bi sjeverni Jadran mogao doživjeti najveći porast prosječnih temperatura ($3,79^{\circ}\text{C}$ za RCP 8.5), broj dana smanjene pogodnosti za uzgoj komarče ne prati taj porast. Najveće smanjenje broja dana prikladnih za uzgoj predviđa se u sjeveroistočnom Levantinskom moru, gdje se za RCP 8.5 očekuje povećanje broja dana s temperaturom iznad 28°C s maksimalnih 129 u referentnom (2021.) na 243 dana u dugoročnom (2091.) razdoblju.



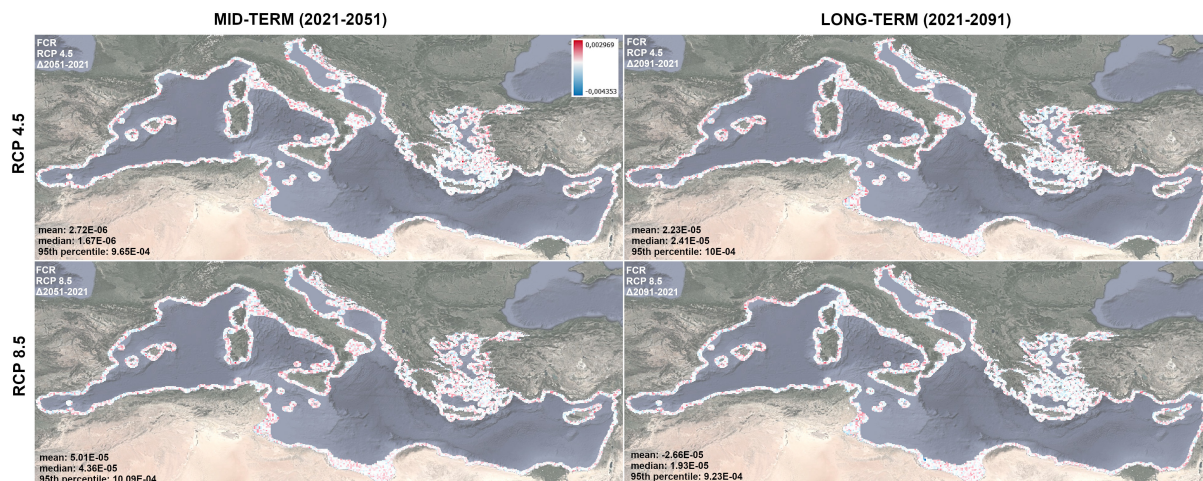
Slika 25. Razlike u broju dana s temperaturom jednakom ili većom od gornje termalne granice za rast komarče (28°C) tijekom dvogodišnjeg uzgoja za srednjoročno (2021./2051.; lijevo) i dugoročno (2021./2091.; desno) razdoblje, za IPCC scenarije RCP 4.5 (gore) i 8.5 (dolje). Bijela boja označava promjenu manju od ± 10 dana. Srednja vrijednost, medijan i 95-i percentil prikazani su u donjem lijevom kutu svakog panela.

Dugoročno gledano, vrijeme do tržišne veličine komarče (400 grama) smanjit će se s prosječnih 450 za do 161 dan u Lionskom zaljevu, iza kojih slijede Egejsko, Jadransko i Alboransko more (Slika 26). Neočekivano, vrijeme uzgoja produžit će se u srednjoročnom razdoblju RCP 8.5 scenarija u područjima središnjeg Mediterana. Ova pojava je, međutim, kompenzirana pojačanim zagrijavanjem u dugoročnom razdoblju. Nasuprot tome, u Levantinskom moru vrijeme potrebno za postizanje tržišne veličine će ostati produljeno za do 66 dana neovisno o zagrijavanju. U prosjeku se dugoročno ipak očekuje smanjenje vremena uzgoja za 21 i 25 dana, za RCP 4.5 i 8.5.

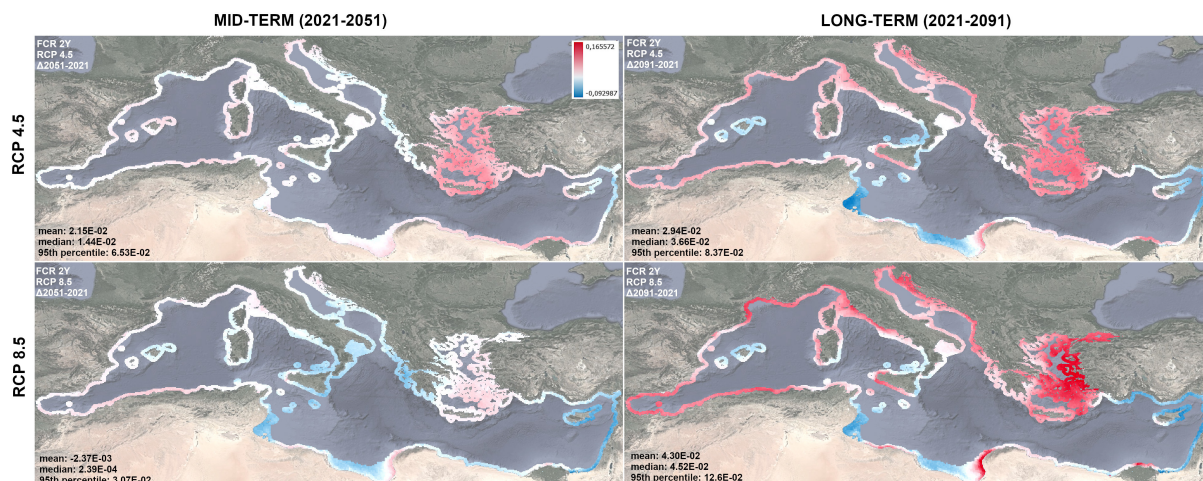


Slika 26. Razlike u vremenu uzgoja do tržišne veličine za komarču (400 g) za srednjoročno (2021./2051.; lijevo) i dugoročno (2021./2091.; desno) razdoblje, za IPCC scenarije RCP 4.5 (gore) i 8.5 (dolje). Bijela boja označava promjenu manju od ± 7 dana. Srednja vrijednost, medijan i 95-i percentil prikazani su u donjem lijevom kutu svakog panela.

FCR za tržišnu veličinu ne pokazuje značajnu srednjoročnu promjenu (t-test, $p = 0,4236$), s maksimalnim povećanjem do 0,003 na svim lokacijama i scenarijima, što predstavlja porast od samo 0,1% u odnosu na prosjek referentnog razdoblja (2,126; Slika 27). Dvogodišnji FCR, međutim, pokazuje drugačiji odgovor - on općenito raste, s najvećim povećanjem od 7% u odnosu na prosjek referentnog razdoblja, 2,35. Smanjenje FCR za produljeni uzgoj očekuje se u obalnim područjima Tunisa i Libije, te Levantinskom moru (Slika 28).

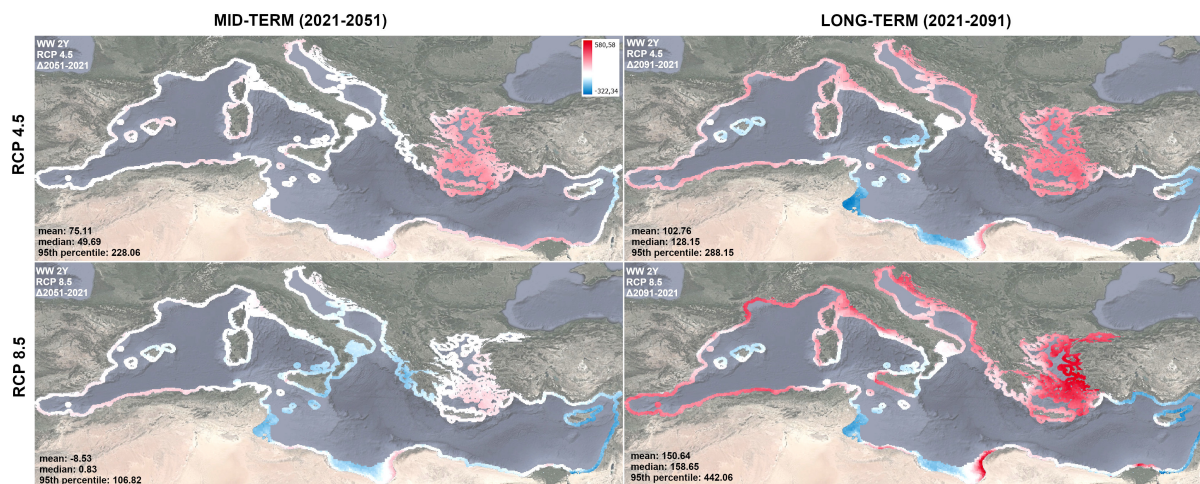


Slika 27. Razlike u FCR za tržišnu veličinu komarče u uzgoju (400 g) za srednjoročno (2021./2051.; lijevo) i dugoročno (2021./2091.; desno) razdoblje, za IPCC scenarije RCP 4.5 (gore) i 8.5 (dolje). Bijela boja označava promjenu manju od ± 0.0014 . Srednja vrijednost, medijan i 95-i percentil prikazani su u donjem lijevom kutu svakog panela.



Slika 28. Razlike u FCR nakon dvogodišnjeg uzgojnog ciklusa komarče za srednjoročno (2021./2051.; lijevo) i dugoročno (2021./2091.; desno) razdoblje, za IPCC scenarije RCP 4.5 (gore) i 8.5 (dolje). Bijela boja označava promjenu manju od ± 0.036 . Srednja vrijednost, medijan i 95-i percentil prikazani su u donjem lijevom kutu svakog panela.

Promjene u težini koja se postiže nakon dvije godine slijedi isti obrazac kao i FCR: prosječna postignuta težina za referentno razdoblje iznosi 1087 grama za RCP 4.5 (Slika P1, dolje lijevo) i 1117 grama za RCP 8.5 (Slika P4, dolje lijevo) s povećanjem od 9 i 14% za RCP 4.5 i RCP 8.5 u dugoročnom razdoblju (Slika 29).



Slika 29. Razlike u težini komarče nakon dvogodišnjeg uzgoja za srednjoročno (2021./2051.; lijevo) i dugoročno (2021./2091.; desno) razdoblje, za IPCC scenarije RCP 4.5 (gore) i 8.5 (dolje). Bijela boja označava promjenu manju od ± 65 grama. Srednja vrijednost, medijan i 95-i percentil prikazani su u donjem lijevom kutu svakog panela.

7.3 Prototip geoprostorne web aplikacije

Također u suradnji s kolegama iz Zavoda za kvantitativnu ekologiju Sveučilišta u Osijeku razvijen je i prototip geoprostorne web aplikacije koja integrira predviđanja već spomenuta dva indikatora učinka akvakulture - vrijeme uzgoja do tržišne veličine i indeks konverzije hrane - te dodatno i rizik izloženosti bolesti. Aplikacija uključuje dva IPCC klimatska scenarija, RCP 4.5 i 8.5, pokriva obalno područje Mediteranskog bazena, te daje mogućnost modeliranja rasta za 14 vrsta komercijalno (potencijalno) važnih vrsta riba (Haberle i sur., 2022).

Vrijeme uzgoja (TTM) Za računanje vremena uzgoja do tržišne veličine koriste se rezultati dobiveni predviđanjima klasičnog *abj* DEB modela. Model, na temelju parametara odabrane vrste iz AmP baze (AmP, 2023) i temperaturnih podataka odabranog klimatskog scenarija za odabrano vremensko razdoblje, računa dinamiku rasta ribe. U konačnici, bilježi se vrijeme koje je potrebno da riba u danim uvjetima postigne predodređenu tržišnu veličinu.

Indeks konverzije hrane (FCR) Indeks konverzije hrane računa se kao omjer uložene hrane i dobivene mase ribe, a njegova vrijednost ukazuje na profitabilnost uzgoja. Niža vrijednost indeksa označava da riba učinkovito iskorištava hranu, dok veća vrijednost ukazuje na veću potrošnju hrane za postizanje iste mase. U akvakulturi ribe ova se vrijednost uglavnom kreće od 1 do 2.4 (Fry i sur., 2018).

Rizik od bolesti vibrioze Rizik od najčešće bolesti u akvakulturi - vibrioze - računa se kao broj dana u godini s izloženošću koncentracijama *Vibrio* bakterija koja prelazi preddefiniranu graničnu vrijednost za koju je poznato da u najviše slučajeva uzrokuje pojavu bolesti. Što je broj takvih dana veći to je i rizik veći. Koncentracija *Vibrio* bakterija računa se koristeći logistički model rasta bakterija tjeran istim temperaturnim podacima kao i DEB model riba.

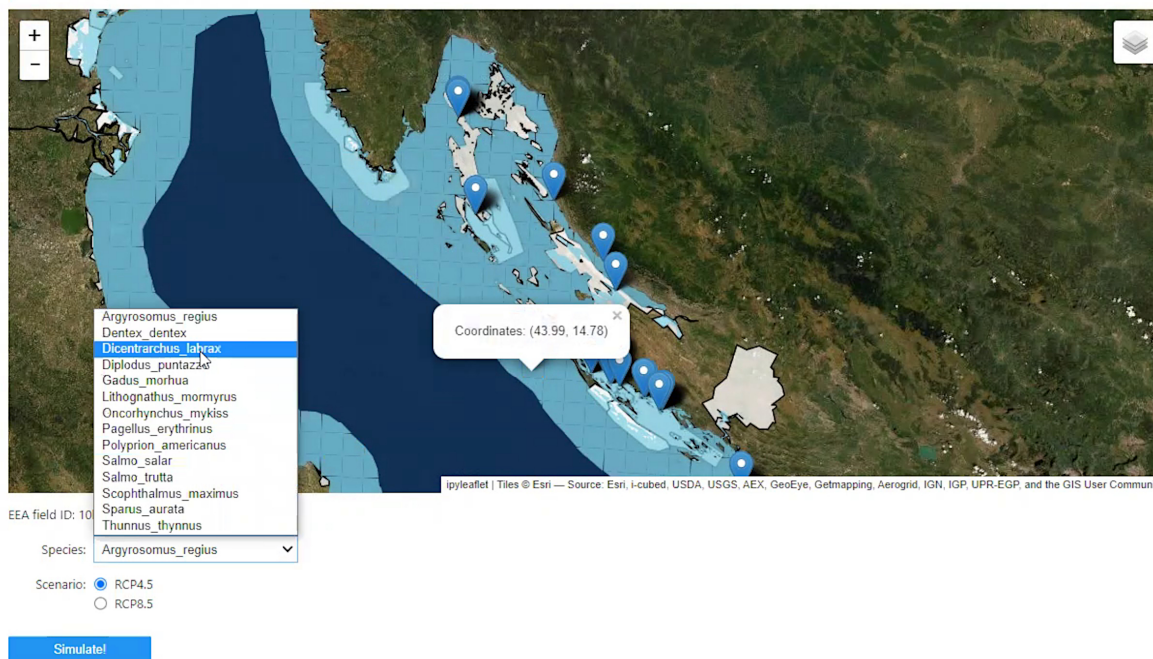
Prototip aplikacije je modularan, čime je omogućeno da se relativno jednostavno dodaju nove ulazne i izlazne veličine, te da se postojeći algoritmi na kojima se temelji mogu nadograđivati. Aplikacija je vizualnim sučeljem prilagođena korisnicima (Slika 30), javno je dostupna i moguće joj je pristupiti putem interneta (<http://perfect-demo.ddns.net/login>; Haberle i sur. 2022). Važno je napomenuti kako se radi o razvojnoj verziji, pa aplikacija nije uvijek funkcionalna.

Welcome to PerfeCt!

Instructions:

1. Click on an existing aquaculture farm denoted by blue markers or choose a blue square as a new farm location in the Mediterranean (zoom in for easier selection).
2. Choose a fish species and a climate change scenario for which you would like to see the model simulation results.
3. Click the Blue "Simulate!" button.
4. Wait up to 40 seconds to see the simulation results.

Feel free to explore around the Mediterranean!



Slika 30. Sučelje prototipa geoprostorne web aplikacije za predviđanje indikatora učinka akvakulture u uvjetima klimatskih promjena. Aplikacija je dostupna na <http://perfect-demo.ddns.net/login>, te putem Blue-Cloud servisa (Haberle i sur., 2022).

8 GENERALNA RASPRAVA

Istraživanja objedinjena u ovom radu usmjerena su na razvoj modela kao alata kojima je moguće informirati sustave donošenja odluka u tri važne grane upravljanja morskim resursima – očuvanju vrsta, marikulturi i ribarstvu. Razvojem i adaptacijom DEB modela za tri reprezentativna organizma - plemenitu perisku, komarču i srdelu - teži se što realnijem opisivanju trenutnog (izmjerenog) stanja, a s time i stvaranju temelja za što točnija predviđanja u još neizmjenim uvjetima. Ovakav pristup postaje izrazito važan u kontekstu klimatskih promjena. Naime, klimatske promjene potencirane antropogenim utjecajem na okoliš, i negativne posljedice koje proizlaze iz toga, u prethodnih su 160 godina dosegle dosad nezabilježen uzlazni trend (AAS, 2015). Procesi zagrijavanja, zakiseljavanja i deoksigenacije, praćeni promjenama u cirkulaciji vode, širenjem invazivnih vrsta i prelovom divljih populacija, predstavljaju širok spektar prijetnji morskim ekosustavima (Vitousek i sur., 1997a,b; Brierley i Kingsford, 2009; Coma i sur., 2009; Anderegg i sur., 2010; Gruber, 2011; Popova i sur., 2016; Cavraro i sur., 2022). Uz to, intenzifikacija ekstremnih događaja i njihov utjecaj na vrste od interesa osobito je izražena na područjima vrućih točaka klimatskih promjena (Giorgi, 2006). Mediteranski bazen, a u sklopu njega i Jadran, predstavljaju jednu od najkritičnijih regija sa zagrijavanjem do 20% većim od globalnog prosjeka (Cherif i sur., 2020) i sve češćom pojavom (morskih) toplinskih valova, suša, ekstremnih padalina i oluja (Hochman i sur., 2022; Dayan i sur., 2023; Makris i sur., 2023). Uvid u ishode potencijalnih scenarija kojima bi organizmi mogli biti izloženi u budućnosti, stoga je nužan za razvoj lepeze mjera kojima će biti moguće optimizirati upravljačke aktivnosti.

