

EKOLOGIJA ZAJEDNICA

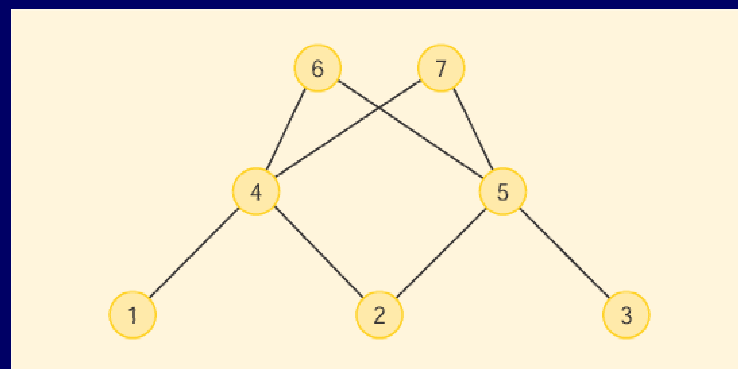
1. **Struktura zajednica**
2. **Razvitak zajednica**
3. **Pregled zajednica**





Struktura zajednica

1. **Od kojih se elemenata sastoji zajednica**
2. **U kakvim su međusobnim odnosima ti elementi**



Struktura zajednica

- Zajednice su asocijacije populacija čije su značajke rezultat utjecaja fizičkih faktora okoliša, kao i interakcija između populacija, a konačni izgled zajednica oblikovan je evolucijskom poviješću vrsta koje ulaze u sastav zajednica
- Struktura zajednica uključuje s jedne strane njen izgled (kvantitativni i kvalitativni sastav), a s druge strane njenu dinamiku koja se ogleda kroz interakcije između populacija (ponajprije hranidbene interakcije, ali i sve druge)

Kvalitativni i kvantitativni sastav zajednica, te raspodjela jedinki između vrsta

- **Kvalitativni sastav**

- Kvalitativni sastav zajednice podrazumijeva popis vrsta što predstavlja prvi elementarni opis zajednice
- U 19. st. su europski prirodoslovci opisivali lokalne flore (biljne zajednice) preko popisa vrsta. Taj se postupak naziva floristička analiza ili fitosociologija (Braun-Blanquet, 1932, 1965)

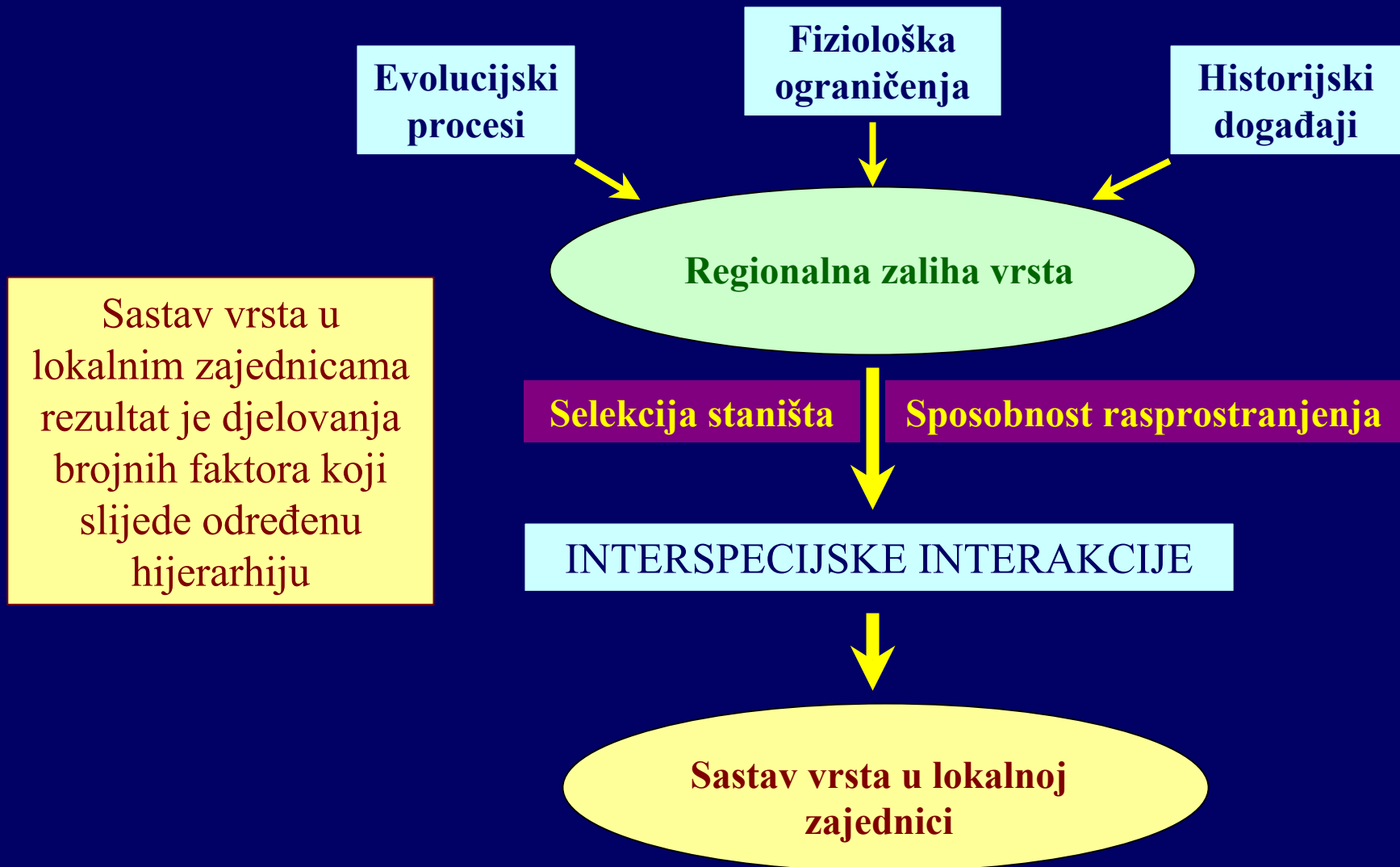
- **Kvantitativni sastav**

- Kvantitativni sastav podrazumijeva broj vrsta koje sadrži zajednica, što se često označava kao bogatstvo vrsta

- **Abundancije vrsta**

- Važna strukturna značajka zajednica je ukupni broj jedinki u zajednici, te raspodjela tih jedinki po vrstama (abundancije vrsta)
- Poznavanje abundancija vrsta je važno u procjeni raznolikosti zajednice, kao i u određivanju rijetkih, čestih, važnih i dominantnih vrsta u zajednici

Sastav vrsta u zajednicama



Stalnost ili konstantnost

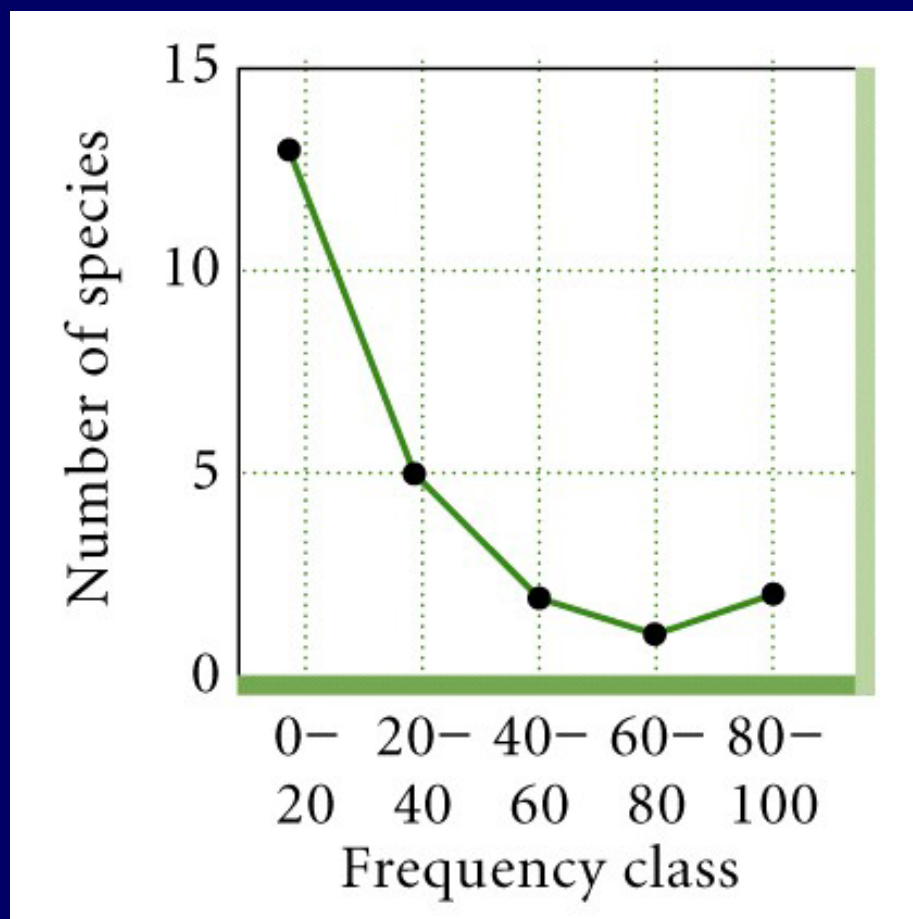
- **Stalnost ili konstantnost** označava stupanj u kojem se pojedina vrsta susreće u određenom tipu zajednice. Taj se parametar označava različitim izrazima kao što su **prisutnost ili prezentnost** (u postocima izražena prisutnost neke vrste u određenom tipu zajednice); **učestalost ili frekventnost**; ili **vezanost** za određeni tip zajednice
- Vrste kod kojih je stalnost vrlo mala se nazivaju **slučajne vrste**, dok se one s velikom stalnošću nazivaju **konstantne vrste**
- Vrste koje imaju veliku stalnost (konstantne vrste) se još nazivaju i **karakteristične vrste**. Broj karakterističnih vrsta u zajednici je u pravilu mali
- Karakteristične vrste ne moraju imati veliku brojnost

Dominantne vrste

Dominantne vrste u zajednici su one vrste koje svojom brojnošću (biomasom), ali i ulogom koju igraju u životu zajednice, dominiraju u njoj i daju joj određeni pečat.

Uloga dominantnih vrsta u zajednici može biti toliko velika da se one ponekad nazivaju **edifikatori ili graditelji zajednica** (npr. morske cvjetnice u zajednici livada morskih cvjetnica itd.)

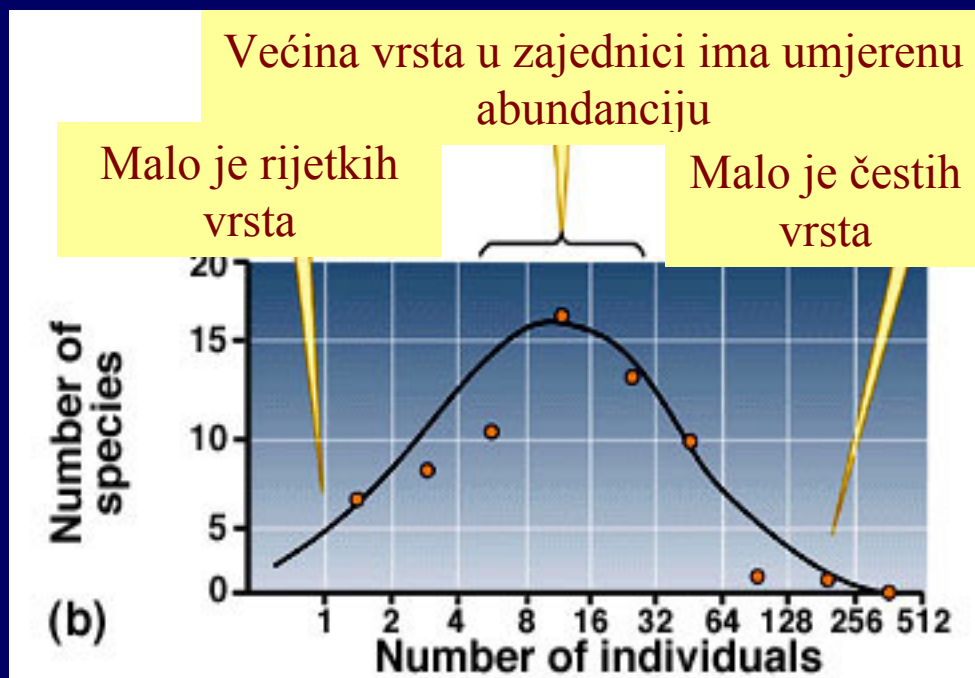
Relativne abundancije vrsta kao pokazatelj strukture zajednica



Danski botaničar Christen Raunkiaer (1918) je prvi zapazio da abundancije vrsta u lokalnim zajednicama pokazuju pravilnu raspodjelu. Kada je na velikom broju primjera prikazao broj vrsta čije su abundancije pripadale određenoj kategoriji (kategorije su na osi x poredane u rastućem nizu), uvijek bi dobio krivulju koja je imala oblik obrnutog slova **J**. Ovaj obrazac sugerira da je u zajednici vrlo malo vrsta koje imaju veliku abundanciju (**dominantne vrste**), dok najveći broj vrsta ima malu abundanciju

Log-normalna distribucija abundancija (Preston, 1948)

Kada se na os x u rastućem redosljedu nanese broj jedinki po vrsti (ili abundancijski intervali) i pri tome se upotrijebi logaritamska skala, a na os y se nanese broj vrsta unutar svakog abundancijskog intervala, dobije se karakteristična zvonolika normalna krivulja, i ta se raspodjela onda naziva **log-normalna raspodjela**

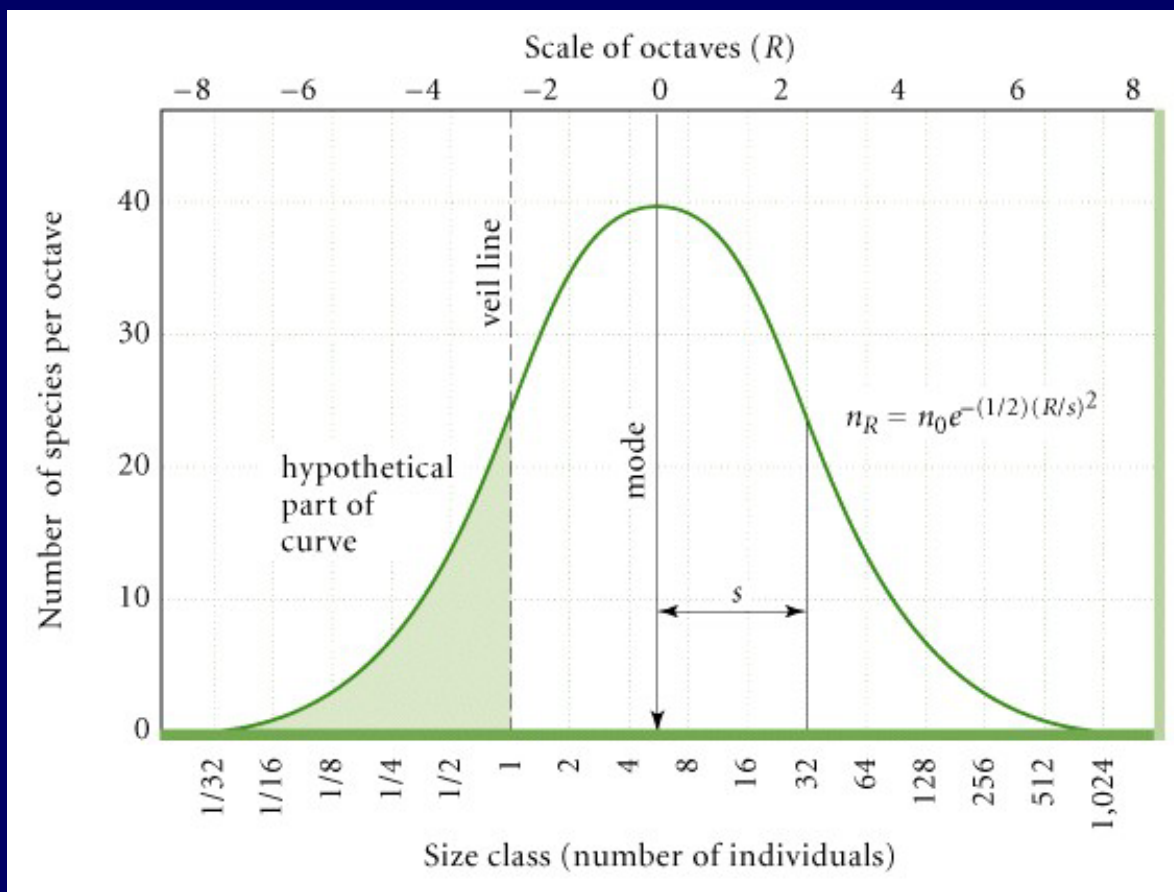


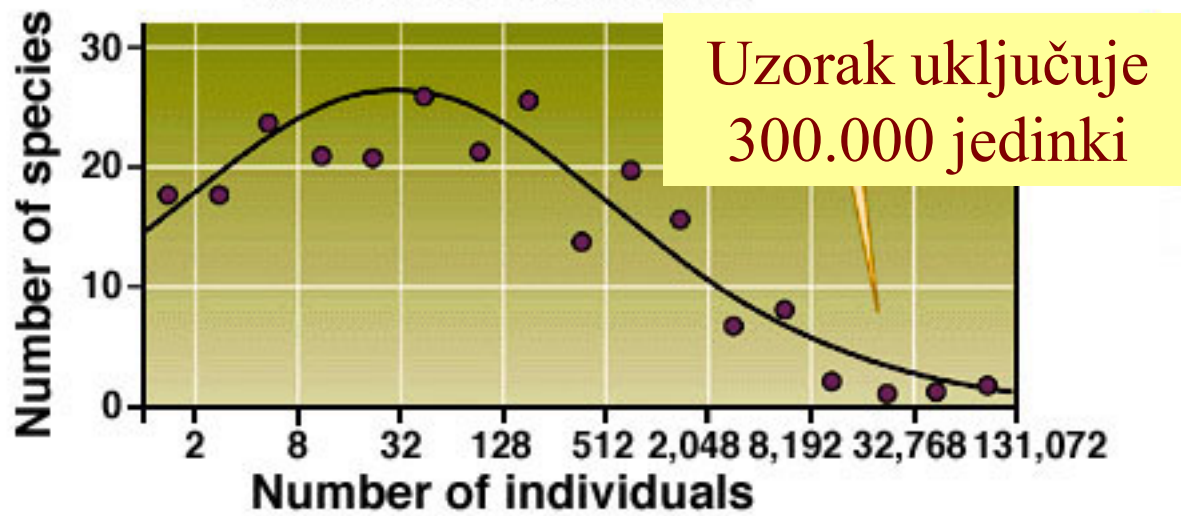
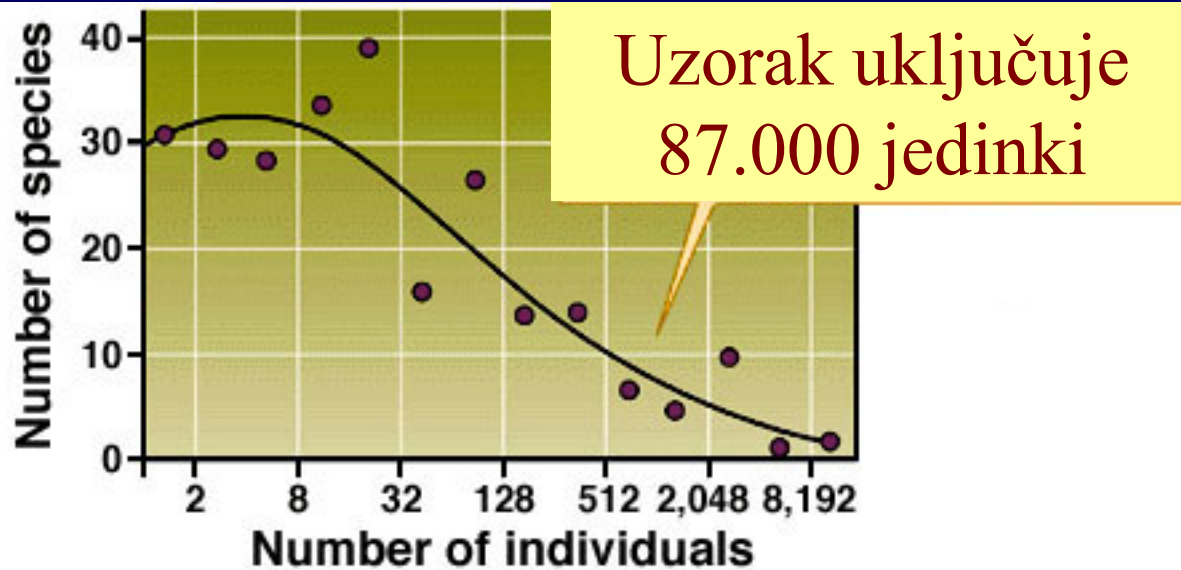
Log-normalna distribucija sugerira da najveći broj vrsta u zajednici ima srednju abundanciju, dok je mali broj vrsta koje su ekstremno abundantne ili ekstremno rijetke

M. Šolić: Ekologija mora

Neke su vrste toliko rijetke da u uzorku neće biti prisutne s jednom ili više jedinki.

Takve vrste padaju u hipotetski dio normalne krivulje koji se nalazi iza “linije prekrivenosti” (“veil line”) i njihovo se pojavljivanje u uzorku može postići jedino povećanjem uzorka





Povećanjem uzorka otkriva se sve veći dio lijevog kraka log-normalne krivulje

Indeksi raznolikosti

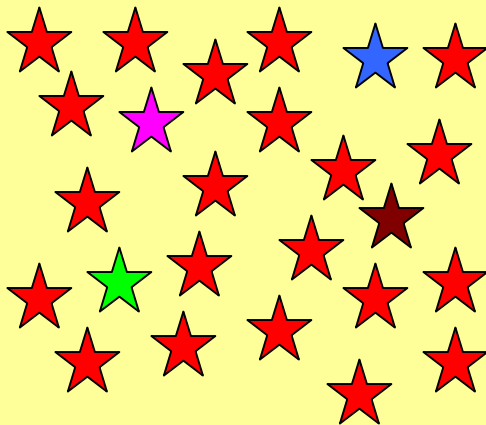
- Iako bogatstvo vrsta predstavlja važan parametar prilikom uspoređivanja zajednica, ono nam ništa ne govori o tome u kojoj su mjeri vrste bogate ili siromašne jedinkama (gubi se informacija da su neke vrste rijetke, a druge česte)
- Zajednice se međusobno razlikuju u broju vrsta koje sadrže (**bogatstvo vrsta**), ali i u relativnim abundancijama tih vrsta (**ujednačenost vrsta**). Ova dva parametra zajedno čine **raznolikost vrsta** koja je važan element strukture zajednica
- Matematički izrazi raznolikosti vrsta, izrazi koji uzimaju u obzir oboje, broj vrsta i način na koji su jedinke u zajednici raspoređene između vrsta, nazivaju se **indeksi raznolikosti** (engl. **diversity index**)

Ujednačenost abundancija i raznolikost

Utjecaj bogatstva vrsta na raznolikost zajednice je vrlo jasna. Zajednica koja sadrži 2 vrste je očigledno manje raznolika od zajednice koja sadrži 80 vrsta. Utjecaj ujednačenosti abundancija na raznolikost nije na prvi pogled tako očigledan, ali ga je lako ilustrirati:

Zajednica A:

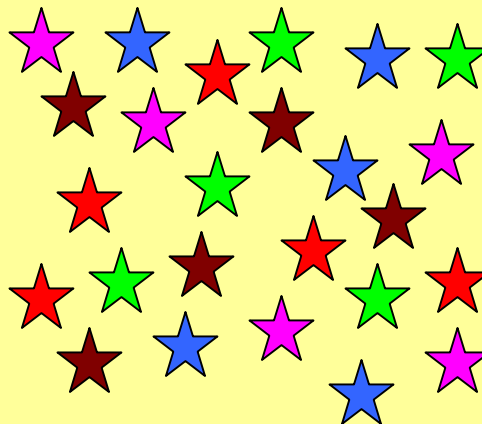
5 vrsta, 25 jedinki



Niska ujednačenost

Zajednica B:

5 vrsta, 25 jedinki



Visoka ujednačenost

Zajednice A i B imaju jednak broj vrsta, ali zajednica B ima veću raznolikost vrsta zbog toga što je ujednačenost njihovih abundancija veća

Raznolikost zajednice je obrnuto proporcionalna s vjerojatnošću da dvije nasumce uzorkovane jedinke pripadaju istoj vrsti

Simpsonov indeks raznolikosti (Simpson, 1949)

$$D = 1 / \sum p_i^2$$

Simpsonov indeks raznolikosti može varirati od 1 do S, ovisno o ujednačenosti abundancija vrsta

Primjer: Uzorak sadrži 5 vrsta koje su sve jednako abundantne

p_i za sve vrste iznosi 0.20

p_i^2 je za sve vrste 0.04

$\sum p_i^2 = 0.04 + 0.04 + 0.04 + 0.04 + 0.04 = 0.2$

$D = 1 / \sum p_i^2 = 1 / 0.2 = 5$

D – Simpsonov indeks raznolikosti

p_i – proporcija (udio) jedinki jedne vrste u ukupnom broju jedinki (i ide od 1 do S, gdje je S broj vrsta u uzorku)

Shannon-Weaverov indeks raznolikosti (Shannon i Weaver, 1949)

$$H = - \sum p_i \ln(p_i)$$

e^H

Budući da je H otprilike proporcionalan logaritmu broja vrsta, ponekad je Shannon-Weaverov indeks raznolikosti praktičnije izraziti kao e^H jer je u tom obliku proporcionalan broju vrsta, pa ga je moguće usporediti sa Simpsonovim indeksom raznolikosti

D – Shannon-Weaverov indeks raznolikosti

p_i – proporcija (udio) jedinki jedne vrste u ukupnom broju jedinki (i ide od 1 do S , gdje je S broj vrsta u uzorku)

Kao i u slučaju Simpsonovog indeksa raznolikosti i ovaj indeks raznolikosti daje veću važnost abudantnijim vrstama, budući da je uloga pojedine vrste u zajednici u određenoj mjeri proporcionalna njihovim abundancijama. Dakle, rjeđe vrste manje doprinose vrijednosti indeksa raznolikosti od čestih vrsta.

Izračunavanje Shannon-Weaverovog indeksa raznolikosti za dvije hipotetske zajednice

Vrsta	Abundancija	p_i	$\ln(p_i)$	$p_i \ln(p_i)$
1	21	0.84	- 0.174	- 0.146
2	1	0.04	- 3.219	- 0.129
3	1	0.04	- 3.219	- 0.129
4	1	0.04	- 3.219	- 0.129
5	1	0.04	- 3.219	- 0.129
Σ	25	1.00		- 0.662

Zajednica A

$$H = 0.662$$

Veća ujednačenost
abundancija vrsta u
zajednici B rezultirala je
većim indeksom
raznolikosti

Zajednica B

$$H = 1.610$$

Vrsta	Abundancija	p_i	$\ln(p_i)$	$p_i \ln(p_i)$
1	5	0.20	- 1.609	- 0.322
2	5	0.20	- 1.609	- 0.322
3	5	0.20	- 1.609	- 0.322
4	5	0.20	- 1.609	- 0.322
5	5	0.20	- 1.609	- 0.322
Σ	25	1.00		- 1.610

Usporedba između Simpsonovog i Shannon-Weaverovog indeksa raznolikosti (prikazan kao e^H) za tri zajednice koje imaju različito bogatstvo vrsta i različite relativne abundancije vrsta

Rjeđe vrste manje doprinose vrijednosti indeksa raznolikosti od češćih vrsta

TABLE 27-2 Comparison of the Simpson and Shannon-Weaver diversity indices for three communities having different relative abundance and species richness values

	n	p_i	p_i^2	$-p_i \ln p_i$
Community A (species richness = 5)				
Species 1	10	0.50	0.25	0.35
Species 2	10	0.50	0.25	0.35
Species 3	0	0.00	0.00	0.00
Species 4	0	0.00	0.00	0.00
Species 5	0	0.00	0.00	0.00
Simpson's index, D	2			
Shannon-Weaver index, H	0.69			
Community B (species richness = 5, high evenness)				
Species 1	4	0.20	0.04	0.32
Species 2	4	0.20	0.04	0.32
Species 3	4	0.20	0.04	0.32
Species 4	4	0.20	0.04	0.32
Species 5	4	0.20	0.04	0.32
Simpson's index, D	5			
Shannon-Weaver index, H	1.61			
Community C (species richness = 5, low evenness)				
Species 1	18	0.80	0.64	0.18
Species 2	1	0.05	0.00	0.15
Species 3	1	0.05	0.00	0.15
Species 4	1	0.05	0.00	0.15
Species 5	1	0.05	0.00	0.15
Simpson's index, D	1.54			
Shannon-Weaver index, H	0.78			

Usporedba Simpsonovog (D) i Shannon-Weaverovog indeksa raznolikosti (H i e^H), za hipotetske zajednice koje se sastoje od 5 vrsta koje imaju različite relativne abundancije

ZAJEDNICA	Vrsta 1	Vrsta 2	Vrsta 3	Vrsta 4	Vrsta 5	D	H	e^H
A	0.25	0.25	0.25	0.25	0.00	4.00	1.386	4.00
B	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	5.00	1.609	5.00
C	0.24	0.24	0.24	0.24	0.04	4.31	1.499	4.48
D	0.25	0.25	0.25	0.249	0.001	4.02	1.393	4.03
E	0.50	0.30	0.10	0.07	0.03	2.81	1.229	3.42

INDEKSI UJEDNAČENOSTI

Iz indeksa raznolikosti se može izračunati
Indeks ujednačenosti (engl. evenness index)

Indeks ujednačenosti (E) se može kvantitativno izraziti na način da se indeks raznolikosti izrazi kao proporcija od maksimalno moguće vrijednosti, koja je jednaka broju vrsta u zajednici (S)

Simpsonov indeks
ujednačenosti

$$D = 1 / \sum p_i^2$$

$$E = D / D_{\max}$$

$$E = (1 / \sum p_i^2) / S$$

Shannon-Weaverov
indeks ujednačenosti

$$H = - \sum p_i \ln p_i$$

$$E = H / H_{\max}$$

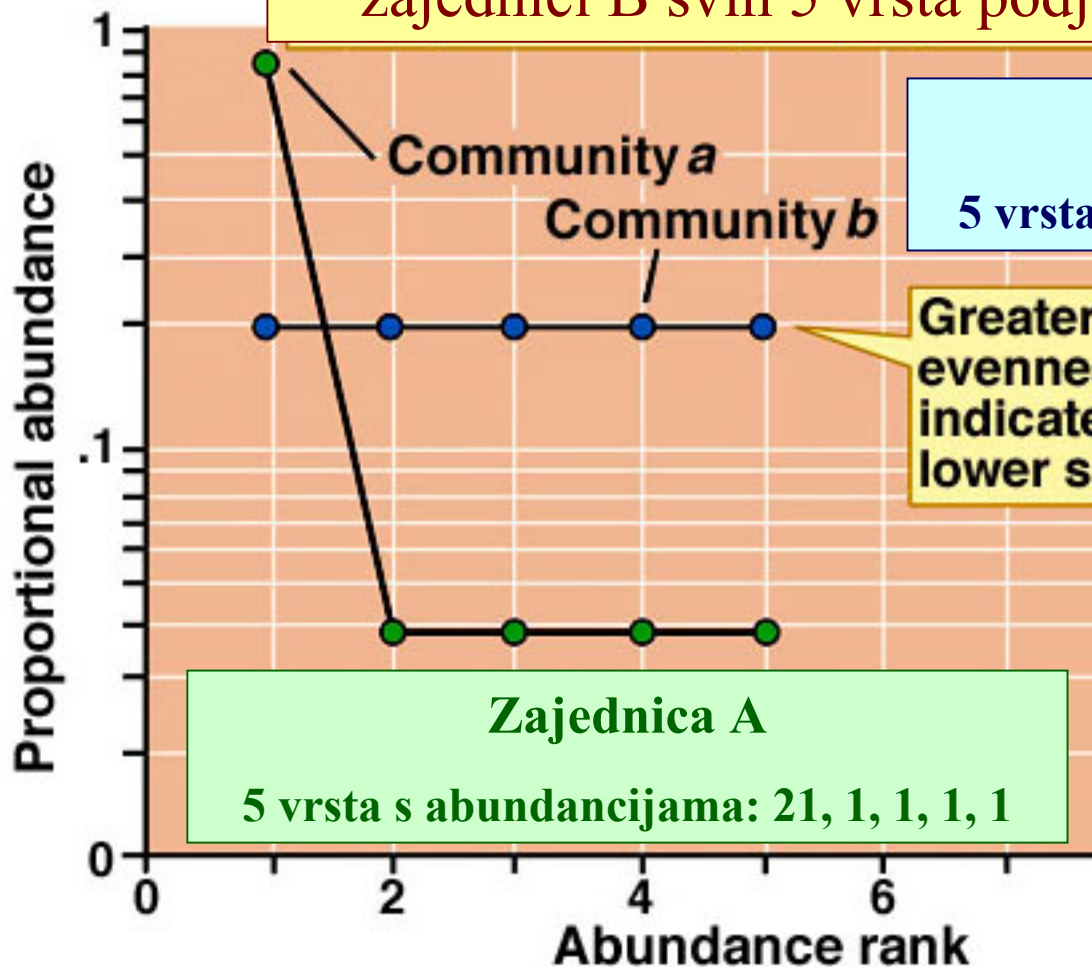
$$E = (- \sum p_i \ln p_i) / \ln S$$

Rang-abundancija krivulja

- Pokušaj da se složena struktura zajednice opiše jednom značajkom kao što je bogatstvo vrsta, raznolikost ili ujednačenost, se može kritizirati zbog toga što se na taj način gubi jako puno vrijednih informacija
- Potpunija slika distribucije abundancija vrsta u zajednici bi se mogla dobiti tako što bi se proporcije broja jedinki pojedinih vrsta u ukupnom broju jedinki u zajednici prikazale na grafu na način da bi se rangirale od najabundantnije vrste i tako redom sve do najmanje brojne vrste u zajednici (proporcije se prikazuju na logaritamskoj skali i taj se parametar obično naziva **relativna važnost**; engl. **relative importance**)
- Takav se grafički prikaz naziva **rang-abundancija dijagram**, a dobivena krivulja **rang-abundancija krivulja**

Rang-abundancija krivulja

Rang-abundancija krivulje pokazuju da u zajednici A dominira jedna od 5 vrsta, dok su u zajednici B svih 5 vrsta podjednako brojne



Zajednica B

5 vrsta s abundancijama: 5, 5, 5, 5, 5

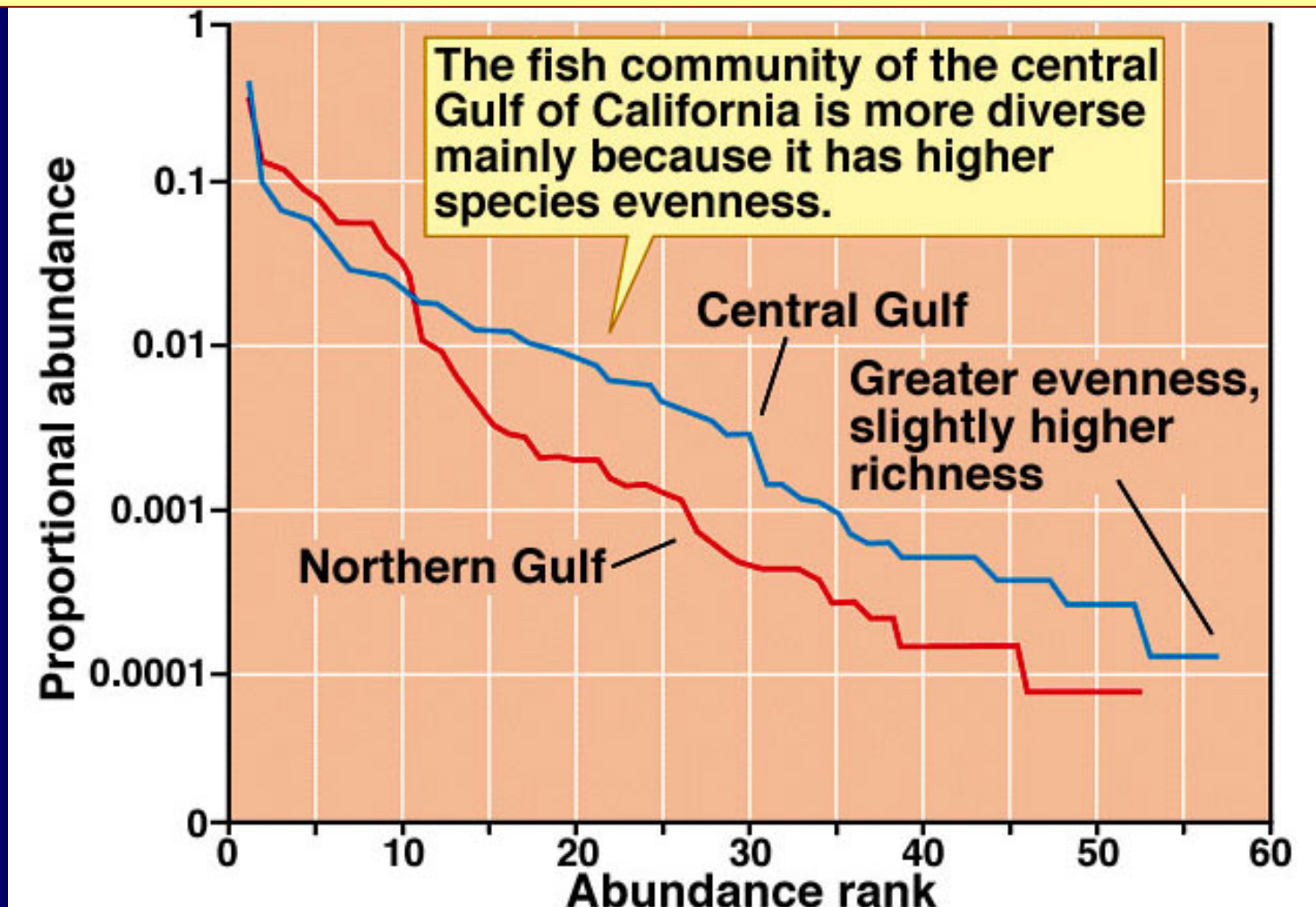
Greater evenness indicated by lower slope.

Zajednica A

5 vrsta s abundancijama: 21, 1, 1, 1, 1

Ukoliko je rang-abundancija krivulja jako strma, to ukazuje na visoku dominantnost (mali broj vrsta s velikim abundancijama). Kako raznolikost raste nagib krivulje postaje blaži što ukazuje na manju dominantnost (veću ujednačenost abundancija)

Rang-abundancija krivulje za dvije zajednice riba koje obitavaju u različitim djelovima Kalifornijskog zaljeva. Zajednica riba iz središnjeg dijela zaljeva je raznolikija prvenstveno zbog veće ujednačenosti abundancija, zbog čega je krivulja nešto manje strma.



