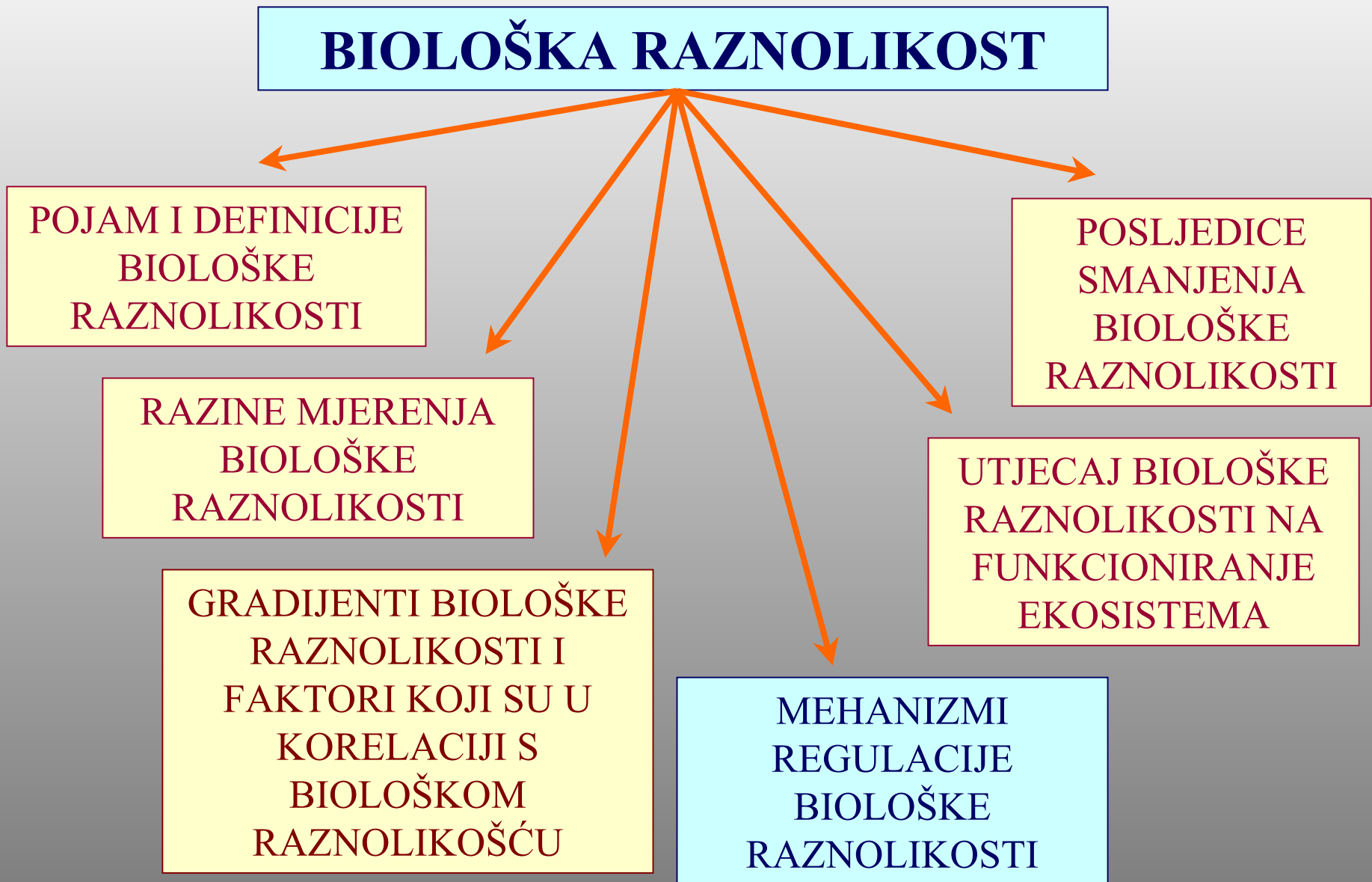


EKOLOGIJA ZAJEDNICA

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

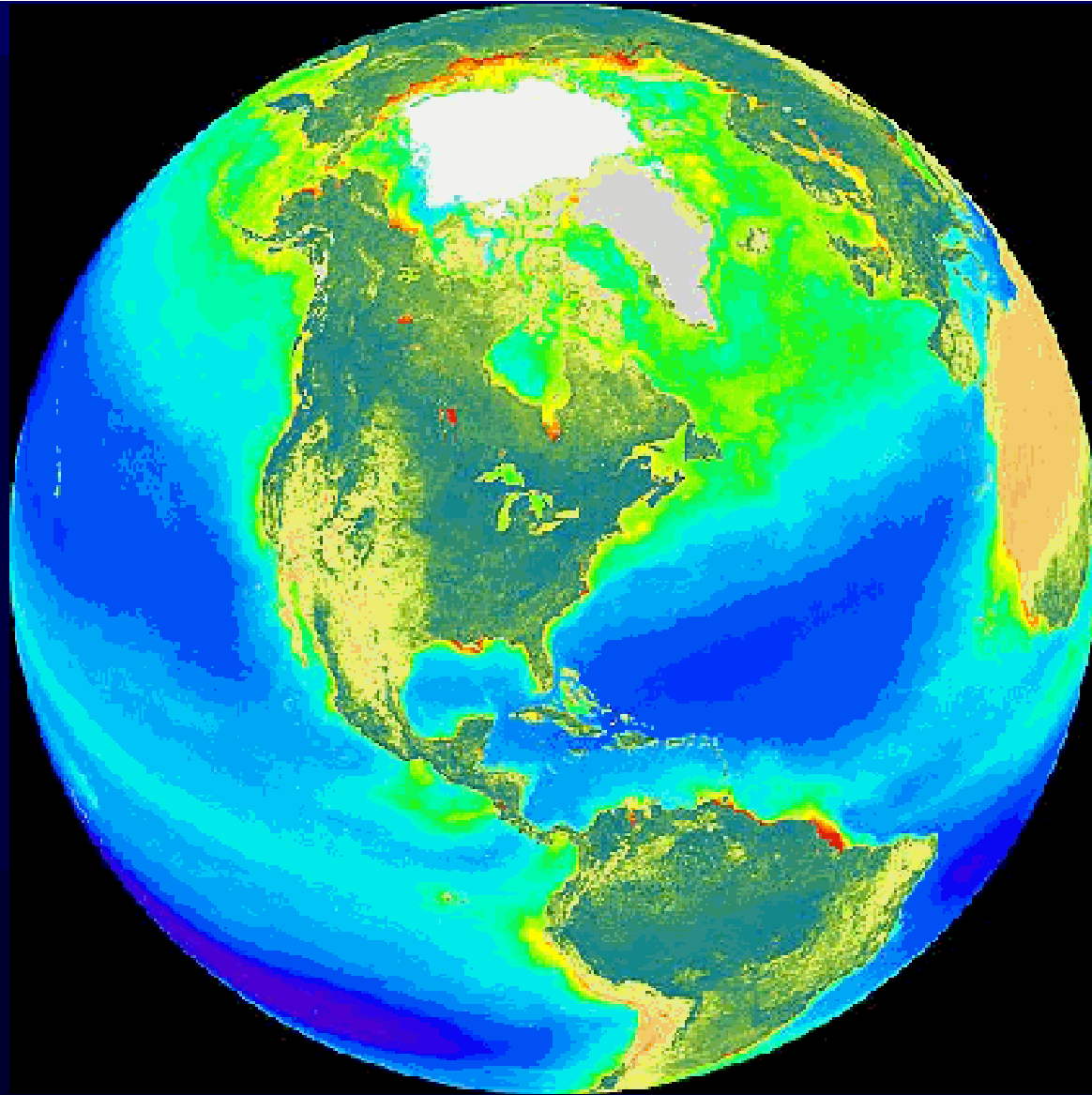




BIOLOŠKA RAZNOLIKOST

Definicija:

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



POJAM I DEFINICIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

BIOLOŠKA RAZNOLIKOST KAO KONCEPT

1. Genetička
raznolikost

2. Taksonomska
raznolikost

3. Raznolikost
zajednica,
ekosistema i
krajobraza

1. Kompozicijska
razina

2. Strukturna
razina

3. Funkcionalna
razina

BIOLOŠKA RAZNOLIKOST KAO MJERLJIVI ENTITET

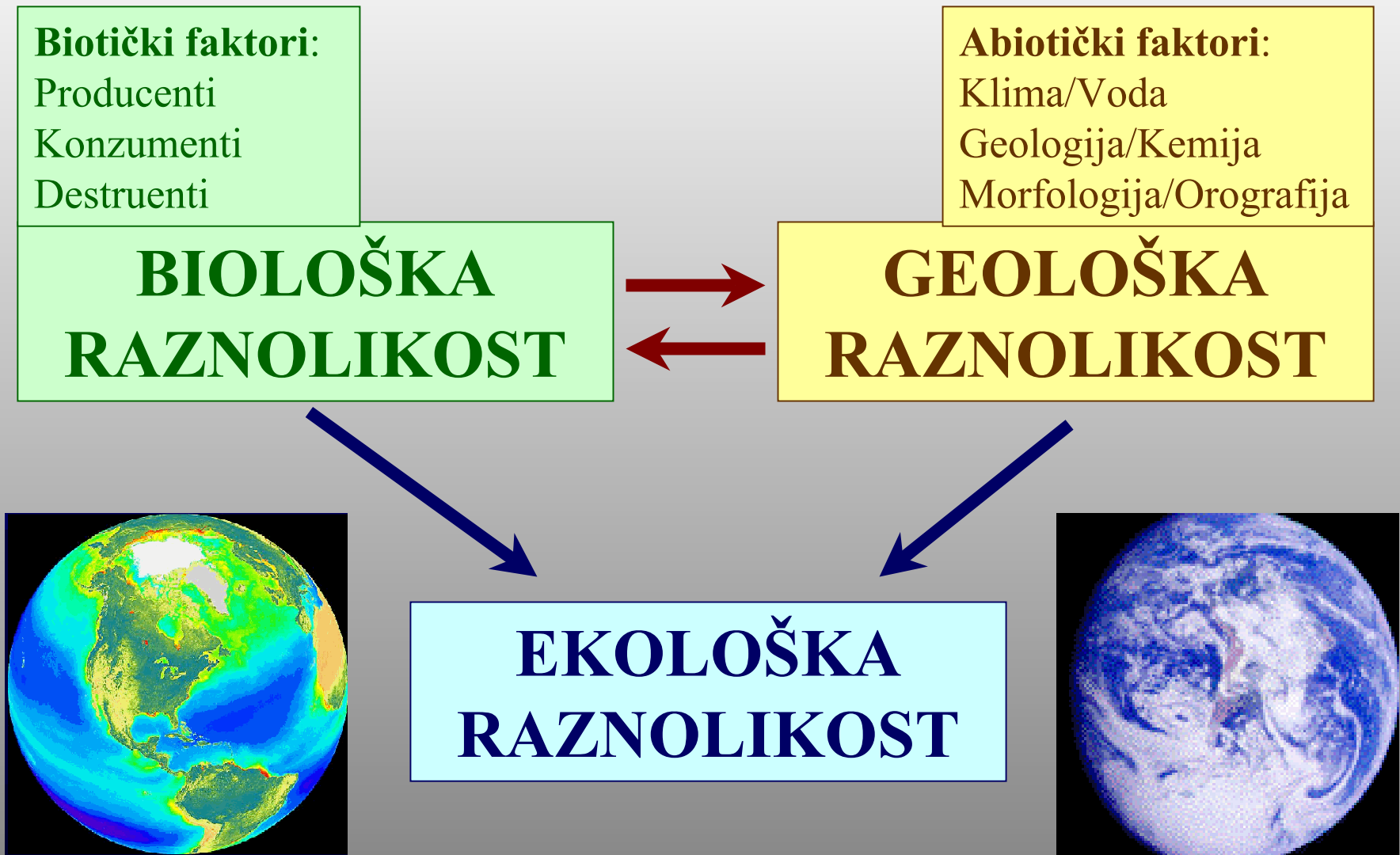
1. Mjerenje koje
broji entitete

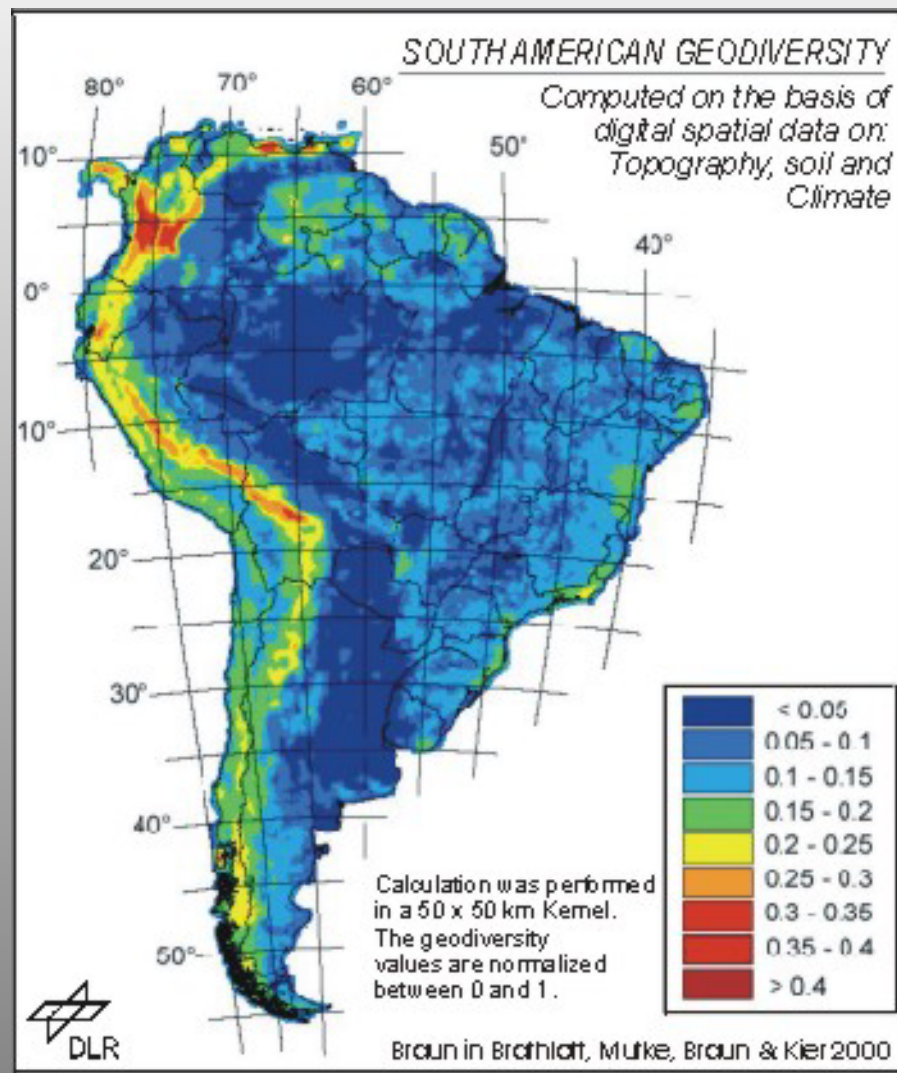
2. Mjerenje koje
pokušava ugraditi
neke elemente
razlika između
entiteta

BIOLOŠKA RAZNOLIKOST KAO SOCIO- POLITIČKI POJAM

1. Vrijednost
raznolikosti

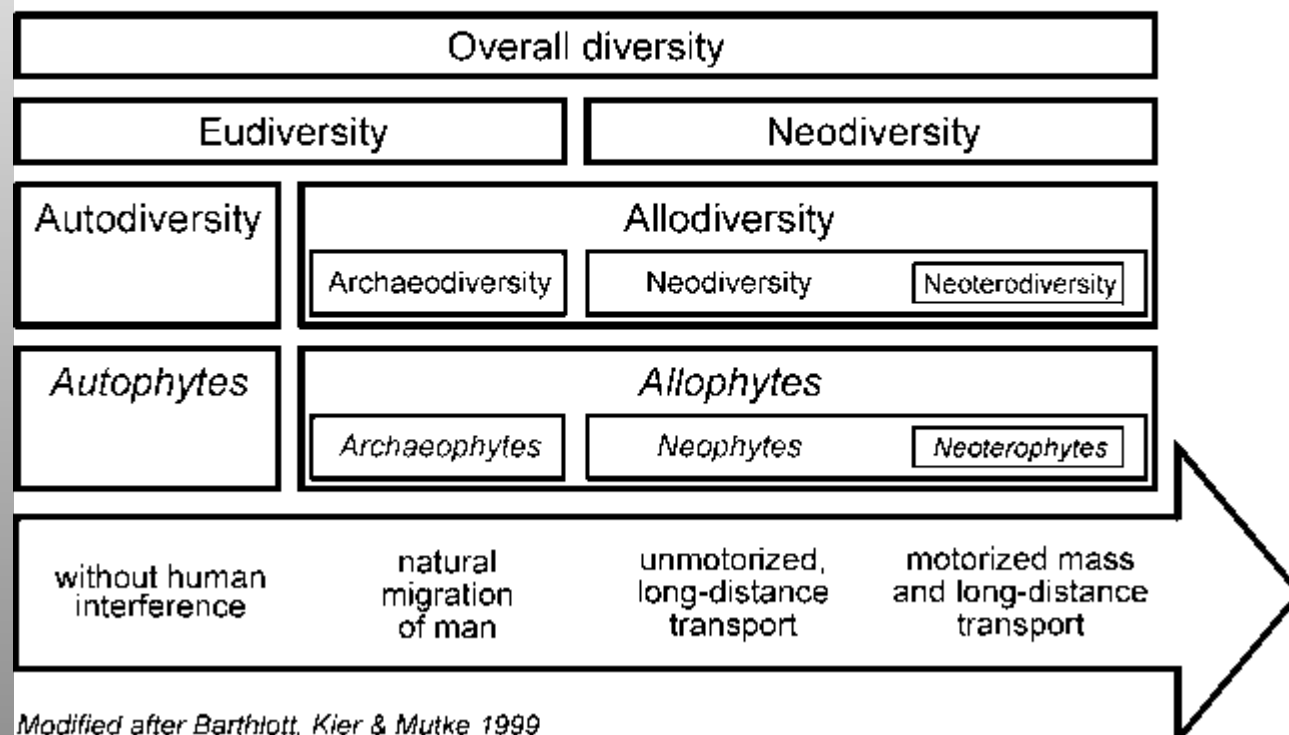
2. Potreba
očuvanja
raznolikosti





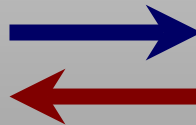
Geološka raznolikost na Južnoameričkom kontinentu koja se temelji na podacima o topografiji, karakteristikama tla i klimi. Raznolikost je prikazana u rasponu od 0 do 1

Klasifikacija biljaka i njihove raznolikosti s obzirom na načine njihovog unošenja u staništa



Razine mjerenja biološke raznolikosti

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



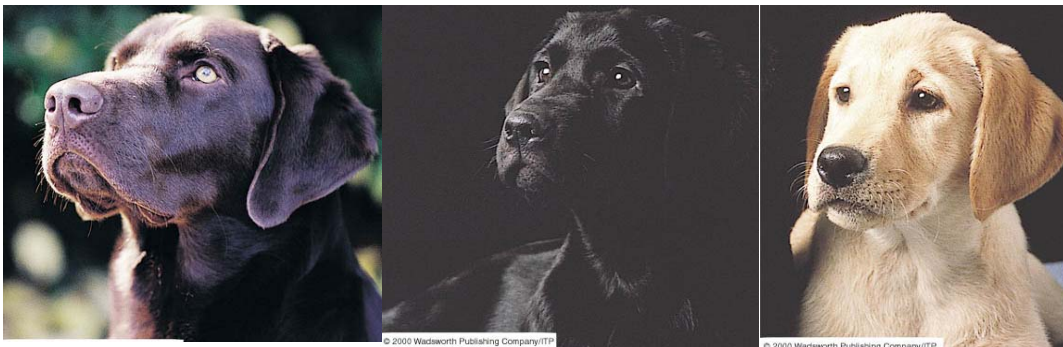
- **Kompozicijska razina** (identiteti raznovrsnost elemenata)
- **Strukturna razina** (fizička organizacija ili obrazac elemenata)
- **Funkcionalna razina** (funkcija elemenata)

Raznolikost značajki

Prvo što opažamo kada promatramo dva organizma u prirodi je to da se oni razlikuju, pa je ta različitost (n-sličnost) značajki prvo i elementarno poimanje biološke raznolikosti, koje je dostupno svakom



Pri opažanju razlika rezolucija se povećava sa stupnjem sličnosti dvaju organizama



© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP

© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP

9/16 walnut
(RRPP, RRpp, RrPP, or RrPp)



comb

3/16 pea
(rrPP or rrPp)



© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP

3/16 rose
(RRpp or Rrpp)



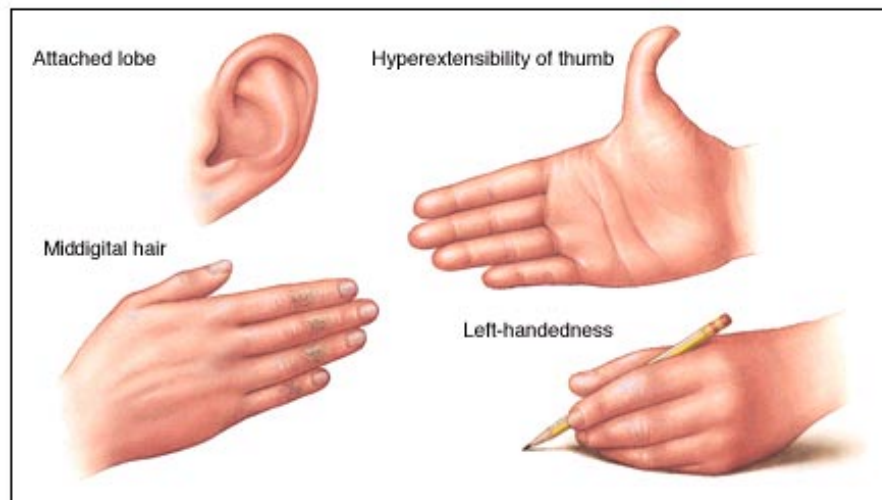
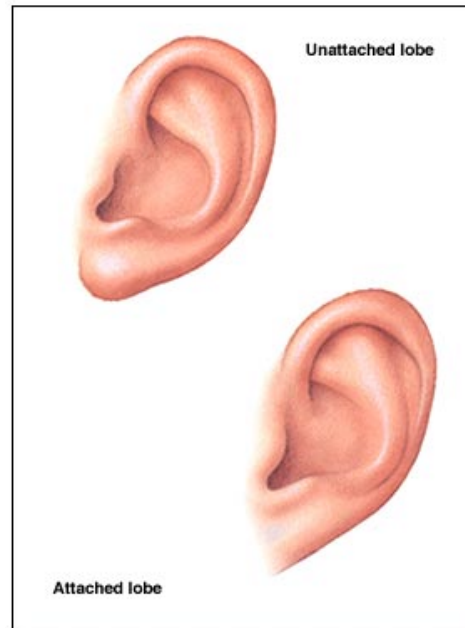
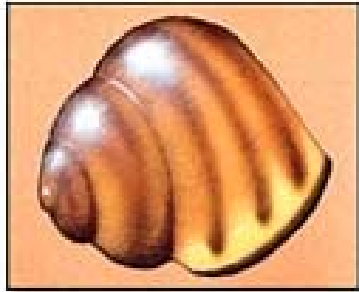
1/16 single
(rrpp)



© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP



Raznolikost značajki





Čak i između jednojajanih blizanaca postoje razlike, ali rezolucija prilikom detekcije razlika mora biti daleko finija

Raznolikost papratnjača

Diversity of ferns



© John Gerlach/Visuals Unlimited

Maidenhair fern,
Adiantum pedatum



© Walter H. Hodge/Peter Arnold, Inc.

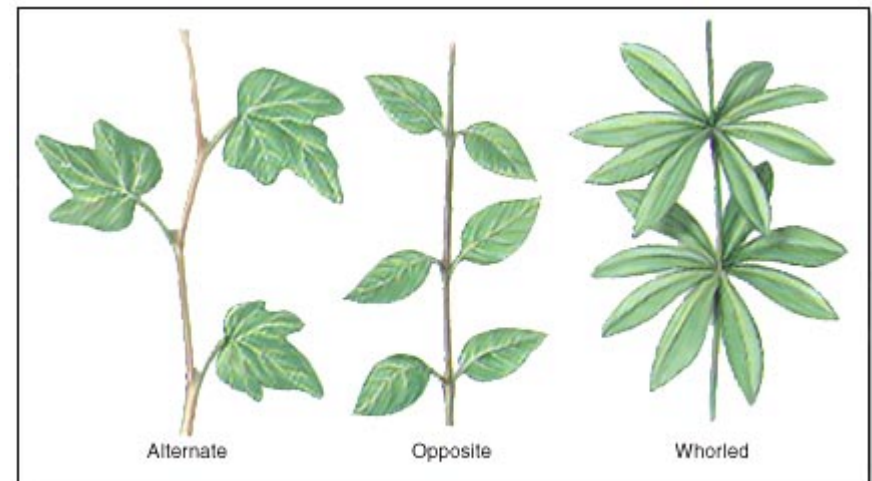
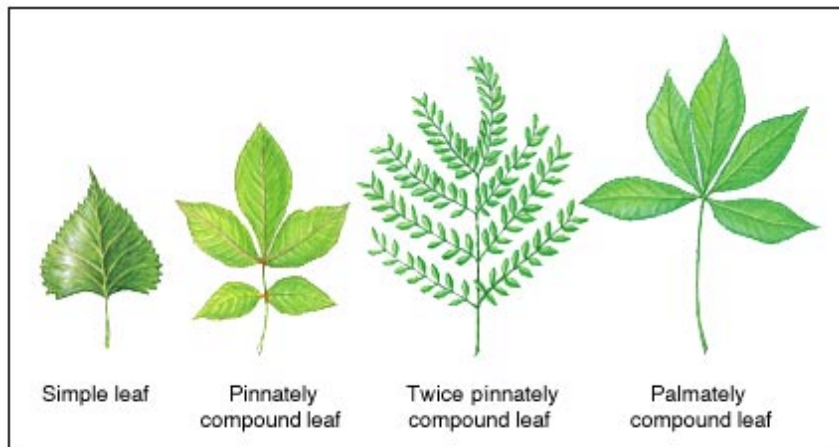
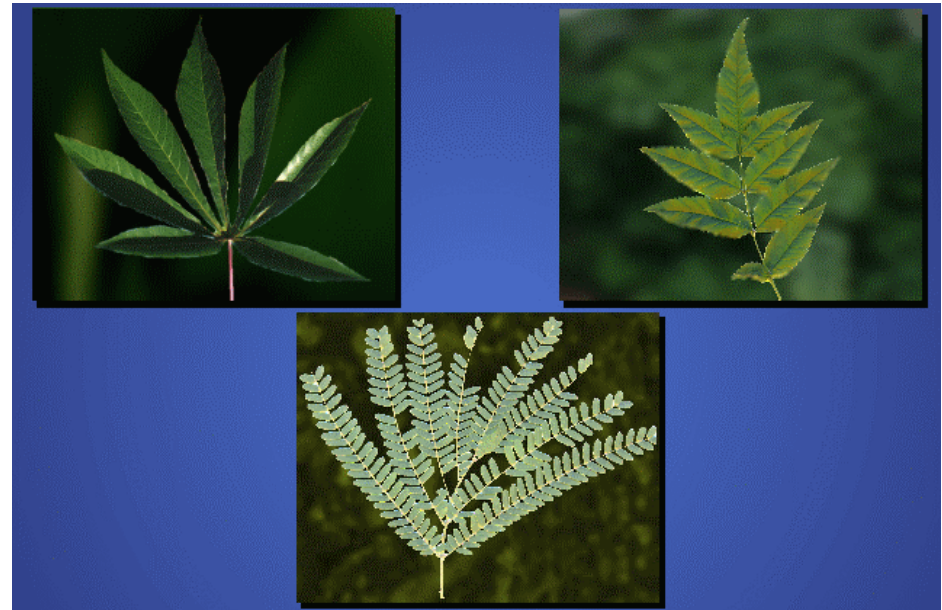
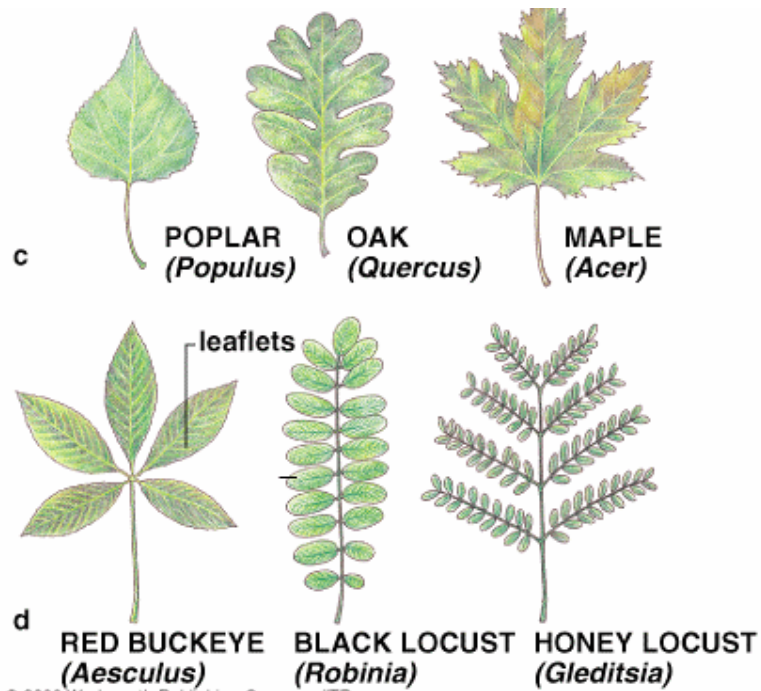
Hart's tongue fern,
Campyloneurum
scolopendrium



© Forest W. Buchanan/Visuals Unlimited

Royal fern,
Osmunda regalis

Raznolikost listova



Raznolikost korjenja

Root diversity



© G.R. Roberts

a. Taproot



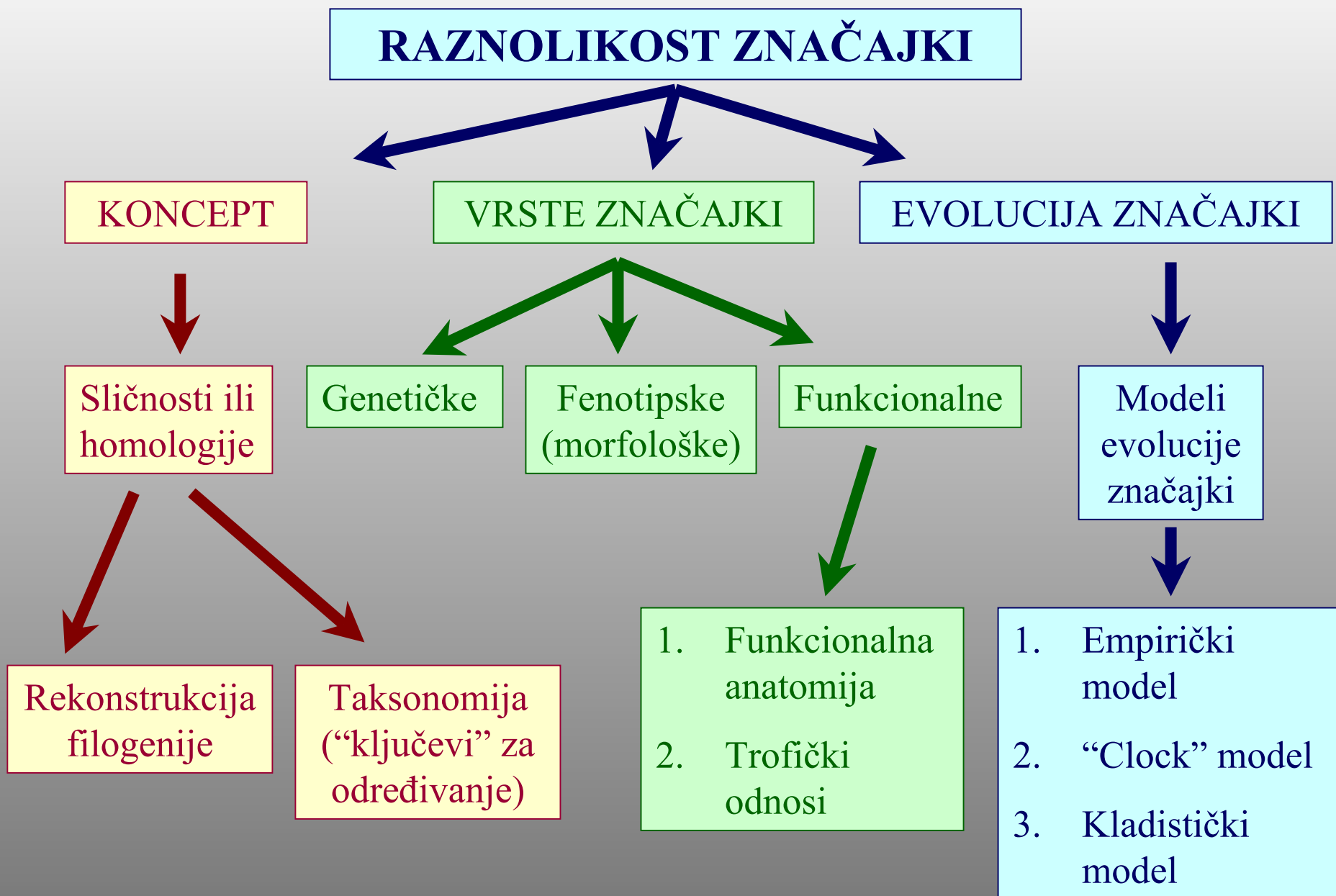
© Ed Degginger/Color Pic

**b. Fibrous
root system**



© David Newman/Visuals Unlimited

c. Prop roots

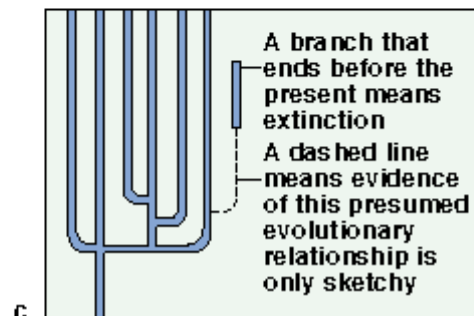
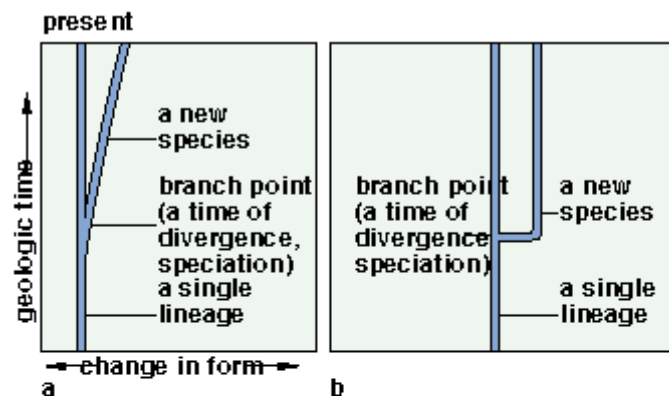
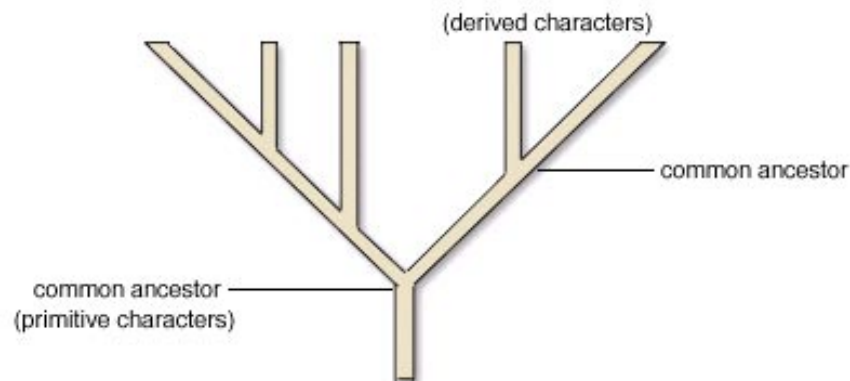


Empirički model – koristi različitost značajki u uzorku za procjenu ukupne različitosti značajki među organizmima. Broj razlika u značajkama prikazuje se putem relativne dužine pojedine grane na filogenetskom stablu. Takvo stablo kod kojeg su različite dužine grana određene brojem promjena značajki naziva se **metričko stablo**

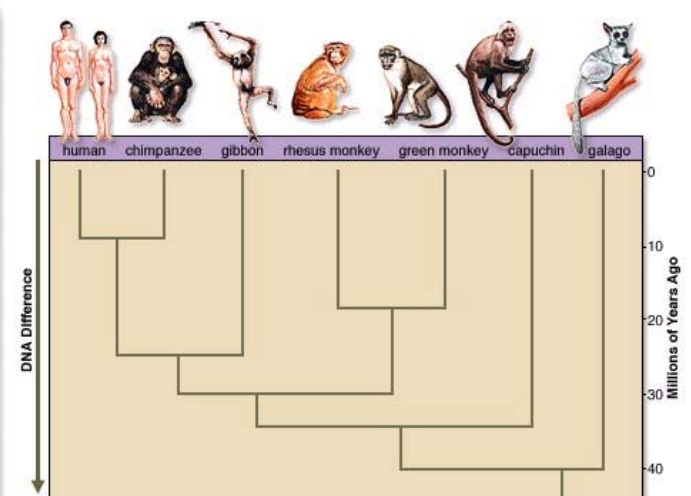
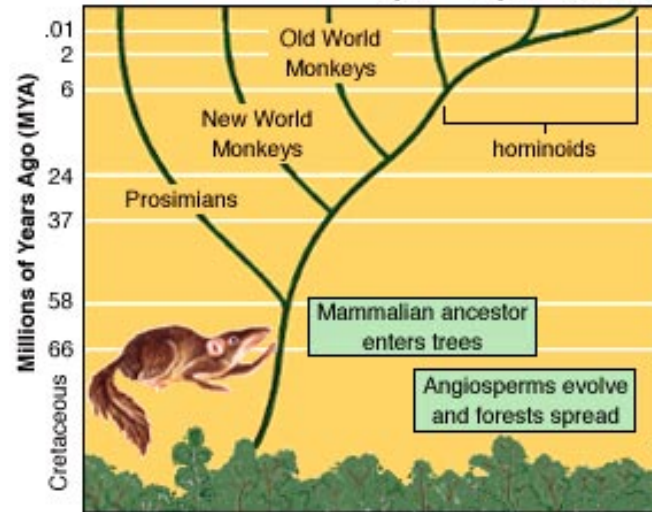
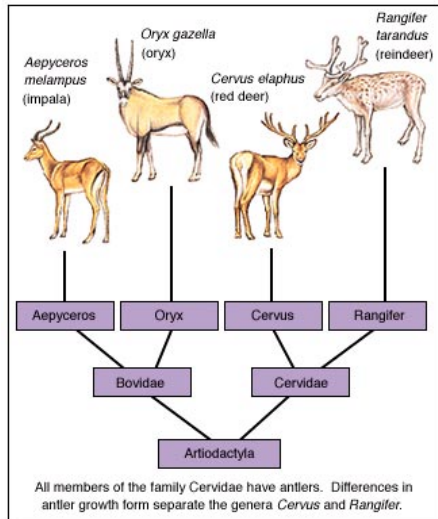
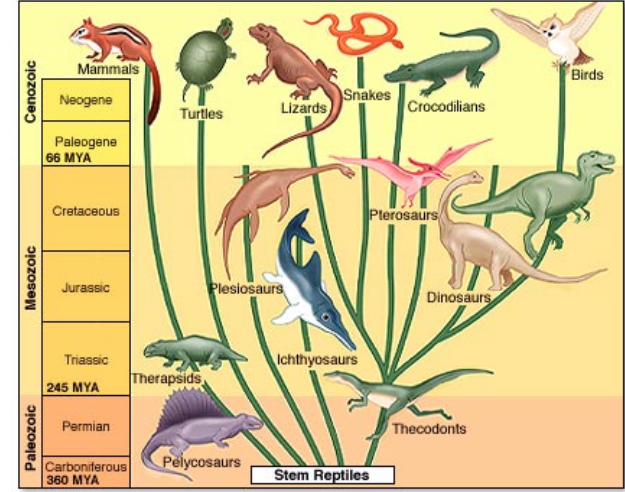
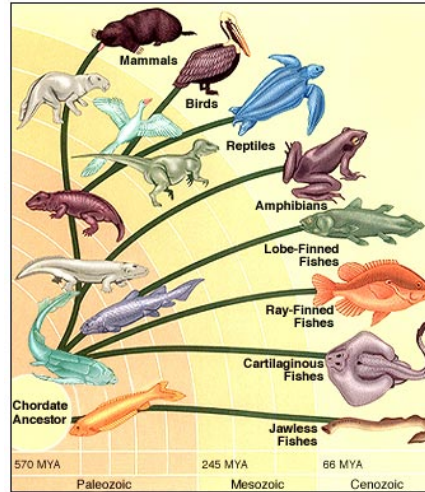
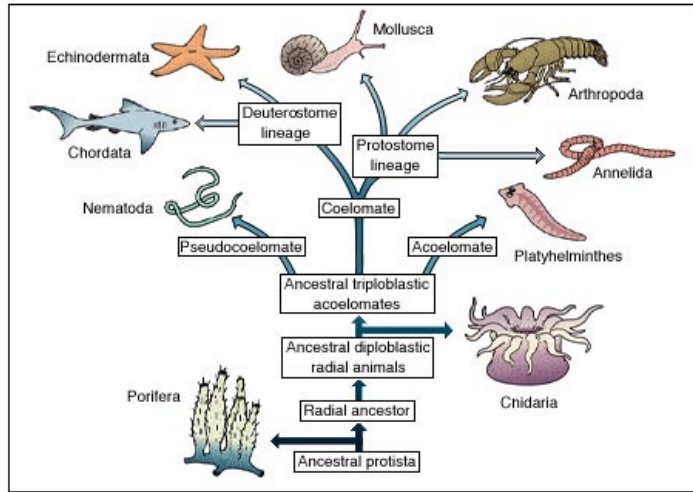
Clock model (Anageneza) – predstavlja molekularne promjene (npr. promjene DNK baza) koje se akumuliraju tijekom vremena duž grana stabla između grananja. Anageneza je filogenetsko usložnjavanje građe organizama, tj. kontinuirani porast organizacijske složenosti

Kladogeneza – evolucija određene grupe organizama odvija se putem grananja u nove grupe (divergencija filogenetskih linija)

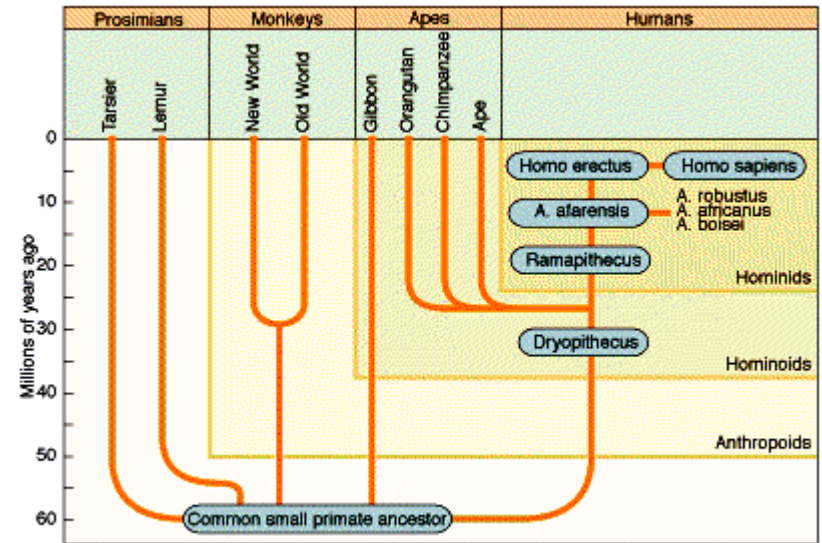
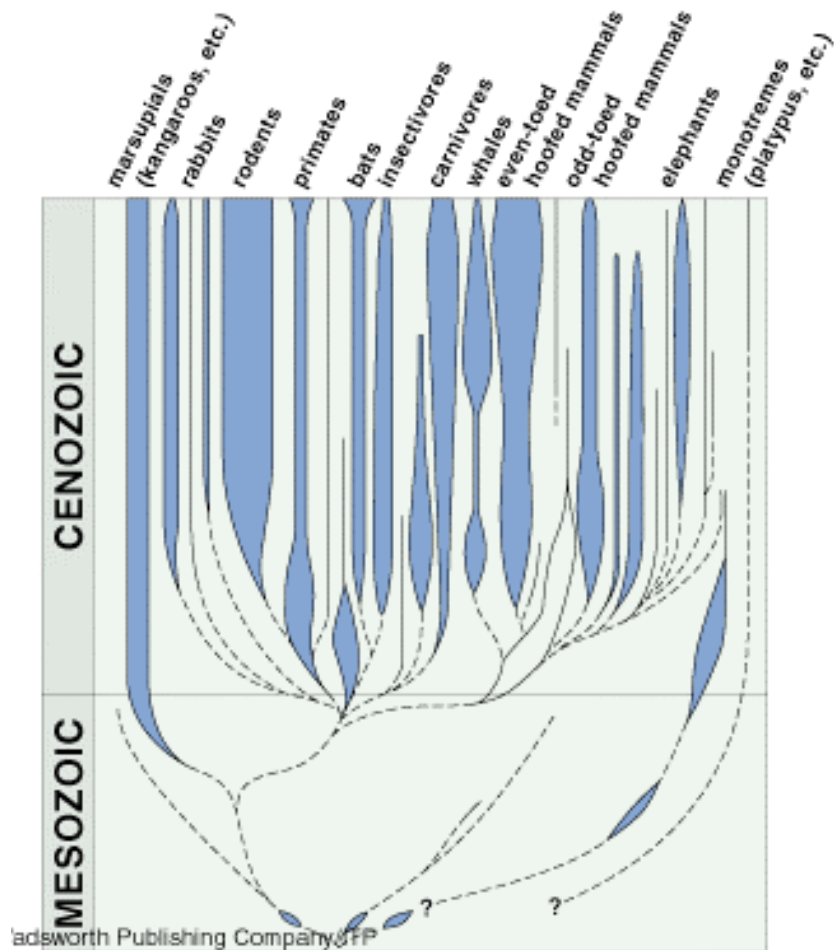
Evolucija značajki



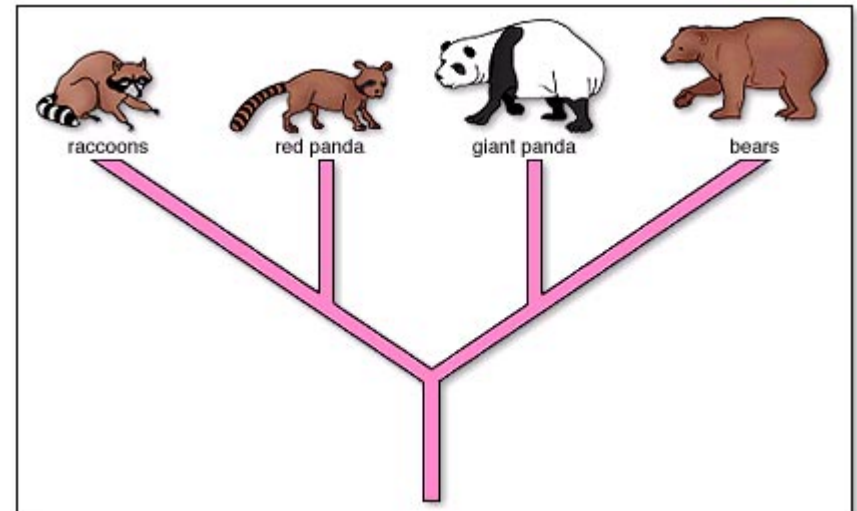
Rekonstrukcija filogenije



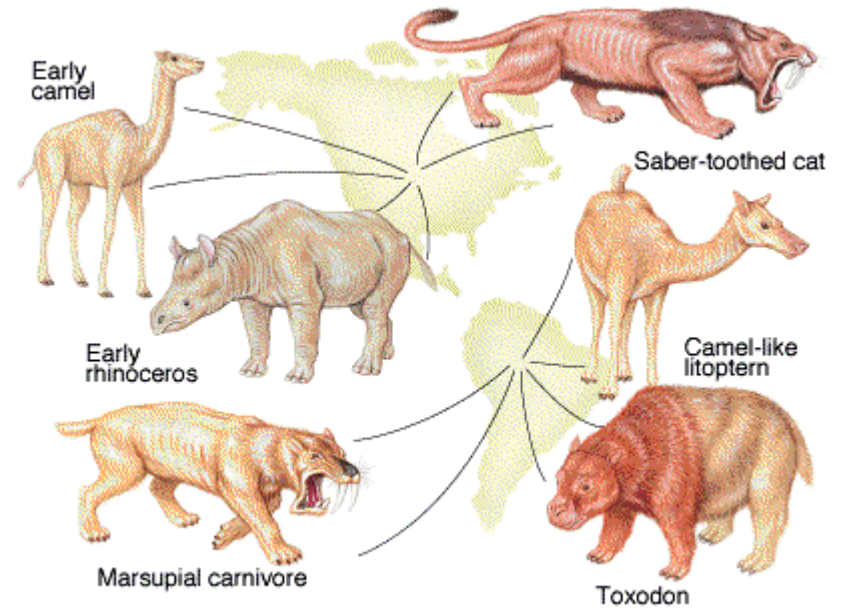
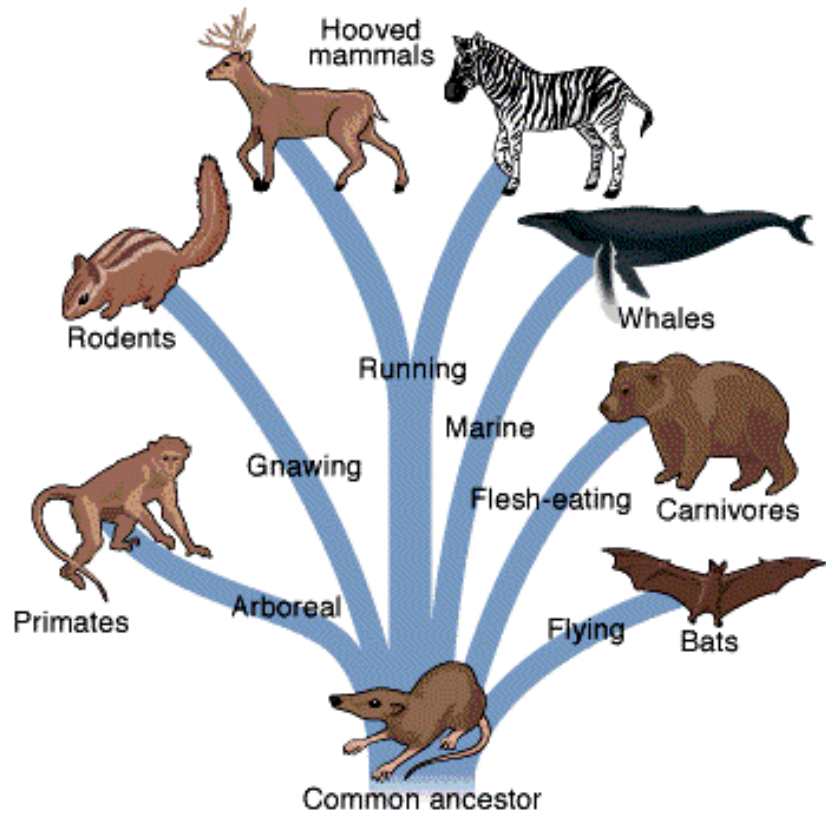
M. Šolić: Osnove ekologije



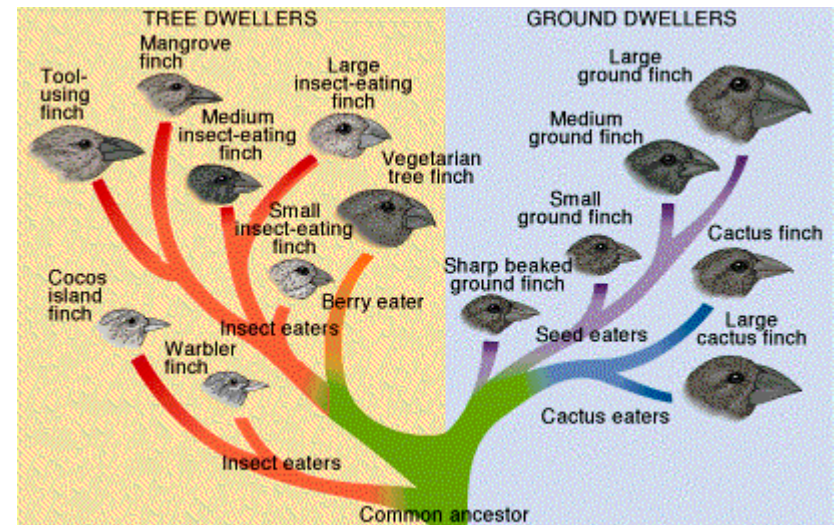
© 1998 Wadsworth Publishing Company/ITP



M. Šolić: Osnove ekologije



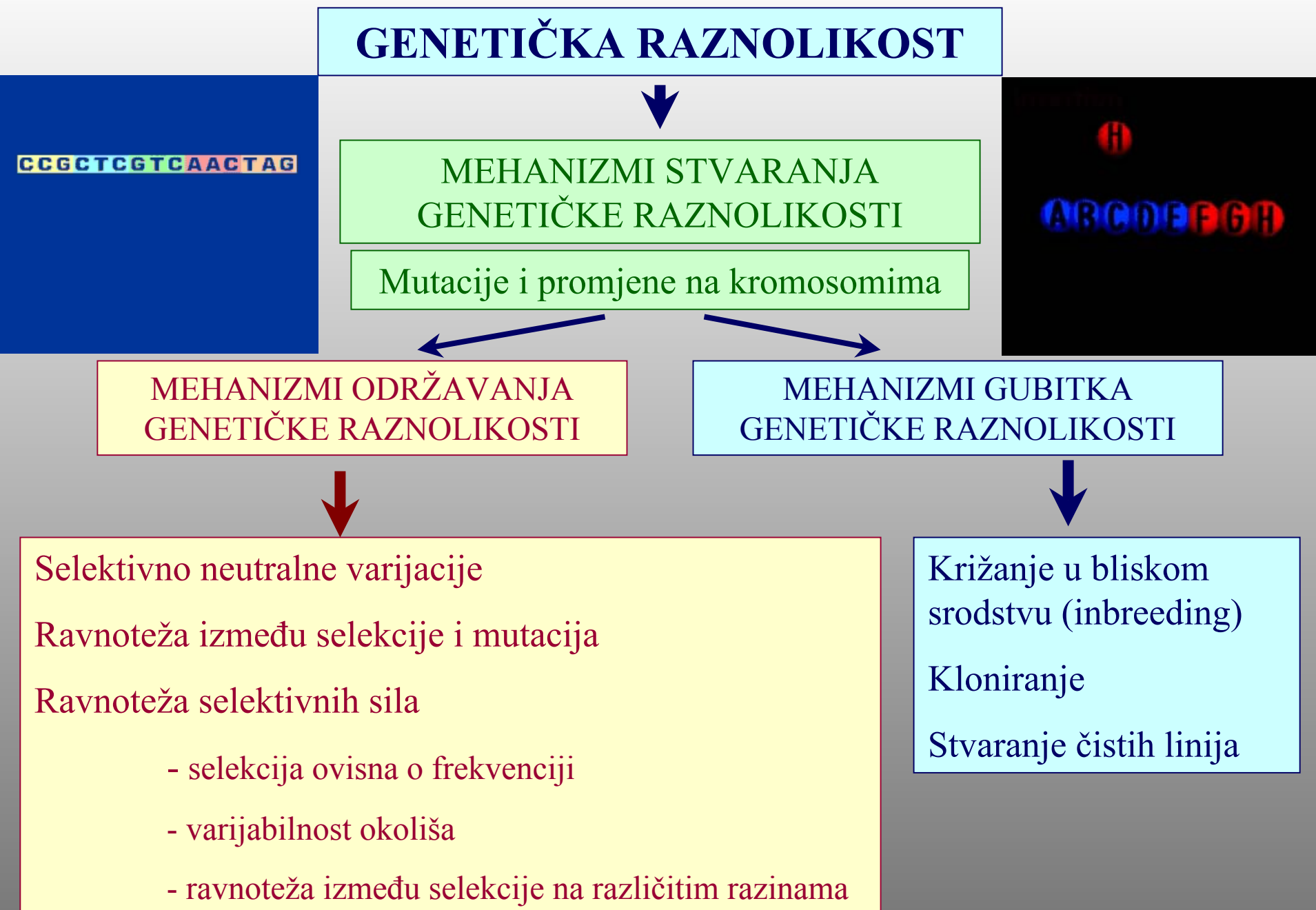
© 1998 Wadsworth Publishing Company/ITP



© 1998 Wadsworth Publishing Company/ITP

Genetička raznolikost





MJERENJE GENETIČKE RAZNOLIKOSTI

STRUKTURALNA (KLASIFIKACIJSKA) KOMPONENTA GENETIČKE RAZNOLIKOSTI

1. Aleli
2. Lokusi
3. Stanice (jezgre)
4. Jedinke
5. Obitelji
6. Subpopulacije, deme, susjedstvo
7. Populacije
8. Varijeteti, rase, morfi
9. Geografske rase ili podvrste

FUNKCIONALNA KOMPONENTA GENETIČKE RAZNOLIKOSTI

Fenotipske
varijacije

Kariotipske
varijacije

Enzimatska
raznolikost

Raznolikost
na razini
DNK

1. Morfološke
varijacije
2. Fiziološke
varijacije
3. Biokemijske
varijacije
4. Varijacije u
ponašanju

Komponente fenotipske
raznolikosti

Genetička
varijanca

Ekološka
varijanca

Nasljeđivost
(heritabilnost)

Strukturalna hijerarhija genetičke raznolikosti

Strukturalna razina organizacije	Broj struktura	Razlike između gena
Podvrste	$1 - 10^2$ po vrsti	Velike, često geografske
Varijeteti, rase, morfi	$1 - 10^2$ po podvrsti	Velike, često ekološke
Populacije	$1 - 10^6$ po varijetetu	Velike, prostorne ili vremenske
Subpopulacije, deme	$1 - 10^6$ po populaciji	Velike, prostorne ili vremenske
Obitelji	$1 - 10^6$ po subpopulaciji	Velike, genealoške
Jedinke	$1 - 10^6$ po obitelji	Velike, male (unutar klonova)
Stanice (jezgre)	$1 - 10^{20}$ po jedinki	Male, stanično rodoslovlje
Lokusi	$10^4 - 10^9$ po stanici	Velike, strukturalne
Aleli	$1 - 10$ po lokusu	Velike, heterozigotnost

PROSTORNA STRUKTURA GENETIČKIH VARIJACIJA

Prirodne populacije imaju svoju strukturu u prostoru i vremenu. Obrazac geografske podjele i razmjeri protoka gena između lokalnih populacija su važni za evoluciju i održavanje genetičke varijabilnosti bilo koje vrste

Modeli prostorne strukture genetičkih varijacija

- Koncept slučajnog parenja unutar populacija je apstraktan. U stvarnim populacijama postoji veća vjerojatnost da se jedinke pare sa susjedima. Wright (1943, 1946) je razvio različite modele u svrhu analiziranja prostorne strukture genetičkih varijacija unutar populacija:
- **1. OTOČNI MODEL** – Populacija je podjeljena u djelomično izolirane skupine jedinki (deme) koje se međusobno pare po principu slučajnosti. Mala frekvencija jedinki koje se pare u jednoj demi migrira u druge deme i pri tome je vjerojatnost migracija u bilo koju od dema jednaka
- **2. STEPENASTI MODEL (“Stepping-stone”)** – Ideničan je otočnom modelu, osim što se migranti uvijek pomiču u sljedeću demu u liniji
- **3. KONTINUIRANI MODEL** – Deme ne postoje, a udaljenost rasprostranjenja je vrlo mala, tako da su partneri rođeni jedan blizu drugoga

