

EKOLOGIJA ZAJEDNICA

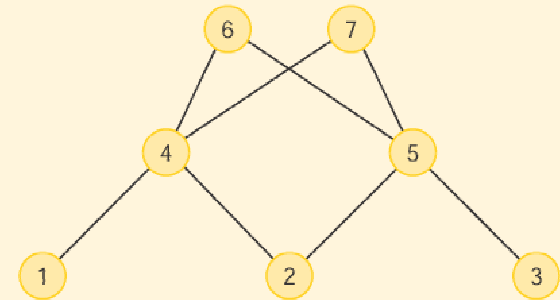
- 1. Koncept zajednice**
- 2. Struktura zajednica**
- 3. Razvitak zajednica**
- 4. Biološka raznolikost**





Struktura zajednica

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



Struktura zajednica

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

Kvalitativni i kvantitativni sastav zajednica, te raspodjela jedinki između vrsta

- **Kvalitativni sastav**

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

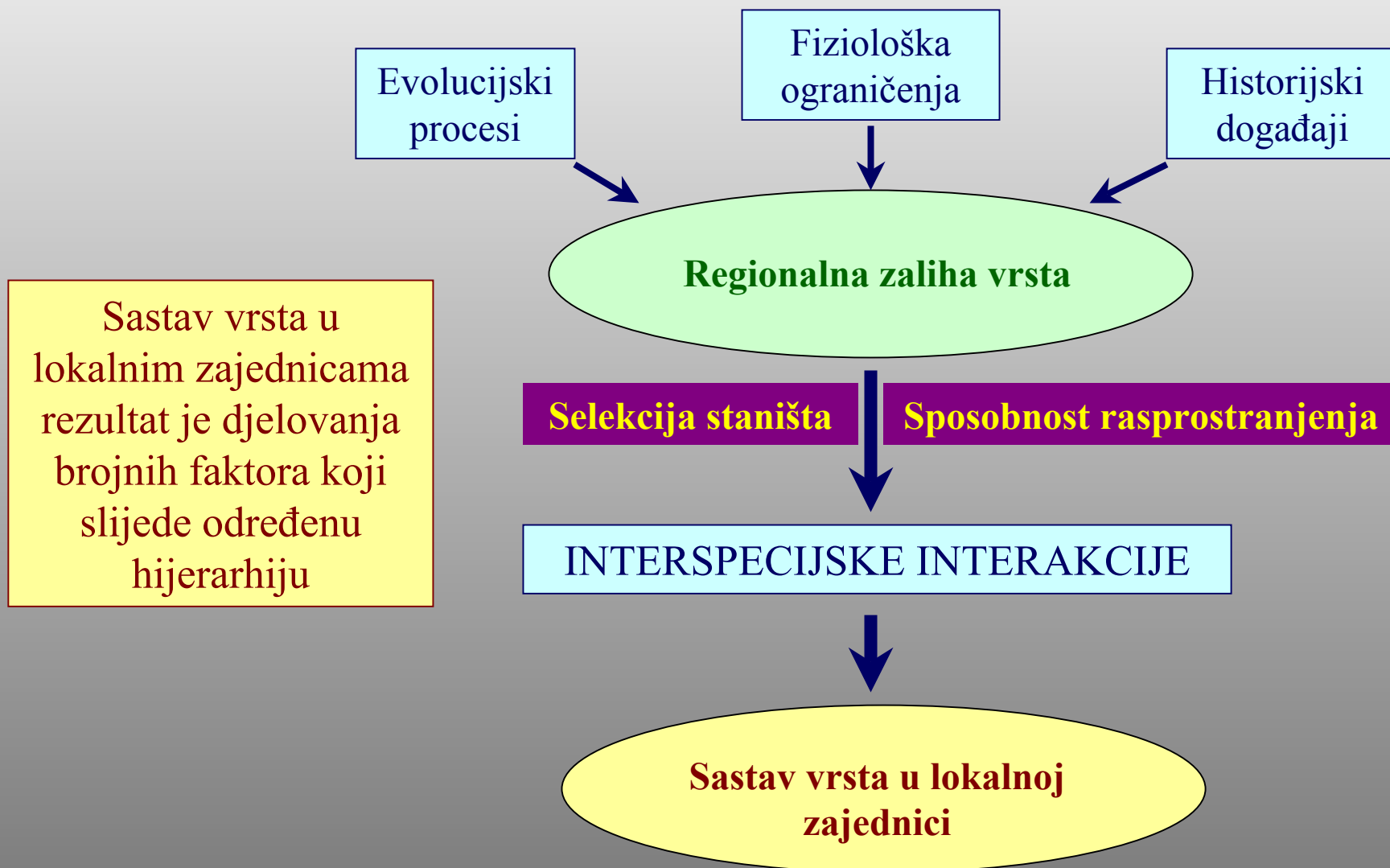
- **Kvantitativni sastav**

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

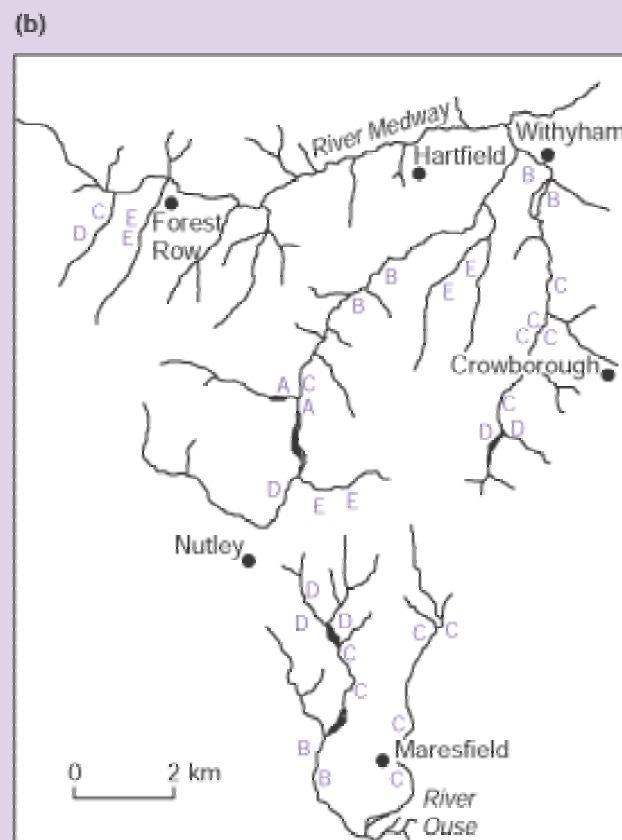
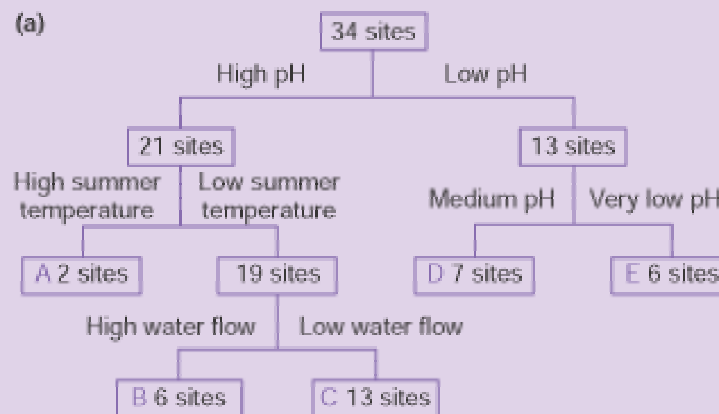
- **Abundancije vrsta**

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

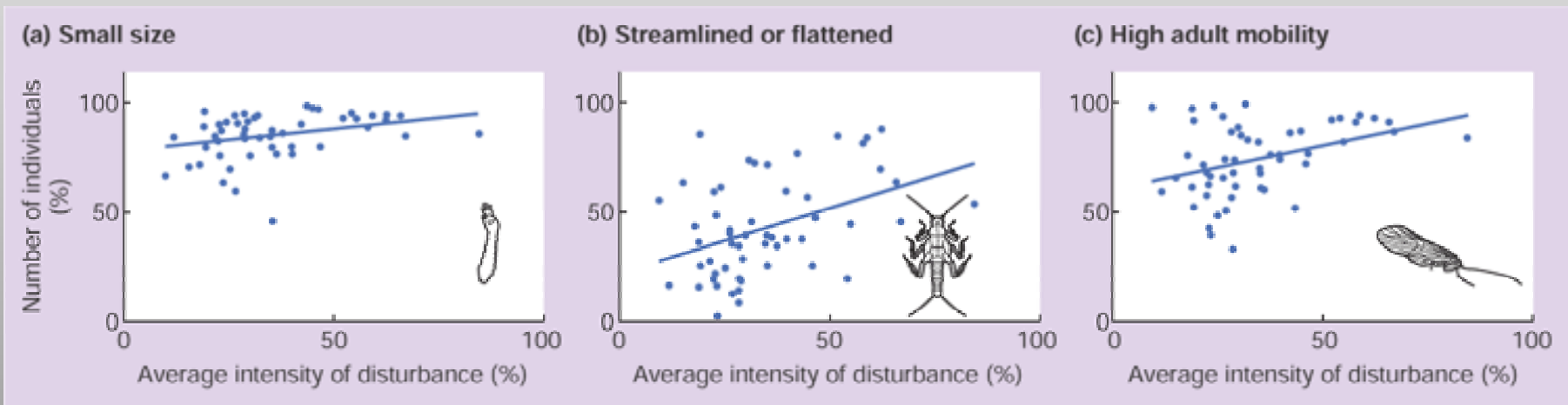
Sastav vrsta u zajednicama



Sastav zajednica
riječnih
beskralježnjaka ovisio
je o fizikalno-
kemijskim faktorima:
pH, ljetna temperatura
i protok vode. 34
riječne zajednice su
prema sličnosti u
sastavu vrsta
klasificirane u 5
skupina (A-E).

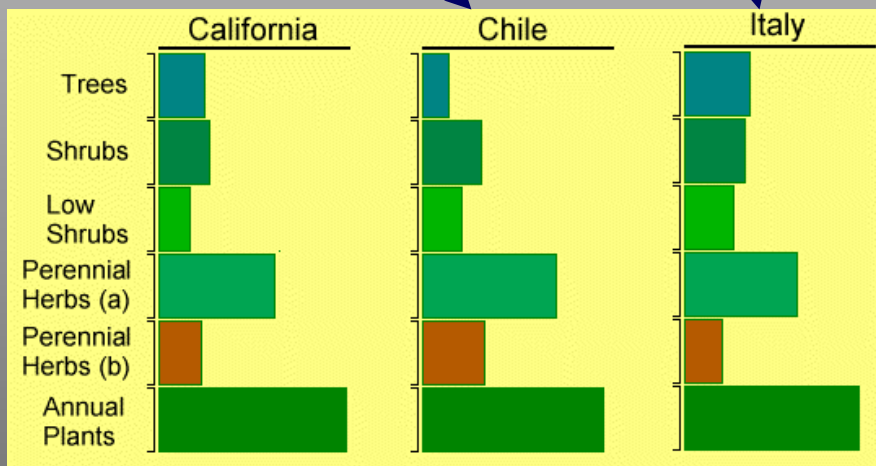


Poremećaji koji se manifestiraju kroz učestalost prevrtanja kamenja na riječnom dnu utječe na značajke vrste, pa time i na sastav vrsta u zajednicama riječnih beskralježnjaka koji žive na dnu



Zajednice koje trpe veće poremećaje sadrže veći udio vrsta kukaca čije su ličinke (a) malih dimenzija; (b) izduženog končastog tijela; te (c) kukaca koji su kao adultni oblici dobri letači

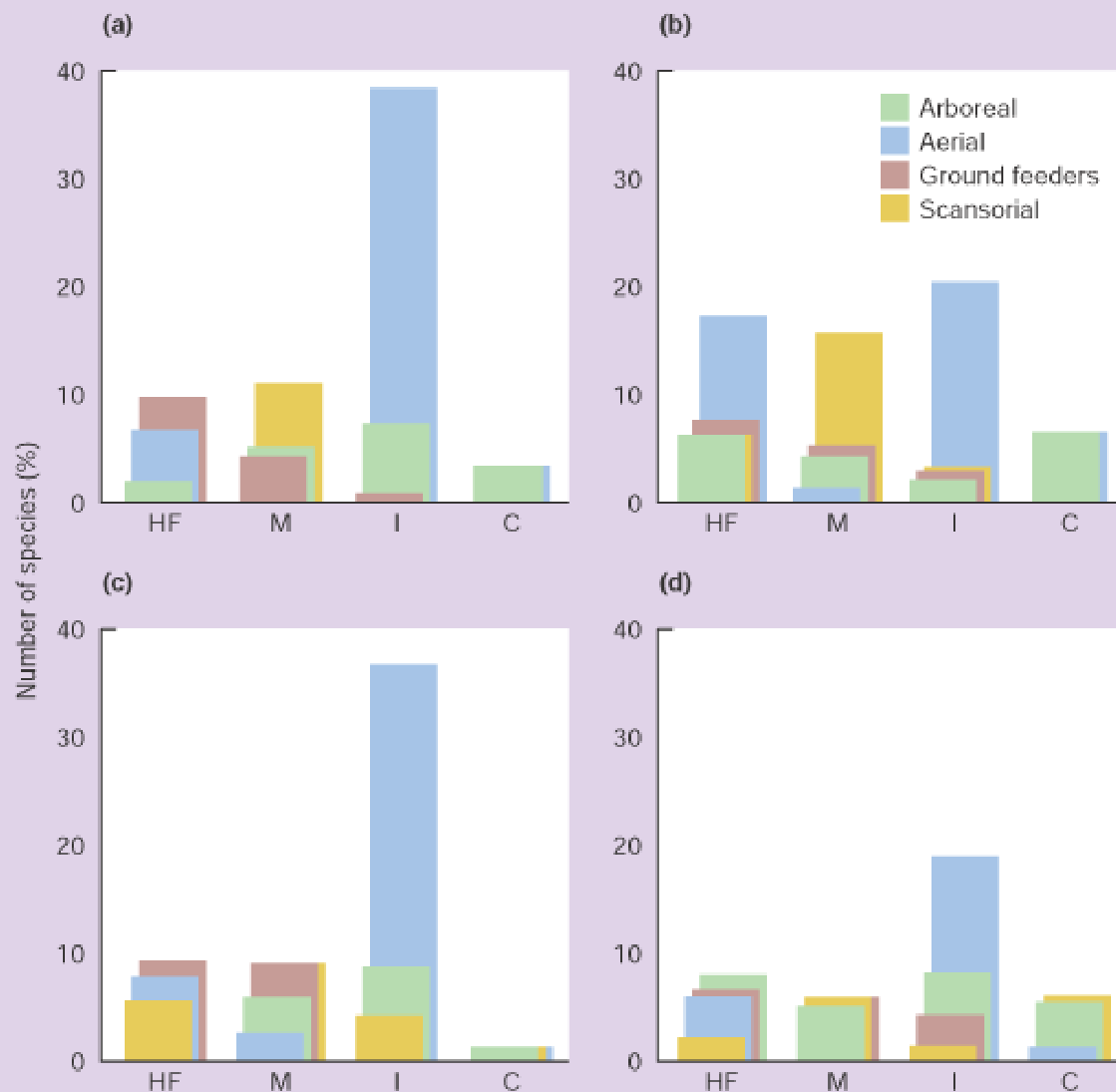
Funkcionalne skupine vrsta



Budući da je vrlo teško studirati veliki broj vrsta, ekolozi često rade s ograničenim grupama organizama, tako što na primjer fokusiraju samo biljne zajednice, zajednice sisavaca ili kukaca. Drugi opet rade s grupama funkcionalno sličnih vrsta koje se kod životinja nazivaju “**cehovi**” (engl. **guilds**) i predstavljaju vrste koje na sličan način koriste slične resurse (npr. jedan “ceh” bi mogli biti jedači sjemenki u koje spadaju brojne vrste kukaca, sisavaca i ptica). Botaničari imaju sličan pristup pa biljne vrste udružuju u skupine na temelju **forme rasta**, što je kombinacija strukture biljaka i njihove dinamike rasta

Sličnost u sastavu formi rasta u mediteranskim biljnim zajednicama

Podjela sisavaca koji obitavaju u tropskim šumama na temelju prehrane. Sisavci su podjeljeni u 4 kategorije s obzirom na tip hrane: herbivori koji se hrane lišćem i voćem (HF); omnivori (M); kukcojedne vrste (I); te mesojedi (C). Pored toga, svaka je od navedenih kategorija podjeljena na 4 podkategorije s obzirom na to gdje se životinje hrane: (1) oni koji se hrane u zraku (aerialni) gdje spadaju šišmiši i leteće vjeverice; (2) oni koji se hrane i žive na stablima (arborealni); (3) oni koji se hrane na stablima ali na njima ne žive nego su penjači; te (4) oni koji se hrane na tlu (mali zemljišni sisavci)



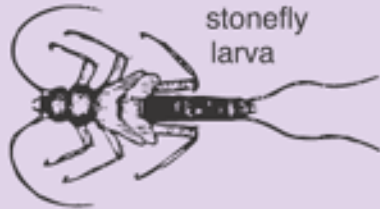
Sjekači



cranefly larva



freshwater shrimp



stonefly larva

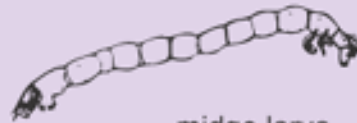
Skupljači



burrowing mayfly larva



oligochaete worm



midge larva

Strugači alga



cased caddis



mayfly larva

Filtratori



blackfly larva



net-spinning caddis fly larva and its filtering net

Karnivori



dragonfly larva



alderfly larva

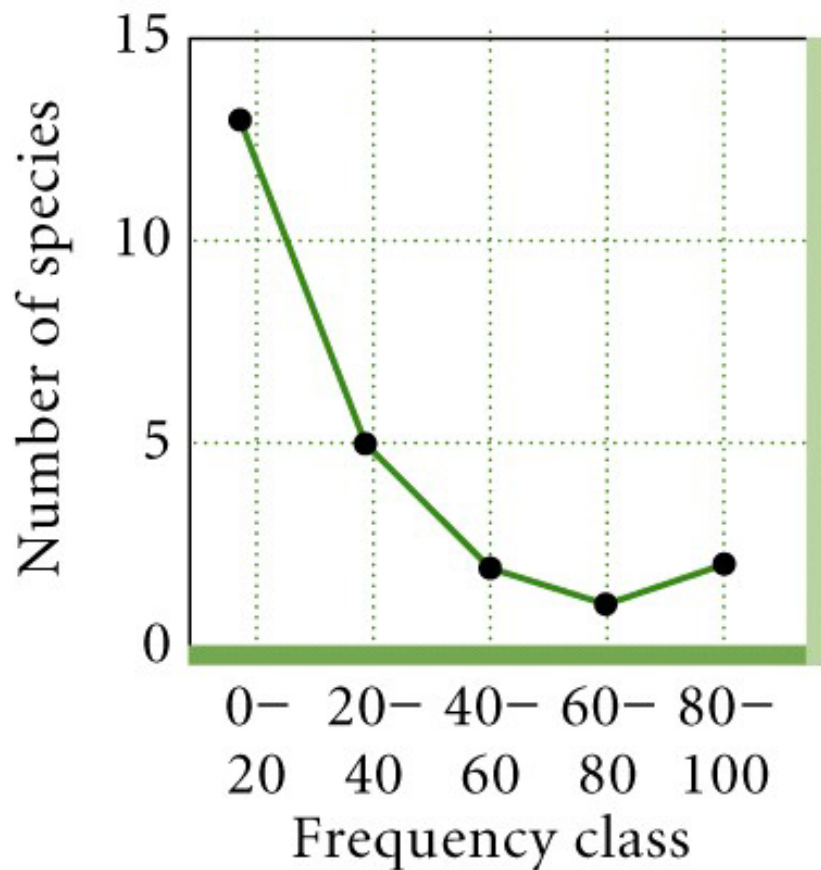


leech

Stalnost ili konstantnost

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

Relativne abundancije vrsta kao pokazatelj strukture zajednica



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

Dominantne vrste

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



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

Brojni matematički modeli opisuju raspodjelu abundancija vrsta u zajednici

Model logaritamske serije

Ovaj se model temelji na ideji da broj vrsta u svakoj abundancijskoj kategoriji slijedi logaritamsku seriju (Williams, 1964).

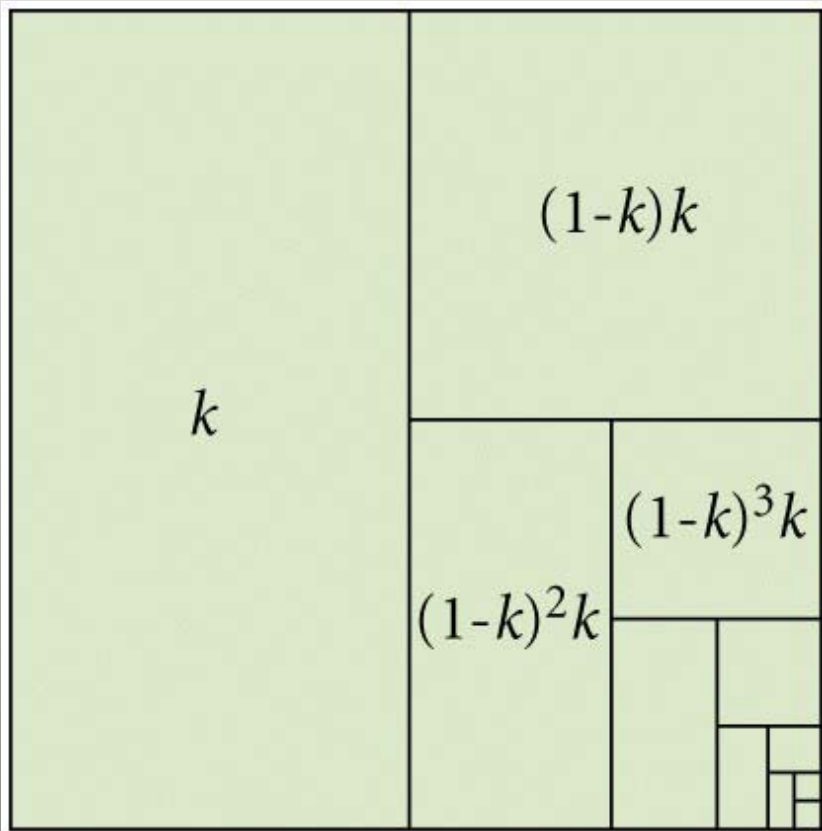
Ta se serija sastoji od izraza koji imaju sljedeći oblik:

$$ax, ax^2/2, ax^3/3, \dots, ax^i/i,$$

gdje je x broj između 0 i 1, a a je proporcionalno broju vrsta u uzorku

Svaki izraz u seriji je jednak broju vrsta koje su u uzorku prisutne s i jedinki.

Na primjer, izraz $ax^3/3$ predstavlja broj vrsta koji je zastupljen sa po tri jedinke



Model geometrijske serije

Ovaj se model temelji na konceptu zaposijedanja niše, gdje vrste zauzimaju određeno područje jedna za drugom i svaka zauzima konstantnu frakciju preostalih resursa (k) koja je određena jednačbom:

$$k (1 - k)^{i-1}$$

gdje je i redni broj vrste koja zaposijeda nišu.

Model, nadalje pretpostavlja da će abundancije vrsta biti direktno proporcionalne količini resursa, pa će abundancija prve vrste biti proporcionalna vrijednosti k , druge vrste vrijednosti $k(1-k)$ itd.

Kada frakcija k varira od vrste do vrste, distribucija abundancija se približava logaritamskoj seriji.

Izračunavanje zauzimanja resursa prema modelu
geometrijske serije

TABLE 27-1 Calculation of resource use according
to the geometric series (niche preemption) model

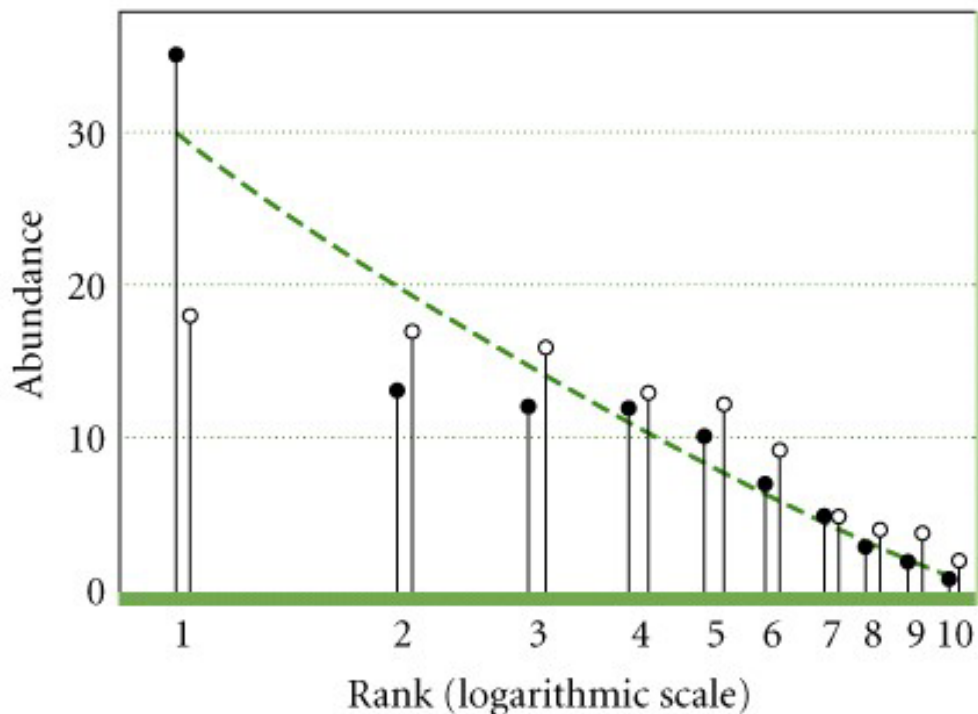
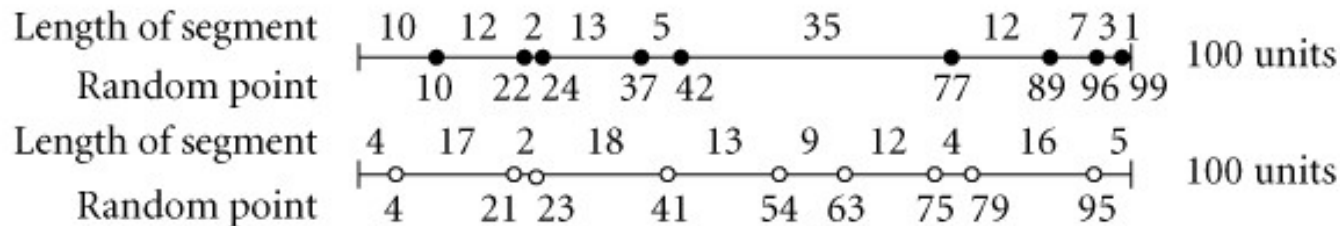
Arrival	Resources available	Amount used	Amount left
First	10	$(0.5)(10) = 5$	5
Second	5	$(0.5)(5) = 2.5$	2.5
Third	2.5	$(0.5)(2.5) = 1.25$	1.25
Fourth	1.25	$(0.5)(1.25) = 0.625$	0.625

Model slučajne podjele niše ili Model “slomljenog štapa”

- Robert MacArthur (1957) je predložio model po kojem je raspodjela abundancije vrsta u zajednici određene procesom koji podsjeća na slučajnu raspodjelu resursa koji su distribuirani duž kontinuuma resursnih tipova. Taj se model naziva **model slučajne podjele niša** ili **model “slomljenog štapa”**.

M. Šolić: Osnove ekologije

MacArthur je svoj model predložio na način da je zamislio da su resursi jednoliko raspoređeni duž jednog štapa. Da bi se dobile relativne abundancije N vrsta u zajednici, štap treba po principu slučajnosti obilježiti na $N-1$ mjesta i zatim ga na označenim mjestima prelomiti. Svaki djelić štapa koji je nastao njegovim prelamanjem predstavlja jednu vrstu u zajednici, a dužina tog segmenta štapa predstavlja njenu abundanciju



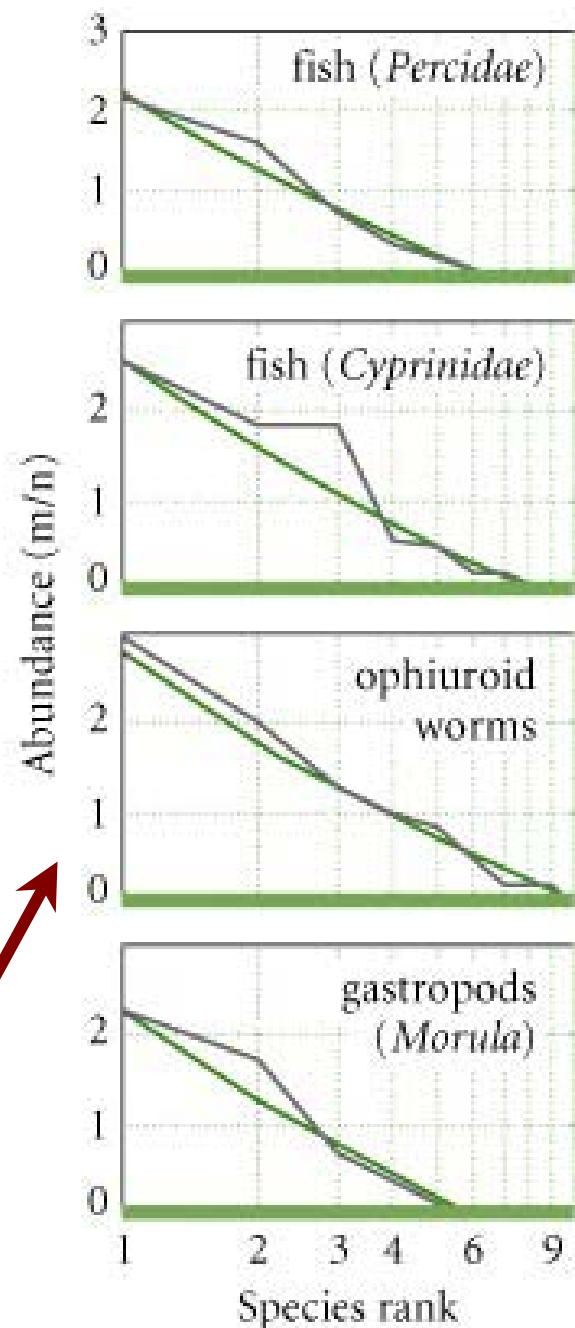
Kada se segmenti štapa poredaju duž logaritamske skale u opadajućem redosljedu s obzirom na njihovu dužinu, tada očekivane raspodjela dužina segmenata (tj. očekivana raspodjela abundancija vrsta) opada približno linearno

Primjer kako se korištenjem modela slučajne podjele niše mogu generirati krivulje raspodjele abundancija vrsta u zajednici.

Abundancija vrsta je prikazana kao omjer između broja jedinki te vrste (m) i ukupnog broja vrsta (n), dok su vrste na osi x poredane u opadajućem redosljedu s obzirom na abundanciju. Pored toga os x je data u logaritamskoj skali.

Zelene crte su prognoze prema modelu “slomljenog štapa”

Raspodjele abundancija kod različitih populacija mogu dobro opisati modelom “slomljenog štapa”

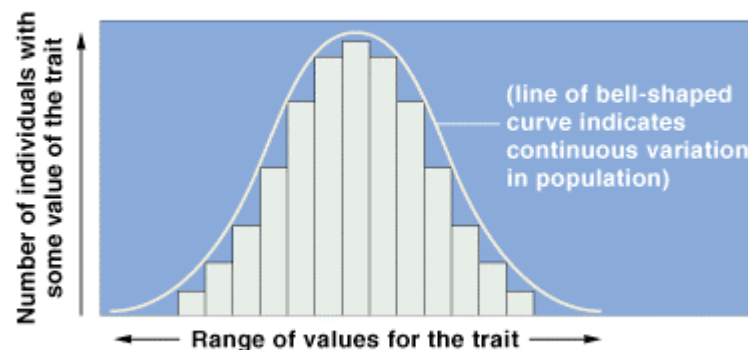


Log-normalna distribucija abundancija (Preston, 1948)

- Modeli geometrijske serije i slučajnog korištenja niše predstavljaju vrlo jednostavne procese podjele resursa između relativno malog broja vrsta
- Prema ovim modelima nove vrste koje dolaze u stanište zauzimaju bilo zadanu količinu (k u geometrijskoj seriji), bilo slučajnu količinu (model “slomljenog štapa”) raspoloživih resursa, a abundancije vrsta su proporcionalne količini resursa koju je svaka vrsta zauzela
- Budući da su abundancije vrsta odraz ravnoteže velikog broja faktora i procesa, zbog čega varijacije svakog od tih faktora pojedinačno imaju mali utjecaj na abundanciju, gore navedeni modeli mogu predstaviti samo vrlo jednostavne zajednice
- Prema zakonima statistike suma velikog broja nezavisnih faktora od kojih svaki ima mali utjecaj na određenu varijablu ima tendenciju poprimanja normalne raspodjele. Ukoliko je abundancija svake od vrsta rezultat sume utjecaja niza slučajnih, nezavisnih različitih faktora, tada bi se moglo očekivati da će abundancije vrsta u zajednici također imati normalnu raspodjelu
- Kada se na os x u rastućem redosljedu nanese broj jedinki po vrsti (ili abundancijski intervali) i pri tome se upotrijebi logaritamska skala, a na os y se nanese broj vrsta unutar svakog abundancijskog intervala, dobije se karakteristična zvonolika normalna krivulja, i ta se raspodjela onda naziva **log-normalna raspodjela**

Normalna raspodjela

a. Students organized according to height, as an example of continuous variation

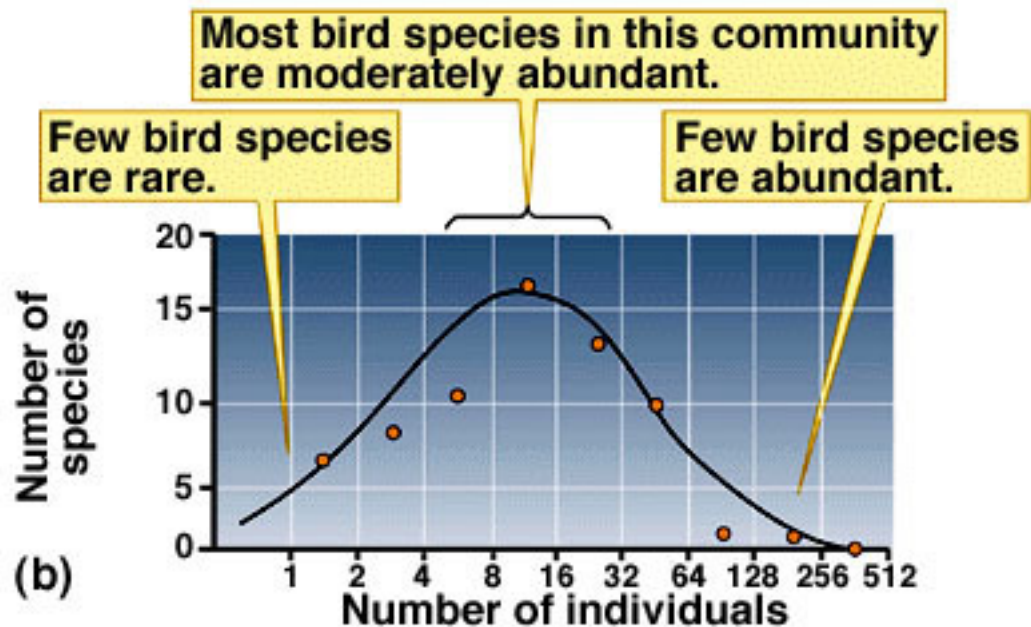
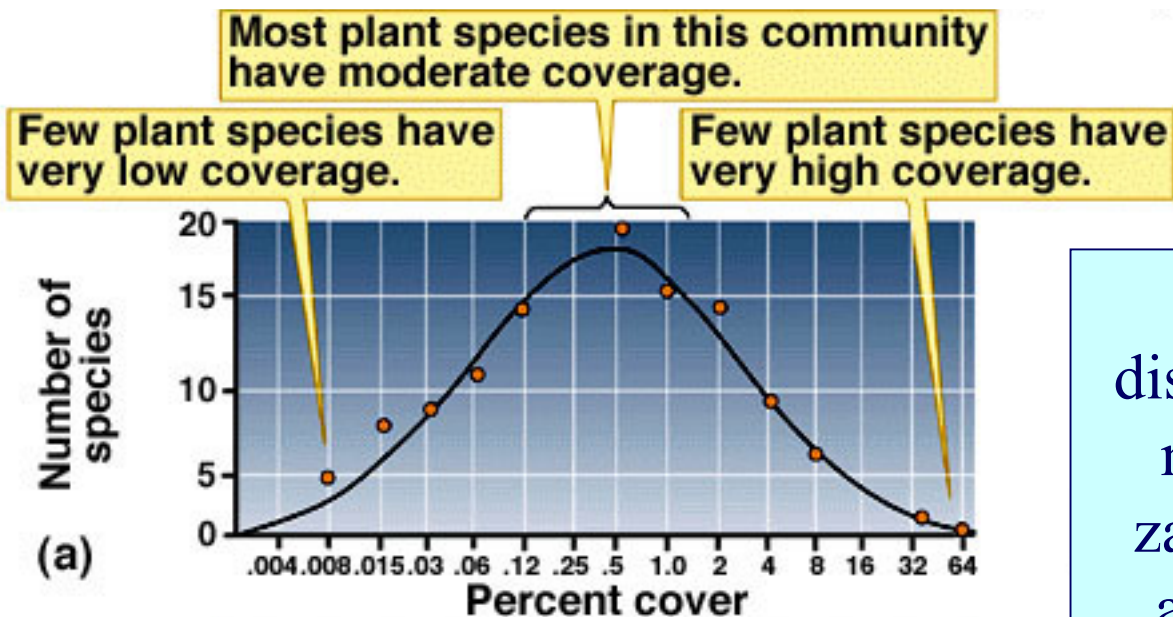


b. Idealized bell-shaped curve for a population that displays continuous variation in some trait



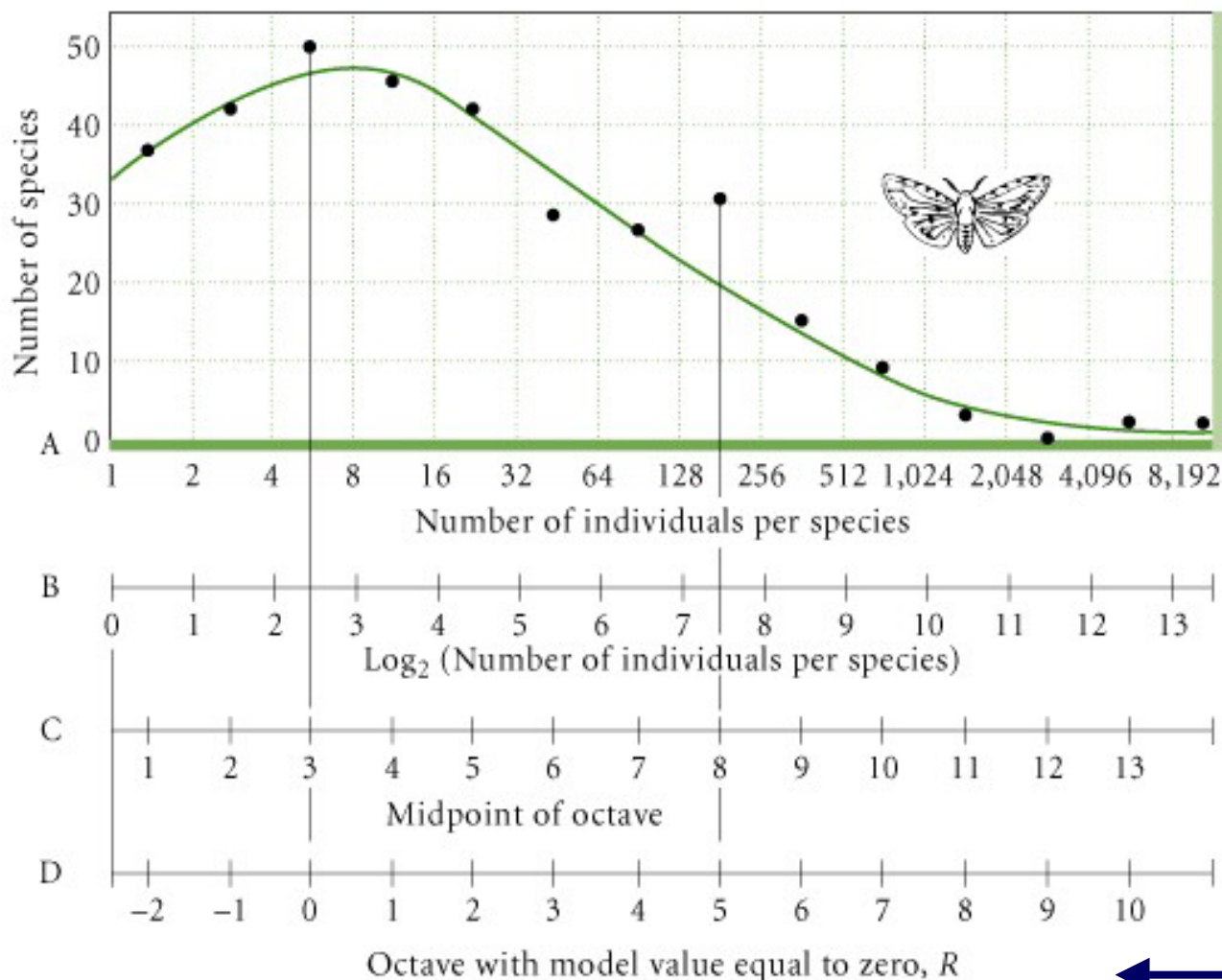
1	4	8	10	16	16	15	15	14	13	13	11	9	8	8	5	1	2
Number of individuals																	
60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
Height (inches)																	

Normalna raspodjela sugerira da je najveći broj mjerenja ima srednju vrijednost, dok vrijednosti koje se sve više udaljavaju od srednjaka ima sve manje i manje



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

Preston je abundancije vrsta podijelio u sljedeće kategorije: 1-2 jedinke, 2-4 jedinke, 4-8 jedinke itd. i te je kategorije nazvao “oktave” (svaka oktava predstavlja dvostruku abundanciju u odnosu na prethodnu). Taj je postupak rezultirao logaritamskom skalom.