Broj vrsta raste s veličinom istraživanog područja

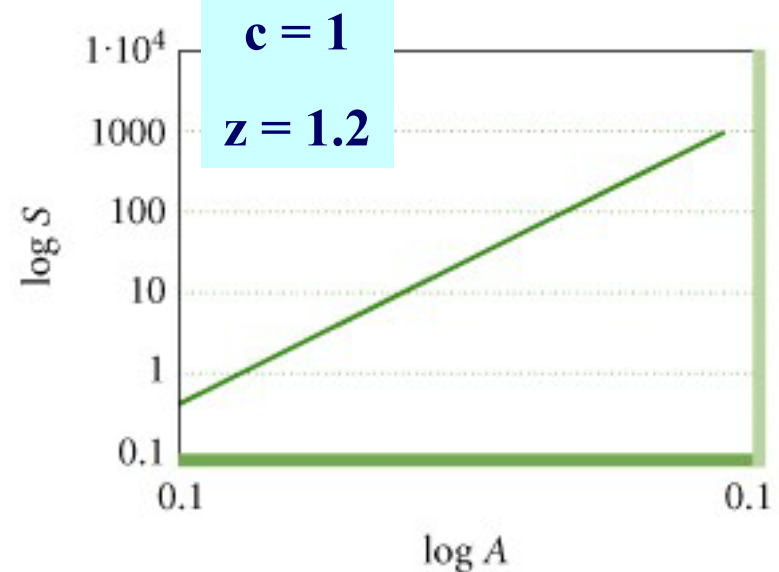
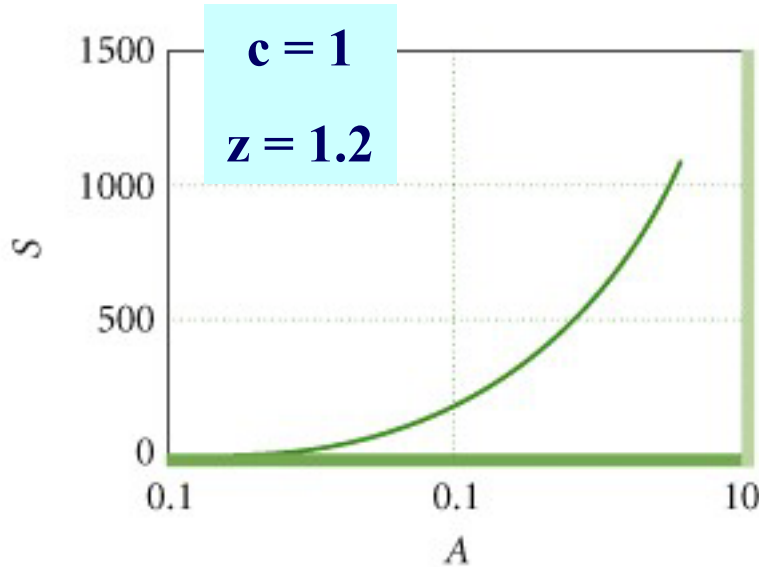
- Raspored vrsta u zajednici je većinom heterogen. S povećanjem istraživanog područja najprije se javljaju česte vrste (vrste s velikom brojnošću), a potom vrste čija je brojnost sve manja i manja. Dakle, za svaku vrstu postoji minimalna veličina područja koje se mora istražiti da bi se ta vrsta registrirala.
- Botaničar Olaf Arrhenius (1921) je bio prvi koji je pokušao matematički izraziti odnos između veličine područja i broja vrsta

S – broj vrsta; A – površina područja

$$S = c A^z$$

ili

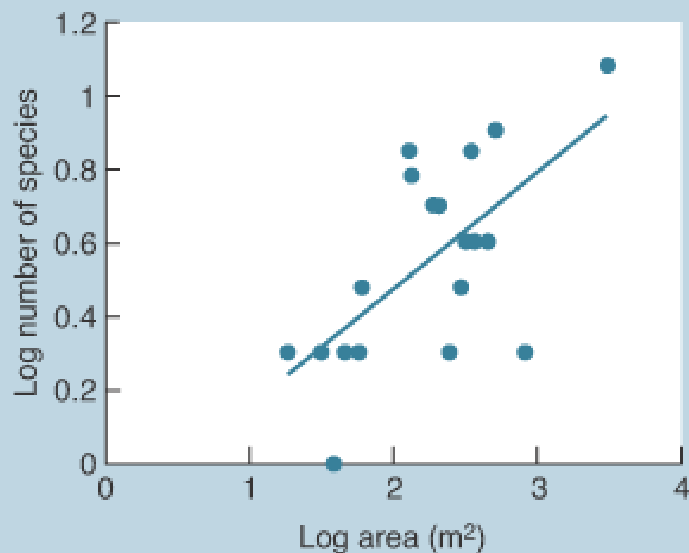
$$\log S = \log c + z \log A$$



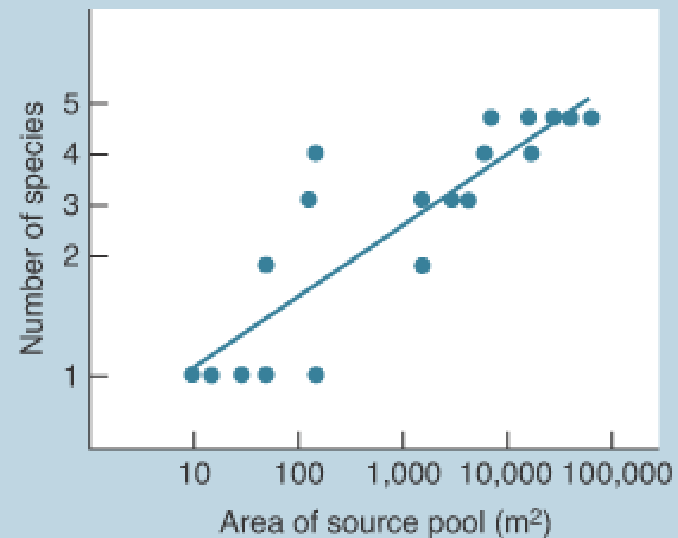
U nekim je slučajevima zgodnije prikazati broj vrsta u odnosu na logaritam površine ($S = k \log A$)

Broj vrsta – površina odnos

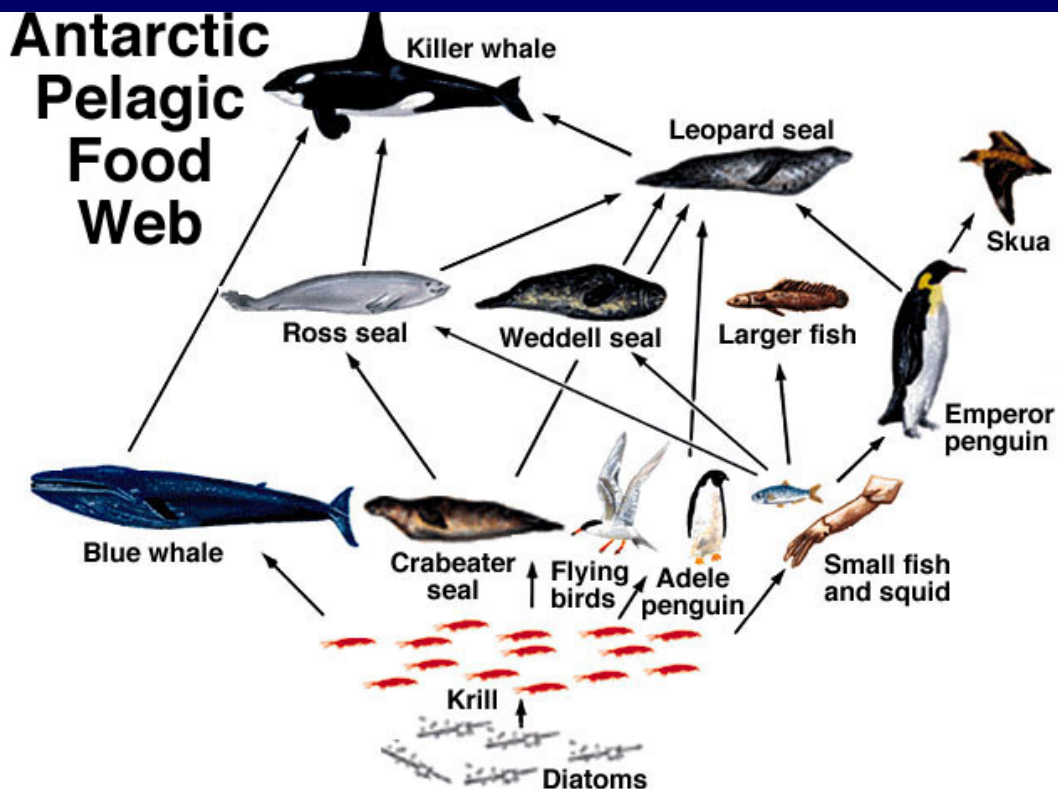
**Beskralježnjaci u zoni plime
i oseke**



**Ribe u potocima u
pustinjskim područjima
Australije**

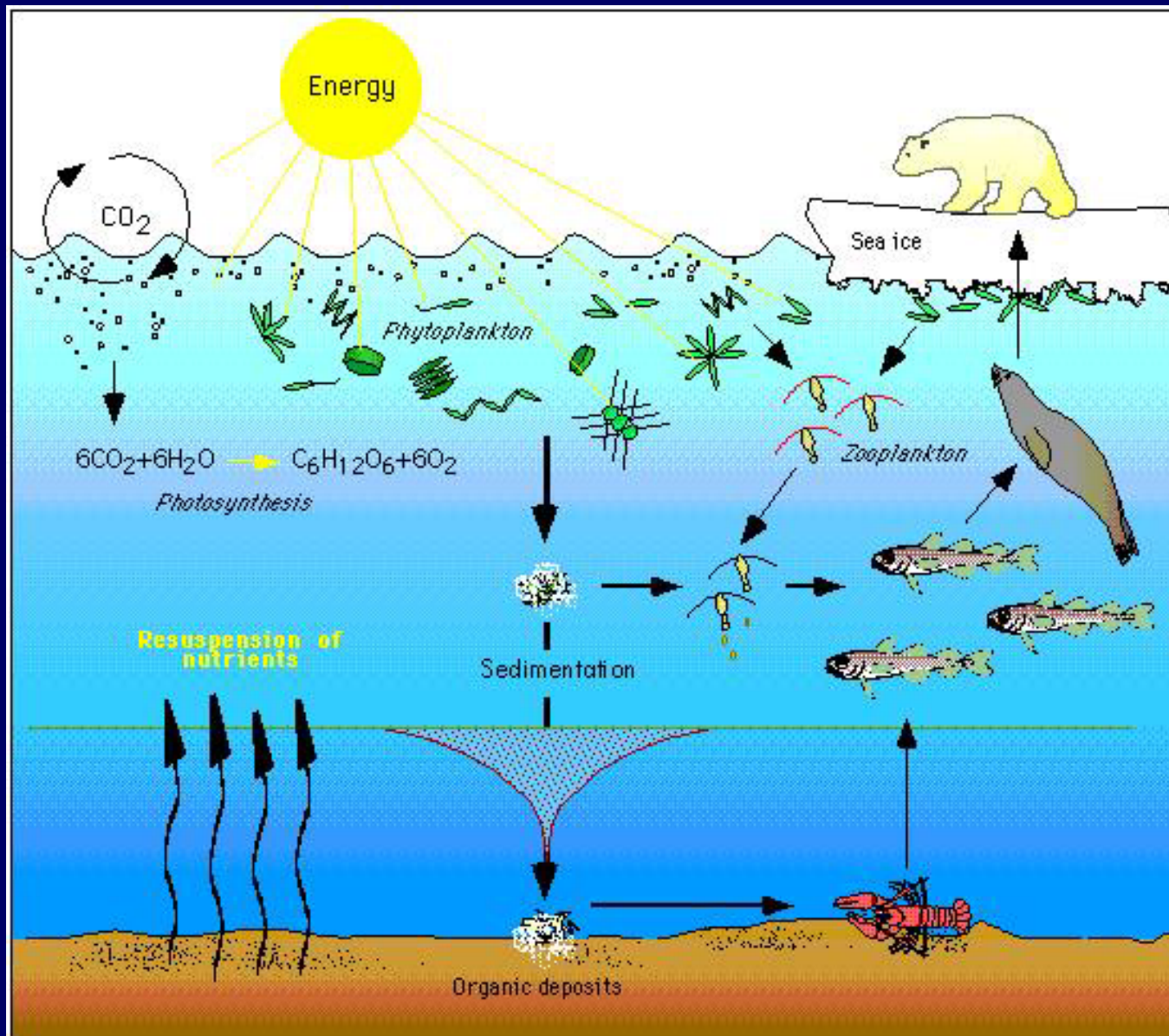


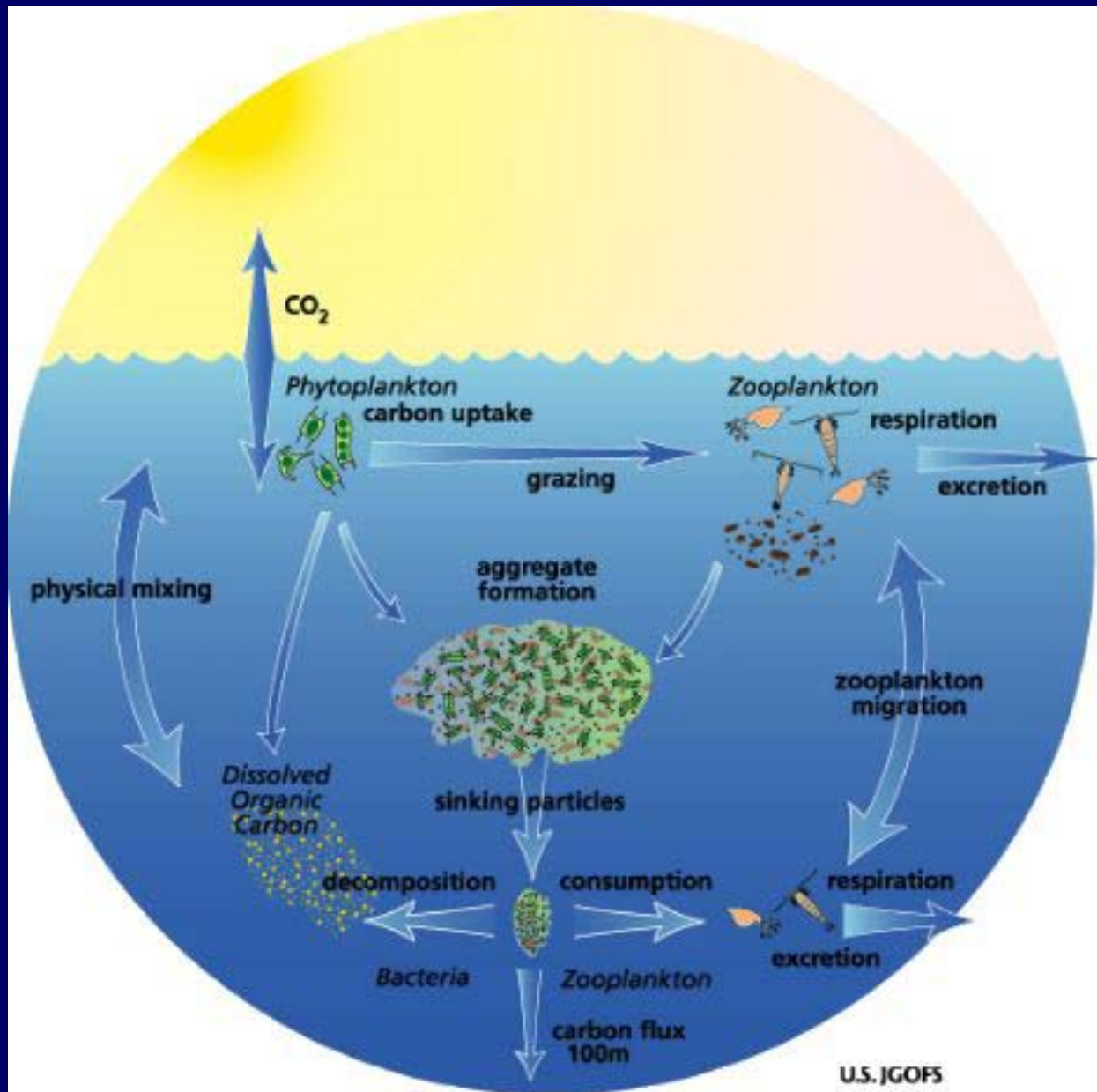
Hranidbene mreže



Pored kvalitativnog i kvantitativnog opisa zajednice, njenu važnu strukturnu značajku čine interakcije između populacija među kojima su osobito važne hranidbene interakcije. Sumarni prikaz hranidbenih interakcija u zajednici naziva se **hranidbena mreža**

Arktik – hranidbena mreža

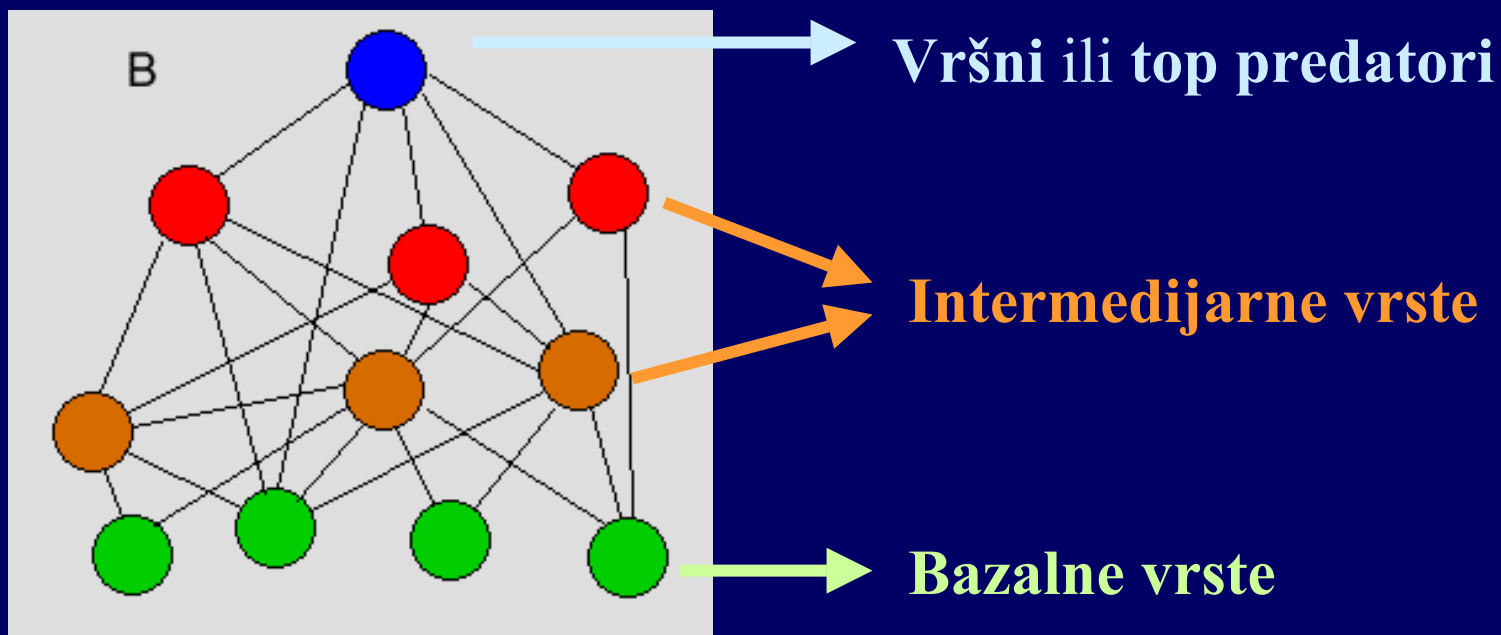




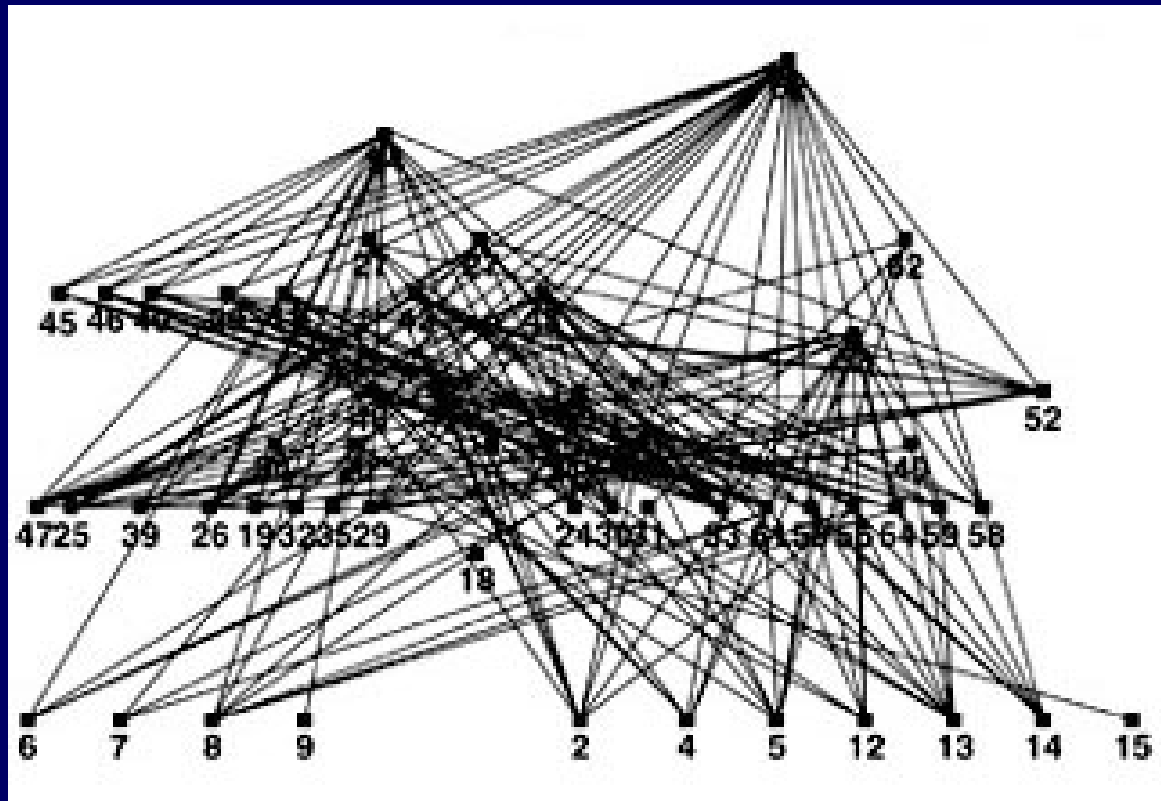
Hranidbene mreže opisuju funkcionalne odnose između vrsta u zajednicama

- **Hranidbena mreža** predstavlja prikaz različitih puteva kojima energija prolazi kroz populacije u zajednicama; jednostavnije kazano, hranidbena mreža pokazuje tko koga u zajednici jede
- Hranidbene mreže se sastoje od **hranidbenih lanaca** koji predstavljaju puteve protoka energije od primarnih producenata, preko serije konzumenata, pa sve do vršnog (top) predatora
- Hranidbena mreža uključuje tri kategorije vrsta (populacija): **bazalne vrste** (nisu nikome predator, ali su plijen drugim vrstama; dakle to su biljke); **intermedijarne vrste** (istovremeno su i plijen i predator); te **vršni ili top predatori** (nikome nisu plijen, oni su zadnja karika hranidbenog lanca). Važna strukturna značajka hranidbene mreže mogu biti omjeri između ovih kategorija vrsta
- Analiza hranidbenih mreža je neobično važna za razumijevanje dinamike zajednica

Hranidbena mreža se sastoji od određenog broja skupina organizama koje mogu biti pojedinačne vrste ili skupine vrsta koje su trofički slične (dijele sličan plijen i slične predatore), pa se u tom slučaju nazivaju **trofičke vrste**. Među njima se razlikuju **bazalne vrste**, **intermedijarne vrste** i **vršni ili top predatori**



Hranidbene mreže mogu biti vrlo složene

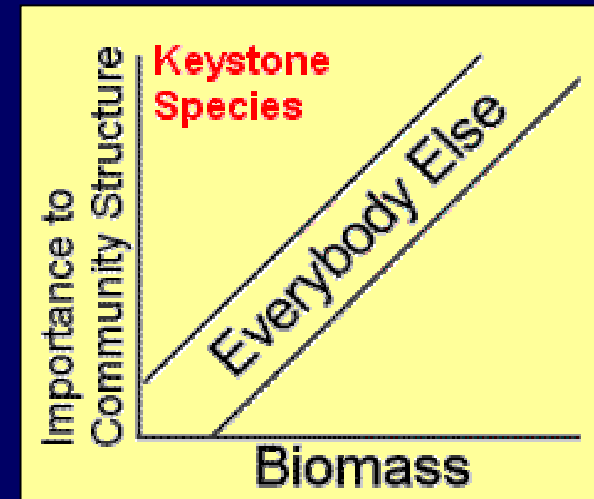


Čak i zajednica koja se sastoji od samo 10 vrsta riba i vrsta kojima se te ribe hrane ima vrlo složenu hranidbenu mrežu

Temeljne ili ključne vrste

Neke vrste u zajednici vrše izuzetno jak utjecaj na strukturu hranidbene mreže.

Uklanjanje tih vrsta dovodi do velikih promjenama u strukturi hranidbene mreže, koje mogu rezultirati velikim promjenama gustoće nekih vrsta ili čak njihovim nestankom. Takve su vrste **jaki interaktori** i često se nazivaju **temeljnim ili ključnim vrstama** (engl. **keystone species**). Iako se ovaj pojam izvorno odnosio na predatore (**ključni predatori**), danas je prihvaćeno da se ključne vrste mogu nalaziti na bilo kojoj trofičkoj razini (ključne vrste mogu biti biljke i herbivori, a ne samo predatori)



Ključne vrste su one vrste koje usprkos maloj biomasi pokazuju snažan utjecaj na strukturu zajednice u kojoj žive. Njihov značaj postaje očigledan kada se te vrste uklone iz zajednice.

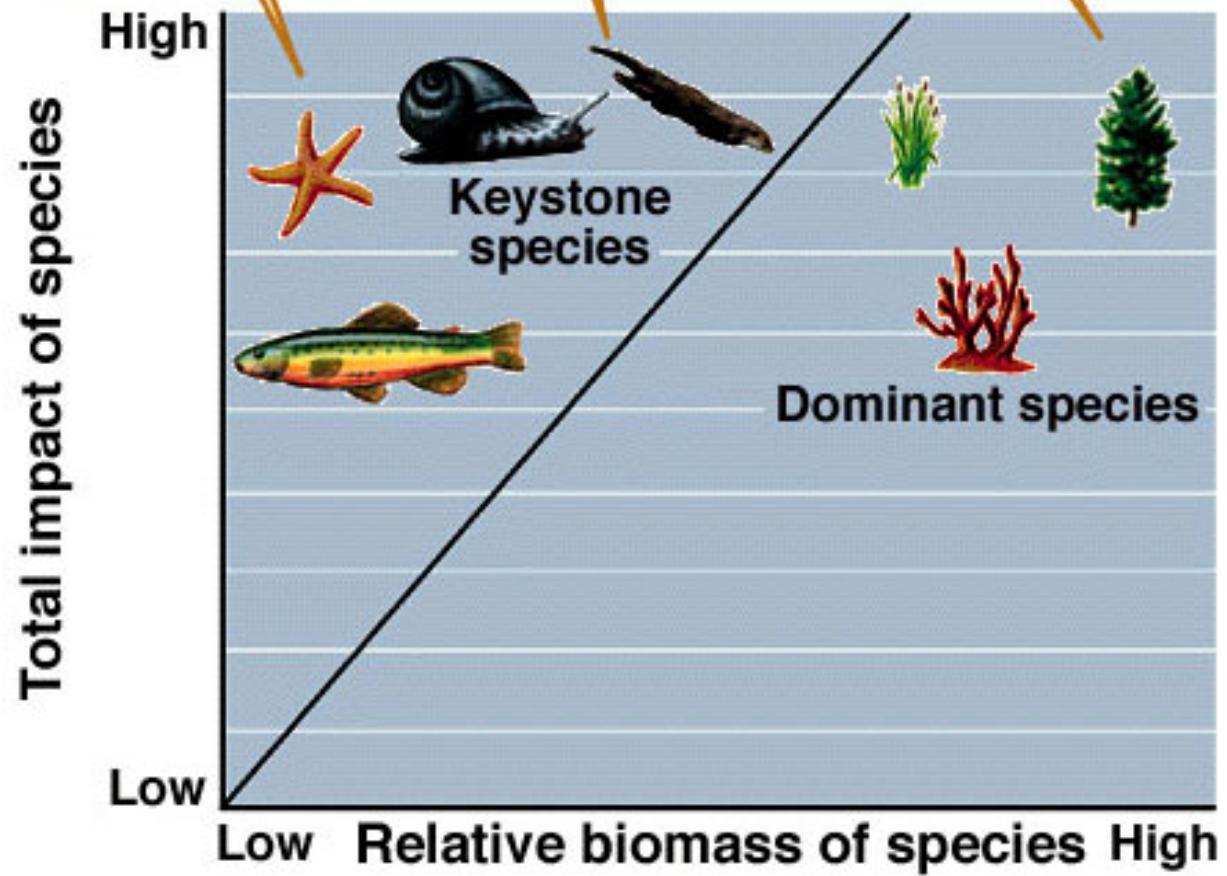
Keystone Species Defined

Species with low biomass but large effects on community structure.

Keystone species are those whose influence on a community is disproportionate to their biomass.

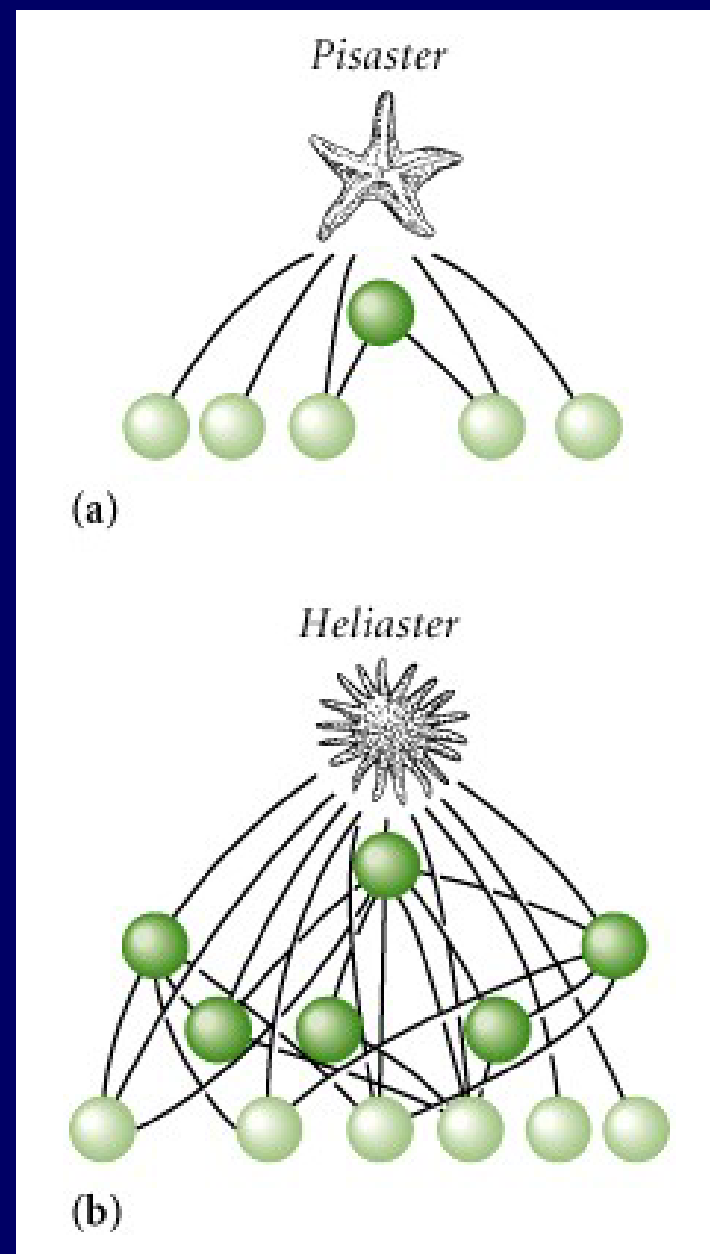
Dominant species are ones that have significant influence on community structures by virtue of high biomass.

Ključne vrste su one vrste čiji je utjecaj na strukturu zajednice neproporcionalno veći u odnosu na njihovu biomasu



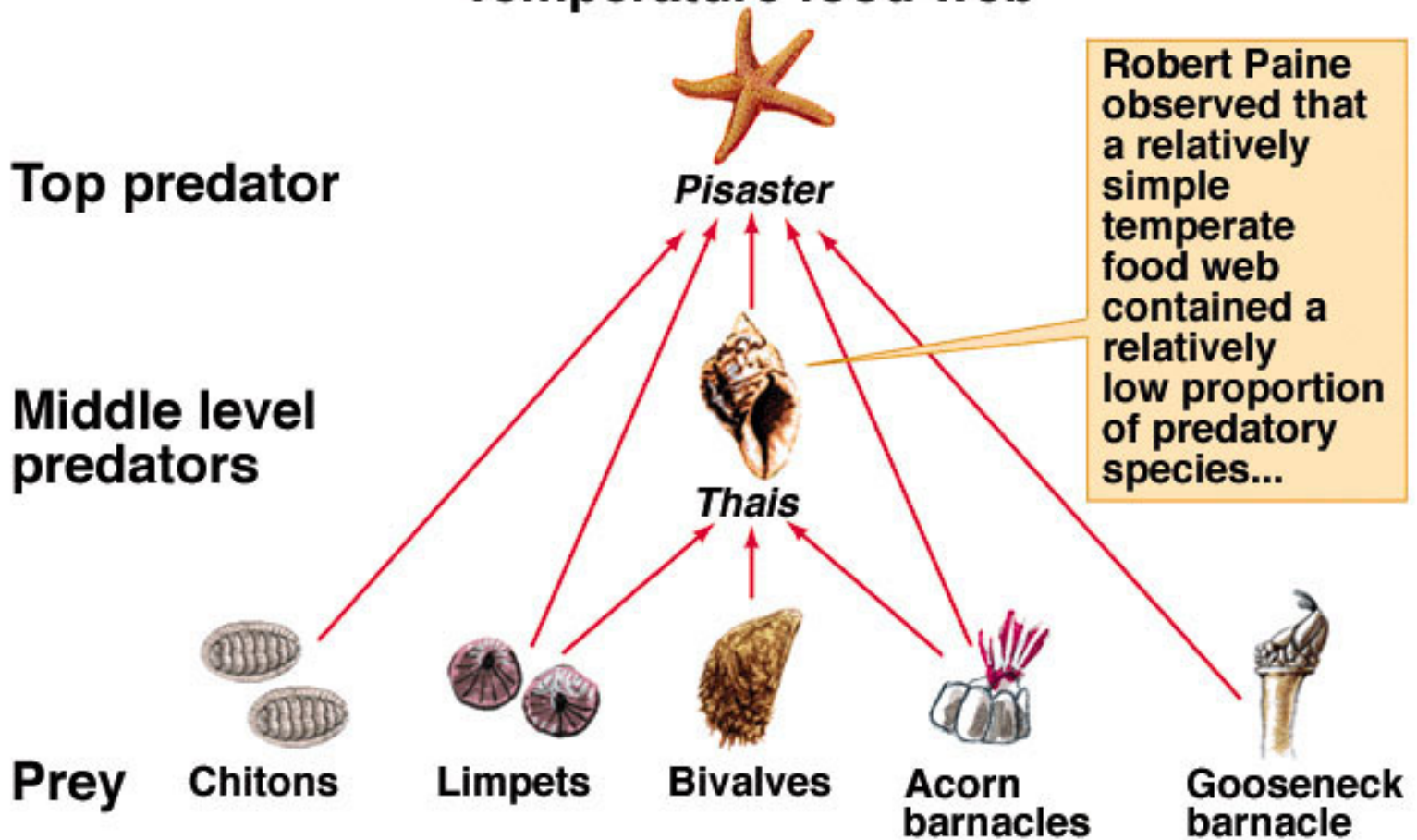
Paine (1966) je na primjeru dviju zajednica hridinastih obala pokazao ključnu ulogu vršnih (top) predatora u regulaciji strukture ovih zajednica. U obje su zajednice vršni predatori bile zvjezdače (rod *Pisaster* na hridinastim obalama države Washington; te rod *Heliaster* na obala sjevernog dijela Kalifornijskog zaljeva). Oslobođene od predacije od strane ovih zvjezdača, dagnje su se brzo razmnožile i eliminirale druge herbivorne vrste na obali smanjujući raznolikost i složenost hranidbene mreže.

Ovi primjeri ukazuju na važnost **ključnih predatora** za strukturu hranidbenih mreža, kao i na važnost indirektnih interakcija (uklanjanje predatora je povećalo kompeticiju među herbivornim vrstama)

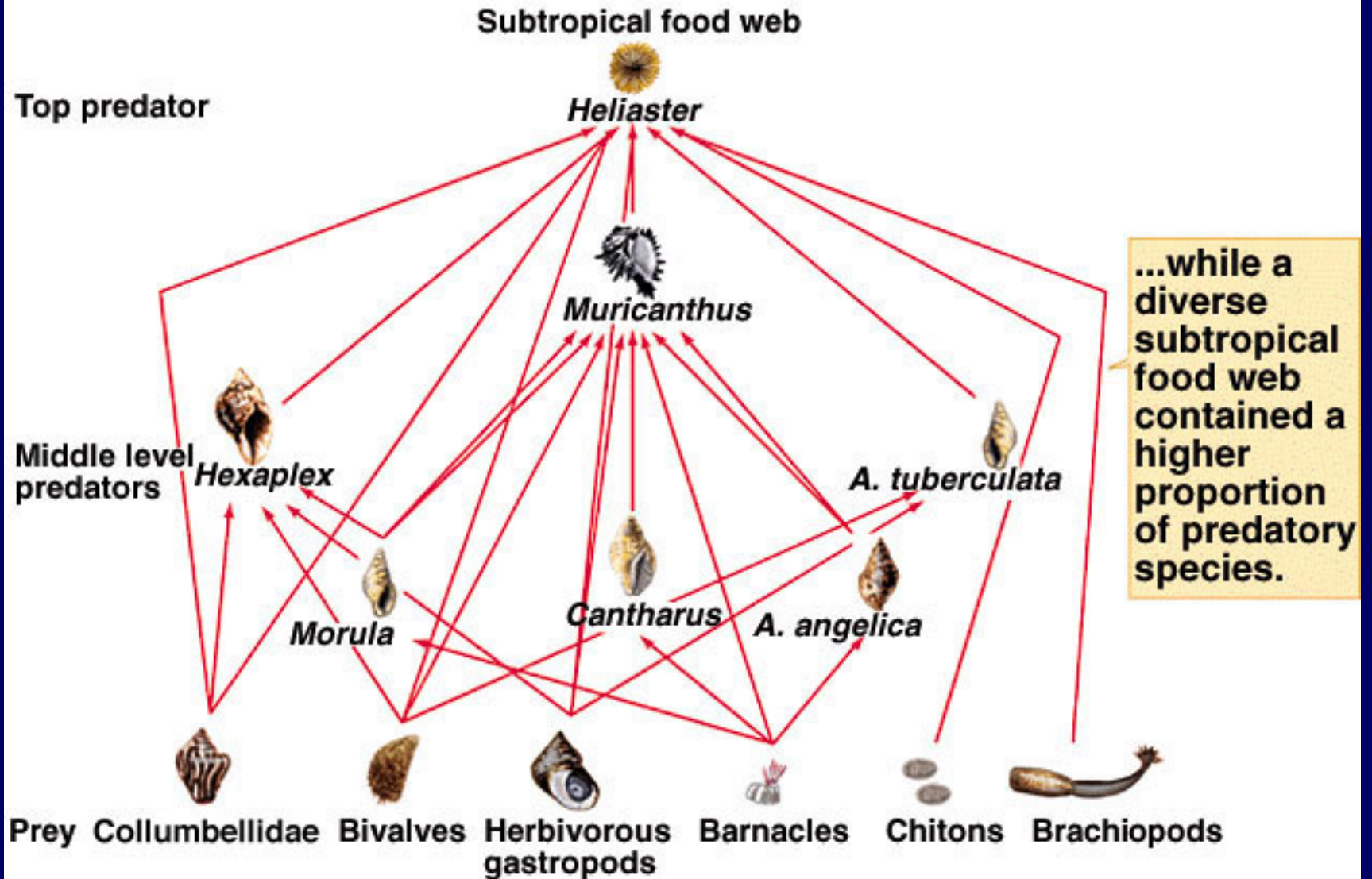


Temperate Food Web

Temperature food web



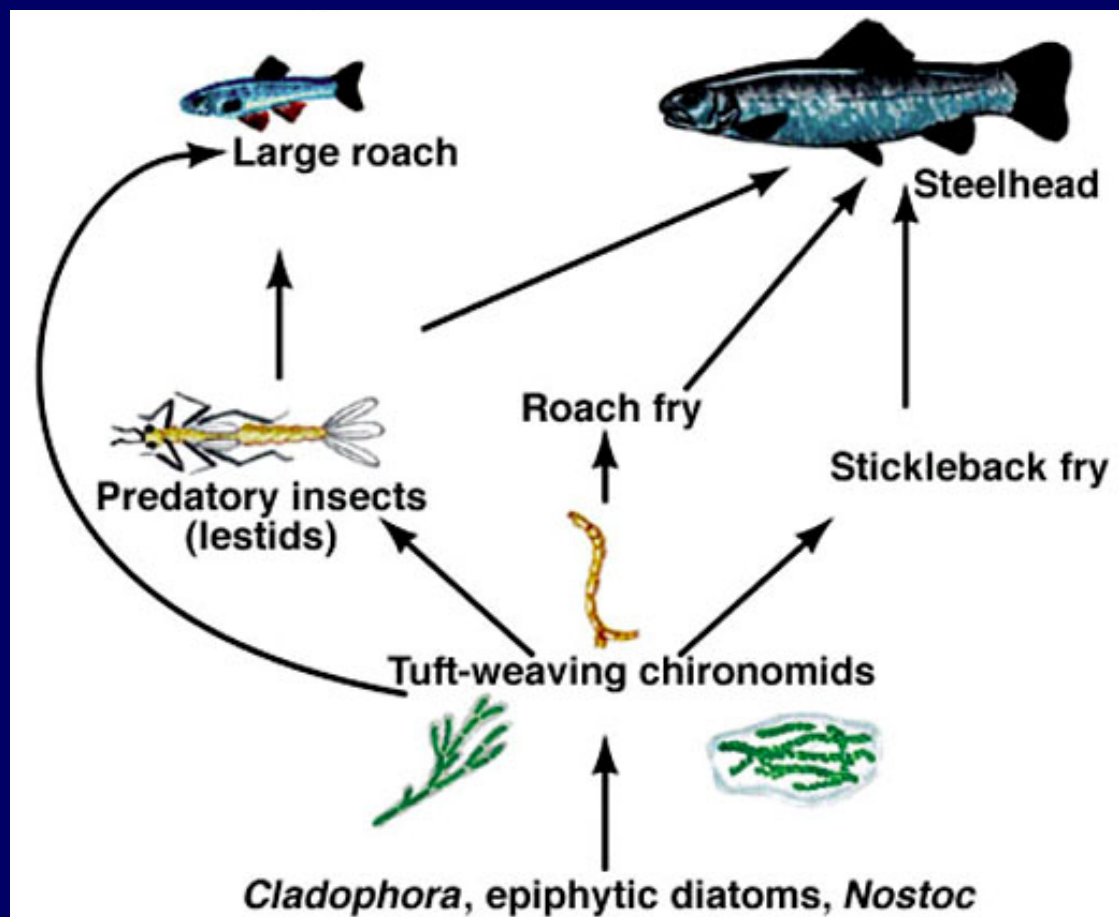
Subtropical Food Web



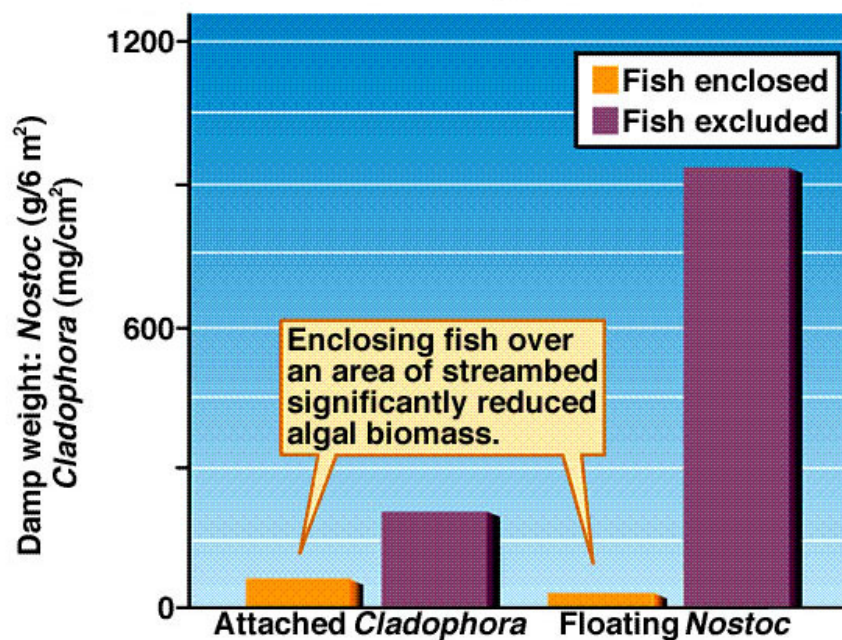
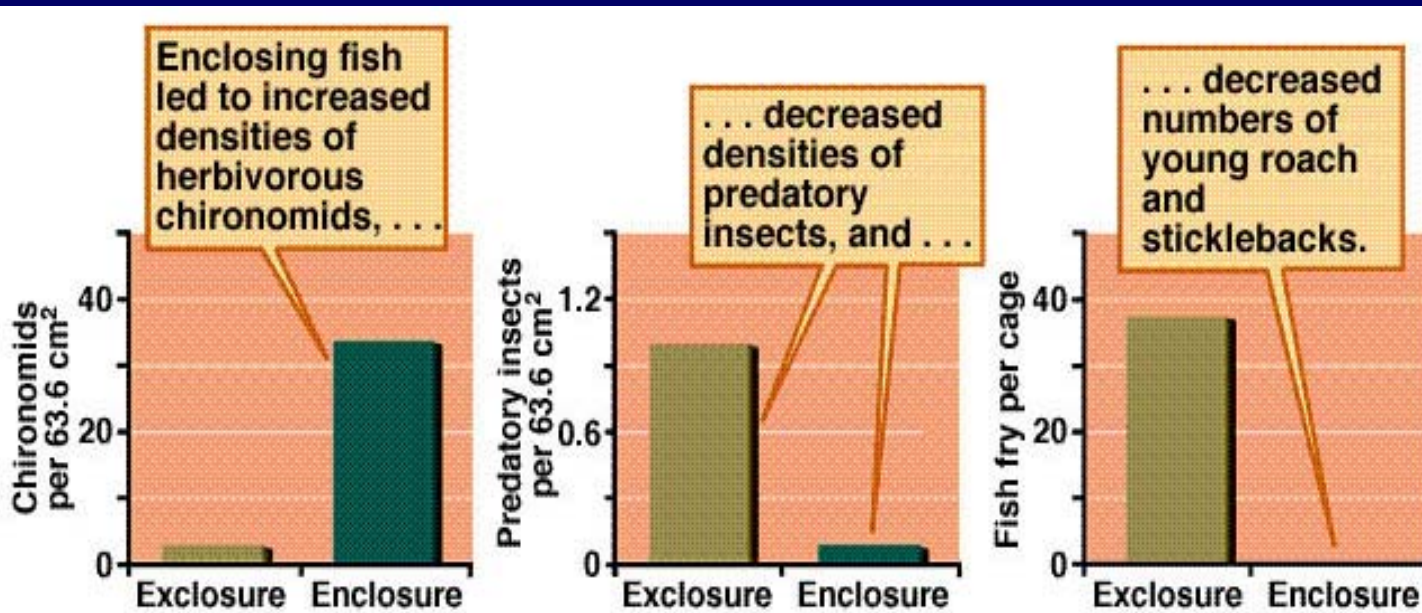
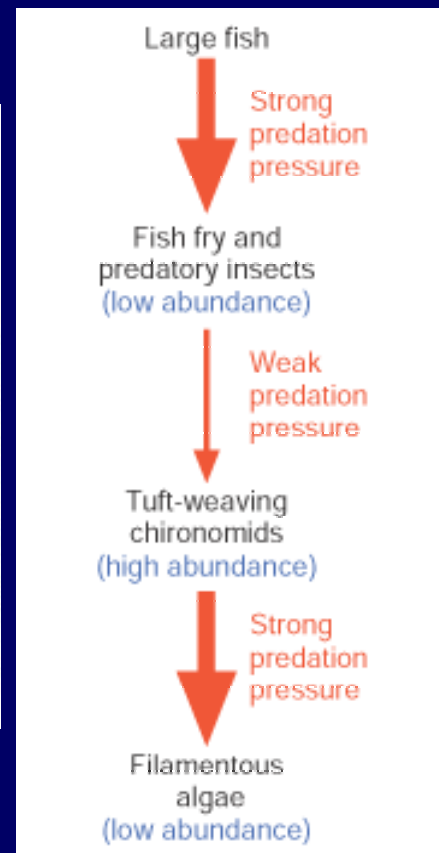
Top-down i bottom-up kontrola

- Kada su vrste istovremeno i konzumenti i resursi, tada se možemo upitati jesu li one prvenstveno limitirane onim što jedu ili onim što ih jede
- Ovo pitanje u sebi sadrži definiciju dvaju temeljnih tipova kontrole populacija, a to su kontrola resursima i kontrola predatorima. Regulacija populacije resursima obično se naziva **bottom-up** kontrola (**kontrola odozdo**) ili **kontrola producentima**; dok se regulacija populacije putem predatorske konzumacije naziva **top-down** kontrola (**kontrola odozgo**) ili **kontrola konzumentima**
- Gledano iz kuta ekologije životnih zajednica top-down kontrola se odnosi na situaciju kada struktura (a to znači abundancija/biomasa i raznolikost) nižih trofičkih razina ovisi o utjecaju konzumenata s viših trofičkih razina. Bottom-up kontrola se odnosi na situaciju kada struktura zajednice ovisi o faktorima kao što su koncentracija hranjiva i raspoloživost plijena, koji na danu trofičku razinu utječu odozdo
- Jasno je da u prirodi oba mehanizma kontrole djeluju istovremeno, ali se postavlja pitanje da li jedan ili drugi tip kontrole dominiraju na određenom mjestu, u određenom vremenu ili u određenom tipu zajednice

Riba (steelhead) kao ključna vrsta u hranidbenoj mreži u rijeci Eel (sjeverna Kalifornija)



Ovo je sustav sa 4 trofičke razine u kojem su dvije vrste velikih riba reducirale abundanciju riblje mlađi i predatorskih beskralježnjaka (uglavnom kukci), što je njihovom plijenu (jedna vrsta oblića iz skupine Chironomidae) omogućilo da dostigne veliku gustoću i vrši jaki grazing nad algama održavajući njihovu biomasu na niskoj razini



Kada su prisutne, ribe smanjuju gustoću predatorskih kukaca i riblje mladi, što povećava gustoću njihovog plijena, a to su herbivorni chironomidi...