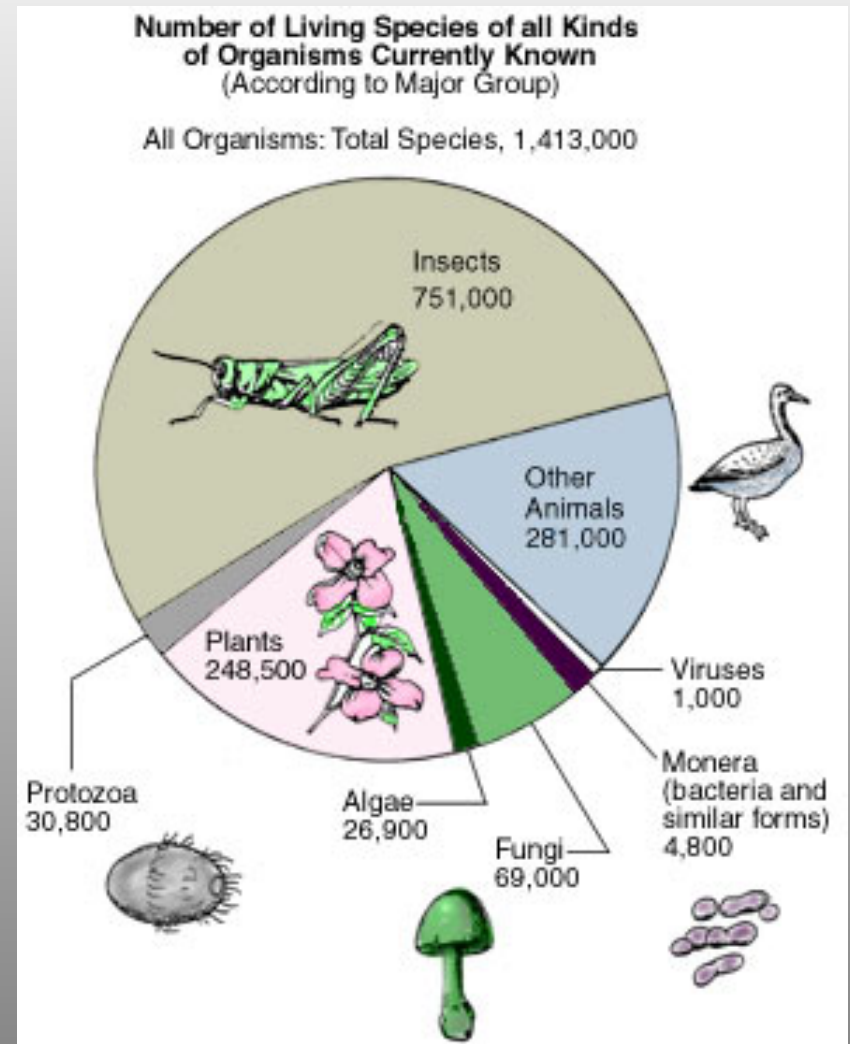
Bogatstvo vrsta

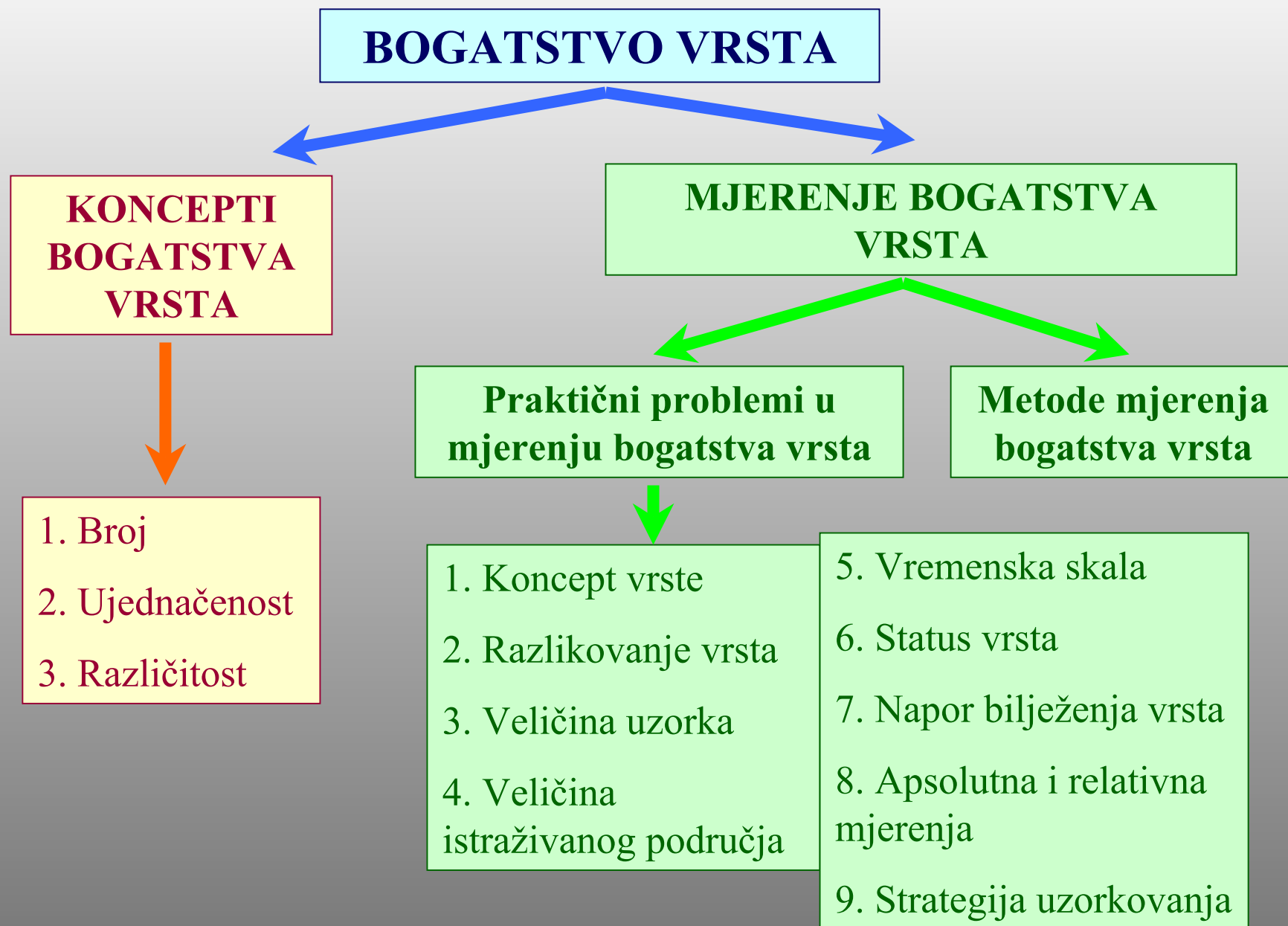
- Vrsta je prepoznata kao osnovna jedinica biološke raznolikosti, bogatstvo vrsta kao temeljni pokazatelj biološke raznolikosti, a visoka stopa nestanka vrsta kao glavna manifestacija krize biološke raznolikosti. Iako mnogi bogatstvo vrsta i biološku raznolikost koriste gotovo kao sinonime, to je ipak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

Bogatstvo vrsta je u korelaciji s drugim pokazateljima biološke raznolikosti

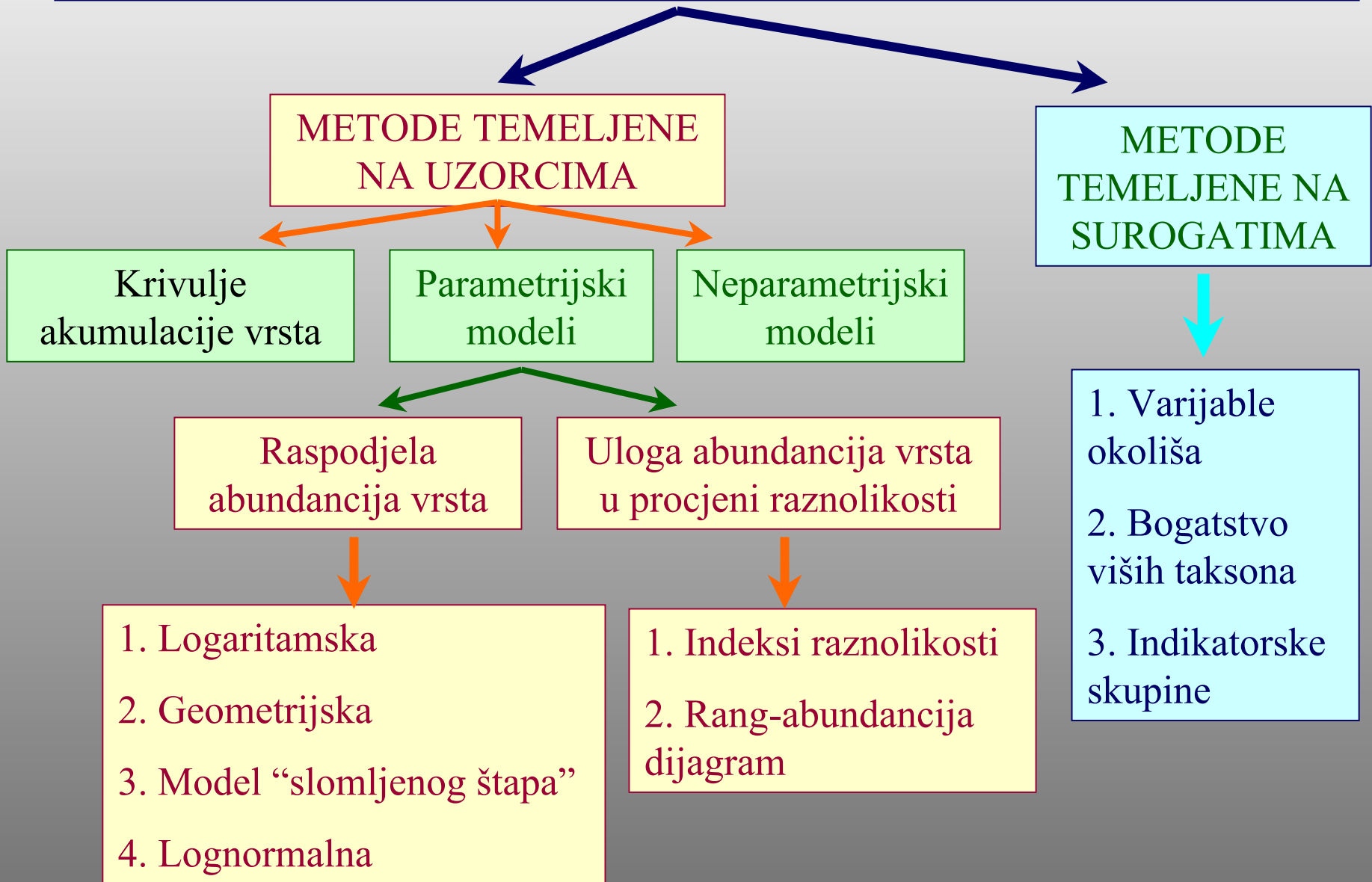
- Pozitivna korelacija s ekološkom raznolikosti (mnoga standardna mjerenja ekološke raznolikosti sastoje se u mjerenju broja različitih tipova vrsta)
- Postoji tendencija pozitivne korelacije između bogatstva vrsta i broja viših taksonomskih kategorija, pa bogatstvo vrsta može biti dobar pokazatelj raznolikosti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

Bogatstvo vrsta na Zemlji





METODE MJERENJA BOGATSTVA VRSTA



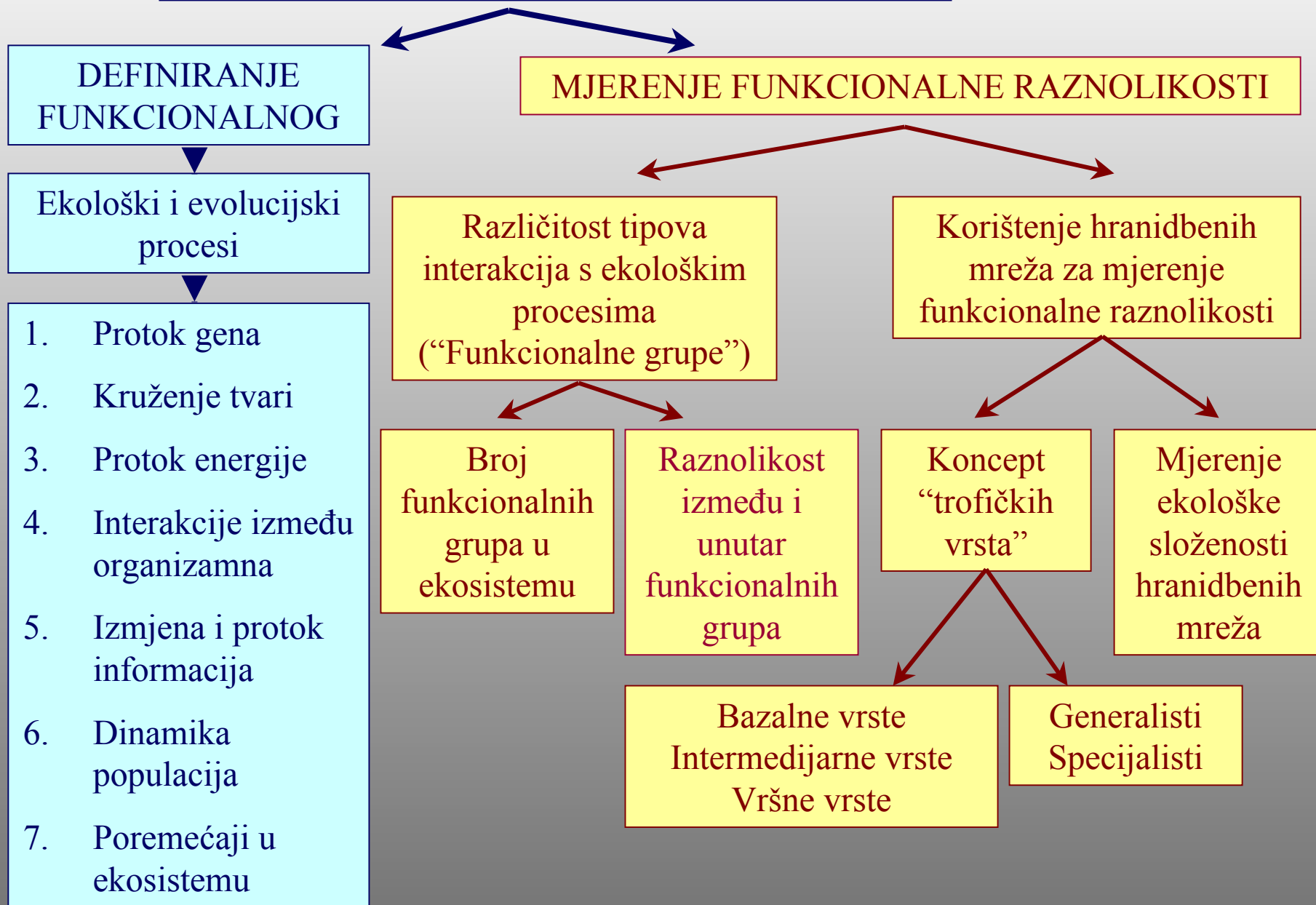
Raznolikost na višim razinama organizacije

- Biološka se raznolikost može mjeriti i na višim razinama organizacije pod kojima podrazumijevamo **životne zajednice, ekosisteme i krajobraze**
- Najlakši, pa vjerojatno i najčešći, način mjerenja biološke raznolikosti na ovim razinama je taj da se ona izrazi preko elemenata nižih razina raznolikosti (npr. koliko vrsta ima u nekoj zajednici). Međutim, takvi pristupi ne izražavaju nikakve odlike svojstvene višim sustavima organizacije
- Drugi mogući kriteriji za uspoređivanje viših sustava bile bi razlike u njihovoj strukturi i funkcijama, kao i razlike u njihovom povijesnom porijeklu i evoluciji

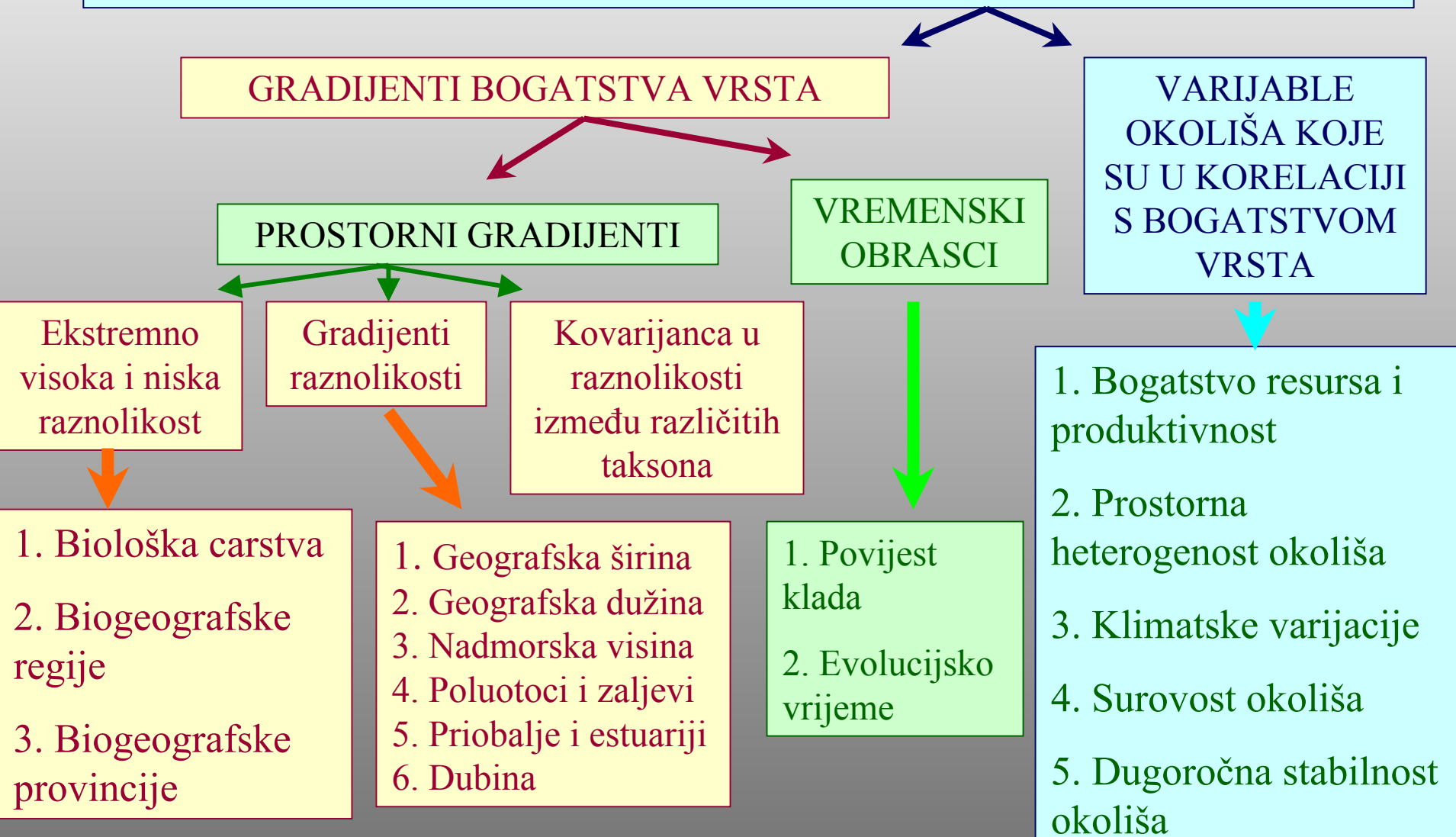
Funkcionalna raznolikost

- U prirodi različiti organizmi imaju različitu funkciju ili “ulogu u ekološkoj predstavi”.
- Prema tome, mjerenja *raznolikosti funkcija* koje organizmi obavljaju u prirodi mogu također biti jedan od pokazatelja biološke raznolikosti
- Budući da vrste obavljanjem svojih raznolikih funkcija u prirodi omogućavaju funkcioniranje ekosistema na Zemlji (“servisiranje ekosistema”), ovaj je aspekt biološke raznolikosti od životne važnosti i za opstanak čovjeka kao biološke vrste

FUNKCIONALNA RAZNOLIKOST



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



Usporedba biološke raznolikosti između kopna i mora

MORE:

Broj koljena: 32

Broj vrsta < 15%

KOPNO:

Broj koljena: 12

Broj vrsta > 85%

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

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

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

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

Broj do danas
otkrivenih i opisanih
vrsta na Zemlji.
Više od pola otpada
na kukce

Known species



4,000 species of bacteria



4,500 species of mammals



5,000 species of viruses



10,000 species of birds



12,000 species of amphibians and reptiles



22,000 species of fish



70,000 species of fungi



270,000 species of plants



400,000 species of invertebrates (excluding insects)



960,000 species of insects, approximately 600,000 of which are beetles

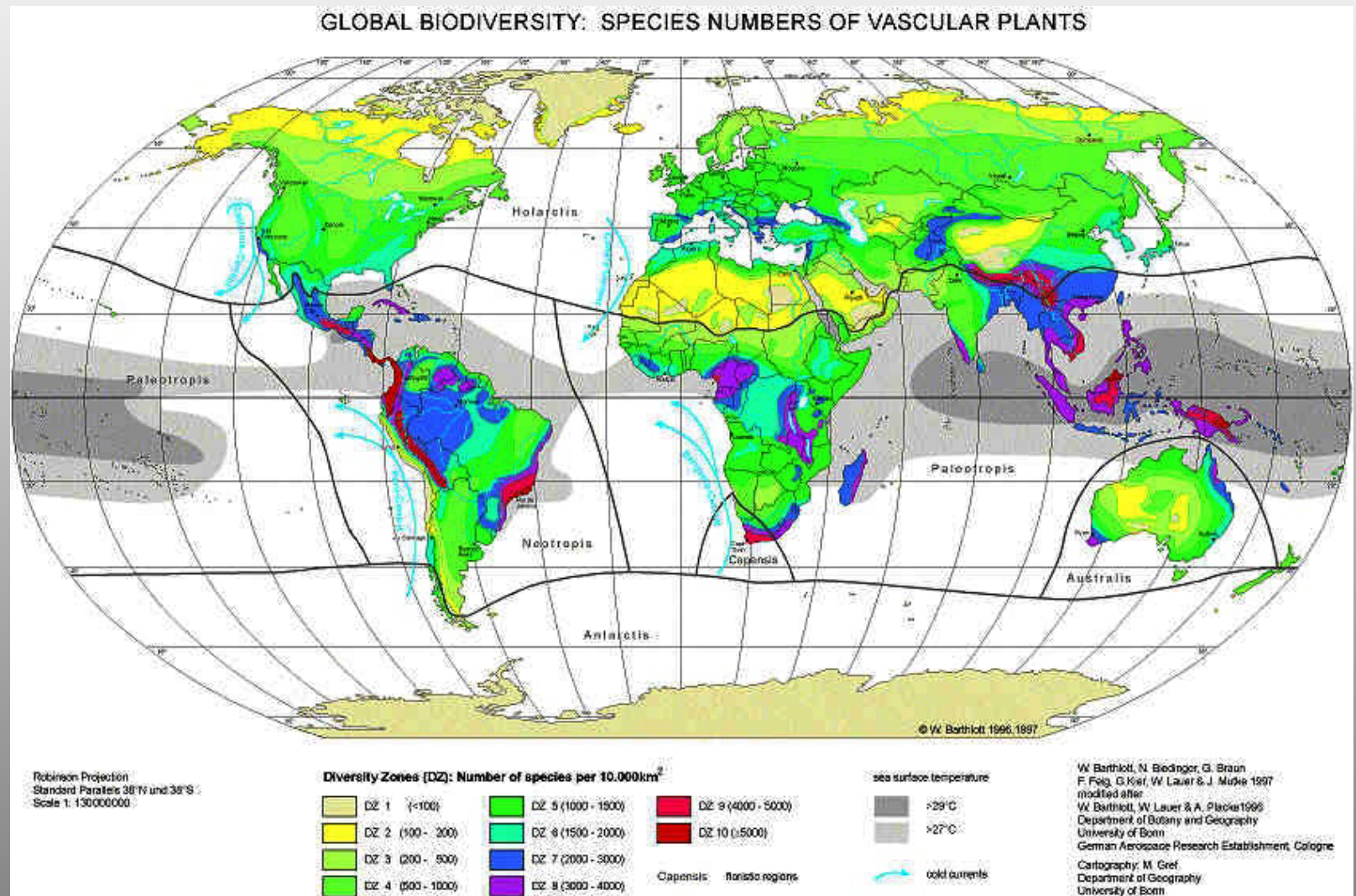
Neke su biogeografske regije biološki raznolikije od drugih

TABLE 29-2 Taxonomic levels of diversity among forest trees in several regions

Taxa	NUMBER OF TAXA		
	Europe	Eastern North America	Eastern Asia
Orders	16	26	37
Families	21	46	67
Genera	43	90	177
Species	124	253	729
Percentage of genera predominantly tropical	5	14	32
Number of genera in fossil record	130	60	122

(From Latham and Ricklefs 1993.)

Usporedba
raznolikosti vrsta
drveća između
Europe, Sjeverne
Amerike i
istočne Azije



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

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

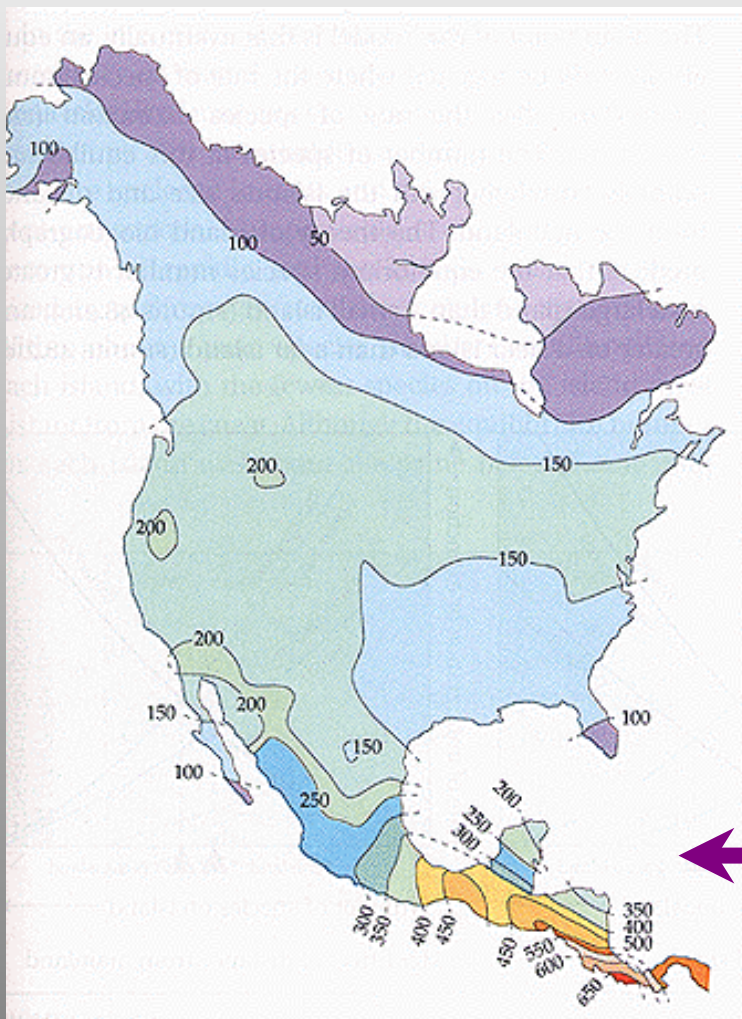
Zašto su neke regije bogatije vrstama od drugih?

- Razlike u raznolikosti vrsta između pojedinih biogeografskih regija objašnjavaju dvije hipoteze:
 - Hipoteza o postojanju “centara porijekla” tj. područja u kojima je stopa akumulacije vrsta i/ili stvaranja novih vrsta vrlo velika. Ti su centri izvori novih vrsta koje se putem migracija šire u okolna područja manje raznolikosti. Ako je ova hipoteza točna, onda bi u tropskim područjima koja se odlikuju visokom raznolikošću stopa nestanka vrsta morala biti mala i/ili stopa specijacije (stvaranja novih vrsta) velika.
 - Druga hipoteza tvrdi da vrste nastaju *in situ* s jedne ili druge strane barijere. Ova teorija podrazumijeva da su preci današnjih vrsta bili široko rasprostranjeni na Zemlji, ali su zatim putem barijera izolirani u odvojene populacije. Ovaj je model, na primjer, prikladan u objašnjavanju podjele između Atlanske i Pacifičke flore i faune

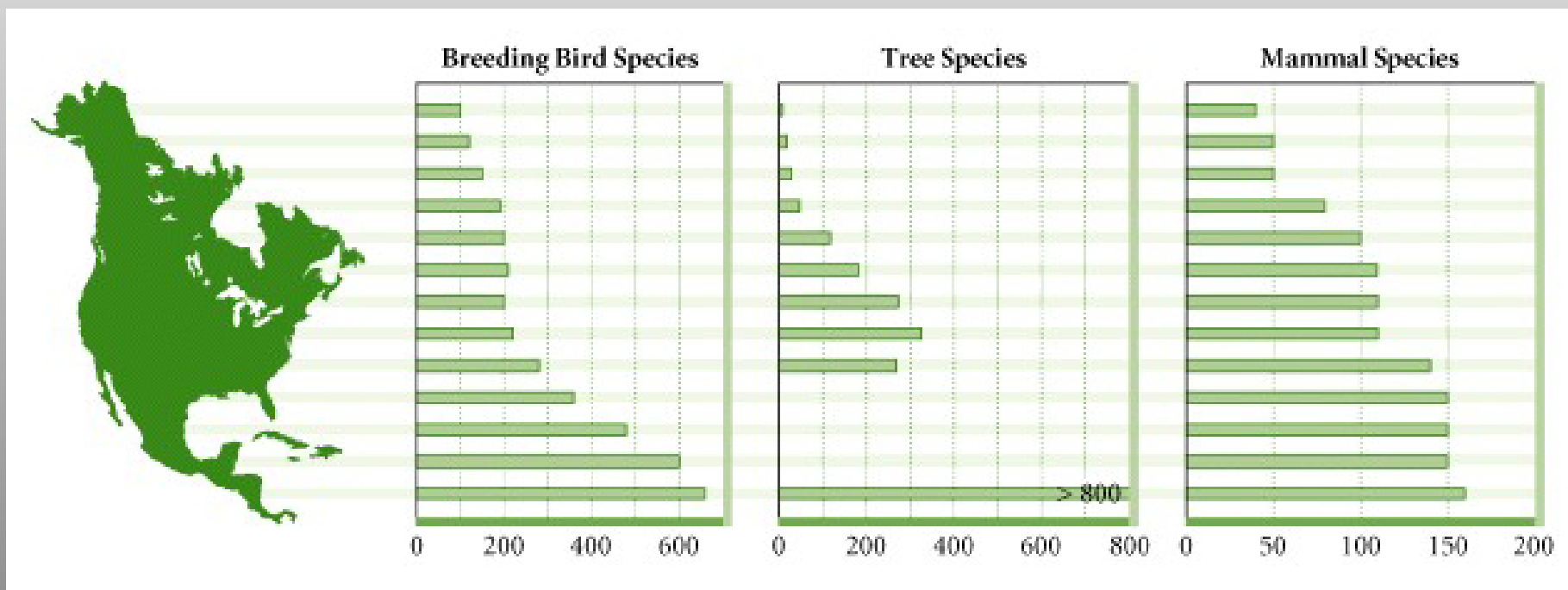
Geografska širina kao gradijent bogatstva vrsta

Jedan od najbolje uočljivih
gradijenata bogatstva vrsta, ali i
dtrugih viših taksona, na Zemlji
je gradijent porasta raznolikosti
od polova prema ekvatoru (duž
geografske širine)

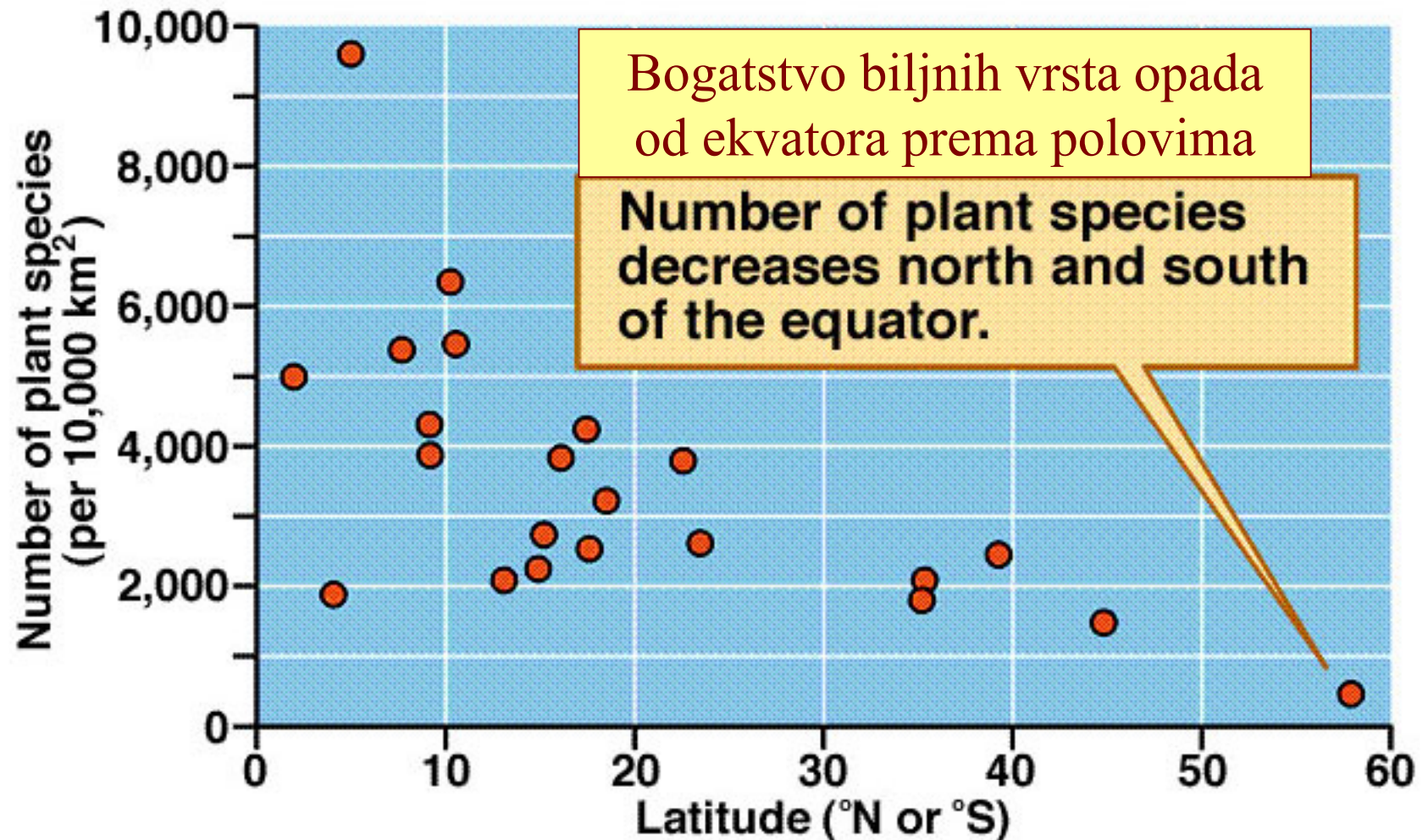
**Gradijent bogatstva vrsta ptica
(onih koje se gnijezde) duž
geografske širine**



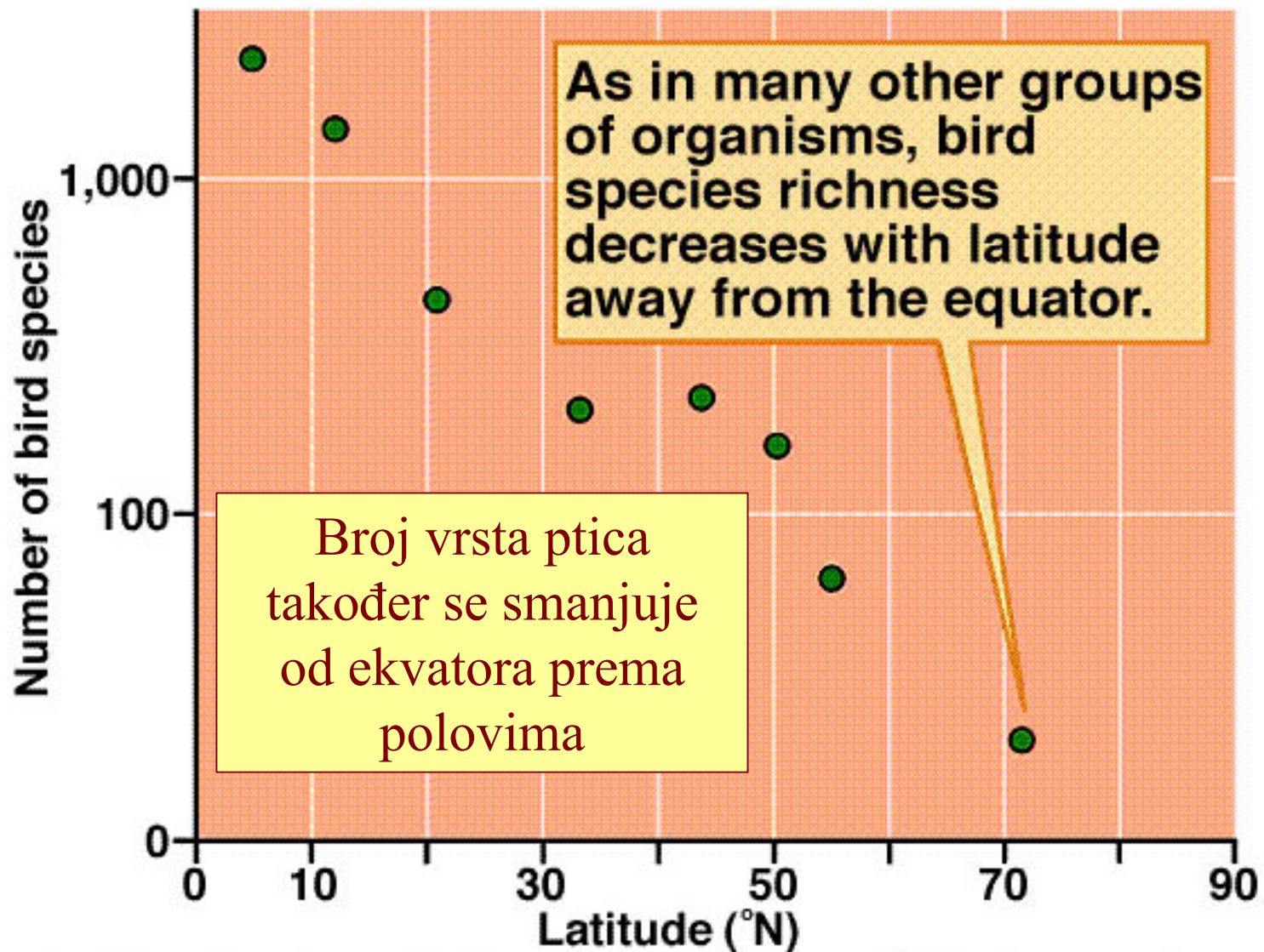
Gradijenti bogatstva vrsta ptica, drveća i sisavaca duž
geografske širine



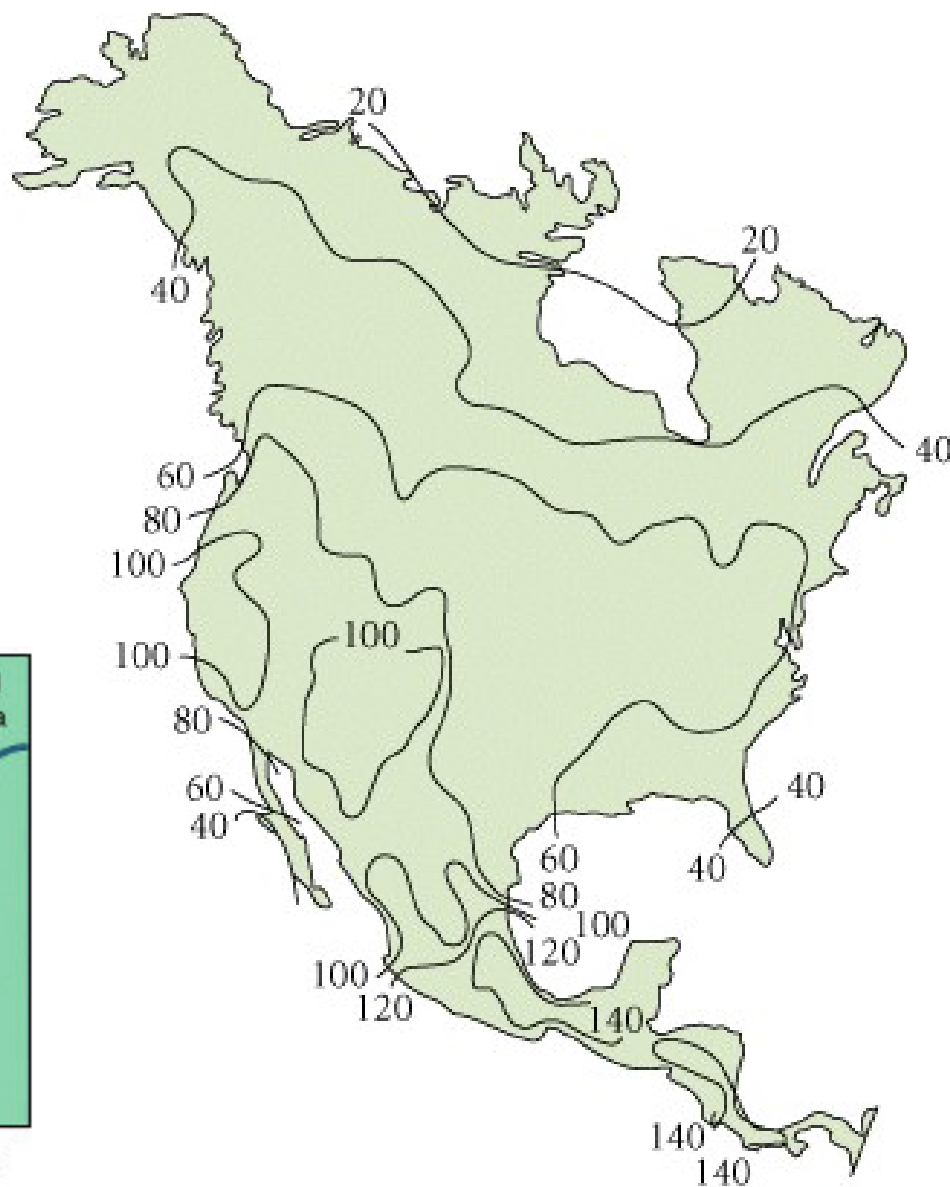
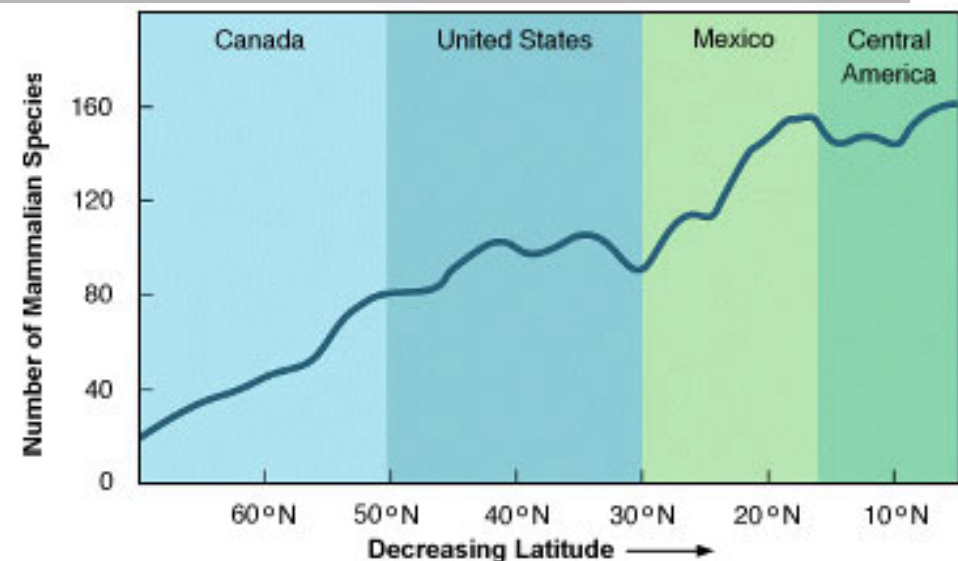
Latitude & Species Number



Latitude & Bird Species

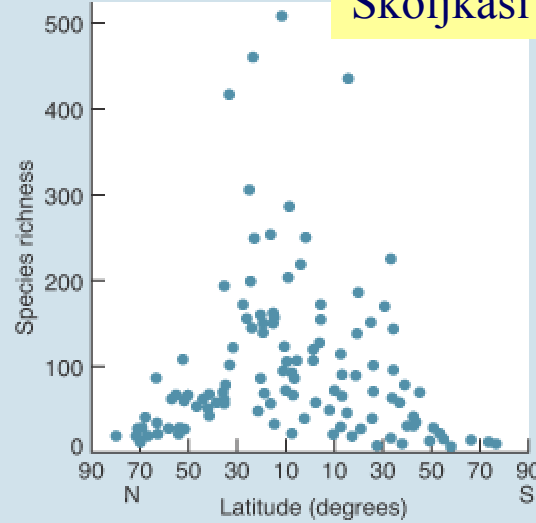


Gradijent bogatstva vrsta
sisavaca duž geografske
širine (broj vrsta
određivan je u blokovima
od po 150 kvadratnih
milja)

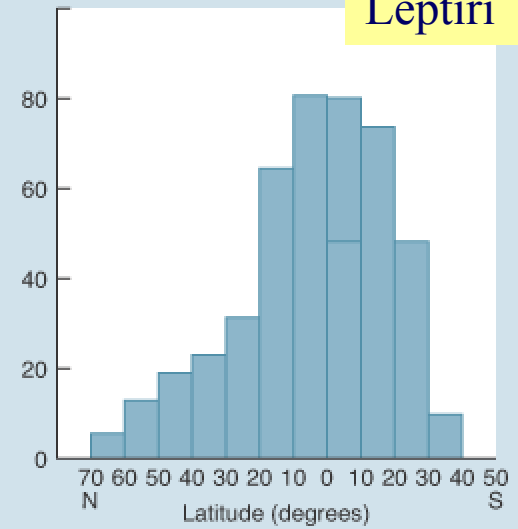


Gradijenti bogatstva
vrsta morskih
školjkaša, leptira,
guštera i ptica duž
geografske širine

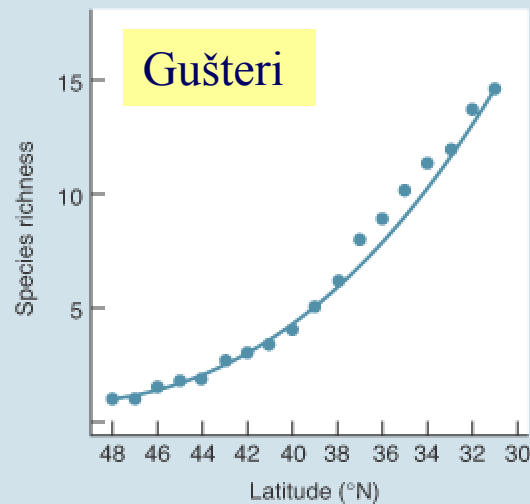
Školjkaši



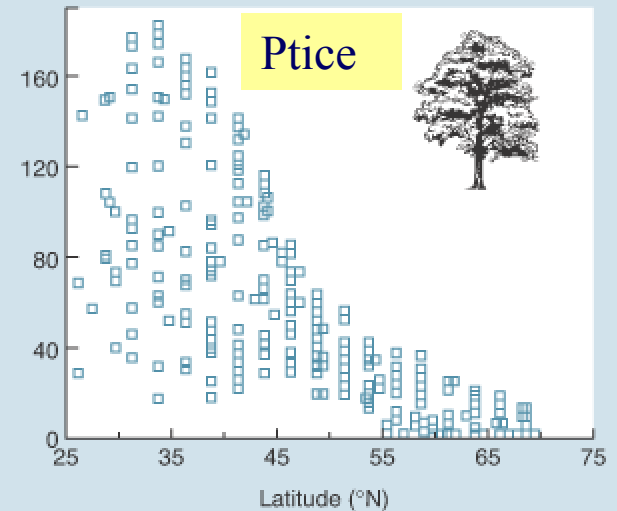
Leptiri



Gušteri

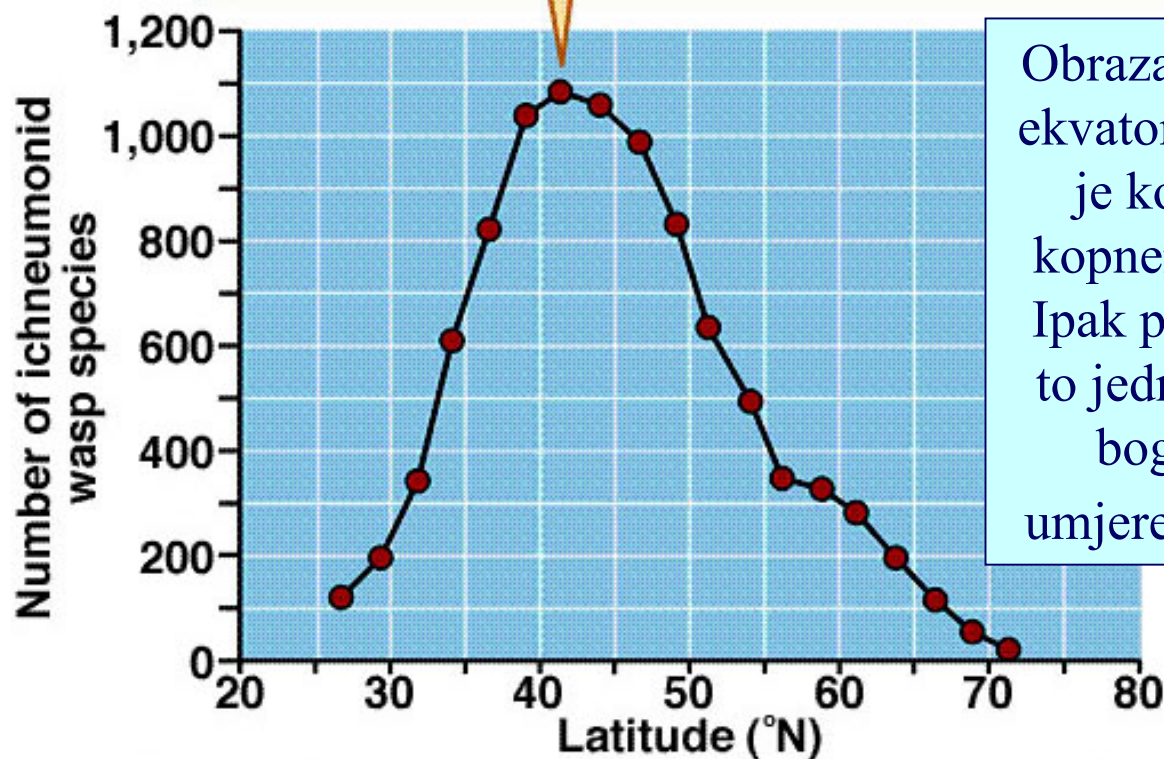


Ptice



Species Decline & Latitude

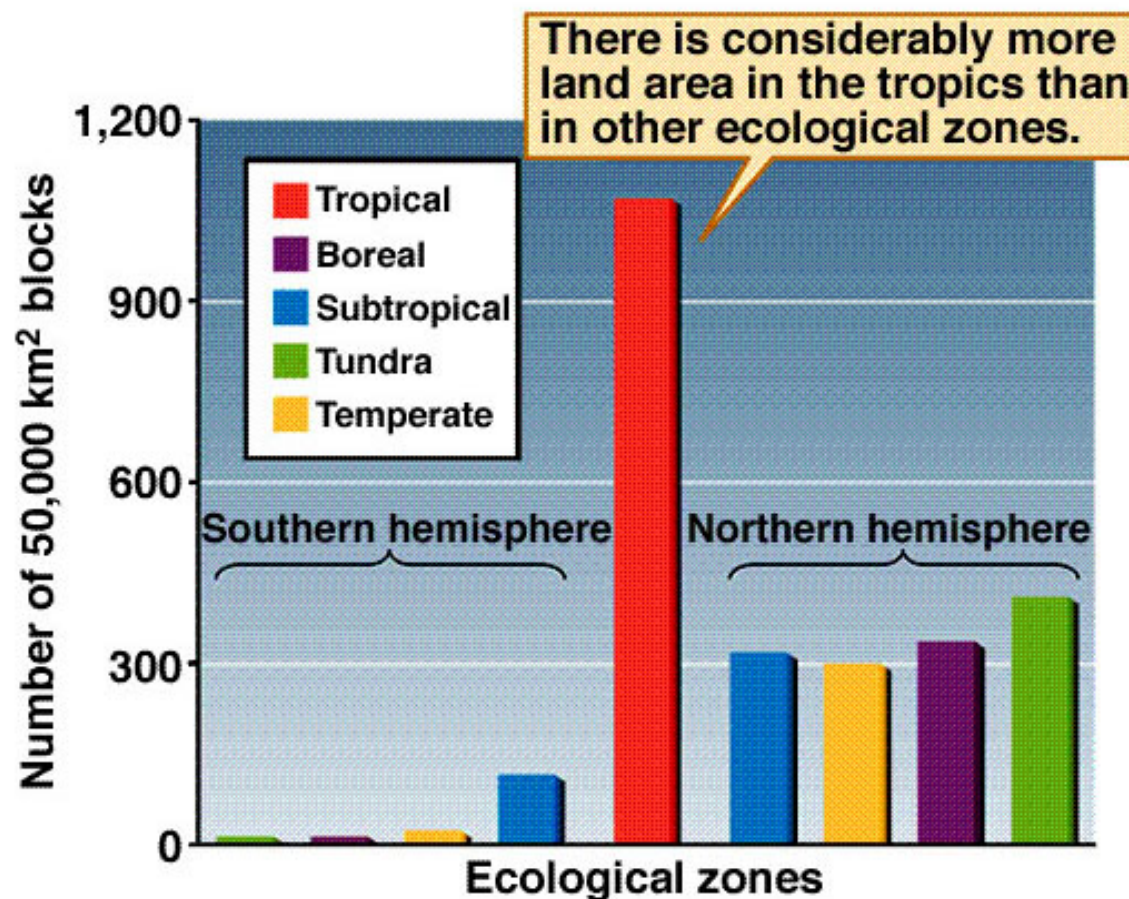
Ichneumonid wasp species richness peaks at middle latitudes.



Obrazac smanjenja broja vrsta od ekvatora prema polovima utvrđen je kod velikog broja skupina kopnenih i morskih organizama. Ipak postoje i iznimke kao što je to jedna skupina osa kod koje je bogatstvo vrsta najveće na umjerenim geografskim širinama

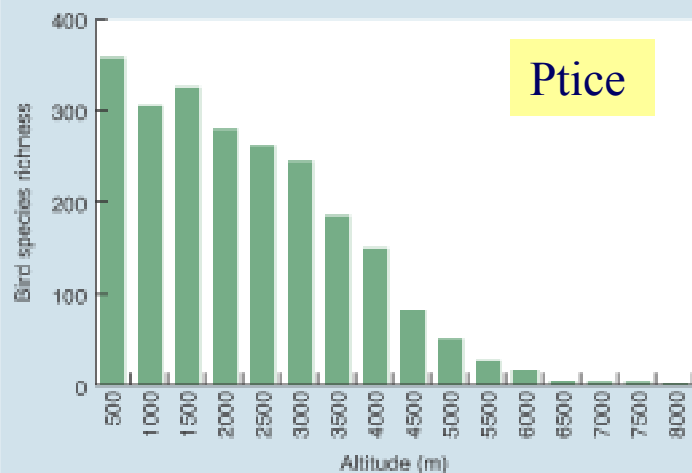
Brojna su objašnjenja zbog čega je bogatstvo vrsta najveće na niskim geografskim širinama (u tropskim područjima). Kao argumenti se spominju veća produktivnost i raznolikost resursa, veća prostorna heterogenost staništa, veća klimatska uniformnost itd.

Area & Ecological Zones



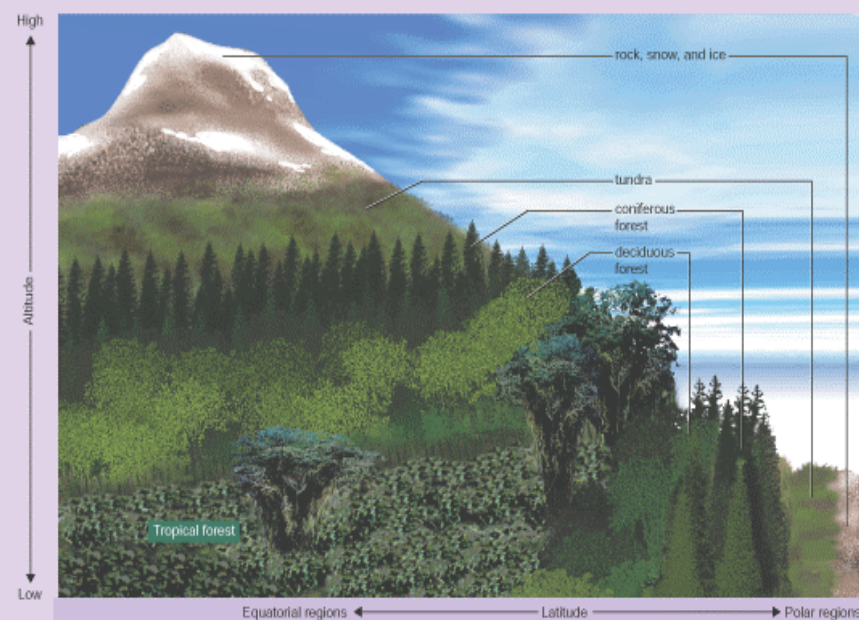
Jedno od vrlo jednostavnih mogućih objašnjenja za veće bogatstvo vrsta u tropskom području je i to da ovo područje zapravo obuhvaća najveći udio površine kopna i mora

Nadmorska visina kao gradijent bogatstva vrsta

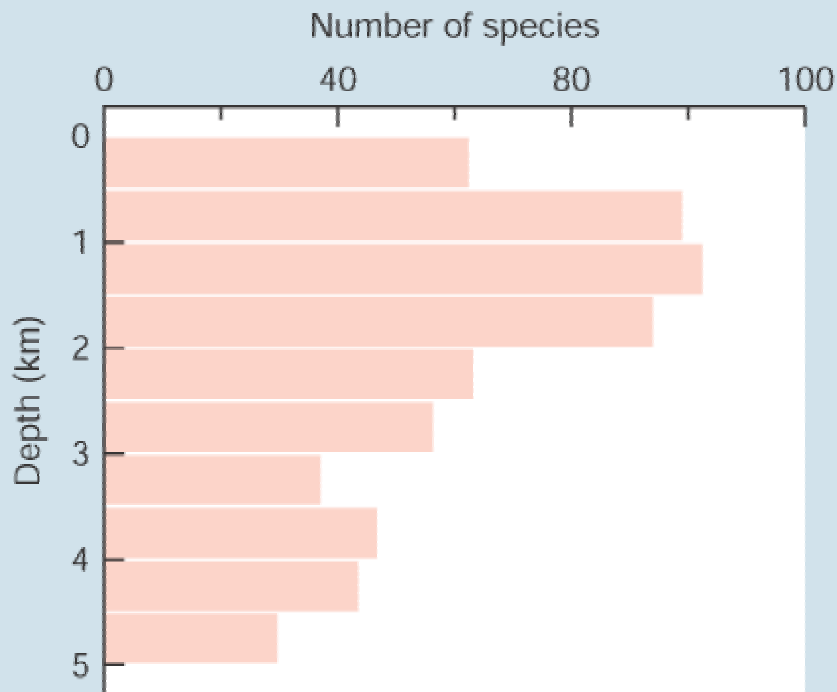


Promjene u
bogatstvu vrsta
ptica i sisavaca s
nadmorskom
visinom u području
Himalaja

U kopnenim je okolišima trend opadanja bogatstva vrsta s nadmorskom visinom vrlo raširen fenomen. Penjanje na planinu ima dosta dodirnih točaka s putovanjem prema višim geografskim širinama (npr. relativno maloj promjeni nadmorske visine pridružena je promjena temperature koja odgovara promjeni geografske širine od nekoliko stotina kilometara).



Dubina kao gradijent bogatstva vrsta



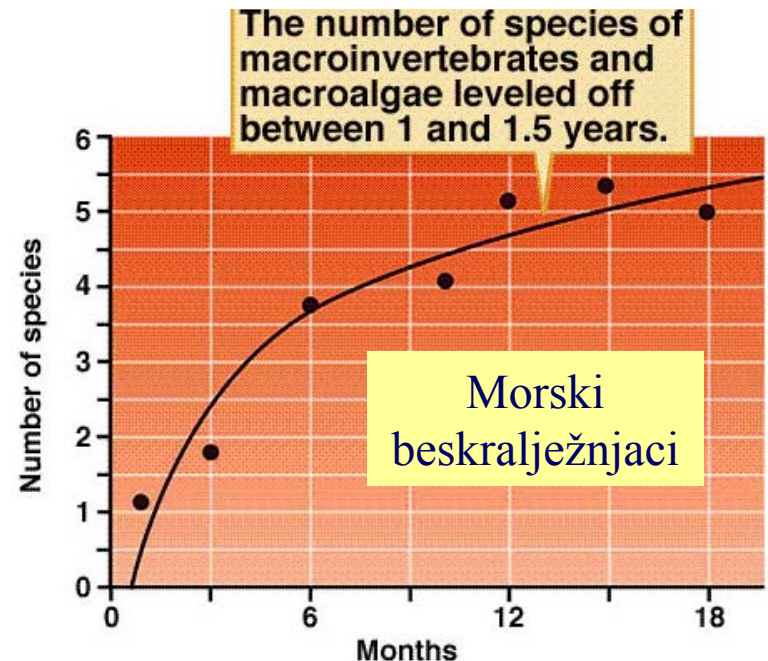
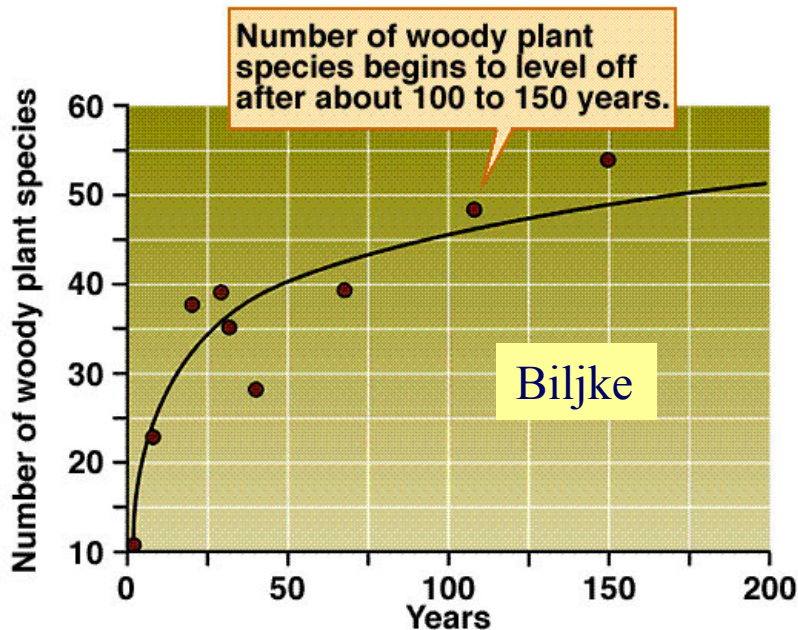
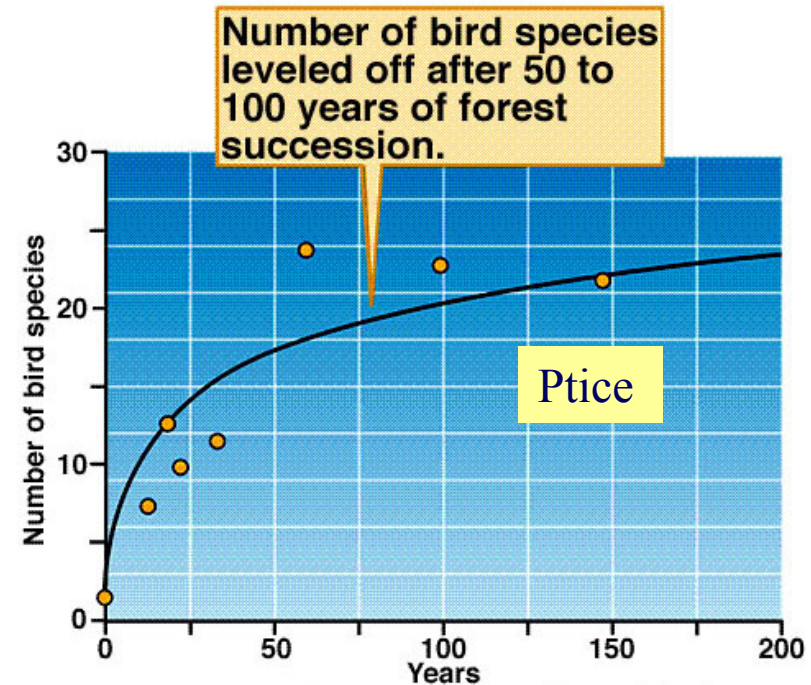
Promjene broja vrsta megabentosa s dubinom u sjevernom Atlantiku

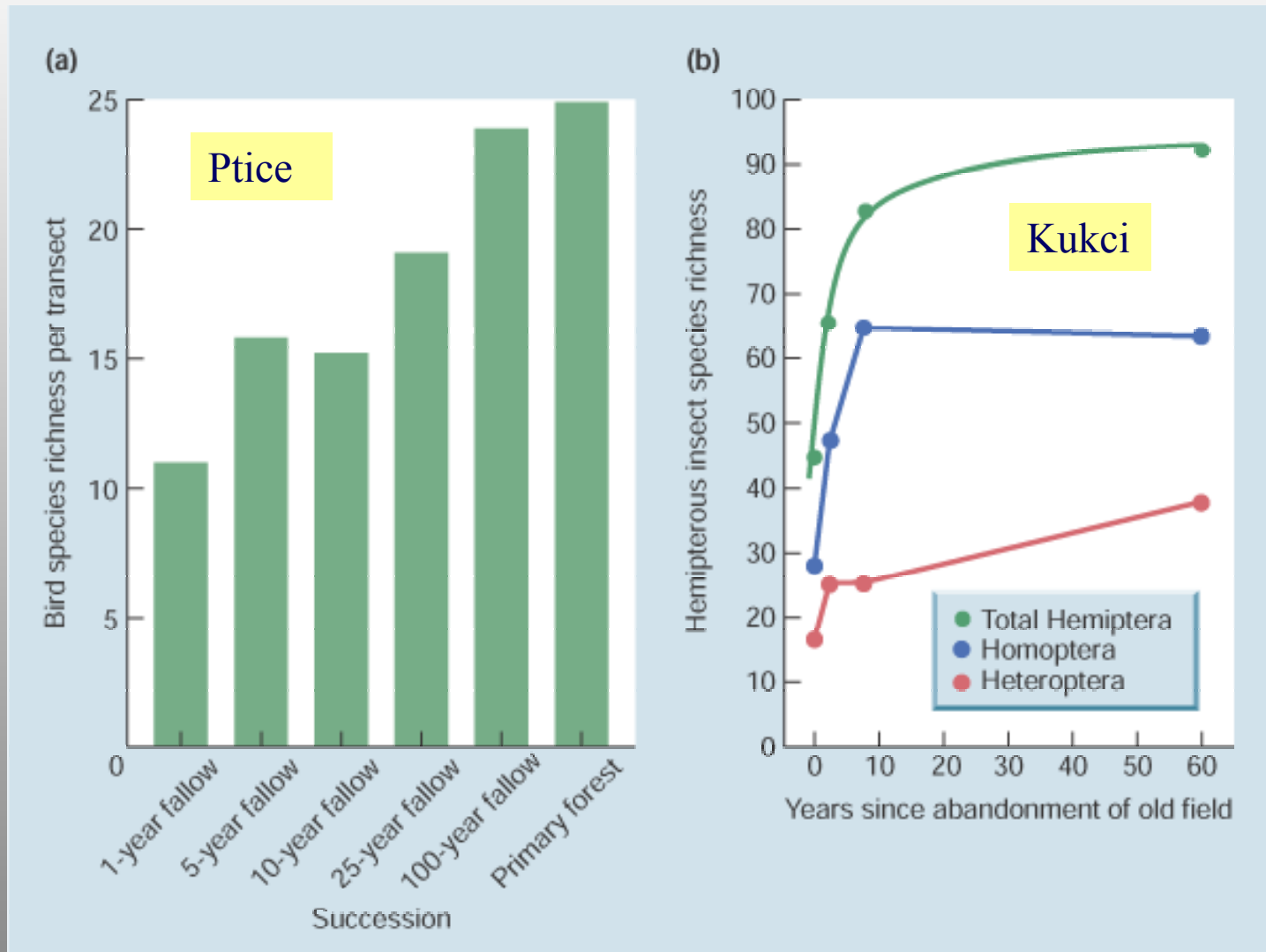
U vodenim je staništima dubina ekvivalent visini na kopnu, pa promjene u bogatstvu vrsta pokazuju vrlo veliku sličnost s gradijentom nadmorske visine.

