

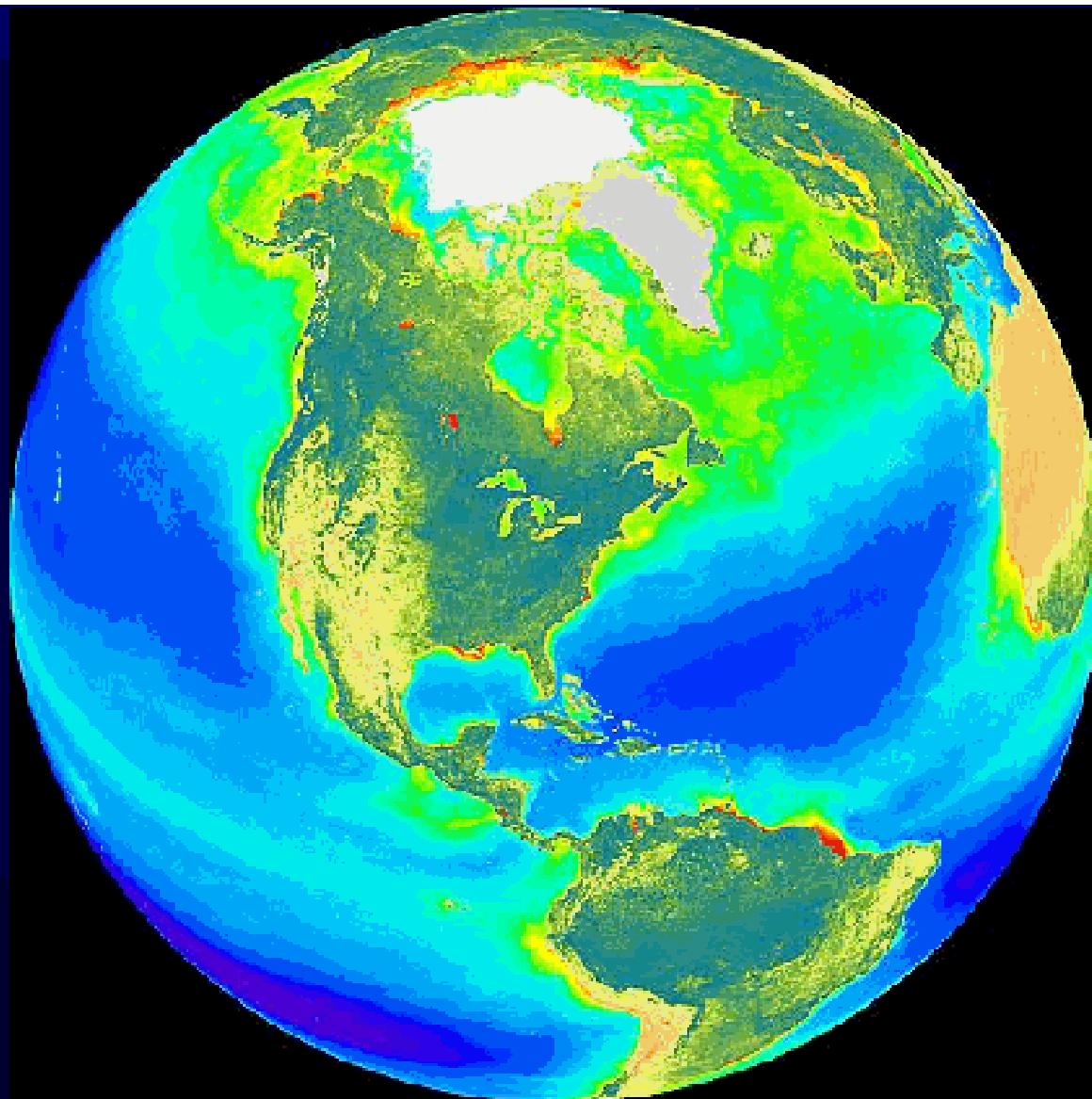
BIOLOŠKA RAZNOLIKOST



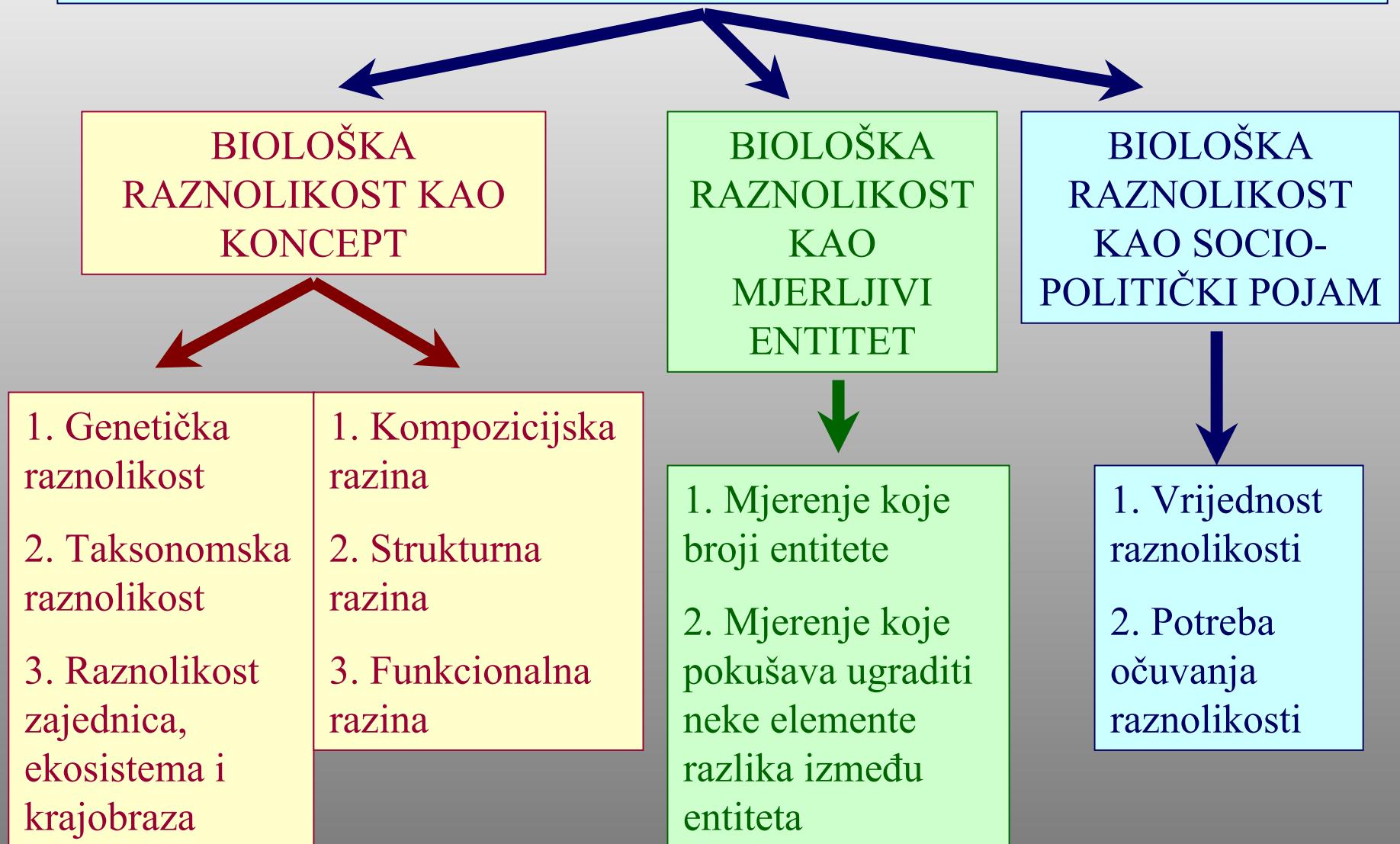
BIOLOŠKA RAZNOLIKOST

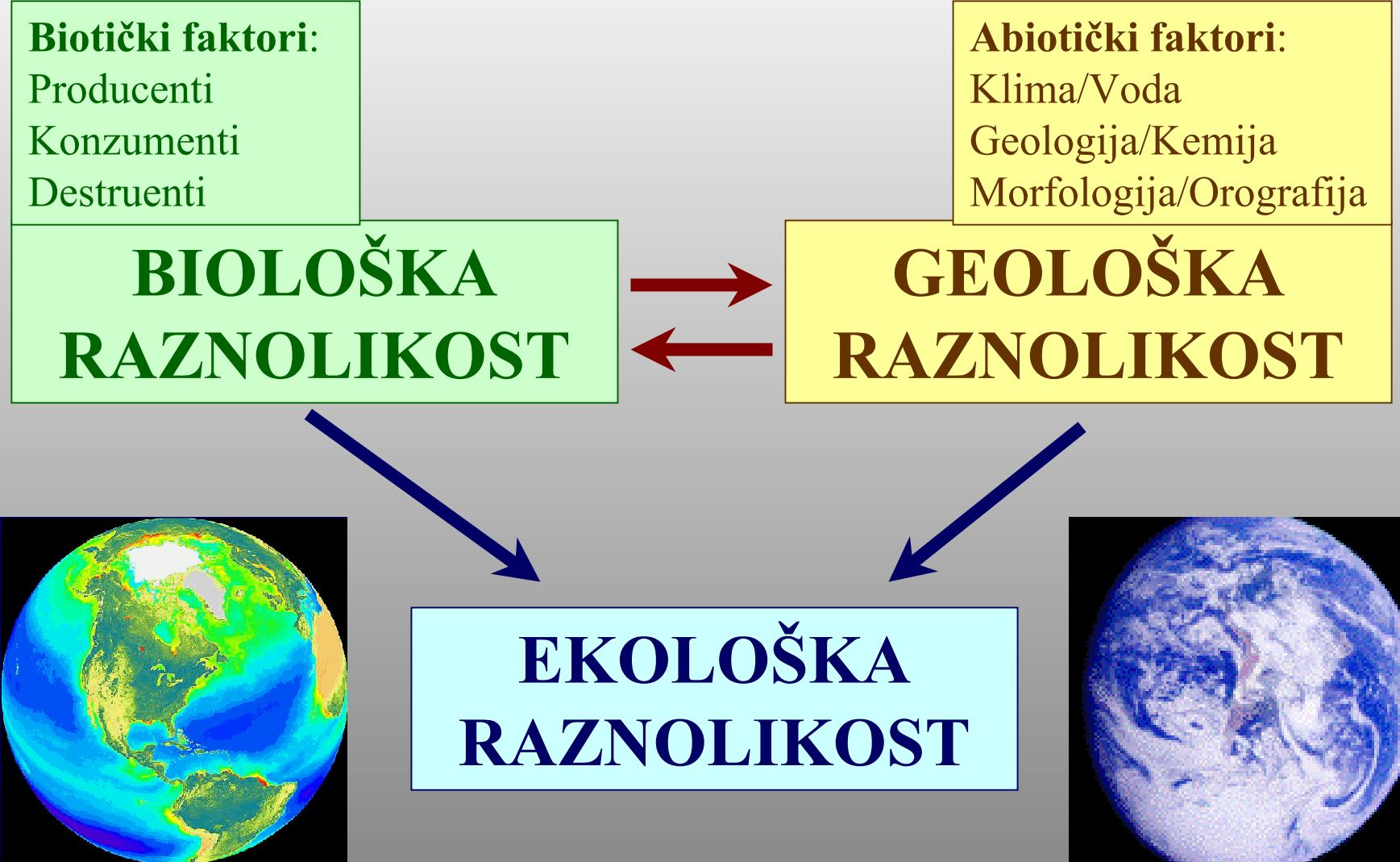
Definicija:

Biološka raznolikost je strukturalna i funkcionalna varijabilnost životnih oblika koja se manifestira na genetičkoj i taksonomskoj razini, kao i na razini viših sustava organizacije kao što su zajednice, ekosistemi i krajobrazi



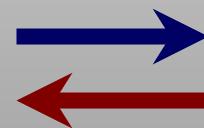
POJAM I DEFINICIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI





Razine mjerjenja biološke raznolikosti

- **Raznolikost značajki**
- **Genetička raznolikost**
- **Bogatstvo vrsta
(taksonomska
raznolikost)**
- **Raznolikost viših
sustava organizacije**
 - Raznolikost zajednica
 - Raznolikost ekosistema
 - Raznolikost krajobraza



- **Kompozicijska razina**
(identiteti raznovrsnost elemenata)
- **Strukturna razina**
(fizička organizacija ili obrazac elemenata)
- **Funkcionalna razina**
(funkcija elemenata)

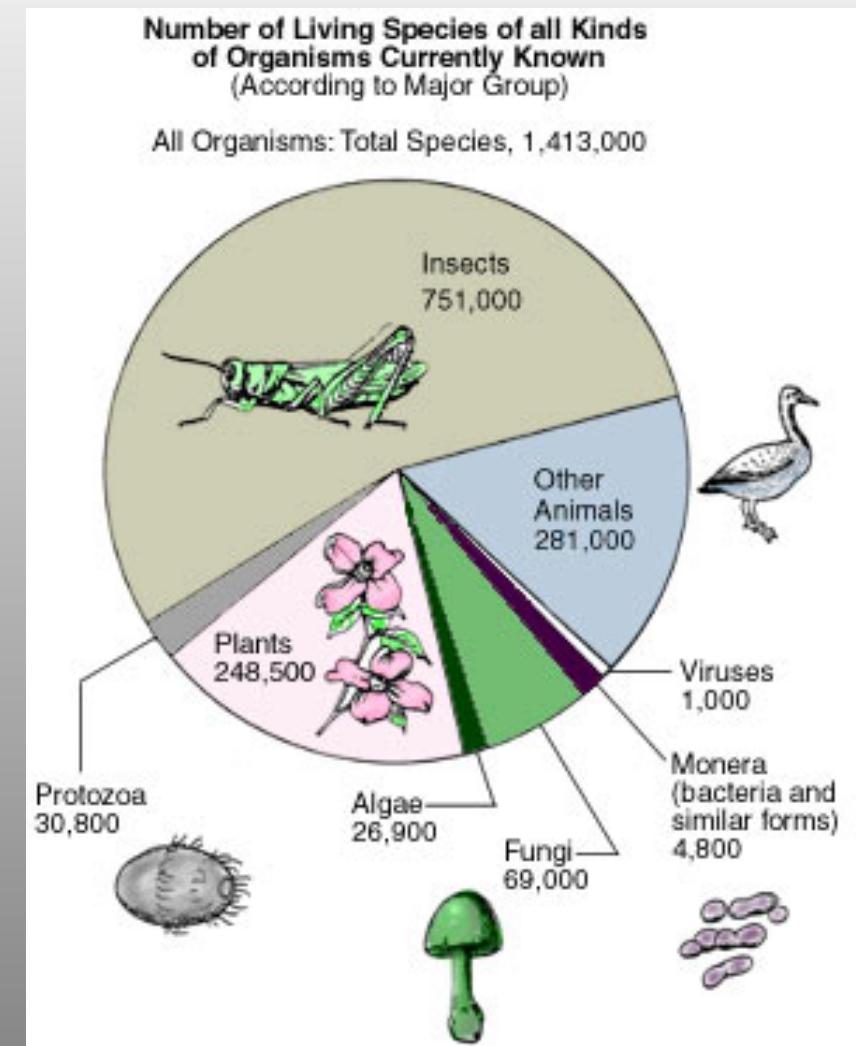
Bogatstvo vrsta

- Vrsta je prepoznata kao osnovna jedinica biološke raznolikosti, bogatstvo vrsta kao temeljni pokazatelj biološke raznolikosti, a visoka stopa nestanka vrsta kao glavna manifestacija krize biološke raznolikosti. Iako mnogi bogatstvo vrsta i biološku raznolikost koriste gotovo kao sinonime, to je ipak daleko od istine jer bogatstvo vrsta predstavlja samo jedan aspekt biološke raznolikosti
- Bogatstvo vrsta je jedna od najčešćih i najšire upotrebljavanih mjera za biološku raznolikost zbog nekoliko razloga:
 - Bogatstvo vrsta obuhvaća bitan dio biološke raznolikosti i u korelaciji je s drugim pokazateljima biološke raznolikosti
 - Značenje pojma “bogatstvo vrsta” je općenito lako razumljivo i isključuje potrebu korištenja složenih indeksa da bi se izrazilo
 - Bogatstvo vrsta je u praksi relativno lako mjerljiv parametar
 - Brojni podaci o bogatstvu vrsta već postoje

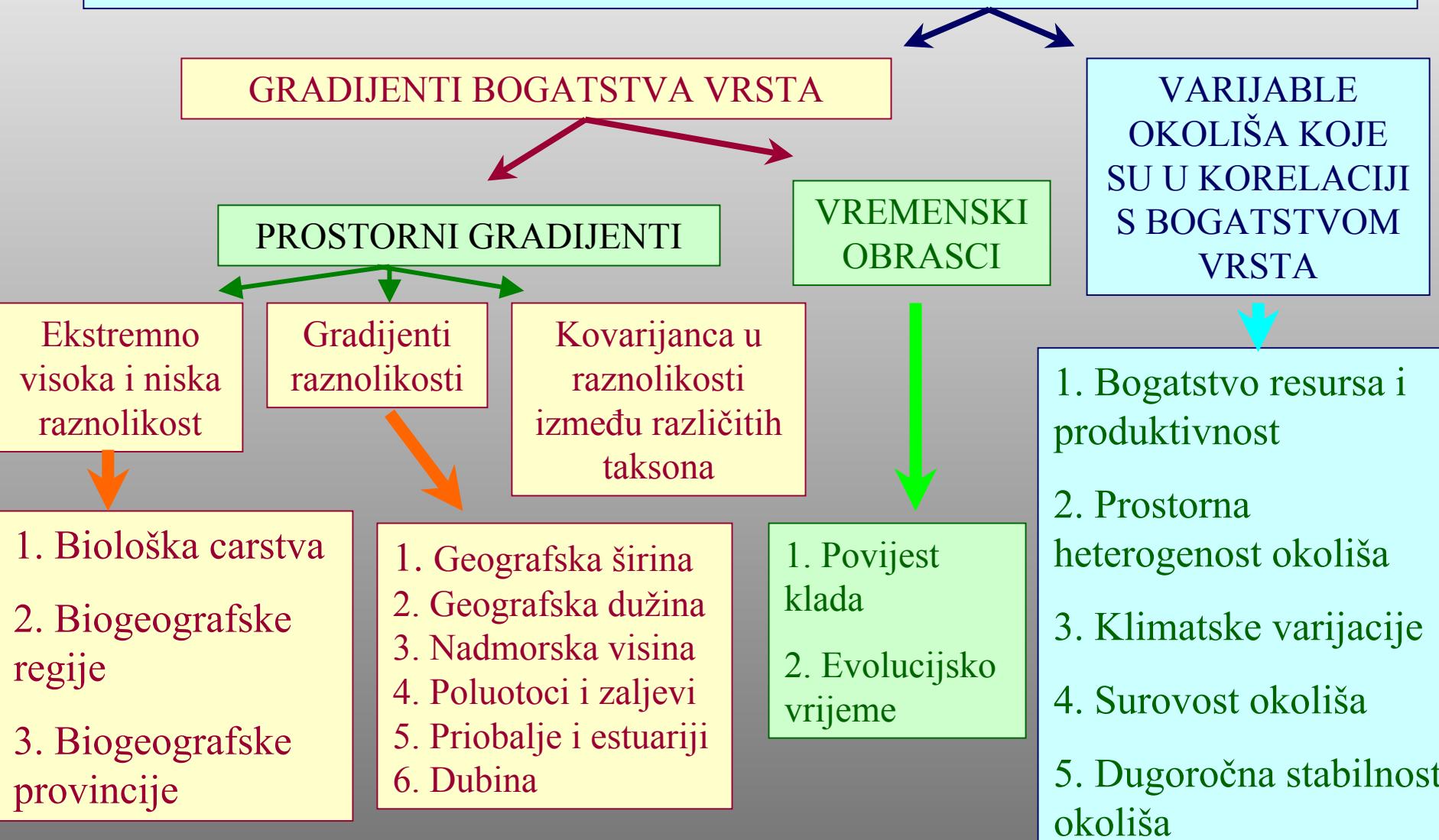
Bogatstvo vrsta je u korelaciji s drugim pokazateljima biološke raznolikosti

- Pozitivna korelacija s ekološkom raznolikosti (mnoga standardna mjerena ekološke raznolikosti sastoje se u mjerenu broja različitih tipova vrsta)
- Postoji tendencija pozitivne korelacijske između bogatstva vrsta i broja viših taksonomske kategorije, pa bogatstvo vrsta može biti dobar pokazatelj raznolikosti na višim razinama, pa možda čak i ukupne morfološke raznolikosti
- Kada bogatstvo vrsta postane umjereni visoko, javlja se pozitivna korelacija s filogenetskom raznolikosti (taksonomskom disperzijom)
- Bogatstvo vrsta je u korelaciji s nizom značajki koje određuju strukturu hranidbenih mreža (povezanost, dužina hranidbenih lanaca, broj trofičkih veza itd), što znači da obuhvaća i neke elemente funkcionalne raznolikosti
- Bogatstvo vrsta je u pravilu povezano s topografskom raznolikosti, što sugerira da obuhvaća i neke elemente krajobrazne raznolikosti

Bogatstvo vrsta na Zemlji



GRADIJENTI BOGATSTVA VRSTA I FAKTORI KOJI SU U KORELACIJI S BOGATSTVOM VRSTA



Usporedba biološke raznolikosti između kopna i mora

MORE:

Broj koljena: 32

Broj vrsta < 15%

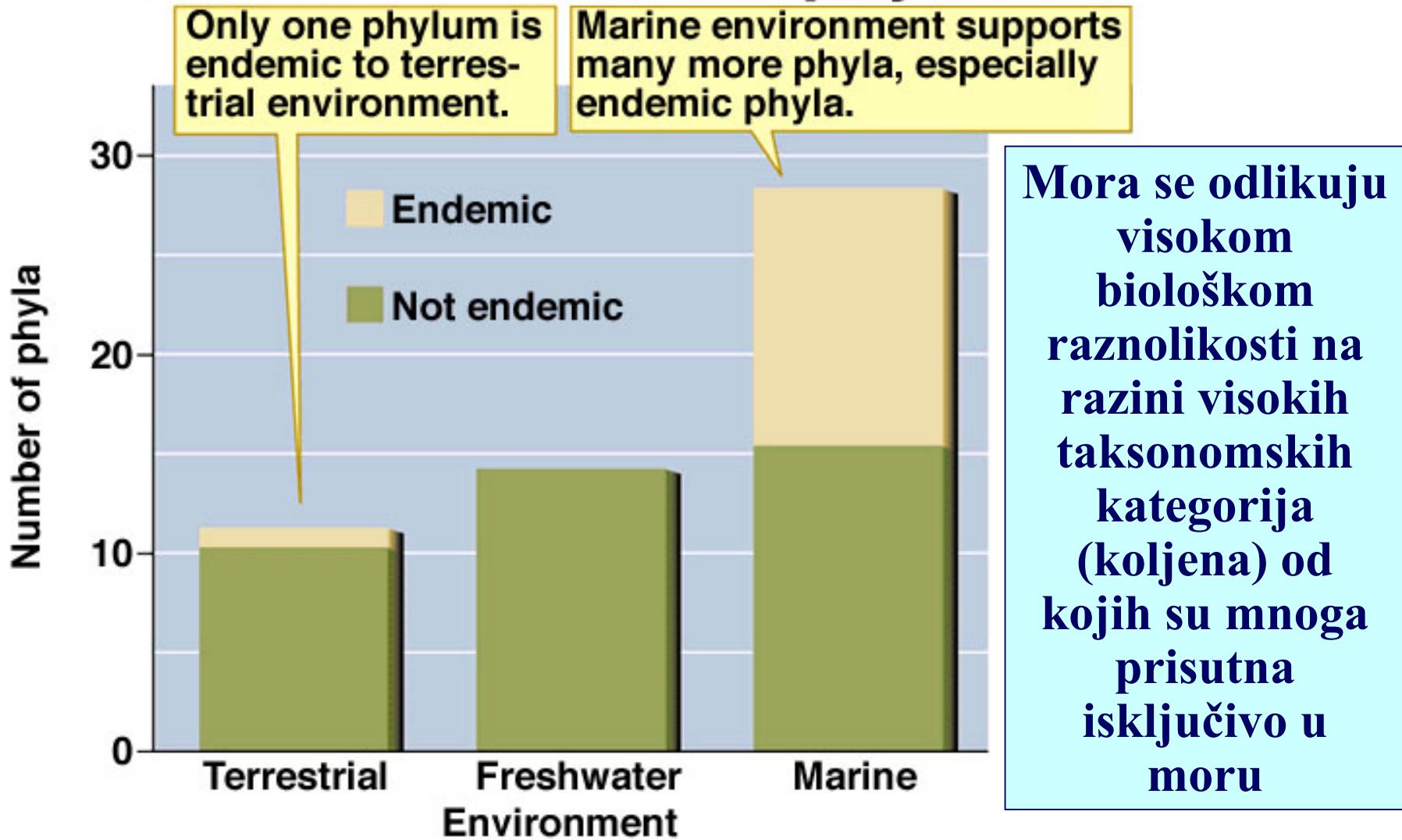
KOPNO:

Broj koljena: 12

Broj vrsta > 85%

Ova je usporedba najbolji primjer kako relativno bogatstvo ne mora podjednako biti zastupljeno u svim taksonomskim kategorijama

Distribution of animal phyla.



