

Populacije morskih organizama



Populacije morskih organizama

1. Struktura populacija
2. Dinamika populacija
3. Strategije u produženju vrste

Struktura populacija

1. Prostorna struktura
2. Dobna (uzrasna) struktura

Prostorna struktura populacija

- Prostorna struktura populacija uključuje tri glavna elementa:
 - 1. **Distribucija** (rasprostranjenost) – definira granice unutar kojih populacija egzistira (areal), tj. geografski i ekološki raspon rasprostranjenja
 - 2. **Disperzija** (raspršenost) – definira raspored jedinki u prostoru u odnosu jedne prema drugoj
 - 3. **Gustoća** (koncentriranost jedinki) – izražava broj jedinki (ili biomasu) po jedinici prostora (volumena)

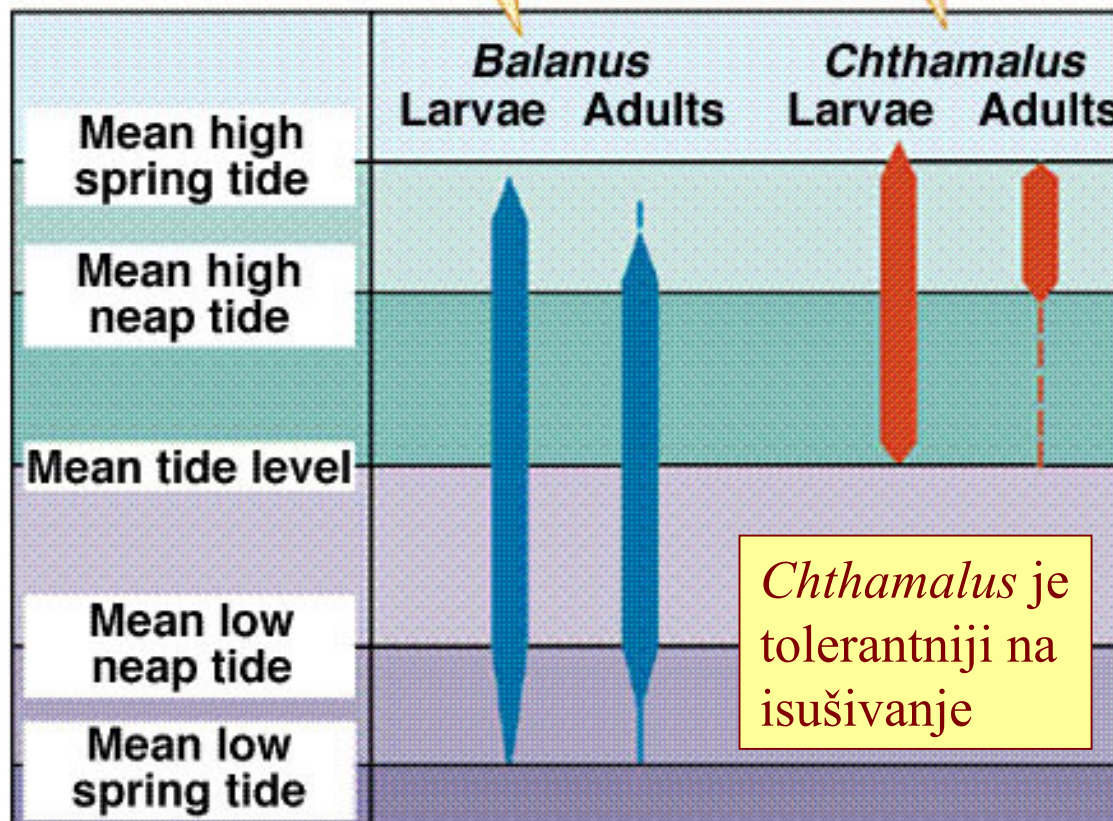
Geografska distribucija populacija

- Malo je morskih okoliša na Zemlji u kojima nema živih organizama, ali isto tako ne postoji nijedna vrsta koja može tolerirati sve morske okoliše na Zemlji
- S obzirom da su za svaku vrstu na Zemlji neki okoliši previše topli, neki previše hladni, neki previše slani itd., možemo kazati da je **fizički okoliš taj koji ograničava geografsku distribuciju vrsta**

Intertidal Distribution

Balanus balanoides larvae settle throughout intertidal zone but survive to adults mainly in middle to lower intertidal zones.

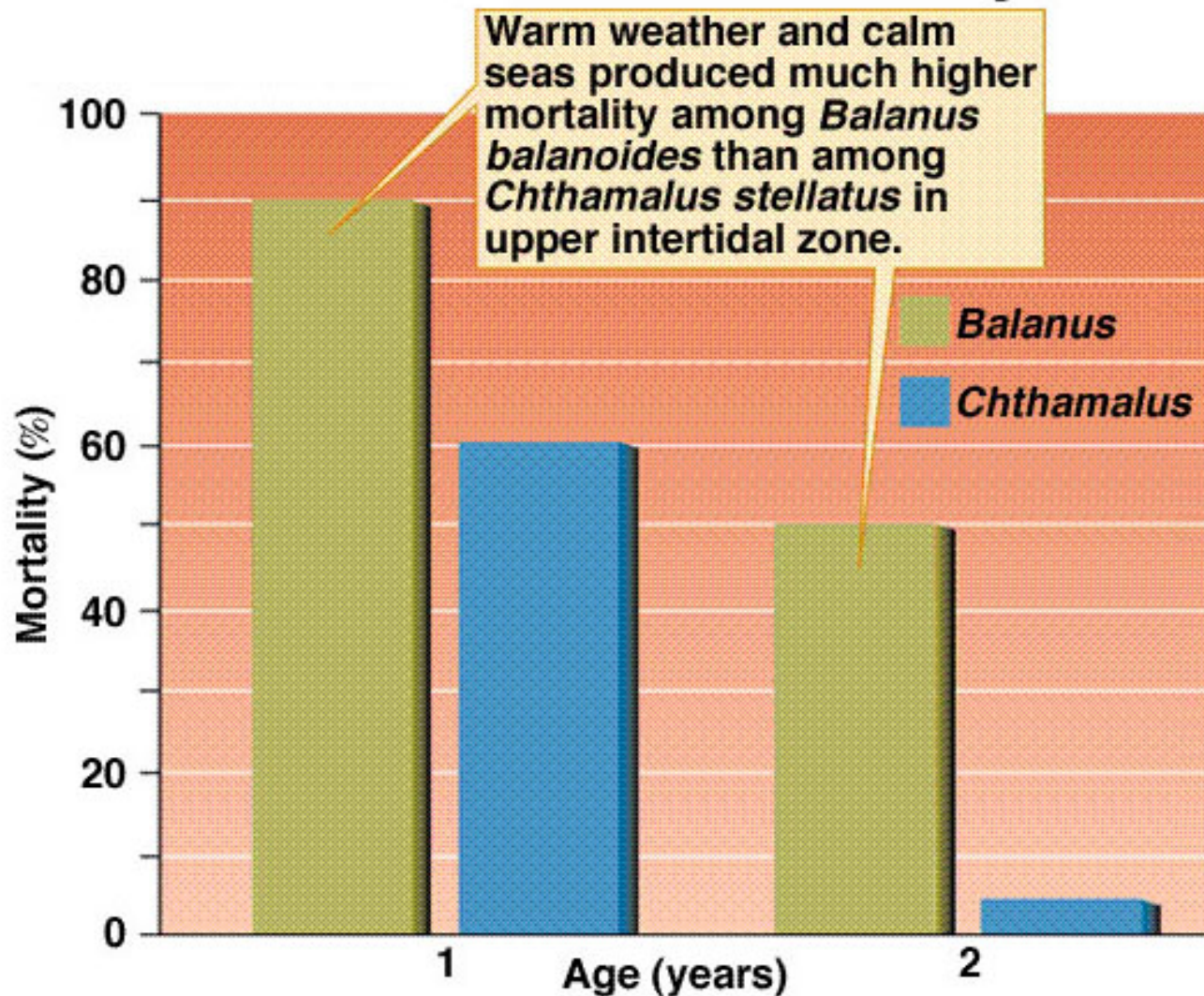
Chthamalus stellatus larvae settle in middle and upper intertidal zones but survive to adults mainly in upper intertidal zone.



Distribucija dviju vrsta rakova vitičara unutar zone plime i oseke

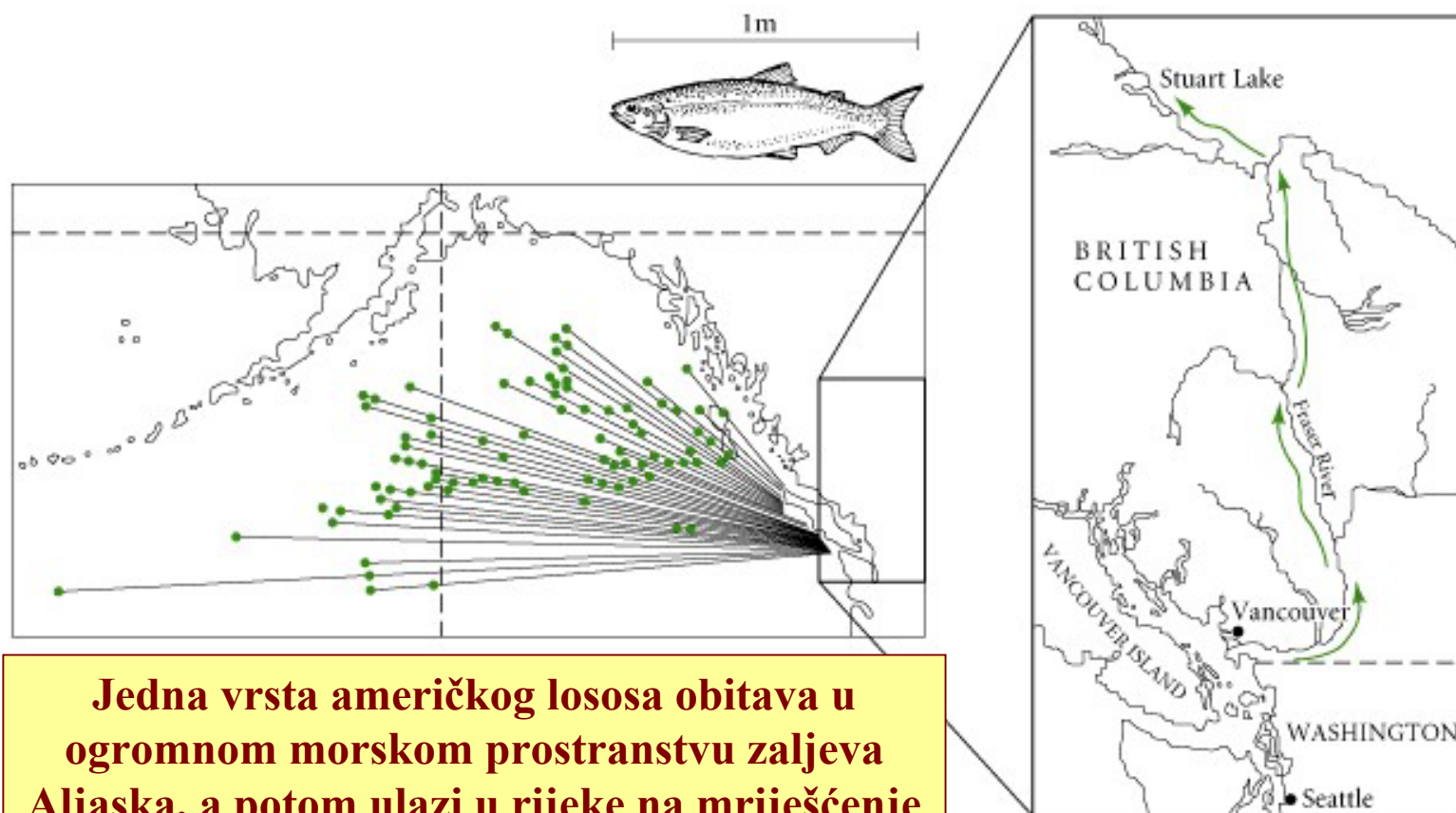
Chthamalus je tolerantniji na isušivanje

Intertidal Mortality



U mirnim meteorološkim uvjetima razina mora rjeđe dospjeva do gornje zone plime i oseke, pa *Balanus* trpi veći mortalitet

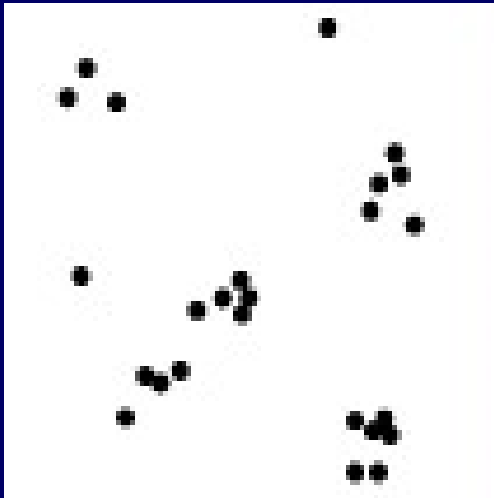
Distribucija populacija uključuje sva područja koja ta vrsta okupira tijekom čitavog životnog ciklusa (**areal aktivnosti**). Na primjer: geografski raspon jegulje ne uključuje samo rijeku u kojoj živi, već i morska prostranstva kojima putuje na mriješćenje (premda se to događa samo jedanput tijekom njihovog života)



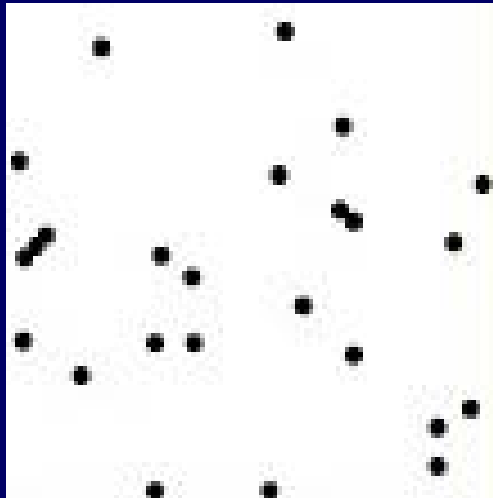
Jedna vrsta američkog lososa obitava u ogromnom morskom prostranstvu zaljeva Aljaska, a potom ulazi u rijeke na mriješćenje

Disperzija jedinki u populaciji

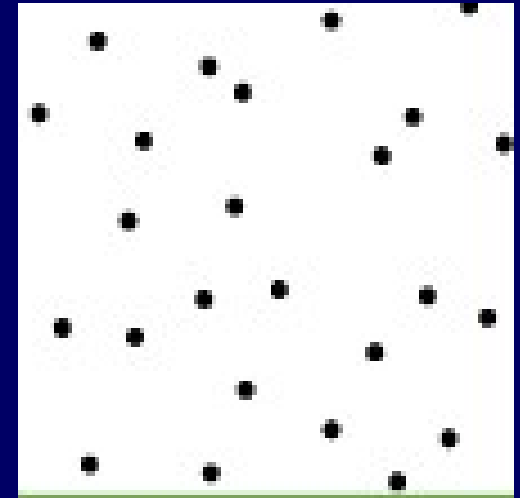
**GRUPNA ili
HRPIČASTA**



SLUČAJNA

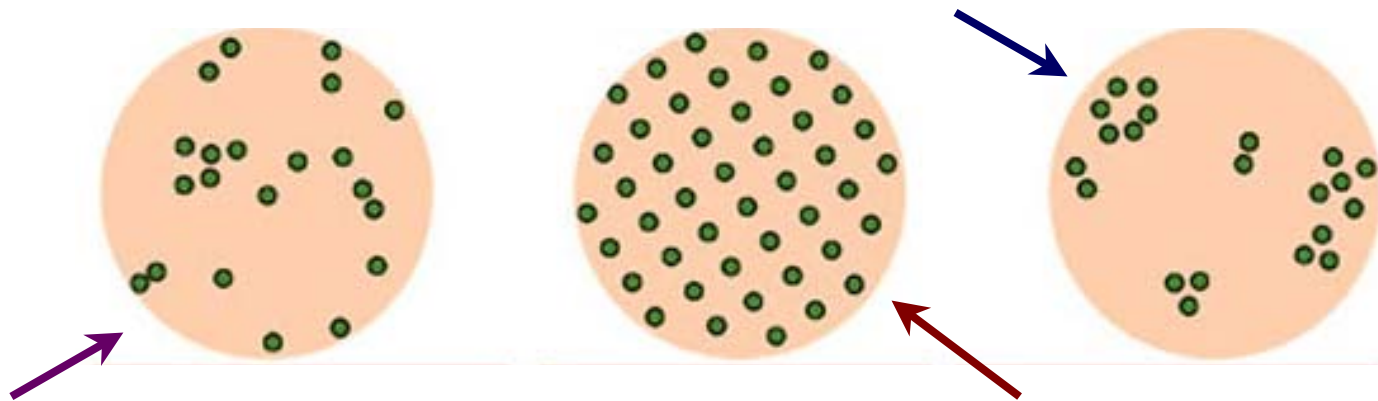


RAVNOMJERNA



Hrpičasta disperzija je najčešća u prirodi i može biti rezultat:

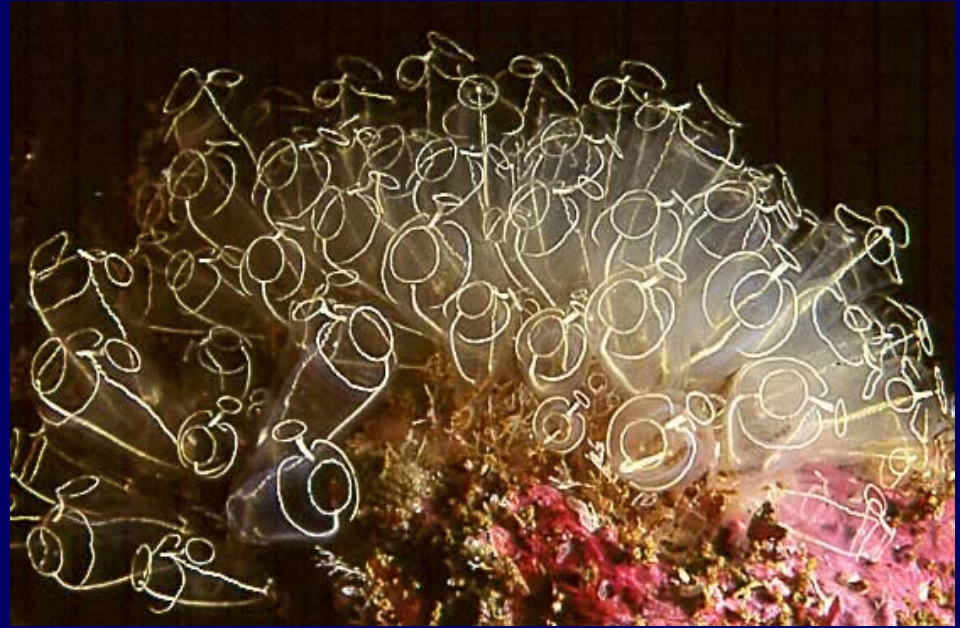
1. Socijalnog okupljanja jedinki (parenje, obrana)
2. Hrpičaste distribucije resursa
3. Tendencije potomaka da ostaju uz roditelje (kolonije, porodice)
4. Okupljanja na pogodnom staništu (zaklon)
5. Mutualističkih interakcija



Slučajna disperzija ukazuje na nepostojanje interakcija između organizama. Moguća je u staništima s obiljem hranjiva

Ravnomjerna disperzija (hiperdiseprzija) je često rezultat antagonističkih odnosa između jedinki ili održavanja minimalne udaljenosti između jedinki (npr. teritorijalno ponašanje kod životinja itd.)

M. Šolić: Ekologija mora



Veličina i gustoća populacija



Veličina populacije
određena je brojem
jedinki u populaciji

Gustoća populacije
izražava se brojem
jedinki po jedinici
površine ili
volumena

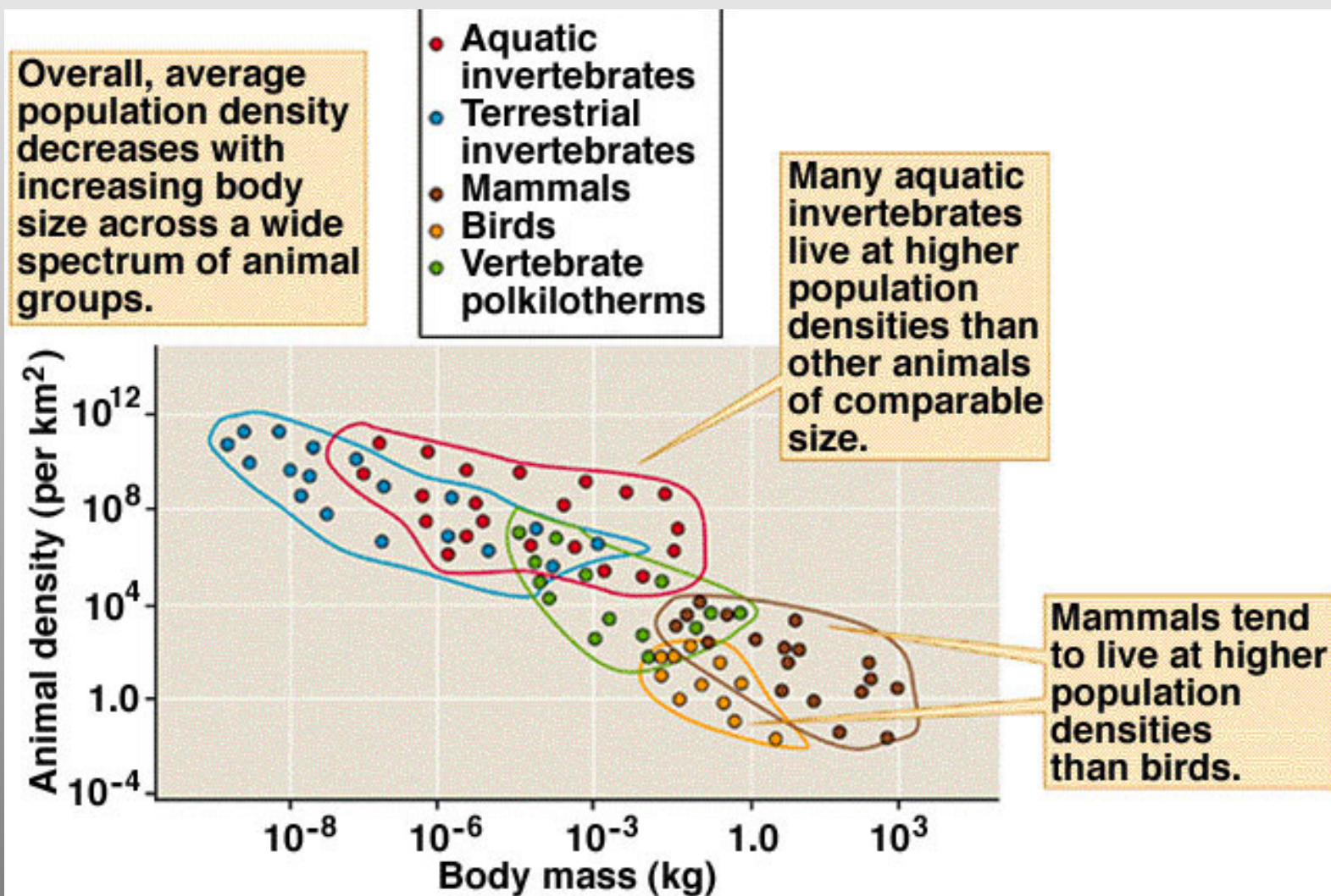
Rijetke i česte vrste

Vrsta može biti rijetka na tri načina:

1. Mali geografski raspon
2. Mali raspon prikladnih staništa
3. Male lokalne populacije



Veličina tijela i gustoća populacija



Metode procjene gustoće populacije

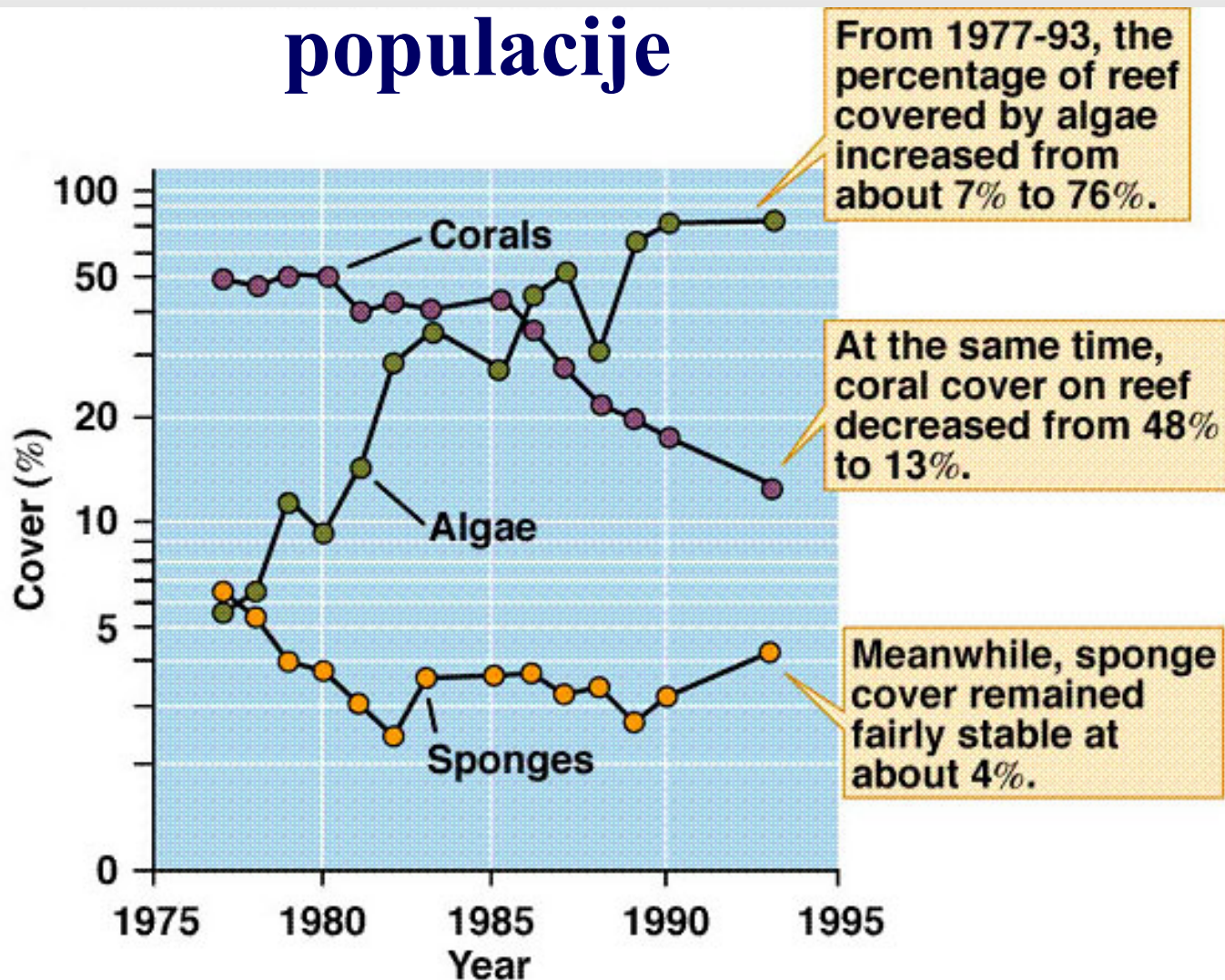
- **I. Apsolutne metode** – imaju za cilj utvrđivanje ukupnog broja jedinki u populaciji izraženog po jedinici površine (volumena):
 - 1. Totalno prebrojavanje (cenzus)
 - 2. Metoda probnih površina (kvadrata) ili volumena
 - 3. Metoda obilježavanja (markiranja)
- **II. Relativne metode** – daju relativnu brojnost ili indeks gustoće:
 - 1. Relativna brojnost (skale od 1-5 ili 1-10)
 - 2. Indeks gustoće (metoda transekta, ribolovni napor itd.)

Metoda kvadrata (probnih površina)

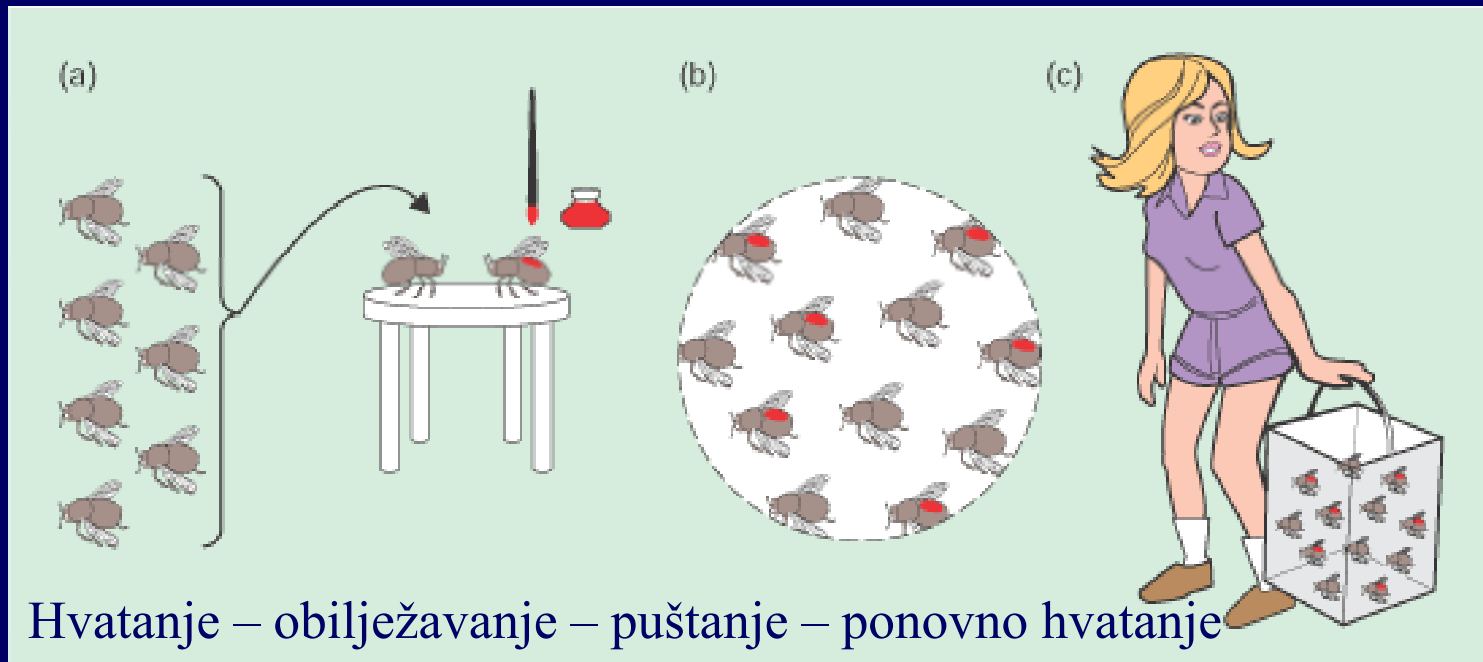


Pokrovnost kao pokazatelj veličine populacije

Veličina populacija biljaka i sesilnih morskih organizama se može izraziti i kroz postotak pokrovnosti



Metoda markiranja (mark-recapture)



Metoda markiranja (mark-recapture)

Lincoln-Petersonov indeks veličine populacije:

$$M/N = m/n \Rightarrow N = Mn/m$$

Ovaj indeks ima tendenciju precjenjivanja veličine populacije, pa je Bailey predložio slijedeću korekciju

$$N = M (n + 1)/m + 1$$



N = veličina populacije

M = ulovljene i obilježene jedinke, te nakon toga puštene

n = ponovno ulovljene jedinke

m = broj obilješanih jedinki među ponovno ulovljenim

Metoda markiranja podrazumijeva određene pretpostavke

- Sve jedinke u populaciji imaju jednaku šansu da budu ulovljene
- Između markiranja i ponovnog hvatanje jedinki, populacija nije porasla uslijed pojačane reprodukcije ili imigracije
- Markirane jedinke ugibaju ili emigriraju jednakom brzinom
- Sve markice su ostale pričvršćene za organizme

Metoda markiranja se može provesti i fotografiranjem



Mark and recapture estimates based on photographs place the current population of humpback whales in the North Atlantic at about 5,000.

The North Atlantic humpback whale population spends April through December on its highly productive northern feeding grounds.

The population migrates south and stays from January to March on its breeding grounds around Hispaniola and Puerto Rico.