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

Sukcesijski gradijent

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



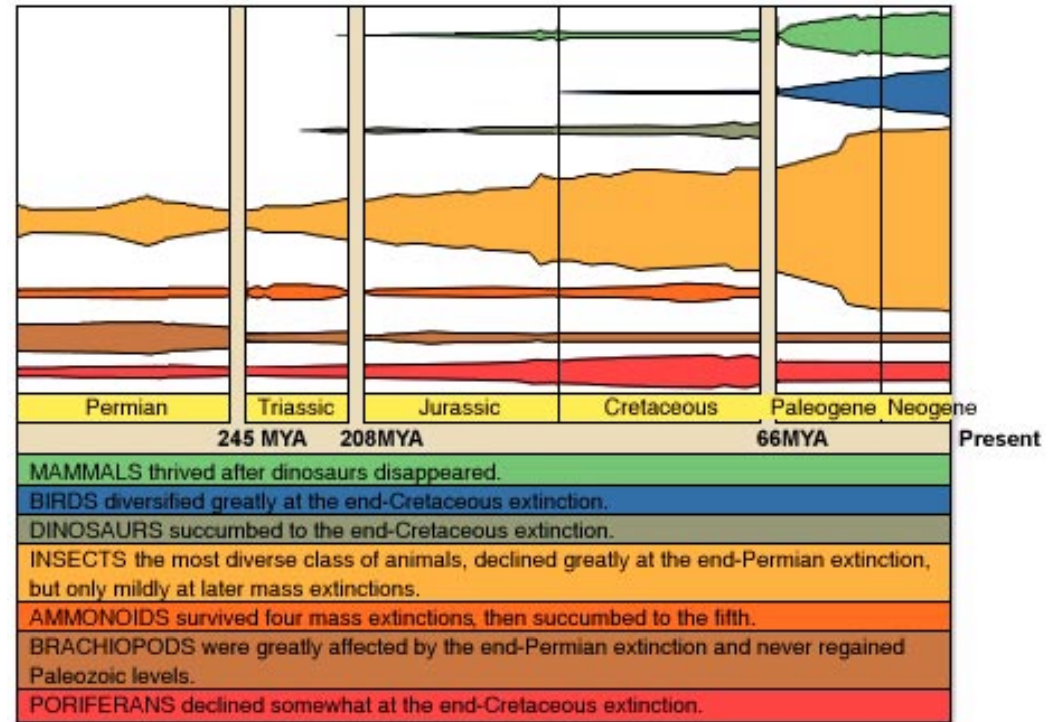


Povećanje broja vrsta tijekom sukcesije

Vremenski obrasci biološke raznolikosti



Vremenski obrasci biološke raznolikosti

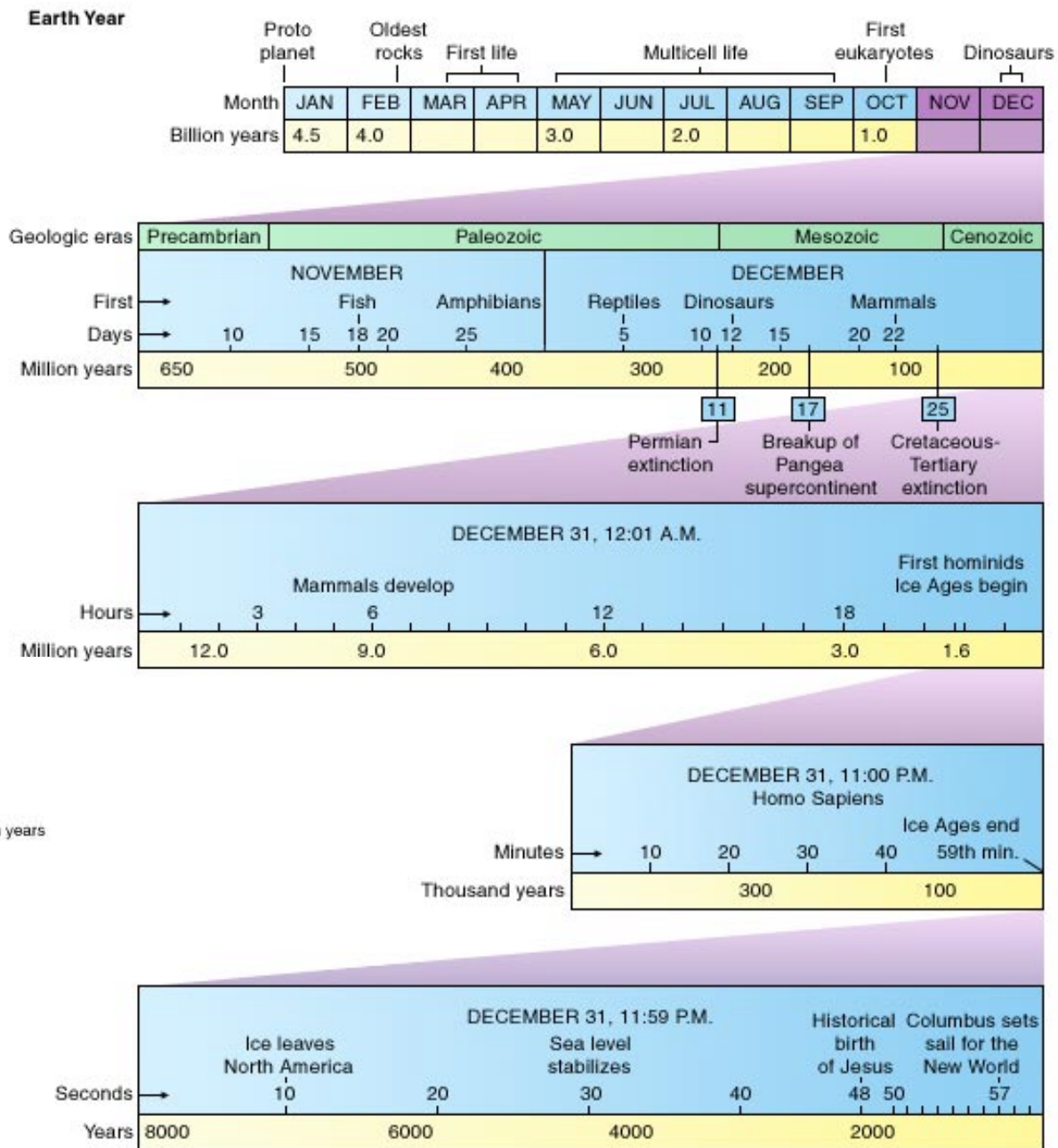
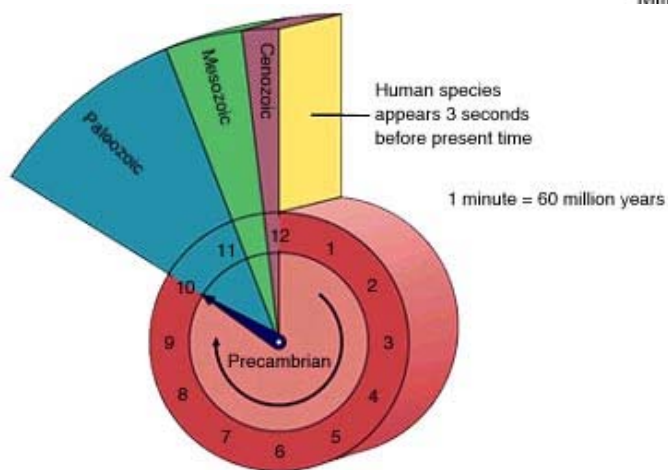


Na evolucijskoj vremenskoj skali biološka je raznolikost rezultat dvaju procesa – specijacije i nestanka vrsta. Praćenje vremenskih promjena nije jednostavno jer su fosilni nalazi u dobroj mjeri fragmentirani i nekompletni.

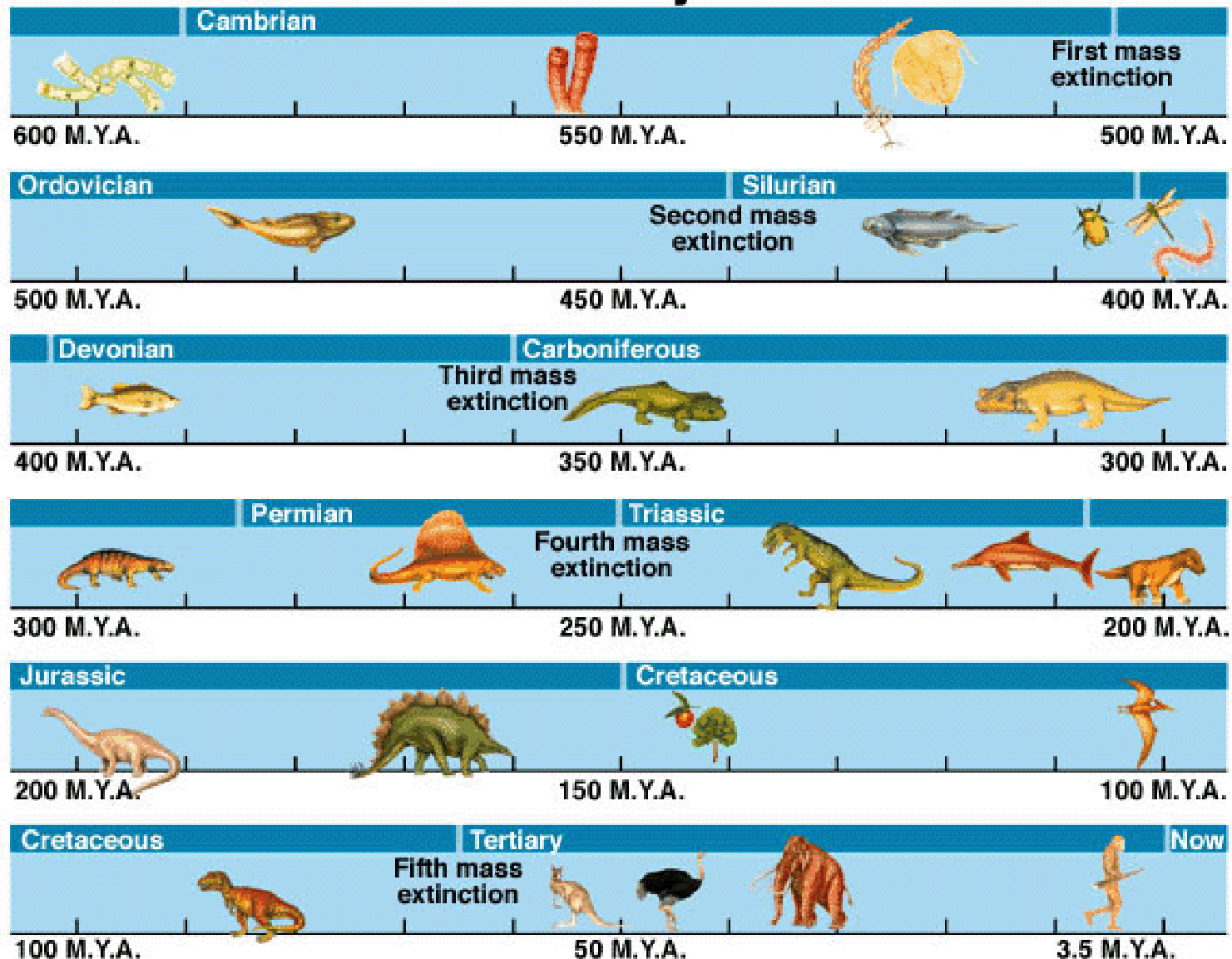
Era	Period	millions of years ago
Precambrian		3500
	unicellular animals, cnidarians, annelids	
Palaeozoic	Cambrian	570
	Devonian	370
	molluscs, jawless fish, jawed fish, amphibians	Permian 270
Mesozoic	Triassic	225
	Jurassic	190
	reptiles, dinosaurs, birds, eutherians extinction of dinosaurs	Cretaceous 136
Cenozoic	Tertiary	65
	diverse mammals, birds and insects, modern humans	Quaternary 2

M. Šolić: Osnove ekologije

Ukoliko razdoblje od 4.5 milijardi godina koliko je stara Zemlja sažmemo u jednu godinu, tada se čovjek pojavio na Zemlji 31. prosinca u 23.30

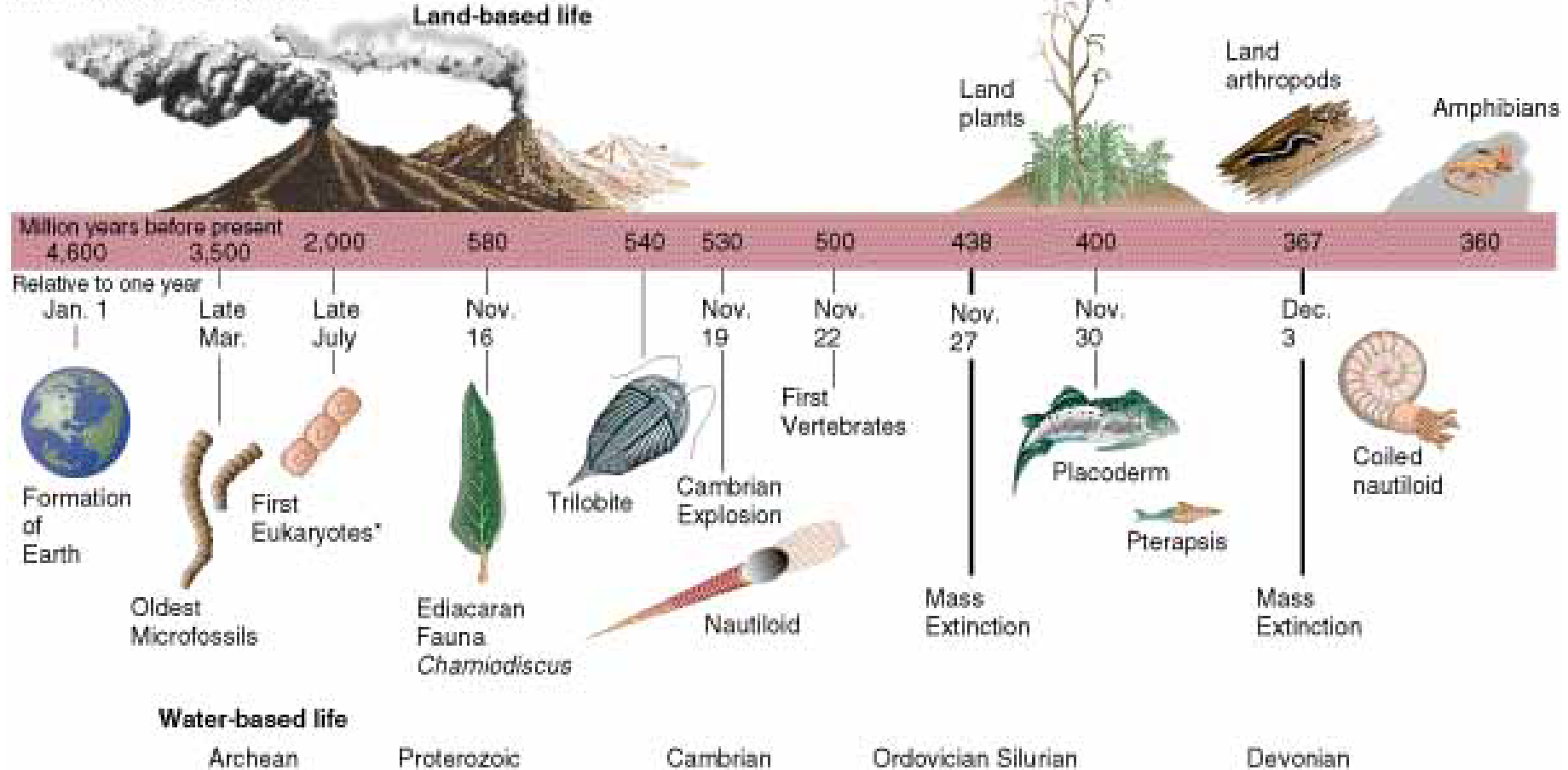


An Evolutionary Timeline

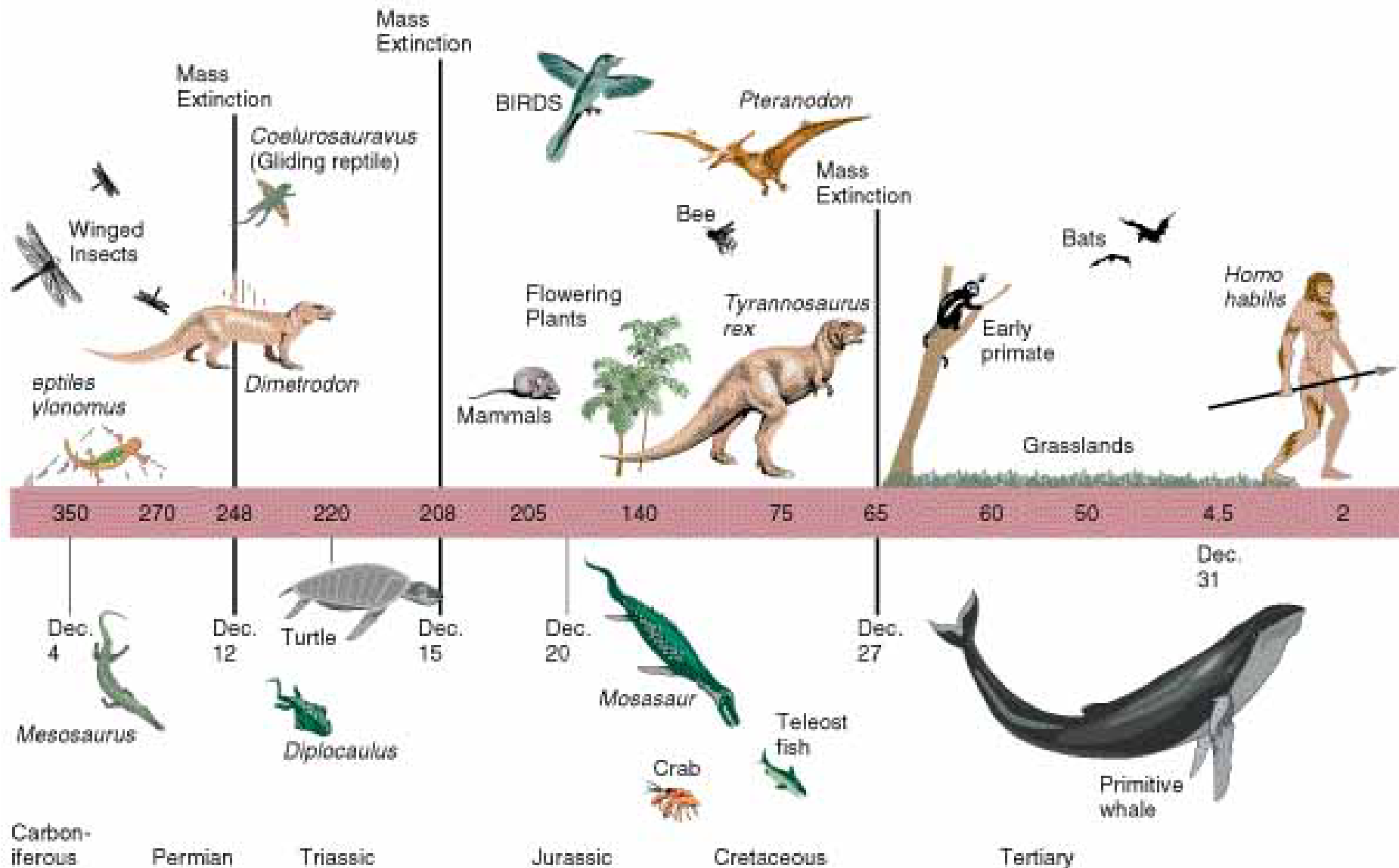


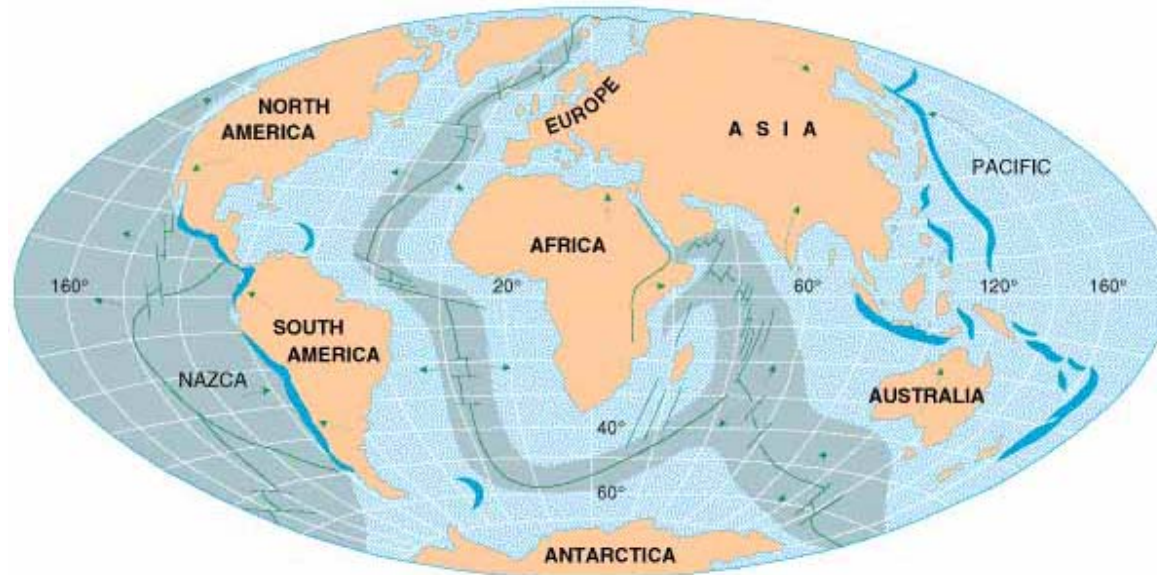
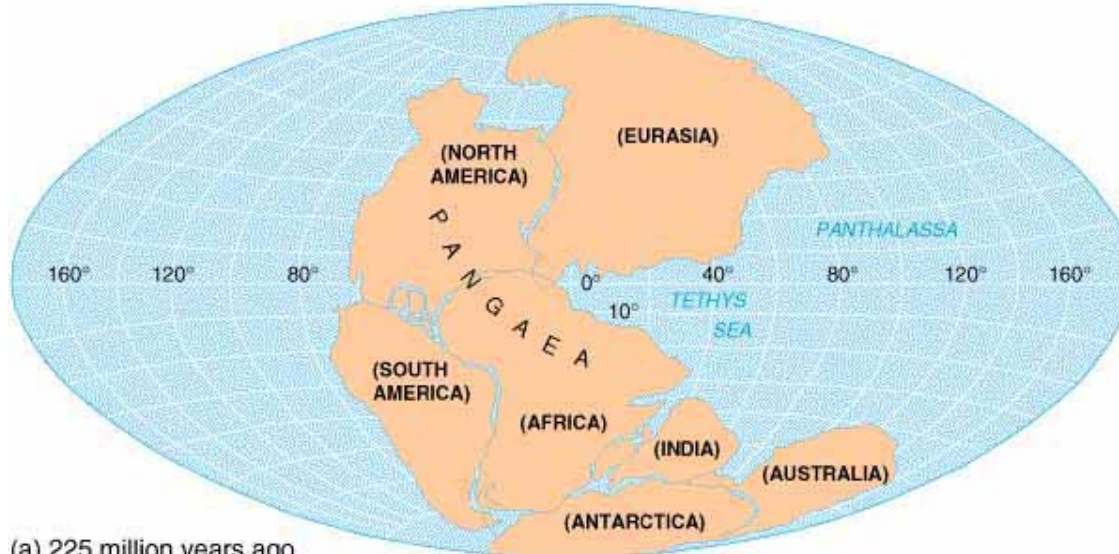


THE EMERGENCE OF LIFE



M. Šolić: Osnove ekologije

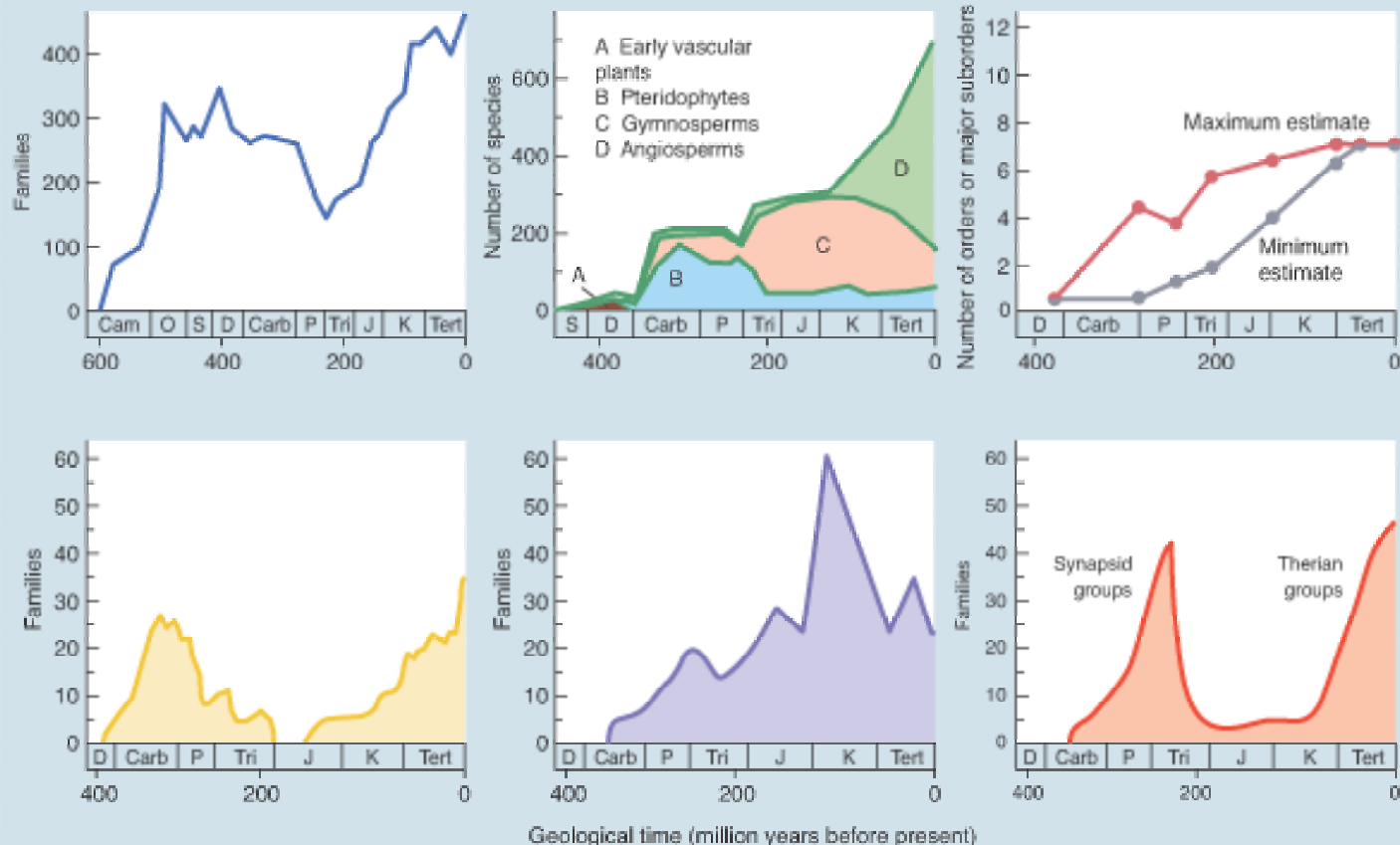


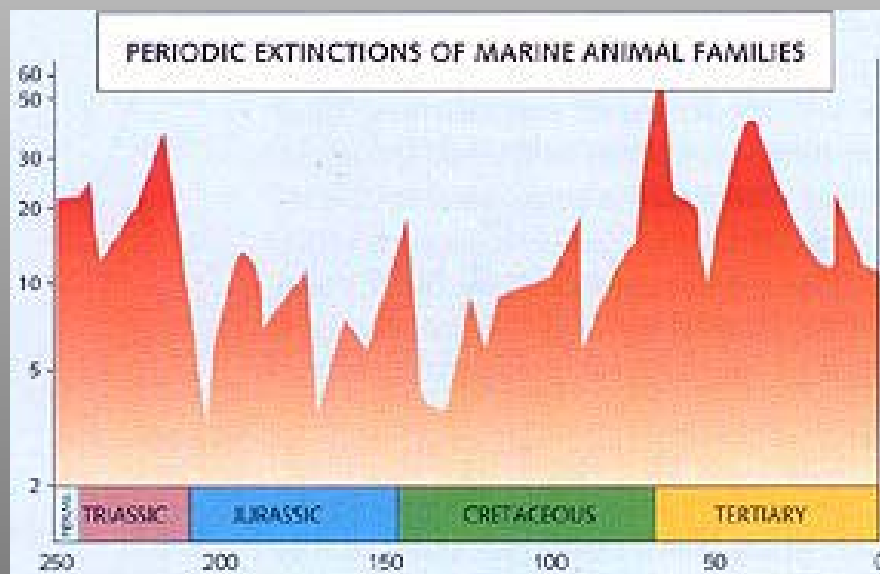
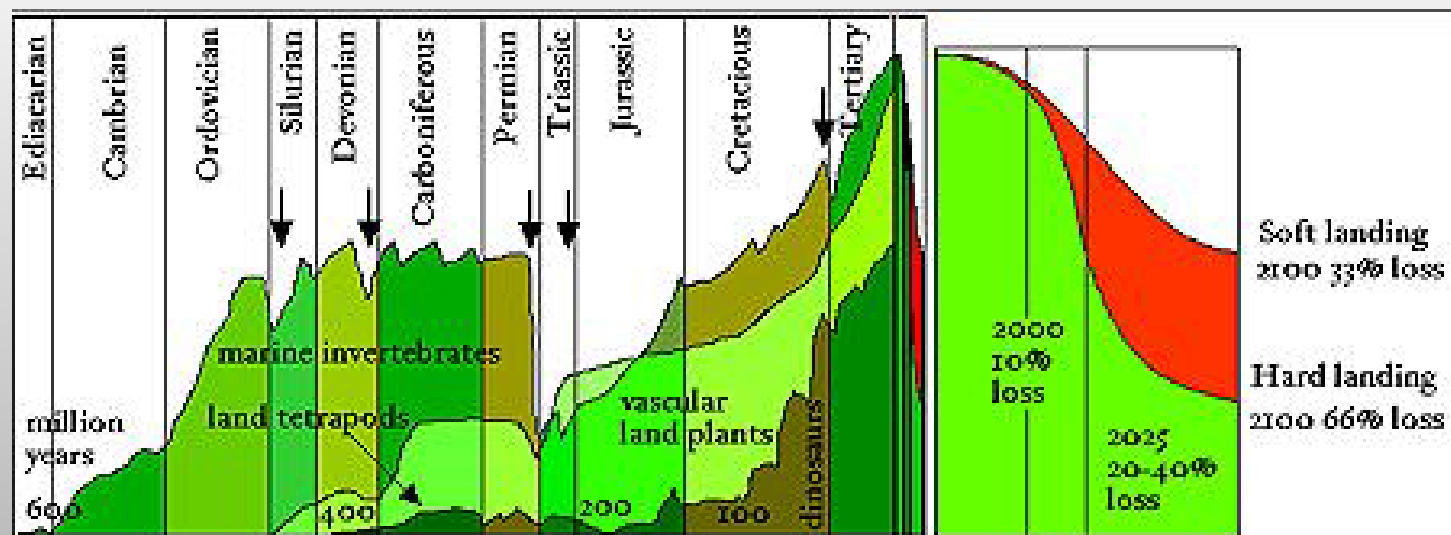


Razdvajanje kontinenata



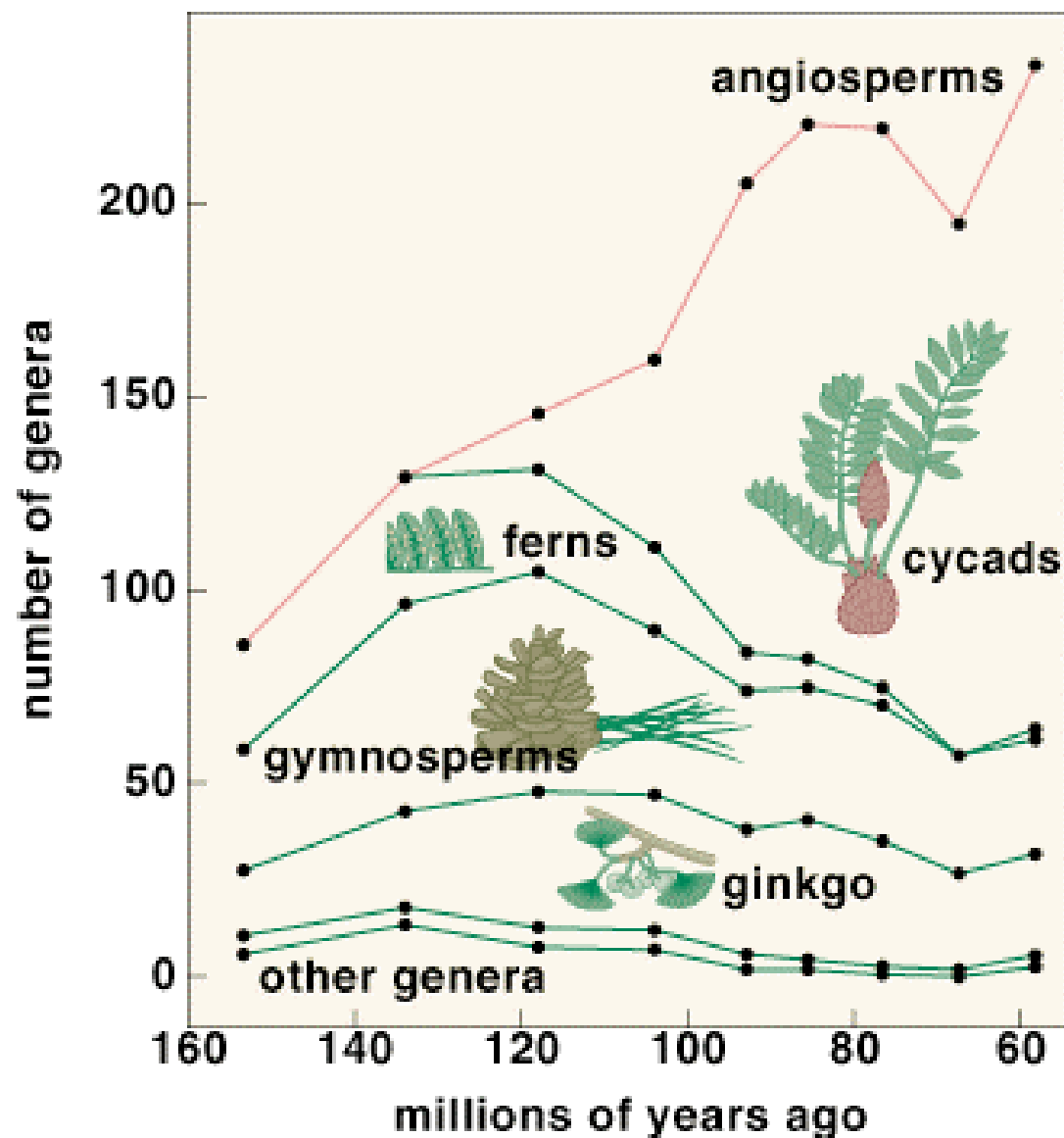
Promjene biološke raznolikosti na Zemlji tijekom geološkog vremena





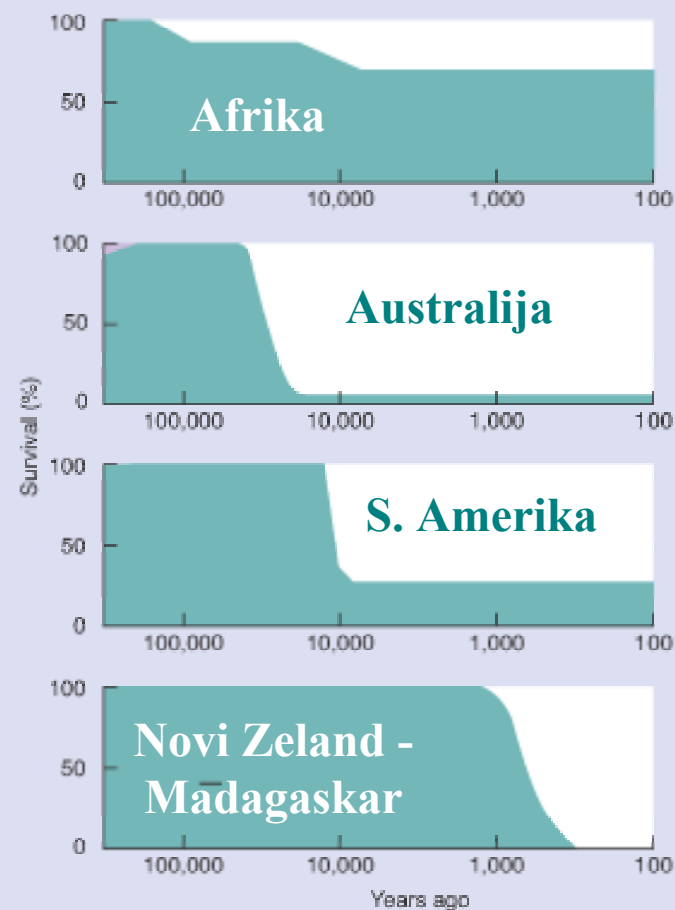
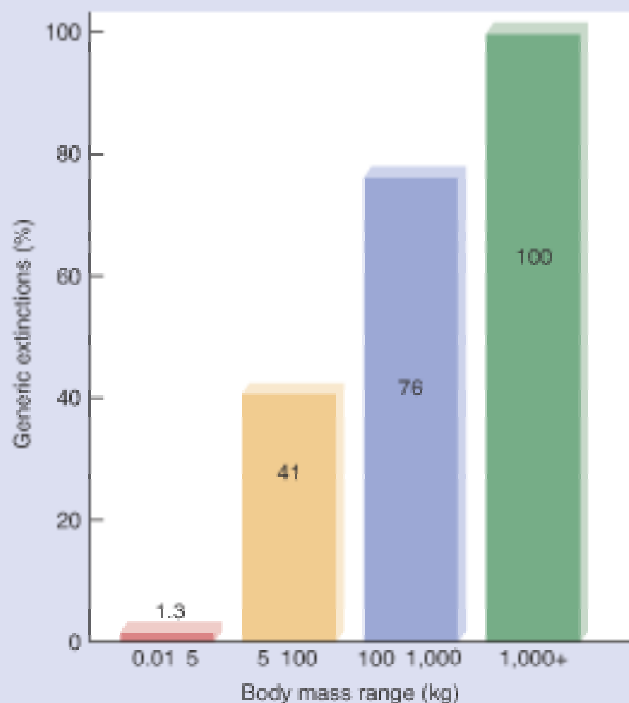
Promjene biološke raznolikosti i razdoblja masovnih nestanaka tijekom geološke povijesti

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



Od prije 160 milijuna godina broj rodova kritosjemenjača neprestalno se povećava

Najveća stopa nestanaka zabilježena je kod velikih herbivornih sisavaca



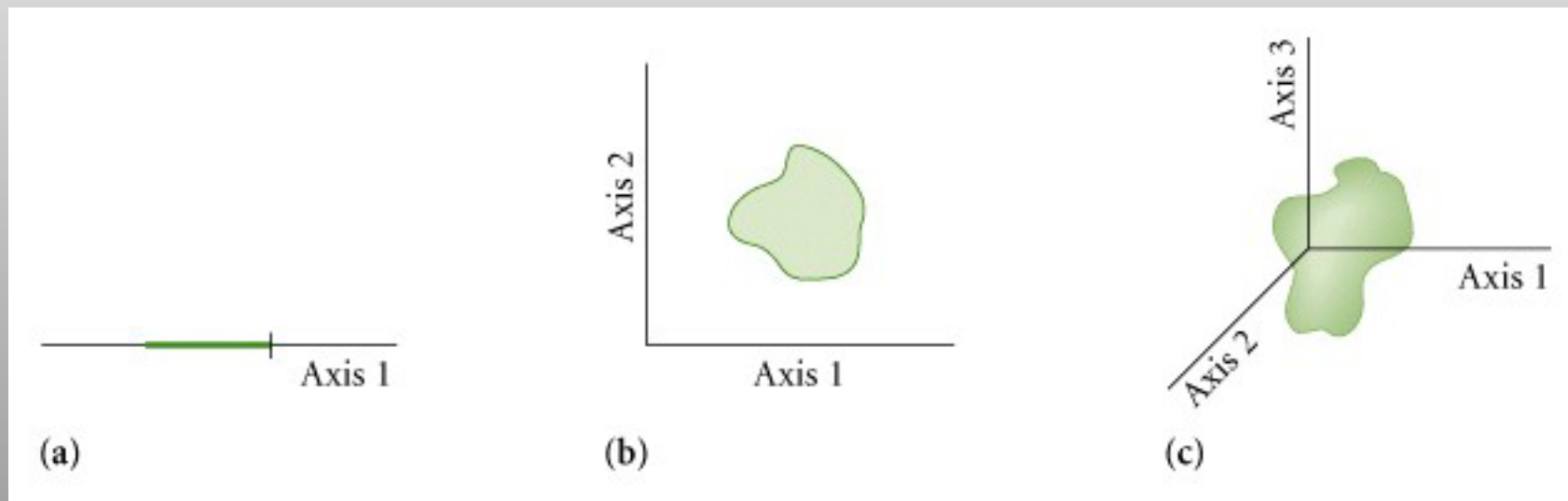
Nestanak velikih herbivora vremenski se podudara s dolaskom ljudi, efikasnih lovaca, na pojedinim kontinentima. U Africi je to izostalo vjerojatno zbog toga što prvi ljudi vode prijeklo iz Afrike, što je omogućilo koevoluciju velikih sisavaca i razvitak efikasne obrane od ljudi-lovaca.

Postoje li faktori u okolišu s kojima je bogatstvo vrsta u korelaciji?

- Općenito je uočeno da se bogatstvo vrsta predvidivo mijenja s promjenama nekih faktora okoliša
- Ipak, studiranje odnosa između bogatstva vrsta i faktora okoliša opterećeno je nizom problema:
 - U pravilu postoji prostorna kovarijanca između većeg broja faktora okoliša. Na primjer, Schall i Pianka (1978) su našli visoki koeficijent korelacije između 5 klimatskih faktora
 - Interakcija između bogatstva vrsta i pojedinih faktora okoliša može biti bitno nelinearna
 - Teško je eliminirati razlike koje proizlaze iz veličine istraživanih područja

Prije pregleda faktora okoliša s kojima bogatstvo vrsta može biti u korelaciji, podsjetimo se koncepta **ekološke niše** koji nam može poslužiti kao teoretski okvir za određivanje načina na koje pojedina zajednica može povećati broj vrsta

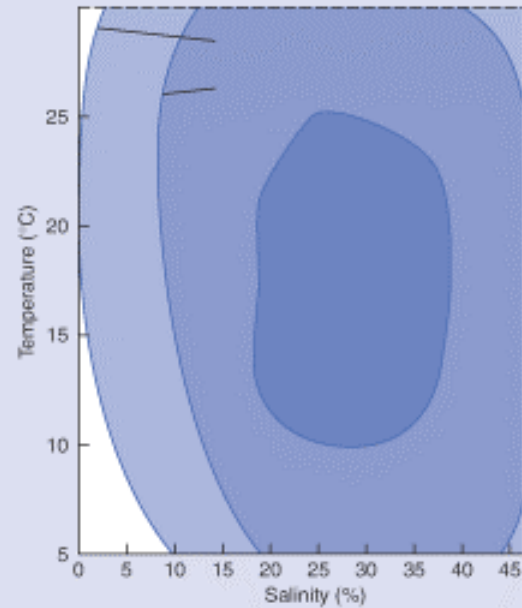
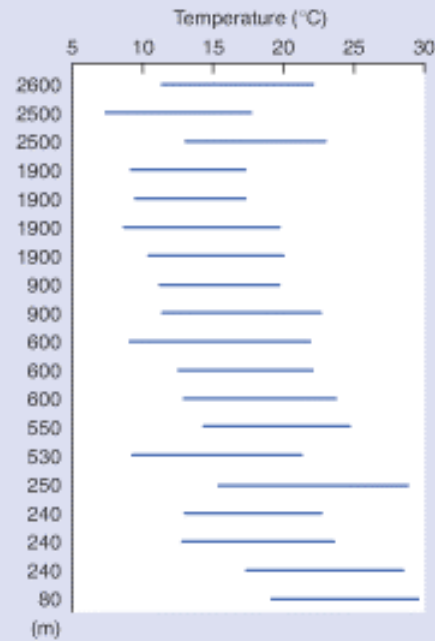
Ekološka niša bi se mogla opisati kao apstraktni n-dimenzionalni prostor u kojem svaka os predstavlja jedan faktor okoliša, pri čemu svaka vrsta pokriva određeni raspon duž svake osi (dimenzije) niše (Hutchinson, 1957)



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

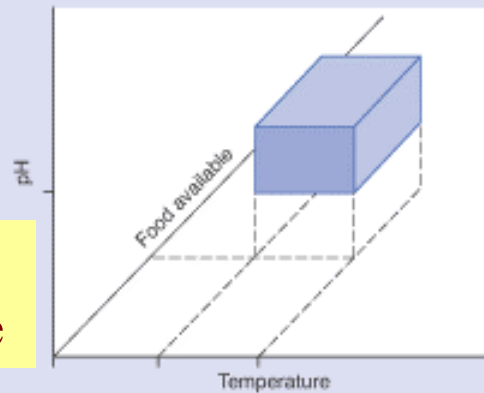
Ekološka niša

Jedna
dimenzija

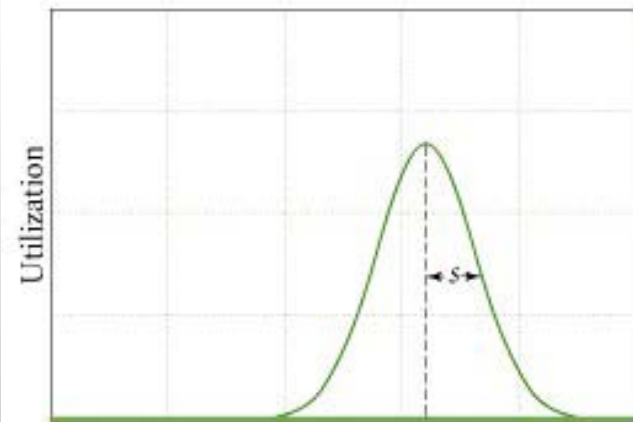


Dvije
dimenzije

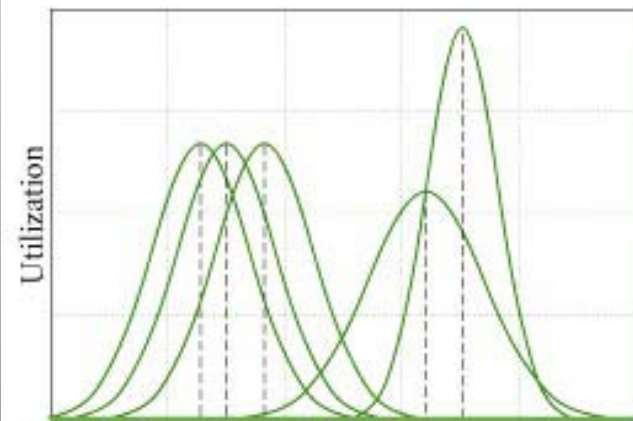
Tri
dimenzije



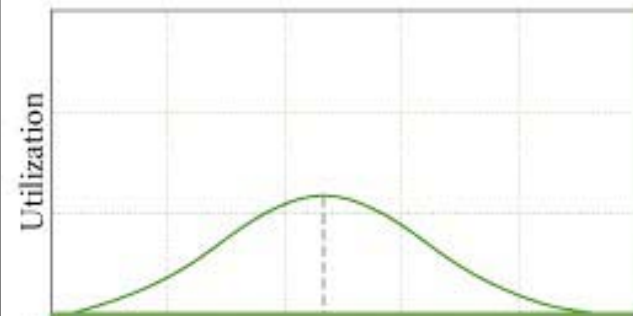
- (a) Korištenje resursa od strane jedne jedinice slijedi normalnu razdiobu sa standardnom devijacijom s (pri čemu je korištenje resursa frekvencija s kojom se koristi određeni udio resursa).
- (b) U populaciji je veliki broj jedinki od kojih svaka ima svoju razdiobu resursa
- (c) Suma svih razdiobi daje krivulju populacijskog korištenja resursa i ta razdioba ima veću standardnu devijaciju u odnosu na razdiobu individualnog korištenja resursa



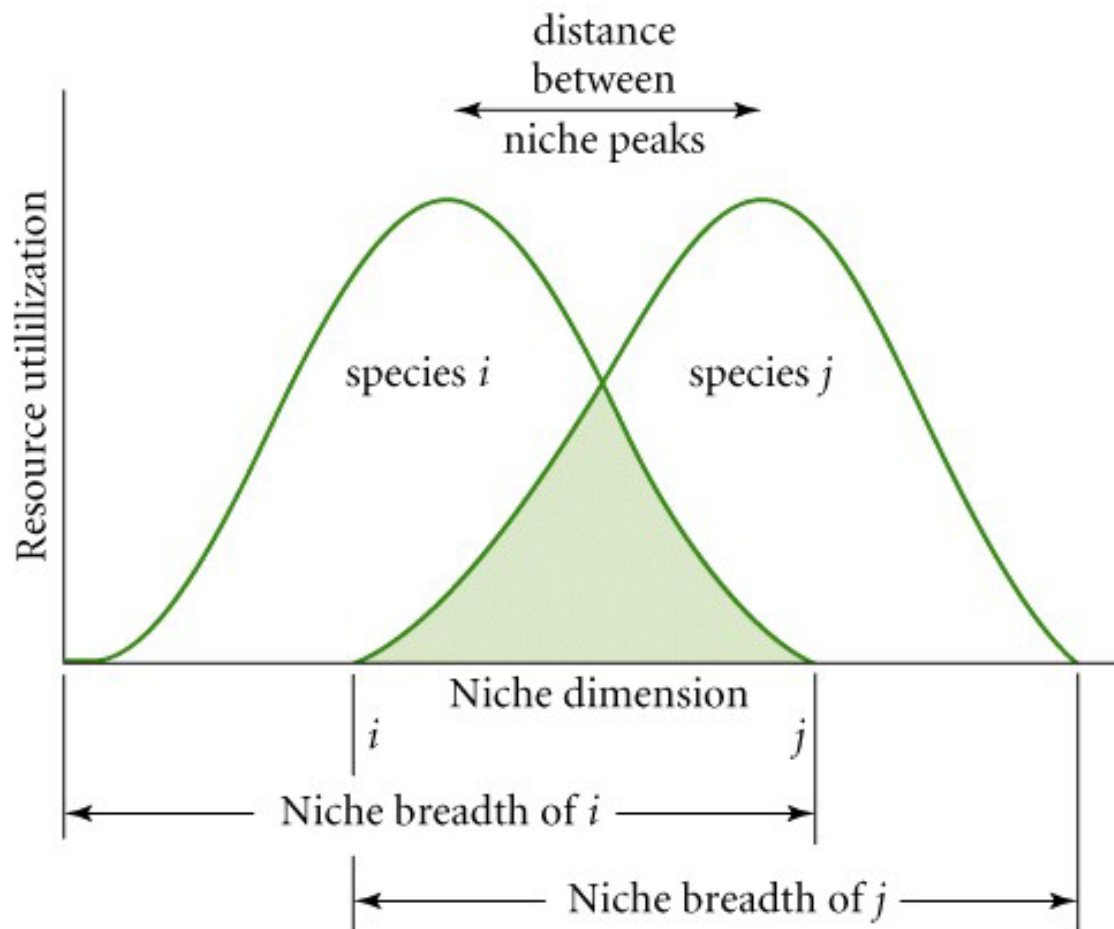
(a)



(b)



(c)



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

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

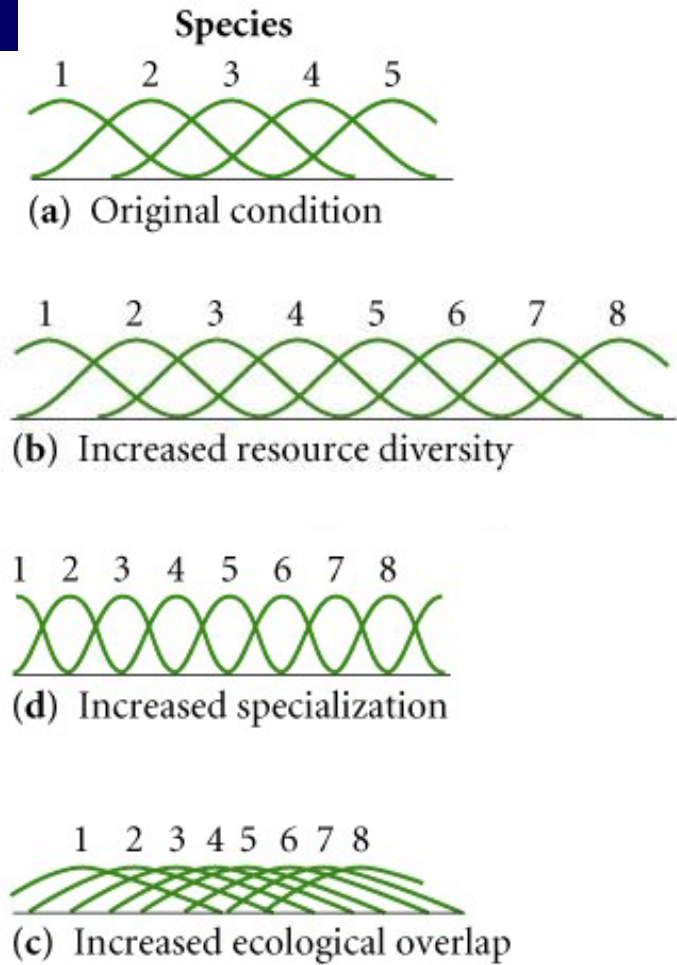
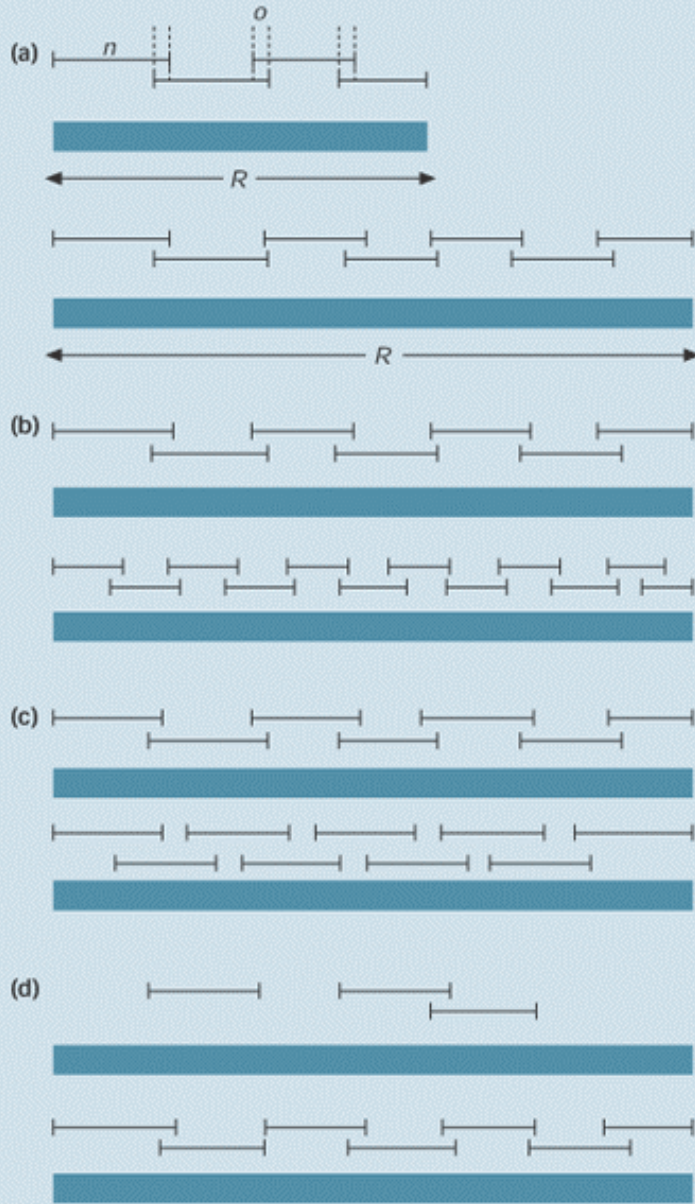
Preklapanje niša

Mac Arthur (1972) je predložio izraz koji definira odnose između broja vrsta u zajednici (S), ukupnog prostora niše (R), prosječnog prostora niše zauzetog po jednoj vrsti (U), prosječnog broja drugih vrsta koje okupiraju prostor niše svake od vrsta (C), te prosječnog preklapanja prostora niše između dvije takve vrste (A):

$$S = R/U (1 + CA)$$

PRIMJER: Ukoliko se jedna vrsta preklapa s drugih 5 vrsta u prosjeku s 0.20, tada je $CA = 1$ (5×0.20), te u prosjeku dvije vrste ($1 + CA$) zauzimaju svaki dio od ukupnog prostora niše

Odnosi niša i raznolikost



Bogatstvo vrsta je često povezano s nekim faktorima okoliša

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

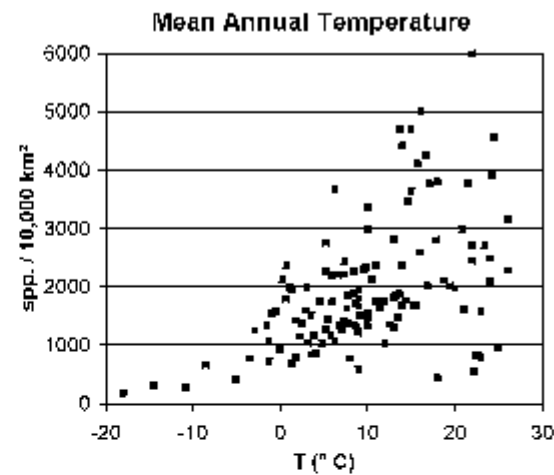
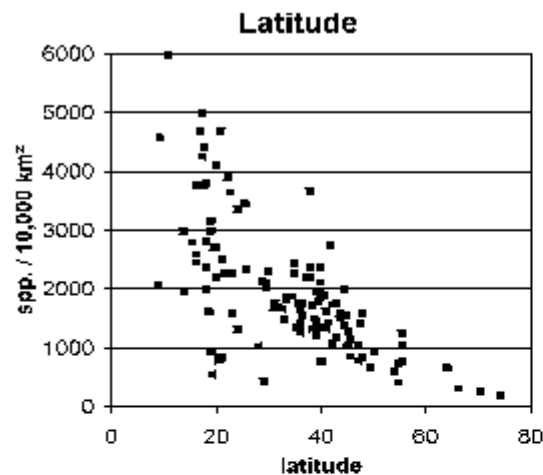
Bogatstvo resursa i produktivnost

Općenito se može očekivati porast bogatstva vrsta s porastom resursa i produktivnosti

Gradijent
porasta
bogatstva
vrsta drveća
prema nižim
geografskim
širinama u
korelaciji je
s....