Skala se može standardizirati na način da se oktavi koja uključuje najučestaliju ili modalnu abundancijsku klasu (u našem primjeru to je treća oktava) dodjeli oznaka R i vrijednost 0 ($R = 0$), dok se vrijednosti ostalih oktava prilagode ovoj promjeni

Uz korištenje standardizirane skale, frekvencija vrsta koje pripadaju određenoj abundancijskoj klasi (oktavi) određena je jednačbom za normalnu raspodjelu:

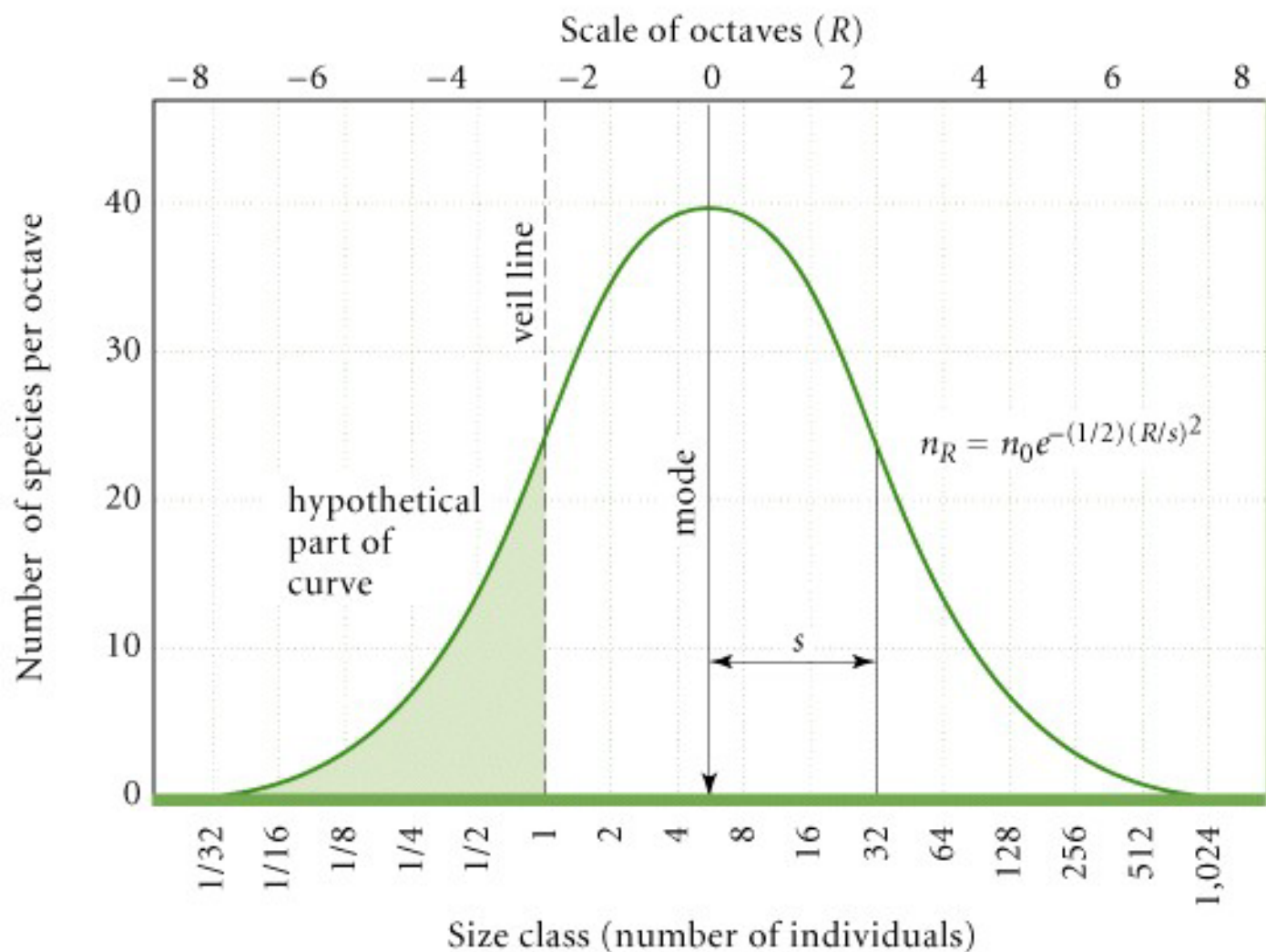
$$n_R = n_0 e^{-(1/2) (R/s)^2}$$

n_R – broj vrsta čija je abundancija R oktava veća ili manja od modalne abundancije vrsta u zajednici

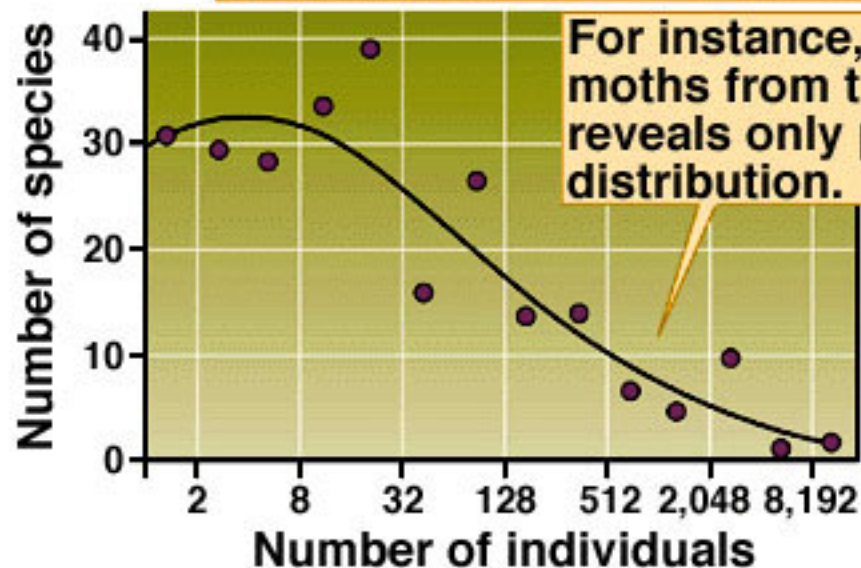
n_0 – modalni broj vrsta (broj vrsta u najučestalijoj abundancijskoj kategoriji)

s – standardna devijacija (mjera disperzije ili širina normalne krivulje)

Neke su vrste toliko rijetke da u uzorku neće biti prisutne s jednom ili više jedinki. Takve vrste padaju u hipotetski dio normalne krivulje koji se nalazi iza “linije prekrivenosti” (“veil line”) i njihovo se pojavljivanje u uzorku može postići jedino povećanjem uzorka

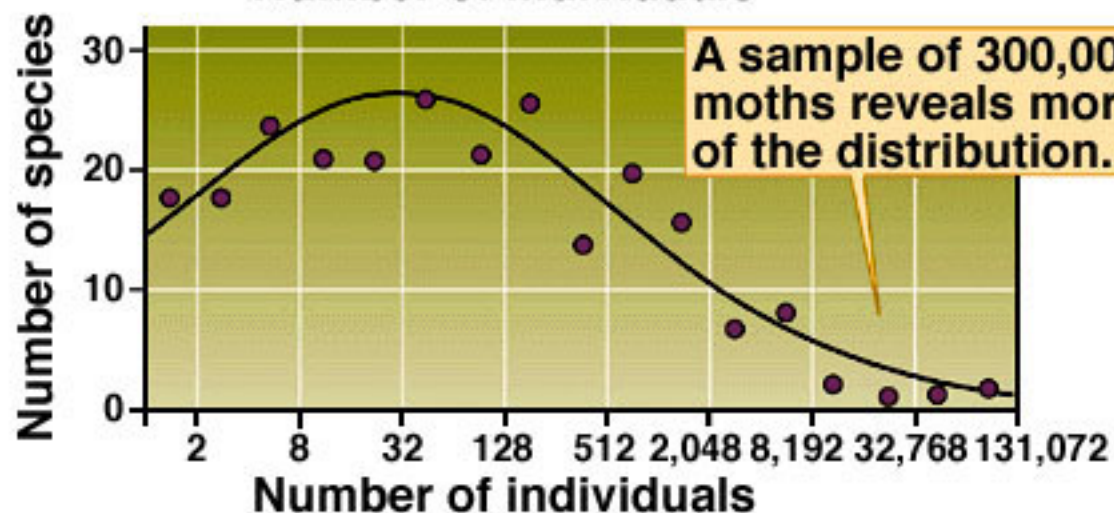


In general, taking larger samples will show more of a lognormal distribution.



For instance, a sample of 87,000 moths from the Canadian prairie reveals only part of the lognormal distribution.

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



A sample of 300,000 moths reveals more of the distribution.

Upotrebljivost Prestonove log-normalne krivulje je u tome što ona uzima u obzir veličinu uzorka. Moguće je predvidjeti ukupan broj vrsta u zajednici (N), uključujući i one koje nisu predstavljene u uzorku, ukoliko je poznat broj vrsta u modalnoj abundancijskoj kategoriji (n_0) i disperzija (širina) log-normalne krivulje (s):

$$N = n_0 \sqrt{2\pi s^2} = 2.5 s n_0$$

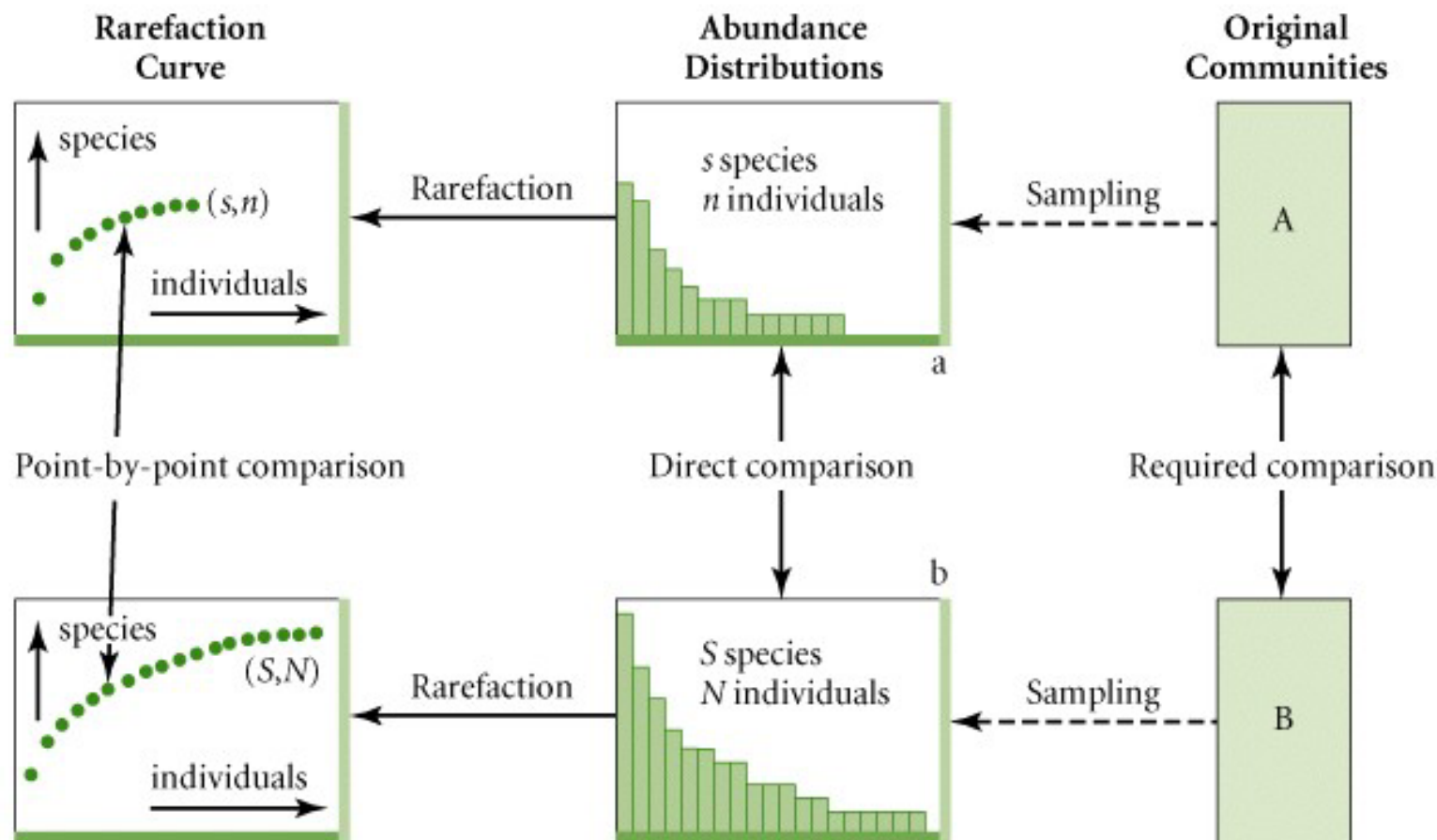
Disperzija (s) log-normalne krivulje je kod velikih uzoraka vrlo slična za različite skupine organizama. Preston (1948) je našao da ta vrijednost za ptice iznosi 2.3, te 3.1- 4.7 za moljce, dok je May (1975) našao da ta vrijednost za dijatomeje iznosi 2.8 – 4.7. MacArthur (1969) je sugerirao da ta vrijednost varira u ovisnosti o okolišu te je našao vrijednost od 0.98 za ptice tropskih područja, 1.36 za ptice umjerenih područja, te 1.97 za otočne ptice.

Metoda razrjeđenja: Kako usporediti bogatstvo vrsta dviju zajednica?

- Prestonova log-normalna distribucija abundancija je pokazala da je ukupni broj vrsta u zajednici ovisan o veličini uzorka. Naime, što se veći broj jedinki uzorkuje sve je veća vjerojatnost da će se u uzorku pojaviti i neke rijetke vrste
- **Kako onda usporediti bogatstvo vrsta u zajednicama koje su uzorkovane različitim intezitetom?**
- Jedan od načina rješavanja ovog problema je primjena **metode razrjeđenja** (engl. **Rarefaction**) (Sanders, 1968; Simberloff, 1976)

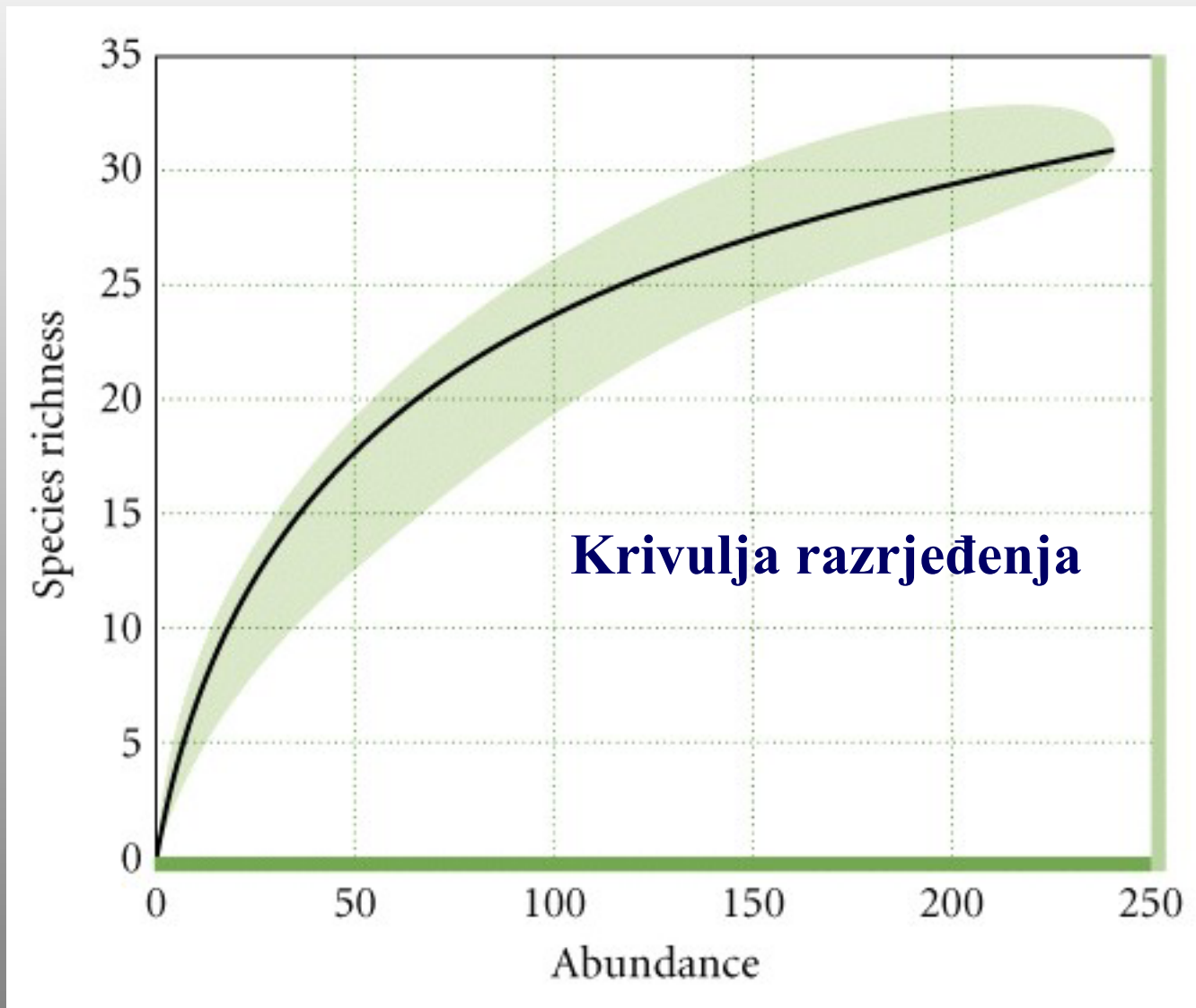
M. Šolić: Osnove ekologije

Metoda se sastoji u tome da se iz postojećeg uzorka zajednice uzimaju poduzorci različite veličine. U crtavanjem na grafu broja vrsta kao funkcije broja uzorkovanih jedinki dobiva se krivulja razrjeđenja. Usporedbom dobivenih krivulja razrjeđenja može se usporediti koja je od zajednica bogatija vrstama (a razlog većeg bogatstva vrsta nije veći uzorak)

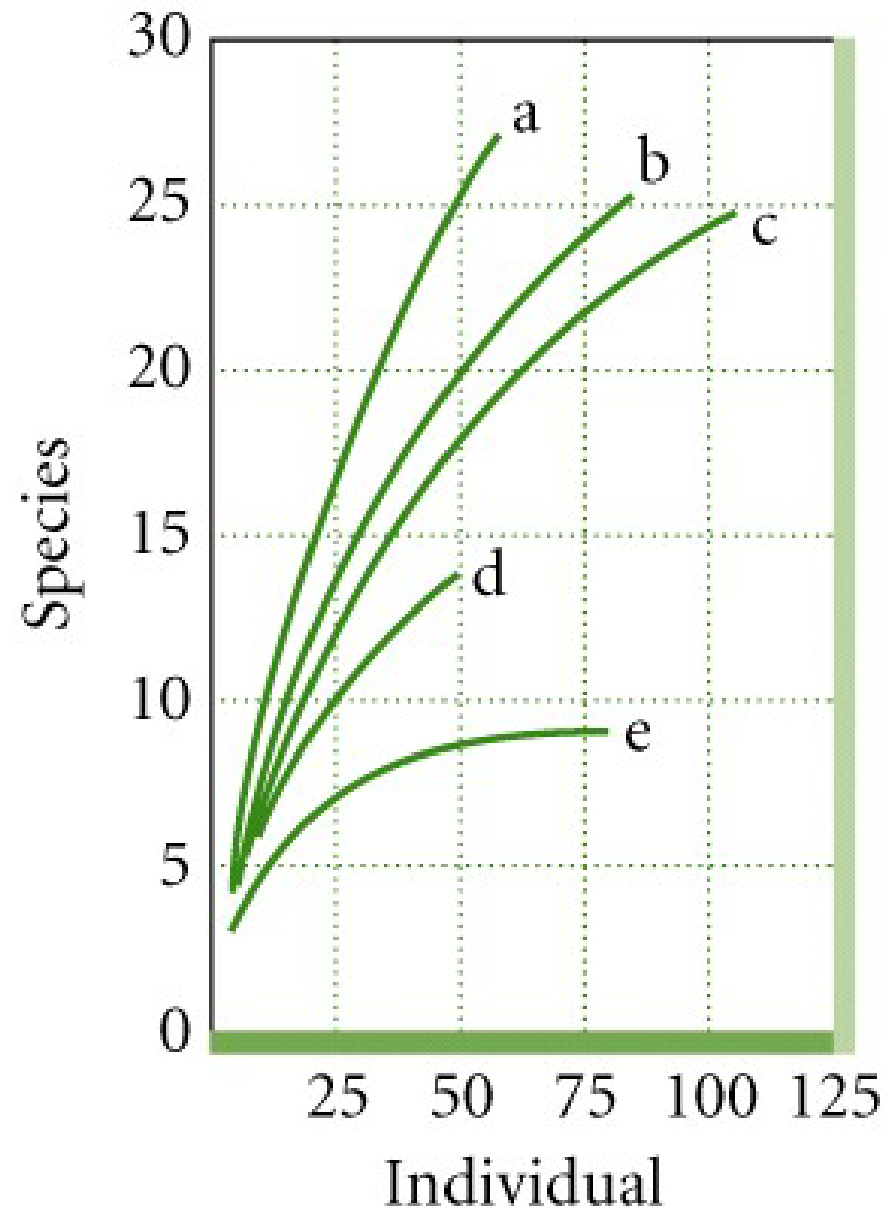


Zajednica B ima veće bogatstvo vrsta u odnosu na zajednicu A

Raspodjele abundancija vrsta je teško direktno uspoređivati budući da imaju različite oblike



Procjena bogatstva
vrsta ptica u različitim
zajednicama uz pomoć
primjene metode
razrjeđenja



Indeksi raznolikosti

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

Utjecaj bogatstva vrsta na raznolikost zajednice je vrlo jasna. Zajednica koja sadrži 2 vrste je očigledno manje raznolika od zajednice koja sadrži 80 vrsta.

Utjecaj ujednačenosti abundancija na raznolikost nije na prvi pogled tako očigledan, ali ga je lako ilustrirati:

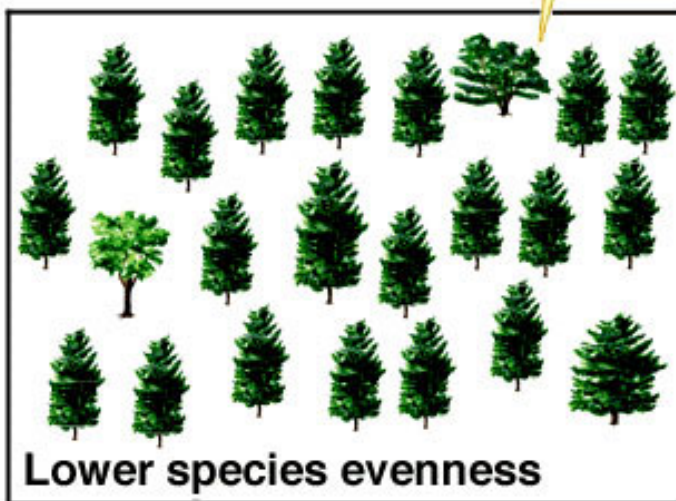
Communities *a* and *b* both contain five tree species. However, because community *b* has greater species evenness, it has higher species diversity.

Evenness & Diversity

Community *a* is dominated by one of its five species and so has lower species diversity than...

...community *b*, which has the same five species but in equal proportions.

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



Simpsonov indeks raznolikosti (Simpson, 1949)

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

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

Primjer: Uzorak sadrži 5 vrsta koje su sve jednako abundantne

p_i za sve vrste iznosi 0.20

p_i^2 je za sve vrste 0.04

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

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

D – Simpsonov indeks raznolikosti

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

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

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

e^H

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

H – Shannon-Weaverov indeks raznolikosti

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

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

**Izračunavanje Shannon-Weaverovog indeksa
raznolikosti za dvije hipotetske zajednice**

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

Zajednica A

$$H = 0.662$$

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

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

Zajednica B

$$H = 1.610$$

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

Rjeđe vrste manje
doprinosu vrijednosti
indeksa raznolikosti od
češćih vrsta

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

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

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

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

INDEKSI UJEDNAČENOSTI

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

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

**Simpsonov indeks
ujednačenosti**

$$\mathbf{D = 1 / \sum p_i^2}$$

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

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

**Shannon-Weaverov
indeks ujednačenosti**

$$\mathbf{H = - \sum p_i \ln p_i}$$

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

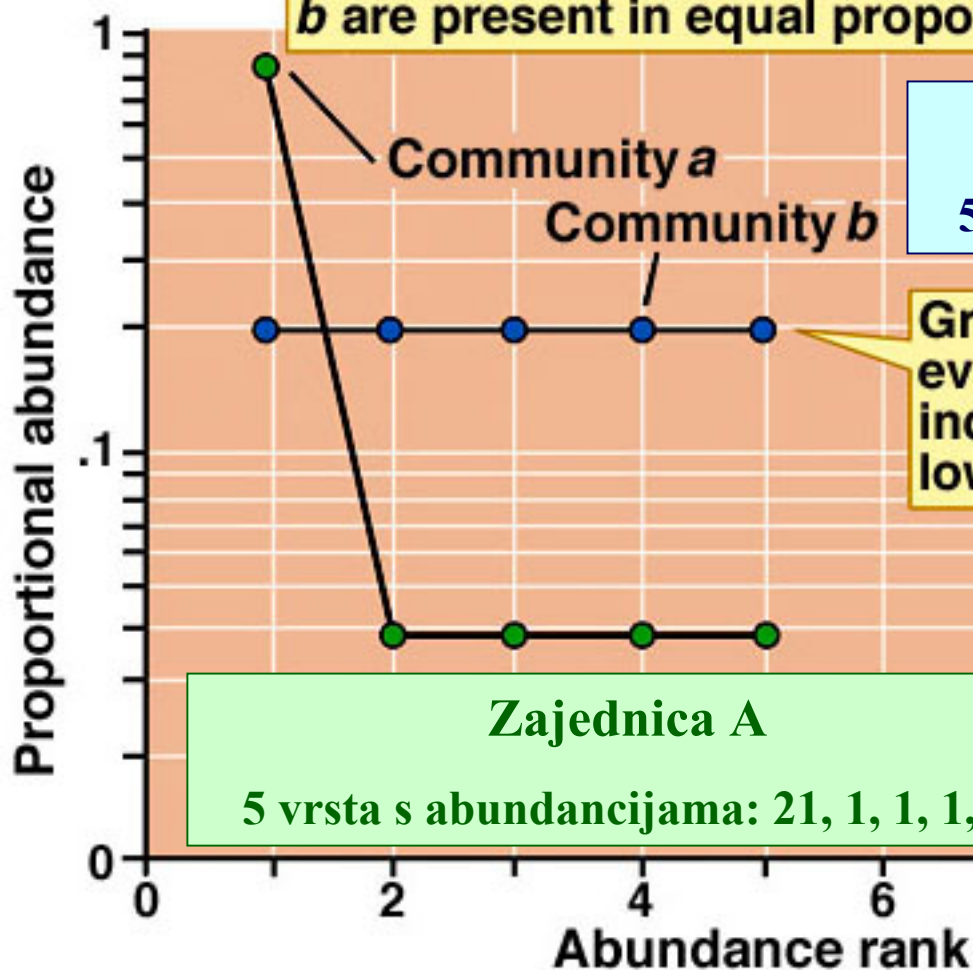
$$\mathbf{E = (- \sum p_i \ln p_i) / \ln S}$$

Rang-abundancija krivulja

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

Rank-Abundance Curves

These rank–abundance curves show that community *a* is dominated by one of five tree species, while the five species in community *b* are present in equal proportions.



Zajednica B

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

Greater evenness indicated by lower slope.

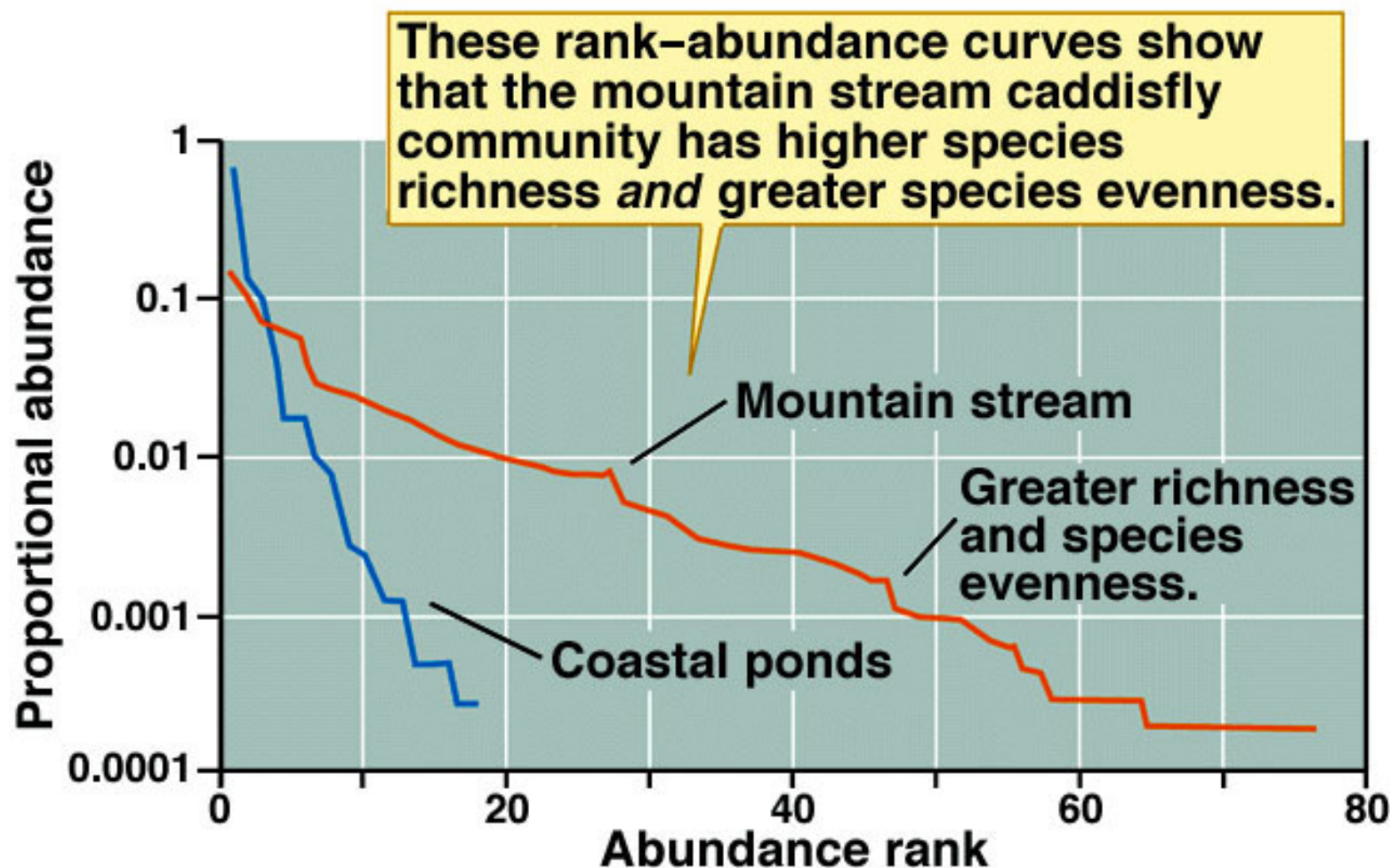
Zajednica A

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

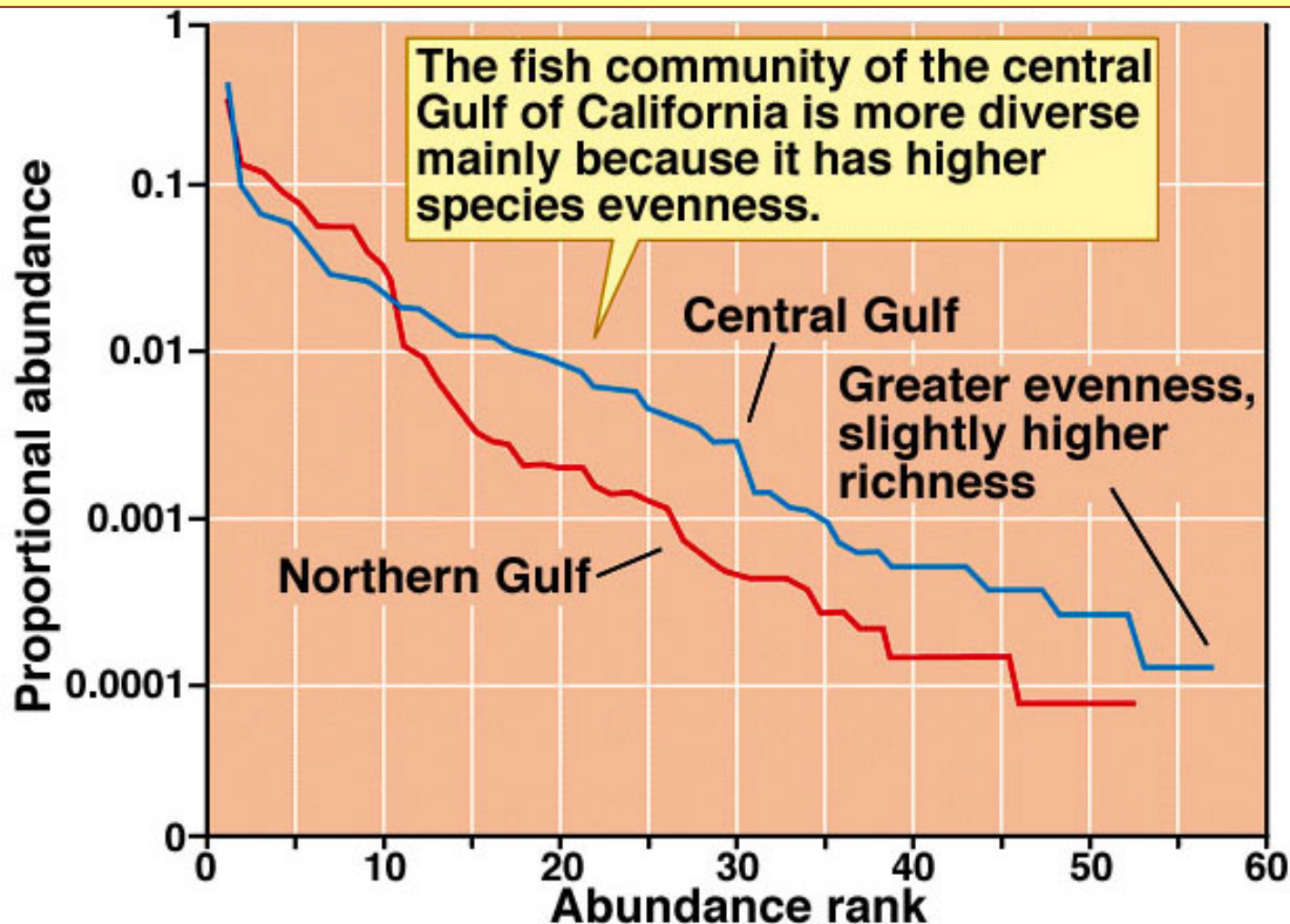
Ukoliko je rang-abundancija krivulja jako strma, to ukazuje na visoku dominantnost (mali broj vrsta s velikim abundancijama).