Humpback Whale Population

Rasprostranjenje organizama i prostorna struktura populacija

- Jedinke imaju tendenciju kretanja između populacija i takvo se kretanje obično naziva **rasprostranjenje**
- Kada govorimo u odnosu na određenu populaciju, ova kretanja jedinki možemo označiti kao **migracije**, pri čemu razlikujemo **emigraciju** (odlazak iz populacije) i **imigraciju** (dolazak u populaciju)
- Gibanje mladih jedinki od mjesta rađanja naziva se **natalno rasprostranjenje**

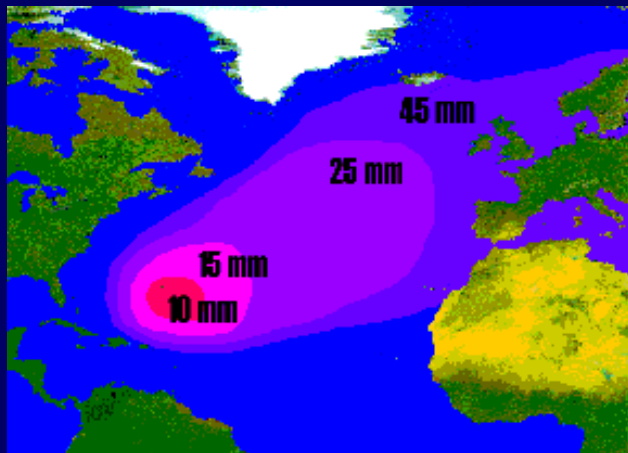
Tipovi migracija

- **Višekratne povratne migracije**
 - Dnevne migracije (npr. migracije planktona)
 - Godišnje migracije (npr. bakalar, kitovi)
- **Jednokratne povratne migracije**
 - Npr. jegulje i lososi
- **Migracije u jednom smjeru**
 - Nepovratno napuštanje staništa zbog nedostatka hrane ili drugih nepovoljnih promjena

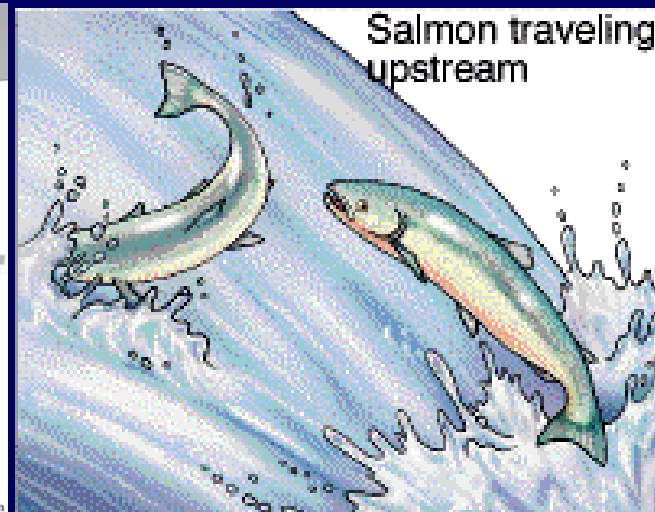
Migracije jegulja i lososa



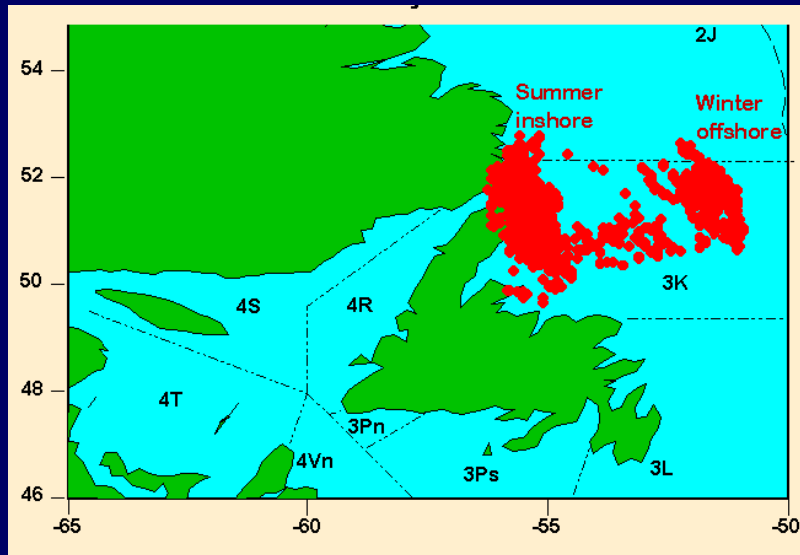
Odrasla
jegulja



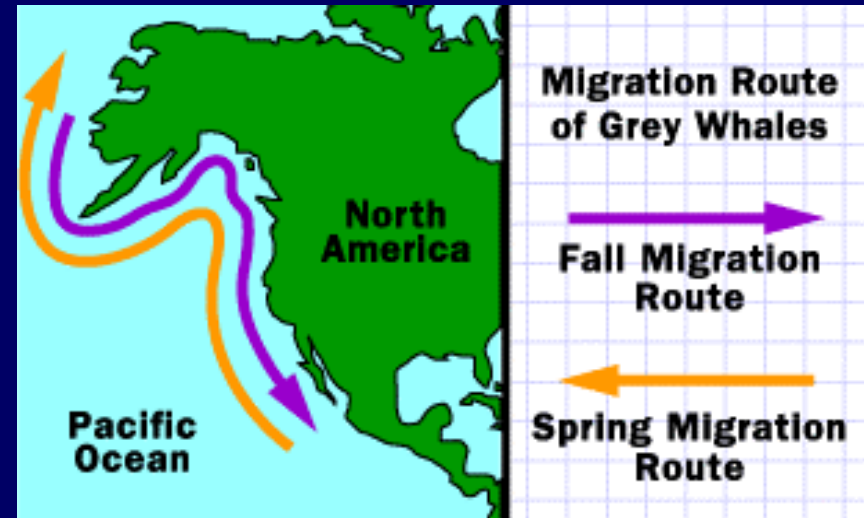
Ličinka jegulje



Godišnje migracije bakalara



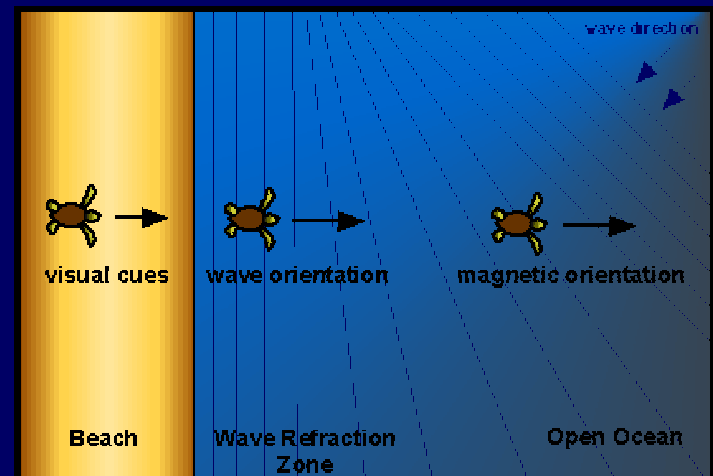
Migracije sivog kita



Migracije rakova



Migracije kornjača



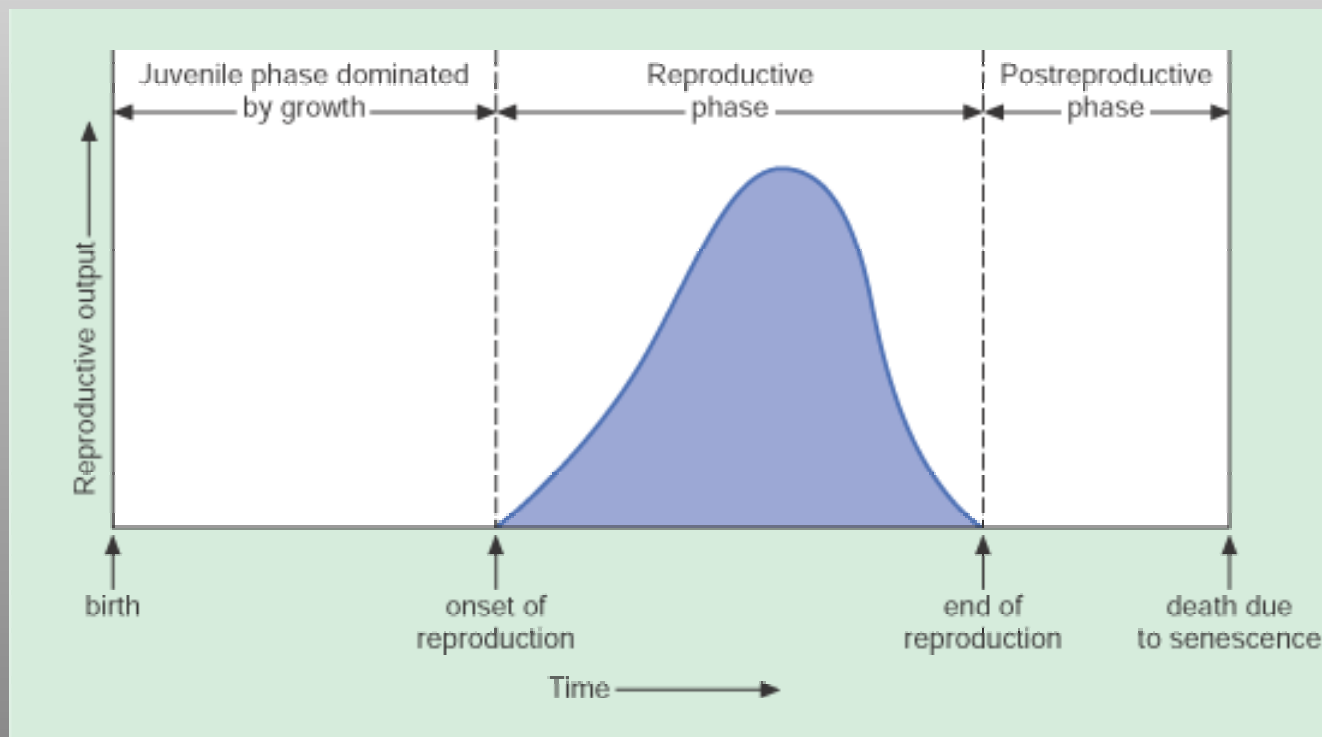
Dobna struktura populacija



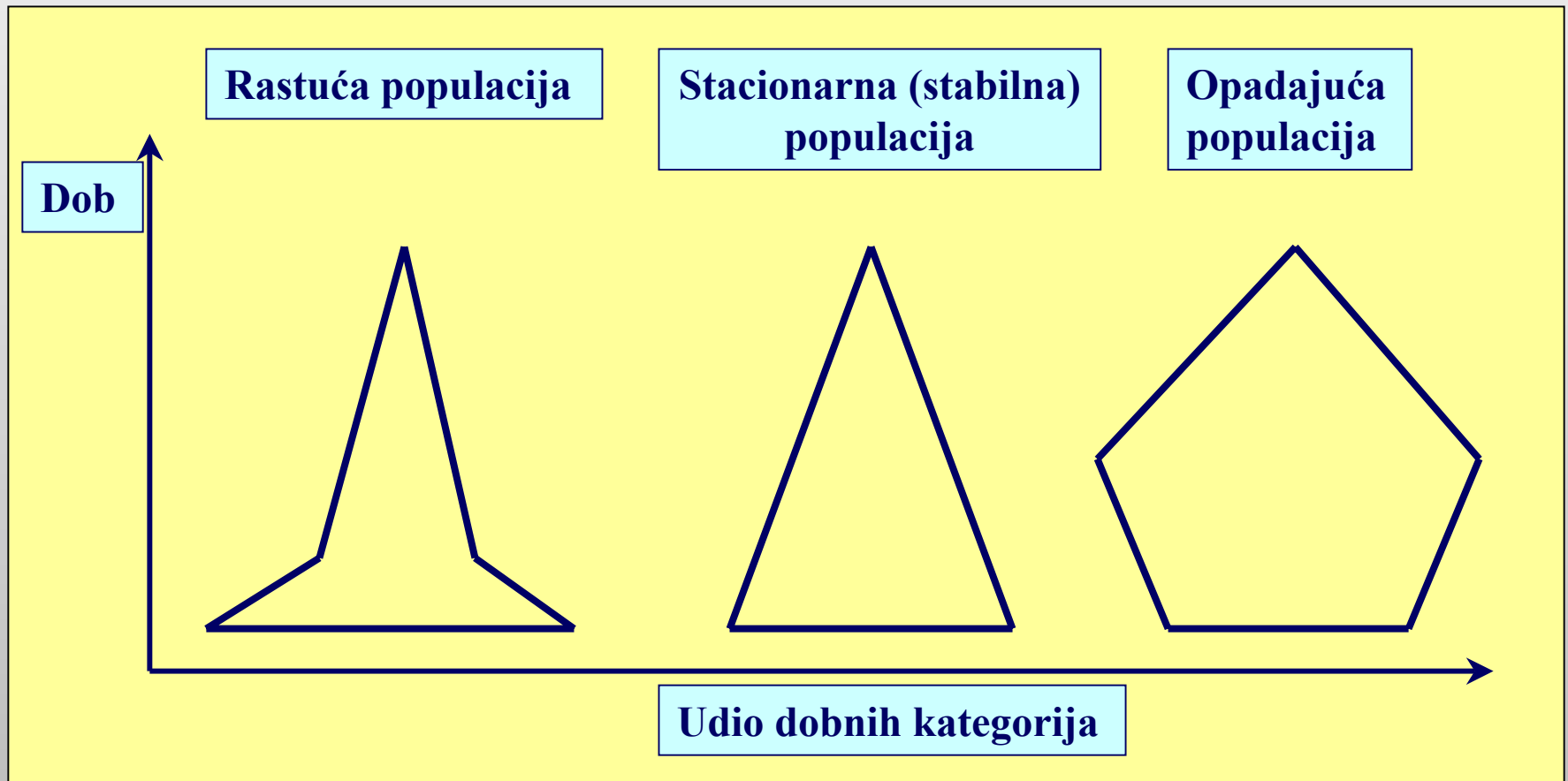
Dobna struktura populacije

- Dobna struktura populacije odražava reproduktivni uspjeh i preživljavanje jedinki u populaciji, kao i njihov potencijal za budući rast populacije (dobna struktura populacije je pokazatelj pravca kretanja populacije u danom trenutku)
- S obzirom na reproduktivnu aktivnost jedinki u populaciji mogu se razlikovati tri osnovne ekološke kategorije uzrasnih klasa
 - **Predreproduktivna kategorija** – jedinke u razdoblju razvitka do spolne zrelosti
 - **Reproduktivna kategorija** – jedinke u razdoblju spolne zrelosti
 - **Postreproduktivna kategorija** – jedinke u razdoblju od gubitka sposobnosti reprodukcije do smrti
- Relativno trajanje ovih faza vrlo je različito kod različitih vrsta

Predreproduktivna, reproduktivna i postreproduktivna faza u životnom ciklusu jedinke



Shematski prikaz osnovnih tipova dobne strukture populacija (“uzrasne piramide”)



Dva bitna elementa koja određuju dobnu strukturu populacije su fekunditet i mortalitet/preživljavanje

- **Fekunditet**

- Proizvodnja novih jedinki u populaciji (faktor rasta populacije)
- **Stopa fekunditeta (rađanja)** – proizvodnja novih jedinki u populaciji po jedinici vremena ($B = \Delta N / \Delta t$); ili izražena po jedinki ($b = \Delta N / N \Delta t$), koja se najčešće izražava u postocima ili promilima
- **Specifična stopa fekunditeta** – prikazana samo za određenu dobnu kategoriju ili spol (u pravilu ženski spol)
- **Fiziološki (apsolutni; maksimalni) fekunditet** – fiziološki maksimalno moguća proizvodnja novih jedinki (**reprodukcijski potencijal**)
- **Ekološki (parcijalni ili ostvareni) fekunditet** – proizvodnja novih jedinki u danim ekološkim uvjetima

- **Mortalitet (smrtnost)**

- Pojava suprotna fekunditetu (faktor smanjenja populacije)
- **Stopa mortaliteta** – Broj uginulih jedinki u populaciji u jedinici vremena ($D = -\Delta N / \Delta t$); ili izražena po jedinki ($d = -\Delta N / N \Delta t$), koja se najčešće izražava u postocima ili promilima
- **Opća stopa mortaliteta** – odnosi se na cijelu populaciju
- **Specifična stopa mortaliteta** – prikazana samo za određenu dobnu kategoriju ili spol
- **Fiziološki (minimalni) mortalitet** – smrtnost uslijed fiziološke starosti
- **Ekološki (ostvareni) mortalitet** – smrtnost ostvarena u danim ekološkim uvjetima
- **Prividni mortalitet** – smrtnost na jednom razvojnem stadiju ili jedne dobne kategorije (smrtnost je različita na različitim razvojnim stadijima organizama, npr. jaja, ličinke, odrasli; kao i kod različitih dobnih kategorija)
- **Ukupni (stvarni) mortalitet** – smrtnost izražena u odnosu na početnu veličinu populacije

Pri visokom ukupnom mortalitetu, čak i njegova vrlo mala variranja mogu imati značajne posljedice; dakle, relativni značaj jednog faktora mortaliteta za kretanje populacije ovisi o razini ukupnog mortaliteta na kojoj taj faktor djeluje

Povećanje mortaliteta za 1%	Broj jedinki u vremenu t_0	Broj jedinki u vremenu t_1	Relativno smanjenje veličine populacije
70% ↓	200	60	3.3%
71%	200	58	
98% ↓	200	4	50%
99%	200	2	

Također je važno je li faktori mortaliteta djeluju istovremeno ili sukcesivno

- **Preživljavanje**

- Tijekom jednog vremenskog intervala (od vremena t do vremena $t+1$) pojedini organizam može uginuti ili ostati na životu. Prema tome vrijedi:

$$\text{Stopa preživljavanja} + \text{stopa mortaliteta} = 1$$

- Stopa preživljavanja se može izraziti kao omjer između broja jedinki u jednoj jedinici vremena i broja jedinki u prethodnoj jedinici vremena (konačna ili intervalna stopa preživljavanja):

$$s = N_1/N_0$$

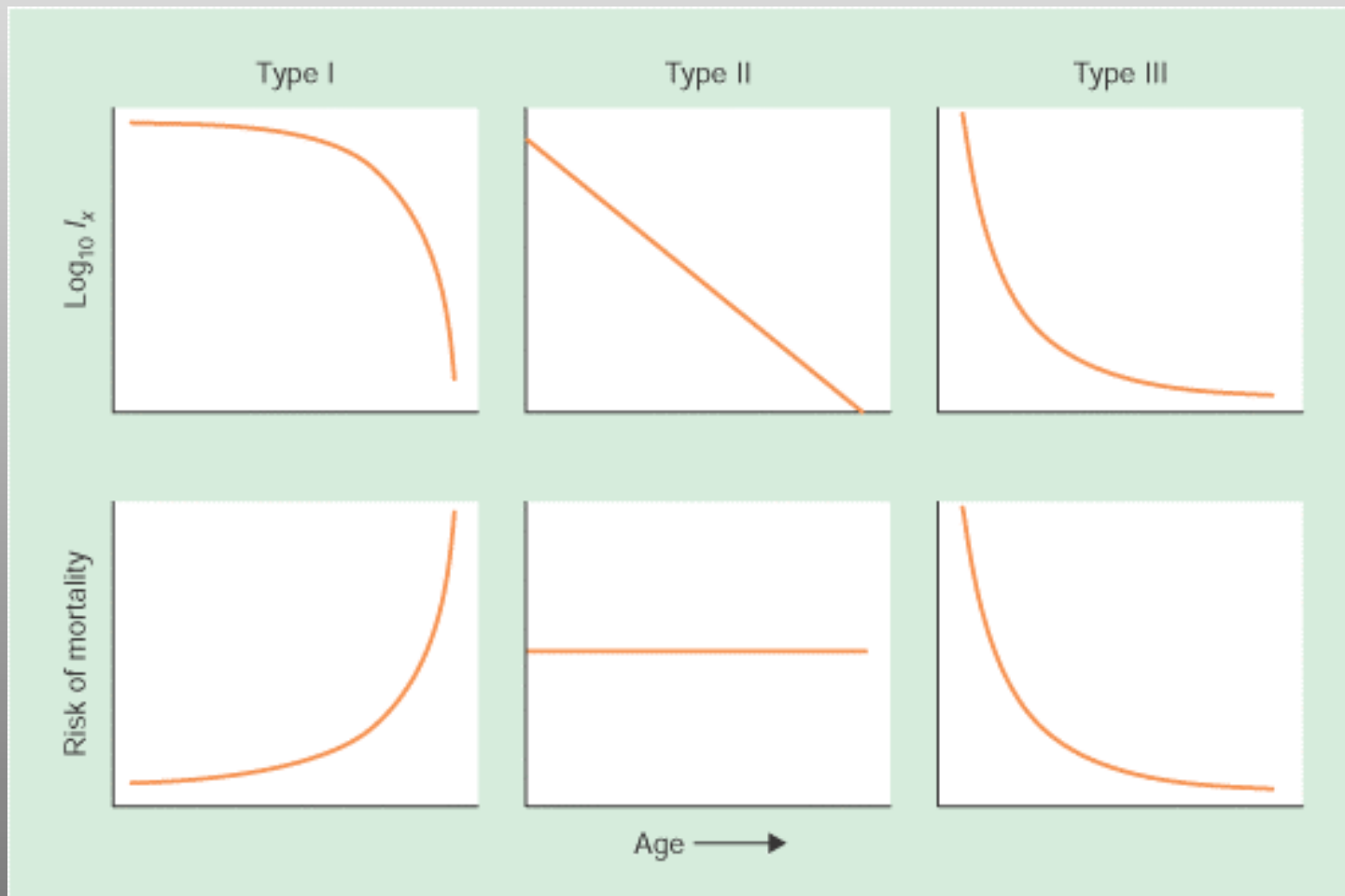
ili općenitije napisano:

$$s = N_t/N_{t-1}$$

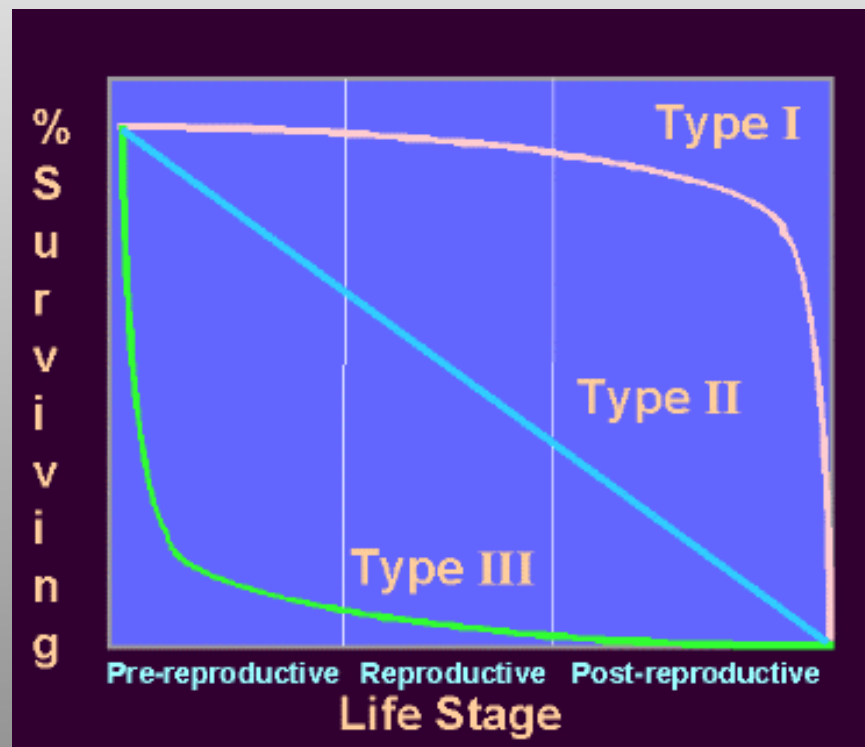
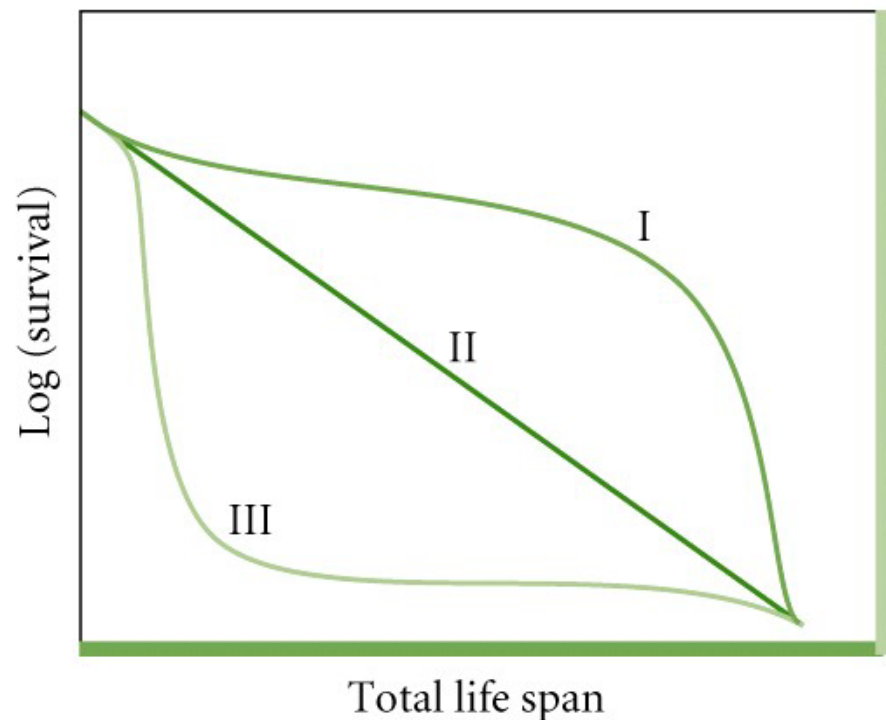
Krivulja preživljavanja/mortaliteta

- Krivulje preživljavanja/mortaliteta prikazuju ovisnost stope preživljavanja/mortaliteta o starosti jedinki u populaciji
- Krivulje preživljavanja se obično kreiraju na način da se na os y nanose vrijednosti za preživljavanje/mortalitet a na os x dob. Vrijednosti na osi y se vrlo često logaritmiraju kako bi bilo moguće praviti usporedbe između različitih vrsta ili studija (logaritamska transformacija vrijednosti na osi y standardizira krivulje preživljavanja/mortaliteta i čini ih usporedivim)

Tri tipa krivulja preživljavanja i krivulja mortaliteta

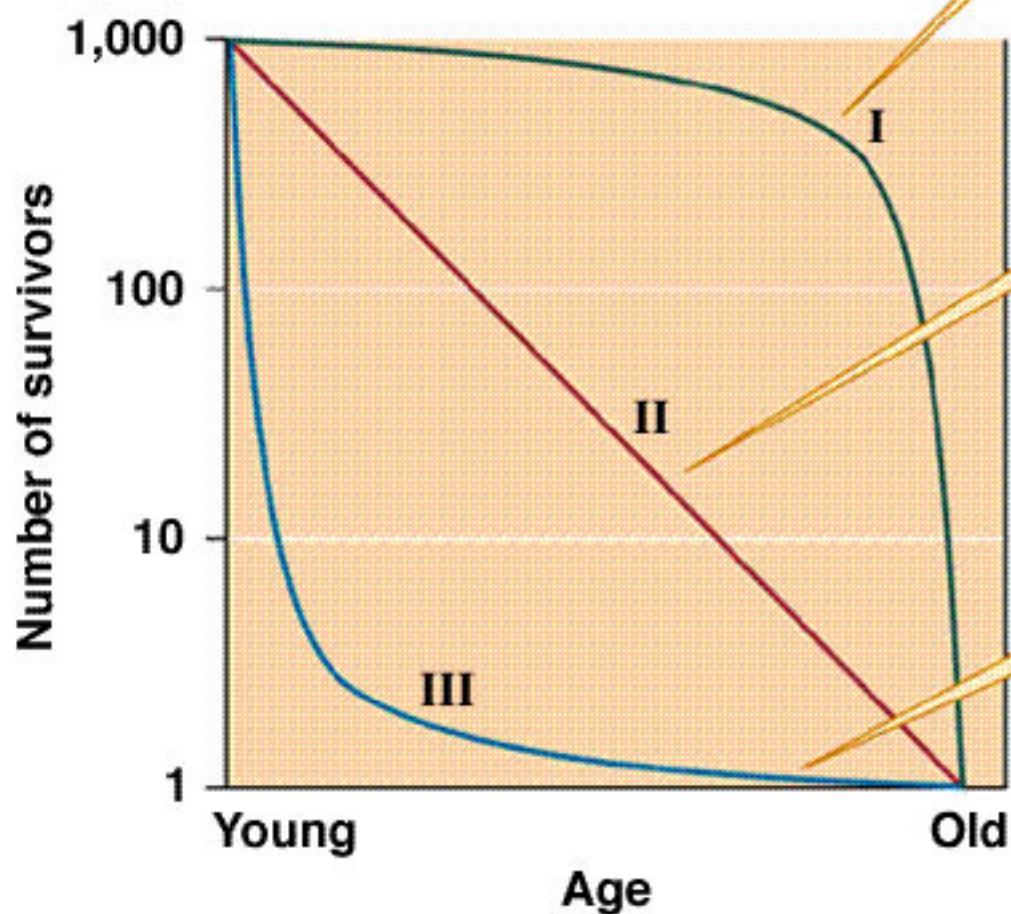


Tri tipa krivulja preživljavanja



Na osi x je obično dob, ali može biti i razvojni stadij (koji je također u korelaciji sa starošću)

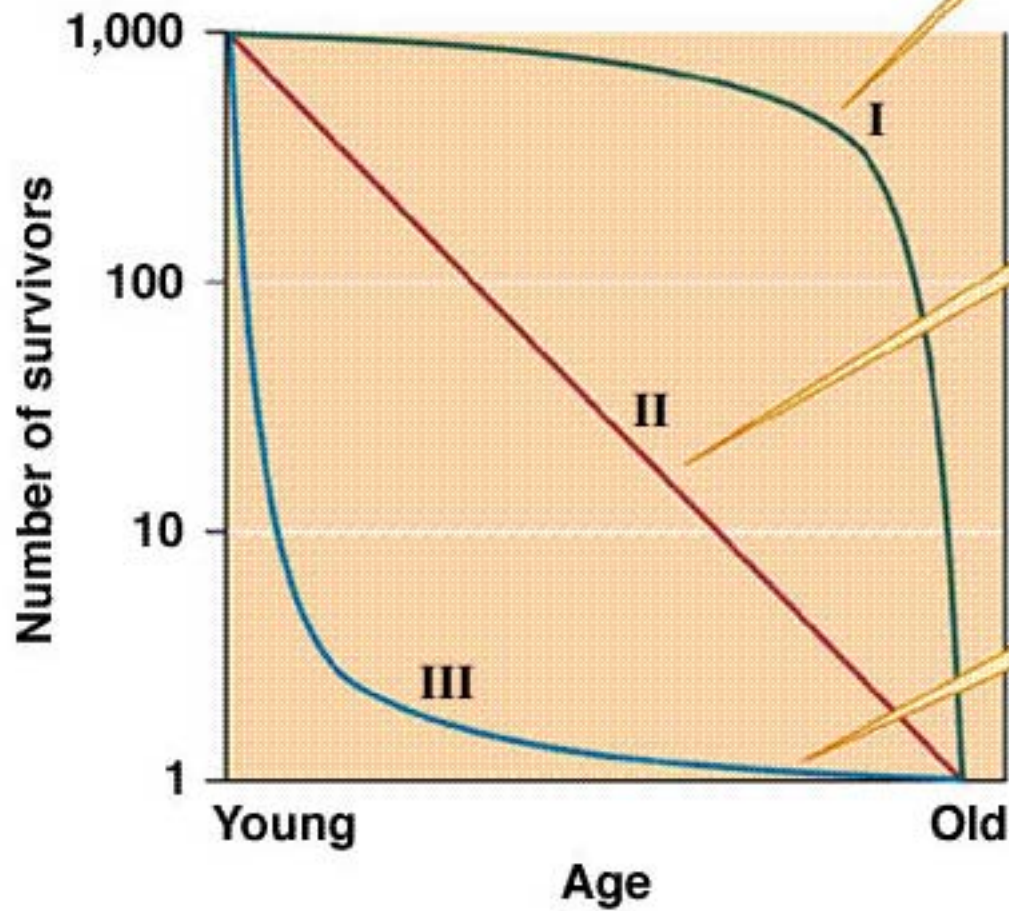
Tipovi krivulja preživljavanja



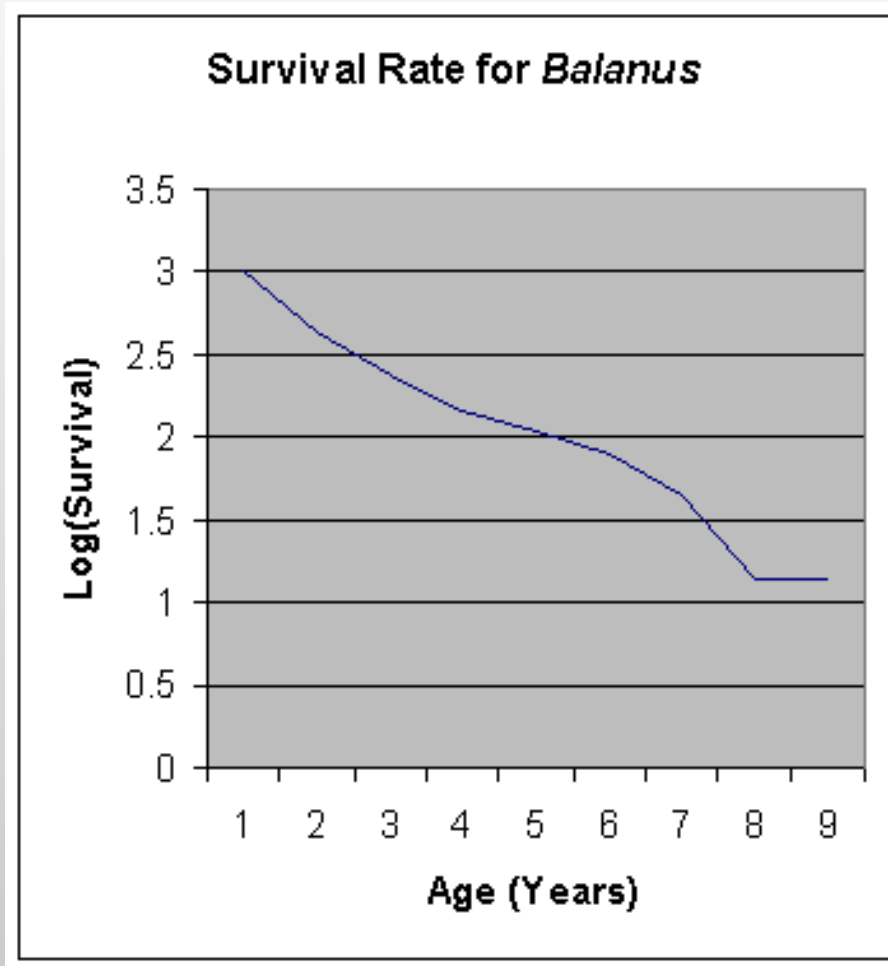
Tip I – preživljavanje mladih jedinki je veliko, a većina mortaliteta se događa kod starijih jedinki

Tip II – preživljavanje je podjednako bez obzira na starost jedinki (stopa mortaliteta je konstantna tijekom života)

Tip III – stopa smrtnosti je najveća kod mladih jedinki, dok nakon određene starosti stopa mortaliteta postaje znatno manja



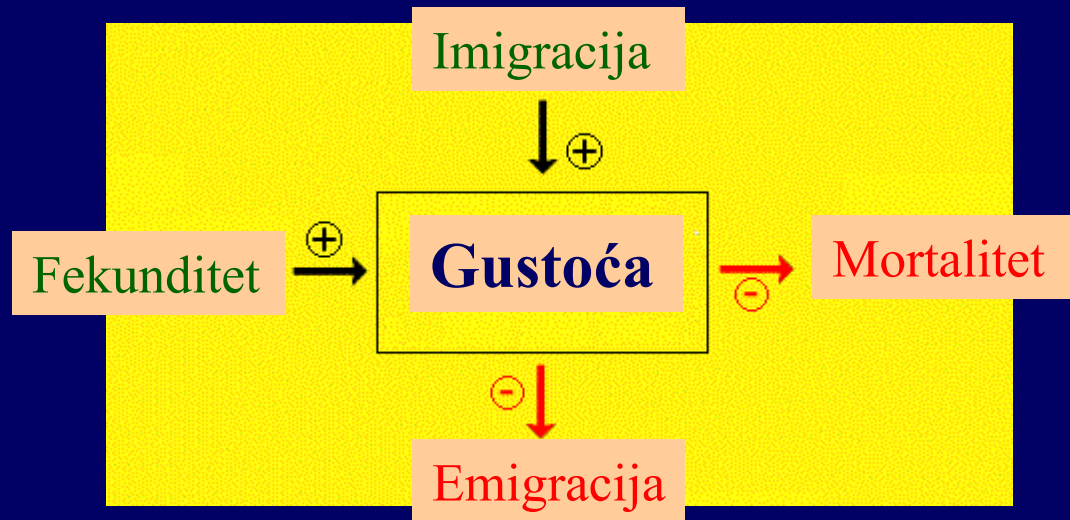
Krivulja tipa II



Dinamika populacija

1. Razmnožavanje i razvitak organizama
2. Populacijski rast
3. Fluktuacije veličine populacija

Pod pojmom dinamike populacija podrazumijevamo vremenske promjene veličine populacija, za koje je odgovorno nekoliko procesa koji se nazivaju populacijski procesi



$$N_{t+1} = N_t + F + I - M - E$$

Reprodukcija, rasprostranjenje i migracije su temeljni procesi koji omogućavaju rast populacija i njihovo iskorištavanje morskih staništa

Razmnožavanje i razvitak morskih organizama

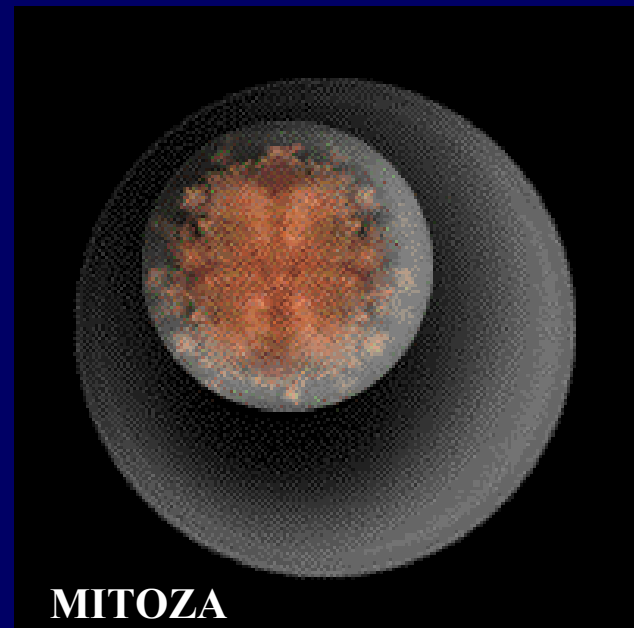


Oblici razmnožavanja

- **Nespolno razmnožavanje**
 - Uključuje samo jednog roditelja koji se dijeli ili fragmentira pri čemu nastaju dva ili više genetički identična potomka (klonovi).
- **Spolno razmnožavanje**
 - Za spolno su razmnožavanje potrebna dva roditelja koji stvaraju spolne stanice (jaje i sjeme), čijim spajanjem nastaje oplođeno jaje (zigota) iz kojeg se razvija zametak (embrij). Spolno razmnožavanje povećava genetičku raznolikost, a time i evolucijski potencijal vrste.
- **Jednospolno razmnožavanje (partenogeneza)**
 - Spolni rasplod koji uključuje jaja, ali ne i spermije. Partenogeneza može biti haploidna i diploidna

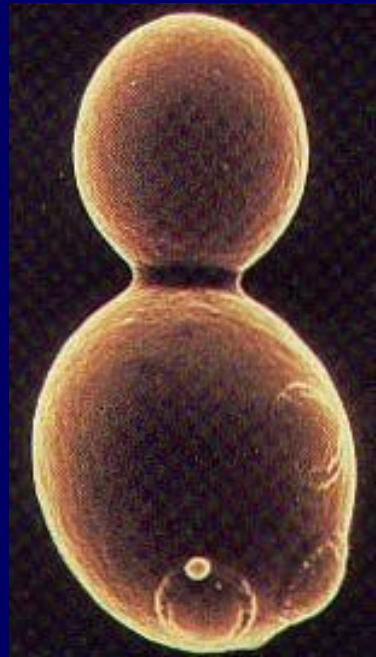
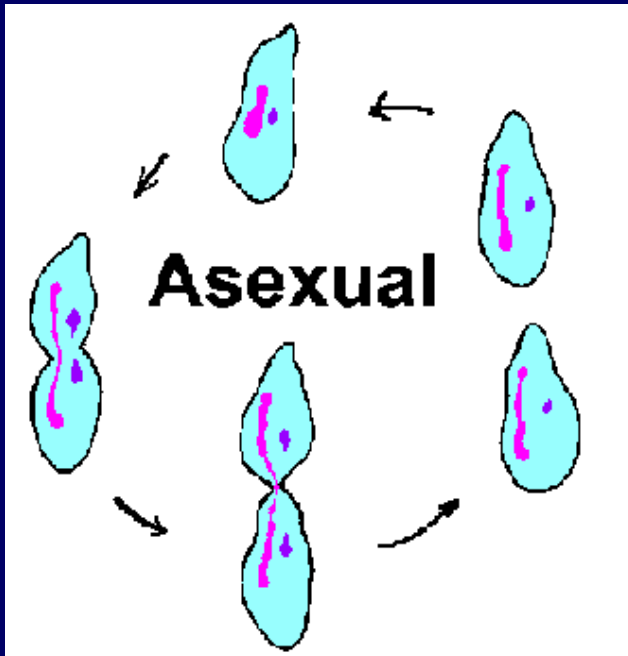
Nespolno razmnožavanje

- Tipovi nespolnog razmnožavanja:
 - **Dioba**
 - **Fragmentacija**
 - **Pupanje**
 - **Vegetativno**



Dioba

Karakteristična za jednostanične organizme (npr. u optimalnim laboratorijskim uvjetima stanica dijatomeja se tijekom dana podijeli od 0.6 do 6 puta)



Dioba

Diobu rjeđe nalazimo i kod višestaničnih organizama. Npr. od jedne ličinke vlasulje *Anthopleura elegantissima* koja je kolonizirala određeno stanište diobom može nastati više stotina ili tisuća jedinki



Anthopleura elegantissima

Dioba

Kolonije mješčićnice *Botrillus schlosseri* često su rezultat nespolnog razmnožavanja a cijela kolonija nastala je od jedne ličinke koja je rezultat spolnog razmnožavanja.