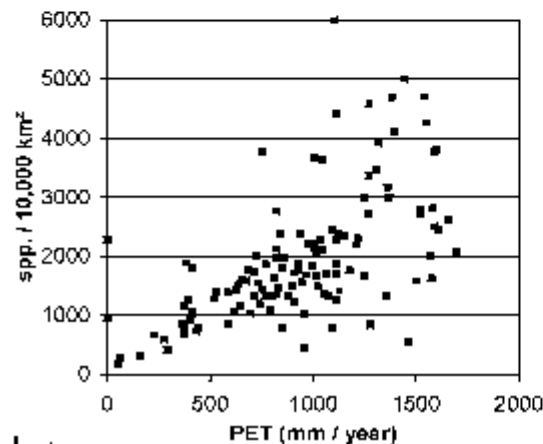
... većom
količinom
sunčeve
energije i
vode

Species richness of North American vascular plants

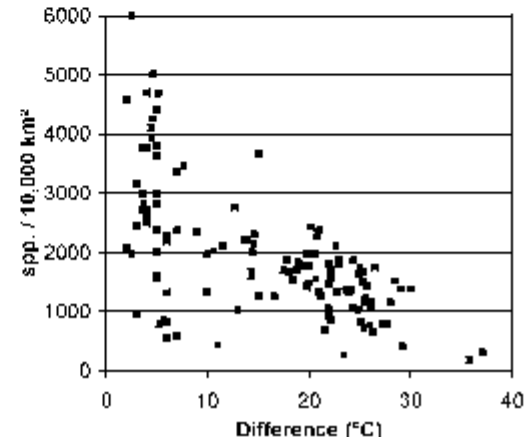


... višom
temperaturom

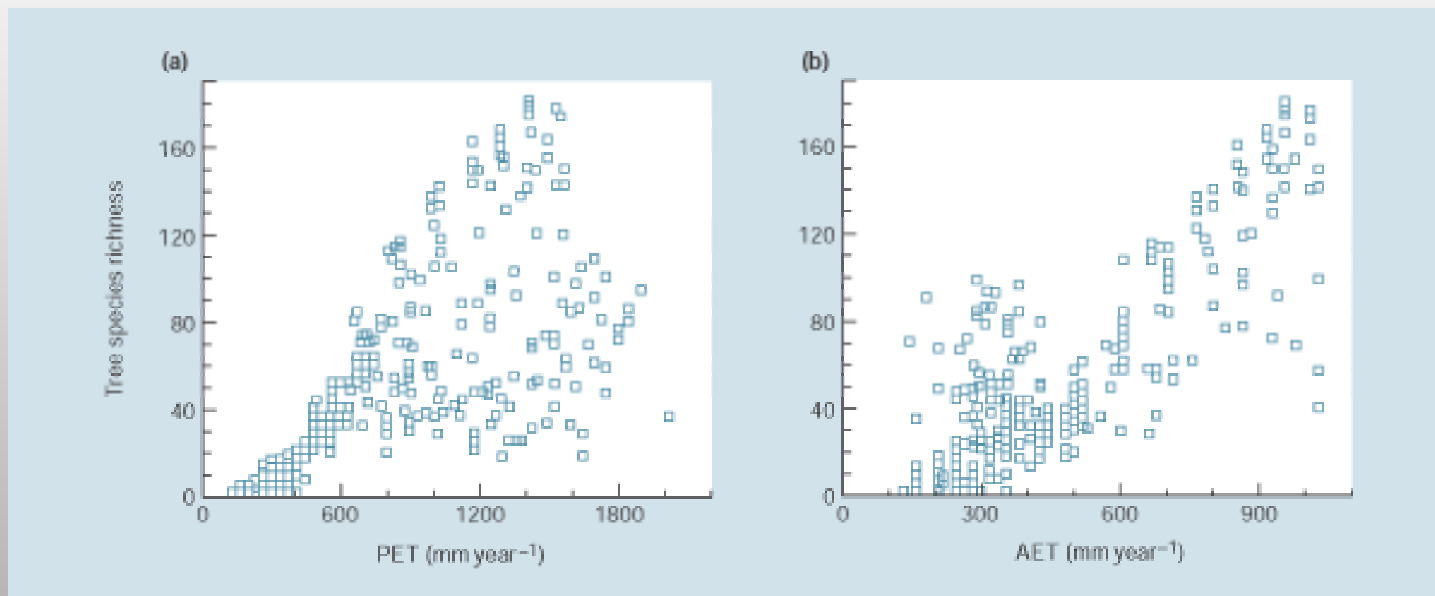
Annual Potential Evapotranspiration



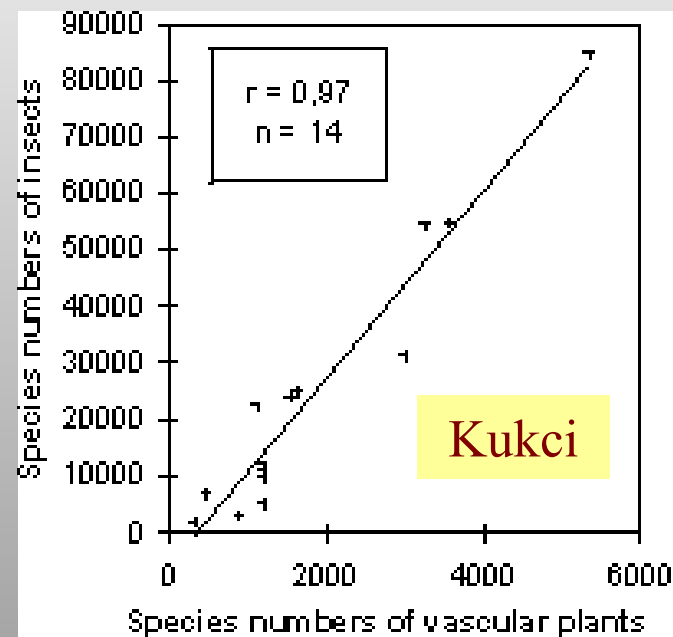
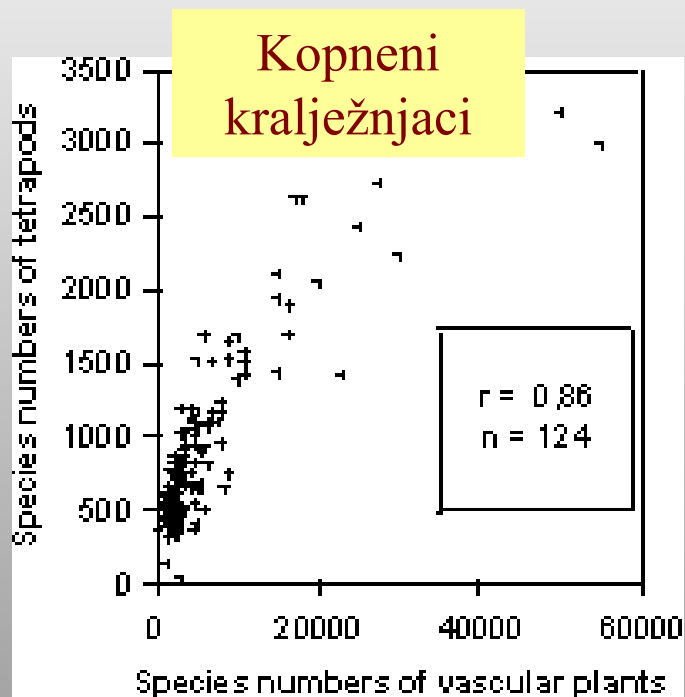
Difference in mean Temperature of
coldest and warmest month



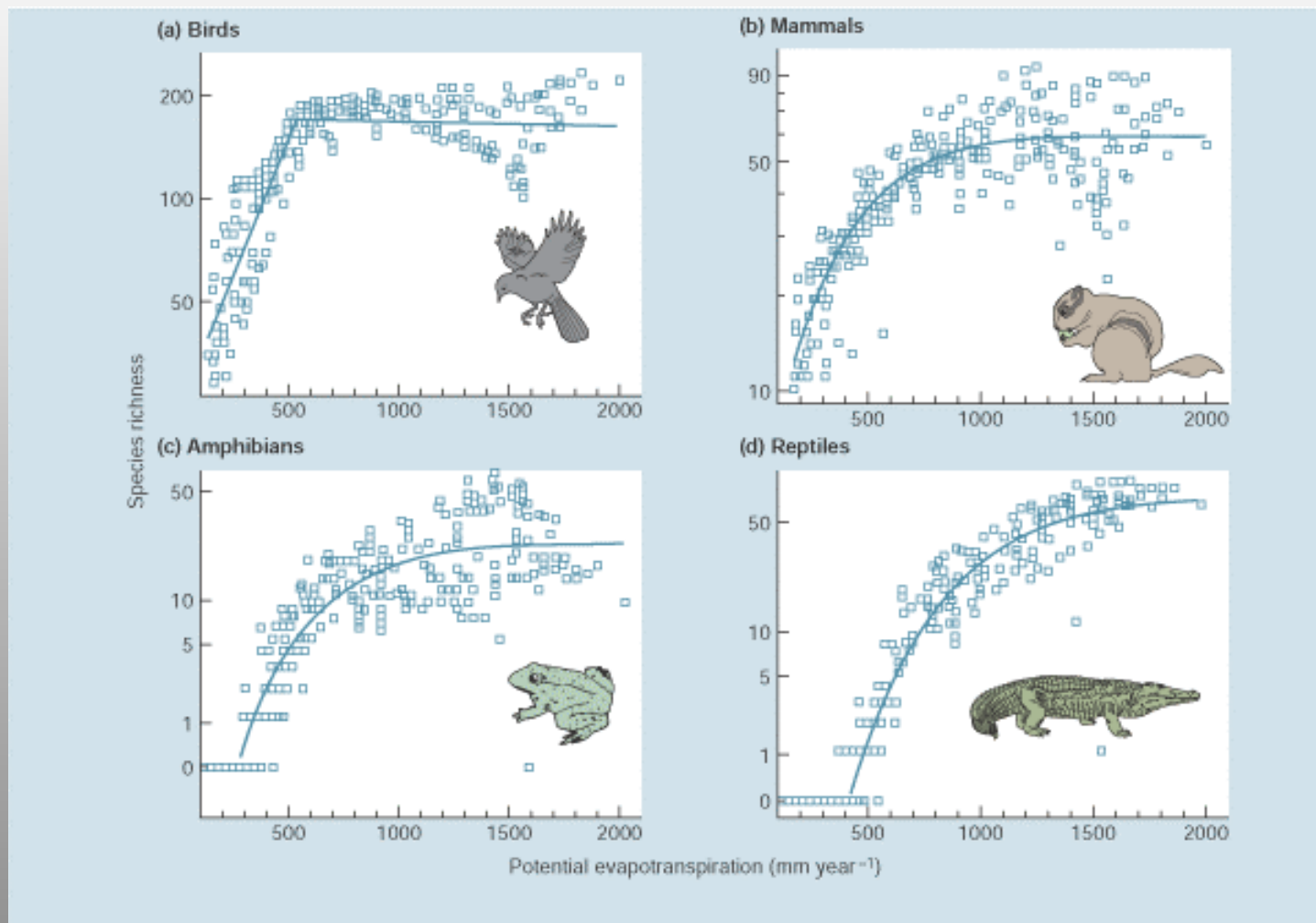
... većom
stabilnošću
temperature



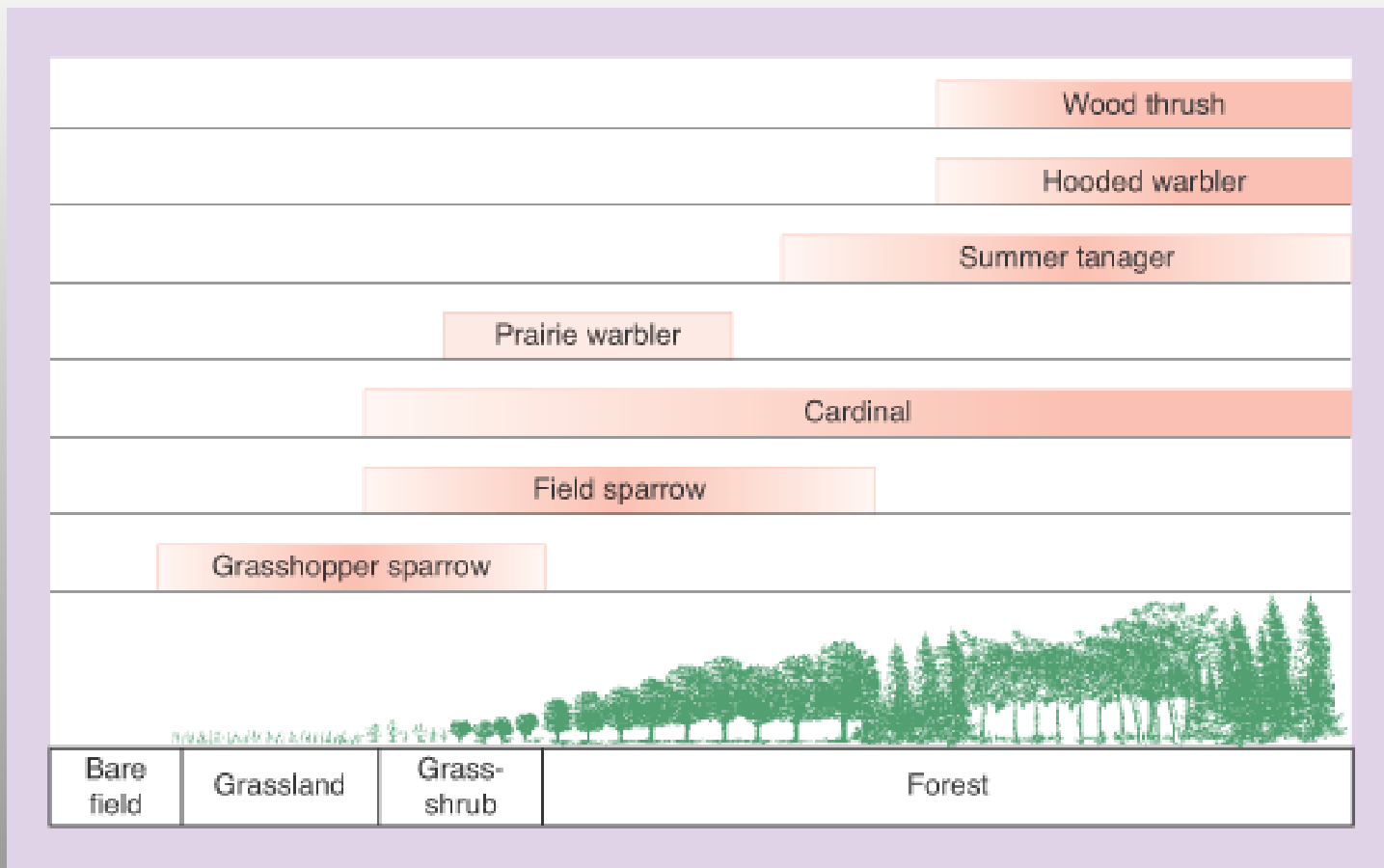
Bogatstvo vrsta drveća na sjevernoameričkom kontinentu pokazuje jaku korelaciju s količinom raspoložive energije u okolišu. PET (potencijalna evapotranspiracija) je količina vode koja evaporira ili transpirira sa zasićene površine, neovisno o količini raspoložive vode, te se može tumačiti kao grubi pokazatelj raspoložive energije. AET (aktualna evapotranspiracija) je količina vode koja se zaista evaporira ili transpirira u datim uvjetima, te predstavlja zajednički pokazatelj raspoloživosti energije i vode (pri tome je gornja granica za AET određena s PET i precipitacijom). Bogatstvo vrsta drveća je jače povezano s AET.



Bogatstvo životinjskih vrsta u korelaciji je s bogatstvom biljnih vrsta



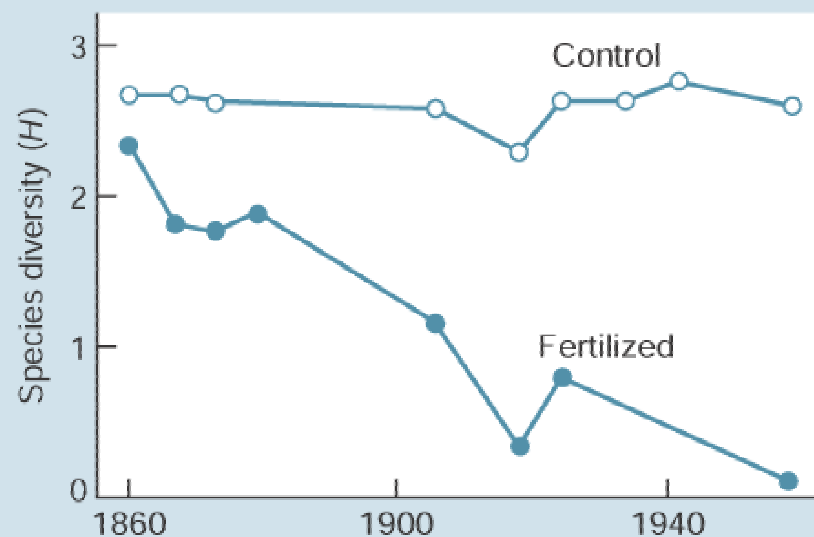
Porast bogatstva vrsta ptica, sisavaca, vodozemaca i gmazova s porastom potencijalne evapotranspiracije (PET) zapravo je odgovor životinja na porast raznolikosti i produktivnosti biljaka



Tijekom sukcesije povećava se bogatstvo biljnih vrsta, koje je popraćeno s povećanjem bogatstva vrsta ptica

Porast raznolikosti s produktivnošću ipak nije univerzalni fenomen

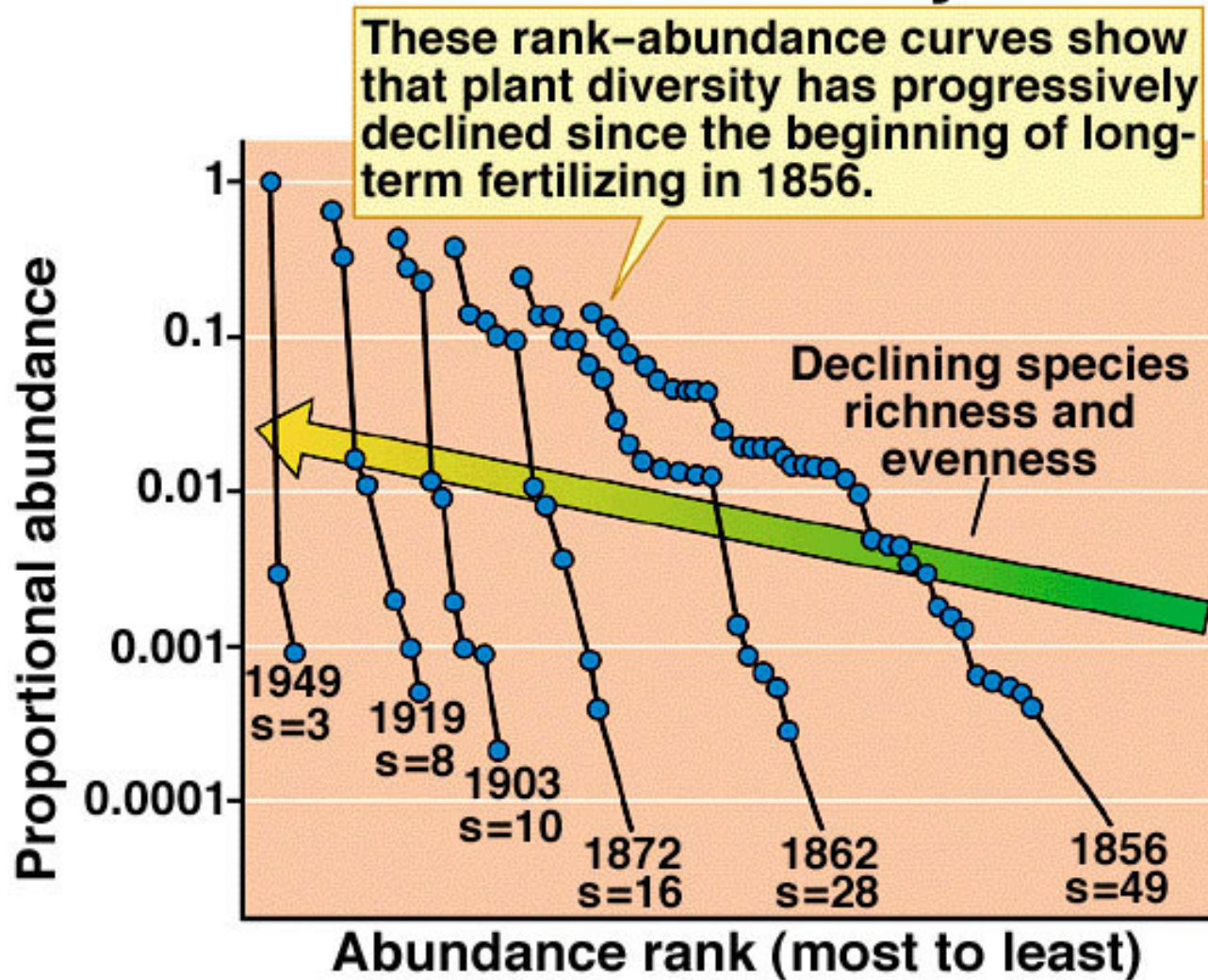
“Paradoks obogaćivanja”



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

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

Fertilization & Diversity

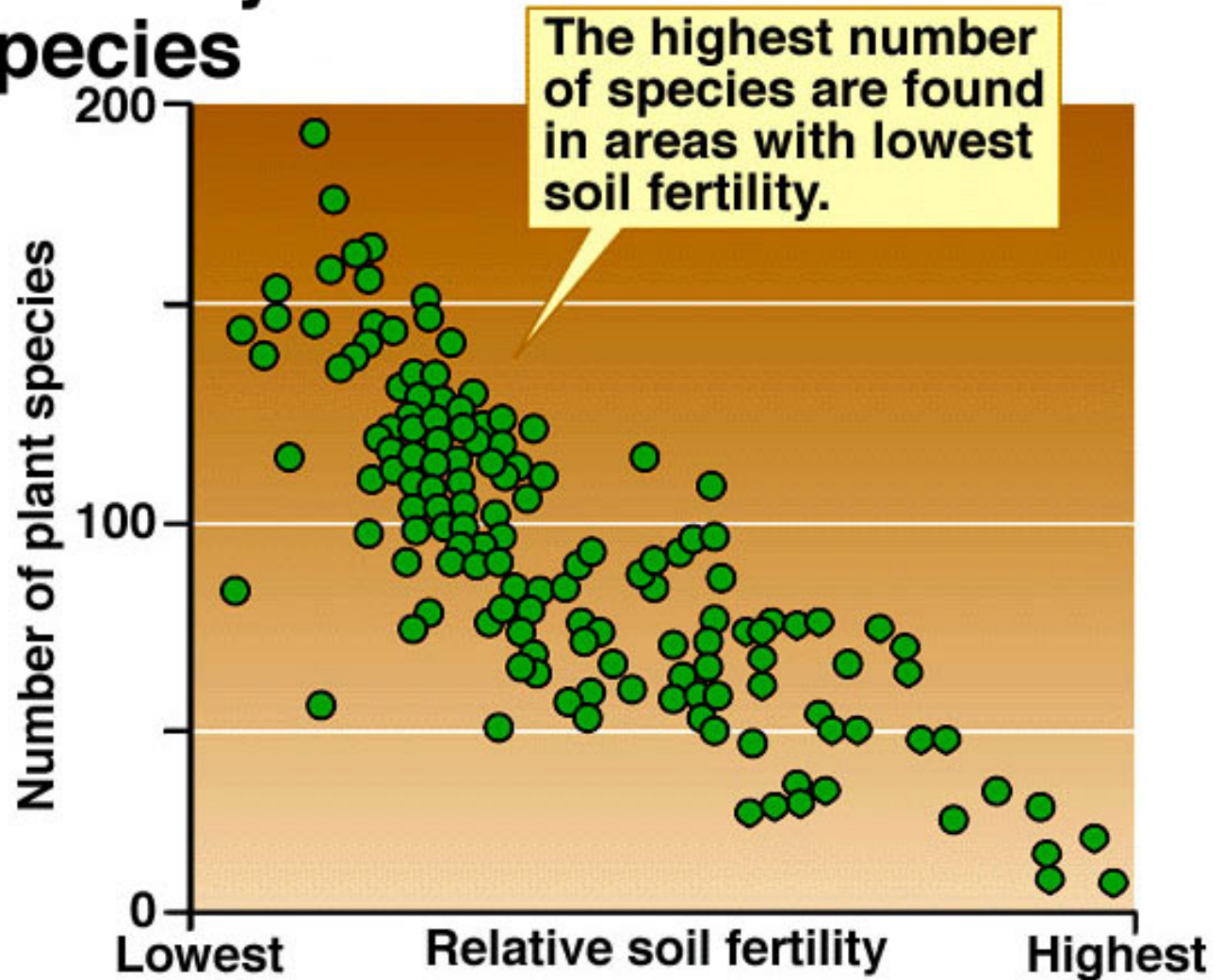


Opadanje
bogatstva biljnih
vrsta na
površinama koje su
bile fertilizirane



Soil Fertility & Species

Negativna
korelacija
između količine
raspoloživih
hranjiva u tlu i
bogatstva biljnih
vrsta u tropskim
kišnim šumama
Gane (Afrika)



**Bogatstvo vrsta nije uvijek u korelaciji s
produktivnošću staništa**

TABLE 29-3 Plant productivity and the number of bird species
in representative temperate zone habitats

Habitat	Approximate productivity (g m ⁻² yr ⁻¹)	Average number of bird species
Marsh	2,000	6
Grassland	500	6
Shrubland	600	14
Desert	70	14
Coniferous forest	800	17
Upland deciduous forest	1,000	21
Floodplain deciduous forest	2,000	24

(From Tramer 1969; productivity data from Whittaker 1975.)

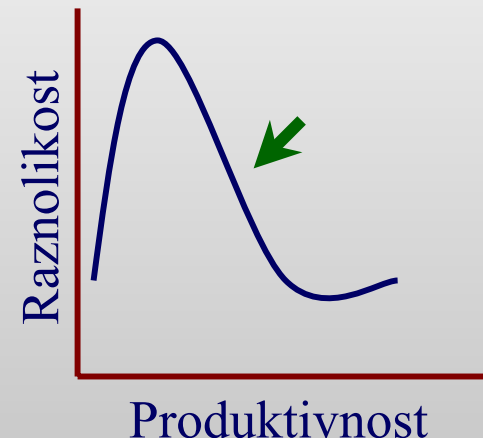
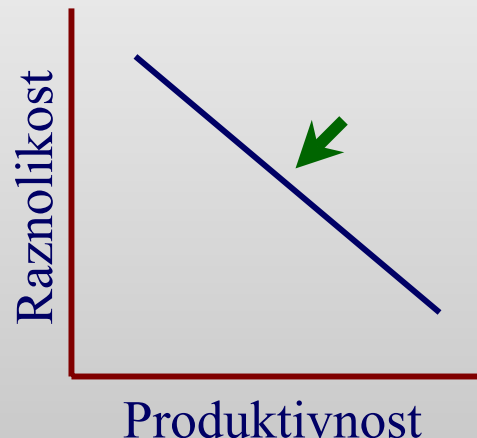
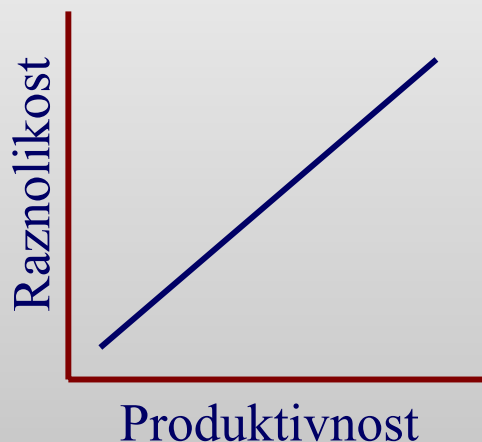
Najveći broj vrsta ptica,
kao i najmanji broj
vrsta ptica zabilježen je
u staništima s najvećom
primarnom
proizvodnjom. To
sugerira da bogatstvo
vrsta nije određeno
isključivo
produktivnošću



“Paradoks obogaćivanja”

Iako je pustinja daleko manje produktivna od slane močvare, bogatstvo vrsta daleko je veće u pustinji

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

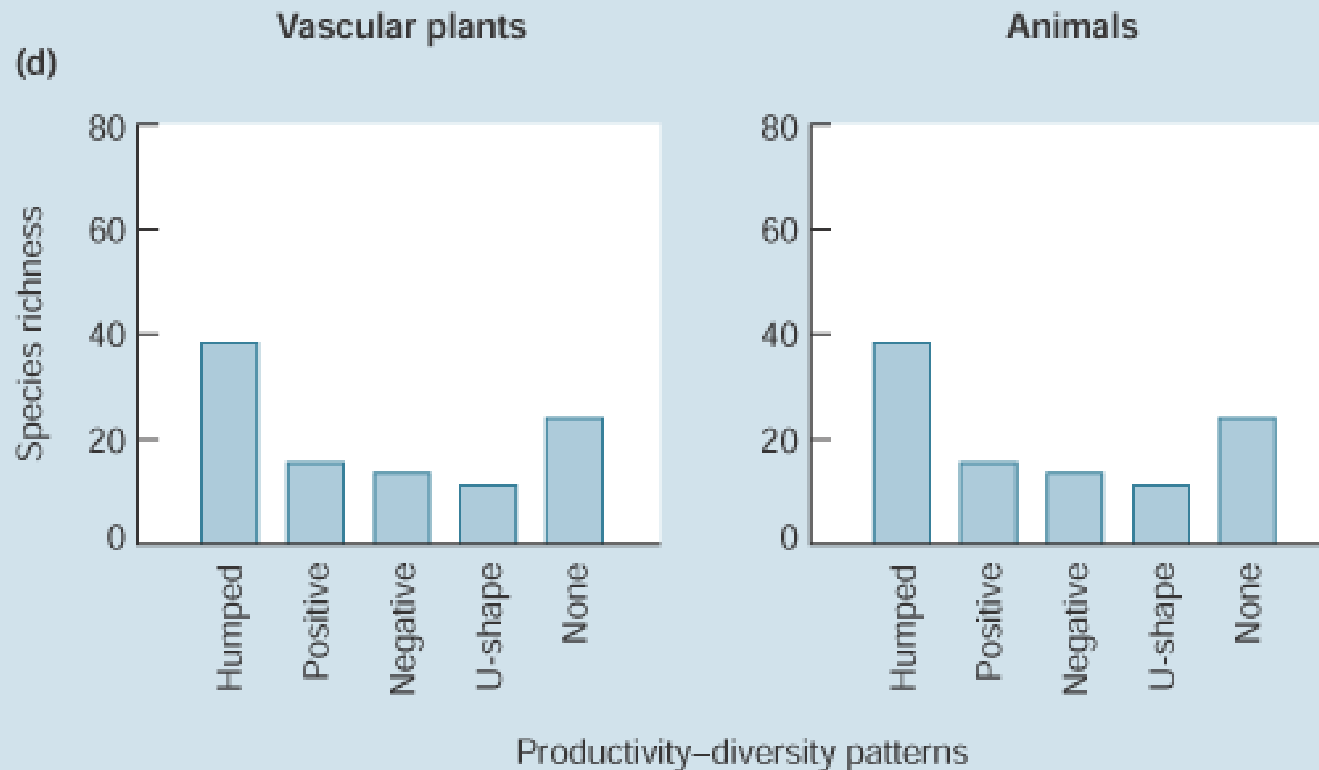


Na velikoj globalnoj prostornoj skali (od visokih geografskih širina prema ekvatoru) raznolikost biljnih vrsta u pravilu je pozitivno korelirana s produktivnošću

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

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

Učestalost pojedinih tipova odnosa između produktivnosti i raznolikosti kod biljaka i životinja



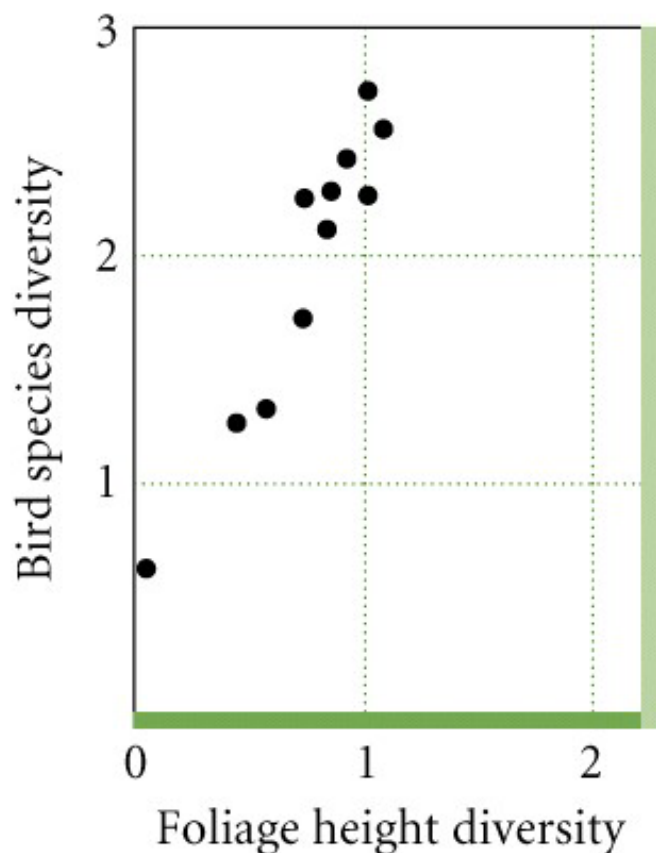
Najčešći tip odnosa je onaj kod kojega je raznolikost vrsta najveća kod umjerenih razina produktivnosti (“grbava krivulja”)

Odnos produktivnost-raznolikost: Zaključci

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

Heterogenost okoliša

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

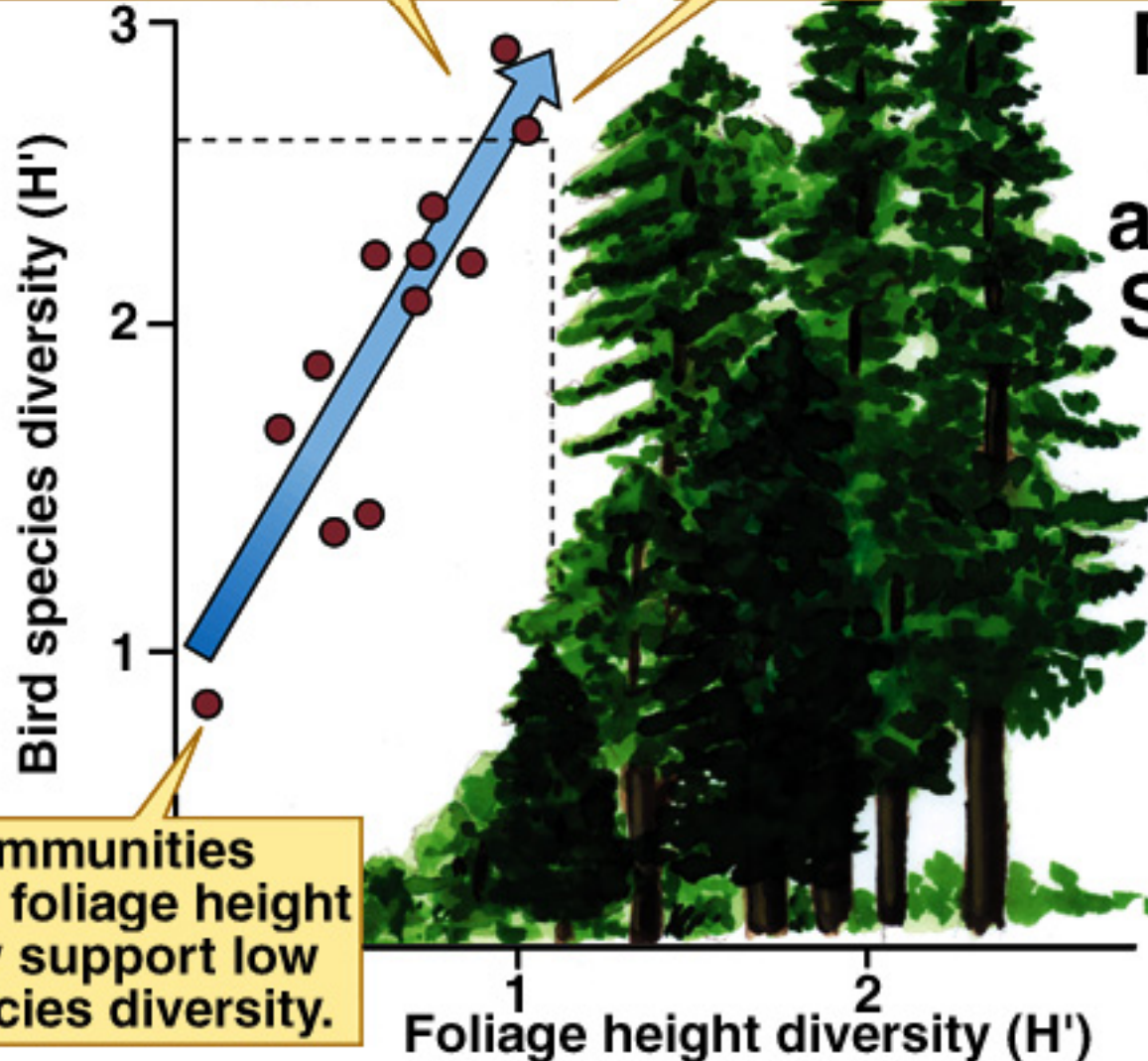


Bogatstvo vrsta se vrlo često može dovesti u vezu s heterogenošću abiotičkog dijela okoliša (npr. veće bogatstvo biljnih vrsta na staništima s većom raznolikošću tipova tala, te minerala i organskih supstrata u tlu)

Brojna su istraživanja pokazala snažnu vezu između strukturalne raznolikosti biljaka i bogatstva životinjskih vrsta. U listopadnim šumama Sjeverne Amerike broj vrsta ptica raste s raznolikošću visine krošnji.

In many communities bird species diversity increases with greater foliage height diversity.

Forests with greater foliage height diversity support high bird species diversity.

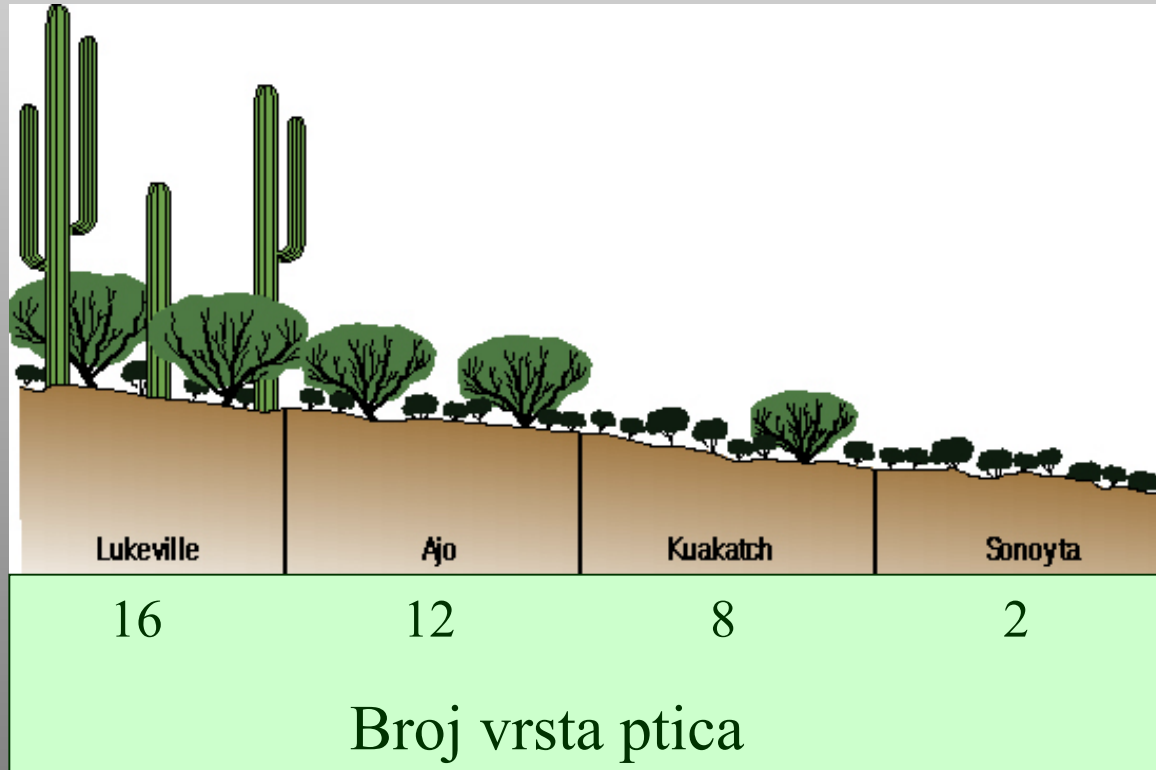


**Foliage
Height
and Bird
Species**

Plant communities with low foliage height diversity support low bird species diversity.

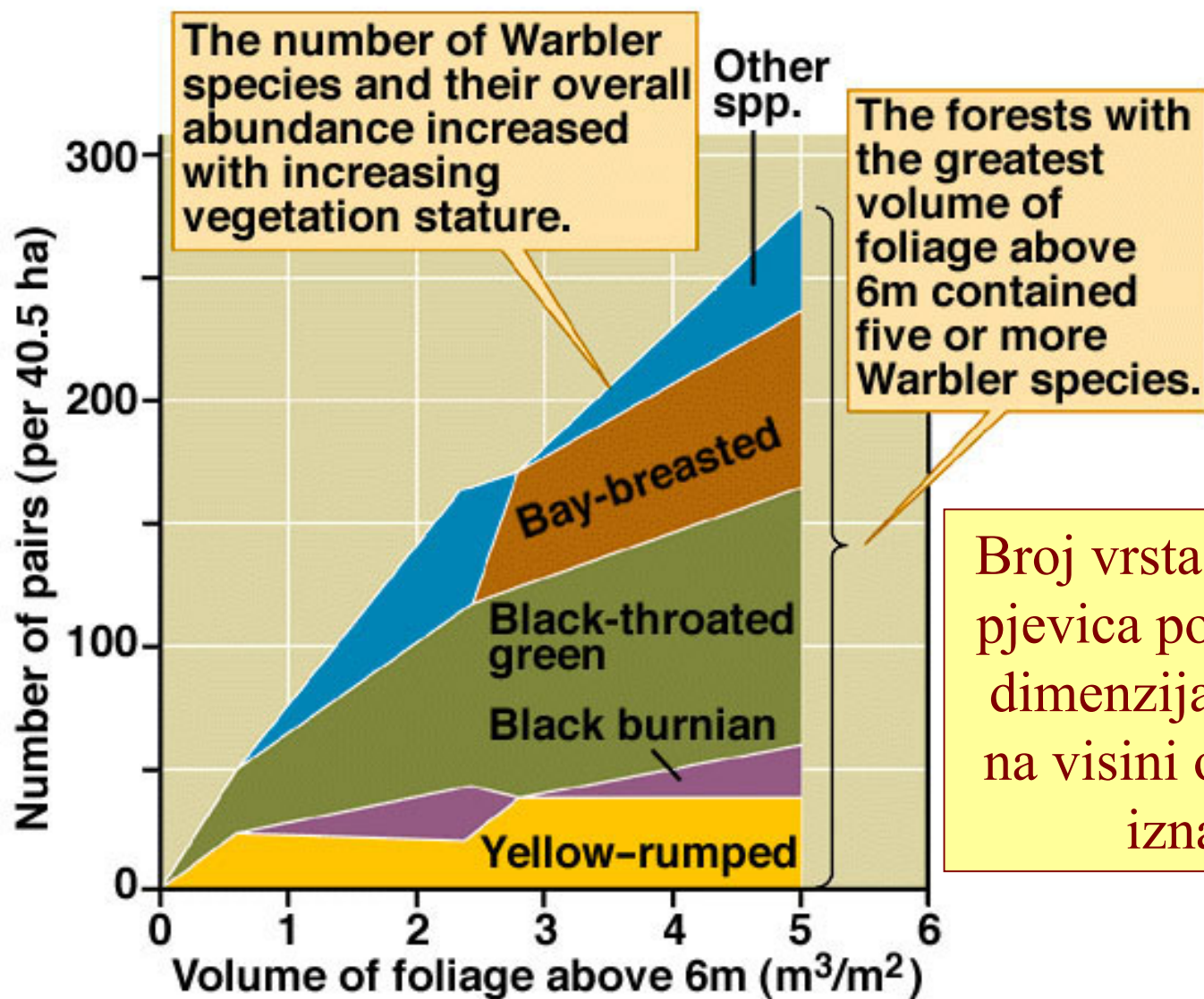


Broj vrsta ptica povećava se sa strukturnom raznolikošću vegetacije

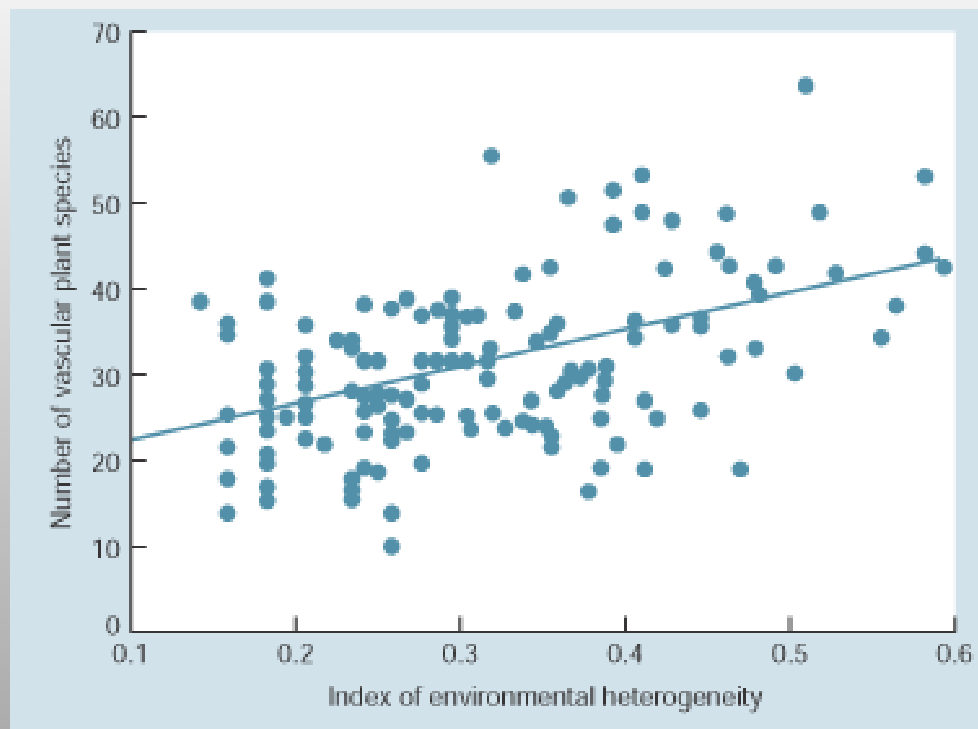


Homogeno stanište

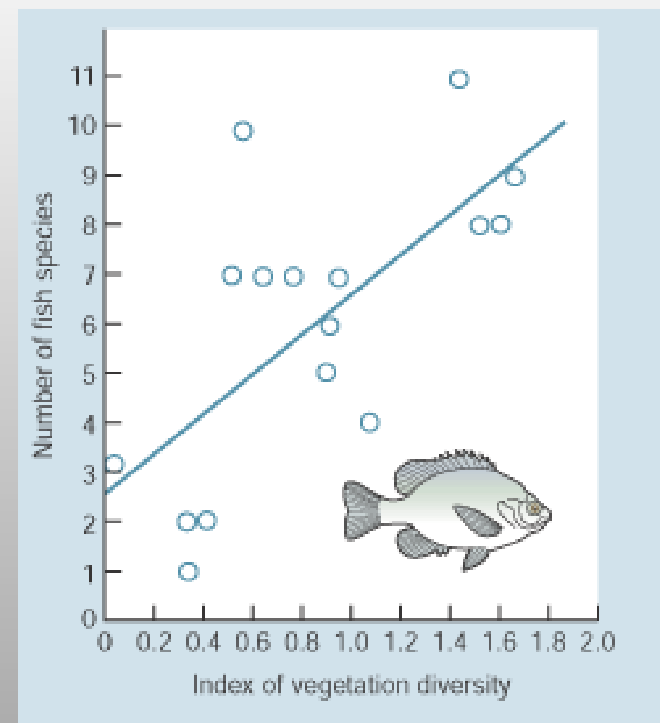




Broj vrsta malih ptica pjevica povećava se s dimenzijama krošnji na visini od 6 metara iznad tla



Odnos između bogatstva vrsta biljaka duž rijeke Hood River (Kanada) i indeksa prostorne heterogenosti abiotičkih faktora vezanih za topografiju i karakteristike tla (indeks prostorne heterogenosti varira od 0 do 1)

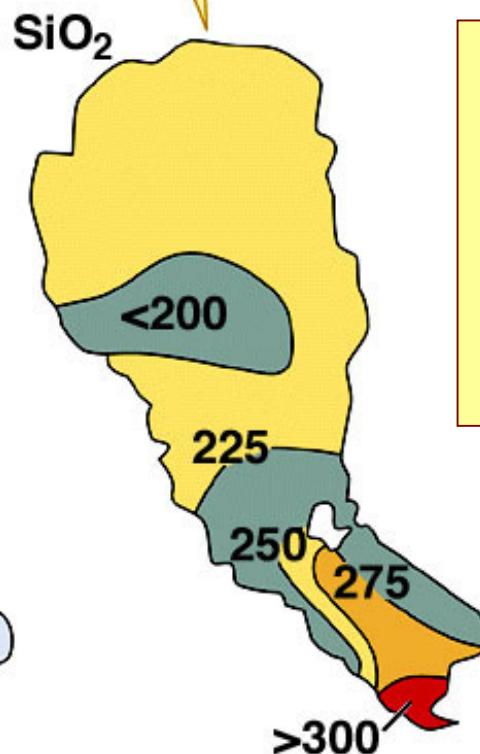
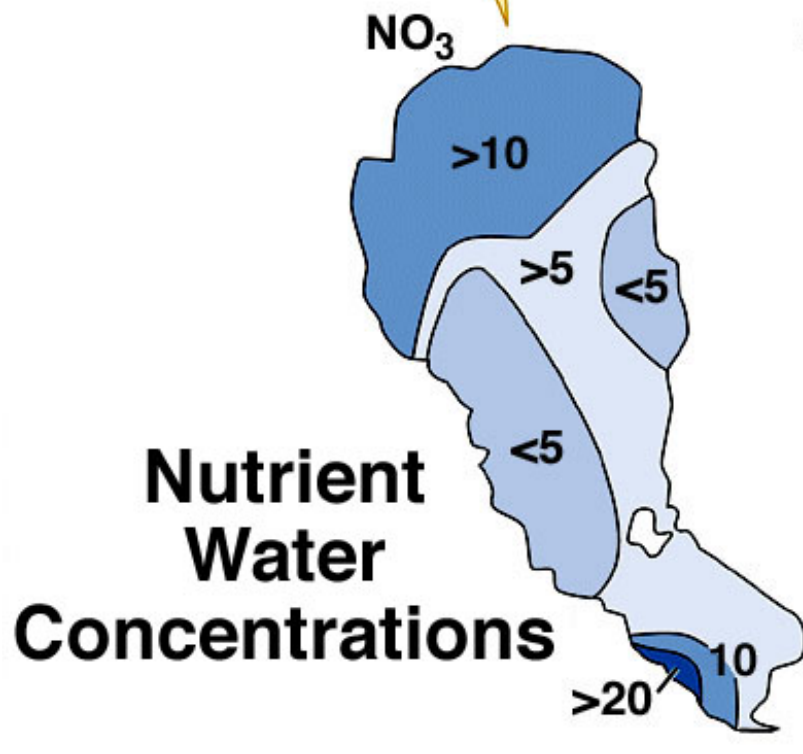


Odnos između bogatstva ribljih vrsta u 18 jezera u Wisconsinu i indeksa strukturalne raznolikosti vegetacije

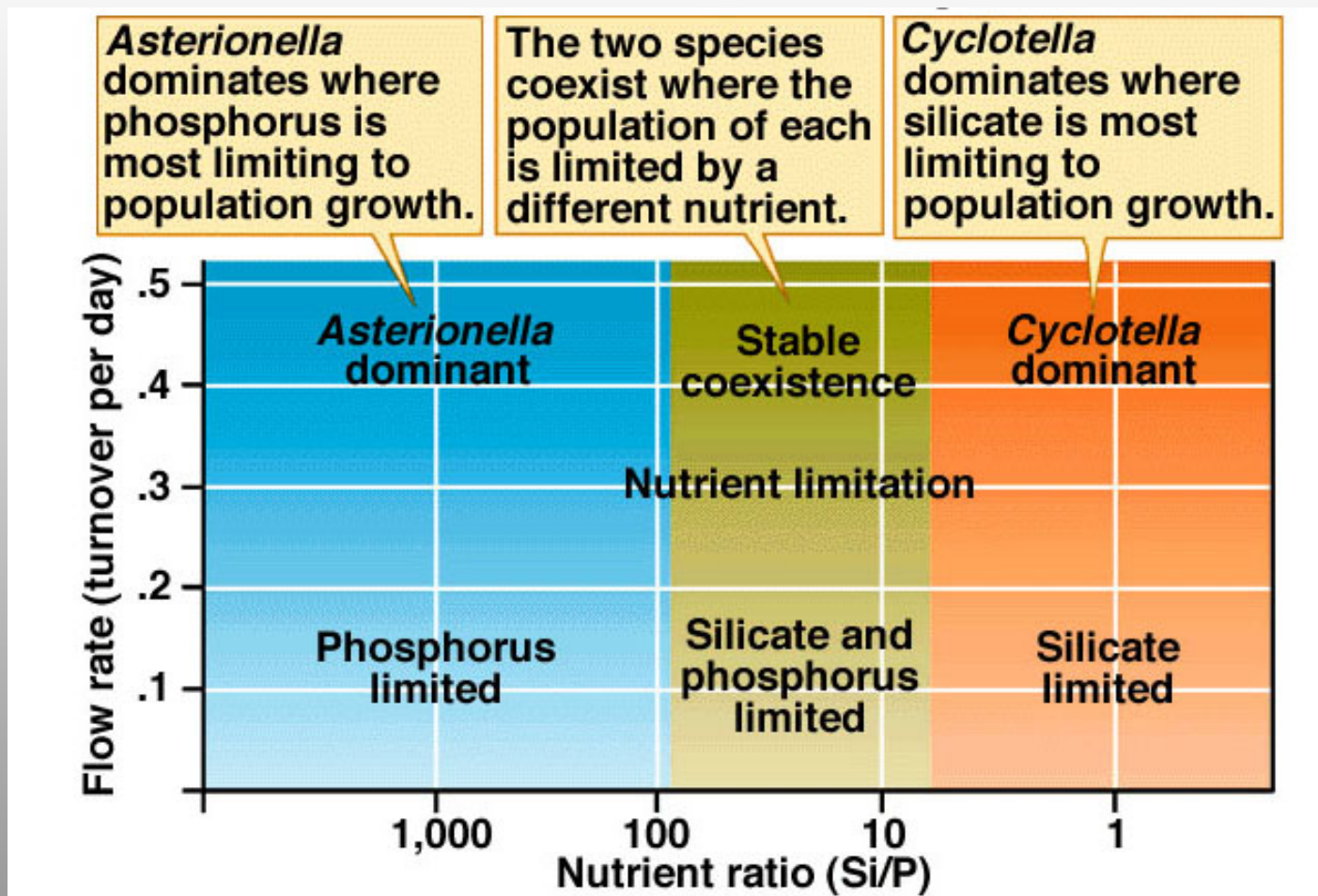
Heterogenost fizikalnih i kemijskih parametara duž vodenih i kopnenih okoliša doprinosi bogatstvu planktonskih alga i kopnenih biljaka

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

Silicate concentrations also vary substantially across the lake.

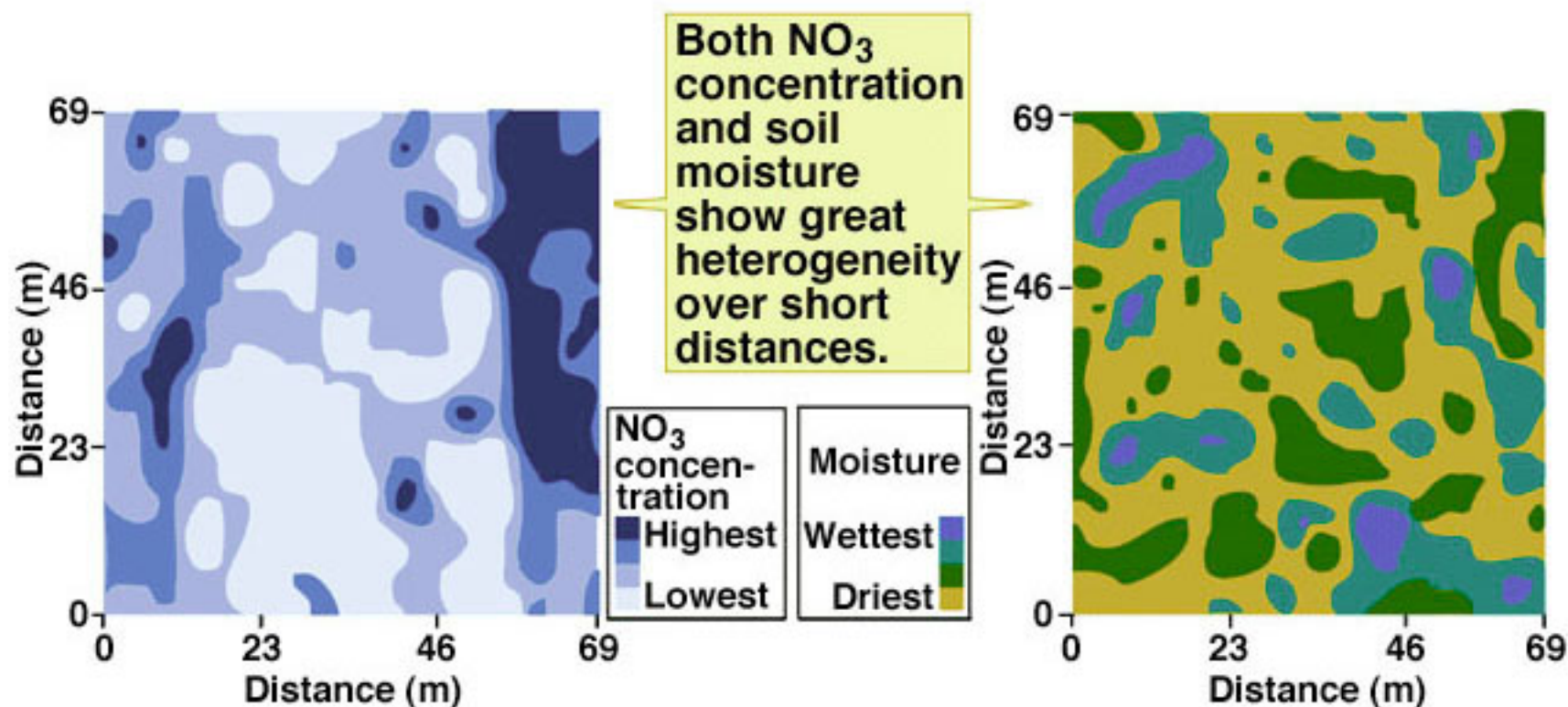


Varijacije u koncentracijama nitrata i silikata u površinskim vodama jezera Pyramid u Nevadi



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

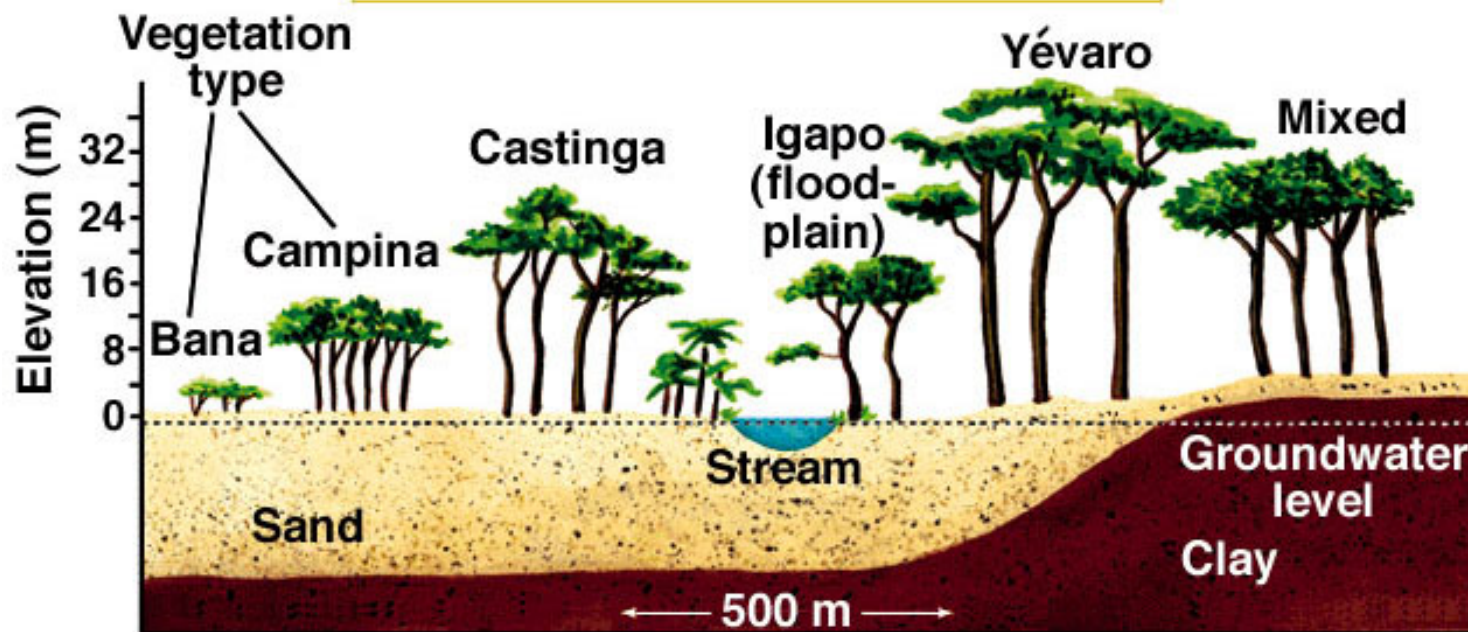
Nitrate & Moisture Variation



Varijacije koncentracija nitrata i vlažnosti u tlu koje se koristi u agrikulturne svrhe. Slike prikazuju površine od 4.761 m² i može se uočiti da i na tako maloj površini postoje vrlo velike varijacije navedenih parametara.

Vegetation Variation

Changes in soil type and depth to groundwater produce differences in vegetation over short distances.