Kako raznolikost raste nagib krivulje postaje blaži što ukazuje na manju dominantnost (veću ujednačenost abundancija)

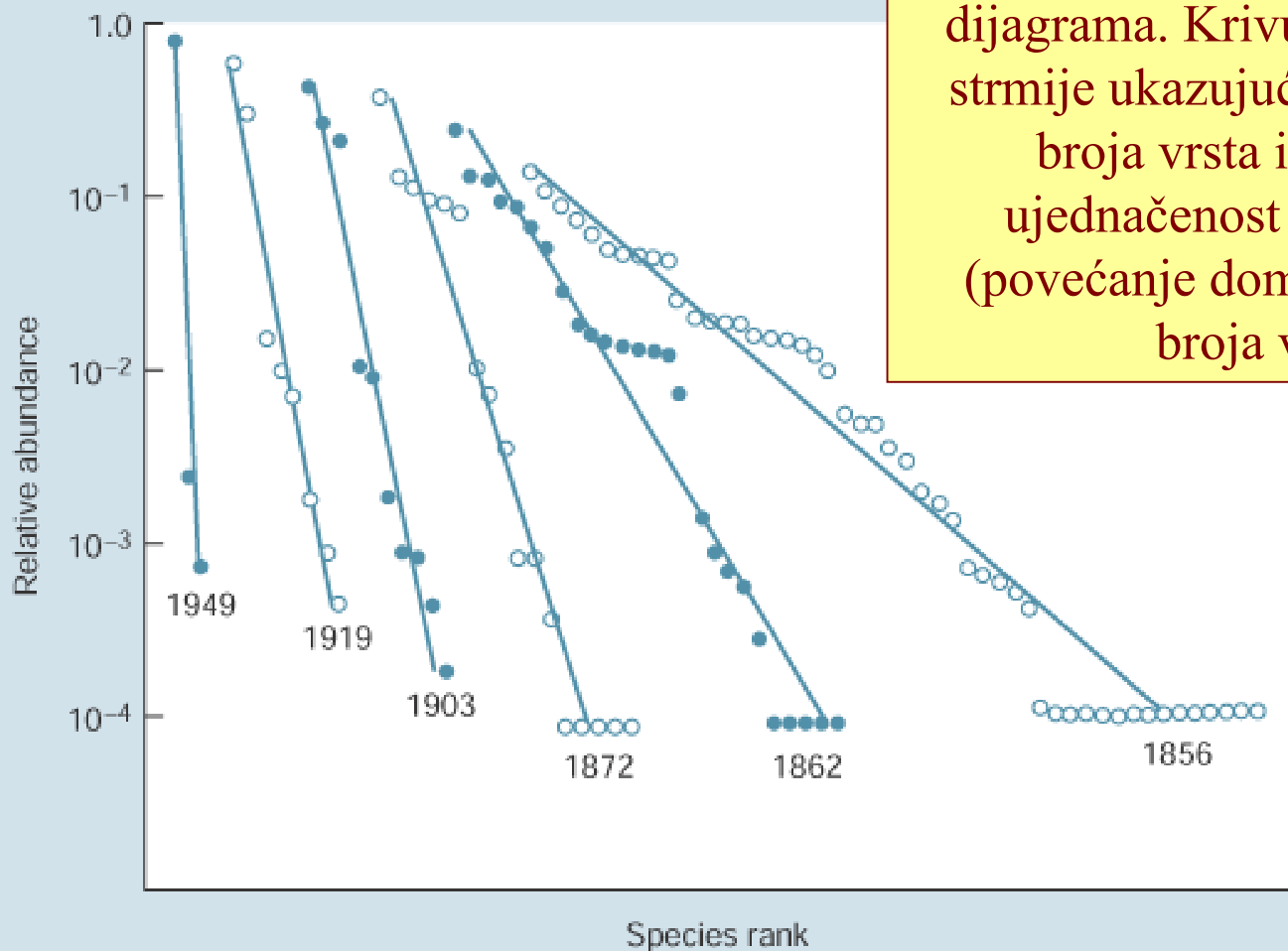
Rang-abundancija krivulje za dvije zajednice kukaca iz reda *Trichoptera*. Očito je da zajednica iz planinskog potoka ima veće bogatstvo vrsta kao i veću ujednačenost abundancija

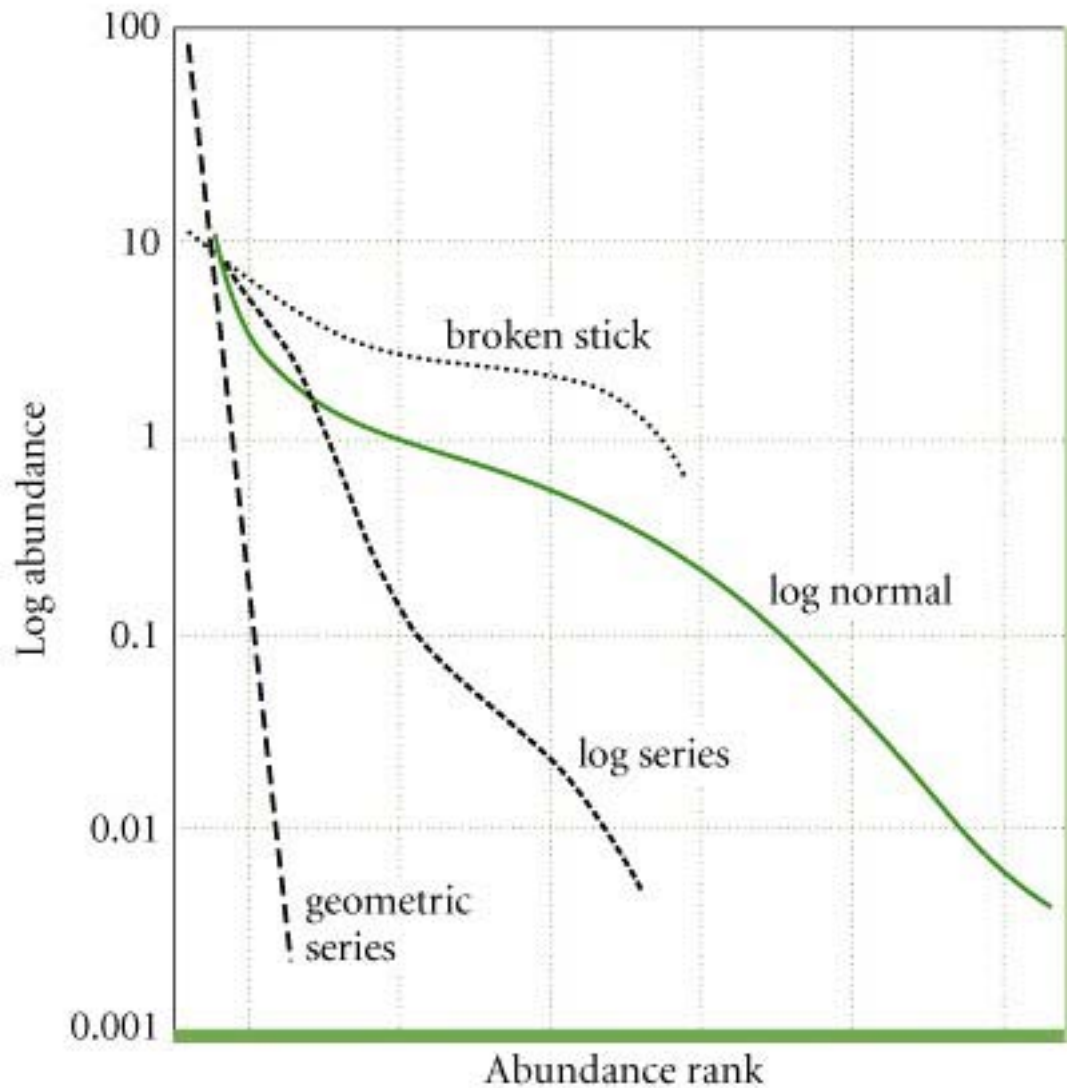


Rang-abundancija krivulje za dvije zajednice riba koje obitavaju u različitim djelovima Kalifornijskog zaljeva. Zajednica riba iz središnjeg dijela zaljeva je raznolikija prvenstveno zbog veće ujednačenosti abundancija, zbog čega je krivulja nešto manje strma.



Opadanje raznolikosti biljnih zajednica na eksperimentalnim poljima u Engleskoj, prikazano preko rang-abundancija dijagrama. Krivulje postaju sve strmije ukazujući na smanjenje broja vrsta i sve manju ujednačenost abundancija (povećanje dominacije malog broja vrsta)





Kada se modeli raspodjele abundancija vrsta u zajednici prikažu na rang-abundancija dijagramu, tada model geometrijske serije daje pravac, dok preostali modeli proizvode više-manje sigmoidne krivulje

Broj vrsta raste s veličinom istraživanog područja

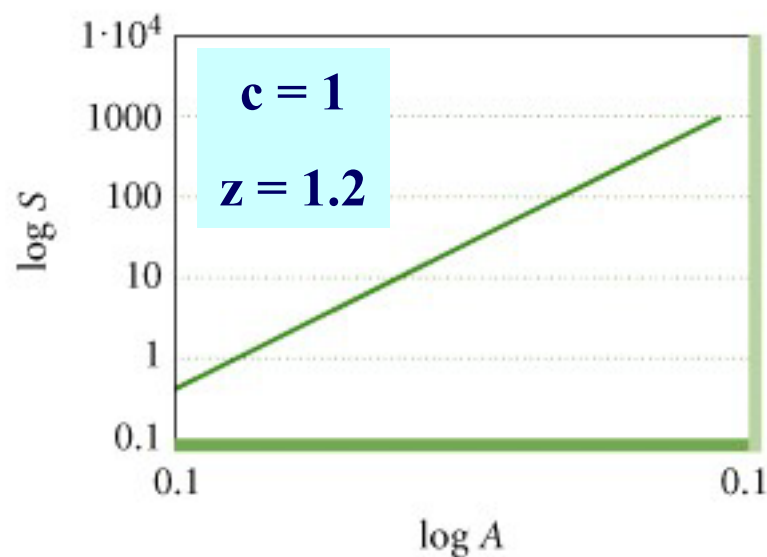
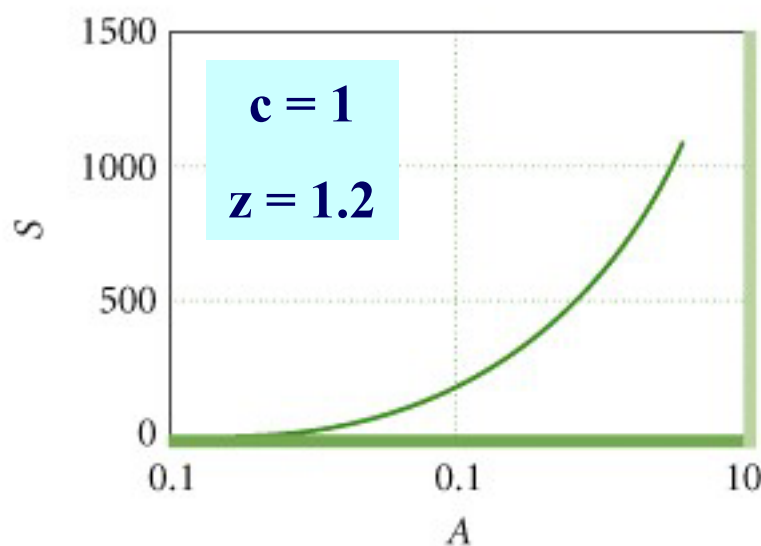
- Raspored vrsta u zajednici je većinom heterogen. S povećanjem istraživanog područja najprije se javljaju česte vrste (vrste s velikom brojnošću), a potom vrste čija je brojnost sve manja i manja. Dakle, za svaku vrstu postoji minimalna veličina područja koje se mora istražiti da bi se ta vrsta registrirala.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

S – broj vrsta; A – površina područja

$$S = c A^z$$

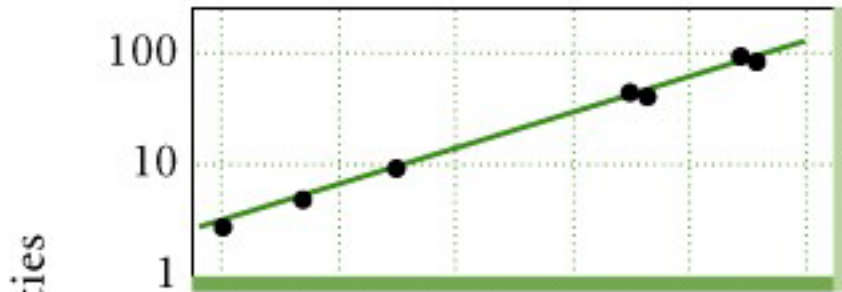
ili

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

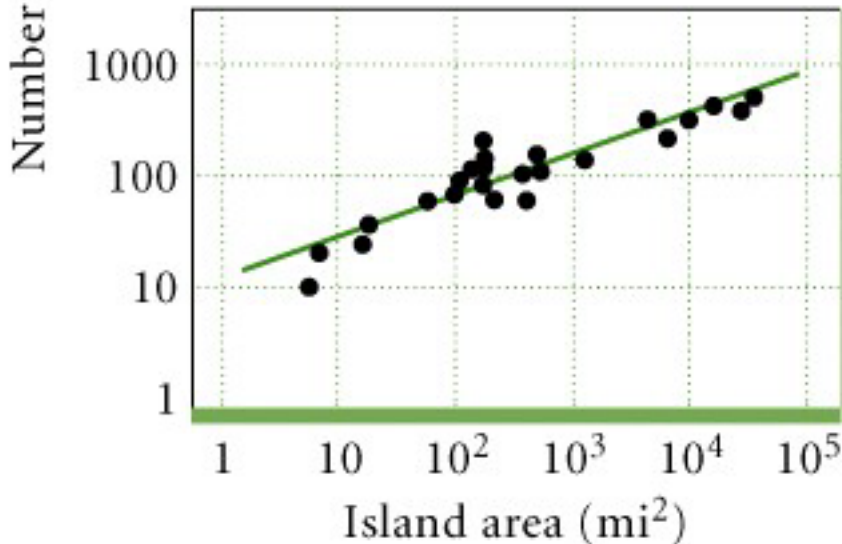


U nekim je istraživanjima, pogotovo biljnih zajednica, postala praksa prikazati broj vrsta u odnosu na logaritam površine ($S = k \log A$)

Vodozemci i gmazovi (West Indies)

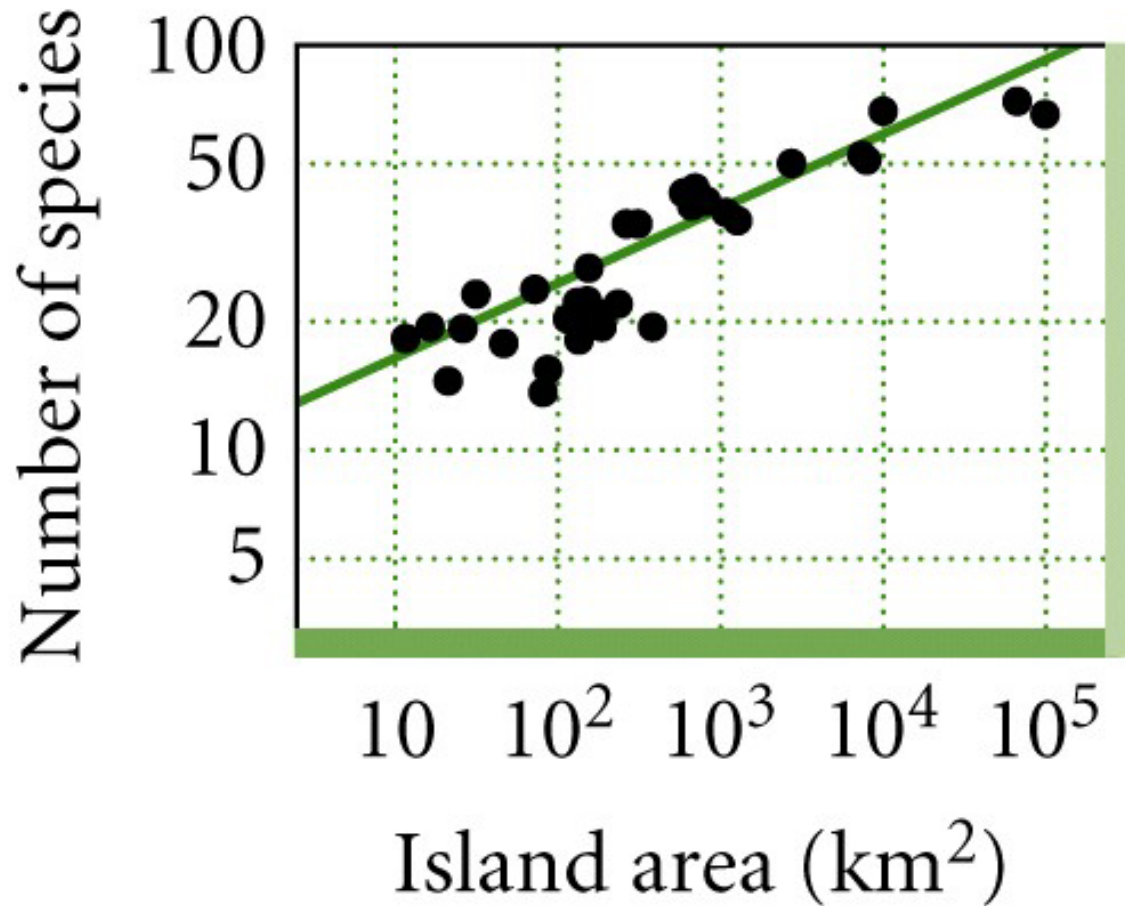


(a) Ptice (Sunda Islands; Malaysia)



Kada se odnos između broja vrsta i površine logaritamski transformira dobije se pravac čiji je nagib jednak z

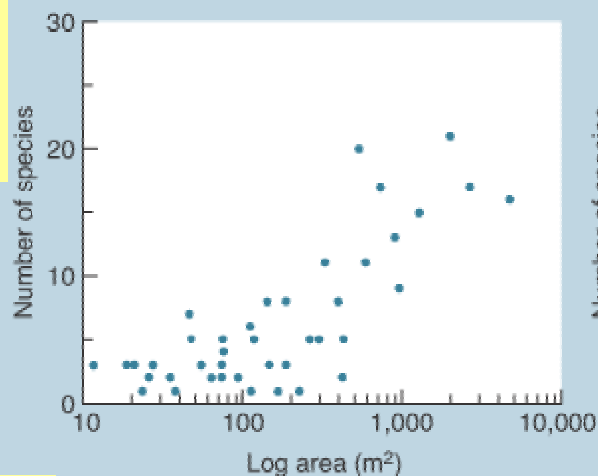
Analiza velikog broja ovih odnosa pokazala je da većina vrijednosti z pada unutar raspona od 0.20 do 0.35



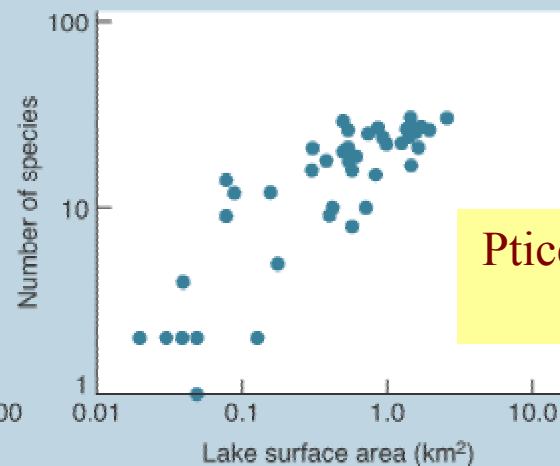
Odnos između broja vrsta
i površine za ptice na
području Velikih i Malih
Antila i West Indians.
Nagib pravca je $z = 0.24$

Broj vrsta – površina odnos

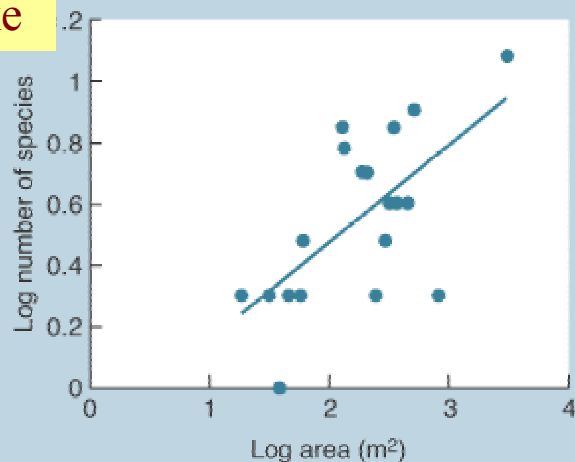
Vodozemci i
gmazovi na
otocima West
Indian



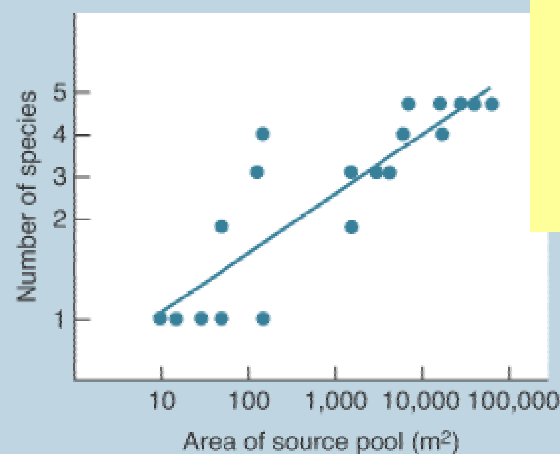
Ptice na jezerima u
Floridi



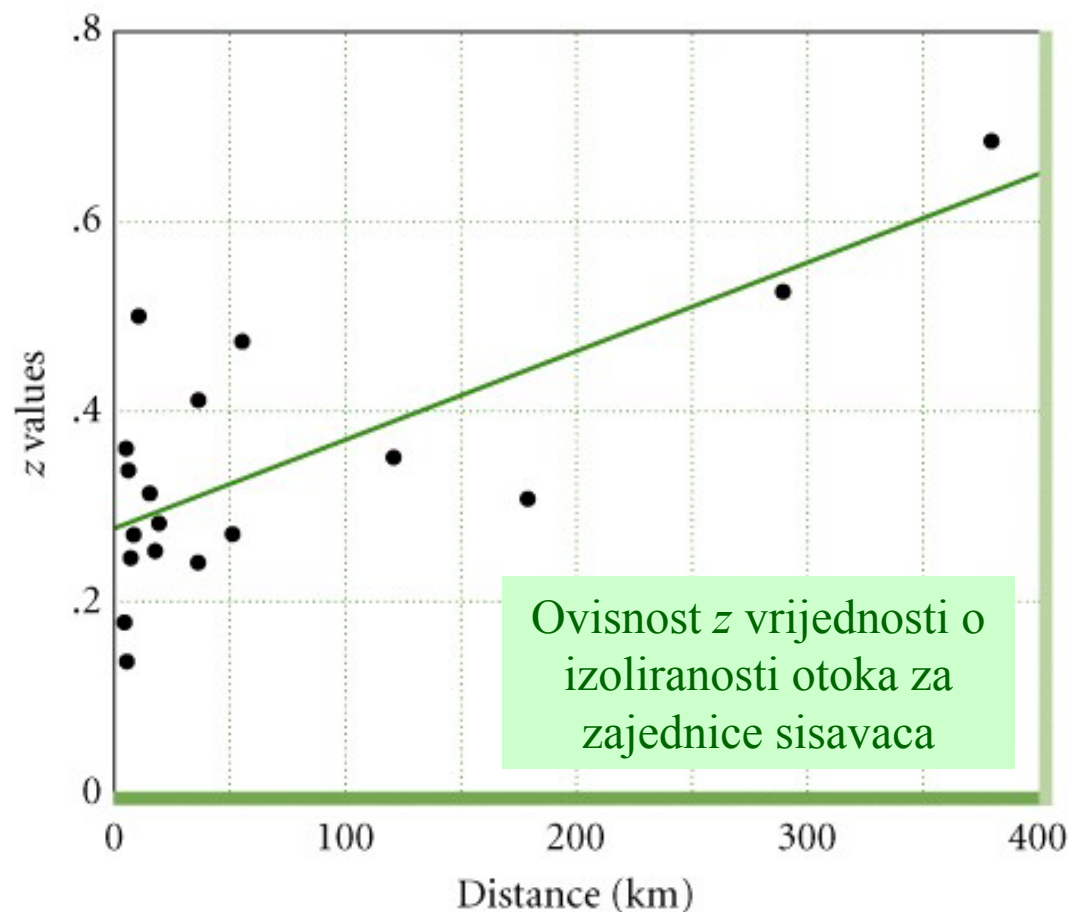
Beskralježnjaci u
zoni plime i oseke



Ribe u
potocima u
pustinjskim
područjima
Australije



Neke su studije pokazale da z vrijednost ipak može značajno varirati

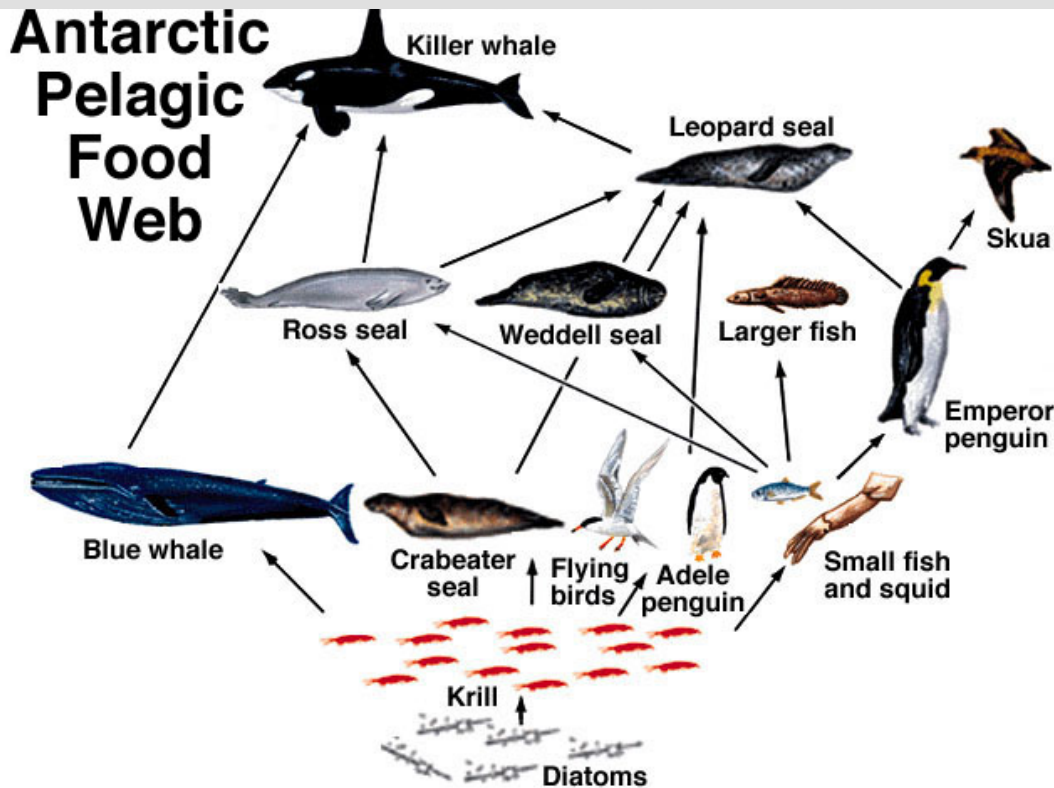


Uočena je tendencija niže z vrijednosti kod kopnenih područja u odnosu na otoke koji su bili unutar usporedivog raspona površine. U slučaju otoka vrijednost z se može interpretirati kao mjera za stupanj izoliranosti otočnih zajednica. Što su otoci udaljeniji od kopna ili drugog izvora kolonista to je z vrijednost veća. Budući da je bogatstvo vrsta na otocima rezultat ravnoteže između kolonizacije i nestanka vrsta na otoku, ova se hipoteza koja objašnjava odnos između broja vrsta i površine naziva **hipoteza ravnoteže**

Koji su mehanizmi odgovorni za uočene odnose između broja vrsta i površine

- **Hipoteza poremećaja**
 - Populacije koje žive na malim otocima ili izoliranim dijelovima kopna su znatno osjetljivije na poremećaje
- **Hipoteza raznolikosti staništa**
 - Veća područja sadrže veći broj raznolikijih staništa koja mogu podržati veći broj vrsta
- **Hipoteza pasivnog uzorkovanja**
 - Veća područja mogu sadržavati veći broj vrsta jednostavno zbog toga što predstavljaju veće “mete” za imigrante i kolonizatore

Hranidbene mreže

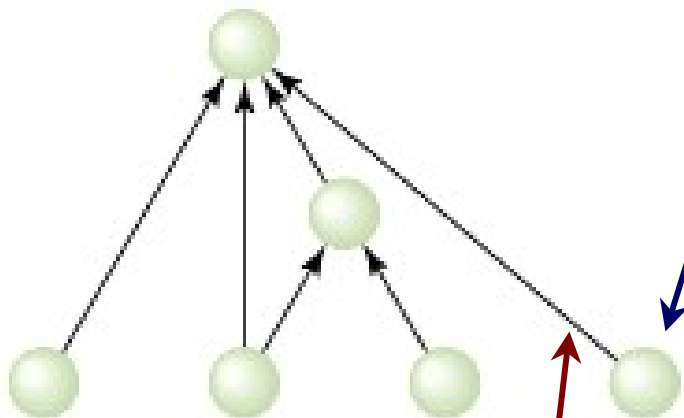


Pored kvalitativnog i kvantitativnog opisa zajednice, njenu važnu strukturnu značajku čine interakcije između populacija među kojima su osobito važne hranidbene interakcije. Sumarni prikaz hranidbenih interakcija u zajednici naziva se **hranidbena mreža**

Hranidbene mreže opisuju funkcionalne odnose između vrsta u zajednicama

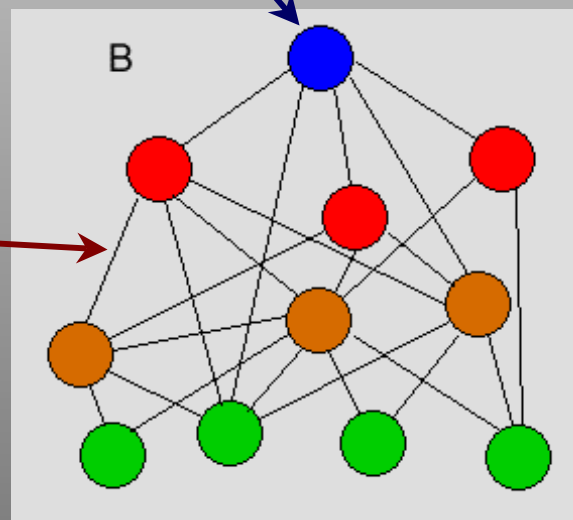
- **Hranidbena mreža** predstavlja prikaz različitih puteva kojima energija prolazi kroz populacije u zajednicama; jednostavnije kazano, hranidbena mreža pokazuje tko koga u zajednici jede
- Hranidbene mreže se sastoje od **hranidbenih lanaca** koji predstavljaju puteve protoka energije od primarnih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

Terminologija hranidbenih mreža



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

Interakcije između noda (vrsta ili trofičkih vrsta) predstavljene su vezama, koje su na dijagramu hranidbene mreže prikazane crtama (ili strelicama) koje spajaju dva noda. Ponekad se priroda interakcija može naznačiti znakovima + i -

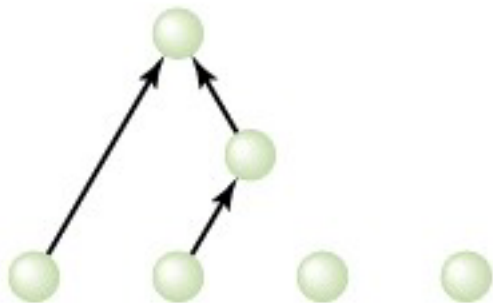
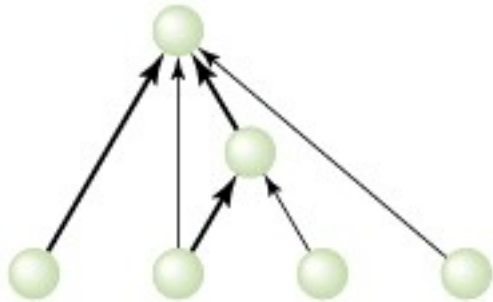
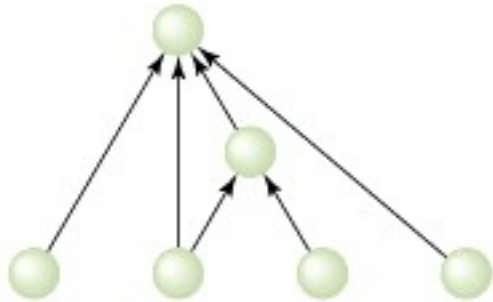


Tipovi hranidbenih mreža

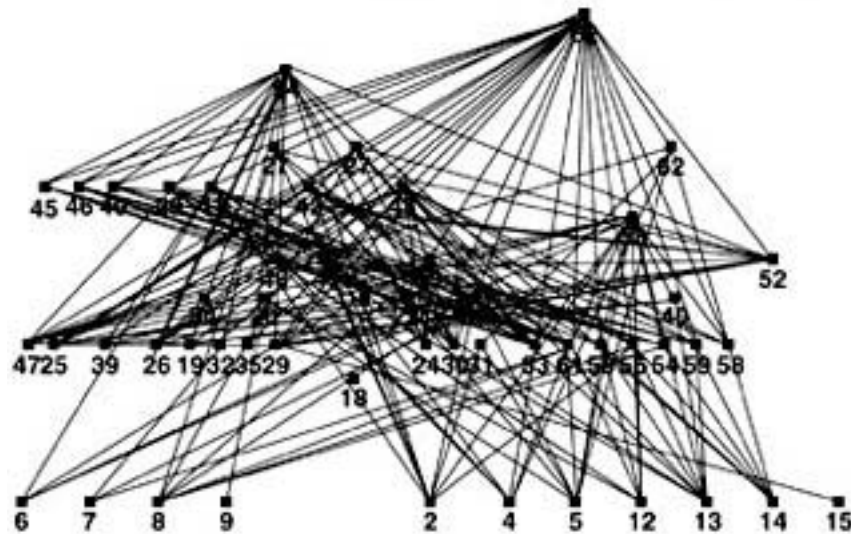
Mreže povezanosti ili topološke hranidbene mreže – to su mreže koje prikazuju hranidbene veze između vrsta. Ove mreže ukazuju samo na postojanje ili nepostojanje hranidbenih interakcija, a ne govore ništa o snazi tih interakcija, niti o njihovoj dinamici (promjene tijekom rasta organizama ili u ovisnosti o dobnoj strukturi). To je razlog što se ove mreže još nazivaju i **statične hranidbene mreže**

Mreže protoka energije ili bioenergetske mreže – ove mreže predstavljaju pogled na hranidbene mreže s aspekta ekosistema, gdje se veza između populacija kvantitizira pomoću protoka energije između resursa i konzumenta. Ovim smo se tipom hranidbenih mreža bavili u ekologiji ekosistema, pa se ovdje s njima nećemo dalje baviti

Funkcionalne hranidbene mreže ili interakcijske hranidbene mreže – To su hranidbene mreže u kojima su unutar topološke hranidbene mreže identificirani oni hranidbeni odnosi koji su najvažniji za strukturu zajednice. Pri tome važnost pojedine hranidbene interakcije ne mora nužno biti u korelaciji s količinom energije koja tom vezom protiče.

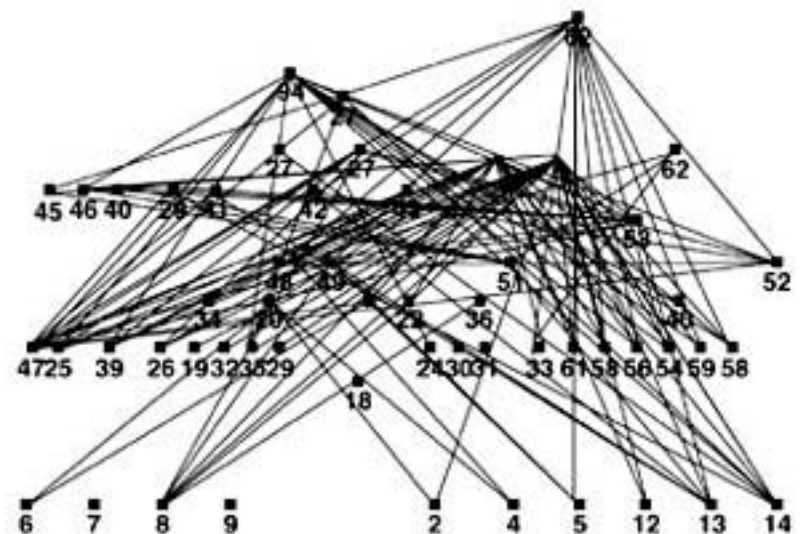


Topološka hranidbena mreža – prikazuje sve hranidbene veze u zajednici



Even a food web with only 10 fish species and their foods can be very complex.

Funkcionalna hranidbena mreža – prikazuje samo jake hranidbene veze



However, removing weak feeding relationships produces a more understandable picture of the community.

Funkcionalna hranidbena mreža koja razlikuje jake od slabih i vrlo slabih hranidbenih interakcija

Phragmite Food Web

Identifying the strong feeding interactions in this food web suggests that the top predator should affect mainly the species on the left side of the web.

Blue tit (*Parus caeruleus*)

Type of arrow identifies interaction strength.

Strong

Weak

Weakest

Parasites

Aprostocetus calamarius
Torymus arundinis

Aprostocetus orithyia
Eurytoma crassinervis
Eudecatoma stagnalis
Platygaster szelenyii

Aprostocetus gratus
Platygaster cf. quadrifarius

Herbivores

Large *Giraudiella inclusa*
gall clusters

Archanara geminipuncta's
Stem-boring

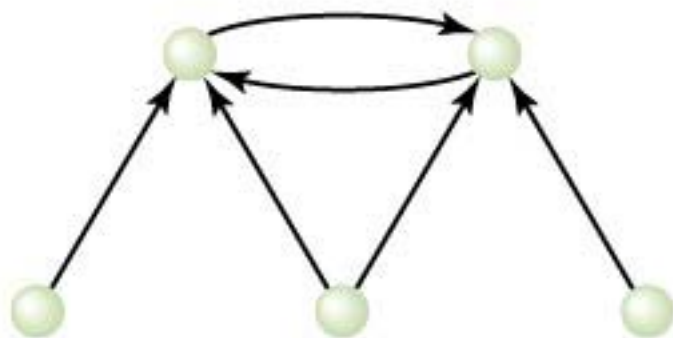
Small *G. inclusa*
gall clusters

Plant

Main shoots
of common reed (*Phragmites australis*)

Side shoots

Hranidbene mreže mogu uključivati i neke vrlo specifične interspecijske i intraspecijske interakcije



(a) Cycle



(b) Cannibalism



(c) Omnivory

Ciklus je situacija kada postoji recipročna (uzajamna) predacija između dvije vrste (npr. vrsta A jede vrstu B i vrsta B jede vrstu A)

Kanibalizam je ciklus u kojem se neka vrsta hrani samom sobom (jedinke jedne vrste se jedu međusobno)

Omnivornost je pojava kada se jedna vrsta hrani s vrstama koje zauzimaju više od jedne trofičke razine

Analize hranidbenih mreža odvijale su se kroz dvije faze

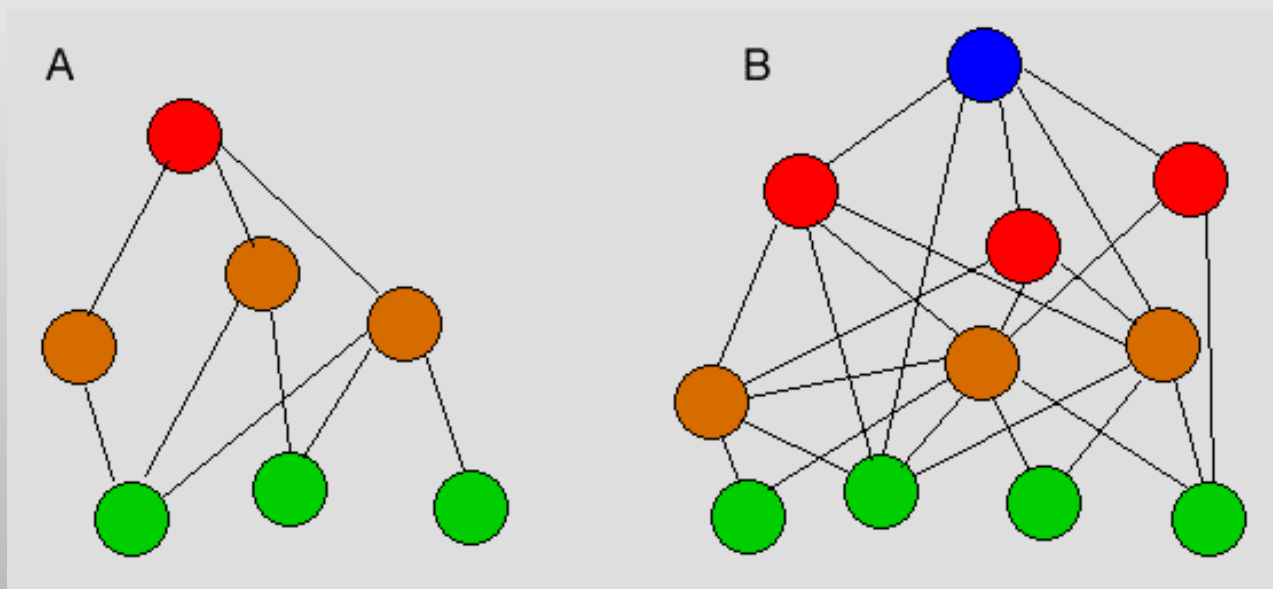
- **Deskriptivna faza**

- Ova faza istraživanja hranidbenih mreža započinje početkom 20. st. i temelji se na prikazivanju dijagrama hranidbenih mreža, gdje se strelicama povezuju vrste u zajednici između kojih postoje hranidbene interakcije (predator – plijen odnosi)

- **Analitička faza**

- Sredinom 1950-tih deskriptivna faza prelazi u analitičku fazu koja pokušava dovesti u vezu raznolikost zajednica i složenost hranidbenih mreža sa stabilnošću zajednica. Pri tome se mogu razlikovati dva pristupa:
- 1. Veza između stabilnosti zajednica i strukture hranidbenih mreža koja se istražuje usporedbom prirodnih zajednica, te eksperimentima i matematičkim modelima
- 2. Određivanje ne samo obrazaca interakcija između populacija u zajednici, već i određivanje relativne snage tih interakcija, kao i važnosti indirektnih interakcija koje nisu vidljive iz jednostavnih dijagrama hranidbenih mreža

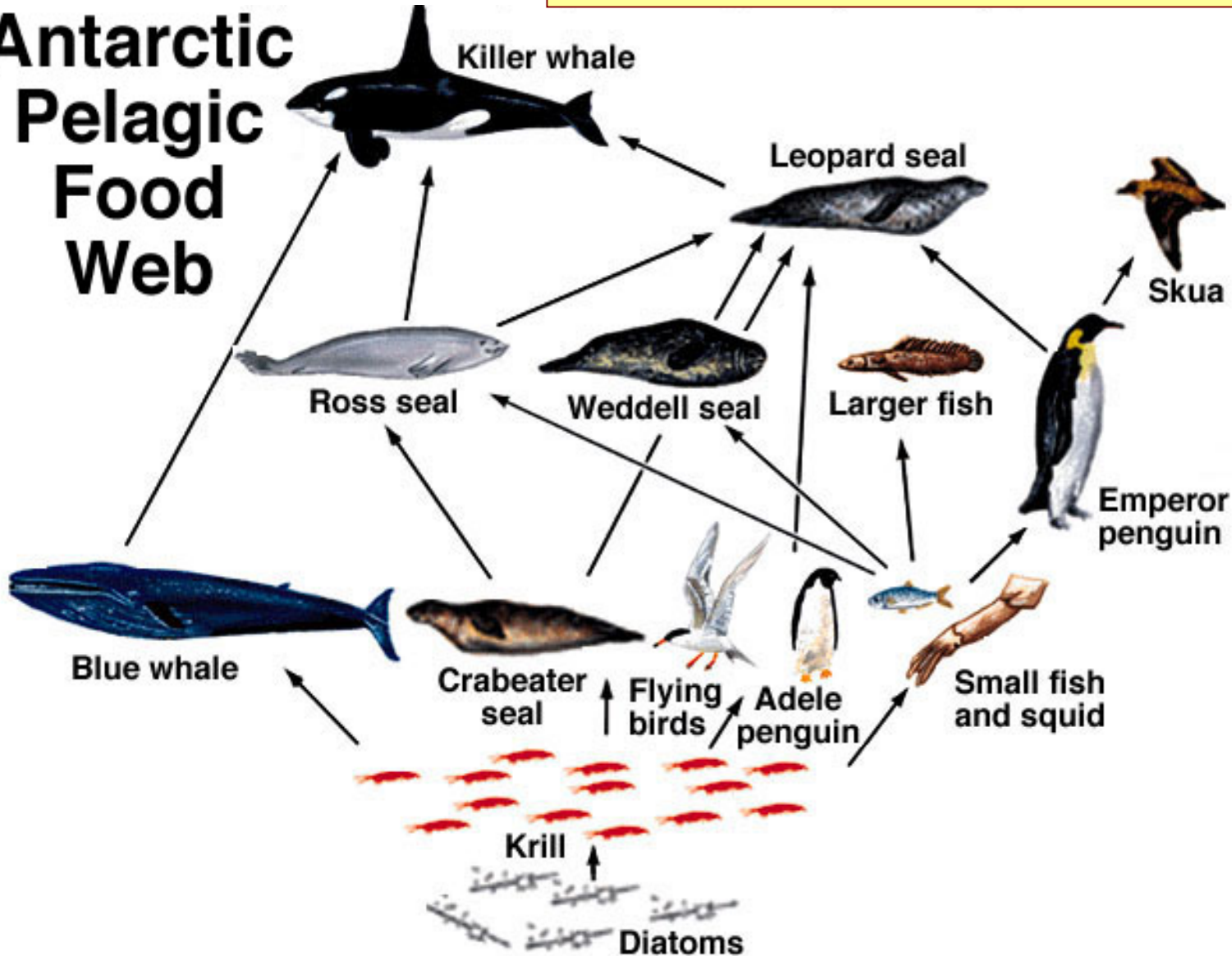
I. Deskriptivna faza



Hranidbena mreža je sumarni prikaz hranidbenih interakcija u zajednici i kao takva je jedan od temeljnih opisa strukture zajednice.