- May (1994) iznosi 5 mogućih razloga za ovaj kontrast između biološke raznolikosti mora i kopna:
 - Život je počeo u moru
 - Kopneni okoliši su daleko heterogeniji od morskih
 - Oceansko dno je daleko manje “arhitektonski” razvijeno od kopnenih okoliša
 - Obrasci herbivornosti se razlikuju u moru i na kopnu
 - Postoje razlike u veličinskoj distribuciji vrsta u moru i na kopnu

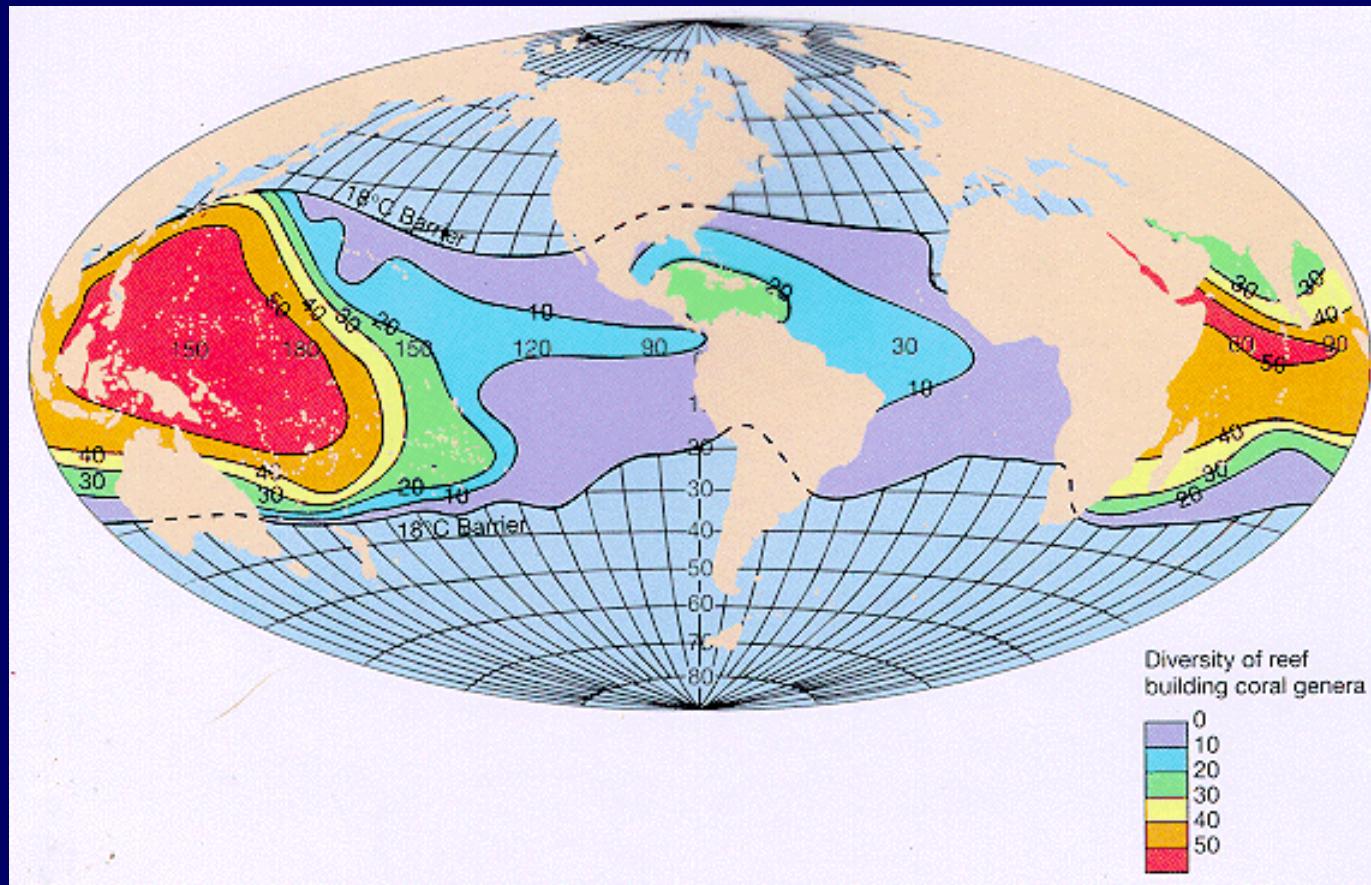
Veliko bogatstvo vrsta na kopnu u prvom je redu rezultat nevjerojatnog razvitka jedne skupine, a to su **kukci**. Odgovor na pitanje koliko ima vrsta na Zemlji u biti je odgovor na pitanje koliko ima vrsta kukaca na Zemlji.

Kada je na jednoj večeri biskup od Canterbury-a upitao poznatog biologa evolucionistu J.B.S. Haldane-a: “Pa što su vam profesore vaša istraživanja pokazala o prirodi Stvoritelja?”, Haldane mu je odgovorio: “Čini se da je Stvoritelj gajio neobične simpatije prema kukcima”

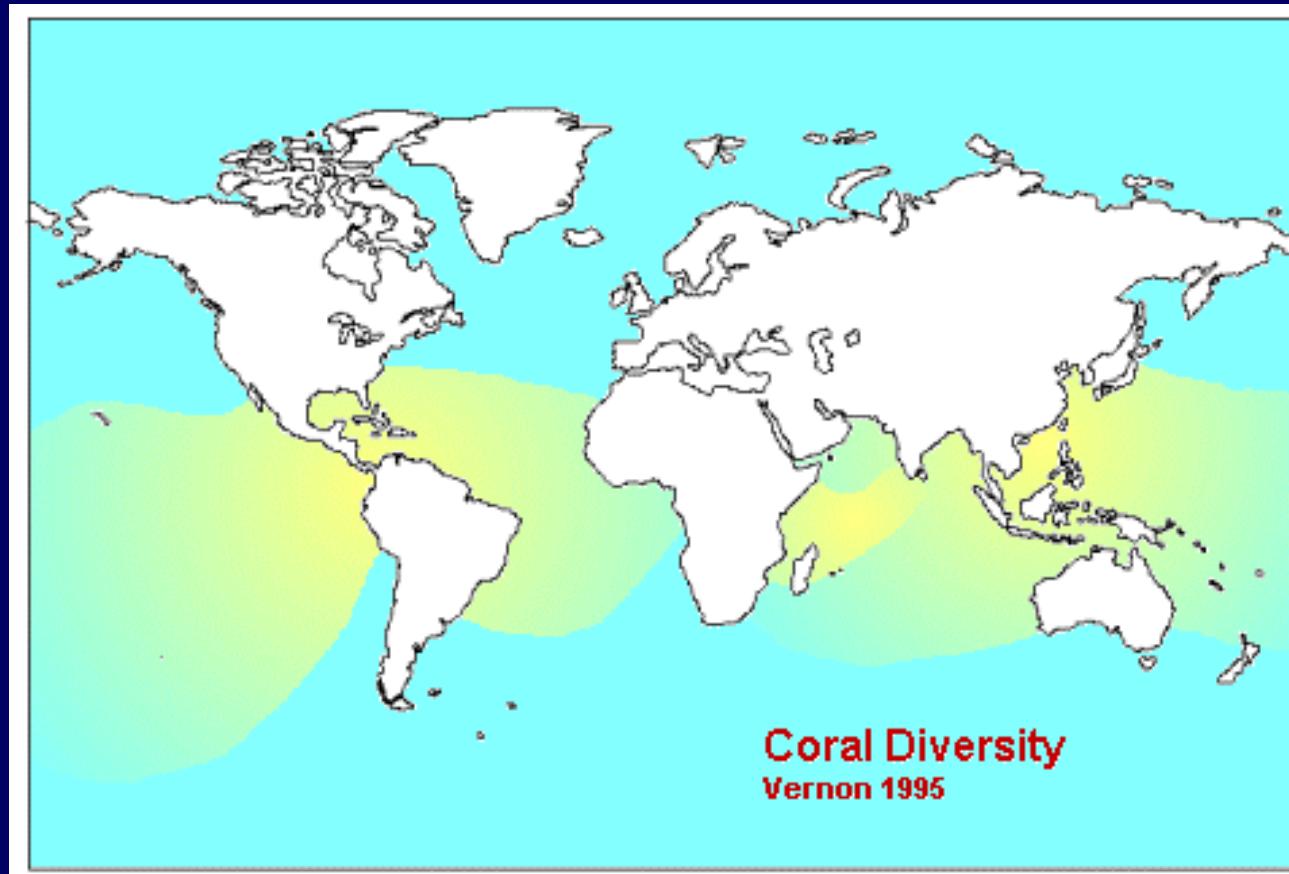
Usporedba broja vrsta unutar različitih skupina morskih beskralježnjaka između pacifičke i atlantske obale Amerike

Taksonomska skupina	Pacička obala (Washington)	Atlantska obala (Massachusetts)
Puževi stražnjoškržnjaci	61	23
Puževi prednješkržnjaci	88	51
Školjkaši	114	55
Zvjezdače	19	6
Mnogočetinaši	174	218
Rakovi (izopodi)	42	27
Rakovi (amfipodi)	76	47

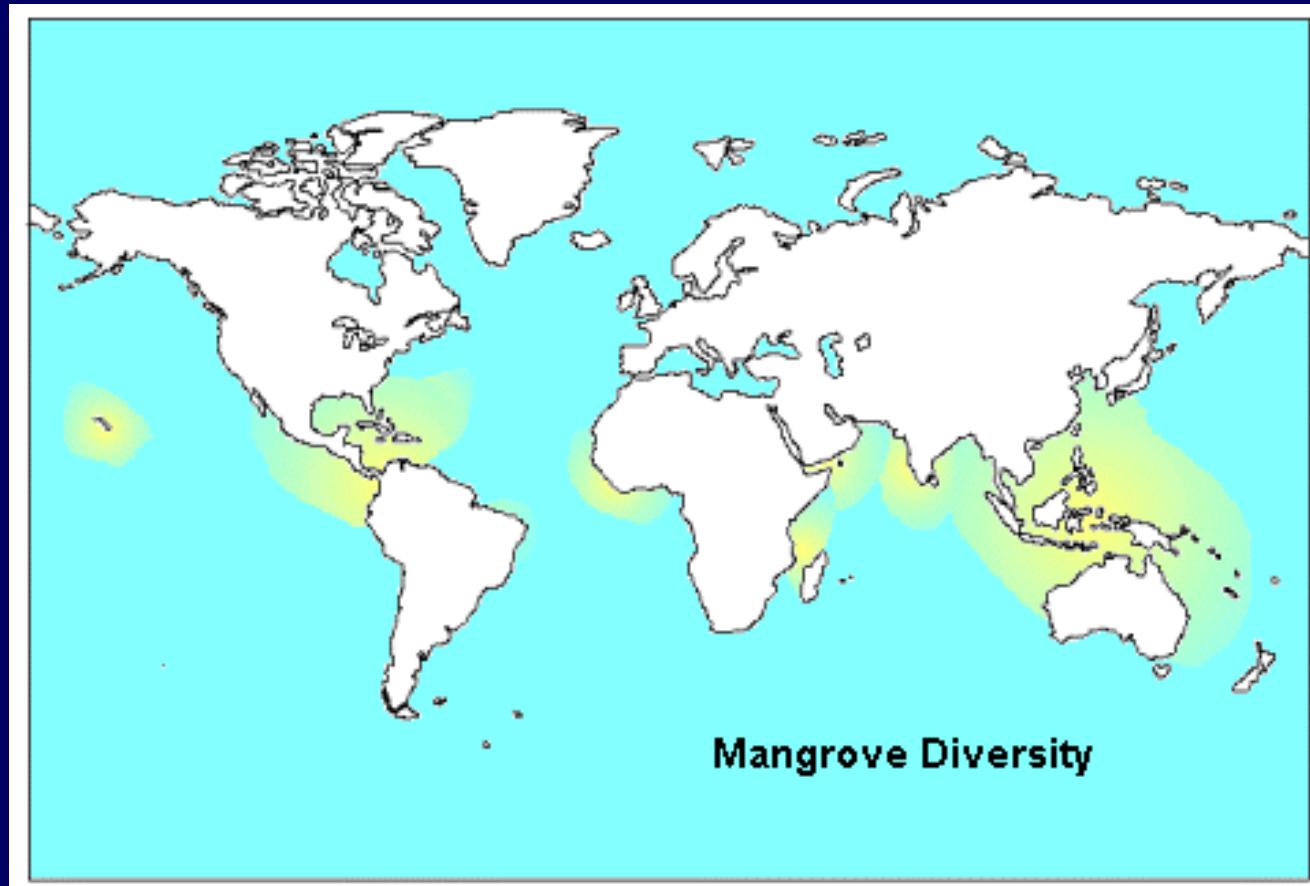
Raznolikost koralja



Raznolikost koralja

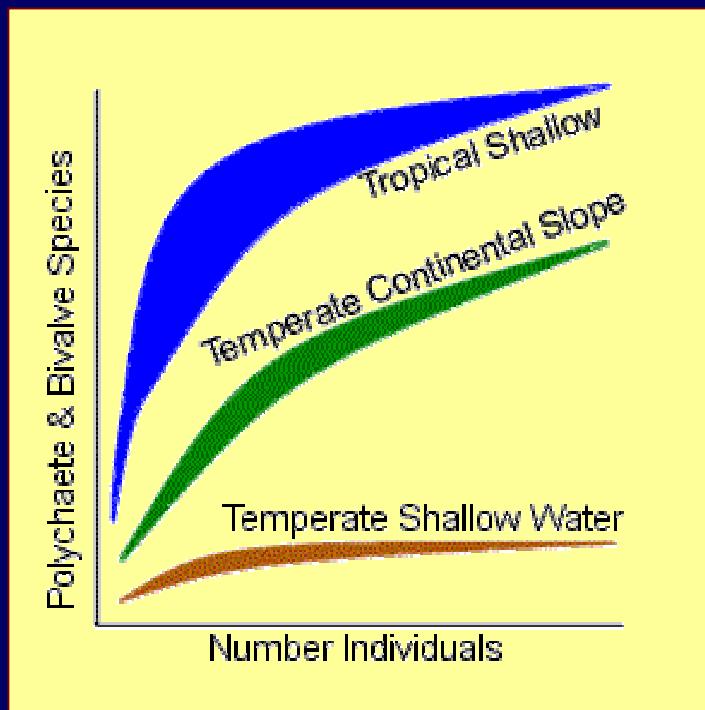


Raznolikost mangrova



SKUPINA	SVIJETSKA MORA	MEDITERAN	MEDITERAN (%)
Crvene alge	5250	867	16.5
Smeđe alge	1500	265	17.7
Zelene alge	1200	214	17.8
Morske cvjetnice	50	5	10.0
Ukupno biljke	8000	1351	16.9
Spužve	5500	600	10.9
Žarnjaci	11000	450	4.1
Mahovnjaci	5000	500	10.0
Kolutičavci	8000	777	9.7
Mekušci	32000	1376	4.3
Člankonošci	33600	1935	5.8
Bodljikaši	6500	143	2.2
Plaštenjaci	1350	244	18.1
Ostali beskralježnjaci	13550	550	4.1
Ukupno beskralježnjaci	116500	6575	5.6
Ribe hrskavičnjače	850	81	9.5
Ribe koštunjače	11500	532	4.1
Gmazovi	58	5	8.6
Sisavci	114	21	18.4
Ukupno kralježnjaci	12522	639	5.1
SVEUKUPNO	137000	8565	6.3
POVRŠINA MORA			0.82
VOLUMEN MORA			0.32

Gradijent bogatstva vrsta duž geografske širine

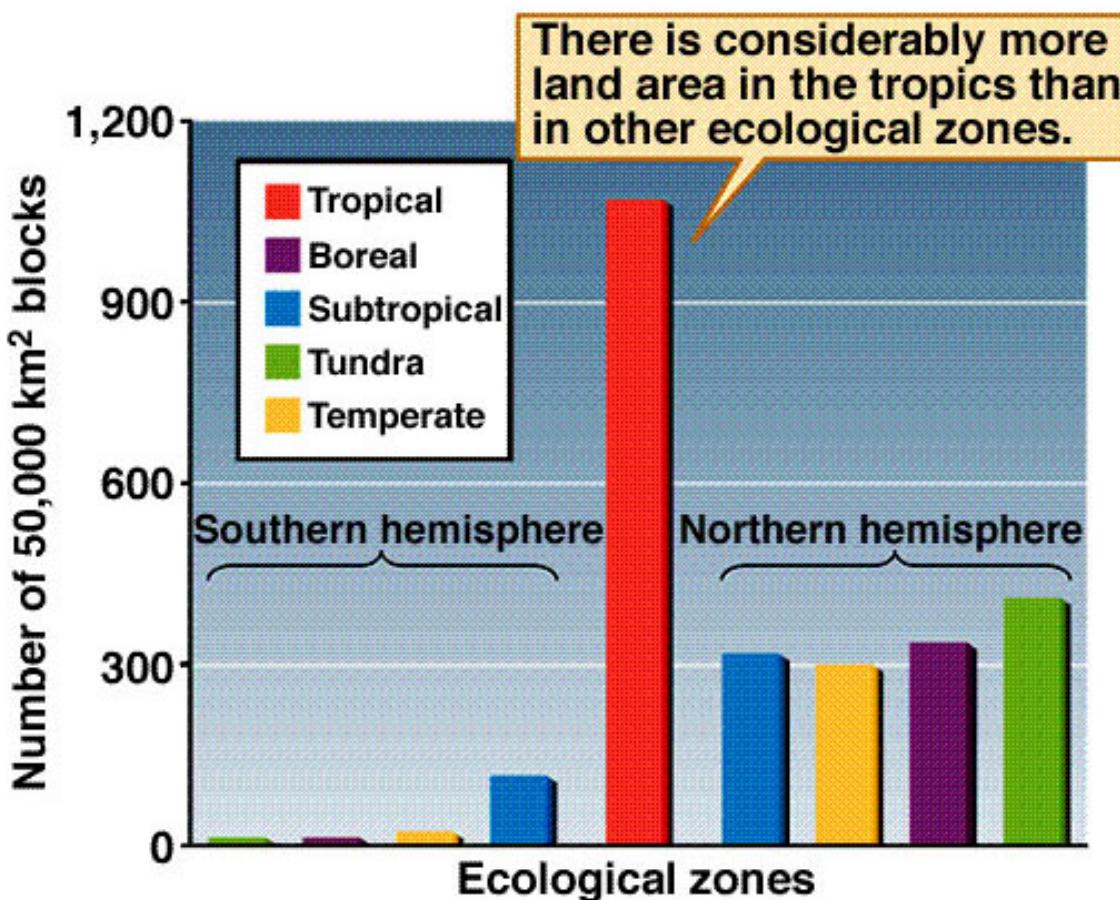


Gradijenti bogatstva vrsta morskih školjkaša duž geografske širine



Brojna su objašnjenja zbog čega je bogatstvo vrsta najveće na niskim geografskim širinama (u tropskim područjima). Kao argumenti se spominju veća produktivnost i raznolikost resursa, veća prostorna heterogenost staništa, veća klimatska uniformnost itd.

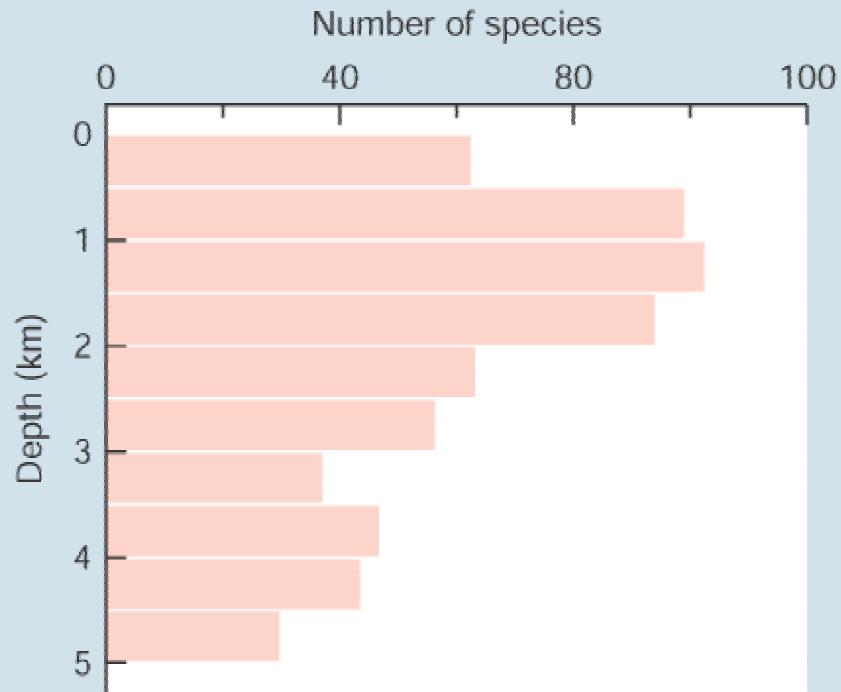
Area & Ecological Zones



There is considerably more land area in the tropics than in other ecological zones.

Jedno od vrlo jednostavnih mogućih objašnjenja za veće bogatstvo vrsta u tropskom području je i to da ovo područje zapravo obuhvaća najveći udio površine kopna i mora

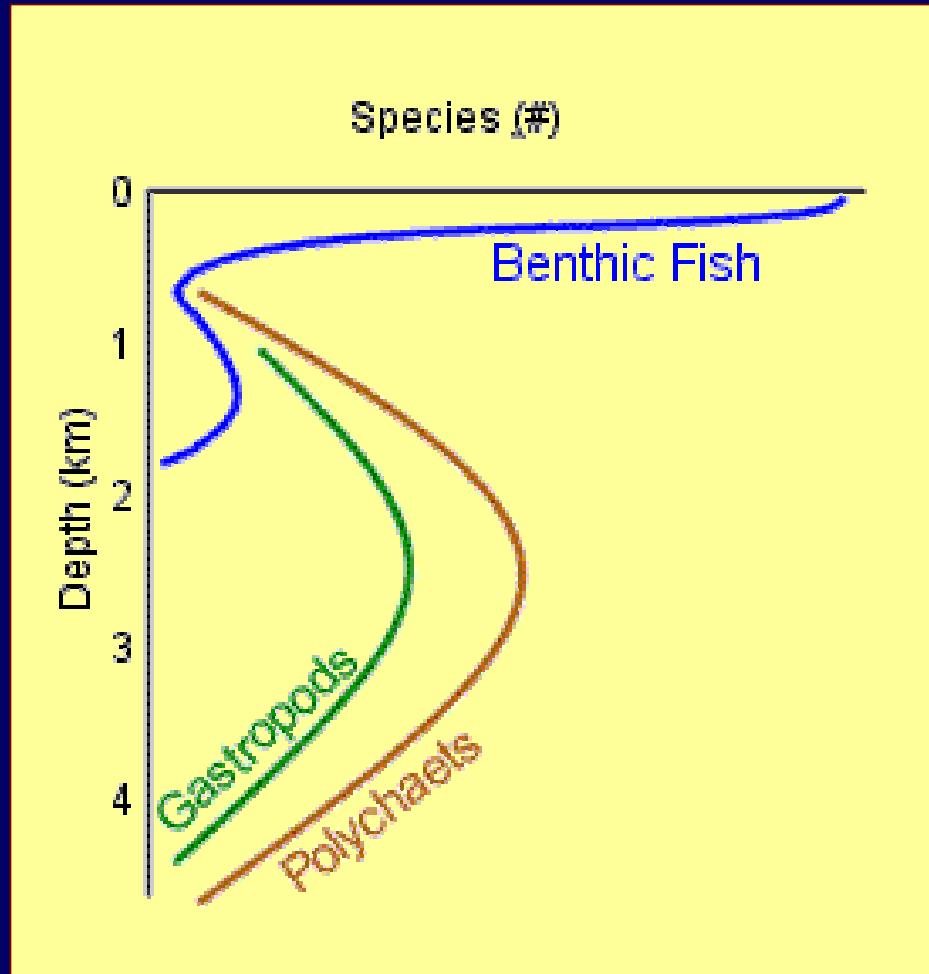
Dubina kao gradijent bogatstva vrsta



Promjene broja vrsta megabentosa s dubinom u sjevernom Atlantiku

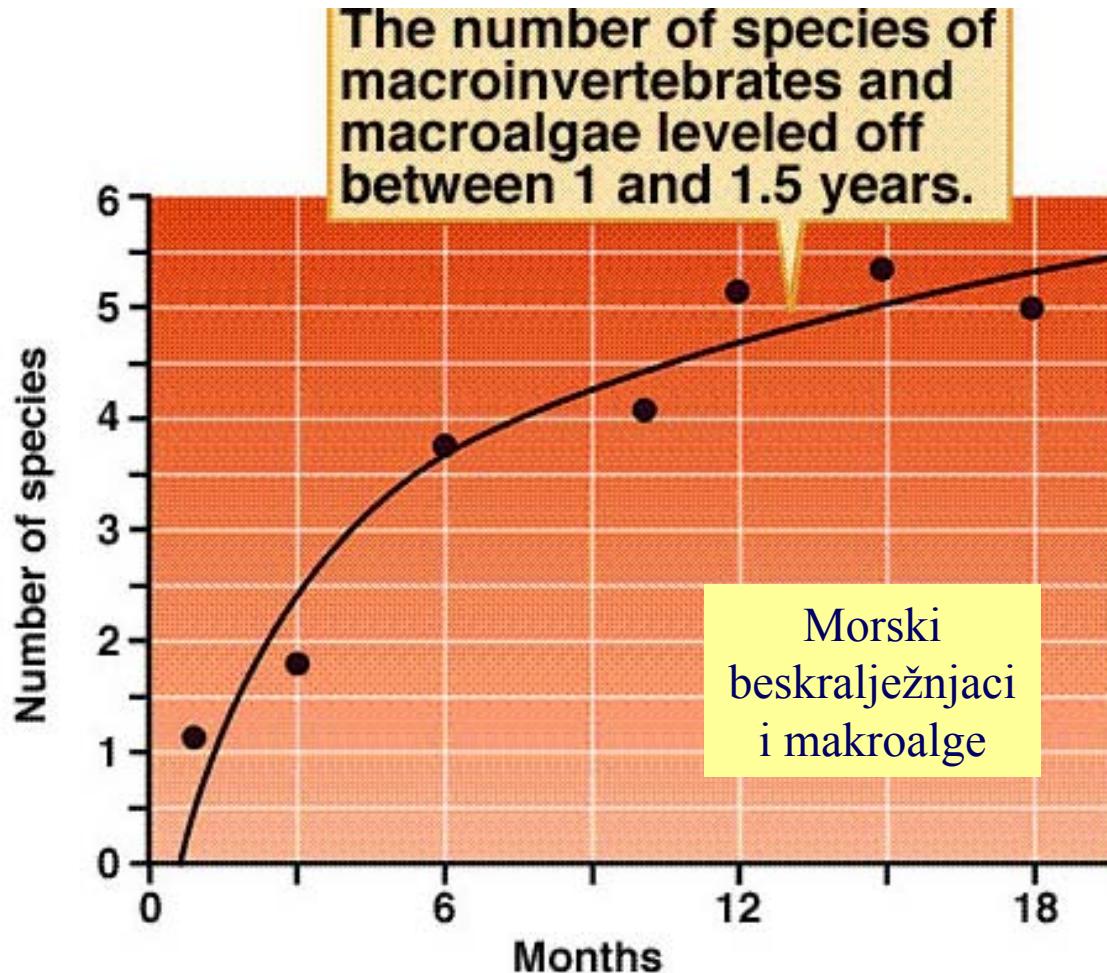
U vodenim je staništima dubina ekvivalent visini na kopnu, pa promjene u bogatstvu vrsta pokazuju vrlo veliku sličnost s gradijentom nadmorske visine.