Predstavljenim istraživanjem (i) parametriziran je DEB model plemenite periske - prvi takve vrste za ovaj organizam - i isti je testiran za predviđanje rasta i razmnožavanja pri različitoj dostupnosti hrane, (ii) reparametriziran je postojeći DEB model komarče novim podacima kako bi točnije predviđao njen rast s obzirom na temperaturne uvjete projicirane scenarijima klimatskih promjena, uz predlaganje alternativne formulacije DEB modela s potencijalom za bolje predviđanje utjecaja gladovanja na dinamiku rasta, i (iii) provedena je integracija DEB modela srdele u populacijski IBM model koji je omogućio povezivanje statusa jedinke sa stanjem njene populacije.

Dobiveni rezultati ukazuju na izniman potencijal DEB modela za simulaciju karakteristika odabranih organizama u trenutnim uvjetima, a dobivena predviđanja ne odskaču od vrijednosti koje bi se očekivale s obzirom na biologiju i fiziologiju promatranih vrsta. Međutim, osim osnovnih statistika za prikladnost parametara uključenih u proces parametrizacije u sklopu DEBtool alata (MRE, SMSE; Marques i sur. 2018), performanse modela trenutno nisu statistički analizirane. Sljedeći korak u promicanju praktične primjene predstavljenih modela trebao bi stoga biti usmjeren na kvantifikaciju njihove prikladnosti primjenom odgovarajućih statističkih metoda. Modele je također potrebno validirati nezavisnim podacima, kako bi se utvrdila njihova generalnost primjene, osobito u prostornom smislu, uzimajući u obzir specifičnosti vrste s obzirom na lokaciju za koju su sakupljeni nezavisni podaci. Proces modeliranja klasičan je

primjer iterativnog procesa koji obuhvaća validaciju preliminarnih modela, te zatim njihovu ponovnu prilagodbu i nadogradnju u skladu s novim spoznajama, a u okviru svrhe kojoj su namijenjeni. Odabir modela za praktičnu primjenu ne bi trebao biti *a priori*, već bi se trebao temeljiti na rezultatima statističkih analiza koje pomažu da se iz seta testiranih modela izdvoje oni koji najbolje opisuju mjerene podatke (Katsanevakis i Maravelias, 2008; Lugert i sur., 2016). Tako se za modele rasta riba prikladnost modela mjerenim podacima (eng. *goodness of fit*) može odrediti kroz srednji postotak odstupanja, a ukoliko je model namijenjen za predviđanja, potrebno je posvetiti pažnju i na oblik dobivenih krivulja rasta kao i na vrijednosti parametara modela, kako bi njegovi rezultati bili pouzdani. Danas se za odabir modela u biologiji često koriste analize temeljene na teoriji informacije, poput Akaikeovog kriterija informacije (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis i Maravelias, 2008). Ova analiza procjenjuje gubitak informacija u modelu, te što je gubitak manji, to je model kvalitetniji (Akaike, 1983). Dodatno, provođenje analize osjetljivosti doprinosi razumijevanju kako rezultati modela ovise o parametrima, koliko su parametri osjetljivi na promjene u korištenim podacima, ali i koji raspon vrijednosti parametara daje pouzdane rezultate (Matyja, 2023). Iako konačno uključivanje DEB modela u standardne protokole akcija i programa mjera zaštite i upravljanja morskim resursima neizbježno zahtijeva dodatne napore, provedenim istraživanjem postavljeni su temelji za daljnje korake s krajnjim ciljem primjene modela „u svrhu planiranja i poduzimanja neophodnih mjera za zaštitu i očuvanje morskog okoliša i njegovih resursa.“ (MGOR-RH 2021a, str. 104).

U skladu s tri odabrane aktivnosti upravljanja morskim resursima - očuvanje, marikultura i ribarstvo - te pripadajućim vrstama, pretpostavljene su i testirane tri hipoteze vezane uz učinkovitost i primjenu DEB modela. Diskusija u nastavku dotiče se svake od njih.

Hipoteza 1: DEB model plemenite periske uspješno opisuje i predviđa rast i reprodukciju u ovisnosti o dostupnosti hrane u okolišu.

Plemenita periska karakterizirana je vrlo sporom populacijskom dinamikom, a jedan od glavnih razloga je vrlo niska stopa novačenja (Cabanellas-Reboredo i sur., 2019). To čini ovu vrstu iznimno osjetljivom, jer ograničava njenu sposobnost prevladavanja negativnih utjecaja i usporava oporavak desetkovanih populacija. Predviđanja kako uvjeti uzgoja određuju rast, spolno sazrijevanje i razmnožavanje jedinki mogu uvelike doprinijeti poboljšanju napora usmjerenih na očuvanje ove kritično ugrožene vrste, a koje se prvenstveno oslanjaju na (i) sposobnost kultiviranja jedinki u zatočeništvu s ciljem njihovog ponovnog nastanjivanja u divljini, i (ii) učinkovitu zaštitu još netaknutih divljih populacija (Kersting i sur., 2019).

Nedavni događaji masovnog pomora plemenite periske istaknuli su potrebu za razumijevanjem energijske dinamike ove vrste, što može uvelike doprinijeti informiranju procesa donošenja odluka vezanih za njeno očuvanje (Riva, 2002). Model dinamičkog energijskog proračuna razvijen u sklopu ovog istraživanja pokazao je potencijal da realno simulira trenutno izmjerene karakteristike periske, ali i predviđa njen rast i razmnožavanje u promjenjivim okolišnim uvjetima (Poglavlje 4, potpoglavlje 4.5). Jedan od ključnih koraka u testiranju prikladnosti tipa DEB

modela bio je uključivanje procesa metamorfoze, odnosno određivanje je li potrebno prilagoditi metaboličke procese, ili je uvođenje samo morfološke metamorfoze dovoljno. Parametrizacija različitih tipova modela, odnosno standardnog *std* i tipiziranog *abj* DEB modela, ukazala je kako *abj* model koji uključuje metaboličku metamorfozu bolje simulira stvarne karakteristike ovog organizma, te objašnjava i relativno brz rast juvenilnih jedinki između metamorfoze i postizanja spolne zrelosti. Dodatno, istražen je učinak alometrijskog rasta nakon metamorfoze kroz parametrizaciju alometrijskog *abj* modela. Rezultati su pokazali kako alometrijski rast plemenite periske neznatno utječe na vrijednosti parametara, kao i na konačne performanse DEB modela, a istovremeno doprinosi njegovoj složenosti. Povećanje kompleksnosti modela za postizanje gotovo jednakih rezultata kosi se s principom parsimonije, te dozvoljava pretpostavku izometrijskog rasta školjke za potrebe DEB modeliranja.

Predviđanja utjecaja količine hrane na rast i reprodukcijski uspjeh periske dobivena trenutnim modelom ne daju apsolutno točne vrijednosti, no one su u rasponu mjerenih vrijednosti i dobar su pokazatelj generalnih trendova - očekivano, reprodukcija raste s povećanjem dostupnosti hrane, a ukoliko hrana padne na prenisku koncentraciju, jedinka naraste na tek 20% uobičajene duljine i ne postiže spolnu zrelost. Simulacije nisu uključivale podatke o temperaturi, što bi doprinijelo točnijim izračunima. Temperatura utječe na sazrijevanje spolnih žlijezda i početak mrijesta periske, a ima značajan utjecaj i na preživljavanje tijekom njenog ranog razvoja (Basso i sur., 2015a; Deudero i sur., 2015). Optimalna temperatura za rast periske je 20°C, pri čemu su procesi razmnožavanja regulirani sezonalnom fluktuacijom temperature od 16 do 25°C (Trigos i sur., 2015). Temperatura Sredozemnog mora uglavnom se kreće u rasponu od 13°C tijekom zimskih do 27°C tijekom ljetnih mjeseci, što u oba slučaja prelazi u suboptimalne uvjete. Mediteran je također identificiran kao jedna od kritičnih vrućih točaka klimatskih promjena (Giorgi, 2006), obilježen sve jačim i učestalijim temperaturnim ekstremima, osobito u plitkim obalnim područjima. Uslijed toga, preživjele populacije plemenite periske, osim antropogenim pritiscima i parazitskim napadima, izložene su dodatnom termalnom stresu (Basso i sur., 2015b). S obzirom da je u DEB model vrlo lako moguće uključiti utjecaj promjene temperature (vidljivo iz predstavljenog modela za komarču), ovim jednostavnim proširenjem trenutno prezentirani model može postati još pouzdaniji.

Dodatno bi bilo potrebno uključiti i utjecaje patogenih, s obzirom da oni predstavljaju primarni izvor smrtnosti nedavnog masovnog izumiranja (Cabanellas-Reboredo i sur., 2019; Carella i sur., 2019; Šarić i sur., 2020). Za integraciju utjecaja patogenih, bilo bi potrebno testirati na koji dio energijskog proračuna oni utječu, odnosno povećava li se energijska potreba za održavanjem, odnosno smanjuje li se ulaganje u rast i/ili reprodukciju. Testiranje ovih hipoteza zahtijeva i neke dodatne podatke o zaraženim jedinkama kako bi se ovako novoformulirani modeli mogli (re)parametrizirati i validirati.

S obzirom na diferencijalno hranjenje ovisno o veličini jedinke (Davenport i sur., 2011), uzimanje kvalitete hrane u obzir bilo bi neophodno ako bi cilj modeliranja bio kompeticija za hranu između različitih životnih stadija vrste, osobito prilikom ugradnje DEB modela u

kompleksnije ekološke modele. Osim kompeticije, obalni ispusti, cvjetanje algi i resuspenzija sedimenta također mogu utjecati na količinu dostupne hrane za različite životne stadije. To može rezultirati različitim preživljavanjem pojedinih životnih stadija, te shodno tome utjecati na strukturu populacije. Modeliranje populacijske dinamike s uključenim diferencijalnim hranjenjem s obzirom na dinamiku hrane u okolišu, stoga bi moglo doprinijeti određivanju optimalnih lokacija za uspostavljanje mladih populacija i/ili reintrodukciju već odraslih jedinki.

Na temelju predstavljenih rezultata, može se utvrditi kako pomno odabran tip DEB modela, parametriziran pomoću literaturno dostupnih podataka, uspješno opisuje i predviđa rast i reprodukciju plemenite periske u uvjetima različite dostupnosti hrane. Međutim, za praktičnu primjenu modela neophodna je dodatna validacija i analiza njegovih performansi. Nadalje, s obzirom na glavni uzrok masovnog pomora - infekcija patogenima - osobito u kontekstu klimatskih promjena, proširivanje DEB modela uključivanjem ovih utjecaja, zasigurno bi dodatno pospješilo realnost simulacija.

Daljnji razvoj modela ovisi o dostupnosti novih podataka o vrsti, a s obzirom na sve češće napore uzgoja periski *ex situ*, preporučuje se uspostava dvosmjernog, otvorenog dijaloga između eksperimentalnih znanstvenika i modelera, s ciljem jasne komunikacije potreba jednih i drugih. Potreba za određenim podacima za reparametrizaciju modela doprinosi usmjeravanju eksperimenata, a novosakupljeni podaci omogućuju iterativni proces nadogradnje modela. Poboljšani modeli potom ponovno mogu usmjeravati nove eksperimente i/ili konkretne akcije očuvanja, poput odabira optimalne količine hrane za postizanje uspješnog novačenja, ili odabir najpogodnijih lokacija za reintrodukciju jedinki, s obzirom na okolišne uvjete. Uz znanstvenu zajednicu, uključivanje širokog građanstva u proces sakupljanja podataka (eng. *citizen science*) postalo je vrlo vrijedan resurs (Cabanellas-Reboredo i sur., 2019; HAOP, 2021) - osim što dižu svijest o važnosti očuvanja vrste, ovakve akcije doprinose sakupljanju vrlo vrijednih informacija koje, nakon kvalitativne provjere, povećavaju cjelokupnu bazu znanja neophodnu za provođenje daljnjih napora očuvanja.

Hipoteza 2: DEB model komarče omogućuje predviđanje promjene duljine uzgojnog ciklusa u kontekstu klimatskih promjena.

Klimatske promjene donose neizvjesnost te tako smanjuju povjerenje investitora u stabilnost akvakulturnog sektora, ugrožavajući planove proširivanja proizvodnje (Hambrey, 2017; Europska komisija, 2021; FAO, 2022a). Europske i globalne strategije teže ublažavanju negativnih utjecaja klimatskih promjena i jačanju povjerenja ulagača kroz niz inicijativa za promicanje primjera dobre prakse, ulaganja u znanstvena istraživanja, te promoviranje razvoja novih tehnologija s ciljem optimizacije uzgoja u novim okolišnim uvjetima (FAO, 2022c).

Modeliranje rasta ribe osnovni je pristup za dobivanje uvida u jedan od ključnih indikatora akvakulturne proizvodnje - vrijeme potrebno do tržišne veličine (TTM). Međutim kako bi se dobio uvid u dodatne indikatore, kao što je to indeks konverzije hrane (FCR), nije dovoljno poznavati samo rast, već je neophodno kvantificirati i protok odnosno iskorištavanje energije

iz hrane. Upravo DEB model, koji se temelji na mehanističkom opisu energijskih tokova, omogućuje povezivanje energije dobivene iz okoliša s ključnim fiziološkim procesima. Postojeći preliminarni model komarče dostupan u AmP bazi (Lika i Kooijman, 2016) parametriziran je na temelju jednog seta podataka o rastu ličinki, te se pokazao neadekvatnim za simuliranje rasta jedinki u uzgoju. Njegovom reparametrizacijom podacima o rastu komarče u uzgoju, dobiven je model poboljšanih performansi, a uvođenjem utjecaja temperature uspješno je simulirana i sezonalna dinamika rasta (Poglavlje 5: Slika 13). Model se kao takav pokazao prikladnim za daljnje predviđanje utjecaja klimatskih promjena. Primjena modela za simulacije rasta na testnim hrvatskim lokacijama pokazala je mogućnost identifikacije duljine uzgojnog ciklusa s obzirom na lokalno specifične recentne temperaturne uvjete (Poglavlje 7, potpoglavlje 7.1). Integracija temperaturnih podataka IPCC RCP klimatskih scenarija te predviđanja rasta u ovim potencijalnim uvjetima na prostornoj skali Mediterana potvrdila je potencijalnu praktičnu primjenu DEB modela za kvantifikaciju ključnih indikatora uzgoja, uključujući i duljinu uzgojnog ciklusa (Poglavlje 7, potpoglavlje 7.2).

Osim duljine ugojnog ciklusa, DEB model je pokazao mogućnost kvantifikacije i indeksa konverzije hrane (FCR), ključnog indikatora za uvid u isplativost uzgoja, odnosno omjer potrebe ulaganja i dobiti. FCR je iznimno koristan za praktične potrebe hranidbe, odnosno izračun troškova i prihoda u skladu s nabavnim i prodajnim tržištem (Bavčević i sur., 2016). S obzirom da oko 60% ukupnih troškova akvakulturne proizvodnje otpada upravo na hranu (Sathishkumar i sur., 2021), uvid u promjene FCR može pozitivno utjecati na odluke vezane uz hranidbu, a u svrhu optimizacije konačnog prinosa. Poznato je da veličina obroka utječe na iskorištavanje hrane, ali i pojavu kompeticije, kao i ukupni otpad. Laboratorijski eksperimenti pokazali su kako hranjenje s 2 - 2.5% težine uzrokuje veću kompetitivnost i ubrzano plivanje, a 3.5% smanjuje intenzitet hranjenja (Andrew i sur., 2004). Zanimljivo je i da brzina isporuke hrane utječe na njenu iskoristivost, pri čemu brza isporuka povećava stopu žvakanja i nemarno hranjenje, uz povećanje količine otpadne hrane i manju ukupnu učinkovitost. Hranjenje u iznosu 3% težine pokazalo se kao najučinkovitije, karakterizirano najvećim rastom, smanjenom kompeticijom i manjim gubitkom hrane (Andrew i sur., 2004). Količina hrane utječe i na uspostavu dominacije, pri čemu u uvjetima smanjene hrane dominantne jedinke pokazuju veću relativnu specifičnu stopu rasta i niži indeks konverzije hrane u odnosu na subordinatne (Goldan i sur., 2003; Montero i sur., 2009). Poznavanje FCR i utvrđivanje pravilne veličine obroka, odnosno dinamička prilagodba obroka s obzirom na očekivan rast, neophodna je za optimizaciju uzgojnog procesa. Trenutni klasični model ne uključuje različite vrste hrane ni eksplicitnu promjenu veličine obroka, već pretpostavlja relativnu količinu hrane koja odgovara konstantnom funkcionalnom odgovoru tijekom cijelog uzgojnog ciklusa. Osim toga, modificirani DEB model, iako ima bolji potencijal za simulaciju rasta u uvjetima povremenog gladovanja, ne može se praktično koristiti prije nego se validiraju njegovi parametri i performanse. Ipak, oni predstavljaju temelj za nadogradnju novih modela eksplicitno namijenjenih za analizu utjecaja hranidbe.

Usklađivanje hranidbe s temperaturnim uvjetima također je vrlo važno. Izbjegavanje pre-

tjeranog unosa hrane pri temperaturama nižim od 16°C neophodno je za uspostavu prirodnog ritma stagnacije hranjenja zimi (Pita i sur., 2002). Smanjeno hranjenje potrebno je primijeniti i na temperaturama iznad 30°C kada se komarča prestaje hraniti (Katselis i sur., 2007) jer bi višak hrane i njezin nagli raspad uslijed pojačane mikrobiološke aktivnosti mogli potaknuti razvoj patogena. Trenutni model u obzir ne uzima relaciju temperature i hrane, no to je moguće integrirati uvođenjem smanjenog unosa energije u periodima van temperaturnog optimuma.