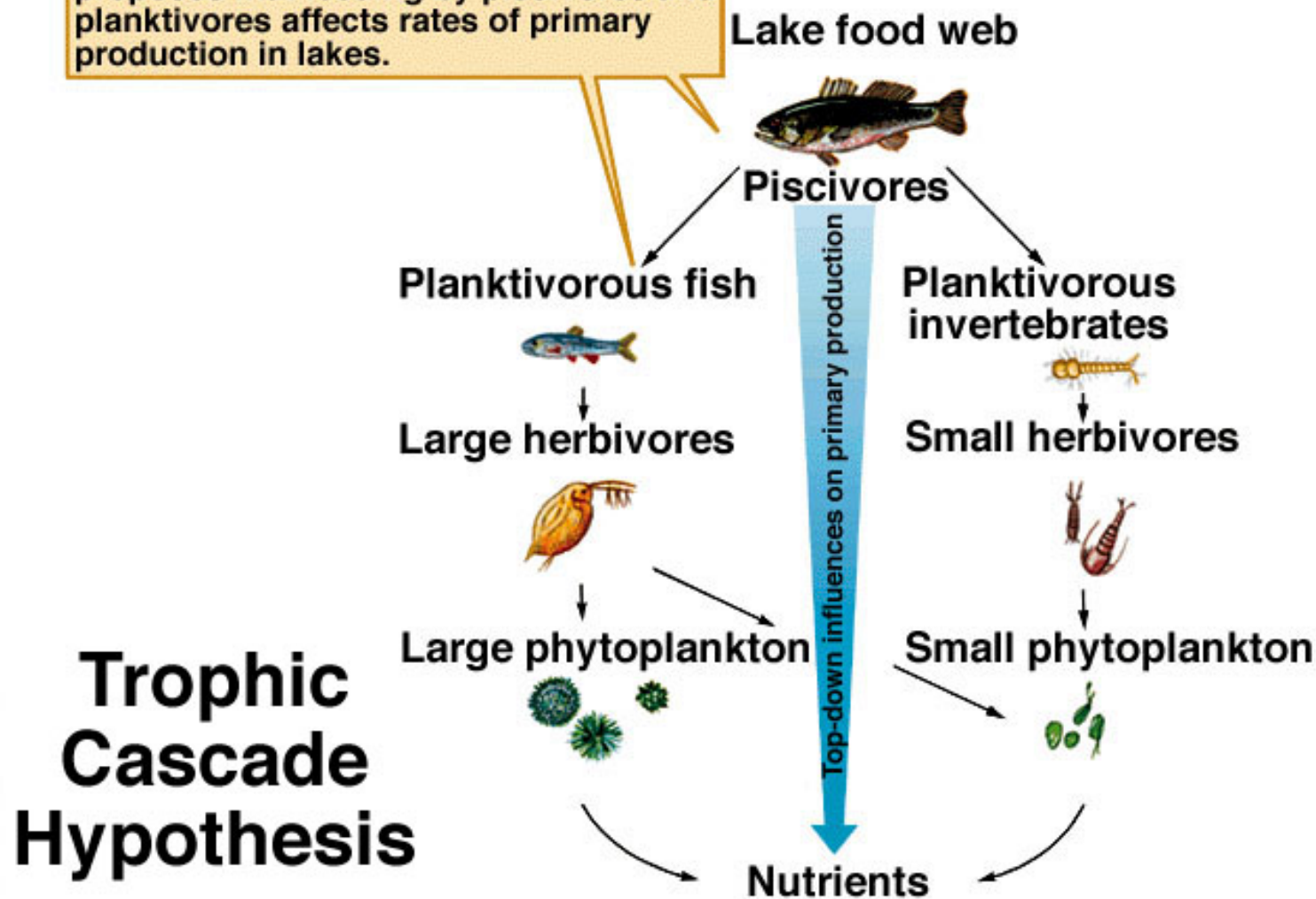
... što smanjuje biomasu alga

“Trofičke kaskade”

- “**Trofičke kaskade**” ili “**efekt kaskada**” je fenomen kada se utjecaj vršnog predatora kaskadno prenosi s jedne trofičke razine na drugu (hranidbeni lanac s izraženom **top-down kontrolom**)
- Efekt kaskada je osobito izražen u zajednicama s niskom raznolikošću u kojima je utjecaj jedne trofičke razine na razinu ispod nje vrlo jak
- To ne znači da je top-down kontrola odsutna u raznolikijim zajednicama, ali su u takvim zajednicama putevi konzumacije znatno raznolikiji, pa je time njihov efekt znatno ublažen (u takvim bi zajednicama umjesto “trofičkih kaskada” bolje pristajao termin “**trofičko kapanje**”)

Koncept trofičkih kaskada fokusira utjecaj vršnih predatora na procese u ekosistemu, kao što je primarna proizvodnja

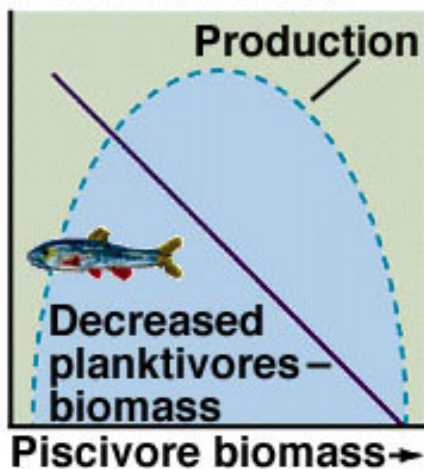
The trophic cascade hypothesis proposes that feeding by piscivores and planktivores affects rates of primary production in lakes.



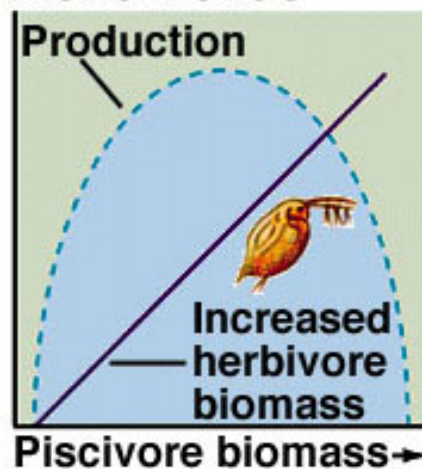
Porast biomase vršnih predatora imao je za rezultat smanjenje biomase planktivora, povećanje biomase herbivora, te smanjenje biomase fitoplanktona

The trophic cascade model predicts that manipulating piscivore biomass will lead to changes in biomass and production of planktivores, herbivores, and phytoplankton.

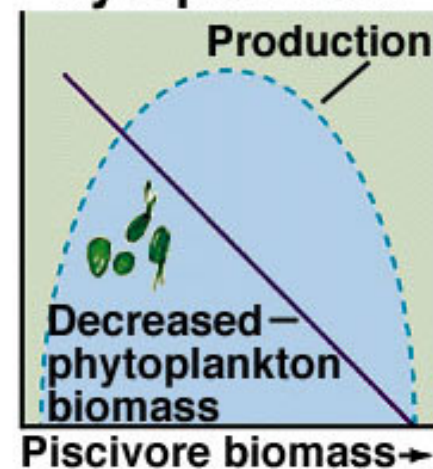
Planktivores



Herbivores



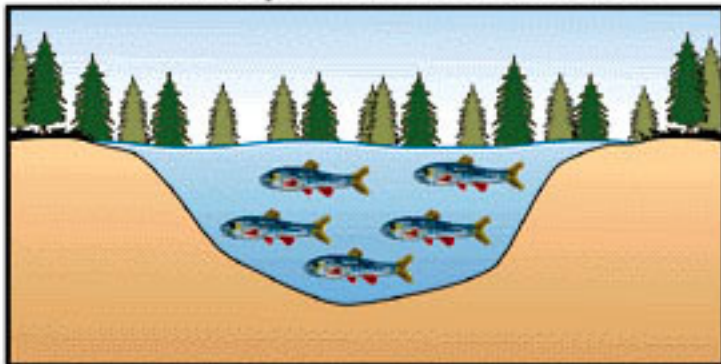
Phytoplankton



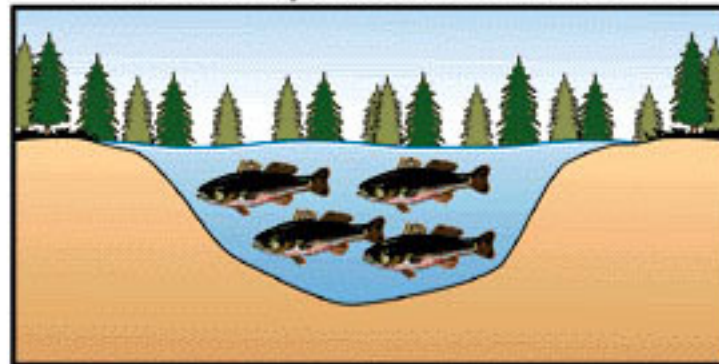
Smanjenje biomase vršnih predatora

Povećanje biomase vršnih predatora

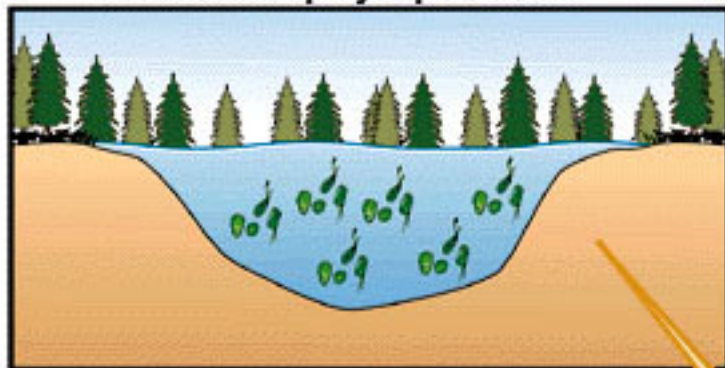
Reduced piscivore (bass) biomass
Increased planktivore biomass



Increased piscivore (bass) biomass
Decreased planktivore biomass

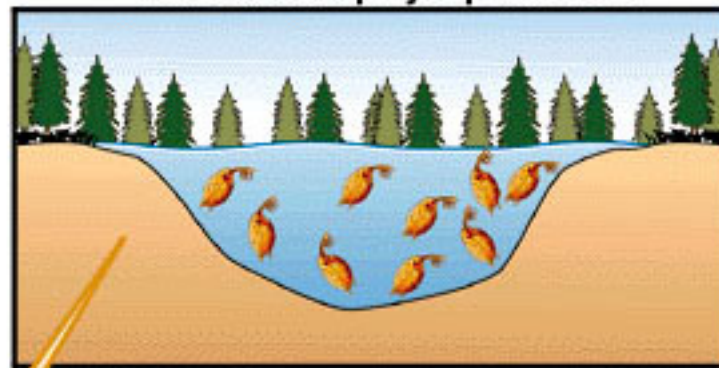


Decreased herbivores
Increased phytoplankton



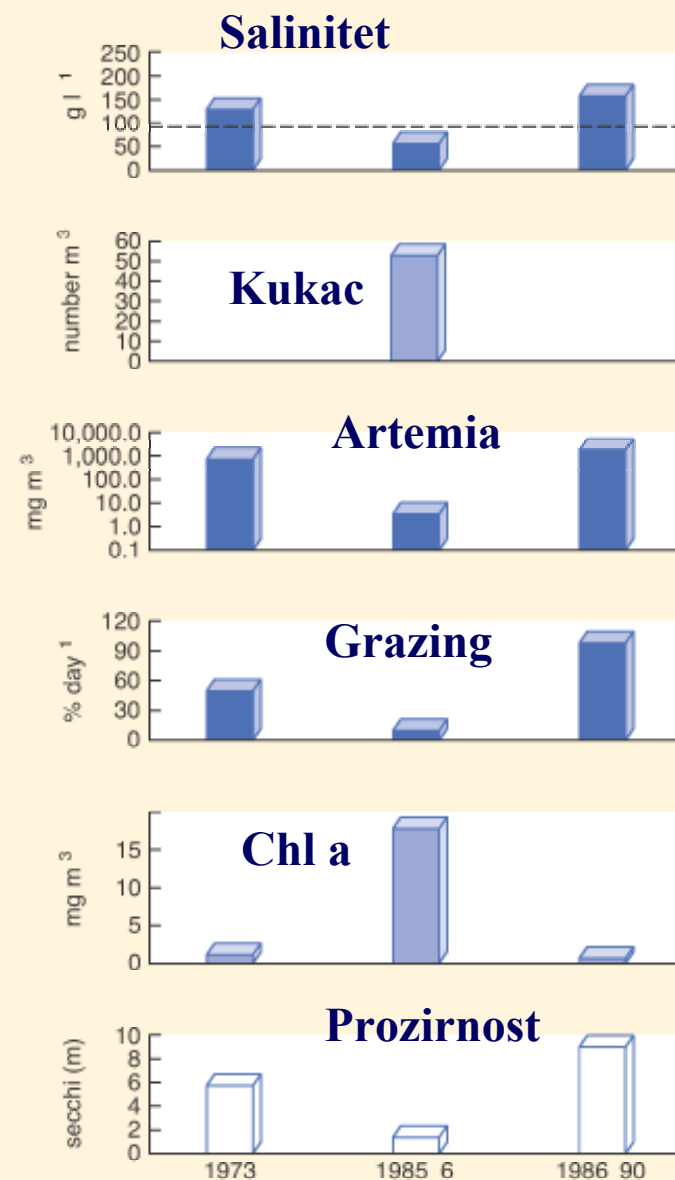
Responses

Increased herbivores
Decreased phytoplankton



The responses of herbivores and phytoplankton to manipulations of piscivore and planktivore biomass support the trophic cascade model.

U velikom slanom jezeru Utah u normalnim uvjetima zooplankton (*Artemia*) održava biomasu fitoplanktona na relativno niskoj razini. Međutim kada salinitet padne, predatorski kukac (*Trichocorixa verticalis*) značajno reducira biomasu zooplanktona, što ima za posljedicu porast biomase fitoplanktona. Dakle, u uvjetima sniženog saliniteta koji pogoduje razvitku populacije kukca, kaskadni efekt se od vršnog predatora prenosi na primarne proizvođače



Prostorna struktura zajednica



Stratifikacija kao oblik prostorne strukture zajednice

- **Stratifikacija (raslojavanje)** predstavlja vertikalne promjene u strukturi zajednice, tj. njenu podjeljenost na više **slojeva (strata)** ili **katova**
- Pojavu stratifikacije nalazimo u “šumama” kelpa, zajednicama mangrova, slanih močvara i livadama morskih cvjetnica gdje se može razlikovati više katova
- Pojavu stratifikacije nalazimo i na manjoj prostornoj skali, kada različite vrste žive jedna na drugoj (razlikuju se **podstoj, međuslojevi, nadsloj**). Ovu pojavu nalazimo kod biljnih zajednica (**epifiti** – biljne vrste koje koriste druge biljne vrste kao podlogu na kojoj žive), ili općenito kod morskih bentoskih zajednica, gdje govorimo o **epibiozama (epibioza 1. stupnja** – vrste koje su direktno pričvršćene na podlogu; **epibioza 2. stupnja** – vrste koje su pričvršćene na prethodnim vrstama itd.)

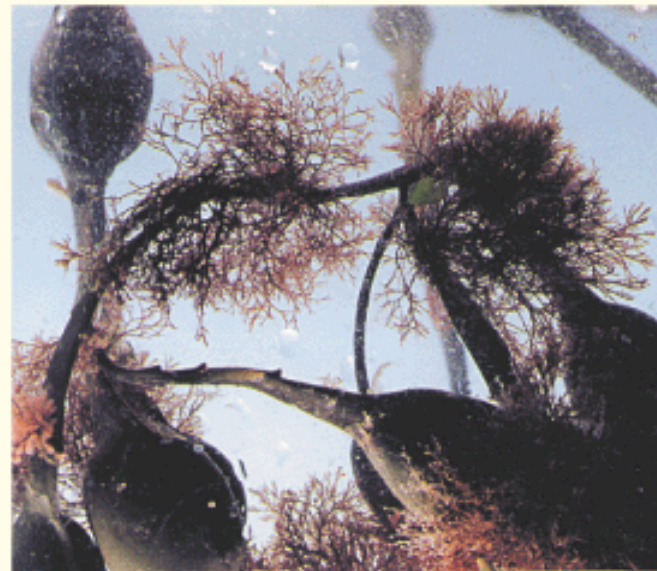
Slojeviti raspored zajednica morskih alga



(a)



(b)



(c)



Epibioze



Bdelloid and
mgonoid rotifers



Opercularia hebes and
Pseudocarchesium aselli



Lagenophrys aselli



Platycola decumbens



Pseudocarchesium simulans



Acineta tuberosa



Carchesium polypinum



Pseudocarchesium asellicola



Lagenophrys platei



Vorticella rotunda

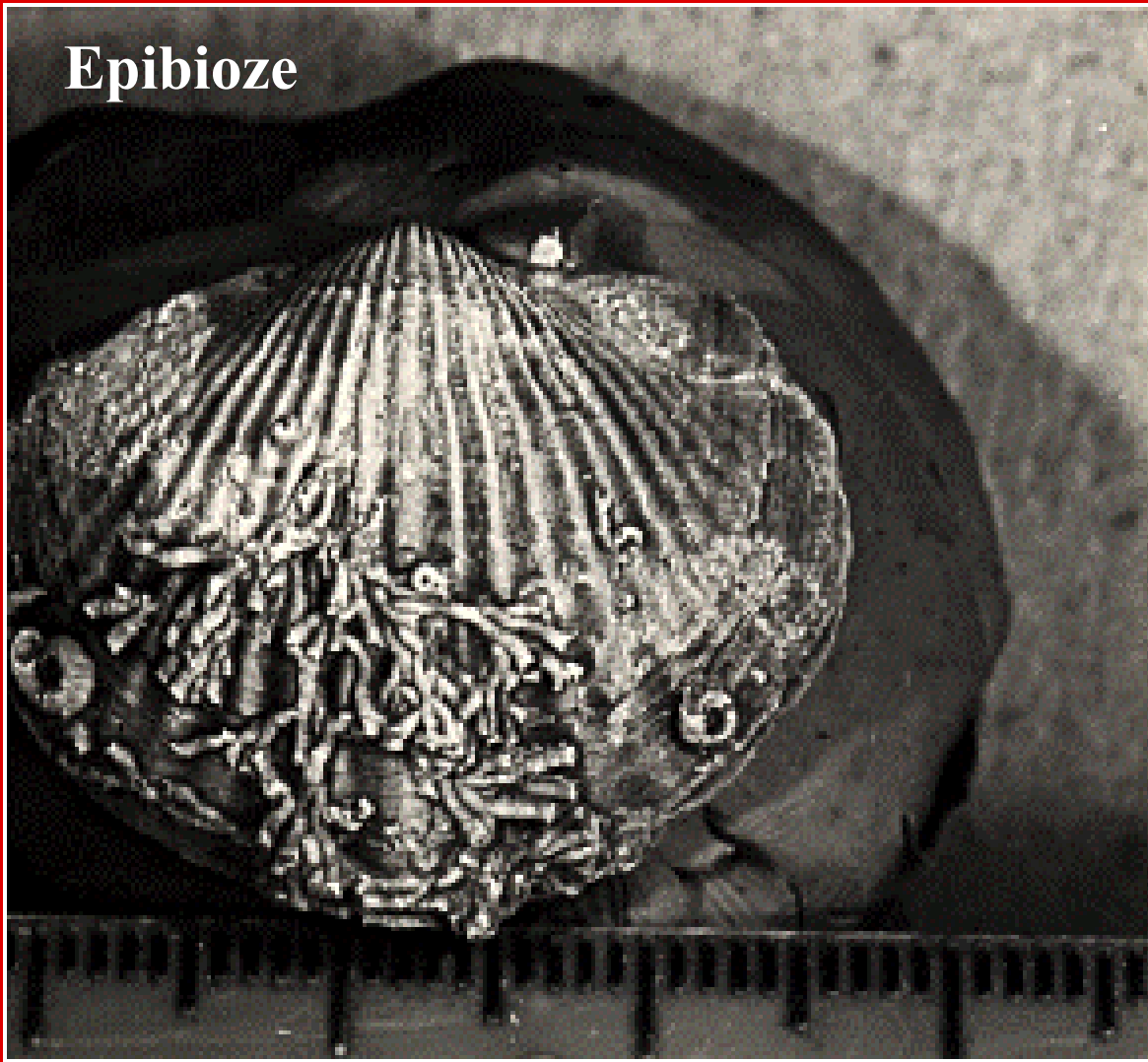


Metacneta mystacina



Gymnodinoides aselli

Epibioze





Epibioze

Periodizam u životu zajednica

- Strukturalne i funkcionalne značajke zajednica, kao i njihov izgled mijenjaju se periodički
- Periodičke promjene u zajednicama manifestiraju se kroz:
 - Periodičko pojavljivanje i isčezavanje vrsta
 - Prostorne promjene u strukturi zajednice (migracije, kretanja)
 - Promjene u gustoći populacija
 - Promjene u životnoj aktivnosti i ponašanju

1. Sezonski priodizam

- **Fenologija** – sezonske promjene u abundanciji i aktivnosti organizama, ili pravilne izmjene određenih epizoda u životnom ciklusu organizama (npr. parenje ili mrijest kod životinja; “cvjetanje” fitoplanktona i alga)
- Izgled pojedinih zajednica značajno se mijenja tijekom godine i ti se izgledi u različitim godišnjim dobima nazivaju **aspekti**. Aspekti su osobito izraženi kod biljnih zajednica (npr. naselja alga)
- Pravilne smjene aspekata nazivaju se **fenološka sukcesija**

2. Dnevno-noćni periodizam

- Ritmičke promjene aktivnosti i ponašanja vrsta (vezano za prehranu, zaklon i razmnožavanje) događaju se i na dnevnoj skali, što se odražava na strukturne i funkcionalne značajke zajednice
 - Dnevno-noćni ritam primarne proizvodnje
 - Dnevni ritam u pogledu prehrane: dnevne, noćne i sumračne životinje (“vremenska izolacija” koja smanjuje kompeticiju)
 - Izmjenom dana i noći jedni hranidbeni lanci ustupaju mjesto drugima
 - Vertikalne migracije planktona

2. Lunarni periodizam

- Periodizam u razmnožavanju povezan s mjesečevim mijenama



Jaja puža *Littorina neritoides* dospijevaju u plankton jedino tijekom razdoblja velikih morskih doba



Gonada kod dagnje *Mytilus edulis* sazrijevaju za mladog mjeseca tijekom velikih morskih doba morskih doba

2. Lunarni periodizam

- Periodizam u razmnožavanju povezan s mjesečevim mijenama



Masovni mrijest pacifičkog palola tri dana nakon punog mjeseca i 54 minute nakon zalaska sunca



Masovni mrijest ribe *Leuresthes tenuis* (grunion) nakon punog i mladog mjeseca na pješčanim plažama južne Kalifornije

Razvitak zajednica



Razvitak zajednica - sukcesije

- Trenutačan pogled na zajednice (pa čak i tijekom nekoliko dana ili tjedana) ostavlja dojam njihove stabilnosti (nepromjenjivosti)
- Ipak, ukoliko se pogleda pobliže zajednice se nalaze u stanju stalnog protoka; organizmi ugibaju a novi se “rađaju” i zauzimaju njihovo mjesto; energija i hranjiva prolaze kroz zajednice
- Ukoliko zajednica ne trpi poremećaje promjene u njenom izgledu i sastavu događaju se vrlo sporo. Mlade dagnje zamjenjuju stare, u livadama morskih cvjetnica mlade jedinke zamjenjuju stare i tako dalje u procesu stalnog “**samoovjekovječivanja**”
- Međutim, ukoliko je stanište poremećeno – koraljni grebeni srušeni u olujama, djelovi populacije dagnji otkinuti valovima – tada se zajednice počinju ponovo izgrađivati; počinje njihov **razvitak**
- Najprije se javljaju vrste koje su prilagođene poremećenim staništima, koje onda sukcesivno bivaju zamjenjivane drugim vrstama dok se na kraju ne uspostavi zajednica koja je po svom izgledu i strukturi slična zajednici koja je bila prisutna u tom staništu prije poremećaja. Taj se slijed izmjena vrsta u zajednici tijekom njenog razvitka naziva **sukcesija**

Sukcesije: definicije

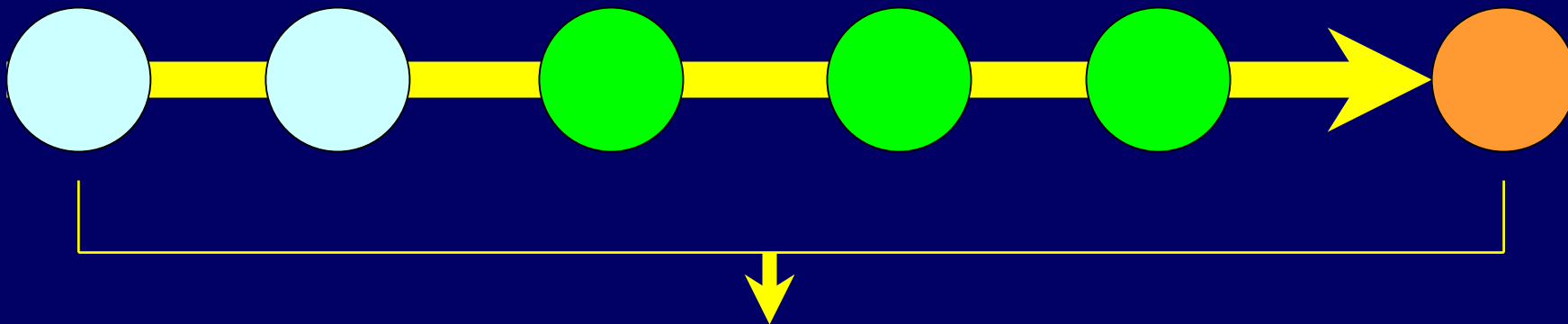
- **Sukcesije** su postepene promjene u sastavu zajednica koje se događaju nakon poremećaja ili nakon kolonizacije novonastalog staništa
- **Sukcesije** su nesezonski, usmjeren i kontinuiran obrazac kolonizacija i nestanaka populacija na nekom području
- **Sukcesije** su izmjene populacija u staništu koje se odvijaju u pravilnom slijedu sve do postizanja stabilnog stanja

Sukcesije: terminologija

Pionirske zajednice – zajednice koje se sastoje od vrsta koje su prve kolonizirale poremećena ili novonastala staništa

Intermedijarne zajednice – zajednice koje dolaze nakon pionirskih i razvijaju se u pravcu klimaksa

Klimatogena ili klimaks zajednica – zadnji stadij u razvitku zajednice



Sukcesijska serija ili sera – slijed promjena od pionirske zajednice do klimaksa

Vrste sukcesija:

- 1. Primarne sukcesije** – Podrazumijevaju ustanovljavanje i razvijanje zajednica na novo-formiranim staništima (npr. pješčane dine, povremene lokve nakon kiše, slonovski izmet, tokovi lave, klizišta, tlo ogoljelo djelovanjem erozije ili glečera itd.). Primarne sukcesije uključuju bitne modifikacije okoliša od strane ranih kolonista (pionirskih vrsta)
 - 2. Sekundarne sukcesije** – Podrazumijevaju povratak staništa na njegovu prirodnu zajednicu nakon što je pretrpio poremećaj. Za razliku od primarne sukcesije, ovdje se radilo o umjerenom poremećaju koji je najveći dio fizičke strukture ekosistema ostavio nepromijenjenim
- 1. Autogene (endodinamičke) sukcesije** – Sukcesije koje su uzrokovane procesima u samoj zajednici
 - 2. Alogene (egzodinamičke) sukcesije** – Sukcesije koje su uzrokovane djelovanjem vanjskih sila
- 1. Progresivne sukcesije** – Sukcesije koje idu od pionirskih zajednica prema klimaksu
 - 2. Regresivne sukcesije** – Sukcesije koje idu od viših k nižim sukcesijskim stadijima (degradacija zajednice)

Intezitet i razmjeri poremećaja utječu na karakter sukcesije

- **Sukcesije mogu biti potaknute fizičkim ili biološkim poremećajima u staništu:**
 - 1. Primjeri **fizičkih poremećaja** su otvaranje novih površina na hridinastim obalama usljed djelovanja olujnih valova, otkidanje dijelova koraljnih grebena nakon oluja itd.
 - 2. Primjeri **bioloških poremećaja** uključuju ponašanje životinja kao što je kopanje, bušenje, predacija i herbivornost. Ove aktivnosti mogu imati za posljedicu veće promjene u strukturi zajednica, koje se mogu okarakterizirati kao poremećaji, koje mogu potaknutu sukcesiju



Periodički poremećaji uzrokovani snažnim valovima u zajednicama hridinastih obala su uobičajena pojava koja ima snažnu selektivnu ulogu

Intezitet i razmjeri poremećaja utječu na karakter sukcesije

- **Poremećena staništa mogu biti kolonizirana iz tri izvora:**
 - 1. “Kolonizacija *in situ*” – poremećaj nije uništio jajašca ili trajne stadije, pa su oni izvor kolonizacije
 - 2. Kolonizacija iz područja koje okružuje područje poremećaja
 - 3. Kolonizacija iz područja koje se nalazi na određenoj udaljenosti od područja poremećaja (npr. pelagičke ličinke koje se nošene strujama mogu rasprostraniti na velike udaljenosti)

Michael Keough (1984) je istraživao kolonizaciju umjetno stvorenih površina na obalama južne Australije

TABLE 28-1 Summary of life history attributes of the major epifaunal taxa at Edithburg, Australia

Taxon	Growth form	Colonizing ability	Competitive ability	Capacity for vegetative growth
Tunicates	Colonial	Poor	Very good	Very extensive; up to 1 m ²
Sponges	Colonial	Very poor	Good	Very extensive; up to 1 m ²
Bryozoans	Colonial	Good	Poor	Poor, up to 50 cm ²
Serpulid polychaetes	Solitary	Very good	Very poor	Very poor; up to 0.1 cm ²

(From Keough 1984.)

Četri glavne skupine organizama: tunikati (plaštenjaci), spužve, briozoi (mahovnjaci) i poliheti (mnogočetinaši) s vapnenjačkim kućicama, značajno su se razlikovale u sposobnosti kolonizacije i kompeticije, i te su sposobnosti bile obrnuto korelirane

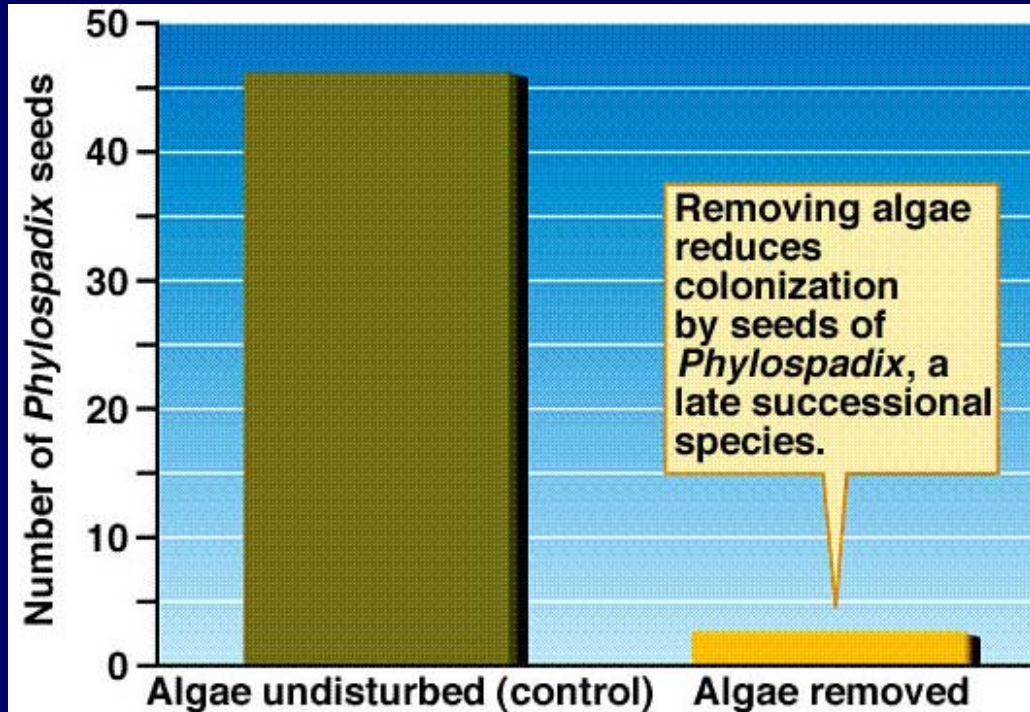
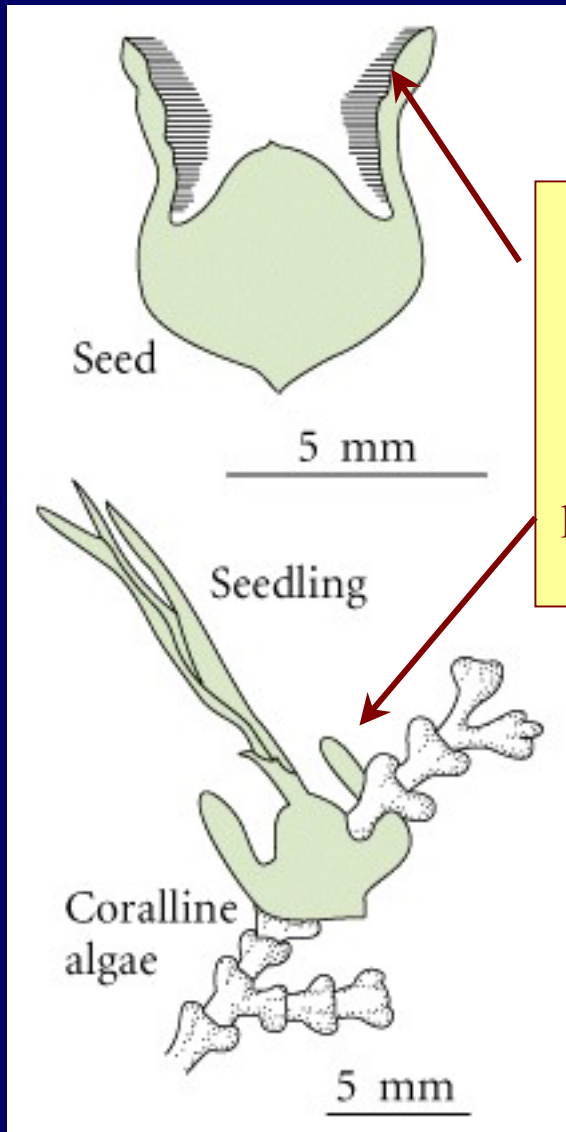
U ovom sustavu briozoi i poliheti su skupine koje su prilagođene na poremećaje (botaničari takve biljne vrste nazivaju “korov”). Ove vrste brzo osvajaju nova područja, te rano sazrijevaju i proizvode potomstvo, te na kraju bivaju eliminirane od strane skupina koje su spore u kolonizaciji, ali su superiornije u kompeticiji. Takve “korovske” (pionirske) vrste trebaju česte poremećaje da bi se zadržale u sustavu

Mehanizmi sukcesije

- Joseph Connell i R.O. Slatyer (1977) sugeriraju tri tipa mehanizama pomoću kojih prisustvo jedne vrste utječe na vjerojatnost pojavljivanja druge vrste u zajednici:
 - **1. Olakšavanje** – Situacija kada raniji stadij u sukcesiji pomaže utvrđivanju sljedećeg stadija (npr. povećanje količine hranjiva i vlage u tlu kod biljaka)
 - **2. Inhibicija** – Situacija kada raniji stadij inhibira (spriječava) utvrđivanje kasnijeg stadija (npr. kroz redukciju resursa, direktan sukob ili tako što ga koristi kao plijen)
 - **3. Tolerancija** – Situacija kada raniji stadij ne vrši nikakav utjecaj na kasniji stadij (nema interakcije). To vodi k zajednicama koje su sastavljene od vrsta koje su podjednako sposobne za invaziju novoformiranih staništa. Slijed sere je u tom slučaju određen životnim vijekom i kompeticijskim sposobnostima danih vrsta