Ipak, u otvorenim je oceanima uočeno da se maksimalni broj vrsta obično nalazi na dubinama između 1000 i 1500 m, nakon čega broj vrsta ubrzano opada.



Vertikalne
promjene
bogatstva vrsta
poliheta, puževa
i bentoskih riba

Sukcesijski gradijent



Bogatstvo vrsta
u zajednicama
povećava se
tijekom sukcesije
(“sukcesijski
gradijent”)

Vremenski obrasci biološke raznolikosti

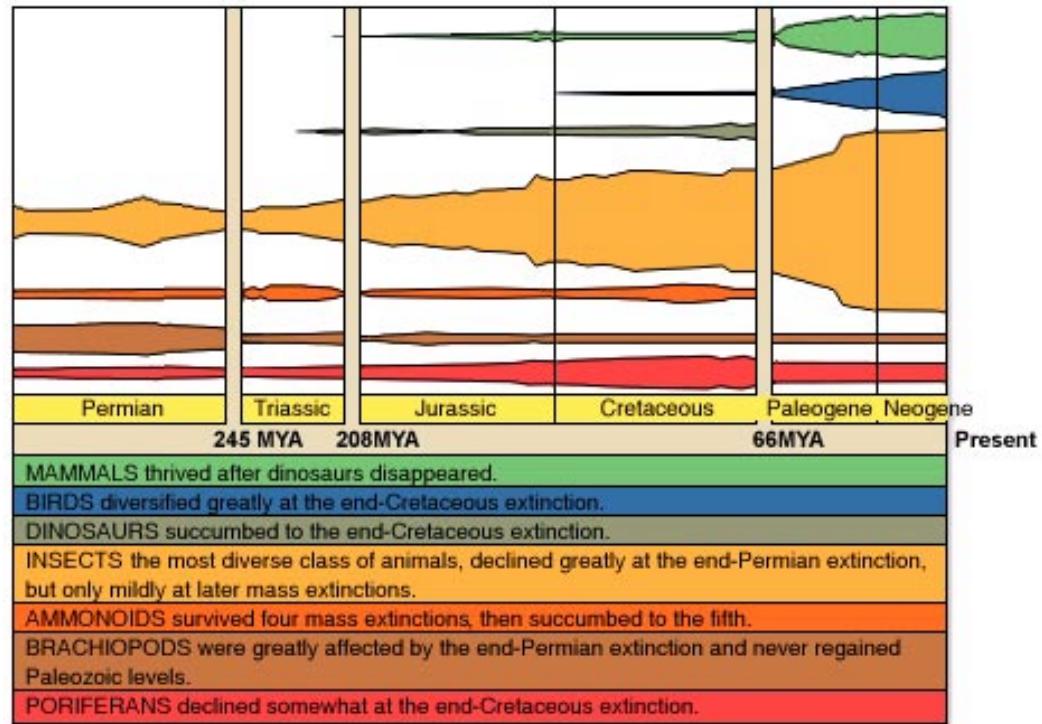


Vremenski obrasci biološke raznolikosti

© John and Barbara Pfeifer

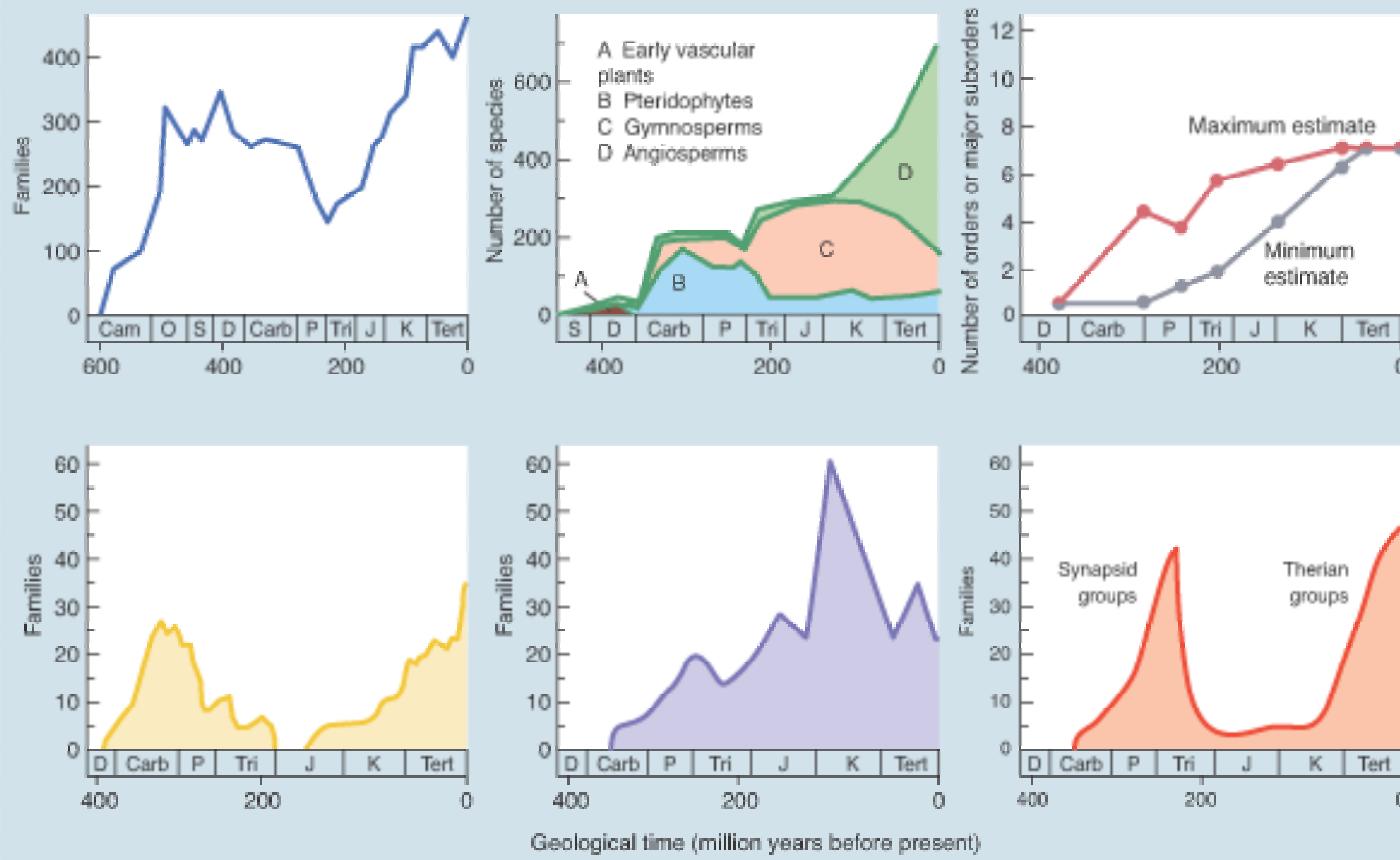


© PhotoDisc, Inc.



Na evolucijskoj vremenskoj skali biološka je raznolikost rezultat dvaju procesa – specijacije i nestanka vrsta. Praćenje vremenskih promjena nije jednostavno jer su fosilni nalazi u dobroj mjeri fragmentirani i nekompletni.

Promjene biološke raznolikosti na Zemlji tijekom geološkog vremena

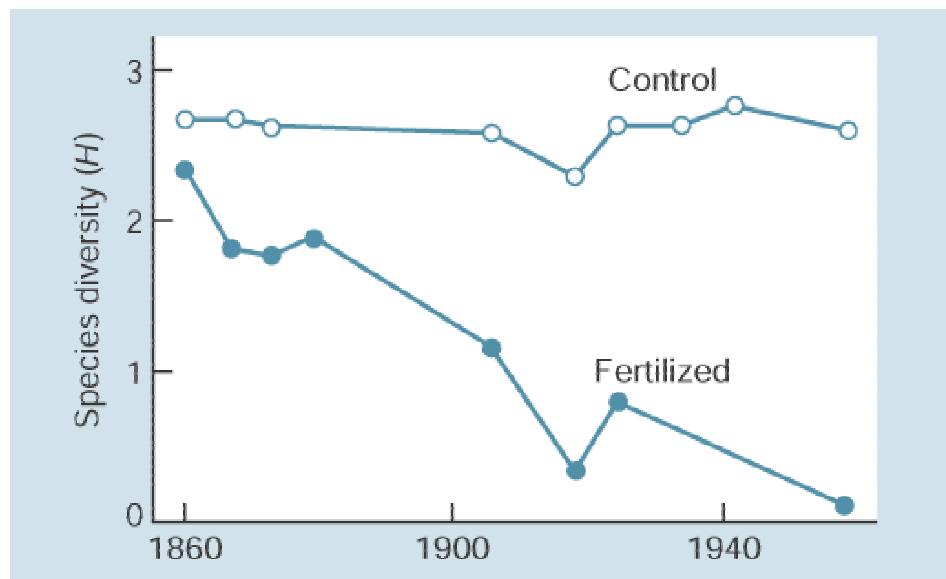


Unatoč povremenim masovnim nestancima organizama na Zemlji, biološka se raznolikost povećava tijekom vremena

Bogatstvo vrsta je često povezano s nekim faktorima okoliša

- 1. Bogatstvo resursa i produktivnost**
- 2. Heterogenost okoliša**
- 3. Klimatske varijacije**
- 4. Dugoročna stabilnost okoliša**
- 5. Surovost okoliša**

Porast raznolikosti s bogatstvom resursa i produktivnošću nije univerzalni fenomen



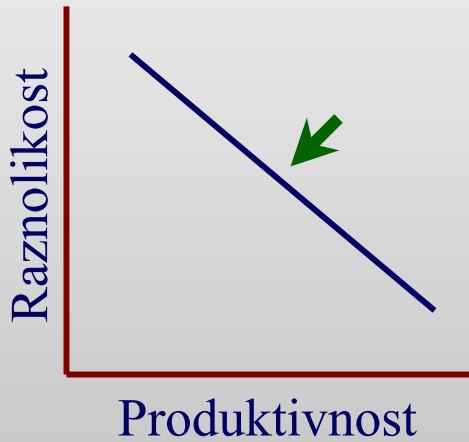
“Paradoks planktona”

Primjer za “paradoks obogaćivanja” je proces eutrofikacije u vodenim ekosistemima tijekom kojega se povećava fitoplanktonska proizvodnja, ali opada bogatstvo fitoplanktonskih vrsta. Taj je fenomen poznat i kao “paradoks planktona”

“Paradoks obogaćivanja”

Rezultati eksperimenta koji je započeo 1856 i traje do današnjih dana u Rothamstedu (Engleska) gdje je pašnjak veličine 3.2×10^4 m² podjeljen na 20 dijelova od kojih su 2 služila kao kontrola, dok su drugi bili gnojeni jednom godišnje. Dok su negnojene površine održavale manje-više konstantno bogatstvo vrsta, dotle je na gnojenim površinama došlo do progresivnog opadanja raznolikosti vrsta. Opadanje broja vrsta kao odgovor na povećanu količinu hranjiva Rosenzweig je nazvao “paradoks obogaćivanja”

Odnos između produktivnosti i raznolikosti biljnih vrsta različit je na različitim prostornim skalama



Na velikoj globalnoj prostornoj skali (od visokih geografskih širina prema ekvatoru) raznolikost biljnih vrsta u pravilu je pozitivno korelirana s produktivnošću

Na regionalnim je skalamama raznolikost biljnih vrsta često negativno korelirana s produkcijom ili je taj odnos opisan "grbavom" krivuljom (negativni je odnos često silazni dio "grbave" krivulje)

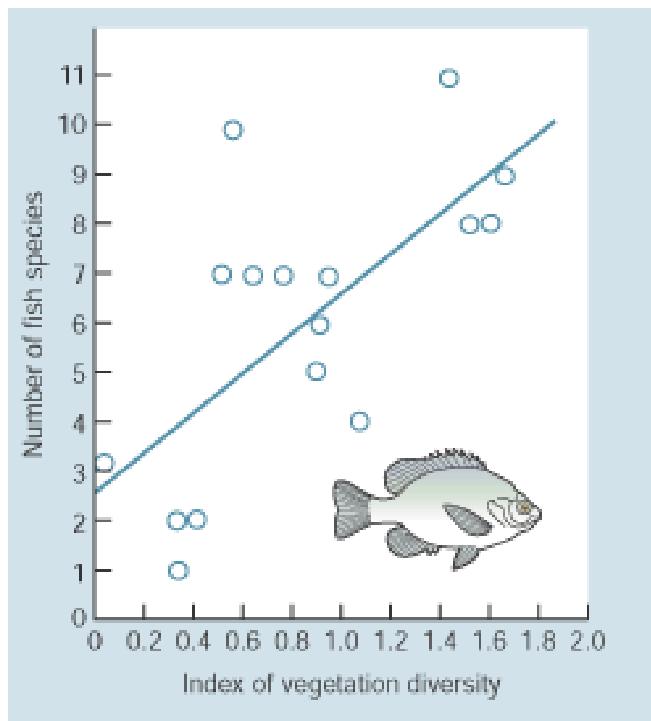
U nekim je studijama utvrđen i odnos koji je imao U-oblik (velika raznolikost kod niske i visoke produktivnosti)

Odnos produktivnost-raznolikost: Zaključci

- Ne postoji univerzalan obrazac odnosa između produktivnosti i raznolikosti. Odnos između ova dva parametra može biti pozitivan, negativan ili može biti opisan krivuljama “grbavog” oblika ili oblika slova U
- Na globalnoj prostornoj skali (duž geografske širine) u pravilu postoji pozitivna korelacija, dok je na manjim regionalnim skalama taj odnos najbolje opisan “grbavom” krivuljom (maksimalno bogatstvo vrsta kod umjerenih razina produktivnosti)
- Ukoliko porast produktivnosti znači porast raspona resursa (raznolikosti resursa), tada se može очekivati i porast bogatstva vrsta. Međutim, ukoliko je porast produktivnosti rezultat porasta pojedinog resursa, ali ne i porasta raspona resursa (povećao se kvantitet, ali ne i raznolikost resursa), tada to ne mora rezultirati povećanjem bogatstva vrsta, a često može dovesti i do njegovog smanjenja

Heterogenost okoliša

Za očekivati je da prostorno heterogeniji okoliši mogu pružiti utočište većem broju vrsta zbog toga što pružaju veću raznolikost mikrostaništa, veći raspon mikroklima, više tipova skloništa od predatora, veći raspon resursa itd.

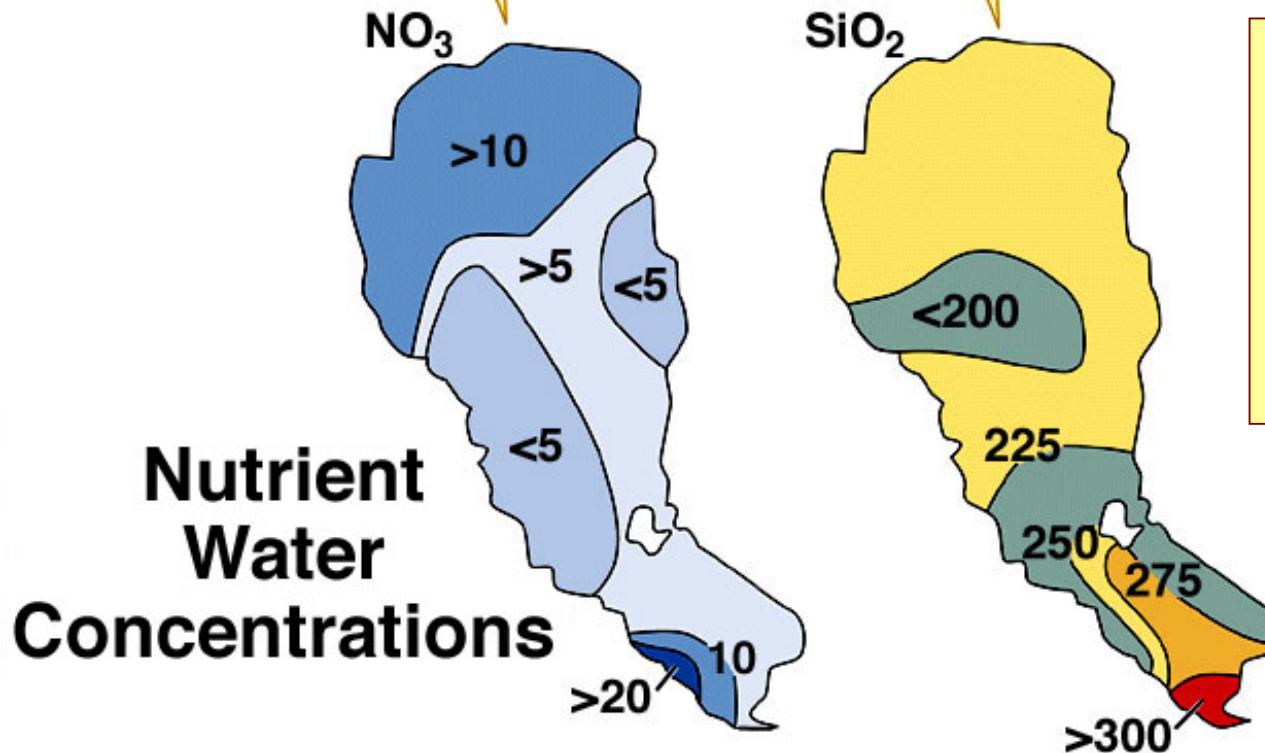


Odnos između bogatstva
ribljih vrsta u 18 jezera u
Wisconsinu i indeksa
strukturalne raznolikosti
vegetacije

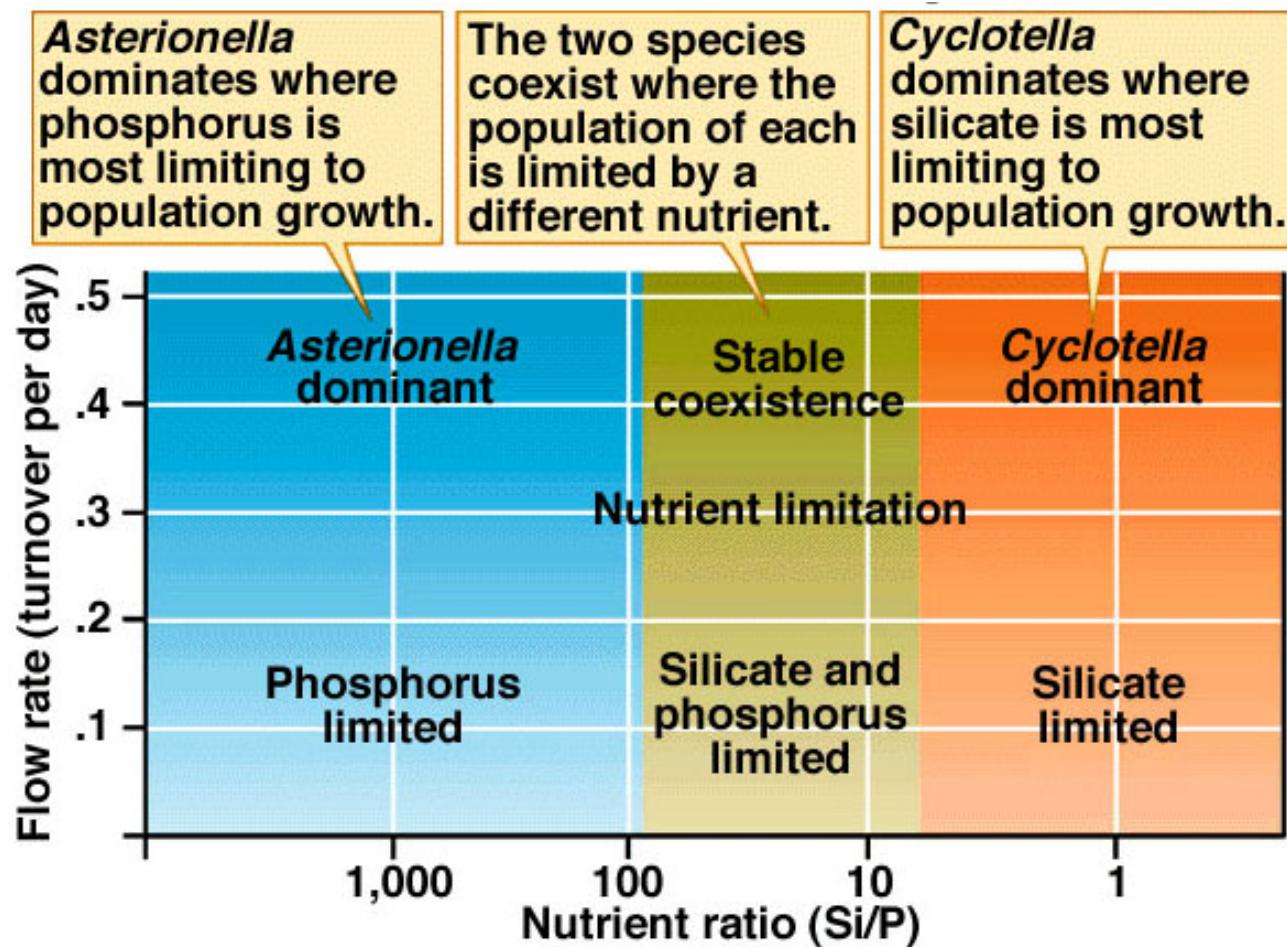
Heterogenost fizikalnih i kemijskih parametara duž vodenih i kopnenih okoliša doprinosi bogatstvu planktonskih alga i kopnenih biljaka

The concentration of NO_3 varies more than fourfold across Pyramid Lake.

Silicate concentrations also vary substantially across the lake.