Uz kontrolu hranidbe, jedan od temeljnih izazova uzgoja je održavanje maksimalne moguće gustoće jedinki, što je povezano s nizom drugih izazova - ograničene količine kisika, agresivno ponašanje, kompeticija, prijenos patogena (Colloca i Cerasi, 2015). U uvjetima zagrijavanja, metaboličke reakcije se ubrzavaju, raste potreba za kisikom, te dolazi do promjene u ponašanju riba pojavom veće agresije i kompeticije. Istovremeno, povišena temperatura smanjuje topivost kisika te uglavnom povećava salinitet, koji još dodatno smanjuje njegovu dostupnost. Ovi paralelni procesi, ukoliko dovedu do premalog zasićenja kisikom (< 70%; CIWF 2019), osobito u uvjetima izostanka miješanja vode ili dodatne pojave deoksigenacije, mogu imati negativan utjecaj na rast i konverziju hrane, te uzrokovati pomor jedinki (Bavčević, 2014; Breitburg i sur., 2018). DEB model pruža mogućnost kvantifikacije respiracije s obzirom na veličinu ribe i temperaturne uvjete - usklađivanjem dobivenih vrijednosti s očekivanim koncentracijama kisika u uzgojnom postrojenju, moguće je odrediti optimalne gustoće početnih nasada te, prema potrebi, planirati rasađivanje ribe u više kaveza tijekom uzgojnog ciklusa. Simulacije trenutnog modela limitirane su i ne mogu dati apsolutno točne vrijednosti, no mogu poslužiti za okvirnu procjenu metaboličkih potreba i relativan odnos s limitirajućim faktorima.

Odabir lokacije i uzgojne vrste igraju ključnu ulogu pri organizaciji akvakulturnih postrojenja: uspjeh proizvodnje ovisi o podobnosti vrste za rast u okolišnim uvjetima koje diktira odabrana lokacija. U Sredozemnom i Crnom moru 79% ukupne akvakulturne proizvodnje u 2021. godini bio je uzgoj lubina i komarče (FAO, 2023a). Usporedbom uzgojnih zahtjeva ove dvije vrste pokazano je kako akvakultura komarče ostavlja manji okolišni otisak naspram akvakulture lubina (Zoli i sur., 2023), a sama komarča je bolje prilagođena uzgoju u umjereno toplim vodama u odnosu na lubina koji pokazuje afinitet prema hladnijim uvjetima (Adri.SmArtFish, 2020; Cavraro i sur., 2022). Komarča stoga predstavlja povoljniji odabir za uzgoj u kontekstu globalnog zatopljenja, a kvantifikacija učinaka klimatskih promjena ključna je za prilagodbu postojećih i uspostavu novih uzgojnih postrojenja.

Prostorno eksplicitna primjena DEB modela, odnosno modeliranje rasta komarče koristeći temperaturne podatke za svaku pojedinu lokaciju, pokazala je izuzetnu mogućnost usporedbe utjecaja različitih klimatskih scenarija, te analizu potencijalnih ishoda (Poglavlje 7, potpoglavlje 7.2). Generalno je utvrđeno kako će većina trenutno vrlo produktivnih akvakulturnih područja - Lionski i Gabeski zaljev, Syrtis, Egejsko i Levantinsko more te sjeverni Jadran - biti najviše pogođeni klimatskim promjenama. Utvrđene razlike za srednjoročno i dugoročno razdoblje ukazuju na generalno pozitivan utjecaj porasta temperature na brzinu rasta, međutim u nekim regijama će previsoka temperatura izazvati suprotan efekt, smanjujući broj dana optimal-

nih za uzgoj komarče, čime se trajanje uzgoja produljuje. Važno je napomenuti da je parametar koji određuje brzinu smanjenja stope metaboličkih procesa iznad temperaturne granice trenutno preuzet od lubina. Stoga se, za dobivanje točnijih predviđanja rasta komarče upravo iznad ovih termalnih granica, preporuča reparametrizacija modela novim podacima o metaboličkoj aktivnosti na visokim temperaturama. Slična studija ograničena na Grčku akvakulturu lubina pokazala je jednake trendove: povećana temperatura rezultira bržim rastom, no pojava ekstremnih vremenskih prilika predstavlja prijetnju kaveznoj infrastrukturi i kontinuitetu hranjenja što bi moglo dovesti do značajnih gubitaka (Stavrakidis-Zachou i sur., 2021).

Vrijeme nasada i početna veličina riblje mlađi koja se nasađuje također su važni čimbenici koji utječu na uspjeh uzgoja (Stavrakidis-Zachou i sur., 2021). Istraživanje na komarči nije uključivalo ove faktore, s obzirom na prostornu širinu kojom je obuhvaćen cijeli Mediteranski bazen, gdje optimalno vrijeme i veličina nasada mogu varirati. Međutim, postojeći DEB model prikladan je za provedbu ovih simulacija: integracijom promjene ovih početnih uvjeta, moguće je simulirati ishode specifičnog proizvodnog ciklusa na nekoj užoj prostornoj skali.

Hipoteza 3: Promatranje dinamike populacije temeljene na DEB modelu daje relevantne informacije koje se mogu direktno koristiti za informiranje sustava upravljanja u ribarstvu.

Povezivanje modela razvijenih za različite razine biološke organizacije omogućuje uvid u međusobni odnos promatranih razina, odnosno može ukazati kako promjene na jednoj razini utječu na promjene uočene na drugoj razini. U ribarstvu, fokus iskorištavanja je cjelokupna populacija, međutim, njena dinamika određena je stanjem jedinki. Stanje jedinke moguće je procijeniti na različite načine, no težnja je pronaći indikator koji dobro opisuje stanje, a ne zahtijeva dodatne financijske i radne napore. Za ribe, uključujući srdelu, Funltonov kondicijski indeks identificiran je kao optimalna mjera koju je vrlo lako izračunati iz uobičajenih biometrija (duljine i težine; Nash i sur. 2006), a koja dobro odražava energijski status jedinke (Bavčević i sur., 2020).

Kompozitni DEB-IBM model omogućuje simultano praćenje stanja jedinke, iskazanog putem kondicijskog indeksa, i statusa populacije, te analizu korelacije među njima. Rezultati modela direktno doprinose razumijevanju indeksa kondicije i promicanju njegove implementacije u proces odlučivanja, što je neophodno, s obzirom da je do sada bio nepravedno zanemaran i/ili pogrešno tumačen. Naime, u izvještaju radne grupe za procjenu inćuna i srdela u Jadranskom moru kondicijski indeks se uopće ne spominje (GFCM, 2022b), a generalno viđenje je da nizak kondicijski indeks implicira loš status populacije te zahtijeva smanjenje ili obustavu ribolovnog napora (GFCM, 2018, 2022a). Rezultati provedenog istraživanja u izravnoj su suprotnosti s dosadašnjim stavovima, odnosno ukazuju kako nizak kondicijski indeks zapravo ukazuje na veličinu populacije blizu ili iznad nosivog kapaciteta okoliša, dok visok kondicijski indeks ukazuje na prekomjerni izlov. Ovaj rezultat oslanja se na pretpostavku konstantnog nosivog kapaciteta okoliša, kao i to da je populacija ograničena hranom. U takvim populacijama, stalna količina resursa dijeli se između svih jedinki, što određuje maksimalnu veličinu

populacije koju stanište može održati (Sayre, 2008). Individualna dostupnost hrane koja u konačnici određuje kondicijski indeks, stoga prvenstveno ovisi o kompeticiji između jedinki - ona pak direktno ovisi o broju jedinki i njihovoj sposobnosti asimilacije hrane.

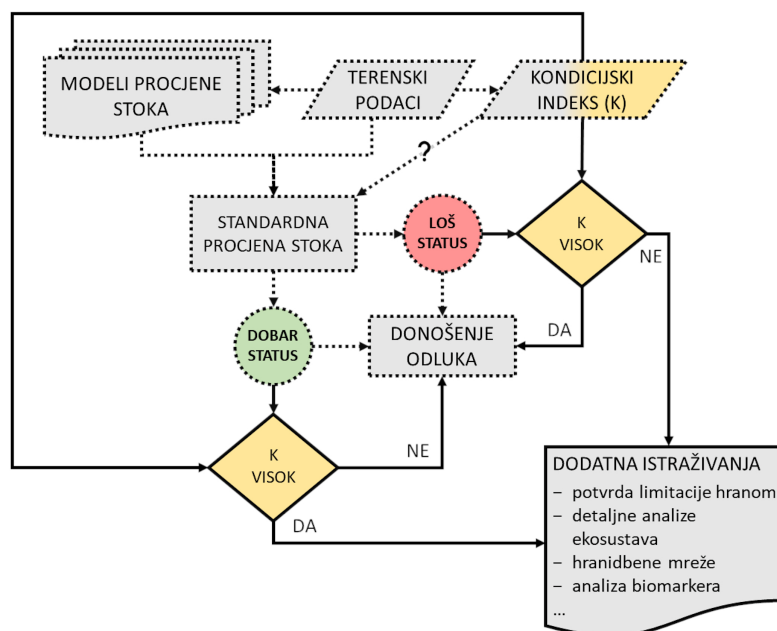
Simulacije različitih scenarija ribolovnog napora, definiranih nizom realnih ribolovnih mortalita, pokazuju da se prosječni individualni kondicijski indeks povećava s porastom ribolovne smrtnosti i manjom brojnošću jedinki. Nasuprot tome, kao posljedica povećane intraspecijske kompeticije za raspoložive resurse, kondicijski indeks pada kada se veličina populacije približi nosivom kapacitetu okoliša, bez obzira na apsolutnu vrijednost tog kapaciteta.

Iako je fokus ovog istraživanja bila srdela, kao jedna od ključnih ribolovnih vrsta u Hrvatskoj i Mediteranu, isti kompozitni pristup moguće je primijeniti na bilo koju vrstu od interesa. Za to je potrebna prilagodba i DEB i IBM komponenti modela. Važno je koristiti prikladno parametriziran DEB model koji pokazuje visok stupanj podudaranja prilikom simulacija karakteristika odabrane vrste, kao i odgovarajuće populacijske parametre (prirodna smrtnost, omjer spolova, dominacija/hierarhija) koji će odraziti stvarnu dinamiku populacije. Kroz razumijevanje odnosa individualne i populacijske dinamike, model može, uz kondicijski indeks, istražiti i neke druge karakteristike jedinke kao i njihovu relaciju s populacijskom dinamikom. Time se otvara mogućnost identifikacije novih, potencijalno korisnih, indikatorskih mjera koje mogu doprinijeti točnijoj, bržoj i jeftinijoj procjeni stanja populacija.

Provedeno istraživanje nedostavno je za izravnu preporuku kondicijskog indeksa kao direktne mjere stanja ribolovnog stoka i za takvu primjenu potrebna su dodatna istraživanja i empirijske potvrde. Ipak, dobivene spoznaje već se u ovom obliku mogu integrirati u postojeći proces donošenja odluka, kao što je prikazano na Slici 31. Predložen pristup daje prednost standardnom protokolu procjene ribolovnog stoka, koji koristi terenske podatke - ulov, brojnost i biologiju vrste - za tjeranje klasičnih modela procjene (Lynch i sur., 2018). Kondicijski indeks, izračunat iz istih podataka uz minimalne dodatne troškove, može se zatim koristiti kao informacija za provjeru točnosti inicijalnih procjena stanja populacije. Mogući ishodi su:

1. Stanje stoka procjenjuje se kao loše, a kondicijski indeks je visok. Dvije neovisne procjene su dosljedne i standardna procjena je validirana.
2. Stanje stoka procjenjuje se kao loše, a kondicijski indeks je nizak. Dvije neovisne procjene *nisu* dosljedne i dodatna istraživanja potpomogla bi donošenju pravilnih odluka.
3. Stanje stoka procjenjuje se kao dobro, a kondicijski indeks je nizak. Dvije neovisne procjene su dosljedne i standardna procjena je validirana.
4. Stanje stoka procjenjuje se kao dobro, a kondicijski indeks je visok. Dvije neovisne procjene *nisu* dosljedne i dodatna istraživanja potpomogla bi donošenju pravilnih odluka.

U slučaju ne slaganja ove dvije nezavisne procjene, prvi korak je potvrda pretpostavke da je promatrana populacija doista ograničena hranom. Daljnja istraživanja zatim mogu uključivati procjenu ostalih okolišnih čimbenika (npr. stanište, plijen, izloženost patogenima) ili negativan



Slika 31. Predložena integracija kondicijskog indeksa u proces donošenja odluka u ribarstvu. Isprekidane linije prikazuju pojednostavljeni trenutni pristup; upitnik označava trenutnu ograničenu i/ili upitnu upotrebu kondicijskog indeksa. Pune linije označavaju novu ulogu kondicijskog indeksa kao dodatne informacije standardnoj procjeni ribolovnog stoka. Podaci s terena tjeraju modele procjene stoka, a kombinirane informacije koriste se za procjenu njegovog stanja. Umjesto da se izravno koriste u daljnjem donošenju odluka, standardni rezultati mogu se validirati indeksom kondicije dobivenim iz istih terenskih podataka. Ako se dvije nezavisne procjene slažu (loš status stoka + visok kondicijski indeks ili dobar status stoka + niski kondicijski indeks), intervencija nije potrebna. Međutim, ako se dvije procjene razlikuju (loš status stoka + niski kondicijski indeks ili dobar status stoka + visok kondicijski indeks), preporučaju se dodatna istraživanja koja bi otkrila pravi razlog odstupanja ove dvije procjene, te pravilno usmjerila daljnje odluke. Prilagođeno na temelju Haberle i sur. (2023).

ljudski utjecaj (ilegalni i/ili neprijavljeni ribolov) (Link i sur., 2020). Također se predlaže i proširivanje poznavanja fiziologije odabrane vrste kroz analizu biomarkera (Brosset i sur., 2021) i/ili analiza hranidbenih mreža, kako bi se identificirale eventualne promjene u dinamici ekosustava (Eero i sur., 2021). Dodatno, moguće je provesti sveobuhvatnu analizu ključnih mehanizama (migracije, predacija, kompeticija, itd.) koji utječu na vrstu od interesa (Link i sur., 2020).

Integracija DEB pristupa kao ključnog modula kompozitnog DEB-IBM modela rezultirala je spoznajama na temelju kojih je bilo moguće adaptirati postojeći proces donošenja odluka u ribarstvu - u ovom slučaju kroz integraciju kondicijskog indeksa u proces utvrđivanja stanja ribolovnog stoka. Prilagodnom postojećeg kompozitnog modela, moguće je provoditi nove simulacije i dobiti uvid i u druge povratne sprege između jedinki i populacija. Nastavkom ovakvih istraživanja moguće je doći do novih saznanja koje doprinose daljnjoj adaptaciji postojećih i razvoju novih procesa odlučivanja.

9 ZAKLJUČCI

Na temelju provedenih istraživanja donose se sljedeći zaključci o primjeni modela dinamičkih energijskih proračuna u svrhu potpore održivom upravljanju morskim resursima:

1. Iako parametriziran ograničenom količinom isključivo literaturnih podataka, DEB model plemenite periske realno opisuje postojeće podatke te daje dobar uvid u generalni trend ulaganja energije u rast, sazrijevanje i razmnožavanje s obzirom na dostupnost hrane, čime može poduprijeti analizu scenarija zaštite i reintrodukcije ove kritično ugrožene vrste.
2. Model plemenite periske uključuje morfološku i metaboličku metamorfozu, no istovremeno pretpostavlja izometrijski rast, čime je zadržana jednostavnost modela bez žrtvovanja realnosti konačnih simulacija.
3. Prilagodbom parametara DEB modela komarče novim podacima iz uzgoja poboljšane su simulacije sezonske dinamike rasta.
4. Teorijskim razvojem DEB modela dodana je nova varijabla stanja - *krv* - koja omogućuje nesmetano ulaganje energije u rast neovisno o stanju energijske rezerve, čime se poboljšava predviđanje kompenzacijskog rasta u uvjetima periodičkog gladovanja.
5. Učinak klimatskih promjena na ključne indikatore akvakulture komarče u Sredozemlju - vrijeme uzgoja do tržišne veličine, težinu nakon dvogodišnjeg uzgoja, te indeks konverzije hrane za tržišnu i dvogodišnju veličinu - moguće je kvantificirati primjenom DEB modela komarče tjerane temperaturnim podacima IPCC RCP klimatskih scenarija.
6. Simulacije utjecaja klimatskih promjena kroz 70 godina na razini Mediterana pokazuju da se za akvakulture u srednjoročnom razdoblju očekuje uglavnom pozitivan utjecaj, no da je dugoročno potrebno razmotriti upotrebu alternativnih uzgojnih vrsta, pogotovo na istoku i jugo-istoku Mediterana.
7. Simultano promatranje dinamike stanja jedinke i populacije, te uočavanje njihove povezanosti i povratnih sprega omogućeno je integracijom DEB modela u populacijski IBM model - DEB-IBM kompozitni model.
8. Spoznaje proizašle iz simulacija kompozitnog DEB-IBM rezultirale su direktnim prijedlogom adaptacije postojećeg procesa donošenja odluka u ribarstvu - informacije o indeksu kondicije mogu poslužiti za validaciju standardne procjene ribolovnog stoka, te ukazati na eventualne razlike te potrebu za daljnjim istraživanjima prije donošenja konačnih odluka.
9. Razvoj DEB modela za specifičnu praktičnu primjenu zahtijeva otvorenu komunikaciju između eksperimentalnih znanstvenika, modelera i krajnjih korisnika (menadžeri, donositelji odluka) kako bi se uskladile potrebe svih strana.