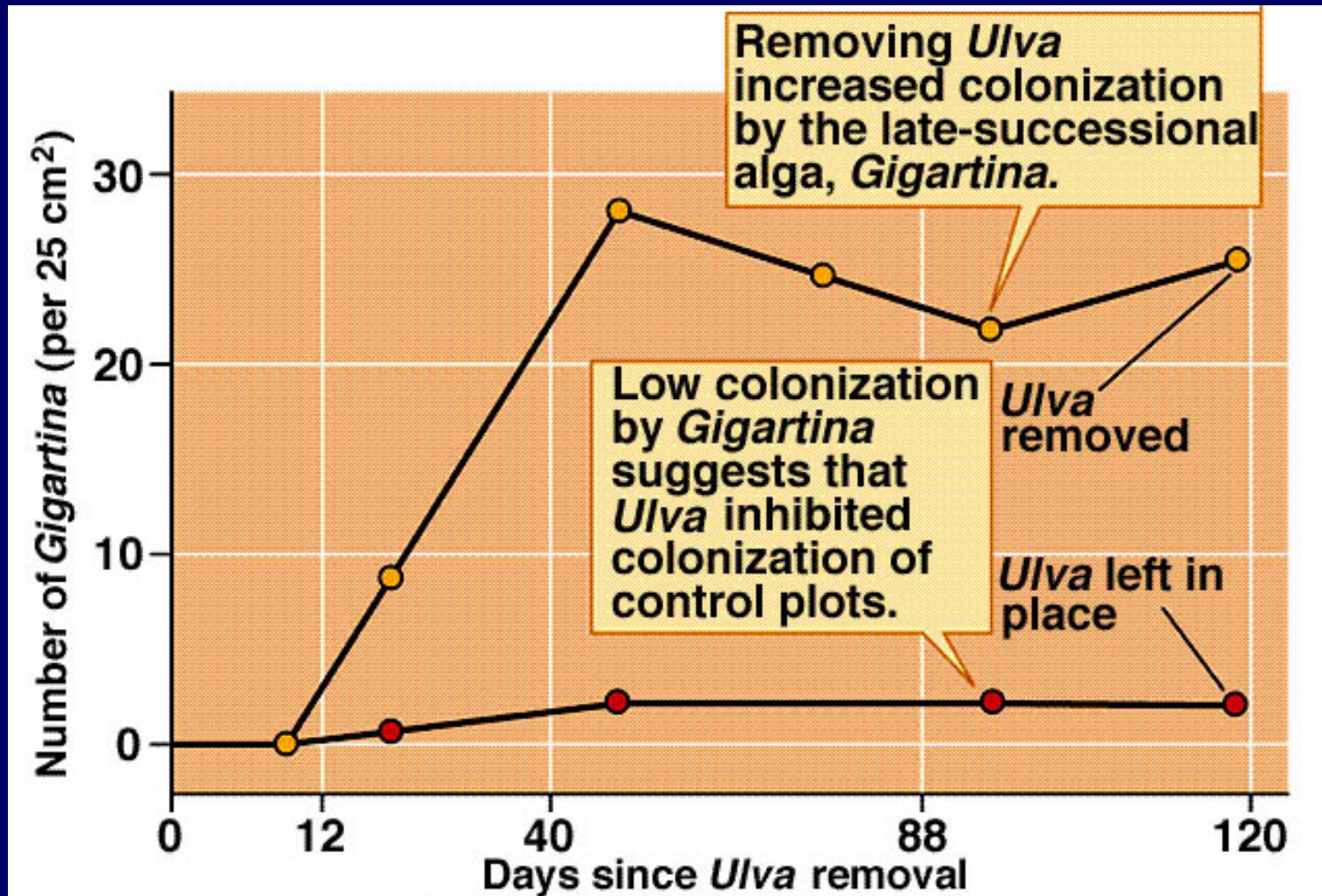
Olakšavanje

Naseljavanje morske trave (surfgrass; *Phyllospadix scouleri*) na stjenovitim zajednicama u području plime i oseke ovisi o prisustvu nekih vrsta kalcificiranih alga na koje se prihvaćaju sjemenke trave i potom proključaju. U odsustvu alga, ova trava ne može naseliti zajednicu

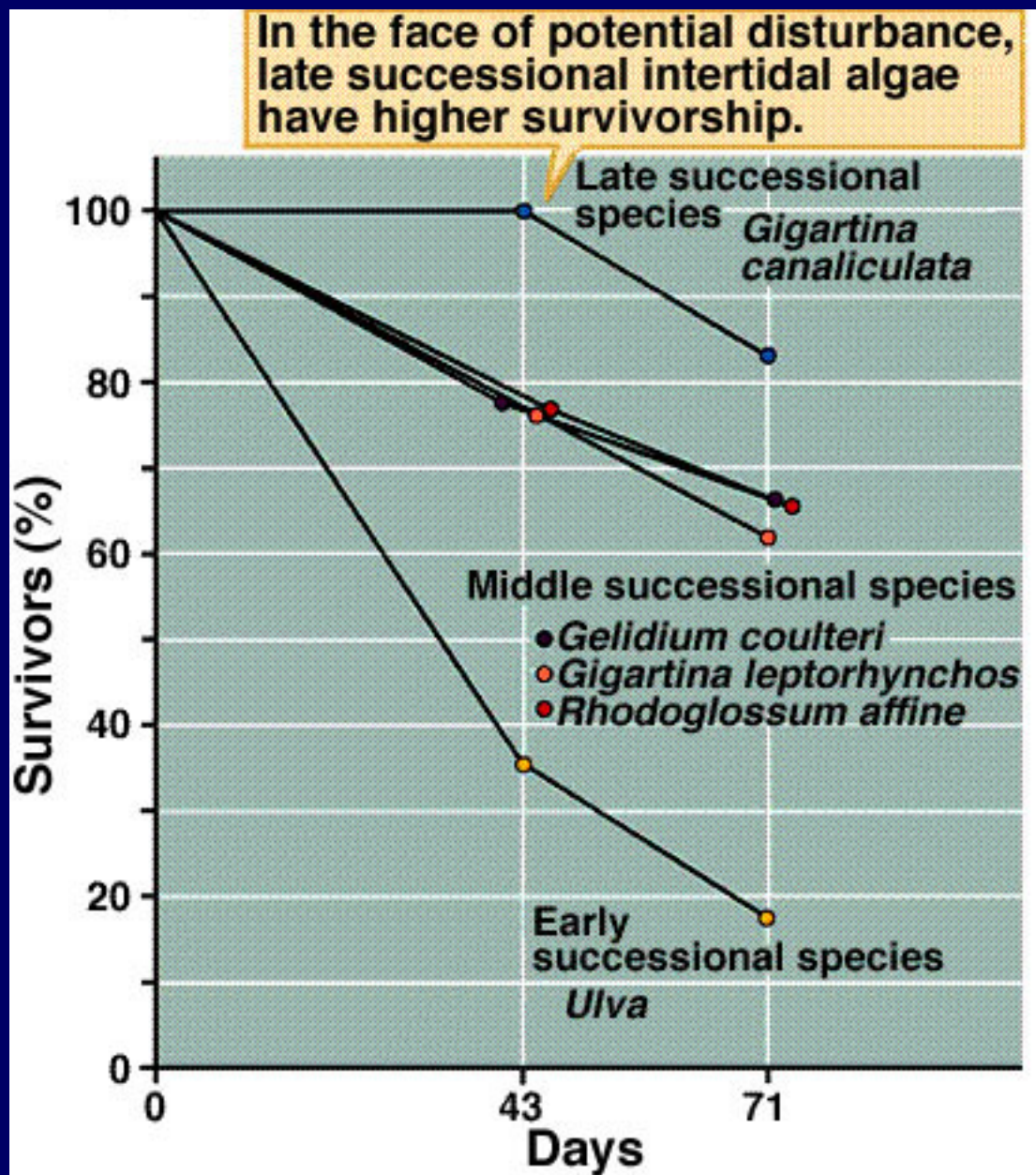


Inhibicija

Alga *Ulva* inhibira kolonizaciju alge *Gigartina*, koja se javlja u kasnijim stadijima sukcesije



Alge iz kasnih i srednjih stadija sukcesije bile su tolerantnije na poremećaje u okolišu (izloženost jakom suncu tijekom oseke) od vrste iz ranog stadija sukcesije



Karakter klimaksa određen je lokalnim uvjetima

MONOKLIMAKS TEORIJA

- Sukcesija se tradicionalno promatrala kao neumoljiv put prema konačnom obliku zajednice – klimaks zajednici (Clements, 1916)

POLIKLIMAKS TEORIJA

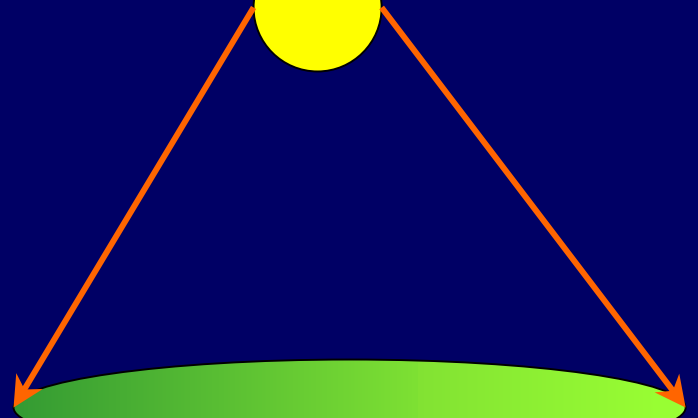
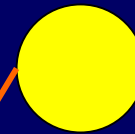
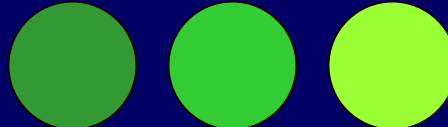
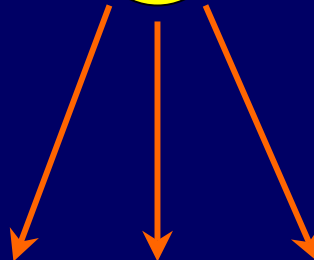
- Zajednica može imati više različitih klimaksa, što ovisi o uvjetima u staništu

TEORIJA OTVORENIH KLIMAKSA (KONTINUUMA)

- U novije vrijeme koncept otvorene zajednice promijenio je i koncept klimaksa, pa se klimaks zajednice danas promatraju kao **kontinuumi** duž kojih su lokalne varijacije u sastavu vrsta određene uvjetima u okolišu; tj. kao regionalni tip otvorenih klimaks zajednica čiji sastav na svakom lokalitetu ovisi o uvjetima u okolišu (Whittaker, 1953)

TEORIJE O KLIMAKSU

Početak
sukcesije



Klimaks

MONOKLIMAKS

POLIKLIMAKS

KONTINUUM-KLIMAKS

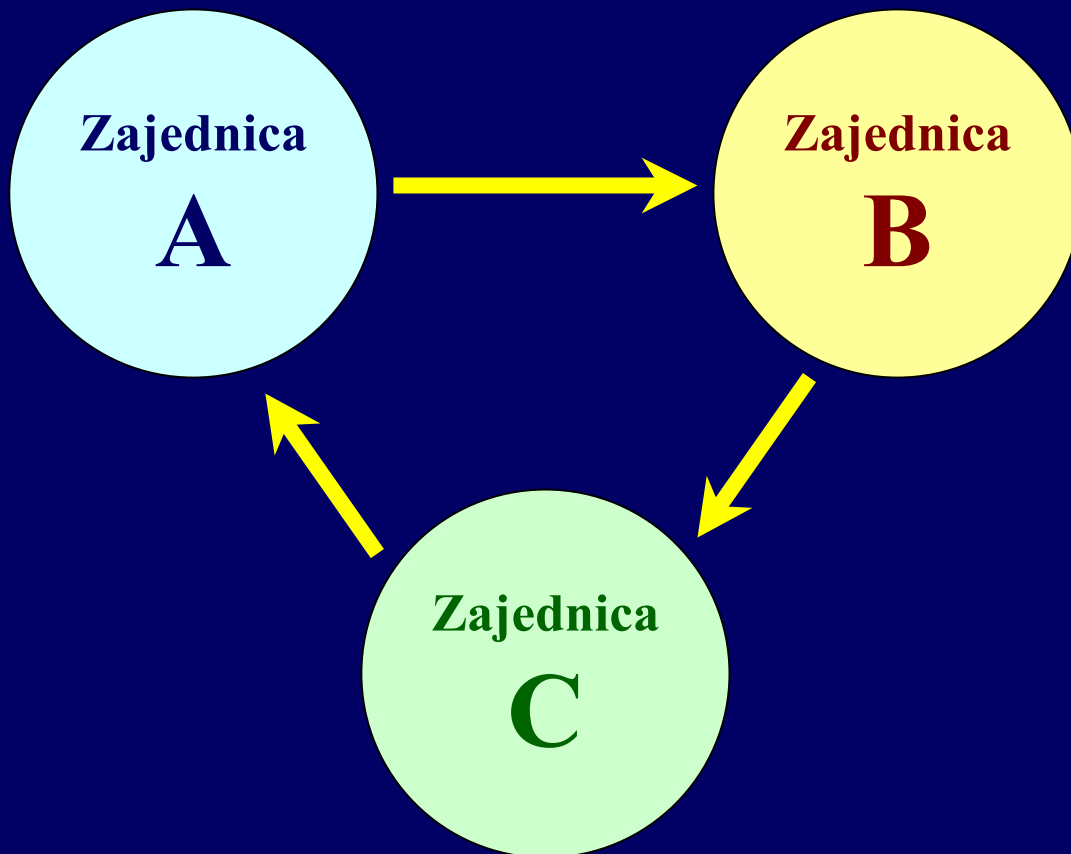
- Vidjeli smo da je jednom ustanovljena klimaks zajednica samoobnovljiva, te da se njen izgled ne mijenja unatoč stalnim zamjenama jedinki unutar zajednice
- Ipak, nisu svi klimaksi trajni, nego mogu biti **prolazni (kratkotrajni)** ili se mogu ponavljati u pravilnim **ciklusima**
- Primjer prolaznog klimaksa je razvitak zajednica u supralitoralnim lokvicama koje prolaze cikluse isušivanja i ponovnog punjenja morem.

Prolazni i ciklički klimaksi



Ciklički klimaks

U jednostavnim zajednicama pojedine karakteristike vezane za razvitak nekoliko dominantnih vrsta mogu kreirati ciklički klimaks



Ukoliko, na primjer, vrsta A olakšava pojavu vrste B, vrsta B pojavu vrste C, a vrsta C pojavu vrste A stvorit će se pravilan ciklus dominacije vrsta, a trajanje svakog stadija biti će određeno životnim vijekom dominantne vrste

Mozaični obrazac sukcesijskih stadija

Smrt jedinki u zajednicama mijenja okoliš i proizvodi mozaični tip zajednica. Otkidanje dagnji pod utjecajem valova stvara pukotine (otvore) u nasadima školjkaša na hridinastim obalama. Ti su otvori objekt invazije vrsta iz ranijih stadija sukcesije i te vrste opstaju sve dok se otvor rastom školjkaša ponovo ne zatvori. Dakle, olujni valovi stvaraju zajednicu koja se sastoji od mozaika sukcesijskih stadija, što povećava ukupnu biološku raznolikost u zajednici.



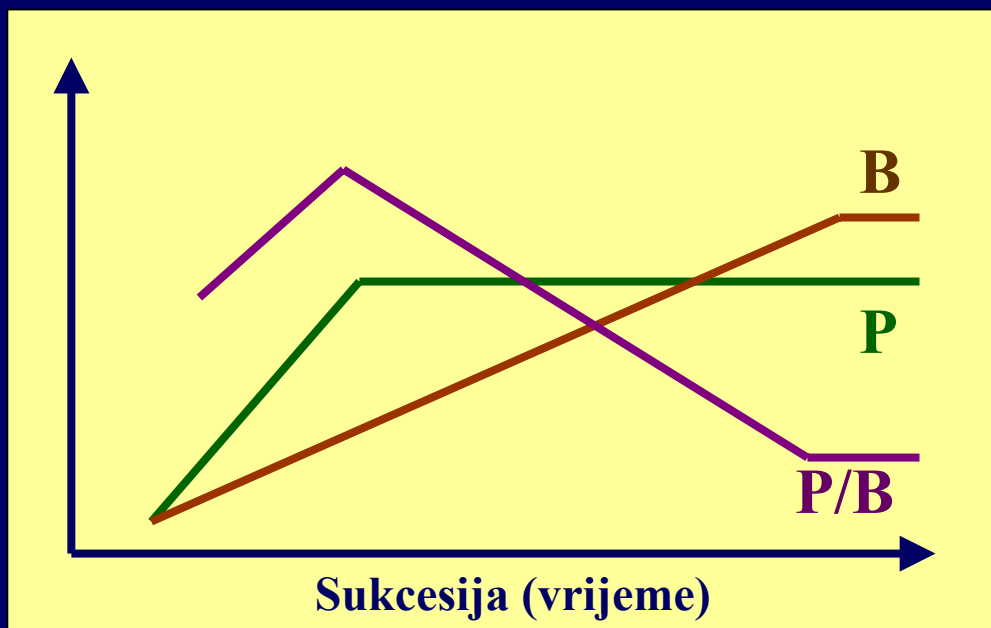
Sukcesije su rezultat varijacija u sposobnosti organizama da koloniziraju poremećena staništa, kao i promjena u okolišu nakon kojih slijede pojavljivanja novih vrsta

- **Dva faktora određuju položaj vrsta u seri:**
 - **1. Stopa kojom vrste naseljavaju novoformirana ili poremećena staništa**
 - **2. Promjene u okolišu tijekom sukcesije**

Značajke dominantnih vrsta u zajednici mijenjaju se tijekom sukcesije

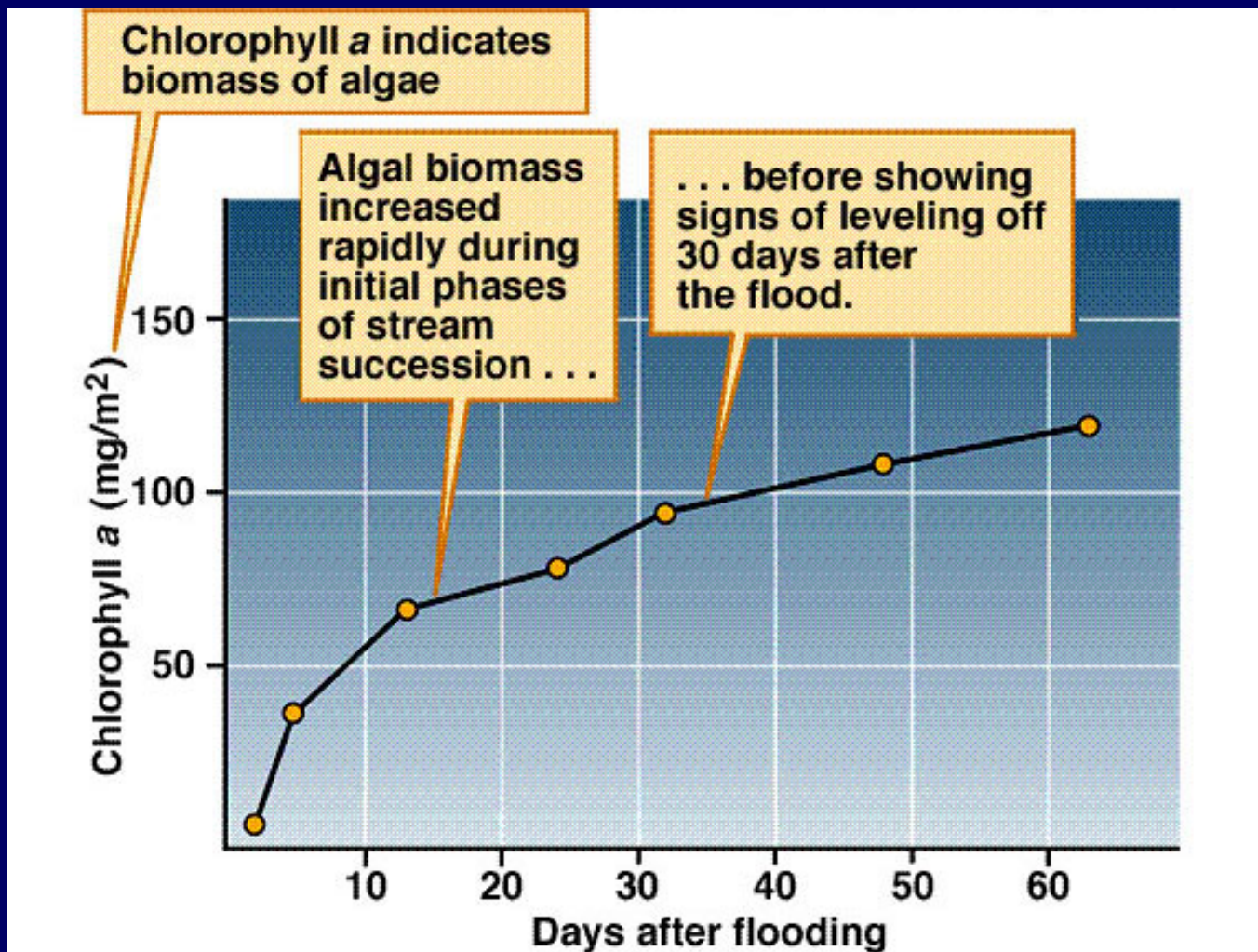
- Vrste karakteristične za rane i kasne stadije sukcesija primjenjuju različite strategije rasta i reprodukcije:
 - Vrste iz ranih stadija sukcesije su oportunističke (prevrtljive) i one kapitaliziraju visoku sposobnost rasprostranjenja koja im omogućava brzu kolonizaciju novostvorenih ili poremećenih staništa.
 - Klimaks vrste se rasprostranjuju i rastu sporije, ali su one bolji kompetitori u odnosu na pionirske vrste.

Svojstva zajednica i ekosistema mijenjaju se tijekom sukcesije



Biološka svojstva biljnih zajednica (npr. naselja alga) u razvitku mijenjaju se kako vrste ulaze i napuštaju sere. Kako zajednica stari (sazrijeva) omjer biomase prema proizvodnji raste. Potrebe za održavanjem zajednice također rastu sve dok proizvodnja može dostići potrebe i kod te točke neto akumulacija biomase u zajednici prestaje.

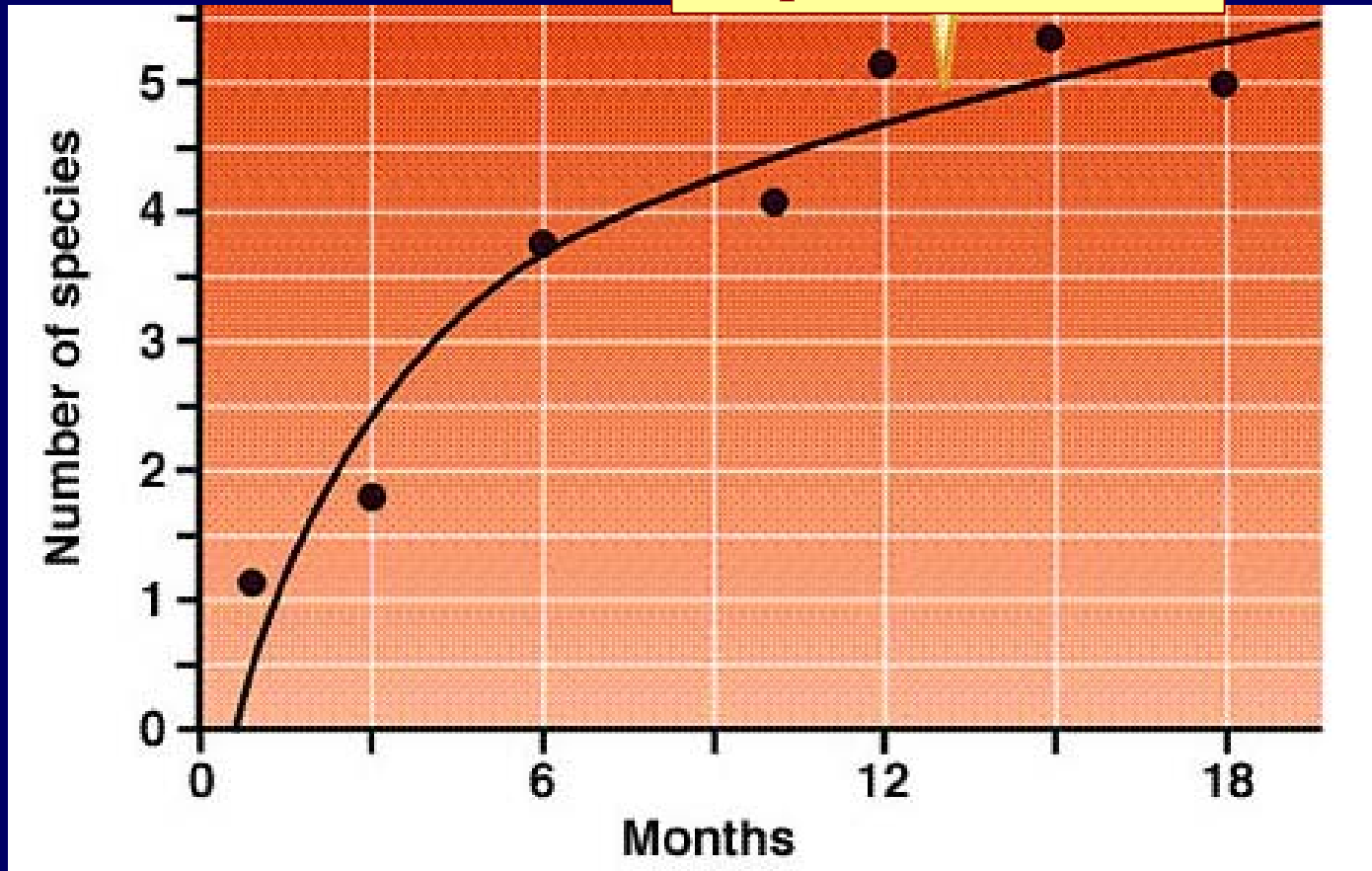
Porast biomase alga tijekom sukcesije



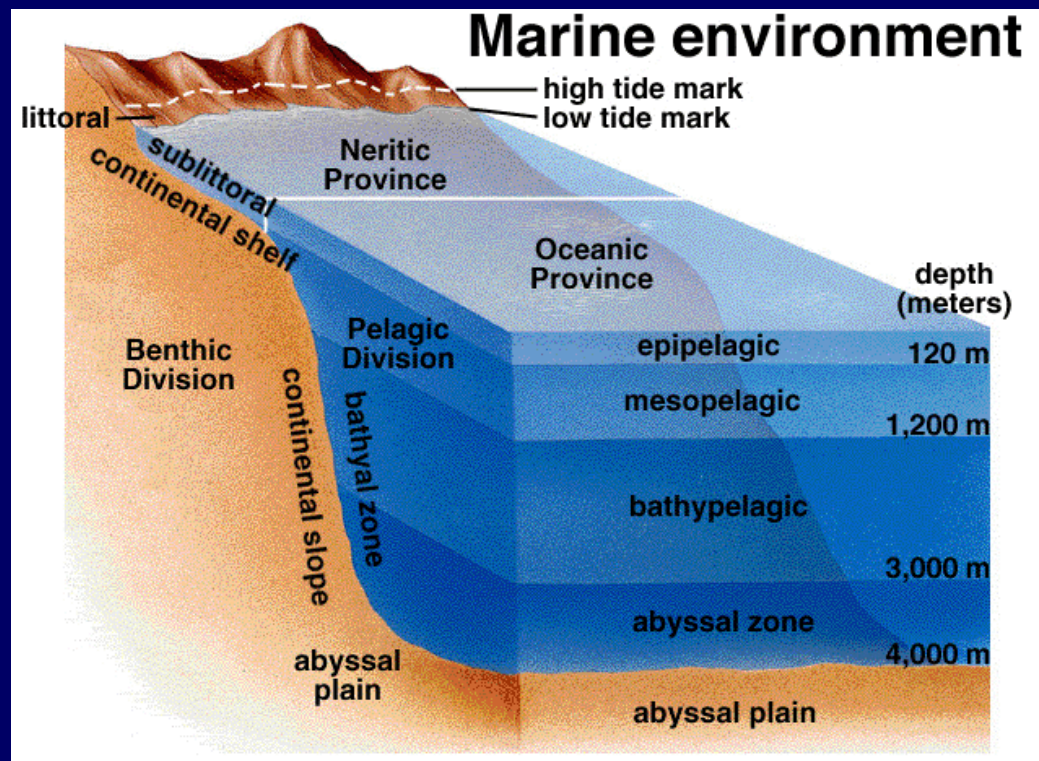
Tijekom sukcesije se mijenja raznolikost i složenost zajednica

- Kako sukcesija napreduje zajednica općenito postaje raznolikija i složenija (**“sukcesijski gradijent raznolikosti”**), premda maksimum raznolikosti zajednice može biti nešto prije samog klimaksa, budući da su tada u zajednici već prisutne sve klimaks vrste a prisutne su i neke vrste iz ranijih stadija koje u klimaks zajednici nestaju
- Povećanje raznolikosti zajednica tijekom sukcesije može se pripisati većem broju faktora:
 - Povećanje prostorne i strukturne raznolikosti staništa kao rezultata djelovanja samih organizama
 - Porast herbivornosti i predacije može povećati raznolikost vrsta, što omogućava daljnu varijabilnost resursa i veću heterogenost staništa
 - Veća konstantnost fizikalnih karakteristika okoliša što omogućava opstanak specijaliziranim vrstama
 - Povećanje proizvodnje u ranim fazama sukcesije

Porast broja vrsta
beskralježnjaka i
makroalga u zoni
plime i oseke



ZNAČAJKE ŽIVOTNIH UVJETA U POJEDINIM OCEANSKIM ZONAMA



Obalne vode

- Kolebanja većine faktora su ovdje najveća
- Uloga valova je značajna
- Izostanak populacija dubokomorskog zooplanktona (koji noću migrira)
- Raste omjer između ličinki i odraslih jedinki u planktonu (raste udio vrsta koje imaju planktonske stadije)
- Raste udio pričvršćenih organizama
- Sezonske promjene temperature mogu ograničavati vertikalnu raspodjelu nekih vrsta
- Fitoplanktonske cvatnje imaju veliki značaj za bentoske organizme (kiša organske tvari koja zbog male dubine dospijeva na dno)
- Sediment predstavlja rezervoar hranjiva koja se ovdje regeneriraju i resuspendiraju u vodeni stupac

Gornja oceanska zona

- S obzirom na osvjetljenje u ovoj se zoni razlikuju tri sloja:
 - Površinski sloj – intenzitet svjetla je iznad optimalnog ili je čak letalan za fitoplankton i većinu zooplanktona
 - Zona u kojoj biljke aktivno rastu
 - Zona u kojoj tijekom dana boravi onaj dio zooplanktona koji noću migrira u gornje slojeve
- Vertikalna raspodjela većeg zooplanktona pokazuje pik na oko 800 m
- Temperatura opada s dubinom, kao i sezonske oscilacije temperature
- U gornjim su slojevima ove zone prisutne opsežne dnevne migracije mnogih organizama (nejčešće između 200 i 400 m, ponekad i do 1200 m)

Pelagički okoliš srednjih dubina

- Obuhvaća vodu od 1000 m dubine pa naniže
- Uvjeti podsjećaju na one iznad samog dna
 - Male dnevne i sezonske promjene temperature i saliniteta
 - Koncentracije kisika variraju nešto više s minimalnim vrijednostima u blizini gornje granice ove zone
 - U odnosu na abisal tlak je niži, koncentracije hrane nešto veće, ali su oba ova faktora još uvijek ograničavajuća

Abisal

- Nedostatak svjetla, osim bioluminiscencije (nema fotosinteze)
- Ne osjeća se djelovanje valova, a struje su u pravilu slabe
- Kolebanja većine faktora (temperatura, salinitet, kisik itd) su vrlo mala
- Koncentracije CO₂ su visoke (velika topljivost CaCO₃)
- Tlak je ekstremno visok
- Siromaštvo hranom
- Nedostatak čvrstih objekata – problem za sesilne oblike

Morsko dno kontinentalnog šelfa

- Na bentoske organizme utječu osobine sedimenta i vode koja ih okružuje
- Sezonske promjene temperature i saliniteta su manje u pridnenim vodama, a također je slabije i djelovanje valova
- Razlikuju se sljedeća područja:
 - **Zona plime i oseke** – karakteriziraju je brze i velike oscilacije faktora okoliša i naglašena uloga valova i morskih doba
 - **Estuariji** – velike prostorne i vremenske promjene saliniteta (vertikalni i horizontalni gradijent saliniteta).