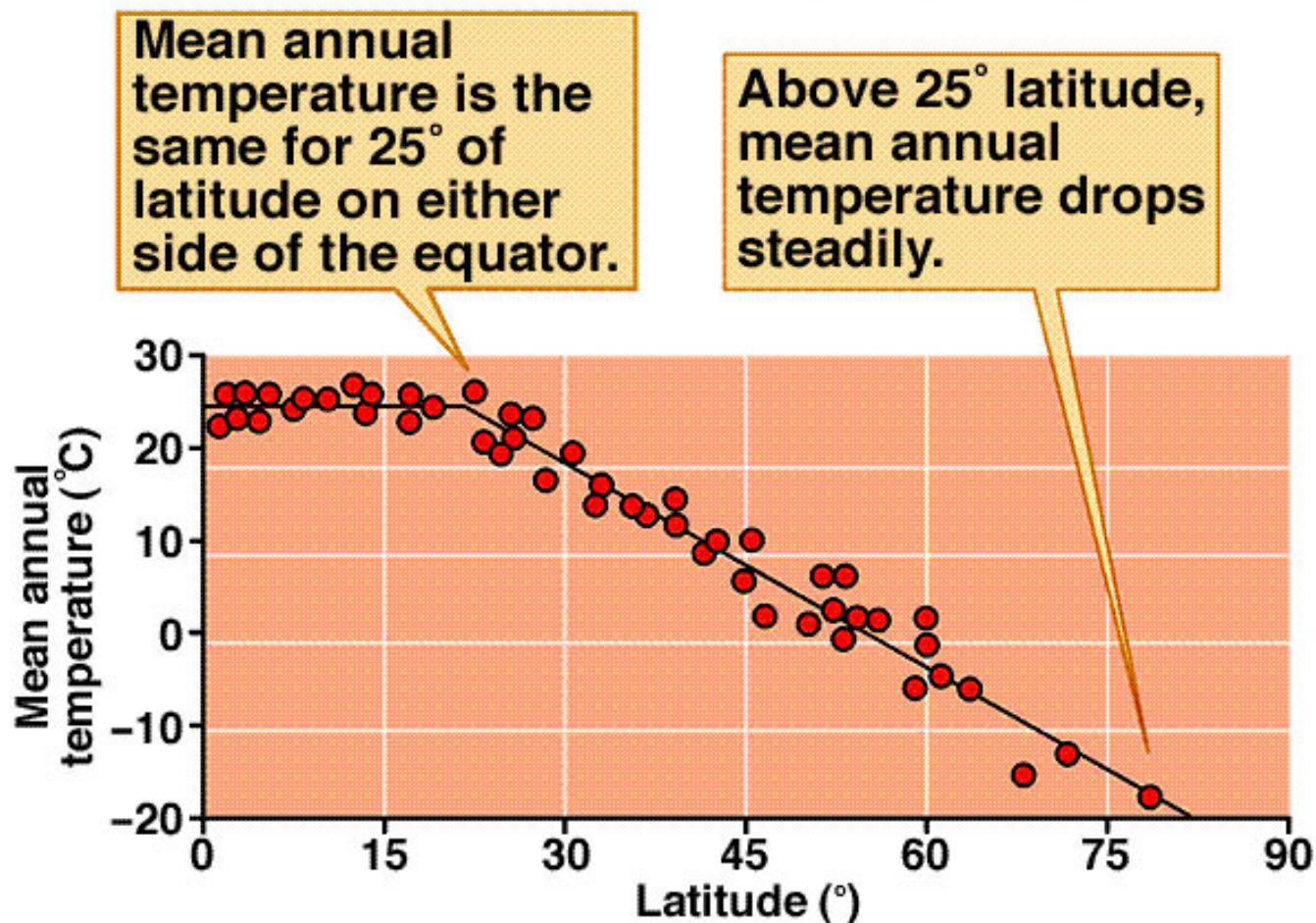


Varijacije u vegetaciji duž gradijenata karakteristika tla, vlažnosti i nadmorske visine. Na udaljenosti od svega 500 m i rasponu nadmorske visine manjem od 8 m utvrđeno je 5 različitih biljnih zajednica.

Klimatske varijacije i stabilnost okoliša

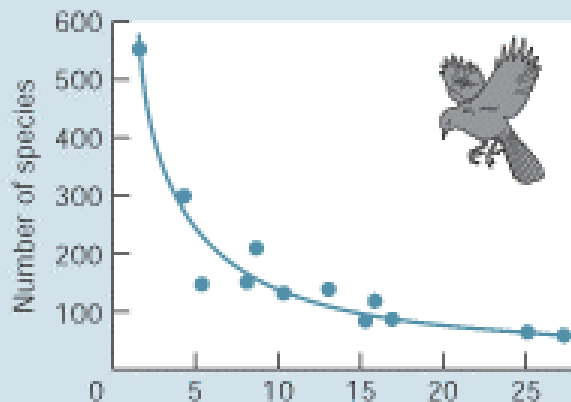
- Utjecaj klimatskih varijacija na bogatstvo vrsta može ovisiti o tome da li su varijacije predvidljive
- U sezonskim okolišima gdje su klimatske varijacije predvidljive može se očekivati veći broj vrsta u odnosu na konstantne okoliše jer se različite vrste izmjenjuju u različitim sezonama (to se osobito odnosi na biljne vrste). Za takve se sezonske okoliše može kazati da su vremenski diferencirani.
- U nesezonskim i stabilnim okolišima postoji prilika za specijalizacijama koje u sezonskim okolišima nisu moguće (npr. bilo bi teško zamisliti egzistenciju dugoživućih konzumenata voća/plodova u sezonskim okolišima u kojima bi plodovi bili dostupni samo tijekom jedne sezone). Pored toga u stabilnim se okolišima može očekivati veća zasićenost vrstama. S druge strane u stabilnim se okolišima može očekivati snažnija kompeticija koja će rezultirati većom stopom isključenja vrsta.

Temperature & Latitude

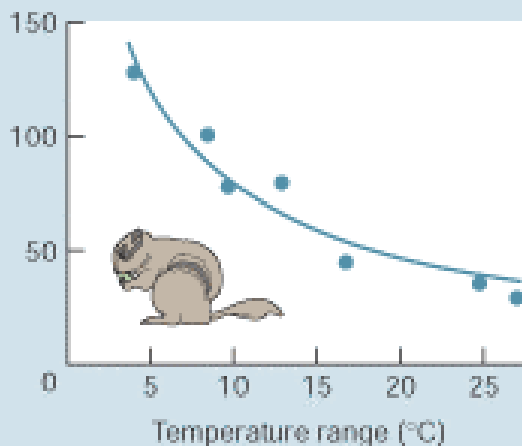


U tropskim je područjima temperatura najstabilnija. Srednja je godišnja temperatura konstantna u pojasu između 25° sjeverne i 25° južne geografske širine

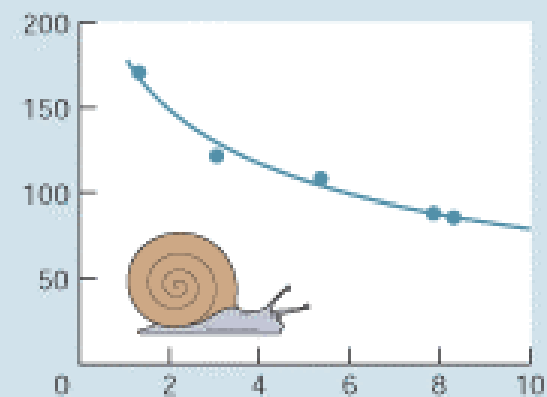
(a) Birds



(b) Mammals



(c) Gastropods



Neke su studije pokazale da bogatstvo vrsta raste kako klimatske varijacije opadaju. Tako je na primjer utvrđen značajan negativan odnos između bogatstva vrsta ptica, sisavaca i puževa i raspona srednjih mjesečnih temperatura za područje zapadne obale Sjeverne Amerike od Paname na jugu do Aljaske na sjeveru. Ipak, od Aljaske do Paname se mijenja i čitav niz drugih parametara tako da ova korelacija ne dokazuje nedvosmislenu uzročnost.

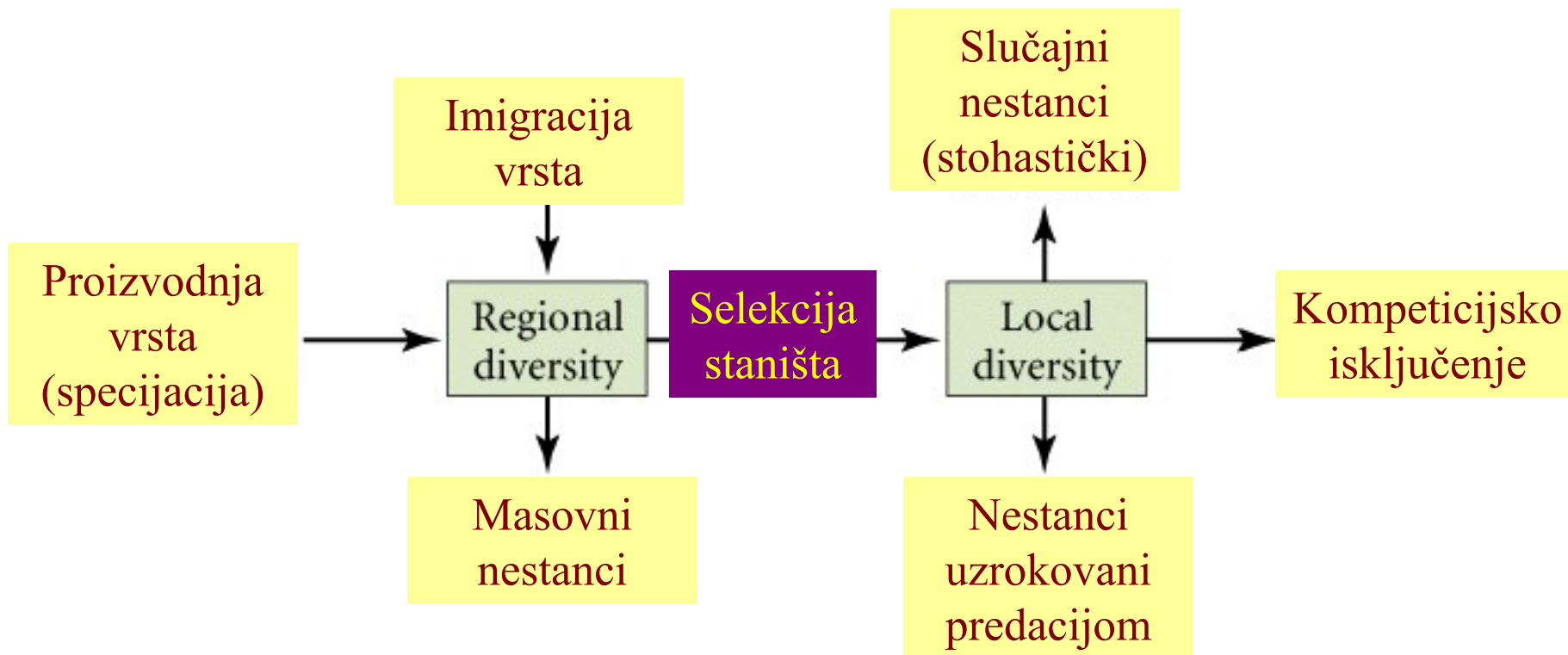
Surovost okoliša

- “Surovim okolišima” nazivamo okoliše u kojima dominiraju ekstremni abiotički faktori (velika hladnoća ili vrućina, alkalna jezera, kisela tla, zagađene rijeke, ekstremno slano more, vrući izvori, spiljski okoliši itd.), premda se mora kazati da je teško definirati što je ekstremno budući da ekstremni okoliš za jednu vrstu ne mora biti ekstreman za drugu vrstu
- Brojne su studije pokazale da je bogatstvo vrsta manje u ekstremnim okolišima:
 - Na travnjacima sjeverne Engleske broj biljnih vrsta po 1 m² je najmanji na tlima s najnižom pH vrijednosti (najkiselija tla)
 - Broj vrsta bentoskih beskralježnjaka u šumskim potocima južne Engleske bio je značajno manji u kiselim potocima
- Ipak, problem kod ekstremnih okoliša je u tome što su za njih vezane još neke značajke uz koje također ide siromaštvo vrsta
 - Ova su staništa u pravilu ekstremno neproduktivna
 - Mnoga ekstremna staništa zauzimaju vrlo mala područja (npr. spilje ili vrući izvori)

Regionalna i lokalna raznolikost

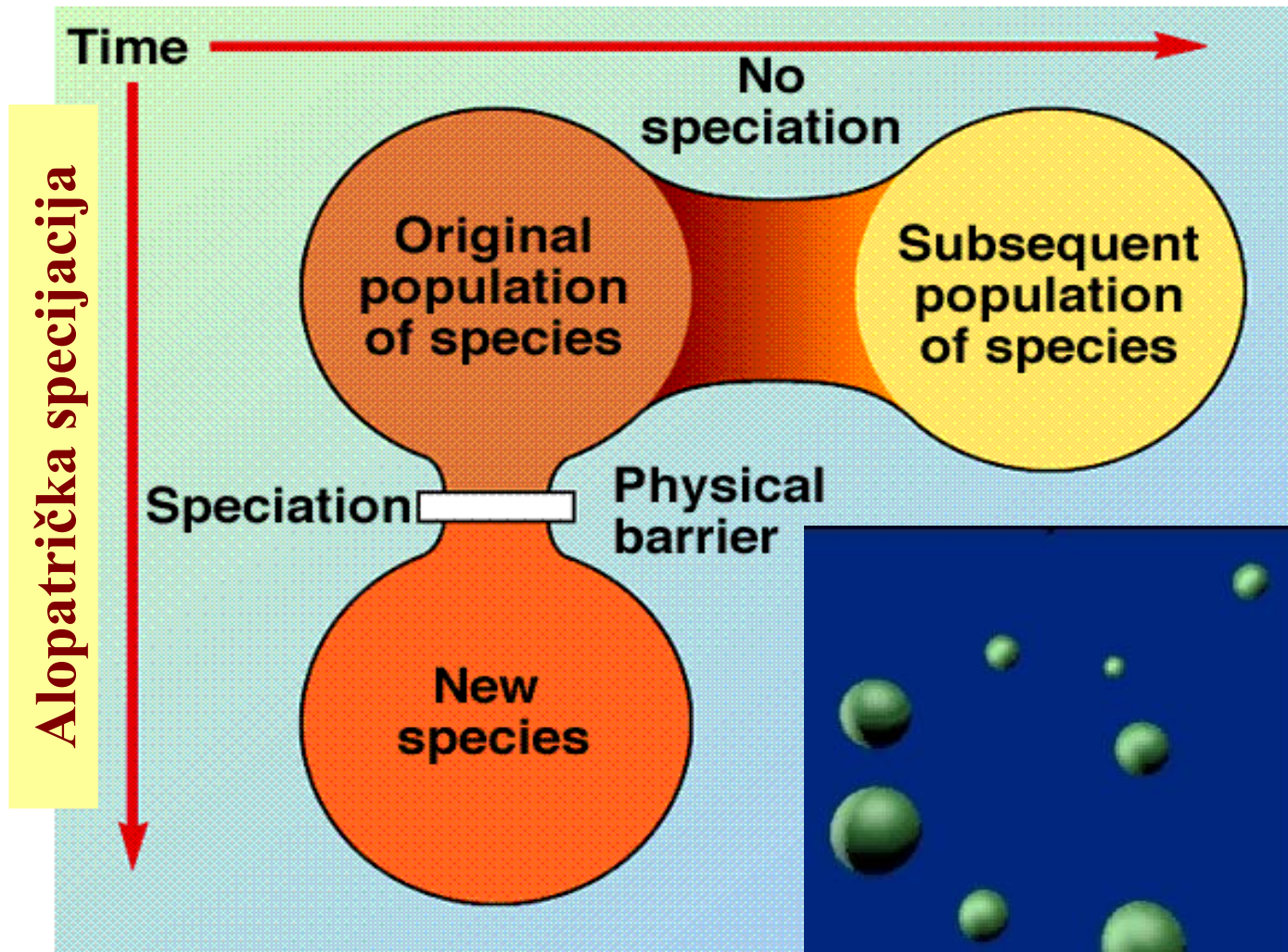
- Robert Whittaker je razlikovao dvije vrste raznolikosti s obzirom na to jesu li te raznolikosti primarno određene lokalnim ili regionalnim faktorima:
 - **Alfa raznolikost ili lokalna raznolikost** – predstavlja raznolikost vrsta na malom području koje karakterizira više-manje uniformno stanište. Lokalna je raznolikost osjetljiva na definiciju staništa, kao i na površinu i intezitet uzorkovanja
 - **Gama raznolikost ili regionalna raznolikost** – predstavlja ukupni broj vrsta opaženih na svim staništima unutar veće regije. Pod pojmom regije ekolozi podrazumijevaju geografska područja unutar kojih ne postoje značajnije barijere za rasprostranjenje organizama; dakle, granice regije ovise o tome koje organizme promatramo, iz čega proizlazi da je distribucija vrsta unutar regije odraz njihove selekcije prikladnog staništa, a nije odraz nemogućnosti rasprostranjenja do prikladnih staništa. Kada su iste vrste prisutne u svim staništima regije tada su lokalna i regionalna raznolikost jednake. Kada svako stanište unutar regije ima jedinstvenu floru i faunu tada je regionalna raznolikost jednaka prosječnoj lokalnoj raznolikosti pomnoženoj s brojem staništa u regiji
 - **Beta raznolikost** – predstavlja razliku u sastavu vrsta od jednog staništa do drugog (ili turnover vrsta s jednog staništa na drugo). Beta raznolikost jednaka je omjeru između gama raznolikosti i alfa raznolikosti (gama/alfa).

Faktori koji utječu na regionalnu i lokalnu raznolikost vrsta



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

Proizvodnja vrsta - Specijacija



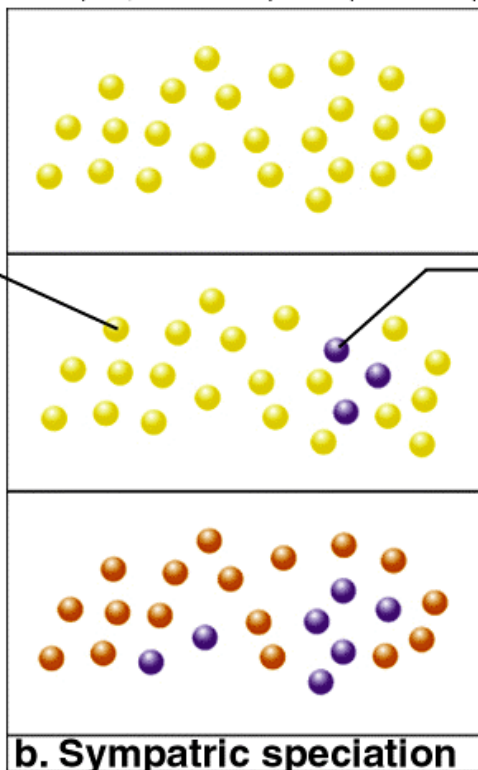
Allopatric speciation

Alopatrička specijacija rezultat je geografske (prostorne) odjeljenosti populacija

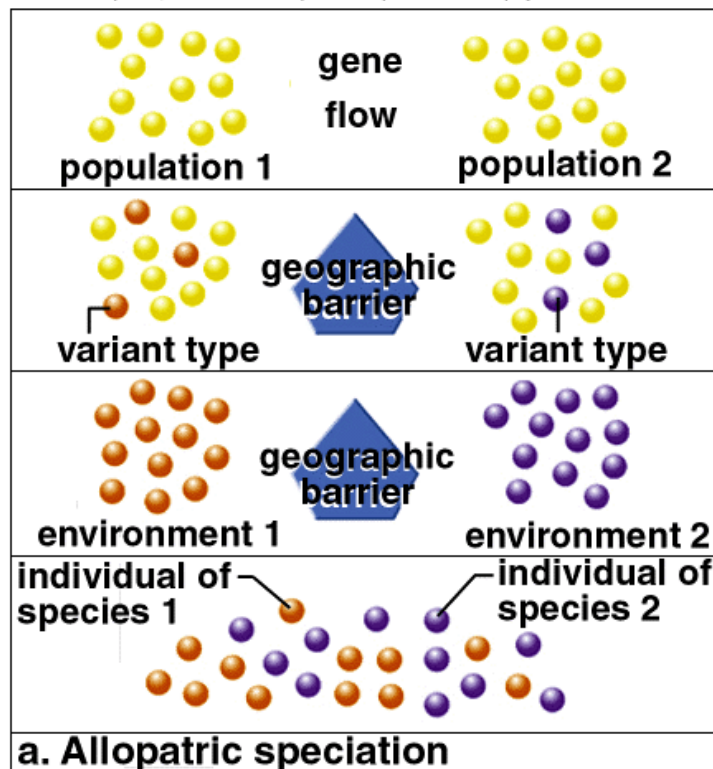
Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

Sympatric speciation

individual of species 1

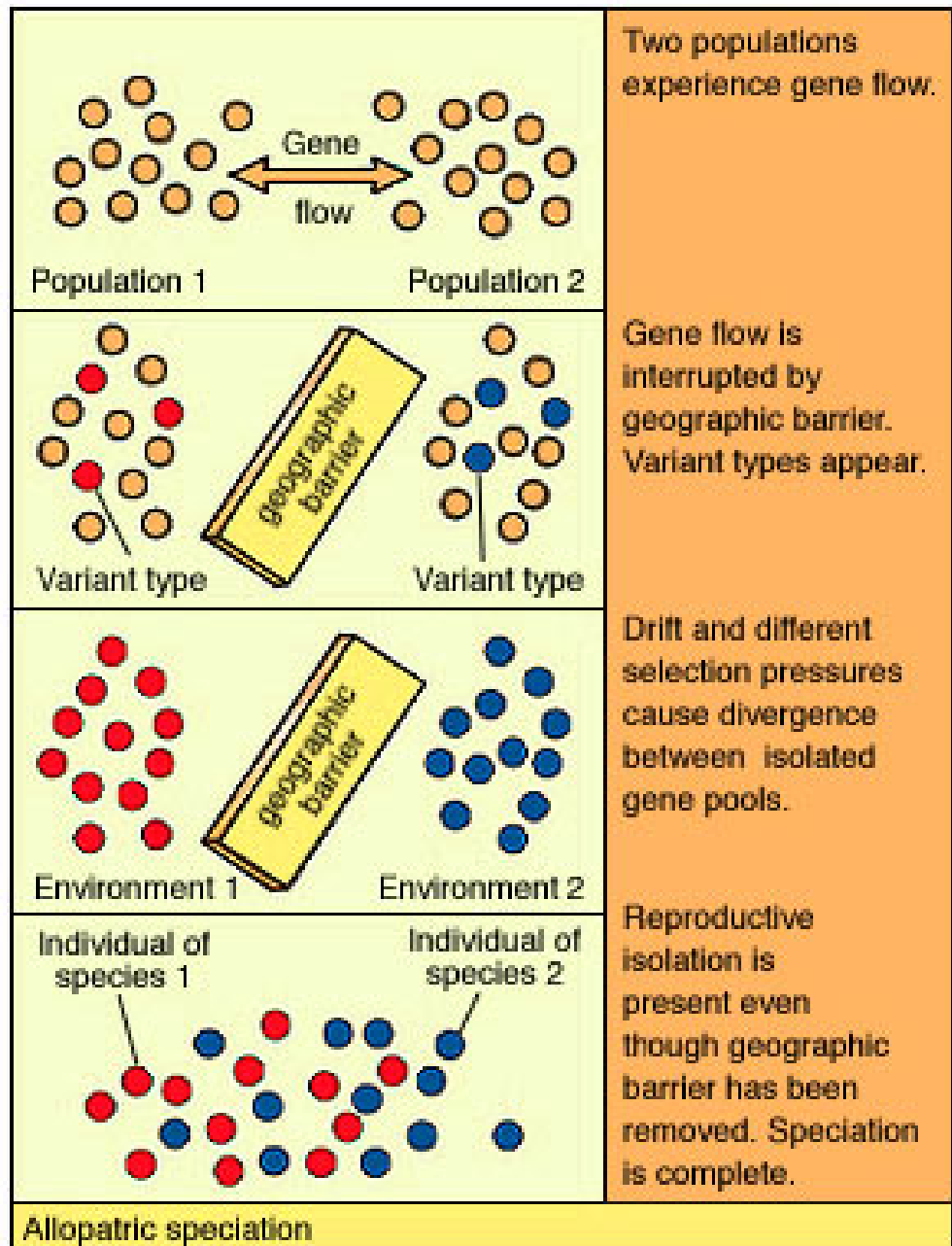


b. Sympatric speciation



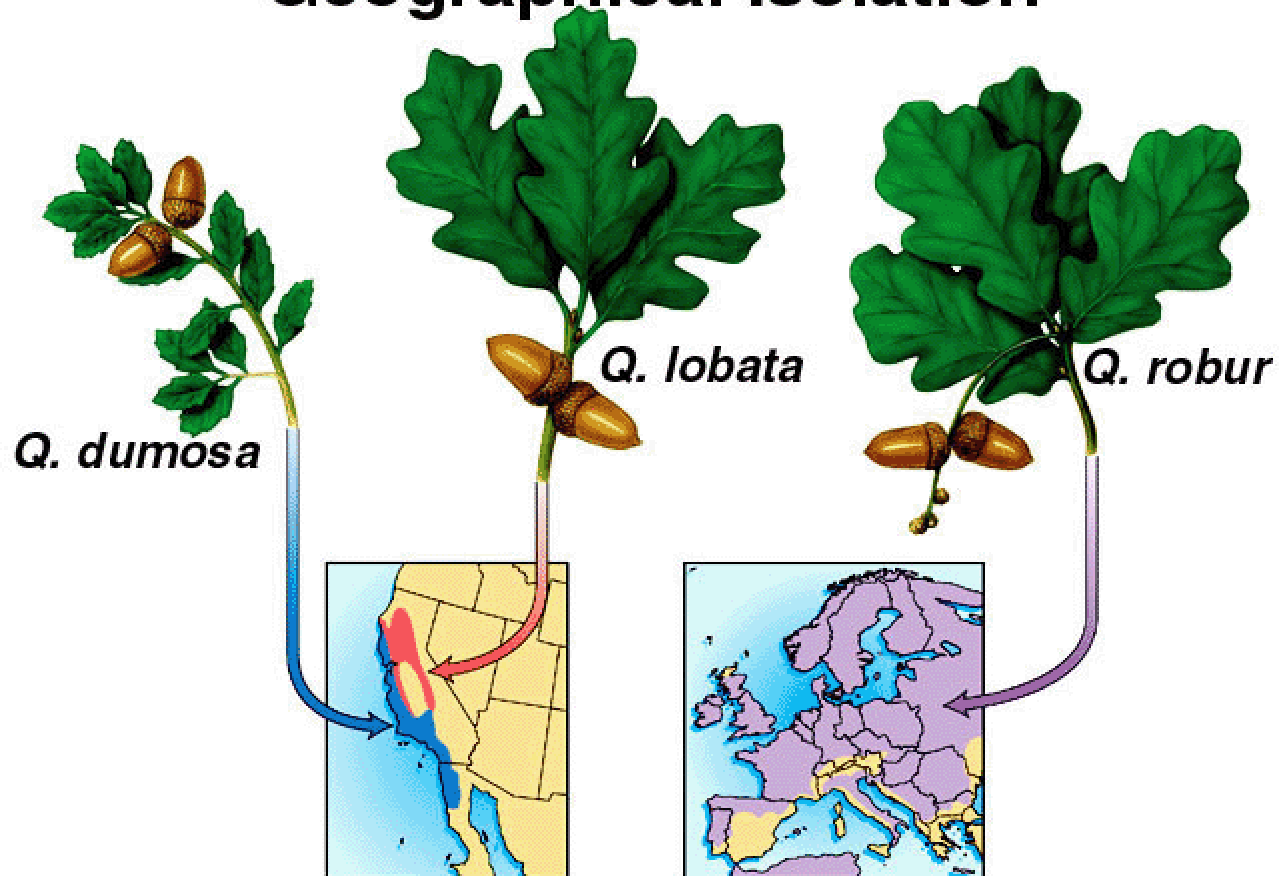
Simpatrička specijacija događa se kod populacija koje nisu geografski (prostorno) izolirane

Alopatrička specijacija



Primjer alopatričke specijacije

Geographical Isolation

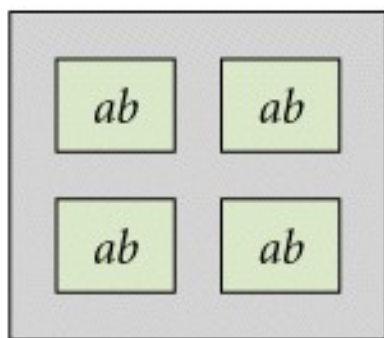


Veza između alfa (lokalne), gama (regionalne) i beta (turnover) raznolikosti

Raznolikost u svim staništima je ista pa je i regionalna raznolikost jednaka lokalnoj, dok je turnover vrsta (beta) jednak 1

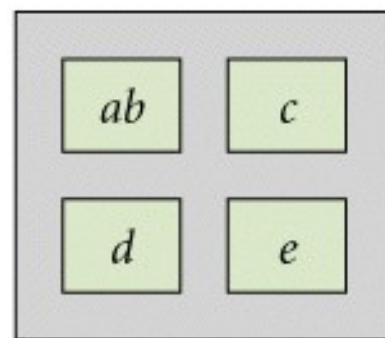
$$\beta = \gamma / \alpha$$

**Broj
staništa/ β =
broj staništa
po vrsti**



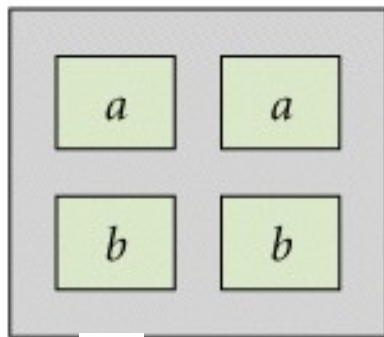
$$\alpha = 2, \gamma = 2, \beta = 1$$

(a) $\alpha = 8/4 = 2$



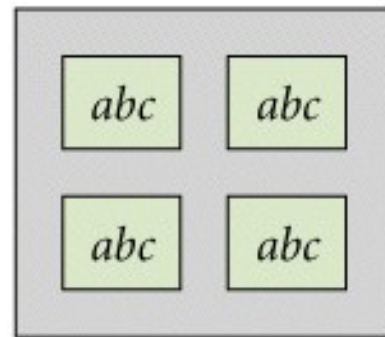
$$\alpha = 1.25, \gamma = 5, \beta = 4$$

(b) $\alpha = 5/4 = 1.25$



$$\alpha = 1, \gamma = 2, \beta = 2$$

(c) $\alpha = 4/4 = 1$



$$\alpha = 3, \gamma = 3, \beta = 1$$

(d) $\alpha = 12/4 = 3$

Regije (a) i (d) imaju različitu gama raznolikost, ali istu beta raznolikost koja iznosi 1 što ukazuje na vrlo mali turnover vrsta u ovim regijama

“Ekološko oslobađanje”

Kada unutar regije koegzistira veliki broj vrsta tada se svaka od njih javlja u relativno malom broju staništa; drugim riječima specijalizacija na staništa se povećava u direktnoj relaciji s raznolikošću.

Otoci obično imaju manji broj vrsta u odnosu na kopnena područja usporedive veličine. Međutim vrste na otocima u pravilu imaju gušće populacije i okupiraju veći broj različitih staništa. Ovi su fenomeni nazvani **“kompenzacija gustoćom”** (Crowell, 1962) i **“širenje staništa”** (MacArthur et al., 1972; Wright, 1980).

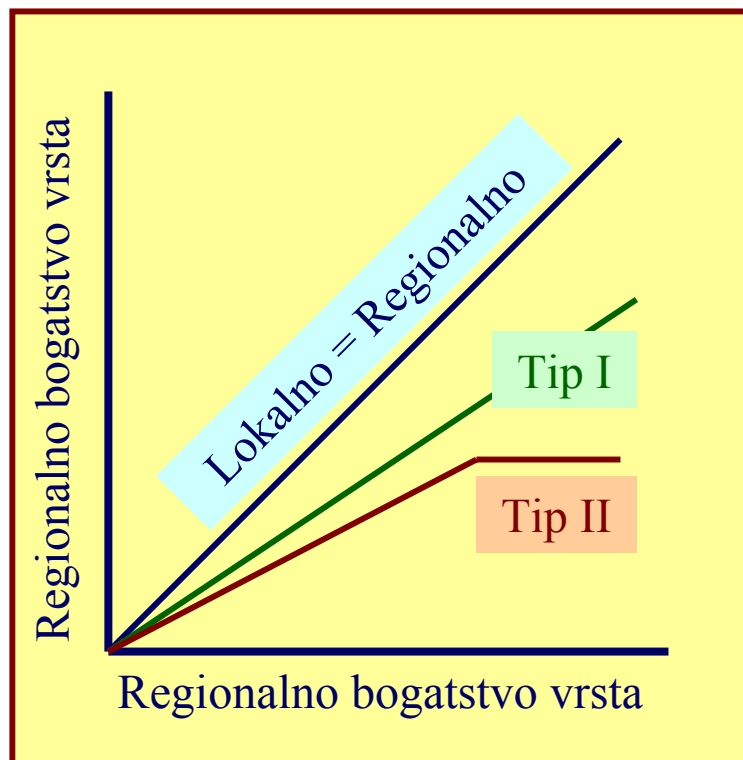
Oba fenomena zajedno koja govore o širem korištenju staništa i resursa od strane populacija u regijama s niskom raznolikošću, a što je rezultat smanjene interspecijske kompeticije nazivaju se **“ekološko oslobađanje”** (ecological release)

TABLE 29-1 Relative abundances and habitat distributions of resident land birds in seven tropical localities within the Caribbean basin

Locality	Number of species observed (regional diversity)	Average number of species per habitat (local diversity)	Habitats per species	Relative abundance per species per habitat (density)	Relative abundance per species	Relative abundance of all species
Panama	135	30.2	2.01	2.95	5.93	800
Trinidad	106	28.2	2.35	3.31	7.78	840
Jamaica	56	21.4	3.43	4.97	17.05	955
Tobago	53	21.4	3.63	4.71	17.10	906
St. Lucia	33	15.2	4.15	5.77	23.95	790
Grenada	30	15.5	4.63	5.36	24.82	745
St. Kitts	20	11.9	5.35	5.88	31.45	629

Pregled zajednica tropskih ptica na 7 tropskih lokaliteta od kojih je Panama kopno dok su ostali lokaliteti otoci. Iako se ukupni broj vrsta (regionalna raznolikost) razlikovao gotovo za faktor 7 između Paname i St. Kitts, ukupni je broj jedinki bio sličan na svim lokalitetima. U svakom je staništu na kopnu (Panama) utvrđeno u prosjeku 3 puta više vrsta (alfa raznolikost) nego u St. Kitts, ali su populacije svake od vrsta imale otprilike dvostruko manju gustoću u odnosu na St. Kitts. Beta raznolikost (broj staništa po vrsti) je na St. Kittsu bila gotovo 3 puta veća u odnosu na Panamu (kopno).

Odnos između regionalnog i lokalnog bogatstva vrsta



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

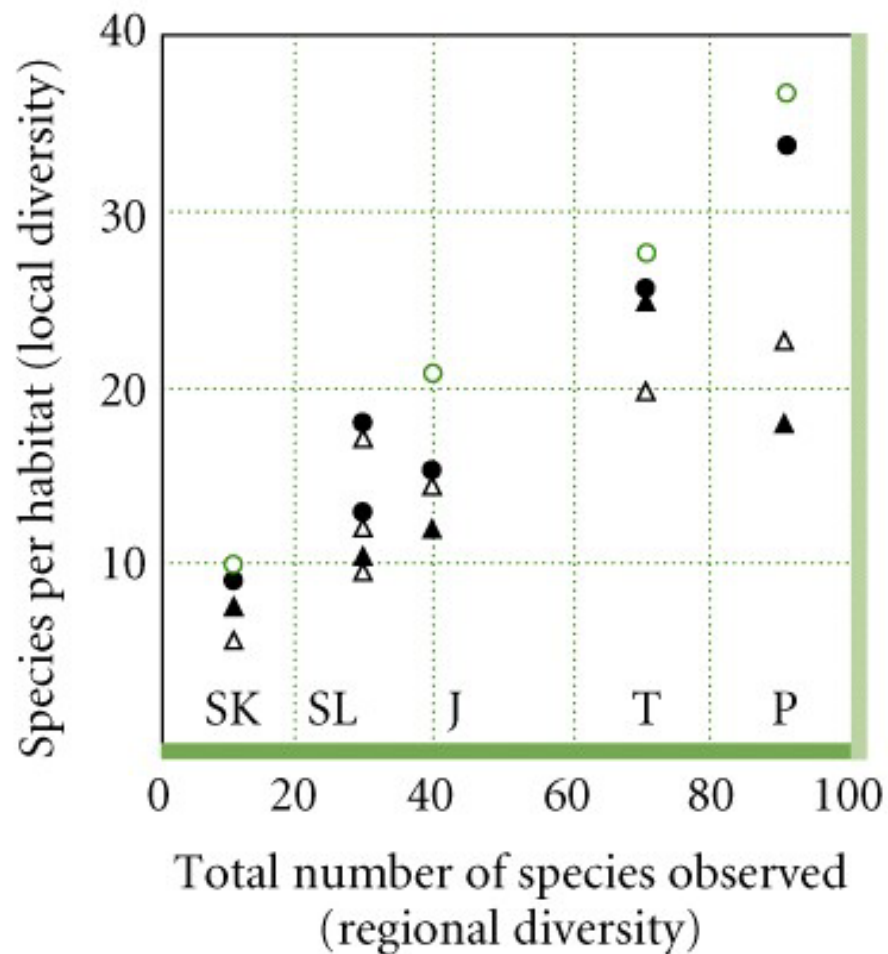
Lokalna je raznolikost pod izravnim utjecajem regionalne raznolikosti

Postoje dva teoretska tipa odnosa između lokalne i regionalne raznolikosti:

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

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

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



SK = St. Kitts

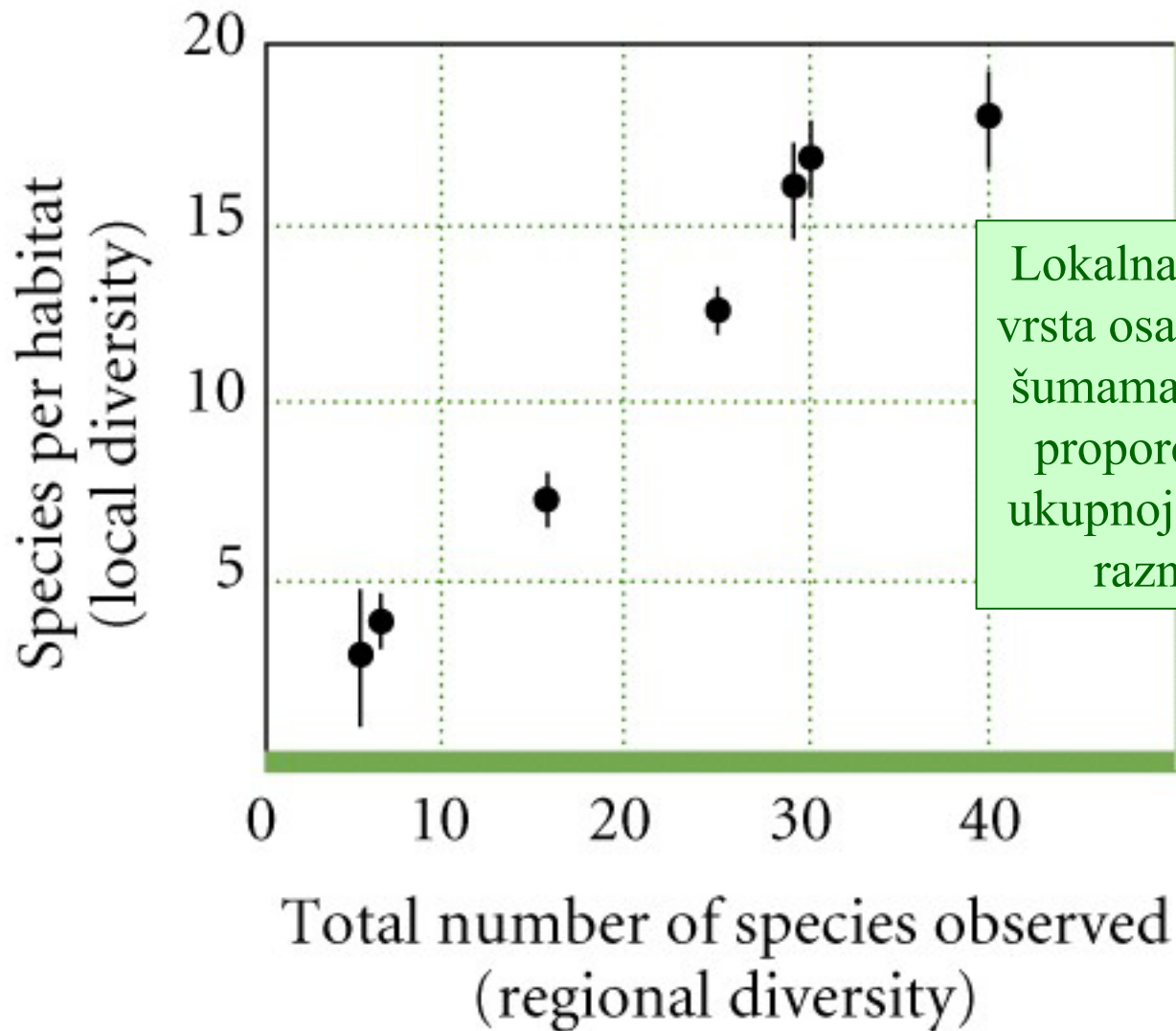
SL = St. Lucia

J = Jamaica

T = Trinidad

P = Panama

Lokalna raznolikost
vrsta ptica na
području Kariba
proporcionalna je
ukupnoj regionalnoj
raznolikosti



Lokalna raznolikost vrsta osa u hrastovim šumama Kalifornije proporcionalna je ukupnoj regionalnoj raznolikosti

MEHANIZMI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

**Dva pogleda na regulaciju strukture
zajednica**

**REGIONALNO/POVIJESNI
POGLED**

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

**LOKALNO/DETERMINISTIČKI
POGLED**

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

Vremenska hipoteza



MEHANIZMI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

REGIONALNO/POVIJESNI POGLED



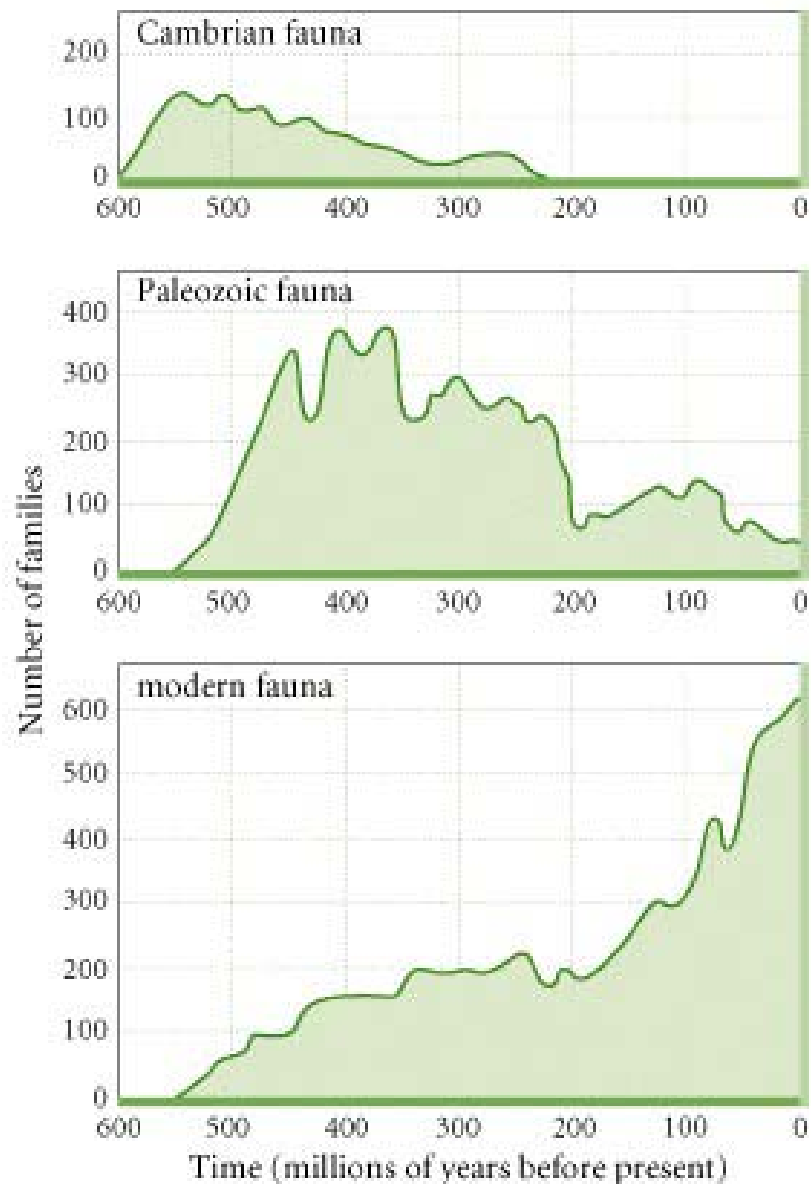
“Vremenska hipoteza”

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

Raznolikost na Zemlji kontinuirano se povećava od Paleozoika do danas



Porast broja porodica
morskih
beskralježnjaka
tijekom tri geološka
razdoblja



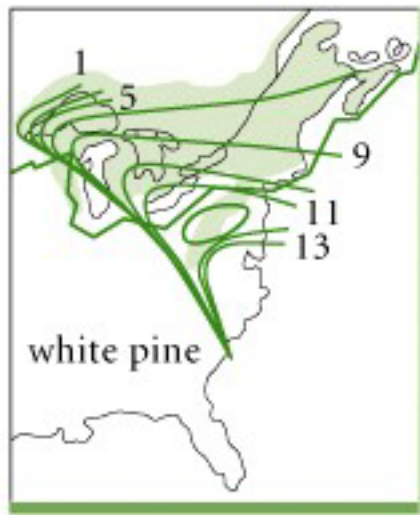
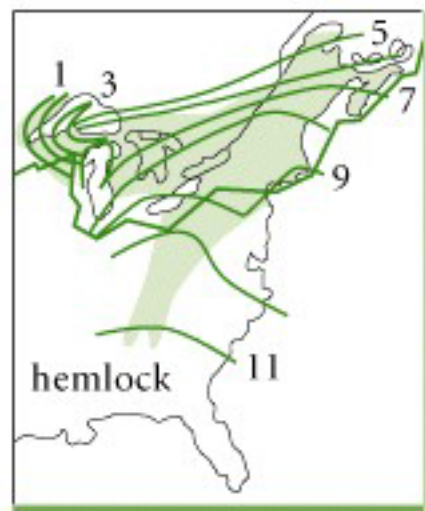
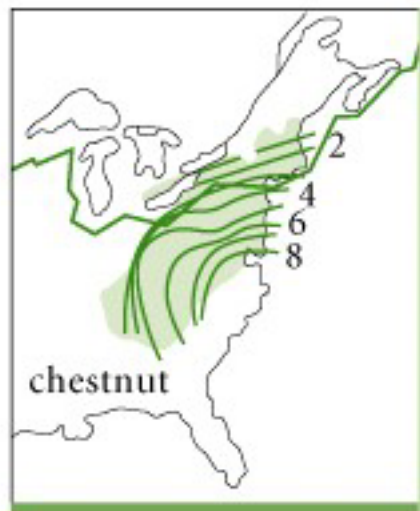
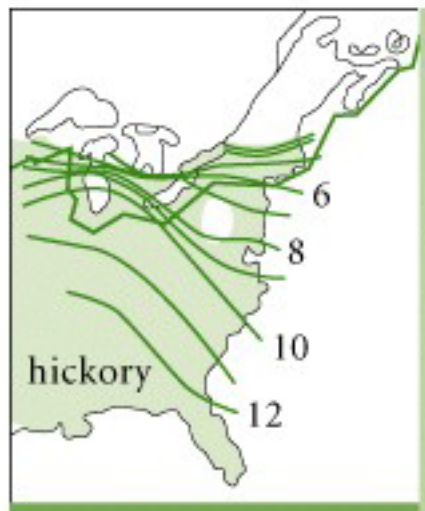
Distribucija tropskih
kišnih šuma u Južnoj
Americi tijekom
ledenog doba (a) i
danas (b)



(a)



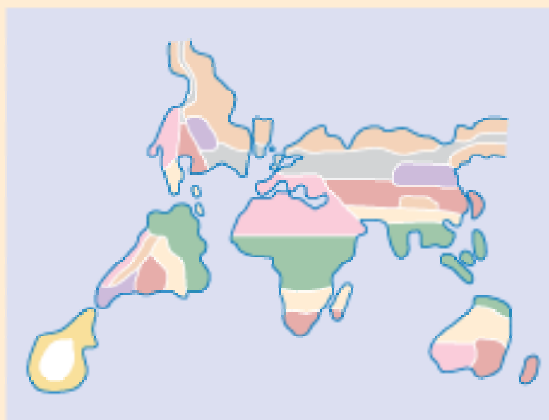
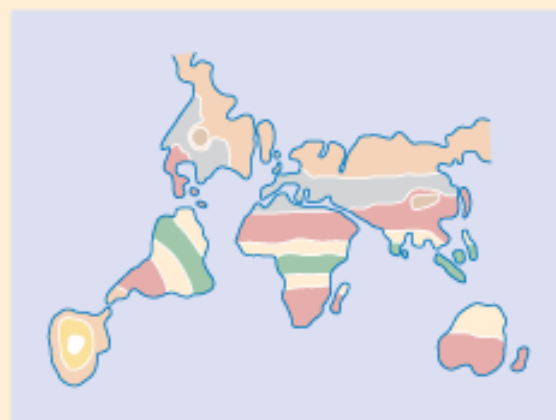
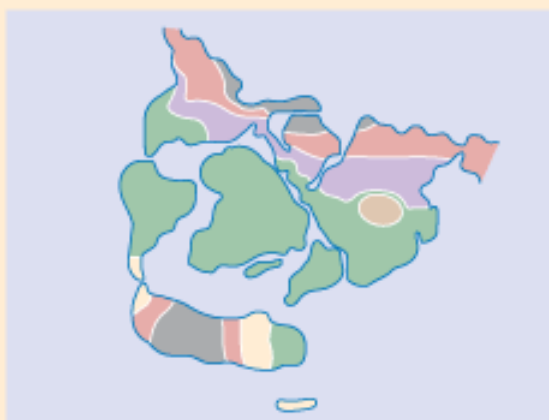
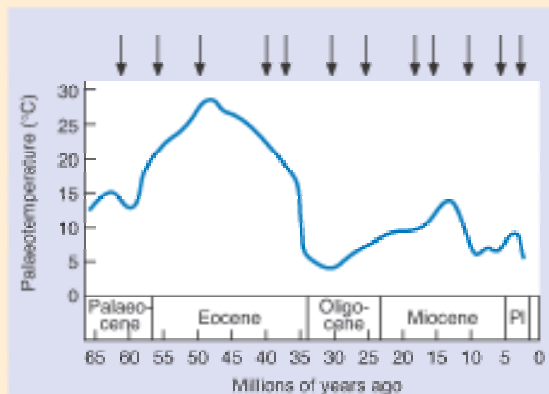
(b)

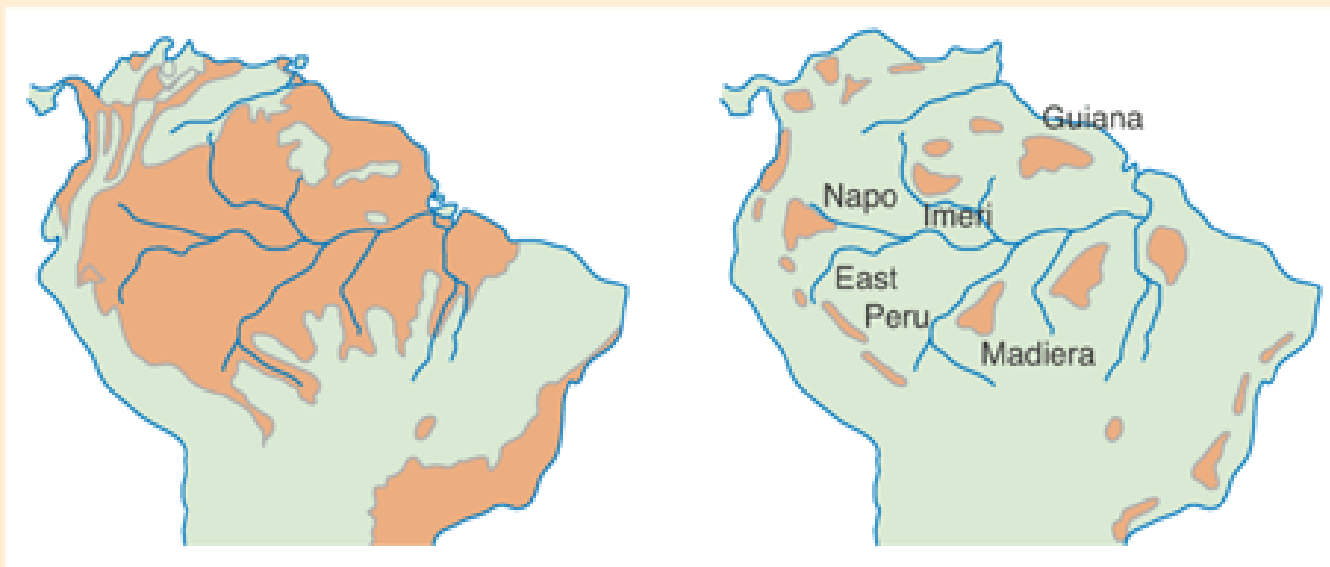


Tijekom perioda glacijacije biljke su preživjele na južnim granicama glečera. Nakon povlačenja glečera mnoge su vrste su proširile svoj raspon distribucije na sjever

Migracije 4 vrste drveća od Pleistocena do danas slijedile su povlačenje glečera (brojke su 1000 godine prije sadašnjeg vremena)

Promjene
temperature,
položaja
kontinenata i
pojedinih
vegetacijskih
pojaseva tijekom
geološke povijesti
Zemlje





Haffer (1969, 1974) i Prance (1982) sugeriraju da je fragmentacija tropskih kišnih šuma tijekom zadnjeg ledenog doba dala priliku za alopatričkom specijacijom u tropskim područjima. Ukoliko su razlike u raznolikosti između tropskih i umjerenih područja rezultat recentne visoke stope proizvodnje novih vrsta u tropima, tada bi se moglo očekivati da će broj vrsta po rodu biti velik u tropskim područjima (veliki vrsta/rod omjer). Istraživanja, međutim, to nisu potvrdila. Tropska područja zapravo sadrže malo blisko srodnih vrsta, a njihova se velika raznolikost u prvom redu temelji na raznolikosti rodova i porodica, što upućuje na činjenicu da korijeni raznolikosti sežu do daleke prošlosti.

Raznolikost različitih taxa šumskog drveća na tri kontinenta.
Raznolikost raste s udjelom tropskih taxa

TABLE 29-2

Taxonomic levels of diversity among forest trees in several regions

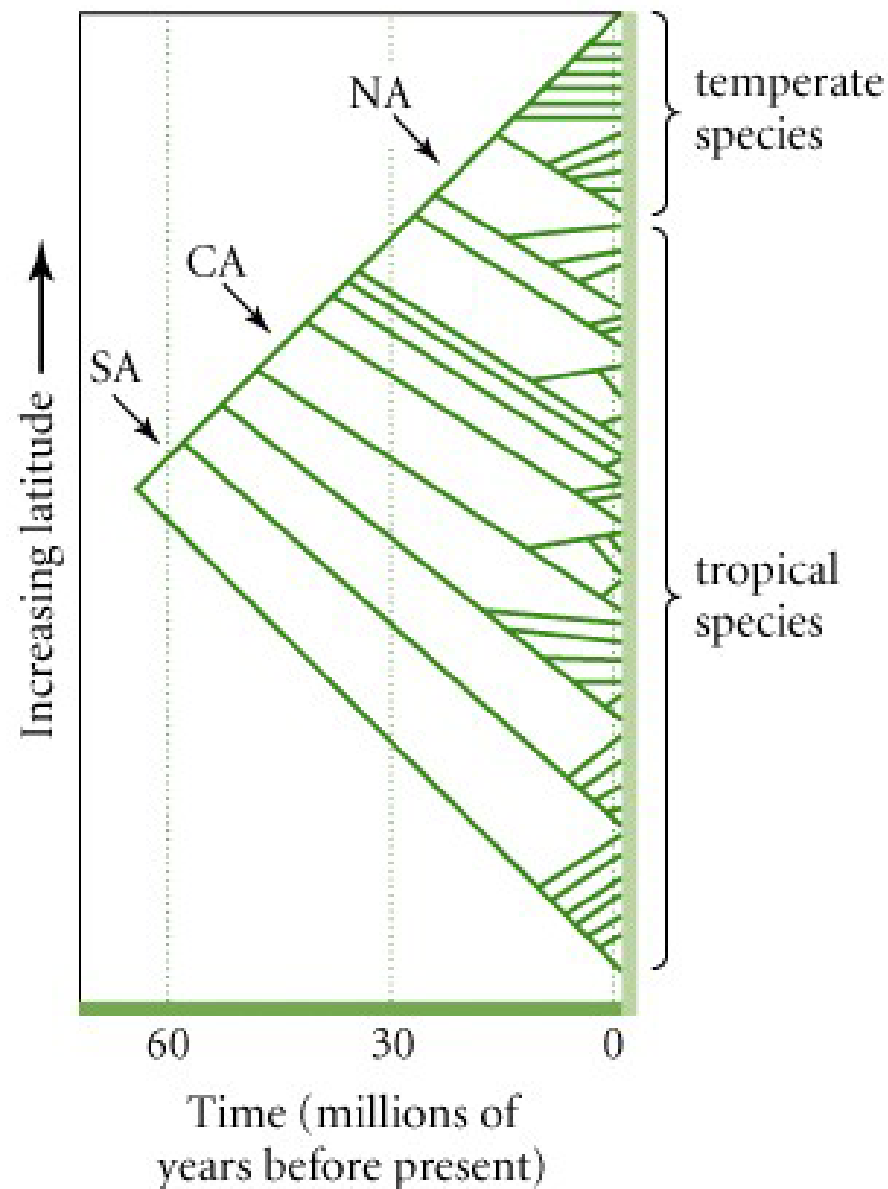
Taxa	NUMBER OF TAXA		
	Europe	Eastern North America	Eastern Asia
Orders	16	26	37
Families	21	46	67
Genera	43	90	177
Species	124	253	729
Percentage of genera predominantly tropical	5	14	32
Number of genera in fossil record	130	60	122

(From Latham and Ricklefs 1993.)

Filogenetička analiza je druga metoda za usporedbu između brzine nastanka novih vrsta u tropskim i umjerenim područjima

Na slici je prikazan klad koji ima tropsko porijeklo (Južna Amerika – SA), kao i suvremene vrste koje su se razvile u tropskom i umjerenom području (CA – Centralna Amerika; NA – Sjeverna Amerika). Tropski dio klada sadrži daleko više vrsta, ali to nije rezultat veće stope specijacije, već činjenice što je taj dio klada stariji (tropsko je područje zauzeto tijekom daleko dužeg vremena).

Stopa specijacije je zapravo veća u umjerenom području. Na slici je također vidljivo da se veća raznolikost tropskih organizama prvenstveno temelji na višim taksonomskim razinama (iznad vrste).

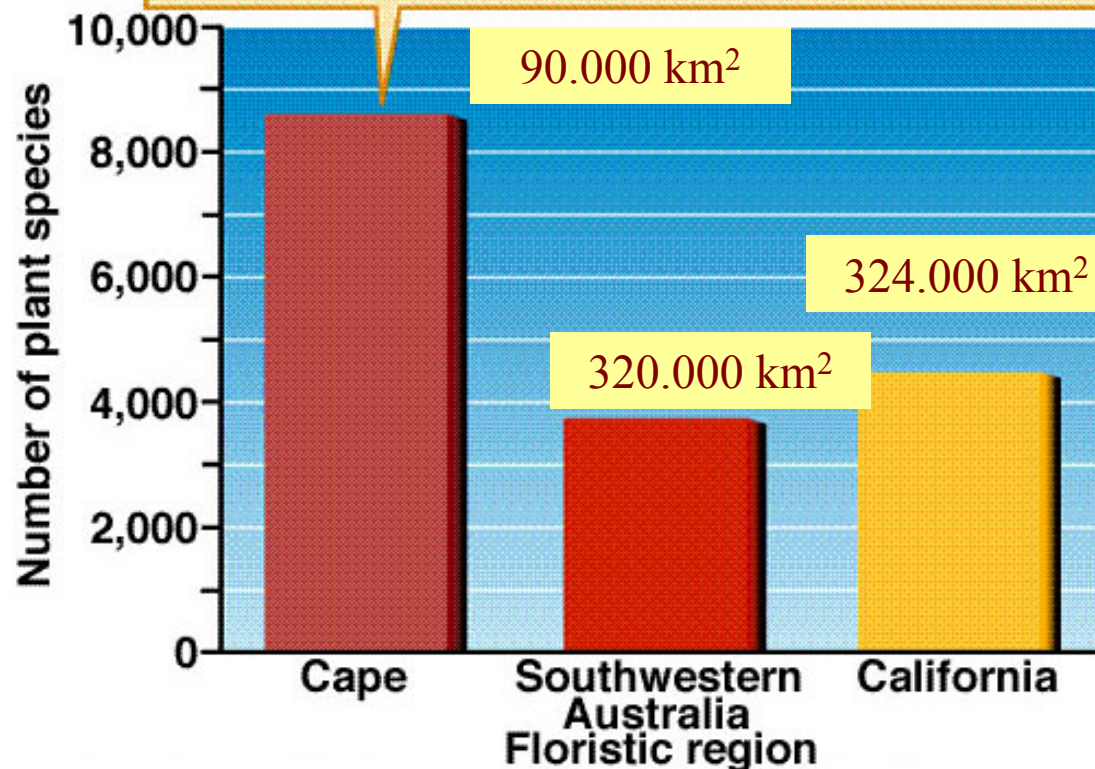


Dugoročni povijesni i regionalni procesi značajno utječu na strukturu lokalnih zajednica

- Vidjeli smo da na biološku raznolikost utječe čitav niz faktora kao što su površina područja, geografska širina, nadmorska visina/dubina, heterogenost staništa, klimatske varijacije, sukcesijski stadij, bogatstvo resursa i produktivnost itd.
- Ipak, brojne razlike u geografskoj raznolikosti vrsta i organizaciji zajednica ne mogu se zadovoljavajuće objasniti navedenim faktorima
- U mnogim slučajevima jedinstveni povijesni i regionalni procesi odgovorni su za postojanje značajnih razlika u raznolikosti vrsta između različitih regija

Razlike u raznolikosti vrsta između regija ponekad ne mogu biti objašnjene veličinom područja niti klimom

The plant diversity of the Cape region of South Africa is far greater than that of either Southwestern Australia or California.