Fragmentacija

Fragmentacija je razmnožavanje koje nalazimo kod jednostaničnih (npr. praživotinje) i višestaničnih organizama. Kod jednostaničnih organizama se stanica podijeli na više dijelova čemu prethodi podjela jezgre na isti broj dijelova. Kod višestaničnih organizama fragmentacija znači raspadanje organizma na više dijelova od kojih se svaki regenerira (izgradi ostatak tijela)



Fragmentaciju
nalazimo kod
poliheta, mnogih
alga, koralja itd.

Fragmentacija

Koralj *Acropora cervicornis*



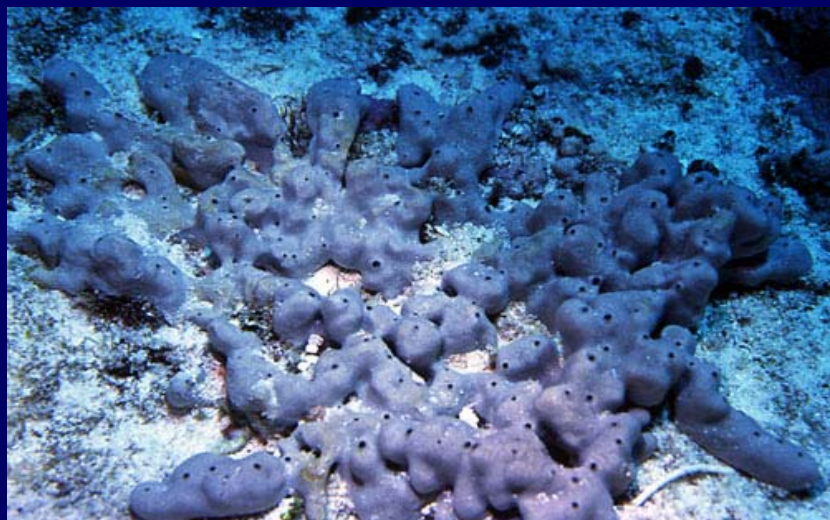
Fragmentacija

Crvena alga *Polysiphonia* –
fragmenti koji preživljavaju zimu



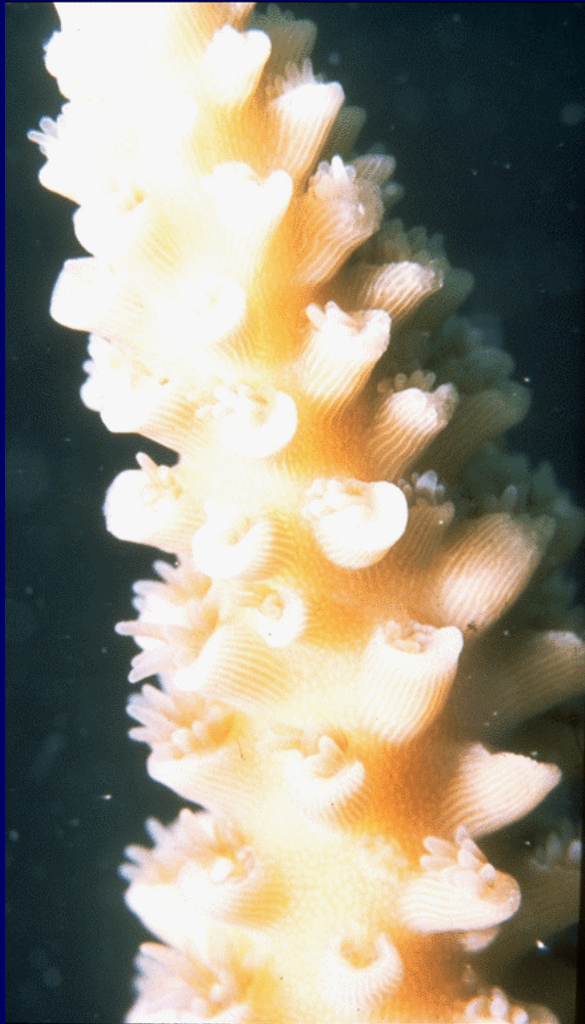
Pupanje

Pri pupanju se tijelo roditelja ne dijeli već se na određenom dijelu tijela odvajaju stanični kompleksi. Tako nastale nove jedinke se mogu odvojiti od roditelja ili ostati fizički vezani za njega. Ovaj je oblik nespolnog razmnožavanja čest kod sesilnih organizama i vodi k stvaranju zadruga (kolonija)



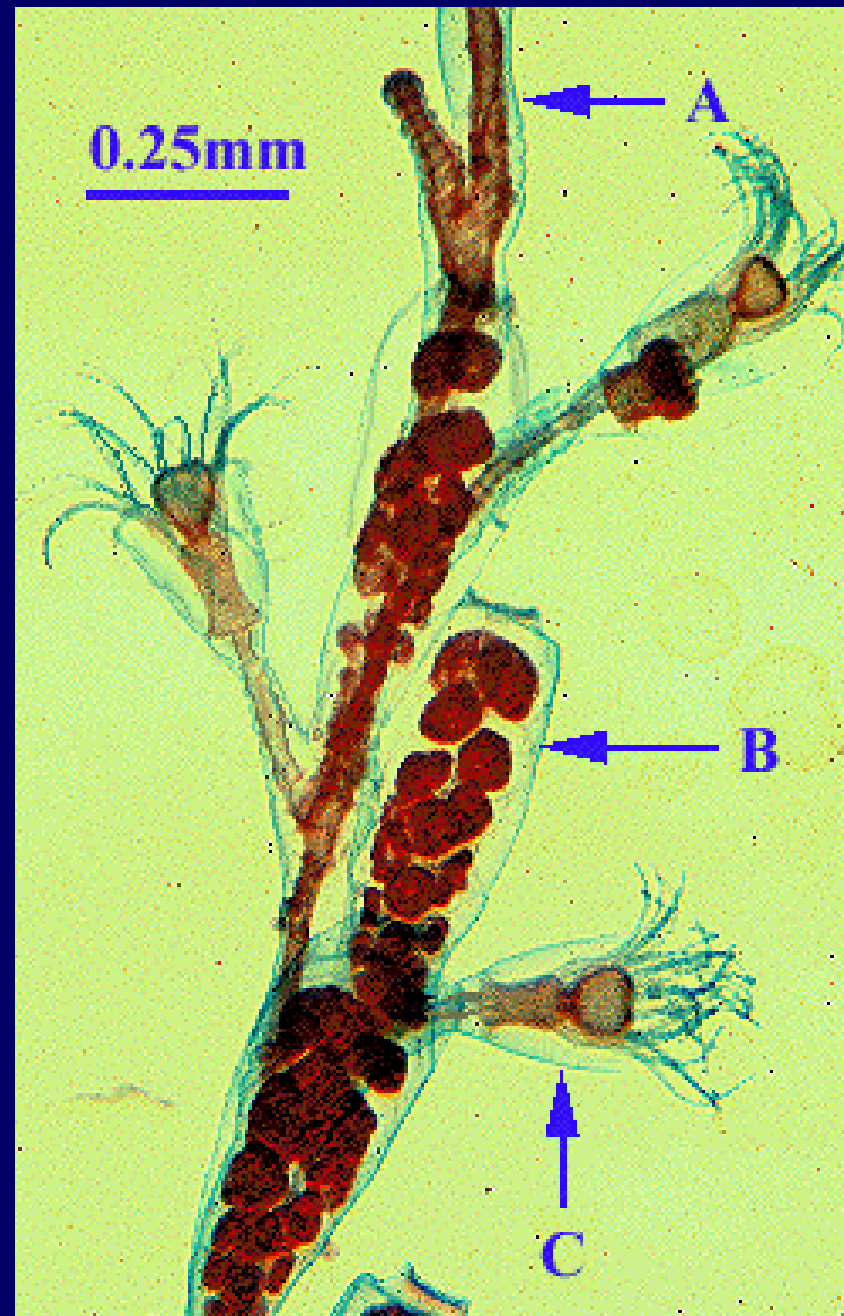
Pupanje nalazimo kod spužava, žarnjaka, mahovnjaka, mješčičnica itd.

Pupanje

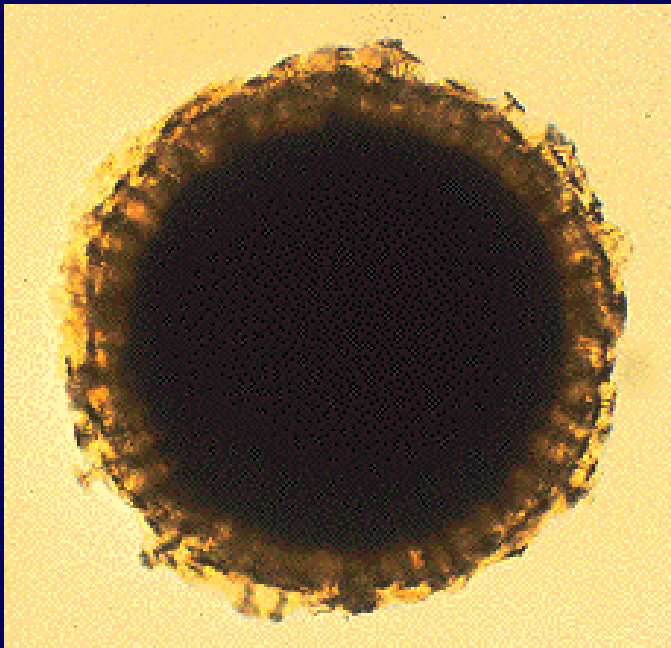


Pupanje

Obelia sp.
kolonija polipa



Pupanje



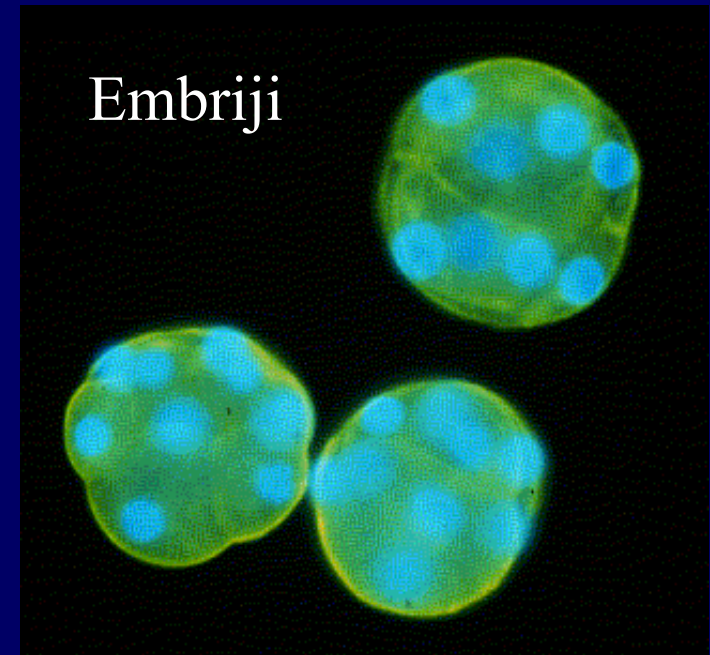
Pupanje može biti i unutrašnje.
Primjer je **gemula** unutrašnji
pup kod spužava
(karakteristično za
slatkovodnih spužava). Spužve
se u jesen raspadaju, a iz
njihovih gemula se u proljeće
razvijaju nove spužve

Vegetativno razmnožavanje



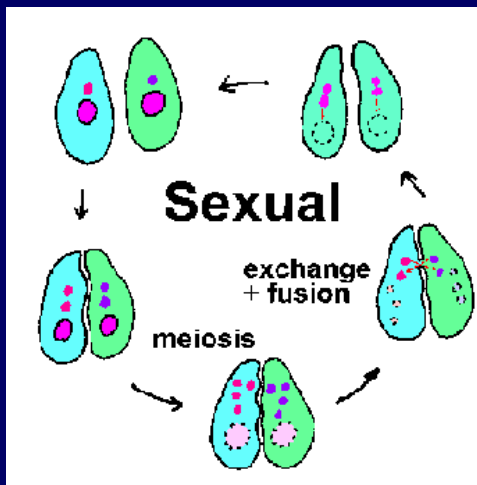
Karakteristično za biljke koje se putem korjenja i podzemnih stabljika šire po staništu, a iz tih korjenja i stabljika izrastaju nove biljke. Karakteristično za vegetaciju slanih močvara.

Spolno razmnožavanje



Spolno razmnožavanje

- Raspodjela spolova
- Oplođnja
- Inkubacija i rađanje
- Razvitak



Spolno razmnožavanje je tipičnije za višestanične organizme, ali ga nalazimo i kod jednostaničnih organizama

Spolno razmnožavanje

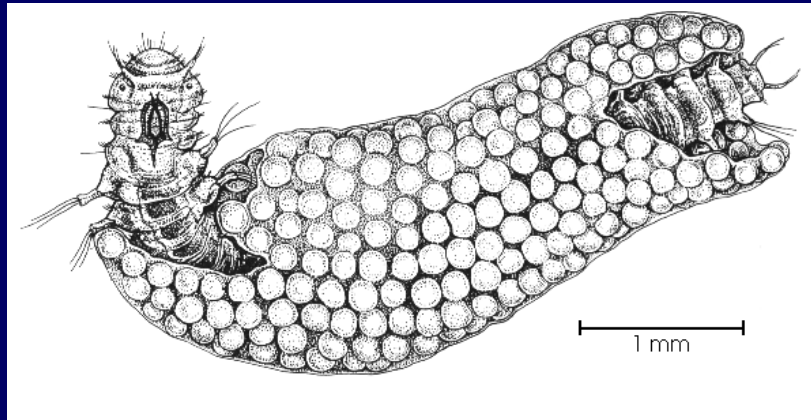
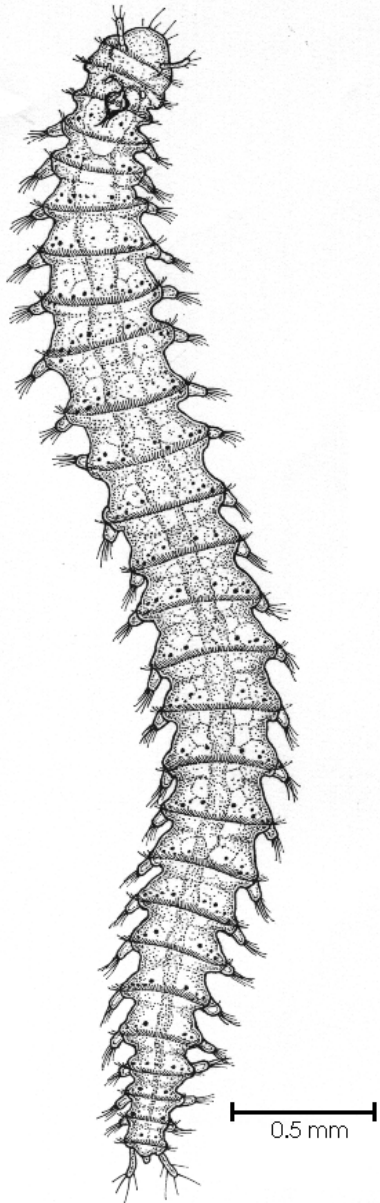
1. Raspodjela spolova

- **Jednospolci (gonohoristi)** – jedinke razdvojena spola
- **Dvospolci (hermafroditi)** – jedinke koje proizvode gamete obaju spolova (češći među sesilnim organizmima jer im to olakšava spolno razmnožavanje)
 - **Istovremeni (simultani)**
 - **Vremenski odjeljeni (sukcesivni)**
 - **PROTOANDRIČNI** – najprije se razvija muški spol
 - **PROTOGINI** – najprije se razvija ženski spol

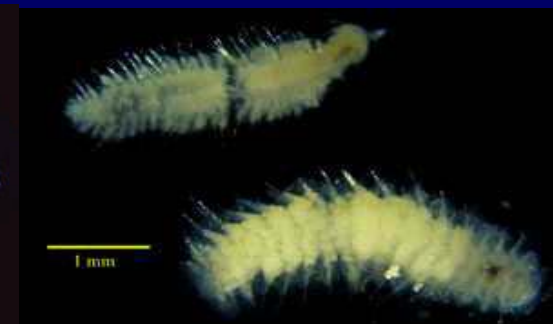
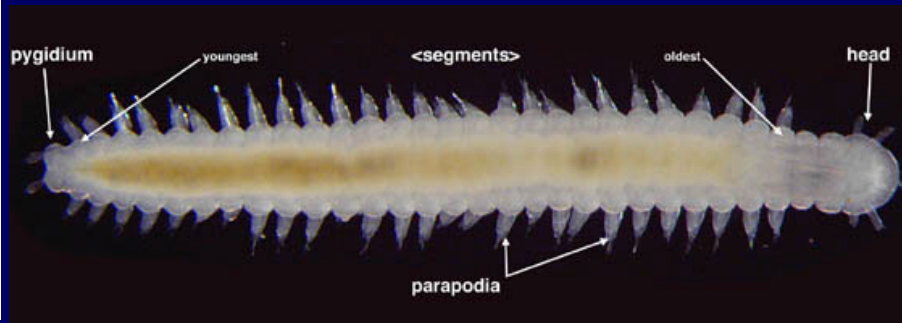
Spolno razmnožavanje

1. Raspodjela spolova

Protoandrični dvospolci – mnogi beskralježnjaci (školjkaši, poliheti, kozice, žarnjaci itd.)



Polihet
Ophryotrocha sp.
unutar cjevaste mase
jaja



Spolno razmnožavanje

1. Raspodjela spolova

Protoandrični dvospolci

Kozica *Pandalus borealis* najprije sazrijeva kao mužjak, a onda nakon određenog vremena mijenja spol.

Zbog intezivnog izlovljavanja promjena spola se događa sve ranije.

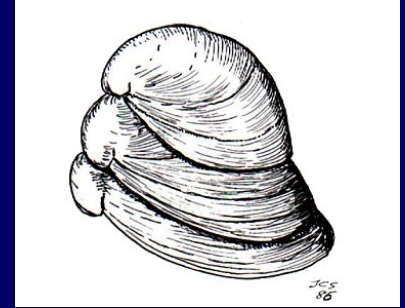


ličinka

Spolno razmnožavanje

1. Raspodjela spolova

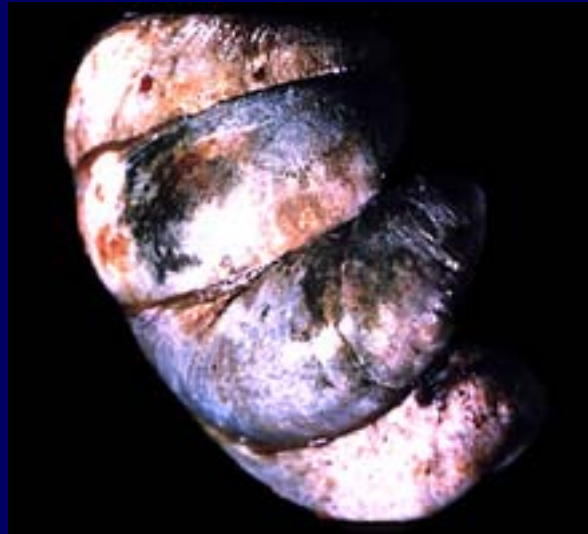
Protogini dvospolci – mnogi beskralježnjaci (školjkaši, poliheti, kozice, žarnjaci itd.)



Crepidula fornicata



Karakteristične piramide puževa *Crepidula fornicata* u kojima se veće i starije ženke nalaze pri dnu, a manji i mlađi mužjaci na vrhu. Kontakt s drugim jedinkama stimulira promjenu spola.



Spolno razmnožavanje

1. Raspodjela spolova

Mnoge ribe su protogini dvospolci (najprije sazrijevaju u ženke). To se dovodi u vezu s činjenicom da se mužjaci bore za ženke, pa su u tome uspješniji ukoliko su veći i s izraženim sekundarnim spolnim značajkama. Mnoge su teritorijalne ribe koraljnih grebena protogine.



Protogini dvospolci

Riba čistač *Labroides dimidiatus* živi u skupinama od 10-15 jedinki. Samo najveća jedinka u skupini je mužjak i ona je živih boja, dok su ostale ženke neuglednih boja. Ukoliko se ukloni mužjak, najveća ženka će promijeniti spol i postati mužjak

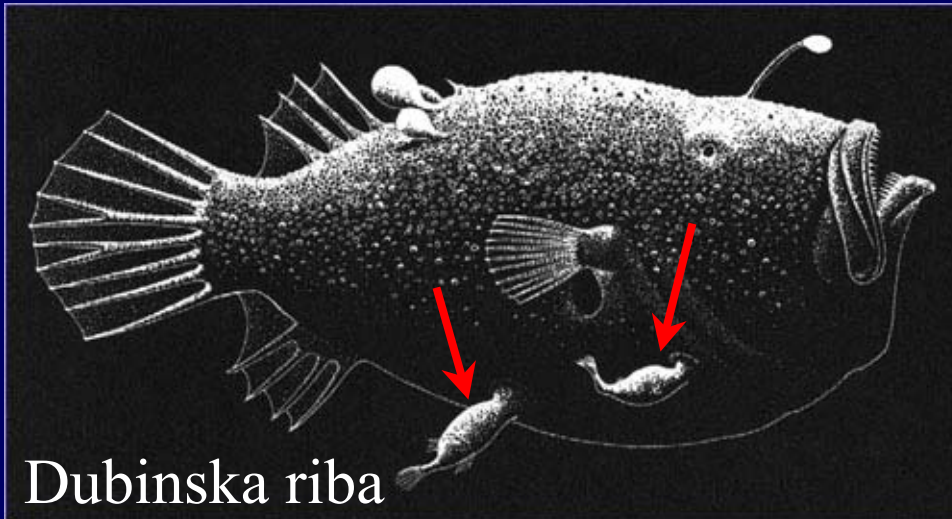


Spolno razmnožavanje

1. Raspodjela spolova

Patuljasti mužjaci

Kada je vjerojatnost nalaženja partnera za parenje mala (zbog velikih udaljenosti i/ili rijetkih populacija) česta je pojava patuljastih mužjaka koji žive pričvršćeni za ženku (često kao paraziti). Ova pojava osigurava uspješnost parenja.



Dubinska riba



Puž *Volvatella ayakii*

Spolno razmnožavanje

1. Raspodjela spolova



Patuljasti mužjaci

Kod nekih vrsta zmijača patuljasti mužjak je priljepljen “usta na usta” uz ženku (mužjak nije veći od središnjeg diska ženke)



Neke vrste rakova vitičara imaju patuljaste mužjake koji žive unutar ljuštura ženke



Spolno razmnožavanje

2. Mehanizmi i uspješnost oplodnje

- **UNUTRAŠNJA OPLODNJA:**
- **Kopulacija** – Najsavršeniji način koji osigurava najveću uspješnost oplodnje. Slabije zastupljen kod bentoskih organizama (prisutan kod velikog broja rakova, nekih puževa, glavonožaca)
- **VANJSKA OPLODNJA:**
- **Pseudokopulacija** – Izbacivanje gameta u zajedničku masu sluzi (poliheti, nemertini, puževi, neki žarnjaci)
- **Izbacivanje gameta u vodeni okoliš** – Najmanja uspješnost oplodnje (bodljikaši, poliheti, svi školjkaši i neki puževi)

Spolno razmnožavanje

2. Mehanizmi i uspješnost oplodnje



Unutrašnja
oplodnja
(kopulacija) česta
je kod puževa

Spolno razmnožavanje

2. Mehanizmi i uspješnost oplodnje

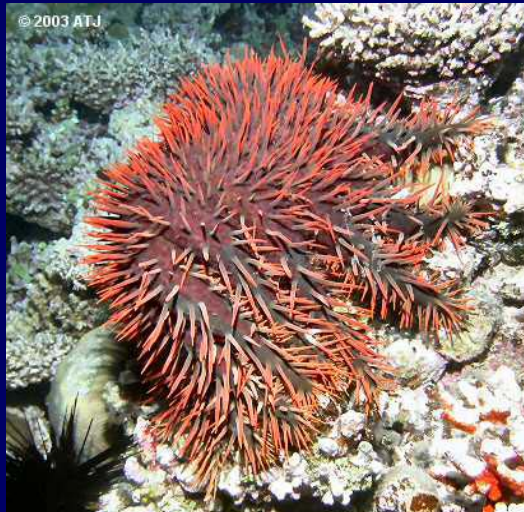
- Vanjska oplodnja je česta kod morskih organizama. Glavni problemi ovakve oplodnje su turbulencija morske vode i udaljenost između jedinki koje se mrijeste, što značajno smanjuje uspješnost oplodnje.
- Ovi organizmi povećavaju uspješnost oplodnje različitim prilagodbama:
 - PROIZVODNJA VELIKOG BROJA SPOLNIH STANICA (OSOBITO SPERMIJA)
 - SAVRŠENA VREMENSKA I PROSTORNA USKLAĐENOST MRIJESTA

Uspješnost oplodnje

Proizvodnja velikog broja gameta

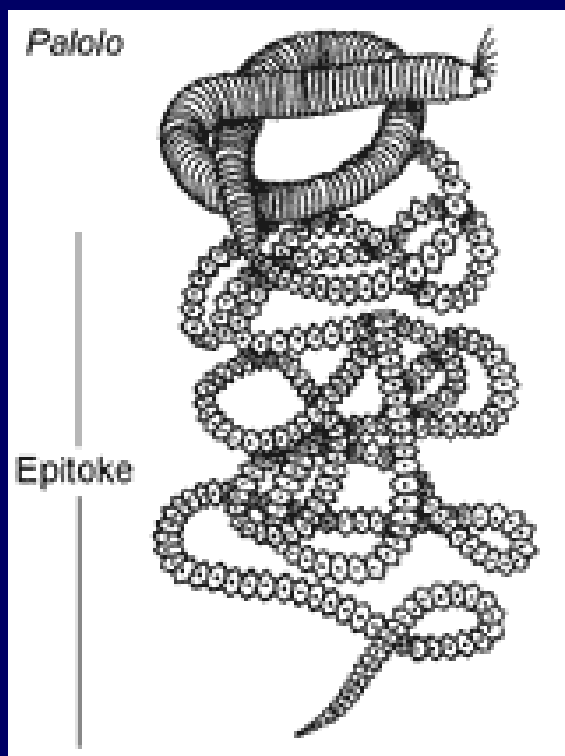
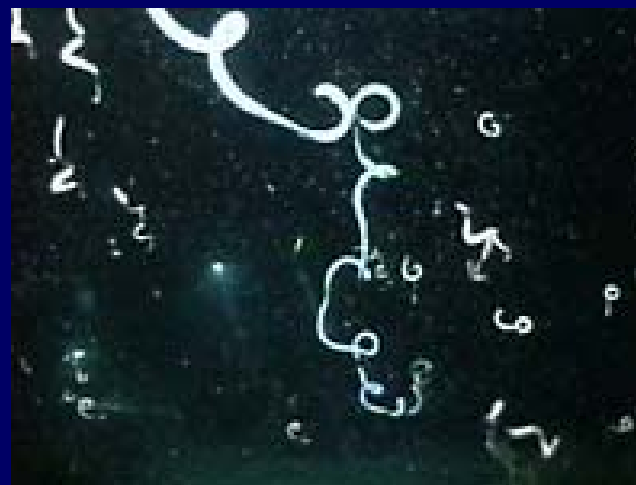


Pacifička zvjezdača *Acanthaster planci* proizvodi tako veliku količinu i volumen gameta da se visok postotak uspješnosti oplodnje događa i kada su mužjak i ženka udaljeni na 10-ke metara



Uspješnost oplodnje

Usklađeni masovni mrijest



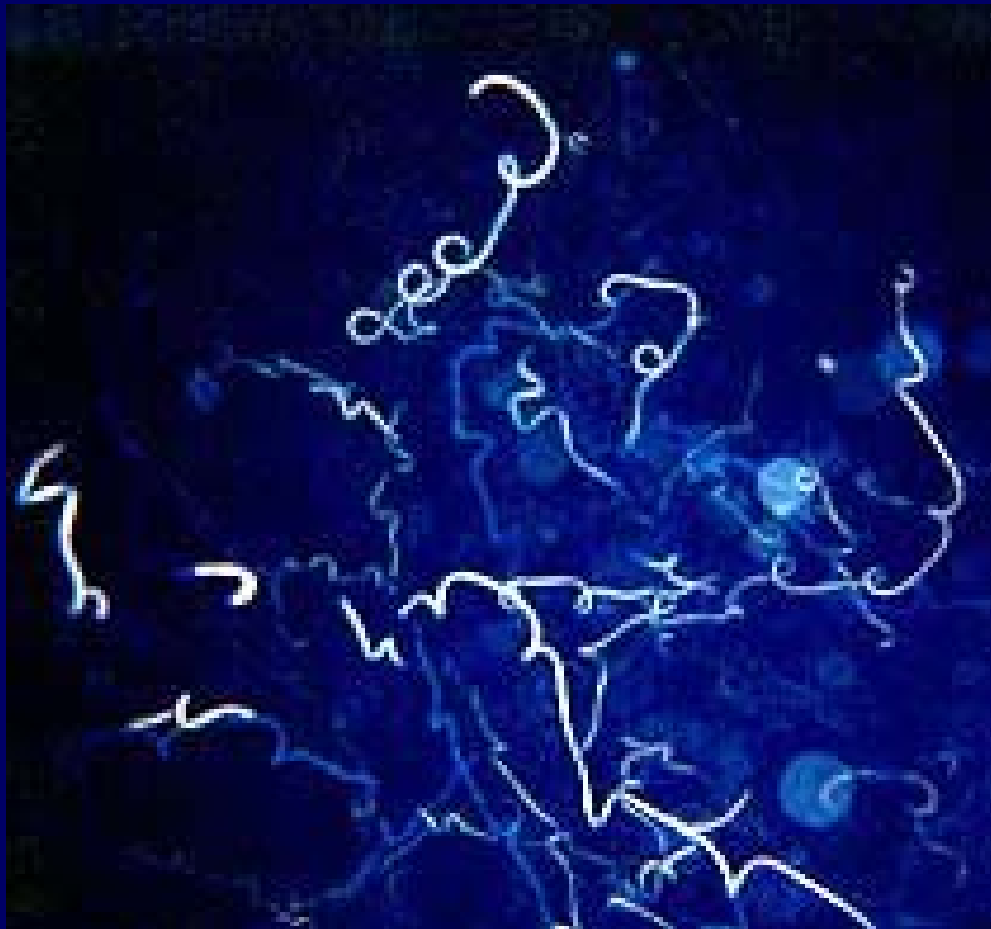
Pacifički palolo polihet (*Eunice viridis*)

Stražnji dio tijela kojeg čini lanac segmenata koji sadrže reproduktivne gamete (plavo-zelene kod mužjaka; žuto smeđe kod ženke) naziva se **EPITOKE**. U vrijeme mrijesta epitoke se otkidaju od ostatka tijela i postaje plivajuća vreća gameta koje odlaze na posebna mjesta (najčešće zaštićene lagune i zaljevi) gdje se odvija masovni mrijest.