Zona plime i oseke: Hridinaste obale





**Zona plime i
oseke:
Hridinaste
obale**





**Zona plime i
oseke:
Hridinaste
obale (klifovi)**



Zona plime i oseke: Hridinaste obale

Metamorfne stijene Granitne stijene



Bazaltne stijene



Zona plime i oseke: Hridinaste obale

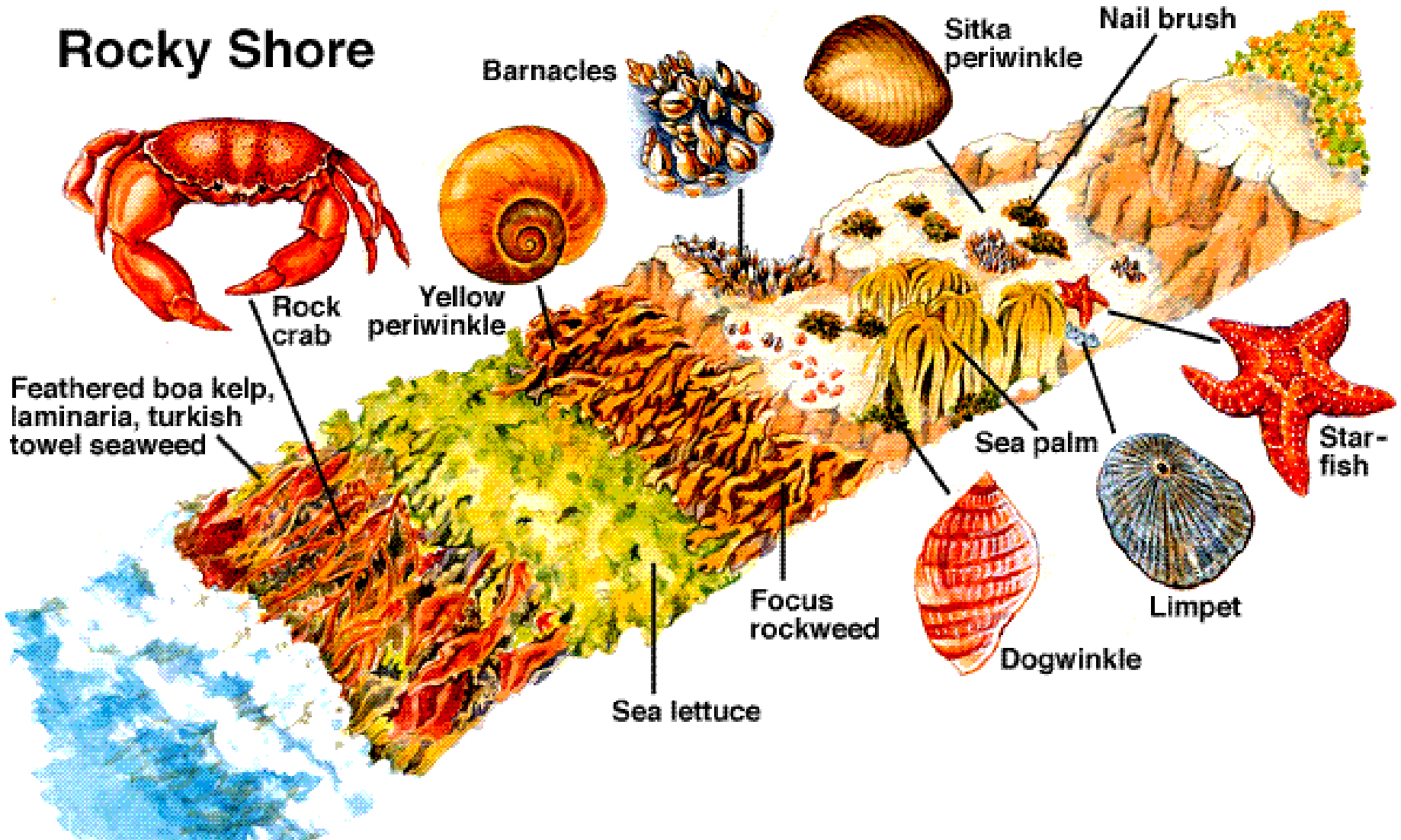


Vapnenačke stijene

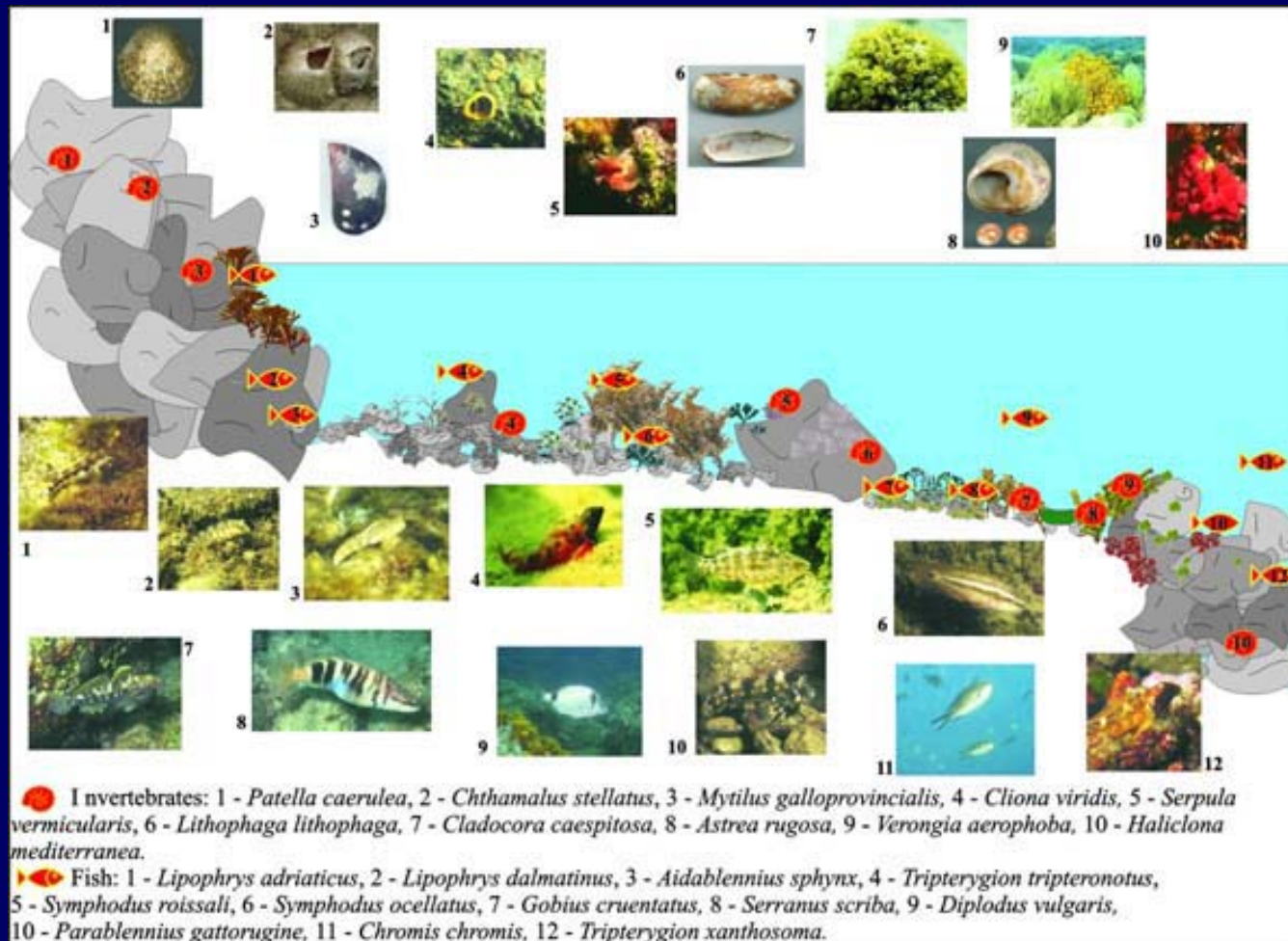


Hridinasta obala

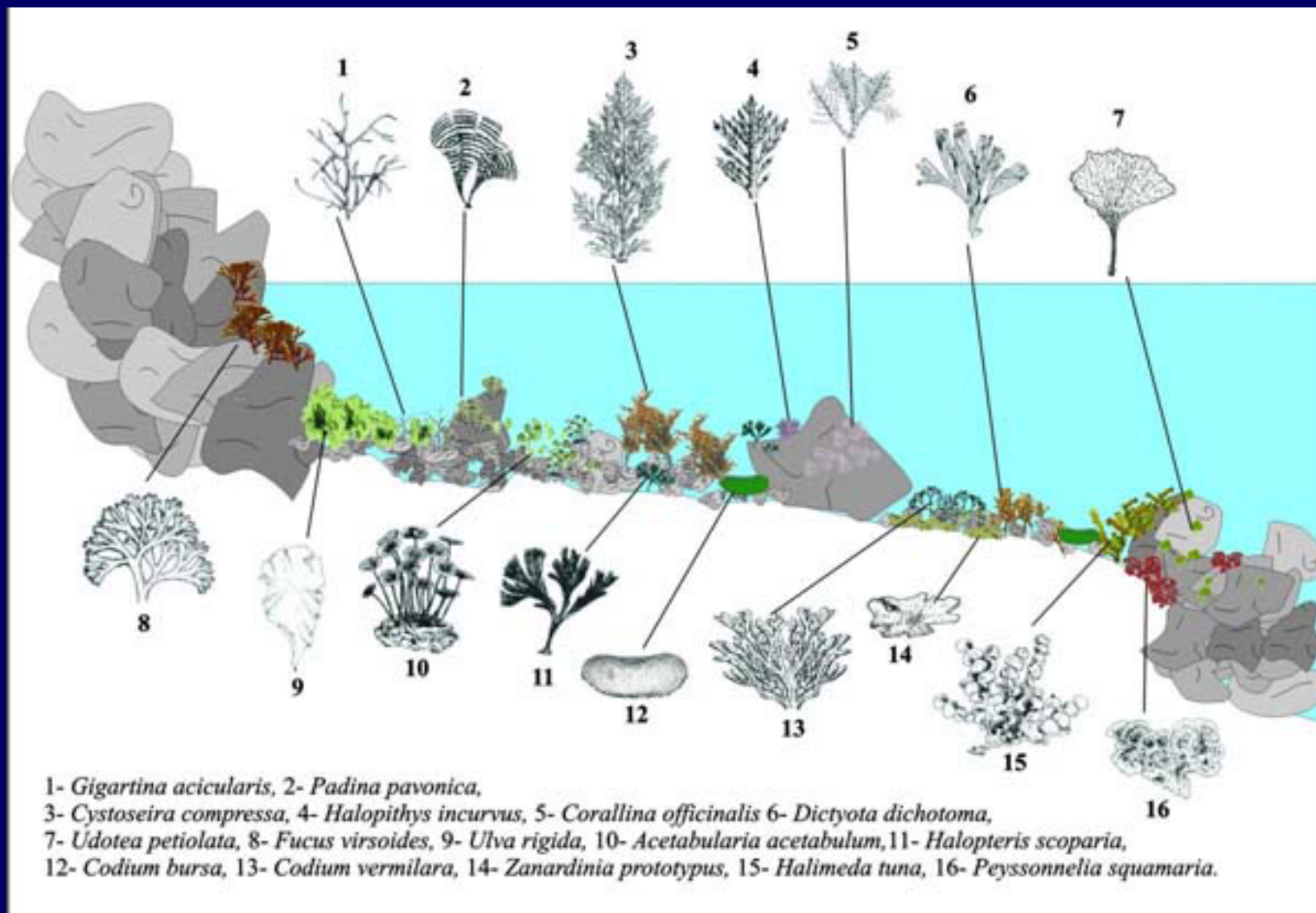
Rocky Shore



Karakteristične zajednice životinja na hridinastim obalama Jadrana



Karakteristične zajednice biljaka na hridinastim obalama Jadrana



Šljunčana obala



**Zona plime i oseke:
Šljunčane, pješkovite
i muljevite obale**



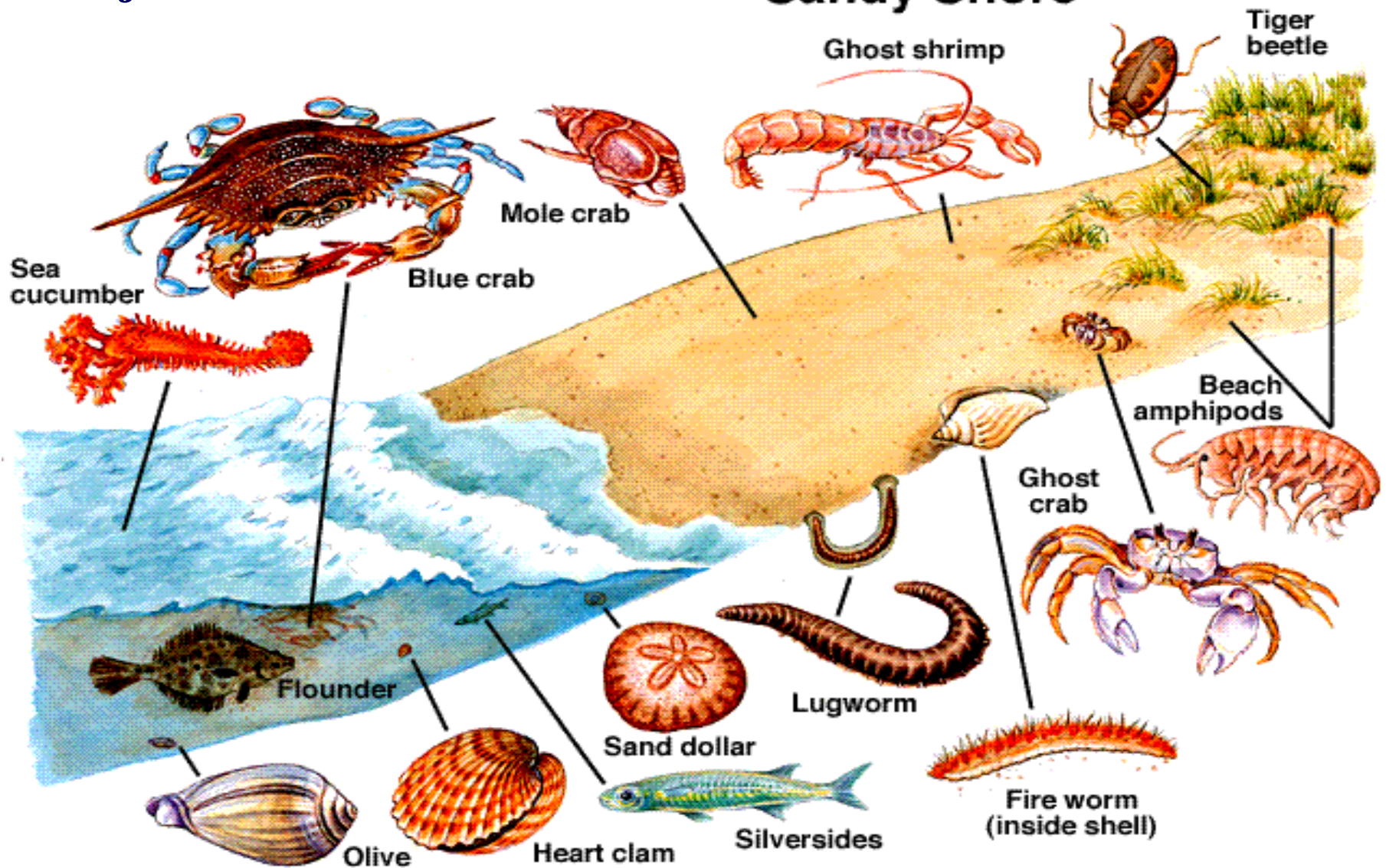
Pješčana obala



Muljevita obala

Pješčana obala

Sandy Shore



Estuariji

Delta rijeke Mississippi



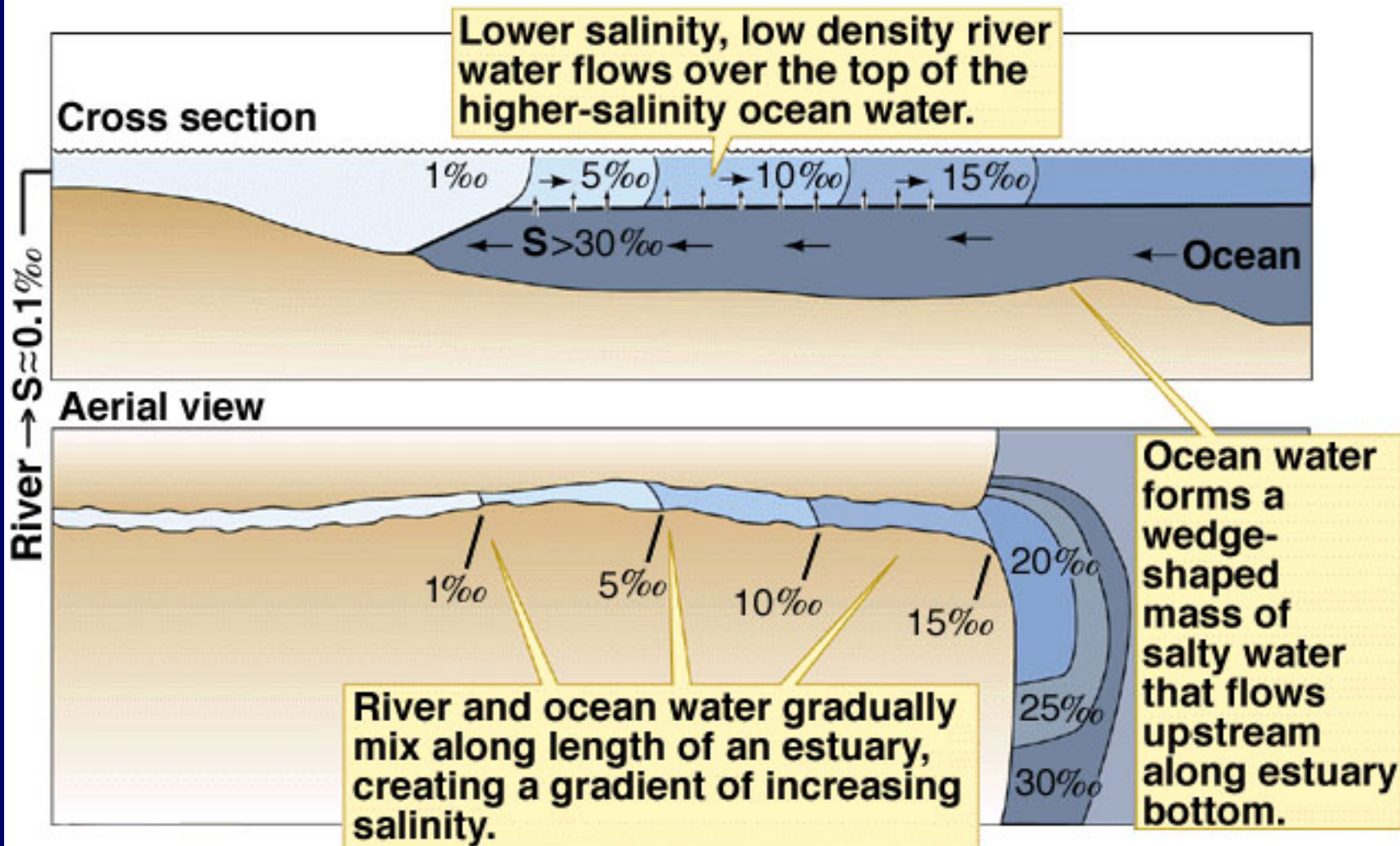
Estuarska područja

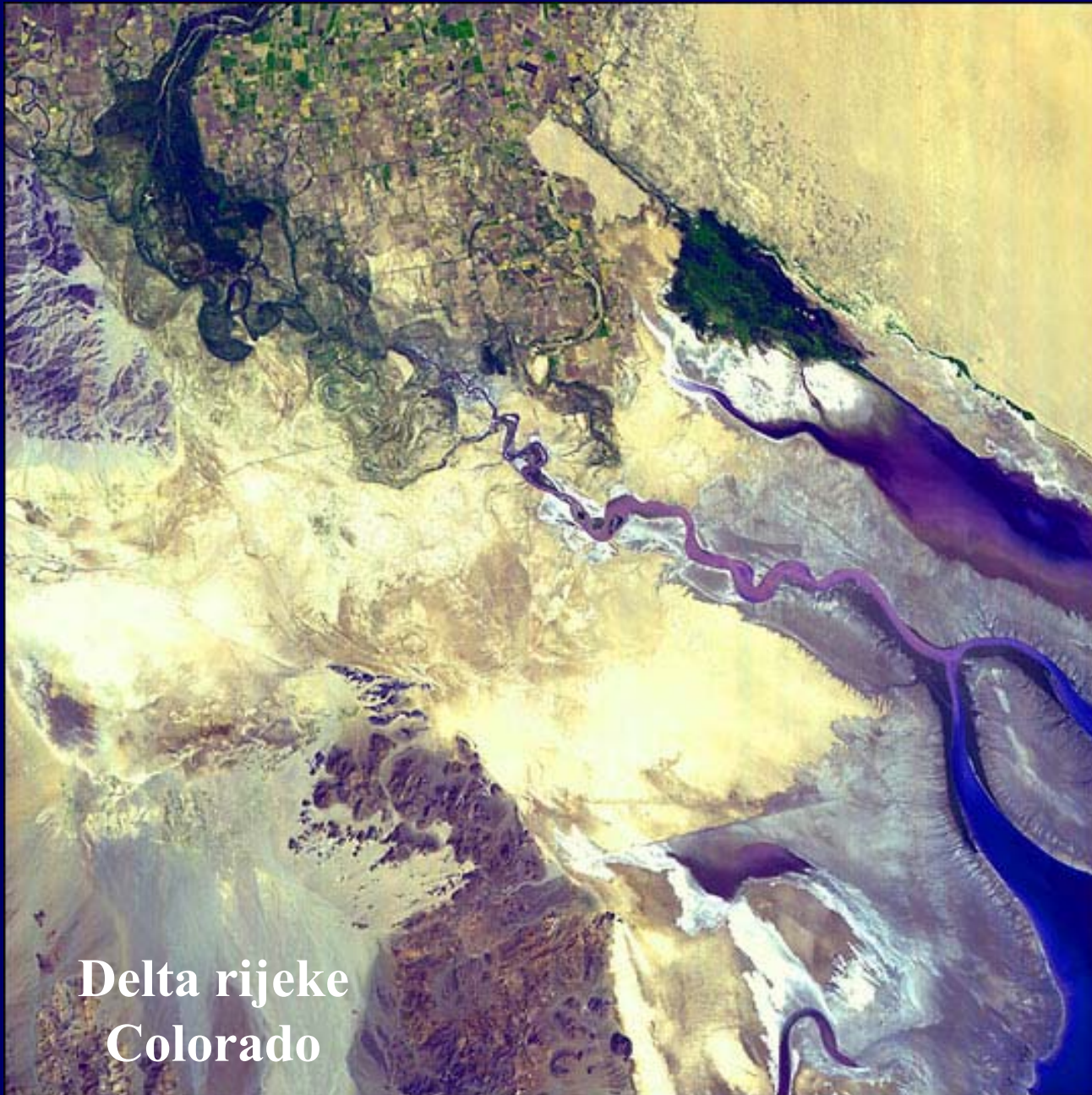
Estuariji – karakteriziraju ih velike prostorne i vremenske promjene saliniteta (vertikalni i horizontalni gradijent saliniteta).

Fjordovi – vrlo duboki sa stjenovitim ili šljunčanim obalama; dotok slatke vode je sezonskog karaktera; zimi je često zamrzavanje površinskih voda (brojna fauna ima migracijski ili sezonski karakter)

Karakteristične zajednice koje se razvijaju u estuarskim područjima su slane močvare (u hladnijim područjima) i mangrove (u tropskim područjima)

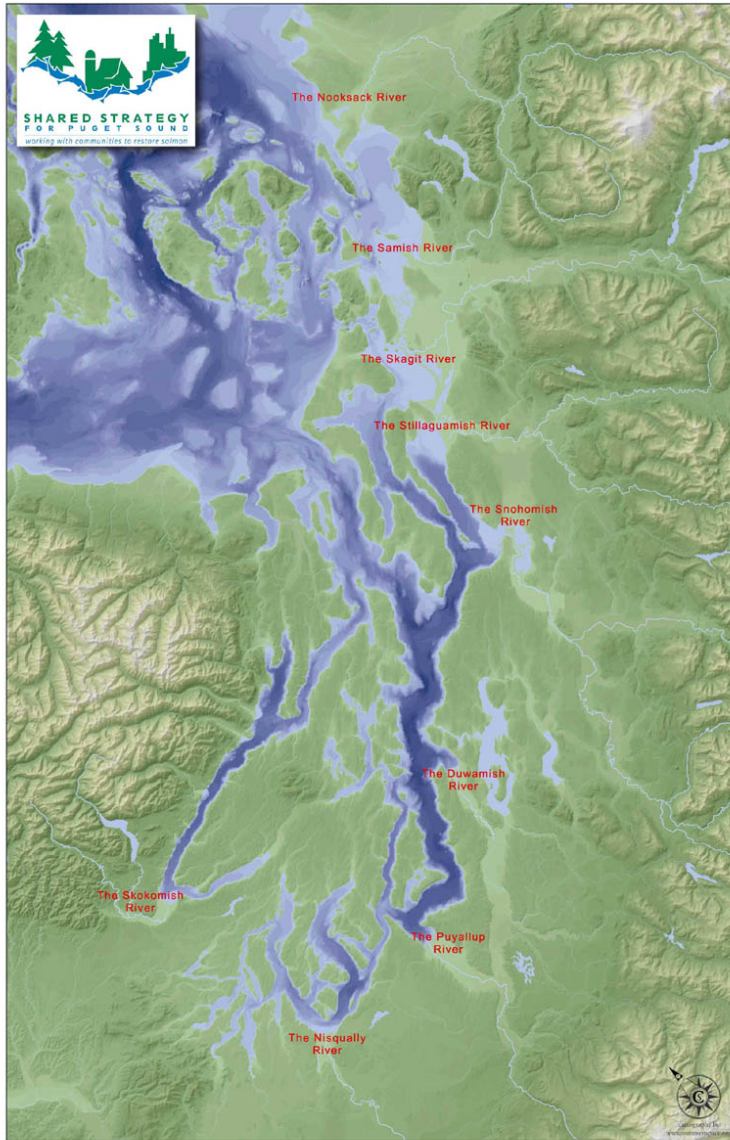
Promjene saliniteta duž estuarija





**Delta rijeke
Colorado**

MAJOR ESTUARIES IN PUGET SOUND
BATHYMETRY/TOPOGRAPHY IN THE PUGET TROUGH



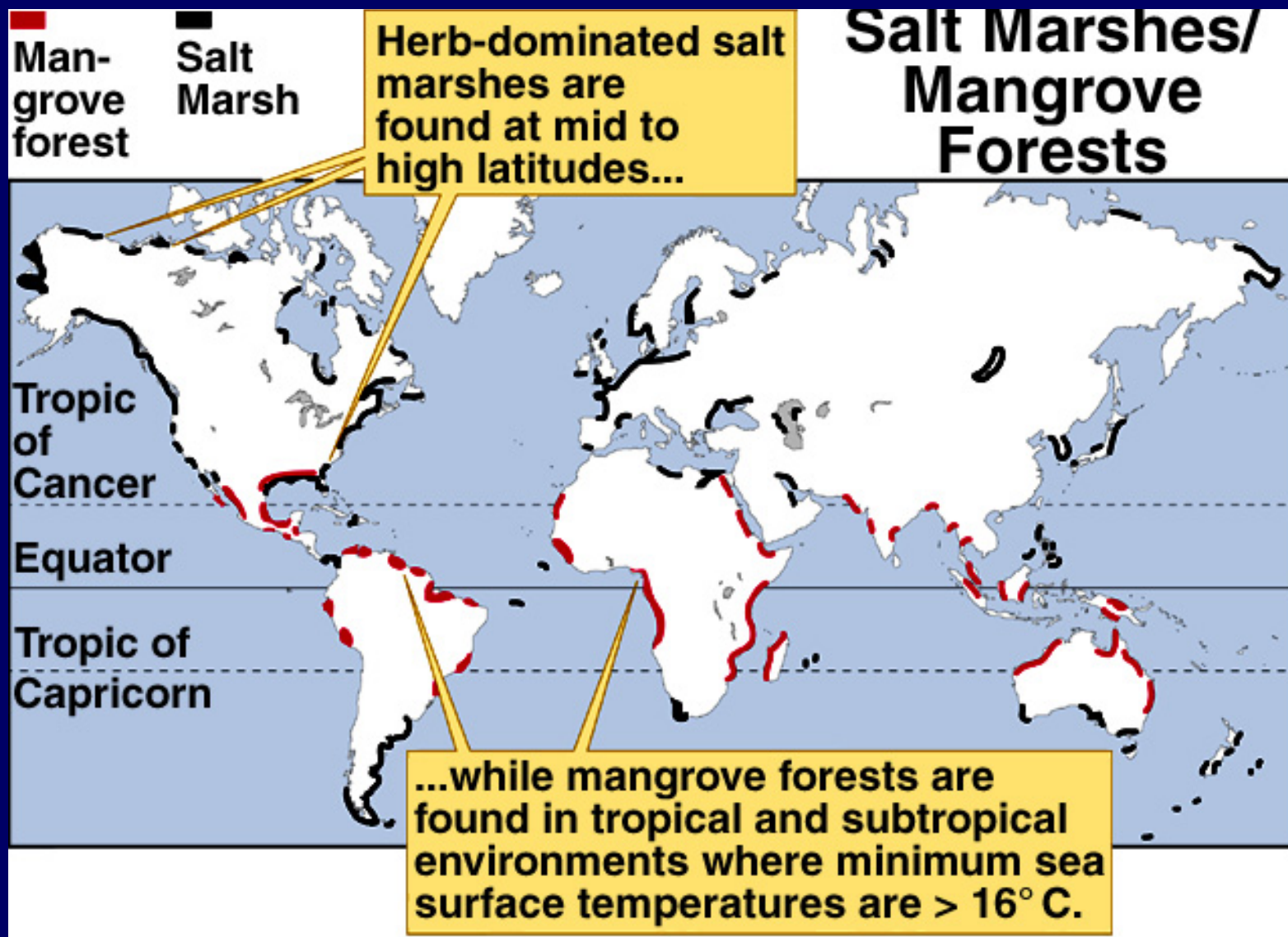
Slane močvare



Slane močvare

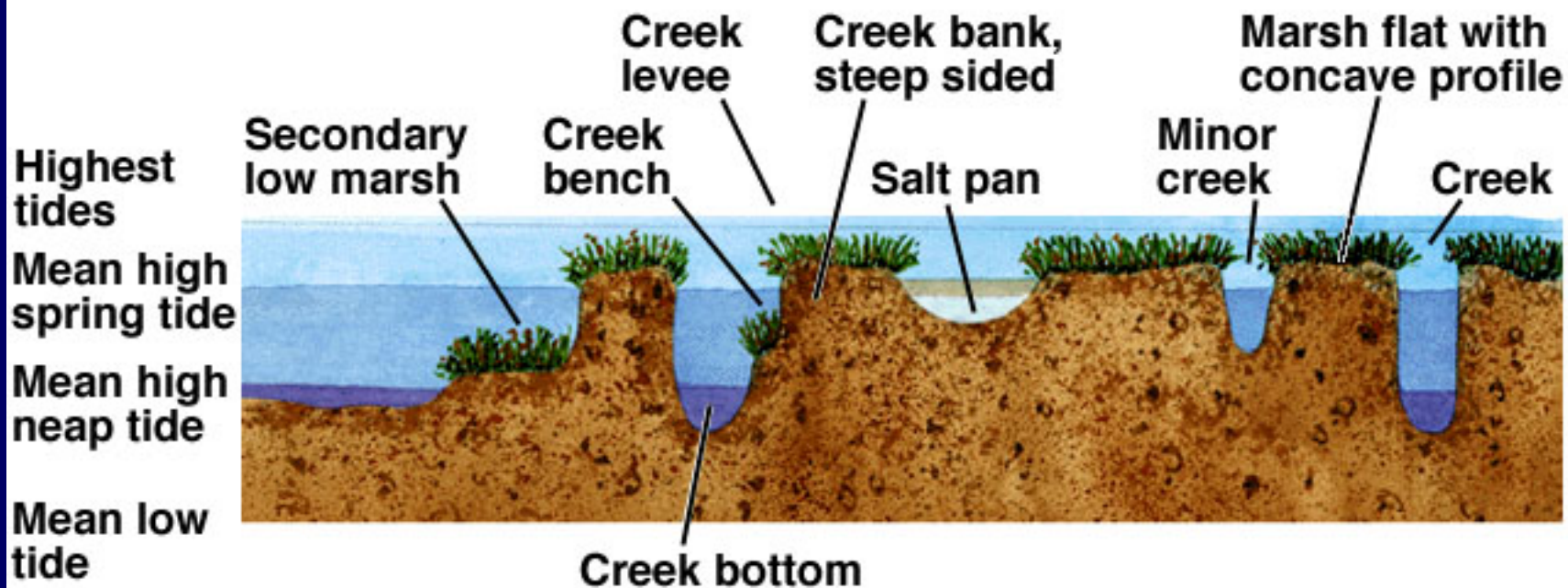
- Slane močvare se razvijaju na zaklonjenim obalnim područjima gdje prevladava muljeviti supstrat, gdje halofilne trave imaju veću ulogu od alga i formiraju površinski pokrov ispresjecan kanalima i bazenima
- Supstrat je pretežno muljevit
- Vegetacija vezuje mulj i stvara novo kopno, dok erozija na rubovima zajednice ima suprotan utjecaj. Visina zajednice je rezultat ravnoteže između ovih dvaju procesa, a formira se na razini plime
- U kanalima i bazenima se događaju vrlo velike i brze promjene ekoloških faktora (osobito temperature i saliniteta)

Geografska distribucija slanih močvara



Struktura slanih močvara s mnogobrojnim kanalima

Tidal ebb and flow carves the salt marsh into a highly complex landscape.



Karakteristične halofilne biljke slanih močvara

Salicornia herbacea - caklenjača



Juncus maritimus - sitinac



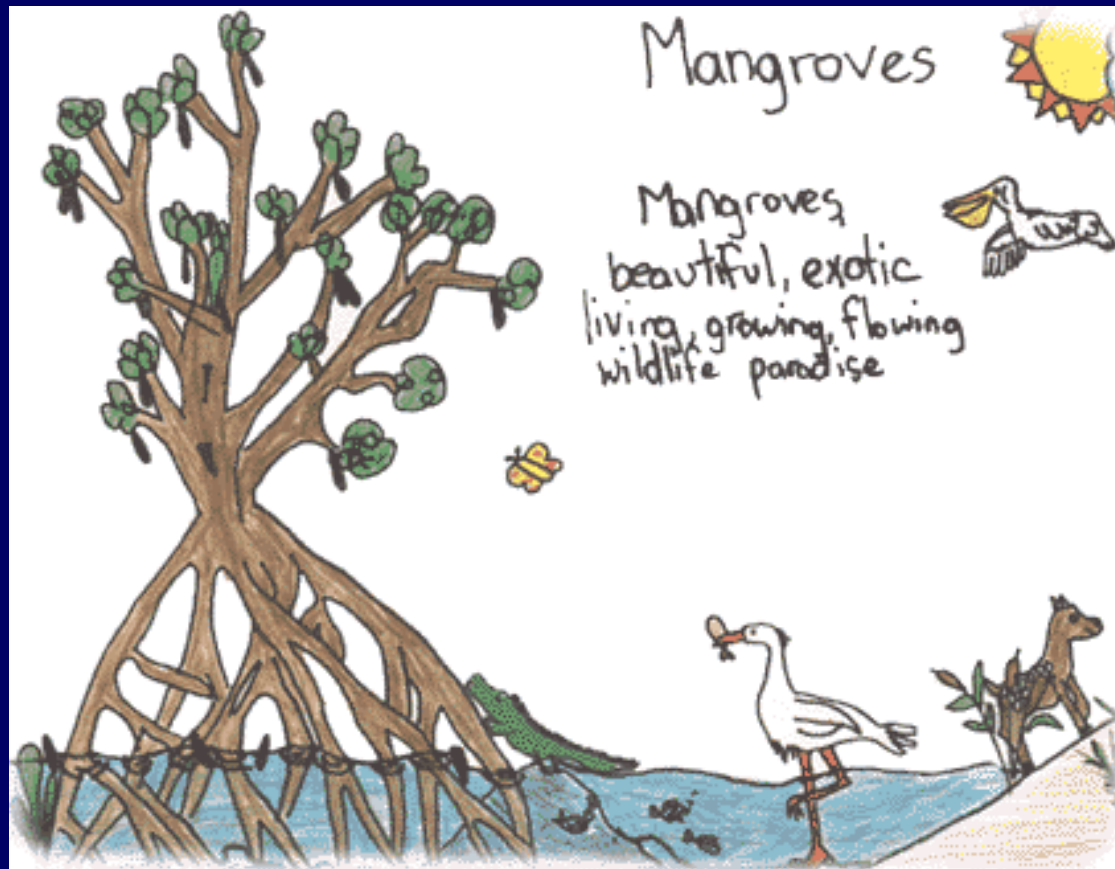




Slane močvare



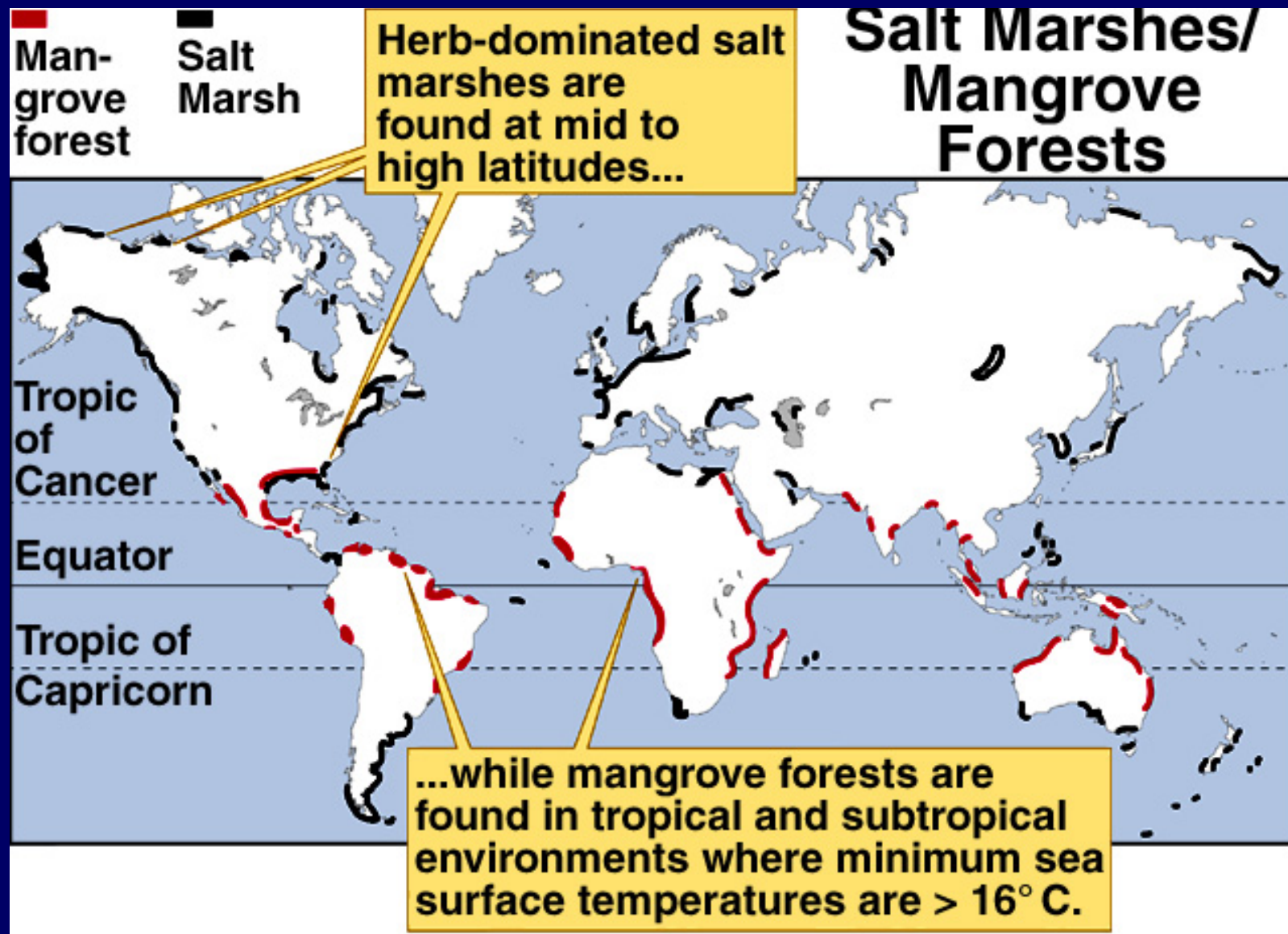
Mangrove



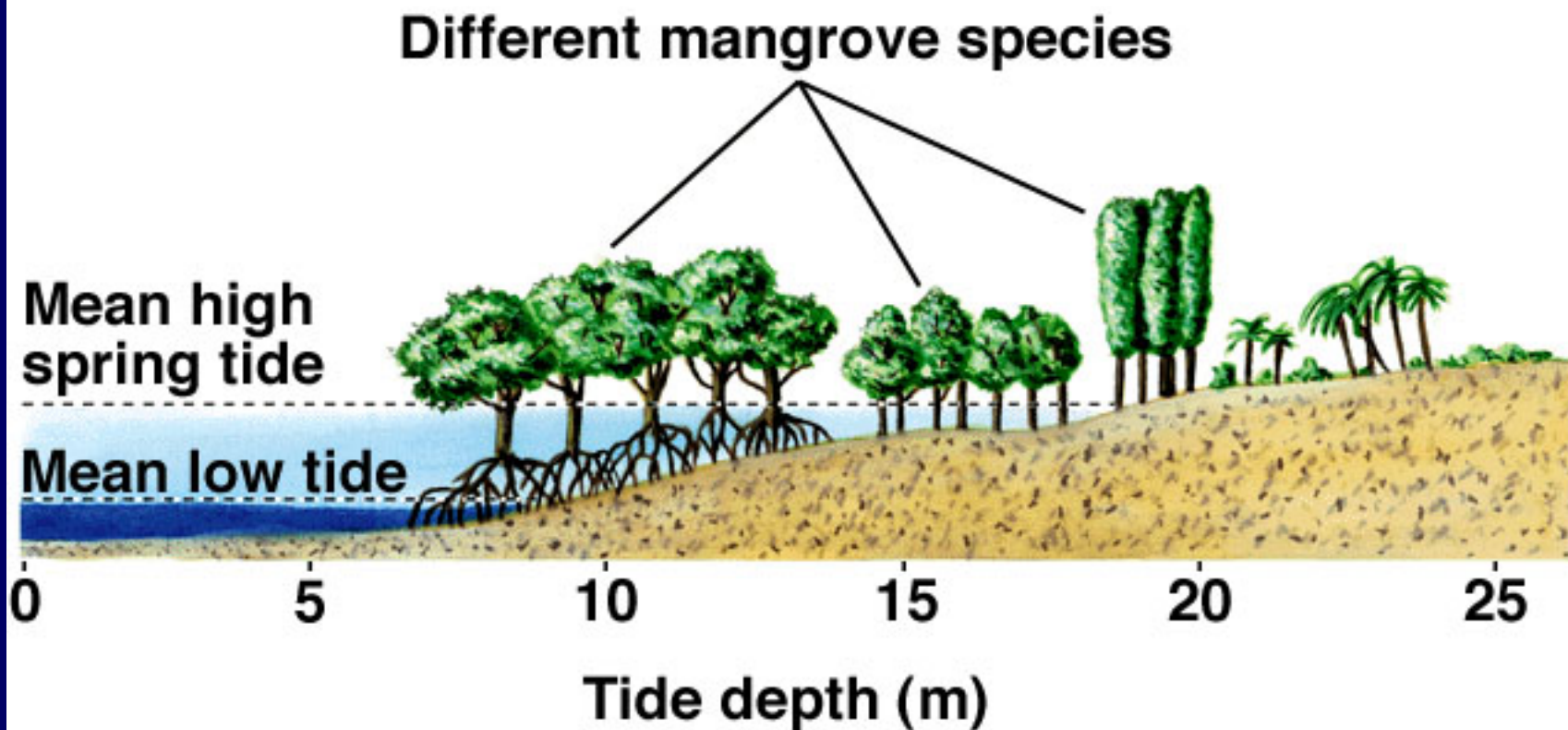
Mangrove

- Posvuda u tropskim područjima gdje prevladava fina i koloidalna sedimentacija (muljevi i gline) i gdje obala nije izložena valovima opaža se obalna tvorba koja se naziva **mangrova** (osobito se razvija na ušćima rijeka ili u dubokim zaljevima koja su pogodno orijentirana)
- Mangrova zauzima horizontalni prostor koji odgovara mediolitoralnoj stepenici. Sastoji se od izoliranih busena ili grmova pa sve do pravih šuma koje mogu prijeći visinu od 30 m.
- Stabla imaju zračno korjenje koje strši iz vode poput kolaca, dok je krošnja stabala uvijek iznad vode
- Najvažniji uvjeti za razvitak mangrova su: temperatura ne manja od 20°C, fini koloidni supstrat (reducirani uvjeti, bogat anaerobnim bakterijama, niska koncentracija kisika, prisutan H₂S), poželjan je sniženi salinitet (nije obavezno)
- U biogeografskom smislu razlikujemo **zapadnu mangrovu** (američke tropske obale i zapadna afrička obala) i **istočnu mangrovu** (istočne obale Afrike i Indopacifik). Ove dvije mangrove nemaju niti jednu zajedničku vrstu, a istočna je mangrova daleko bogatija vrstama

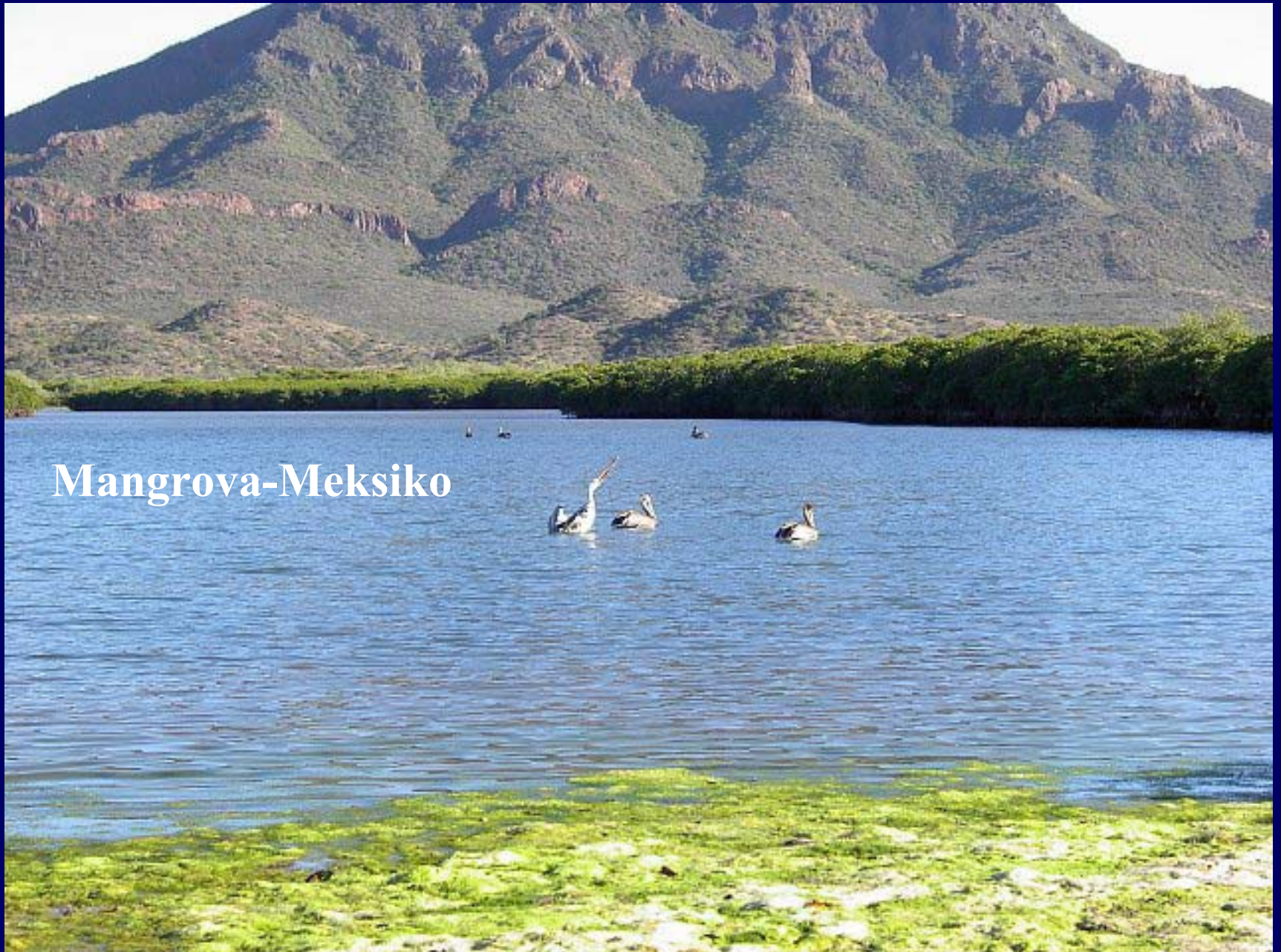
Geografska distribucija mangrova



Distribucija mangrova u zoni plime i oseke







Mangrova-Meksiko



Mangrova-Meksiko



Mangrova-Meksiko

Mangrove

- **Stabla mangrova imaju veliki broj zanimljivih prilagodbi:**
 - **Viviparnost** – nakon oplodnje embrij formira dugačak šiljast nastavak (hipokotil) koji se nakon otkidanja od matičnog stabla zabija u mulj. Nakon tog korjenje raste vrlo brzo pa je nakon 8-10 dana biljka već čvrsto zakorijenjena
 - **Obično korjenje** – raspoređeno je poput kolaca i drži listove iznad razine vode. Pored toga ima ulogu razbijanja valova (valolomci)
 - **Zračno korjenje** – izviruje iz sedimenta i vode i ima ulogu prozračivanja korjenovog sustava
 - **Transpiracija** – mala relativna transpiracija; izbacivanje viška soli kroz listove
 - **Sjemenke** – opremljene spužvastim strukturama koje ima omogućavaju dugotrajno plutanje po moru



Korjenje - valolomci



M. Šolić: Ekologija mora





**Zračno
korjenje**

Mangrove

- **Fauna mangrova pokazuje nekoliko bitnih značajki:**
 - 1. Naglašena euritermija, obično popraćena i erihalinošću
 - 2. Sposobnost življenja u uvjetima niskih koncentracija kisika
 - 3. Mnoge životinje imaju podzemno sklonište koje se spušta do razine podzemnih voda
 - Životinjsku komponentu hranidbene piramide čine žderači sitnih otpadaka (detritusa)

Mangrove

- Za razliku od tropskih kišnih šuma, mangrove šume se sastoje od malog broja biljnih vrsta, a vrlo su rijetko prisutne lijane i epifiti.
- Fauna mangrova obuhvaća 6 glavnih skupina životinja, a jedna od karakteristika je osobito obilje rakova:
 - Kopnena fauna s lisnatog dijela i bušaći drva na tlu
 - Amfibijska fauna koja se kreće u skladu s promjenama razine vode (mediolitoralna)
 - Sésilna mediolitoralna fauna
 - Endofauna mediolitoralne stepenice
 - Fauna supralitoralne stepenice
 - Vagilna fauna koja naseljava donje drveće za vrijeme plime

Plitka područja (sublitoral)

- **U području sublitorala u svjetskim morima nalazimo neke karakteristične zajednice:**
 - **“Šume” kelpa u hladnijim područjima**
 - **Koraljni grebeni u tropskim područjima**
 - **Livade morskih cvjetnica (značajne u Mediteranu)**



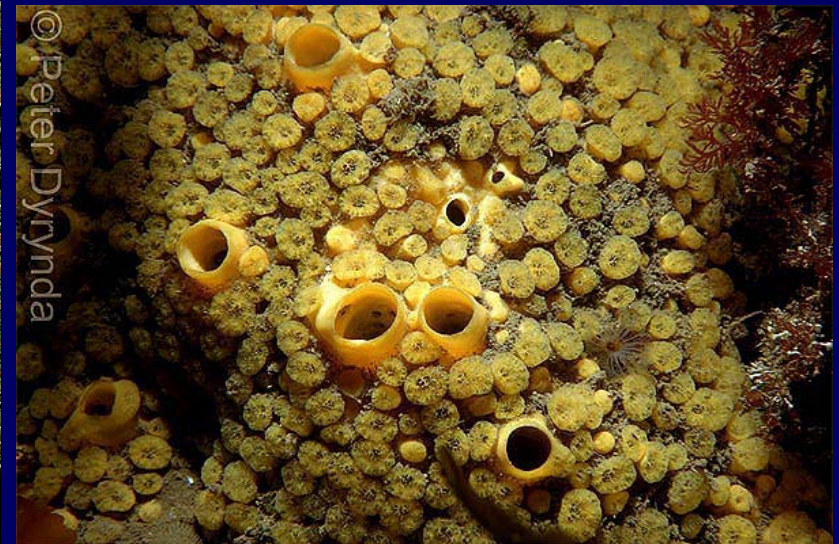
**Sublitoral –
hridinasta obala**



Spuža Halichondria sp.