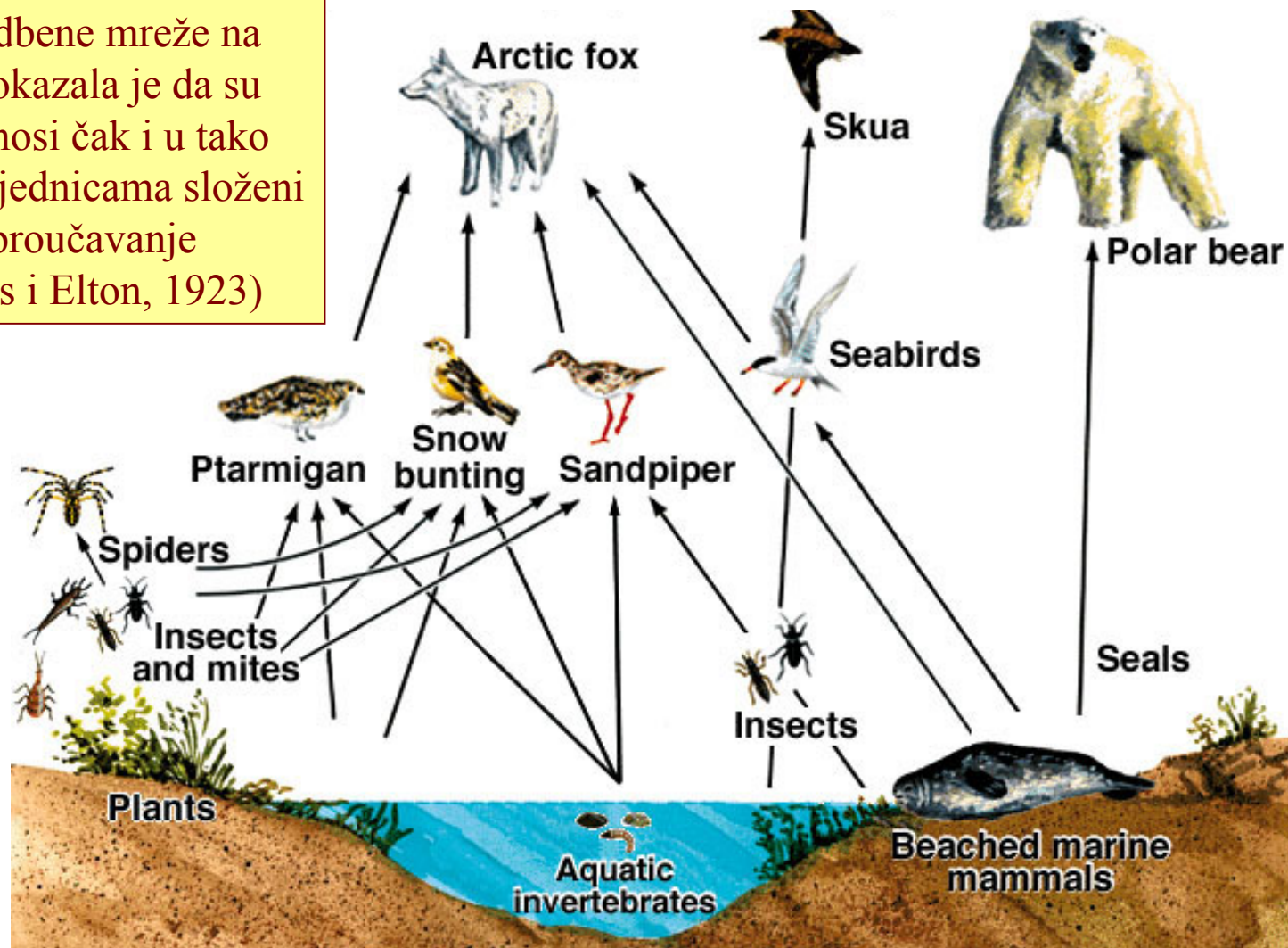
Hranidbena mreža je portret zajednice

Antarctic Pelagic Food Web

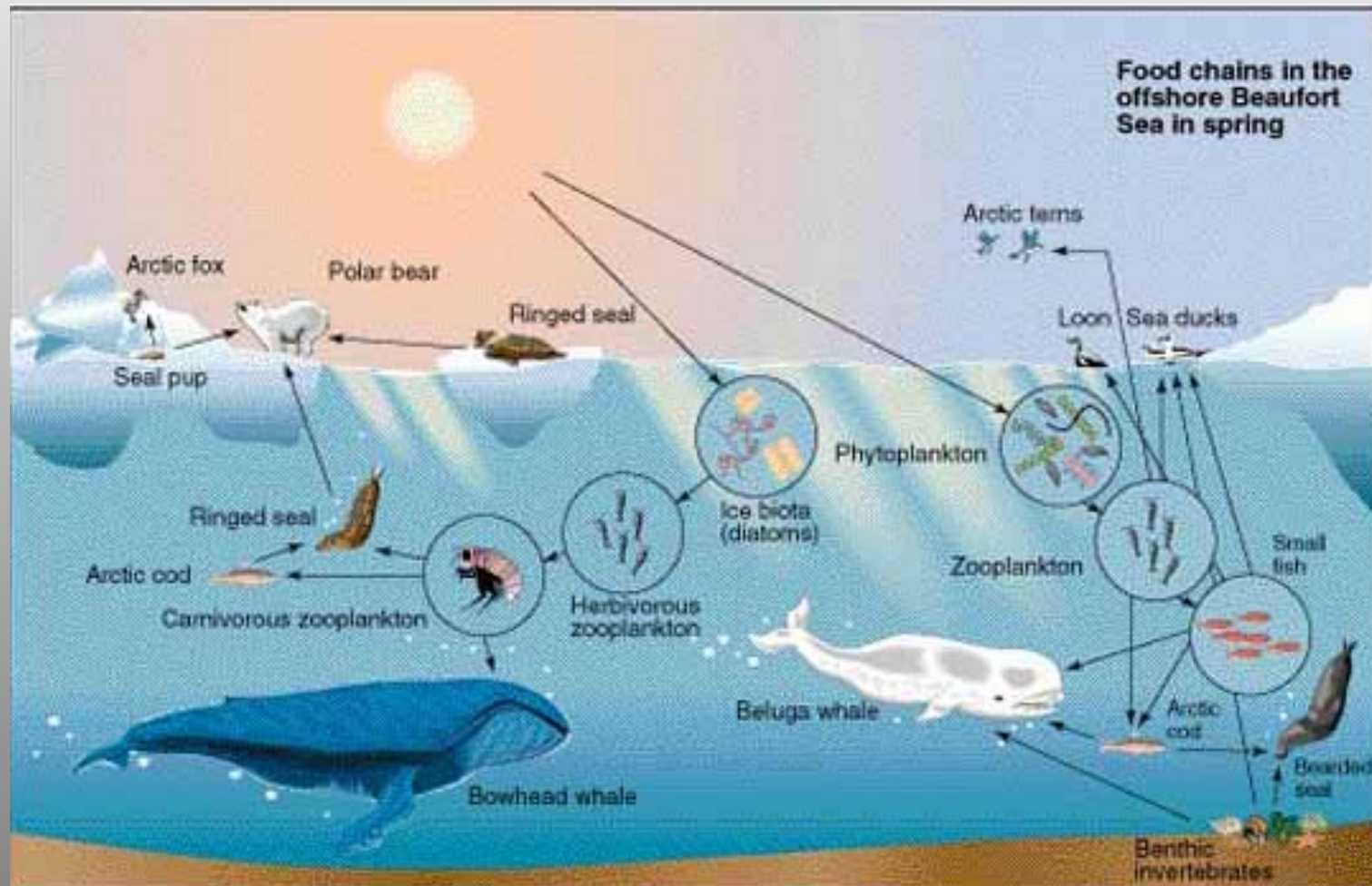


Prvi pokušaji određivanja hranidbenih mreža rađeni su na vrlo jednostavnim arktičkim zajednicama

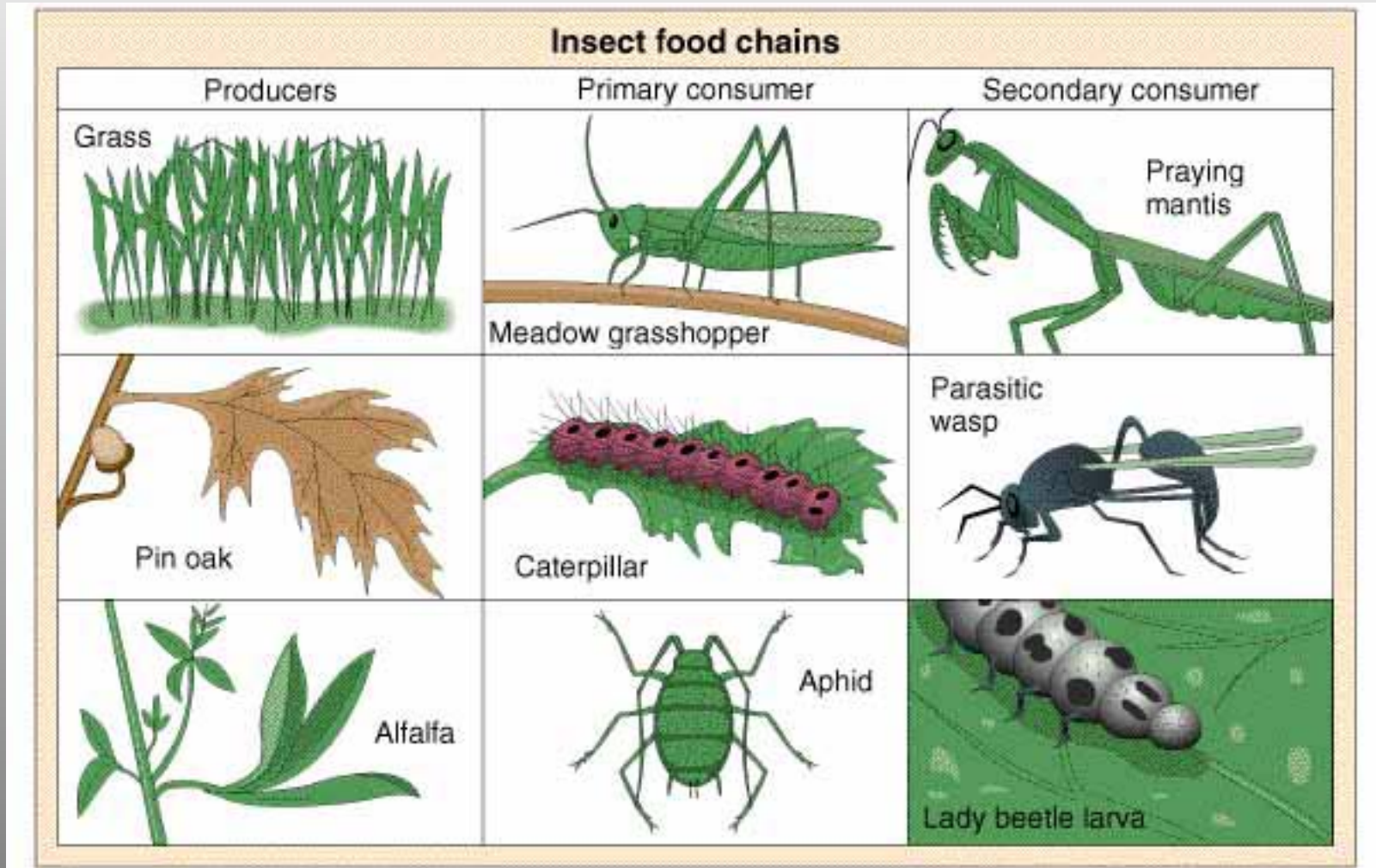
Analiza hranidbene mreže na Bear Island pokazala je da su hranidbeni odnosi čak i u tako jednostavnim zajednicama složeni i teški za proučavanje (Summerhayes i Elton, 1923)



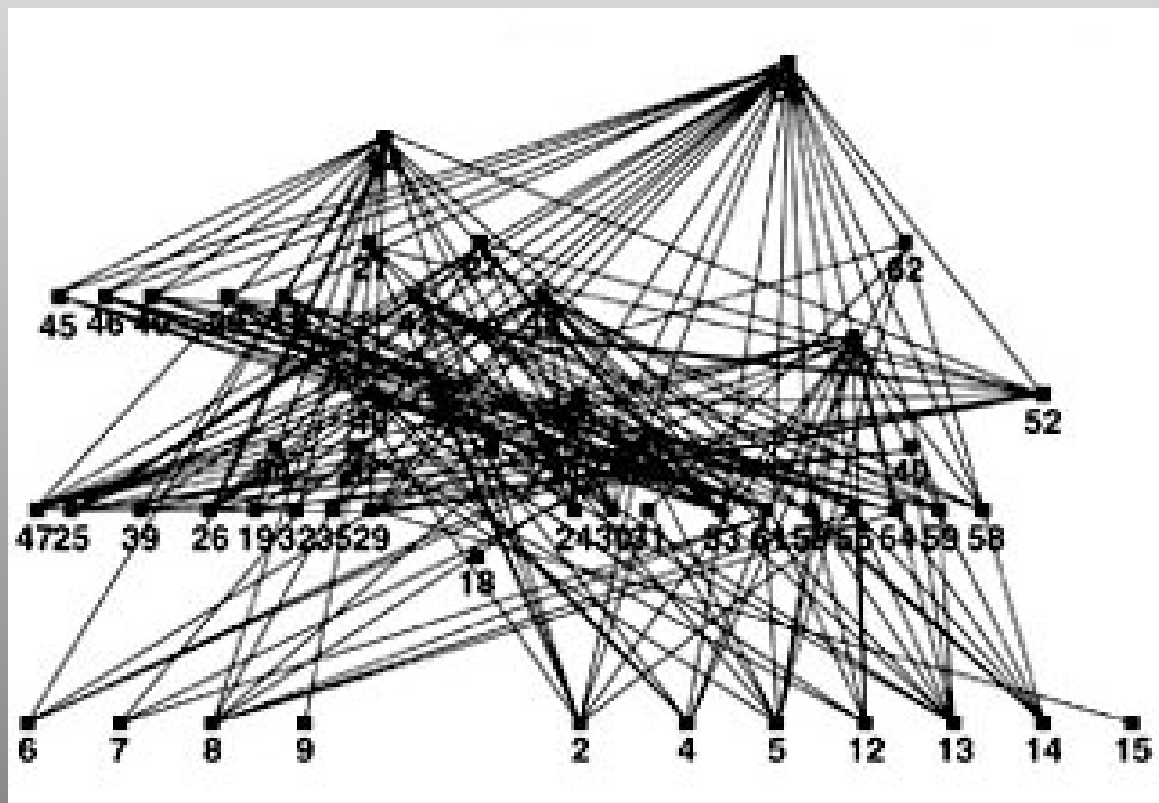
Hranidbena mreža u Beaufortovom moru u proljeće



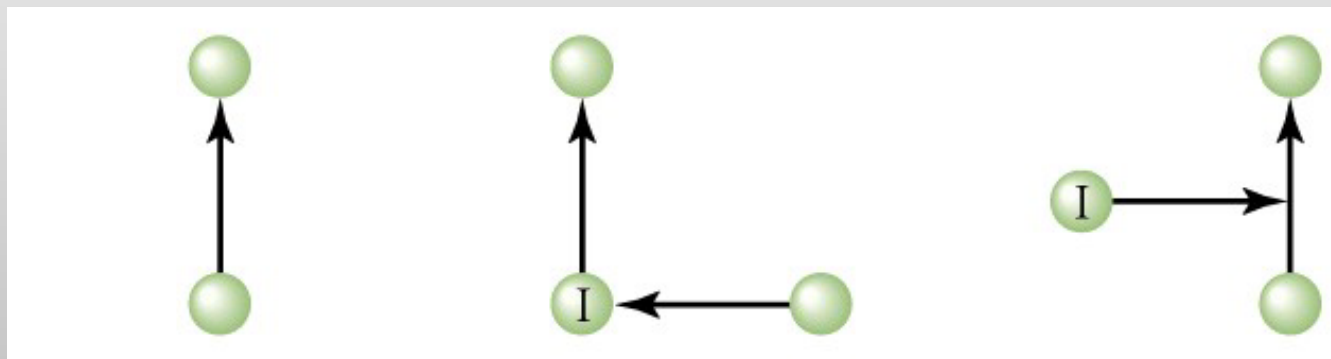
Hranidbeni lanci kod kukaca



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



II. Analitička faza



Kako struktura hranidbene mreže i priroda hranidbenih interakcija utječu na dinamiku, stabilnost i trajnost zajednica

Važnost indirektnih interakcija u hranidbenim mrežama

Utjecaj koji predator vrši na svoj plijen je **direktan**. Međutim, predator koji npr. jede herbivora utječe i na biljke kojima se taj herbivor hrani; utječe na druge predatore i parazite koji se hrane tim herbivorom; utječe na kompetitore herbivora; te na još mnoge druge vrste koje su međusobno kroz hranidbene interakcije povezane sa svim ovim vrstama. Te utjecaje nazivamo **indirektnim**.

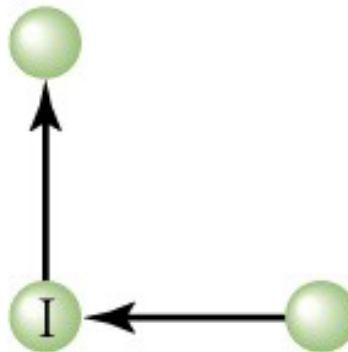
Direktne i indirektne interakcije

Direct Interaction

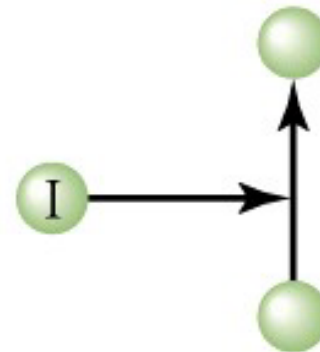


Direktne interakcije su one koje uključuju direktni fizički kontakt (npr. predacija, neki oblici kompeticije)

Indirect Interactions



Interaction
chain

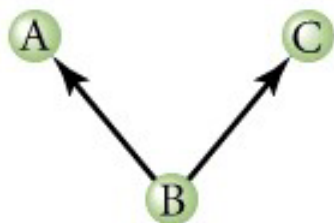


Interaction
modification

Indirektne interakcije uključuju intermedijarne vrste (I) koje mogu biti dio interakcijskog lanca, ili mogu modificirati direktne interakcije

Primjeri jednostavnih indirektnih interakcija

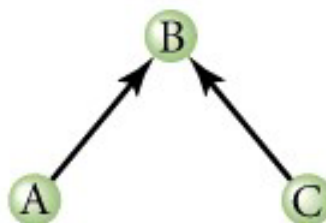
Interspecific competition



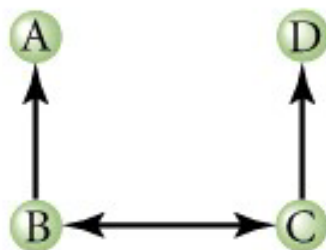
Trophic cascade



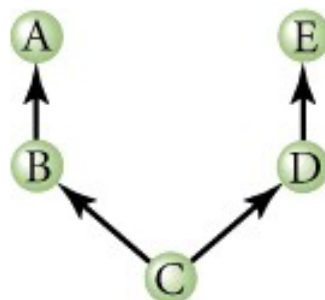
Apparent competition



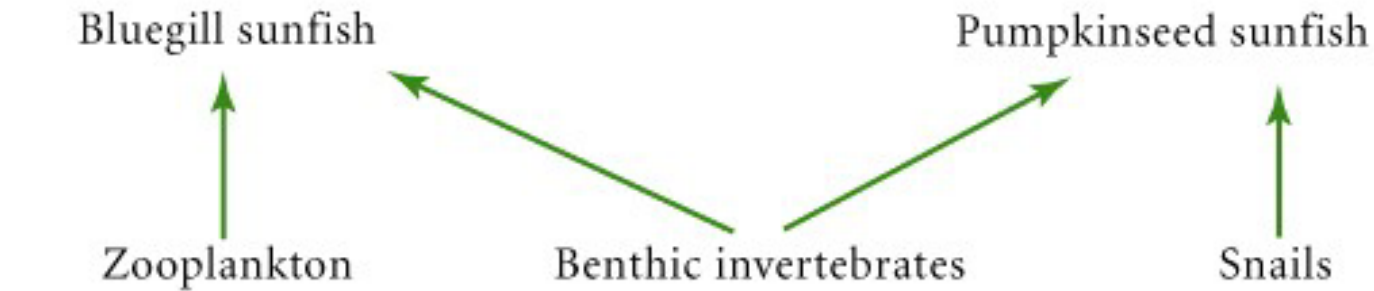
Indirect mutualism (interference)



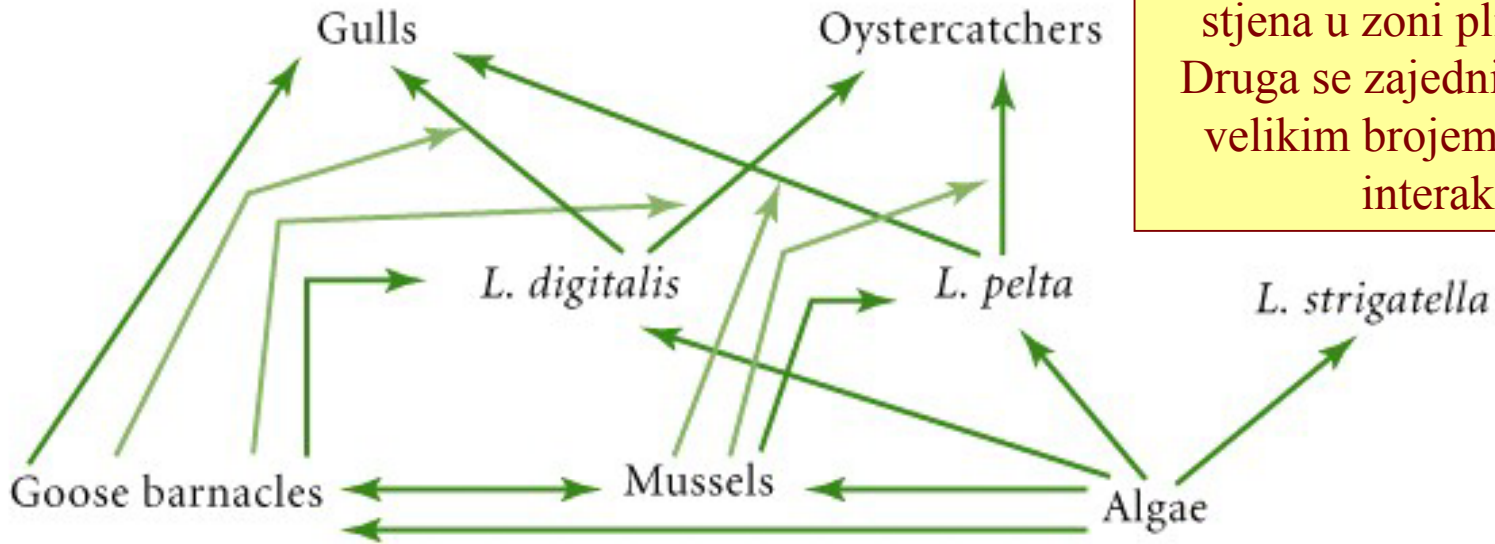
Indirect mutualism (exploitation)



Indirektni utjecaji u prirodi su svakako daleko složeniji od ovih jednostavnih primjera. Međutim, čak je i ovako jednostavne indirektno interakcije teško detektirati bez opsežnih eksperimenata.



(a) Midwestern lake



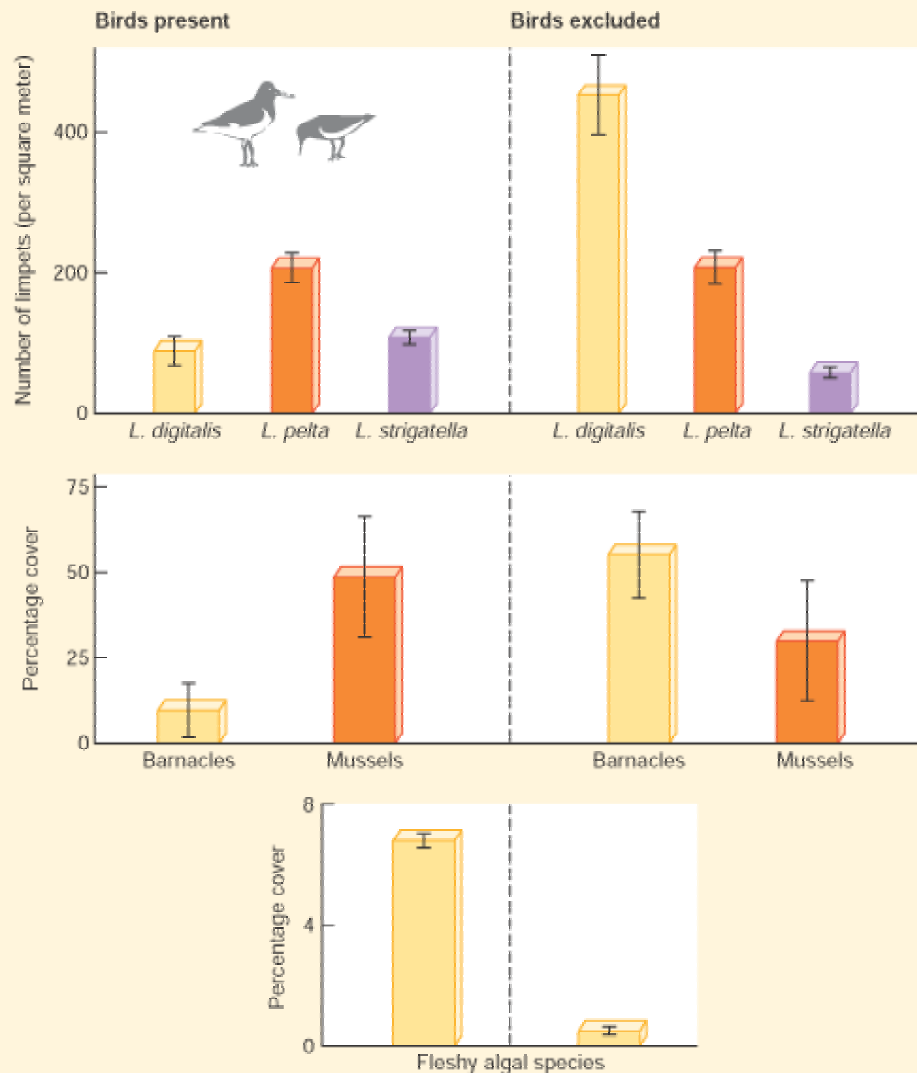
(b) Rocky intertidal

Interakcije u dvije zajednice (a) zajednici jezera i (b) zajednici stijena u zoni plime i oseke. Druga se zajednica odlikuje s velikim brojem indirektnih interakcija

Neočekivani utjecaji

Kada se iz zajednice ukloni predator ili kompetitor, očekujemo da će porasti abundancija plijena odnosno drugog kompetitora. Međutim, ponekad se dogodi neočekivani efekt, te se populacija plijena odnosno drugog kompetitora smanji. Ovakav rezultat sugerira da su indirektne interakcije u hranidbenoj mreži važnije od direktnih

Kada su bile uklonjene ptice, ukupni broj lupara (rod *Lottia*) je porastao na račun dagnji, dok se količina alga znatno smanjila. Eliminacija ptica nije imala isti utjecaj na sve tri vrste lupara. Najviše je porasla abundancija vrste *L. digitalis* koja je superiorni kompetitor. Vrstu *L. strigatella* je inferiorni kompetitor, dok se abundancija vrste *L. pelta* nije bitnije povećala jer se ta vrsta uglavnom pričvršćuje na dagnje.



Temeljne ili ključne vrste

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

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

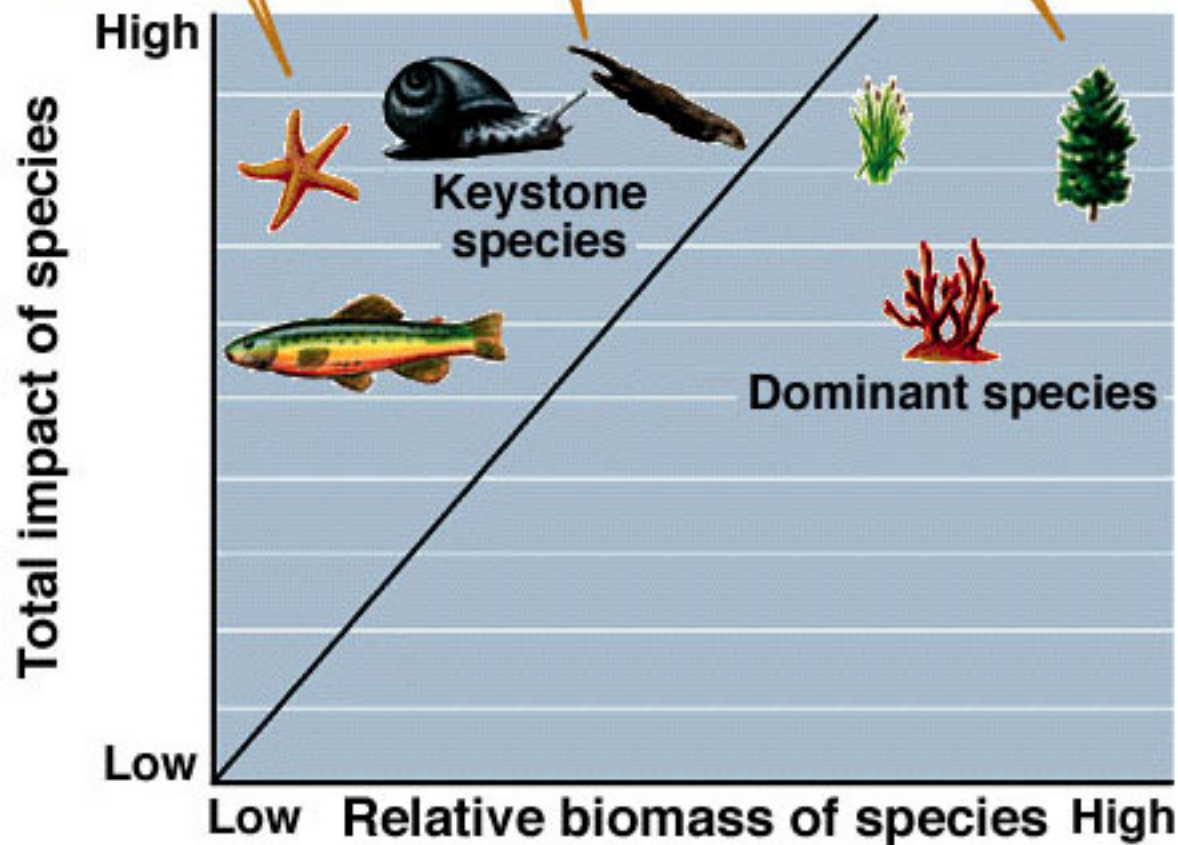
Keystone Species Defined

Species with low biomass but large effects on community structure.

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

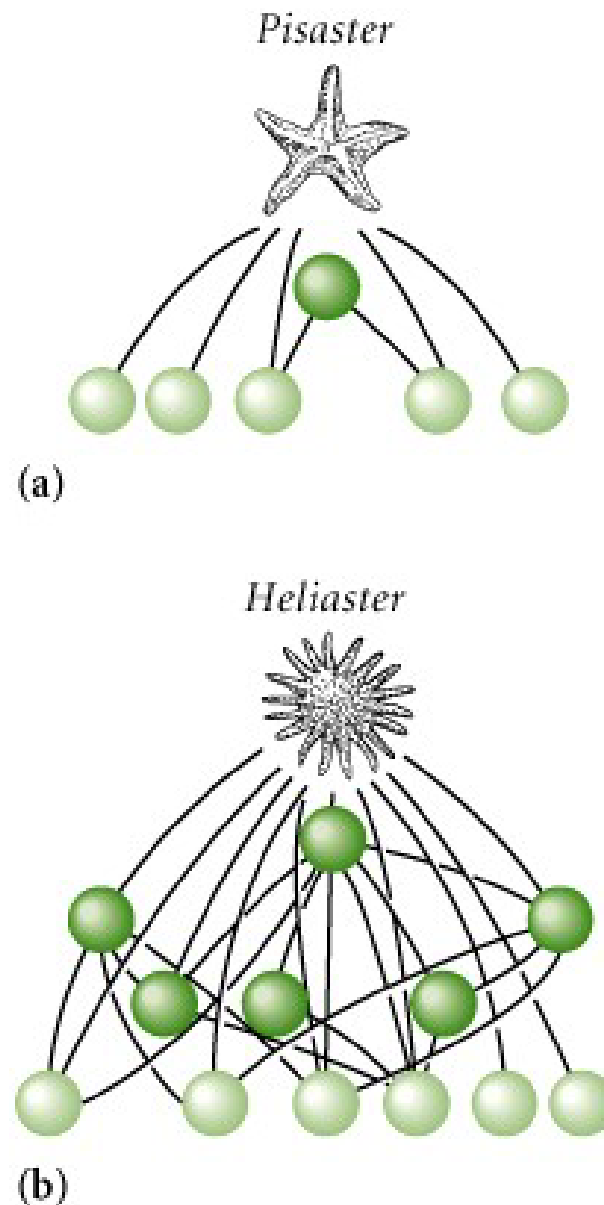
Dominant species are ones that have significant influence on community structures by virtue of high biomass.

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



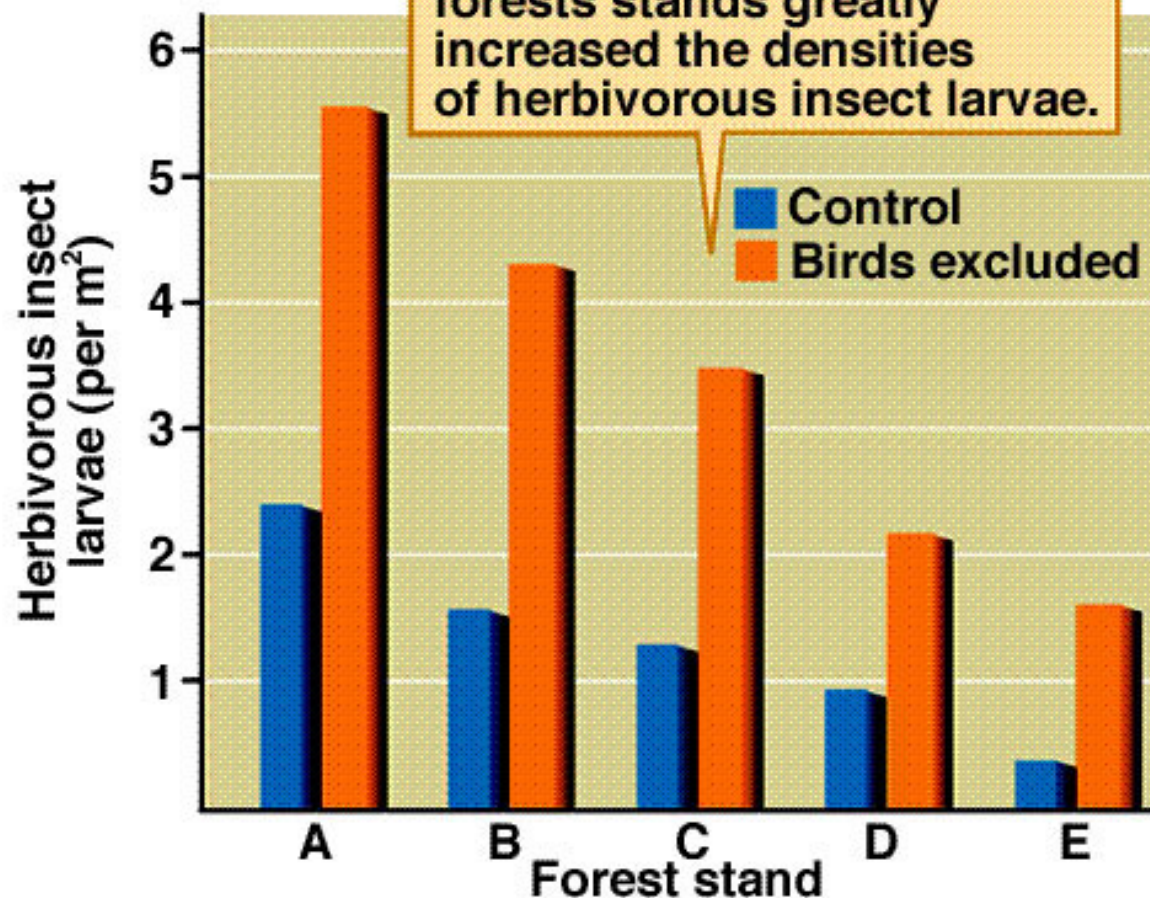
Paine (1966) je na primjeru dviju zajednica hridinastih obala pokazao ključnu ulogu vršnih (top) predatora u regulaciji strukture ovih zajednica. U obje su zajednice vršni predatori bile zvjezdače (rod *Pisaster* na hridinastim obalama države Washington; te rod *Heliaster* na obala sjevernog dijela Kalifornijskog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

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



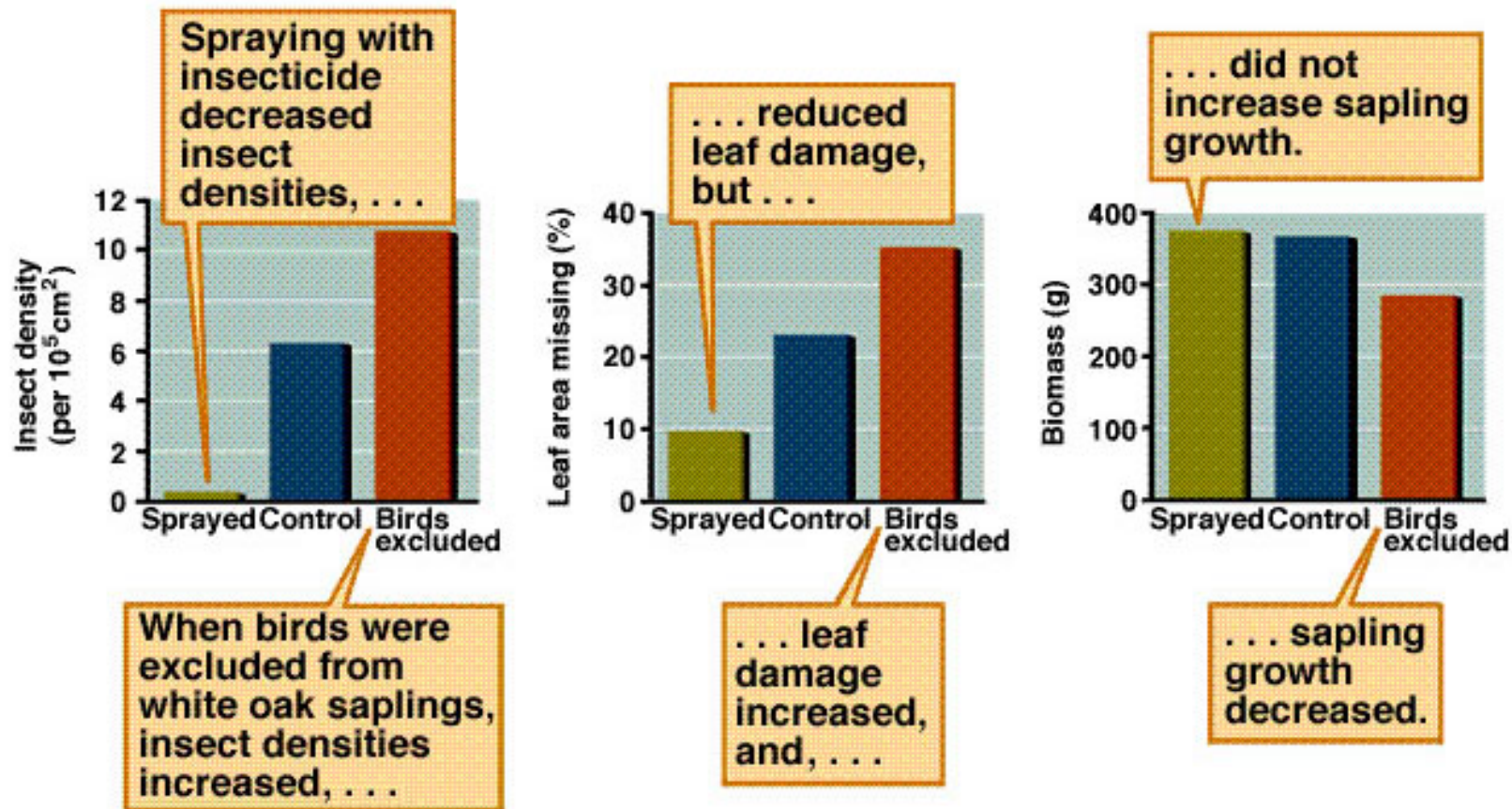
Birds & Insects

Excluding birds from bilberry plants in several forest stands greatly increased the densities of herbivorous insect larvae.