LITERATURNI IZVORI

- AAS (2015) *The science of climate change: Questions and answers*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Adams, H.D., Williams, A.P., Xu, C., Rauscher, S.A., Jiang, X., McDowell, N.G. (2013) Empirical and process-based approaches to climate-induced forest mortality models. *Frontiers in Plant Science* 4:438. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00438>.
- Adri.SmArtFish (2020) Report on SSF vulnerability to Climate Change in GSA17. Deliverable D3.3.1., Evaluation of the small-scale fishing sector, Interreg project Adri.SmArtFish.
- Akaike, H. (1983) Information measures and model selection. *Proceedings of the 44th Session of the International Statistical Institute* 1:277–291.
- Ali, M., Nicieza, A., Wootton, R.J. (2003) Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and fisheries* 4(2):147–190. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x>.
- AmP (2023) Add-my-Pet collection. https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/species_list.html. Pristupljeno 05.02.2023.
- Amundsen, P.A., Knudsen, R., Klemetsen, A. (2007) Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *Journal of Animal Ecology* 76:149–158. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01179.x>.
- Anderegg, W.R., Prall, J.W., Harold, J., Schneider, S.H. (2010) Expert credibility in climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(27):12107–12109.
- Andrew, J., Holm, J., Kadri, S., Huntingford, F.A. (2004) The effect of competition on the feeding efficiency and feed handling behaviour in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) held in tanks. *Aquaculture* 232(1-4):317–331. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00528-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00528-3).
- AqADAPT (2019) Prilagodba uzgoja bijele ribe klimatskim promjenama - Povezivanje rasta riba s uvjetima u okolišu (SO3) – godišnji izvještaj.
- Audzijonyte, A., Barneche, D.R., Baudron, A.R., Belmaker, J., Clark, T.D., Marshall, C.T., i sur. (2019) Is oxygen limitation in warming waters a valid mechanism to explain decreased body sizes in aquatic ectotherms? *Global Ecology and Biogeography* 28:64–77. <https://doi.org/10.1111/geb.12847>.
- Basilone, G., Ferreri, R., Aronica, S., Mazzola, S., Bonanno, A., Gargano, A., i sur. (2021) Reproduction and Sexual Maturity of European Sardine (*Sardina pilchardus*) in the Central Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science* 8:715846. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.715846>.

- Basso, L., Hendriks, I.E., Duarte, C.M. (2015a) Juvenile pen shells (*Pinna nobilis*) tolerate acidification but are vulnerable to warming. *Estuaries and Coasts* 38(6):1976–1985.
- Basso, L., Vázquez-Luis, M., García-March, J.R., Deudero, S., Alvarez, E., Vicente, N., i sur. (2015b) The pen shell, *Pinna nobilis*: A review of population status and recommended research priorities in the Mediterranean Sea. *Advances in Marine Biology* 71:109–160.
- Bauchot, M.L., Hureau, J.C. (1990) Sparidae. U: *Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). Volume 2*, pp. 790–812. JNICT, Lisbon; SEI, Paris, and UNESCO, Paris.
- Bavčević, L., Klanjšček, T., Karamarko, V., Aničić, I., Legović, T. (2010) Compensatory growth in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) compensates weight, but not length. *Aquaculture* 301(1-4):57–63. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.01.009>.
- Bavčević, L., Petrović, S., Karamarko, V., Luzzana, U., Klanjšček, T. (2020) Estimating fish energy content and gain from length and wet weight. *Ecological Modelling* 436:109280. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109280>.
- Bavčević, L. (2014) *Priručnik i vodič za dobru proizvođačku praksu: Kavezni uzgoj lubina i komarče*. Savjetodavna služba. ISBN 9789536763443.
- Bavčević, L., Franičević, V., Mišlov Jelavić, K. (2016) Hranidba morskih riba. U: I. Bogut, I. Stević, L. Bavčević (urednici), *Hranidba riba*, pp. 395–455. Hrvatska akademija za znanost i umjetnost u Bosni i Hercegovini; Agronomski i prehrambeno-tehnološki fakultet Sveučilišta u Mostaru; Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Mostar; Zagreb.
- Bayne, B. (1976) *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bayne, B., Holland, D., Moore, M., Lowe, D., Widdows, J. (1978) Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 58(4):825–841.
- Besson, M., De Boer, I., Vandeputte, M., Van Arendonk, J., Quillet, E., Komen, H., i sur. (2017) Effect of production quotas on economic and environmental values of growth rate and feed efficiency in sea cage fish farming. *PLoS One* 12(3):e0173131. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173131>.
- Beveridge, M.C., Thilsted, S., Phillips, M., Metian, M., Troell, M., Hall, S. (2013) Meeting the food and nutrition needs of the poor: the role of fish and the opportunities and challenges emerging from the rise of aquaculture. *Journal of Fish Biology* 83(4):1067–1084.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J. (1957) *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. Fish & Fisheries Series (FIFI, volume 11) - eBook (2012).

- Bonaldo, A., Isani, G., Fontanillas, R., Parma, L., Grilli, E., Gatta, P.P. (2010) Growth and feed utilization of gilthead sea bream (*Sparus aurata*, L.) fed to satiation and restrictively at increasing dietary energy levels. *Aquaculture international* 18:909–919.
- Breitburg, D., Levin, L.A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F.P., Conley, D.J., i sur. (2018) Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* 359:eaam7240. <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>.
- Brett, J.R., Groves, T.D. (1979) Physiological Energetics. *Fish Physiology* 8:279–352. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60029-1](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60029-1).
- Brierley, A.S., Kingsford, M.J. (2009) Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Current Biology* 19(14):602–614. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.046>.
- Brindley, C., Jiménez-Ruíz, N., Ación, F.G., Fernández-Sevilla, J.M. (2016) Light regime optimization in photobioreactors using a dynamic photosynthesis model. *Algal Research* 16:399–408. <https://doi.org/10.1016/J.ALGAL.2016.03.033>.
- Brosset, P., Cooke, S.J., Schull, Q., Trenkel, V.M., Soudant, P., Lebigre, C. (2021) Physiological biomarkers and fisheries management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 31(4):797–819. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09677-5>.
- Bulté, G., Blouin-Demers, G. (2015) Estimating the energetic significance of basking behaviour in a temperate-zone turtle. *Écoscience* 17(4):387–393. <https://doi.org/10.2980/17-4-3377>.
- Butler, A., Vicente, N., De Gaulejac, B. (1993) Ecology of the pteroid bivalves *Pinna bicolor* Gmelin and *Pinna nobilis* L. *Marine Life* 3(1-2):37–45.
- C3S (2020) Climate Data Store: Marine biogeochemistry data for the Northwest European Shelf and Mediterranean Sea from 2006 up to 2100 derived from climate projections. <https://doi.org/10.24381/cds.dcc9295c>. Copernicus Climate Change Service (C3S) Climate Data Store (CDS). Preuzeto 29.04.2023.
- Cabanellas-Reboredo, M., Deudero, S., Alós, J., Valencia, J., March, D., Hendriks, I.E., i sur. (2009) Recruitment of *Pinna nobilis* (Mollusca: Bivalvia) on artificial structures. *Marine Biodiversity Records* 2.
- Cabanellas-Reboredo, M., Vazquez-Luis, M., Mourre, B., Álvarez, E., Deudero, S., Amores, A., i sur. (2019) Tracking a mass mortality outbreak of pen shell *Pinna nobilis* populations: A collaborative effort of scientists and citizens. *Scientific Reports* 9(1):1–11.
- Camacho, F.R., Camacho, F.G., Sevilla, J.M.F., Chisti, Y., Grima, E.M. (2003) A mechanistic model of photosynthesis in microalgae. *Biotechnology and Bioengineering* 81:459–473. <https://doi.org/10.1002/BIT.10492>.

- Canales, T.M., Delius, G.W., Law, R. (2020) Regulation of fish stocks without stock–recruitment relationships: The case of small pelagic fish. *Fish and Fisheries* 21(5):857–871. <https://doi.org/10.1111/faf.12465>.
- Cardia, F., Lovatelli, A. (2015) *Aquaculture operations in floating HDPE cages: A field handbook*. FAO and Ministry of Agriculture of the Kingdom of Saudi Arabia, Rome. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 593.
- Carella, F., Aceto, S., Pollaro, F., Miccio, A., Iaria, C., Carrasco, N., i sur. (2019) A mycobacterial disease is associated with the silent mass mortality of the pen shell *Pinna nobilis* along the Tyrrhenian coastline of Italy. *Scientific Reports* 9(1):2725.
- Carpenter, K.E., De Angelis, N. (2016) *The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. Volume 4: Bony fishes part 2 (Perciformes)*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes.
- Cavraro, F., Anelli Monti, M., Matic-Skoko, S., Caccin, A., Pranovi, F. (2022) Vulnerability of the Small-Scale Fishery to Climate Changes in the Northern-Central Adriatic Sea (Mediterranean Sea). *Fishes* 8(1):9.
- Ceballos-Francisco, D., Carrillo, N.G., Pardo-Fernández, F.J., Cuesta, A., Esteban, M.A. (2020) Radiological characterization of gilthead seabream (*Sparus aurata*) by X-ray computed tomography. *Journal of Fish Biology* 97(5):1440–1447.
- Cherif, S., Doblas-Miranda, E., Lionello, P., Borrego, C., Giorgi, F., Iglesias, A., i sur. (2020) Drivers of change. U: *Climate and Environmental Change in the Mediterranean Basin – Current Situation and Risks for the Future*, pp. 59–180. Union for the Mediterranean, Plan Bleu, UNEP/MAP, Marseille, France. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7100601>.
- Cherry, D. (2021) A flood of new funds are investing in aquaculture, fisheries and seafood. Will they succeed? IntraFish Opinion article. Available at: <https://www.linkedin.com/pulse/flood-new-funds-investing-aquaculture-fisheries-seafood-drew-cherry/>.
- Chipps, S.R., Wahl, D.H. (2008) Bioenergetics Modeling in the 21st Century: Reviewing New Insights and Revisiting Old Constraints. *Transactions of the American Fisheries Society* 137:298–313. <https://doi.org/10.1577/T05-236.1>.
- CIWF (2019) Improving the welfare of European sea bass and gilthead sea bream. Compassion in Food Business, Compassion in World Farming International, UK.
- CMEMS (2023) Mediterranean Sea High Resolution and Ultra High Resolution Sea Surface Temperature Analysis. E.U. Copernicus Marine Service Information (CMEMS). Marine Data Store (MDS). <https://doi.org/10.48670/moi-00172>. Pristupljeno 29.04.2023.

- Colloca, F., Cerasi, S. (2015) *Hatchery culture of bivalves: a practical manual*. FAO Fisheries and Aquaculture Department, Rome, Italy.
- Coma, R., Ribes, M., Serrano, E., Jiménez, E., Salat, J., Pascual, J. (2009) Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(15):6176–6181.
- Conte, F.P., Wagner, H.H., Harris, T.O. (1963) Measurement of blood volume in the fish (*Salmo gairdneri gairdneri*). *American Journal of Physiology-Legacy Content* 205(3):533–540.
- Cooke, S.J., Sack, L., Franklin, C.E., Farrell, A.P., Beardall, J., Wikelski, M., i sur. (2013) What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conservation Physiology* 1(1):cot001.
- Costello, C., Ovando, D., Hilborn, R., Gaines, S.D., Deschenes, O., Lester, S.E. (2012) Status and Solutions for the World's Unassessed Fisheries. *Science* 338(6106):517–520. <https://doi.org/10.1126/science.1223389>.
- Crosetti, D., Rossi, A., De Innocentiis, S. (2014) AquaTrace species leaflet: Gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *AquaTrace* .
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R.J., Jarre, A., Quinones, R.A., Shannon, L.J., i sur. (2000) Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57(3):603–618. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0712>.
- Davenport, J., Ezgeta-Balić, D., Peharda, M., Skejić, S., Ninčević-Gladan, v., Matijević, S. (2011) Size-differential feeding in *Pinna nobilis* L.(Mollusca: Bivalvia): exploitation of detritus, phytoplankton and zooplankton. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92(2):246–254.
- Dayan, H., McAdam, R., Juza, M., Masina, S., Speich, S. (2023) Marine heat waves in the Mediterranean Sea: An assessment from the surface to the subsurface to meet national needs. *Frontiers in Marine Science* 10:142.
- De Gaulejac, B. (1993) *Etude écophysiologicalue du mollusque bivalve méditerranéen Pinna nobilis L. Reproduction; Croissance; Fespiration*. Ph.D. thesis, L'Université d'Aix-Marseille.
- De Roos, A., Metz, J., Evers, E., Leipoldt, A. (1990) A size dependent predator-prey interaction: who pursues whom? *Journal of Mathematical Biology* 28(6):609–643. <https://doi.org/10.1007/BF00160229>.
- DeAngelis, D.L., Matsinos, V. (1996) Individual-based population models: linking behavioral and physiological information at the individual level to population dynamics. *Ecología Austral* 6(01):023–032.

- DEBtool (2022) Software package DEBtool_M. https://github.com/add-my-pet/DEBtool_M.
- Dennis, D., Plagányi, É., Van Putten, I., Hutton, T., Pascoe, S. (2015) Cost benefit of fishery-independent surveys: are they worth the money? *Marine Policy* 58:108–115. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2015.04.016>.
- Deslauriers, D., Chipps, S.R., Breck, J.E., Rice, J.A., Madenjian, C.P. (2017) Fish Bioenergetics 4.0: An R-Based Modeling Application. *Changed publisher: Wiley* 42:586–596. <https://doi.org/10.1080/03632415.2017.1377558>.
- Deudero, S., Grau, A., Vázquez-Luis, M., Alvarez, E., Alomar, C., Hendriks, I. (2017) Reproductive investment of the pen shell *Pinna nobilis* Linnaeus, 1758 in Cabrera National Park (Spain). *Mediterranean Marine Science* 18(2):271–284.
- Deudero, S., Vázquez-Luis, M., Álvarez, E. (2015) Human stressors are driving coastal benthic long-lived sessile fan mussel *Pinna nobilis* population structure more than environmental stressors. *PloS One* 10(7):e0134530.
- Dumas, A., France, J., Bureau, D. (2010) Modelling growth and body composition in fish nutrition: where have we been and where are we going? *Aquaculture Research* 41(2):161–181.
- Eero, M., Dierking, J., Humborg, C., Undeman, E., MacKenzie, B.R., Ojaveer, H., i sur. (2021) Use of food web knowledge in environmental conservation and management of living resources in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 78(8):2645–2663. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab145>.
- EFSA (2008) Animal welfare aspects of husbandry systems for farmed European seabass and gilthead seabream - Scientific Opinion of the Panel. European Food Safety Authority, Wiley Online Library.
- Elliott, J., Davison, W. (1975) Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* 19:195–201.
- Europska komisija (2021) Strateške smjernice za održiviju i konkurentniju akvakulturu u EU-u za razdoblje od 2021. do 2030. COM(2021) 236 final.
- FAO (2021) Tracking progress on food and agriculture-related SDG indicators 2021: A report on the indicators under FAO custodianship. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. <https://doi.org/10.4060/cb6872en>.
- FAO (2022a) *Blue Transformation - Roadmap 2022–2030: A vision for FAO's work on aquatic food systems*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. <https://doi.org/10.4060/cc0459en>.

- FAO (2022b) *The State of Mediterranean and Black Sea Fisheries 2022*. <https://doi.org/10.4060/cc3370en>. General Fisheries Commission for the Mediterranean. Rome. Last updated: 10.03.2021.
- FAO (2022c) *The State of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards Blue Transformation*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <https://doi.org/10.4060/cc0461en>.
- FAO (2023a) Fishery and Aquaculture Statistics. Global production by production source 1950-2021 (FishStatJ). U: *FAO Fisheries and Aquaculture Division [online]*. FAO Fisheries and Aquaculture Department, Rome. Updated 2023. FishStatJ software available at: <https://www.fao.org/fishery/en/topic/166235>.
- FAO (2023b) *Sparus aurata*. Cultured Aquatic Species Information Programme. https://www.fao.org/fishery/en/culturedspecies/sparus_aurata/en. Text by Colloca, F.; Cerasi, S.. Fisheries and Aquaculture Division [online]. Updated 2005-05-17. Rome. Pristupljeno 15.02.2023.
- FiMDEB (2010) UKF izvještaj projekta „Finfish mariculture dynamic energy budget model“. Institut Ruđer Bošković, Zagreb.
- Froese, R., Pauly, D. (2022a) FishBase: *Sardina pilchardus*. <https://www.fishbase.se/summary/sardina-pilchardus.html>. Accessed on 2.11.2022.
- Froese, R., Pauly, D. (2022b) FishBase: *Sparus aurata*. <https://www.fishbase.se/summary/Sparus-aurata.html>. Accessed on 2.11.2022.
- Fry, J.P., Mailloux, N.A., Love, D.C., Milli, M.C., Cao, L. (2018) Feed conversion efficiency in aquaculture: do we measure it correctly? *Environmental Research Letters* 13(2):024017.
- Galinou-Mitsoudi, S., Vlahavas, G., Papoutsis, O. (2006) Population study of the protected bivalve *Pinna nobilis* (Linnaeus, 1758) in Thermaikos Gulf (north Aegean Sea). *Journal of Biological Research* 5:47–53.
- Garcia-Marsh, J.R., Vicente, N. (2006) *Management tool: Management guide for marine protected areas - Protocol to study and monitor Pinna nobilis populations within Marine Protected Areas*. MedPAN-Interreg IIC - project, MEPA, Floriana, Malta.
- Garrido, S., van der Lingen, C.D. (2014) Feeding biology and ecology. U: K. Ganas (ur.), *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 122–189. CRC Press Boca Raton, FL.
- Garstang, W. (1951) *Larval Forms, with Other Zoological Verses*. Basil Blackwell, Oxford, England.