Spužva Cliona celata



©Peter Dyrinda

“Šume” kelpa

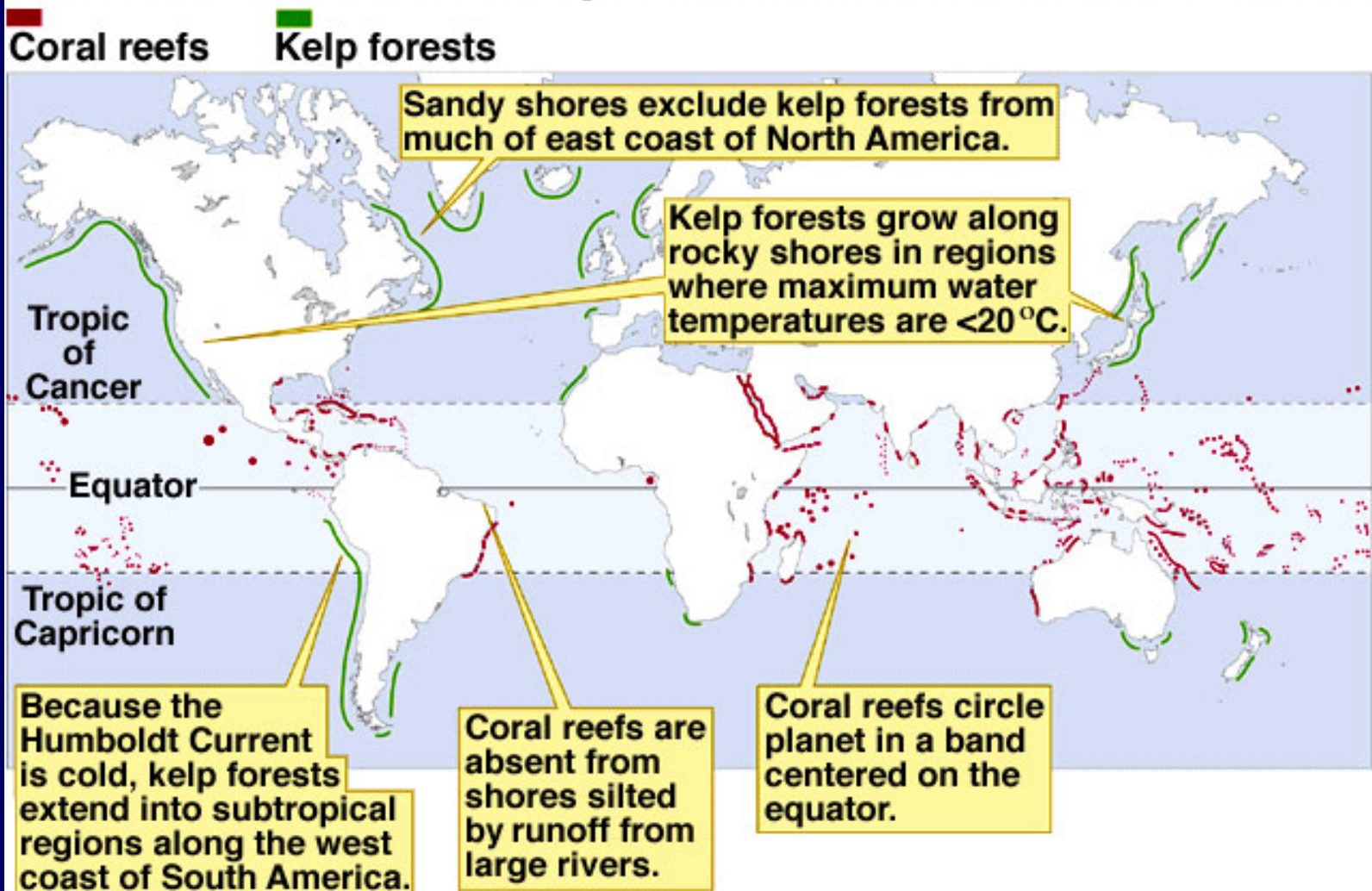


“Šume” kelpa

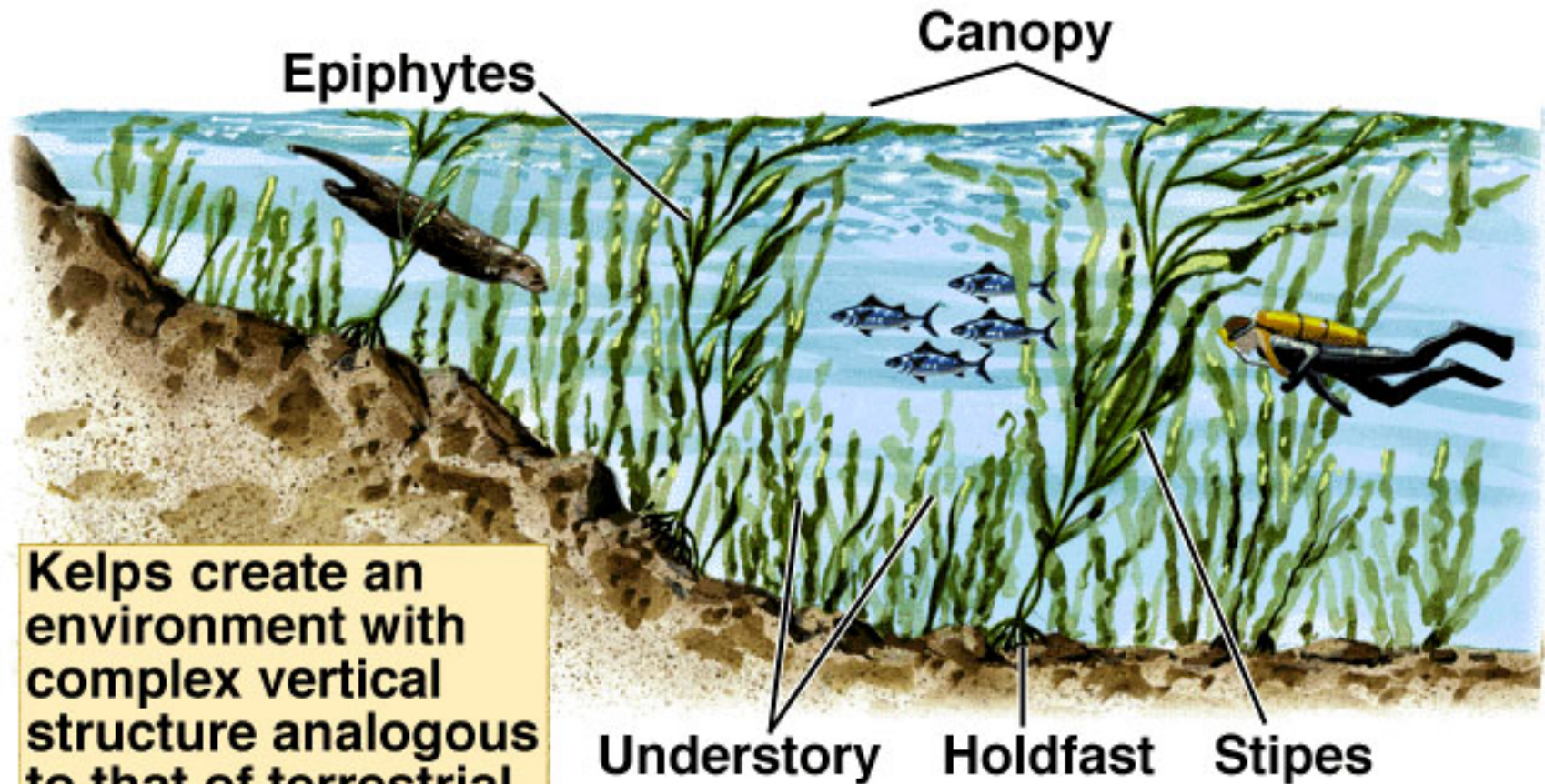
- “Šume” kelpa su tvorevine koje izgrađuje nekoliko vrsta smeđih alga iz skupine Laminariales
- Rasprostranjene su širom svijeta u plitkim otvorenim obalnim vodama i uglavnom su ograničene na područja gdje je temperatura niža od 20°C, a prostiru se sve do polarnih krugova
- Ovisnost o svjetlu potrebnom za fotosintezu ograničava ih na prozirne plitke vode i rijetko se javljaju dublje od 5-15 m.
- Ove alge imaju jedan od najvećih kapaciteta rasta u čitavom biljnom carstvu (npr. kelp iz roda *Macrocystis* može rasti brzinom od 30 cm dnevno, a biljka može narasti 25m u dužinu za 120 dana.

Distribucija “šuma” kelpa

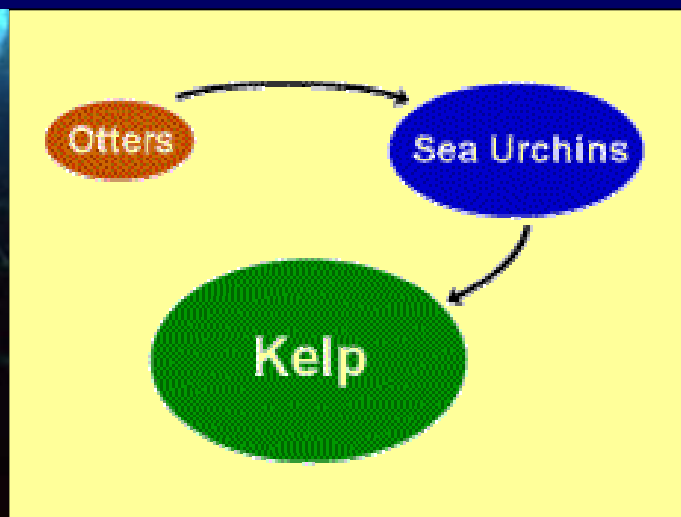
Distribution of kelp forests and coral reefs.



Struktura “šuma” kelpa



Kelps create an environment with complex vertical structure analogous to that of terrestrial forests.

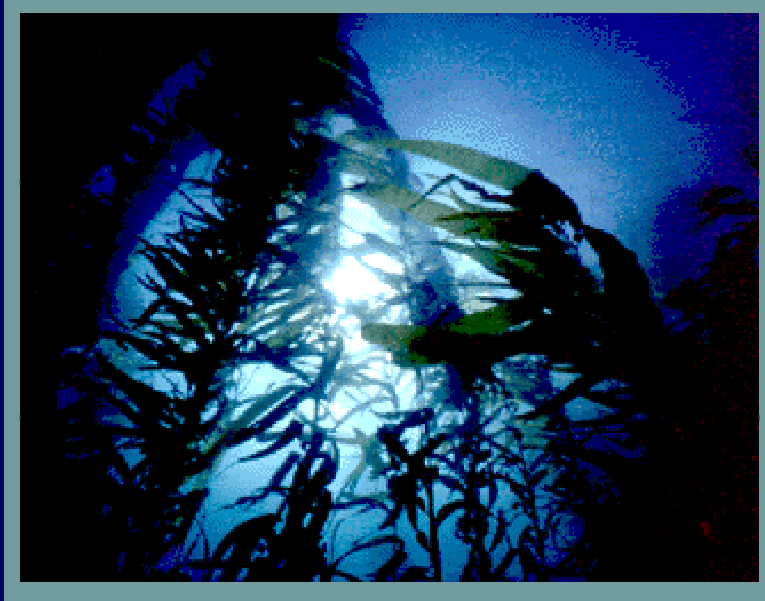


Zajednice kelpa ovise o finoj ravnoteži između morskih ježinaca kao njihovih glavnih herbivora i morskih vidri koje su predatori ježinaca.

Na ulogu ježinaca kao herbivora značajno djeluju oluje. Tijekom oluja otkidaju se brojni dijelovi alga koji padaju na morsko dno gdje služe ježincima kao hrana, čime se stimulira njihovo sedentarno ponašanje. U razdobljima bez oluja, ježinci mijenjaju svoje ponašanje i aktivnije se kreću po morskom dnu i jedu mlade izdanke kelpa



“Šume” kelpa



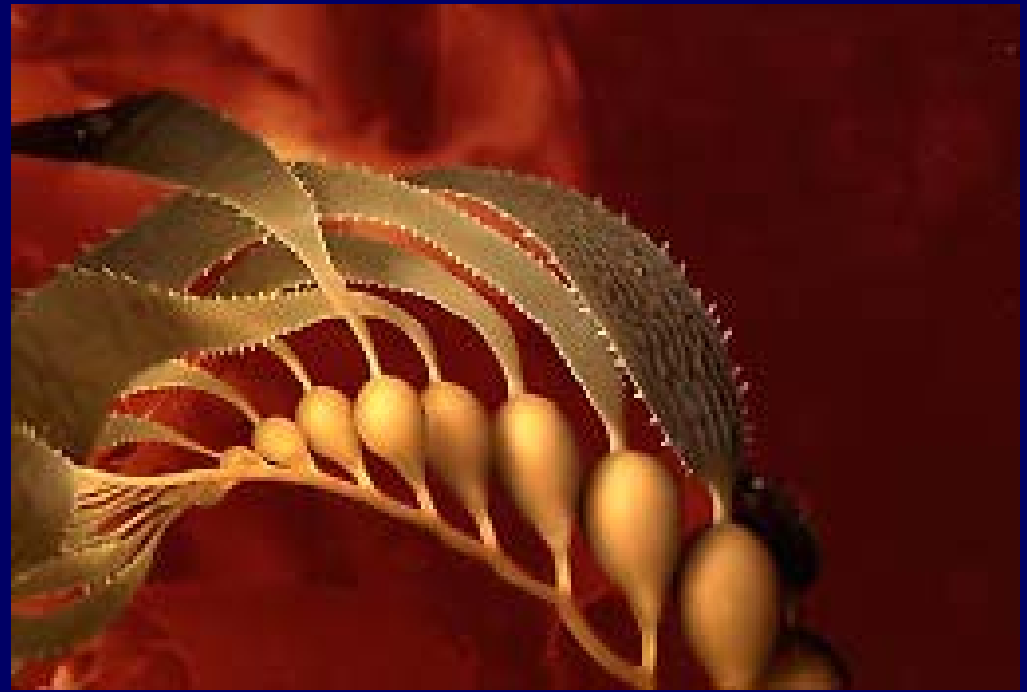


Kelp

Kelp



Kelp



Kelp



“Šume” kelpa

- “Šume” kelpa spadaju među najproduktivnija morska staništa, koja se pored toga odlikuju i velikom biološkom raznolikošću
- Slično kao u tropskim kišnim šumama, i u ovoj se zajednici može razlikovati nekoliko vertikalnih slojeva (katova), koje čine područje rizoma, te krošnje različitih vrsta kelpa
- Zajednice kelpa su pod snažnim utjecajem oluja koje otkidaju odrasle biljke i otvaraju prostor za nove izdanke

Koraljni grebeni

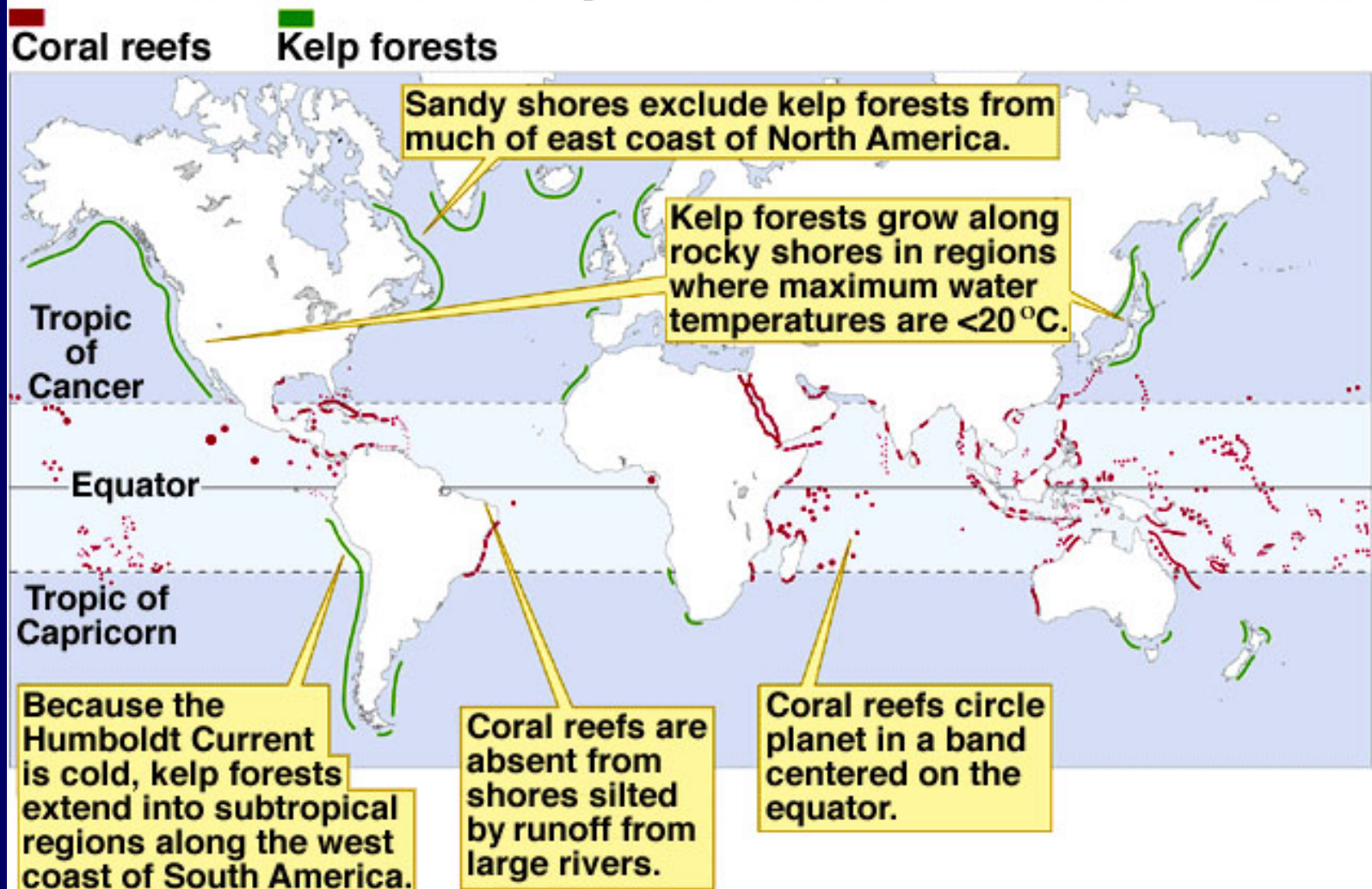


Koraljni grebeni

- Koraljni grebeni su jedna od biološki najraznolikijih morskih zajednica u kojoj dominira životinjska komponenta
- Koraljni grebeni su velike strukture (najveće građevine na Zemlji koje su izgradila neka živa bića) otporne na valove koje su izgrađene od velikog broja jedinki različitih sporo rastućih vrsta čiji su vapnenasti skeleti međusobno stopljeni u velike oblike. Izgradnji cjele strukture osim koralja doprinose i druge skupine organizama (koraligene alge, spužve, poliheti, itd.) koje također imaju čvrste vanjske skelete koji se ugrađuju u greben

Distribucija koraljnih grebena

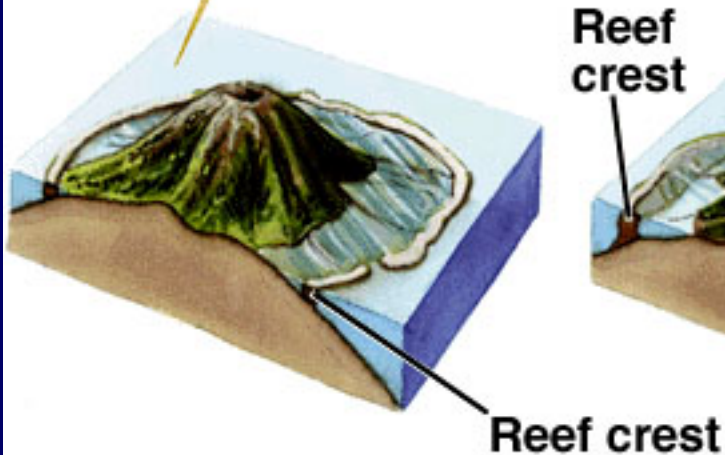
Distribution of kelp forests and coral reefs.



Tipovi koraljnih grebena

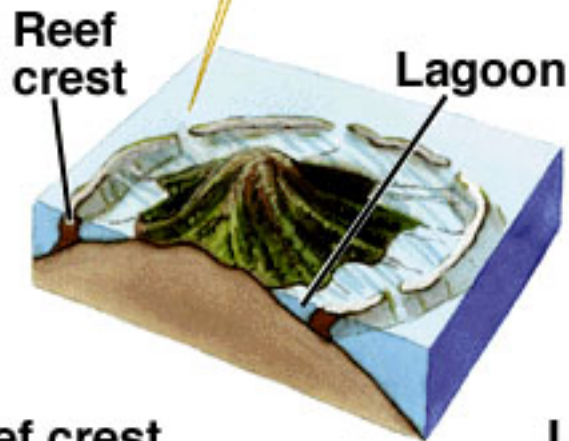
Corals growing around young islands form a fringing reef.

Fringing reef



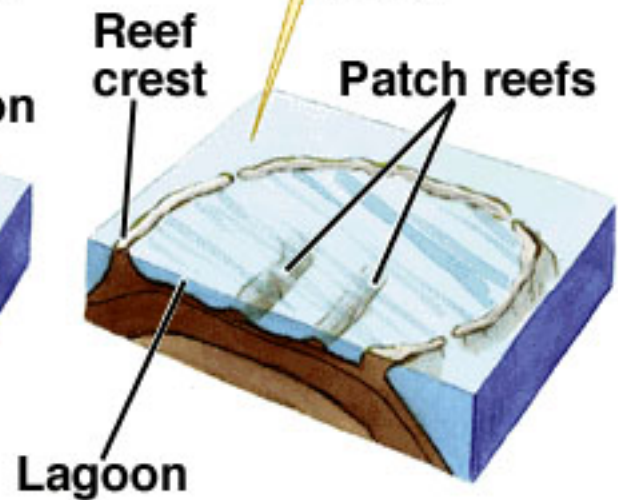
As island subsides, corals continue to grow upward and outward toward the sea, forming a barrier reef.

Barrier reef

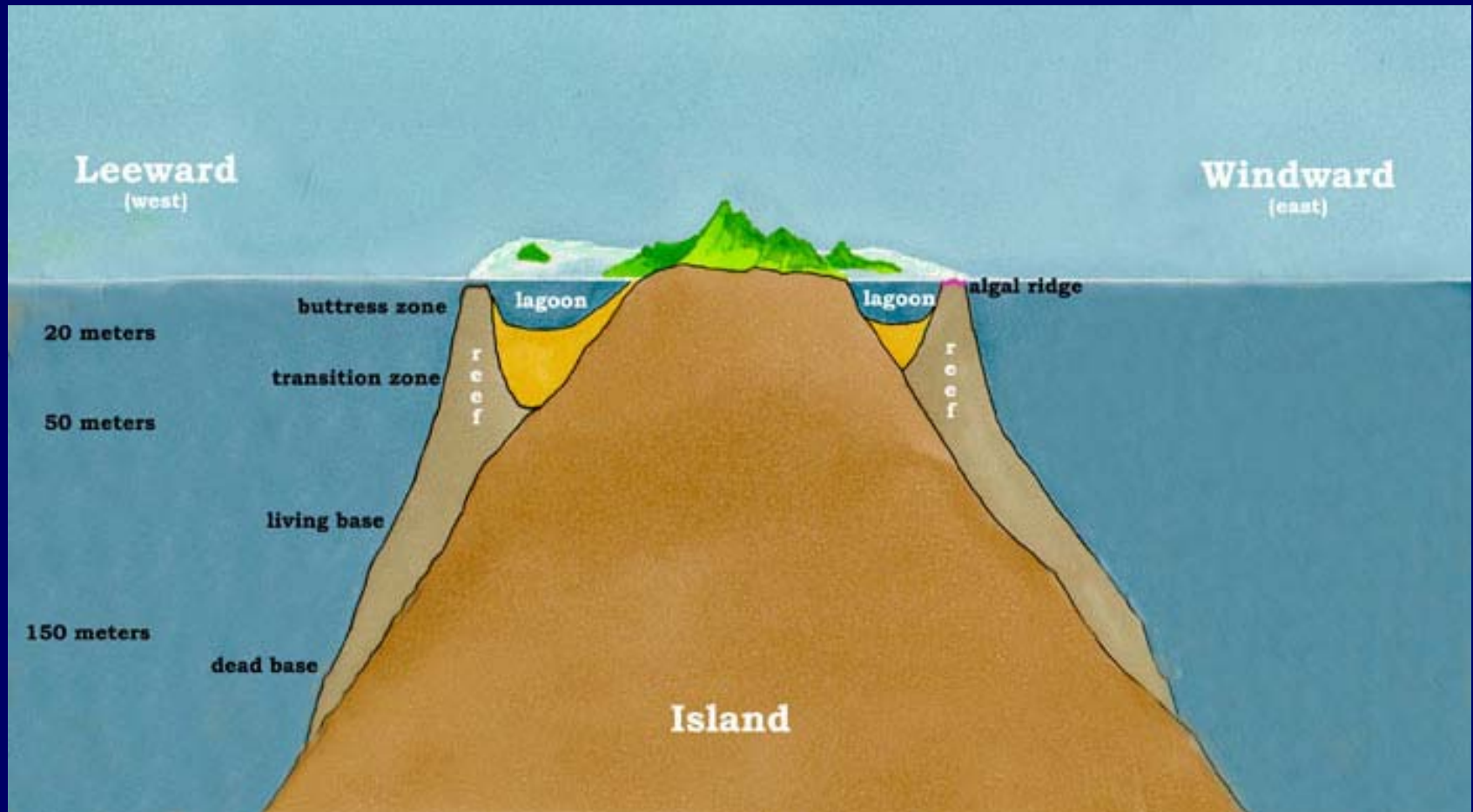


As island continues to subside, coral growth may form an atoll on top of island when it has subsided completely below sea level.

Atoll



Koraljni grebeni s lagunama



Zajednice koraljnih grebena



Zajednice koraljnih grebena



Koraljni grebeni

- Razvitak koraljnih grebena ovisan je o mutualističkim odnosima sa simbiotskim jednostaničnim algama (zooxanthellae):
- Koralj ima čitav niz koristi od ovih simbiotskih alga:
 - Pomažu u uklanjanju otopljenih produkata ekskrecije
 - Stvaraju kisik kroz proces fotosinteze
 - Stvaraju ugljikohidrate koje koralji koriste za hranu
 - Pomažu kalcifikaciju kod koralja
 - Pomažu koraljima u sintezi lipida
- S druge strane i alge imaju koristi od koralja:
 - Štite ih od “grazinga” od strane predatora
 - Dobivaju hranjiva kroz ekskreciju koralja



Koraljni grebeni

- Razvitak koraljnih grebena ograničen je nizom čimbenika od kojih su najvažniji temperatura, salinitet, svjetlo i turbiditet:
- Temperatura – ograničeni su na tropska i subtropska područja (rasprostranjeni su uglavnom između 25° sjeverne i 25° južne geografske širine)
- Salinitet – ograničeni su na salinitete otvorenih mora i rijetko ih se može naći u tropskim estuarijima
- Svjetlo – svjetlo im je neophodno zbog simbiotskih alga, pa aktivna izgradnja grebena naglo opada ispod dubine od 25-50 m. U plitkim prozirnim vodama ultraljubičasto svjetlo može biti štetno, pa su koralji razvili različite apsorbirajuće materijale kao zaštitu (npr. ugradnja tamnih pigmenata u skelete)
- Turbiditet (zamućenost; broj čestica po jedinici volumena vode) i sedimentacija – ne podnose veliku zamućenost voda jer ona smanjuje razinu svjetla, kao ni veliku sedimentaciju koja inhibira hranjenje koralja preko nježnih nastavaka (tentakula)

Koraljni grebeni

- Razvitak koraljnih grebena je posljedica ravnoteže između rasta i bioerozije
- Stopa rasta grebena iznosi oko 1 cm u 1000 godina (u oba smjera – visinu i debljinu). Uz to ide i proces cementacije koji predstavlja kemijski proces koji učvršćuje grebene putem precipitacije kalcijevog karbonata u pukotinama i šupljinama grebena
- S druge strane, koraljni grebeni su pod stalnim utjecajem bioerozije putem brojnih organizama koji buše koraljne skelete. Tim procesima nastaje fini sediment koji se može transportirati od grebena u duboke vode (ponekad se može naći i na dubinama većim od 1000 m).

Koraljni grebeni

- Većinu koraljnih grebena karakterizira masovni mrijest, pojava kada različite vrste koralja sinkronizirano ispuštaju gamete u okolnu vodu (ta je pojava poznata i kod mnogih drugih organizama koji naseljavaju koraljne grebene)
- Jedan od glavnih ograničavajućih čimbenika za zajednice koje naseljavaju grebene je prostor. Zbog toga je kompeticija za prostorom jedna od najizraženijih interakcija između organizama koji se za prostor natječu putem prerastanja, zasjenjivanja ili izravnim sukobom
- Pored kompeticije, važna značajka zajednica koraljnih grebena su izuzetno razvijene i fascinantne mutualističke interakcije, kao i široki spektar obrambenih prilagodbi protiv predacije

Livade morskih cvjetnica



Livade morskih cvjetnica

- Jedine cvjetnice (sjemenjače) koje su se prilagodile životu ispod morske razine su predstavnici porodice *Zosteraceae* (pripadaju jednosupnicama – Monocotyledoneae). Poznato je oko 30 morskih vrsta od kojih su većina tropske
- Livade koje tvore na morskom dnu svojstvene su infralitoralnoj stepenici (vrste iz rodova *Zostera* i *Cymodocea* su obično lokalizirane u gornjem dijelu infralitorala (maksimalno do 15 m dubine), dok npr. *Posidonia oceanica* u Sredozemnom moru doseže i do 40 m dubine
- Biocenoza livada Posidonije je krajnji stadij (klimaks) u smjenjivanju (sukcesiji) čitavog niza biocenoza
- Važnost morskih cvjetnica je u općoj ekonomiji mora vrlo velika Petersen je izračunao da godišnja proizvodnja biljne biomase koju proizvode livade *Zostere* na obalama Danske iznosi 24×10^6 t svježe tvari, što znatno nadilazi godišnju proizvodnju stočne hrane u ovoj zemlji, inače poznatoj po pašnjacima

Livade morskih cvjetnica

Posidonia oceanica



Zostera marina



Cymodocea nodosa

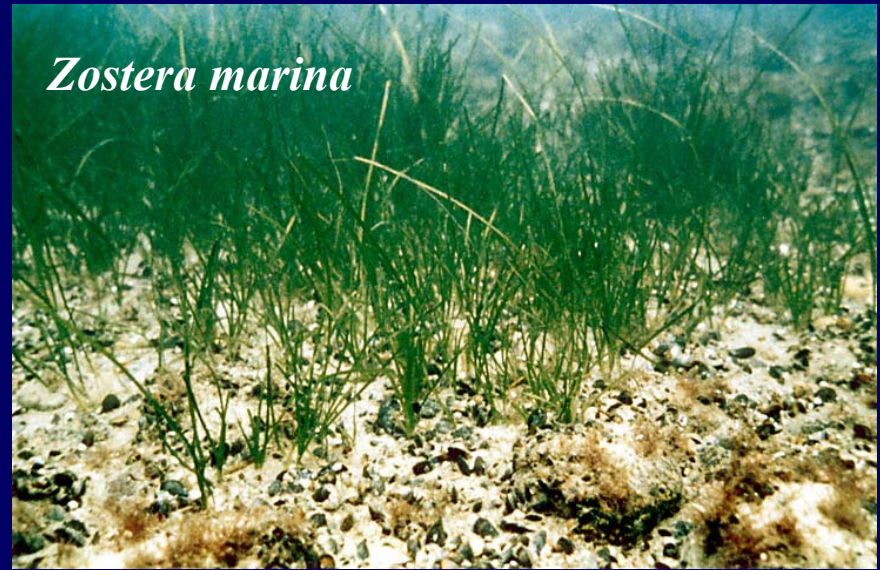


Livade morskih cvjetnica

Zostera sp.



Zostera marina

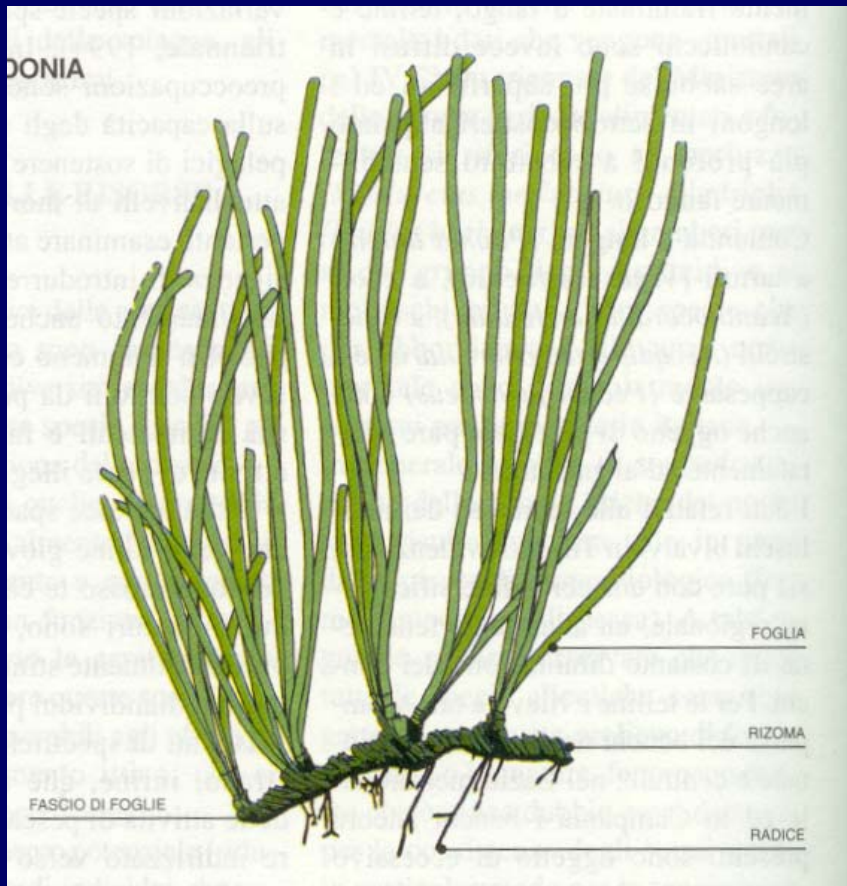


Posidonia oceanica



Posidonia oceanica (L.) Delile

Posidonia oceanica



Morske cvjetnice najčešće imaju rizome koji nose korjenčiće , kratke stabljike i duge vrpčaste listove. Cvjetovi su okupljeni u klasove unutar zaštitnog omotača koji stvara dno jednog lista. Kod nekih vrsta (*Posidonia*, *Cymodocea*) listovi otpadaju pri kraju jeseni

Različite vrste pokazuju različite potrebe za koncentracijom humusa u supstratu. Dok *Posidonia oceanica* ne uspijeva na čistim pijescima, ali ni na zagađenim muljevima, dotle je *Cymodocea nodosa* znatno tolerantnija i uspijeva na cijelom navedenom rasponu supstrata

Livade morskih cvjetnica

- Livade morskih cvjetnica su zbog različitih razloga (sklonište, prehrana, reprodukcija) vrlo poželjno stanište za brojne sedentarne i vagilne vrste.
- Neke su vrste u ovim zajednicama prisutne stalno, dok druge podliježu dnevo-noćnom ritmu.
- U livadama morskih cvjetnica nalazimo slijedeće oblike:
 - Sesilni epifiti na listovima - dijetomeje, krednjaci, hidroidi, poliheti (rod *Spirorbis*), mahovnjaci itd.
 - Sedentarni oblici na lišću – puževi (rod *Rissoa*), amfipodi, izopodi, paguridi itd.
 - Mikrofauna epifitskog pokrova – cilijati, flagelati, mali nematodi, mali poliheti, rotiferi, kopepodi
 - Nektonske vrste s uređajima u obliku prijanjalki za odmaranje na lišću – neke meduze, čeljustousti, neke ribe, sipe itd, ili uređajima u obliku nastavaka (apendiksa) – brojni amfipodi i dekapodi, neke ribe (npr. morski konjić)
 - Sesilne i sedentarne vrste u području rizoma
 - Krupna epifauna i endofauna – ribe, dekapodni raci, glavonošci itd.

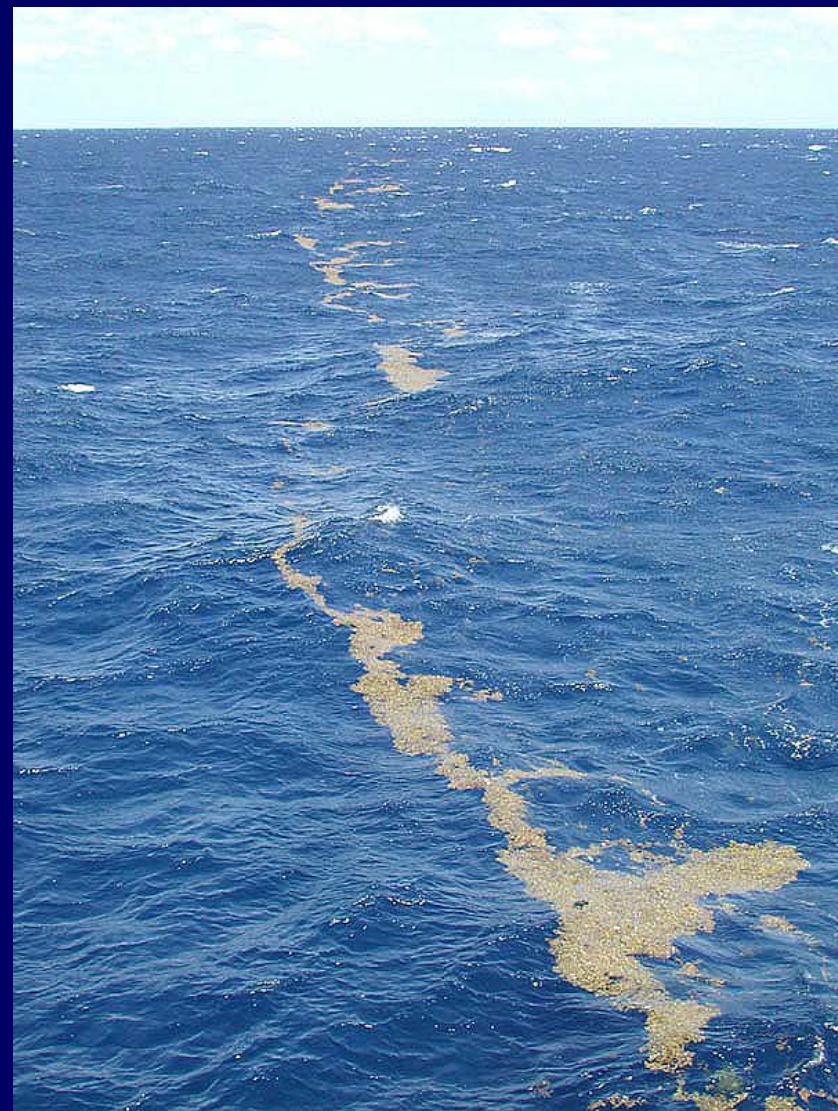
Plutajući sargasi zajednica otvorenog mora



Plutajući sargasi

- Plutajući sargasi su jedinstvena pojava u Sargaškom moru gdje smeđe alge iz roda **Sargassum**, kao plutajuće alge, stvaraju masovnu vegetaciju na površini mora (oko 5 t biljne mase na kvadratnu milju)
- Premda ove alge plutaju, one su zapravo bentoske alge izolirane unutar pelagičkog područja koje podržavaju tipično bentosko naselje
- Plutajući sargasi se odlikuju odsutnošću svake seksualnosti, a umjesto toga imaju vegetativno razmnožavanje koje vodi k pravom gigantizmu. Ova se osobitost dovodi u vezu s dva faktora:
 - Homogenost ambijentalnih faktora (temperatura, salinitet, slaba uzburkanost vode)
 - Odsutnost podloge koja bi mogla primiti oplođena jajašca
- Danas se smatra da plutajući sargasi vode porijeklo od bentoskih oblika iz područja Antila koje je Floridska struja otkinula i odnijela u Sargaško more gdje vegetativnim razmnožavanjem rastu bez mjere

Sargaško more



Sargaško more se proteže od 20° do 35° sjeverne geografske širine i od 40° do 75° zapadne geografske dužine, što čini oko $4.400.000 \text{ km}^2$. Ovo more odgovara jednom lateralnom vrtlogu Floridske struje koji se vrti u smjeru kazaljke na satu i omeđen je Kanarskom i Sjevernom ekvatorskom strujom. Prosječna dubina mora je 4.000 m , a salinitet visok (varira između 37.3 i 38%). Temperatura na površini varira između 20 i 25°C u veljači, te između 25 i 28°C u kolovozu, ali je temperatura osobito visoka u dubljim slojevima. Naime, intenzivno isparavanje koje povećava salinitet, dakle gustoću površinskih voda koje su zagrijane uzrokuje povišenu temperaturu u dubljim slojevima (18°C na 200 m ; $15-17^{\circ}\text{C}$ na 400 m , što je u prosjeku za oko 4°C više u odnosu na susjedne slojeve na odgovarajućim dubinama. Ovo spuštanje površinske vode u dubinu Sargaškog mora ima protutežu u upwellingu u blizini obala

Plutajući sargasi



Plutajući sargasi



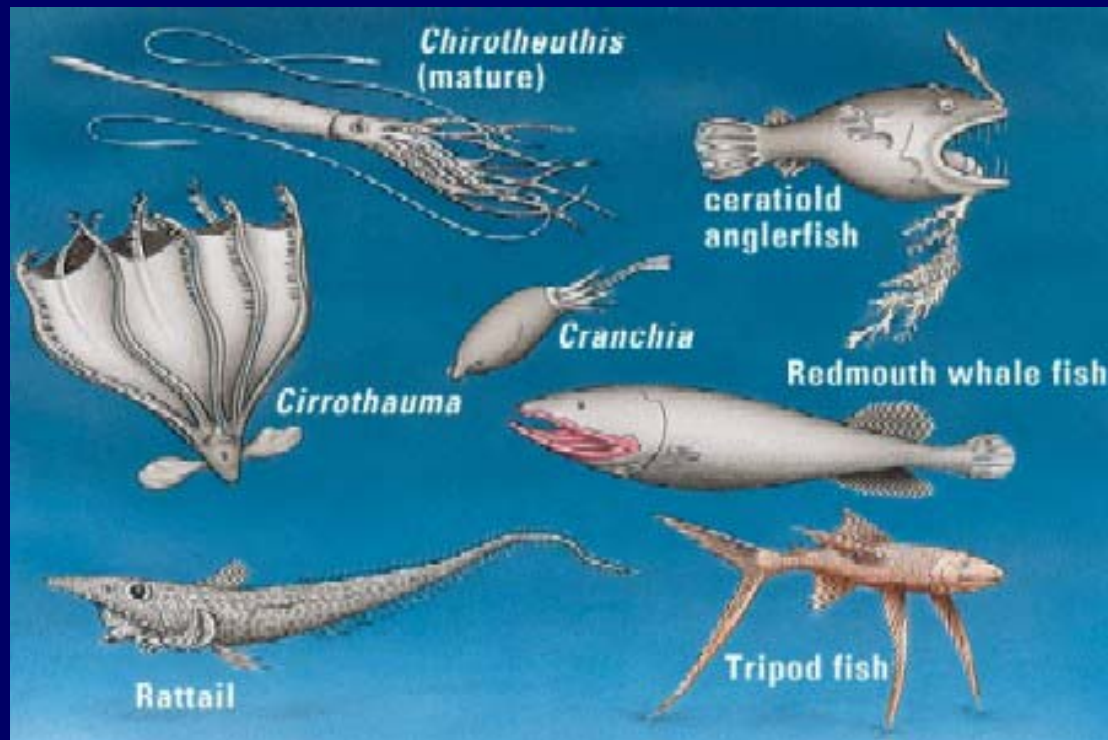
Plutajući sargasi

- Naselja sargasa obuhvaćaju epifitske alge, dok je fauna relativno siromašna vrstama i uključuje sljedeće oblike:
 - **Sesilni oblici** – obuhvaćaju 20-ak vrsta iz skupina hidroida, mahovnjaka, žarnjaka, poliheta, mješčićnica, rakova vitičara
 - **Sedentarni oblici** – manje su brojni i obuhvaćaju predstavnike izopodnih račića, puževa, mahovnjaka
 - **Vagilni oblici** – obuhvaćaju uglavnom neke vrste kozica i riba
 - **Slučajno donešene životinje** – najčešće predstavnici pleistona koje je vjetar donio u ovo područje
 - **Životinje** (osobito ribe) koje traže zaklon ili hranu, odlažu jaja, boravak ličinka (npr. leptocefali jegulja)