Epitoke imaju male ocele (stanice osjetljive na svjetlo)

Uspješnost oplodnje

Usklađeni masovni mrijest

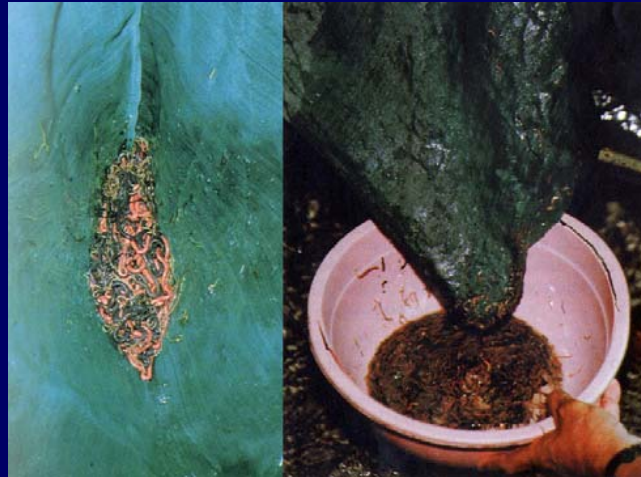


U području Pacifika mrijest se događa tijekom večeri u zadnjoj četvrtini mjeseca (proljeće ili rano ljeto)

U području Samoe mrijest se događa 7 dana nakon punog mjeseca (listopad, studeni)

Uspješnost oplodnje Usklađeni masovni mrijest

Lokalno stanovništvo lovi poliheta u
doba mrijesta i koristi ga za prehranu.
Poliheti se privlače uz pomoć svjetla



Uspješnost oplodnje

Usklađeni masovni mrijest



U noćima nakon mladog i punog mjeseca
ribe *Leuresthes tenuis* (grunion) se
masovno mrijeste na pješčanim plažama
južne Kalifornije



Spolno razmnožavanje

3. Inkubacija i načini rađanja

Viviparnost (živorodnost)



Spolno razmnožavanje

3. Inkubacija i načini rađanja

Viviparnost (živorodnost)

Puž *Littorina saxatilis* inkubira jaja u jajovodu i oslobađa mlade tek kada potpuno izgrade kućicu



Spolno razmnožavanje

3. Inkubacija i načini rađanja

Oviviviparnost - poliheti iz roda *Spirorbis*



Thais

Spolno razmnožavanje

3. Inkubacija i načini rađanja

Oviparnost:

Oviparnost je najčešća pojava kod morskih životinja, gdje se oplodjena jaja ostavljaju u morskom okolišu i u njima se razvija zametak



Thais orbita

Puževi iz roda *Thais* su oviparni i oplodjena jaja pričvršćuju za stijene

Spolno razmnožavanje

3. Inkubacija i načini rađanja

Oviparnost:

- **Ostavljanje jaja u čvrstim kapsulama** – Neki poliheti i puževi prednješkržnjaci
- **Ostavljanje jaja u želatinoznoj masi** koja ima funkciju zaštite i hrane (vrlo često nepravilnog oblika) – Neki poliheti, puževi stražnjoškržnjaci (vrpce kod roda *Doris*, lanci kod roda *Aplysia*), glavonošci (dugi elapsoidi kod lignje)
- **Pričvrščivanje pojedinačnih jaja na podlogu** – Mnogoljušturaši, neki školjkaši, neki glavonošci (rod *Sepiola*)
- **Slobodno ostavljena jaja** (leže na dnu ili lebde u vodi) – Rasprostranjena pojava u moru. Lebdeća jaja obično daju pelagičke ličinke



Nucella sp.

© Peter Dyrnda

Nakupine jaja kod puževa



Fusitriton oregonensis



Murex sp.

Puž *Tritonia* sp. - vrpce jaja



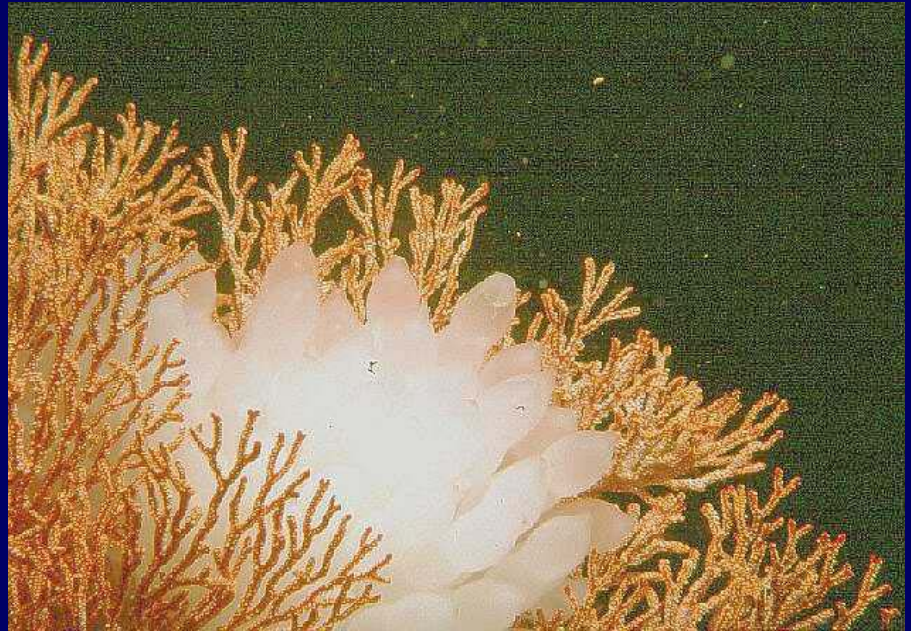
Porcellanella tiloba



Jaja lignje



Jaja lignje



Jaja lignje



Jaja hobotnice



© B. Dulis



Ženka hobotnice sprema spermatofore







Jaja sipe





Lebdeća jaja pelagičkih riba



Spolno razmnožavanje

4. Tip razvitka

- **Direktan razvoj**

- Nema ličinačkih stadija (mladi odmah slične odrasle)
- Karakterizira ga mali broj velikih jaja; mali mortalitet
- Brojne prilagodbe: žumančana kesica, proteinski omotač oko jaja, **adelfofagija** (pojava kada se jedan embrio koji se prvi izvalio hrani preostalim jajima ili embrijima)

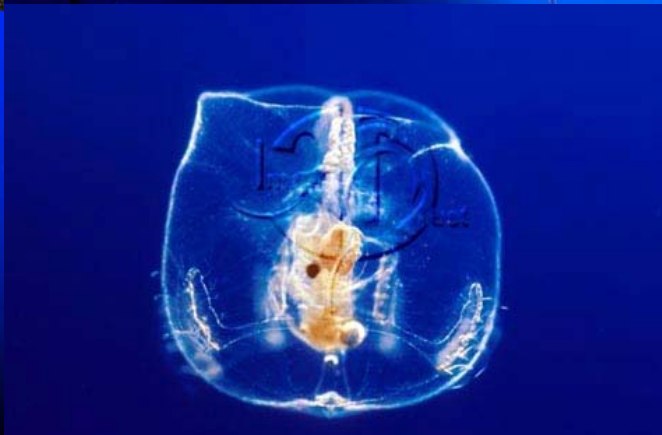
- **Indirektan razvoj**

- Uključuje ličinačke stadije i **metamorfozu**
- Dominira kod bentoskih beskralježnjaka
- Kod oko 80% morskih organizama razvoj ide preko pelagičkih ličinaka

Vlasulja



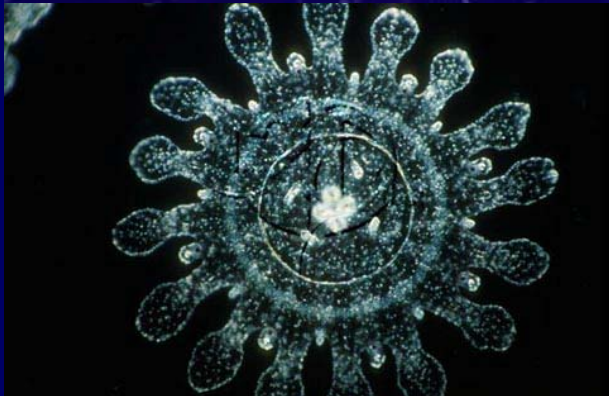
Rebraš



Puž



Mastigias papua



Mješčičnica



Mahovnjak



Ascidija Stolonica socialis



Tonna perdx

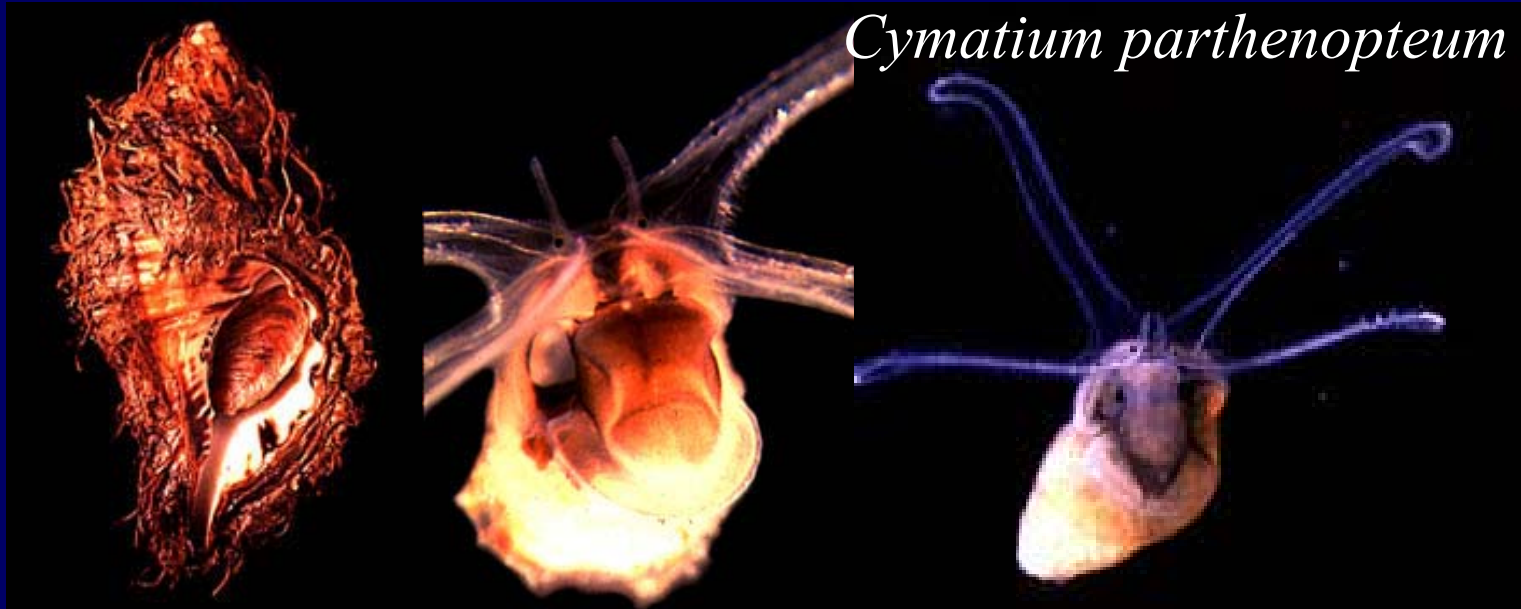


Conus geographus



Conus marmoreus





Cymatium parthenopteum



Fusitriton oregonensis

Krinoid

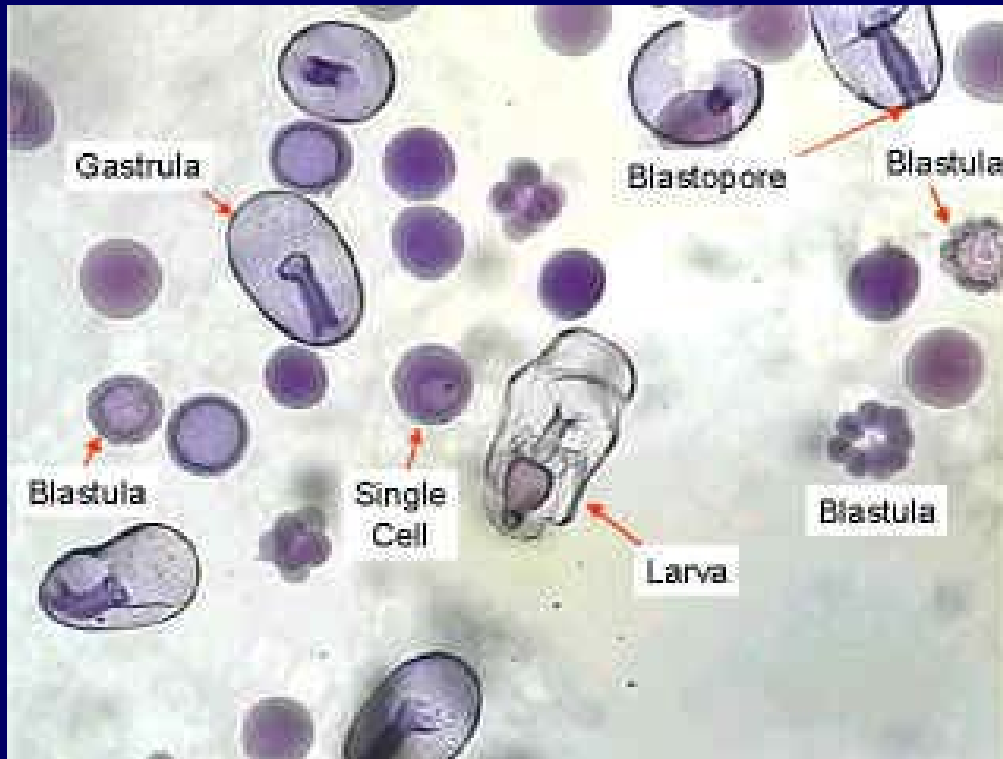


Zvezdača

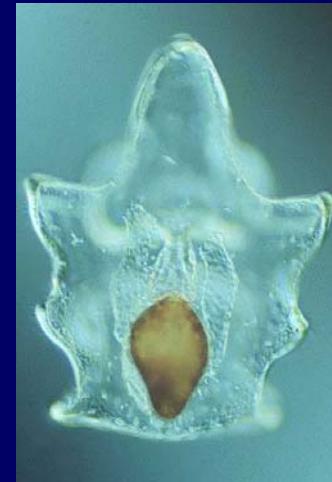


Indirektan razvoj

Razvijni stadiji zvjezdace –
bilateralna simetrija licinke



14 dana



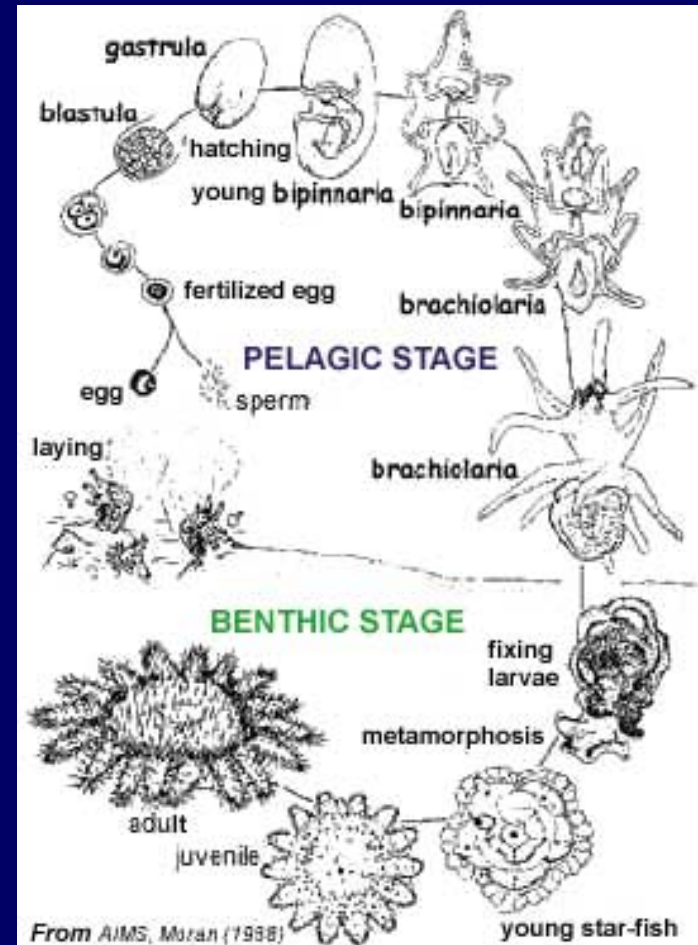
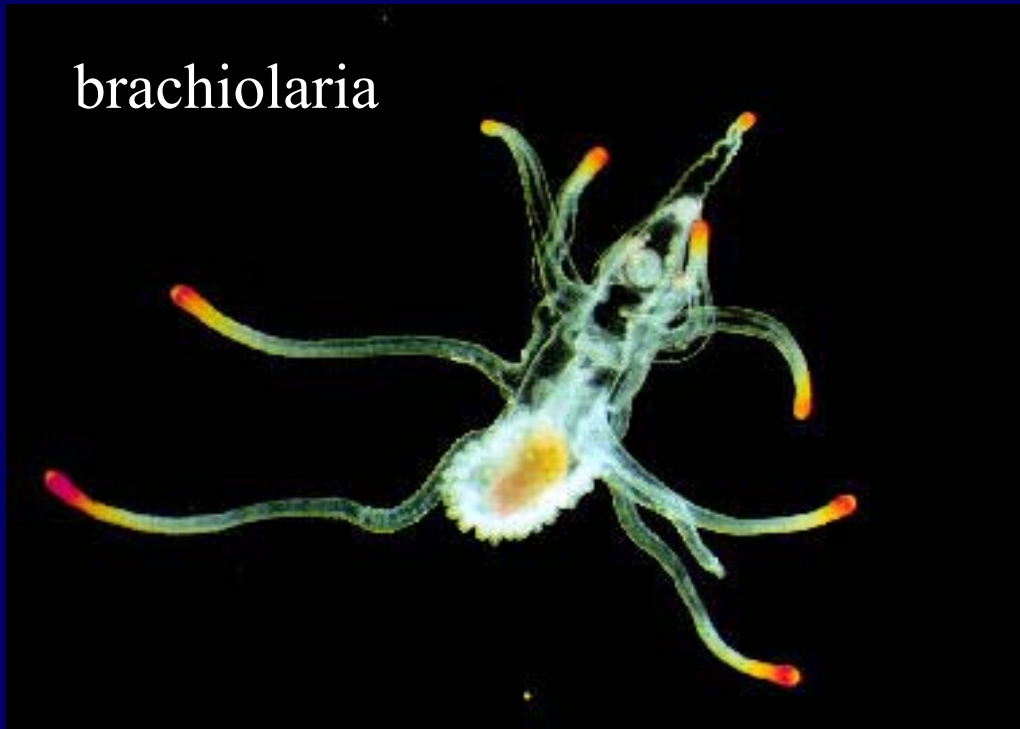
41 dan



Tek metamorfozirana zvjezdaca

Životni ciklus zvjezdače

brachiolaria



Trp



Ježinac



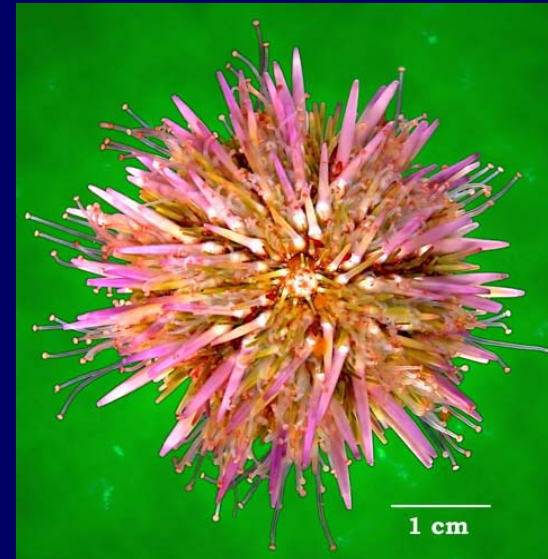
Ježinac



Psammechinus miliaris

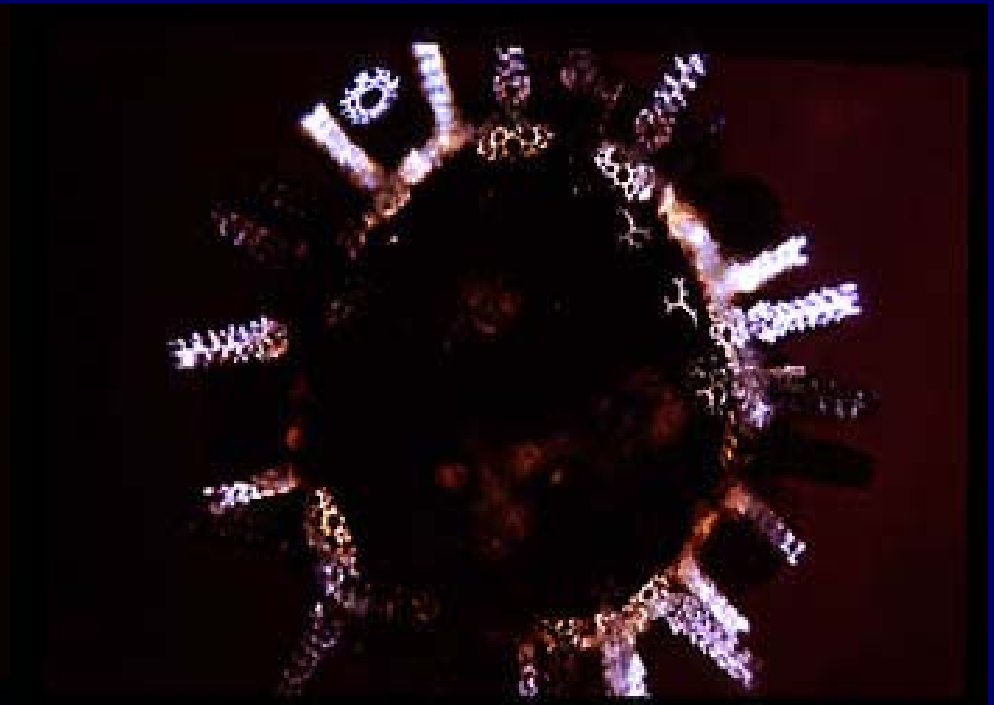
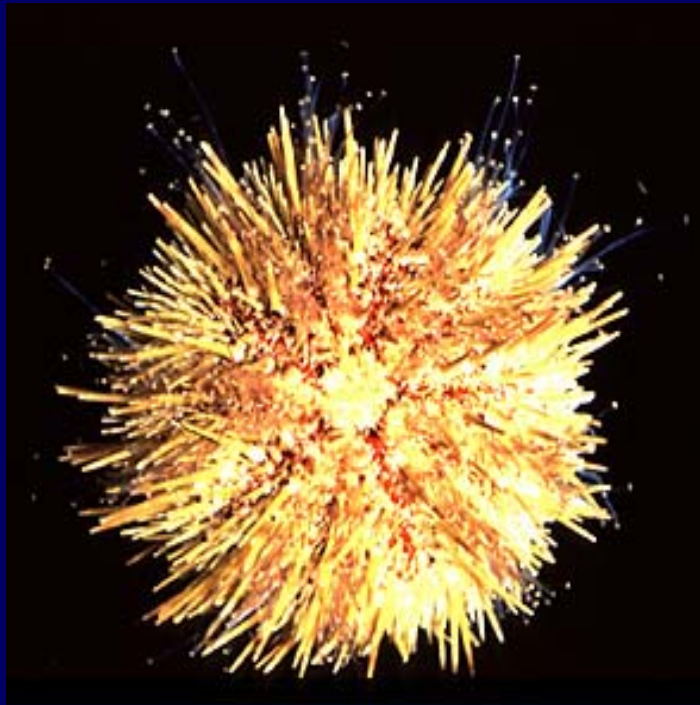


Strongylocentrotus sp.

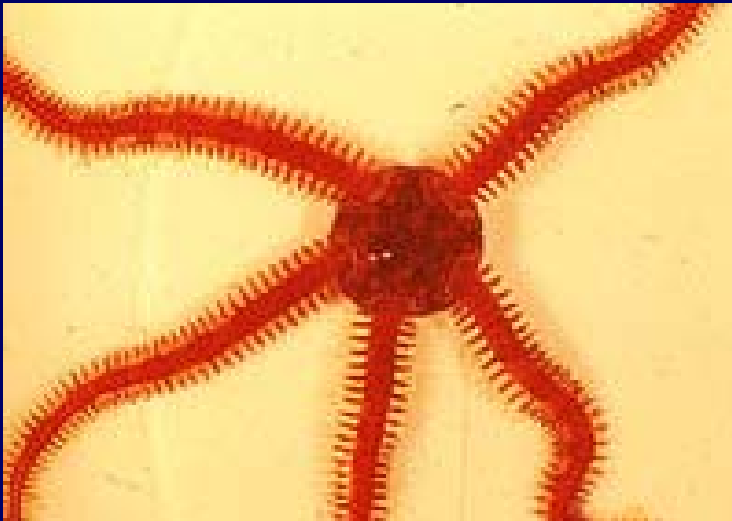


Lytechinus sp.

Neposredno nakon metamorfoze



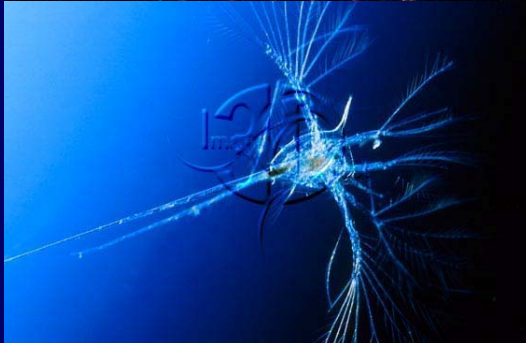
Zmijače



Rak vitičar



Lepas sp.



Rak samac



Artemia salina



Adultna jedinke



Naupliji

Porcellanella tiloba



Mantis sp.



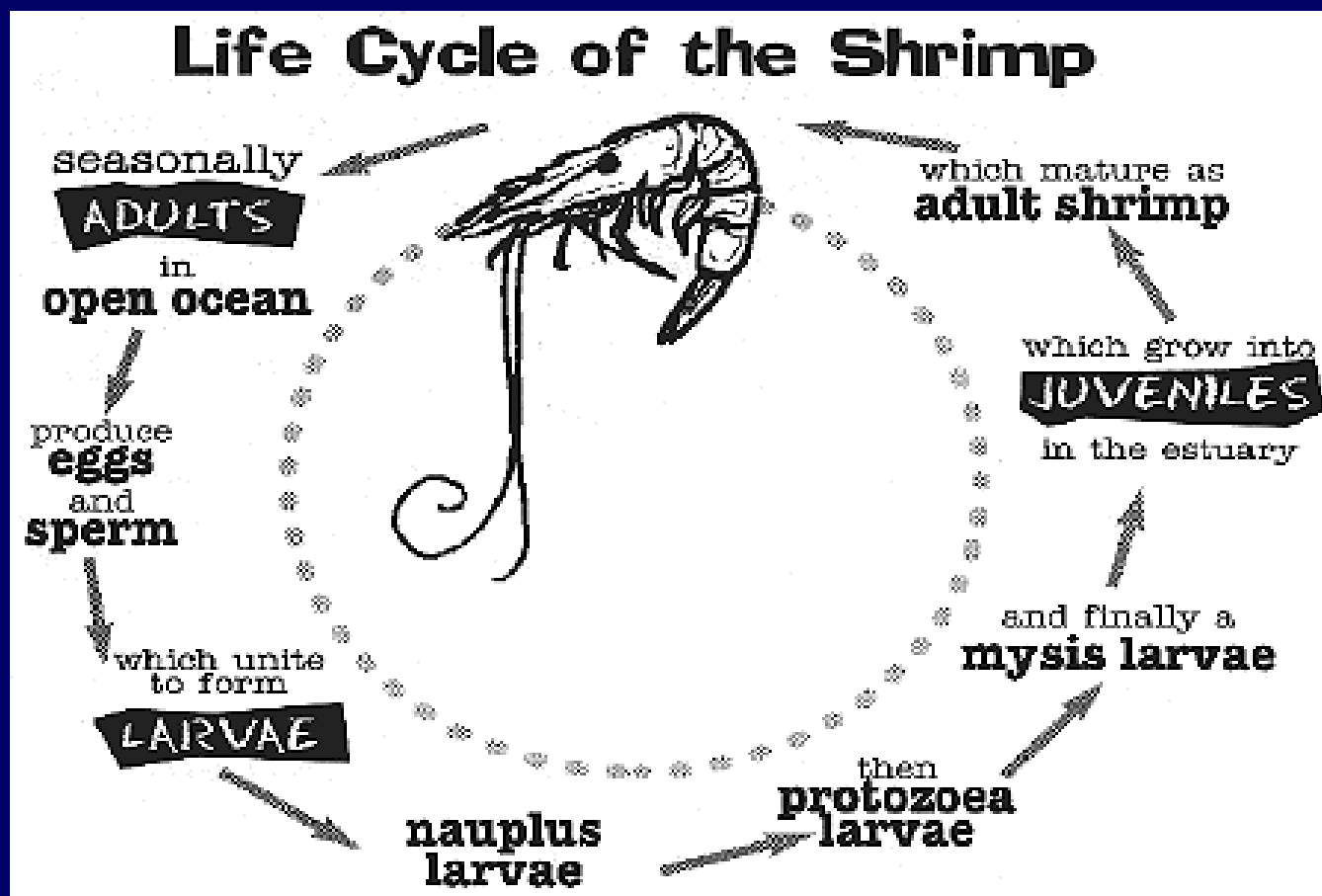
Squilla mantis



Zezavac



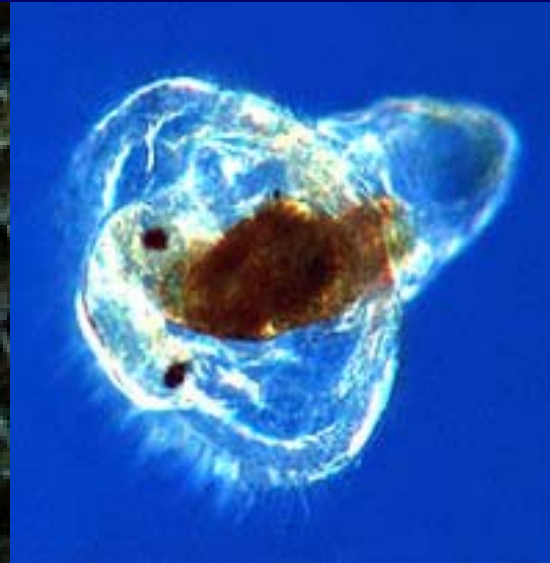
Životni ciklus kozice



Poliheti



Polihet *Spirobranchus* sp.



Plošnjak

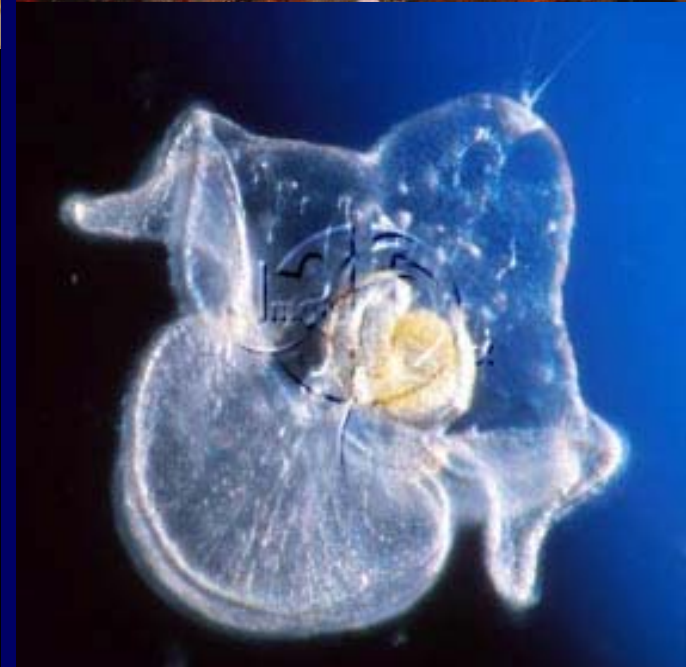
Žiroglavac



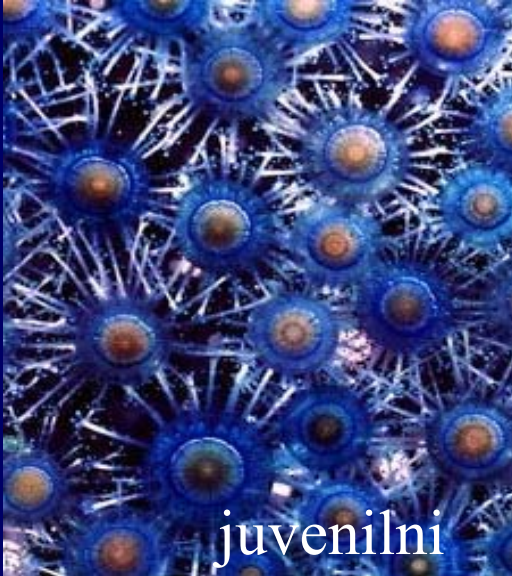
Potkovnjak



Vrpčar



Porpita sp.

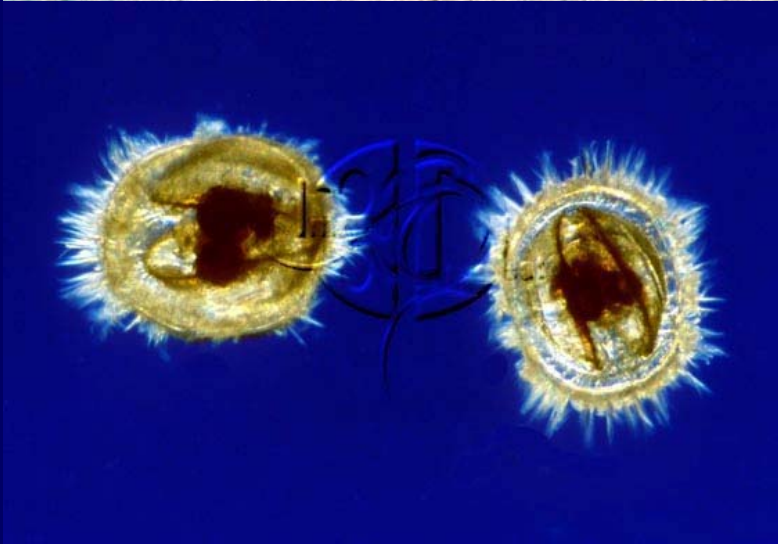


juvenilni

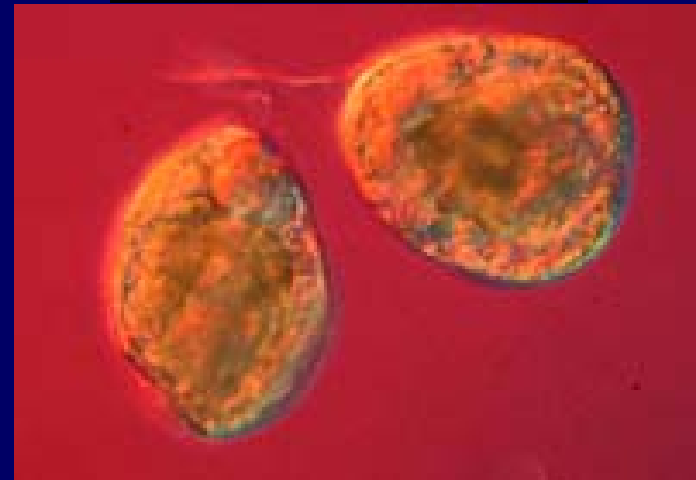
Portugalski ratni brod



Tridacna sp.



Stapkočšašac



Hobotnica



Ribe



Spolno razmnožavanje

4. Tip razvitka

Indirektan razvoj: **Tipovi ličinki**

- **Lecitotrofne ličinke**

- Izvaljuju se iz velikih jaja
- Kraće vrijeme prisutne u planktonu (nekoliko sati do 1 dan)
- Prevaljuju male udaljenosti (10-100 metara)
- Ne hrane se aktivno već žive od rezervi hrane (žumančana kesica)
- Raširen tip kod spužava, manje kod bodljikaša i žarnjaka

- **Planktotrofne ličinke**

- Izvaljuju se iz malih jaja (jaja su brojna)
- Duže vremena provode u planktonu (i do 100 dana)
- Aktivno se hrane tijekom planktonskog razdoblja života
- Trpe veliki mortalitet
- Najrašireniji tip ličinaka

Lecitotrofne ličinke

Ličinka poliheta



Lecitotrofne ličinke nalazimo kod nekih mekušaca, kolutičavaca, mahovnjaka, mješčičnica, žarnjaka itd.

Žarnjak *Palythoa* sp.



Ličinke koralja



Ascidija *Didemnum* sp.