- GBIF Secretariat (2021a) GBIF Backbone Taxonomy. <https://doi.org/10.15468/39omei>. Pristupljeno 17.03.2023. putem <https://www.gbif.org/species/2392508> [*Sparus aurata* Linnaeus, 1758].
- GBIF Secretariat (2021b) GBIF Backbone Taxonomy. <https://doi.org/10.15468/39omei>. Pristupljeno 17.03.2023. putem <https://www.gbif.org/species/2413224> [*Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792)].
- Geček, S., Klanjšček, J., Klanjšček, T., Marn, N. (2011) Modeliranje za bolje razumijevanje i upravljanje okolišem.
- GFCM (2018) Report of the Working Group on Stock Assessment of Small Pelagic species (WGSASP). Scientific Advisory Committee (SAC), The General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM). Technical meeting, FAO Rome, Italy, November.
- GFCM (2022a) Report of the Working Group on Stock Assessment of Small Pelagic species (WGSASP). Scientific Advisory Committee (SAC), The General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM). Online technical meeting, FAO Rome, Italy, January.
- GFCM (2022b) Report of the Working Group on Stock Assessment of Small Pelagic Species (WGSASP) session on the assessment of European anchovy and sardine in the Adriatic Sea. Scientific Advisory Committee (SAC), The General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM). Online technical meeting, FAO Rome, Italy, May.
- Giannoulaki, M., Schismenou, E., Pyrounaki, M.M., Tsagarakis, K. (2014) Habitat characterization and migrations. U: K. Ganias (ur.), *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 191–241. CRC Press Boca Raton, FL.
- Giorgi, F. (2006) Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters* 33(8):L08707.
- Goldan, O., Popper, D., Karplus, I. (2003) Food competition in small groups of juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Israeli Journal of Aquaculture-BAMIGDEH* 55:94—106.
- Grimm, V., Ayllón, D., Railsback, S.F. (2016) Next-generation individual-based models integrate biodiversity and ecosystems: yes we can, and yes we must. *Ecosystems* 20(2):229–236. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0071-2>.
- Grober, U. (2007) Deep roots - a conceptual history of 'sustainable development' (Nachhaltigkeit). *Discussion Papers* 2007-002. Wissenschaftszentrum Berlin Fur Sozialforschung.
- Gruber, N. (2011) Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369(1943):1980–1996.

- Haberle, I., Bavčević, L., Klanjšček, T. (2023) Fish condition as an indicator of stock status: Insights from condition index in a food-limiting environment. *Fish and fisheries* 24(4):567–581. 10.1111/faf.12744.
- Haberle, I., Hackenberger, D., Djerdj, T., Hackenberger Kutuzović, B., Čaleta, B., Purgar, M., i sur. (2022) PerfeCt - Performance of Aquaculture under Climate change. Blue Cloud - Blue-Cloud: Piloting innovative services for Marine Research & the Blue Economy. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7313171>.
- Haberle, I., Marn, N., Geček, S., Klanjšček, T. (2020) Dynamic energy budget of endemic and critically endangered bivalve *Pinna nobilis*: A mechanistic model for informed conservation. *Ecological Modelling* 434:109207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109207>.
- Hambrey, J. (2017) The 2030 Agenda and the sustainable development goals: the challenge for aquaculture development and management. *FAO Fisheries and Aquaculture Circular* C1141.
- HAOP (2021) Plemenita periska (*Pinna nobilis*) i masovna smrtnost. <https://www.haop.hr/hr/tematska-podrucja/prirodne-vrijednosti-stanje-i-ocuvanje/bioraznolikost/morske-vrste/plemenita>. Hrvatska agencija za okoliš i prirodu, Zagreb. Ažurirano: 19.07.2021. Pristupljeno: 13.06.2023.
- Harline, K., Martínez-Gómez, J., Specht, C.D., Roeder, A.H. (2021) A life cycle for modeling biology at different scales. *Frontiers in Plant Science* 12:710590.
- Harris, C.R., Millman, K.J., van der Walt, S.J., Gommers, R., Virtanen, P., Cournapeau, D., i sur. (2020) Array programming with NumPy. *Nature* 585(7825):357–362. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2649-2>.
- Hazlerigg, C.R., Lorenzen, K., Thorbek, P., Wheeler, J.R., Tyler, C.R. (2012) Density-dependent processes in the life history of fishes: evidence from laboratory populations of zebrafish *Danio rerio*. *PLoS One* 7(5):e37550. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037550>.
- Helm, M.M., Bourne, N., Lovatelli, A. (2004) *Hatchery culture of bivalves: a practical manual*. FAO, Rome, Italy.
- Hilborn, R., Amoroso, R.O., Anderson, C.M., Baum, J.K., Branch, T.A., Costello, C., i sur. (2020) Effective fisheries management instrumental in improving fish stock status. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117(4):2218–2224. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909726116>.
- Hochman, A., Marra, F., Messori, G., Pinto, J.G., Raveh-Rubin, S., Yosef, Y., i sur. (2022) Extreme weather and societal impacts in the eastern Mediterranean. *Earth System Dynamics* 13(2):749–777.

- ICES (2019) Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). *ICES Scientific Reports* 1:34:653p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.4983>.
- Ijima, H., Jusup, M., Takada, T., Akita, T., Matsuda, H., Klanjšček, T. (2019) Effects of environmental change and early-life stochasticity on Pacific bluefin tuna population growth. *Marine Environmental Research* 149:18–26.
- IPCC (2013) Summary for Policymakers. U: T. Stocker, D. Qin, G.K. Plattner, M. Tignor, S. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P. Midgley (urednici), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IPCC (2014) Summary for Policymakers. U: Core Writing Team, R.K. Pachauri, L.A. Meyer (urednici), *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland.
- IPCC (2021) Summary for Policymakers. U: V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. Matthews, T. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, B. Zhou (urednici), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jentoft, S., Chuenpagdee, R., Barragán-Paladines, M.J., Franz, N. (2017) *The small-scale fisheries guidelines: global implementation. Volume 14*. Springer.
- Jordahl, K., den Bossche, J.V., Fleischmann, M., Wasserman, J., McBride, J., Gerard, J., i sur. (2020) `geopandas/geopandas: v0.8.1`. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3946761>.
- Jusup, M., Klanjšček, T., Matsuda, H., Kooijman, S.A. (2011) A Full Lifecycle Bioenergetic Model for Bluefin Tuna. *PLOS ONE* 6:e21903. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021903>.
- Jusup, M., Sousa, T., Domingos, T., Labinac, V., Marn, N., Wang, Z., i sur. (2017) Physics of metabolic organization. *Physics of Life Reviews* 20:1–39. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2016.09.001>.
- Jørgensen, C., Enberg, K., Mangel, M. (2016) Modelling and interpreting fish bioenergetics: a role for behaviour, life-history traits and survival trade-offs. *Journal of Fish Biology* 88:389–402. <https://doi.org/10.1111/jfb.12834>.

- Katavić, I. (2017) Challenges facing marine aquaculture in the EU-Mediterranean. U: P. Berillis (ur.), *Trends in fisheries and aquatic animal health.*, pp. 42–84. Bentham Science Publishers, Sharjah, UAE.
- Katsanevakis, S. (2005) Population ecology of the endangered fan mussel *Pinna nobilis* in a marine lake. *Endangered Species Research* 1:51–59.
- Katsanevakis, S. (2006) Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81:229–235. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.07.002>.
- Katsanevakis, S., Maravelias, C.D. (2008) Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9:178–187. <https://doi.org/10.1111/J.1467-2979.2008.00279.X>.
- Katsanevakis, S., Poursanidis, D., Issaris, Y., Panou, A., Petza, D., Vassilopoulou, V., i sur. (2011) “Protected” marine shelled molluscs: thriving in Greek seafood restaurants. *Mediterranean Marine Science* 12(2):429–438.
- Katsanevakis, S., Thessalou-Legaki, M., Karlou-Riga, C., Lefkaditou, E., Dimitriou, E., Verriopoulos, G. (2007) Information-theory approach to allometric growth of marine organisms. *Marine Biology* 151(3):949–959.
- Katselis, G., Koukou, K., Dimitriou, E., Koutsikopoulos, C. (2007) Short-term seaward fish migration in the Messolonghi–Etoliko lagoons (Western Greek coast) in relation to climatic variables and the lunar cycle. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73(3):571–582. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.010>.
- Kaya Öztürk, D., Öztürk, R., Baki, B., Karayücel, I., Karayücel, S. (2020) Monthly variation of growth, biochemical composition, fatty and amino acids patterns of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) in offshore cage systems under brackish water conditions in the Black Sea. *Aquaculture Research* 51(12):4961–4983. <https://doi.org/10.1111/are.14833>.
- Kearney, M.R. (2021) What is the status of metabolic theory one century after Pütter invented the von Bertalanffy growth curve? *Biological Reviews* 96:557–575. <https://doi.org/10.1111/brv.12668>.
- Kersting, D., Benabdi, M., Čížmek, H., Grau, A., Jimenez, C., Katsanevakis, S., i sur. (2019) *Pinna nobilis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* .
- Keznine, M., Analla, M., Aksissou, M., El Meraoui, A. (2020) The reproduction and growth of the sardine *Sardina pilchardus* in West Mediterranean, Morocco. *Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries* 24(4):303–319. <https://doi.org/10.21608/ejabf.2020.98433>.

- Klanjšček, T., Bavčević, L. (2016) Modeliranje izmjene hranjivih tvari i protoka energije. pp. 267–286. HAZU Bosne i Hercegovine, Sveučilište u Mostaru, Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu.
- Klanjšček, T., Caswell, H., Neubert, M.G., Nisbet, R.M. (2006) Integrating dynamic energy budgets into matrix population models. *Ecological Modelling* 196(3-4):407–420.
- Klanjšček, T., Nisbet, R.M., Caswell, H., Neubert, M.G. (2007) A model for energetics and bioaccumulation in marine mammals with applications to the right whale. *Ecological Applications* 17(8):2233–2250.
- Klok, C., Wijsman, J.W., Kaag, K., Foekema, E. (2014) Effects of CO₂ enrichment on cockle shell growth interpreted with a Dynamic Energy Budget model. *Journal of Sea Research* 94:111–116. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.01.011>.
- Kooijman, S.A. (2020) The standard dynamic energy budget model has no plausible alternatives. *Ecological Modelling* 428:109106.
- Kooijman, S.A.L.M. (1986a) Energy budgets can explain body size relations. *Journal of Theoretical Biology* 121:269–282. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(86\)80107-2](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(86)80107-2).
- Kooijman, S.A.L.M. (1986b) What the hen can tell about her eggs: egg development on the basis of energy budgets. *Journal of mathematical biology* 23:163–185. <https://doi.org/10.1007/BF00276955>.
- Kooijman, S.A.L.M. (1993) *Dynamic energy budgets in biological systems: Theory and applications in ecotoxicology*. Cambridge University Press.
- Kooijman, S.A.L.M. (2001) Quantitative aspects of metabolic organization: a discussion of concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* 356:331. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0771>.
- Kooijman, S.A.L.M. (2010) *Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation, 3rd Edition*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511805400>.
- Kooijman, S.A.L.M. (2014) Metabolic acceleration in animal ontogeny: an evolutionary perspective. *Journal of Sea Research* 94:128–137. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.06.005>.
- Kooijman, S.A.L.M., Lika, K., Augustine, S., Marn, N., Kooi, B.W. (2020) The energetic basis of population growth in animal kingdom. *Ecological Modelling* 428. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2020.109055>.

- Kožul, V., Glavić, N., Bolotin, J., Antolović, N. (2012) Growth of the fan mussel *Pinna nobilis* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Bivalvia) in experimental cages in the South Adriatic Sea. *Aquaculture Research* 44(1):31–40.
- Kraljević, M., Dulčić, J. (1997) Age and growth of gilt-head sea bream (*Sparus aurata* L.) in the Mirna Estuary, Northern Adriatic. *Fisheries research* 31(3):249–255. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(97\)00016-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(97)00016-7).
- Lavaud, R., Filgueira, R., Augustine, S. (2021) The role of dynamic energy budgets in conservation physiology. *Conservation Physiology* 9(1):coab083.
- Lee, K.S., Park, S.R., Kim, Y.K. (2007) Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350:144–175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.016>.
- Libralato, S., Solidoro, C. (2008) A bioenergetic growth model for comparing *Sparus aurata*'s feeding experiments. *ecological modelling* 214(2-4):325–337. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.02.024>.
- Lika, D., Kooijman, B. (2016) AmP *Sparus aurata*, version 2016/15/10. https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/Sparus_aurata/Sparus_aurata_res.html. Accessed on 28.02.2023.
- Lika, D., Kooijman, B., Stavrakidis Zachou, O. (2018) AmP *Dicentrarchus labrax*, version 2018/05/11. https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/Dicentrarchus_labrax/Dicentrarchus_labrax_res.html. Pristupljeno 03.05.2023.
- Lika, K., Kearney, M.R., Freitas, V., van der Veer, H.W., van der Meer, J., Wijsman, J.W., i sur. (2011) The “covariation method” for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model I: Philosophy and approach. *Journal of Sea Research* 66(4):270–277.
- Lika, K., Kooijman, S.A., Papandroulakis, N. (2014) Metabolic acceleration in Mediterranean perciformes. *Journal of sea research* 94:37–46.
- Link, J.S., Huse, G., Gaichas, S., Marshak, A.R. (2020) Changing how we approach fisheries: a first attempt at an operational framework for ecosystem approaches to fisheries management. *Fish and Fisheries* 21(2):393–434. <https://doi.org/10.1111/faf.12438>.
- Lugert, V., Thaller, G., Tetens, J., Schulz, C., Krieter, J. (2016) A review on fish growth calculation: multiple functions in fish production and their specific application. *Reviews in Aquaculture* 8:30–42. <https://doi.org/10.1111/raq.12071>.
- Lynch, P.D., Methot, R.D., Link, J.S. (2018) Implementing a next generation stock assessment enterprise: an update to the NOAA fisheries stock assessment improvement plan.

- <https://doi.org/10.7755/TMSPO.183>. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-183, 127 p.
- MacCall, A.D. (2009) A short scientific history of the fisheries. U: D. Checkley, J. Alheit, Y., Y. Oozeki, C. Roy (urednici), *Climate Change and Small Pelagic Fish*, pp. 382:6–11. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mackinson, S., Mangi, S., Hetherington, S., Catchpole, T., Masters, J. (2017) *Guidelines for Industry-Science Data Collection: Step-by-step guidance to gathering useful and useable scientific information*. Fishing into the Future report to Seafish, 65p.
- Madeira, D., Costa, P.M., Vinagre, C., Diniz, M.S. (2016) When warming hits harder: survival, cellular stress and thermal limits of *Sparus aurata* larvae under global change. *Marine Biology* 163:1–14. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2856-4>.
- Makris, C.V., Tolika, K., Baltikas, V.N., Velikou, K., Krestenitis, Y.N. (2023) The impact of climate change on the storm surges of the Mediterranean Sea: Coastal sea level responses to deep depression atmospheric systems. *Ocean Modelling* 181:102149. ISSN 1463-5003. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2022.102149>.
- Marin, F., Narayanappa, P., Motreuil, S. (2011) Acidic shell proteins of the mediterranean fan mussel *Pinna nobilis*. U: W.E.G. Müller (ur.), *Molecular Biomineralization*, pp. 353–395. Springer.
- Marn, N. (2016) *Life cycle and ecology of the loggerhead turtle (Caretta caretta, Linnaeus, 1758)*. Ph.D. thesis, University of Zagreb. Faculty of Science. Department of Geology.
- Marn, N., Jusup, M., Kooijman, S., Klanjšček, T. (2020) Quantifying impacts of plastic debris on marine wildlife identifies ecological breakpoints. *Ecology Letters* 23:1479–1487.
- Marn, N., Kooijman, S., Jusup, M., Legović, T., Klanjšček, T. (2017) Inferring physiological energetics of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) from existing data using a general metabolic theory. *Marine Environmental Research* 126:14–25.
- Marques, G.M., Augustine, S., Lika, K., Pecquerie, L., Domingos, T., Kooijman, S.A.L.M. (2018) The AmP project: Comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters. *PLOS Computational Biology* 14(5):1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006100>.
- Marques, G.M., Lika, K., Augustine, S., Pecquerie, L., Kooijman, S.A. (2019) Fitting multiple models to multiple data sets. *Journal of Sea Research* 143:48 – 56.
- Marshall, D.J., Uller, T. (2007) When is a maternal effect adaptive? *Oikos* 116(12):1957–1963.