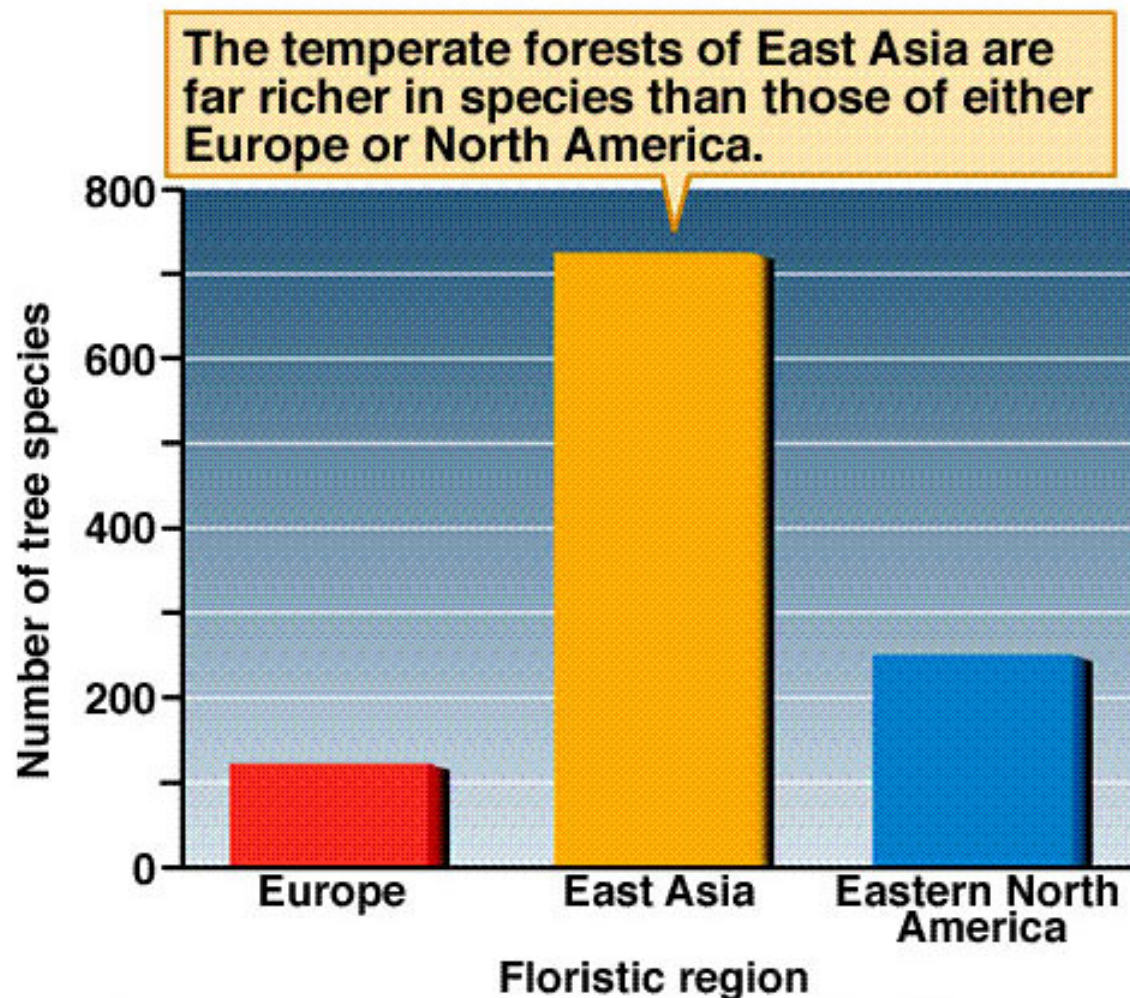
Istraživanje raznolikosti biljaka u tri regije s mediteranskom klimom pokazalo je da je najveća raznolikost bila prisutna u najmanjem području

Neobično veliko bogatstvo biljnih vrsta u južnoj Africi objašnjava se činjenicom da je selekcija prema mediteranskoj flori započela krajem tercijara (prije 26 milijuna godina), te da se Afrika stabilizirala na današnjoj geografskoj širini prije 3 milijuna godina. Bogatstvu vrsta dodatno je pridonijela raznolikost tipova tla, te bogatstvo pribježišta tijekom sušnih razdoblja



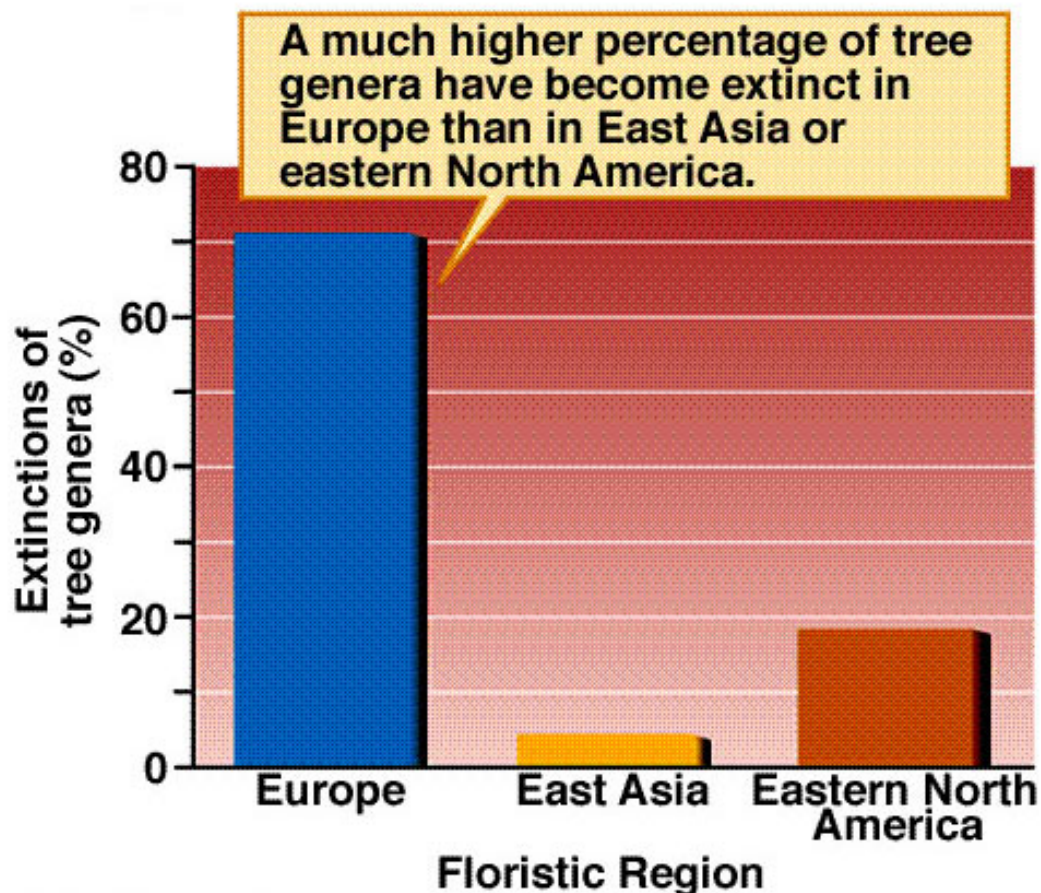
Cape - područje u južnoj Africi
koje se odlikuje velikom
raznolikošću biljnih vrsta

Temperate Forest Tree Species



Iako šume umjerenih geografskih širina pokrivaju slične površine na području Europe (1.2 mil. km²), istočne Azije (1.2 mil. km²) i istočne Sjeverne Amerike (1.8 mil. km²) broj vrsta drveća u istočnoj Aziji je oko 3 puta veći u odnosu na Sjevernu Ameriku, te oko 6 puta veći u odnosu na Europu

Extinction of Tree Genera



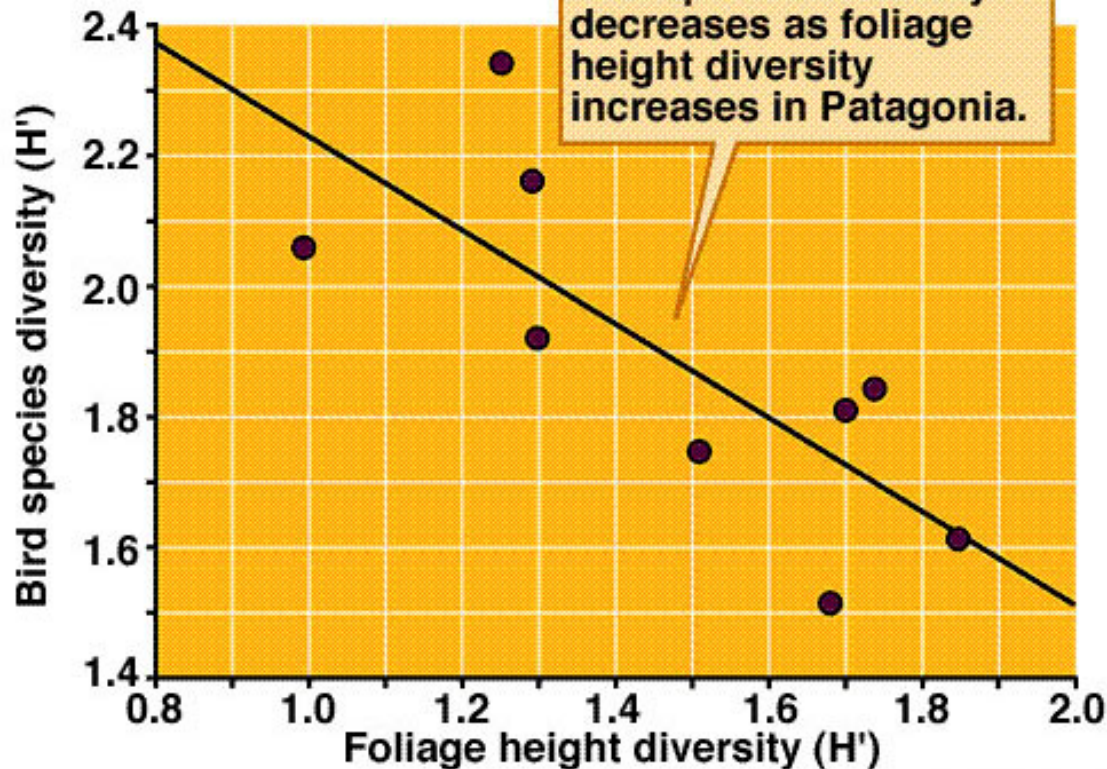
Najveći broj rodova stabala koji je nekada živio u Europi nestao je tijekom zadnjih 30-40 milijuna godina, dok je udio nestalih rodova u Aziji i Sjevernoj Americi daleko manji

Objašnjenje za najmanji broj vrsta drveća umjerenih područja u Europi leži u pružanju planinskih lanaca. Dok se u Aziji i Sjevernoj Americi planinski lanci pružaju u smjeru sjever-jug čime se omogućavaju migracije u tom smjeru, dotle se u Europi planinski lanci pružaju u smjeri istok-zapad i tako predstavljaju barijere za migracije i rasprostranjenje vrsta. To je razlog što je tijekom ledenih doba najveći broj europskih vrsta bio eliminiran jer nije mogao dospjeti do južnih pribježišta

Razlike u raznolikosti vrsta između regija ponekad ne mogu biti objašnjene heterogenošću staništa

Patagonia Foliage & Birds

In contrast with patterns in North and Central America and Australia, bird species diversity decreases as foliage height diversity increases in Patagonia.



Nasuprot obrascu koji je prisutan u Sjevernoj i Centralnoj Americi, te Australiji, u Patagoniji je broj vrsta ptica opadao s porastom raznolikosti visine krošnja drveća

Objašnjenje za ovu pojavu leži u činjenici da šume s većom strukturalnom raznolikošću zauzimaju vrlo ograničena područja, dok su grmolike biljne zajednice koje se odlikuju manjom strukturalnom raznolikošću daleko rasprostranjenije, te zbog toga i udomaćuju veći broj vrsta

MEHANIZMI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

LOKALNO/DETERMINISTIČKI POGLED

RAVNOTEŽNE TEORIJE

Ravnotežne teorije usmjeravaju pažnju na svojstva zajednica kada se one nalaze u ravnoteži, pa varijacije nisu centralno pitanje kojima se ove teorije bave. Pri tome pod pojmom ravnoteže ekolozi podrazumijevaju stanja kojima sustav teži

NERAVNOTEŽNE TEORIJE

Neravnotežne teorije uzimaju u obzir promjene kao način ponašanja sustava (zajednica) koji je izvan ravnoteže. Ove teorije za razliku od ravnotežnih pažnju usmjeravaju upravo na varijacije unutar zajednica

LOKALNO/DETERMINISTIČKI POGLED

RAVNOTEŽNE TEORIJE

```
graph TD; A[LOKALNO/DETERMINISTIČKI POGLED] --> B[RAVNOTEŽNE TEORIJE]; B --> C[Ravnotežna teorija otočne biogeografije]; B --> D[Povećana specijalizacija korištenja resursa (diverzifikacija niša)];
```

Ravnotežna teorija
otočne biogeografije

Povećana
specijalizacija
korištenja resursa
(diverzifikacija niša)

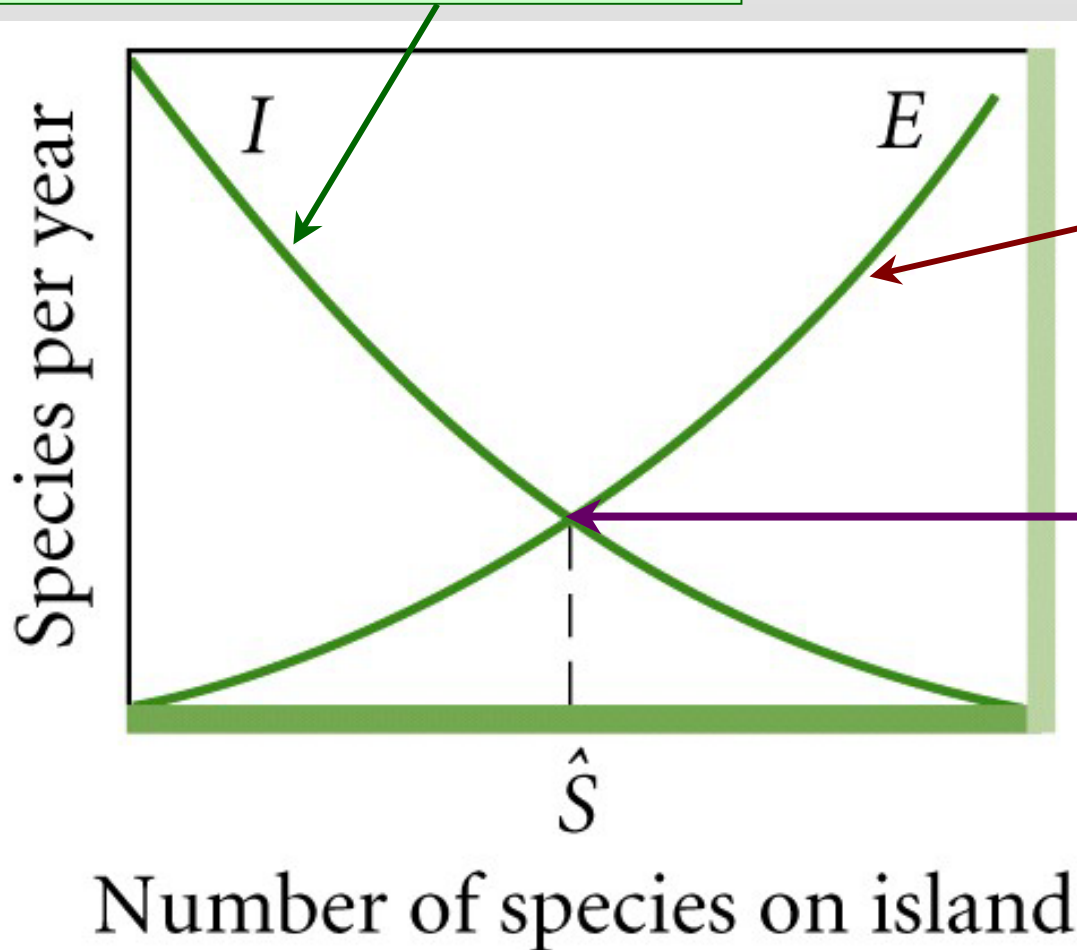
Ravnatežna teorija otočne biogeografije (MacArthur i Wilson 1963, 1967)

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

M. Šolić: Osnove ekologije

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

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



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

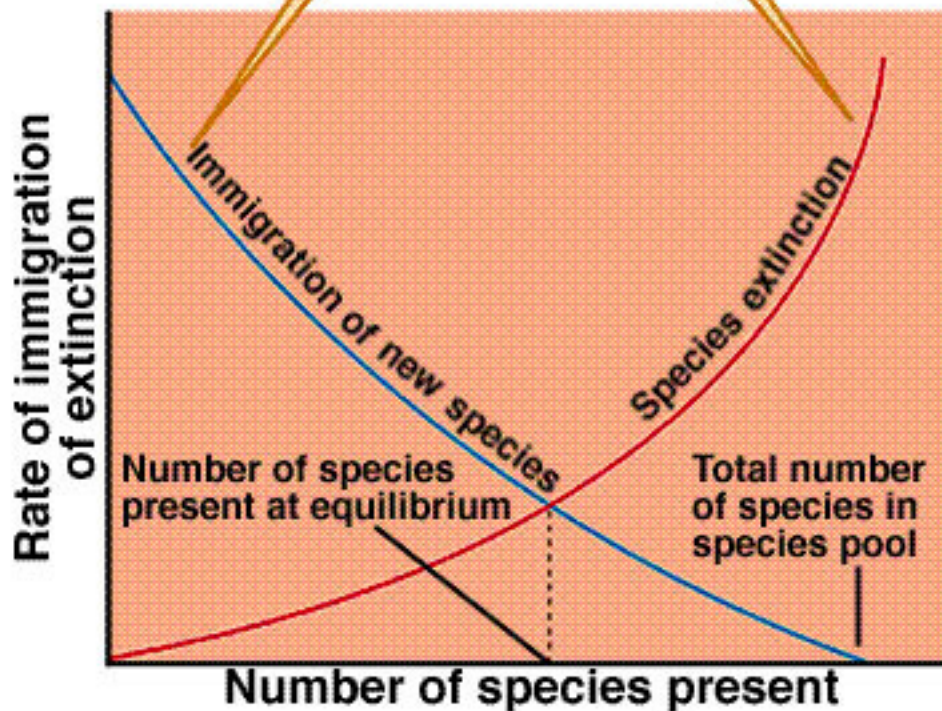
Tamo gdje se krivulje imigracije i nestanka sijeku, korespondirajući broj vrsta je ravnotežni broj vrsta na otoku

Equilibrium Model

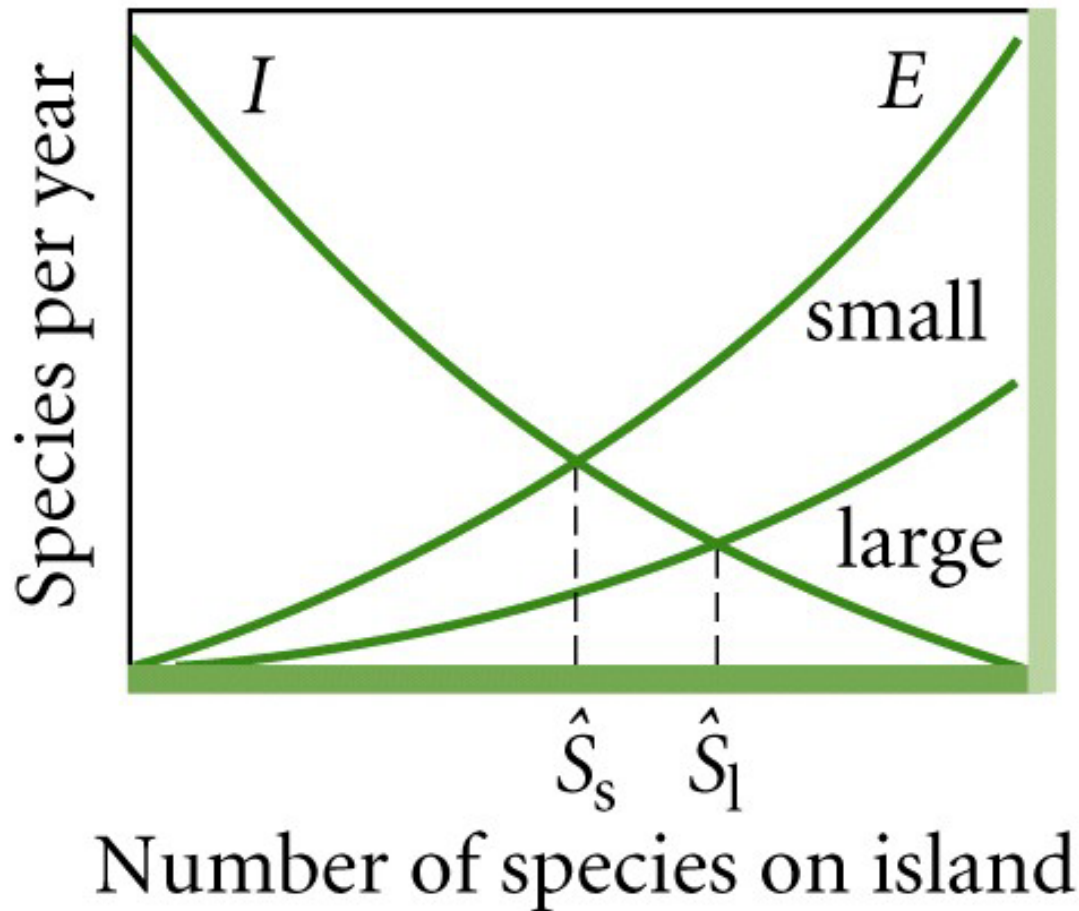
According to the equilibrium model of island biogeography, the number of species on an island is determined by a balance between species immigration and extinction.

The rate of immigration of new species to an island decreases as the number of species on the island increases.

Meanwhile, the rate of species extinction on the island increases as the number of species present increases.

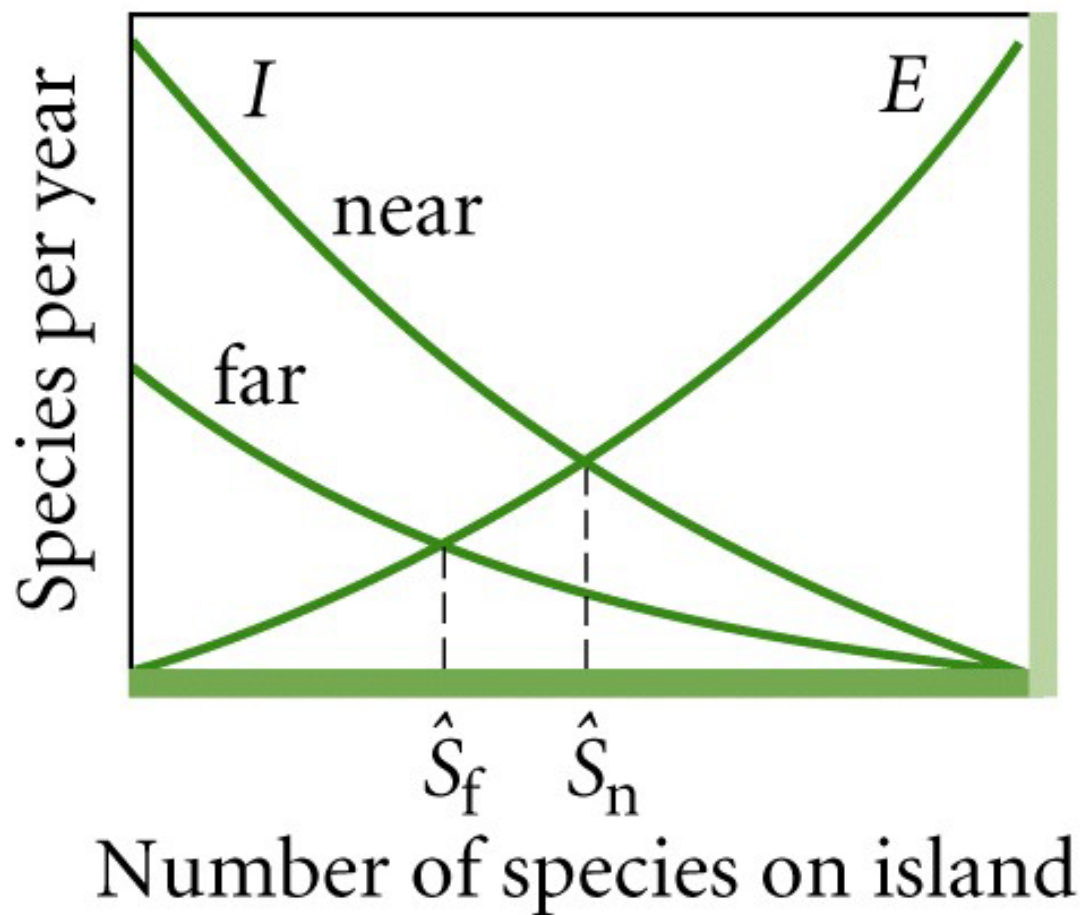


**Ravnotežni broj vrsta na otocima proporcionalan je veličini
otoka**



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

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



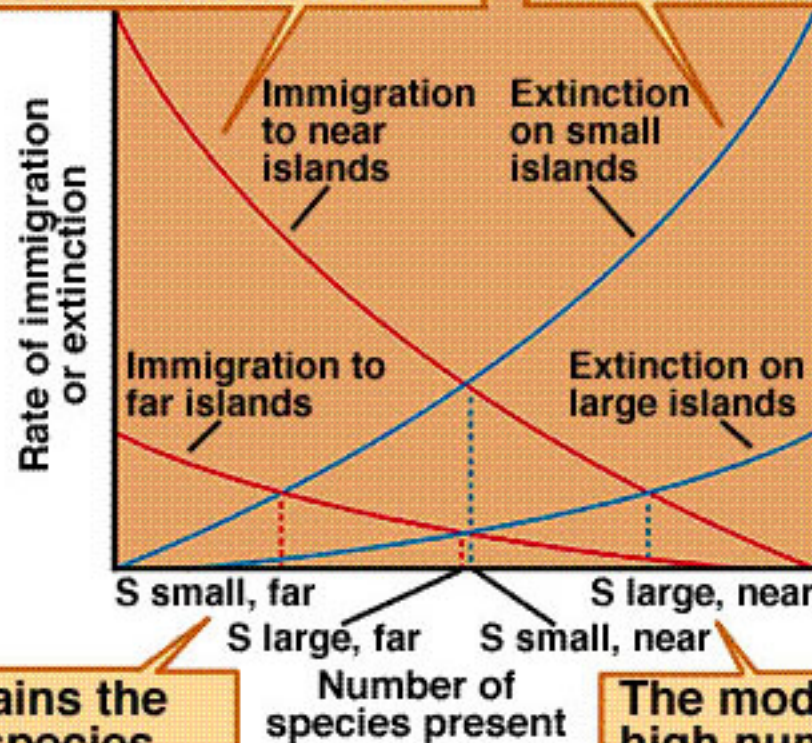
Za očekivati je da će stopa imigracije vrsta na otoke opadati što je otok udaljeniji od kopna. Grafički, to znači da će krivulja imigracije za udaljenije otoke biti niža od krivulje za bliže otoke. Rezultat je manji ravnotežni broj vrsta na udaljenijim otocima.

Equilibrium Model Example

The equilibrium model of island biogeography explained variation in number of species on islands by the influences of isolation and area on rates of immigration and extinction.

The model predicted higher rates of immigration to islands nearer a source of colonists.

The model predicted high rates of extinction on small islands.



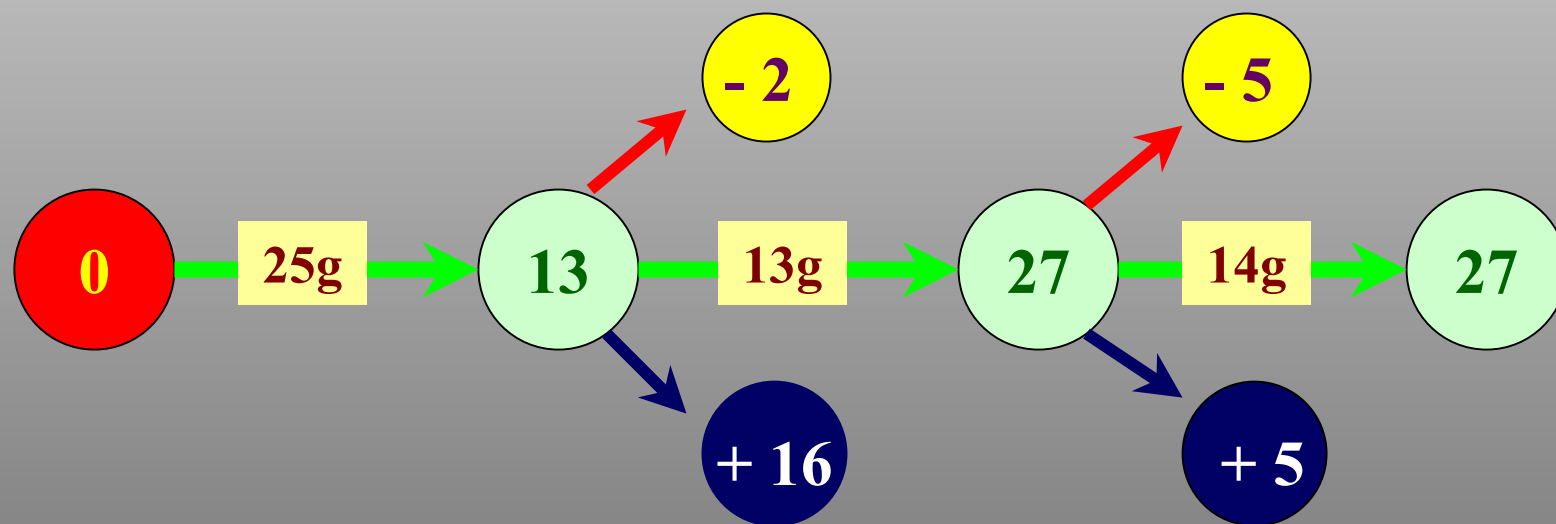
The model explains the low number of species on small, isolated islands.

The model also accounts for high number of species on large, near islands.

Eksplוזija otoka Krakatau – prirodni test za Teoriju otočne biogeografije

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

Promjene u broju vrsta ptica na otoku Krakatau nakon eksplozije

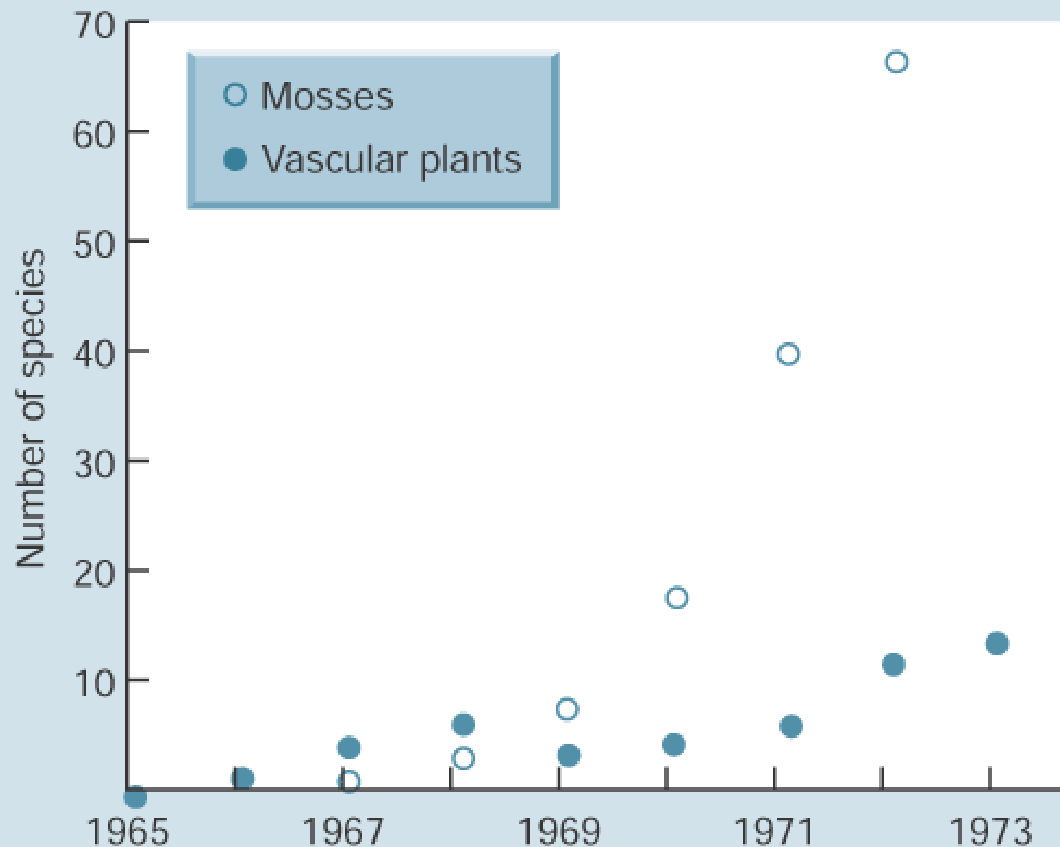






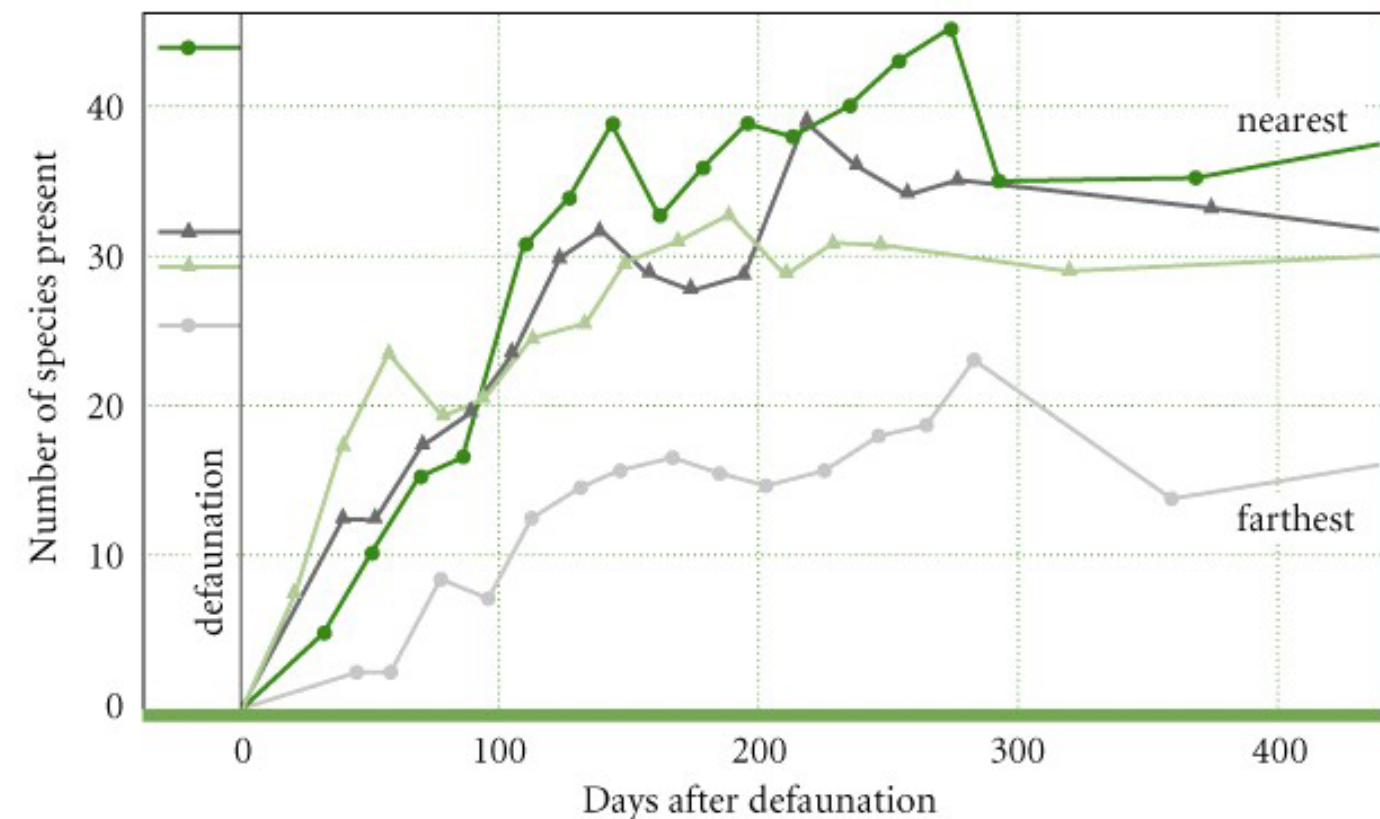
Mt. St. Helens after a volcanic explosion in 1980

Sveta Helena
nakon
vulkanske
eksplozije
1980. godine



Otok Surtsey koji se nalazi oko 40 km jugozapadno od Islanda nastao je 1963 kao posljedica vulkanske erupcije. Već u prvih 6 mjeseci otok su naselile bakterije, gljivice, neke vrste morskih ptica, muhe i sjemenke nekih biljaka. Prva viša biljka na otoku zabilježena je 1965, a prva kolonija mahovina 1967. Do 1973 broj vrsta viših biljaka narastao je na 13, a broj vrsta mahovina na 66.

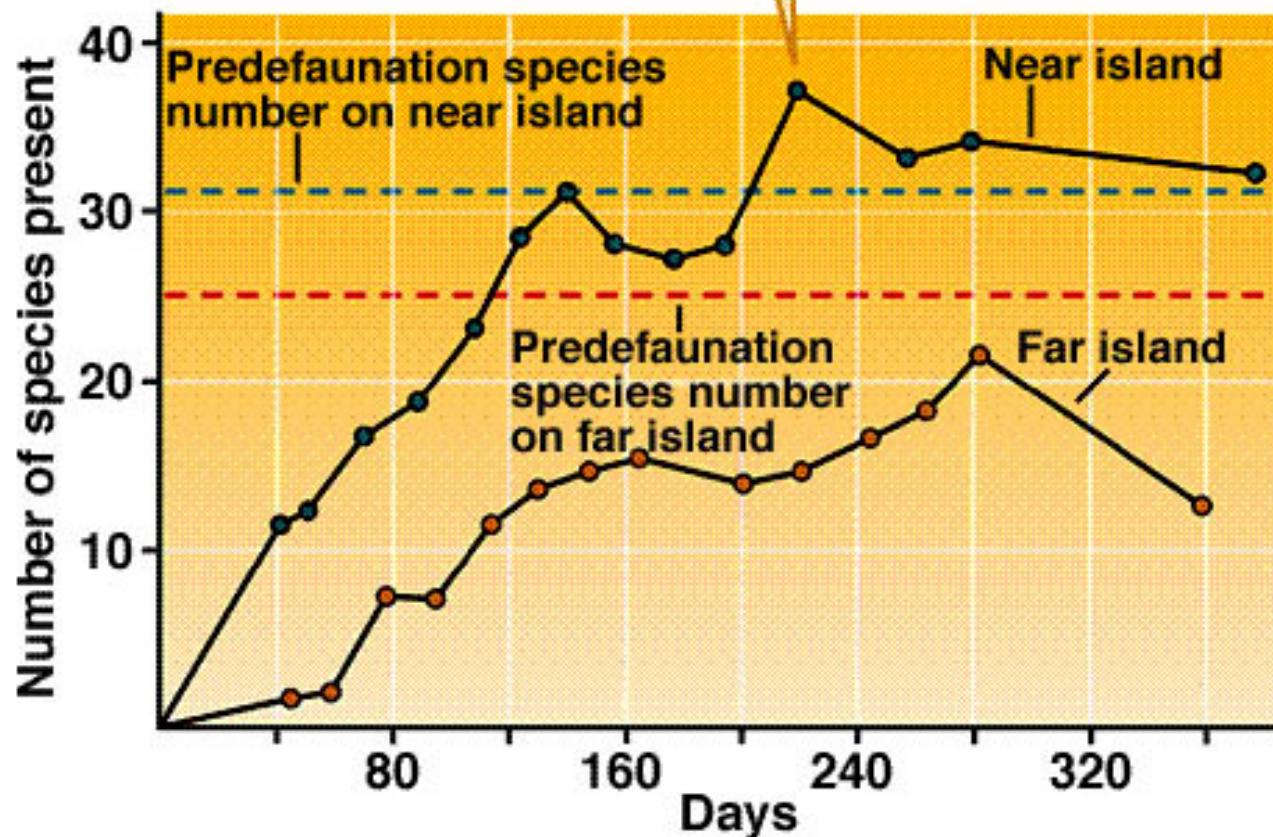
Krivulja rekolonizacije člankonožaca na 4 mala mangrovinna otočića na području Floride, nakon što su otoci prethodno defaunizirani s metil bromidom



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

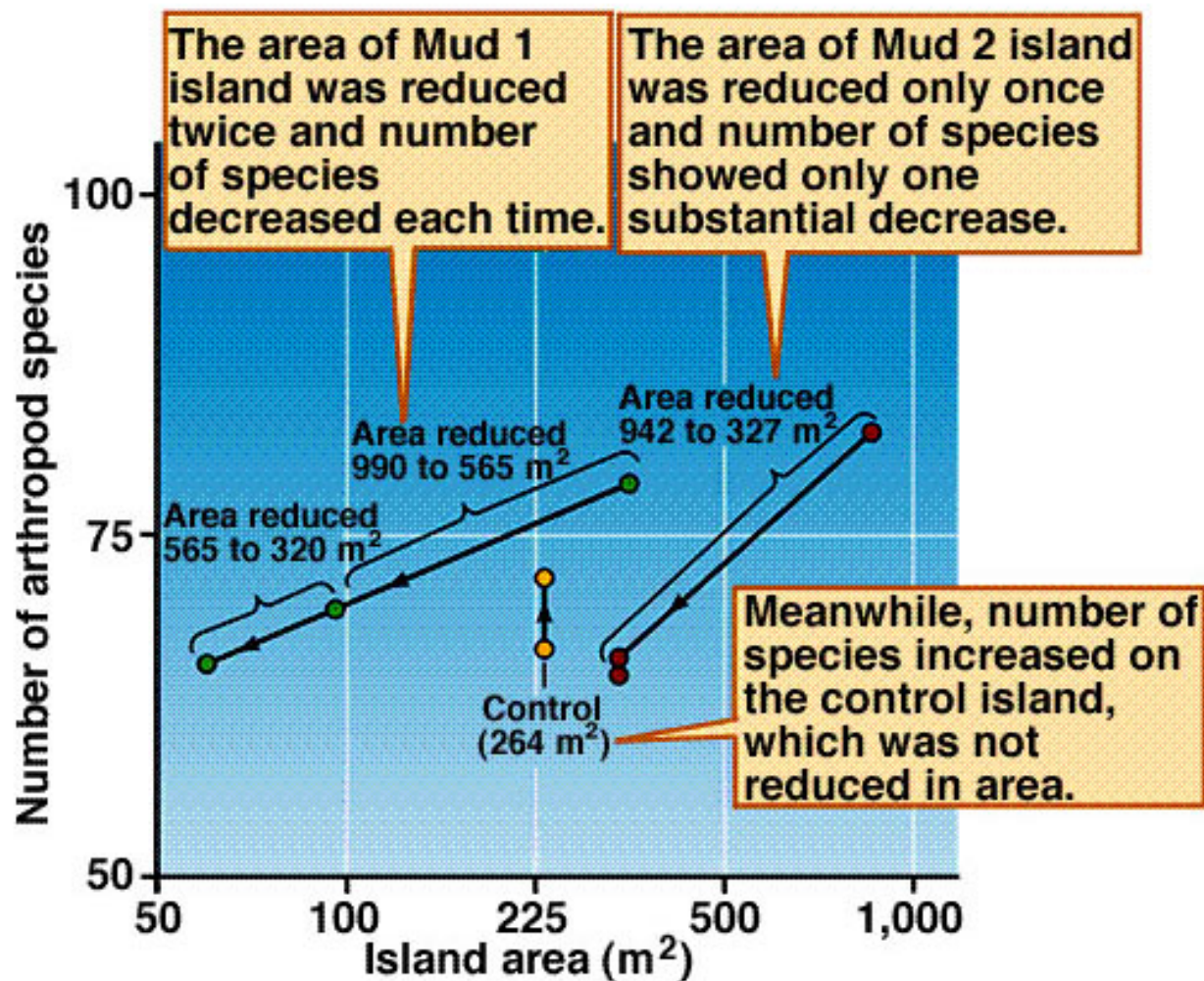
Colonization Curves

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



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

Utjecaj smanjenja veličine mangrovinih otočića na ravnotežni broj vrsta člankonožaca

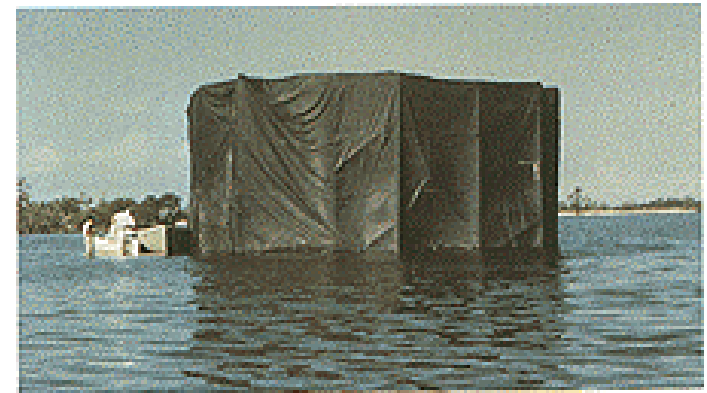


Eksperiment u kojem su mangrovini otočići smanjivani (tijekom oseke bi se dio otoka odrezao i odnio) pokazao je da je svakom smanjenju veličine otoka bilo pridruženo i smanjenje broja vrsta člankonožaca

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



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



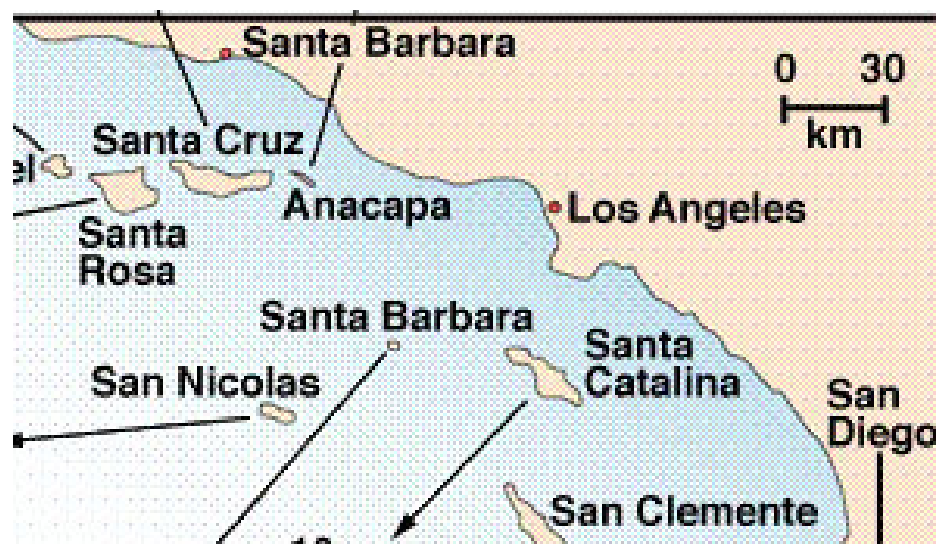
Relaksacija (opuštanje)

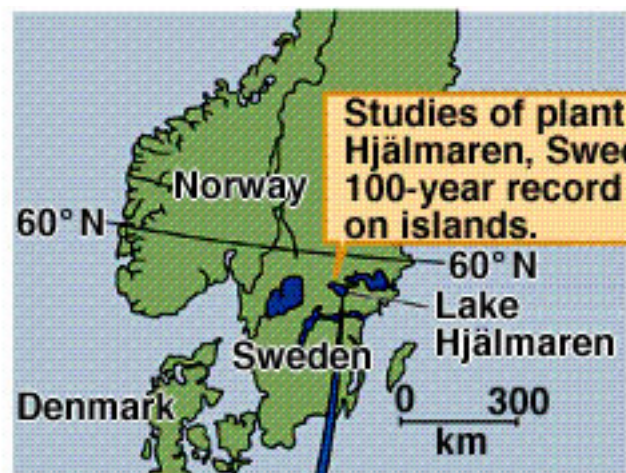
- Otoci koji su nekada bili dio kopna, pa su vremenom “mostovi” preko kojih su bili spojeni s kopnom potopljani, pružaju podatke koji su konzistentni s teorijom ravnoteže. Ukoliko je ravnotežni broj vrsta određen veličinom otoka, ovi bi novonastali otoci trebali gubiti vrste dok ne dostignu novu ravnotežu koja je u skladu s njihovom veličinom. Taj se proces naziva **relaksacija** ili **opuštanje**

Relaksacija (opuštanje)

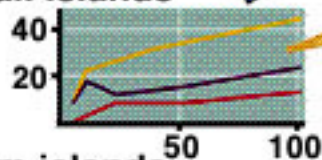
U razdoblju od 4000 godina od kada su otoci uz obale Kalifornije odvojeni od kopna, broj vrsta guštera se smanjio sa 50-75 vrsta na oko 25 vrsta.

Naravno, moguće je da su tijekom tako dugog vremenskog razdoblja i neki drugi čimbenici kao što su klimatski faktori i utjecaj čovjeka također bili odgovorni za dio nestanaka vrsta.



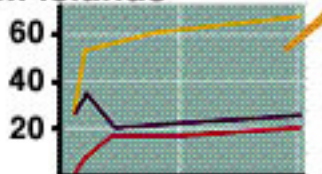


Small islands



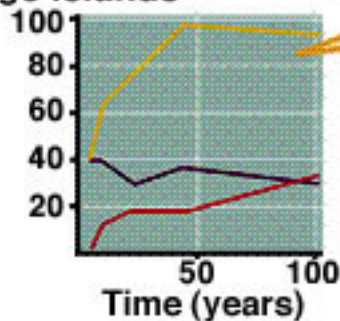
Immigration has continued to be greater than extinction on small and medium islands. Consequently, number of species has continued to increase.

Medium islands



Species
Immigrations
Extinctions

Large islands



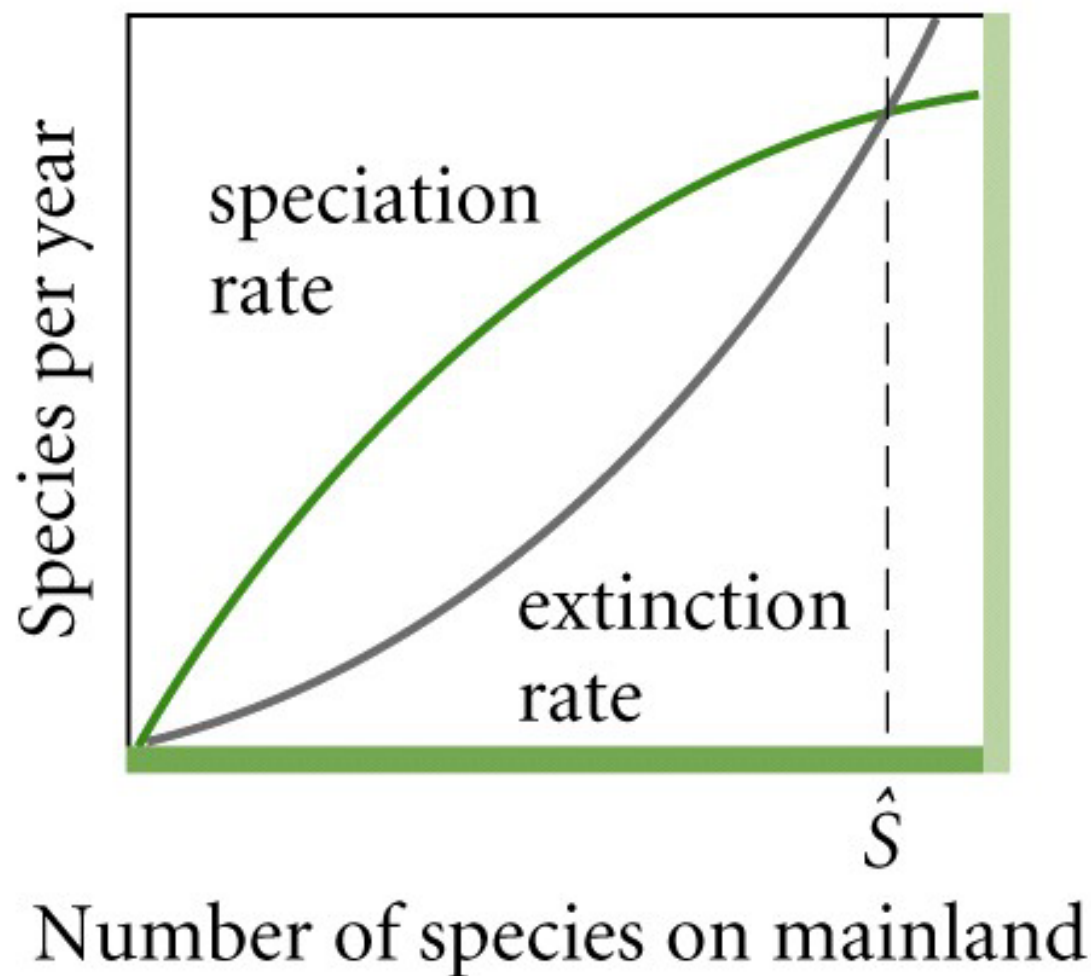
In contrast, on large islands, extinction surpassed immigration, which may be a sign that the communities are reaching an equilibrium number of species.

Island Plant Colo

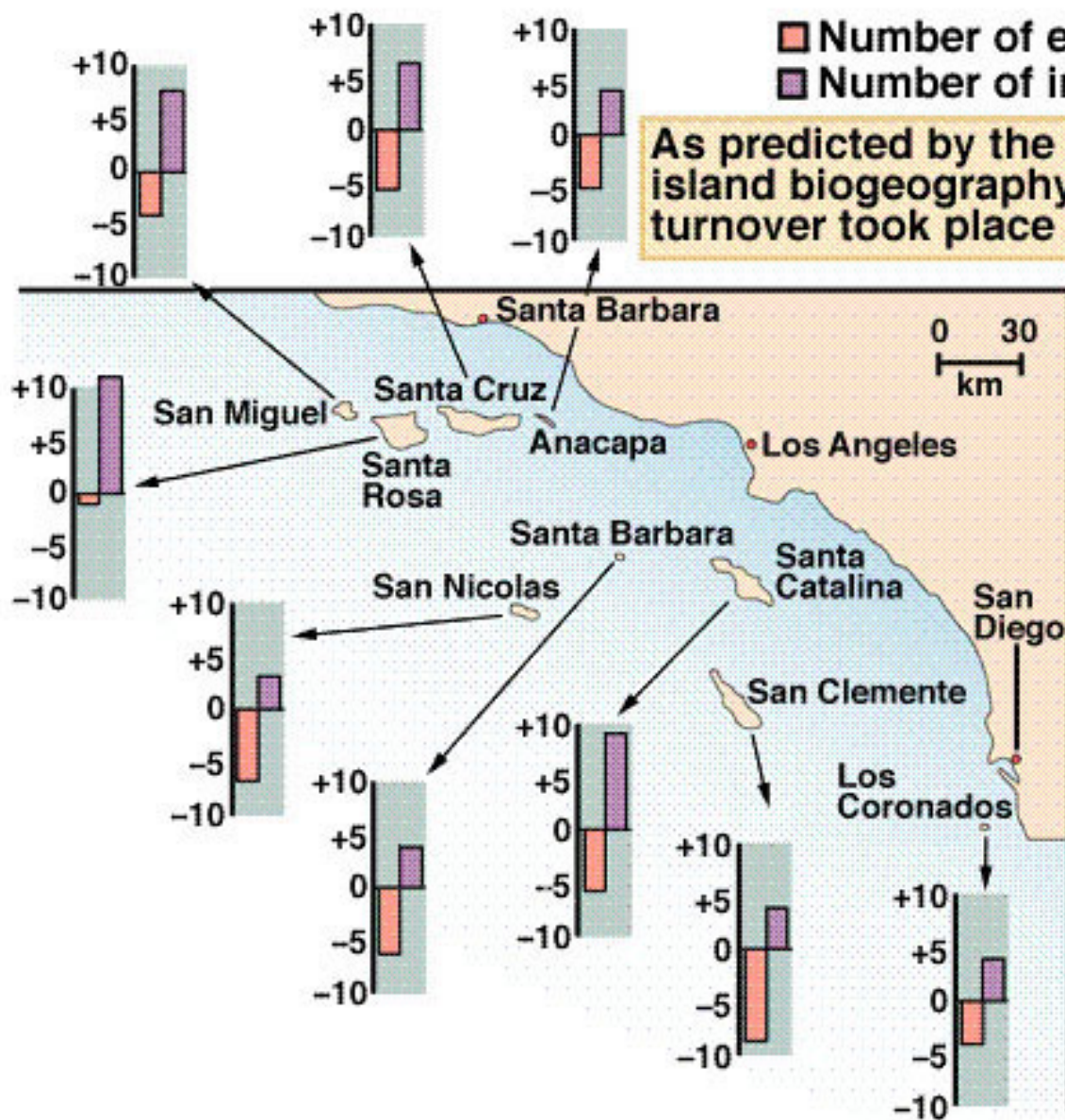
Jezero Hjälmaren u Švedskoj koje ima površinu od 478 km². U razdoblju između 1882 i 1886 razina vode u jezeru snižena je za 1.3 m što je rezultiralo stvaranjem brojnih otoka i omogućilo jedinstveno 100-godišnje praćenje imigracije i nestanaka biljnih vrsta na otocima

Na malim i srednjim otocima imigracija je bila veća od nestanaka pa se broj vrsta kontinuirano povećavao. Na velikim otocima stopa nestanaka je prestigla stopu imigracije što sugerira da su ovi otoci dostigli ravnotežni broj vrsta

Model otočne biogeografije primjenjiv je i na kopnena staništa



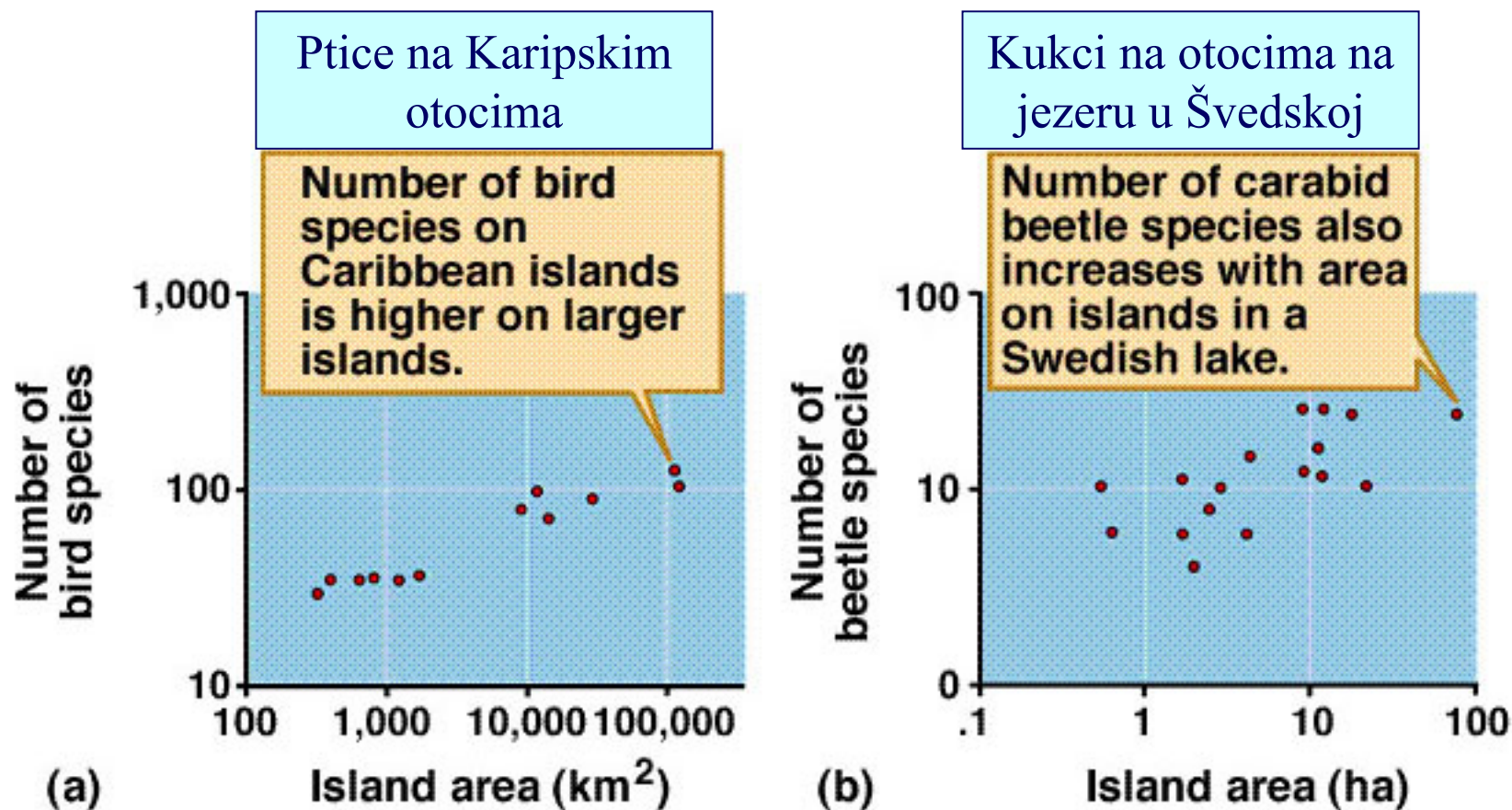
Glavna razlika između kopna i otoka je u tome što se na kopnu osim imigracijom dodatak novih vrsta događa i kroz proces specijacije (stvaranja novih vrsta). U velikim kopnenim područjima koja su izolirana barijerama od drugih područja (npr. kontinenti) nove vrste su isključivo rezultat specijacije. U tom je slučaju ravnotežni broj vrsta rezultat ravnoteže između procesa specijacije i procesa nestanka vrsta



Ravnotežni model otočne biogeografije predviđa da sastav vrsta na otocima nije statičan, već se on mijenja u vremenu (vrste zamijenjuju jedna drugu iako je ukupni broj vrsta prisutnih na otoku stabilan). Ove promjene u sastavu vrsta nazivaju se **obrtnanje ili turnover vrsta**

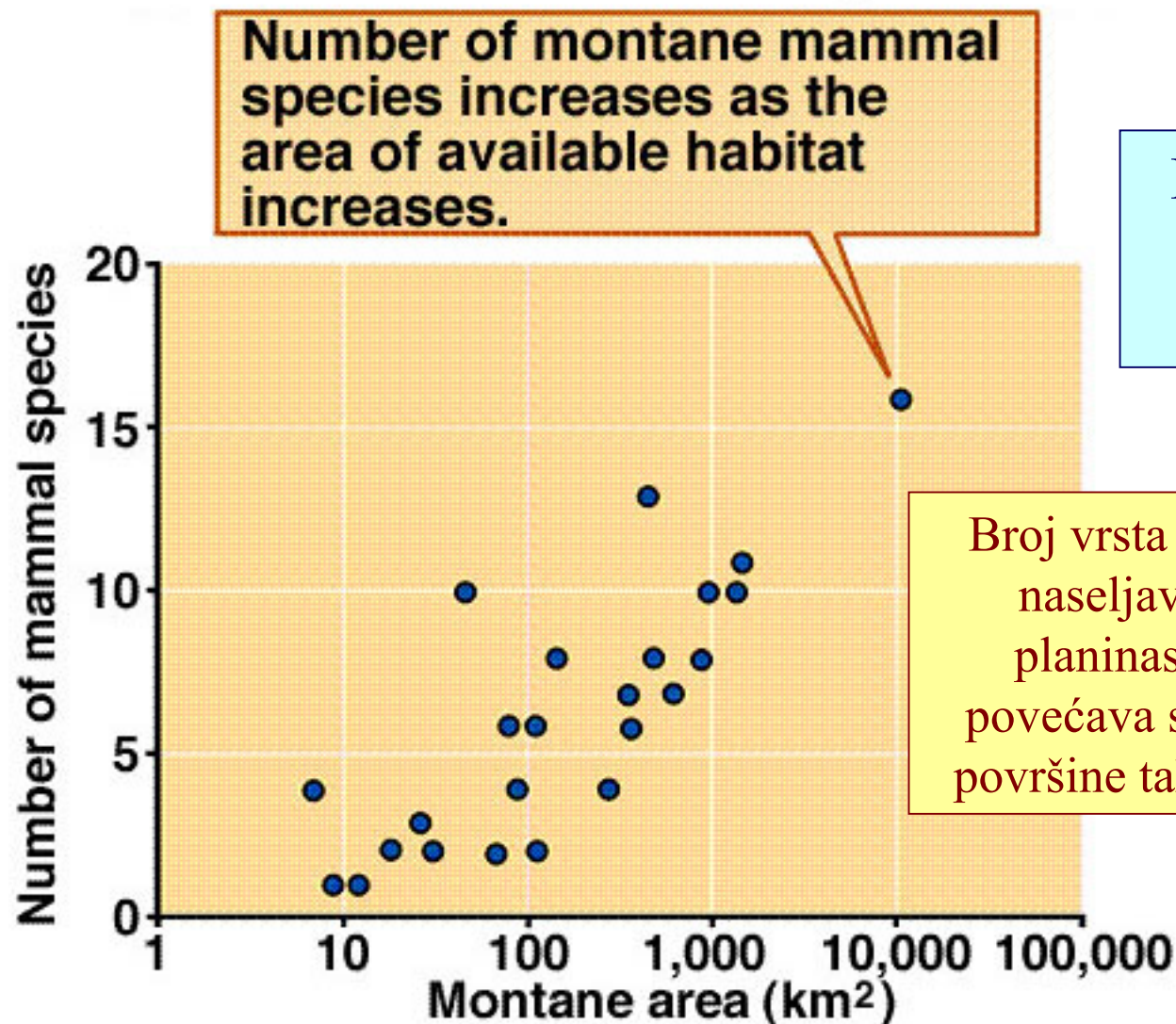
Turnover vrsta ptica (imigracija i nestanci vrsta) na otocima duž obale Kalifornije u razdoblju između 1917. i 1968. godine