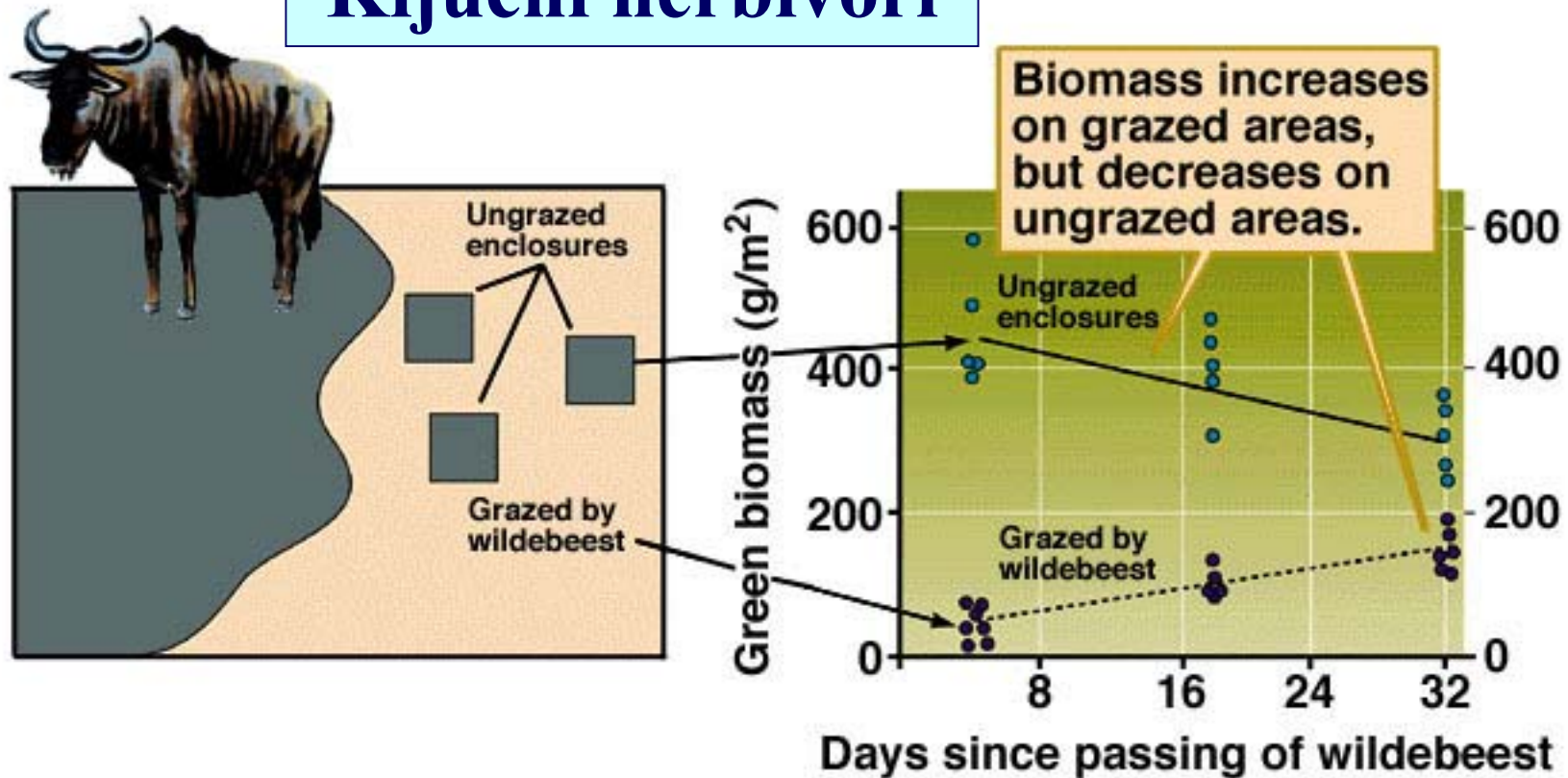
Uklanjanje ptica sa nasada kupina značajno je povećalo broj herbivornih kukaca

Effect of Birds on a Food Web



Uklanjanje ptica iz zajednice u šumi bijelog hrasta rezultiralo je povećanjem gustoće herbivornih kukaca, povećanim oštećenjem listova, te smanjenim rastom mladica

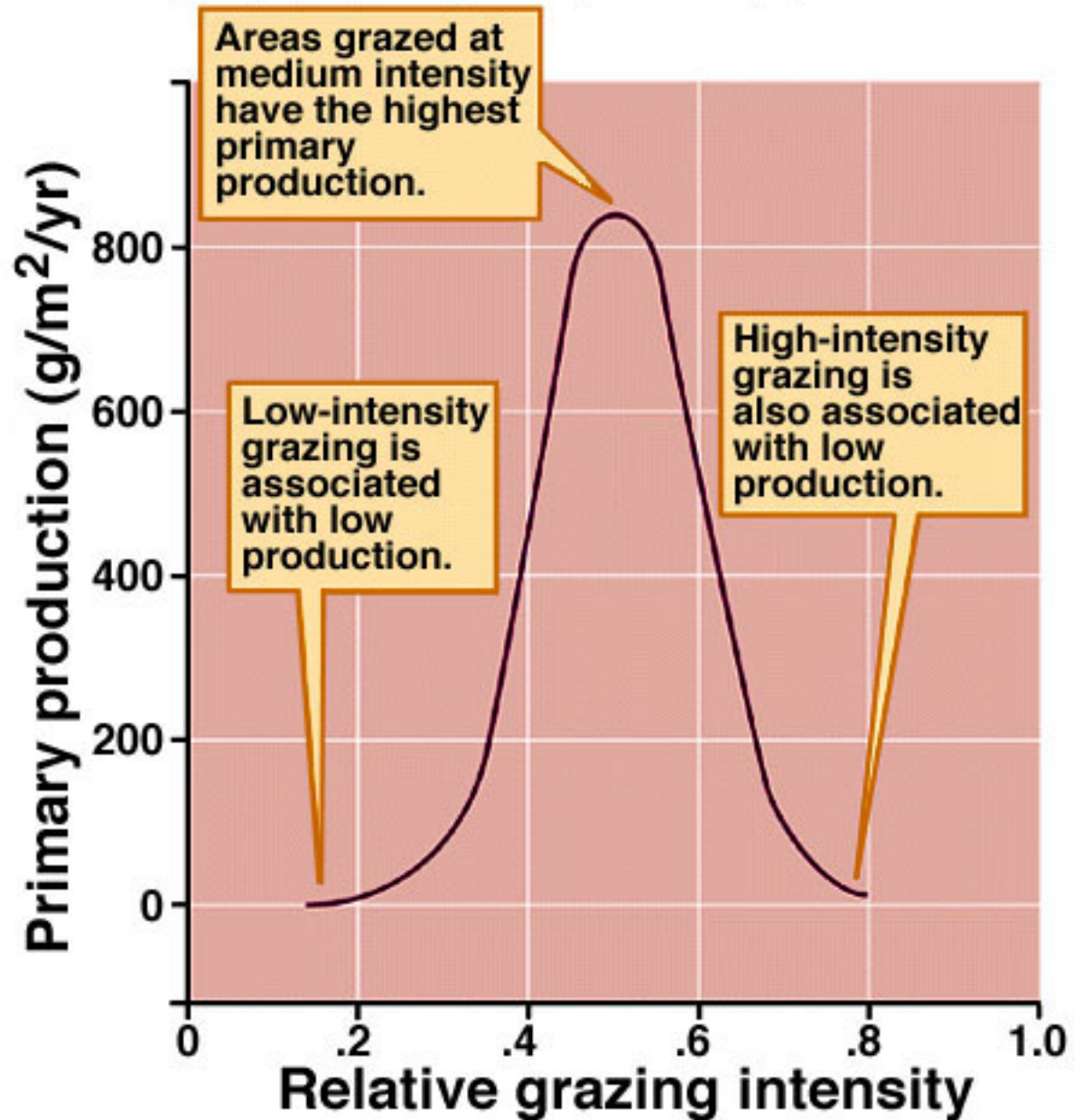
Ključni herbivori



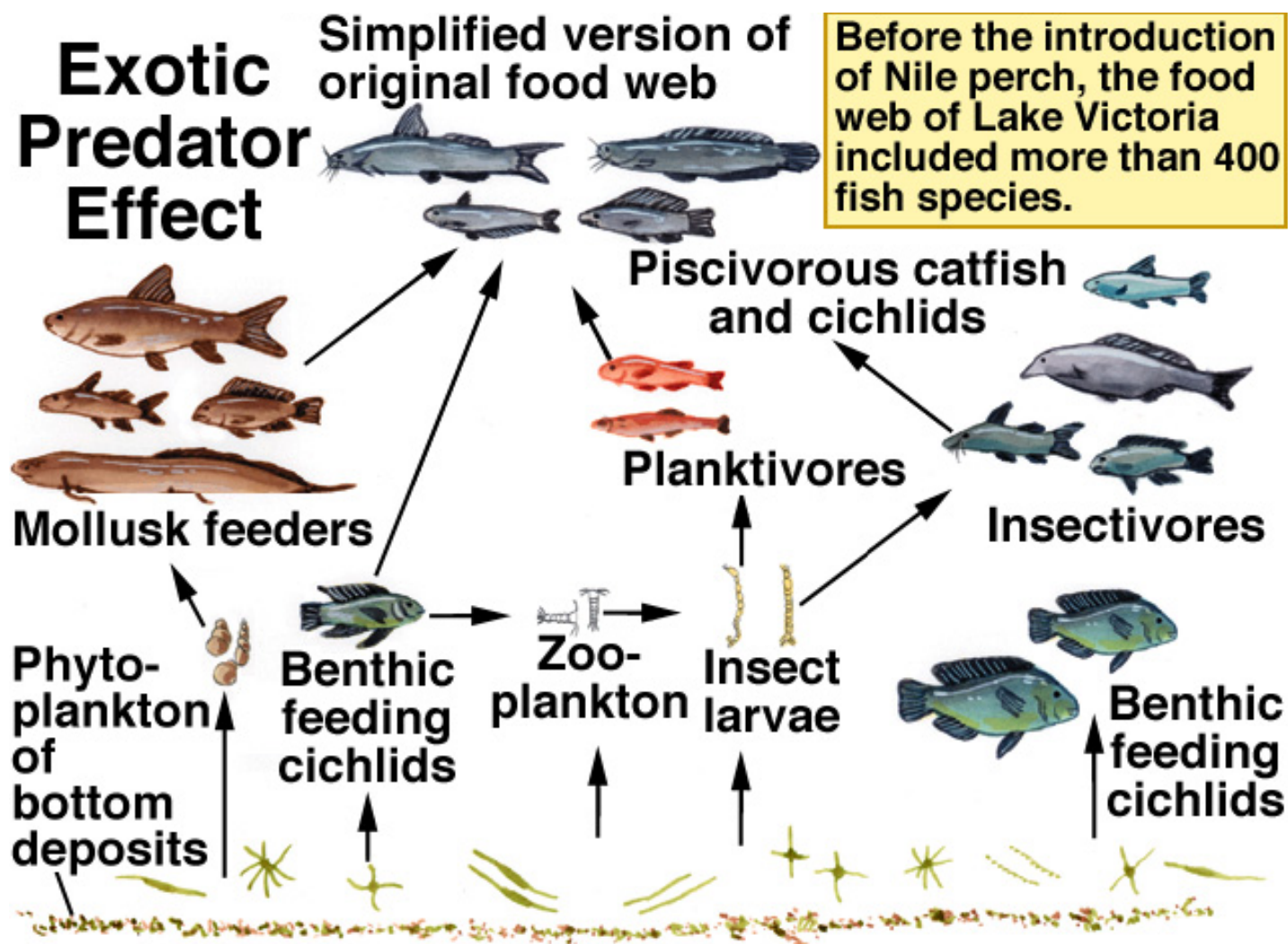
U afričkim savanama veliki herbivori poput gnuu imaju ključnu ulogu za primarnu proizvodnju. Na područjima gdje su gnuovi pasli travu primarna proizvodnja je znatno veća u odnosu na područja gdje nije bilo pašnje. Povećanje rasta trava kao odgovor na grazing naziva se **kompenzacijski rast** a mehanizmi koji stoje u pozadini ovog rasta su smanjena stopa respiracije usljed niže biljne biomase, smanjeno samozasjenjivanje, te veća količina raspoložive vode kao posljedica smanjene površine lišća (smanjena transpiracija)

Grazing & Primary Production

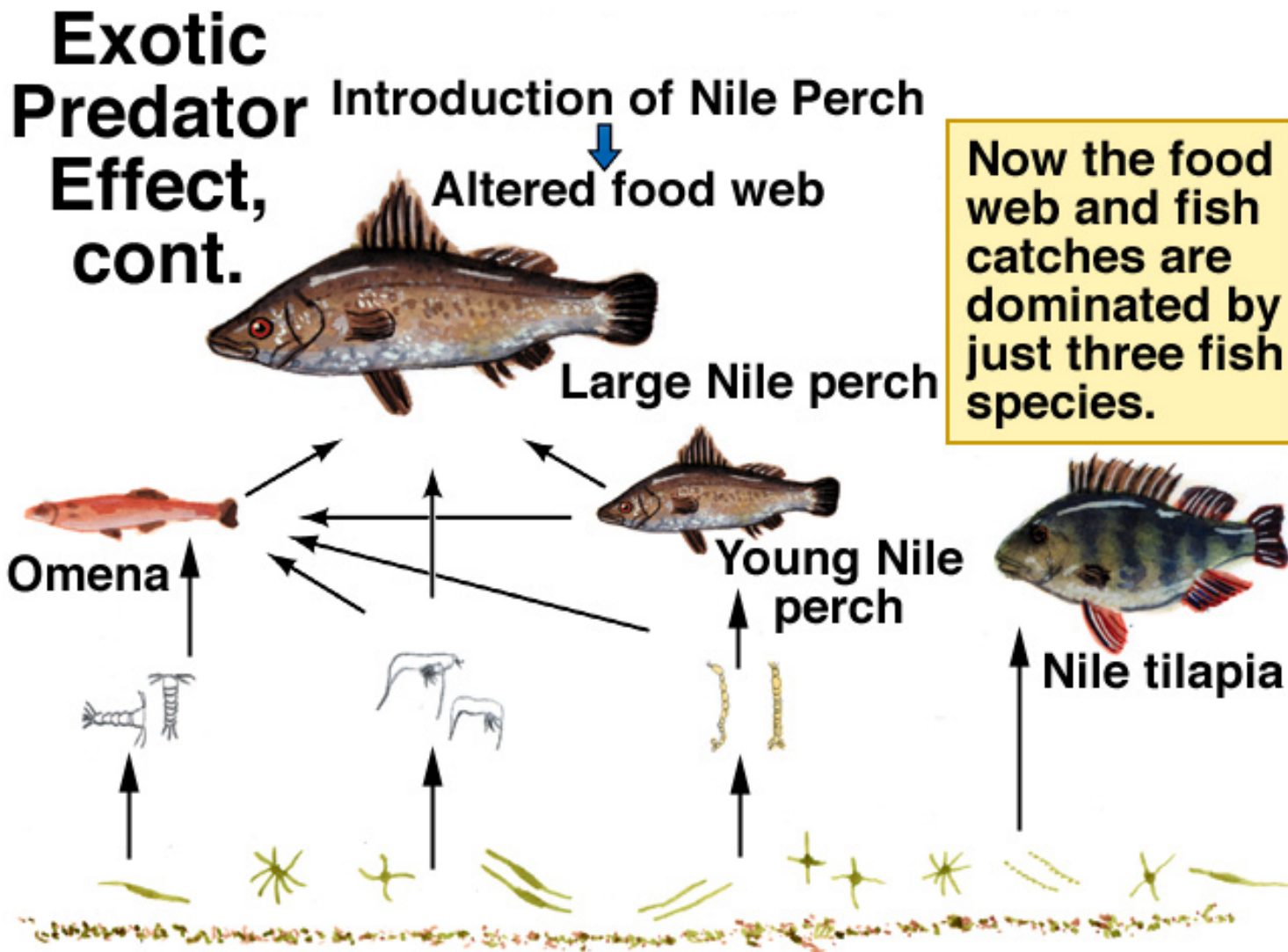
McNaughton (1976) je pokazao da je kompenzacijski rast bio najveći kod umjerenog inteziteta grazinga



Unošenje egzotičnih (alohtonih) predatora...



... može značajno promijeniti strukturu hranidbene mreže i smanjiti broj vrsta



Top-down i bottom-up kontrola

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

Važnost broja trofičkih razina

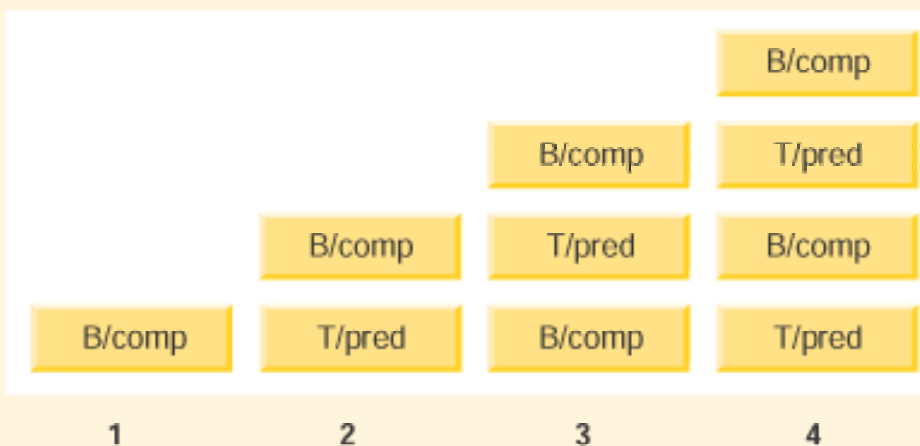
Dodatkom svake trofičke razine kao dominantan proces kontrole prve trofičke razine (biljaka) izmjenjuju se bottom-up i top-down kontrola. Pored toga, do izmjene ovih dvaju tipova kontrole dolazi vertikalnim gibanjem duž trofičkih razina

Secondary carnivore

Primary carnivore

Herbivore

Plant



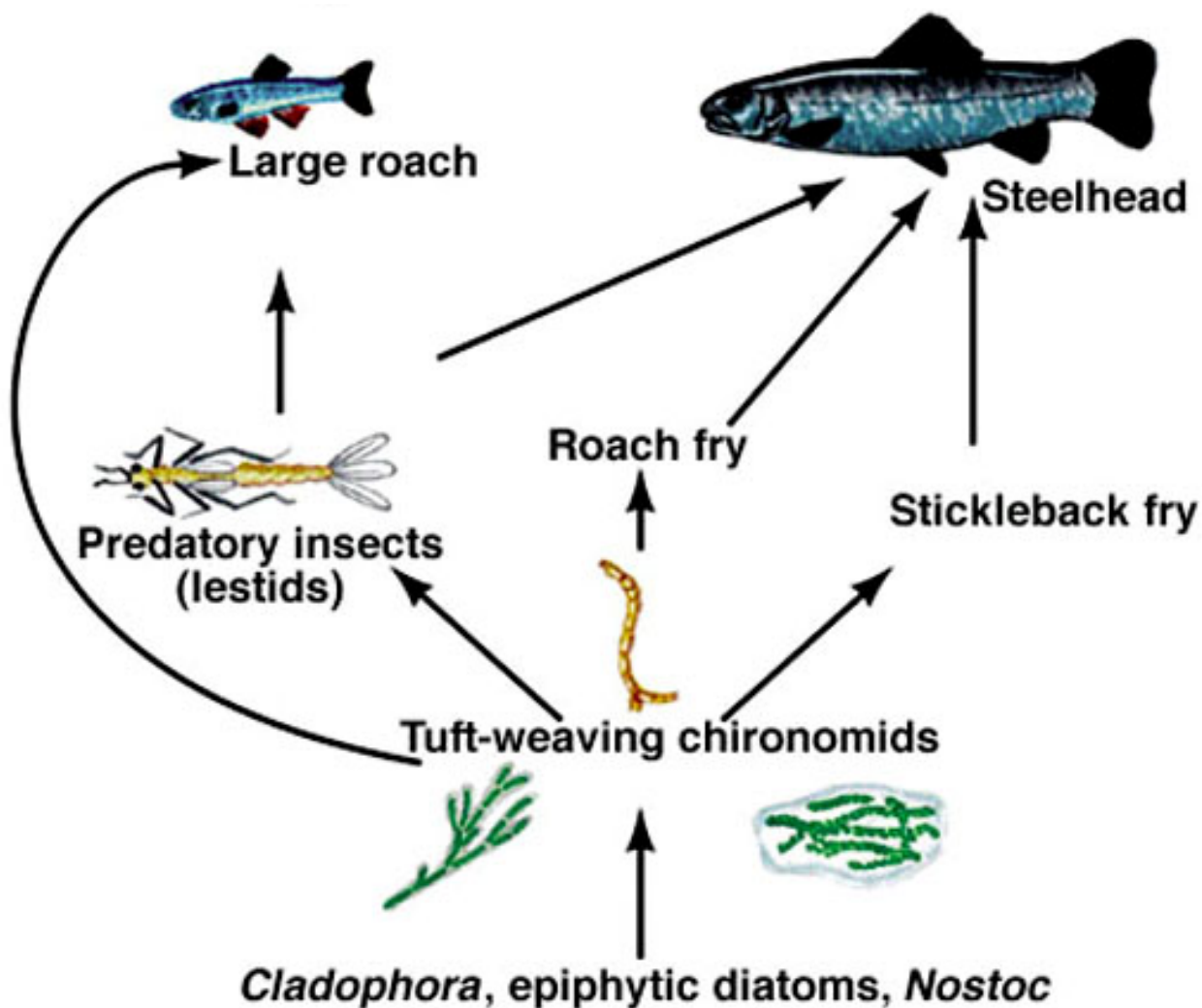
Kod sustava s 4 trofičke razine biljke i primarni karnivori su pod dominacijom top-down kontrole, dok su herbivori i sekundarni karnivori pod dominacijom bottom-up kontrole

U hipotetskoj zajednici sa samo jednom trofičkom razinom (biljke) bit će prisutna bottom-up kontrola (hranjiva, svjetlo), dok će kompeticija biti dominantna populacijska interakcija

Sustav s dvije trofičke razine pokazuje jasno izraženu top-down kontrolu niže trofičke razine, s predacijom kao dominantnim mehanizmom

U sustavima s tri trofičke razine biljke su izložene bottom-up kontroli, a oslobođene su od snažnog grazinga zbog snažnog pritiska kojeg herbivori trpe od predatora

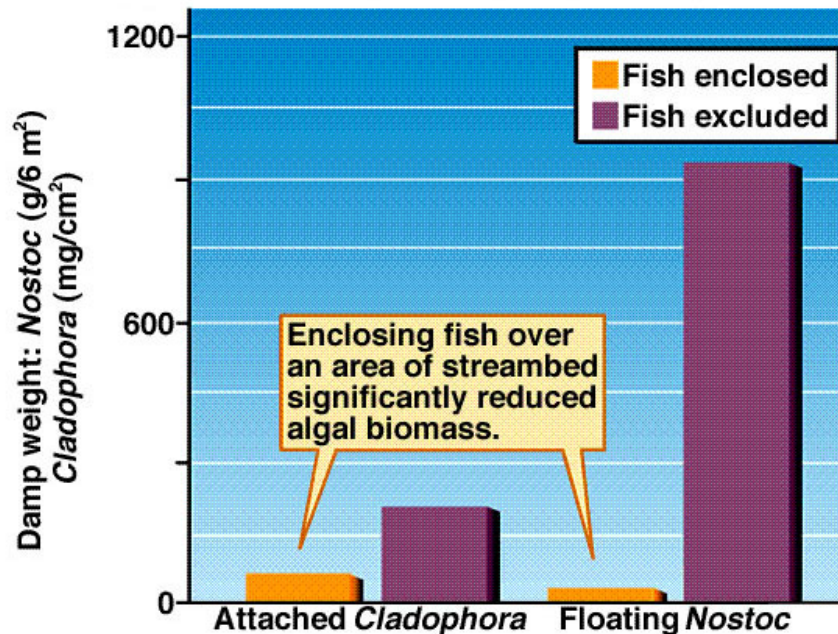
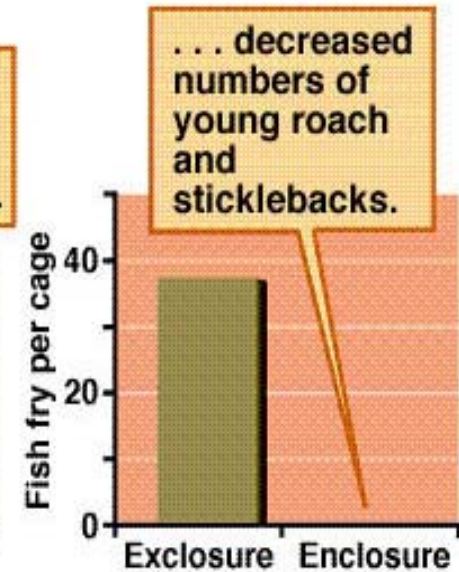
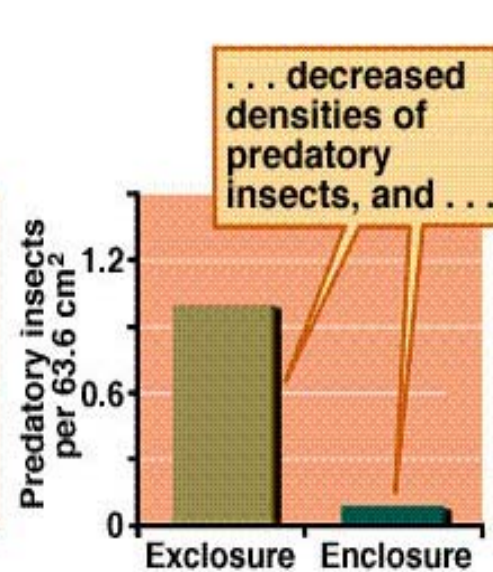
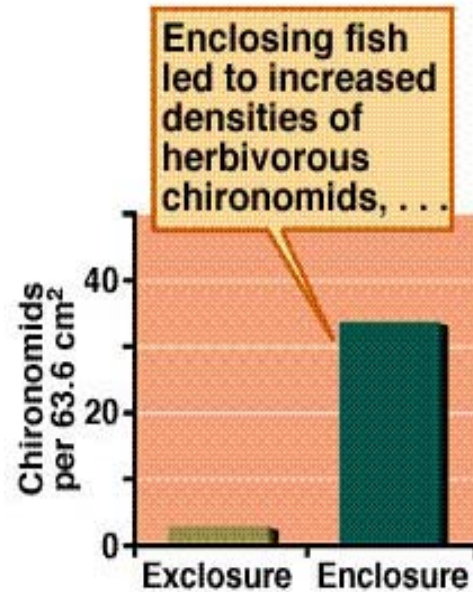
Riba (steelhead) kao ključna vrsta u hranidbenoj mreži u rijeci Eel (sjeverna Kalifornija)



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

M. Šolić: Osnove ekologije

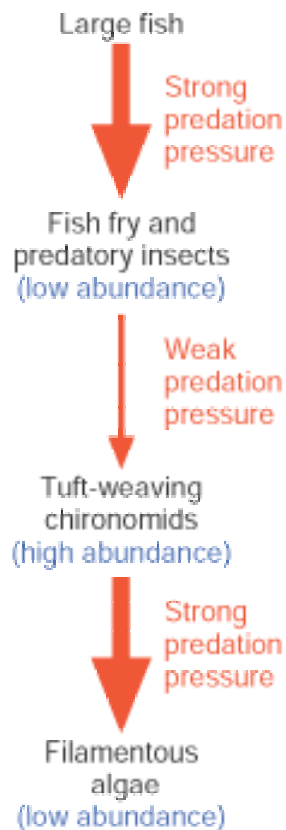
Kada su prisutne, ribe smanjuju gustoću predatorskih kukaca i riblje mlađi, što povećava gustoću njihovog plijena, a to su herbivorni chironomidi...



... što smanjuje biomasu alga

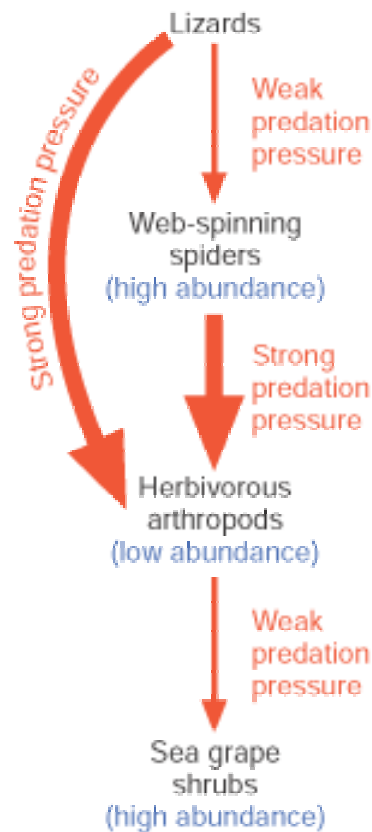
Zajednica u rijeci Eel

(a)



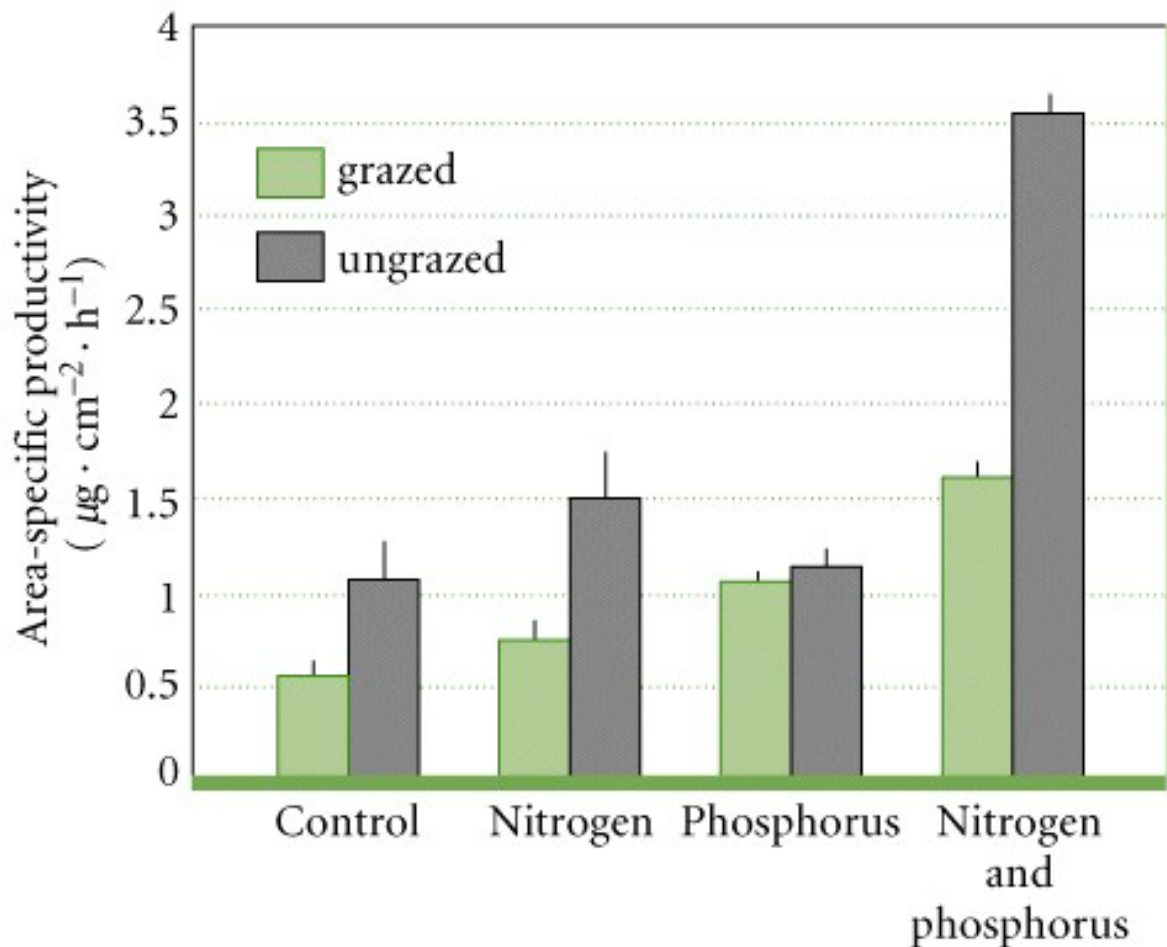
Kopnena zajednica na Bahamima

(b)



Za razliku od zajednice u rijeci Eel, u kopnenoj zajednici koja također ima 4 trofičke razine (biljke, herbivorni kukci, predatorski pauzi i gušteri) prisustvo najviših predatora nije vodilo k redukciji biomase biljaka, zbog toga što su gušteri vršili snažniji pritisak na herbivorne kukce nego na pauke (omnivornost), pa je ovaj sustav funkcionirao kao da ima tri trofičke razine

Primarna proizvodnja u zajednici je rezultat simultanog djelovanja bottom-up i top-down kontrole



Utjecaj dodatka hranjiva i grazinga od strane vodenih puževa na primarnu proizvodnju riječnog perifitona. Dodatak hranjiva povećavao je proizvodnju, ali je ta proizvodnja bila uvijek manja kada je perifiton bio izložen grazingu.

Kakav je svijet?