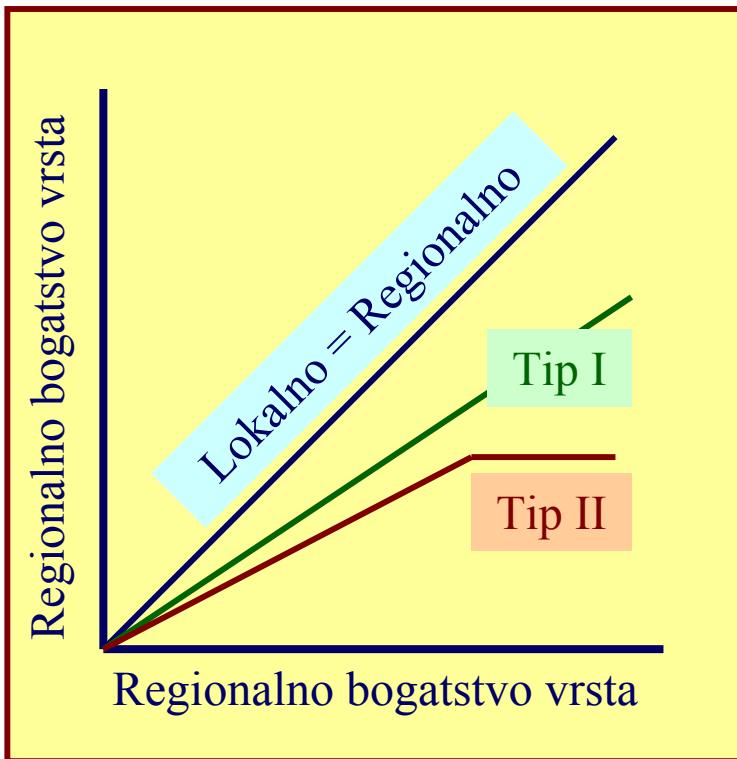


Varijacije u koncentracijama nitrata i silikata u površinskim vodama jezera Pyramid u Nevadi



Varijacije u omjeru između silikata i fosfata u različitim dijelovima staništa imat će za rezultat dominaciju jedne vrste dijatomeje u jednom dijelu staništa, a druge u drugom dijelu staništa, što će rezultirati povećenom ukupnom raznolikošću vrsta u cijelom staništu

Regionalna i lokalna raznolikost



Regionalno bogatstvo vrsta često objašnjava veliku proporciju (< 75%) lokalnog bogatstva vrsta

Lokalna je raznolikost pod izravnim utjecajem regionalne raznolikosti

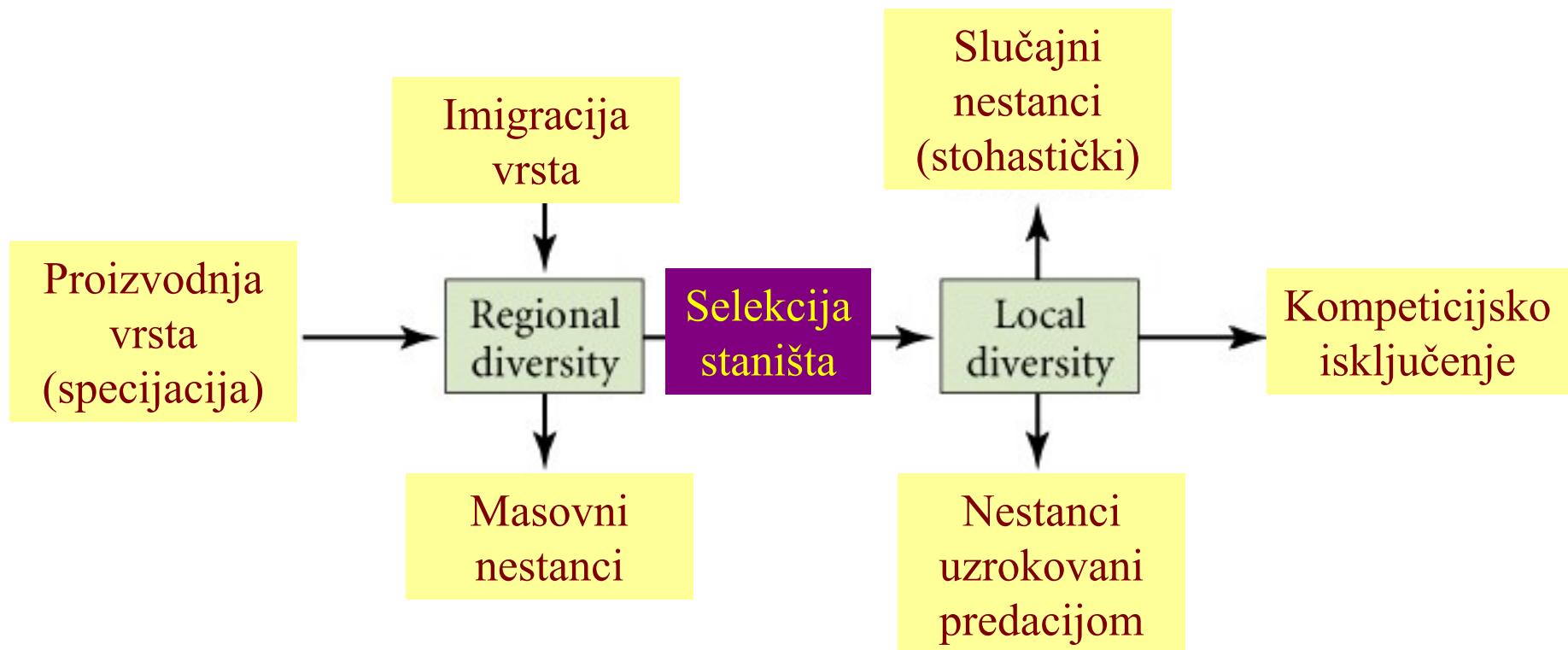
Postoje dva teoretska tipa odnosa između lokalne i regionalne raznolikosti:

Tip I – lokalna je raznolikost direktno proporcionalna regionalnoj, ali je manja

Tip II – kako regionalno bogatstvo vrsta raste, lokalno bogatstvo vrsta može dostići maksimum (zasićenje)

Čini se da većina prirodnih sustava pokazuje odnos Tipa I što sugerira zaključak da lokalne zajednice uglavnom nisu zasićene vrstama

Faktori koji utječu na regionalnu i lokalnu raznolikost vrsta



Broj vrsta se na regionalnoj razini povećava kroz procese specijacije (nastanka novih vrsta) i imigracije. Na lokalnoj je razini raznolikost vrsta određena ekološkim interakcijama (predacija, kompeticija itd.). Budući da svaka lokalna zajednica predstavlja mali uzorak ukupne regionalne raznolikosti vrsta, jer se vrste specijaliziraju na određena staništa, to znači da je selekcija staništa proces koji povezuje regionalnu i lokalnu raznolikost.

MEHANIZMI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

Dva pogleda na regulaciju strukture zajednica

REGIONALNO/POVIJESNI POGLED

Raznolikost lokalnih zajednica primarno je određena regionalnom raznolikošću, tj. regionalno/povijesnom skupinom faktora koja uključuje procese specijacije i nestanaka vrsta na dužoj vremenskoj (evolucijskoj) skali, kao i na većoj prostornoj (regionalnoj) skali

LOKALNO/DETERMINISTIČKI POGLED

U određivanju raznolikosti lokalnih zajednica važnu ulogu imaju lokalno/savremeni faktori koji uključuju lokalne procese u zajednicama u koje spadaju kompeticija, predacija, bolesti, promjene u sastavu zajednica (sukcesije), te poremećaji u fizičkom okolišu. U tom kontekstu, lokalna bi raznolikost vrsta predstavlja ravnotežu između lokalne stope nestanka vrsta (kao rezultata navedenih procesa) i regionalne stope proizvodnje vrsta i imigracije

Vremenska hipoteza

Ravnotežne teorije

Neravnotežne teorije

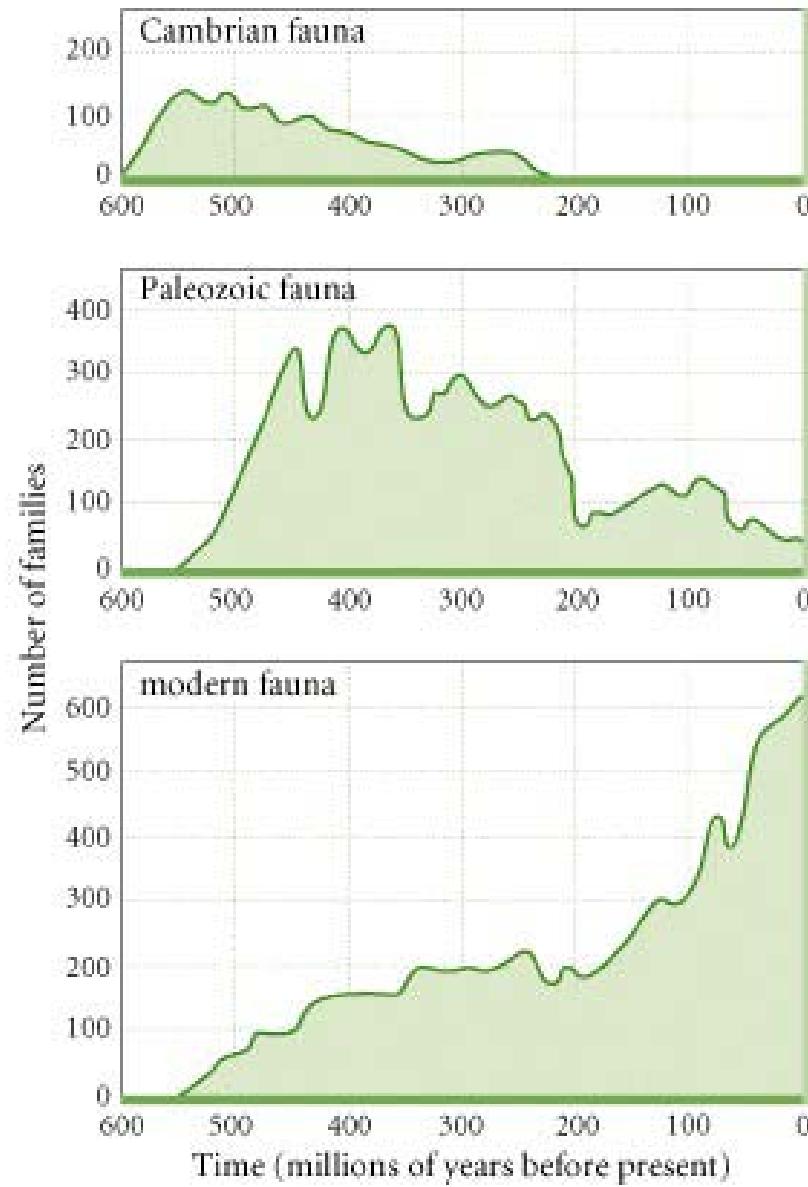
“Vremenska hipoteza”

- Vremenska hipoteza sugerira da se raznolikost kontinuirano povećava tijekom vremena, pa je za očekivati da je raznolikost vrsta veća u starijim staništima
- Tijekom geološke povijesti Zemlje klima je prolazila cikluse zahlađenja i zatopljenja. Tijekom ledenih doba većina je polarnih i umjerenih staništa bila uništena, pa su evolucija i proces akumulacije vrsta u tim područjima bili višekratno resetirani. S druge strane neki su djelovi tropskih područja preživjeli ledena doba pa je proces evolucije i akumulacije vrsta u njima bio neprekinut

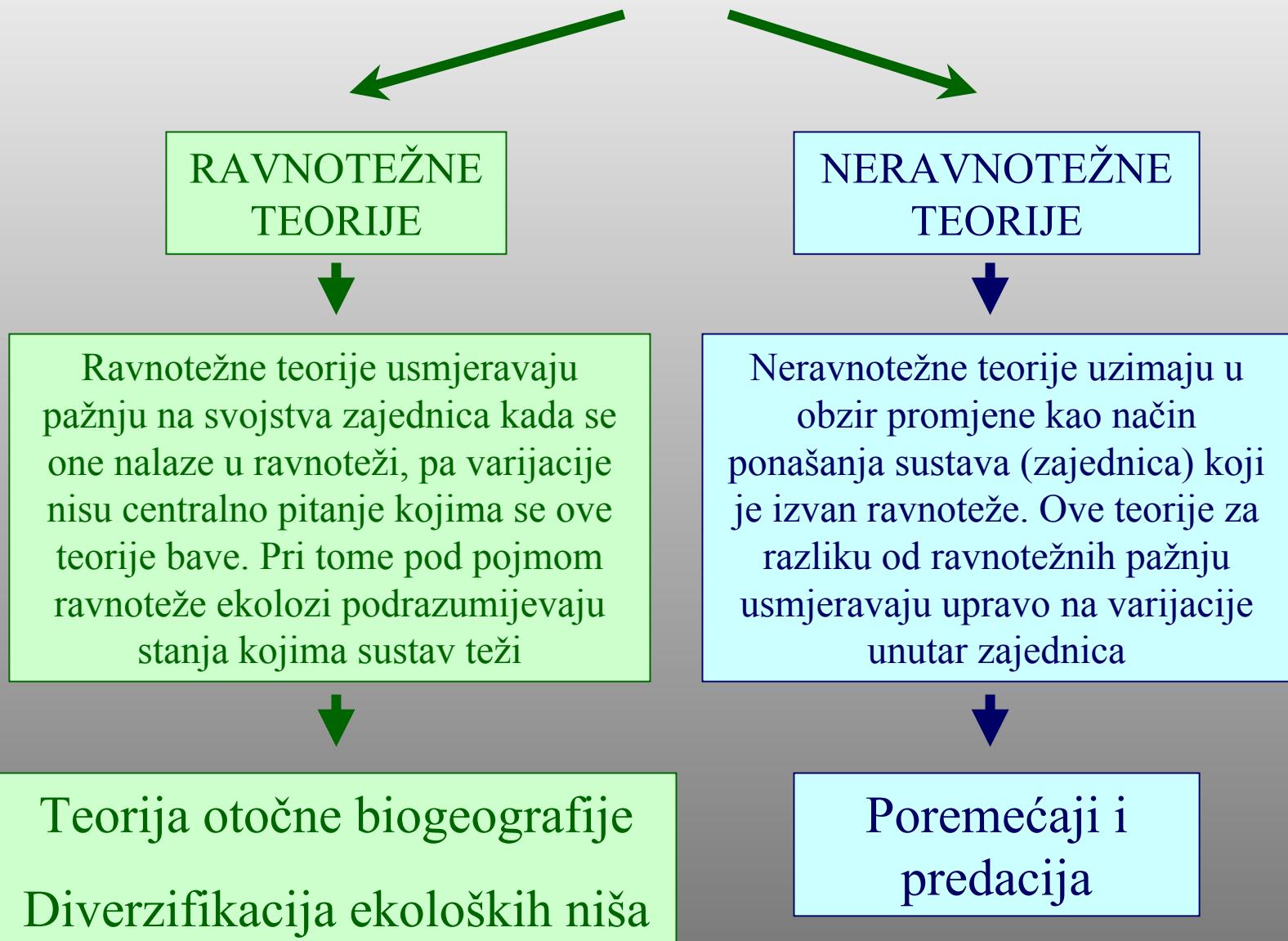
Raznolikost na Zemlji kontinuirano se povećava od Paleozoika do danas



Porast broja porodica
morskih
beskralježnjaka
tijekom tri geološka
razdoblja



LOKALNO/DETERMINISTIČKI POGLED

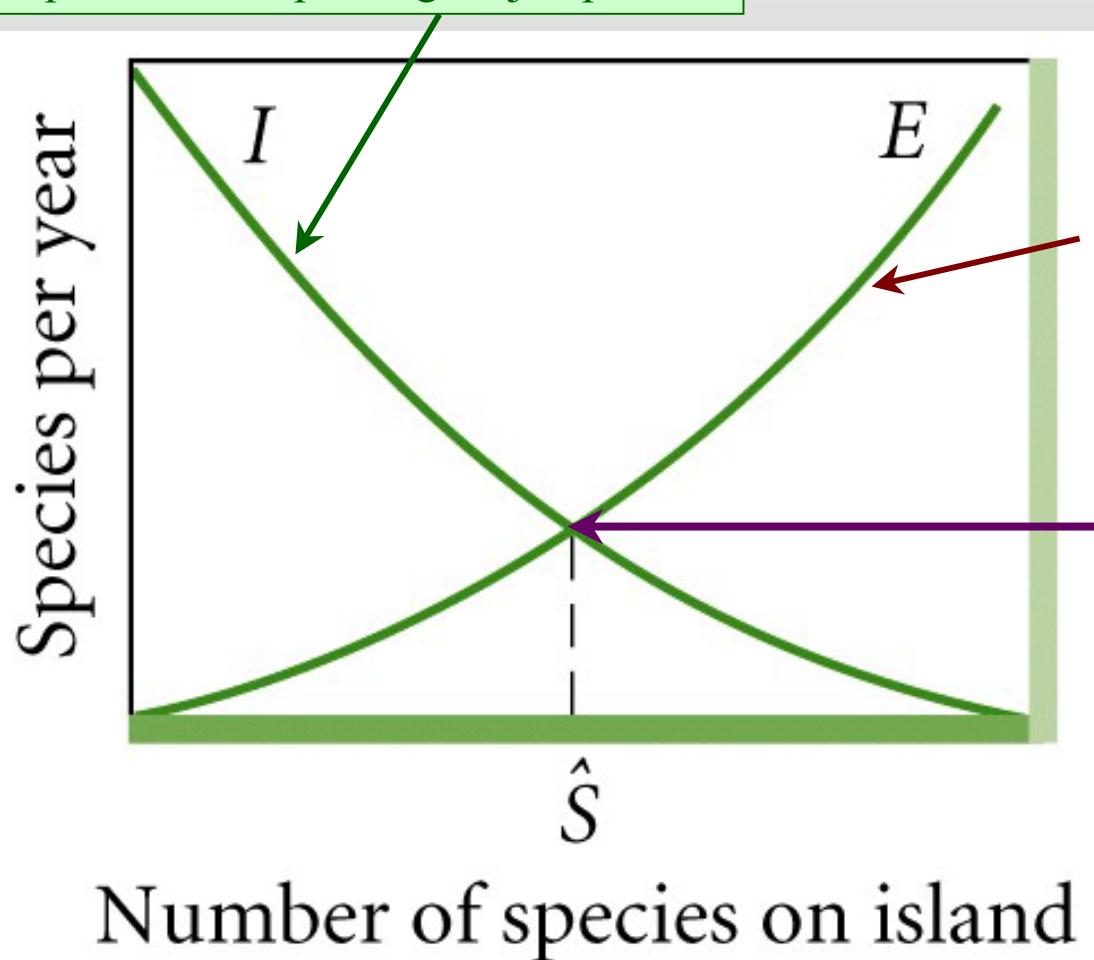


Ravnotežna teorija otočne biogeografije (MacArthur i Wilson 1963, 1967)

- MacArthurova i Wilsonova teorija otočne biogeografije je najznačajnija ravnotežna ekološka teorija koja raznolikost vrsta u zajednicama objašnjava ravnotežom između imigracije vrsta i njihovog lokalnog nestanka
- Budući da su otoci vrlo pogodan objekt za istraživanja teorija je originalno postavljena na temelju istraživanja raznolikosti na otocima. Međutim, otoci nisu samo otoci kopna na moru. Jezera su isto tako “otoci” u “moru” kopna; vrhovi planina su “otoci” u “oceانu” nizina; otvori u šumskom svodu su “otoci” u “moru” krošnji; napokon svaki organizam okružen organizmima druge vrste je “otok”. Ukratko, vrlo je malo zajednica u prirodi koje nemaju bar neki element otočnosti

Stopa imigracije na otok je u početku vrlo velika jer je na otoku malo vrsta pa je prisutan veliki broj neiskorištenih niša a kompeticija je mala. Kako se broj vrsta na otoku povećava stopa imigracije opada

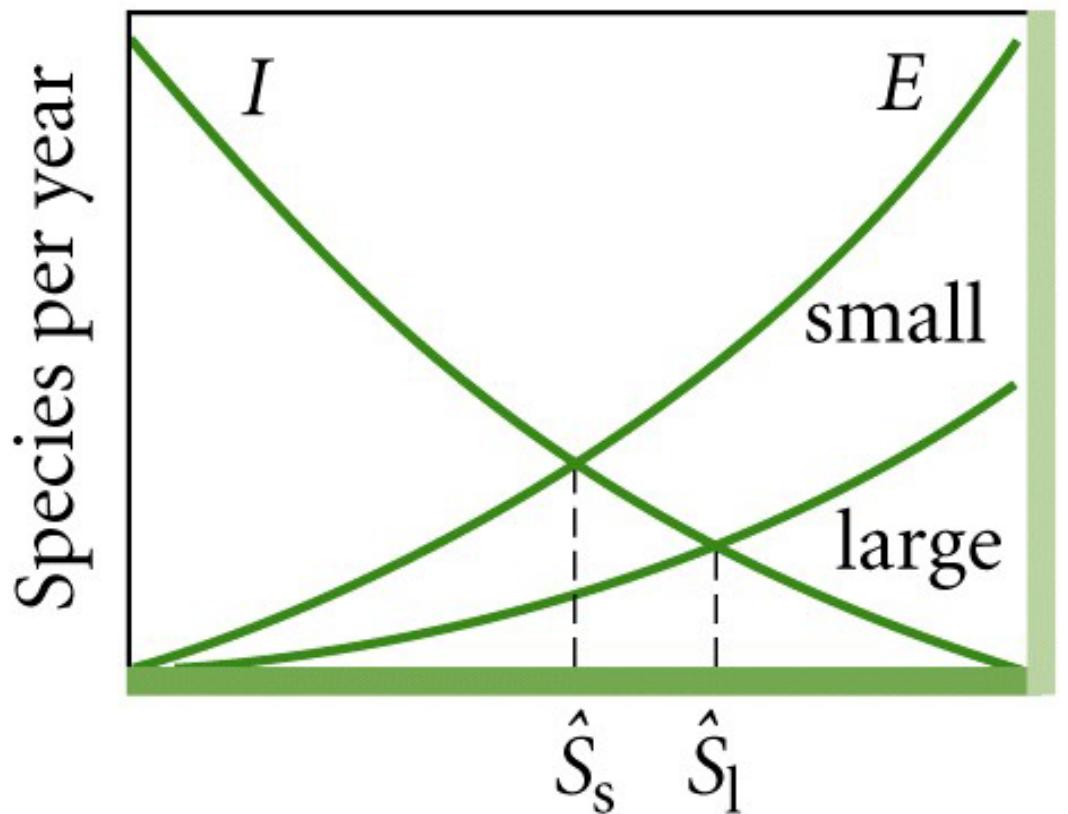
Broj vrsta na otocima određen je ravnotežom između imigracije vrsta s kopna ili susjednih otoka i lokalnih nestanaka vrsta



Stopa nestanka vrsta je u početku mala, ali se povećava kako se broj vrsta na otoku povećava

Tamo gdje se krivulje imigracije i nestanka sijeku, korespondirajući broj vrsta je ravnotežni broj vrsta na otoku

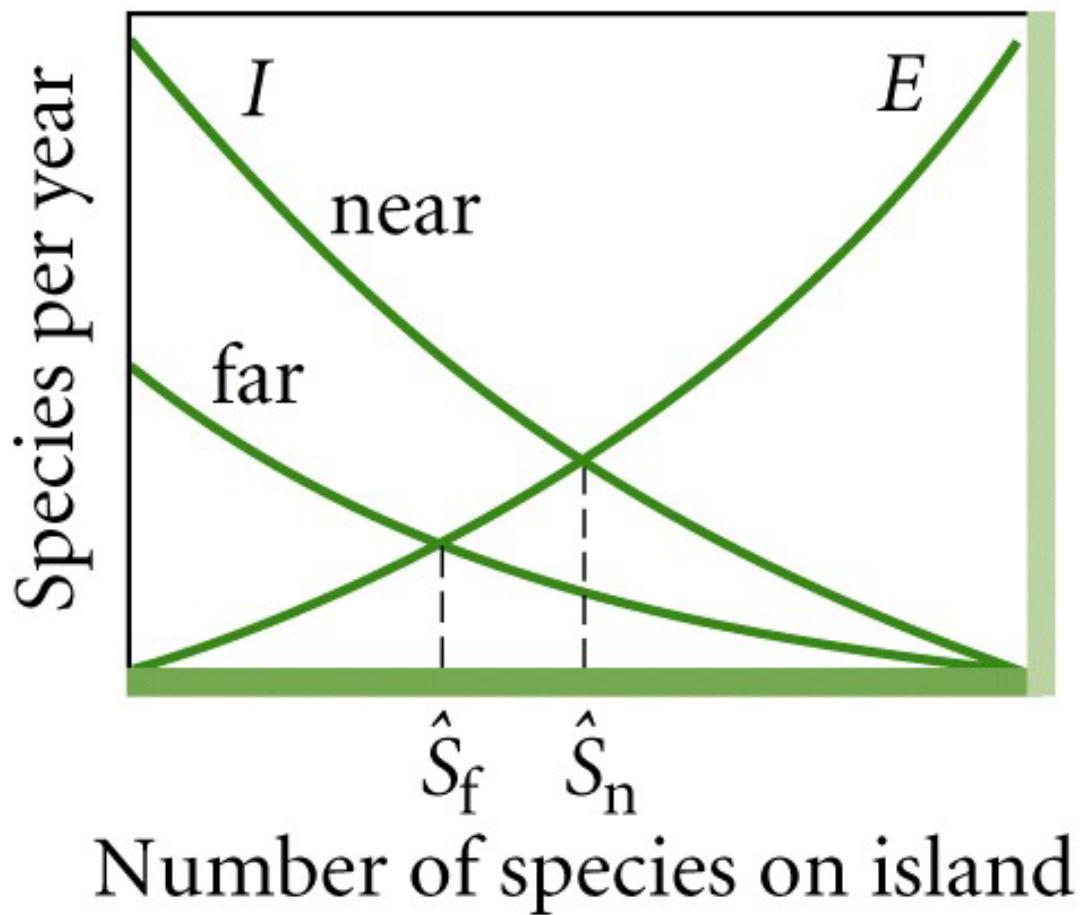
Ravnotežni broj vrsta na otocima proporcionalan je veličini otoka



Number of species on island

Mali otoci podržavaju manje populacije, pa je vjerojatnost nestanka vrsta veća na manjim otocima. Grafički, to znači da će krivulja nestanka za manji otok biti viša od krivulje nestanka vrsta za veći otok. Kao posljedica, ravnotežni broj vrsta biti će manji na manjem otoku.