- Martin, B.T., Heintz, R., Danner, E.M., Nisbet, R.M. (2017) Integrating lipid storage into general representations of fish energetics. *Journal of Animal Ecology* 86(4):812–825. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12667>.
- Martinez, M., Guderley, H., Dutil, J.D., Winger, P., He, P., Walsh, S. (2003) Condition, prolonged swimming performance and muscle metabolic capacities of cod *Gadus morhua*. *Journal of Experimental Biology* 206(3):503–511. <https://doi.org/10.1242/jeb.00098>.
- MATLAB (2011) *version 7.13.0.564 (R2010b)*. The MathWorks Inc., Natick, Massachusetts.
- Matyja, K. (2023) Standard dynamic energy budget model parameter sensitivity. *Ecological Modelling* 478:110304. ISSN 0304-3800. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110304>.
- Matzelle, A., Montalto, V., Sarà, G., Zippay, M., Helmuth, B. (2014) Dynamic Energy Budget model parameter estimation for the bivalve *Mytilus californianus*: Application of the covariation method. *Journal of Sea Research* 94:105–110.
- Mazumder, S.K., Das, S.K., Bakar, Y., Ghaffar, M.A. (2016) Effects of temperature and diet on length-weight relationship and condition factor of the juvenile Malabar blood snapper (*Lutjanus malabaricus* Bloch & Schneider, 1801). *Journal of Zhejiang University-SCIENCE B* 17(8):580–590. <https://doi.org/10.1631/jzus.B1500251>.
- McEdward, L.R., Miner, B.G. (2003) Fecundity-time models of reproductive strategies in marine benthic invertebrates: fitness differences under fluctuating environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series* 256:111–121.
- McKinney, W. (2010) Data Structures for Statistical Computing in Python. U: Stéfan van der Walt, Jarrod Millman (urednici), *Proceedings of the 9th Python in Science Conference*, pp. 56 – 61. 10.25080/Majora-92bf1922-00a.
- Merino, G., Barange, M., Mullon, C. (2014) Role of Anchovies and Sardines as Reduction Fisheries in the World Fish Meal Production: Overview of the Interaction between the Resource and Environmental and Socioeconomic Drivers. U: K. Ganiyas (ur.), *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 285–307. CRC Press Boca Raton, FL.
- MGOR-RH (2021a) Akcijski program Strategije upravljanja morskim okolišem i obalnim područjem: “Sustav praćenja i promatranja za stalnu procjenu stanja Jadranskog mora (2021.-2026.)” Ministarstvo gospodarstva i održivog razvoja Republike Hrvatske.
- MGOR-RH (2021b) Strategija upravljanja morskim okolišem i obalnim područjem Ministarstvo gospodarstva i održivog razvoja Republike Hrvatske. Ažurirano: ožujak 2021.
- Montero, D., Lalumera, G., Izquierdo, M., Caballero, M., Saroglia, M., Tort, L. (2009) Establishment of dominance relationships in gilthead sea bream *Sparus aurata* juveniles during

- feeding: effects on feeding behaviour, feed utilization and fish health. *Journal of Fish Biology* 74(4):790–805.
- Morain, S.A. (1993) Emerging Technology for Biological Data Collection and Analysis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:309. <https://doi.org/10.2307/2399786>.
- Moretti, M., Fernandez-Criado, M.P., Cittolin, G., Guidastrì, R. (1999) Manual on hatchery production of seabass and gilthead seabream. Volume 1. <https://www.fao.org/publications/card/en/c/6d59162a-/>. <https://doi.org/10.4060/CC2323EN>.
- Morgan, M., Rideout, R., Colbourne, E. (2010) Impact of environmental temperature on Atlantic cod *Gadus morhua* energy allocation to growth, condition and reproduction. *Marine Ecology Progress Series* 404:185–195. <http://doi.org/10.3354/meps08502>.
- MPOLJ-RH (2022a) Izvješće o provedenom postupku strateške procjene utjecaja na okoliš za nacionalni plan razvoja akvakulture za razdoblje do 2027. godine Ministarstvo poljoprivrede Republike Hrvatske. Zagreb.
- MPOLJ-RH (2022b) Nacionalni plan razvoja akvakulture za razdoblje do 2027. godine Ministarstvo poljoprivrede Republike Hrvatske. Zagreb.
- Mu, X., Zhang, C., Xu, B., Ji, Y., Xue, Y., Ren, Y. (2021) Accounting for the fish condition in assessing the reproductivity of a marine eel to achieve fishery sustainability. *Ecological Indicators* 130:108116. ISSN 1470-160X. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108116>.
- Muller, E.B., Nisbet, R.M. (2014) Dynamic energy budget modeling reveals the potential of future growth and calcification for the coccolithophore *Emiliana huxleyi* in an acidified ocean. *Global change biology* 20(6):2031–2038.
- Mustač, B., Sinovčić, G. (2010) Reproduction, length-weight relationship and condition of sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), in the eastern Middle Adriatic Sea (Croatia). *Periodicum biologorum* 112(2):133–138.
- Nash, R.D., Valencia, A.H., Geffen, A.J. (2006) The origin of Fulton's condition factor — setting the record straight. *Fisheries* 31(5):236–238.
- Nelson, D.L., Cox, M.M. (2004) Part II: Bioenergetics and Metabolism - Chapter 13: Principles of bioenergetics. U: *Lehninger Principles of Biochemistry, 4th Edition*. Worth Publishers. <https://doi.org/10.1007/S00897000455A>.
- Nikolioudakis, N., Isari, S., Pitta, P., Somarakis, S. (2012) Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an 'end-to-end' field study. *Marine Ecology Progress Series* 453:173–188. <https://doi.org/10.3354/meps09656>.

- Nisbet, R.M., Jusup, M., Klanjšček, T., Pecquerie, L. (2012) Integrating dynamic energy budget (DEB) theory with traditional bioenergetic models. *Journal of Experimental Biology* 215(6):892–902.
- Nobre, A., Musango, J., De Wit, M., Ferreira, J. (2009) A dynamic ecological–economic modeling approach for aquaculture management. *Ecological Economics* 68(12):3007–3017. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2009.06.019>.
- Nunes, C., Marques, G., Sousa, T., Kooijman, B., Queiros, Q., Lefebvre, S. (2019) AmP *Sardina pilchardus*, version 2019/09/16. https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/Sardina_pilchardus/Sardina_pilchardus_res.html. Accessed on 07.02.2023.
- Ökte, E. (2002) Grow-out of sea bream *Sparus aurata* in Turkey, particularly in a land-based farm with recirculation system in Canakkale: better use of water, nutrients and space. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 2(1).
- Pavlidis, M.A., Mylonas, C.C. (2011) *Sparidae: Biology and aquaculture of gilthead sea bream and other species*. Wiley-Blackwell.
- Pedersen, C., Tang, Y. (2021) Aquaculture, Financialization, and Impacts on Small-scale Fishing Communities. U: Y. Tang (ur.), *Right to Food and Nutrition Watch - Not Our Menu: False solutions to hunger and malnutrition. Issue 13*, pp. 14–19. Global Network for the Right to Food and Nutrition. Brot für die Welt and FIAN International, Germany.
- Pedro Andrade, J., Erzini, K., Palma, J. (1996) Gastric evacuation and feeding in the gilthead sea bream reared under semi-intensive conditions. *Aquaculture International* 4:129–141.
- Peharda, M., Ezgeta-Balić, D., Davenport, J., Bojanić, N., Vidjak, O., Ninčević-Gladan, v. (2012) Differential ingestion of zooplankton by four species of bivalves (Mollusca) in the Mali Ston Bay, Croatia. *Marine Biology* 159(4):881–895.
- Pérez-Jiménez, A., Trenzado Romero, C., Hernández, G.C. (2011) Metabolic responses to food deprivation in fish. U: T.C. Merkin (ur.), *Biology of Starvation in Humans and Other Organisms*, pp. 303–346. Nova Science Publishers, Inc.
- Peters, R.H. (1983) The Ecological Implications of Body Size. *The Ecological Implications of Body Size* <https://doi.org/10.1017/cbo9780511608551>.
- Pita, C., Gamito, S., Erzini, K. (2002) Feeding habits of the gilthead seabream (*Sparus aurata*) from the Ria Formosa (southern Portugal) as compared to the black seabream (*Spondyliosoma cantharus*) and the annular seabream (*Diplodus annularis*). *Journal of Applied Ichthyology* 18(2):81–86.

- Popova, E., Yool, A., Byfield, V., Cochrane, K., Coward, A.C., Salim, S.S., i sur. (2016) From global to regional and back again: common climate stressors of marine ecosystems relevant for adaptation across five ocean warming hotspots. *Global change biology* 22(6):2038–2053.
- Porto, A., Voje, K.L. (2020) ML-morph: A fast, accurate and general approach for automated detection and landmarking of biological structures in images. *Methods in Ecology and Evolution* 11:500–512. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13373>.
- Prado, P., Carrasco, N., Catanese, G., Grau, A., Cabanes, P., Carella, F., i sur. (2019) Presence of *Vibrio mediterranei* associated to major mortality in stabled individuals of *Pinna nobilis* L. *Aquaculture* 519:734899. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734899>.
- Pütter, A. (1920) Studien über physiologische Ähnlichkeit VI. Wachstumsähnlichkeiten. *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere* 1920 180:1 180:298–340. <https://doi.org/10.1007/BF01755094>.
- QGIS.org (2020) *QGIS Geographic Information System*. QGIS Association. Version: QGIS 3.16.11.
- Quinn, T.J., Deriso, R.B. (1999) *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press, New York, NY, USA.
- Rabaoui, L., Zouari, S.T., Katsanevakis, S., Hassine, O.K.B. (2007) Comparison of absolute and relative growth patterns among five *Pinna nobilis* populations along the Tunisian coastline: an information theory approach. *Marine Biology* 152(3):537–548.
- Ravagnan, G. (1992) *Vallicoltura integrata: contributo all'acquacoltura costiera - riflessioni, analisi e proposte*. Edagricole, Bologna.
- Remen, M., Nederlof, M.A., Folkedal, O., Thorsheim, G., Sitjà-Bobadilla, A., Pérez-Sánchez, J., i sur. (2015) Effect of temperature on the metabolism, behaviour and oxygen requirements of *Sparus aurata*. *Aquaculture Environment Interactions* 7(2):115–123.
- Ricard, D., Zimmermann, F., Heino, M. (2016) Are negative intra-specific interactions important for recruitment dynamics? A case study of Atlantic fish stocks. *Marine Ecology Progress Series* 547:211–217. <https://doi.org/10.3354/meps11625>.
- Richardson, C.A., Kennedy, H., Duarte, C.M., Kennedy, D.P., Proud, S.V. (1999) Age and growth of the fan mussel *Pinna nobilis* from south-east Spanish Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Marine Biology* 133(2):205–212.
- Ricker, W.E. (1975) Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191:1–382.

- Ries, J.B., Cohen, A.L., McCorkle, D.C. (2009) Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology* 37:1131–1134. <https://doi.org/10.1130/G30210A.1>.
- Riva, A. (2002) Methodological approach of some bioenergetics parameters on *Pinna nobilis*. U: N. Vicente (ur.), *IOPR Premier Séminaire International sur la Grande Nacre de Méditerranée: Pinna nobilis*, pp. 91–102. Nice: Mémoires de l'Institut Océanographique Paul Ricard.
- Rochet, M.J. (2000) A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. *ICES Journal of Marine Science* 57(2):228–239.
- Rose, K.A., Cowan Jr, J.H., Winemiller, K.O., Myers, R.A., Hilborn, R. (2001) Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2(4):293–327. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00056.x>.
- Rouanet, E., Trigos, S., Vicente, N. (2015) From youth to death of old age: the 50-year story of a *Pinna nobilis* fan mussel population at Port-Cros Island (Port-Cros National Park, Provence, Mediterranean Sea). *Scientific Reports of Port-Cros National Park* 29:209–222.
- Sarà, G., Palmeri, V., Montalto, V., Rinaldi, A., Widdows, J. (2013) Parameterisation of bivalve functional traits for mechanistic eco-physiological dynamic energy budget (DEB) models. *Marine Ecology Progress Series* 480:99–117.
- Saraiva, S., Van der Meer, J., Kooijman, S., Sousa, T. (2011) DEB parameters estimation for *Mytilus edulis*. *Journal of Sea Research* 66(4):289–296.
- Šarić, T., Župan, I., Aceto, S., Villari, G., Palić, D., De Vico, G., i sur. (2020) Epidemiology of noble pen shell (*Pinna nobilis* L. 1758) mass mortality events in Adriatic Sea is characterised with rapid spreading and acute disease progression. *Pathogens* 9(10):776.
- Sathishkumar, G., Bhavatharaniya, U., Felix, N., Ranjan, A., Prabhu, E. (2021) Strategies to reduce feed cost by improving gut health and nutrient utilisation of fish in aquaculture. *Aquaculture Asia Magazine* 25:14 – 16.
- Sayre, N.F. (2008) The genesis, history, and limits of carrying capacity. *Annals of the Association of American Geographers* 98(1):120–134. <https://doi.org/10.1080/00045600701734356>.
- Schloesser, R.W., Fabrizio, M.C. (2017) Condition indices as surrogates of energy density and lipid content in juveniles of three fish species. *Transactions of the American Fisheries Society* 146(5):1058–1069. <https://doi.org/10.1080/00028487.2017.1324523>.
- Schumacher, E.F. (1975) *Small is beautiful: Economics as if people mattered. 2nd Edition.* Harper & Row Publishers, Inc., New York, USA.

- Seebacher, F., Franklin, C.E. (2012) Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367(1596):1607–1614.
- Segers, F.H., Taborsky, B. (2011) Egg size and food abundance interactively affect juvenile growth and behaviour. *Functional Ecology* 25(1):166–176.
- Seginer, I. (2016) Growth models of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) for aquaculture: A review. *Aquacultural Engineering* 70:15–32. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2015.12.001>.
- Seginer, I., Ben-Asher, R. (2011) Optimal harvest size in aquaculture, with RAS cultured sea bream (*Sparus aurata*) as an example. *Aquacultural Engineering* 44(3):55–64. ISSN 0144-8609. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2011.03.001>.
- Šiletić, T., Peharda, M. (2003) Population study of the fan shell *Pinna nobilis* in Malo and Veliko Jezero of the Mljet National Park (Adriatic Sea). *Scientia Marina* 67(1):91–98.
- Silva, A., Carrera, P., Massé, J., Uriarte, A., Santos, M., Oliveira, P., i sur. (2008) Geographic variability of sardine growth across the northeastern Atlantic and the Mediterranean Sea. *Fisheries Research* 90(1-3):56–69. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.09.011>.
- Smith, A.D., Brown, C.J., Bulman, C.M., Fulton, E.A., Johnson, P., Kaplan, I.C., i sur. (2011) Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science* 333(6046):1147–1150. <https://doi.org/10.1126/science.1209395>.
- Smith, C.C., Fretwell, S.D. (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist* 108(962):499–506.
- Smith, H., Basurto, X. (2019) Defining small-scale fisheries and examining the role of science in shaping perceptions of who and what counts: A systematic review. *Frontiers in Marine Science* 6:236. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00236>.
- Sousa, T., Domingos, T., Kooijman, S. (2008) From empirical patterns to theory: a formal metabolic theory of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1502):2453–2464. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2230>.
- Stagličić, N. (2008) Fish energetics: Metabolic and growth responses to food deprivation and refeeding – do we know enough for application in aquaculture setting? Ekspertiza za UKF projekt 21/08 – FiMDEB.
- Stavrakidis-Zachou, O., Lika, K., Anastasiadis, P., Papandroulakis, N. (2021) Projecting climate change impacts on Mediterranean finfish production: a case study in Greece. *Climatic Change* 165(3-4):67.

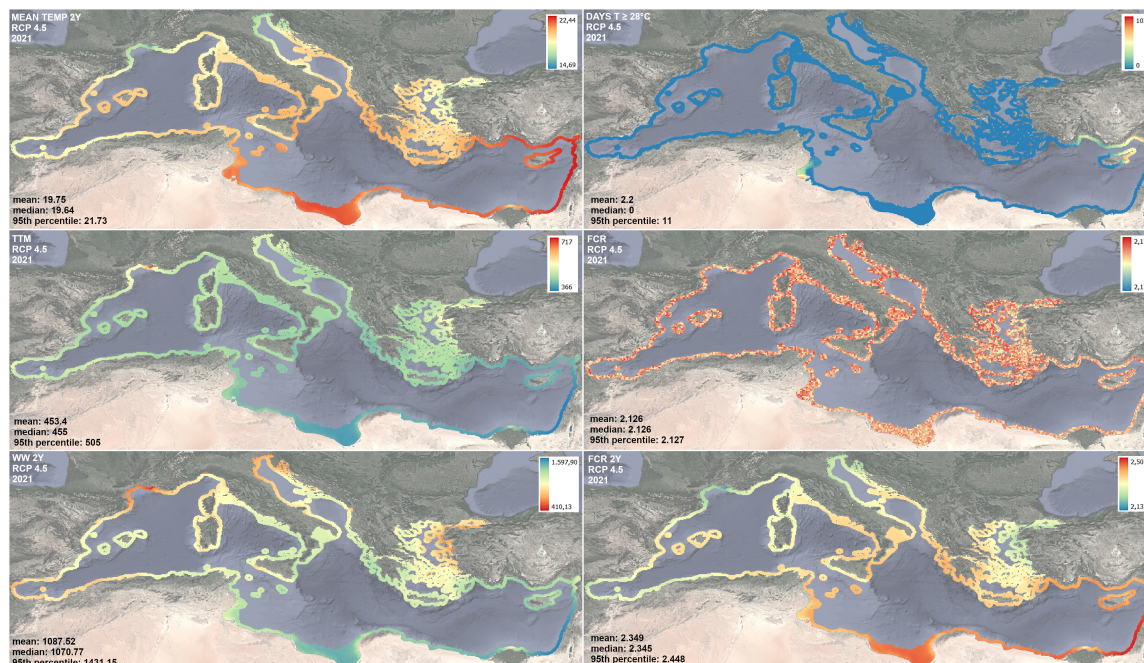
- Stige, L.C., Rogers, L.A., Neuheimer, A.B., Hunsicker, M.E., Yaragina, N.A., Ottersen, G., i sur. (2019) Density- and size-dependent mortality in fish early life stages. *Fish and Fisheries* 20(5):962–976. <https://doi.org/10.1111/faf.12391>.
- Suau, P., Lopez, J. (1976) Contribution to the knowledge of the biology of the gilt-head (*Sparus auratus* L.). *Investigacion Pesquera* 40:169–199. <https://doi.org/10.3/jquery-ui.js>.
- Szántó, Z. (1995) Social embeddedness of the economy. *Revija za sociologiju* 26(3-4):205–208.
- Szymborska, H. (2020) Economy, society, or environment – what should be the priority in fighting the crisis? Online article available at: <https://biennalewarszawa.pl/en/gospodarka-spoleczenstwo-czy-srodowisko-co-powinno-byc-priorytetem-w-walce-z-kryzysem/>.
- Tesfaye, M., Getahun, A. (2021) Review on fish stock assessments models with more emphasis on the use of empirical and analytical models for potential yield prediction. *Acta Entomology and Zoology* 2(2):23–30. <https://doi.org/10.33545/27080013.2021.v2.i2a.40>.
- Thomas, Y., Flye-Sainte-Marie, J., Chabot, D., Aguirre-Velarde, A., Marques, G.M., Pecquerie, L. (2019) Effects of hypoxia on metabolic functions in marine organisms: Observed patterns and modelling assumptions within the context of Dynamic Energy Budget (DEB) theory. *Journal of Sea Research* 143:231–242.
- Thornley, J.H.M., France, J. (2007) *Mathematical models in agriculture: Quantitative methods for the plant, animal and ecological sciences*. CABI Pub.
- Townsend, C.R., Begon, M., Harper, J.L. (2008) *Essentials of Ecology, 3rd edition*. Wiley-Blackwell.
- Trigos, S., García-March, J., Vicente, N., Tena, J., Torres, J. (2014) Utilization of muddy detritus as organic matter source by the fan mussel *Pinna nobilis*. *Mediterranean Marine Science* 15(3):667–674.
- Trigos, S., García-March, J.R., Vicente, N., Tena, J., Torres, J. (2015) Respiration rates of the fan mussel *Pinna nobilis* at different temperatures. *Journal of Molluscan Studies* 81(2):217–222.
- Trigos, S., Vicente, N., Prado, P., Espinós, F.J. (2018) Adult spawning and early larval development of the endangered bivalve *Pinna nobilis*. *Aquaculture* 483:102–110.
- Urban, M.C., Bocedi, G., Hendry, A.P., Mihoub, J.B., Pe'er, G., Singer, A., i sur. (2016) Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science* 353(6304):aad8466.
- Vafidis, D., Antoniadou, C., Voultsiadou, E., Chintiroglou, C. (2014) Population structure of the protected fan mussel *Pinna nobilis* in the south Aegean Sea (eastern Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 94(4):787–796.