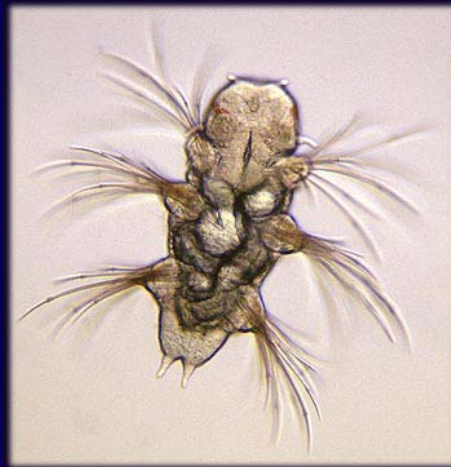
Ascidija *Botryllus schlosseri*



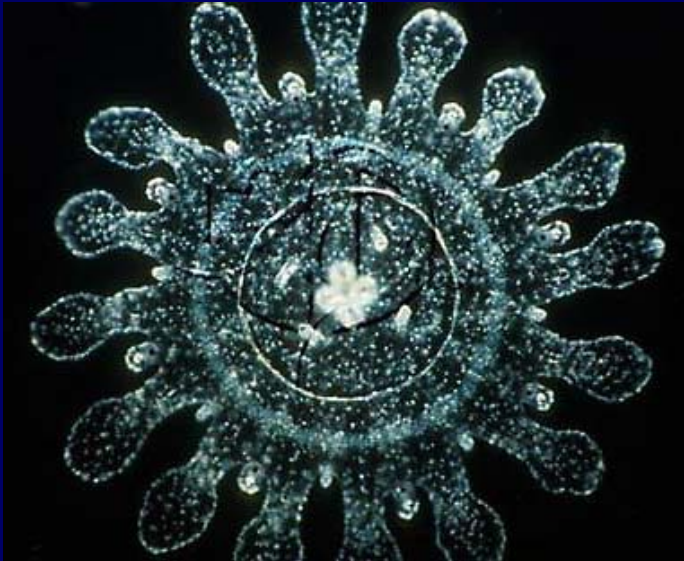
Planktotrofne ličinke

Lecitotrofne ličinke nalazimo kod mnogih puževa, bodljikaša, poliheta, rakova, žarnjaka itd.

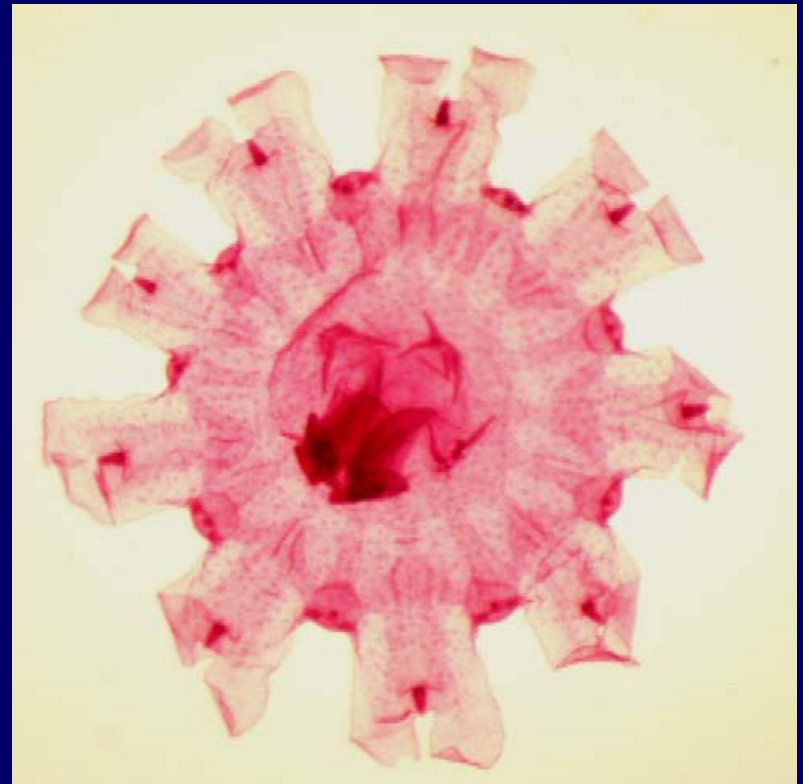
Poliheti - ličinka
trohofora



Planktotrofne ličinke



Žarnjaci
ličinka **ephira**



Planktotrofne ličinke

Rakovi ličinka
cypris



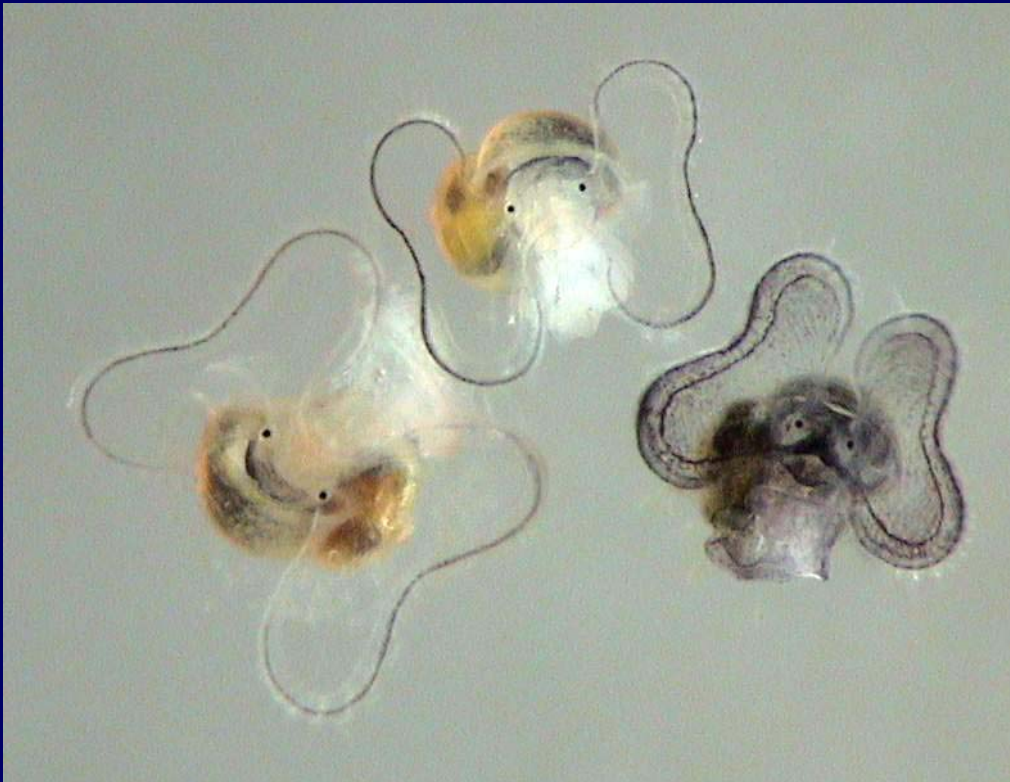
Rakovi ličinka
zoea



Planktotrofne ličinke

Ilyanassa obsoleta

(provodi u planktonu 12 dana do 6 tjedana)



Puževi ličinka
veliger



Planktotrofne ličinke

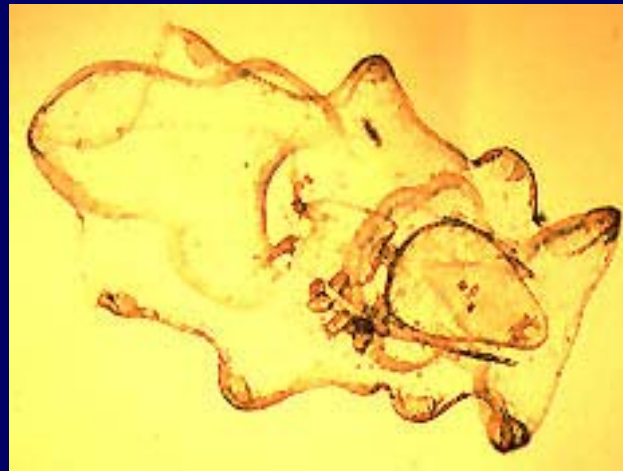
Zvezdača *Pisaster* sp.



Ježinac *Strongylocentrotus* sp.



Iregularni
ježinac



Trp *Parastichopus* sp.

Planktotrofne ličinke

Brachiolaria – ličinka bodljikaša (sposobne su provesti više mjeseci u planktonu)



Planktotrofne ličinke

Mnoge se planktotrofne ličinke mogu naći u otvorenim oceanskim vodama , gdje nošene strujama mogu prevaliti velike transoceanske udaljenosti (**teleplanic larvae**)



Koralj *Pocillopora damicornis* je široko rasprostranjena vrsta koja dominira na pacifičkim koraljnim grebenima upravo zahvaljujući **teleplanic** ličinkama koje mogu provesti u planktonu više od 100 dana

Planktotrofne ličinke

Ličinke koralja *Pocillopora damicornis* imaju simbiotske zooxanthelle koje ih opskrbljuju hranom i omogućavaju im dugi boravak u planktonu



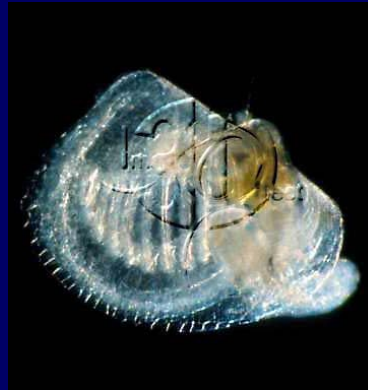
Planktotrofne ličinke

Zahvaljujući **teleplanic** ličinkama neke su vrste iskoristile priliku da prošire svoj geografski raspon. Sredinom 19. stoljeća puž *Littorina littorea* stigao je na obale Nove Škotske i potom se proširio prema jugu sve do sredine atlanske obale Amerike.



Pokretljivost ličinaka

Većina ličinaka ima cilijarne strukture koje kod lecitotrofnih ličinaka imaju funkciju kretanja, a kod planktotrofnih ličinaka osim funkcije kretanja imaju i funkciju prehrane



Spolno razmnožavanje

4. Tip razvitka

Roditeljska briga

- Roditeljska briga za oplodena jaja, ličinke i juvenilne organizme u pravilu je obrnuto proporcionalna s brojem proizvedenih jaja (mali broj jaja – velika briga; veliki broj jaja – mala briga)
- Njaveći broj morskih organizama ne pokazuje nikakvu roditeljsku brigu (jaja i spermiji se ispuštaju u more)
Ipak, kod nekih vrsta roditeljsku brigu mogu pokazivati ženke, mužjaci (čest slučaj kod riba), te oba spola

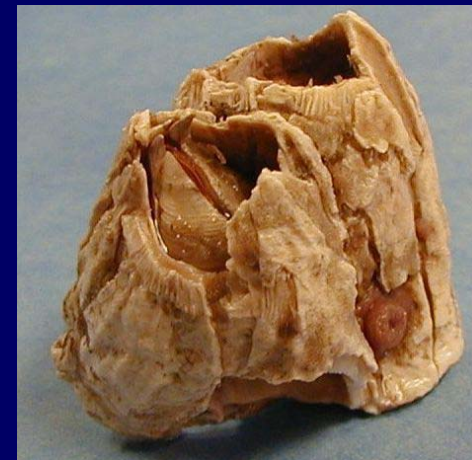
Roditeljska briga



Školjkaš *Mytilus edulis* ispušta jaja i spermije u more. Unutar 9 sati od oplodnje ličinke dobiju cilije i spremne su za plivanje (planktotrofne ličinke)



Puž *Ilyanassa obsoleta* jaja tek nakon što su oplođena pakuje u paketiće koje pričvršćuje za stijene



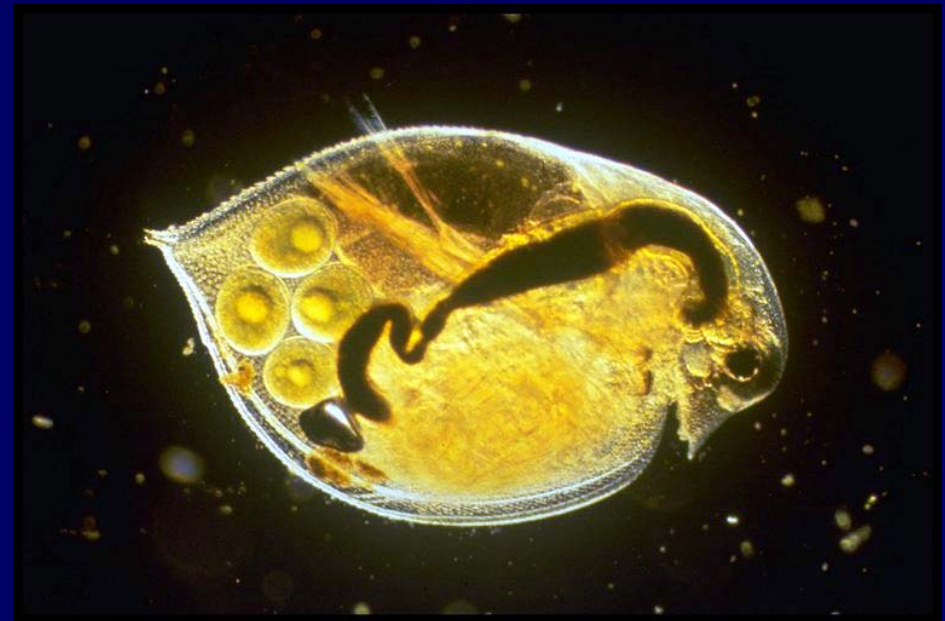
Rakovi vitičari drže u tijelu oplođena jaja sve dok se iz njih ne razviju ličinke koje potom ispuštaju u more

Ženka rotifera s dva jaja

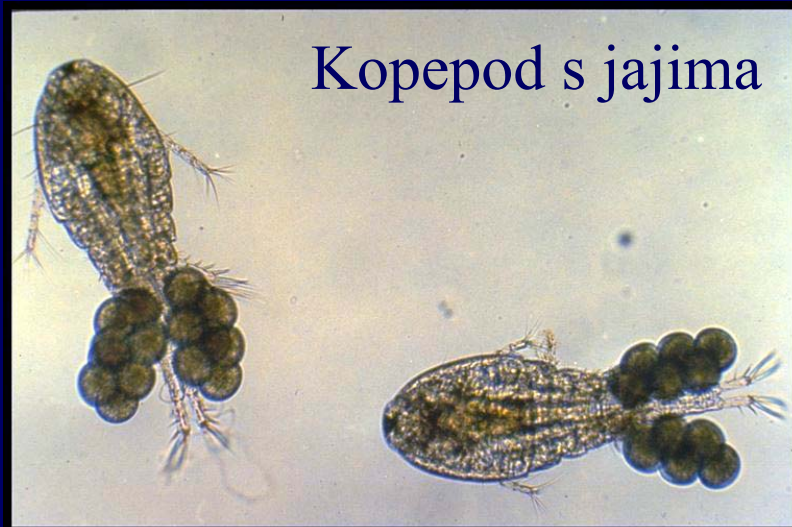


Roditeljska briga

Daphnia sp. s 4
oplođena jaja

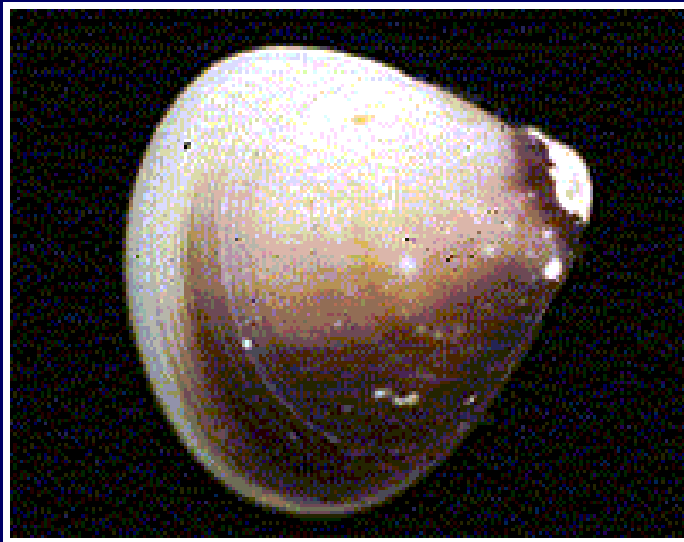


Kopepod s jajima



Roditeljska briga

Gemma gemma



Školjkaš *Gemma gemma* koji je veli svega nekoliko mm čuva svoje mlade unutar šupljine plašta i oslobađa ih tek kada dobiju ljušturu

Roditeljska briga



Mužjak morskog konjića ima posebnu vrećicu na trbuhu u kojoj se događa oplodnja jaja i gdje se zametci razvijaju. Metamorfozirane mlade konjiće mužjak kontrakcijom mišića izbacuje iz svoga tijela.

Roditeljska briga

Gasterosteus aculeatus



Ženka polaže jaja u skriveno gnijezdo
među stijenama koje je napravio mužjak.
Mužjak će se brinuti za podmladak.



Roditeljska briga



Ženka raka iz roda *Uca* inkubira jaja u svom tijelu kroz razdoblje od nekoliko tjedana, te potom oslobađa plivajuće ličinke u slobodnu vodu

Transport ličinaka

Životinje koje žive u najvišoj zoni plime i oseke moraju biti vrlo precizne u pogledu vremena oslobađanja ličinki, jer će ličinke moći uspješno otplivati tek jednom svakih dva tjedna tijekom velikih plima.



Puž *Melampus bidentatus* koji živi u najvišoj zoni plime i oseke otpušta ličinke tijekom velike plime. Ličinke se sljedećom velikom plimom vraćaju na obalu gdje se pričvršćavaju i metamorfoziraju.

Transport ličinaka

Plimne struje pomažu u dvosmjernom transportu ličinaka od obale prema otvorenom moru gdje se hrane, te natrag prema obali gdje nastavljaju adultni život

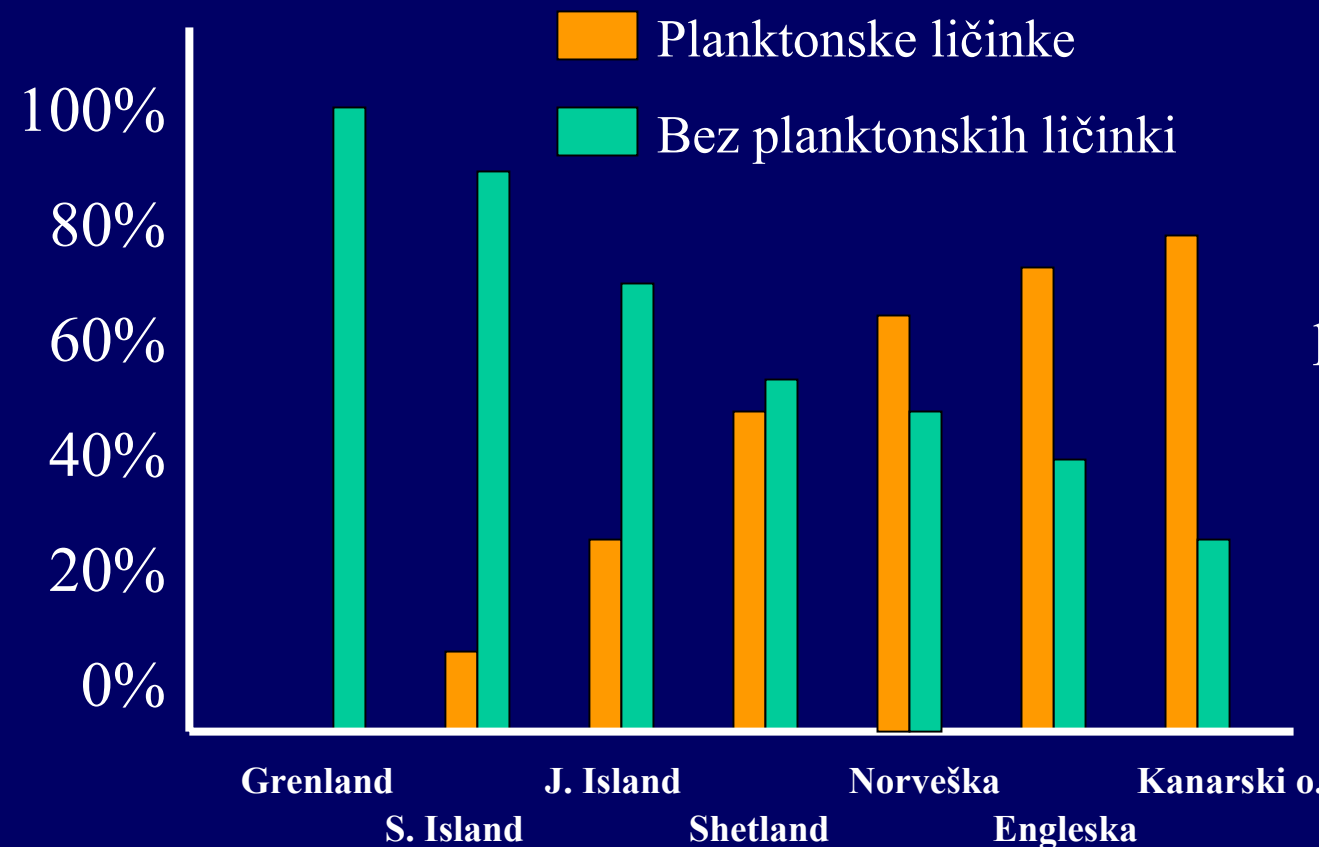


Rak *Callinectes sapidus* živi u estuarijima gdje se i razmnožava. Ličinke strujama odlaze u obalno more gdje se hrane, a vraćaju se u estuarij gdje se metamorfoziraju i provode adultni život.

Geografska rasprostranjenost tipova razvitka i tipova ličinki

- **Polarna mora**
 - Dominira direktan razvoj
 - Mali broj vrsta s planktonskim ličinkama (5% planktotrofnih; dok lecitotrofnih uopće nema)
- **Umjerena mora**
 - Podjednako zastupljeni oblici s direktnim razvojem, kao i oblici s planktotrofnim i lecitotrofnim ličinkama
- **Subtropska i tropska mora**
 - Udio planktotrofnih ličinki jako raste (kod 80-85% vrsta prisutan je indirektan razvoj preko planktotrofnih ličinaka)

Geografska rasprostranjenost organizama s planktonskim ličinkama



Udio puževa prednješkržnjaka koji imaju planktonske ličinke u ovisnosti o geografskoj širini

Pričvrščivanje ličinka za podlogu i metamorfoza



Slobodno plivajuća ličinka

PONAŠANJE: Izmjena
pozitivne i negativne fototaksije

Slučajan kontakt s podlogom

PONAŠANJE: puzanje i testiranje površine

**Kontakt s
udubinama i
brazdama na
supstratu**

**Kontakt sa
supstancama na
površini drugih
vrsta**

**Kontakt s
odraslim
jedinkama iste
vrste**

**BLOKADA
PONAŠANJA:**
Kontakt s
neprikladnom
površinom

**BLOKADA
PONAŠANJA:**
Kontakt s
prenapučenom
površinom

PONAŠANJE: Učestalo okretanje i savijanje tijela

PRIČVRŠČAVANJE

Pričvršćivanje ličinaka za podlogu i metamorfoza

- Tijekom planktonskog života ličinke prolaze nekoliko faza izmjene fotopozitivnog i fotonegativnog ponašanja. To im omogućava zadržavanje u površinskom sloju mora gdje se hrane, te odlazak na dno gdje se trebaju pričvrstiti. Ličinke organizama koji žive u zoni plime i oseke imaju cijelo vrijeme fotopozitivno ponašanje.
- Nakon što dotakne supstrat ličinka mora procijeniti je li on pogodan za njen adultni život. Pri tome se koriste mehaničkim i kemijskim sredstvima. Neke ličinke traže određenu veličinu zrnaca pijeska; stijenu s jamicama i brazdama (a ne glatku); većina ličinaka preferira površine prekrivene bakterijama itd.

Pričvršćivanje ličinaka za podlogu i metamorfoza

- Nakon spuštanja na podlogu ličinka ima vrlo ograničen radijus kretanja (svega nekoliko cm), koji joj omogućava da nađe pogodan položaj na podlozi (neku udubinu, da izbjegne prenapučenost itd.)
- Neke ličinke mogu na neko vrijeme odgoditi metamorfozu ukoliko nisu pronašle pogodnu podlogu



Polip koralja se otkida i vraća u plankton da nađe pogodnije mjesto s više hrane (Odgadanje metamorfoze)

Spirorbis borealis



Fucus serratus



© Peter Dyrynda



Ličinke poliheta *Spirorbis borealis* se spuštaju slučajno na algu *Fucus serratus* ali nakon toga počinju puzati te se razmještaju jednoliko po talusu alge kako bi izbjegli prenapućivanje i kompeticiju za hranu

Pričvršćivanje u velikim skupinama

- Vrlo često se ličinke odlučuju za površine na kojima žive odrasle jedinke njihove vrste, koje ih privlače mehaničkim i kemijskim putem, pri čemu je najčešće potreban direktan kontakt ličinke s odraslom jedinkom (kemijski tragovi su obično netopljive molekule). Npr. ličinke kamenice privlače peptidi koje izlučuju odrasle jedinke.
- Ponekad ličinke privlače odrasle jedinke drugih bentoskih vrsta. Npr. odrasle jedinke hidroida iz porodice Proboscidae žive na cijevima poliheta iz porodice Sabellidae

Sabella pavonina



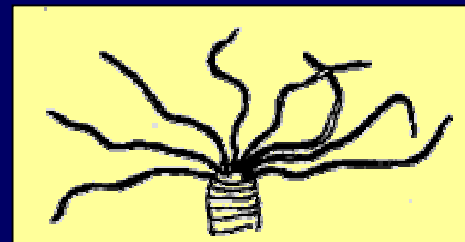


Zadružni poliheti iz roda *Hydroides* imaju dva tipa planktonskih ličinki: jedne koje za pričvršćivanje traže odrasle jedinke svoje vrste, i druge “pionirske” koje traže nove nenastanjene supstrate



Mnoge alge privlače ličinke različitih vrsta kemijskim ili mehaničkim putem. Ličinke mahovanjaka privlače organske izlučevine nekih alga, dok neke nitaste crvene alge privlače ličinke dagnje *Mytilus edulis* mehanički (naime eksperimenti su pokazali da će se ličinke prihvatiti i tkaninu koja ima sličnu teksturu kao i alga).

Mnogi bentoski organizmi izlučuju i toksične tvari pa ličinke izbjegavaju pričvršćavanje na takvim područjima

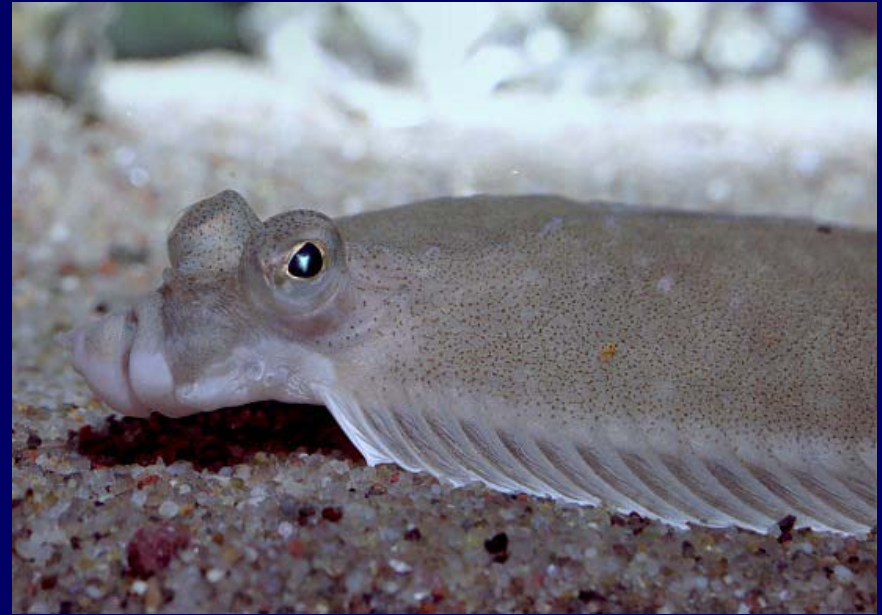


Toksični aromatski spojevi broma koje izlučuju neki bentoski organizmi prodiru u pornu vodu sedimenata duž obale Washingtona. Takav sediment izbjegavaju ličinke poliheta *Nereis vexillosa* (inače uobičajene vrste na pješčanim plažama). S druge strane, populacija poliheta *Thelepus crispus* koji nije osjetljiv na toksične spojeve postaje vrlo brojna.

Metamorfoza

Metamorfoza je vrlo dramatičan proces promjene ličinke u odrasli (adultni) organizam. Energetska cijena metamorfoze je ponekad toliko velika da se organizam odmah nakon metamorfoze mora hraniti. Zabilježeno je da su neke jedinice morskih zvijezdača ugibale ukoliko ne bi pronašle plijen u roku od dva dana nakon metamorfoze.





Ukoliko se ličinke lista *Pleuronectes platessa* osam dana ne mogu hraniti zooplanktonom one ugibaju. Starije ličinke koje su pred metamorfozom mogu bez hranjenja preživjeti svega 2.5 dana.

Planktonske ličinke trpe veliki mortalitet zbog predacije, transporta u nepovoljna područja i nedostatka hrane



Ženka malog atlantskog školjkaša *Mulinia lateralis* postaje spolno zrela kod veličine ispod 1cm i proizvodi na stotine i tisuće jaja. Ipak od svih tih jaja do odraslih jedinki se uspije razviti svega nekoliko. Ovaj je školjkaš dobar primjer za većinu morskih organizama.

Bugula neritinea



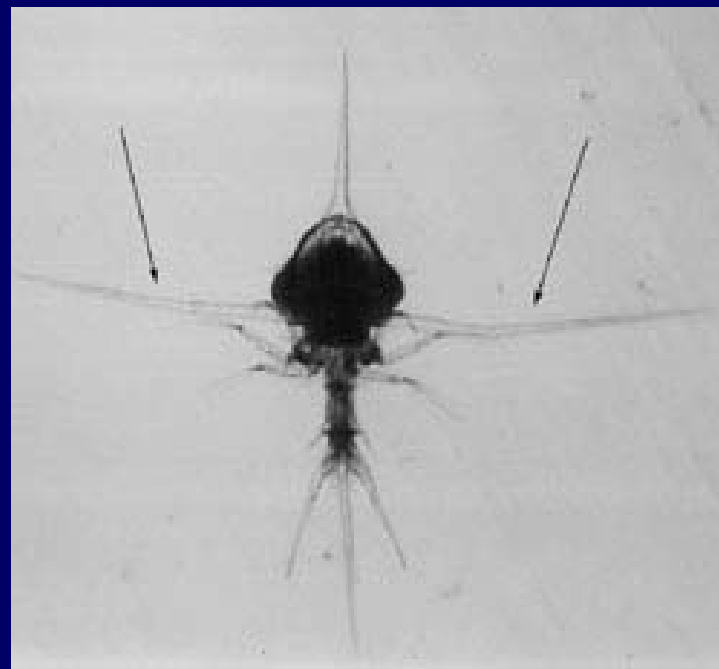
Ličinke mahovnjaka *Bugula neritinea* pričvršćavaju se na listovima morskih cvjetnica gdje se potom razvijaju kolonije odraslih jedinki. Kolonije se razvijaju isključivo na vršcima listova gdje je strujanje mora i donos suspendiranih čestica velik. Premještanjem kolonija na niže dijelove lista njihovo se preživljavanje smanjilo.

Veliki broj planktonskih ličinaka završi kao žrtva brojnih predatora

U umjerenim morima glavni predatori planktonskih ličinaka su planktivorne ribe i rebraši. Mnoge su ličinke razvile različite prilagodbe u svrhu smanjenja predacije



Rhithropanopeus harrisi

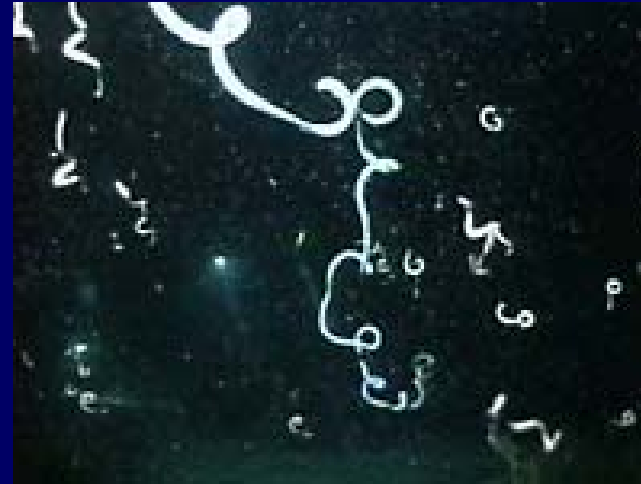
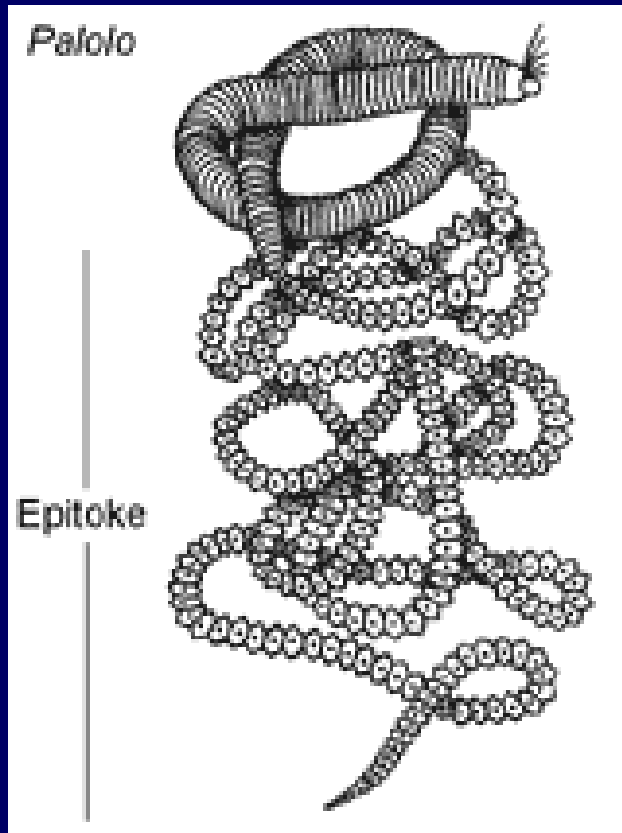


Ličinke estuarskog raka *Rhithropanopeus harrisi* imaju pokretne bodljice koje ispruže kada im se približi riba

Izmjena generacija ili metageneza

- Kod nekih morskih organizama dolazi do izmjene spolnog i nespornog načina razmnožavanje. Ta se pojava naziva **izmjena generacija ili metageneza**
- Izmjena generacija je poznata kod različitih skupina kao što su plošnjaci, kolutičavci, raci, plaštenjaci i dr., ali je najizraženija kod žarnjaka, osobito obrubnjaka (Hydrozoa) i režnjaka (Scyphozoa)
- Kod nekih organizama dolazi do izmjene jednospolne (partenogenetske) i dvospolne generacije. Ta se pojava naziva **heterogonija**

Izmjena generacija



Kod pacifičkog palola (*Eunice viridis*) prednji dio tijela proizvodi pupanjem spolne dijelove (epitoke) koji se nakon odvajanja razmnožavaju spolno

Izmjena generacija

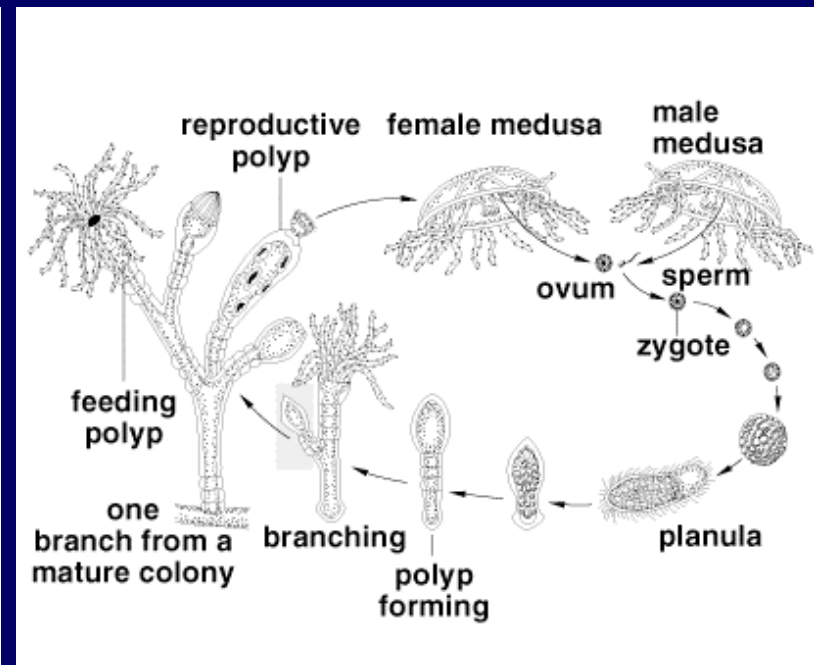
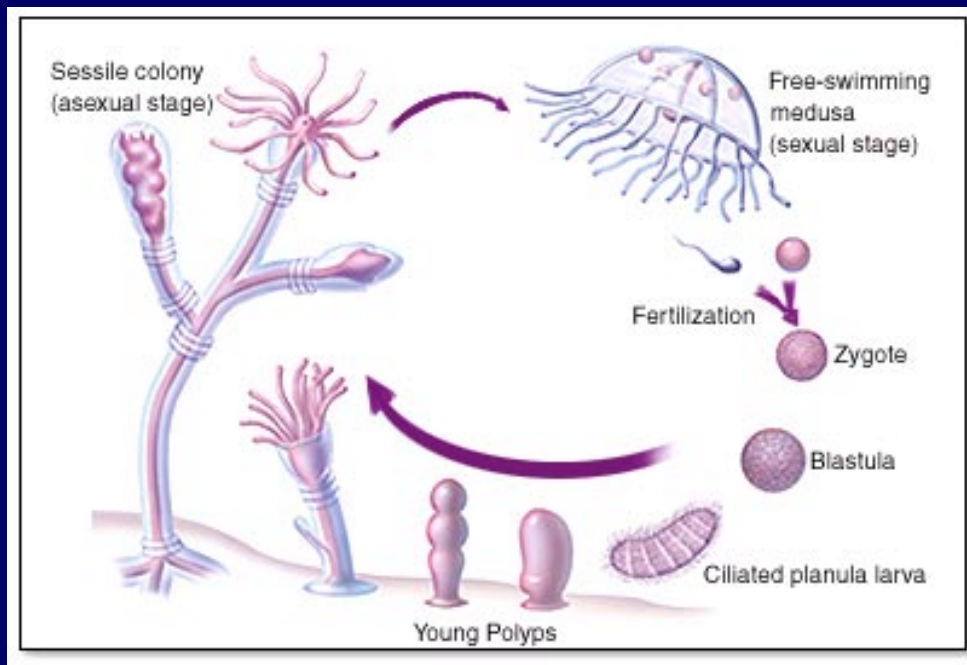


Kod nekih dvootvorki (*Thaliacea*) pojedinačne jedinke predstavljaju nespolnu generaciju, kolonije (zadruga) predstavljaju spolnu generaciju koja proizvodi jaja spermije, a iz oplođenih jaja nastaju pojedinačne jedinke.