Rak koji obitava među sargasima



Život u velikim dubinama



Život u velikim dubinama

- **Dubinska fauna obuhvaća:**
 - **Endemične dubinske oblike**
 - **Euritermne i euribatne oblike** – oblici koji se mogu naći i u području litorala
 - **Euribatne ali ne i euritermne oblike** – oblici koji obuhvaćaju oligostenotermne organizme koji žive u površinskim vodama polarnih područja (ekvatorijalna ili tropska submerzija)

Prilagodbe dubinskih organizama

- **Problem pričvršćenih vrsta**
 - Dominiraju zakorijenjeni oblici koje karakterizirju dugi dršci (kod nekih organizama mogu biti dugi i do 2 m)
- **Problem vagilnih vrsta**
 - Problem propadanja u žitkom mulju rješavaju povećanjem površine (**spljošteni oblik tijela**) ili s produženim nastavcima (**apendiks**)
- **Skeletične formacije i problem vapnenca**
 - Redukcija i krhkost skeletnih struktura. Mogući razlozi su:
 - Nedostatak CaCO_3 (visoki tlak povećava topljivost CO_2)
 - Nedostatak vitamina D (zbog nedostatka svjetla)
 - Evolucijska regresija potpunog sustava (uslijed mirnih uvjeta)

Prilagodbe dubinskih organizama

- **Relativni gigantizam dubinskih oblika**
 - Mnogi su dubinski (abisalni) oblici divovi unutar svojih sistematskih skupina (npr. izopodi, rakovice, ježinci, trpovi itd.)
 - **Razlozi:** - Niska temperatura (odgađa dostizanje spolne zrelosti, a produžava period rasta
 - Utjecaj hidrostatskog tlaka na metabolizam
- **Osjetilni organi dubinskih organizama**
 - Potpuna tama se na osjetilo vida može manifestirati na dva načina:
 1. Oči kržljave (slijepi oblici) – umjesto osjetila vida razvijaju se duga osjetila (opip, kemijska itd.)
 2. Oči postaju ogromne (do ¼ težine tijela; teleskopske oči)
 - Razvitak **svijetlećih organa** (proizvodnja svjetla)

Prilagodbe dubinskih organizama

- **Problem hrane za dubinske organizme**

- Budući da nema primarne proizvodnje, osnovu hranidbene piramide čine bakterije i ostaci organske tvari (detritus)
- Najčešći načini prehrane su:
 - MIKROFAGI – hrane se bakterijama i česticama u suspenziji
 - LIMNIVORNI ORGANIZMI – hrane se tako što gutaju sediment i površinski film
 - GRABEŽLJIVCI I STRVINARI – imaju brojne prilagodbe (npr. pomične i rastezljive čeljusti, te rastezljivi želuci kod riba)

- **Problem razvitka dubinskih organizama**

- Većina vrsta ima direktna razvoj (viviparni ili inkubatorni) – sličnost s organizmima visokih geografskih širina

Dubinska fauna sadrži dosta arhaičnih oblika

- Dubinska je fauna **arhaična** (sastavljena od “**živih fosila**”)
 - Npr. 10 rodova spužava je poznato još iz doba krede
- Neki su organizmi bili poznati kao fosili prije nego što su živi primjerci otkriveni u abisali (npr. riba *Latimeria*, skupina mekušaca Monoplacophora (jednoljušturaši))
- Dva su objašnjenja za prisutnost arhaičnih oblika:
 - Kontinuiranost postojanja dubinske faune od pradavnih vremena
 - Manja kompeticija u odnosu na plića područja

Latimeria – živi fosil



Monoplacophora - *Neopilina*

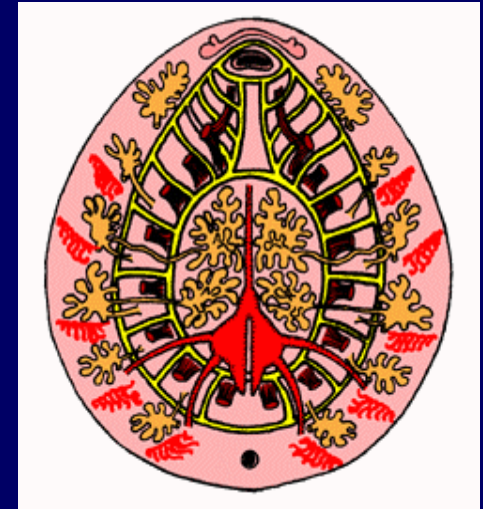
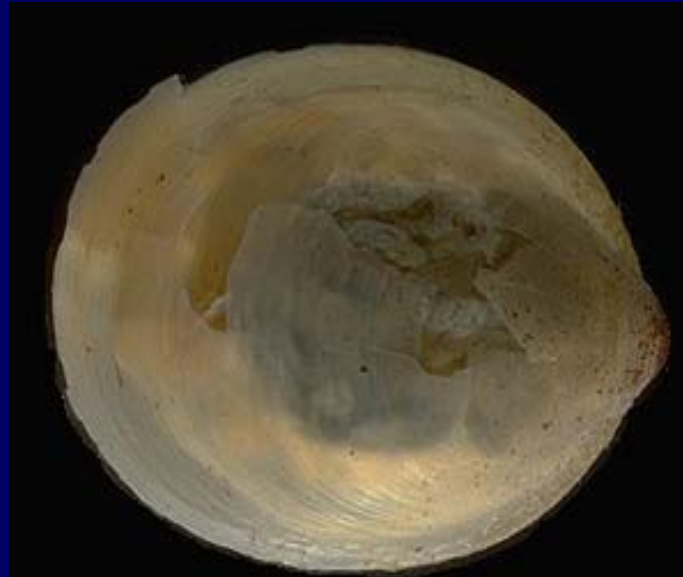
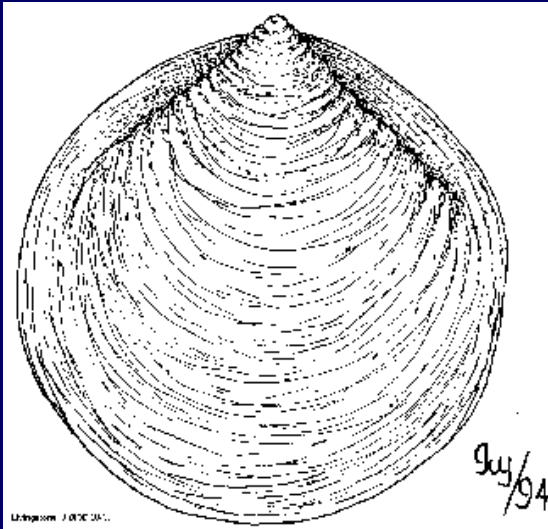
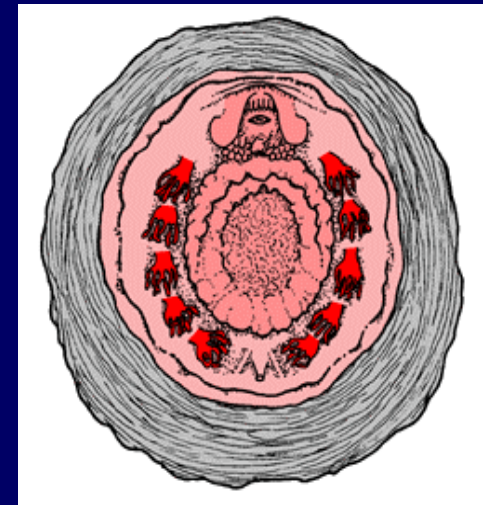
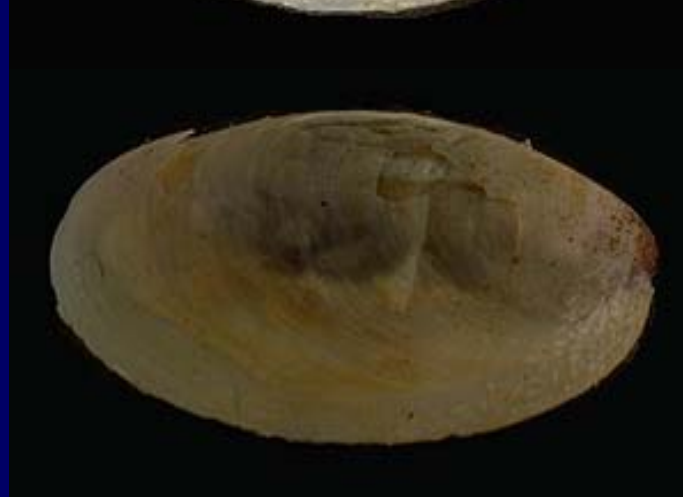


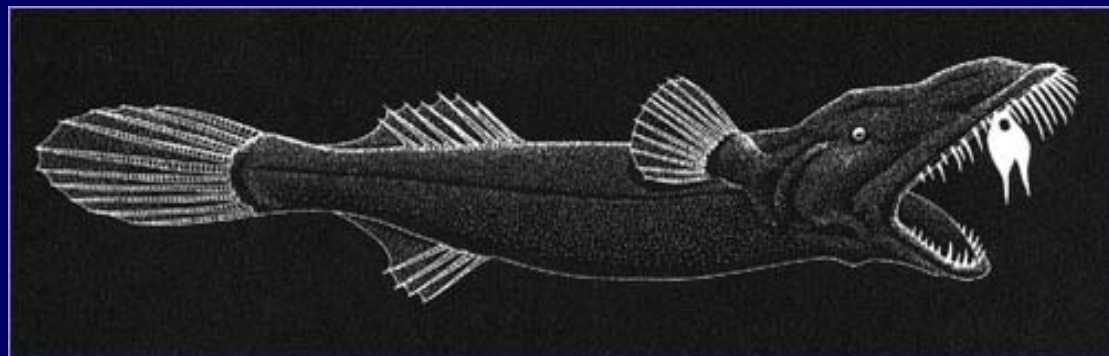
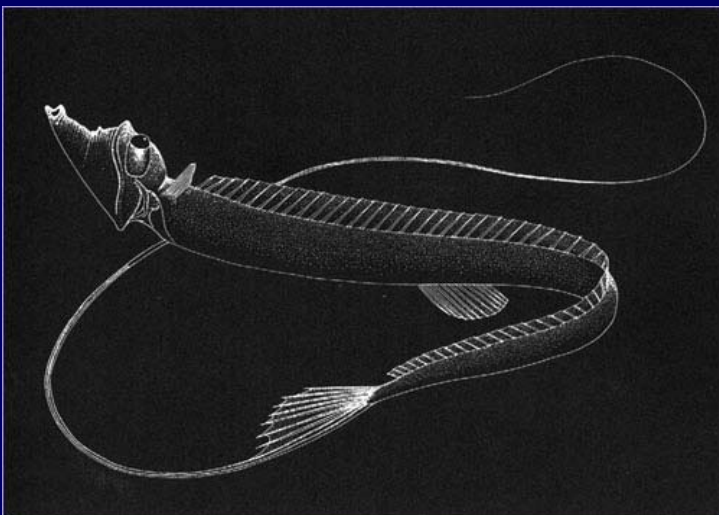
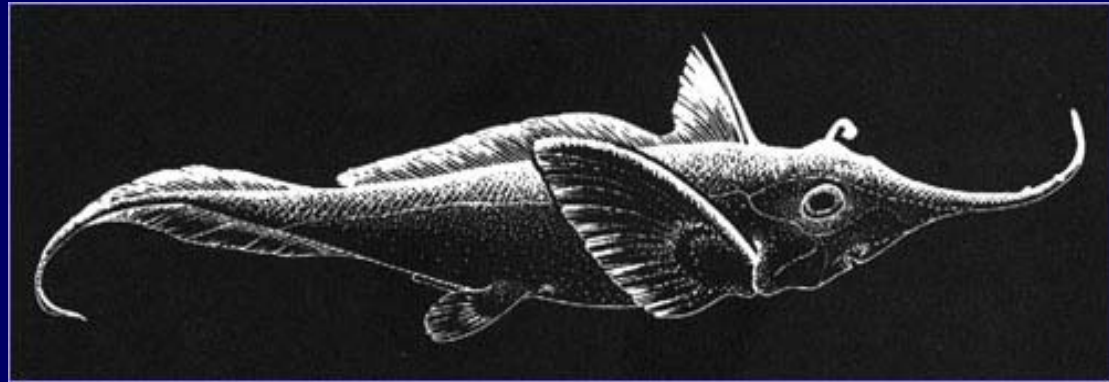
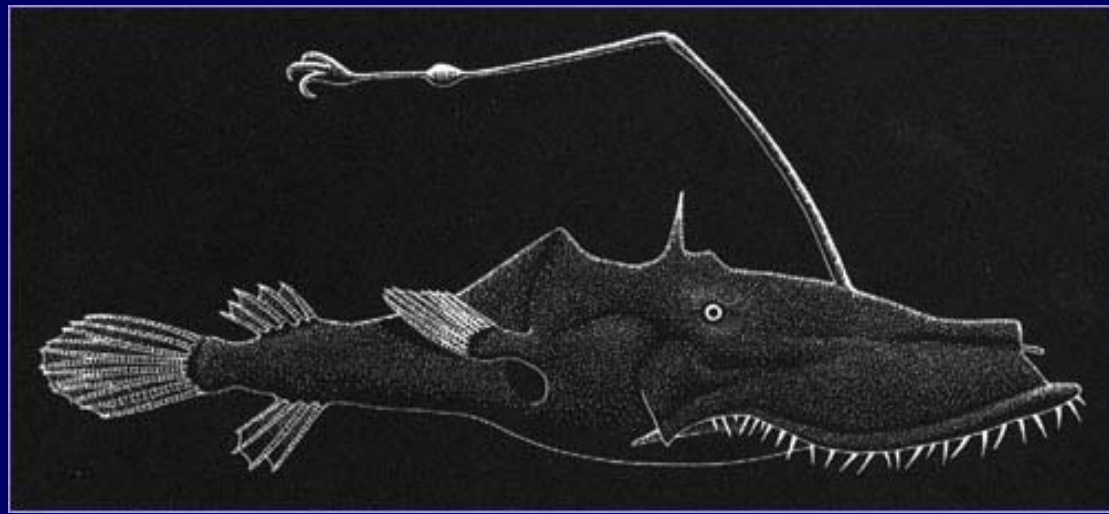
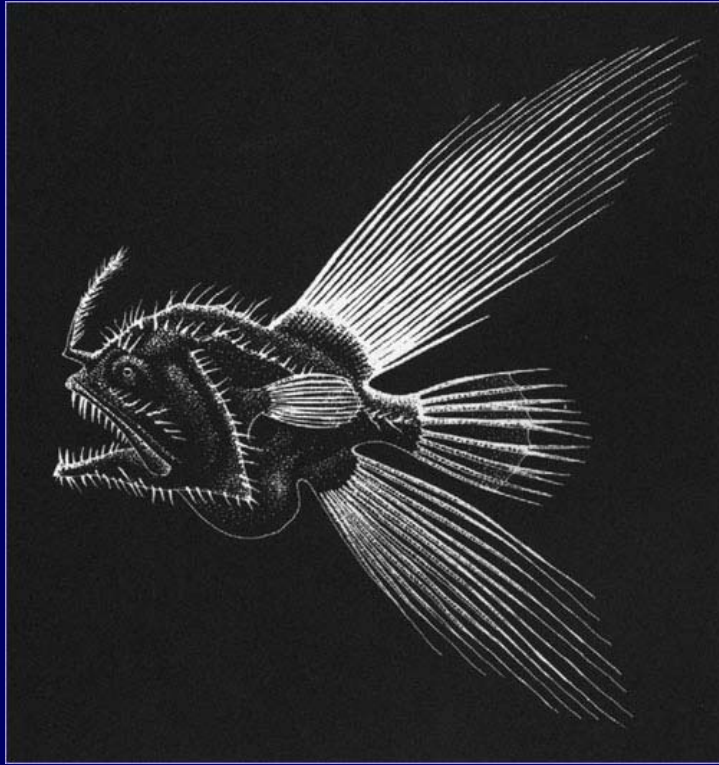
Photo by Robert Sprackland

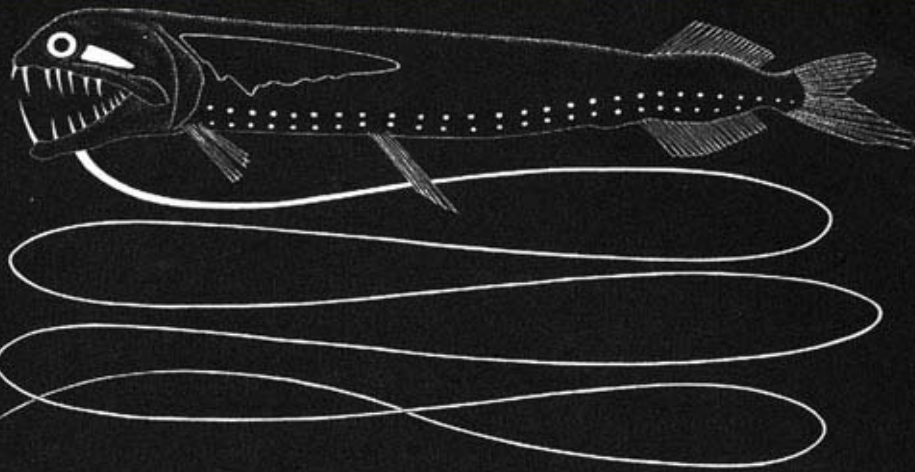
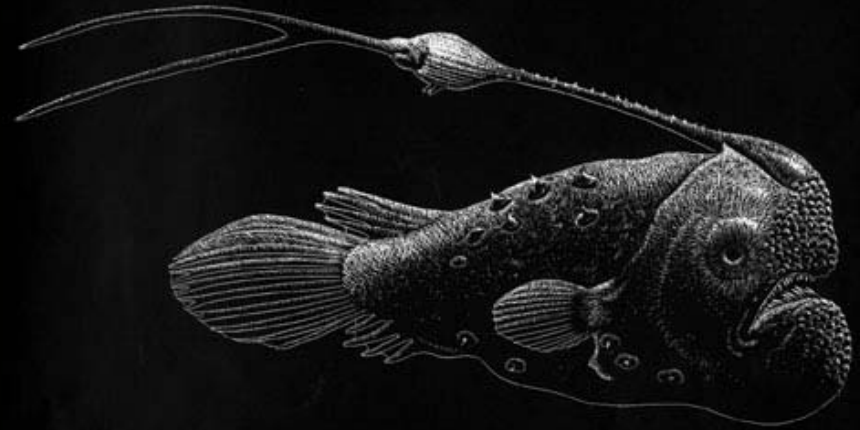
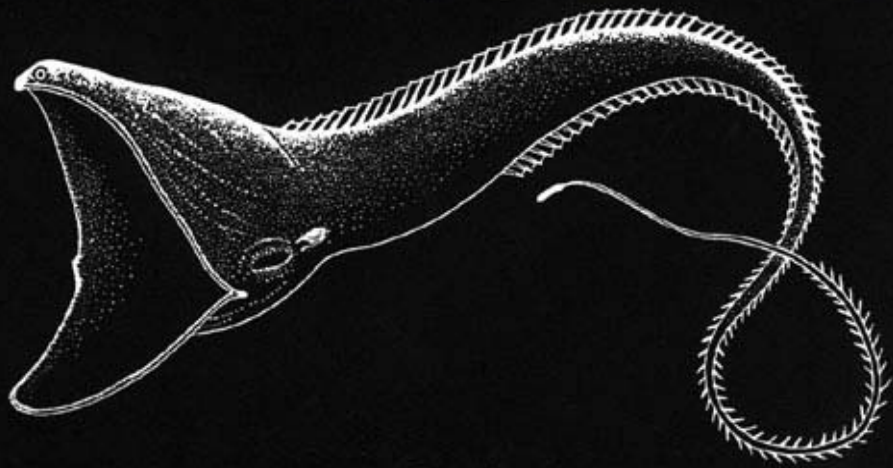


Porijeklo dubinskog bentosa

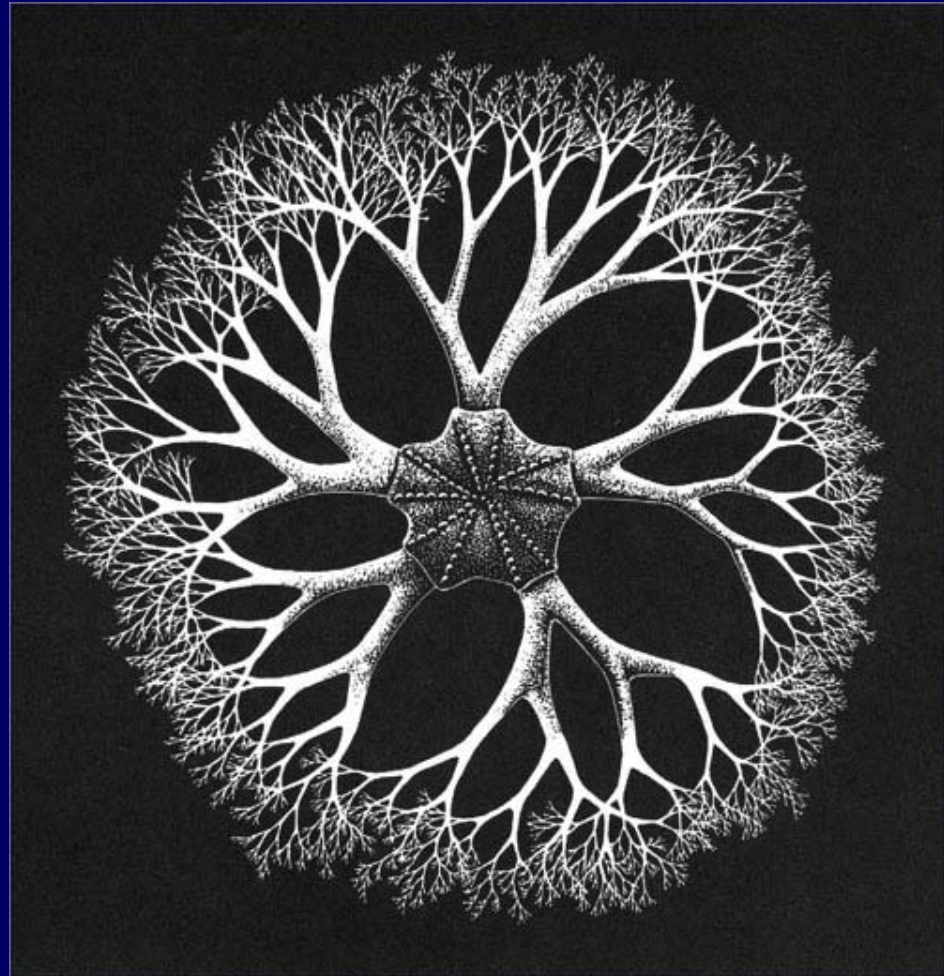
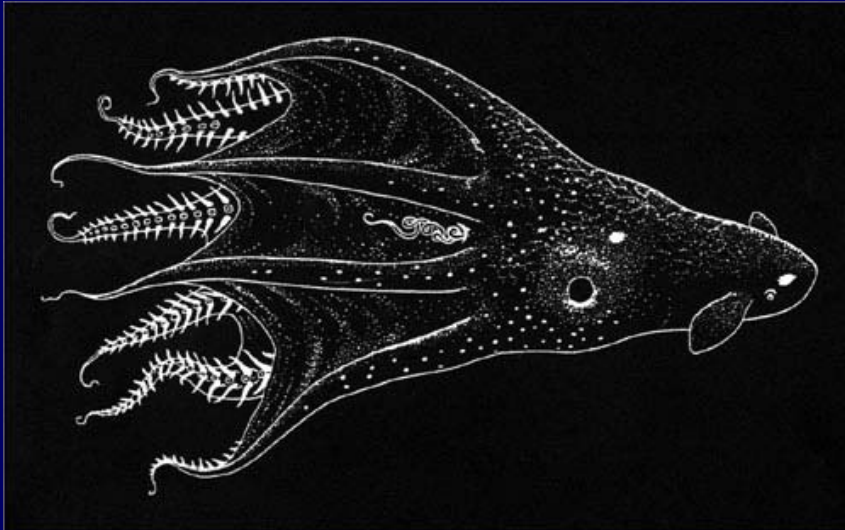
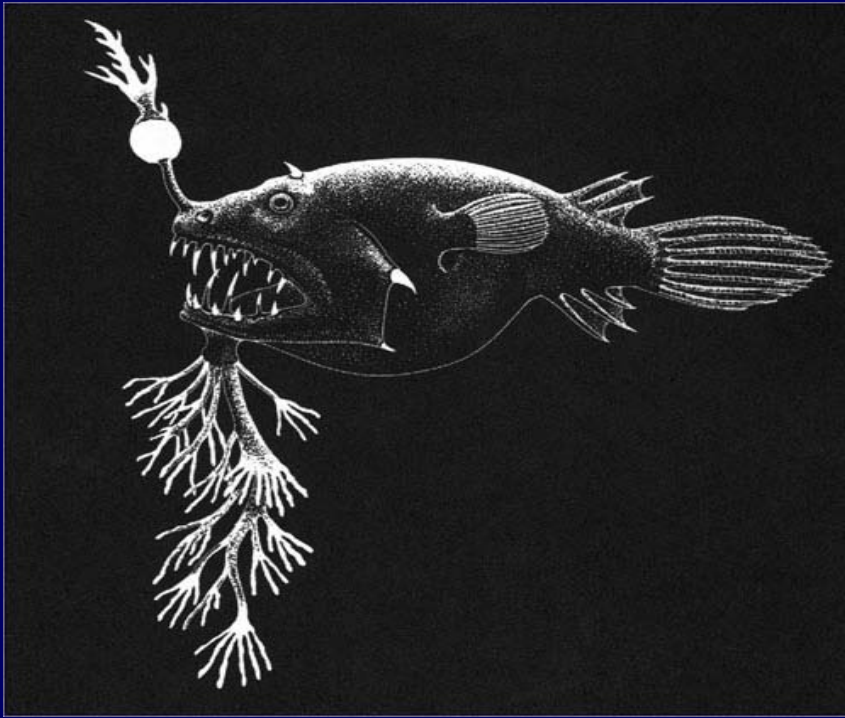
- Danas se smatra da dubinski bentos ima dvojako porijeklo:
 - Arktički ili antarktički oblici litoralnog bentosa su postali dubinski na srednjim geografskim širinama zbog njihove stenotermije (**ekvatorijalna submerzija**)
 - Migracije litoralnih oblika umjerenih i toplih mora prema velikim dubinama

M. Šolić: Ekologija mora

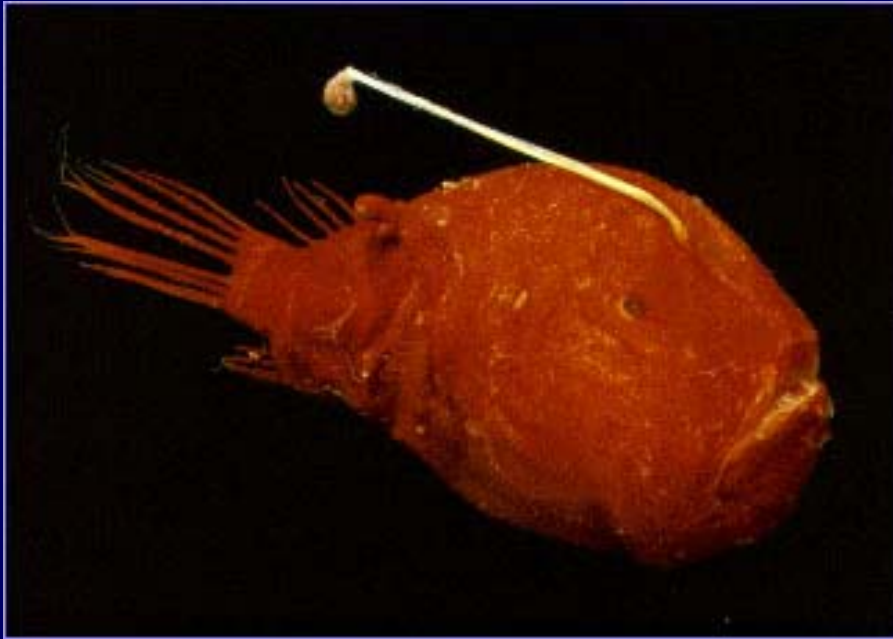




M. Šolić: Ekologija mora

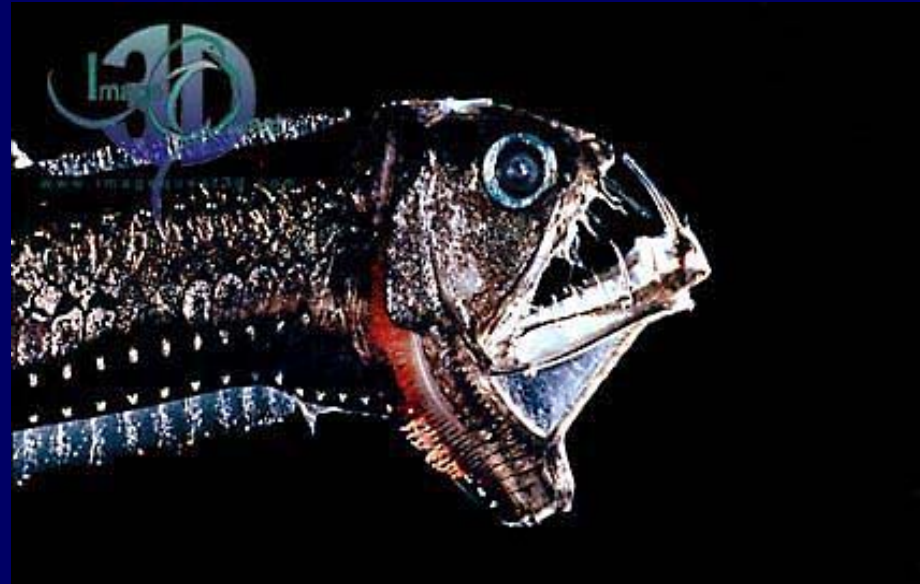








M. Šolić: Ekologija mora



M. Šolić: Ekologija mora





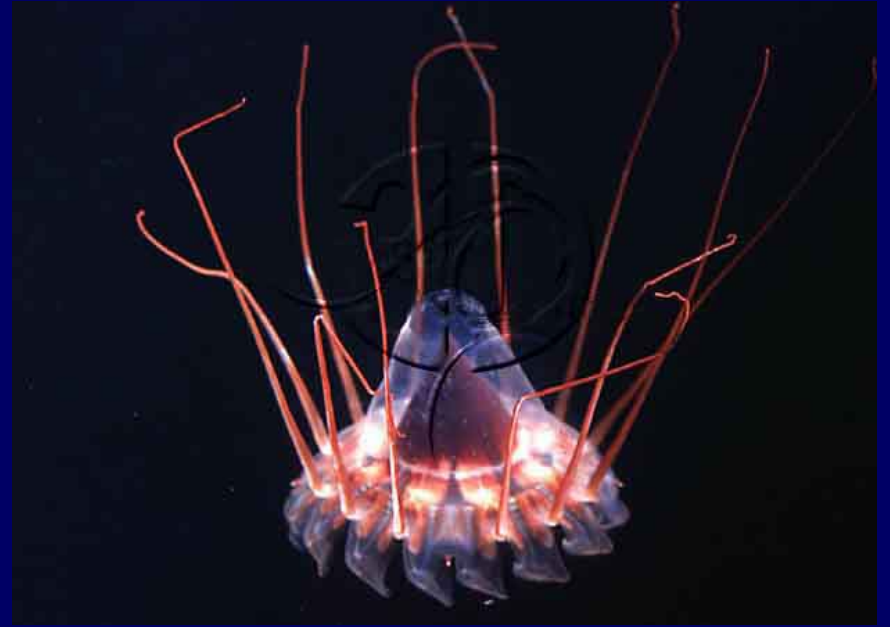
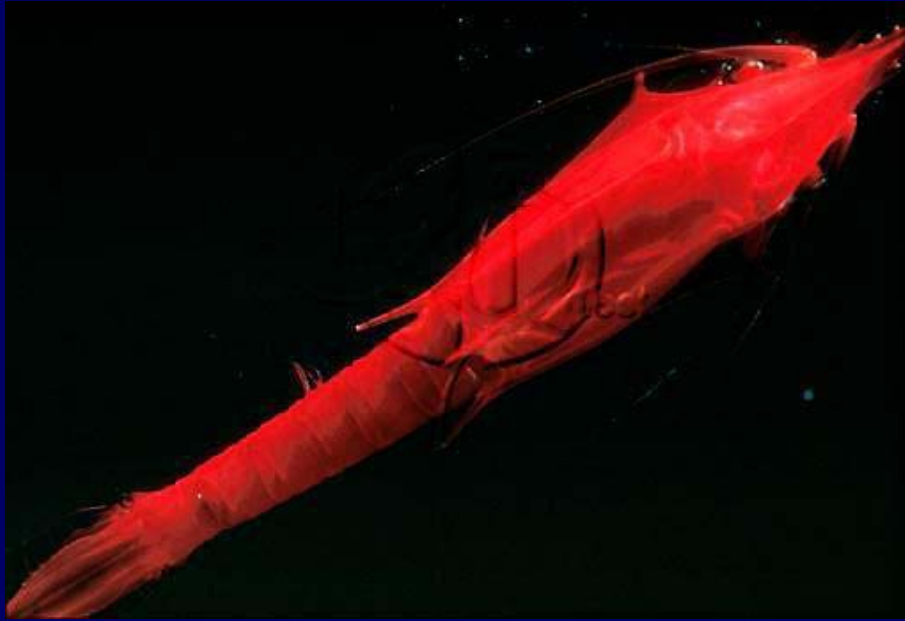


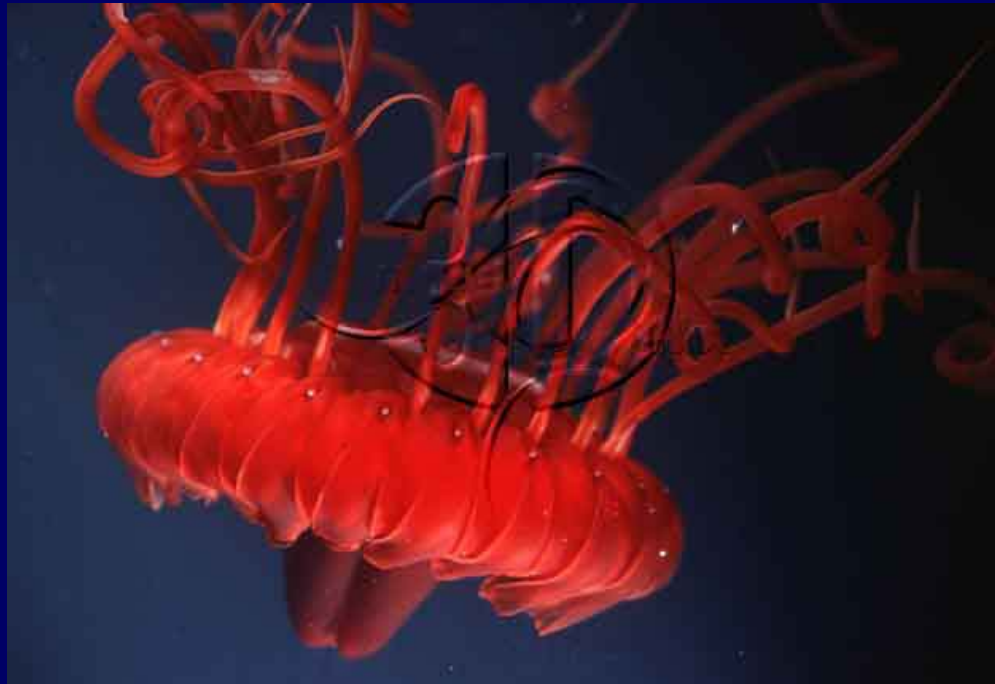
M. Šolić: Ekologija mora

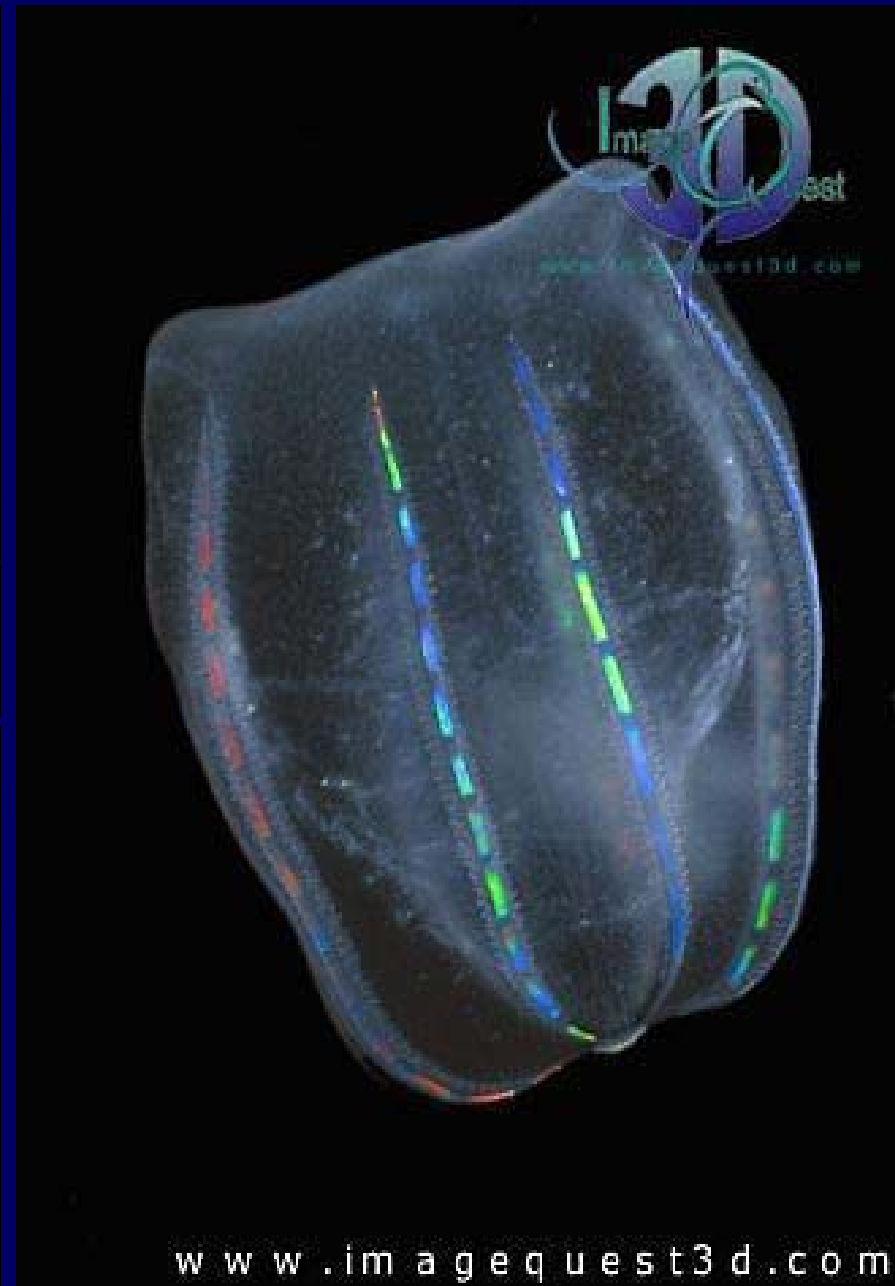


M. Šolić: Ekologija mora

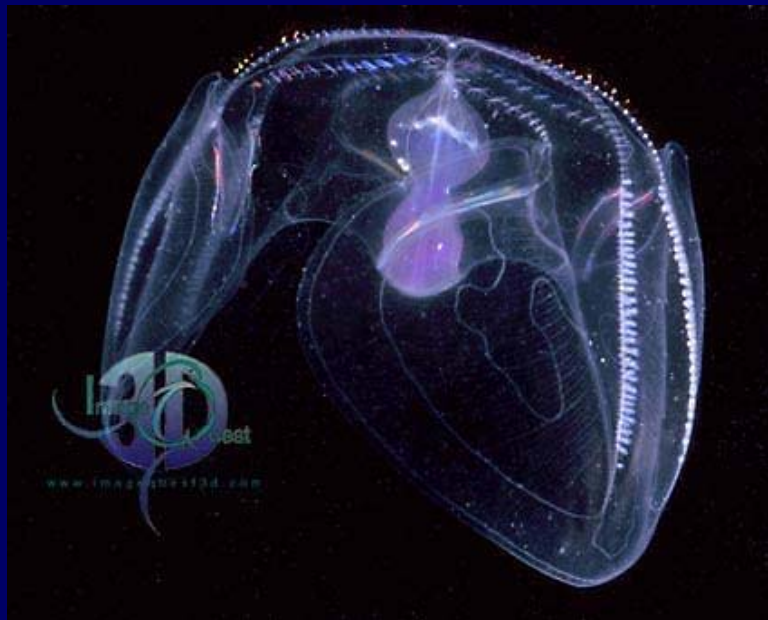








M. Šolić: Ekologija mora

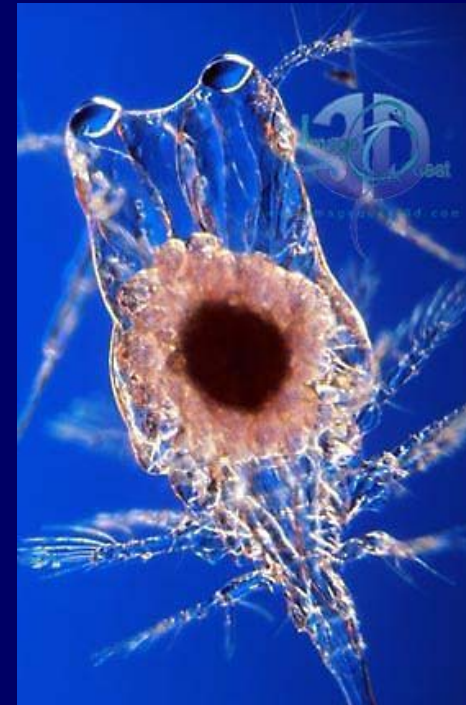
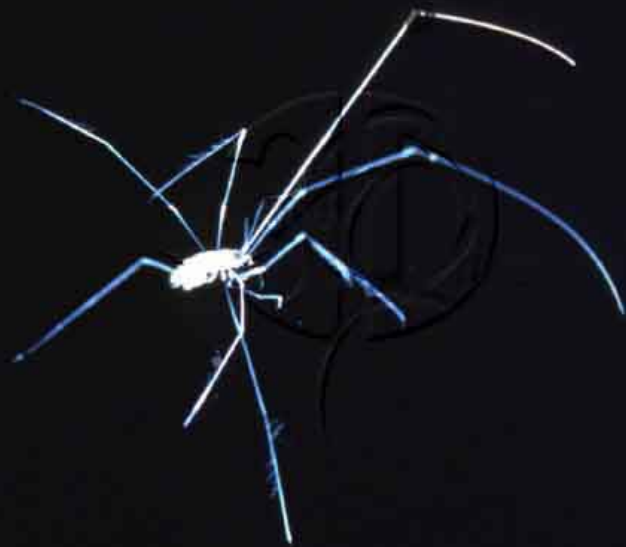