Ravnotežni broj vrsta na otocima proporcionalan je blizini otoka kopnu (ili drugom izvoru imigracija)

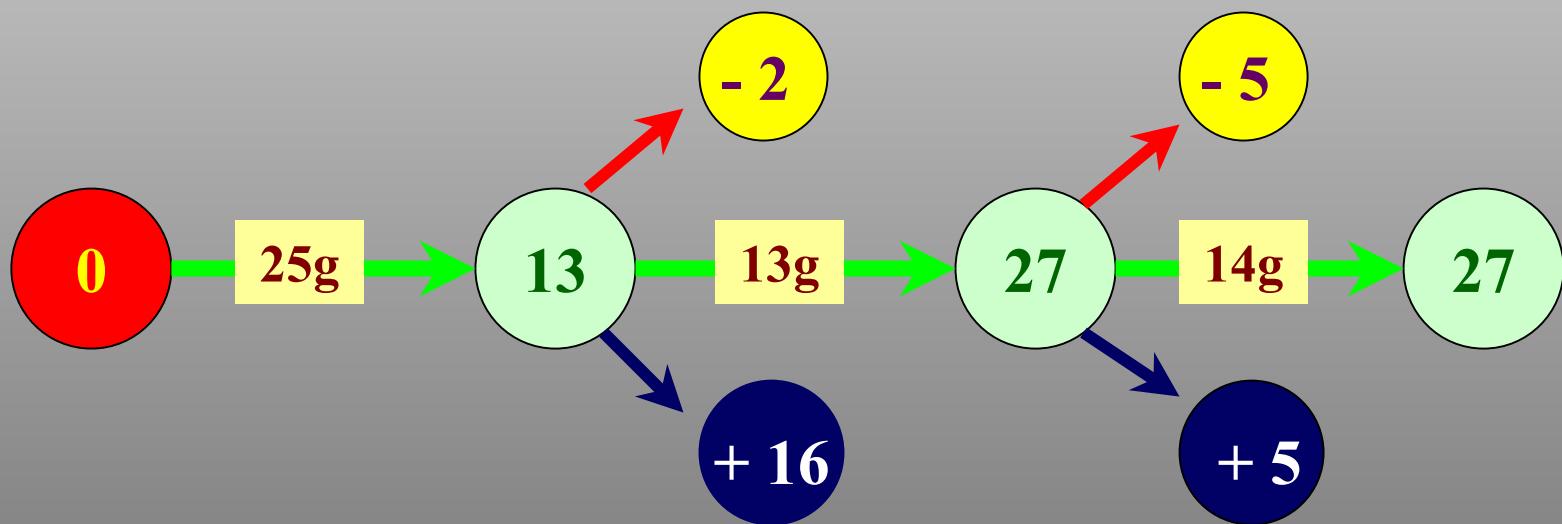


Za očekivati je da će stopa imigracije vrsta na otoke opadati što je otok udaljeniji od kopna. Grafički, to znači da će krivulja imigracije za udaljenije otoke biti niža od krivulje za bliže otoke. Rezultat je manji ravnotežni broj vrsta na udaljenijim otocima.

Eksplozija otoka Krakatau – prirodni test za Teoriju otočne biogeografije

1883. godine došlo je do spektakularne eksplozije otoka Krakatau smještenog u Indijskom oceanu između Sumatre i Jave. Više od pola otoka nestalo je u moru, dok je ostatak otoka bio prekriven vrućom lavom i pepelom. Kompletna flora i fauna na otoku bila je izbrisana

Promjene u broju vrsta ptica na otoku Krakatau nakon eksplozije

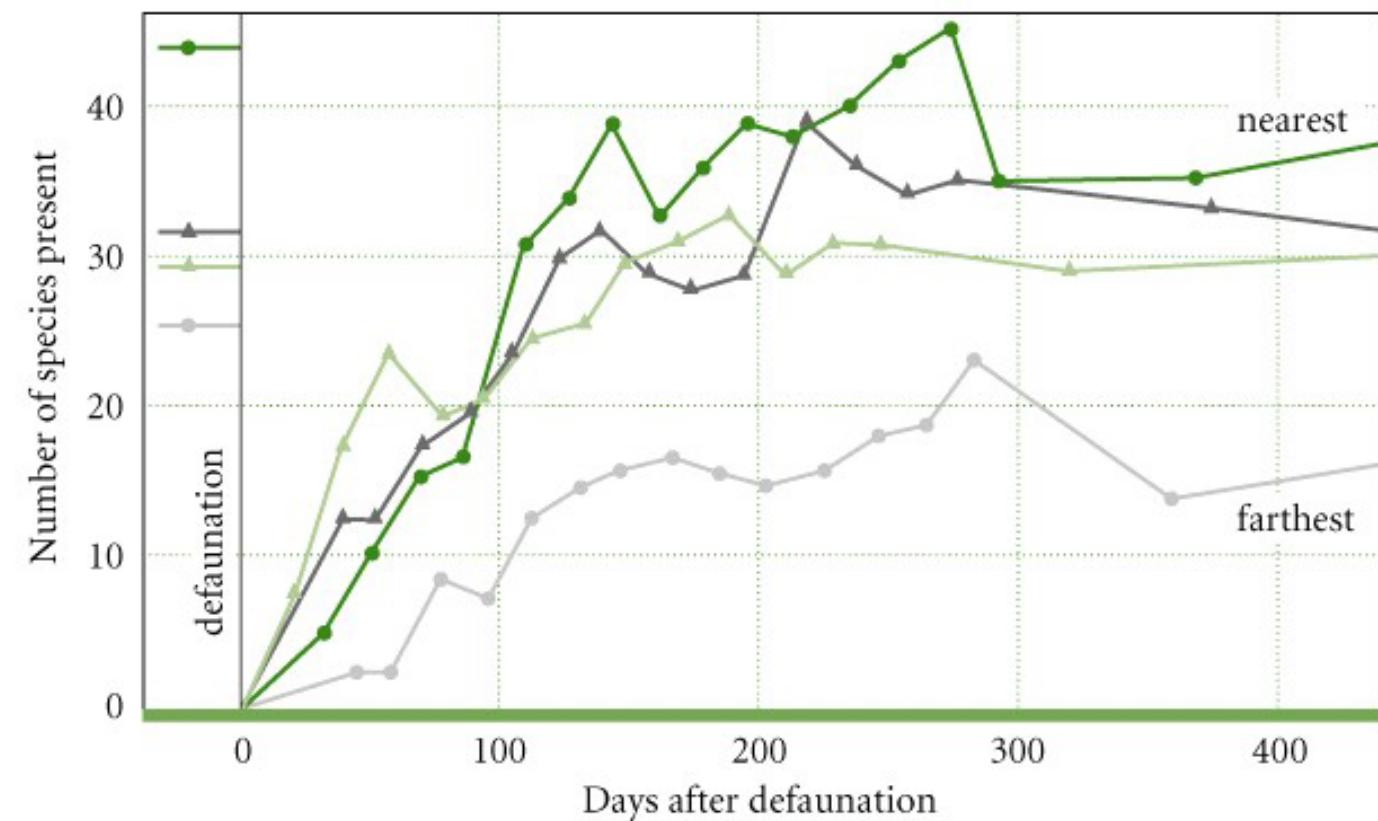


M. Šolić: Ekologija mora



Krakatau

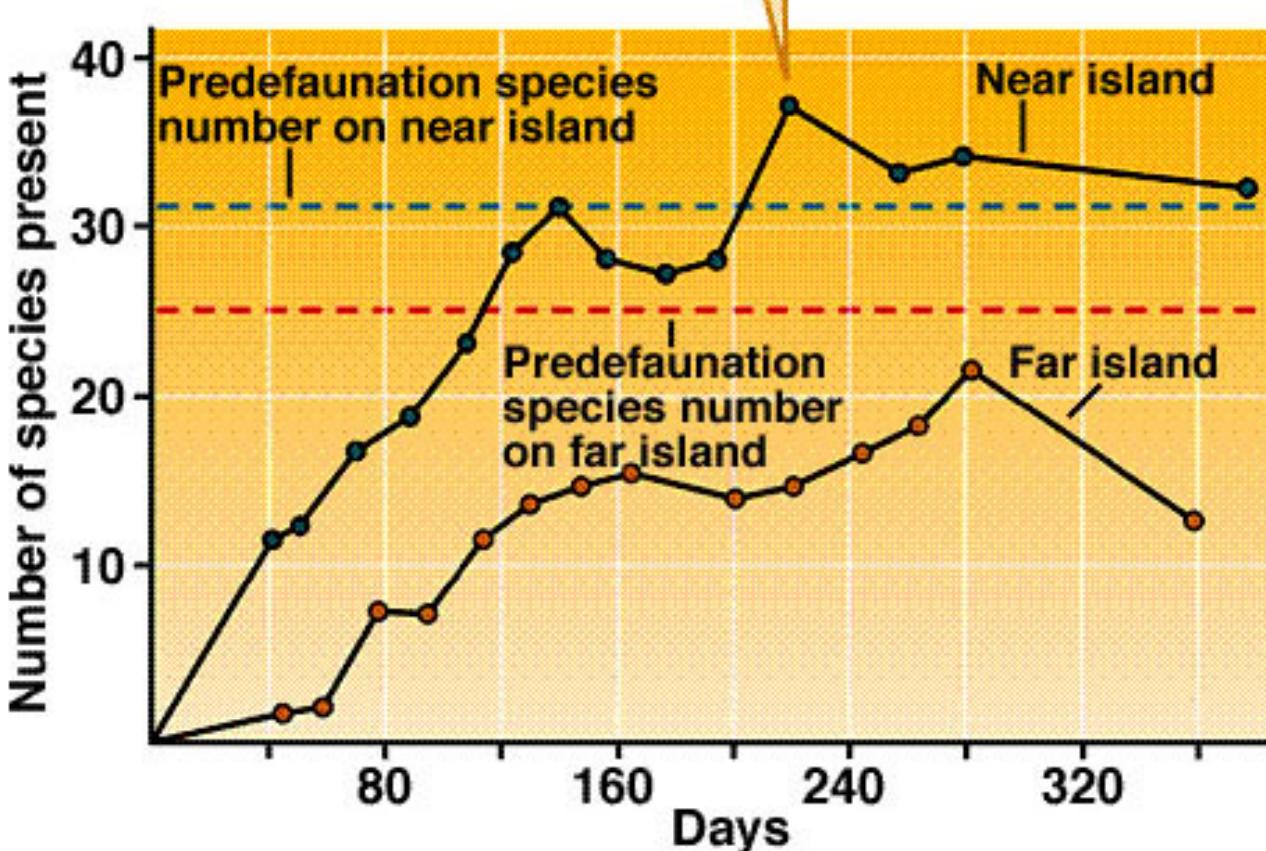
Krivulja rekolonizacije člankonožaca na 4 mala mangrovina otočića na području Floride, nakon što su otoci prethodno defaunizirani s metil bromidom



Rekolonizacija se
najsporije
odvijala na
otočiću koji je bio
najudaljeniji od
kopna, a na tom
je otočiću i
ravnotežni broj
vrsta bio
najmanji.

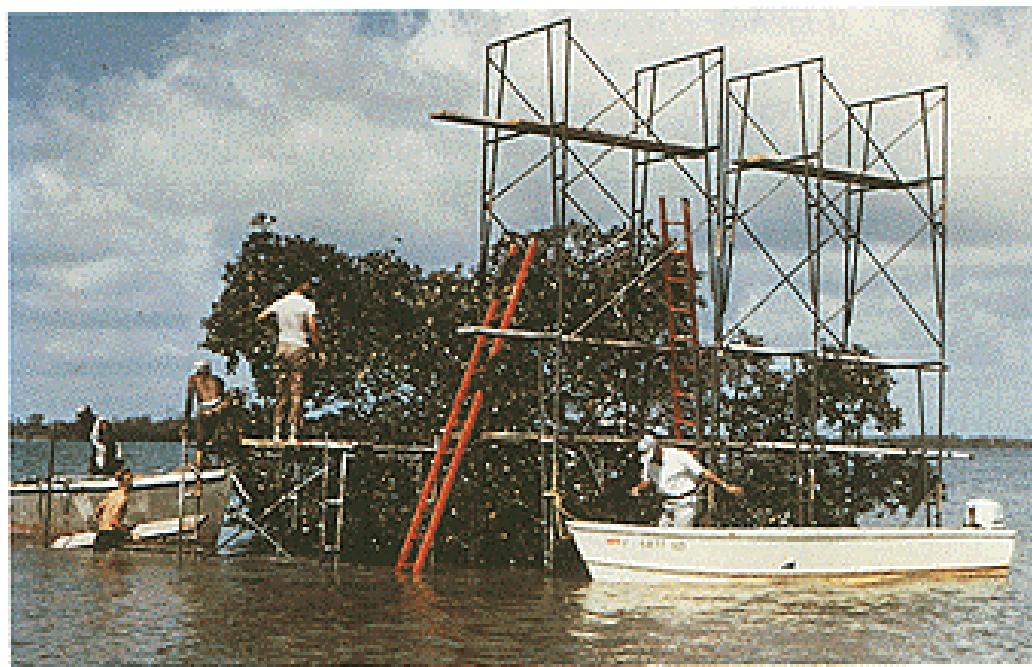
Colonization Curves

The number of species on the near island soon equaled predefaunation levels, while the number of species on the far island was still below the original level.



Otok koji je bio
najbliži kopnu
(izvoru kolonizatora)
dostigao je broj vrsta
prije defaunizacije
već nakon 140 dana,
dok najudaljeniji
otok nije ni nakon
400 dana dostigao
prijasni broj vrsta

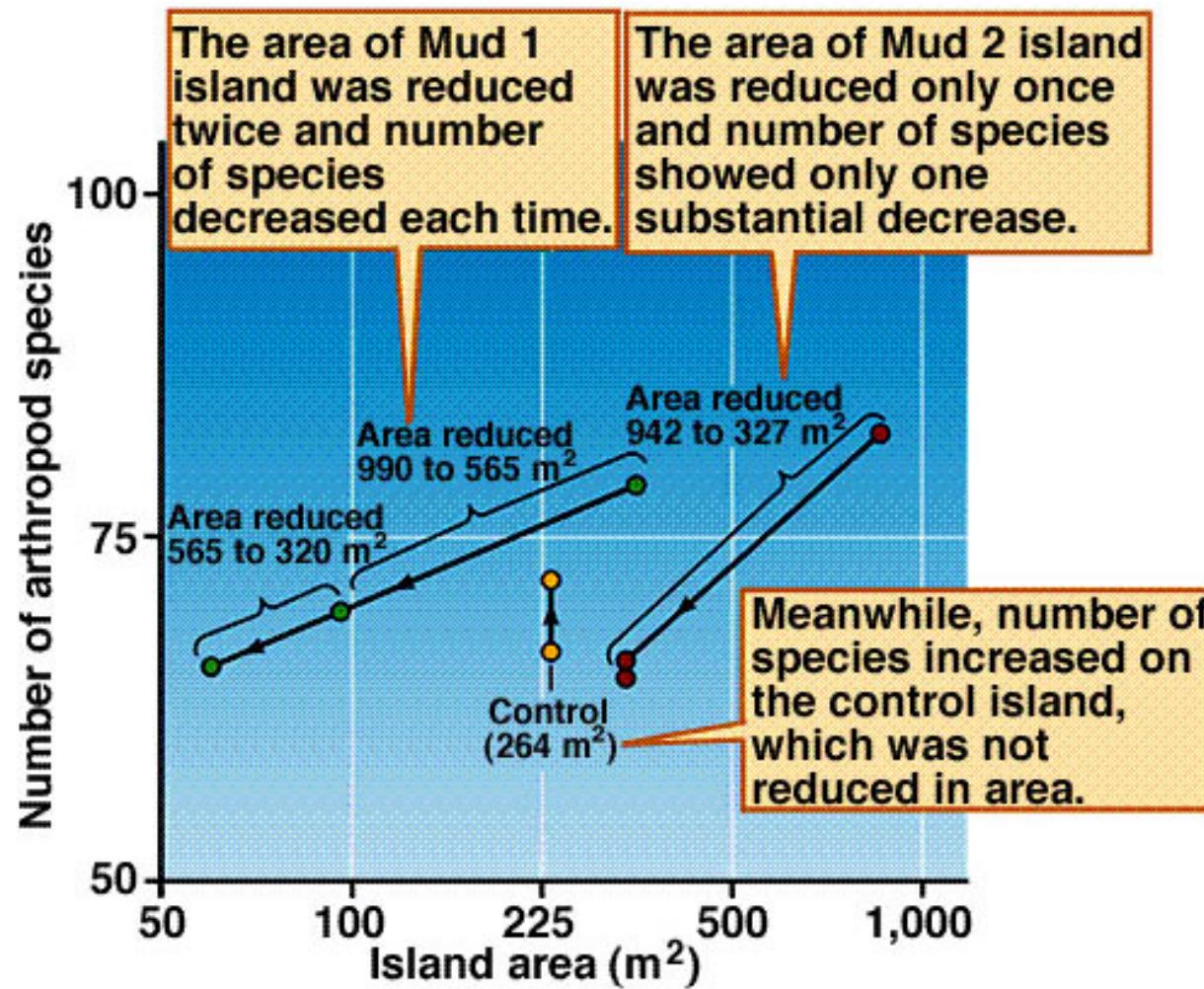
Eksperiment s otočićima u području mangrova – potvrda teorije ravnoteže otočne biogeografije



54.10 Testing the Equilibrium Species Richness Model Scaffolding is erected by scientists to enclose a small mangrove island in the Florida Keys. Methyl bromide introduced into the enclosure killed all arthropods inside it. When the enclosure was removed, arthropods quickly recolonized the island.



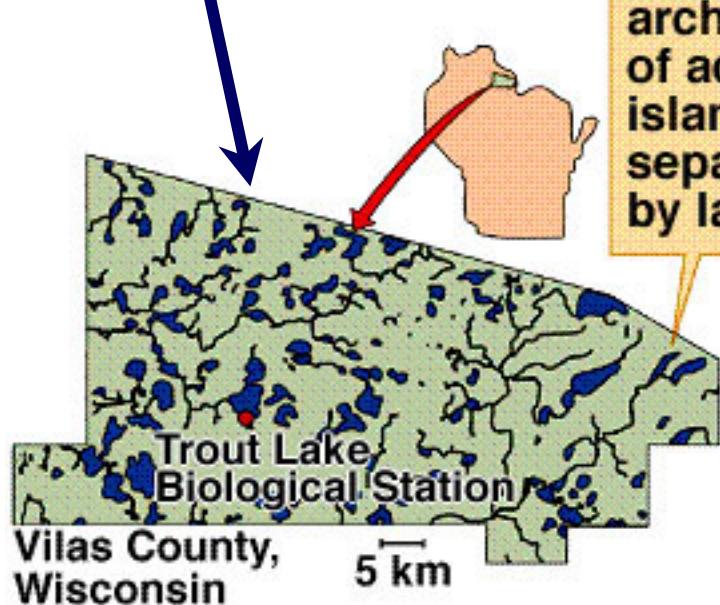
Utjecaj smanjenja veličine mangrovinih otočića na ravnotežni broj vrsta člankonožaca



Eksperiment u kojem su mangrovini otočići smanjivani (tijekom oseke bi se dio otoka odrezao i odnio) pokazao je da je svakom smanjenju veličine otoka bilo pridruženo i smanjenje broja vrsta člankonožaca

Lake Area & Fish Species

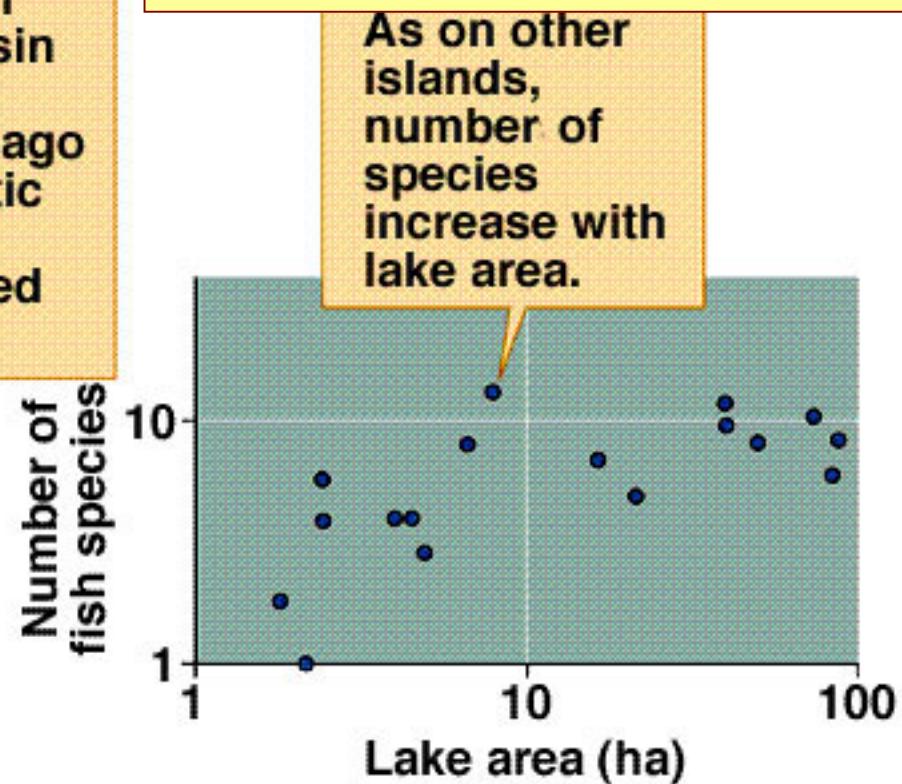
Brojna jezera u sjevernom Wisconsinu predstavljaju vodene otoke na kopnu



The lakes of northern Wisconsin form an archipelago of aquatic islands separated by land.

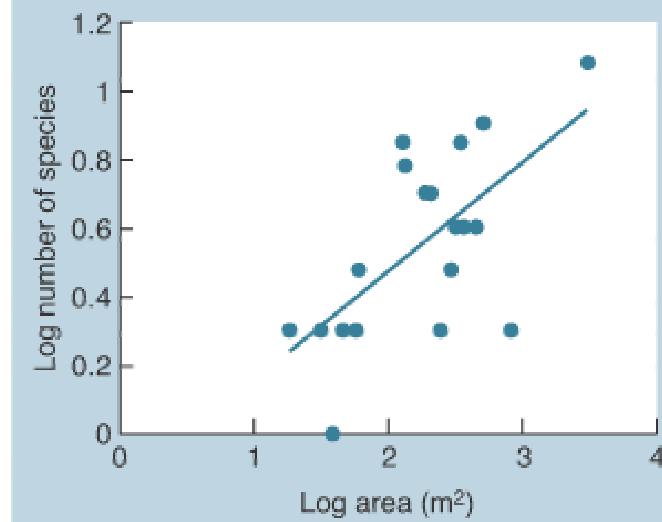
Broj ribljih vrsta u ovim jezerima proporcionalan je s veličinom jezera

As on other islands, number of species increase with lake area.