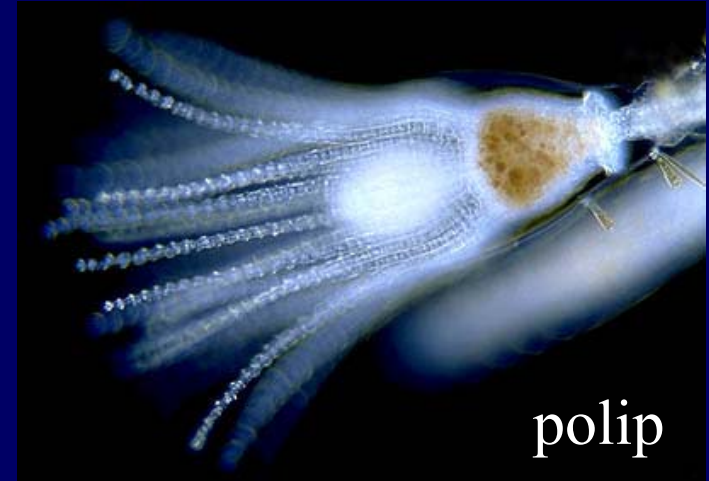
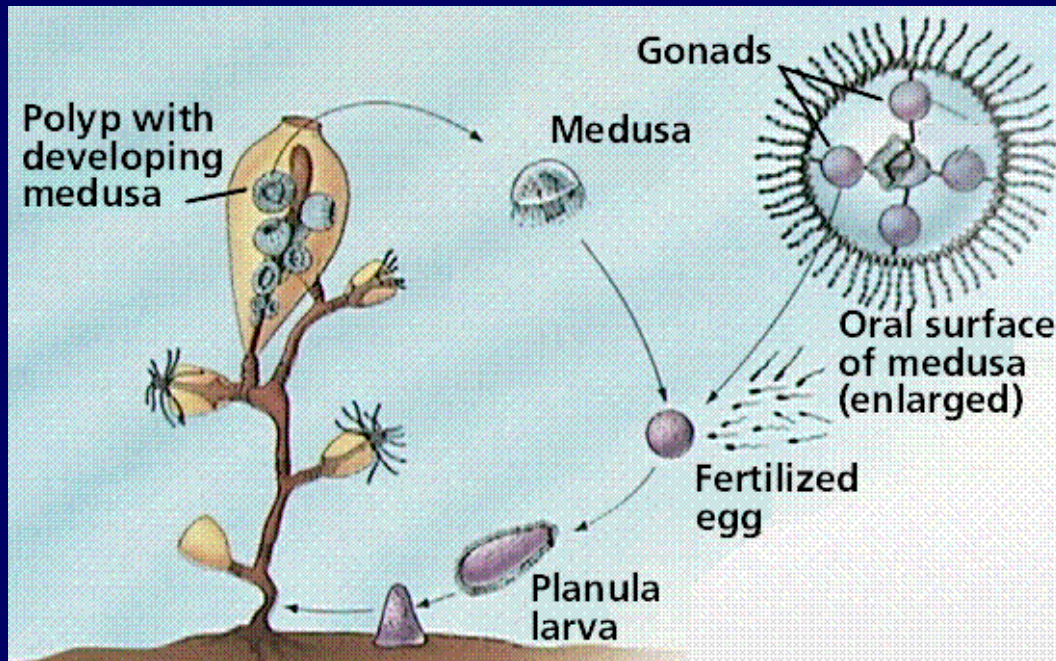


Izmjena generacija

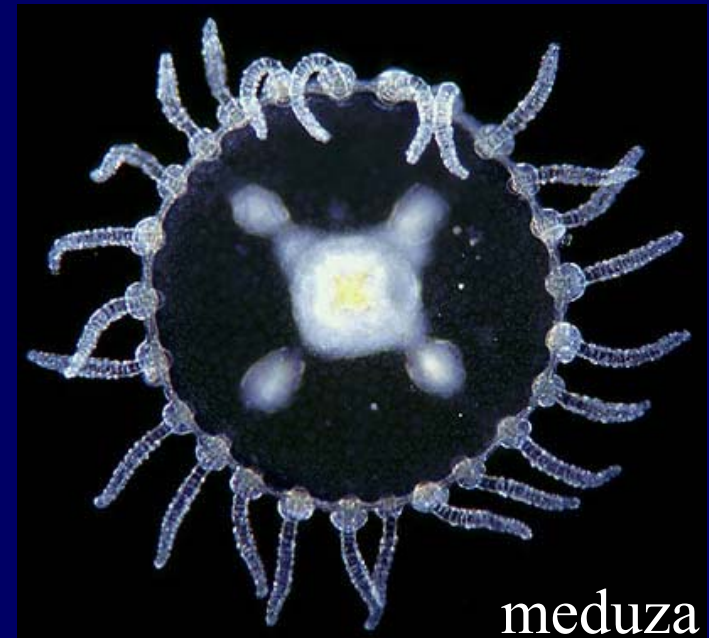
Kod obrubnjaka se iz oplođenog jaja razvija ličinka **planula**, koja se pričvršćava za podlogu i metamorfozira u **polip** (nespolna generacija). Polip pupanjem stvara **meduze** (spolna generacija) koje proizvode spolne stanice.



Izmjena generacija

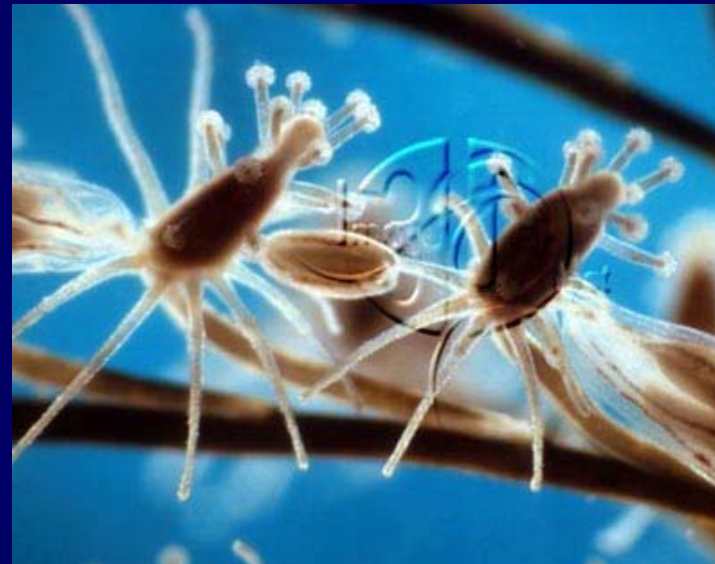
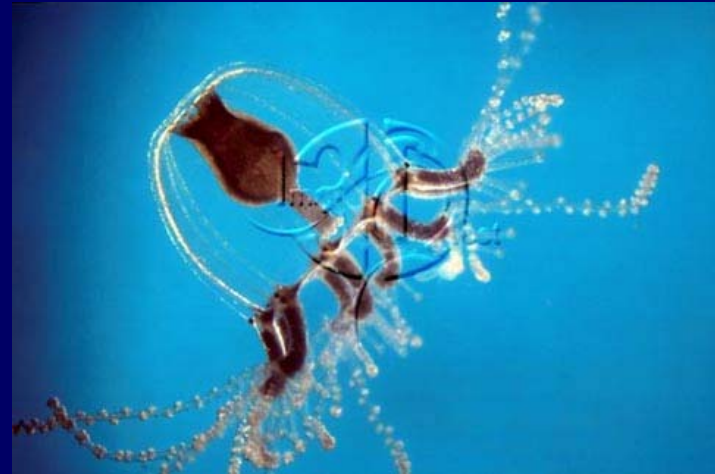
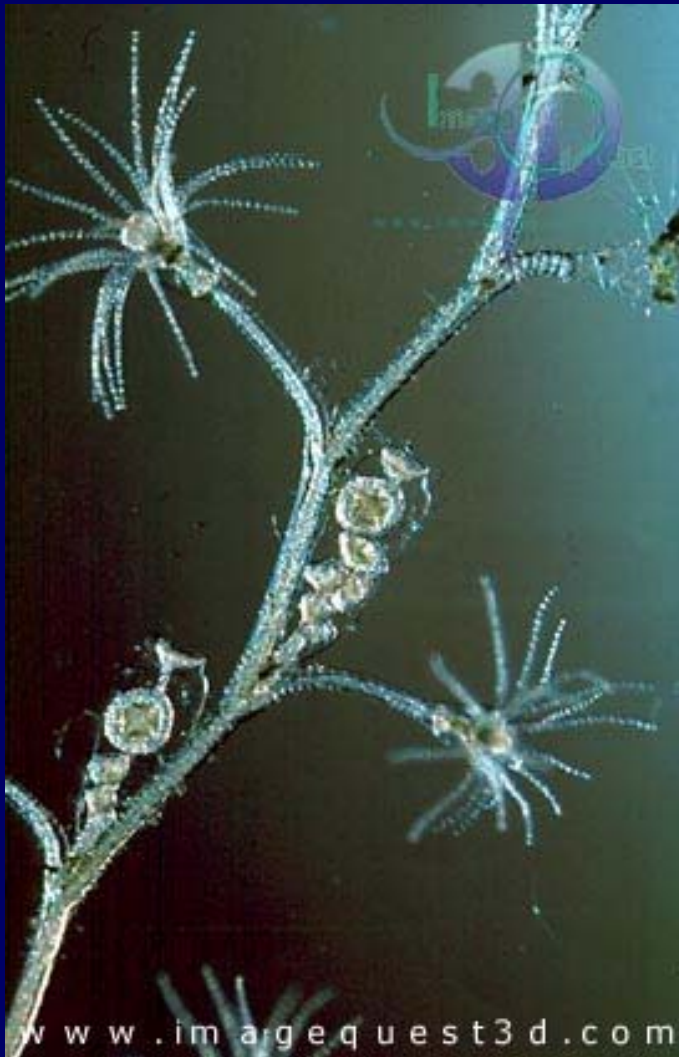


Polipi s
meduzama



Izmjena generacija

Oslobađanje meduza od polipa



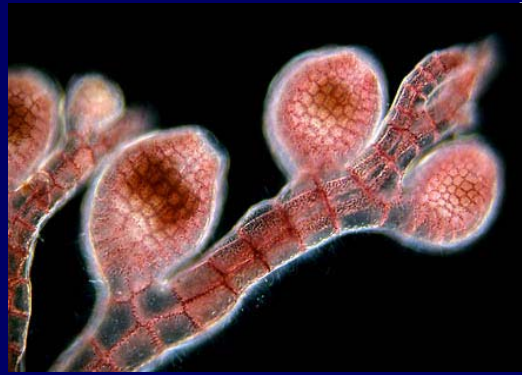
Izmjena generacija kod crvenih alga iz roda *Polysiphonia*



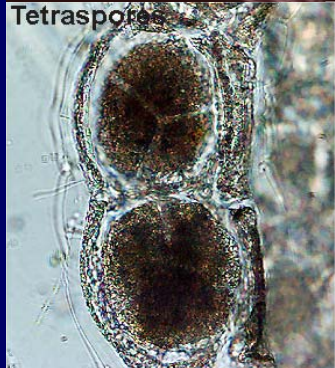
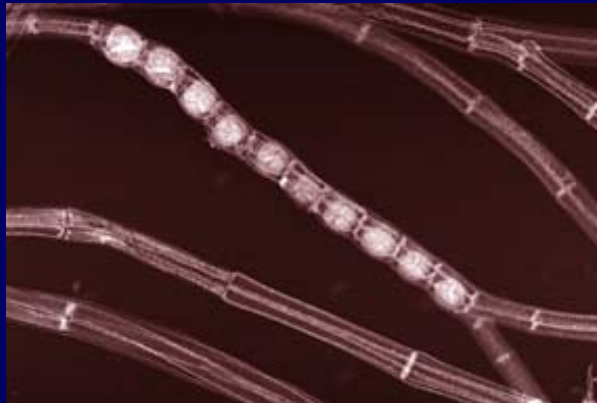
M. Šolić: Ekologija mora



Tetrasporofit – mala biljka ($2n$) na kojoj se formiraju **tetrasporangiji** (kuglaste tvorevine koje sadrže po 4 n spore)



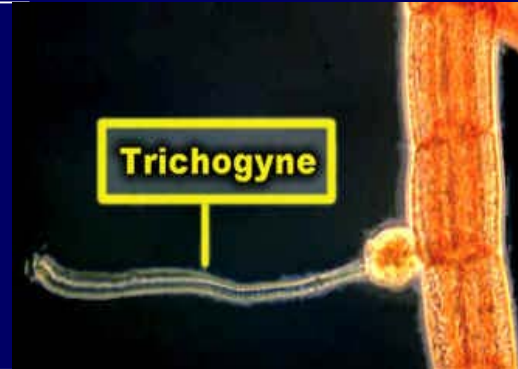
Oplođnjom nastaje zigota koja se razvija u **cystocarp**, tvorevinu u kojoj se razvijaju **carpospore** ($2n$) iz kojih izrasta **tetrasporofit**



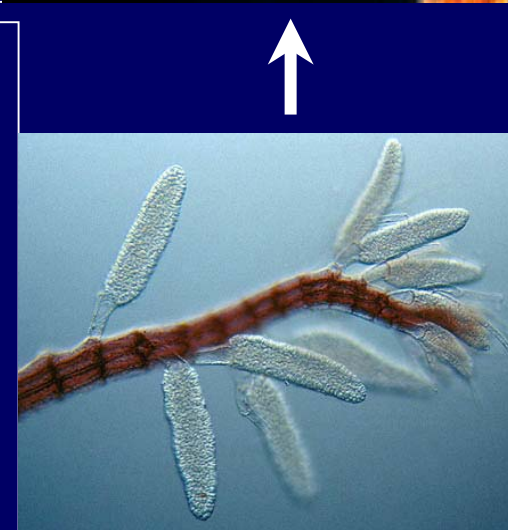
Iz spora izrasatju muške i ženske biljke - **gametofiti**



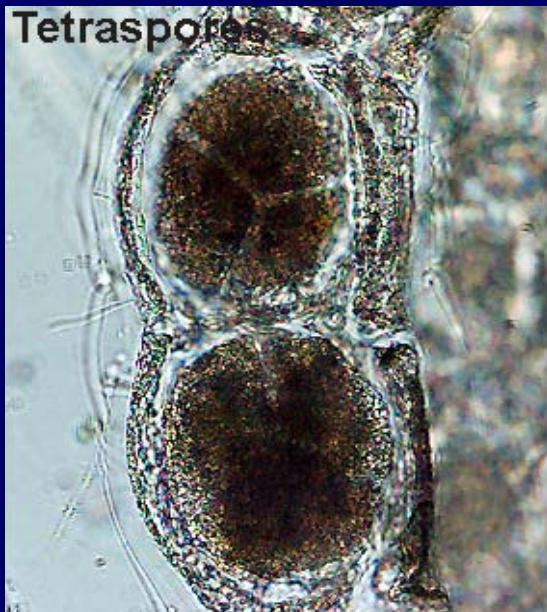
Jezgra muške spolne stanice dopire do do jaja u karpogoniju preko **trihogine**, tankog cjevastog nastavka karpogonija



Muški reproduktivni organi **spermatangiji** formiraju se na vrhu grana i proizvode **spermacije** koji nemaju flagela te ih do ženskih reproduktivnih organa **karpogonija** nose struje

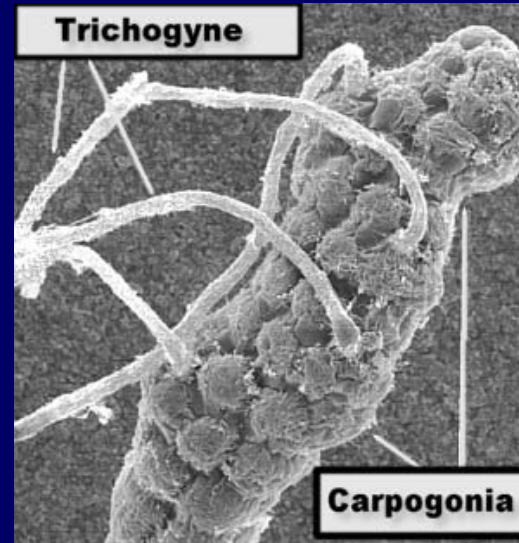
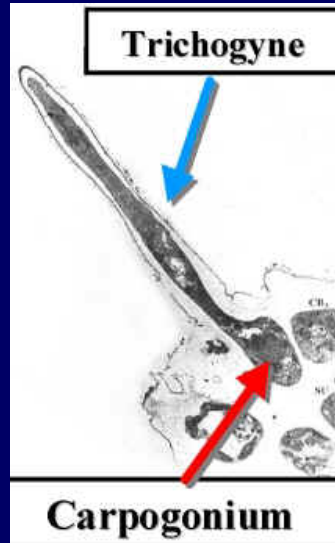


Tetrasporangiji



Tetraspore

Karpogon s trihoginom



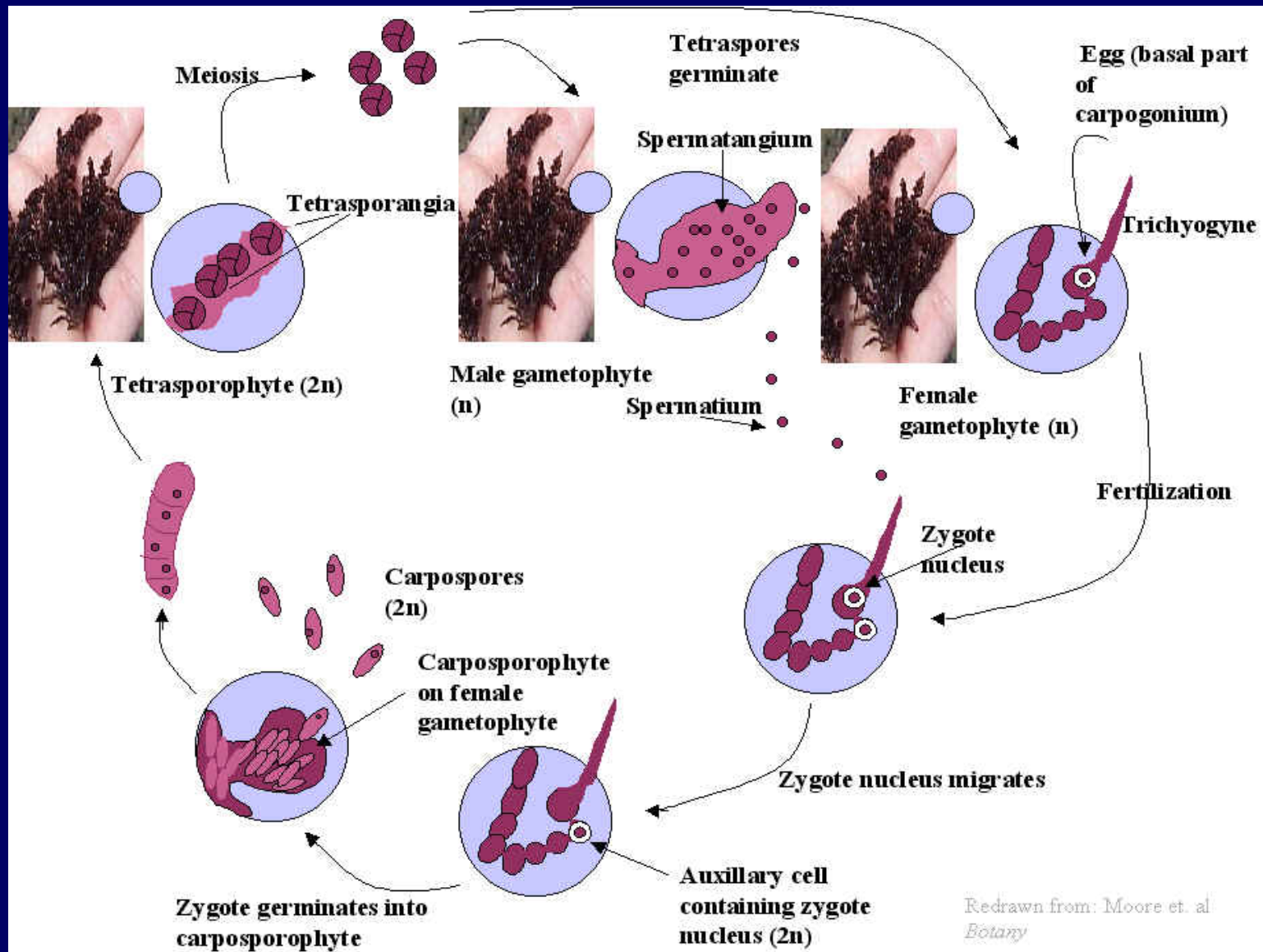
Spermatangij



Početak formiranja cistokarpa

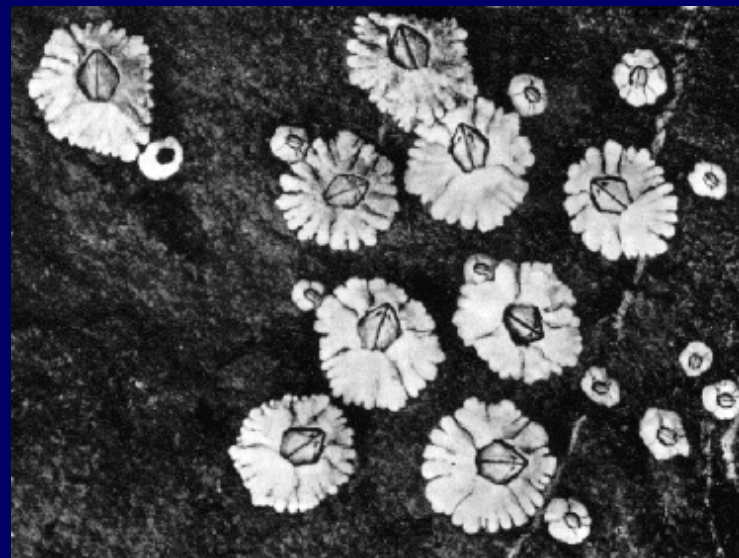
Cistokarp

Laurencia pacifica



Mnoge vrste mogu mijenjati načine razmnožavanja i tipove razvitka i prilagođavati ih uvjetima u okolišu

- Žarnjak *Tealia felina* u određenim uvjetima ima direktan razvoj, a u određenim uvjetima indirektan preko pelagičkih ličinaka
- Rak vitičar *Balanus balanoides* najčešće ima plivajuće ličinke (nauplije), koje u određenim uvjetima mogu ostati uz majku sve do stadija *Cypris*



Mnoge vrste mogu mijenjati načine razmnožavanja i tipove razvitka i prilagođavati ih uvjetima u okolišu

- Kozica *Crangon crangon* zimi ima krupna, a ljeti mala jaja
- Poliheti pokazuju najveću fleksibilnost od svih skupina (zbog toga su široko geografski rasprostranjeni). Ovisno o prilikama oni mogu izmjenjivati dvospolnost, hermafroditizam, direktan razvoj, viviparnost, te pelagičke i puzajuće ličinke



Razmnožavanje je često povezano s fazama mjeseca



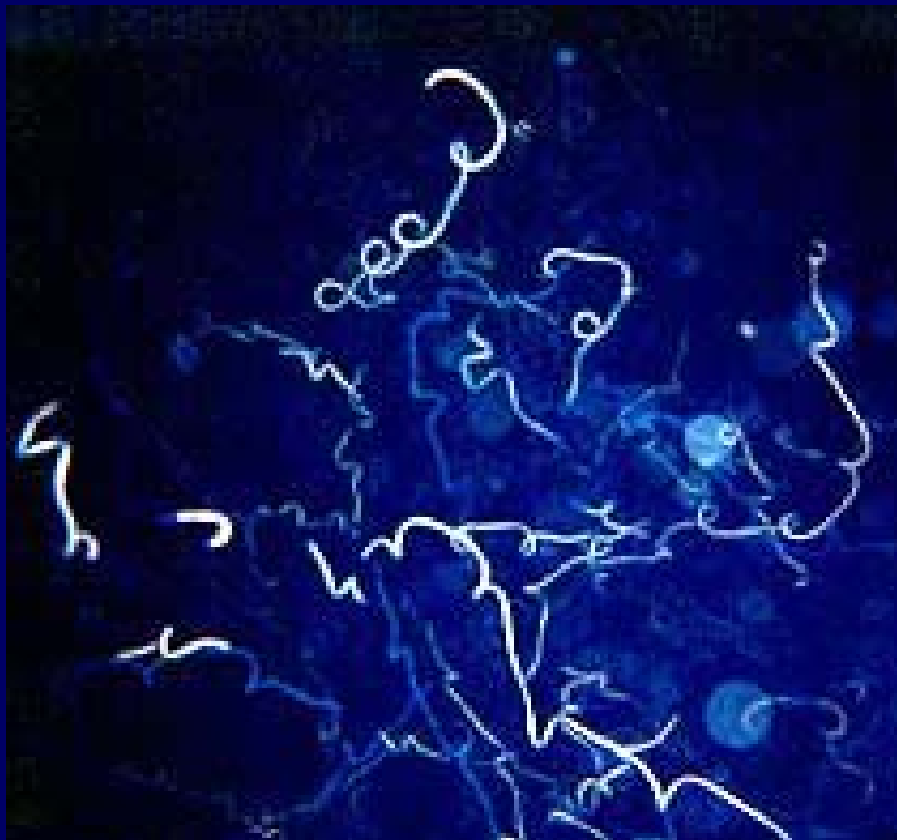
- Jaja puža *Littorina neritoides* dospijevaju u plankton jedino tijekom razdoblja velikih morskih doba

Razmnožavanje je često povezano s fazama mjeseca



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

Razmnožavanje je često povezano s fazama mjeseca



- Pacifički palolo polihet se roji tri dana nakon punog mjeseca i 54 minute nakon zalaska sunca

Razmnožavanje je često povezano s fazama mjeseca



- Ulovi mnogih komercijalnih vrsta riba vezani su za lunarni ritam (npr. ulov haringe za punog mjeseca)

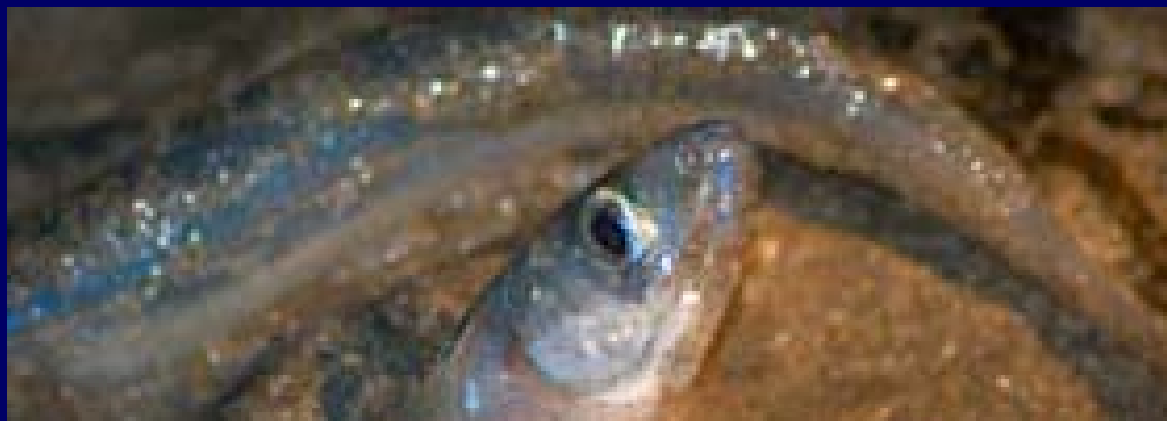
Razmnožavanje je često povezano s fazama mjeseca

U razdoblju od ožujka do rujna tijekom 3-4 noći nakon mladog i punog mjeseca ribe *Leuresthes tenuis* (grunion) se masovno pojavljuju na pješčanim plažama južne Kalifornije (od San Francisca do Baja) gdje se mrijeste.



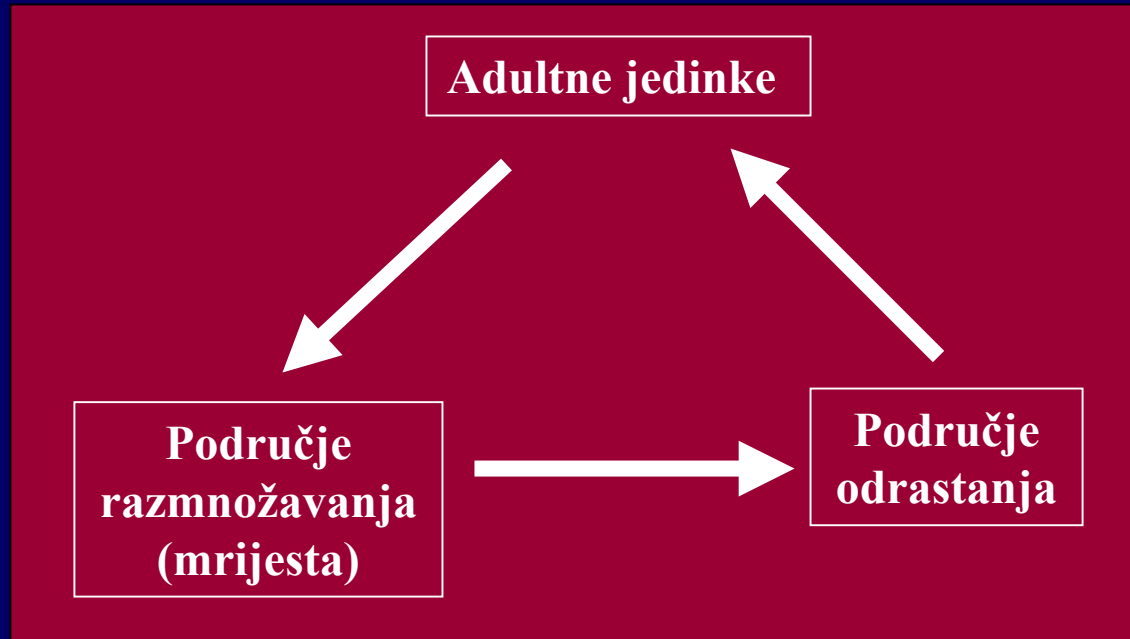
Razmnožavanje je često povezano s fazama mjeseca

Ženke kopaju jame u pijesku i polažu jaja u području najviše razine velike plime. Mužjaci obilaze jame i polažu u njih spermu. Tijekom sljedeća dva tjedna plime ne dostižu ovu razinu, ali već sa sljedećom velikom plimom more odnosi oplodjena jaja iz kojih se razvijaju plovajuće ličinke.