Island Area & Species Number



Brojni su primjeri koji potvrđuju da je broj vrsta na otocima proporcionalan površini otoka

Montane Area & Species



Planinski vrhovi
su otoci u moru
nižih predjela

Broj vrsta sisavaca koji
naseljavaju visoka
planinaska staništa
povećava se s porastom
površine takovih staništa

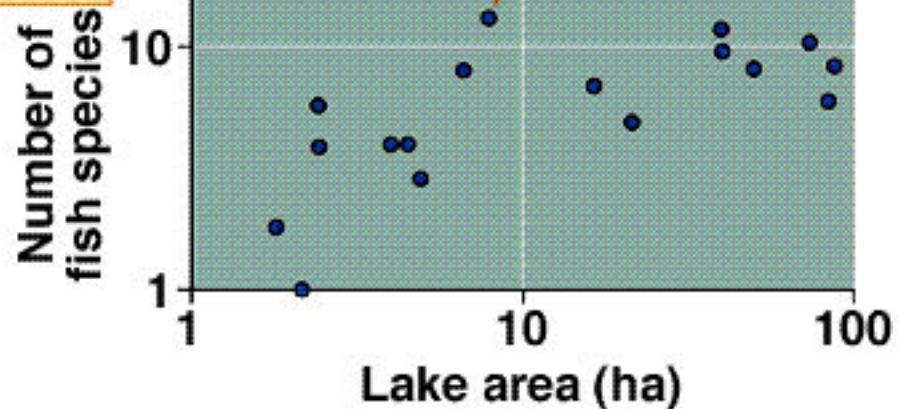
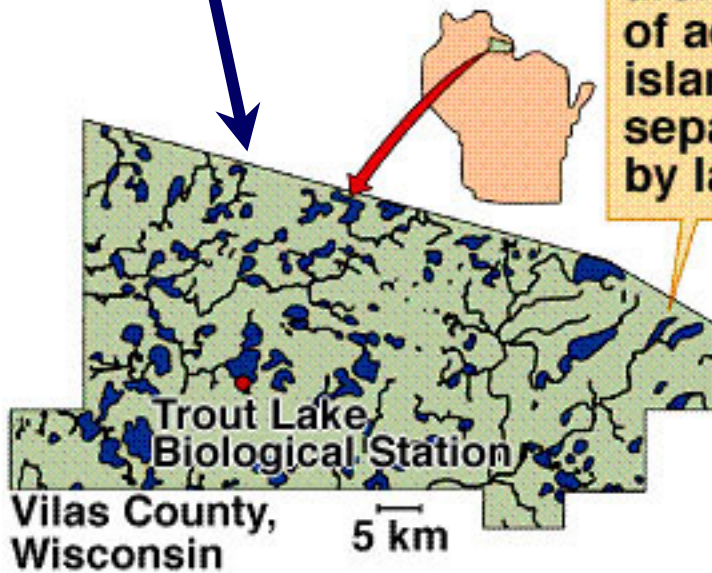
Lake Area & Fish Species

Brojna jezera u sjevernom Wisconsinu predstavljaju vodene otoke na kopnu

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

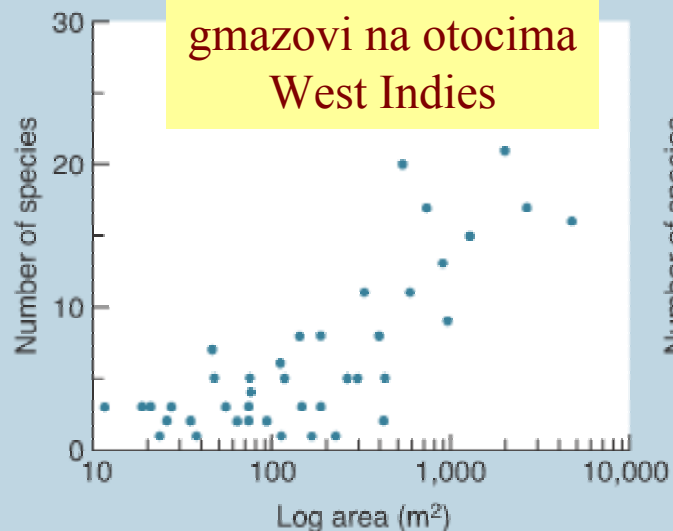
Broj ribljih vrsta u ovim jezerima proporcionalan je s veličinom jezera

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

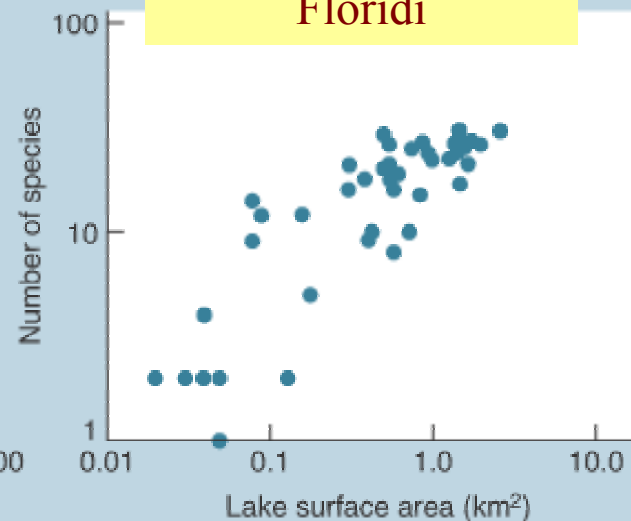


Odnos površine
stanšta i broja
vrsta za različite
skupine
organizama i
različite tipove
staništa

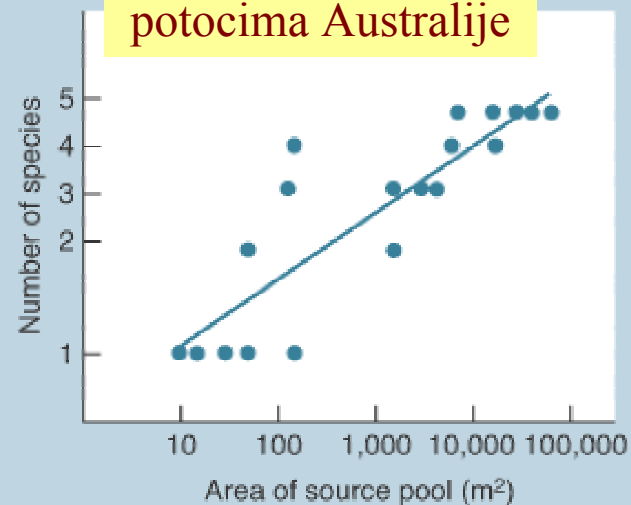
Vodozemci i
gmazovi na otocima
West Indies



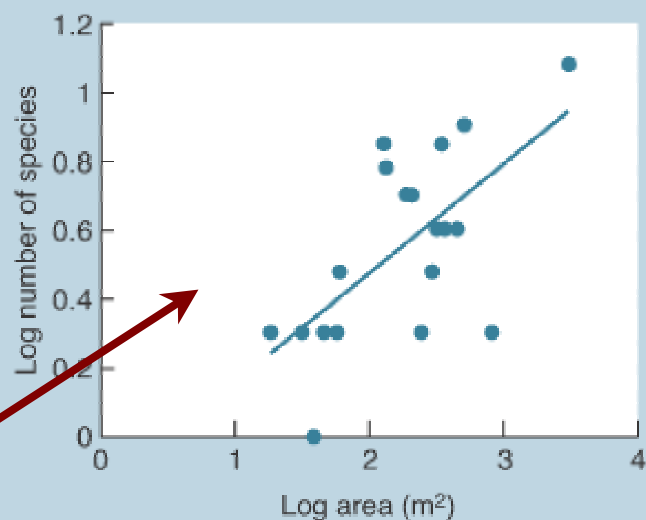
Ptice na jezerima u
Floridi



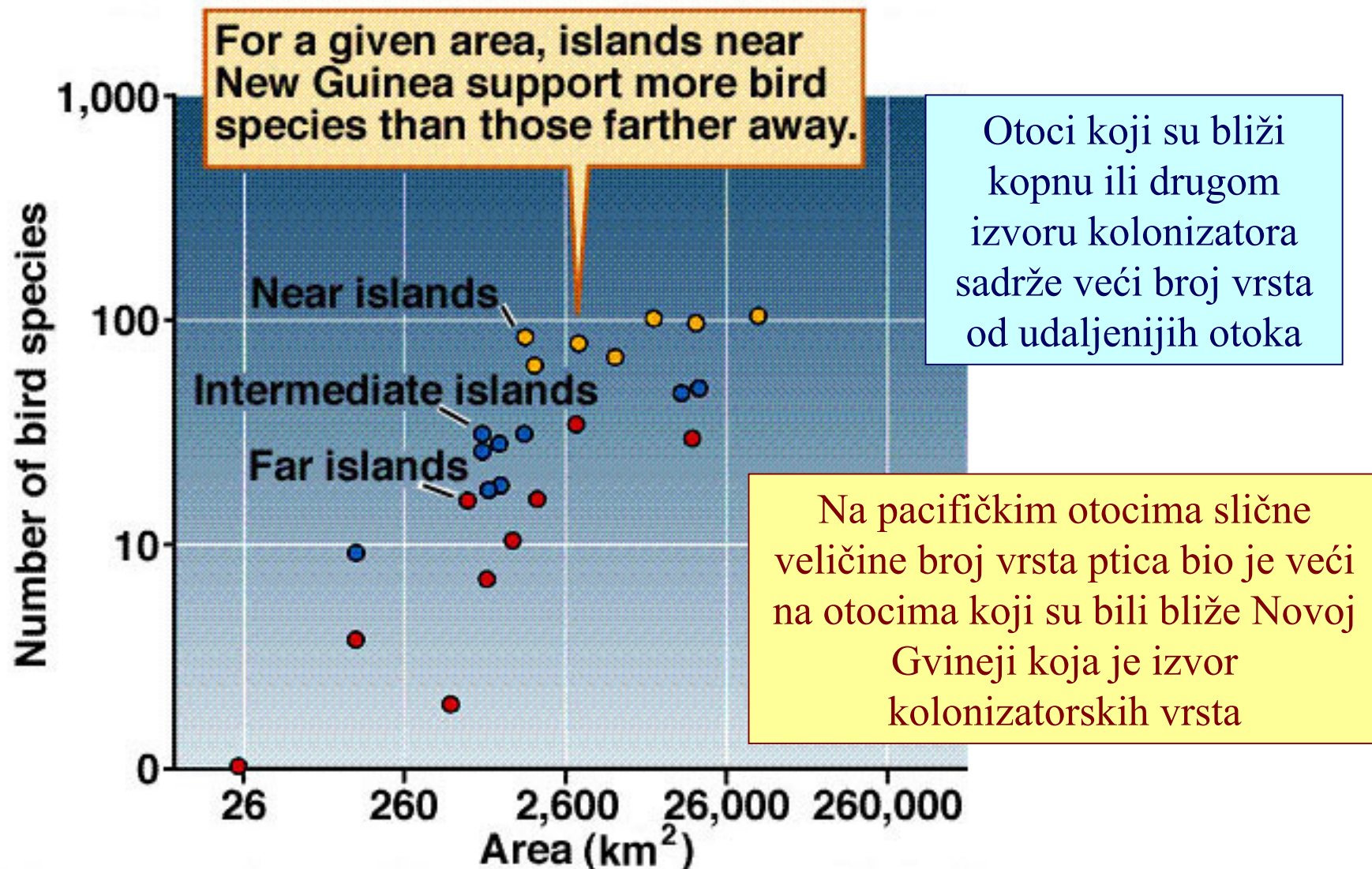
Ribe u pustinjskim
potocima Australije

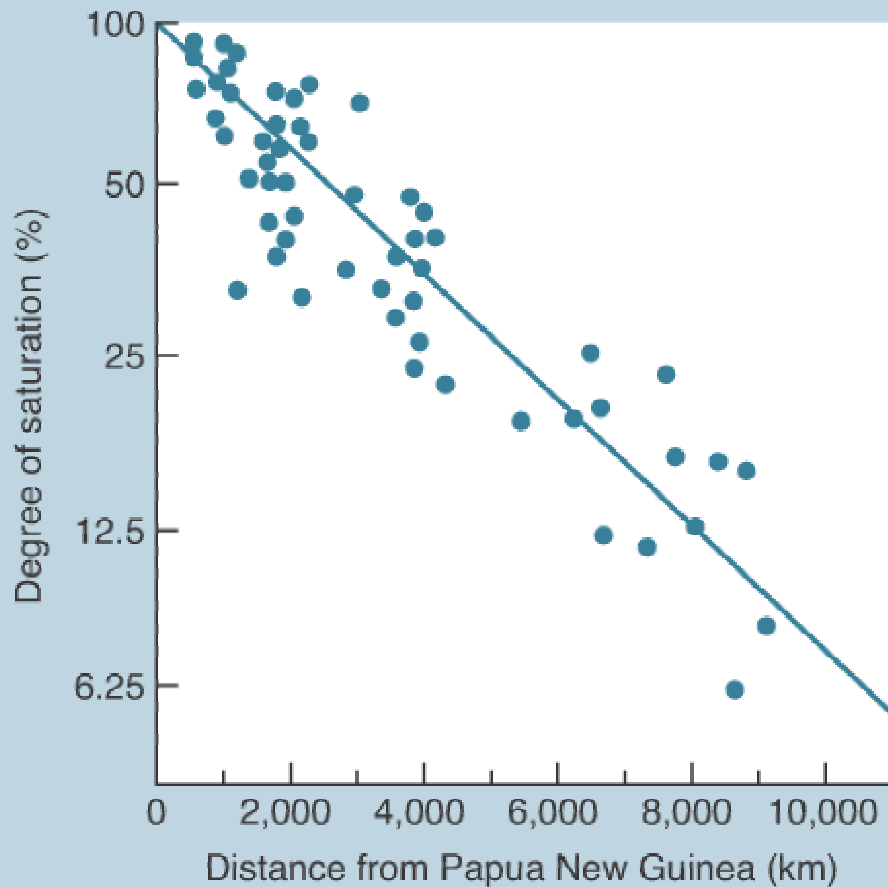


Beskralježnjaci
koje naseljavaju
nasade školjkaša
različite površine



Area & Bird Species

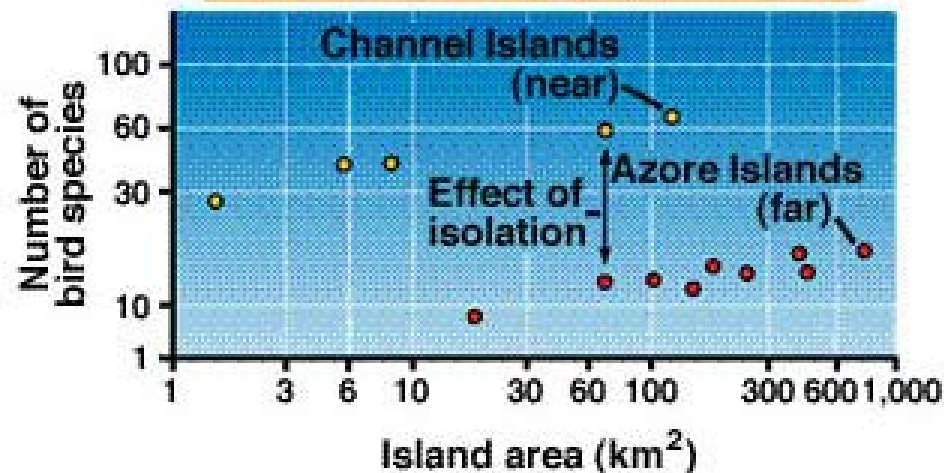




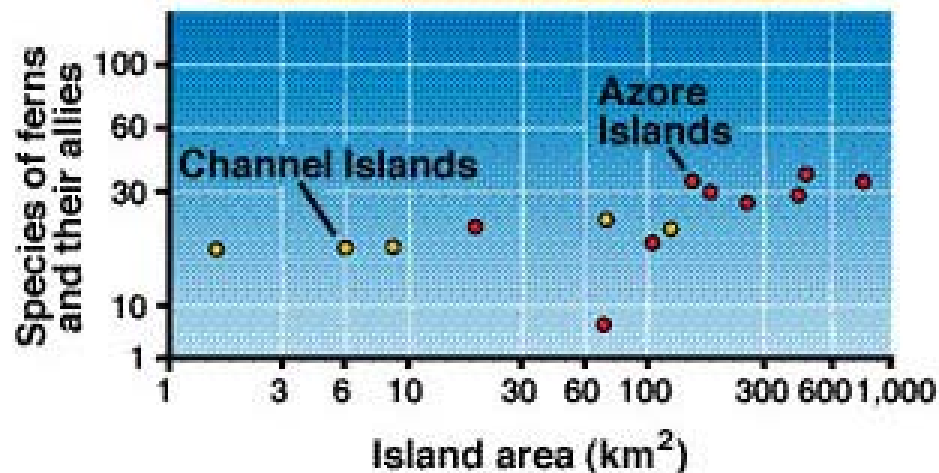
Broj vrsta ptica na otocima kao funkcija udaljenosti tih otoka od Nove Gvineje kao izvora kolonizatorskih vrsta. Broj vrsta na otocima je izražen kao proporcija broja vrsta na otocima koji su slične veličine ali koji se nalaze u blizini Nove Gvineje (stupanj zasićenosti otoka vrstama)

Neke su vrste bolji kolonizatori od drugih i lakše savladavaju velike udaljenosti, tako da se udaljenost otoka od kopna ne odražava jednako na bogatstvo svih vrsta. Dok je udaljenost otoka od kopna značajno utjecala na bogatstvo vrsta ptica (ptice udaljenost moraju savladati letom), dotle se to malo odrazilo na raznolikost vrsta paprati čije spore pomoću vjetra lako prevaljuju velike udaljenosti

The distant Azore Islands support fewer bird species than the Channel Islands, which are near the coast of Europe.



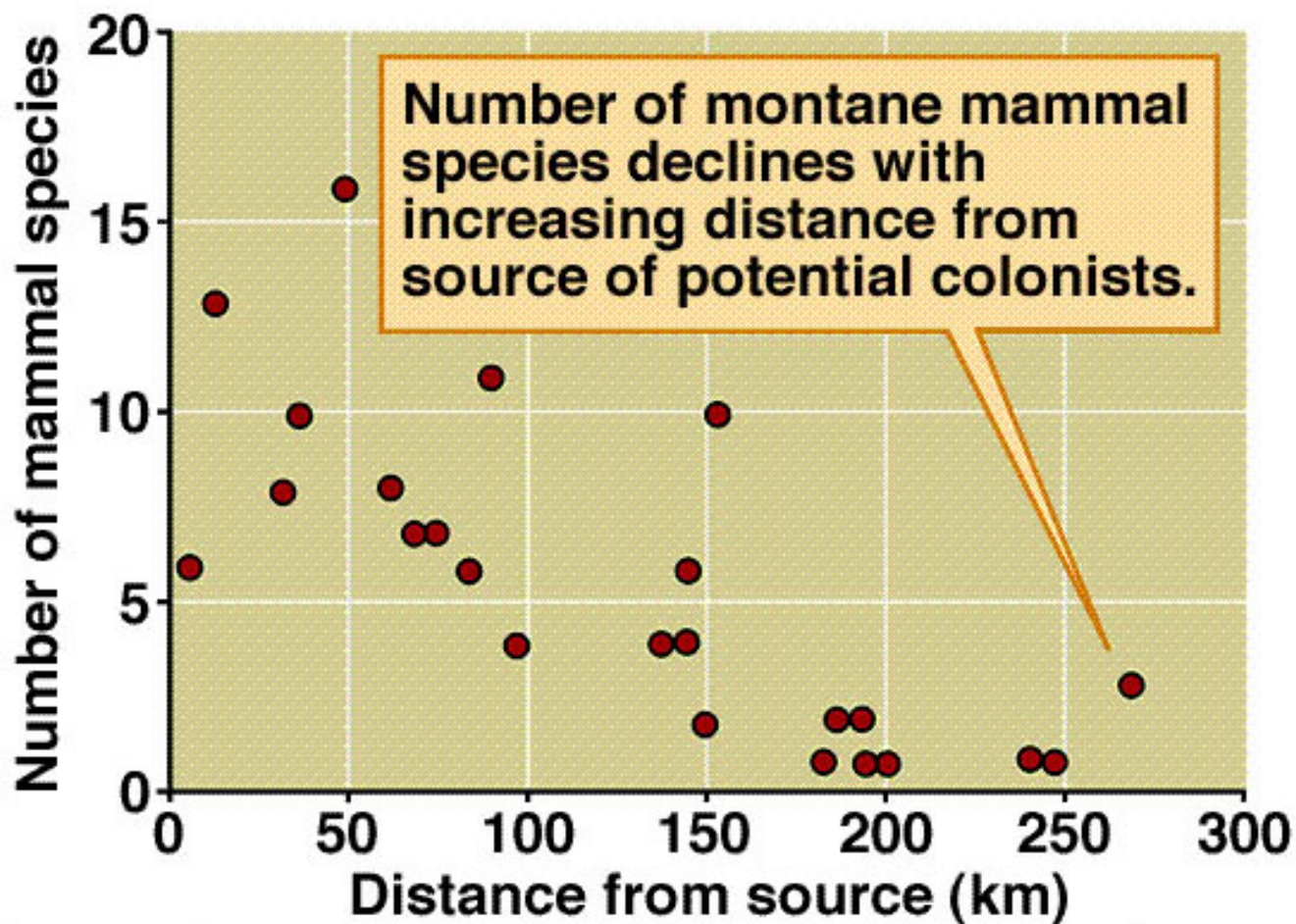
In contrast, distance does not reduce the diversity of ferns and their allies on the Azore Islands.



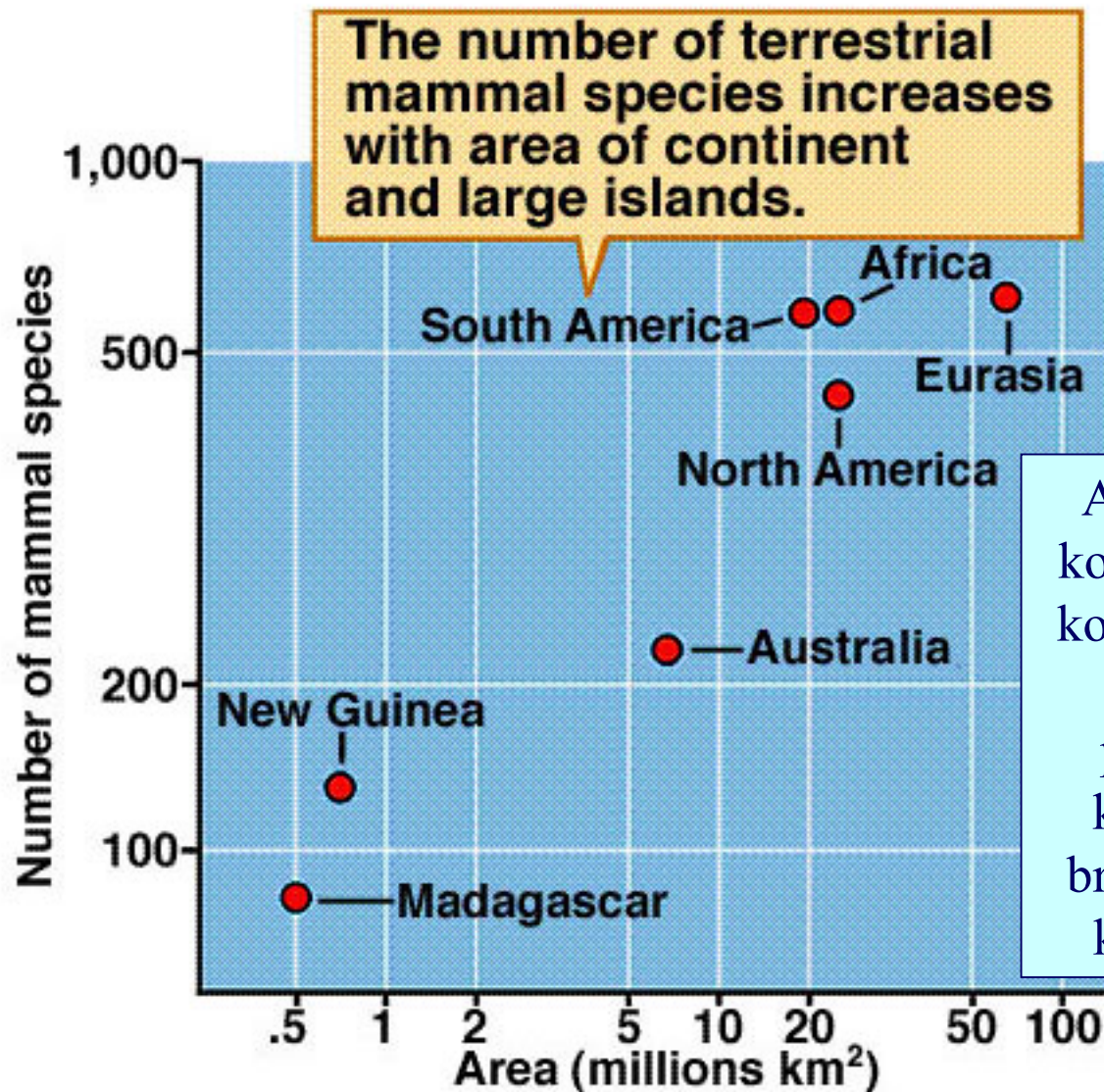
Disharmonija

- Sastav vrsta i njihove relativne proporcije često se razlikuju na otocima u odnosu na kopno s kojega kolonizatori dolaze. Ovaj se fenomen naziva **disharmonija** i posljedica je činjenice da su neke vrste bolje opremljene za invaziju otoka. Na primjer, papratnjače čije male spore lako raznosi vjetar se bolje rasprostranjuju na otoke od ptica, a ptice bolje od sisavaca.
- Drugi važan razlog za disharmoniju je taj što se vrste razlikuju u sposobnosti opstanka na otocima. Na primjer herbivorni kornjaši koji imaju visoko specijaliziranu prehranu su više izloženi riziku nestanka na otocima od generalističkih karnivornih kornjaša. Vrste koje su inače rijetke na otocima imaju pogotovo male populacije što povećava rizik od nestanka. Veliki predatori (kralježnjaci) su odsutni na mnogim otocima, pogotovo ako su specijalisti, a isto vrijedi i za mutualiste i parazite

Broj vrsta sisavaca na malim izoliranim visokim planinskim staništima bio je proporcionalan blizini tih staništa većem planinskom području koje je izvor za kolonizaciju

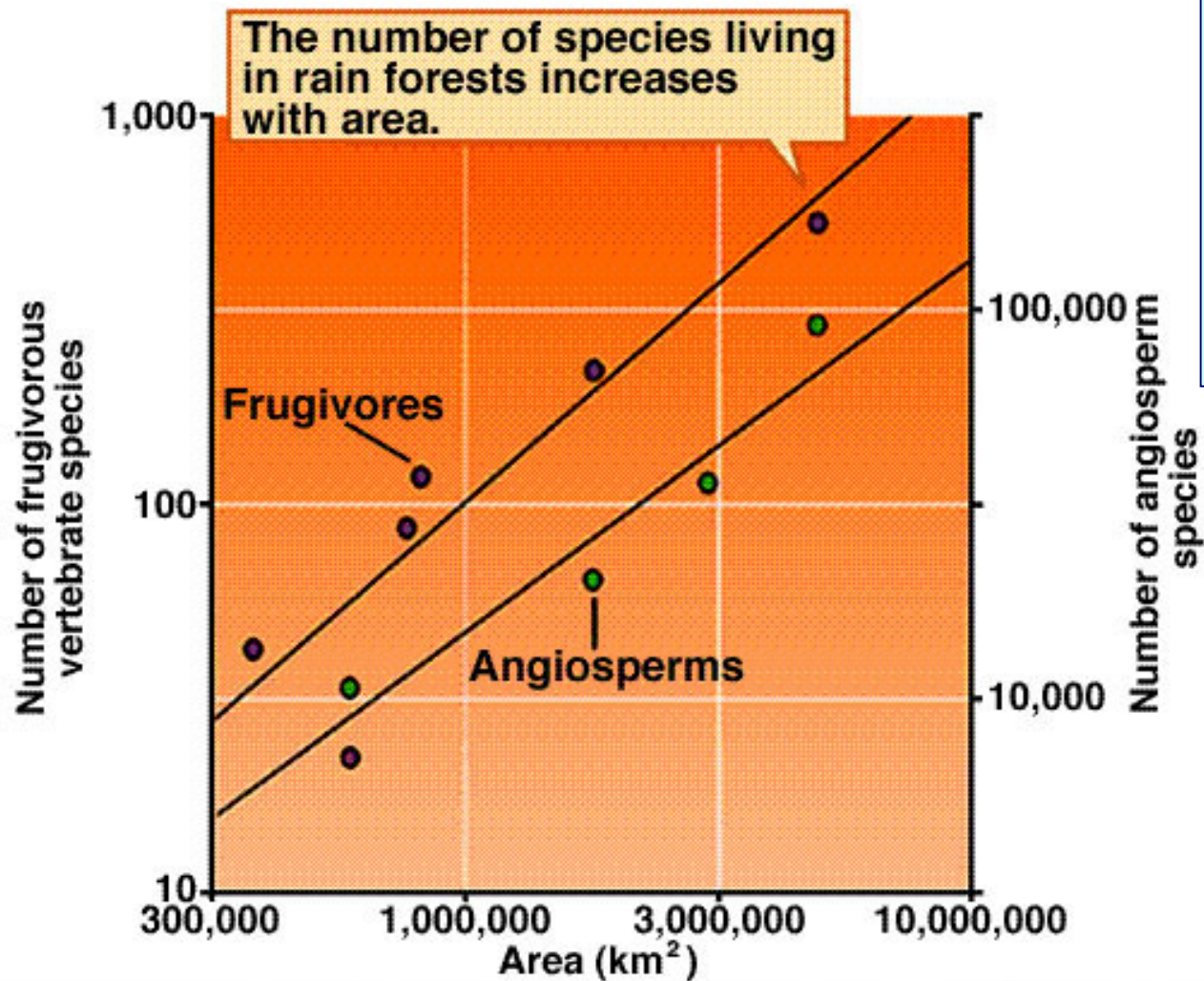


Land Area & Number of Mammals



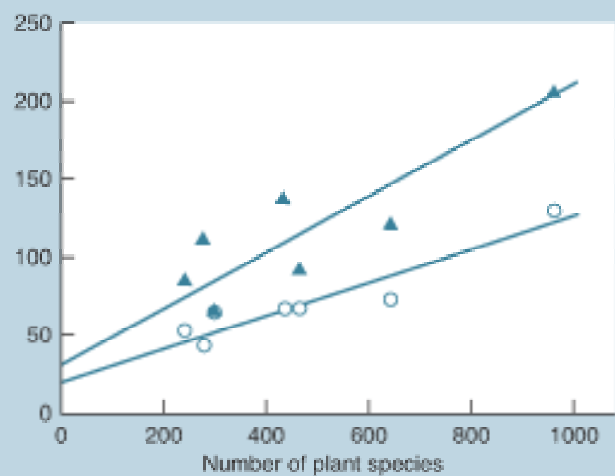
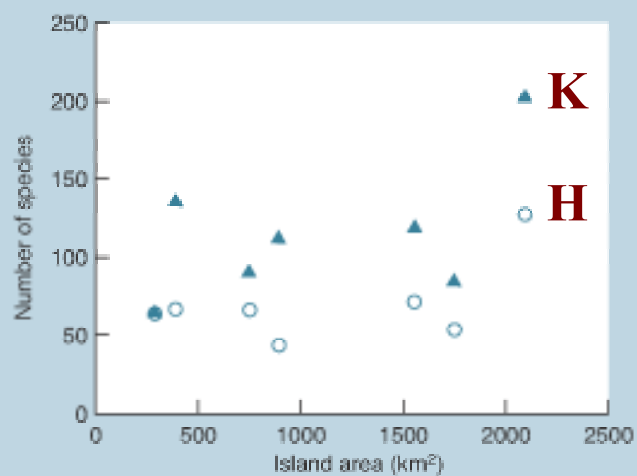
Analiza broja vrsta kopnenih sisavaca na kontinentima i nekim većim otocima pokazala je jasnu korelaciju između broja vrsta i veličine kontinenta/otoka

Area & Flowering Plants

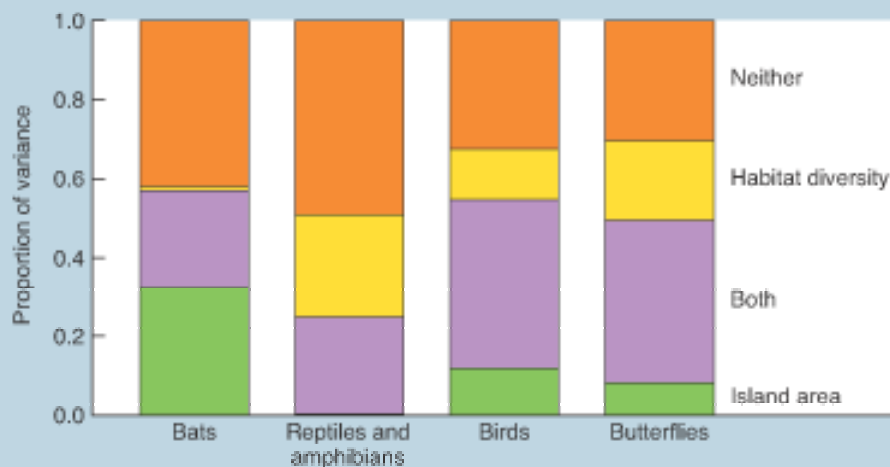


Analiza broja vrsta kritosjemenjača i broja vrsta kralježnjaka koji se hrane voćem u području tropskih šuma od Australije do Južne Amerike pokazala je da je broj vrsta bio u korelaciji s površinom tropskih kišnih šuma

Bogatstvo vrsta je često rezultat zajedničkog utjecaja veličine staništa kao i njegove strukturne raznolikosti (heterogenosti)



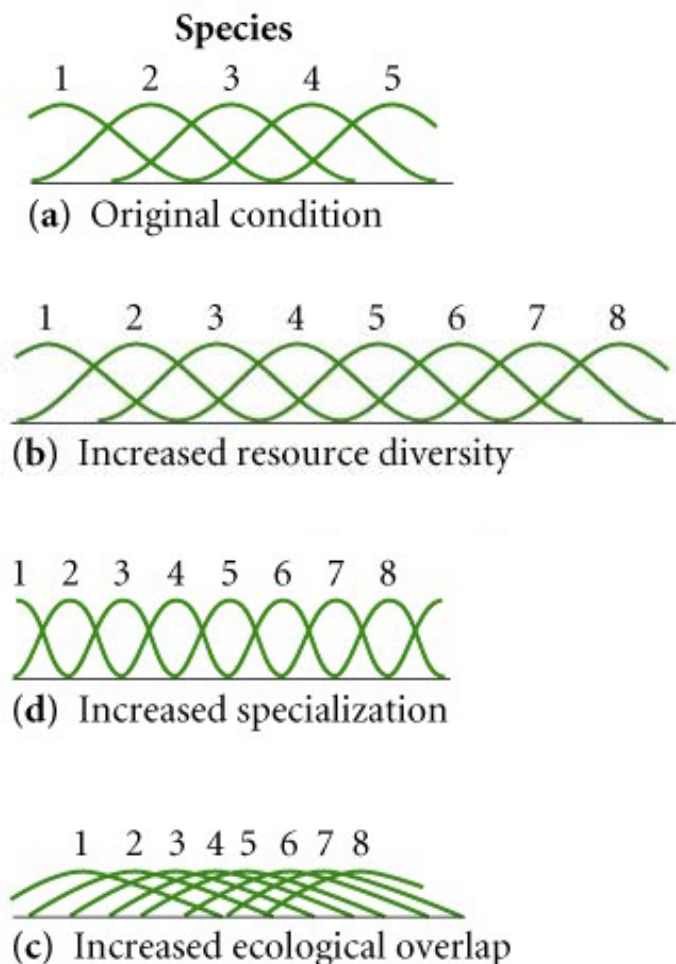
Bogatstvo herbivornih (H) i karnivornih (K) kukaca kao rezultat površine otoka i njegove raznolikosti izražene preko broja biljnih vrsta



Udio površine otoka i raznolikosti staništa u ukupnoj varijanci broja vrsta šišmiša vodozemaca i gmazova, ptica, te leptira na otocima (u kojoj mjeri se razlike u broju vrsta mogu objasniti veličinom otoka i raznolikošću staništa na otocima)

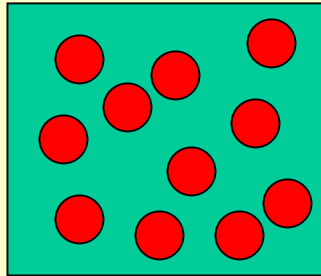
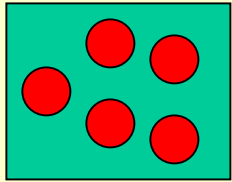
OTOK	POVRŠINA (km ²)	NADMORSKA VISINA (m)	UDALJENOST OD KOPNA (km)	UDALJENOST DO NAJBЛИŽEG OTOKA	BROJ VRSTA PTICA
Anguilla	90	300	850	7	11
St. Martin	85	410	800	7	13
St. Bartholomew	25	300	800	20	12
Saba	12	860	750	25	18
St. Eustatius	21	600	750	15	18
St. Kitts	180	1140	750	3	21
Nevis	130	1100	700	3	19
Barbuda	160	300	800	45	20
Antigua	280	400	700	60	20
Monserrat	100	910	650	35	22
Guadeloupe	1500	1500	600	40	34
Desirade	27	280	600	5	19
Marie Galante	24	300	600	35	14
Dominica	800	1450	550	40	39
Msrtinique	1100	1340	450	30	38
St. Lucia	600	960	350	30	42
<u>St. Vincent</u>	<u>350</u>	<u>1240</u>	<u>300</u>	<u>40</u>	<u>35</u>
<u>Barbados</u>	<u>430</u>	<u>340</u>	<u>400</u>	<u>250</u>	<u>16</u>
Bequia	19	300	300	10	19
Carriacou	34	300	200	25	21
Grenada	310	840	150	100	35

Povećana specijalizacija korištenja resursa (diverzifikacija niša)

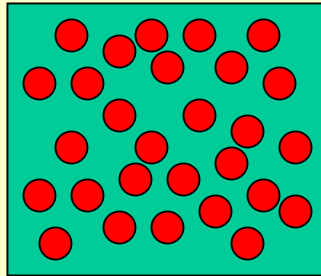
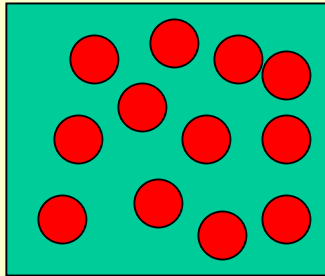


Raznolikost vrsta u zajednici rezultat je ravnoteže između djelovanja kompeticije i dovoljne različitosti niša koje vrste zauzimaju koja osigurava da ne dođe do kompeticijskog isključenja. Koja će razina različitosti između niša biti dovoljna za koegzistenciju vrsta ovisit će o nizu faktora kao što su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

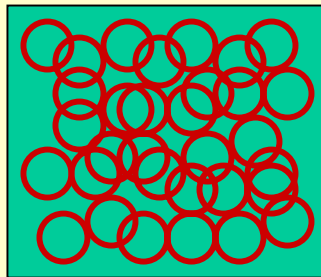
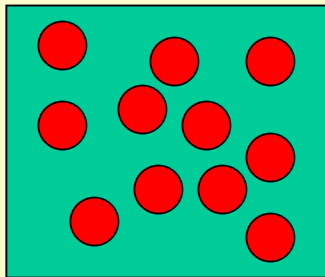
PORAST RAZNOLIKOSTI



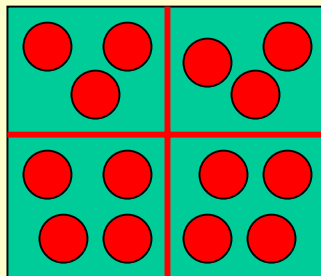
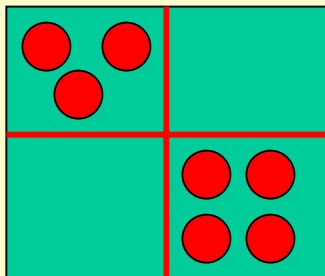
Više vrsta zbog većeg raspona (raznolikosti) resursa



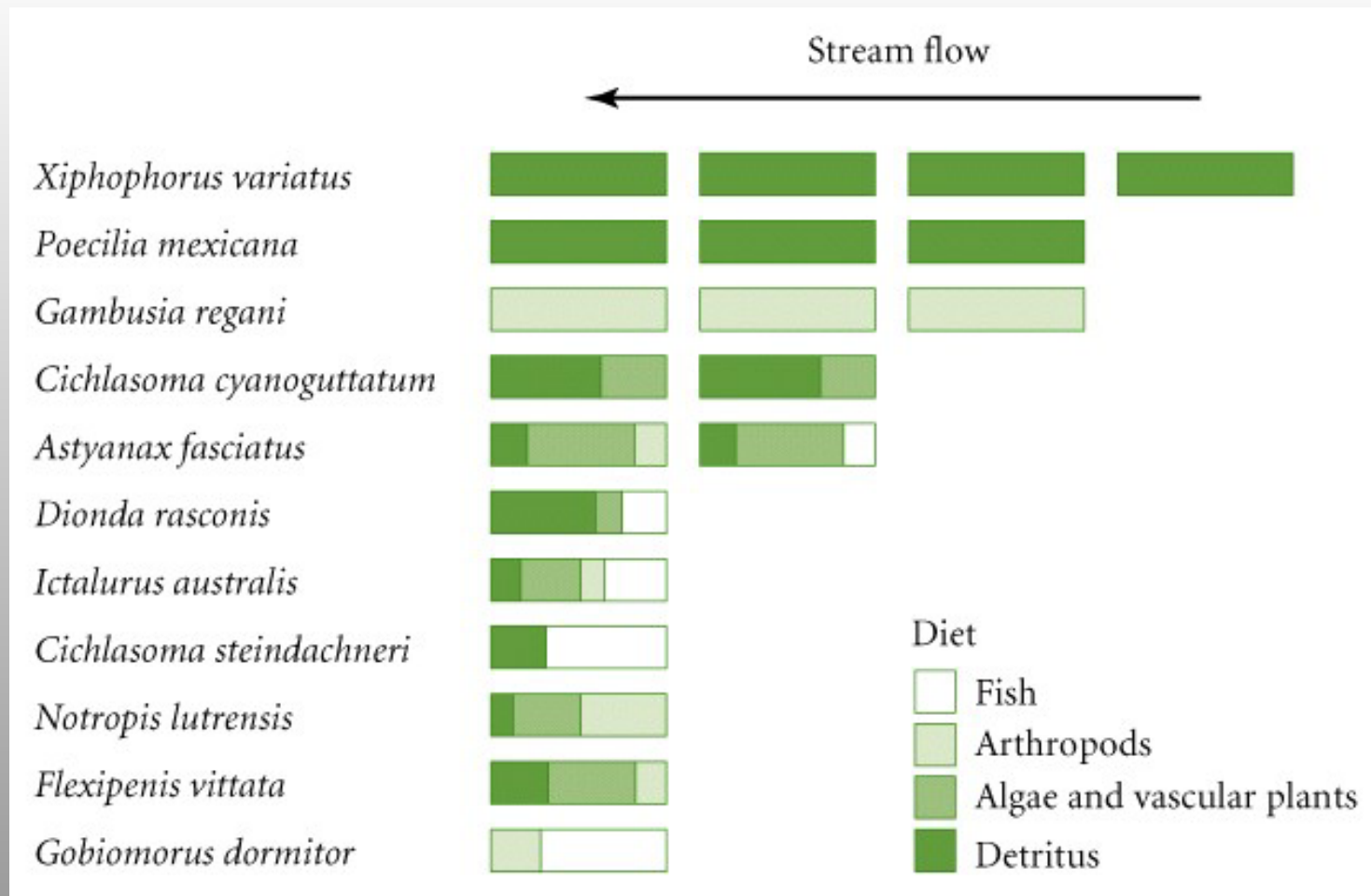
Više vrsta zbog veće specijalizacije



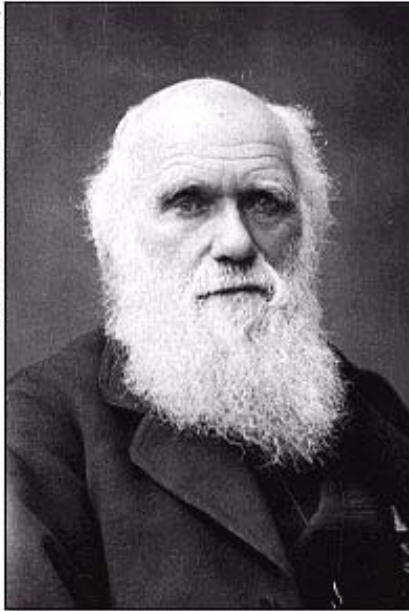
Više vrsta zbog većeg preklapanja niša (gušće pakovanje vrsta)



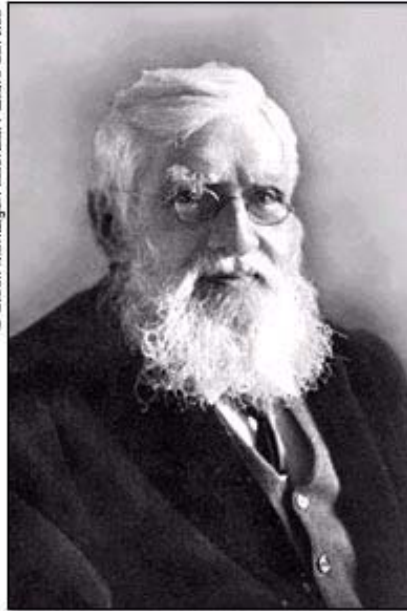
Više vrsta zbog boljeg iskorištenja raspona resursa (zajednica je zasićenija vrstama)



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

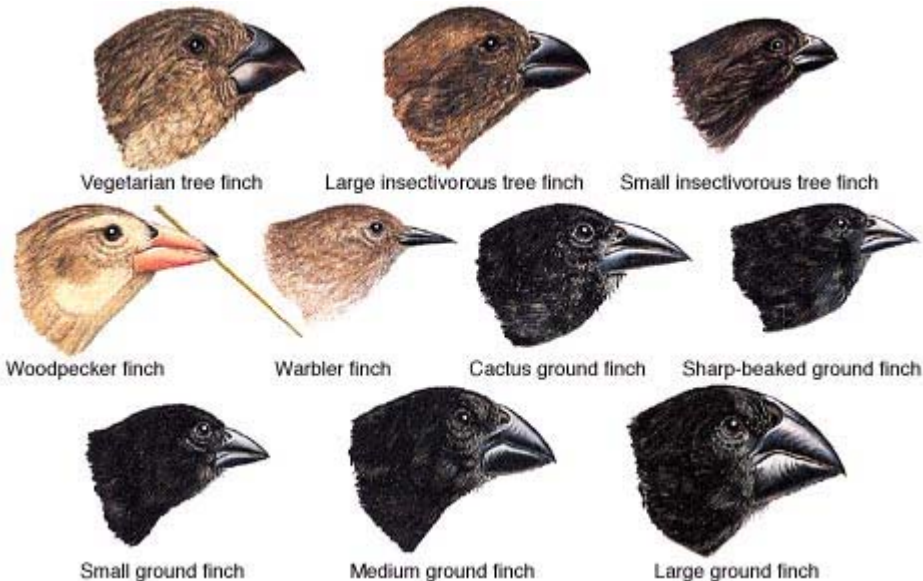
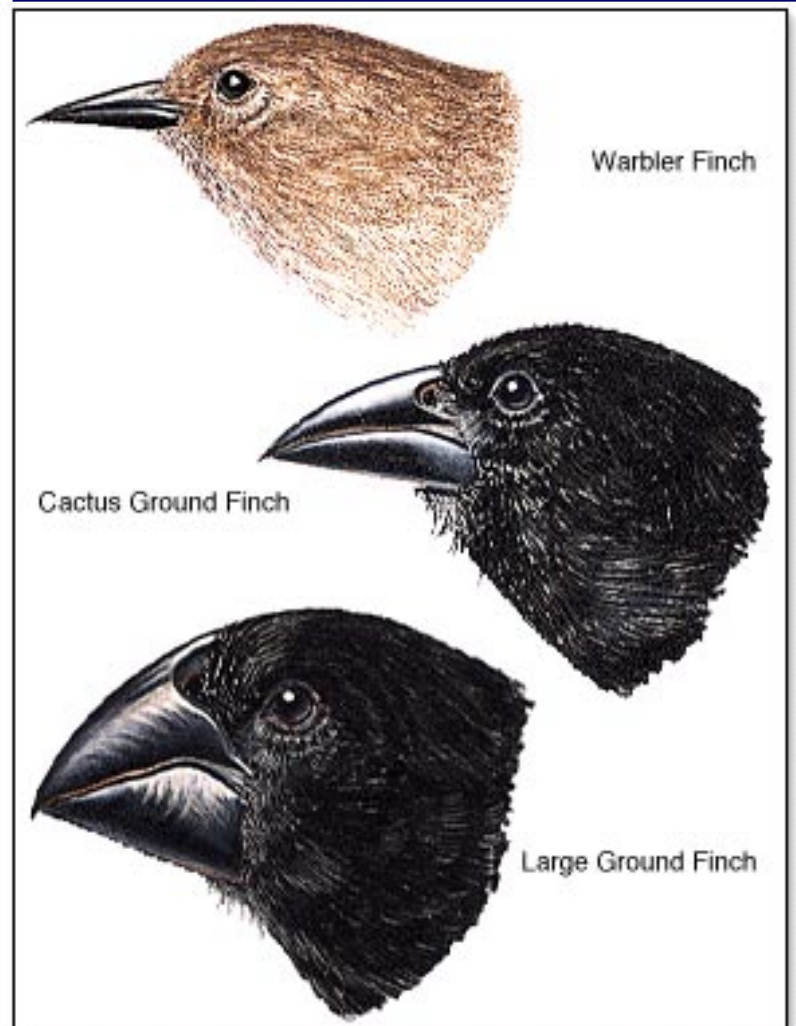


Charles Darwin

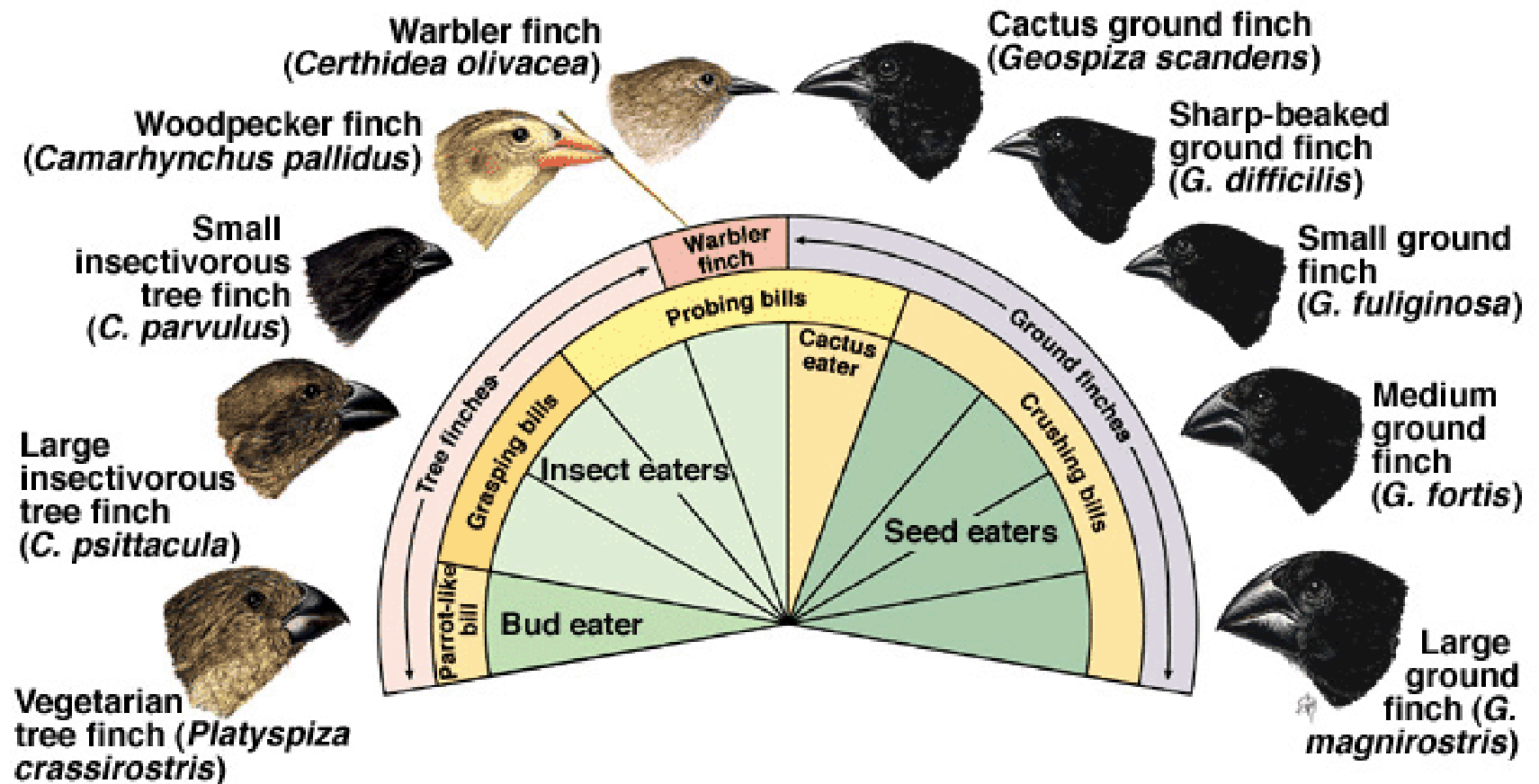


Alfred Russel Wallace

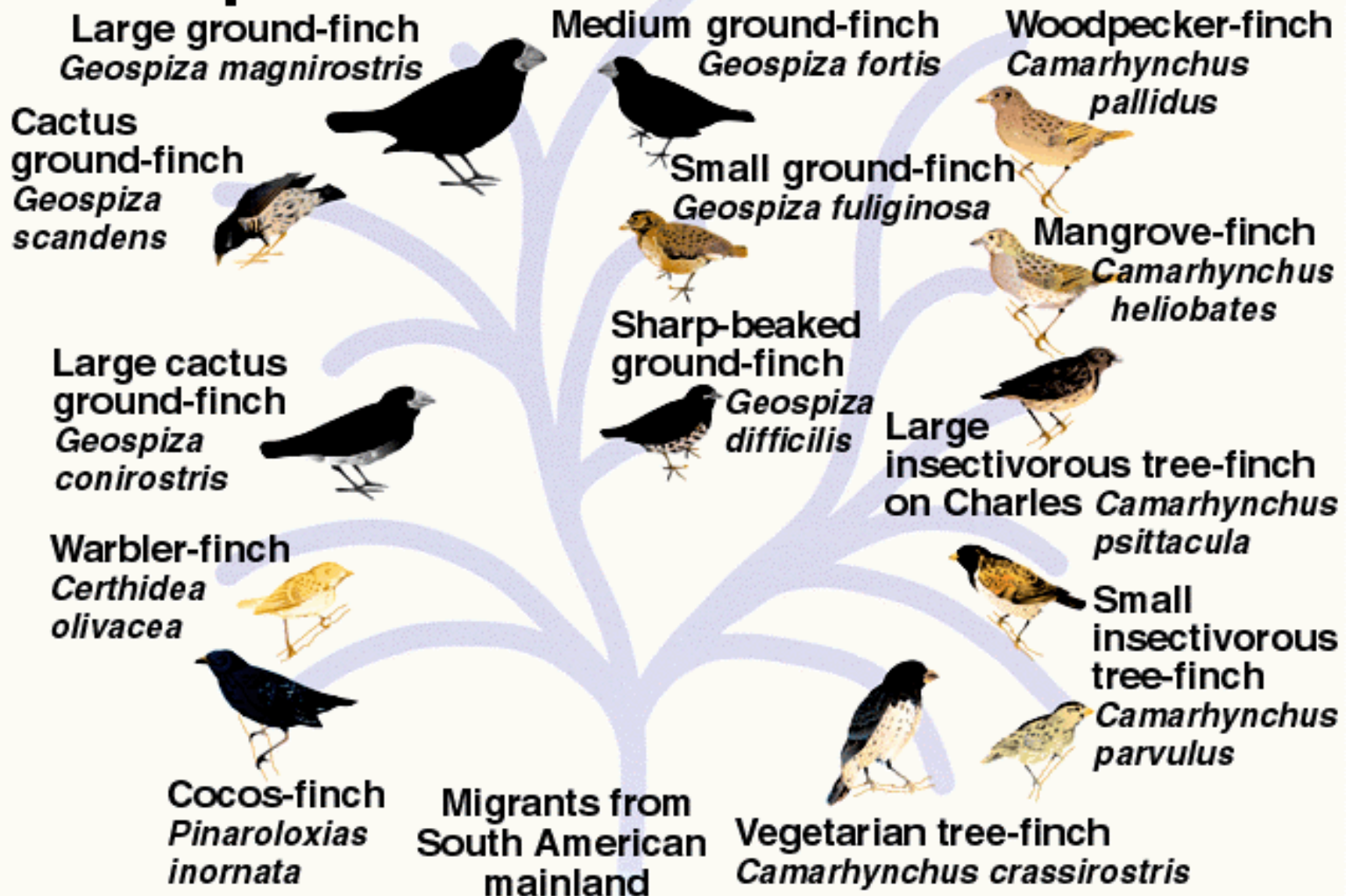
Darwinove zebice na otočju
Galapagos – primjer
specijalizacije u prehrani
(diferencijacija niša)