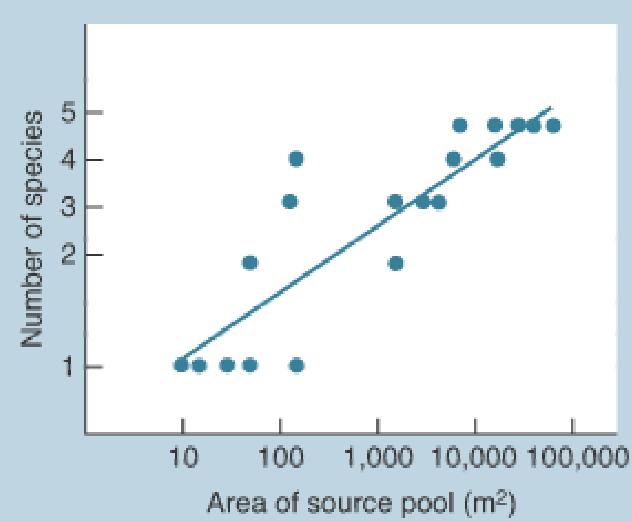


Odnos površine stanšta i broja vrsta za različite skupine organizama i različite tipove staništa

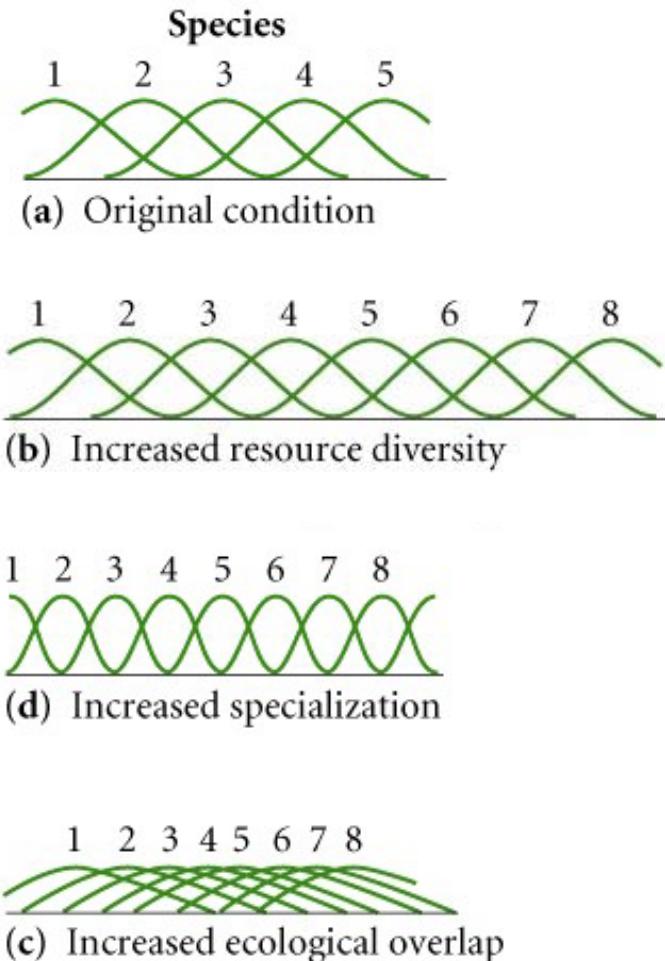
Beskralježnjaci
koje naseljavaju
nasade školjkaša
različite površine



Ribe u pustinjskim
potocima Australije



Povećana specijalizacija korištenja resursa (diverzifikacija niša)



Raznolikost vrsta u zajednici rezultat je ravnoteže između djelovanja kompeticije i dovoljne različitosti niša koje vrste zauzimaju koja osigurava da ne dođe do kompeticijskog isključenja. Koja će razina različitosti između niša biti dovoljna za koegzistenciju vrsta ovisit će o nizu faktora kao što su produktivnost i heterogenost staništa, klimatske prilike, aktivnost predatora i parazita itd.

Kompeticija i Ekološka niša

- **Ekološka niša** predstavlja zbroj svih faktora u okolišu koji utječu na rast, preživljavanje i reprodukciju vrsta. Drugim riječima, ekološka se niša sastoji od svih faktora koji su neophodni za egzistenciju jedne vrste (kada, gdje i kako ostvaruje svoje životne aktivnosti)
- Ekološka niša odražava potrebe koje vrsta ima u svom okolišu
- Ekološka niša bi se mogla definirati i kao uloga koju vrsta ima u zajednici (Elton, 1927)
- Ekološka niša bi se mogla opisati kao apstraktni **n-dimenzionalni prostor** u kojem svaka os predstavlja jedan faktor okoliša, pri čemu svaka vrsta pokriva određeni raspon duž svake osi (dimenzije) niše (Hutchinson, 1957)

Koja je veza između kompeticije i ekološke niše

Princip kompeticijskog isključenja:

Kada dvije vrste koegzistiraju to znači da moraju na neki način zauzimati različite ekološke niše

Hutchinson (1957) je razlikovao:

Fundamentalnu nišu – raspon uvjeta u kojem određena vrsta potencijalno može preživljavati

Realiziranu nišu – raspon uvjeta koji određena vrsta stvarno i koristi

Koja je veza između kompeticije i ekološke niše

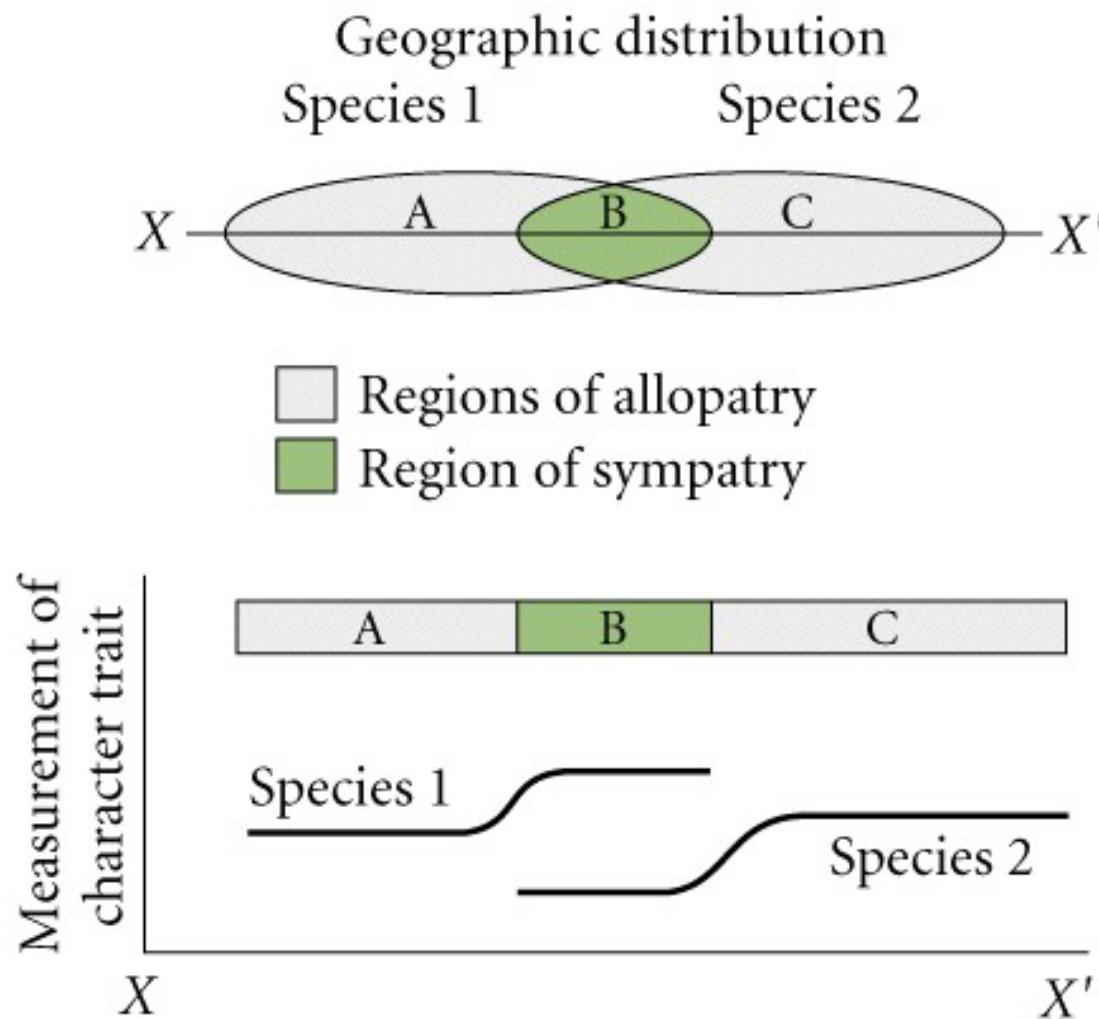
- Postoje dijelovi fundamentalne niše u kojima, kao posljedica interspecijske kompeticije, vrsta ne može duže opstati niti se uspješno razmnožavati
- Eliminacija jednog kompetitora od strane drugoga će se dogoditi onda kada realizirana niša superiornog kompetitora u potpunosti ispunjava one dijelove fundamentalne niše inferiornog kompetitora koje stanište pruža. To je bit **Principa kompeticijskog isključenja**
- Ukoliko dvije kompetitorske vrste koegzistiraju u stabilnom okolišu , to znači da su se njihove niše postepeno sve više razlikovale i konačno dostigle kritičnu razinu različitosti koja omogućava njihovu koegzistenciju. Taj se proces naziva **diferencijacija niša**

Premještanje značajki (Character displacement)

- Diferencijacija niša smanjuje efekte kompeticije i omogućava koegzistenciju vrsta
- Diferencijacija niša se događa kroz evolucijske procese koji se nazivaju premještanje značajki (engl. Character displacement)

Premještanje značajki je proces divergencije značajki kod početno sličnih vrsta čiji se rasponi preklapaju, a taj je proces rezultat selekcije uzrokovane kompeticijom između tih vrsta

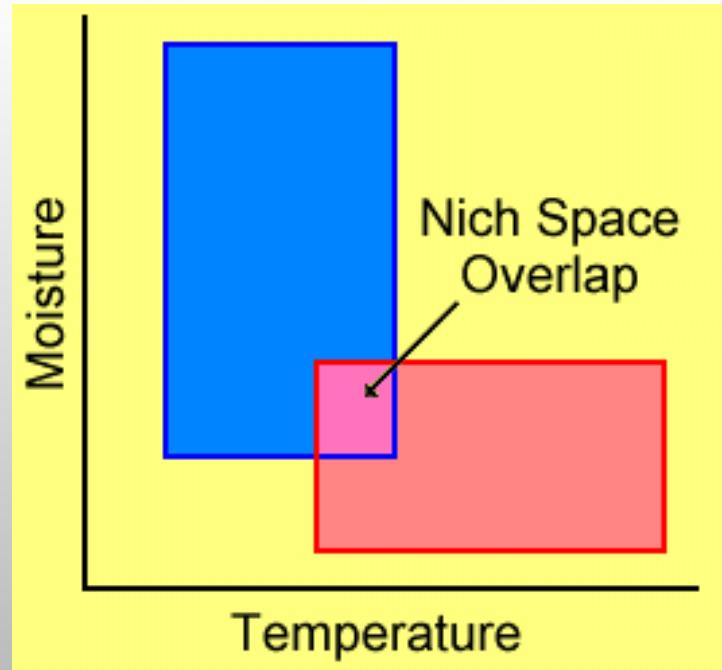
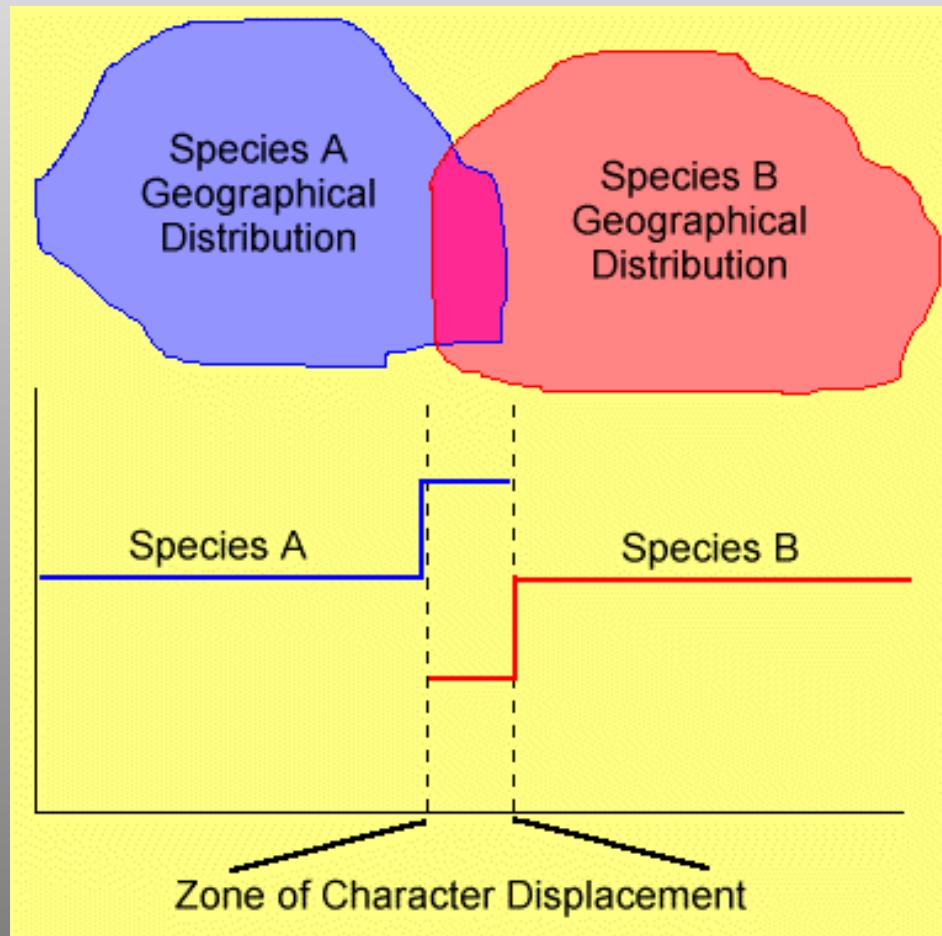
Vrste ili populacije vrsta čiji se geografski rasponi preklapaju nazivaju se **simpatičke**; dok se one kod kojih se geografski rasponi ne preklapaju nazivaju **alopatričke**



Populacije vrsta 1 i 2 su u području B simpatičke, dok su u područjima A i C alopatričke

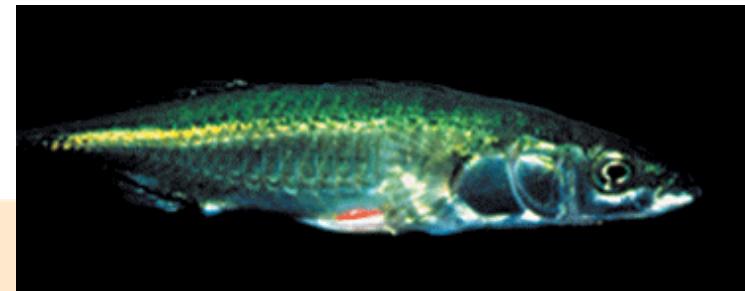
U onom dijelu okoliša u kojem se vrste preklapaju, kompeticija je jača što rezultira time da se vrste počinju više razlikovati po svojim značajkama (počinju više divergirati)

Preklapanje niša



Premještanje značajki





One species



Two species



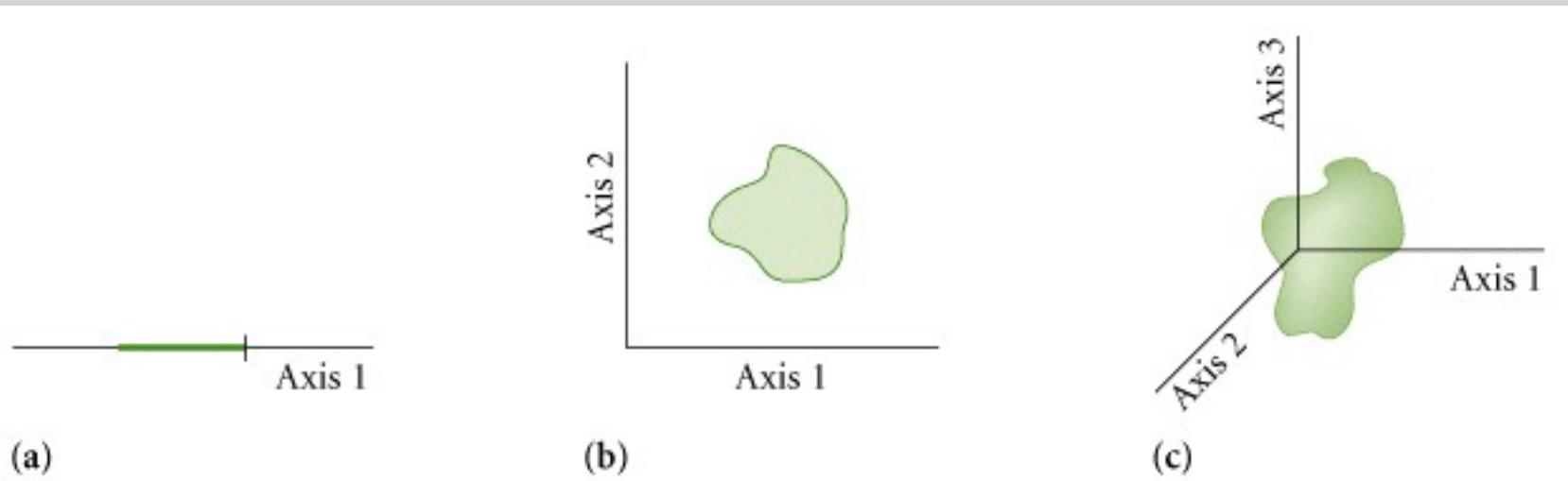
-0.5 -0.3 -0.1 0.1 0.3 0.5

Ln mean gill raker length (mm)

Premještanje
značajki

U malim jezerima Britanske Kolumbije žive dvije vrste koljuške (*Gasterosteus*), od kojih u nekim jezerima živi samo jedna od vrsta dok se u nekim jezerima javljaju obje vrste zajedno. Kada žive zajedno, jedna se vrsta uvijek hrani planktonom u vodenom stupcu (ima duže rašljice koje služe za odvajanje profiltriranih čestica od škrga), dok se druga hrani krupnijim plijenom na dnu (ima kraće rašljice). Kada je bilo koja od vrsta sama u jezeru, tada rašljice imaju srednju dužinu

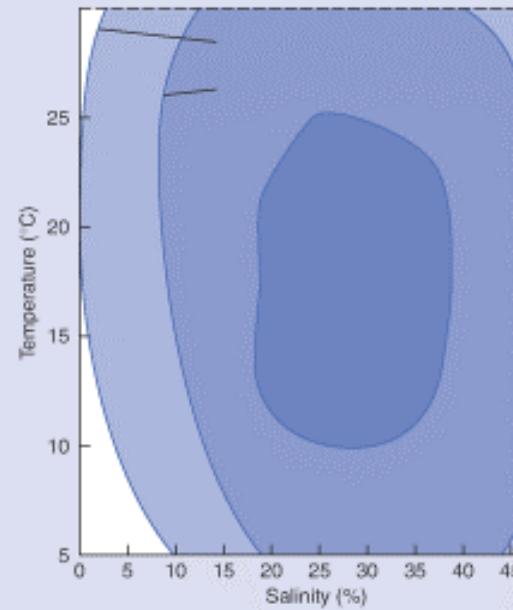
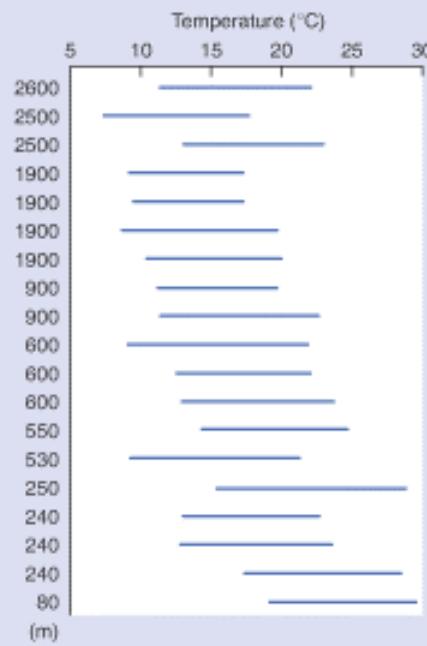
Ekološka niša bi se mogla opisati kao apstraktni n-dimenzionalni prostor u kojem svaka os predstavlja jedan faktor okoliša, pri čemu svaka vrsta pokriva određeni raspon duž svake osi (dimenzijske) niše (Hutchinson, 1957)



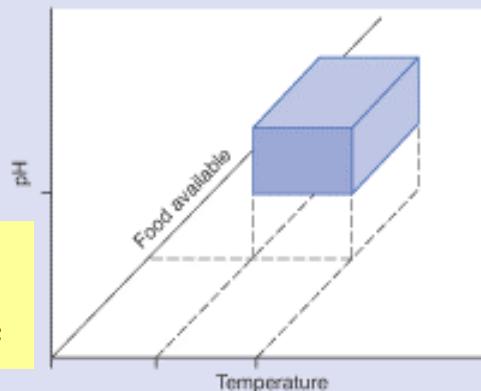
Prikaz ekološke niše s jednom, dvije i tri dimenzije. Zasjenjeno područje prikazuje prostor korištenja resursa ili tolerancije uvjeta u okolišu od strane pojedine vrste

Ekološka niša

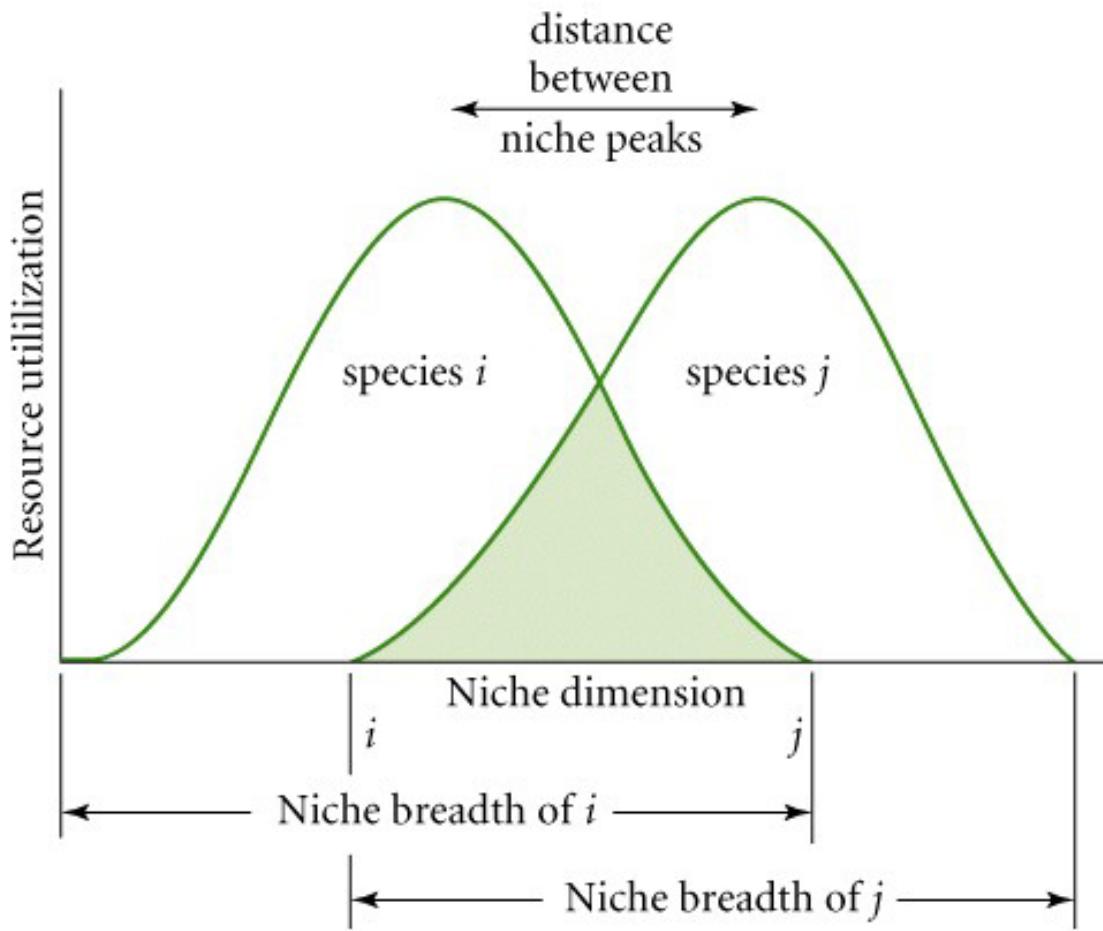
Jedna
dimenzija



Tri
dimenzije



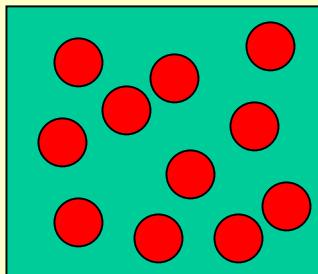
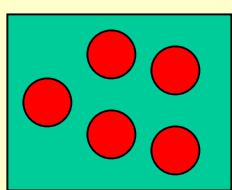
Dvije
dimenzije



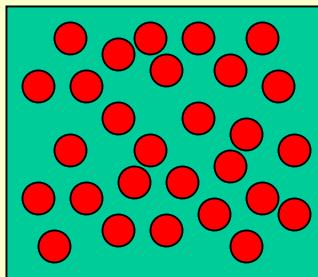
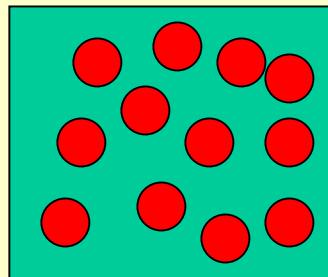
Položaj dviju vrsta *i* i *j* duž jedne dimenzije niše koja predstavlja resurs. **Širina niše** je raspon korištenja resursa pojedine vrste, dok **je preklapanje niša** (zasjenjena površina) prikazano kao proporcija resursa koja je korištena od obaju vrsta. Preklapanje niša može biti dobar pokazatelj intenziteta kompeticije između vrsta u zajednici.

Razmjer u kojem vrste mogu biti slične u njihovom korištenju resursa, a da pri tome još uvijek koegzistiraju naziva se **ograničena sličnost**. Ipak, koegzistirajuće vrste u pravilu koriste više od jedne osi niše, pa se vrste koje su previše slične da bi koegzistirale s obzirom na jednu os u pravilu značajno razlikuju u korištenju drugih resursa (drugih osi niše). Takva se situacija naziva **komplementarnost niša**.