(gledano kroz prizmu top-down i bottom-up kontrole)

“Svijet je zelen”

Hairston et al. (1969) su upotrijebili sintagmu “svijet je zelen” da bi promovirali top-down pristup u regulaciji strukture zajednica. Oni smatraju da se biljna biomasa na Zemlji akumulira zbog toga što predatori uspješno kontroliraju herbivore

“Svijet je trnovit i lošeg je okusa”

Murdoch (1966) je odbacio ideju da su ekosistemi “zeleni” zato što predatori kontroliraju herbivore. Prema Murdochu “svijet je zelen” zato što su biljke razvile fizičku i kemijsku obranu koja otežava herbivornost, a ne zato što su herbivori ograničeni predatorima

“Svijet je bijel”

Oksanen (1988) navodi da je u ekstremno neproduktivnim (“bijelim”) ekosistemima (pustinje, polarna područja) grazing vrlo slab jer nema dovoljno biljne hrane koja bi podržala populaciju herbivora

“Svijet je žut”

Između ekstremnih “zelenih” i “bijelih” ekosistema nalaze se “žuti” ekosistemi u kojima su biljke ograničene grazingom herbivora zbog toga što herbivora nema tako puno da bi mogli podržati veće populacije predatora

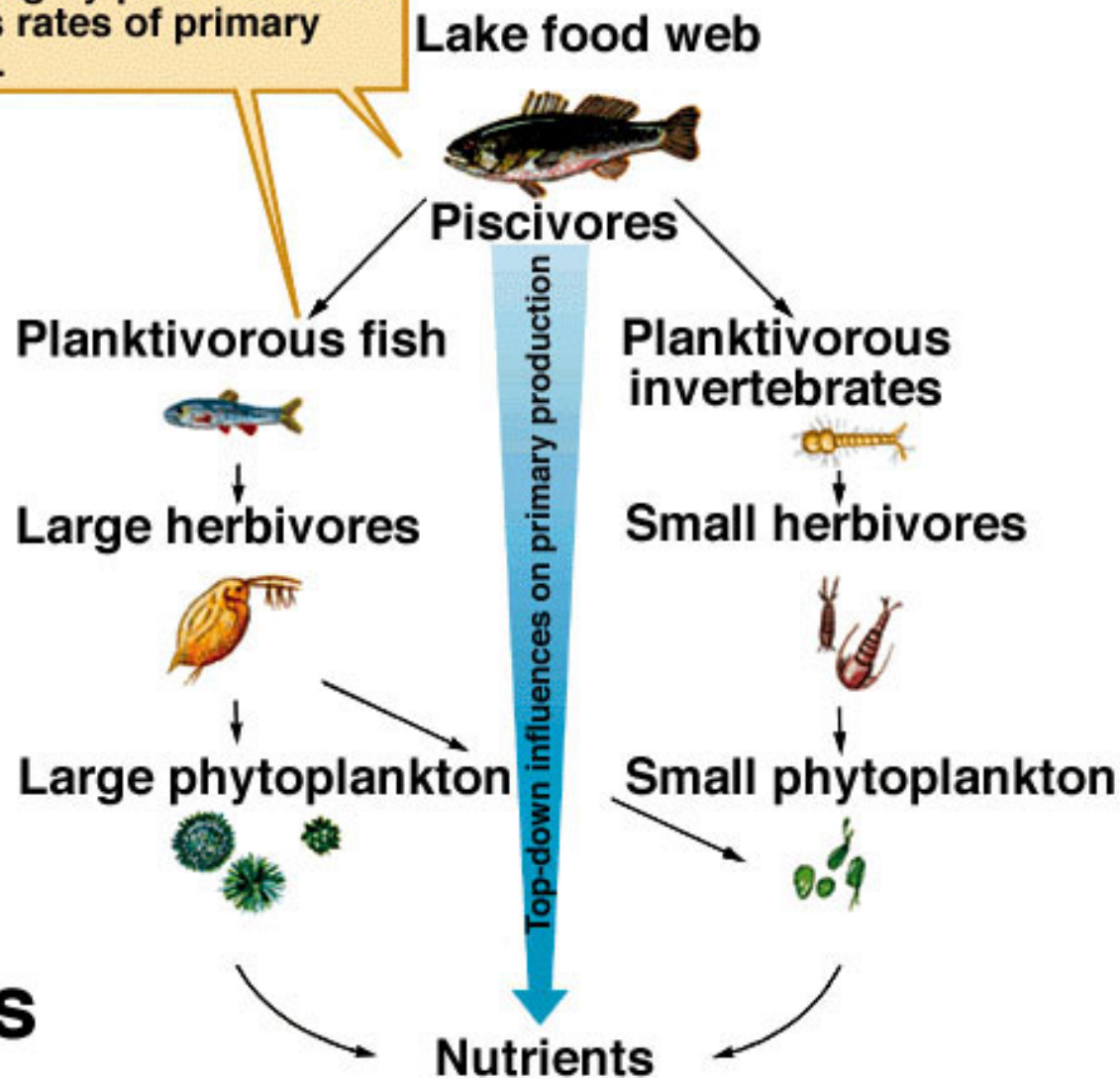
“Trofičke kaskade”

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

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

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

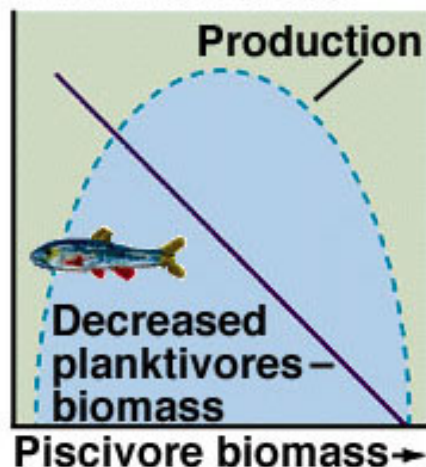
Trophic Cascade Hypothesis



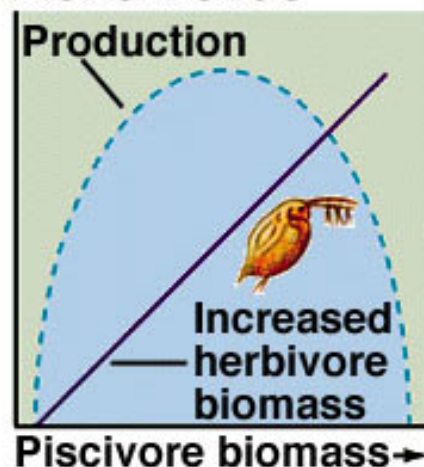
Porast biomase vršnih predatora imao je za rezultat smanjenje biomase planktivora, povećanje biomase herbivora, te smanjenje biomase fitoplanktona

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

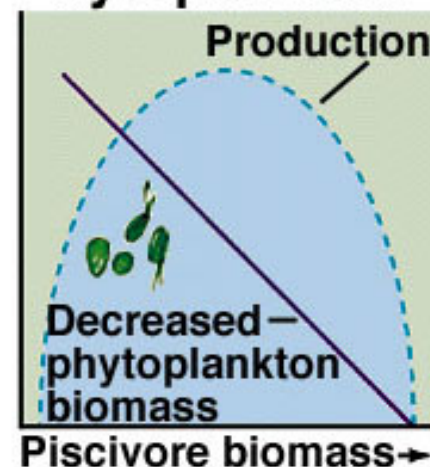
Planktivores



Herbivores

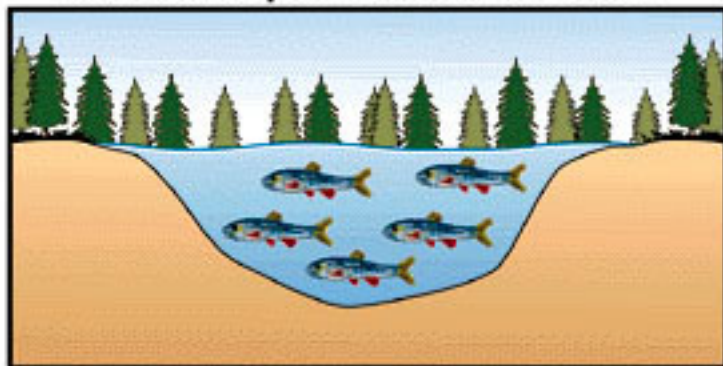


Phytoplankton

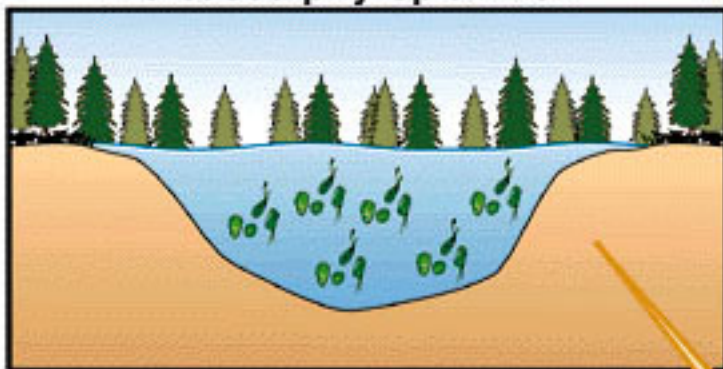


**Smanjenje biomase vršnih
predatora**

Reduced piscivore (bass) biomass
Increased planktivore biomass

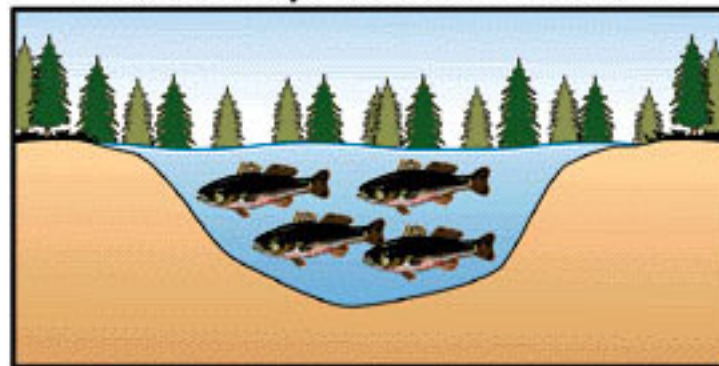


Decreased herbivores
Increased phytoplankton

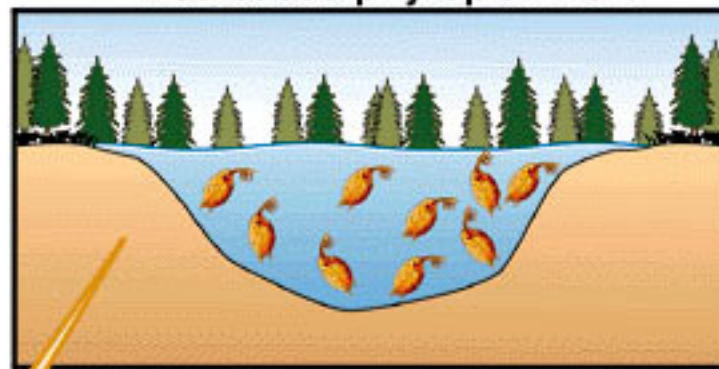


**Povećanje biomase vršnih
predatora**

Increased piscivore (bass) biomass
Decreased planktivore biomass



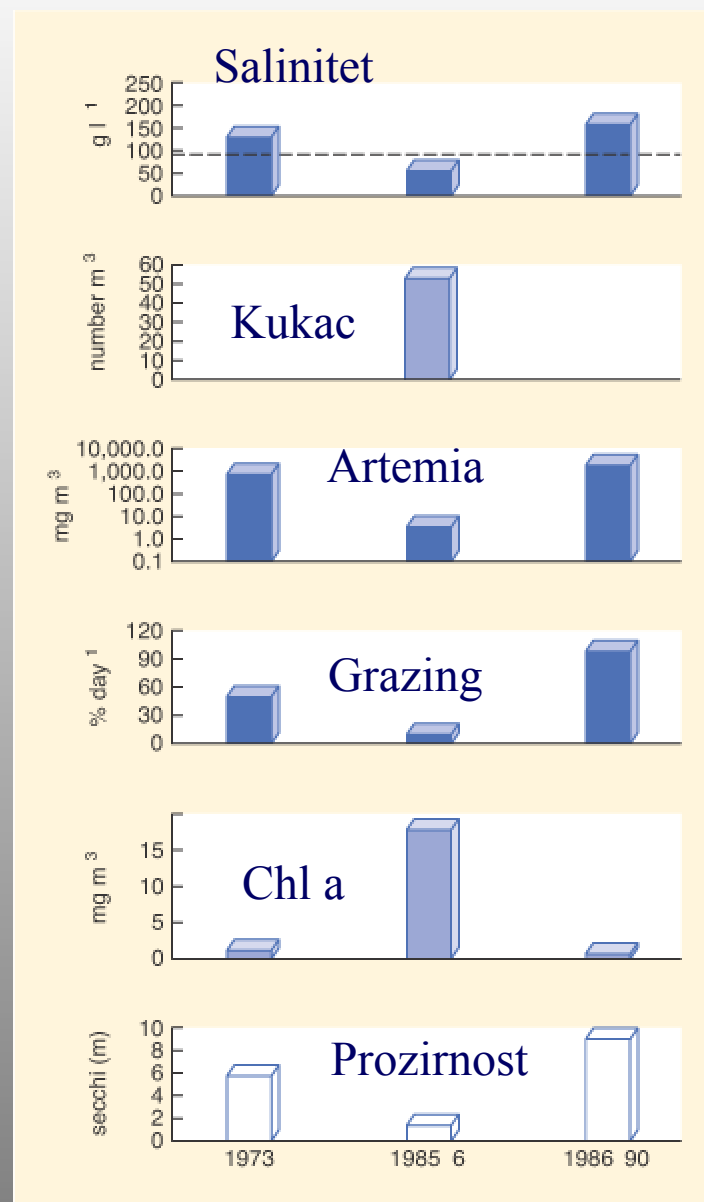
Increased herbivores
Decreased phytoplankton



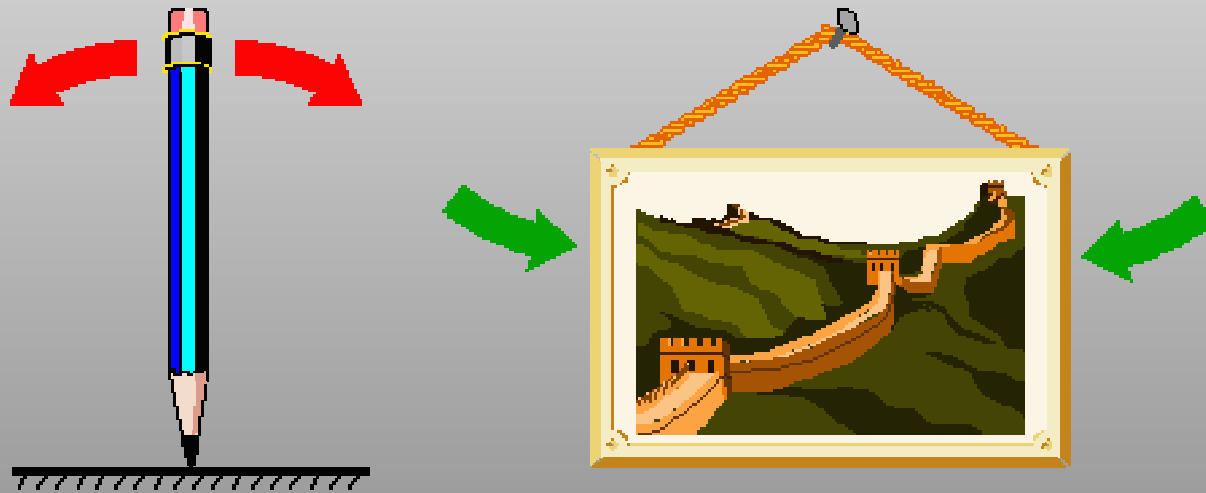
Responses

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

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



Stabilnost zajednica



Stabilnost zajednice: definicije

Najjednostavnija definicija stabilnosti bila bi da je to odsutnost promjena. Preneseno na zajednice, stabilnost bi bila opiranje promjenama unatoč poremećajima koji imaju tendenciju izazivanja promjena. Stabilnost zajednica ima nekoliko aspekata:

- I.**
 - 1. Otpornost (engl. Resistance)** – sposobnost zajednice da se odupre izbacivanju iz postojećeg stanja
 - 2. Elastičnost (engl. Resilience)** – brzina kojom se zajednica vraća u prvobitno stanje nakon što je iz njega izbačena
- II.**
 - 1. Krhkost (engl. Fragility)** – zajednica je stabilna jedino unutar uskog raspona uvjeta u okolišu, ili za vrlo ograničeni raspon karakteristika vrsta
 - 2. Izdržljivost (engl. Robustness)** – zajednica je stabilna unutar vrlo širokog raspona uvjeta u okolišu i karakteristika vrsta
- III.**
 - 1. Lokalna stabilnost** – predstavlja tendenciju zajednice za vraćanjem u prvobitno stanje nakon što je bila izložena malom poremećaju
 - 2. Globalna stabilnost** – predstavlja istu tendenciju ali nakon što je zajednica bila izložena velikom poremećaju

Tipovi stabilnosti



Otpornost – Elastičnost

Krhkost – Izdržljivost

Lokalna – Globalna

Terminologija hranidbenih mreža

Parametar	Oznaka	Objašnjenje
Broj noda (vrsta ili trofičkih vrsta)	S	
Broj veza u hranidbenoj mreži	L	
Maksimalno mogući broj veza		$S(S - 1)/2$
Gustoća veza (engl. Linkage density)	L/S	Prosječan broj veza po nodu (vrsti ili trofičkoj vrsti)
Povezanost (engl. Connectance)	C	Ukupni broj veza u mreži podjeljen s maksimalno mogućim brojem veza $C = L / [S(S-1)/2]$
Dužina lanca		Broj veza od top predatora do bazalne vrste
Odjeljenost (engl. Compartmentation)		Podjeljenost mreže u odjeljke (skupine vrsta) gdje su interakcije između vrsta unutar odjeljaka jače od interakcija između odjeljaka

Snaga hranidbenih interakcija

Paine (1992) sugerira potrebu mjerenja snage hranidbenih interakcija. Paine snagu interakcija izražava kao indeks (I) i matematički ga izražava kao:

$$I = (D_p - D_0)/D_p P$$

D_p – gustoća plijena kod poznate gustoće predatora

P – poznata gustoća predatora

D_0 – gustoća plijena kada je predator uklonjen

Analizirajući veliki broj hranidbenih mreža, Paine je pokazao da su mnoge interakcije između predatora i plijena slabe, ili čak pozitivne

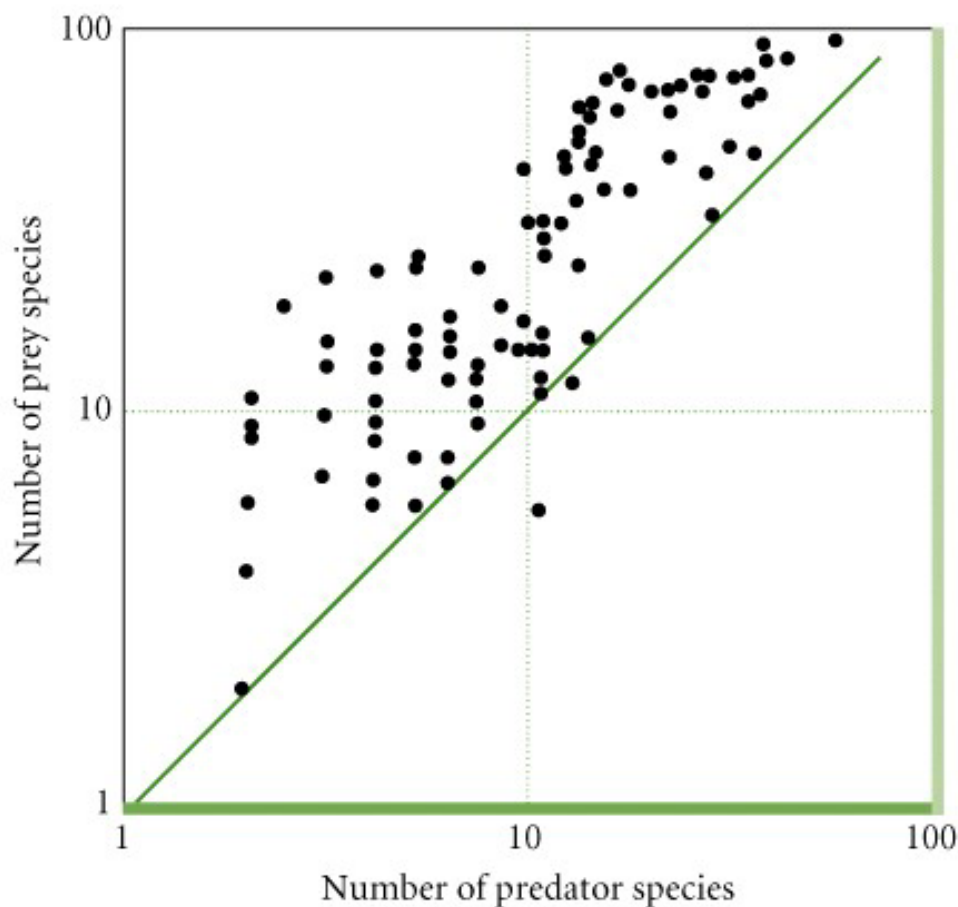
Negativna vrijednost indeksa ukazuje na negativni *per capita* utjecaj predatora na plijen, dok pozitivna vrijednost indeksa ukazuje na pozitivan utjecaj predatora na plijen, vjerojatno kroz uklanjanje kompetitorskih vrsta

Kako povećanje složenosti hranidbenih mreža utječe na njihovu strukturu

Složenost hranidbene mreže se povećava s raznolikošću (brojem vrsta), povezanošću (brojem veza), te prosječnom snagom interakcija. Pimm (1991) je naveo neka svojstva hranidbenih mreža koja proizlaze iz velikog broja studija.

1. **Broj trofičkih razina** u hranidbenim mrežama je relativno mali, što se objašnjava energetske razlozima, ili argumentom da se jednostavnije hranidbene mreže lakše oporavljaju od poremećaja)
2. Kako **broj vrsta** u hranidbenoj mreži raste, gustoća veza ostaje konstantna (dakle povezanost se smanjuje) (**hipoteza konstantnosti gustoće veza**; Pimm, 1991)

Martinez (1991) je kritizirao ovu hipotezu zbog nerealne pretpostavke da će se predator hraniti s istim brojem vrsta plijena bez obzira koliko tih vrsta ima. Prema njemu, realnije je da se predator hrani s više različitih vrsta plijena u raznolikijim zajednicama. Prema tome, s porastom broja vrsta, povezanost ostaje konstantna (**hipoteza konstantne povezanosti**)



Omjer između broja predatorskih vrsta i vrsta plijena u 92 slatkovodne hranidbene mreže. Omjer plijen:predator iznosi 2:1 za manje mreže, te 3:1 za veće hranidbene mreže

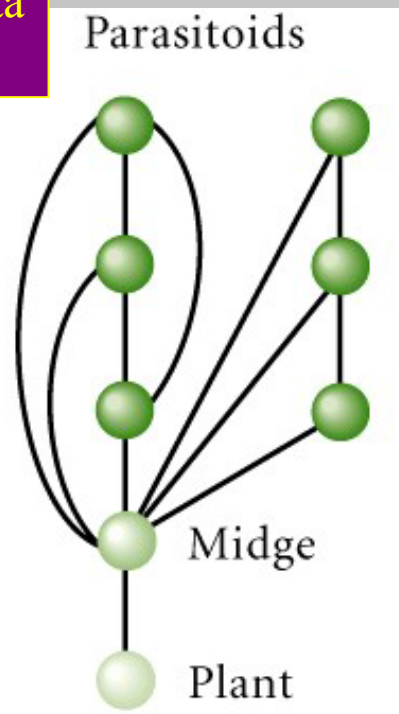
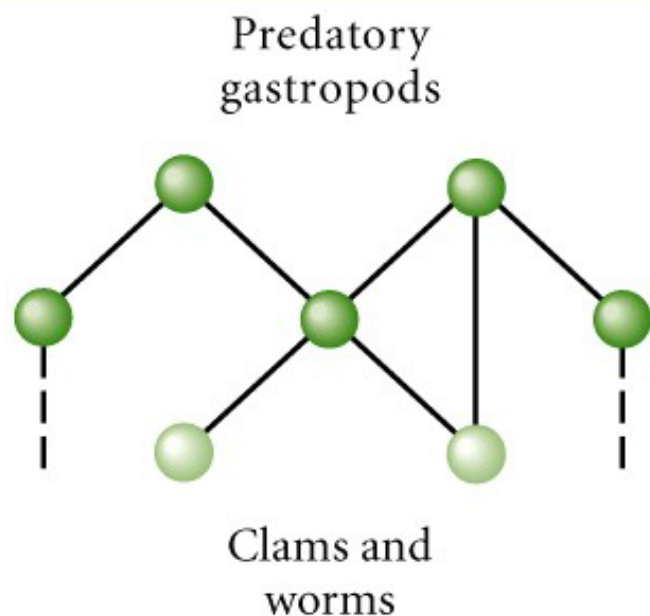
3. Proporcija između bazalnih, intermedijarnih i vršnih vrsta je relativno konstantna u hranidbenim mrežama. Hall i Raffaelli (1993) su našli da omjer između ovih skupina vrsta kreće oko **0.19 : 0.52 : 0.29**

Isto je tako i omjer između predatorskih vrsta i vrsta plijena relativno konstantan. Mithen i Lawton (1986) su našli da je taj omjer za različite zajednice slatkovodnih beskralježnjaka iznosio **0.36** predatorskih vrsta na jednu vrstu plijena

4. **Omnivornost** – Ranije se smatralo da je omnivornost relativno rijetka . Međutim detaljnije studije su pokazale da to nije točno. Polis (1991) je našao da je oko 78% vrsta u složenim pustinjским hranidbenim mrežama omnivorno. Slično je našao Martinez (1991) za brojne akvatične hranidbene mreže.

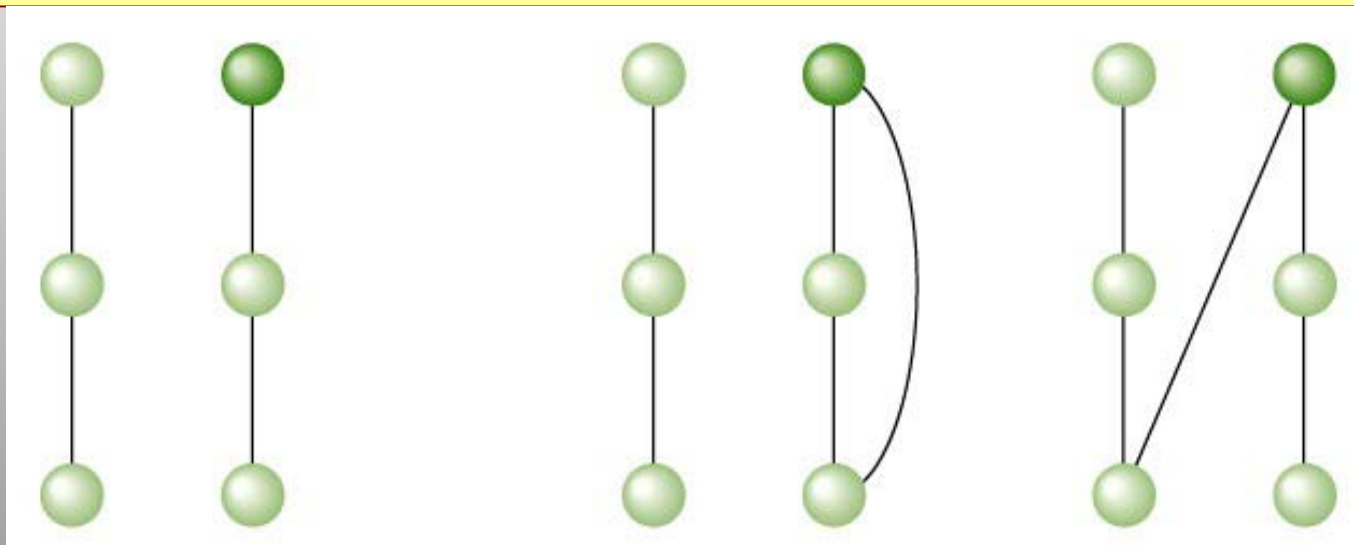
Mnogi su organizmi omnivorni zato što tijekom svog životnog razvoja mijenjaju prehranu (**prehrambena petlja**)

Dvije hranidbene mreže koje imaju sličan broj vrsta koje su organizirane u potpuno različite strukture



- (a) **Mala omnivornost** – ova mreža ima 7 vrsta i 8 veza
- (b) **Velika omnivornost** – mreža ima 8 vrsta i 12 veza

- 5. Odjeljenost** – Pimm i Lawton (1980) smatraju da je odjeljenost hranidbenih mreža relativno rijetka pojava. U ekstremnom slučaju se svaki odjeljak može promatrati kao posebna zajednica. Podjela u odjeljke je očekivana u staništima gdje postoji jasna podjela staništa, međutim kada je podjela staništa finija postoji malo dokaza o postojanju odjeljaka.



Odjeljena hranidbena mreža u kojoj vrste iz jednog hranidbenog lanca nisu u interakcijama s vrstama iz drugog

Nova omnivorna vrsta koja ulazi u zajednicu može zadovoljiti svoje potrebe za biljnim i životinjskim plijenom u jednom hranidbenom lancu (lijevo), ili se može hraniti u različitim lancima, na način da u svakom ima jednu ulogu (biljojeda odnosno mesojeda) (desno). Pimm smatra da je ova druga mogućnost češća pa je to razlog zbog čega je odjeljenost rijetka u hranidbenim mrežama.

Utjecaj složenosti hranidbene mreže na stabilnost

Porast složenosti hranidbene mreže znači:

- više vrsta (veća raznolikost)**
- više interakcija između vrsta**
- veća prosječna snaga interakcija**

Je li pojedini poredak hranidbenih interakcija među vrstama bitno stabilniji od nekog drugog poretka između istog broja vrsta?

Pimm (1980) se složio s konstatacijom da su karakteristike hranidbene mreže povezane s njenom dinamikom i stabilnošću. Ipak, u prirodi se mogu naći različito dizajnirane hranidbene mreže. Da li te razlike u strukturi znače da pravila vezana za stabilnost hranidbenih mreža variraju u ovisnosti o ekološkim prilikama ili o karakteristikama vrsta.

Povijesni pregled ideja vezanih za odnos između složenosti i stabilnosti zajednica može se podijeliti u tri faze:

1. “Opće uvjerenje”
2. Složenost i stabilnost u modelima
3. Složenost i stabilnost u praksi

1. “Opće uvjerenje”

Složenost doprinosi stabilnosti

- **Elton (1958) iznosi niz argumenata za tvrdnju da složenost povećava stabilnost zajednice:**
 - Modeli interakcija između dvije ili malog broja vrsta su nestabilni
 - Jednostavne laboratorijske zajednice s malim brojem vrsta je teško održavati
 - Otoci koji imaju manje vrsta su ranjiviji od invazija u odnosu na kopno
 - Monokulture žitarica su osjetljive na invazije štetočina (ili općenito: jednostavnije su zajednice jače izložene poremećajima)
- **McArthur (1955) je ponudio još jedan argument:**
 - Što je više mogućih puteva protoka energije kroz zajednicu to je manja vjerojatnost da će se gustoće vrsta koje čine zajednicu mijenjati kao odgovor na ekstremne promjene gustoće jedne od vrsta

2. Složenost i stabilnost u modelima zajednica

Složenost smanjuje stabilnost

- Brojni su pokušaji matematičkog opisivanja odnosa između složenosti i stabilnosti i svi su rezultirali sličnim zaključcima. Dobru ilustraciju tih matematičkih rješenja predstavlja model koji je dao May (1972):

HRANIDBENA MREŽA ĆE BITI STABILNA UKOLIKO VRIJEDI:

$$\beta (SC)^{1/2} < 1$$

β - prosječna snaga interakcija (prosječna vrijednost za sve β različite od nule, bez obzira na predznak (+ za predatora; - za plijen i kompetitore). Ova mjera snage interakcija uključuje samo direktne interakcije, te se značajno razlikuje od one koju je dao Paine (1992) budući da ona uključuje i direktne i indirektne interakcije

S - broj vrsta

C – povezanost (proporcija od svih mogućih parova vrsta koje su u direktnoj interakciji; kod kojih je β različit od nule)

$$\beta (SC)^{1/2} < 1$$



Ovaj model predviđa da će stabilnost zajednice biti veća što je broj vrsta manji, manja povezanost i manja prosječna snaga interakcija (dakle, što je manja složenost). Prema tome, modeli zajednica predviđaju da povećanje složenosti vodi k nestabilnosti hranidbenih mreža, što je suprotno “općem uvjerenju”.



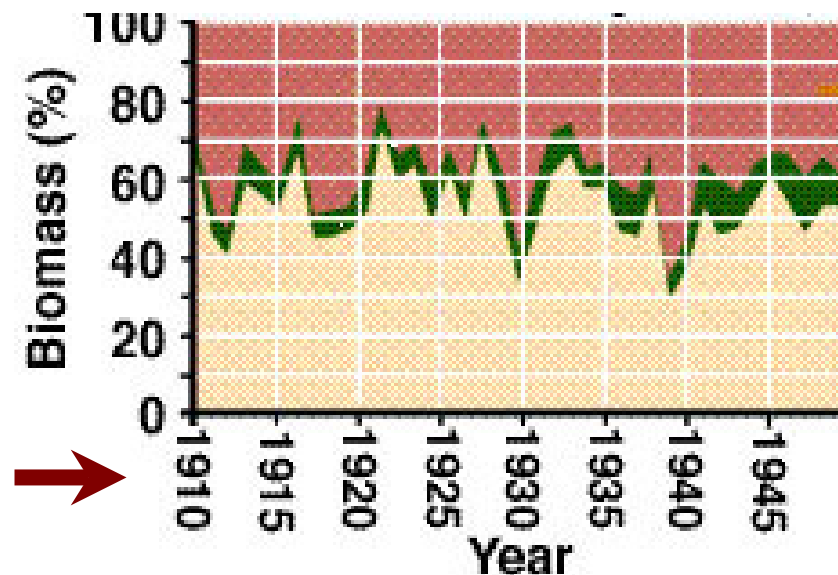
Modeli zajednica su pokazali da između stabilnosti i složenosti ne mora nužno postojati veza

Mogući razlozi za rezultate modela koji su u suprotnosti s “općim uvjerenjem”

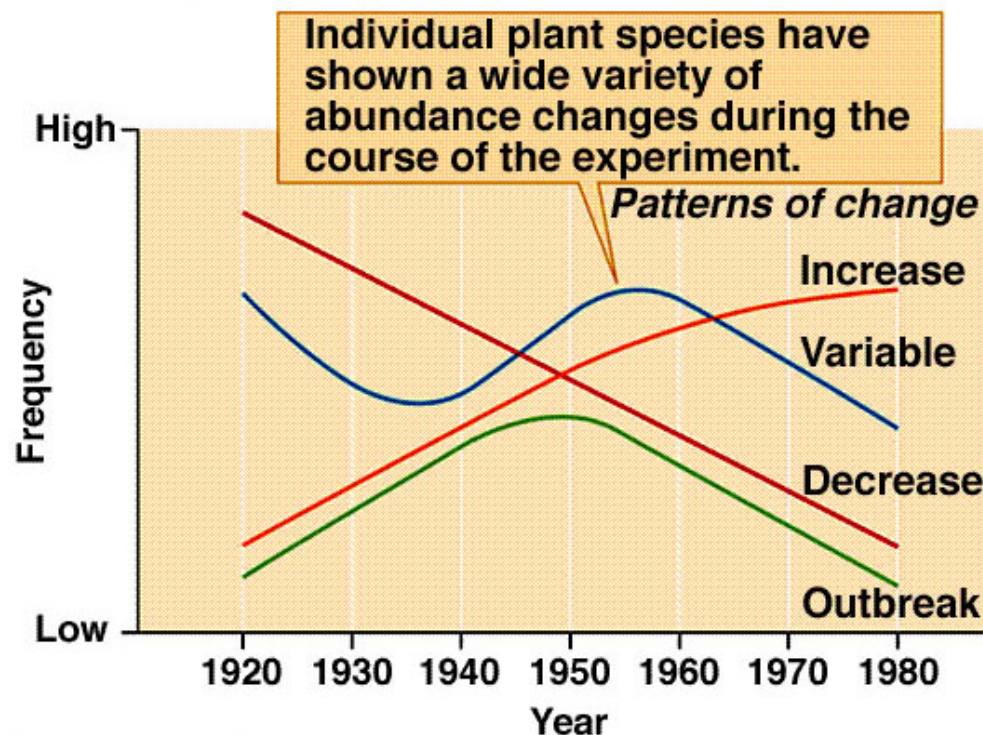
- Hranidbene mreže koje su u modelima konstruirane po principu slučajnosti često sadrže biološki nerealne elemente. Neki su pokušaji pokazali da su hranidbene mreže koje su pažljivije sastavljene i gdje su snage interakcija bile vjerojatne, bile stabilnije
- Rezultati modela se mijenjaju ukoliko se pretpostavi da su populacije konzumenata pod utjecajem dotoka resursa, ali ne vrijedi obrnuto (“sustavi kontrolirani donorima” u kojima dominira bottom-up kontrola). U takvim slučajevima stabilnost nije bila pod utjecajem složenosti, ili se čak povećavala sa složenošću (DeAngelis, 1975). Grupe organizama koje pripadaju “sustavima kontroliranim donorima” su npr. detritivori, te konzumenti nektara i sjemenaka
- Kada poremećaj dolazi odozgo, rezultati se slažu s modelima, ali kada poremećaj dolazi odozdo (npr. eliminacija bazalnih vrsta) tada se rezultati poklapaju s “općim uvjerenjem” (stabilnost raste sa složenošću)
- King i Pimm (1983) su pokazali da porast složenosti u modelima hranidbenih mreža može smanjiti stabilnost pojedinih populacija, ali može povećati stabilnost cijele zajednice. Dakle, važno je na kojoj se razini stabilnost promatra (stabilnost na različitim razinama ne mora biti korelirana)

M. Šolić: Osnove ekologije

Udio trave, mahunarki i ostalih biljaka u zajednici varirao je iz godine u godinu i te su varijacije uglavnom bile odgovor na varijacije u količini oborina od godine do godine. Unatoč ovim varijacijama, ukoliko se pogleda cijelo istraživano razdoblje, proporcije ovih tri skupine biljaka su bile vrlo slične, što ukazuje na stabilnost zajednice



Species Abundance Patterns



Međutim, kada se procjena stabilnosti sa razine zajednice spustila na razinu vrsta, tada se pokazalo da su abundancije vrsta značajno varirale. Dakle na razini vrsta nije utvrđena stabilnost.

3. Raznolikost i stabilnost u praksi

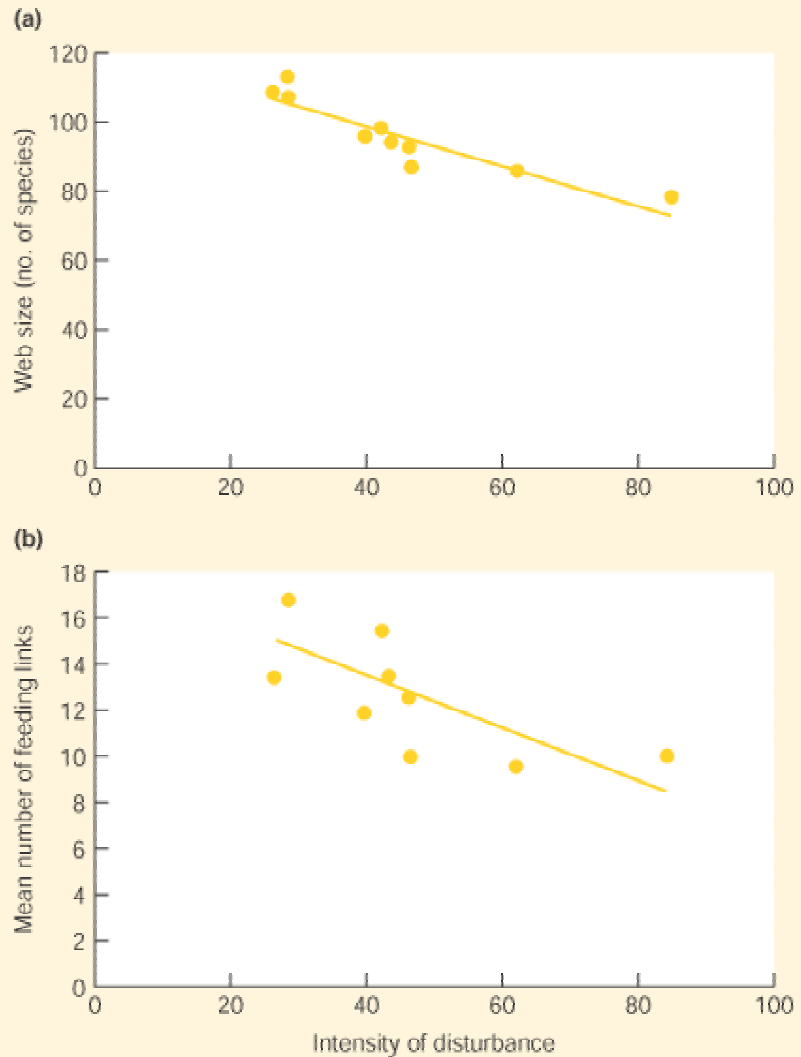
Istraživanje odnosa između složenosti i stabilnosti u prirodnim zajednicama nisu dala konzistentne rezultate

- Prema modelima stabilnost zajednica se može održati na dva načina:
 - **Hipoteza konstantne gustoće veza (L/S)** - ukoliko je snaga interakcija konstantna, povećanje broja vrsta u zajednici (S) mora biti povezano s smanjenjem povezanosti (C)
 - **Hipoteza konstantne povezanosti** – ukoliko se s povećanjem broja vrsta u zajednici povezanost ne mijenja, onda se stabilnost može održati jedino ukoliko dođe do smanjenja prosječne snage interakcija (β)
 - Analize prirodnih zajednica nisu dale dokaze niti za jednu od hipoteza
 - Eksperimentalne zajednice su također dale konfliktne rezultate u pogledu odnosa između složenosti i stabilnosti

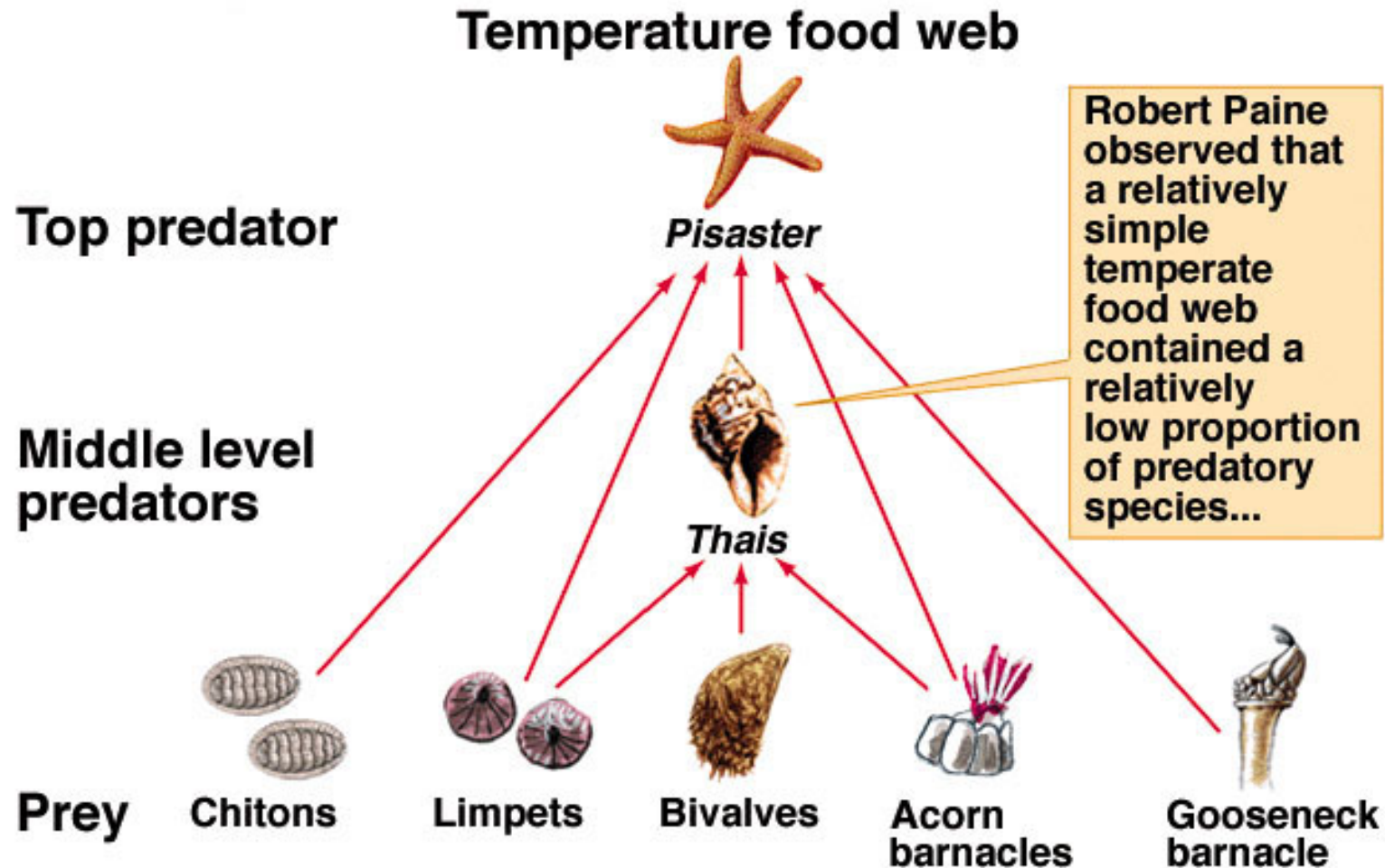
Predvidljivost okoliša i stabilnost

- Predvidljivost i varijabilnost okoliša mogu imati veliku važnost za stabilnost zajednica
- Svojstva vrsta koja čine zajednicu mogu bitno utjecati na svojstva samih zajednica
 - U stabilnim okolišima populacije će biti snažno izložene **K-selekciji**, dok će u varijabilnim okolišima biti više izložene **r-selekciji**
 - K-selekcionirane populacije će biti otporne na poremećaje, ali jednom poremećene imaju mali kapacitet za oporavljanjem (mala elastičnost). S druge strane, r-selekcionirane populacije imaju malu otpornost, ali veliku elastičnost
 - Ova se svojstva populacija odražavaju i na same zajednice, pa je krhkost (mala elastičnost) svojstvena zajednicama u stabilnim okolišima, a robusnost (izdržljivost) zajednicama u varijabilnim okolišima
 - Rezultat toga je da jednostavnije hranidbene mreže nalazimo u varijabilnijim i nepredvidljivijim okolišima (njihova im jednostavna struktura daje veću otpornost na poremećaje), dok složenije hranidbene mreže nalazimo u stabilnijim i predvidljivijim okolišima