Migracije

Pored prehrane i izbjegavanja nepovoljnih uvjeta, jedan od glavnih razloga za postojanje migracija kod morskih organizama je razmnožavanje



Ciklusi migracija između područja gdje žive adultne jedinke, područja razmnožavanja i područja odrastanja juvenilnih jedinki

Migracije

- **Anadromne ribe**
 - Žive u moru – razmnožavaju se u slatkim vodama
 - Npr. losos, lojka (čepa), paklara
- **Katadromne ribe**
 - Žive u slatkim vodama – razmnožavaju se u moru
 - Npr. jegulja



Migracije

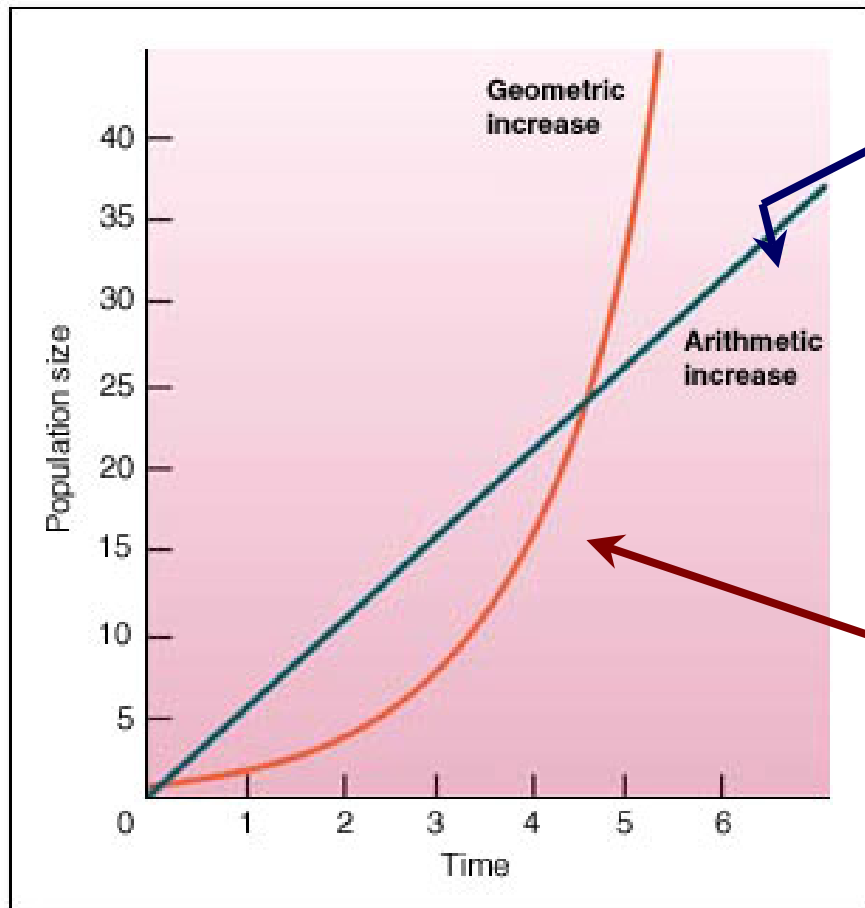


Zelena kornjača *Chelonia mydas* prevaljuje tisuće kilometara između staništa odraslih jedinki i područja gdje ženke polažu jaja



Rast populacija

Populacije rastu eksponencijalno



Broj koji raste aritmetički uvećava se tijekom svakog vremenskog intervala za **konstantnu vrijednost**

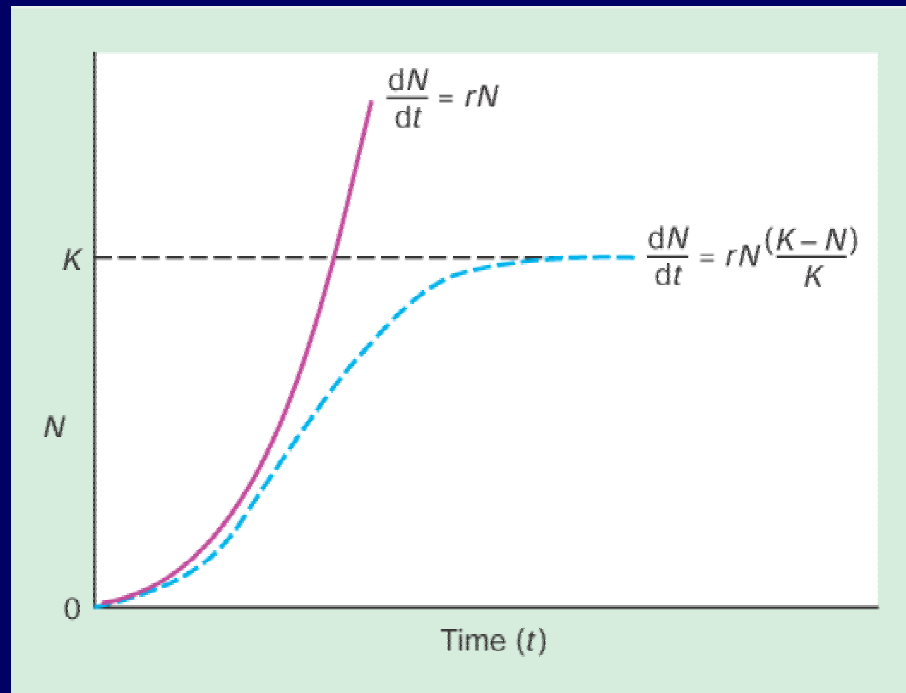
Npr. 2, 4, 6, 8, 10, 12, itd.

Broj koji raste eksponencijalno (geometrijski) ovisan je o veličini broja (porast je veći što je broj veći); dakle, broj se povećava za **konstantnu proporciju**

Npr. 2, 4, 8, 16, 32, 64, itd.

Rast populacija

1. Neograničeni rast populacija



2. Ograničeni (regulirani) rast populacija

Neograničeni rast populacija

- Pod pojmom neograničenog rasta populacije podrazumijeva se rast populacije koji nije ograničen hranom, prostorom niti bilo kojim drugim životnim resursom; dakle, rast koji nije ovisan o gustoći populacije
- Rast kod kojeg se individualna stopa fekunditeta ne mijenja s veličinom populacije, a populacija raste to brže što je veća (veći se broj jedinki reproducira) naziva se **eksponencijalni rast**

Neograničeni rast populacija

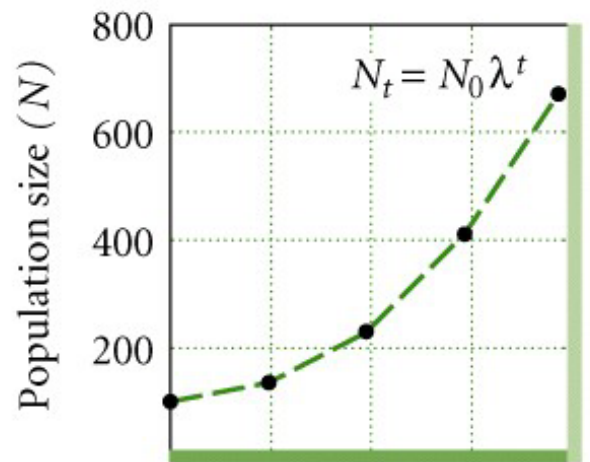
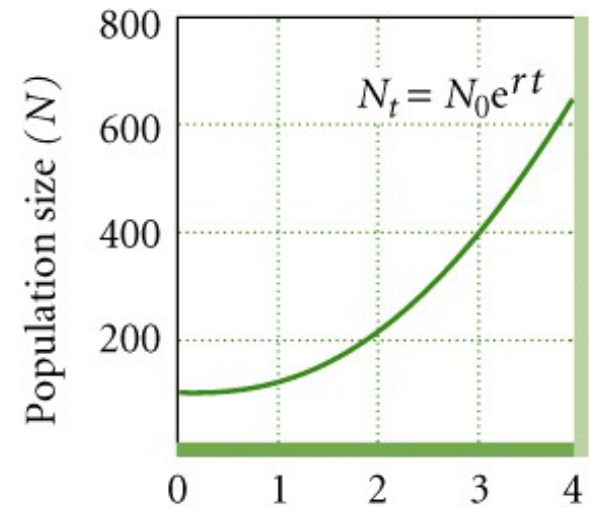
Vremenski odjeljeni
(skokovit) rast

Geometrijski
model rasta

Vremenski
kontinuirani rast

Eksponencijalni
model rasta

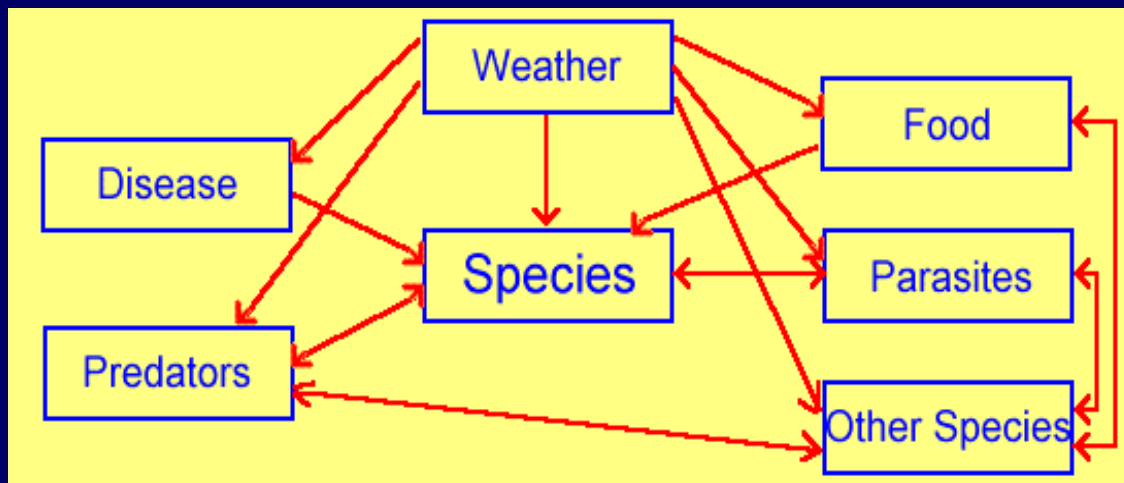
Eksponencijalni rast



Geometrijski rast

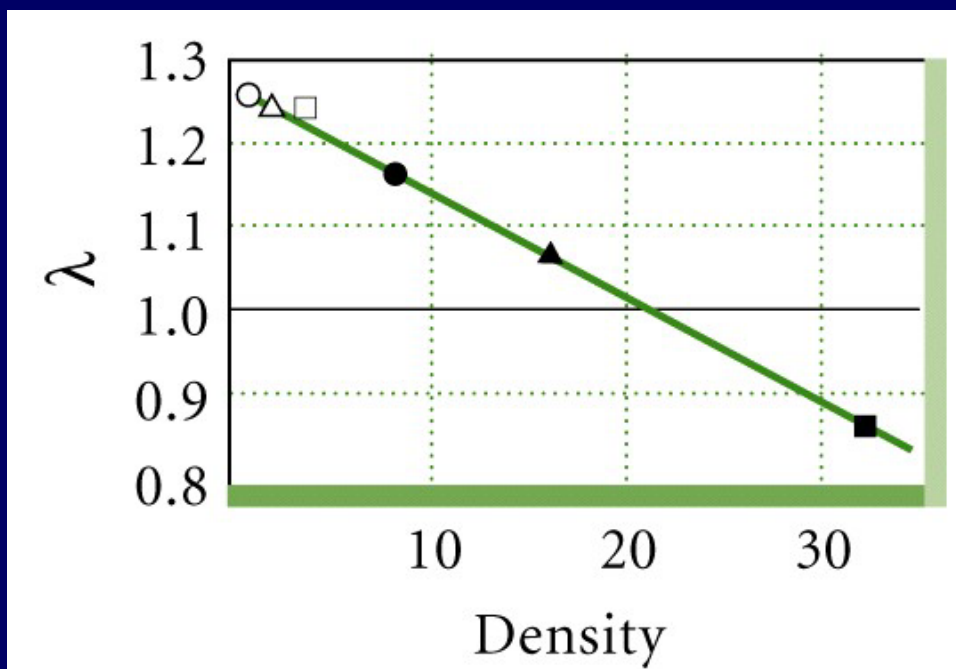
Ograničeni (regulirani) rast populacija

- Većina populacija u prirodi ne raste eksponencijalno, ili se taj rast događa vrlo kratkotrajno



- Rast populacija u prirodi može biti ograničen faktorima koji su ovisni o gustoći populacija (hrana, prostor, predacija, kompeticija), ili abiotičkim faktorima u okolišu koji nisu ovisni o gustoći populacija (temperatura, salinitet, valovi itd.)

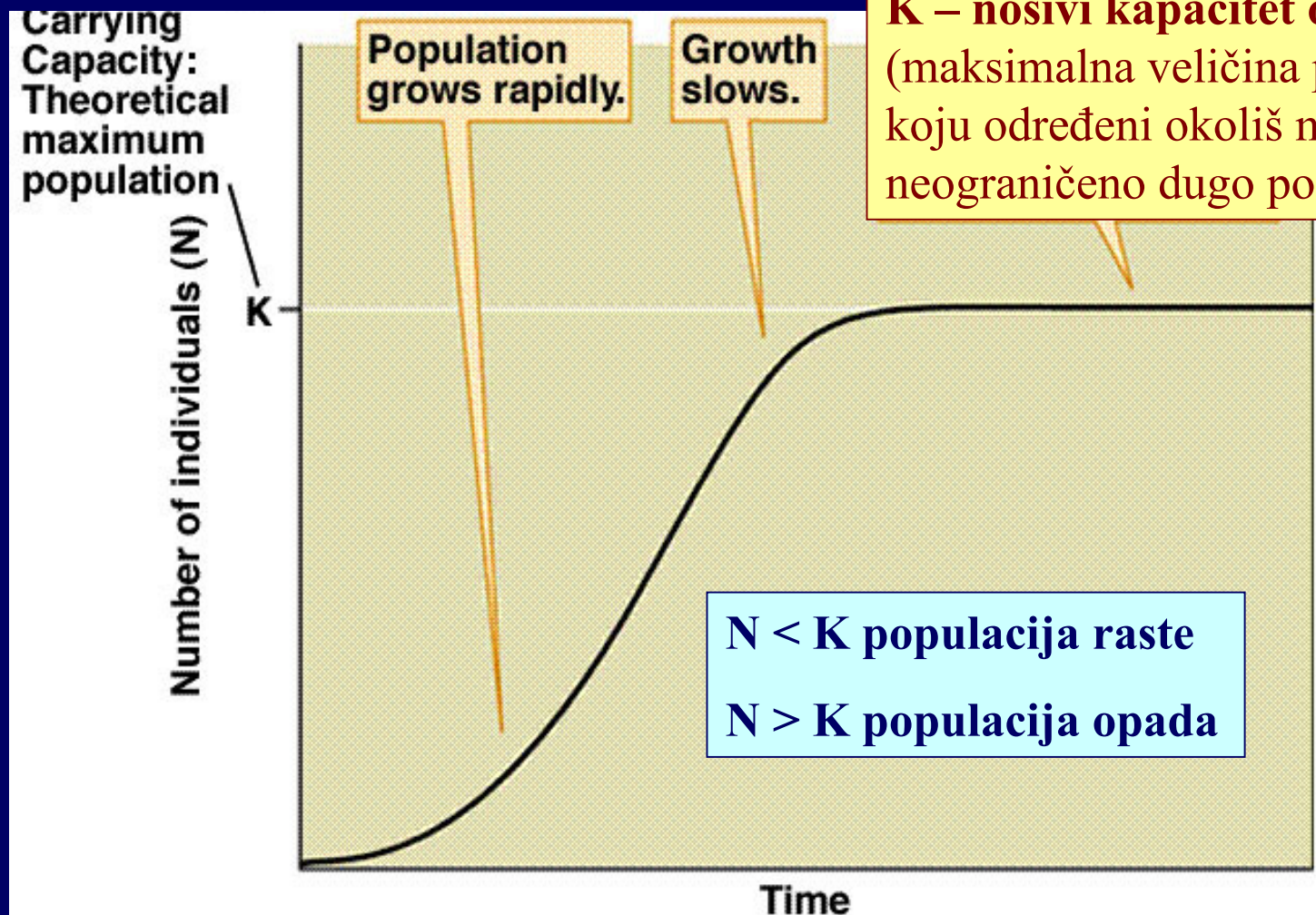
Ograničeni (regulirani) rast populacija opisan je logističkim modelom rasta



Geometrijska
stopa raste
populacije vodene
buhe opada s
njenom gustoćom

Logistički model rasta temelji se na ideji da je stopa
rasta populacija ovisna o njihovoj gustoći

Grafički prikaz logističkog rasta je sigmoidna krivulja (krivulja koja ima oblik slova S)

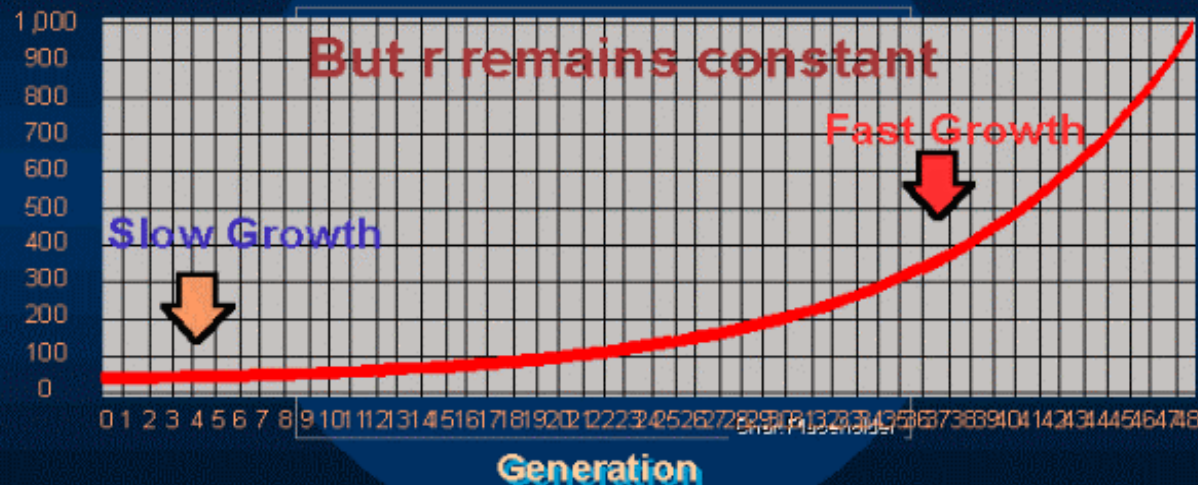


K – nosivi kapacitet okoliša
(maksimalna veličina populacije koju određeni okoliš može neograničeno dugo podržavati)

$N < K$ populacija raste
 $N > K$ populacija opada

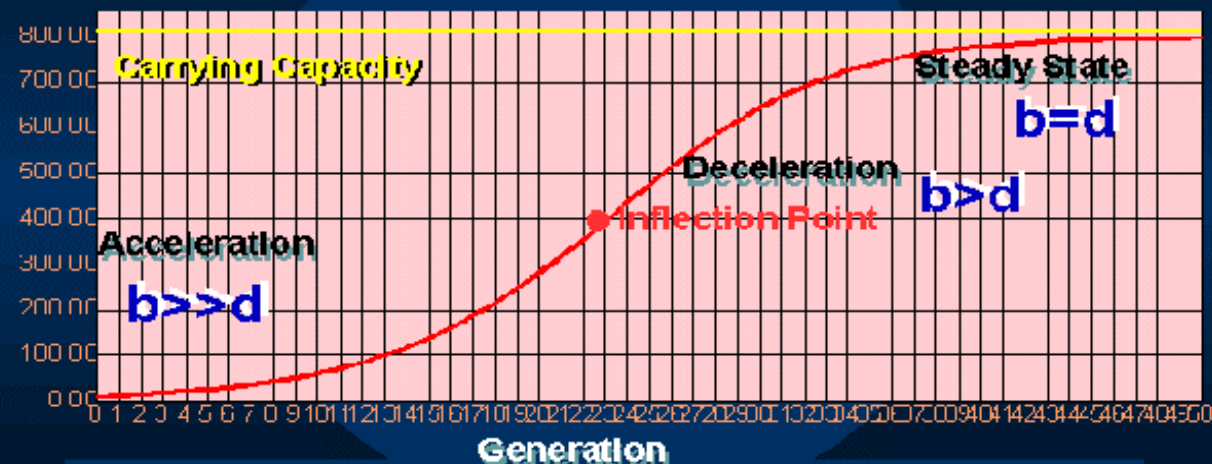
Kod eksponencijalnog rasta stopa rasta je konstantna

Exponential Growth

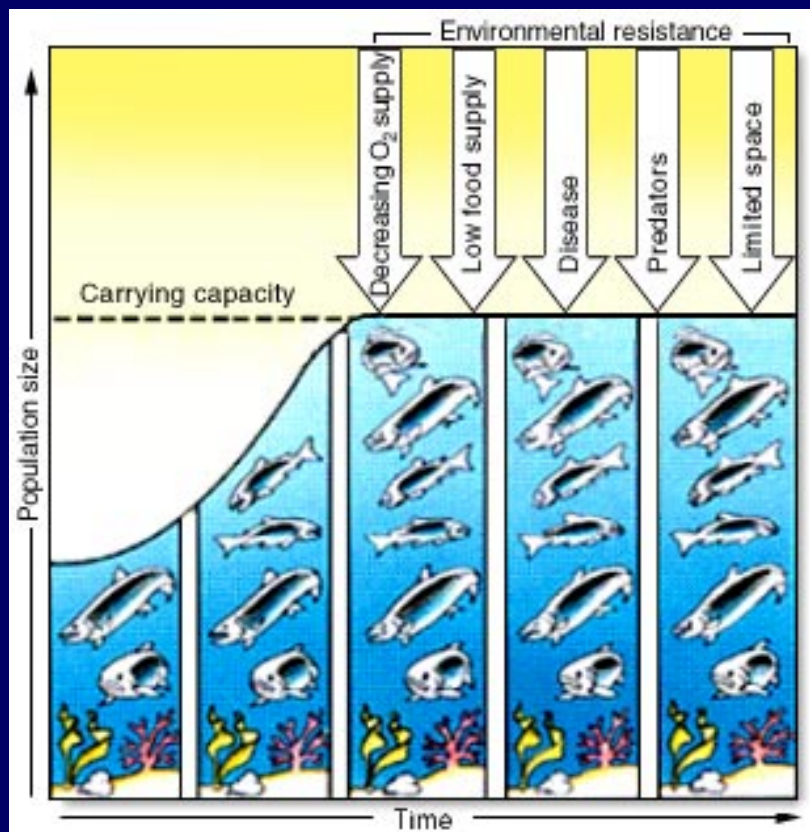


Kod logističkog rasta stopa rasta opada s porastom gustoće populacije

Logistic Growth



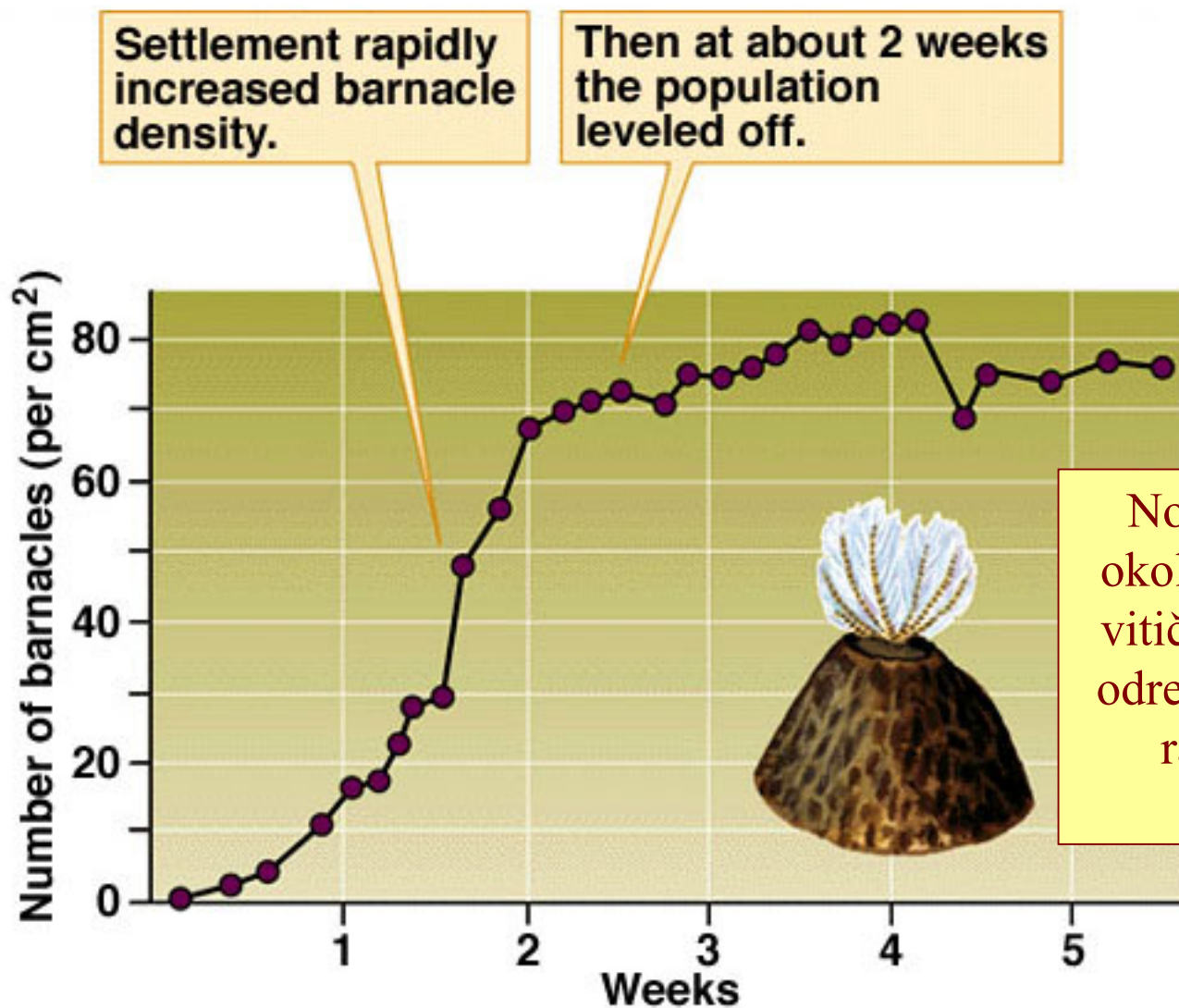
Nosivi kapacitet okoliša



Nosivi kapacitet okoliša

može biti određen
količinom raspoloživih
resursa (hrana, voda,
kisik, svjetlo itd),
količinom raspoloživog
prostora, predatorima,
parazitima i bolestima

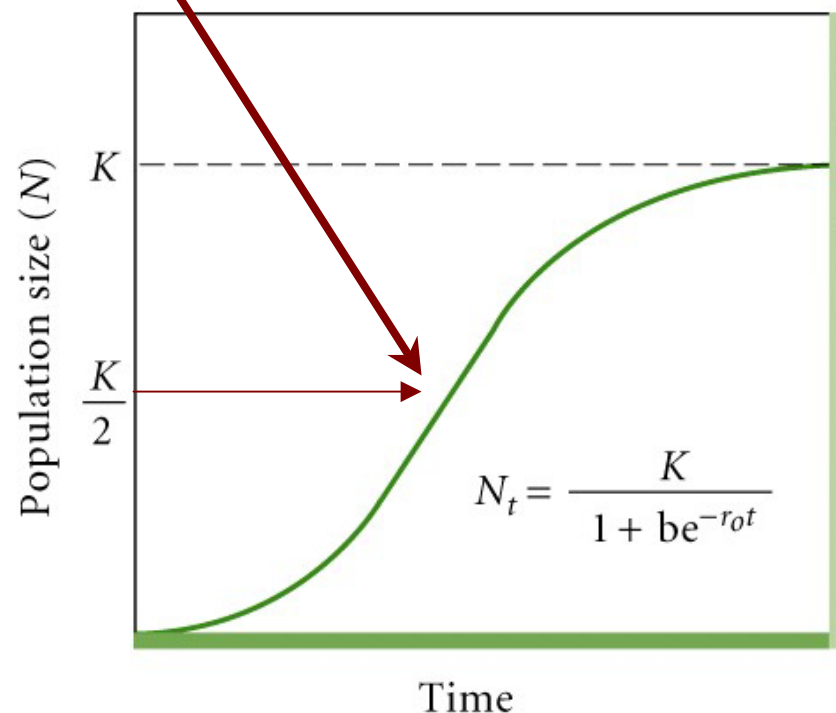
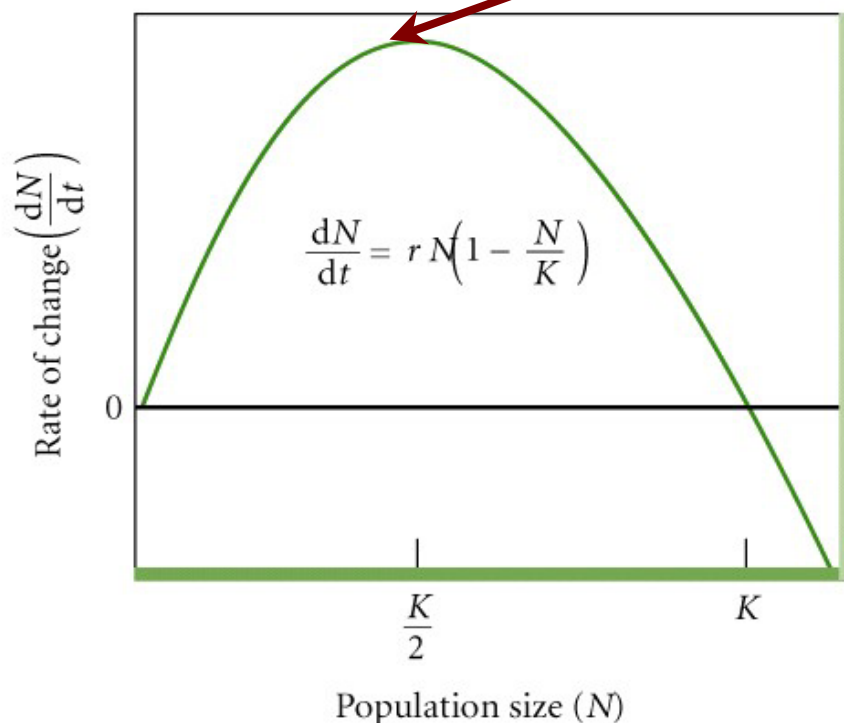
Barnacle Settlement



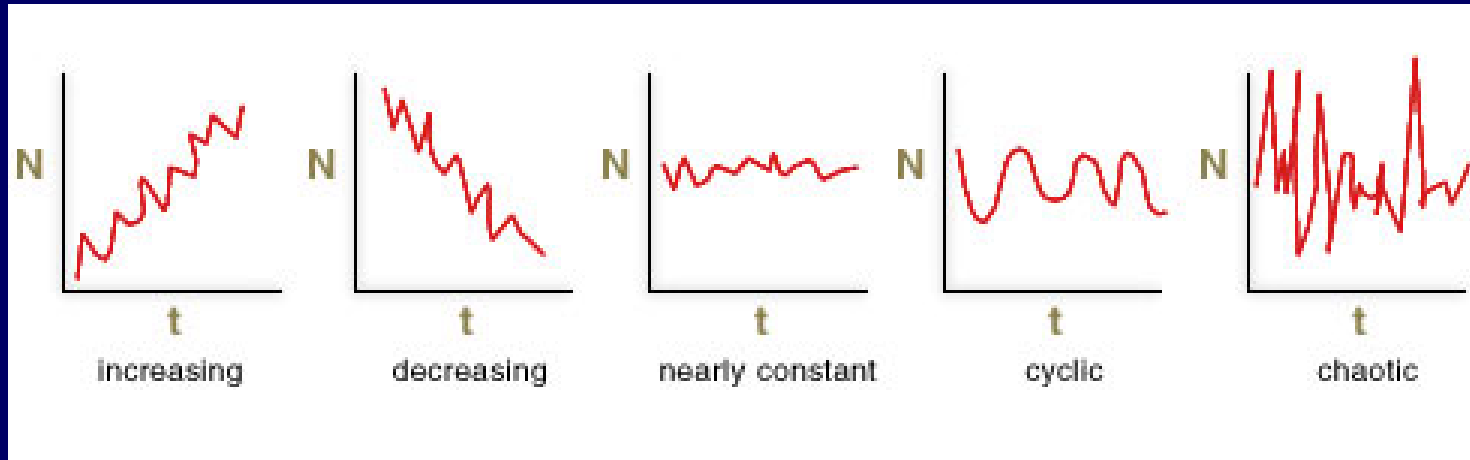
Maksimalni održivi prinos/prirod

TOČKA INFLEKSIJE – točka u kojoj krivulja iz konveksne prelazi u konkavnu, tj. točka u kojoj je krivulja najstrmija, dakle u kojoj populacija raste najbrže. Ta točka odgovara veličini populacije koja je jednaka $\frac{1}{2}$ od maksimalne (dakle, jednaka je vrijednosti $K/2$), i kod te veličine populacije postiže se **maksimalni održivi prinos/prirod**.

TOČKA INFLEKSIJE



Fluktuacije u veličini populacija



- Fluktuacije su promjene u veličini populacije koje mogu biti nepravilne ili se mogu događati u pravilnim ciklusima

Što su uzroci fluktuacija?