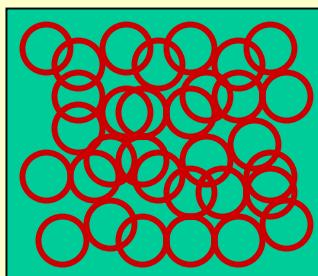
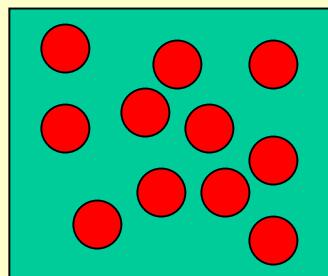
PORAST RAZNOLIKOSTI →



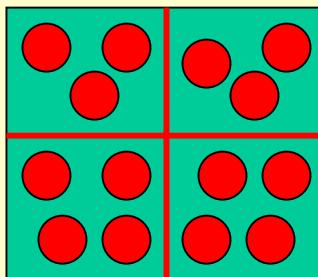
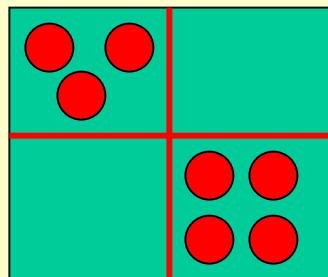
Više vrsta zbog većeg raspona (raznolikosti) resursa



Više vrsta zbog veće specijalizacije

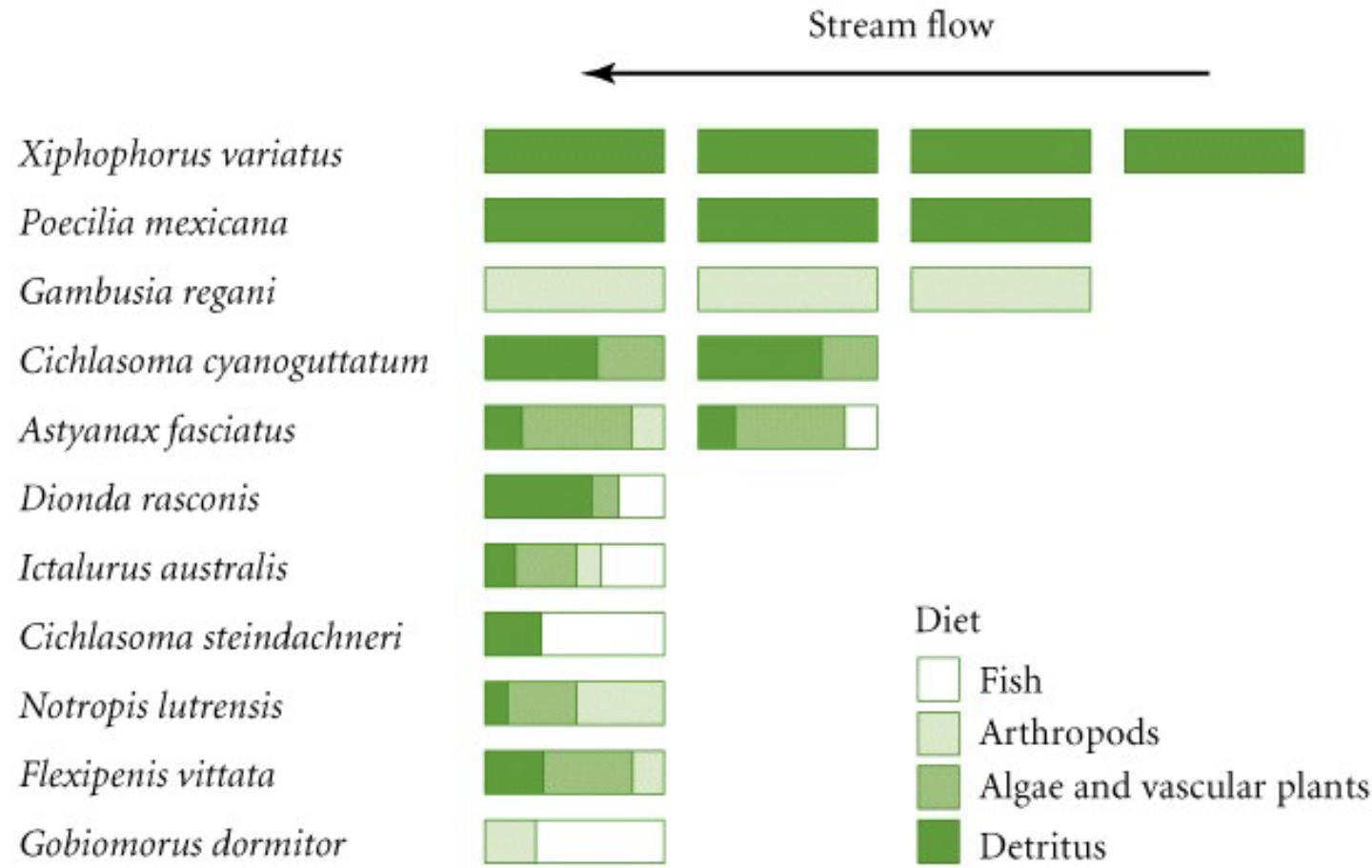


Više vrsta zbog većeg preklapanja niša (gušće pakovanje vrsta)



Više vrsta zbog boljeg iskorištenja raspona resursa (zajednica je zasićenija vrstama)

M. Šolić: Ekologija mora



Rijeka Tamesi (Meksiko): Broj vrsta povećava se nizvodno vjerojatno kao posljedica veće širine rijeke, koja pruža veće ekološke mogućnosti u pogledu prehrane i tipova staništa. Pored toga fizički uvjeti u okolišu nizvodno postaju sve stabilniji

NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI



UTJECAJ POREMEĆAJA I PREDACIJE NA RAZNOLIKOST

Svaka sila koja ometa proces kompeticijskog isključenja može spriječiti nestanak vrsta i povećati raznolikost vrsta u zajednici. Poremećaj podrazumijeva ometanje tijeka procesa ili sukob s postojećim utvrđenim stanjem. U ekologiji zajednica, temeljni proces je interspecifička kompeticija, a postojeće stanje je struktura zajednice. Prema tome, poremećaj je svaki pojedinačni događaj u vremenu koji uklanja organizme ili na neki drugi način remeti zajednicu utječući na raspoloživost resursa ili mijenjajući fizički okoliš. Općenite posljedice mogu biti otvaranje prostora ili oslobođanje resursa.

Prema ovoj definiciji, predacija se može promatrati kao poremećaj jednako kao bilo koji poremećaj u fizičkom okolišu

UTJECAJ PREDACIJE I POREMEĆAJA NA RAZNOLIKOST

PREDACIJA I RAZNOLIKOST

POREMEĆAJI I RAZNOLIKOST

Koegzistencija posredovana
izrabljivačem

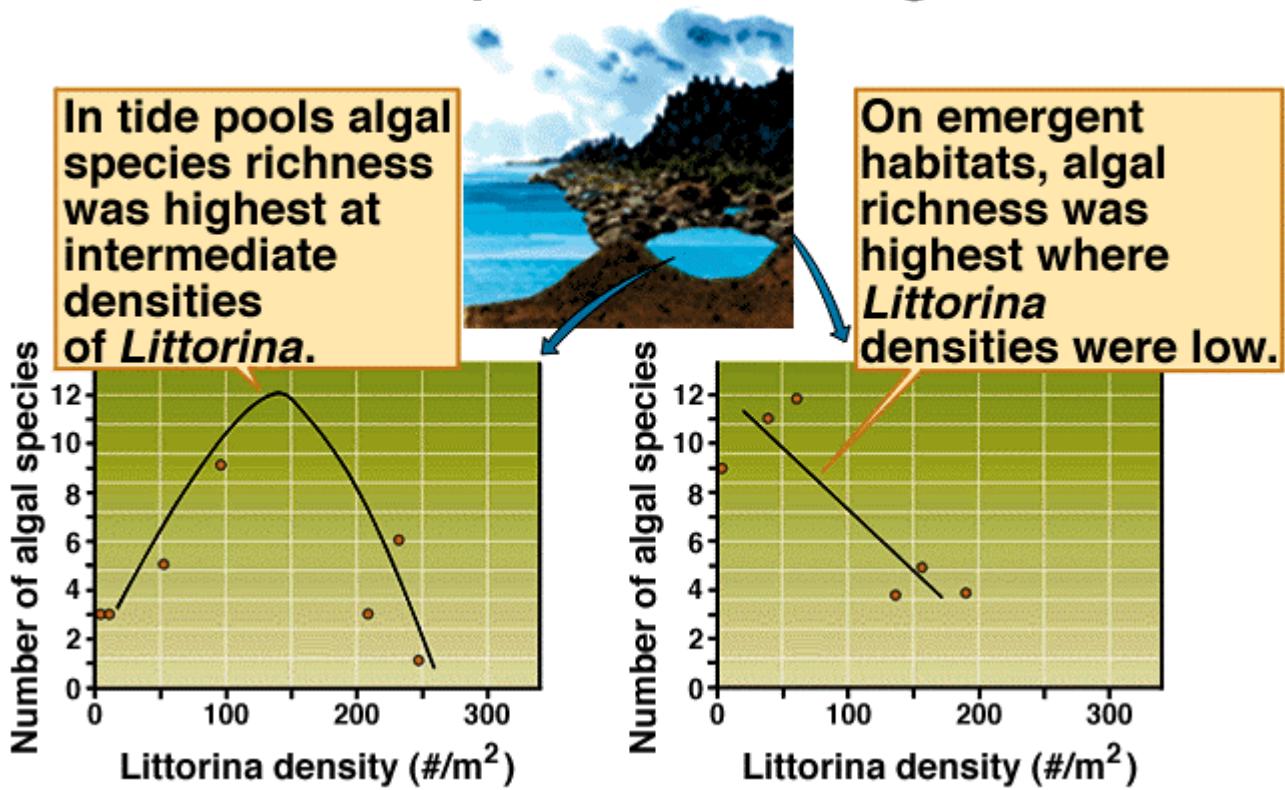
1. Teorija vremenske heterogenosti okoliša
2. Hipoteza umjerenog poremećaja
3. Hipoteza lutrije (Hipoteza slučajnog pristupa)

“Koegzistencija posredovana izrabiljivačem”

- Kada predatori reduciraju populacije svog plijena ispod nosivog kapaciteta okoliša, oni na taj način posredno reduciraju i kompeticiju između potencijalnih kompetitora i tako omogućavaju koegzistenciju većeg broja vrsta
- Štoviše, selektivna predacija superiornih kompetitora može omogućiti kompeticijski inferiornim vrstama da opstanu u zajednici
- Kada predacija djeluje na smanjenje kompeticije između vrsta i na taj način omogućava njihovu koegzistenciju, dakle povećava raznolikost vrsta u zajednici, to se naziva **“koegzistencija posredovana izrabiljivačem”**

Effect of *Littorina littorea* on algal species richness in tide pools and emergent habitats.

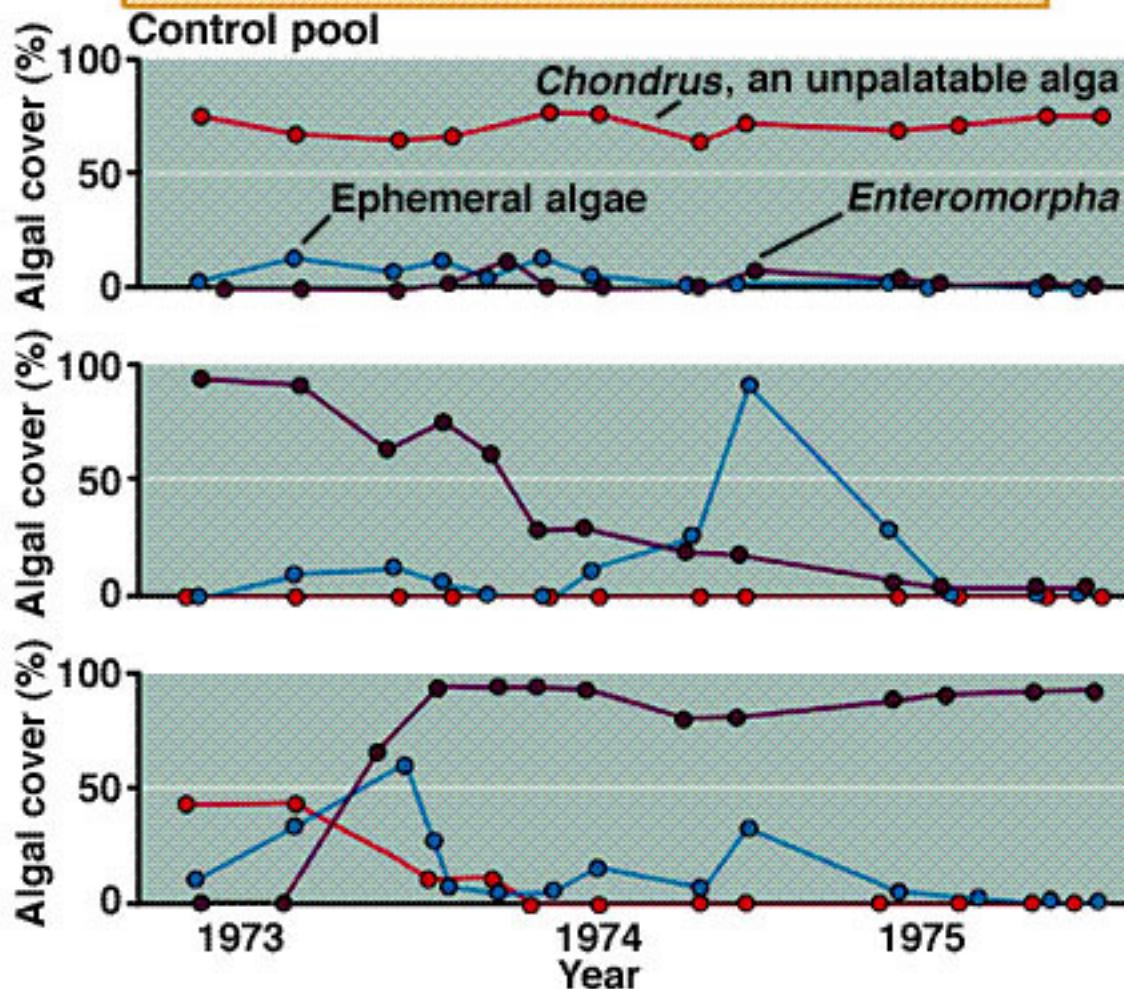
Pužić *Littorina littorea* u supralitoralnim lokvicama preferira kao hranu algu iz roda *Enteromorpha* koja je inače superiorni kompetitor. Umjereni intezitet prehrane s ovom algom osigurava koegzistenciju većem broju vrsta koje su inače inferiorni kompetitori.



Na izronjenim dijelovima supstrata *Littorina* i dalje preferira algu iz roda *Enteromorpha*, ali ona u ovim uvjetima više nije dominantna alga, već su to alge iz rodova *Fucus* i *Ascophyllum*. To je razlog što aktivnost pužića u ovim uvjetima nije povećavala, već smanjivala raznolikost vrsta alga

Snails & Algae in Tide Pools

Feeding by the intertidal snail *Littorina* affects the composition of algal communities in tide pools.



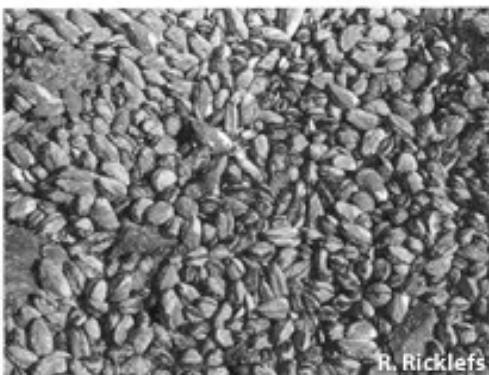
U odsutnosti pužića
abundancije
dominantnih alga su
bile manje-više
konstantne

Dodatkom pužića
gustoća alge iz roda
Enteromorpha
značajno se smanjila

Uklanjanjem pužića
iz lokvice, gustoća
alge iz roda
Enteromorpha
ponovo se povećala

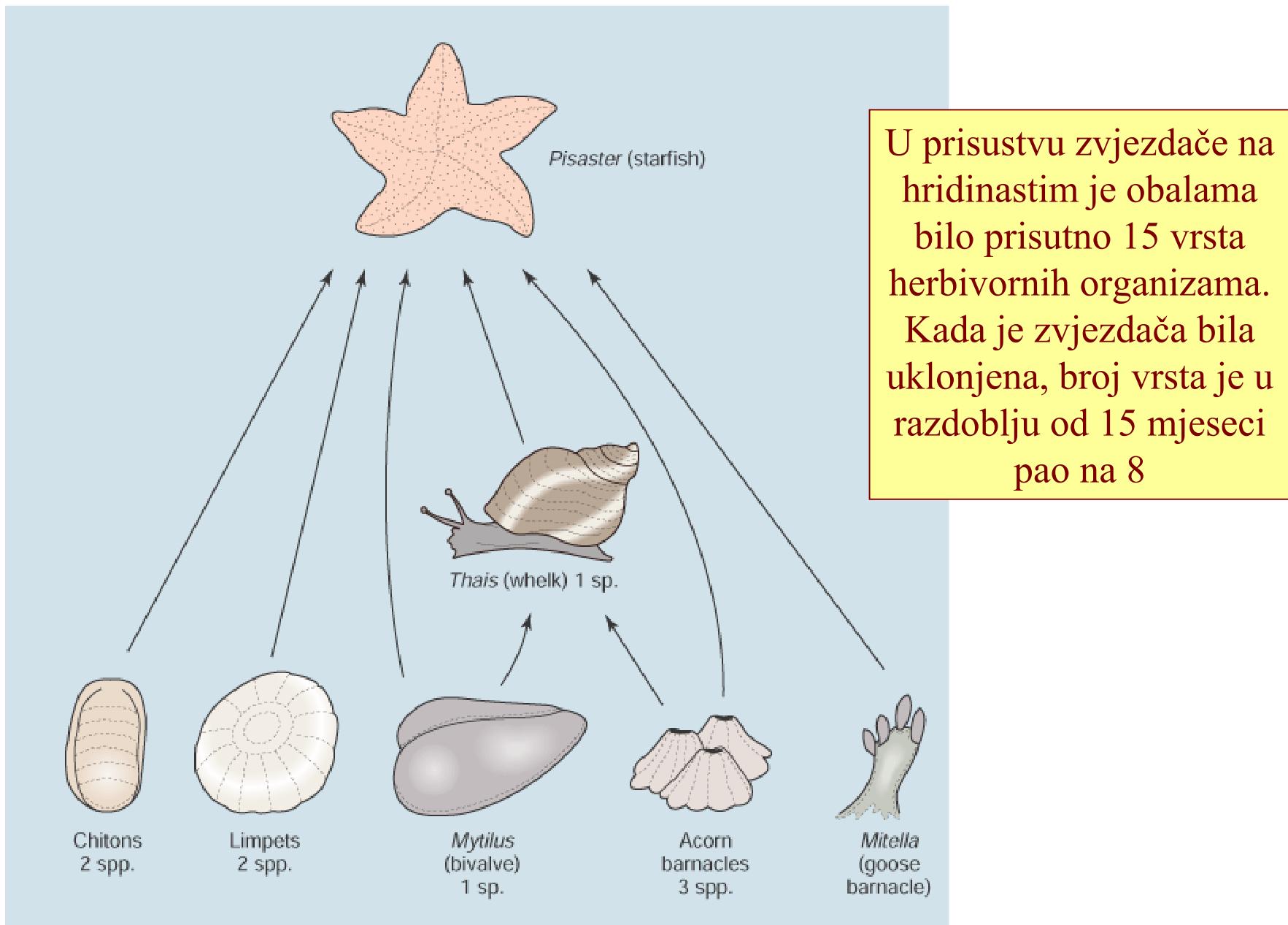
“Koegzistencija posredovana izrabljivačem”

2. UTJECAJ KARNIVORA



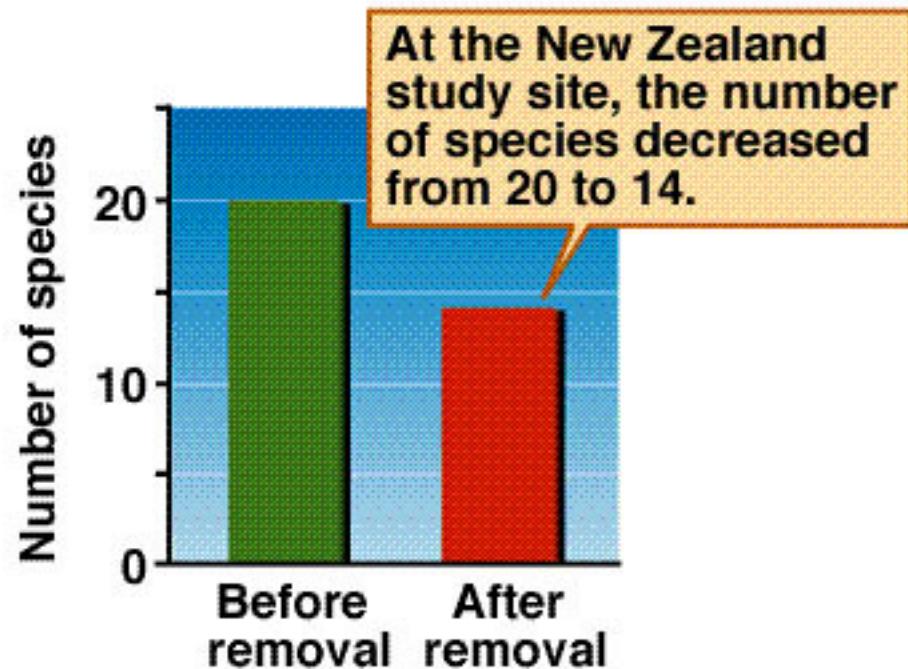
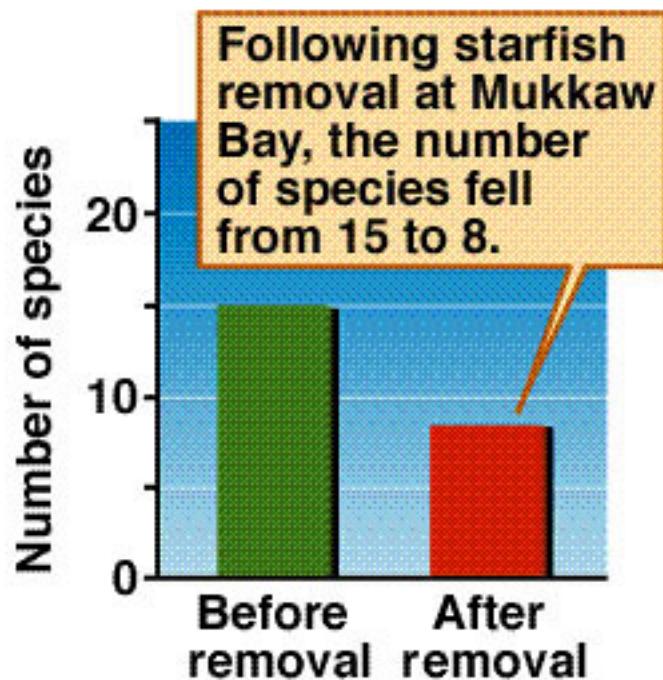
Na hridinastim obalama pacifičke Sjeverne Amerike zvjezdača *Pisaster ochraceus* je glavni predator, a dagnje su njen glavni plijen. Istovremeno, dagnje su dominantni kompetitor među različitim vrstama herbivornih organizama koji žive na tim obalama.

Paine (1966) je proveo eksperiment na obalama države Washington u kojem je pratio utjecaj predatorske zvjezdače na raznolikost vrsta herbivornih organizama. Uklanjanje zvjezdače imalo je dramatične posljedice



U sličnom eksperimentu na Novom Zelandu, gdje je top predator bila zvjezdača *Stichaster australis*, a dominantni kompetitor među herbivorima školjkaš *Perna canaliculus*, uklanjanjem zvjezdače broj vrsta herbivora je pao s 20 na 14

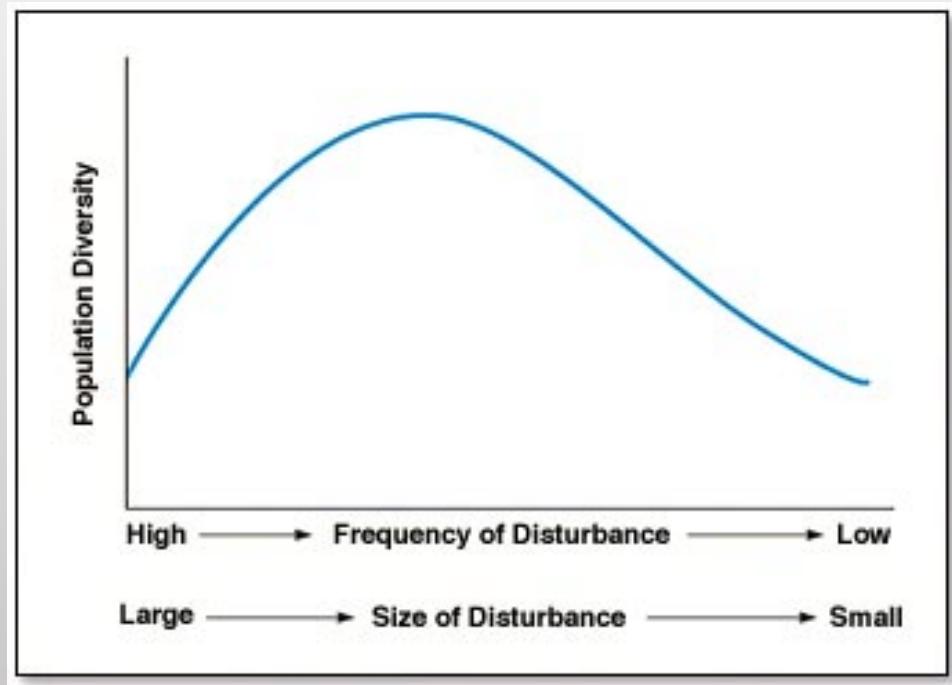
Removing a starfish acting as a top predator in intertidal food webs reduced the number of species both in Mukkaw Bay, Washington, and New Zealand.