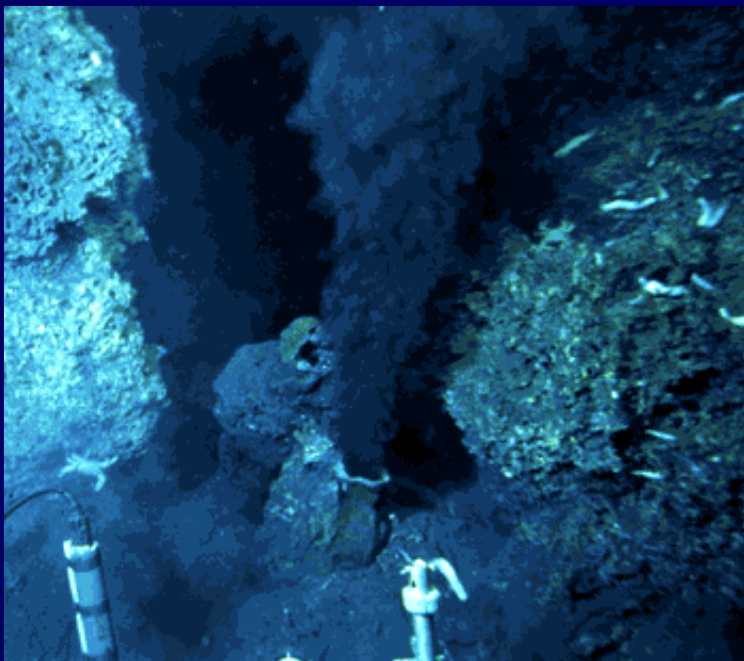
**Indijska lađica (Nautilus) i
jedrilac (Argonaut)**



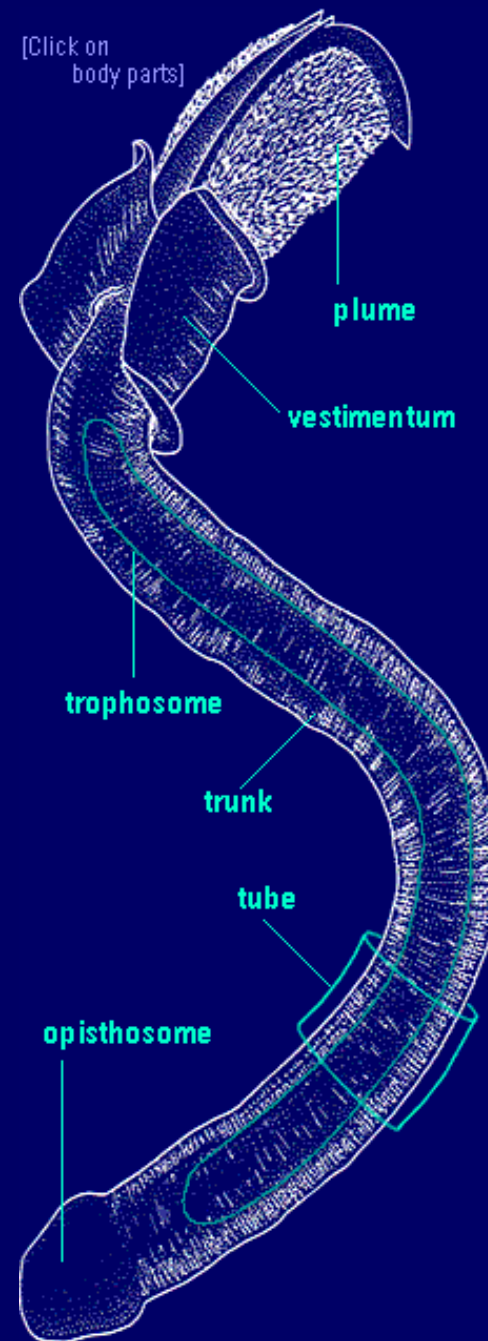
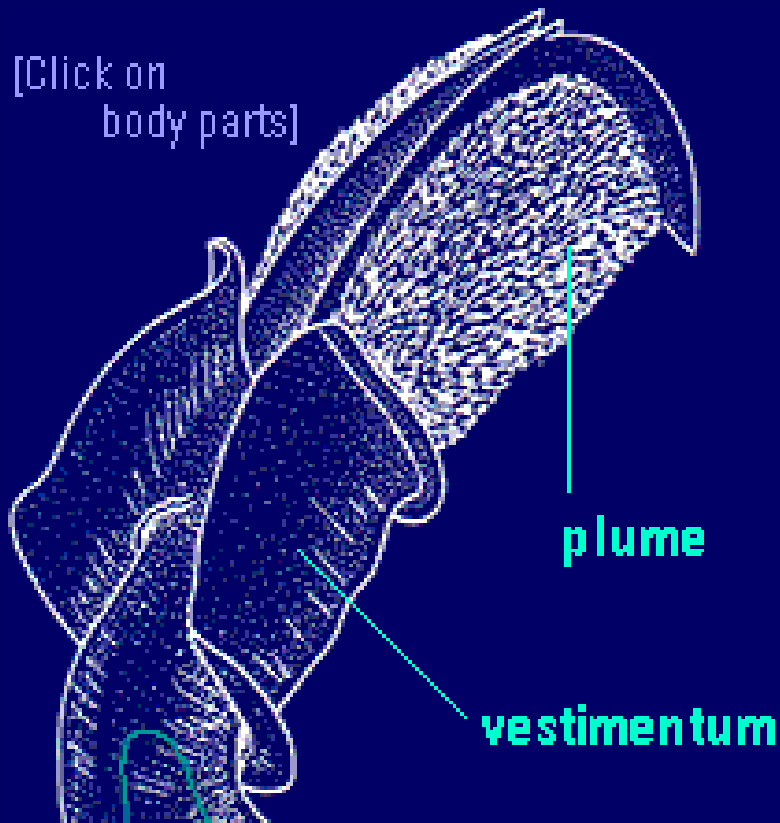
Dubinski izopod i amfipod



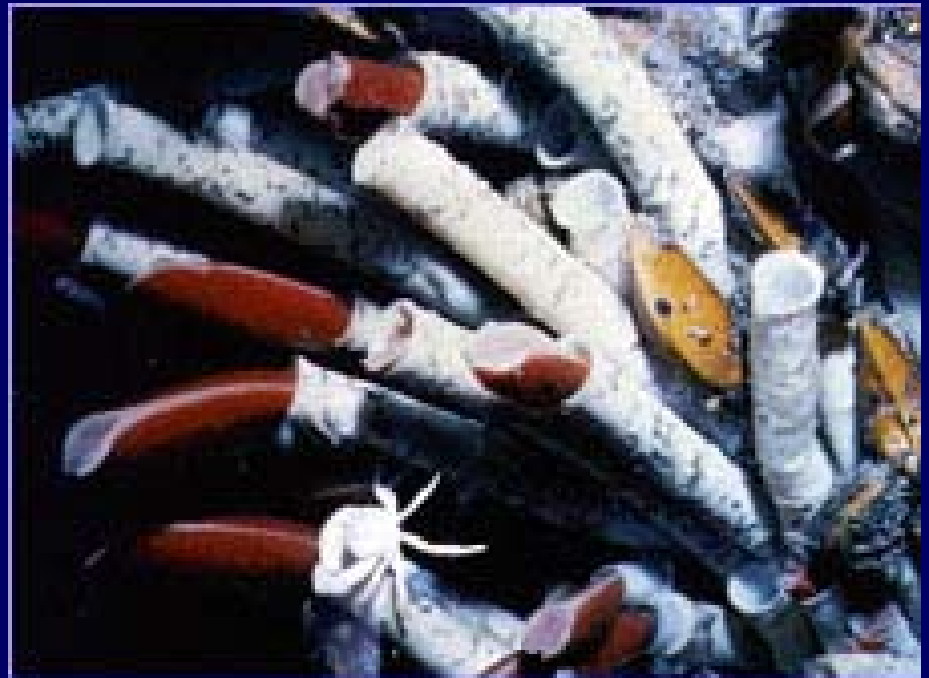
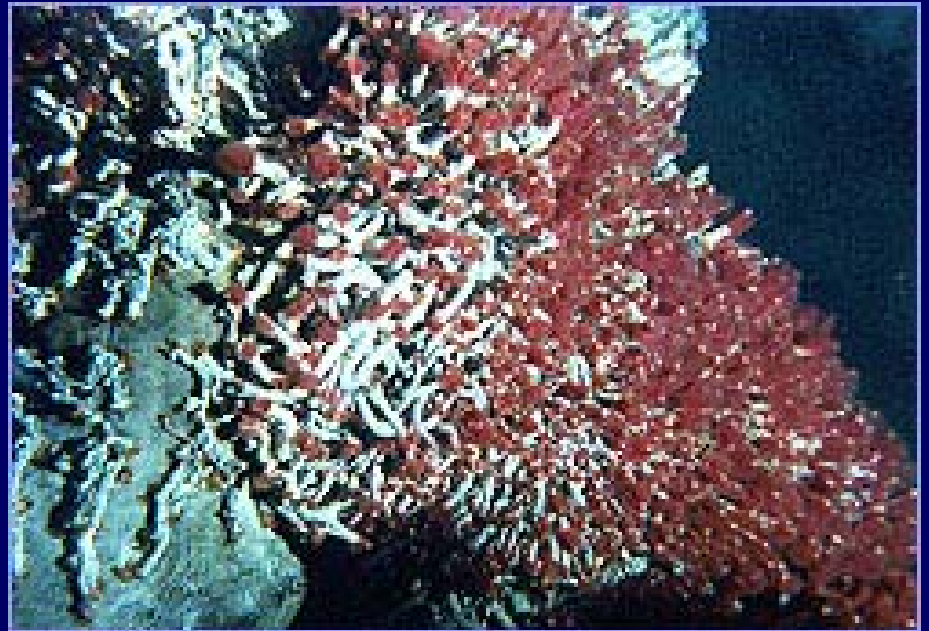
Fauna dubinskih termalnih izvora



Pogonophora (bradnjaci)



M. Šolić: Ekologija mora



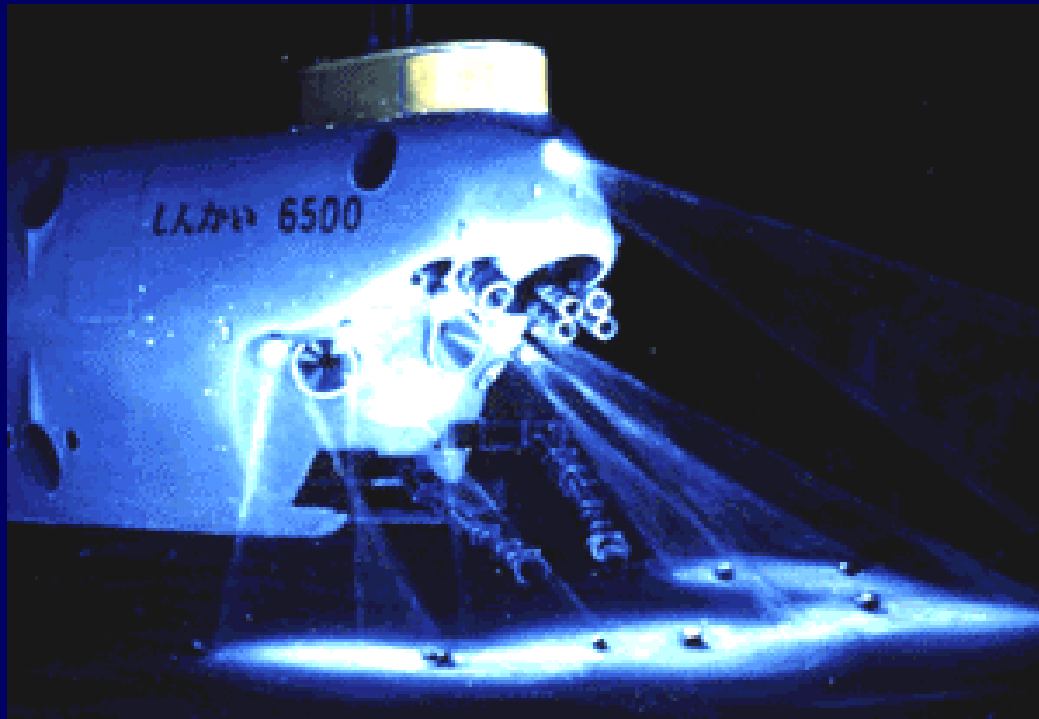
M. Šolić: Ekologija mora



M. Šolić: Ekologija mora

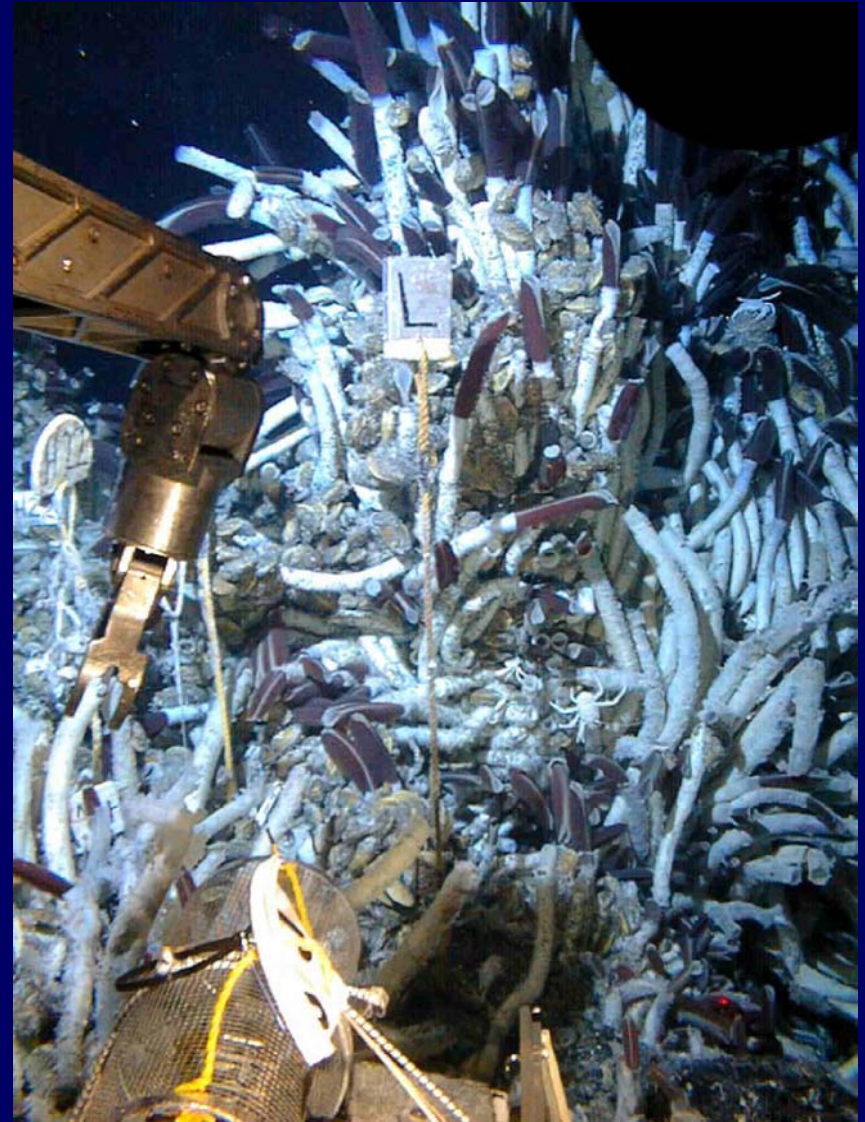
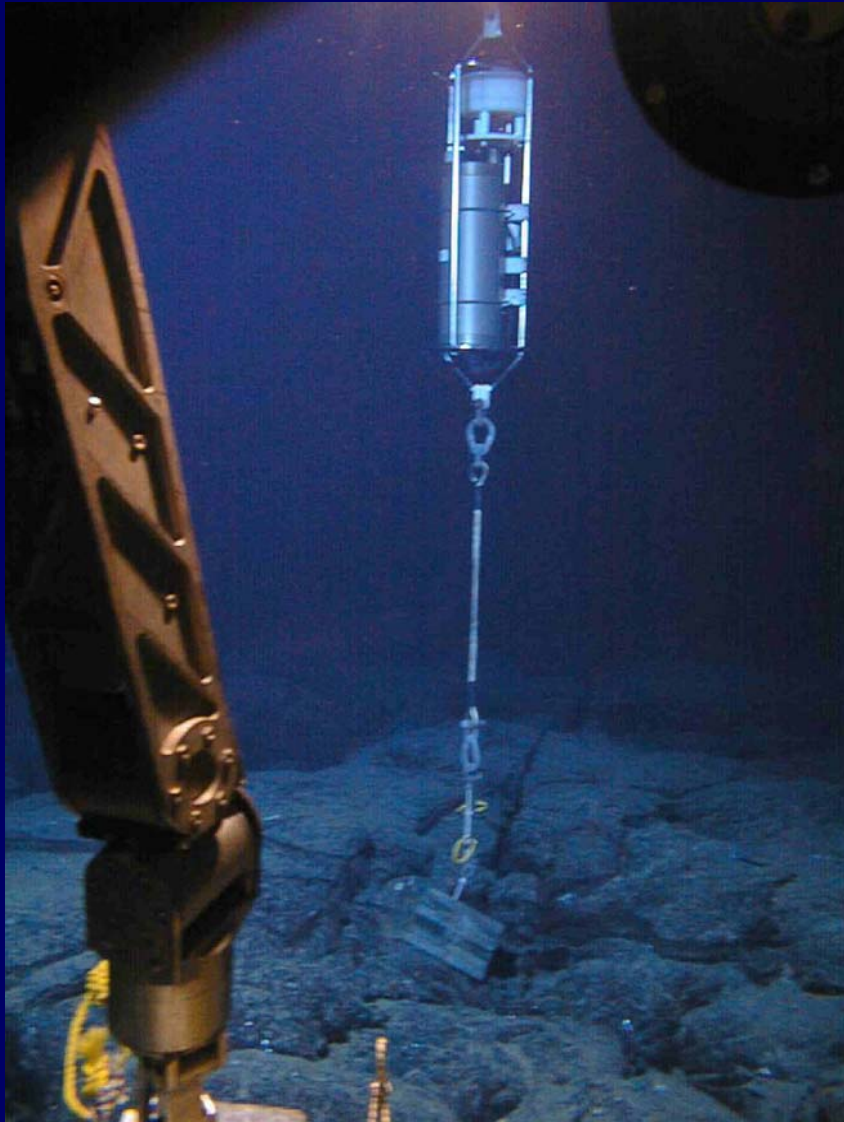


Istraživanje velikih dubina



Fitoplanktonska puma
dubina 2500m

Alvin-dubinsko uzorkovanje



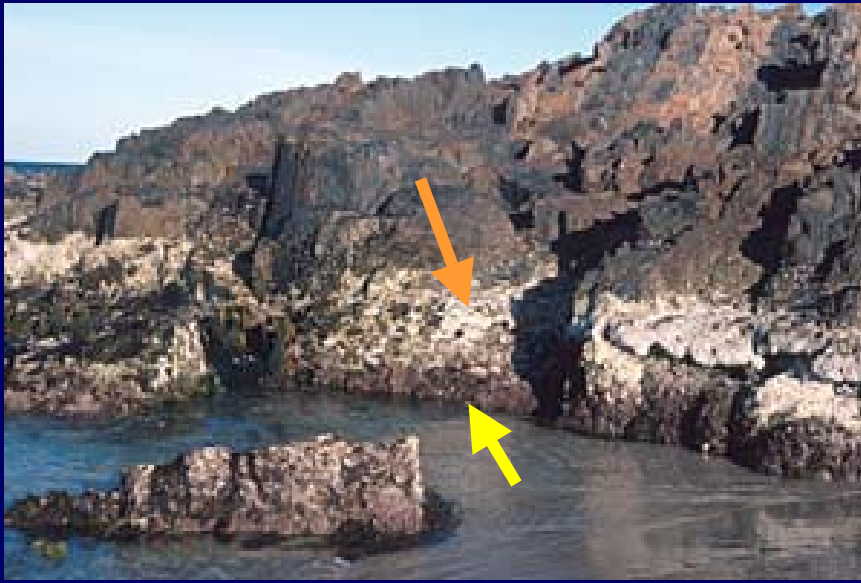
EKOLOGIJA BENTOSKIH ŽIVOTNIH ZAJEDNICA (BIOCENOZE)

Za razliku od pelagičkih zajednica koje je teže prostorno definirati, pa se one češće određuju funkcionalno kroz hranidbene odnose i trofičke kategorije, bentoske je zajednice mnogo lakše prostorno definirati zbog velikog broja sesilnih i slabo pokretnih vrsta, po čemu ekologija bentoskih zajednica ima puno dodirnih točaka s ekologijom biljnih zajednica na kopnu

Neki pojmovi iz ekologije bentoskih životnih zajednica

- **Enklava** – prisustvo jedne biocenoze na prostoru koji inače zauzima neka druga biocenoza (zbog uvjeta mikrostaništa ili nekog drugog razloga). Čest je slučaj postojanja enklava s jedne stepenice na drugoj, dakle kada se biocenoza s jedne stepenice dijelom prostire i na susjednu stepenicu
- **Facijes** – poseban izgled biocenoze koji se razvija lokalno kada prevladavanje pojedinih ekoloških faktora povlači za sobom bujan razvitak jedne vrste ili malog broja vrsta (bez obzira jesu li te vrste karakteristične za danu biocenozu ili nisu) s time da kvalitativni sastav biocenoze nije poremećen
- **Pojas ili centura** – facijesi uzrokovani stupnjem vlaženja karakteristični za supralitoralnu i mediolitoralnu stepenicu

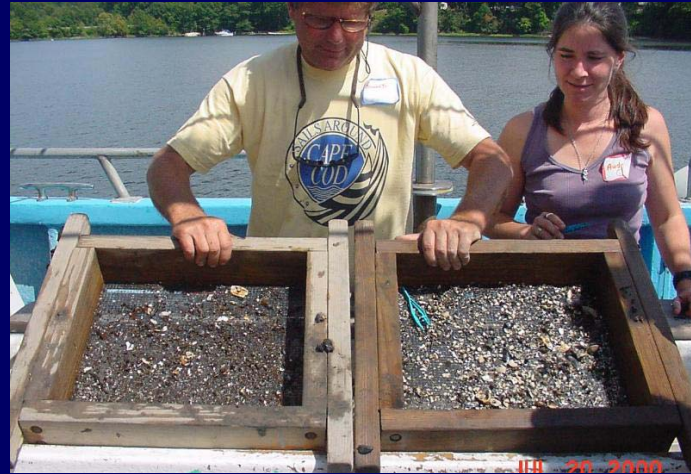
Facijesi – Pojasevi (Centure)



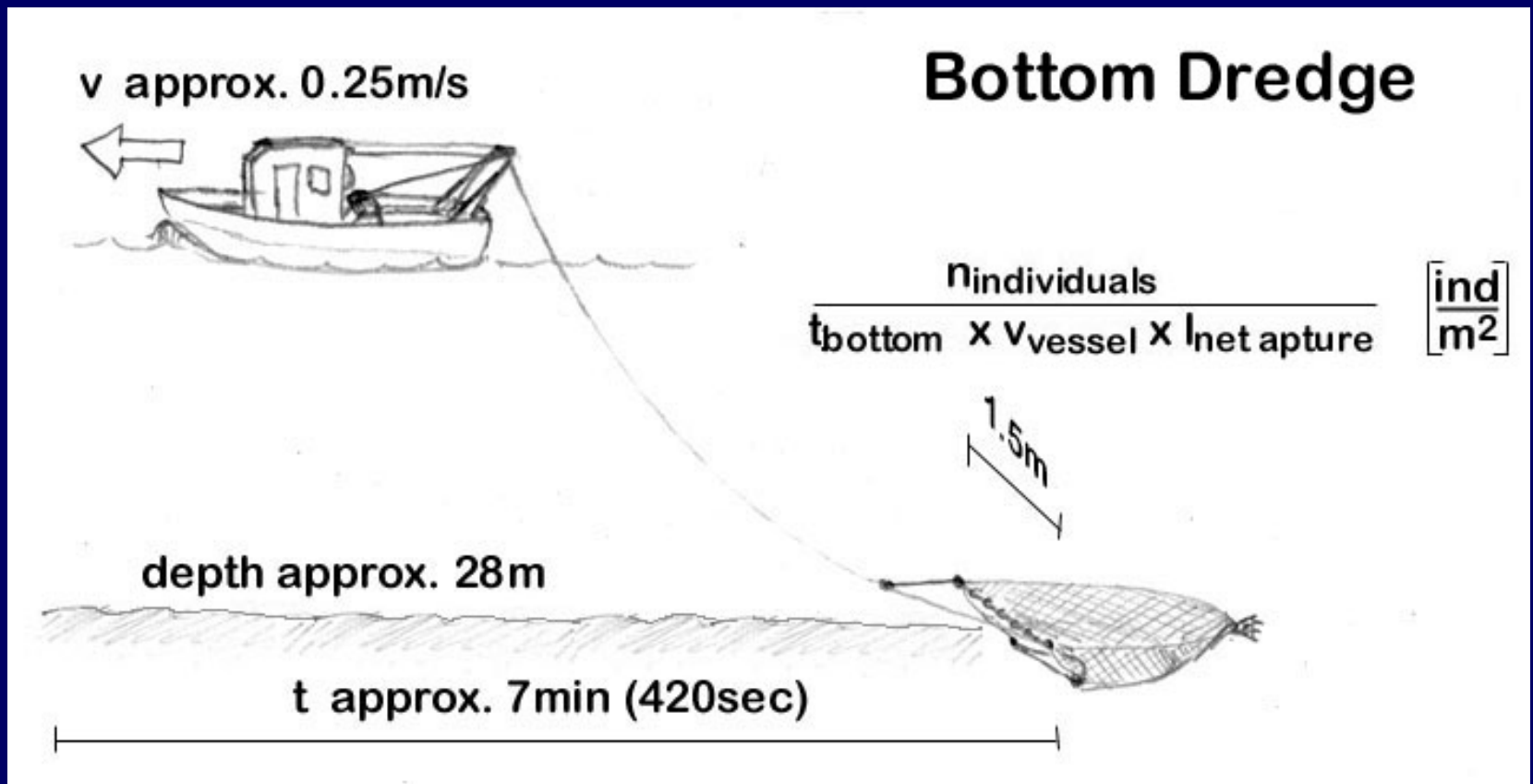
Vrste unutar pojedine bentoske biocenoze pripadaju u tri kategorije

- **Karakteristične vrste** – vrste koje preferiraju određeno stanište (biocenozu) i u njemu se redovito javljaju bez obzira na broj jedinki
- **Popratne vrste** – vrste čija je prisutnost u danoj zajednici isto tako normalno kao i u nekoj drugoj zajednici. Tu spadaju:
 - (A) Vrste lokalizirane na određenoj stepenici (karakteristične za stepenicu)
 - (B) Vrste pokazatelji određenog edafskog faktora (nagib obale, izloženost obale itd.)
 - (C) Indiferentne vrste koje su široko rasprostranjene
- **Slučajne vrste** – vrste koje su karakteristične za neku drugu biocenozu, ali su u malom broju povremeno prisutne u nekoj drugoj biocenozi

Kvalitativne i kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

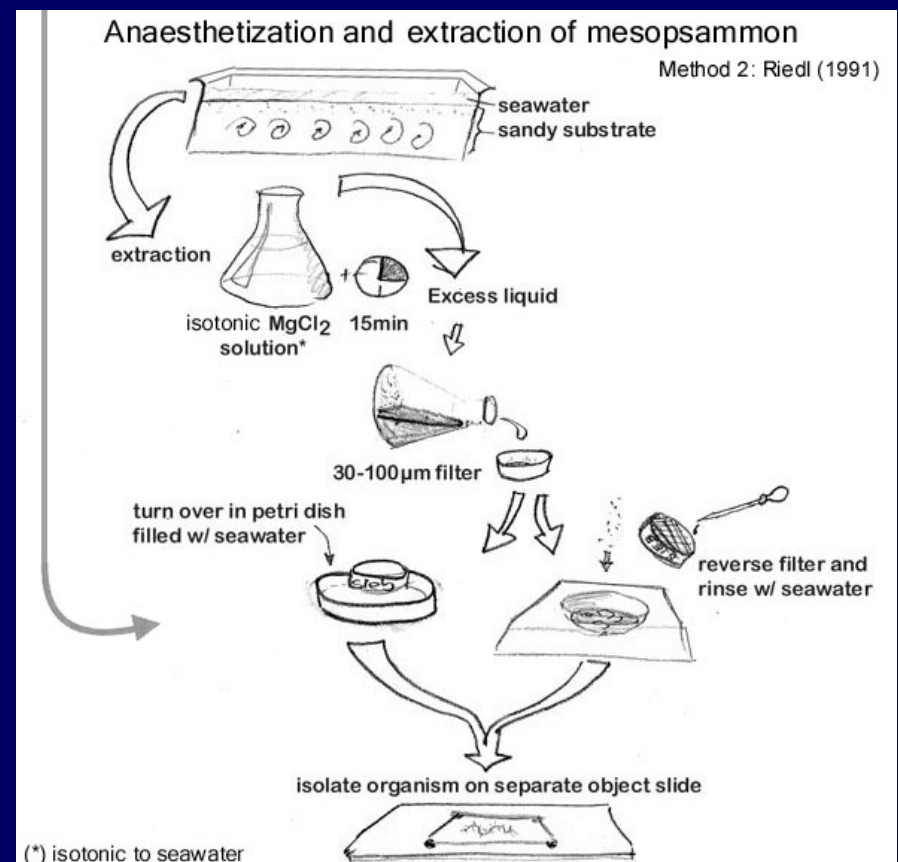
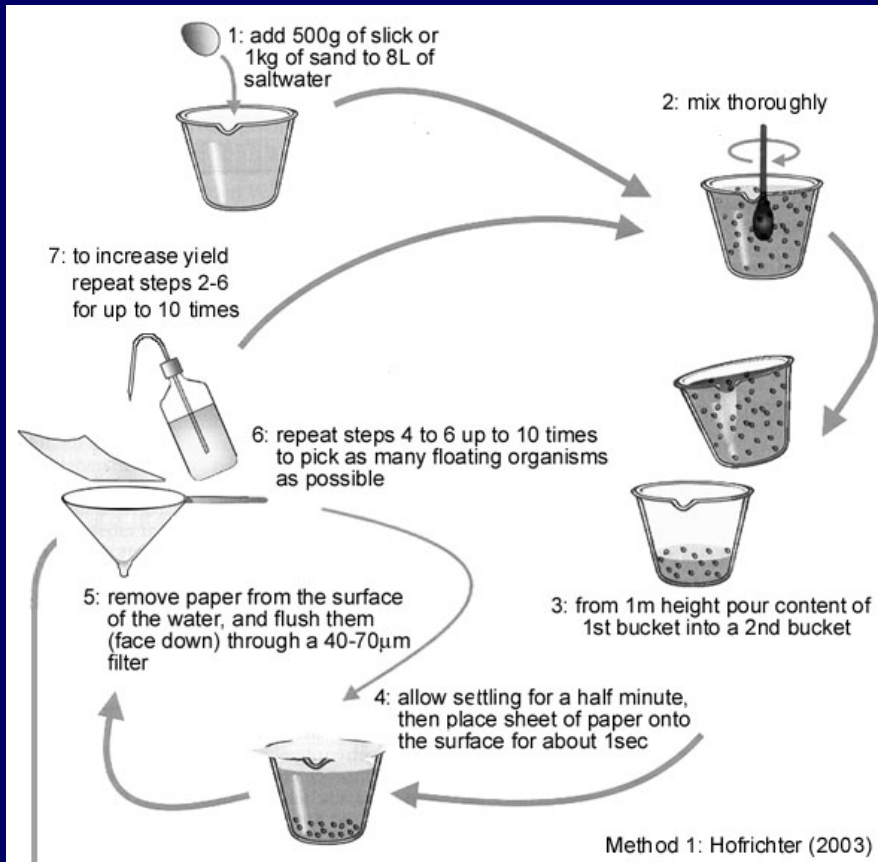


Kvalitativne i kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica



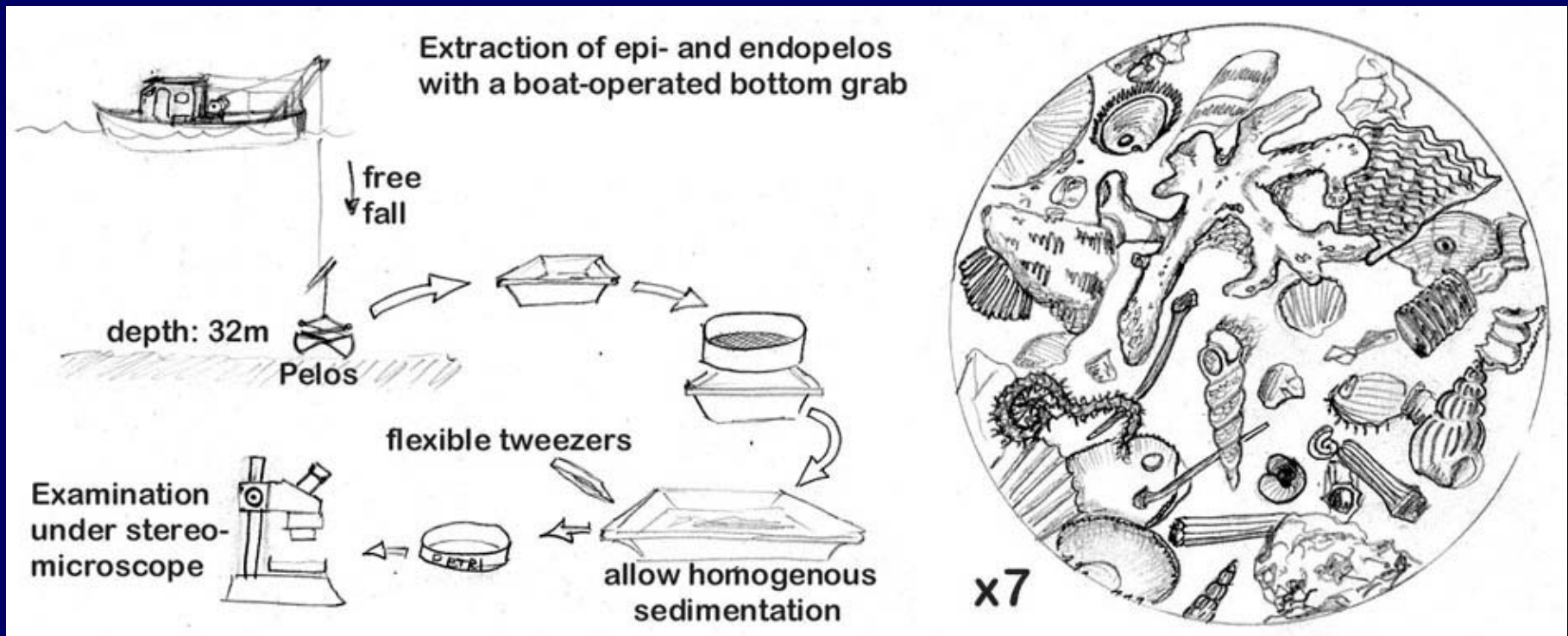
Kvalitativne i kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

Pijesak - analiza



Kvalitativne i kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

Mulj - analiza



Kvalitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

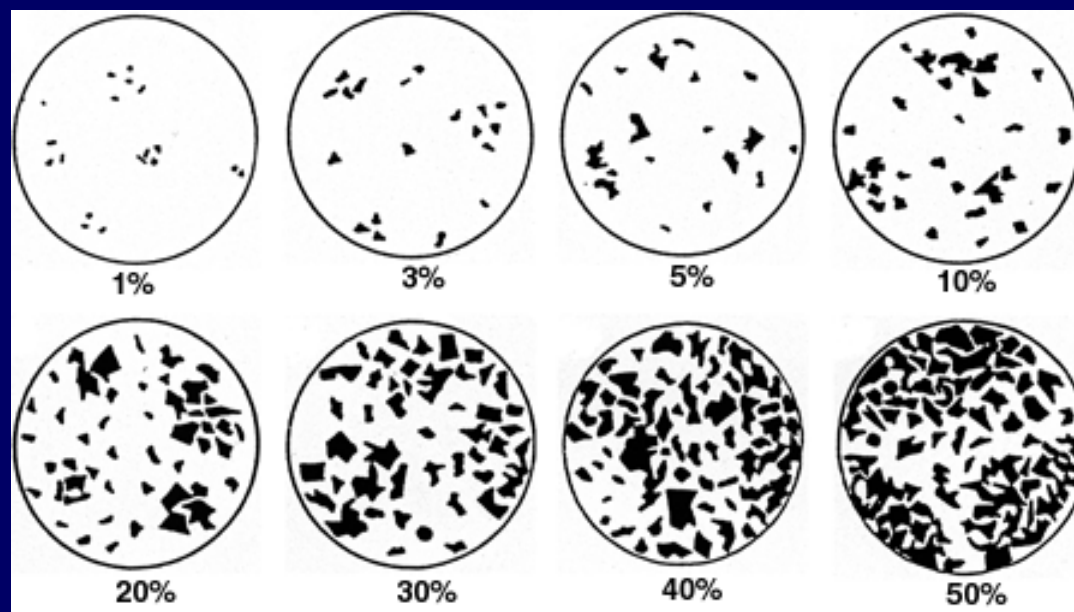
- Kvalitativna metoda uključuje komparaciju popisa vrsta sakupljenih na različitim tipovima dna, tako da se za svaki tip traže karakteristične vrste, pomoću kojih se prostorno razgraničavaju biocenoze. Pri tome se također trebaju uzeti u obzir i abundancije vrsta
- Kod čvrstih je dna uobičajena metoda **socioloških snimki** koja podrazumijeva upotrebu dviju ljestvica od kojih je svaka stupnjevana od 1 do 5, a odnose se na kategorije **abundancija-dominacija** i **socijabilnost**
- Broj jedinki svake od vrsta u biocenozi predstavlja njenu **abundanciju** (obilje), dok taj broj izražen kao postotak u odnosu na sveukupni broj jedinki svih vrsta u biocenozi predstavlja **dominantnost** te vrste

Abundancija – dominacija:

+	Nikakva pokrovnost
1	$< 1/20$ površine pokriveno naseljem
2	$1/20 - 1/4$ površine pokrivena naseljem
3	$1/4 - 1/2$ površine pokrivena naseljem
4	$1/2 - 3/4$ površine pokriveno naseljem
5	$> 3/4$ površine pokriveno naseljem

Socijabilnost:

1	Izolirane jedinke
2	↓
3	
4	
5	Kompaktno naselje



Kvocijent sličnosti

- U razgarničavanju dviju biocenoza se često koristi **kvocijent sličnosti (QS)** kojim se uspoređuju dva naselja A i B od kojih svako naselje ima svoje vrste a i b, te zajedničke vrste c
- Formulu za izračunavanje kvocijenta sličnosti dao je Sørensen (1948):

$$\text{QS} = (2c/(a + b)) \times 100$$

- Gamulin Brida (1960, 1962) predlaže sličan kvocijent sličnosti koji uključuje i obilje (abundancije) vrsta:

$$\text{QS}_1 = (2c_1/(a_1 + b_1)) \times 100$$

Kvocijent sličnosti

- Abundanciju svake od vrsta Gamulin-Brida izražava stupnjem abundancije koji je određen na temelju prosječnog broja primjeraka:

Od 0 do 0.49 primjeraka	rr = vrlo rijetka vrsta
Od 0.5 do 0.99 primjeraka	r = rijetka vrsta
Od 1 do 9.99 primjeraka	+ = obično prisutna vrsta
Od 10 do 99.99 primjeraka	c = česta vrsta
Od 100 do 499.99 primjeraka	cc = vrlo česta vrsta
> 500 primjeraka	ccc = vrsta prisutna u velikom broju

- Što su različitiji ekološki uvjeti u kojima žive dva naselja A i B, to će biti veće razlike između QS i QS_1

Kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

Metoda probnih površina (probni kvadrata)



Kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

Metoda probnih volumena – kvantitativna proučavanja biocenoza pomičnih supstrata temelje se na poznatom volumenu uzorkovanog sedimenta što se može obaviti dredžama ili češće grabilima i box corerima

Grabilo



Box corer



Kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

- Danski istraživač Petersen (1914, 1915) je uočio da se dna mogu puno bolje okarakterizirati malim brojem vrsta koje po količini čine bitan dio zajednice, nego dugačkim popisima vrsta od kojih većina nisu karakteristične
- Takve odabrane vrste (“pilot-vrste”) moraju zadovoljavati sljedeće uvjete:
 - (1) Trebaju biti abundantne kako bi se često lovile grabilom
 - (2) Ne smiju biti prisutne sezonski
 - (3) Trebaju biti homogeno raspoređene po dnu a ne skupljene u hrpama
- Petersen je predložio probnu površinu od 0.25 m^2 , premda se danas koriste površine različitih veličina (npr. 0.1 , 0.2 , 1 m^2 itd, po principu veća dubina – veća probna površina

Kvantitativne metode proučavanja bentoskih zajednica

- Količina ukupnog organskog materijala sakupljenog iz određenog volumena sedimenta, ili sa određene površine dna može se izraziti kao:
 - (1) **Svježa (bruto) težina** – težina površno (na zraku) osušenih organizama
 - (2) **Suha težina** – težina nakon žarenja na 110°C do konstantne težine

Pojmovi: gustoća, učestalost i bioindeks (Vatova, 1949)

- **Gustoća** – srednji broj primjeraka po jedinici površine (volumena)
- **Učestalost (frekvencija)** – broj jedinki jedne vrste u odnosu na sveukupni broj jedinki svih vrsta
- **Bioindeks** – broj jedinki jedne vrste podjeljen s ukupnim brojem vrsta. Visoki bioindeksi (> 40) su karakteristični za biocenoze s malobrojnim vrstama, ali koje su bogate jedinkama (nizak indeks raznolikosti). Niski bioindeksi (< 10) ukazuju na veću raznolikost vrsta (čest slučaj u Mediteranu)