Analiza hranidbenih mreža u 10 malih tekućica u Novom Zelandu pokazala je da su zajednice u tekućicama koje su više bile izložene poremećajima imale manji broj vrsta i manji broj hranidbenih veza (intezitet poremećaja je procjenjivan na temelju pomicanja supstrata na dnu tekućica usljed naglih povećanja protoka vode)

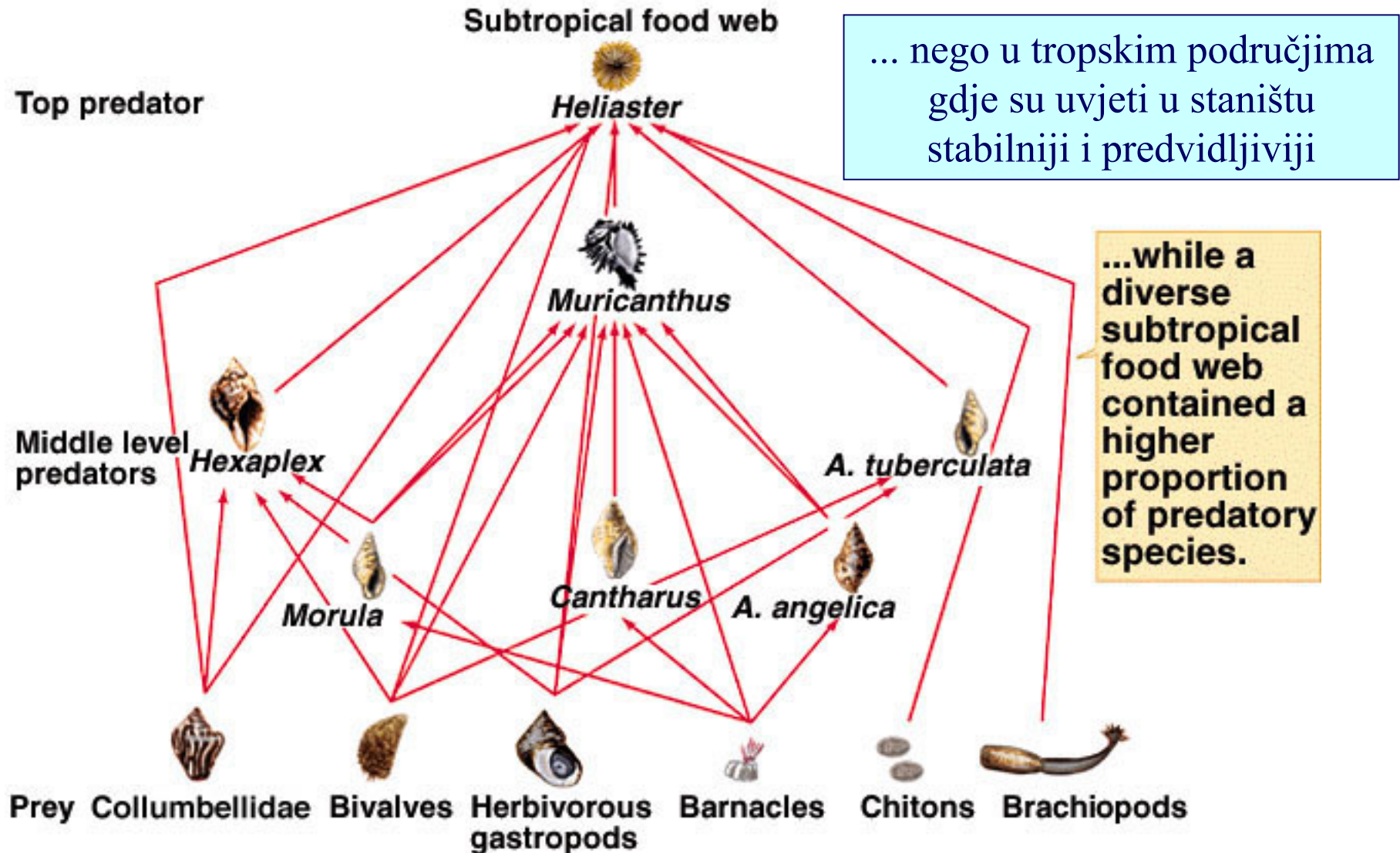


Temperate Food Web



Zajednice hridinastih obala su relativno jednostavnije u umjerenim geografskim područjima (promjenjiviji uvjeti) ...

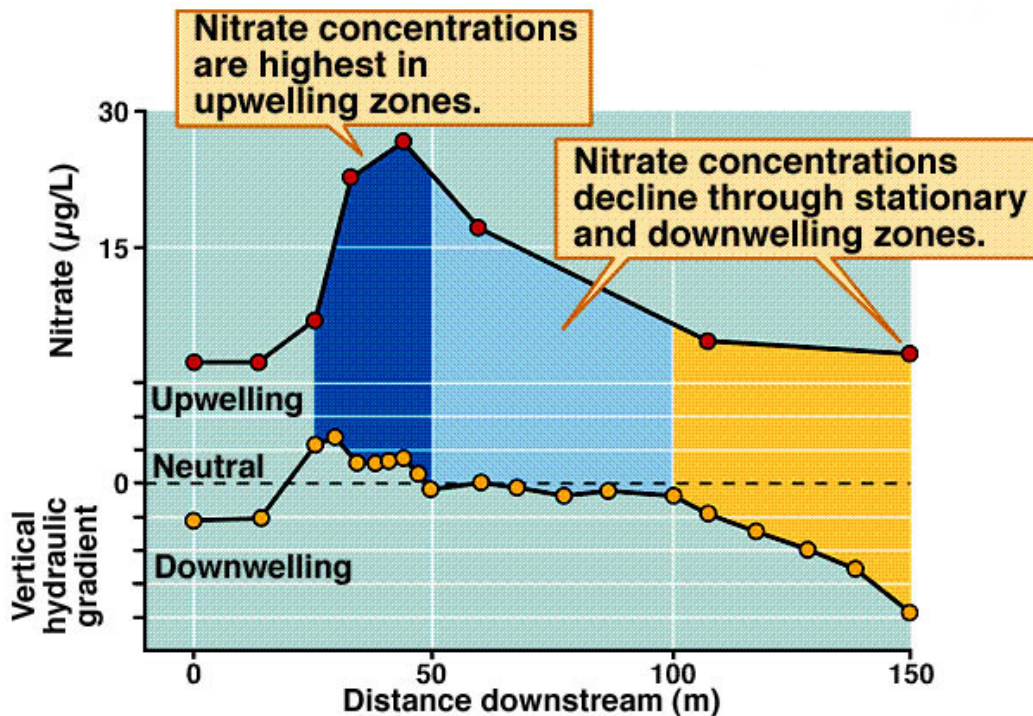
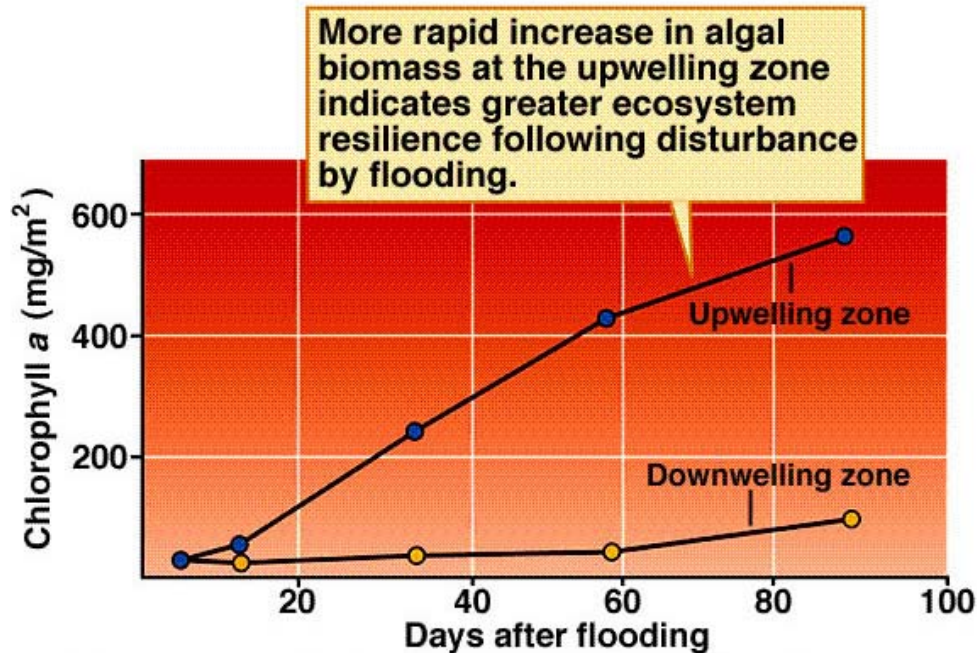
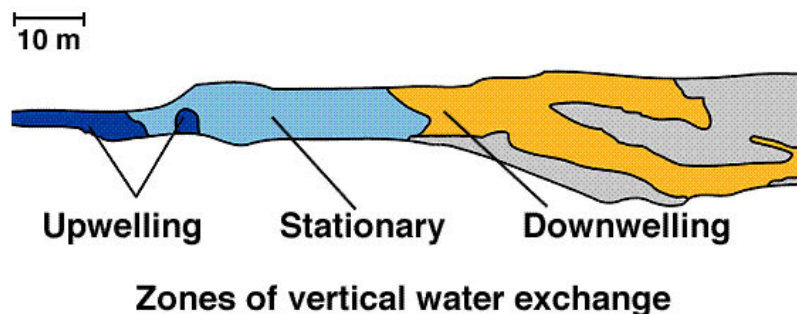
Subtropical Food Web



Nedemografska stabilnost

- Stabilnost zajednica se može promatrati i iz nedemografske perspektive (npr. stabilnost produktivnosti ili biomase)
- Brojne su studije pokazale da složenost povećava stabilnost zajednica ukoliko se upotrijebi neki nedemografski kriterij
- PRIMJER: Travnjaci u Minesoti (USA) koji su pokazivali veću stabilnost biomase prema poremećajima (suše). Zajednice trava siromašnije vrstama bile su daleko ranjivije na sušu (**manja otpornost**) i trebalo im je duže vremena da se oporave i vrate na biomasu prije suše (**manja elastičnost**)

Nedemografska stabilnost i raspoloživost resursima



U zoni upwellinga u rijeci u Arizoni bile su prisutne veće koncentracije nitrata koje su tamo dospjevale iz pridnenih slojeva. Nakon poremećaja, pvećanje biomase alga događalo se znatno brže u ovoj zoni u odnosu na ostale dijelove rijeke. Na taj se način zajednica iz ove zone brže vraćala u prvobitno stanje nakon poremećaja, dakle imala je veću elastičnost, što je jedan od elemenata stabilnosti.

Promjene perspektiva vezanih za debatu složenost-stabilnost

- Populacije u prirodi su varijabilne (fluktuiraju pod utjecajem abiotičkih i biotičkih procesa), pa je moguće da je trajnost i “žilavost” složenih zajednica uvjetovana ovim populacijskim protocima. Zajednice sadrže vrste koje će biti u prilici davati različite odgovore na utjecaje (poremećaje) okoliša što će povećati stabilnost zajednica
- Ovaj pogled na stabilnost zajednica promovira važnost njihove raznolikosti (bogatstva vrsta)



- 1. Hipoteza osiguranja**
- 2. Efekt slabih interakcija**

Važnost raznolikosti zajednica za njihovu stabilnost

- David Tilman je 1982 započeo s dugogodišnjom studijom u kojoj je proučavao odnos između raznolikosti i stabilnosti u biljnim zajednicama. Rezultati studije su pokazali da raznolikost ima tendenciju da bude pozitivno korelirana sa stabilnošću zajednice (ta se korelacija ne mora obavezno odnositi i na populacijsku razinu stabilnosti)
- Tilman je za dobivene rezultate ponudio dva objašnjenja koja je zajednički nazvao **“hipoteza osiguranja”**

1. “Hipoteza osiguranja”

Sposobnost zajednice (ekosistema) da ublaži poremećaje, gubitak vrsta i posljedice invazije vrsta ovisi o obilju (zalihama) vrsta koje imaju važnu stabilizacijsku ulogu; te o sposobnosti vrsta u zajednici da različito odgovore na poremećaje

1. Porast raznolikosti povećava izgleda da će barem neke od vrsta dati različite odgovore na varijabilne uvjete i poremećaje u okolišu
2. Porast raznolikosti povećava izgleda da ekosistem ima funkcionalne zalihe (“funkcionalno preobilje”) tako što sadrži vrste koje su sposobne funkcionalno zamijeniti važne vrste



Što zajednica sadrži veću varijabilnost u pogledu različitosti odgovora koje pojedine vrste daju na promjene uvjeta i poremećaje u okolišu, to će biti potrebno manje bogatstvo vrsta za osiguranje stabilnosti ekosistema

Zašto različitost odgovora vrsta u zajednici na promjene i poremećaje u okolišu doprinosi stabilnosti zajednica?

“Efekt negativne kovarijance”

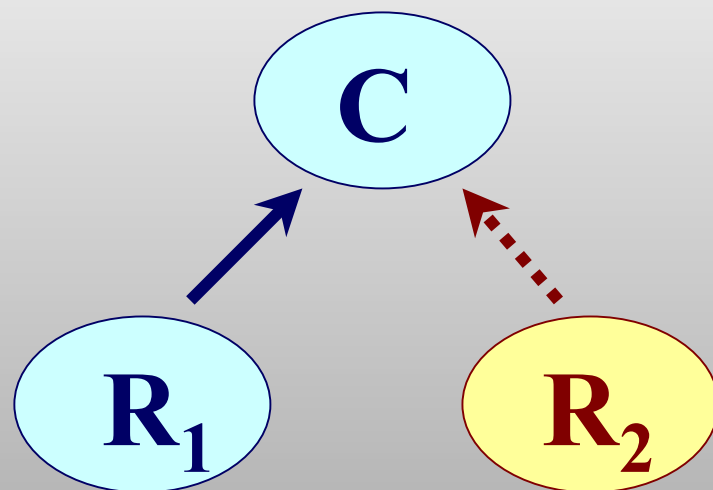
Ukoliko abundancije vrsta u zajednici različito variraju na promjene u okolišu; brojnost nekih vrsta se poveća dok se drugih smanji (dakle, negativno kovariraju), ukupne će varijacije čitave zajednice biti manje nego da su sve vrste odgovarale na isti način, pa će zajednica u cjelini pokazivati veću stabilnost (uočimo da stabilnost pojedinih vrsta u zajednici u isto vrijeme može biti vrlo mala). Dakle, različiti se odgovori populacija tijekom vremena sumiraju dajući zajednici stabilniju dinamiku

“Kontrola putem donora” (situacija u zajednici kada plijen kontrolira gustoću predatora, ali ne vrijedi obrnuto) također generira različite odgovore vrsta i doprinosi stabilnosti

2. “Efekt slabih interakcija”

Brojna su istraživanja tijekom 1990-ih pokazala da povećana raznolikost može povećati stabilnost hranidbene mreže pod uvjetom da distribucija snaga konzument-resurs interakcija bude asimetrična u korist interakcija male snage. Ta se ideja naziva **“efekt slabih interakcija”**

- Slabe interakcije generiraju negativne kovarijance koje osiguravaju da konzumenti imaju mali utjecaj na resurse kada je njihova gustoća mala, čime se pospješuje stabilnost na razini zajednice. Slabi interaktori prigušuju destabilizacijski potencijal jakih konzument-resurs interakcija
- Velike složene zajednice dostižu niže prosječne snage interakcija i takve su zajednice otpornije na poremećaje i invazije vrsta (Kokkoris et al., 1999)
- Recentni su eksperimenti potvrdili učestalost slabih interakcija u zajednicama, ali su pokazali da je slaba prosječna snaga interakcija imala tendenciju da bude u korelaciji s visokom varijabilnošću snage interakcija, što bi moglo imati veliku važnost u održavanju biološke raznolikosti



C – konzument

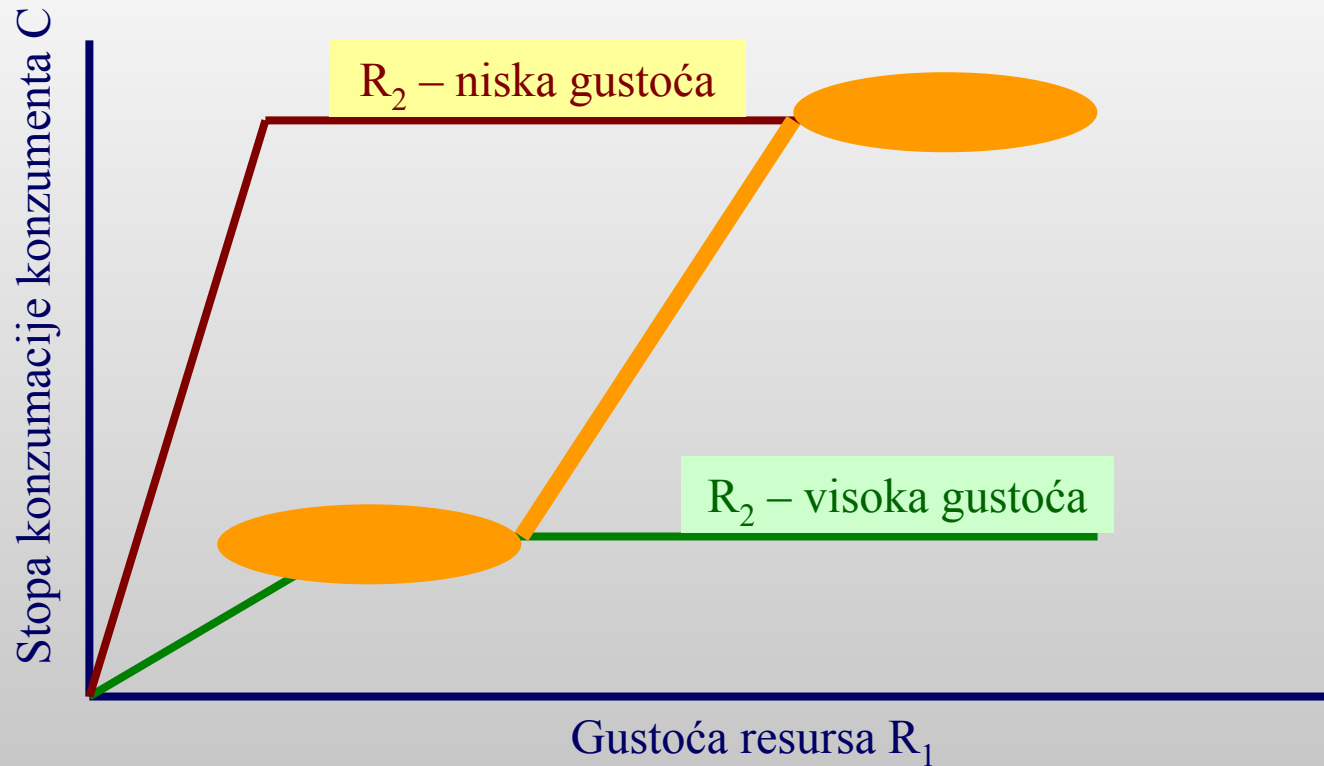
R₁ – jači kompetitor

R₂ – slabiji kompetitor

Resursi R₁ i R₂ negativno kovariraju

Npr. R₂ se oslobađa od kompeticijskog ograničenja uvijek kada je R₁ pod pritiskom visoke gustoće konzumenta.

To se događa zato što je R₂ slabo povezan sa C, pa nije pod tako jakim utjecajem visoke gustoće konzumenta kao što je to R₁. Na ovaj način slabe interakcije vode k različitim odgovorima vrsta na utjecaj konzumenta, što povećava stabilnost zajednice



Prikaz stope konzumacije vrste R_1 od strane konzumenta C i to u uvjetima dviju različitih gustoća vrste R_2 . Visoka gustoća vrste R_2 reducira ukupnu stopu konzumacije vrste R_1 . S obzirom da resursi negativno kovariraju, tada se kod niskih gustoća R_1 može očekivati da stopa konzumacije konzumenta padne na krivulju R_2 visoke gustoće. Slično, kod visokih gustoća R_1 za očekivati je da stopa konzumacije bude na krivulji R_2 niske gustoće. Ako ove dvije funkcije pogledamo zajedno, vidimo da asinkroničnost u gustoći resursa vodi k odgovoru koji podsjeća na funkcionalni odgovor tipa III

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



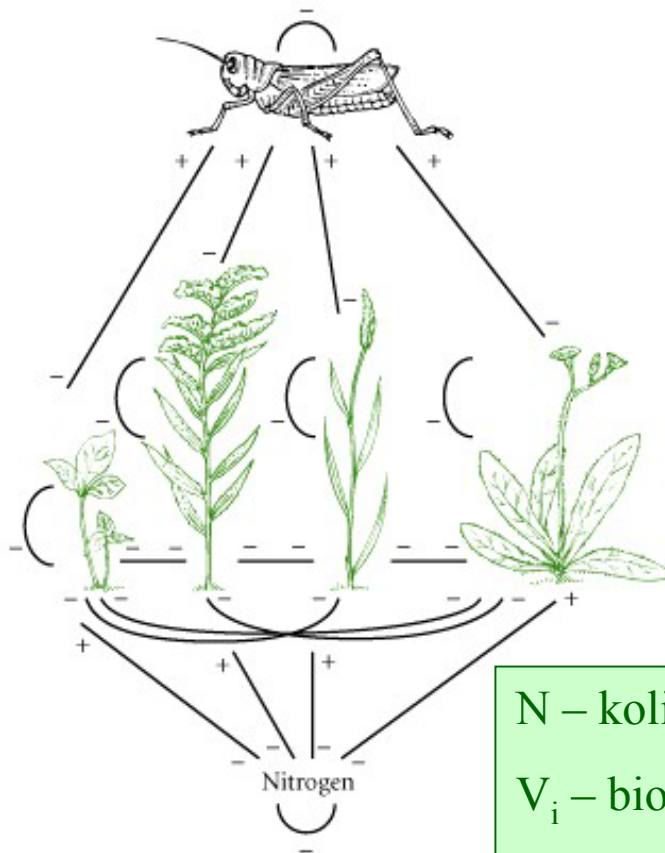
Zaključci o debati složenost-stabilnost

1. Ne postoji konzistentan zaključak vezan za odnos složenosti i stabilnosti
2. Čini se da taj odnos ovisi o prirodi zajednice, o načinu na koji je zajednica poremećena, te o načinu na koji se stabilnost procjenjuje
3. Čini se da su složene zajednice iz konstantnih i predvidljivih okoliša daleko osjetljivije na poremećaje u odnosu na daleko robusnije jednostavne zajednice koje su karakteristične za varijabilnija i nepredvidljivija staništa
4. Čini se da raznolikost doprinosi stabilnosti, što ne znači da je raznolikost direktno odgovorna za stabilnost. Naime, stabilnost na razini zajednica uvjetovana je većom različitosti odgovora vrsta na promjene uvjeta i poremećaje u okolišu, kao i postojanjem funkcionalnih zaliha (preobilja) vrsta
5. Slabe interakcije su neobično važne za stabilnost zajednica budući da ublažavaju jake, potencijalno destabilizirajuće interakcije između konzumenata i resursa

Iz navedenih zaključaka proizlaze vrlo jasne poruke za konzervatore

- Smanjenje raznolikosti imalo bi za posljedicu povećanje prosječne snage interakcija i time povećanje vjerojatnosti da ekosistem bude podvrgnut destabilizirajućoj dinamici i eventualnom kolapsu
- Ukoliko želimo sačuvati ekosisteme i njihove komponente, najbolje je ne ugroziti niti jednu vrstu
- Uklanjanje vrsta (nestanak) ili njihovo dodavanje (invazija, unošenje) mogu, i na kraju hoće, prouzročiti velike promjene u strukturi i dinamici zajednica

Primjer pokušaja matematičkog opisivanja zajednice



N – količina dušika

V_i – biomasa biljaka vrste i

H – biomasa herbivora

$$\frac{dN}{dt} = S_N - N \sum \mu_i V_i$$

$$\frac{dV_i}{dt} = V_i (a_i \mu_i N - \beta_i V_i - \sum \alpha_{ij} V_j - f_i H)$$

$$\frac{dH}{dt} = H (\sum e_i f_i V_i - \beta_H H)$$

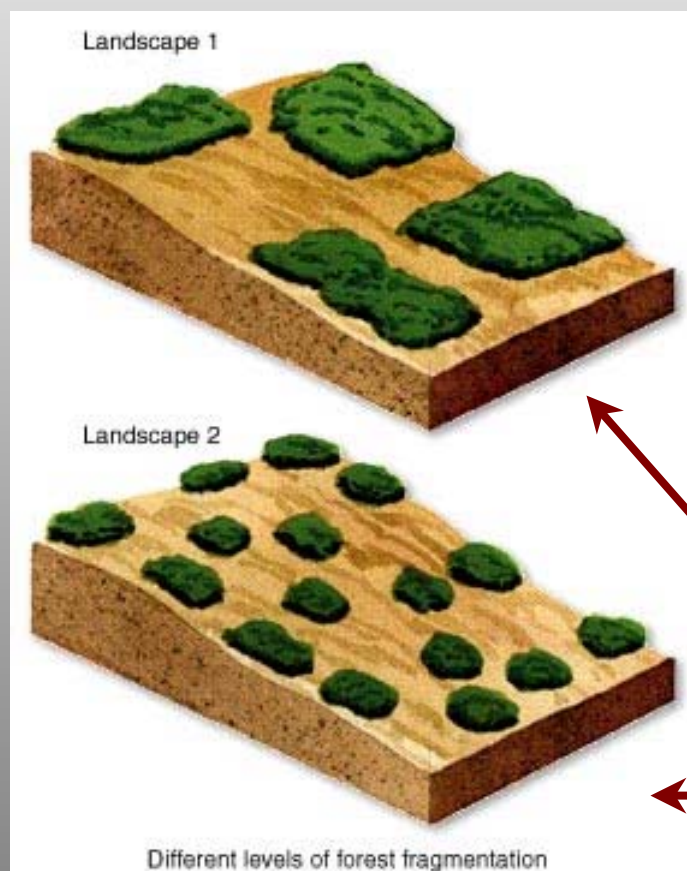
TABLE 27-3 Summary of parameters for the dynamic equations of a simple old field food web

Parameter	Description
S_N	Supply rate of soil nitrogen (grams of N per day)
μ_i	Per capita uptake rate of nitrogen by plant species i (fraction of N taken up per gram of plant species i per day)
a_i	Conversion of nitrogen into plant biomass (fraction of plant biomass produced per g N taken up)
β_i	Per capita loss rate of plant biomass due to intraspecific interference competition (fraction of biomass per day)
α_{ij}	Per capita loss rate of plant biomass due to interspecific interference competition with members of plant species j (fraction of biomass per plant species j per day)
f_i	Per capita loss rate of plant biomass due to herbivory (fraction of plant biomass lost per time per herbivore)
e_i	Conversion of plant biomass into herbivore biomass (grams of herbivore biomass produced per gram of plant biomass consumed)
β_H	Per capita loss rate of herbivores due to herbivore density (fraction of herbivore production lost per day per herbivore)

Prostorna struktura zajednica



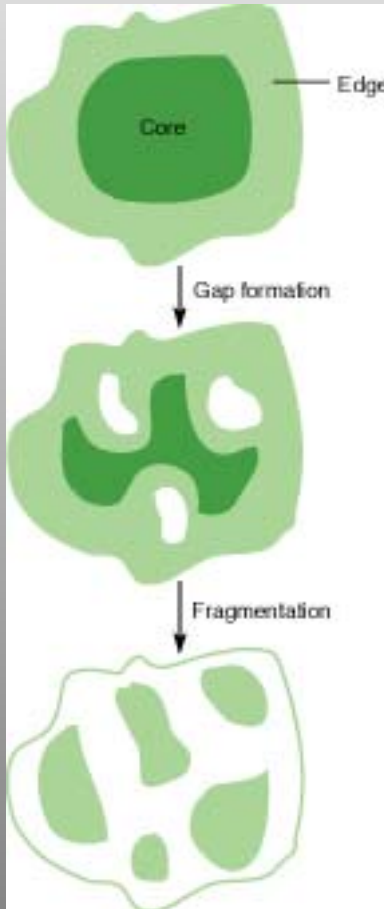
Krajobraz je mozaik različitih ekosistema i zajednica



- Raspored zajednica u prostoru rezultat je utjecaja fizičkih faktora okoliša, kao i interakcija između pojedinih vrsta
- O tim faktorima ovisi kompaktnost/rascjepkanost zajednica, kao i oblik prostora kojeg te zajednice zauzimaju

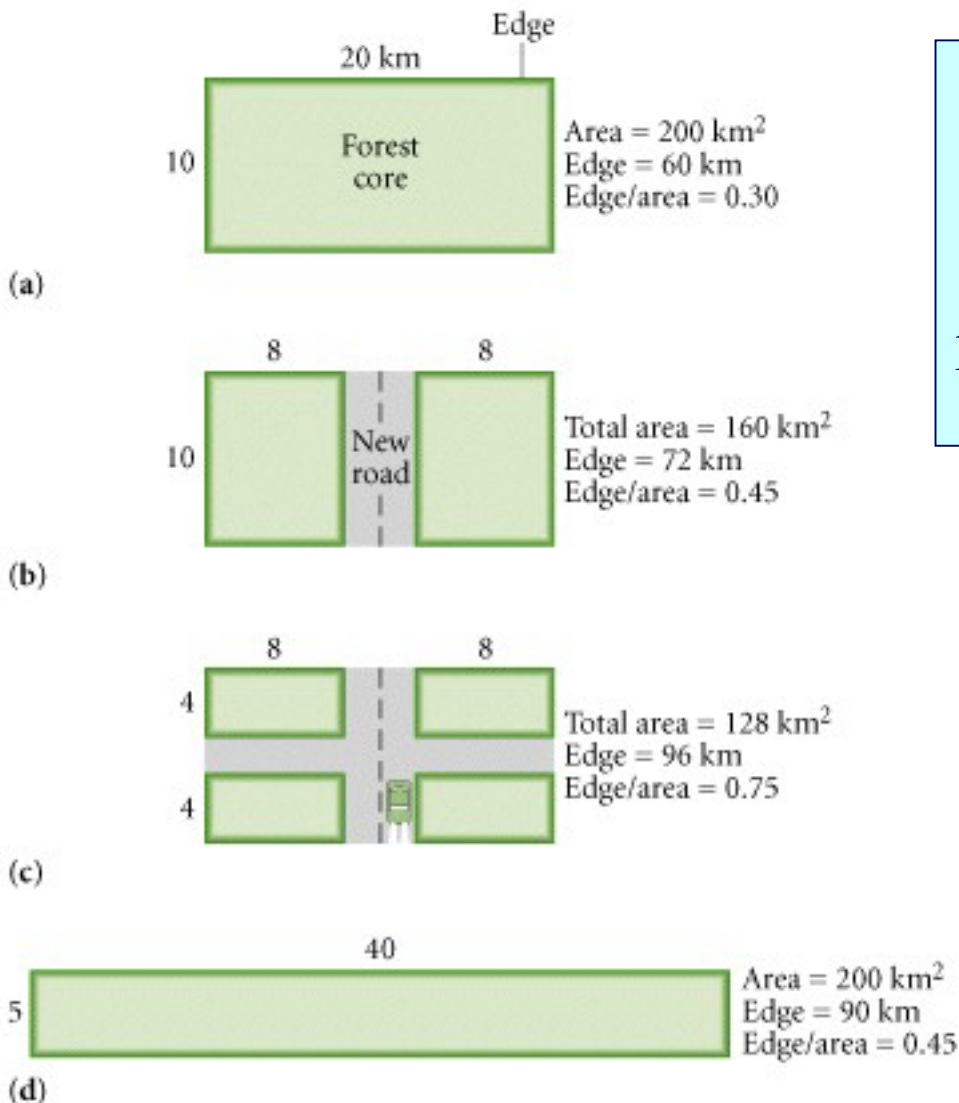
Različite razine
rascjepkanosti
(fragmentiranosti)
šumske zajednice

Fragmentacija



Rubovi staništa



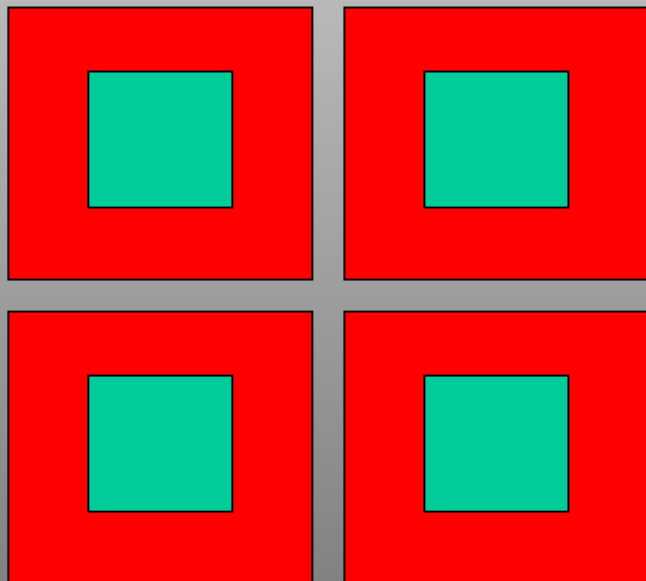


Većina zajednica sadrži vrste koje su karakteristične za unutrašnji (sržni) dio zajednice (**unutrašnje vrste**); kao i one vrste koje preferiraju rubne djelove zajednice (**rubne vrste**)

Udio rubnih dijelova zajednice u odnosu na ukupnu površinu koju zauzima zajednica ovisi o stupnju fragmentiranosti zajednice, kao i o obliku prostora kojeg zajednica zauzima (izduženi oblik ima veći udio rubnih dijelova od kružnog oblika)



1000 m



500 m

“Rubni efekt”

$$\begin{aligned} P_{\text{RUBNI}} &= 1.000.000 \text{ m}^2 - 810.000 \text{ m}^2 \\ &= 190.000 \text{ m}^2 = 19 \% \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} P_{\text{RUBNI}} &= (4 \times 250.000) - (4 \times 160.000) \\ &= 1.000.000 \text{ m}^2 - 640.000 \text{ m}^2 \\ &= 360.000 \text{ m}^2 = 36\% \end{aligned}$$

Bowen i Burgess (1981) su predložili sljedeću formulu za izračunavanje oblika prostora kojeg zauzima zajednica:

$$S = P / 2\sqrt{\pi A}$$

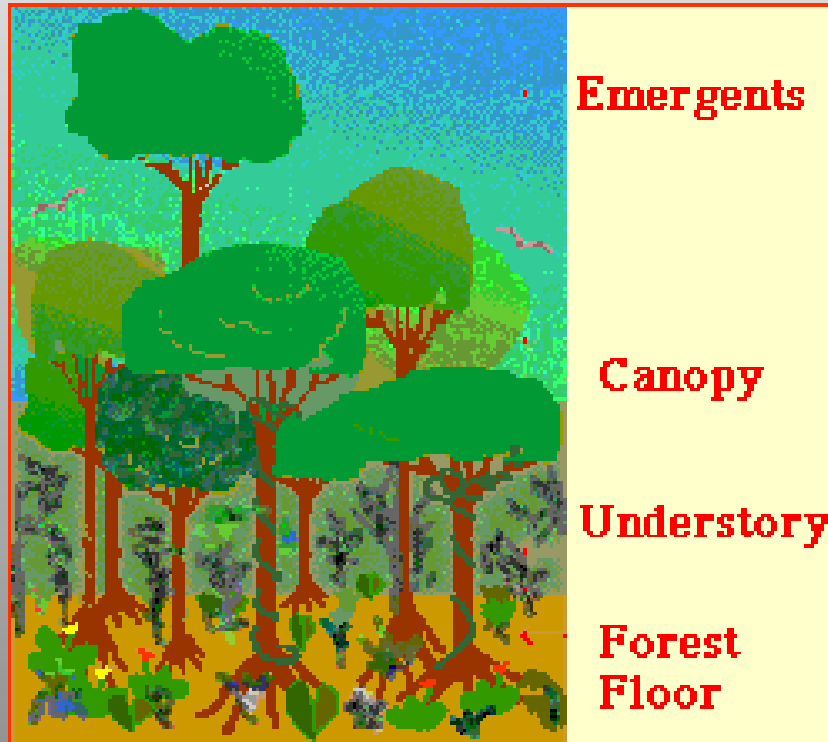
S – oblik prostora

P – opseg prostora

A – površina prostora

Ova formula uspoređuje opseg prostora s opsegom kruga čija je površina jednaka površini ispitivanog prostora. Dakle, ukoliko je dobivena vrijednost $S = 1$, prostor je savršeni krug; što je vrijednost S veća, to je prostor izduženiji