- van der Veer, H.W., Cardoso, J.F., van der Meer, J. (2006) The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research* 56(2):107–124.
- van Gemert, R., Andersen, K.H. (2018) Challenges to fisheries advice and management due to stock recovery. *ICES Journal of Marine Science* 75(6):1864–1870. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy084>.
- Vázquez-Luis, M., Álvarez, E., Barrajon, A., García-March, J., Grau, A., Hendriks, I., i sur. (2017) S.O.S. *Pinna nobilis*: A mass mortality event in Western Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science* 4(220):1–6.
- Verdiell-Cubedo, D., Oliva-Paterna, F.J., Ruiz-Navarro, A., Torralva, M. (2013) Assessing the nursery role for marine fish species in a hypersaline coastal lagoon (Mar Menor, Mediterranean Sea). *Marine Biology Research* 9:739–748. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.765580>.
- Véron, M., Duhamel, E., Bertignac, M., Pawlowski, L., Huret, M., Baulier, L. (2020) Determinism of Temporal Variability in Size at Maturation of Sardine *Sardina pilchardus* in the Bay of Biscay. *Frontiers in Marine Science* 7:567841. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.567841>.
- Vijeće EU (2008) Direktiva 2008/56/EZ od 17 lipnja 2008. o uspostavljanju okvira za djelovanje Zajednice u području politike morskog okoliša (Okvirna direktiva o pomorskoj strategiji). *Službeni list Europske Unije* L16419:136–157.
- Virtanen, P., Gommers, R., Oliphant, T.E., Haberland, M., Reddy, T., Cournapeau, D., i sur. (2020) SciPy 1.0: Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python. *Nature Methods* 17:261–272. [10.1038/s41592-019-0686-2](https://doi.org/10.1038/s41592-019-0686-2).
- Vitousek, P.M., D'antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M., Westbrooks, R. (1997a) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* pp. 1–16.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. (1997b) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277(5325):494–499.
- Volfstorf, J. (2022) *Sparus aurata* (Farm: Findings). U: *fair-fish database, ed. fair-fish*. World Wide Web electronic publication. First published 2013-12-15. Version B | 1.1. <https://fair-fish-database.net/db/49/farm/findings/>. Pristupljeno 28.02.2023.
- von Bertalanffy, L. (1934) Untersuchungen Über die Gesetzlichkeit des Wachstums - I. Teil: Allgemeine Grundlagen der Theorie; Mathematische und physiologische Gesetzlichkeiten des Wachstums bei Wassertieren. *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen* 131:613–652. <https://doi.org/10.1007/BF00650112>.

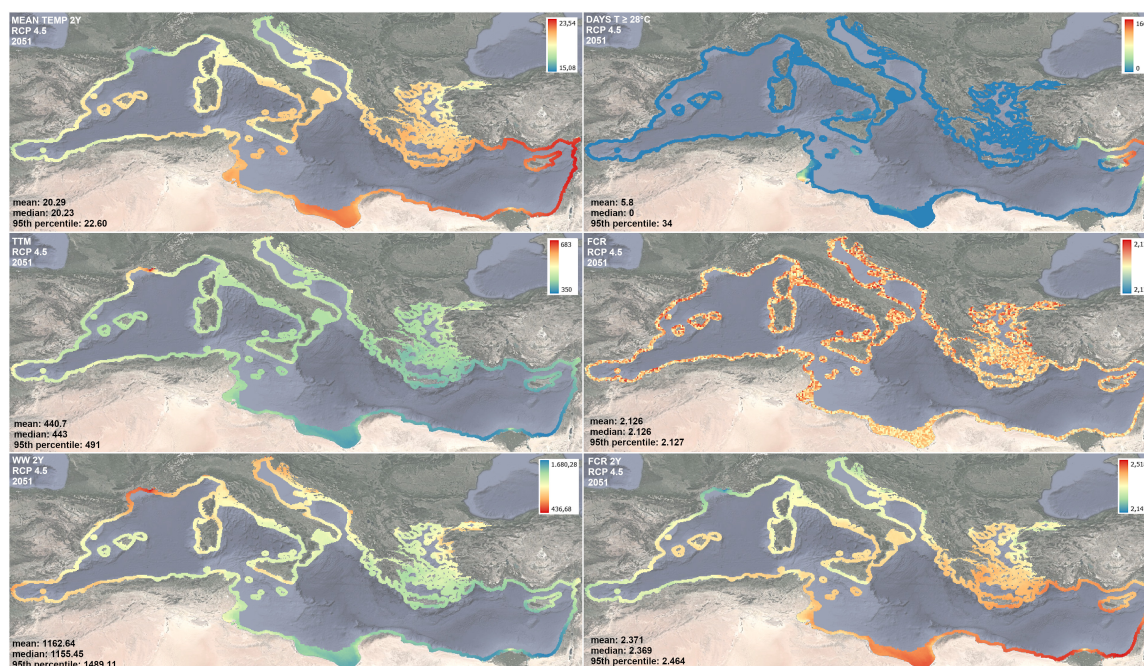
- von Bertalanffy, L. (1960) Principles and theory of growth. *Fundamental Aspects of Normal and Malignant Growth* pp. 137–259.
- Ward, A.J., Webster, M.M., Hart, P.J. (2006) Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries* 7(4):231–261. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2006.00224.x>.
- WCED (1987) Report of the World Commission on Environment and Development: "Our Common Future" [Brundtland report]. <http://digitallibrary.un.org/record/139811>.
- White, T. (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews* 83(3):227–248.
- Whitehead, P.J. (1985) *FAO species catalogue. Vol 7: Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part 1: Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Wikelski, M., Cooke, S.J. (2006) Conservation physiology. *Trends in Ecology & Evolution* 21(1):38–46.
- Wilensky, U. (1999) NetLogo (and NetLogo user manual). Center for connected learning and computer-based modeling, Northwestern University. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo>.
- Winberg, G.G. (1956) Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fisheries Research Board of Canada Translation Series* 194.
- Young, J.L., Bornik, Z.B., Marcotte, M.L., Charlie, K.N., Wagner, G.N., Hinch, S.G., i sur. (2006) Integrating physiology and life history to improve fisheries management and conservation. *Fish and Fisheries* 7:262–283. <https://doi.org/10.1111/J.1467-2979.2006.00225.X>.
- Zavodnik, D., Hrs-Brenko, M., Legac, M. (1991) Synopsis on the fan shell *Pinna nobilis* L. in the eastern Adriatic Sea. U: C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (urednici), *Les Espèces Marines à Protéger en Méditerranée*, pp. 169—178. GIS Posidonie Publications, Marseilles.
- Zoli, M., Rossi, L., Costantini, M., Bibbiani, C., Fronte, B., Brambilla, F., i sur. (2023) Quantification and characterization of the environmental impact of sea bream and sea bass production in Italy. *Cleaner Environmental Systems* 9:100118. <https://doi.org/10.1016/j.cesys.2023.100118>.

PRILOZI

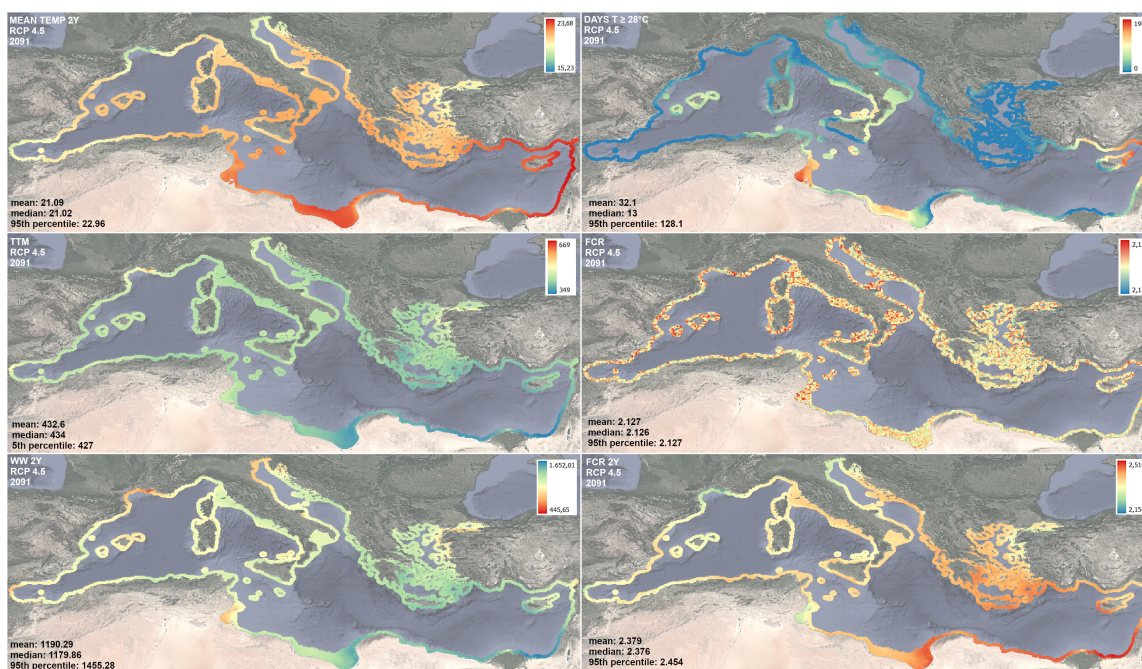
Prilog 1 - Simulacije indikatora akvakulture u uvjetima klimatskih promjena



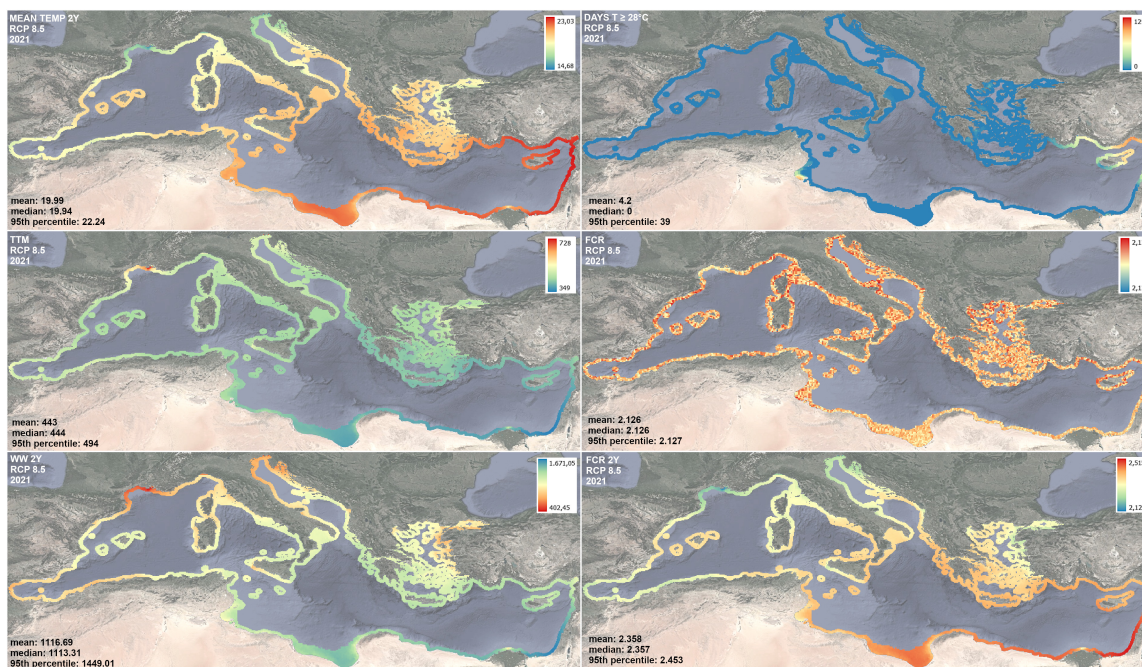
Slika P1. Simulacije indikatora za razdoblje uzgoja 2021.-2023. prema scenariju klimatskih promjena RCP 4.5. Lijevo: prosječna 2-godišnja temperatura, vrijeme do tržišta (TTM), težina nakon 2 godine; Desno: broj dana koji prelazi 28°C, FCR u trenutku TTM, FCR nakon 2 godine. Srednja vrijednosti, medijan i 95-i percentil navedeni su u donjem lijevom kutu svakog dijagrama. Izrađeno u QGIS (2020).



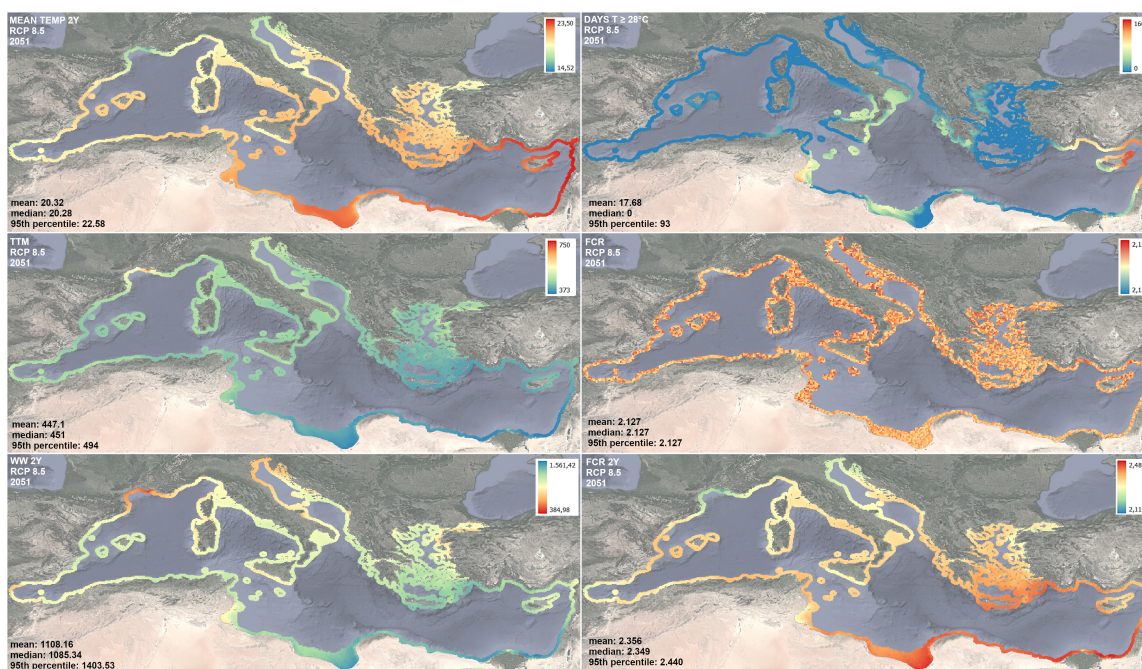
Slika P2. Simulacije indikatora za razdoblje uzgoja 2051.-2053. prema scenariju klimatskih promjena RCP 4.5. Raspored panela i oznake jednake kao i na prethodnoj slici.



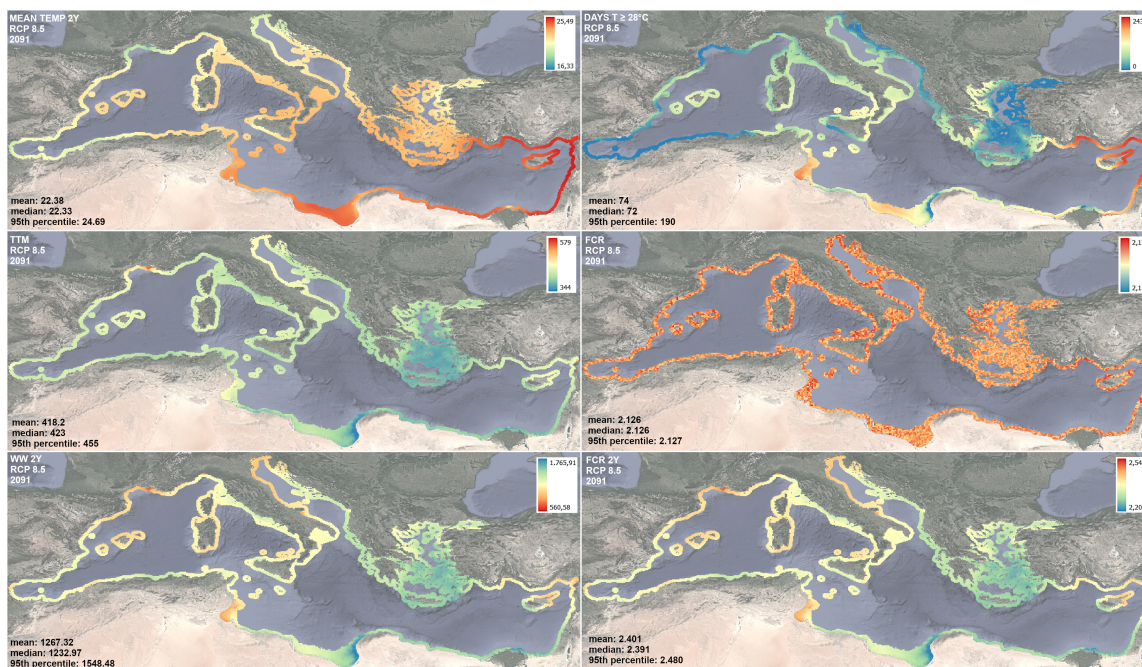
Slika P3. Simulacije indikatora za razdoblje uzgoja 2091.-2093. prema scenariju klimatskih promjena RCP 4.5. Raspored panela i oznake jednake kao na prethodnim slikama.