- Uzrok fluktuacija može biti dvojak:
 - 1. Populacije teže dostići veličinu koja je u ravnoteži s uvjetima u okolišu, a ta je vrijednost određena nosivim kapacitetom okoliša. Kako se uvjeti u okolišu neprestalno mijenjaju, tako se mijenja i vrijednost nosivog kapaciteta. Kretanje populacija prema stalno promjenjivoj vrijednosti kapaciteta okoliša rezultira fluktuacijama njihove veličine
 - 2. Varijacije u veličini populacija mogu pored promjena u okolišu također biti i rezultat unutrašnje dinamike odgovora populacija na te promjene (kašnjenje u odgovoru na promjene)

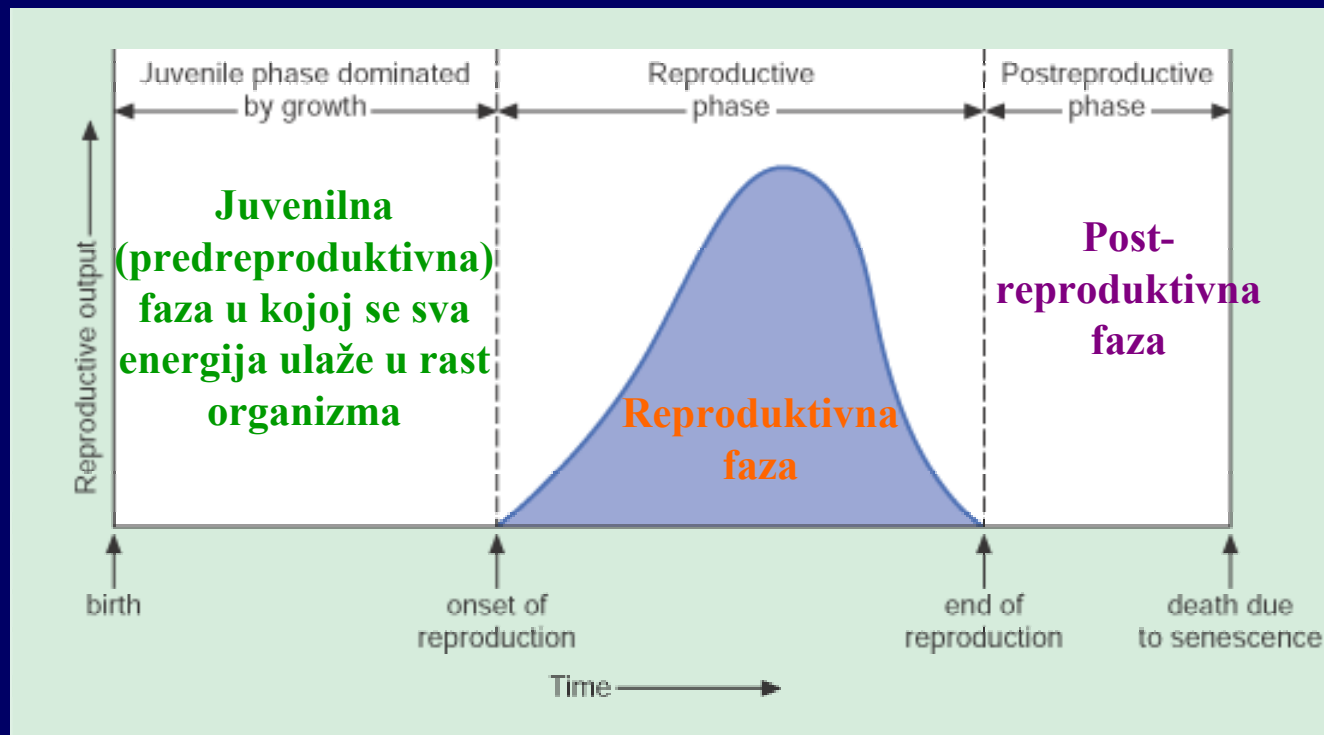
STRATEGIJE U PRODUŽENJU VRSTE (LIFE HISTORY)

- Strategije u produženju vrste podrazumijevaju prilagodbe organizama koje utječu na određene aspekte njihove biologije kao što su broj i veličina potomaka koje proizvode, stopa preživljavanja, dob spolnog sazrijevanja, te životni vijek
- S obzirom da svi organizmi imaju na raspolaganju ograničene količine energije, hrane i drugih resursa, strategije u produženju vrste nužno podrazumijevaju kompromise (trade-offs) između različitih potreba

Strategije u produženju vrste

- 1. Životni ciklus i reprodukcija**
- 2. Kompromis između broja potomaka i njihove veličine**
- 3. Kompromis između ulaganja u reprodukciju i biomasu (preživljavanje)**
- 4. Klasifikacija različitih strategija u produženju vrste**

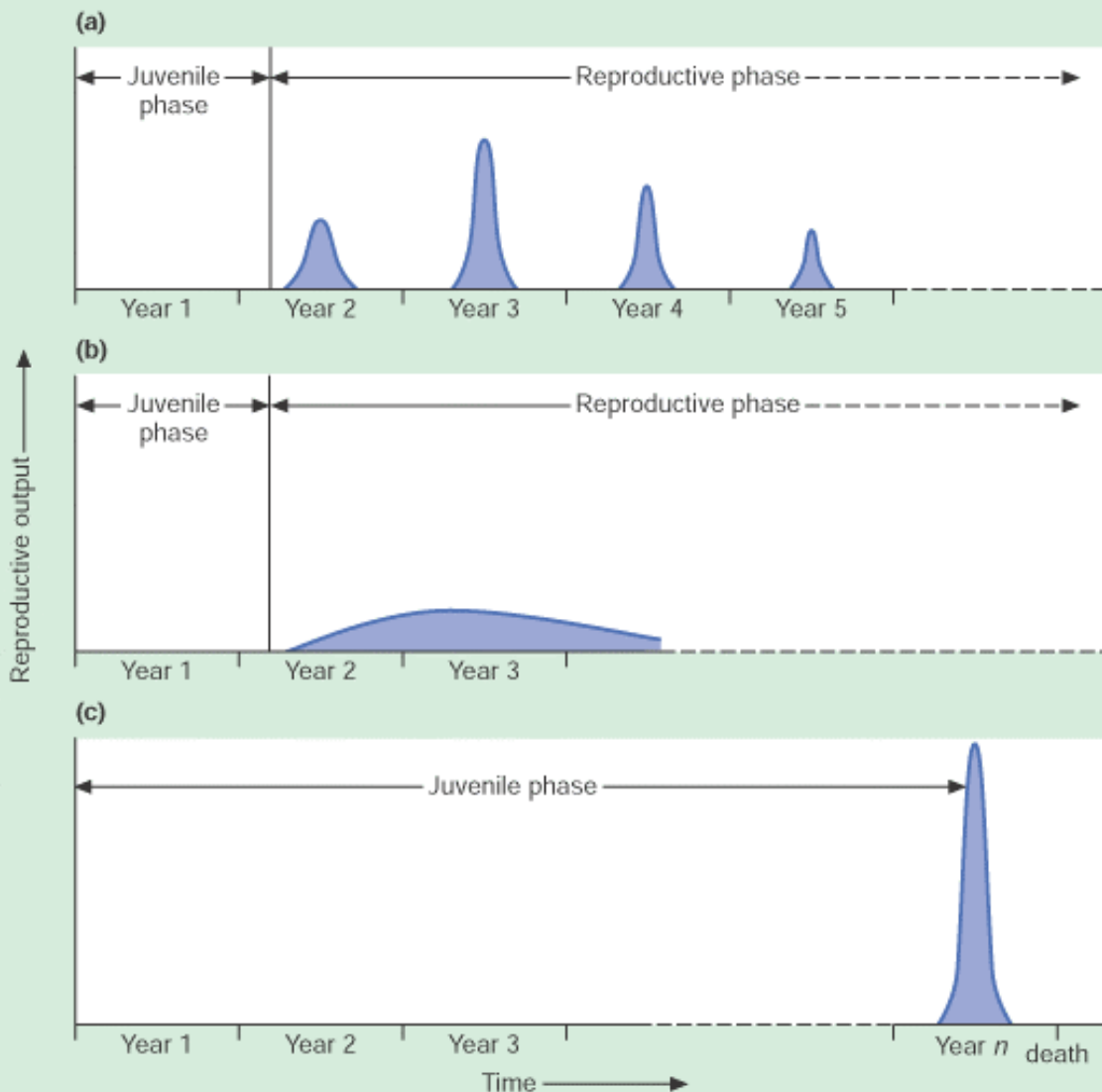
1. Životni ciklus i reprodukcija



Broj reproduktivnih epizoda tijekom životnog vijeka može biti različit

- **Semelparitija** (*lat. semel* – jednom, jednokratno; *pario* – rađati)
 - Reprodukcijska se događa jednom u životu (“big-bang” reprodukcija)
 - Npr. jegulja, losos, vodencvijet (“programirana smrt”)
 - Semelparitiju treba razlikovati od reprodukcije jednogodišnjih organizama koji tijekom jednogodišnjeg životnog ciklusa mogu imati više od jedne reprodukcije, ili se reprodukcija može događati kontinuirano
- **Iteroparitija** (*lat. itero* – ono što se ponavlja)
 - Reprodukcijska se događa više puta tijekom životnog vijeka

Trajanje pojedinih faza životnog ciklusa, kao i broj reproduktivnih epizoda tijekom životnog vijeka mogu biti različiti



Vrste koje se razmnožavaju više puta tijekom života u odvojenim epizodama (jedanput godišnje)

Vrste koje se razmnožavaju više puta tijekom života, ali se reprodukcija događa kontinuirano tijekom godine

Vrste koje se razmnožavaju samo jednom u životu, čemu prethodi dugačka predreproduktivna faza, a iza reprodukcije slijedi smrt

2. Kompromis između broja potomaka i njihove veličine

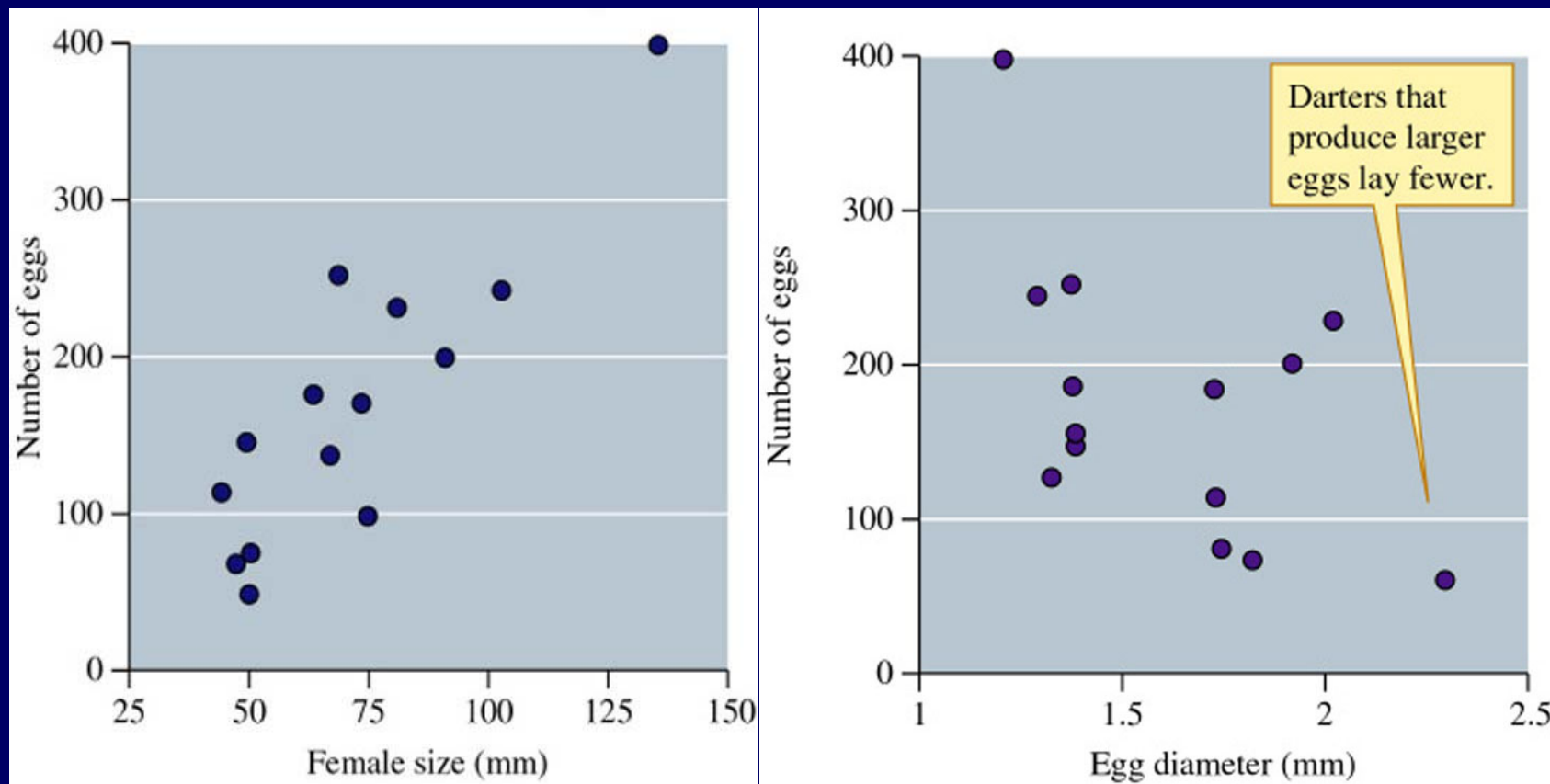
Organizmi proizvode:

Veliki broj malih potomaka

ili

Mali broj velikih potomaka

Istraživanja različitih vrsta riba iz porodice grgeča su pokazala da veće vrste proizvode više jaja, ali su ta jaja manja

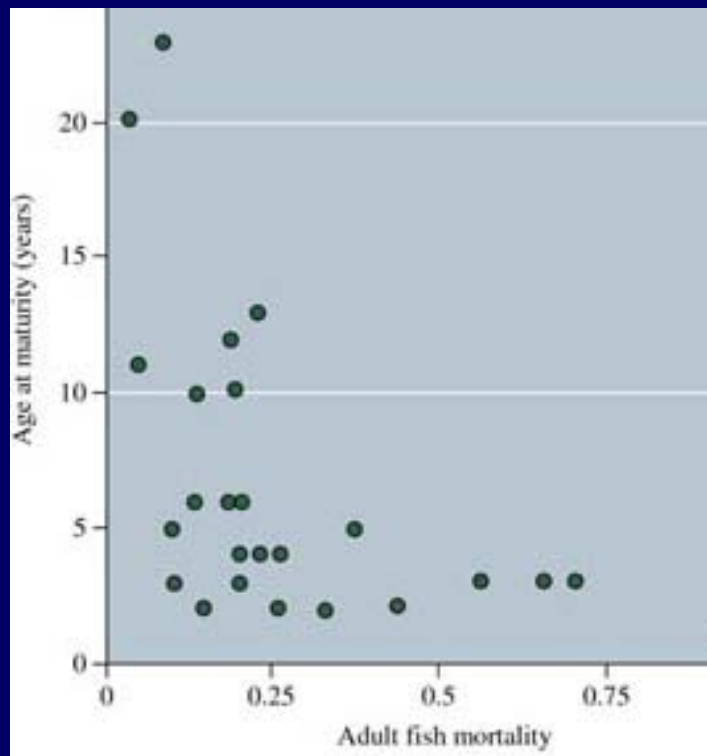


3. Kompromis između ulaganja u reprodukciju i biomasu (preživljavanje)

Starost organizma kod prve reprodukcije može se promatrati kao kompromis (trade-off) između reprodukcije i preživljavanja:

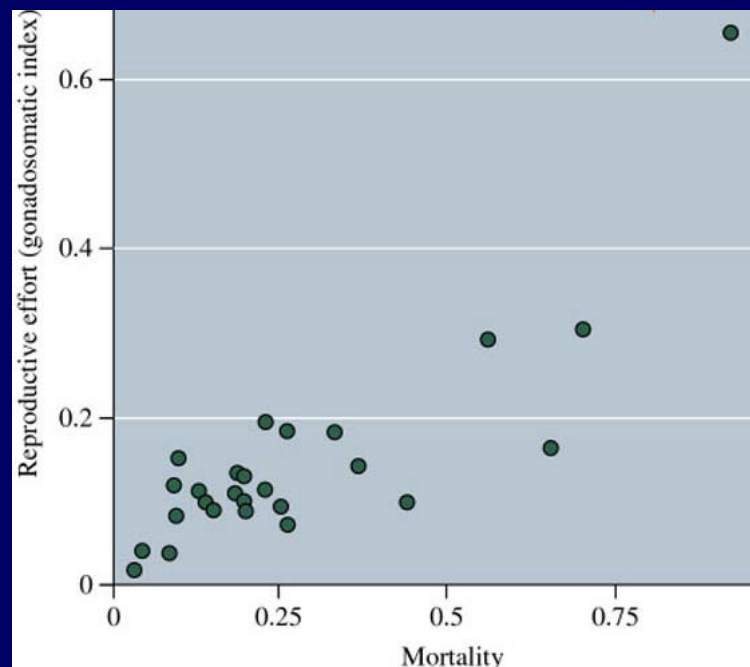
- A) Ako odgađa reprodukciju organizam riskira da uginge prije nego što se reproducira
- B) Ako se reproducira prerano, riskira svoje preživljavanje (dakle, buduću reprodukciju)

Kada je preživljavanje odraslih jedinki malo, organizmi se reproduciraju u ranijoj dobi i ulažu veći udio energije u reprodukciju

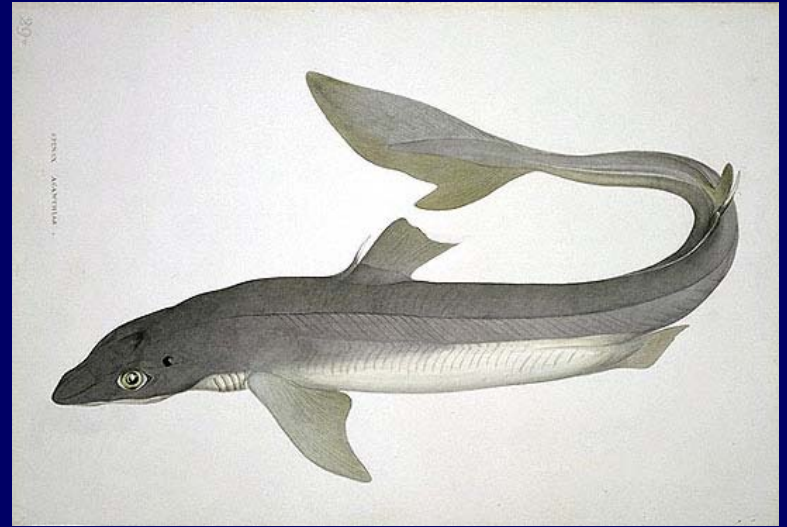


← Ribe koje trpe veliki adultni mortalitet u pravilu ranije spolno sazrijevaju (dob prve reprodukcije se smanjuje)...

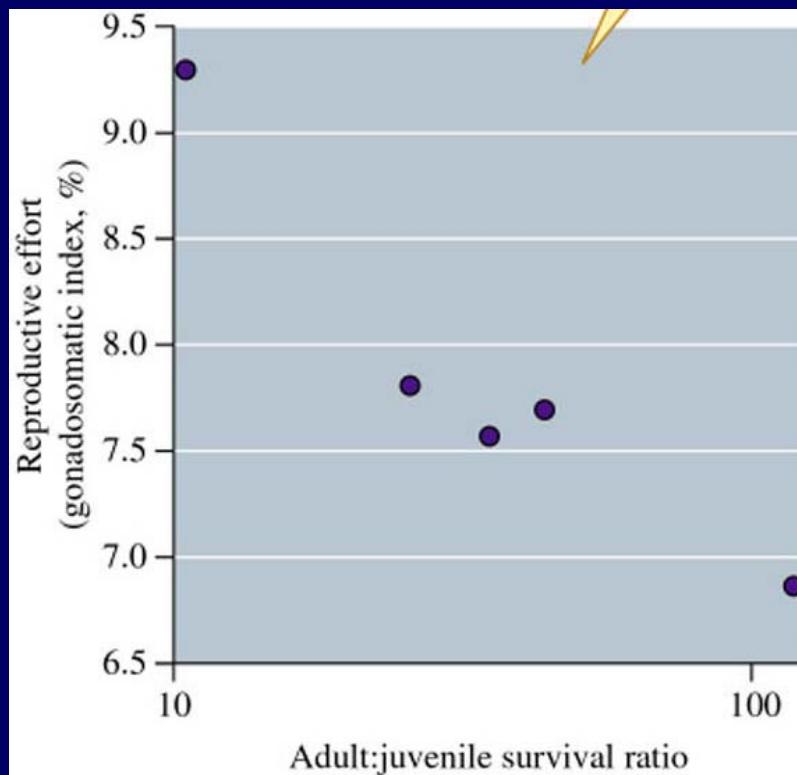
... i ulažu više energije u reprodukciju →



Veliki mortalitet koji su zbog intenzivnog izlovljavanja trpile populacije vrste *Squalus acanthias* (dogfish) rezultirao je sve ranijim spolnim sazrijevanjem i smanjnjem dobi prve reprodukcije



Kada je preživljavanje odraslih jedinki veliko, organizmi odgađaju reprodukciju za kasniju dob, te ulažu više energije u rast (dakle, preživljavanje)



Populacije kod kojih je omjer između preživljavanja odraslih i juvenilnih jedinki visok, pokazuju vrlo malo ulaganje u reprodukciju (GSI-gonadosomatski indeks ukazuje na stupanj razvitka ovarija)

Optimalno usmjeravanje resursa između rasta i reprodukcije određeno je stopom mortaliteta odraslih

TABLE 32-4 Numerical comparison of the strategies of slow growth/high fecundity and rapid growth/low fecundity in two hypothetical fish species

Characteristic	YEAR					
	1	2	3	4	5	6
<u>Slow growth/high fecundity</u>						
Body weight	10	12	14.4	17.3	20.8	25.0
Growth increment	2	2.4	2.9	3.5	4.2	5.0
Weight of eggs	8	9.6	11.5	13.8	16.6	20.0
Cumulative weight of eggs	8	17.6	29.1	42.9	59.5	79.5
<u>Rapid growth/low fecundity</u>						
Body weight	10	15	22.5	33.8	50.7	76.1
Growth increment	5	7.5	11.3	16.9	25.4	38.1
Weight of eggs	5	7.5	11.3	16.9	25.4	38.1
Cumulative weight of eggs	5	12.5	23.8	40.7	66.1	104.2

Note: All weights in grams. Body weight 1 growth increment 5 next year's body weight. Cumulative weight of eggs to last year + weight of eggs = cumulative weight of eggs to this year. Growth increment and weight of eggs in each year are equal to the body weight.

Ukupna produktivnost bit će veća kod riba koje malo ulažu u rast a puno u reprodukciju, ukoliko ribe žive 4 ili manje godina

Ukupna produktivnost bit će veća kod riba koje puno ulažu u rast a malo u reprodukciju, ukoliko ribe žive više od 4 godine

4. Klasifikacija različitih strategija u produženju vrste

- **r-selekcija i K-selekcija**
- **Periodička, oportunistička i ravnotežna
strategija**

r-selekcija i K-selekcija

- **Jedan od prvih pokušaja definiranja različitih strategija u produženju vrste bio je podjela na r-selekciju i K-selekciju (MacArthur i Wilson, 1967):**
 - **r-selekcija znači favoriziranje prilagodbi koje povećavaju populacijski rast**
 - **K-selekcija predstavlja favoriziranje prilagodbi koje povećavaju kompeticijsku sposobnost i efikasnost korištenja resursa**

Kompromisi reprodukcija/rast (preživljavanje) i veličina/broj potomaka sastavni su dio koncepta r- i K-selekcije

- **1. Cijena reprodukcije (kompromis reprodukcija/rast)**

Cijena reprodukcije podrazumijeva da povećano ulaganje u reprodukciju rezultira smanjenom stopom preživljavanja i/ili rasta, što onda smanjuje potencijalnu reprodukciju u budućnosti. Svako ulaganje u trenutačnu reprodukciju smanjuje buduću reprodukciju i obrnuto (prirodna selekcija favorizira maksimalnu ukupnu reprodukciju tijekom čitavog životnog vijeka)

Visoka cijena reprodukcije

- Visoka cijena reprodukcije prisutna je u uvjetima (staništima) u kojima svaka redukcija rasta, koja je rezultat sadašnje reprodukcije, ima značajan utjecaj na buduću reprodukciju
- Visoka cijena reprodukcije može biti rezultat:
 - Intenzivne kompeticije (takmičenja) između jedinki u kojoj preživljavaju i razmnožavaju se samo najuspješniji (redukcija sadašnje reprodukcije i povećanja rasta može rezultirati većom kompeticijskom sposobnošću)
 - Situacije kada su odrasli organizmi manjih dimenzija izloženi povećanom mortalitetu (zbog predacije ili abiotičkih faktora)
- U uvjetima visoke cijene reprodukcije biti će favorizirano **ulaganje u rast**

Niska cijena reprodukcije

- Niska cijena reprodukcije prisutna je u uvjetima (staništima) u kojima je buduća reprodukcija pod malim utjecajem sadašnjeg rasta. Ukupni reproduktivni uspjeh je prema tome prvenstveno određen razinom sadašnje reprodukcije i neće se bitno promijeniti bez obzira na razinu sadašnjeg rasta
- Niska cijena reprodukcije može biti rezultat:
 - Činjenice da su mnogi izvori mortaliteta neizbježni i neovisni o veličini, pa bi ulaganje u rast na štetu reprodukcije moglo biti pogrešna odluka za budućnost
 - Obilja hrane i samnjene kompeticija što daje veliku vjerojatnost preživljavanja i budućeg reproduktivnog uspjeha (takvu situaciju zatiču kolonisti koji prvi dolaze u novonastala staništa)
 - Činjenice da ponekad jedinke velikog rasta mogu biti izložene intenzivnijoj predaciji (kada predatori biraju veće jedinke)
- U uvjetima niske cijene reprodukcije biti će favorizirano **ulaganje u reprodukciju**

2. Osjetljivost potomaka na veličinu – kompromis veličina/broj potomaka

- **Potomci su osjetljivi na veličinu** u uvjetima (staništima) u kojima reproduktivna sposobnost pojedinog potomka značajno raste s njegovom veličinom (zbog većeg uspjeha u kompeticiji ili zbog većeg mortaliteta manjih jedinki). U takvim će uvjetima biti favorizirano **ulaganje u rast**
- **Potomci nisu osjetljivi na veličinu** u uvjetima (staništima) u kojima reproduktivna sposobnost pojedinog potomka malo ovisi o njegovoj veličini (zbog mortaliteta neovisnog o veličini; zbog velikog bogatstva resursa; ili zbog mortaliteta koji više pogađa veće jedinke). U takvim će uvjetima biti favorizirano **ulaganje u reprodukciju**

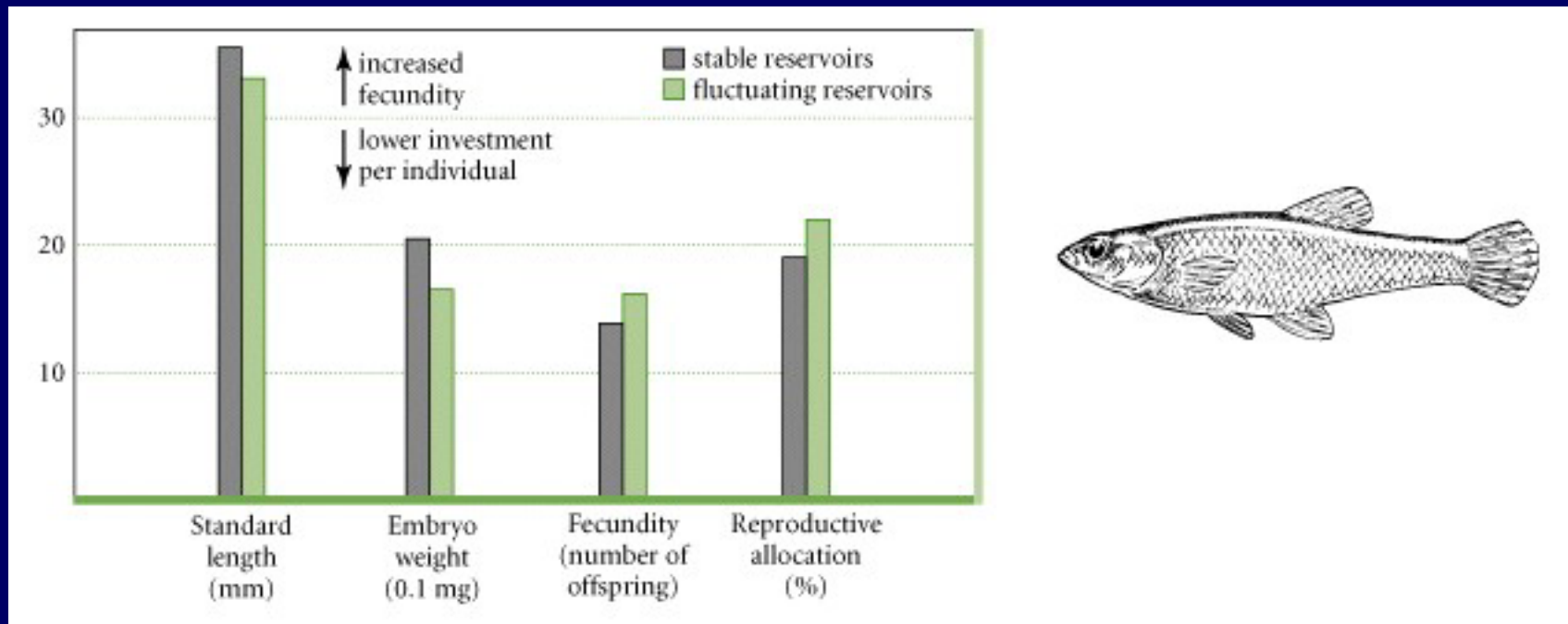
Značajke r- i K-selekcioniranih vrsta

ZNAČAJKA	r-selekcija	K-selekcija
DIMENZIJE	Organizmi malih dimenzija	Organizmi većih dimenzija
REGULACIJA POPULACIJA	Populacije prvenstveno regulirane faktorima neovisnim o gustoći	Populacije prvenstveno regulirane faktorima ovisnim o gustoći
RAST	Visoka stopa rasta. Populacije rastu po eksponencijalnom modelu	Niža stopa rasta. Populacije rastu po logističkom modelu
STANIŠTE	Nepredvidljivi uvjeti. Česti poremećaji	Predvidljivi uvjeti. Stabilna staništa bez poremećaja
TIP VRSTE	Oportunističke, invazivne	Ravnotežne
BROJ POTOMAKA	Veliki broj potomaka (veliko ulaganje u reprodukciju)	Mali broj potomaka (malo ulaganje u reprodukciju)
RODITELJSKA BRIGA	Mala	Velika
VELIČINA POTOMAKA	Potomci malih dimenzija	Potomci velikih dimenzija
SPOLNA ZRELOST	Rano dostizanje spolne zrelosti	Kasno dostizanje spolne zrelosti
ŽIVOTNI VIJEK	Kratak životni vijek	Dugačak životni vijek

Značajke r- i K-selekcioniranih vrsta

ZNAČAJKA	r-selekcija	K-selekcija
UČESTALOST REPRODUKCIJE	Često jedna reprodukcija tijekom životnog vijeka (semelparitija)	Višekratno razmnožavanje (iteroparitija)
KRIVULJA PREŽIVLJAVANJA	Slična tipu III (malo ulaganje u preživljavanje)	Slična tipu I (veliko ulaganje u preživljavanje)
VELIČINA POPULACIJA	Ukoliko nema poremećaja, populacije rastu iznad kapaciteta okoliša i potom doživljavaju nagli pad. Dakle, veličina populacije je varijabilna i ispod nosivog kapaciteta	Ukoliko nema poremećaja, populacija ima konstantnu veličinu koja je blizu nosivog kapaciteta. Dakle, veličina populacije je konstantna i blizu nosivog kapaciteta
MORTALITET	Varijabilan i nepredvidljiv	Konstantan i predvidljiv
UVJETI U OKOLIŠU	Niska cijena reprodukcije; potomci nisu osjetljivi na veličinu	Visoka cijena reprodukcije; potomci osjetljivi na veličinu
PRODUKTIVNOST /EFIKASNOST	Prilagođeni za invaziju (kolonizaciju) novih područja. Visoka produktivnost	Prilagođeni za kompeticiju i uspjeh u uvjetima ograničenih resursa. Visoka efikasnost
KOMPETICIJA	Varijabilna i uglavnom slaba	Uglavnom jaka

Bet hedging (smanjenje rizika) – smanjuje se rizik od katastrofalnih neuspjeha u reprodukciji u nepredvidivim okolišima, tako što se primjenjuje strategija češćih ili odgođenih, ali manje intenzivnih epizoda parenja



U nepredvidljivim okolišima su ženke *Gambusie* imale veće ukupno ulaganje u reprodukciju, ali manje ulaganje u svaki pojedini embrio

Faktori o kojima ovisi koja će strategija biti favorizirana

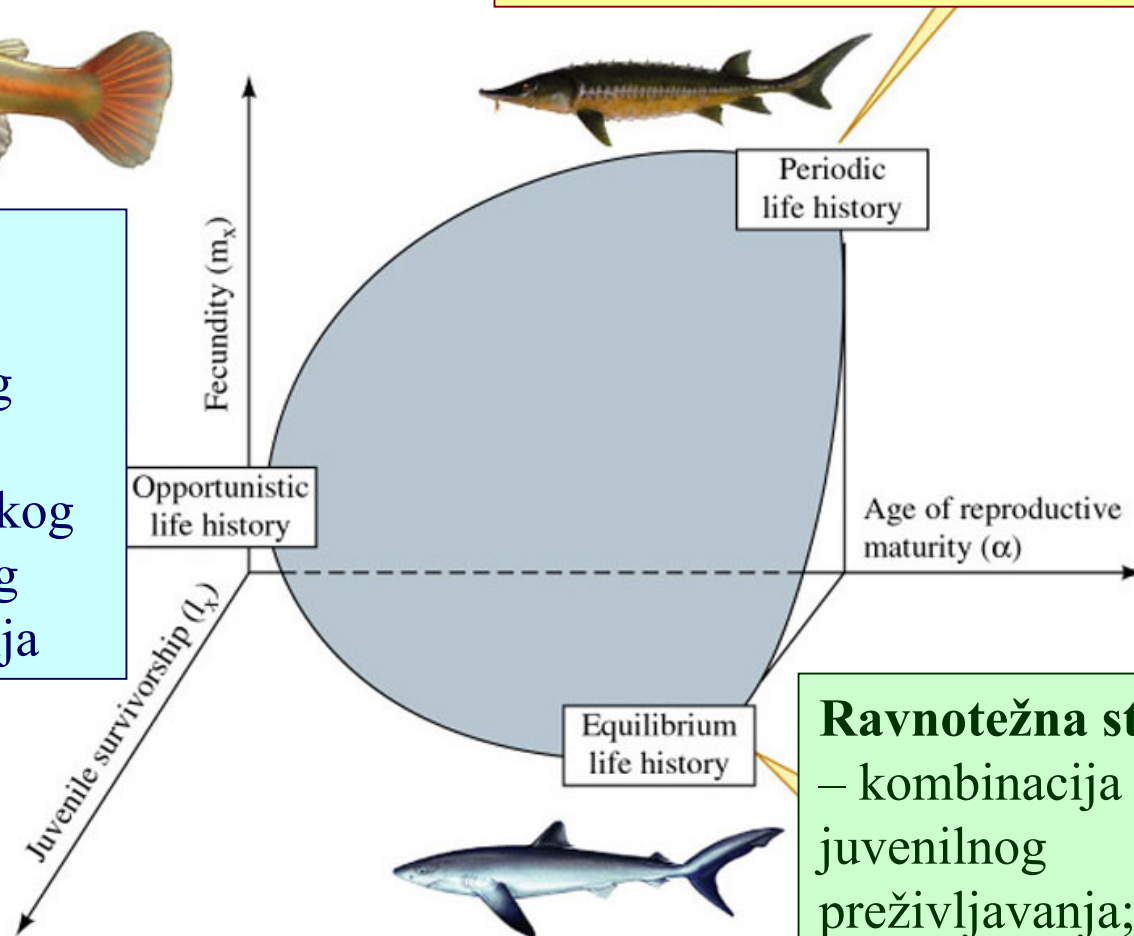
- Kada je preživljavanje između dviju sezona parenja malo ili zahtjeva značajno smanjenje fekunditeta, tada je favorizirana **strategija jednogodišnjih organizama**
- Kada je proizvodnja potomaka nepredvidiva od godine do godine, tada je favorizirano preživljavanje odraslih jedinki na uštrb reprodukcije (**strategija višegodišnjih organizama**) (*smanjenje rizika; Bet hedging*)
- Kada reprodukcija traži skupe pripreme tada može biti favorizirana **semelparitija; jedna (*all consuming; big-bang*) reprodukcija** iza koje slijedi smrt (losos, agava, bambus itd.)
- U nepredvidivim okolišima favorizirane su prilagodbe koje povećavaju populacijski rast (**r-selekcija**), dok su u predvidivim staništima favorizirane prilagodbe koje povećavaju kompeticijsku sposobnost i efikasnost korištenja resursa (**K-selekcija**)

Periodička, oportunistička i ravnotežna strategija

- Kirk Winemiller i Kenneth Rose (1992) su na primjeru riba razvili klasifikaciju strategija koja se temelji na kompromisu (trade-off) između sljedećih značajki populacijske dinamike: (1) **fekunditetu**; (2) **preživljavanju** (osobito juvenilnom preživljavanju); te (3) **starosti kod prve reprodukcije** (brzina spolnog sazrijevanja)
- Tri ekstremne strategije koje proizlaze iz gore navedenih značajki Winemiller i Rose su nazvali: **periodička, oportunistička i ravnotežna** strategija

Periodička strategija – kombinacija malog juvenilnog preživljavanja; visokog fekunditeta i kasnog spolnog sazrijevanja

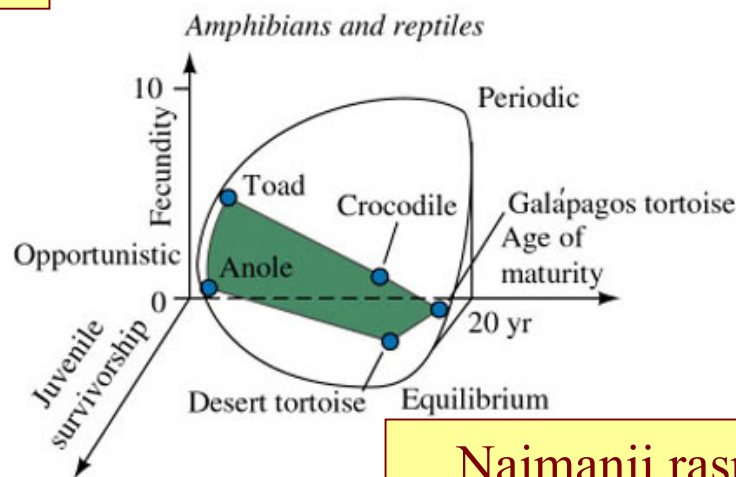
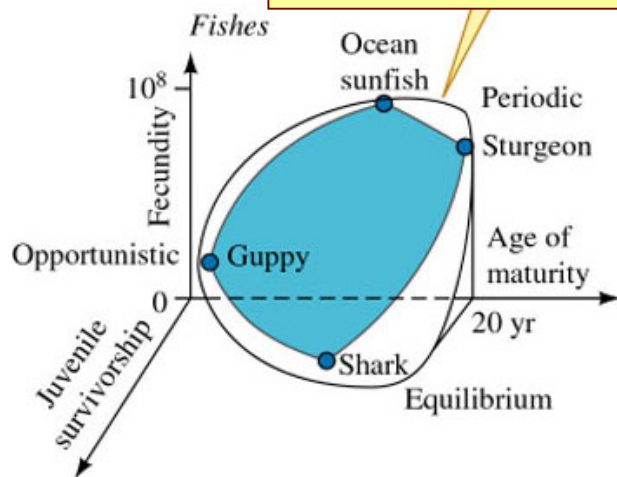
Oportunistička strategija – kombinacija malog juvenilnog preživljavanja; niskog fekunditeta i ranog spolnog sazrijevanja



Ravnotežna strategija – kombinacija velikog juvenilnog preživljavanja; niskog fekunditeta i kasnog spolnog sazrijevanja

Primjena klasifikacije strategija na različite skupine kralježnjaka

Najveći raspon strategija pokazuju ribe



Najmanji raspon strategija pokazuju sisavci