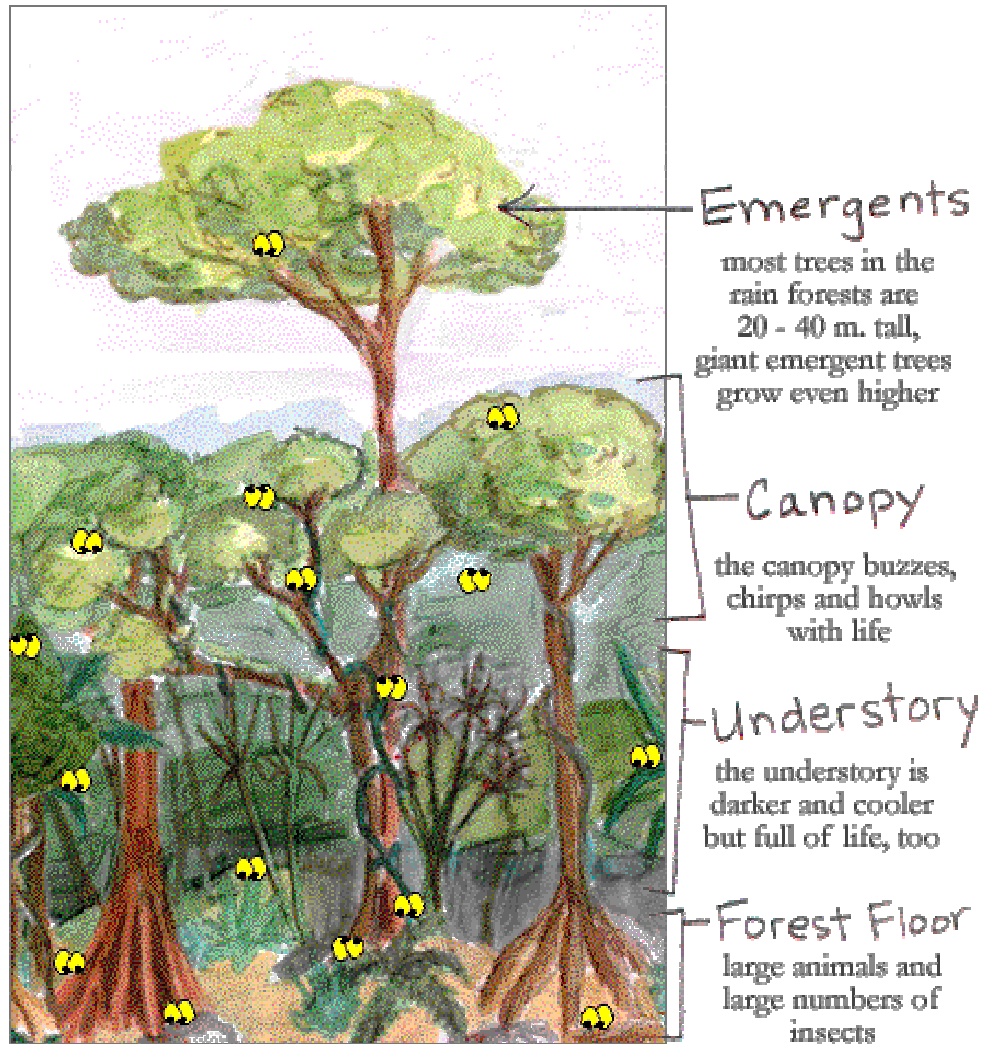
Tropical Rainforest Strata



**Stratifikacija kao
oblik prostorne
strukture
zajednice**

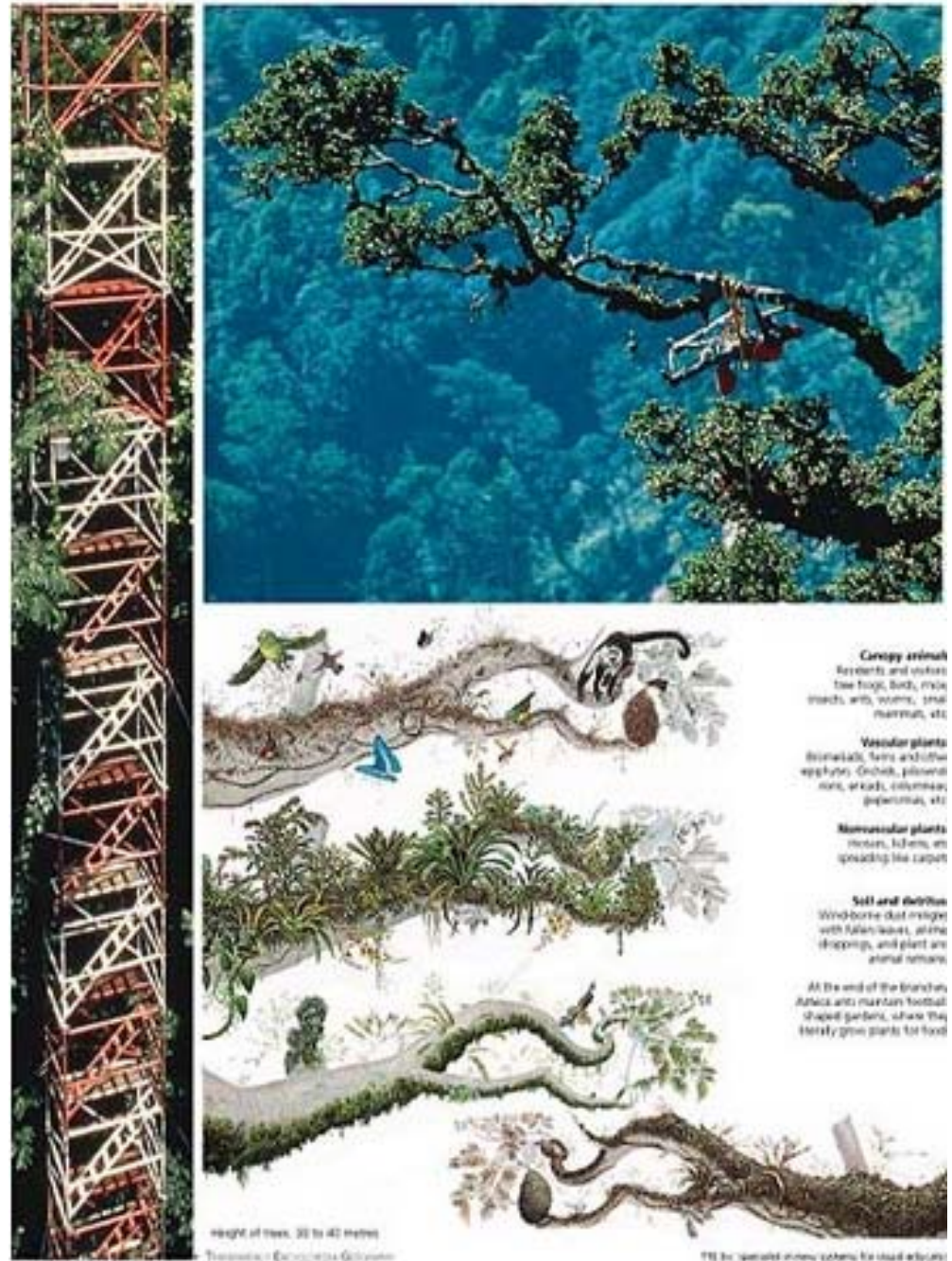
Stratifikacija kao oblik prostorne strukture zajednice

- **Stratifikacija (raslojavanje)** predstavlja vertikalne promjene u strukturi zajednice, tj. njenu podjeljenost na više **slojeva (strata)** ili **katova**
- Ova je pojava vrlo raširena u biljnim zajednicama, pogotovo šumskim gdje se mogu razlikovati najmanje 4 glavna sloja (sloj drveća, grmlja, prizemnog raslinja i mahovine). U tropskim kišnim šumama se može razlikovati i 7-8 vertikalnih slojeva vegetacije.
- Pojavu stratifikacije nalazimo i na manjoj prostornoj skali, kada različite vrste žive jedna na drugoj (razlikuju se **podstoj, međuslojevi, nadstoj**). Ovu pojavu nalazimo kod biljnih zajednica (**epifiti** – biljne vrste koje koriste druge biljne vrste kao podlogu na kojoj žive), ali i kod morskih bentoskih zajednica, gdje govorimo o epibiozama (**epibioza 1. stupnja** – vrste koje su direktno pričvršćene na podlogu; **epibioza 2. stupnja** – vrste koje su pričvršćene na prethodnim vrstama itd.)

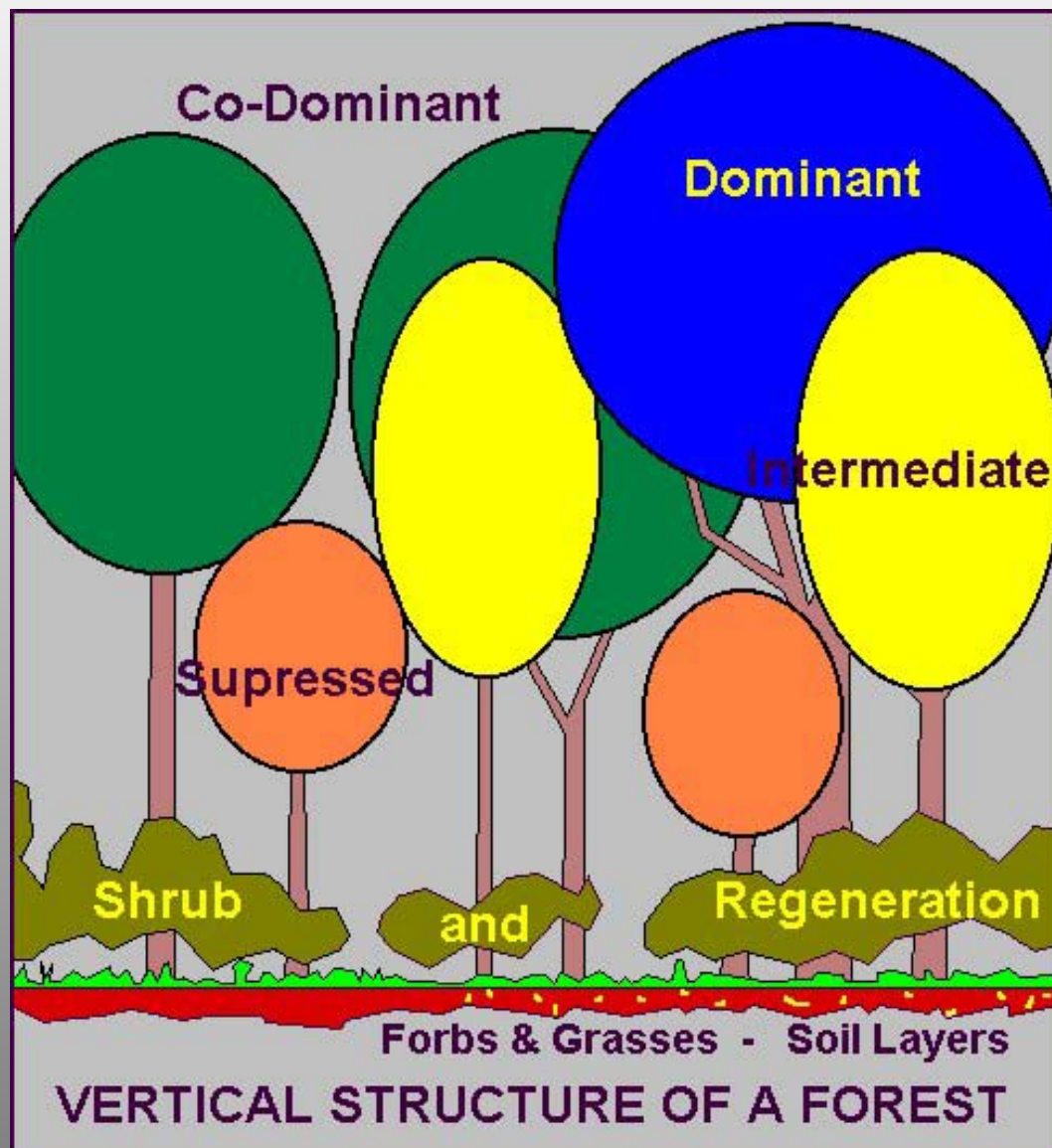


**Glavni slojevi
(katovi) u
zajednicama
tropskih kišnih
šuma**

Vertikalna stratifikacija u zajednicama tropskih kišnih šuma



**Vertikalna
stratifikacija u
zajednicama
tropskih kišnih
šuma**



Stratificirane šumske zajednice

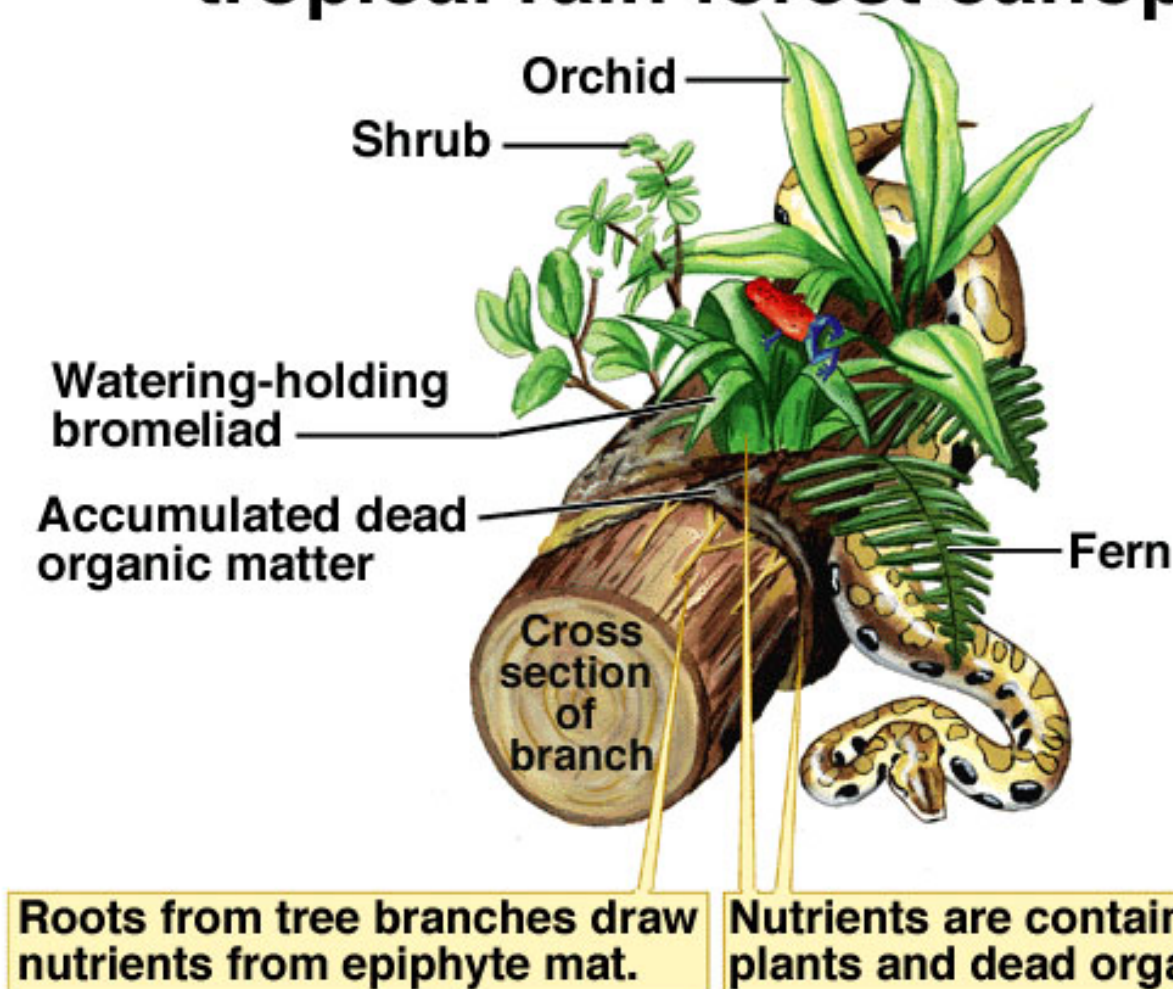


Vertikalna prostorna struktura tropskih kišnih šuma s brojnim epifitima



An epiphyte mat in the tropical rain forest canopy.

Epifiti u
tropskim
kišnim
šumama



Epifiti



Slojeviti raspored zajednica morskih alga

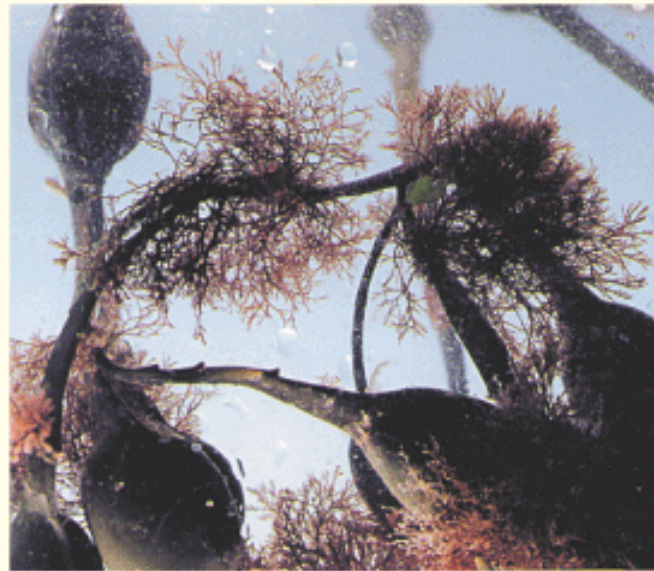


Epibioze

(a)



(b)



(c)

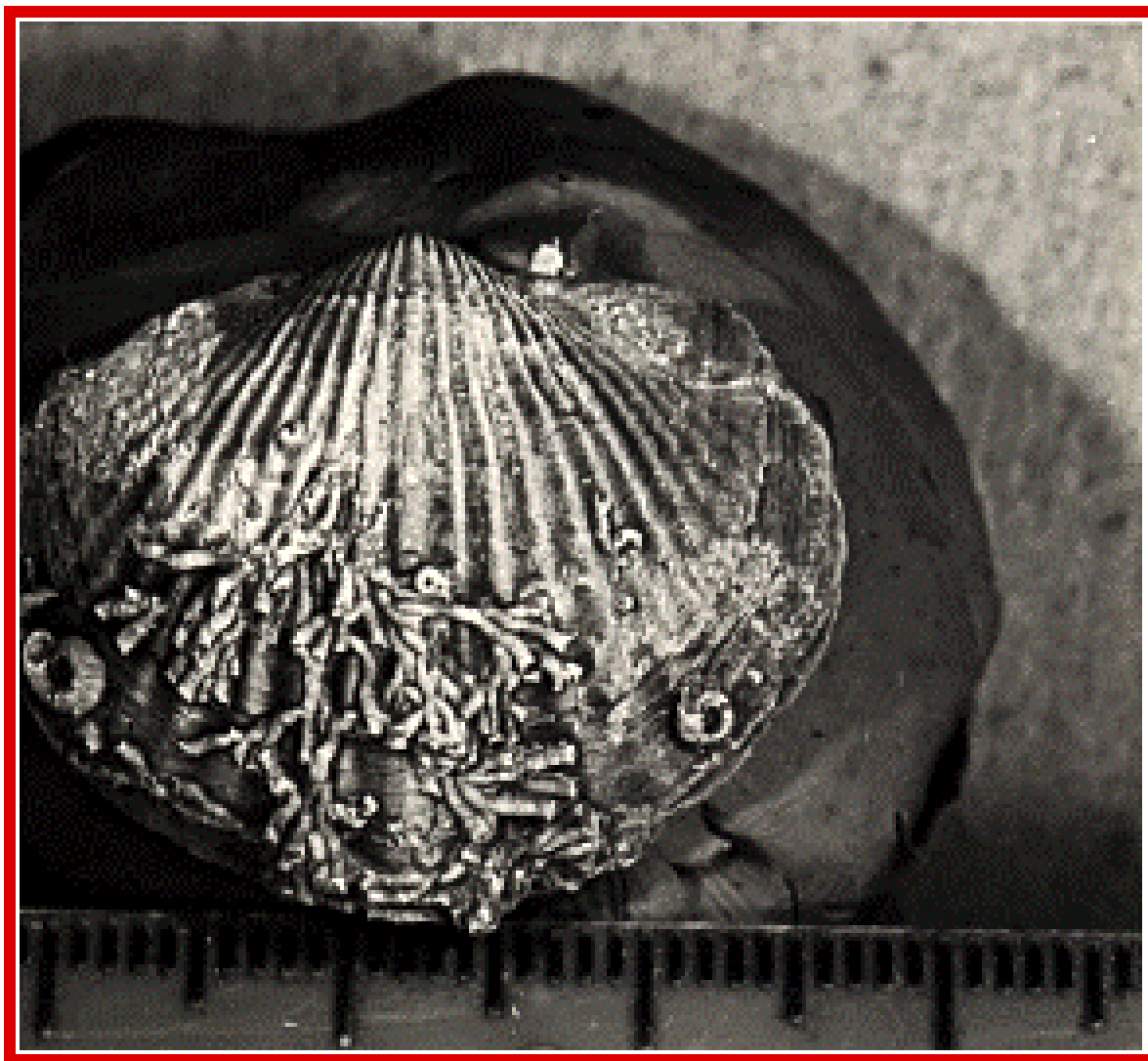


- | | |
|---|--|
|  Bdelloid and monogonid rotifers |  <i>Carchesium polypinum</i> |
|  <i>Opercularia hebes</i> and <i>Pseudocarchesium aselli</i> |  <i>Pseudocarchesium asellicola</i> |
|  <i>Lagenophrys aselli</i> |  <i>Lagenophrys platei</i> |
|  <i>Platycola decumbens</i> |  <i>Vorticella rotunda</i> |
|  <i>Pseudocarchesium simulans</i> |  <i>Metacneta mystacina</i> |
|  <i>Acineta tuberosa</i> |  <i>Gymnodinoides aselli</i> |

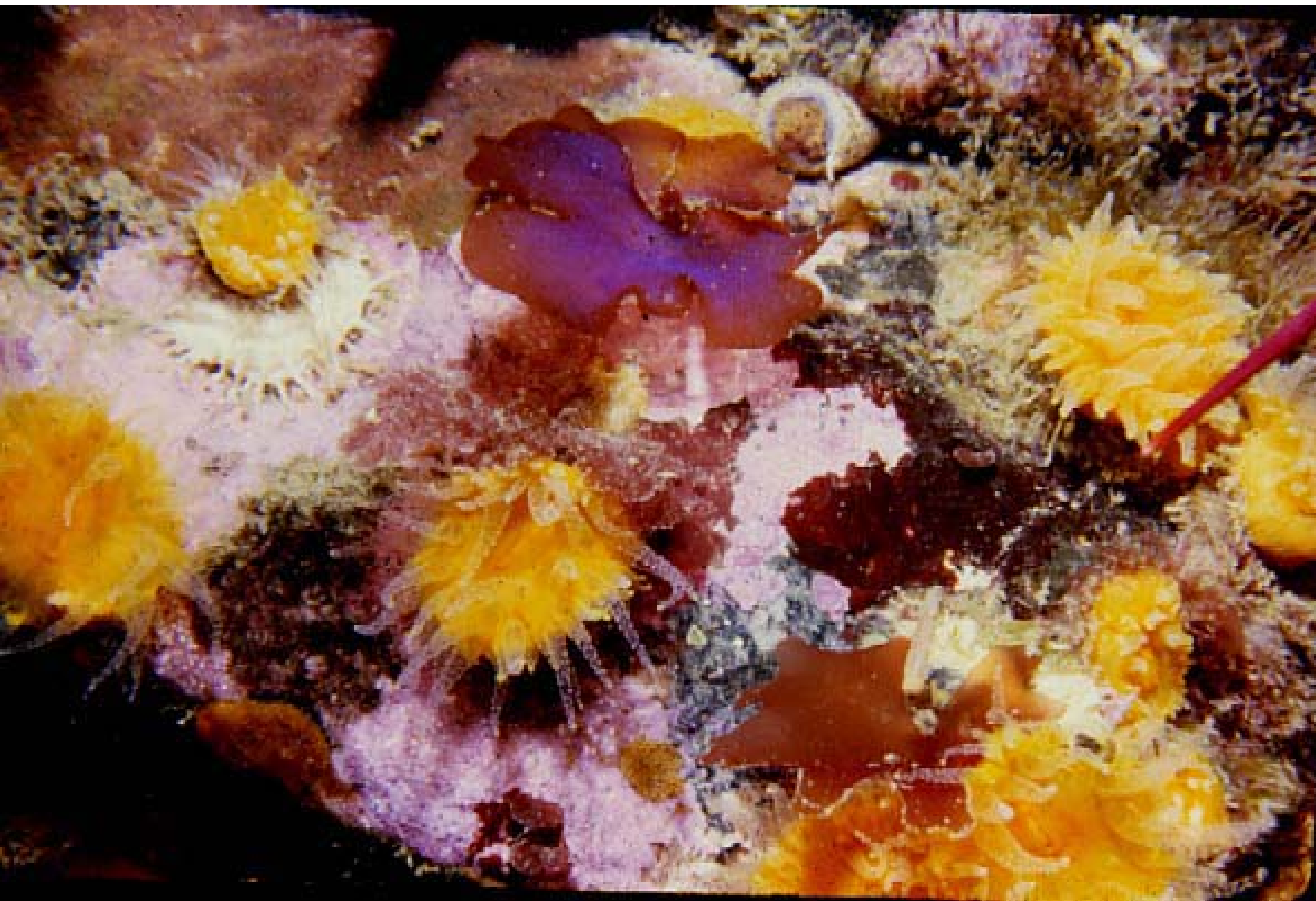










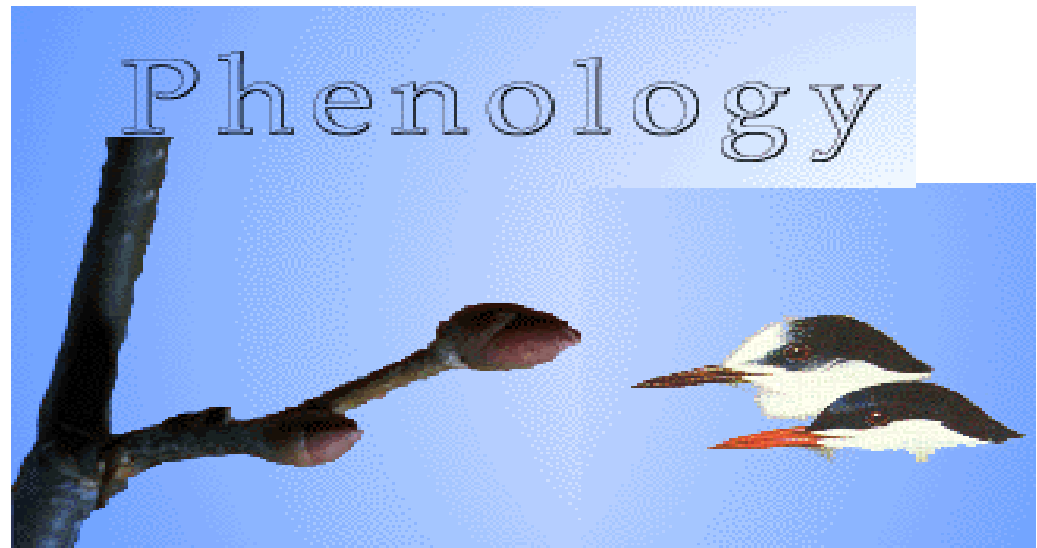


Periodizam u životu zajednica

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

1. Sezonski priodizam

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

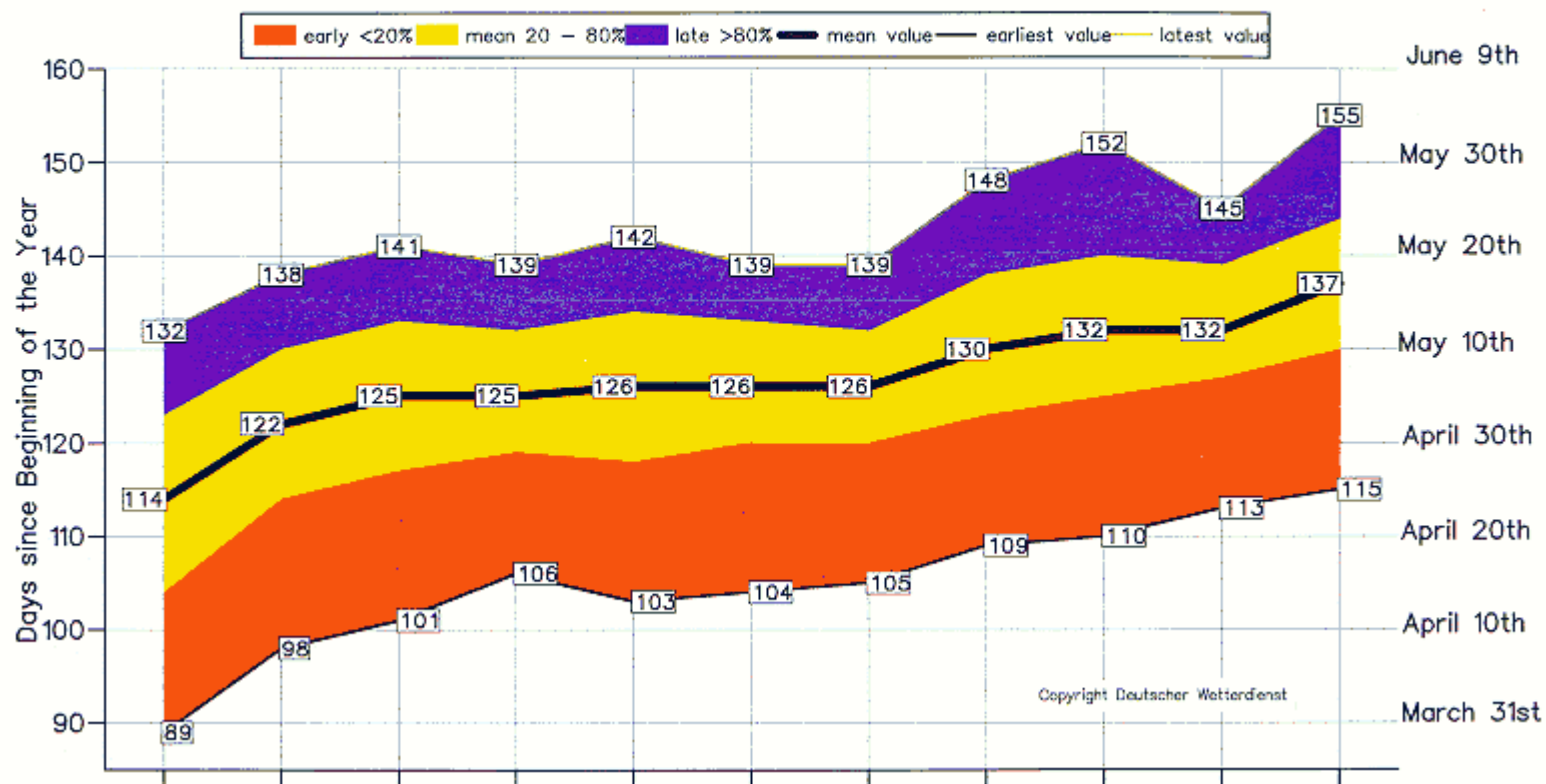






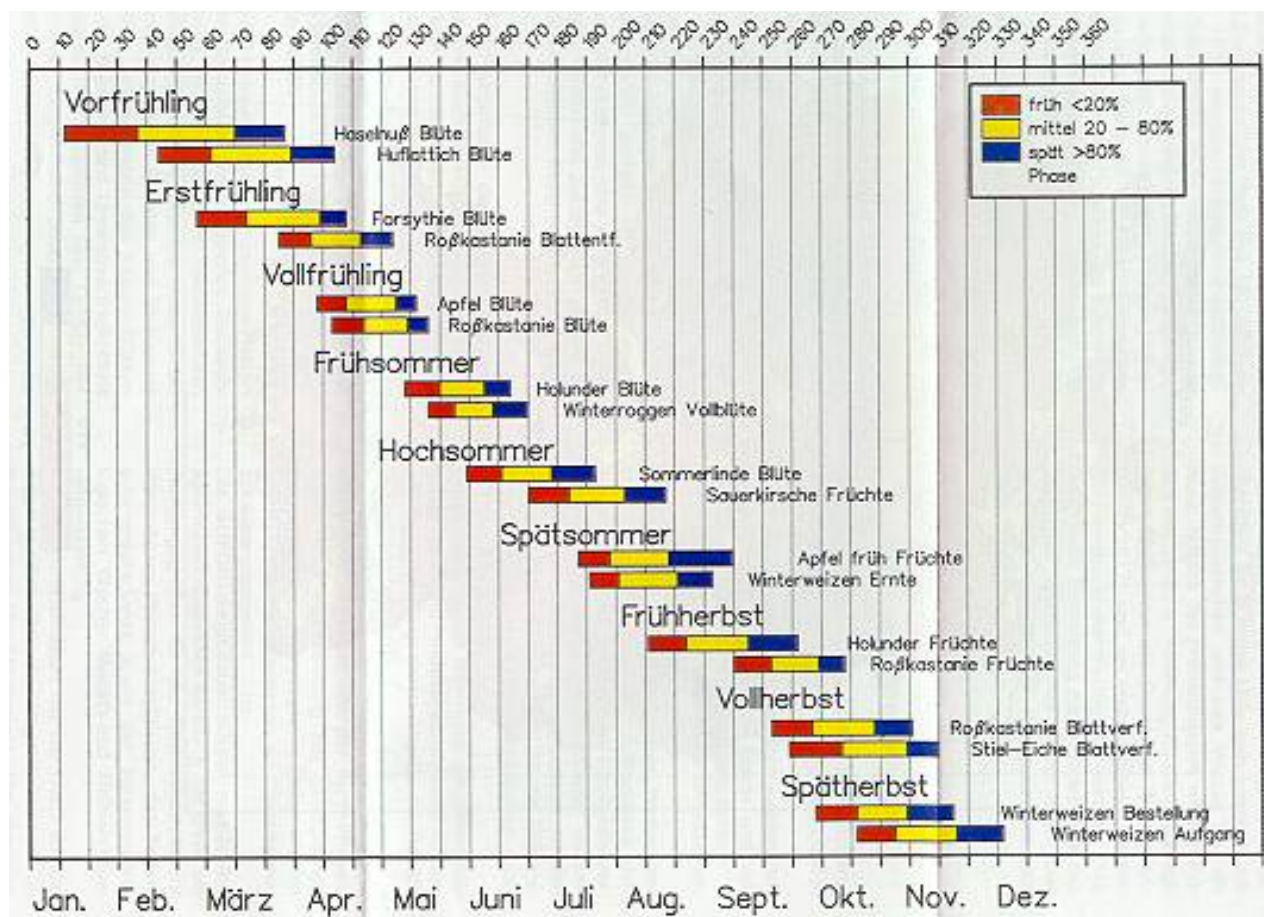
Malus domestica – Beginning of Flowering

Selected Groups of Natural Areas (NRG) in Germany, Period 1961 – 1990

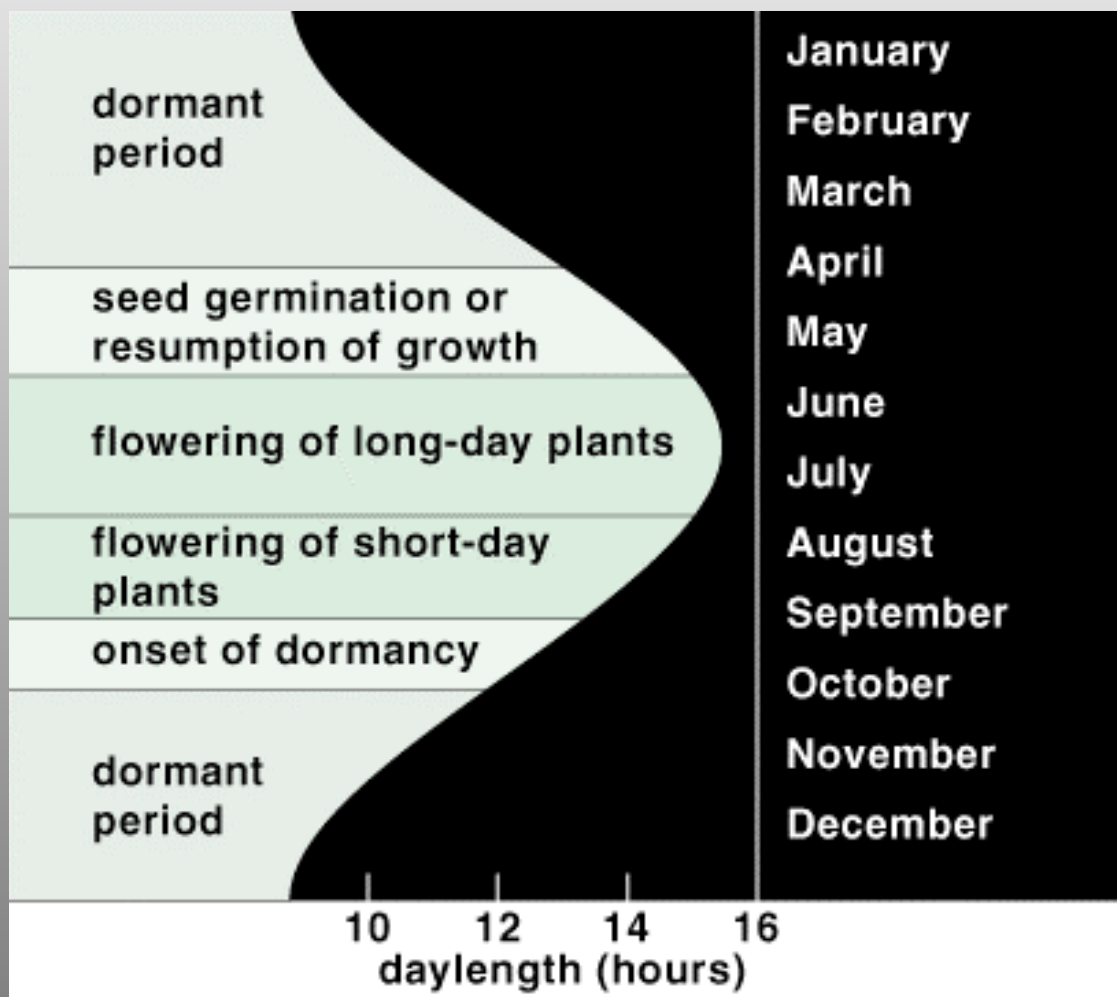


Razdoblje cvjetanja jabuke u Njemačkoj

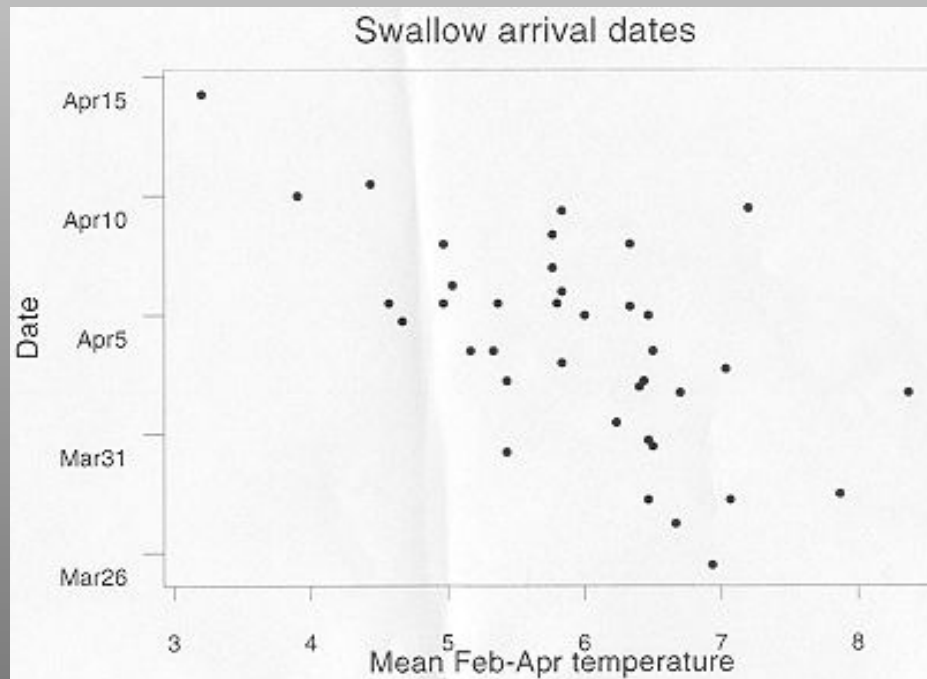
Razdoblja cvjetanja različitih biljnih vrsta u Njemačkoj



Epizode cvjetanja biljaka vezane su za temperaturu i dužinu dnevnog svjetla

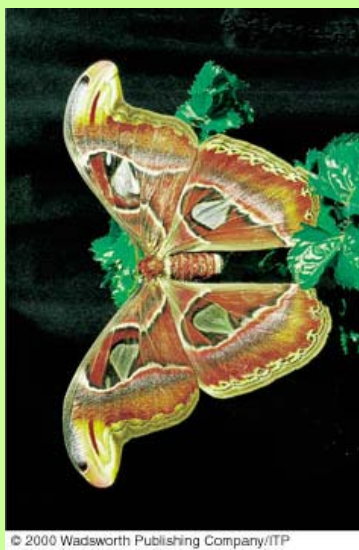
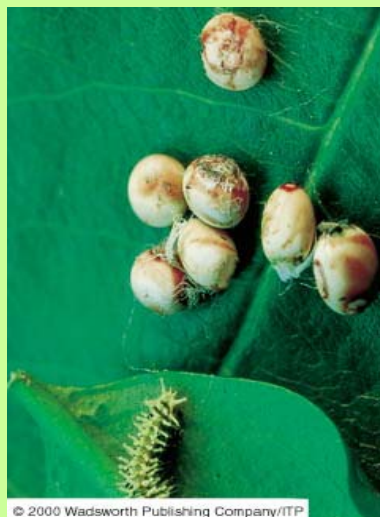


Migracije divljih
gusaka



Razdoblje dolaska
lastavica s juga

M. Šolić: Osnove ekologije



Aspekti šumskih zajednica



2. Dnevno-noćni periodizam

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

3. Lunarni periodizam

- Periodizam u razmnožavanju povezan s mjesečevim mijenama

Noćna aktivnost šišmiša



Razlozi za periodičnost

- Vrste prate varijacije u količini resursa koje su periodične
- Vremenska podjela resursa – vrste koriste iste ograničavajuće resurse u različito vrijeme
- Izbjegavanje perioda kada su predatori najbrojniji
- Fiziološka ograničenja – utjecaj faktora okoliša kao što su temperatura, količina oborina, fotoperiod itd.