Slika P4. Simulacije indikatora za razdoblje uzgoja 2021.-2023. prema scenariju klimatskih promjena RCP 8.5. Raspored panela i oznake jednake kao na prethodnim slikama.



Slika P5. Simulacije indikatora za razdoblje uzgoja 2051.-2053. prema scenariju klimatskih promjena RCP 8.5. Raspored panela i oznake jednake kao na prethodnim slikama.



Slika P6. Simulacije indikatora za razdoblje uzgoja 2091.-2093. prema scenariju klimatskih promjena RCP 8.5. Raspored panela i oznake jednake kao na prethodnim slikama.

ŽIVOTOPIS

Ines Haberle rođena je 22.10.1989. u Ptuju, Slovenija. Osnovnu i srednju školu završava u Krapini, a 2008. upisuje preddiplomski studij biologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu koji završava 2011. s odličnim uspjehom. Školovanje nastavlja na međunarodnom Erasmus Mundus diplomskom programu, pohađajući kolegije na Universidade do Algarve, Portugal i Klaipėdos Universitetas, Litva. Diplomski rad izrađuje na Centro Interdisciplinar de Investigação Marinha e Ambiental, Portugal i Universidad Rey Juan Carlos, Španjolska, te 2014. godine stječe titulu magistre bioraznolikosti i zaštite mora u kategoriji 5% najboljih. Od 2014. do 2017. godine aktivno surađuje s udrugama u području istraživanja i zaštite mora te se intenzivno bavi ronjenjem. 2017. godine zapošljava se kao stručna suradnica u Centru za istraživanje mora Instituta Ruđer Bošković u Rovinju na projektu „Procjena potencijala jadranskih algi za ko-generacijsku proizvodnju biogoriva 3. generacije” voditeljice dr. sc. Marije Blažine. Od 2019. zaposlena je kao asistentica u Laboratoriju za informatiku i modeliranje okoliša Zavoda za istraživanje mora i okoliša Instituta Ruđer Bošković u Zagrebu na projektu „Prilagodba uzgoja bijele ribe klimatskim promjenama - AqADAPT” voditelja dr. sc. Tina Klanjšćeka, pod financiranjem Hrvatske zaklade za znanost. Iste godine upisuje Interdisciplinarni doktorski studij iz Oceanologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. Dobitnica je stipendije Nacionalnog programa stipendiranja L’Oréal-UNESCO „Za žene u znanosti” 2023. te voditeljica nagrađivanog tima suradnika IRB i UniOS u sklopu Blue-Cloud Hackathon natjecanja. Do sada je objavila 11 originalnih znanstvenih radova, od čega 3 prvoautorska, s četvrtim prvoautorskim radom u procesu recenzije. Sudjelovala je na 10 konferencija kao prvi autor i izlagač, te je koautor na još 5 izlaganja. Uz znanstveni rad aktivno sudjeluje u aktivnostima popularizacije znanosti.

ZNAKSTVENA AKTIVNOST I PUBLIKACIJE

Ines Haberle (CROSBİ Profil: 957, MBZ: 378640)

ZNAKSTVENI RADOVI

- Haberle, I.**, Hackenberger Kutuzović, D., Đerđ, T., Bavčević, L., Geček, S., Hackenberger Kutuzović, B., Marn, N., Purgar, M., Pečar Ilić, J., Klanjšček, T. (2023) Effects of climate change on gilt-head sea bream aquaculture in the Mediterranean. Predan na recenziju u *Aquaculture*
- Haberle, I.**, Bavčević, L. i Klanjšček, T. (2023) Fish condition as an indicator of stock status: Insights from condition index in a food-limiting environment. *Fish and fisheries*, 15p, doi: 10.1111/faf.12744.
- Purgar, M., Kapetanović, D., Gavrilović, A., Hackenberger Kutuzović, B., Kurtović, B., **Haberle, I.**, Geček, S., Hackenberger Kutuzović, D., Đerđ, T., Bavčević, L., Žunić, J., Barač, F., Šoštarić Vulić, Z. i Klanjšček, T. (2023) Dataset AqADAPT: Physicochemical Parameters, Vibrio Abundance, and Species Determination in Water Columns of Two Adriatic Sea Aquaculture Sites. *Data*, 8 (3), 55, 11p, doi: 10.3390/data8030055.
- Marn, N., Hudina, S., **Haberle, I.**, Dobrović, A. i Klanjšček, T. (2022) Physiological performance of native and invasive crayfish species in a changing environment: insights from Dynamic Energy Budget models. *Conservation Physiology*, 10 (1), coac031, 33p, doi: 10.1093/conphys/coac031.
- Purgar, M., Kapetanović, D., Geček, S., Marn, N., **Haberle, I.**, Hackenberger Kutuzović, B., Gavrilović, A., Pečar Ilić, J., Hackenberger Kutuzović, D., Đerđ, T., Čaleta, B. i Klanjšček, T. (2022) Investigating the Ability of Growth Models to Predict In Situ Vibrio spp. Abundances. *Microorganisms*, 10 (9), 1765, 22p, doi: 10.3390/microorganisms10091765.
- Blažina, M., Fafandel, M., Geček, S., **Haberle, I.**, Klanjšček, J., Hrustić, E., Husinec, L., Žilić, L., Pritišanac, E. i Klanjšček, T. (2022) Characterization of Pseudochloris wilhelmii potential for oil refinery wastewater remediation and valuable biomass cogeneration. *Frontiers in Marine Science*, 9, 983395, 12p, doi: 10.3389/fmars.2022.983395.
- Dobrović, A., Geček, S., Klanjšček, T., **Haberle, I.**, Dragičević, P., Pavić, D., Petelinec, A., Boštjančić, L., Bonassin, L., Theissinger, K. i Hudina, S. (2022) Recurring infection by crayfish plague pathogen only marginally affects survival and growth of marbled crayfish. *NeoBiota*, 77, 155-177, doi: 10.3897/neobiota.77.87474.
- Haberle, I.**, Marn, N., Geček, S. i Klanjšček, T. (2020) Dynamic energy budget of endemic and critically endangered bivalve Pinna nobilis: A mechanistic model for informed conservation. *Ecological modelling*, 434, 109207, 14p, doi:10.1016/j.ecolmodel.2020.109207.
- Haberle, I.**, Hrustić, E., Petrić, I., Pritišanac, E., Šilović, T., Magić, L., Geček, S., Budiša, A. i Blažina, M. (2020) Adriatic cyanobacteria potential for cogeneration biofuel production with oil refinery wastewater remediation. *Algal Research*, 50, 101978, 10p, doi: 10.1016/j.algal.2020.101978.
- Budiša, A., **Haberle, I.**, Konjević, L., Blažina, M., Djakovac, T., Lukarić Špalj, B. i Hrustić, E. (2019) Marine microalgae Microchloropsis gaditana and Pseudochloris wilhelmii cultivated in oil refinery wastewater – a perspective on remediation and biodiesel production. *Fresenius Environmental Bulletin*, 28 (11), 7888-7897.

- Blažina, M., **Haberle, I.**, Hrustić, E., Budiša, A., Petrić, I., Konjević, L., Šilović, T., Djakovac, T. i Geček, S. (2019) Growth Aspects and Biochemical Composition of *Synechococcus* sp. MK568070 Cultured in Oil Refinery Wastewater. *Journal of Marine Science and Engineering*, 7 (6), 164, 18p, doi: 10.3390/jmse7060164.
- Corsini-Foka, M., Zenetos, A., Crocetta, F., Çinar, M., Koçak, F., Golani, D., Katsanevakis, S., Tsiamis, K., Cook, E., Froglija, C., Triandaphyllou, M., Lakkis, S., Kondylatos, G., Tricarico, E., Žuljević, A., Almeida, M., Cardigos, F., Çağlar, S., Durucan, F., Fernandes, A., Ferrario, J., **Haberle, I.**, Louizidou, P., Makris, J., Marić, M., Micu, D., Mifsud, C., Nall, C., Kytinou, E., Poursanidis, D., Spigoli, D., Stasolla, G., Yapici, S. i Roy, H. (2015) Inventory of alien and cryptogenic species of the Dodecanese (Aegean Sea, Greece): collaboration through COST action training school. *Management of Biological Invasions*, 6 (4), 351-366, doi: 10.3391/mbi.2015.6.4.04.

SUDJELOVANJA NA SKUPOVIMA - Sažeci u zbornicima i časopisima

- Haberle, I.**, Bavčević, L. i Klanjscek, T. (2023) Condition index as an indicator of stock status: insights from composite modelling. U: ISEM2023 – The International Society for Ecological Modelling Global Conference 2023. Toronto, Kanada, 02.05.2023. - 06.05.2023.
- Haberle, I.**, Bavčević, L. i Klanjšček, T. (2023) Integration of condition index into fisheries management decision-making. U: Pavlek, K. (ur.) 7th Faculty of Science PhD Student Symposium : Book of Abstracts. Zagreb, Faculty of Science, University of Zagreb, str. 69-69.
- Haberle, I.**, Marn, N., Geček, S. i Klanjšček, T. (2022) Mechanistic modelling to support informed management – a study case of critically endangered *Pinna nobilis*. U: Bakran-Petricioli, T., Šarić, T. i Arko-Pijevac, M. (ur.) Book of Abstracts of the 3rd Scientific-expert conference Climate change and preservation of marine ecosystems of the Adriatic Sea with international participation. Zadar, University of Zadar, str. 36-36.
- Hudina, S., Dobrović, A., Geček, S., Klanjšček, T., **Haberle, I.**, Dragičević, P., Pavić, D., Petelinec, A., Boštjančić, L., Bonassin, L. i Theissinger, K. (2022) Nezaustavljiv: kronična infekcija marginalno utječe na preživljavanje i rast invazivne strane vrste mramornog raka. U: Caput Mihalić, K., Mičetić Stanković, V., Urlić, I., Mešić, A. i Kružić, P. (ur.) Zbornik sažetaka 14. Hrvatskog biološkog kongresa s međunarodnim sudjelovanjem (Book of abstracts of the 14th Croatian biological congress with international participation). Zagreb, Hrvatsko biološko društvo, str. 56-58.
- Haberle, I.**, Hackenberger Kutuzović, D., Đerđ, T., Hackenberger Kutuzović, B., Čaleta, B., Purgar, M., Kapetanović, D., Pečar Ilić, J., Marn, N. i Klanjšček, T. (2022) PerfeCt - Performance of Aquaculture under Climate change. U: EU Green Week 2022. Online, 30.05.2022. - 05.06.2022.
- Haberle, I.**, Hackenberger Kutuzović, D., Đerđ, T., Hackenberger Kutuzović, B., Čaleta, B., Purgar, M., Kapetanović, D., Marn, N., Pečar Ilić, J. i Klanjšček, T. (2022) PerfeCt - Performance of Aquaculture under Climate change. U: Ocean Decade Laboratories - An Accessible Ocean. Online, 10.05.2022. - 12.05.2022.

- Haberle, I.** i Klanjšček, T. (2021) Dynamic Energy Budget theory in (eco)toxicological research. U: Lyons, D., Brčić Karačonji, I., Kopjar, N. i Herman, M. (ur.) Abstracts of 6th Croatian Congress of Toxicology with International Participation (CROTOX 2021), Arhiv za higijenu rada i toksikologiju 2021; 72, Suppl.1. Zagreb, Hrvatska, Institut za medicinska istraživanja i medicinu rada, str. 30-30.
- Haberle, I.**, Bavčević, L. i Klanjšček, T. (2021) Can an individual tell us something about its population?. U: Book of Abstracts. Halifax, Kanada (Online), str. 14-14.
- Haberle, I.**, Marn, N., Geček, S. i Klanjšček, T. (2020) Mechanistic modelling in service of conservation decision-making: towards informed management of the critically endangered bivalve *Pinna nobilis*. U: The 6th International Marine Conservation Congress (IMCC6). Online, Kiel, Njemačka, 17.08.2020. - 28.08.2020.
- Haberle, I.**, Marn, N., Geček, S. i Klanjšček, T. (2020) Razvoj mehanističkog modela organizma: dinamički energijski budžet. U: Rončević, S. i Barišić, D. (ur.) Simpozij studenata doktorskih studija PMF-a - Knjiga sažetaka. Zagreb, Prirodoslovno-matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu, str. 74-74.
- Pritišanac, E., **Haberle, I.**, Markić, M., Budiša, A., Hrustić, E. i Blažina, M. (2020) Biomass productivity and lipid accumulation of three marine microalgae grown in oil refinery wastewater. U: Lipids in Ocean, 2nd edition. Aveiro, Portugal, str. 1-27.
- Haberle, I.**, Marn, N., Geček, S. i Klanjšček, T. (2019) Effect of temperature and eutrophication on life history traits of the endemic bivalve *Pinna nobilis*: A dynamic energy budget approach. U: ISEM2019 – The International Society for Ecological Modelling Global Conference. Salzburg, Austrija, 01.10.2019. - 05.10.2019.
- Budiša, A., **Haberle, I.**, Konjević, L., Blažina, M., Djakovac, T., Lukarić Špalj, B. i Hrustić, E. (2019) A comparison between microalgae *Microchloropsis gaditana* and *Pseudochloris wilhelmii* cultivated in oil refinery wastewater from the perspective of biodiesel production. U: 2019 HKCBEEES Milan Conference, 8th International Conference on Clean and Green Energy, (ICCGE 2019) : Book of abstracts. Milano, Italija, ICCGE, CBEES, str. 35-35.
- Lukarić Špalj, B., Budiša, A., **Haberle, I.**, Hrustić, E., Magić, L., Šilović, T. i Blažina, M. (2018) Cultivation of marine cyanobacteria and diatoms on refinery waste water. U: Leung, K. i Abu-Dief Mohammed, A. (ur.) 9th Edition of International Conference on Biofuels and Bioenergy : posters and accepted abstracts, in Archives in Chemical Research, Vol. 2. Edinburgh, iMedPub LTD, str. 49-49 doi: 10.21767/2572-4657-C1-003.
- Čolić, B., Čižmek, H. i **Haberle, I.** (2018) Struktura infralitoralne nekto-bentičke zajednice riba zaštićenog morskog područja Lastovskog otočja i otoka Mljeta. U: Kružić, P., Caput Mihalić, K., Gottstein, S., Pavoković, D. i Kučinić, M. (ur.) Zbornik sažetaka (13. Hrvatski biološki kongres s međunarodnim sudjelovanjem). Zagreb, Hrvatsko biološko društvo, str. 78-79.

OSTALE VRSTE RADOVA

(AqADAPT) **Haberle, I.**, Hackenberger, D., Đerđ, T., Hackenberger Kutuzović, B., Čaleta, B., Purgar, M., Kapetanović, D., Marn, N., Pečar Ilić, J. i Klanjšček, T. (2022) PerfeCt - Performance of Aquaculture under Climate change. Računalni programski paket, doi: 10.5281/zenodo.7313171.

Bavčević, L., **Haberle, I.**, Jusup, M., Klanjšček, T. i Marn, N. (2019) Prilagodba uzgoja bijele ribe klimatskim promjenama - Povezivanje rasta riba s uvjetima u okolišu (SO3) - godišnji izvještaj. Institut Ruđer Bošković. Izvještaj.

Geček, S., **Haberle, I.**, Klanjšček, J., Klanjšček, T., Marn, N. i Pečar Ilić, J. (2019) Analiza učinaka provedenih mjera upravljanja posjetiteljima na prihvatni kapacitet okoliša NP "Krka" - projektno izvješće. Institut Ruđer Bošković. Izvještaj.

POPULARIZACIJA ZNANOSTI

Haberle, I. i Purgar, M., FRIZBIJADA - Otvoreni dan Instituta Ruđer Bošković (IRB) i Instituta za fiziku (IF), 2. lipnja 2023.

Haberle, I. i Purgar, M., ODI2022 - Otvoreni dan Instituta Ruđer Bošković, 10. lipnja 2022.

Članovi Zavoda za istraživanje mora i okoliša (ZIMO), ODI2021 - Otvoreni dan Instituta Ruđer Bošković (online), 22. svibnja 2021. <https://youtu.be/gJtTuhb5buo>

Haberle, I., Pehar I. i Tomić, M., Napredak tehnologije, napredak je i znanosti? ODI2021 - Otvoreni dan Instituta Ruđer Bošković (online). 20. svibnja 2021. https://youtu.be/L1i_Z2ZwNQQ

Haberle, I., Radijska emisija Znanost i društvo, HR3, 3. ožujka 2021.

RADIONICE I USAVRŠAVANJA

25.11.2022. Radionica: Fundamentals of Deep Learning, NVIDIA DLI/HC za HPC, Zagreb (online)

7.-10.12.2021. Znanstvena škola "Sveobuhvatni pristup istraživanju antropogenih pritisaka na okoliš", IRB, Zagreb

17.-22.5.2021. DEB2021 7th Thematic school, workshop and symposium, Halifax, Kanada (online)

21.-23.4.2021. Cetacean Bioacoustics, BDRI, Španjolska (online)

1.2.-4.3.2021. Speaking for Science Training with Malcolm Love, IRB, Zagreb (online)

6.3.2020. Radionica: Primjeri dobre prakse u znanstvenom izdavaštvu, Elsevier/PMF, Zagreb

2.-6.3.2020. Radionica: Precambrian Paleocanography, PMF, Zagreb

20.11.2019. Radionica: Linux 'White text on black screen', IRB, Zagreb

1.10.2019. ISEM2019: DEB Workshop, Salzburg, Austrija

6.9.2019. Radionica: Osnove rada s alatima za upravljanje referencama (D501), SRCE, Zagreb

1.-12.4.2019. DEB2019 6th Thematic school, workshop and symposium, Brest, Francuska