“Teorija vremenske heterogenosti okoliša”

- Ukoliko se fizički uvjeti u okolišu kontinuirano mijenjaju, a relativni kompeticijski odnosi između vrsta nisu konstantni, tada kompeticijsko isključenje jedne vrste s drugom ne mora biti neizbjježno
- Ovu je ideju prvi iznio Hutchinson (1961) inspiriran bogatstvom fitoplanktonskih zajednica, koje su često pokazivale ekstremno bogatstvo vrsta u vrlo strukturalno jednostavnim i hranjivima siromašnim vodenim staništima. Hutchinson je ovaj fenomen nazvao “paradoks planktona”
- Uvjeti u okolišu kao što su temperatura, svjetlo, koncentracije hranjiva itd. mijenjaju se iz sata u sat iz dana u dan. Prihvatljivo je pretpostaviti da je veliko bogatstvo fitoplanktonskih vrsta rezultat opetovanih prekida u procesu kompeticijskog isključenja. Uvjeti u okolišu mijenjaju se dovoljno brzo da nijedna vrsta ne može biti dovoljno dugo superiorna da bi mogla eliminirati druge vrste. Slično se događa i u zajednicama trava na kopnu gdje uvjeti u okolišu variraju iz godine u godinu.

“Hipoteza umjerenog poremećaja”

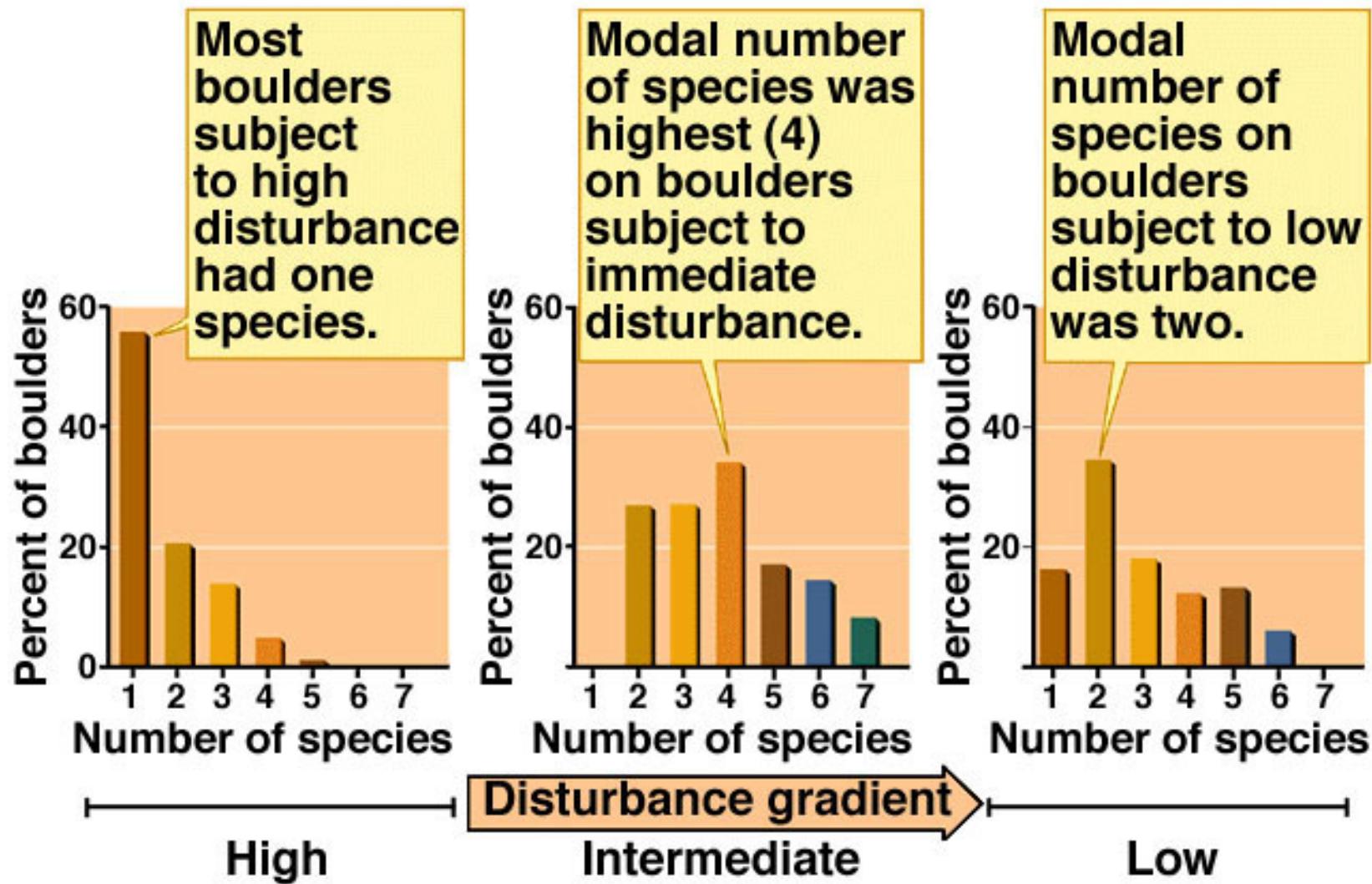


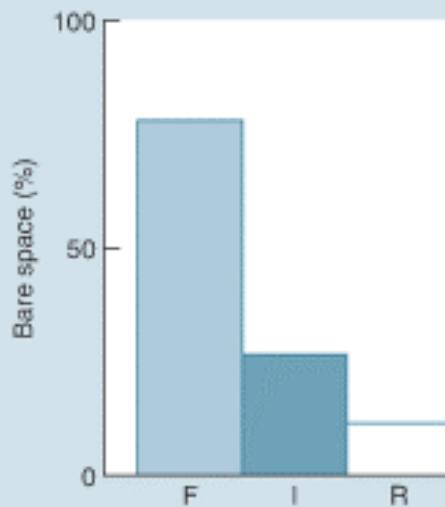
Utjecaji koje poremećaji imaju na zajednicu snažno ovise o intezitetu poremećaja, kao i o frekvenciji poremećaja (frekvenciji kojom se otvaraju pukotine ili slobodni prostori u staništu)

U tom kontekstu “hipoteza umjerenog poremećaja” sugerira da će se najveća raznolikost vrsta održavati kod srednjih (umjerenih) inteziteta i frekvencija poremećaja

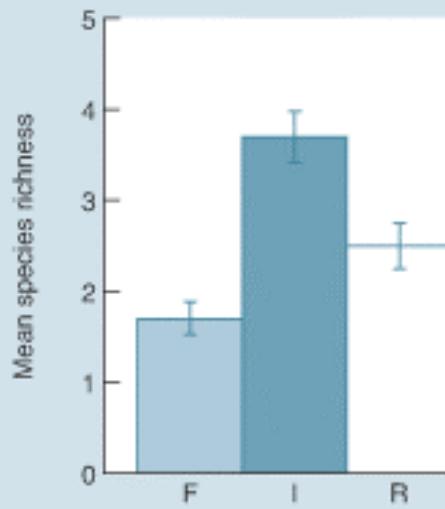
Poremećaji jakog inteziteta će sami po sebi eliminirati mnoge vrste, dok će poremećaji malog inteziteta omogućiti kompeticijsko isključenje. Isto tako, poremećaji koji se događaju s malom učestalošću će omogućiti da između dva poremećaja dominantne vrste jako povećaju svoje populacije i isključe slabije kompetitore, dok će prečesti poremećaji smanjiti broj vrsta jer mnoge vrste neće imati dovoljno vremena da se oporave od prethodnog poremećaja

Utjecaj inteziteta poremećaja (frekvencija pomicanja oblutaka i manjih stijena) na raznolikost vrsta alga i beskralježnjaka koji žive na tim stijenama



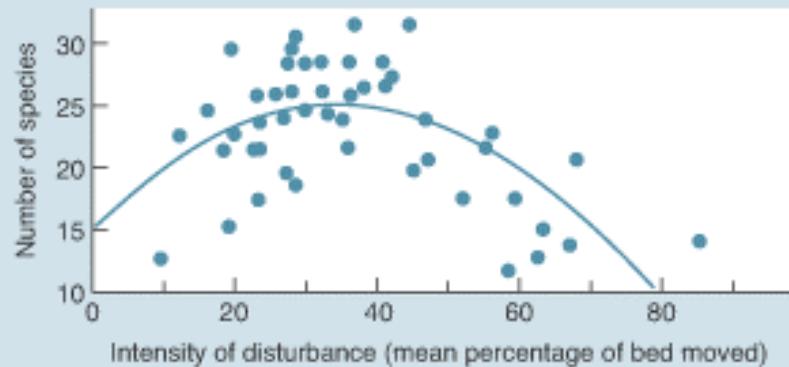


Postotak gole (nenaseljene) površine na kamenju kao funkcija inteziteta poremećaja (prevrtanja kamenja uslijed valova). Intezitet poremećaja je prikazan preko sile potrebne za prevrtanje kamenja: $F < 49 \text{ N}$; $I = 50 - 294 \text{ N}$; $R > 294 \text{ N}$)

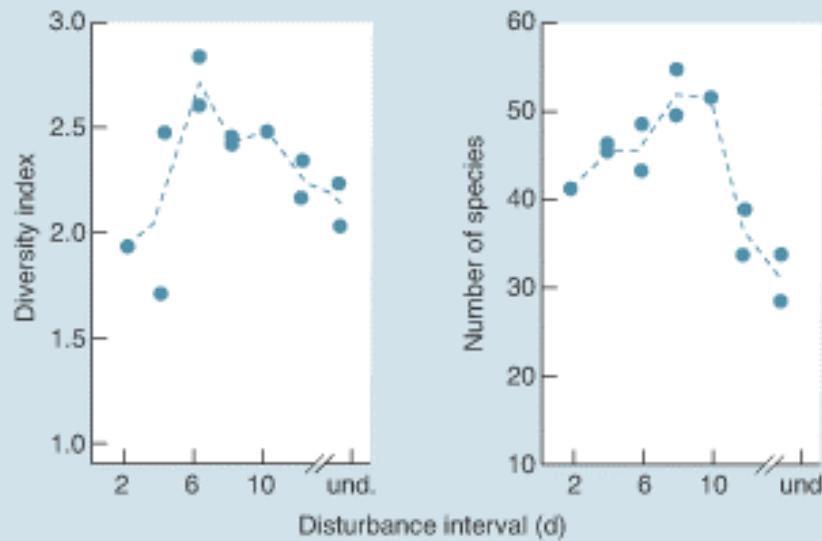


Broj vrsta alga i beskralježnjaka kao funkcija inteziteta poremećaja

Intezitet poremećaja



Frekvencija poremećaja



Poremećaji u malim rijekama i potocima obično se sastoje u pomicanju supstrata na dnu tijekom razdoblja povećanih protoka vode (nakon obilnih kiša). U ovisnosti o režimu protoka vode i tipu dna neke su zajednice izložene većim i češćim poremećajima od drugih

Analiza ovih poremećaja u rijeci Taieri u Novom Zelandu pokazala je da je najveće bogatstvo vrsta beskralježnjaka bilo prisutno u staništima s umjerenim intezitetom i umjerenom frekvencijom poremećaja

“Hipoteza lutrije” ili “Hipoteza slučajnog pristupa”

Neke zajednice riba tropskih koraljnih grebena ponašaju se prema “hipotezi lutrije”



U ovoj su “lutriji” ličinke i riblja mlađ listići, a dobitni je listić ona jedinka koja prva dospije u oslobođeni prostor i osvoji ga. Sve dok sve vrste uspijevaju osvojiti poneko mjesto u nekom vremenu, one će kontinuirano plasirati svoje ličinke u plankton (dakle, imat će svoj ulog za novi krug lutrije). Jedna od prilagodbi ovih riba za ovakav tip natjecanja je vrlo često parenje (kod nekih vrsta tijekom cijele godine)

Zajednice koraljnih riba su ekstremno raznolike. Broj vrsta varira između 900 i 1500, a na površini promjera 3m se može naći više od 50 vrsta.

U zajednicama riba na koraljnim grebenima slobodni životni prostor je glavni ograničavajući faktor koji se regenerira nepredvidivo u vremenu i prostoru. Juvenilne ribe koloniziraju koraljne grebene slučajno s jednakom šansom za jedinke svih vrsta da zauzmu mjesto odraslih jedinki koje su uginule ili na neki drugi način napustile svoj teritorij na grebenu.

Ovakvim načinom slučajne kolonizacije slobodnih prostora na grebenu reducira se vjerojatnost kompeticijskog isključenja, te se na taj način omogućava veća raznolikost vrsta

UTJECAJ BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI NA STABILNOST EKOSISTEMA

Povijesni pregled ideja vezanih za odnos između složenosti i stabilnosti zajednica

“Opće uvjerenje”

Složenost doprinosi stabilnosti

(Elton; MacArthur)

Modeli zajednica

Složenost smanjuje stabilnosti

(May; Pimm)

Novi pogledi

1. Različitost odgovora vrsta
2. Funkcionalne zalihe vrsta
3. Važnost slabih interakcija

(Tilman)

1950

1960

1970

1980

1990

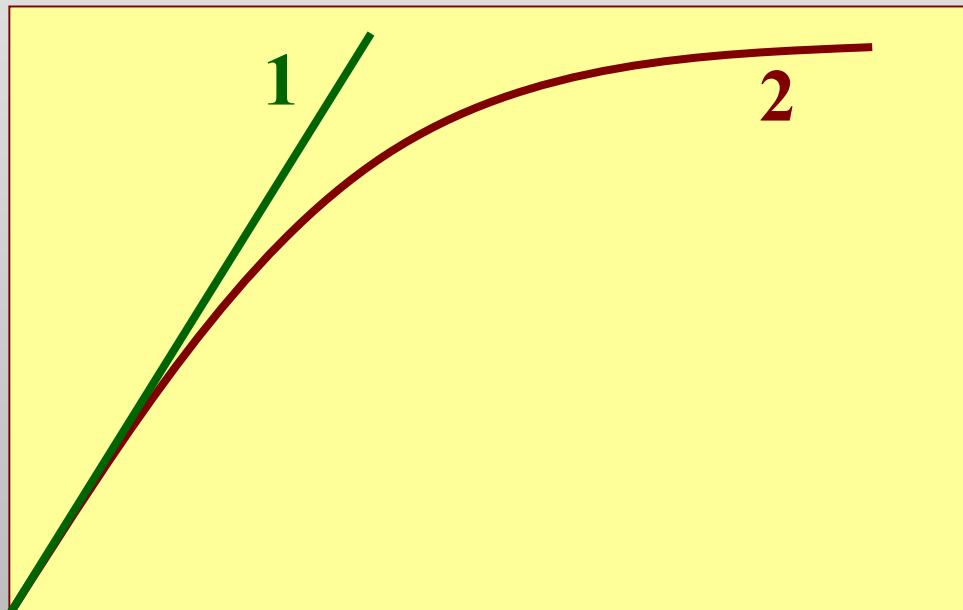
2000



Utjecaj biološke raznolikosti na funkcije ekosistema

Vitousek i Hooper (1993) su opisali nekoliko mogućih tipova odnosa između bogatstva vrsta i funkcija ekosistema

Funkcije ekosistema



Broj vrsta

“Hipoteza zakovice”
prepostavlja linerani porast
funkcija ekosistema s
porastom bogatstva vrsta

“Hipoteza preobilja” predviđa
da će kod viših razina
raznolikosti vrsta funkcije
ekosistema dostići zasićenje

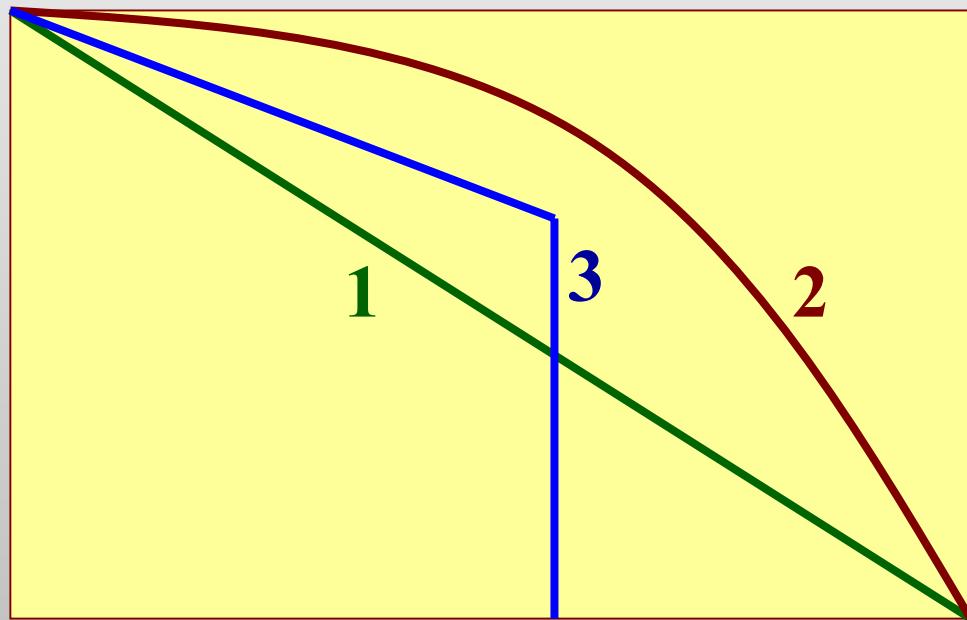
Posljedice smanjenja biološke raznolikosti

- Svojom dominantnom ulogom u ekosistemima čovjek je značajno reducirao raznolikost života u staništima širom Zemlje. Ljudi su već uzrokovali nestanak 5-20% vrsta kod mnogih skupina organizama, a trenutačna stopa nestanka vrsta je 100-1000 puta veća u odnosu na masovne nestanke koji su se događali tijekom geološke prošlosti Zemlje. Stopa kojom nestaju tropске šume, jedno od najraznolikijih staništa na Zemlji, iznosi između 0.8 i 2% godišnje. Iz toga proizlazi da će godišnje nestati oko 1% populacija u tropskim šumama što iznosi oko 16 milijuna populacija godišnje, ili jedna populacija svake dvije sekunde. Koristeći se odnosom broj vrsta-površina može se procijeniti stopa nestanka vrsta od oko 27000 godišnje, ili jedna vrsta svakih 20 minuta.
- Jedno od najvažnijih pitanja koje su ekolozi počeli postavljati u zadnje vrijeme je: "Koliko vrsta može nestati prije nego što se to odrazi na funkciranje ekosistema?" Čini se da je potreba za razumijevanjem kako gubitak vrsta utječe na stabilnost i funkciranje ekosistema dospjela kritičnu točku, kada davanje odgovora na ta pitanja postaje hitno i životno važno za samu ljudsku vrstu

Posljedice smanjenja biološke raznolikosti

Nekoliko je hipoteza kako se smanjenje biološke raznolikosti može odraziti na funkcioniranje ekosistema

Funkcije ekosistema



Smanjenje biološke raznolikosti tijekom vremena

Smanjenje biološke raznolikosti rezultira linearnim opadanjem funkcija ekosistema

Smanjenje biološke raznolikosti rezultira progresivno rastućim opadanjem funkcija ekosistema

Smanjenje biološke raznolikosti rezultira lineranim smanjenjem funkcija ekosistema do određene kritične vrijednosti nakon čega funkcije ekosistema naglo opadaju

Nestanak morskih vrsta

Ideje o neisrpnosti mora

Jean Baptiste de Lamarc i Thomas Huxley, dvojica vodećih mislilaca 18. i 19. stoljeća, su vjerovali da ljudi ne mogu uzrokovati nestanak morskih vrsta. To je mišljenje bilo odraz opće prihvaćenog vjerovanja da su mora neiscrpan izvor hrane i drugih bogatstava, te da ljudi bez obzira koliko ih iskorištavali mogu uzeti tek mali dio. Takvo je mišljenje bilo temelj za prekomjerni ribolov koji se događao desetljećima.

Faktori koji povećavaju rizik nestanka

- **Ograničena geografska distribucija**
 - Nasuprot vjerovanju o širokoj rasprostranjenosti morskih vrsta, mnoge od njih imaju vrlo ograničen geografski raspon
- **Ograničeni izbor staništa**
 - Mnoge vrste morskih organizama vezane su za vrlo ograničene tipove staništa. To osobito vrijedi za bentoske organizme koji čine najveći dio biološke raznolikosti u moru (oko 75%)
- **Mali fekunditet**
 - Mnoga su istraživanja opovrgnula Lamarckovu hipotezu po kojoj se morski organizmi odlikuju izuzetno velikim fekunditetom. Otkrivene su brojne vrste koje proizvode vrlo mali broj potomaka po jednoj reproduktivnoj epizodi

M. Šolić: Ekologija mora

Pregled značajki koje ukazuju na ranjivost morskih vrsta u pogledu njihovog istrebljenja i nestanka (Prema: Roberts i Hawkins, 1999)

ZNAČAJKA	VELIKA RANJIVOST	MALA RANJIVOST
Parametri rasta: Dužina života Brzina rasta Stopa prirodnog mortaliteta Proizvodnja biomase	Dug život Spor rast Niska Mala	Kratak život Brz rast Visoka Velika
Reprodukcijski potencijal: Reprodukcijski potencijal Učestalost reprodukcije Dob ili veličina kod spolne zrelosti Spolni dimorfizam Promjena spola Mriješćenje Alleeov efekt* kod reprodukcije	Mali Jednom u životu Stari ili veliki Jasno izražen Prisutna U skupinama i na predvidivim lokacijama Jak	Velik Više puta u životu Mladi ili mali Nije prisutan Nije prisutna Nije u skupinama Slab

*Smanjenje gustoće populacije ima značajan utjecaj na reprodukciju

M. Šolić: Ekologija mora

ZNAČAJKA	VELIKA RANJIVOST	MALA RANJIVOST
Kapacitet obnavljanja: Regeneracija od fragmenata Rasprostranjenje Sposobnost kompeticije Sposobnost kolonizacije Pokretljivost odraslih Obnavljanje putem ličinki Alleeov efekt kod naseljavanja ličinki	Nije moguća Na male udaljenosti Slaba Slaba Slaba Nepravilno i/ili slabo Jak	Moguća Na velike udaljenosti Dobra Dobra Velika Česti i intezivno Slab
Raspon staništa i distribucija: Horizontalna distribucija Vertikalni raspon rasprostranjenja Geografski raspon Rascjepkanost populacije unutar staništa Specifičnost staništa Osjetljivost staništa na utjecaj čovjeka	Priobalne vode Uzak Uzak Velika Velika Velika	Otvorene vode Širok Širok Mala Mala Mala
Veličina populacija:	Mala	Velika
Stupanj trofije staništa:	Visoki	Niski

Biološke značajke vrsta vezane za njihovu reprodukciju, kapacitet obnavljanja i distribuciju, koje te vrste čine više ili manje ranjivima, često djeluju zajedno

- Alleeov efekt u kombinaciji s jakom eksploatacijom uzrokovao je nestanak golemog školjkaša (*Tridacna gigas*) na mnogim lokalitetima (Fiđi, Nova Kaledonija, Guan itd.)
- Slično se događa s vrstama trpova koji žive u plitkim vodama, a čije se eksploatiranje jako inteziviralo (postoje procjene da će za manje od 5 godina doći do lokalnih nestanaka mnogih vrsta trpova)
- Morske pse i raže (hrskavičanjače) ugrožava kombinacija velikih dimenzija tijela i niskog fekunditeta, što ih čini jako ranjivima na izlovljavanje. Jedna vrsta raže (*Raja batis*) je nestala sa nekih lokaliteta u Francuskoj još 1960-tih godina, a 1980-tih i sa nekih lokaliteta u Irskom moru. U Sjevernom moru ove vrste praktički nema
- Slično se događa i s nekim vrstama pasa kao što su *Echinorhinus brucus* i *Squatina squatina* koje su se u 18. i 19. stoljeću normalno lovile u Francuskoj, a danas ih više nema
- Alleeov efekt (utjecaj smanjenja gustoće populacija na njihov smanjeni reproduktivni nuspjeh) često vodi k progresivnom smanjenju ili fragmentaciji geografske rasprostranjenosti vrsta