Darwin's Finches



Species of Darwin's finches



© David Vieck



Diferencijacija niša kod velikih kopnenih kornjača i iguana na otočju Galapagos

© David Vieck

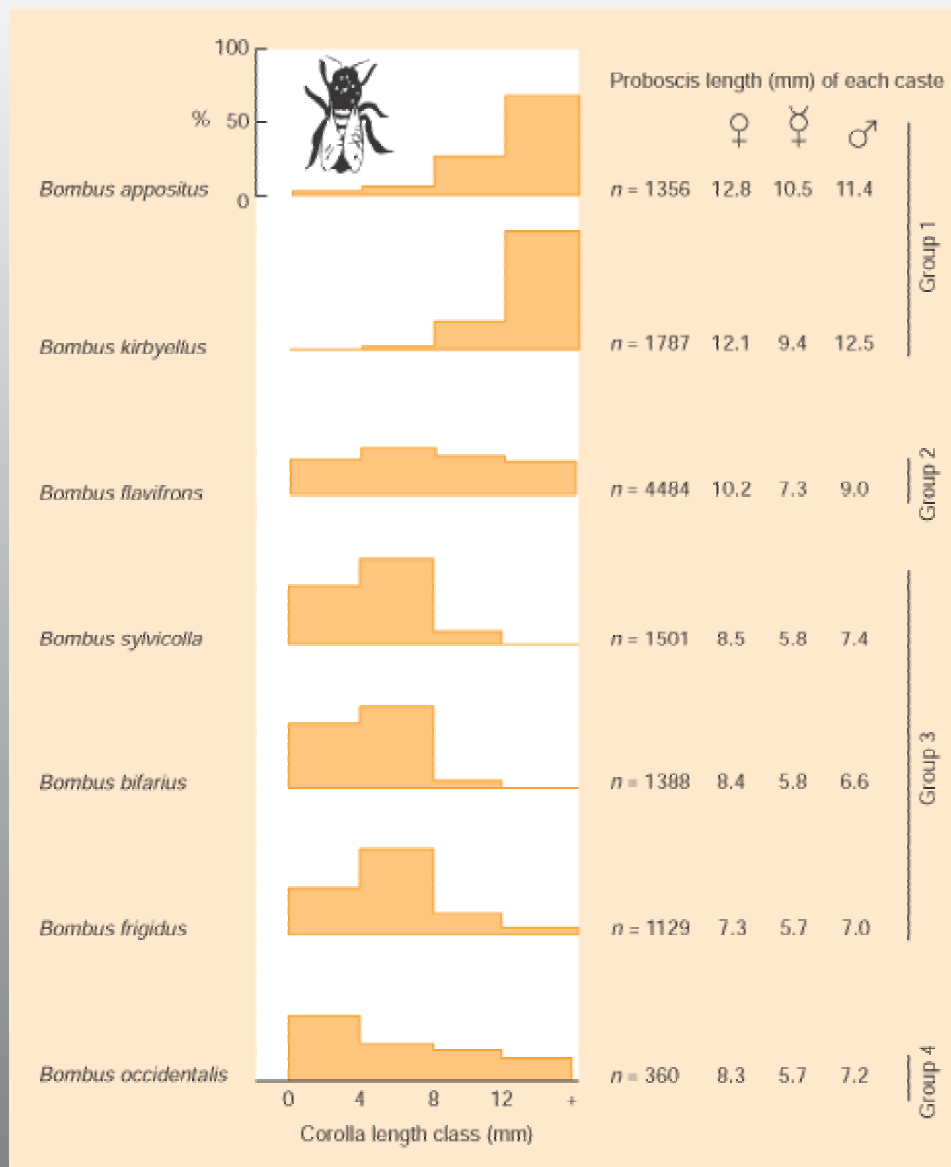


Land Iguana

© Fred Janzen

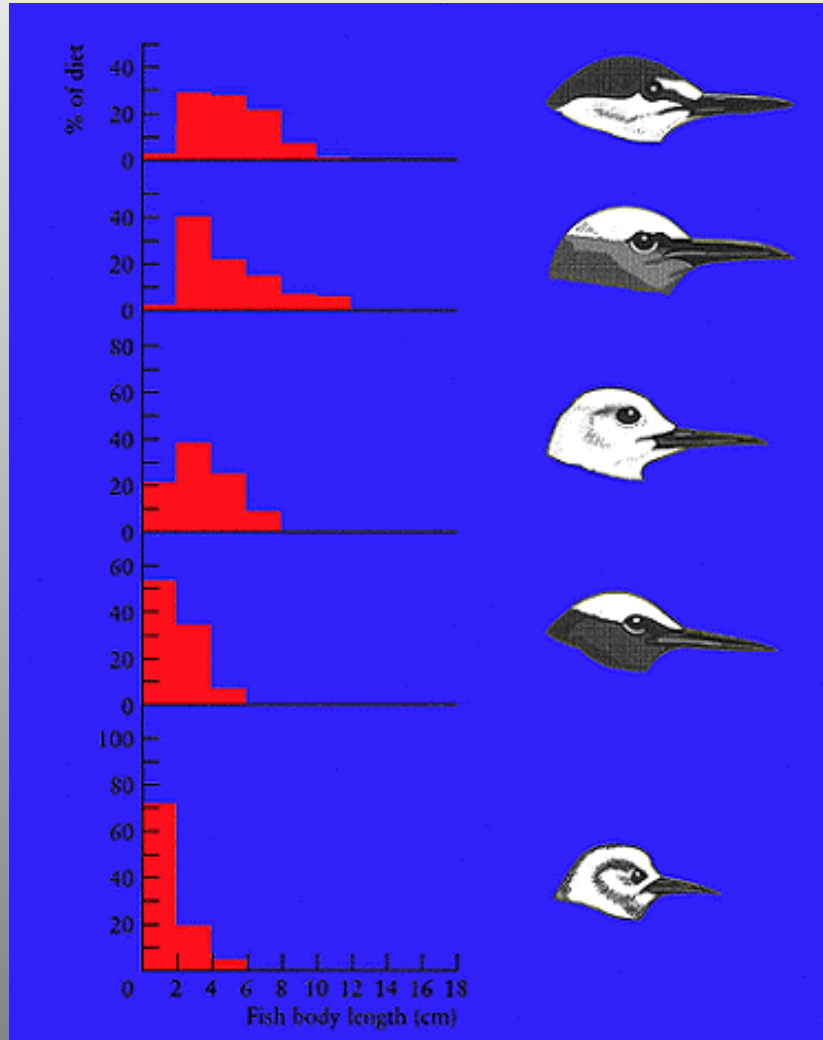


Marine Iguana



**Diferencijacija niša
prehrane kod različitih
vrsta bumbara**

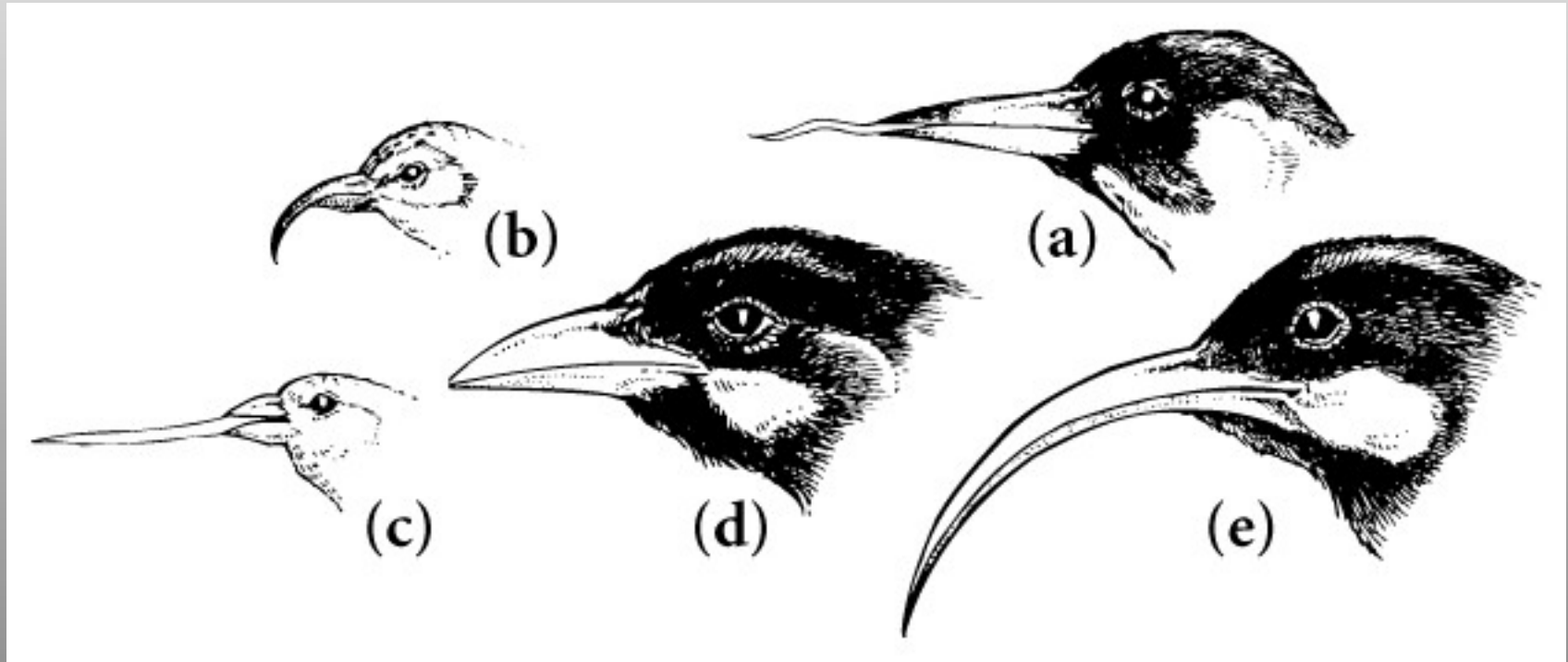
Duljina usnog aparata
kod različitih vrsta
bumbara u skladu je s
duljinom cijevi vjenčića
cvjetova na kojima se
hrane



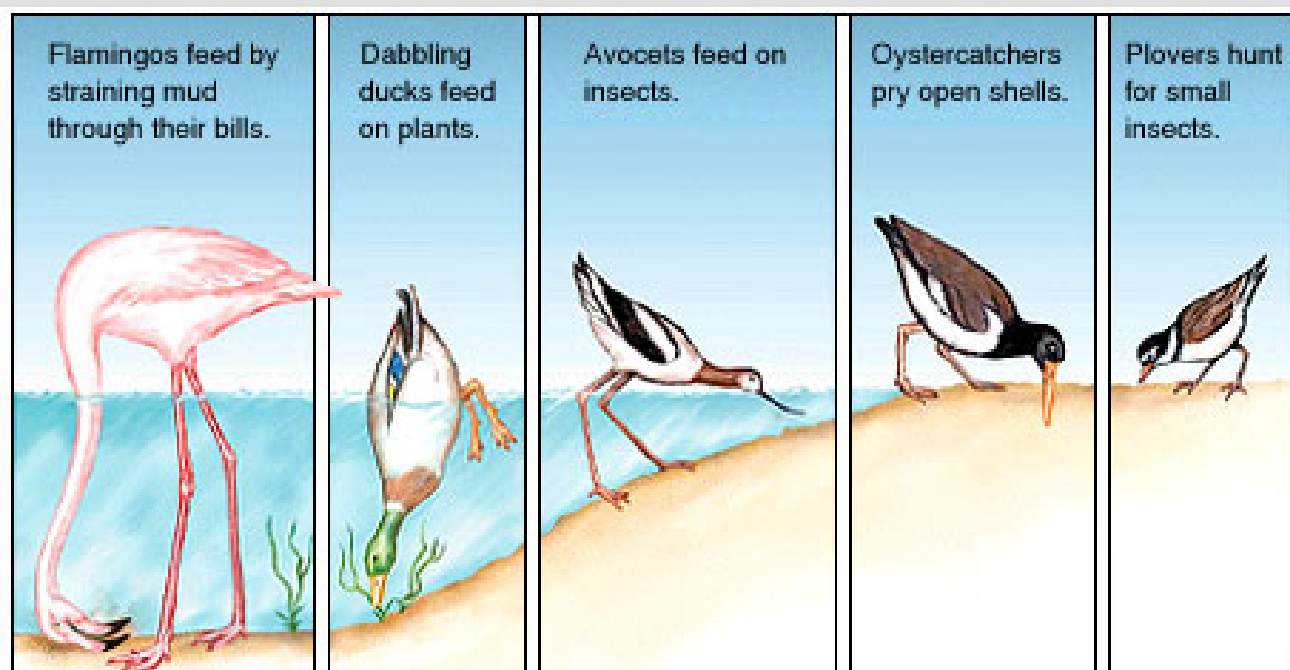
Diferencijacija niša prehrane

Odnos između veličine kljuna i veličine ribe s kojom se ove ptice hrane

Specijalizacija kljuna kod različitih vrsta ptica za izvlačenje kukaca iz kore drveća



Diferencijacija niša prehrane

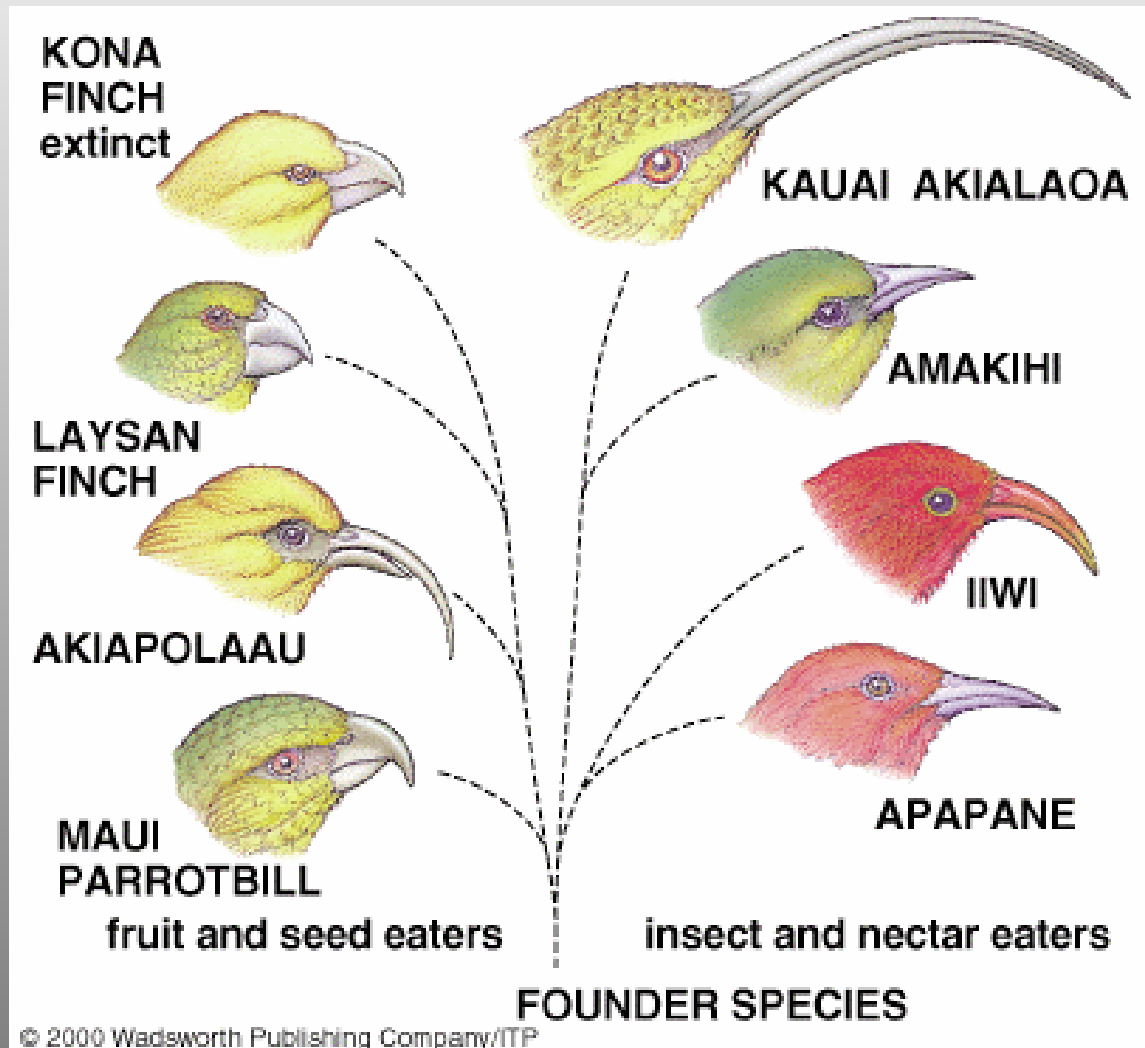


Različite vrste ptica koje žive u istom staništu hrane se svaka s drugom vrstom hrane (oblik kljuna prilagođen je načinu hranjenja)

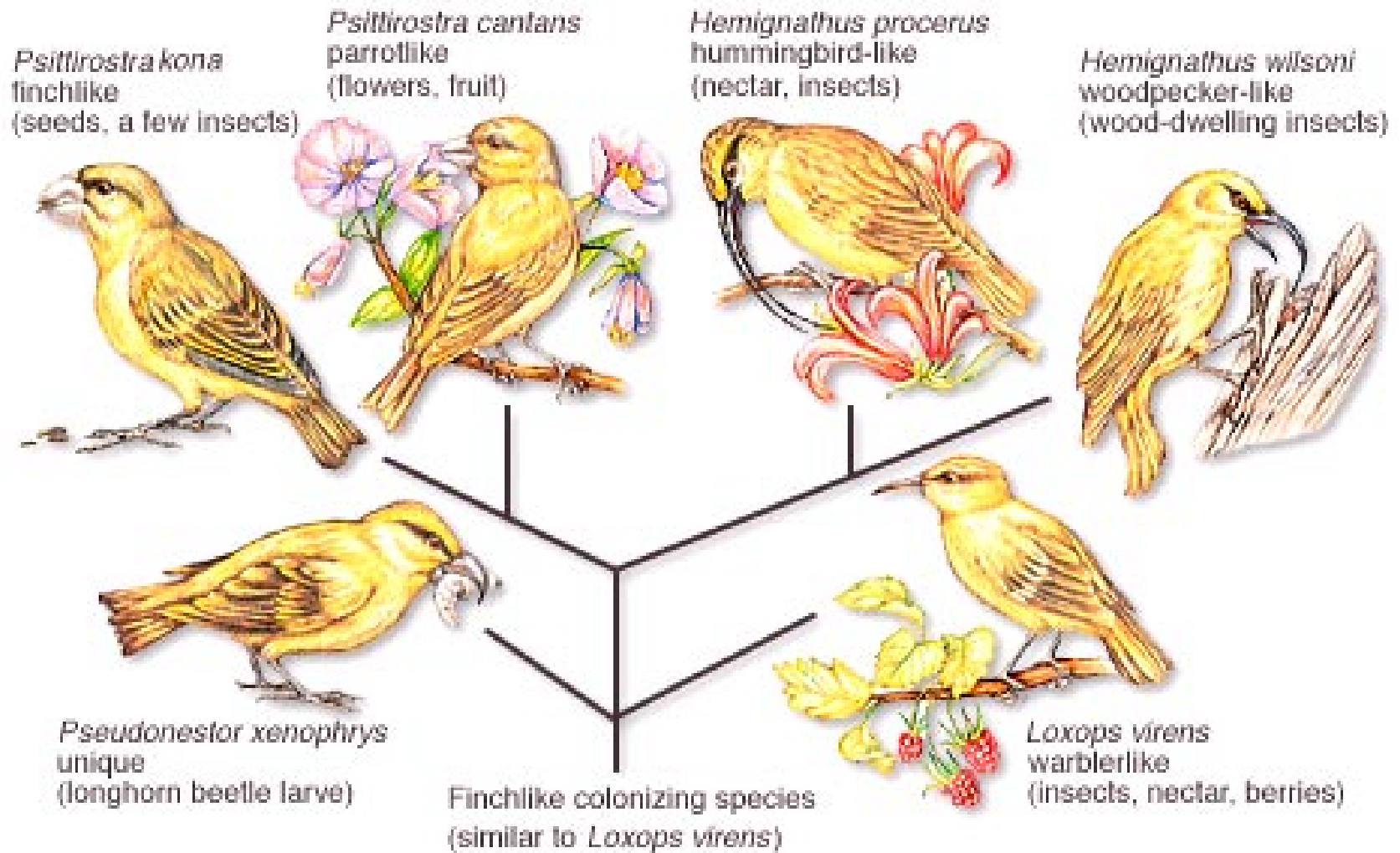
Diferencijacija niša prehrane



Diferencijacija niša prehrane

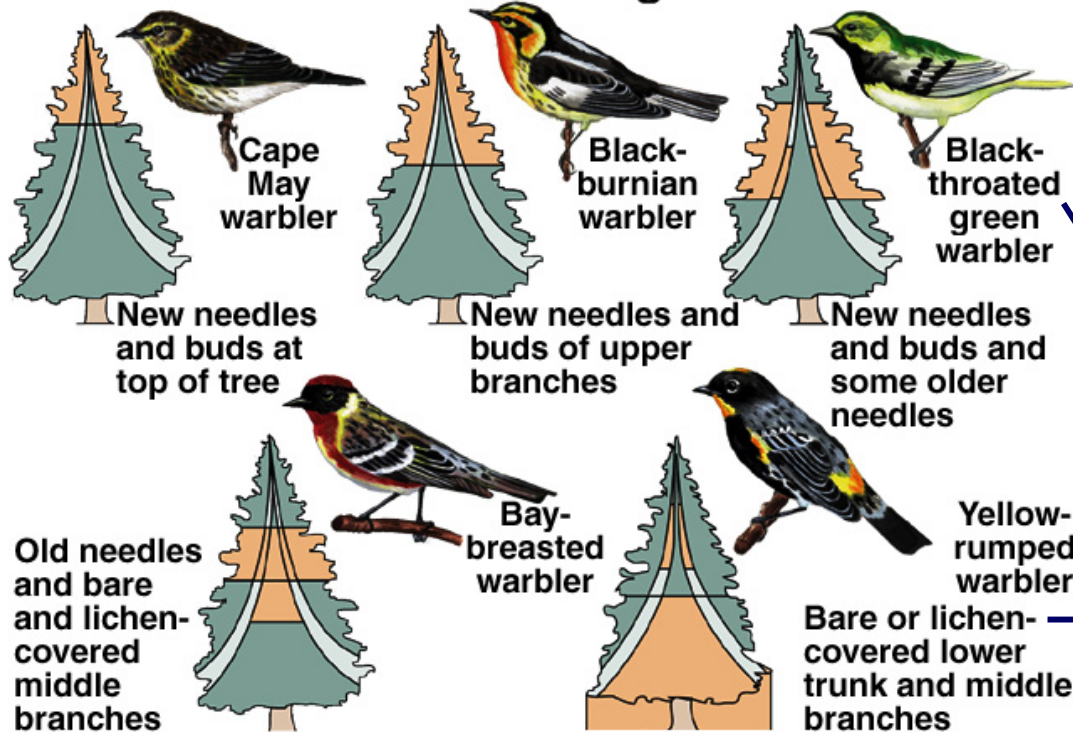


Diferencijacija niša prehrane



Diferencijacija niša prehrane

Warbler Feeding Zones



Svaka od pet vrsta malih pjevica hrani se s različitom vrstom hrane koju pronalazi na različitim djelovima stabla

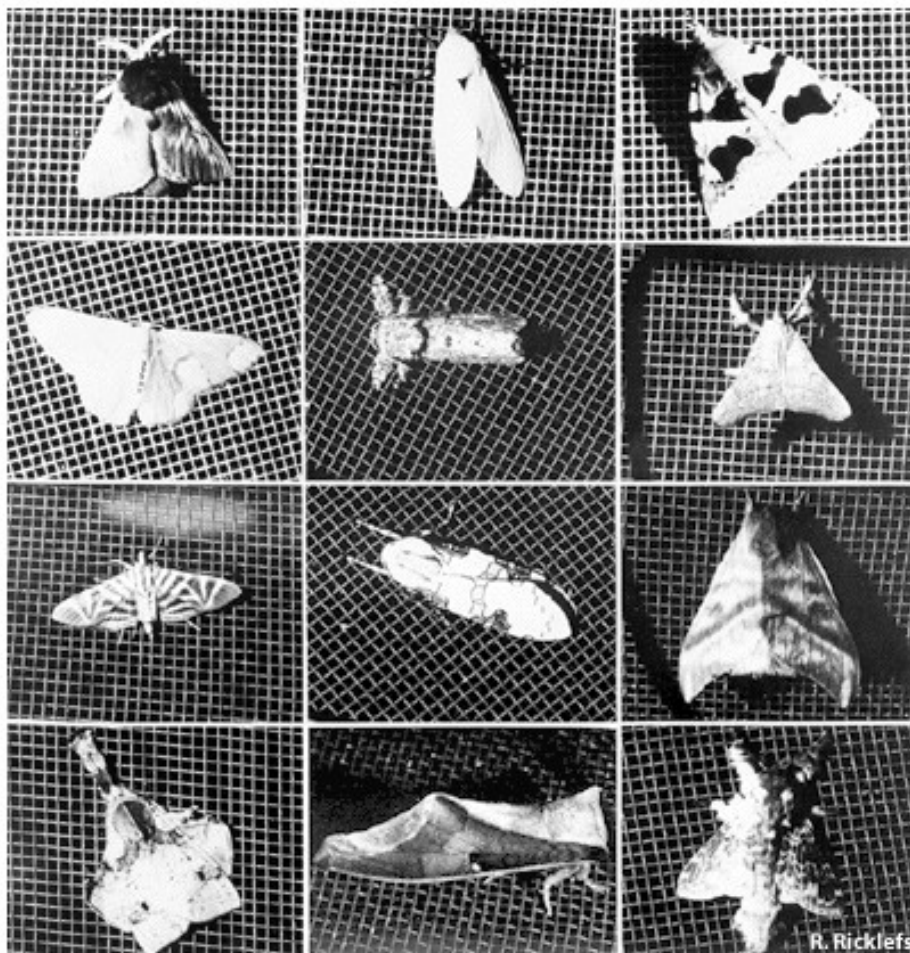


Ova podjela između različitih vrsta ptica na zone u kojima se hrane rezultat je interspecijske kompeticiji. Kada je zelena vrsta odsutna, žuta pomiće svoju zonu hranjenja prema višim djelovima stabla

Diferencijacija niša prehrane



Način izbjegavanja predatora može biti dimenzija niše



Dimenzije niše nisu ograničene samo na prehranu i toleranciju prema fizičkim uvjetima u okolišu. Izbjegavanje predacije također može biti dimenzija niše duž koje će se formirati različitosti između vrsta. Ricklefs i O'Rourke (1975) su uzimali u obzir pozadinu na kojoj se odmaraju kriptične vrste moljaca, kako bi kvantificirali raznolikost kriptičnih moljaca, kao i raznolikost tehnika koje predatori koriste u pronalaženju plijena

M. Šolić: Osnove ekologije

Appearance of Legs

- Hidden
- Exposed, not modified
- Exposed, modified

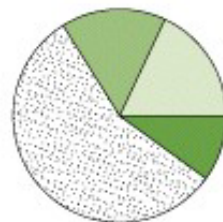
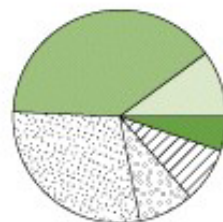
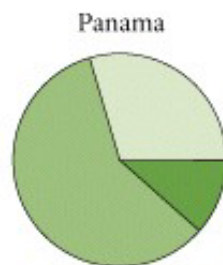
Coloration

- White
- Gray
- Brown
- Green
- Yellow
- Black

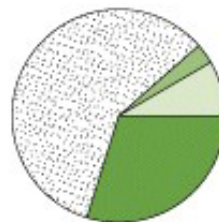
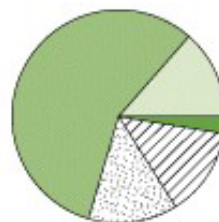
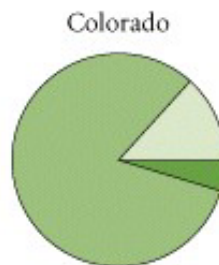
Behavior when Disturbed

- Stay
- Walk
- Fly
- Drop

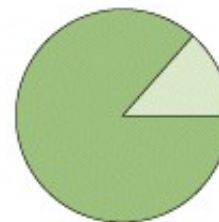
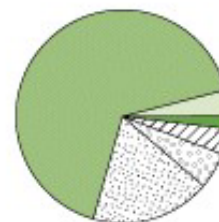
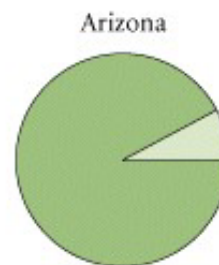
Number of Species in Sample
Average Distance to Nearest Neighbor



203
0.144



42
0.134



51
0.140

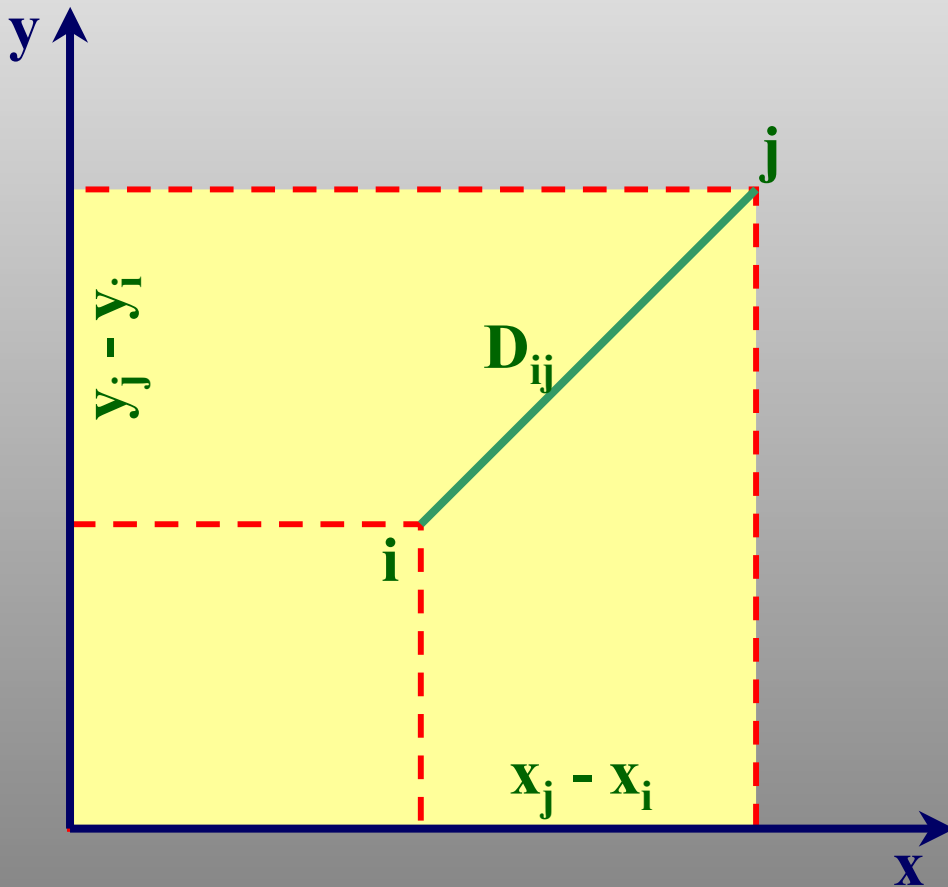
Ricklefs i O'Rourke (1975) su izgled moljaca opisali pomoću 12 karakteristika, uključujući morfologiju i položaj nogu, obojenost, te reakcije na uznemiravanje. Uzorci moljaca su bili analizirani u tri područja: šuma omorike i jasike u Koloradu, pustinja sonoran u Arizoni, te nizinska kišna šuma u Panami.

Ukupan je volumen prostora “izbjegavanja predatora” bio veći u Panami negu u preostala dva područja, što se vidi iz veće raznolikosti morfoloških značajki. S druge strane gustoća pakovanja vrsta u morfološki definiranom prostoru “izbjegavanja predatora” bila je gotovo jednaka u sva tri područja. Iz toga se može zaključiti da je veći broj vrsta u Panami rezultat širenja ukupnog prostora niše, a ne gušćeg pakovanja

Ekomorfološka analiza

- Morfološke prilagodbe vrsta su oblikovane okolišem pa prema tome moraju odražavati položaj vrste u ekološkom prostoru niše. Ideja da položaj vrsta u morfološkom prostoru korespondira s njihovim položajem u ekološkom prostoru niše temelj je metode koja se zove **ekomorfološka analiza**
- Ideja da se ekološki odnosi između vrsta mogu procijeniti preko njihove morfologije u najvećoj mjeri polazi od opažanja koje je opisao Hutchinson (1959), a koje sugerira da se blisko srodne vrste koje žive u istim staništima i jedu iste tipove hrane razlikuju u biomasi za faktor 2.0, a u dužini tijela za faktor koji iznosi oko 1.3 (što je kubni korjen iz 2.0). Ova razlika u veličini tijela sugerira postojanje razlika u veličini plijena s kojim se hrane
- U ekomorfološkoj analizi, stupanj “pakovanja” vrsta u prostoru niše procjenjuje s pomoću morfološke udaljenosti između najbližih susjeda ili pomoću prosječnog morfološkog volumena okupiranog po vrsti. Volumen morfološkog prostora kojeg zauzima čitava zajednica proizlazi iz varijanci distribucija vrsta duž svake od morfoloških osi.

Euklidova udaljenost



Odnos između dviju vrsta u morfološkom prostoru se može procijeniti pomoću njihove Euklidove udaljenosti koja predstavlja dužinu ravne crte koja povezuje njihove položaje (točke na grafu). Jednadžba za ovu udaljenost (D_{ij}) između vrsta i i j je jednadžba za hipotenuzu pravokutnog trokuta. U prostoru definiranom osima x i y jednadžba ima oblik:

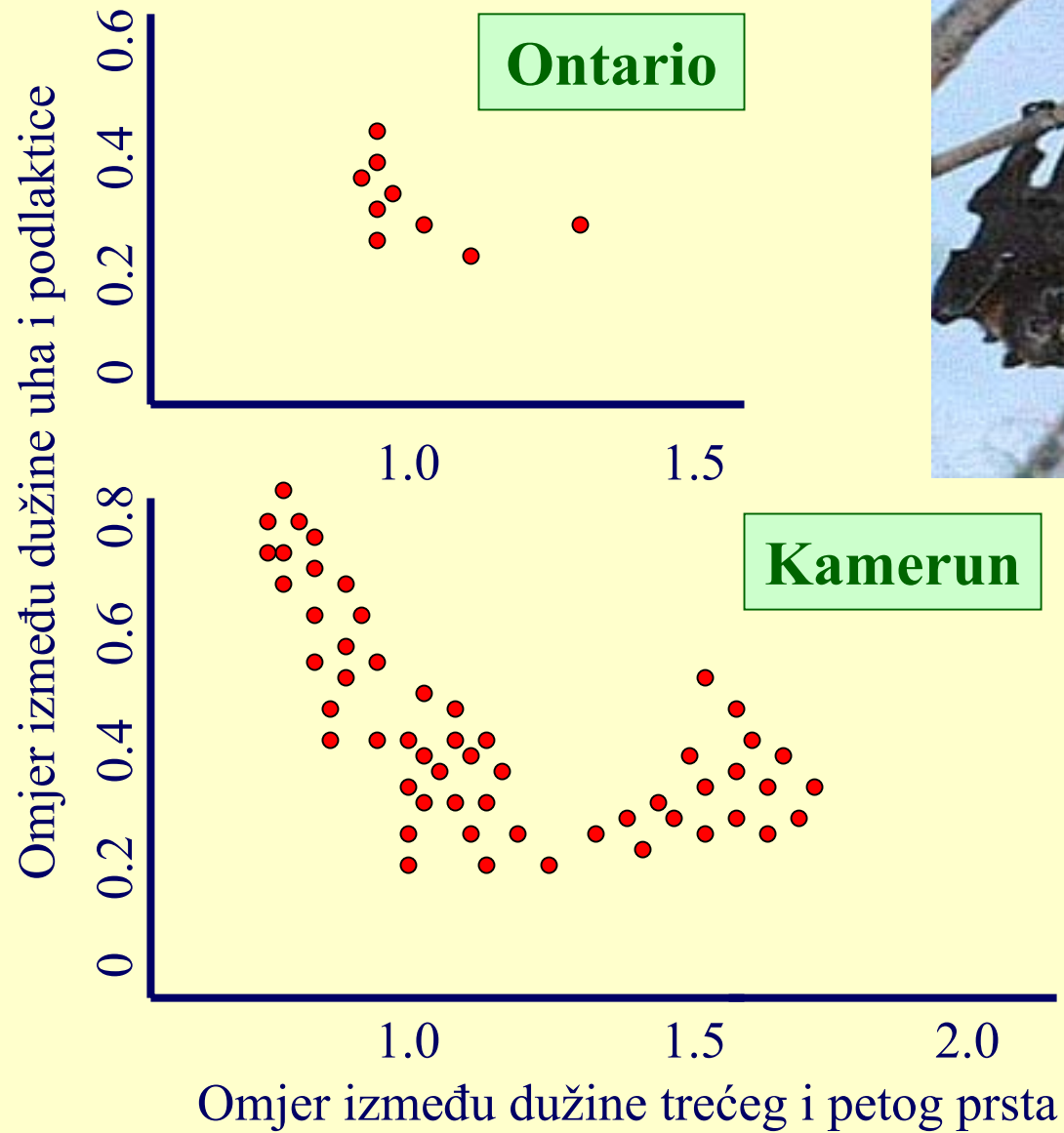
$$D_{ij} = [(x_j - x_i)^2 + (y_j - y_i)^2]$$

Prosječna udaljenost između svake vrste i njenog najbližeg susjeda pokazatelj je gustoće “pakovanja” vrsta u morfološkom prostoru

Ekomorfološka analiza: Primjer

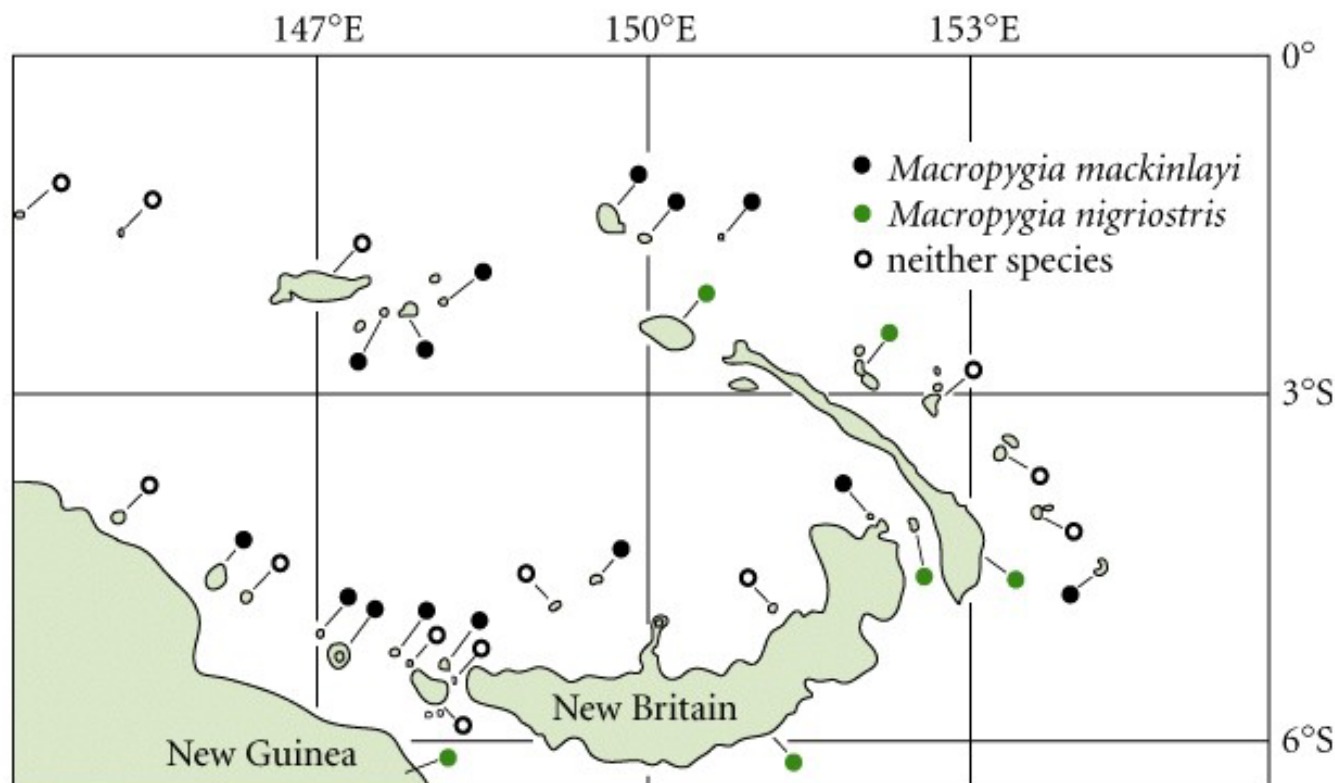
Analiza zajednica šišmiša u tropskim i umjerenim područjima

- Morfološki je prostor definiran s dvije dimenzije:
 - 1. Omjer između dužine uha i dužine podlaktice koji govori o šišmiševom sonarnom sustavu, pa prema tome o tipu plijena i načinu njegove lokacije
 - 2. Omjer između dužine trećeg i petog prsta na kosturu krila koji daje podatak jesu li krila duga i uska ili kratka i široka, što opet govori o letnim karakteristikama šišmiša koje određuju njegov potencijalni plijen
- Kada su sve vrste bile ucrtane na graf pokazalo se da su zajednice u Ontariju bile daleko manje raznolike, a sve su vrste imale sličnu morfologiju koja je ukazivala na male kukcojedne vrste
- Zajednica u Kamerunu bila je daleko raznolikija, zauzimala je znatno veći morfološki volumen koji je korespondirao s većom raznolikošću ekoloških uloga koje u tom području igraju šišmiši. Pored malih kukcojednih vrsta, ovdje su bile prisutne i vrste koje se hrane voćem, nektarom, ribama, te velike predatorske vrste koje se hrane drugim šišmišima.
- Dakle, morfološki se prostor povećavao u direktnoj proporciji s brojem vrsta



Negativni odnos distribucija

Brojne su studije koristile obrazac distribucije vrsta kao važan dokaz interspecijske kompeticije. Ukoliko dvije vrste pokazuju negativnu distribuciju (tamo gdje je prisutna jedna vrsta nema druge vrste) to može značiti da su njihove potrebe vrlo slične (ekološke niše im nisu dovoljno različite), pa dolazi do kompeticijskog isključenja



Studija dviju ekološki sličnih vrsta kukavica na Bizmarkovom arhipelagu duž obale Nove Gvineje pokazala je da su one imale uzajamno isključivu distribuciju. Na svakom je otoku bila uvijek prisutna samo jedna vrsta (ili nijedna), a nikada obje.

Neutralni model i nul hipoteza

- Teorija kompeticije predviđa postojanje ograničenja sličnosti između kompeticijskih vrsta, što bi trebalo značiti da ukoliko kompeticija ima snažnu ulogu u modeliranju strukture zajednica tada bi njen utjecaj trebao biti očit u odnosima niša između koegzistirajućih vrsta. To znači da bi vrste s vrlo sličnim nišama trebale isključivati jedna drugu, tako da bi se njihove distribucije trebale razlikovati više nego što bi se to moglo očekivati
- Ova se pretpostavka može testirati na način da se stvarne prirodne zajednice usporede s “**neutralnim modelima**”, modelima zajednica koji zadržavaju glavne osobine stvarnih zajednica, ali su iz njih isključene posljedice bioloških interakcija
- Ti su modeli pokušaj da se prati jedan daleko općenitiji pristup u znanstvenim istraživanjima, a to je konstruiranje i testiranje “**nul hipoteze**” koja u ovom slučaju kaže da se struktura prirodnih zajednica ne razlikuju od slučajne, što znači da kompeticija nije imala značajan utjecaj. Ukoliko se stvarni podaci značajno razlikuju od nul hipoteze, tada je treba odbaciti, što znači da je istraživani fenomen (kompeticija) imao značajan utjecaj

Ukoliko kompeticija utječe na strukturu zajednice za očekivati je da će vrste u prirodnim zajednicama biti jednolikije razmaknute u prostoru niše zajednice od slučajnih nul-zajednica

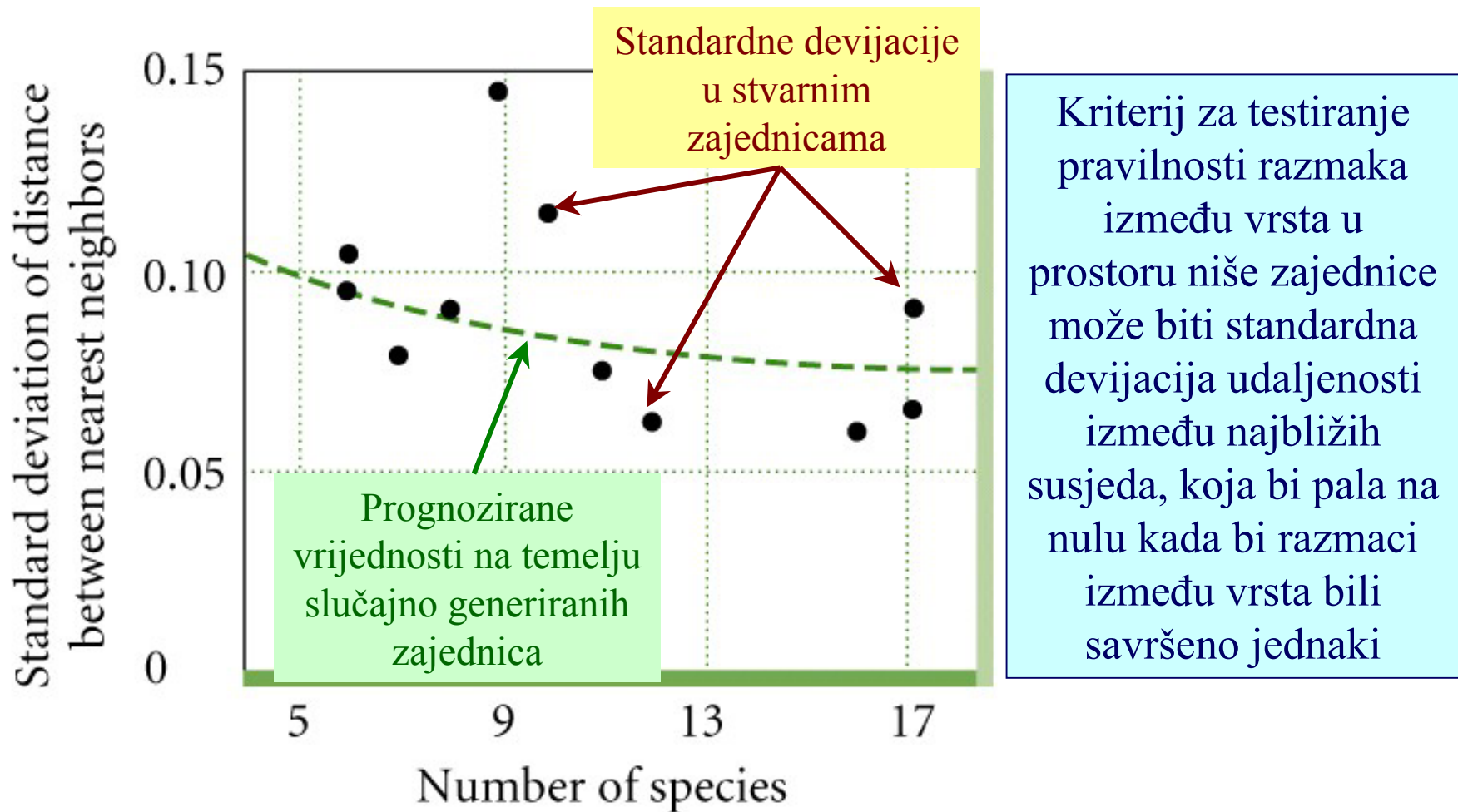


Pravilan razmak vrsta duž jedne dimenzije niše ukazuje na važnu ulogu kompeticije

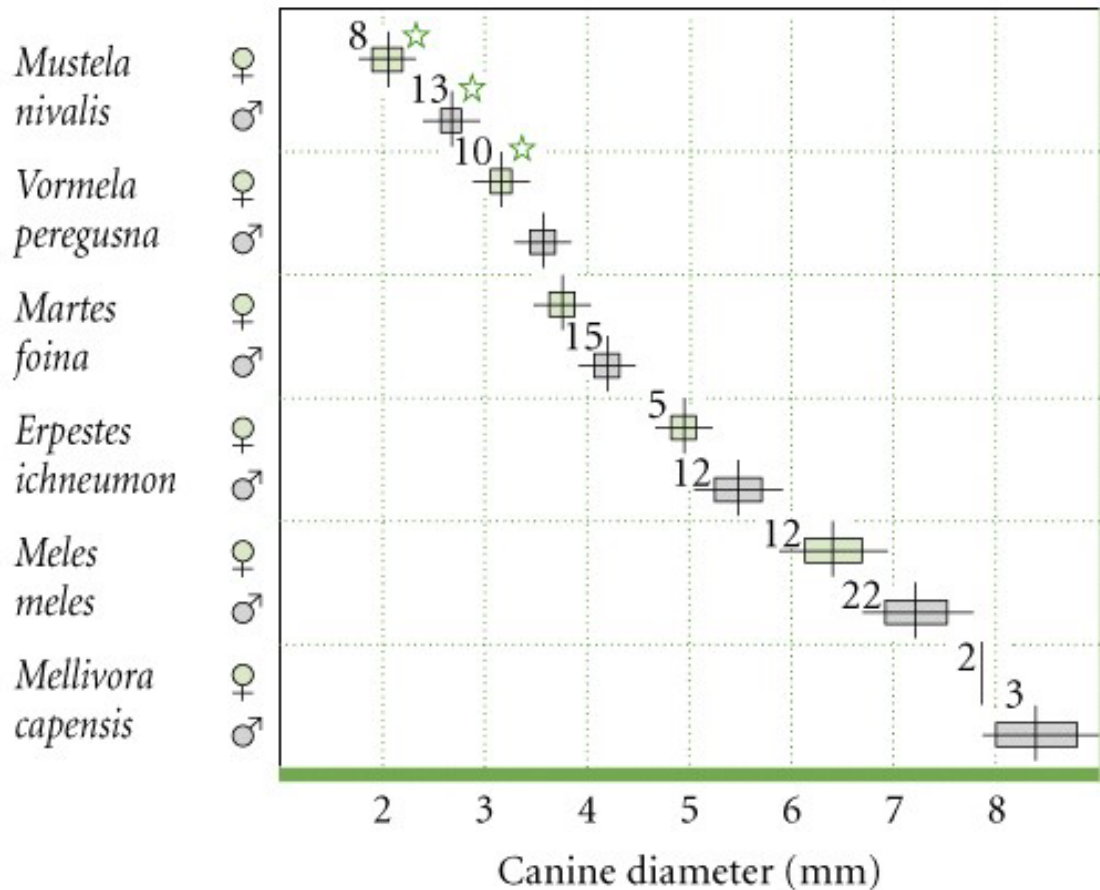


Ukoliko položaj vrsta u zajednici nije bio pod utjecajem kompeticije, tada će raspored vrsta u prostoru niše zajednice biti slučajan (slagat će se s “nul hipotezom”)

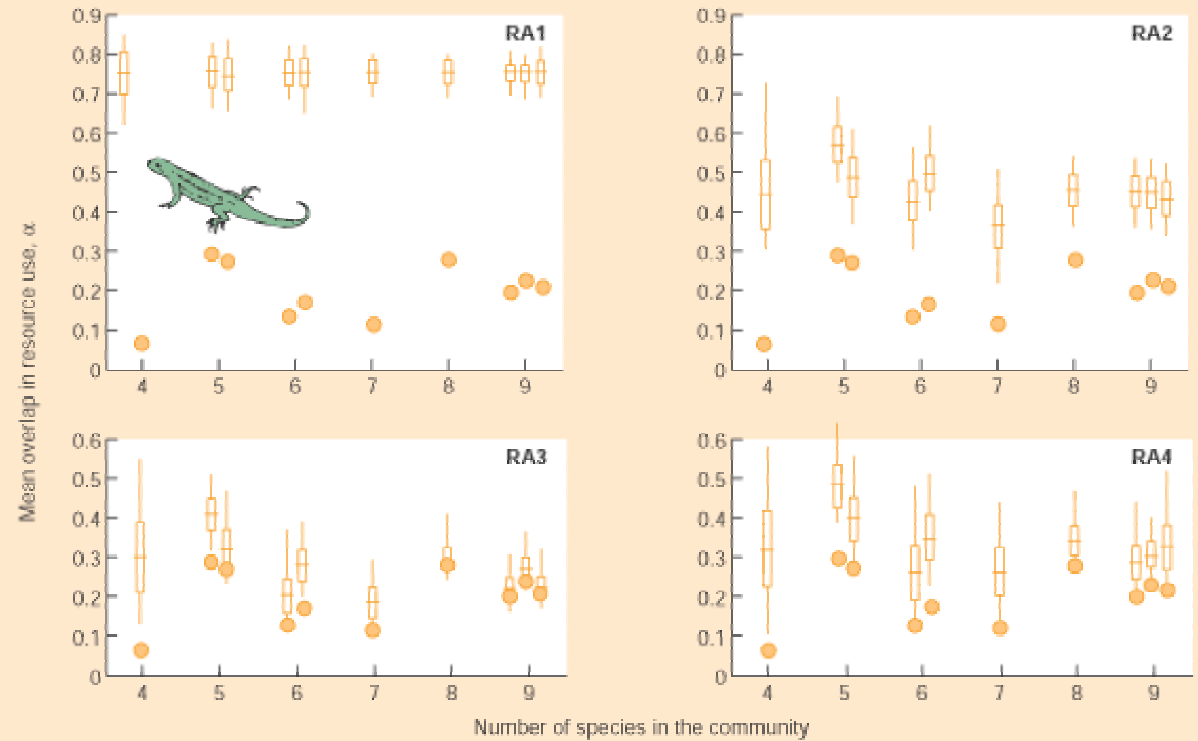
Slučajnost distribucija vrsta se može testirati statistički. Brojne su studije koje nisu uspjele dokazati postojanje neslučajnih (pravilno razmaknutih) distribucija vrsta, ali ima i studija koje su to uspjele dokazati.



Istraživanje razmaka ptica u morfološkom prostoru niše pokazalo je da se ove zajednice ptica nisu statistički značajno razlikovale od slučajno generiranih zajednice; dakle, morfološka razmaknutost između vrsta ne ukazuje na utjecaj kompeticije



Studija u kojoj je istraživana morfološki razmak vrsta u zajednici koji se temeljio na promjeru očnjaka kod različitih vrsta iz porodica lasica i tvorova ukazala je na vrlo pravilan razmak između vrsta koji sugerira važnu ulogu kompeticije u oblikovanju strukture i raznolikosti zajednice



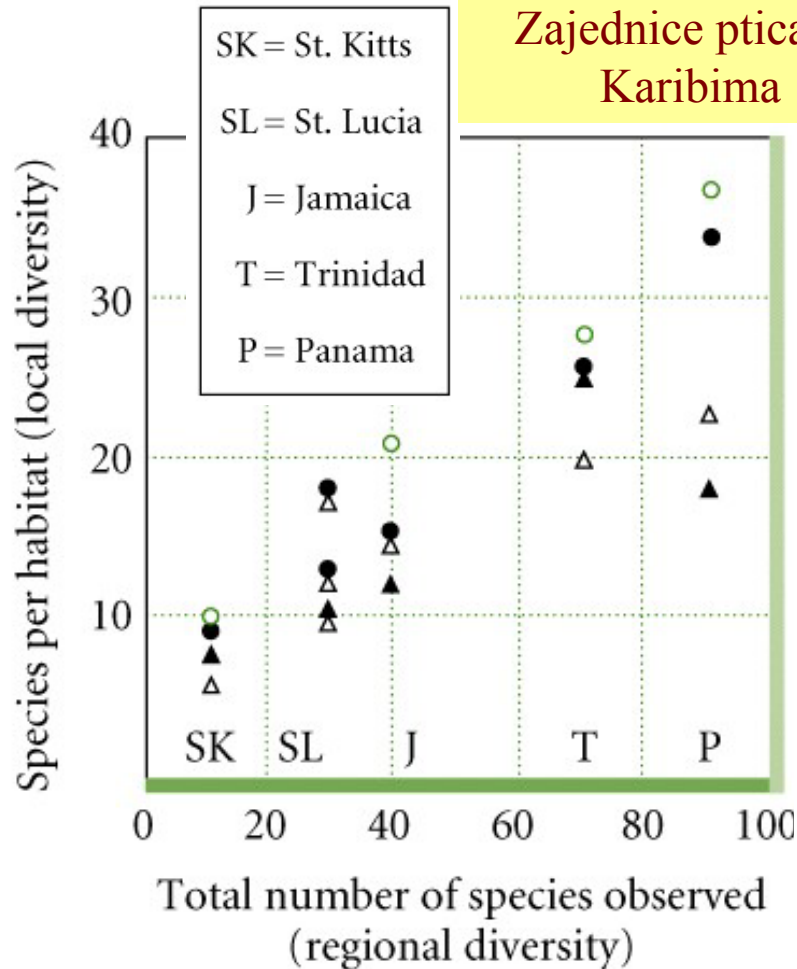
Preklapanje niša prehrane u zajednicama pustinjskih guštera jugozapadne Amerike bilo je znatno manje u odnosu na slučajno generirane zajednice. To navodi na zaključak da je pod utjecajem kompeticije došlo do veće specijalizacije u prehrani i diferencijacije niša.

Jesu li lokalne zajednice zasićene vrstama?

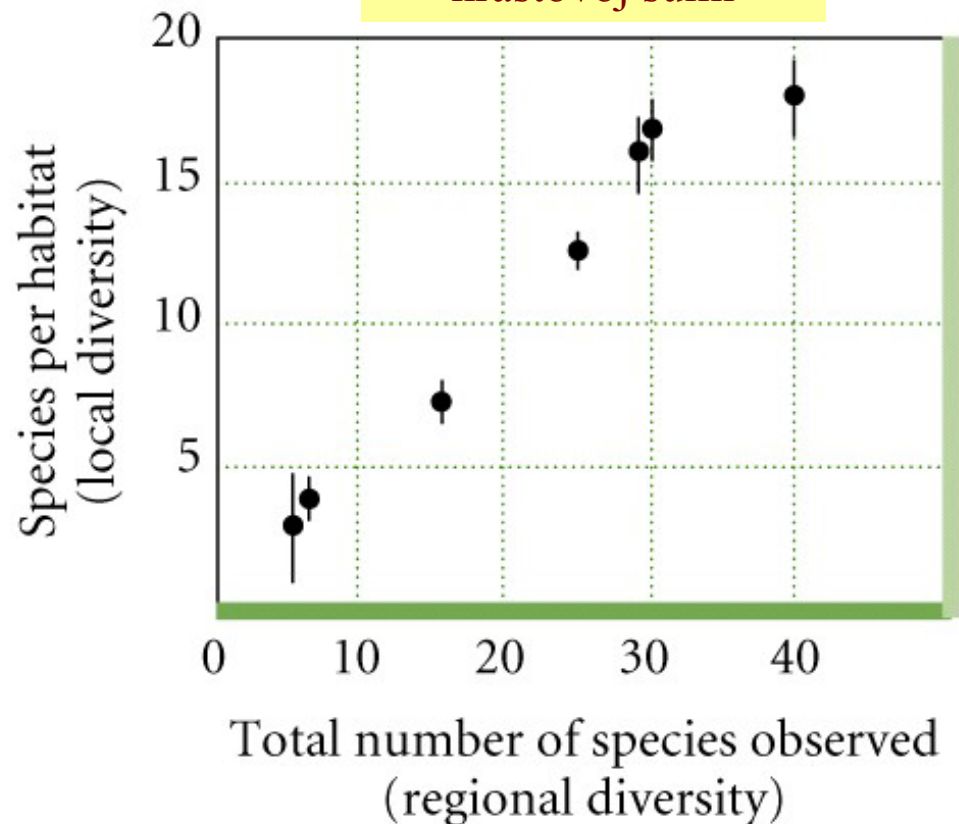
- Da li vrste popunjavaju ekološki prostor u zajednicama do nekog fiksnog kapaciteta koji je određen njihovim lokalnim interakcijama?
- Ukoliko “pakovanje” vrsta dostiže zasićenje lokalno, moglo bi se očekivati da lokalna raznolikost sličnih staništa bude neovisna o regionalnoj raznolikosti
- To se može testirati tako da se prikaže odnos između lokalne i regionalne raznolikosti

Analize zajednica dale su različite rezultate?

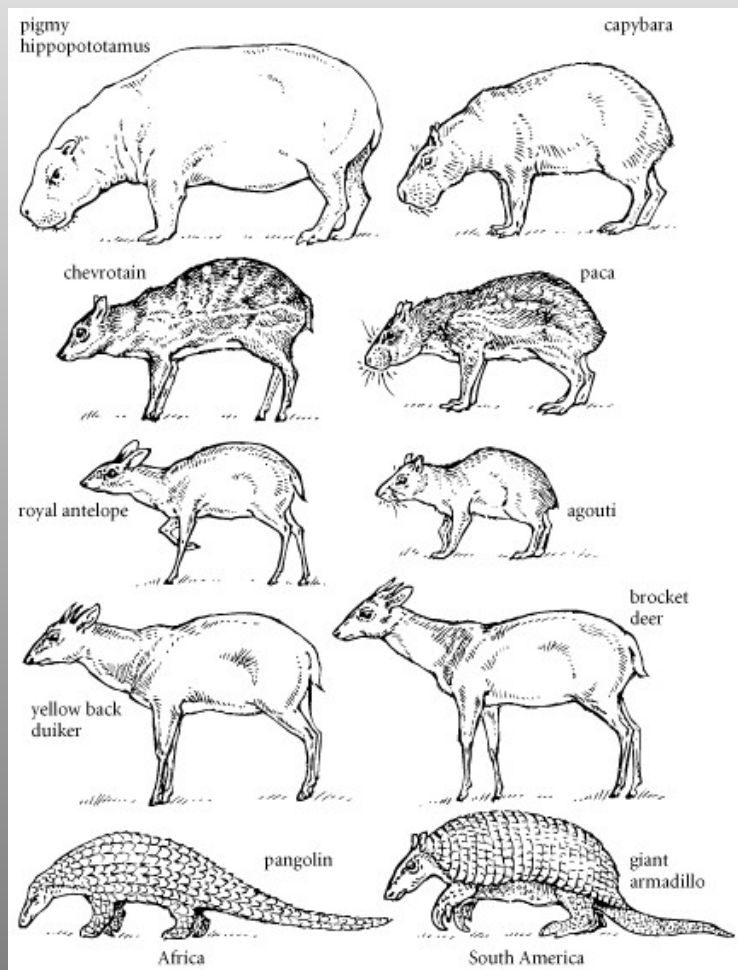
Zajednice ptica na
Karibima



Zajednice osa u
hrastovoj šumi



Je li struktura zajednica konvergentna?

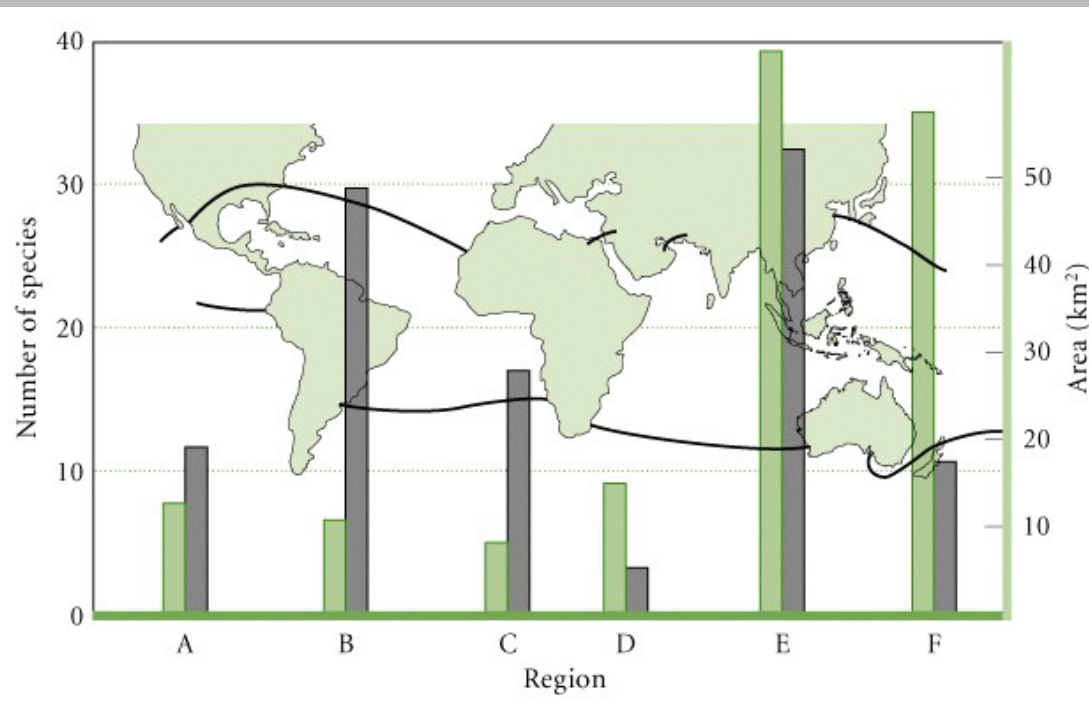


Kao što kod biljaka i životinja koje žive u sličnim staništima, ali različitim regijama postoji sličnost (konvergencija) u njihovom izgledu i funkcijama, tako se smatralo da bi i zajednice mogle pokazivati slično svojstvo

Ideja o konvergentnosti zajednica podrazumijeva da bi zajednice koje se nalaze u sličnim fizičkim uvjetima okoliša trebale imati sličan broj vrsta bez obzira na geografski položaj i povijest tih staništa

Ipak, brojni su primjeri koji ne podupiru ideju o konvergentnosti zajednica. Na primjer, tropske kišne šume Malezije imaju veću raznolikost vrsta u odnosu na slične šume u Južnoj Americi i Africi. Mediteranske biljne zajednice u Izraelu imaju 4 puta više biljnih vrsta u usporedbi sa sličnim zajednicama u Kaliforniji

Zapadne mangrove
(Afrika i Amerika) sadrže
daleko manji broj biljnih
vrsta u odnosu na istočne
mangrove (Malezija i
Indonezija)



Broj vrsta

Površina

Primjeri nekonvergentnosti zajednica, kao i nedostatak konzistentnih dokaza za lokalno zasićenje zajednica sugeriraju da regionalno/povijesni procesi mogu imati veliku ulogu u stvaranju i održavanju raznolikosti vrsta

NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI



POREMEĆAJ

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

Općenite posljedice mogu biti otvaranje prostora ili oslobađanje resursa.

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

NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

POREMEĆAJI I RAZNOLIKOST ZAJEDNICA

- Raznolikost se u prirodi može objasniti podjelom resursa između vrsta koje se za te resurse takmiče. Kompeticija za resurse može završiti isključenjem nekih vrsta (slabijih kompetitora) što bi vodilo k smanjenju biološke raznolikosti.
- Međutim, brojne su situacije kada poremećaji u okolišu (požari, oluje, suše, jake hladnoće, poplave, predatori, paraziti itd) mogu smanjiti populacije do razine kada resursi prestaju biti ograničavajući pa i kompeticija između vrsta prestaje
- S druge strane, poremećaji mogu stvoriti prostornu i vremensku heterogenost okoliša (nikada jedna godina nije jednaka sljedećoj, niti je jedan cm^2 tla jednak susjednom cm^2) koja će ponovo rezultirati time da princip kompeticijskog isključenja neće funkcionirati

NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

PREDACIJA

**POREMEĆAJI U
OKOLIŠU**

NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI



PREDACIJA I RAZNOLIKOST

“Koezgistencija
posredovana
izrabljivačem”

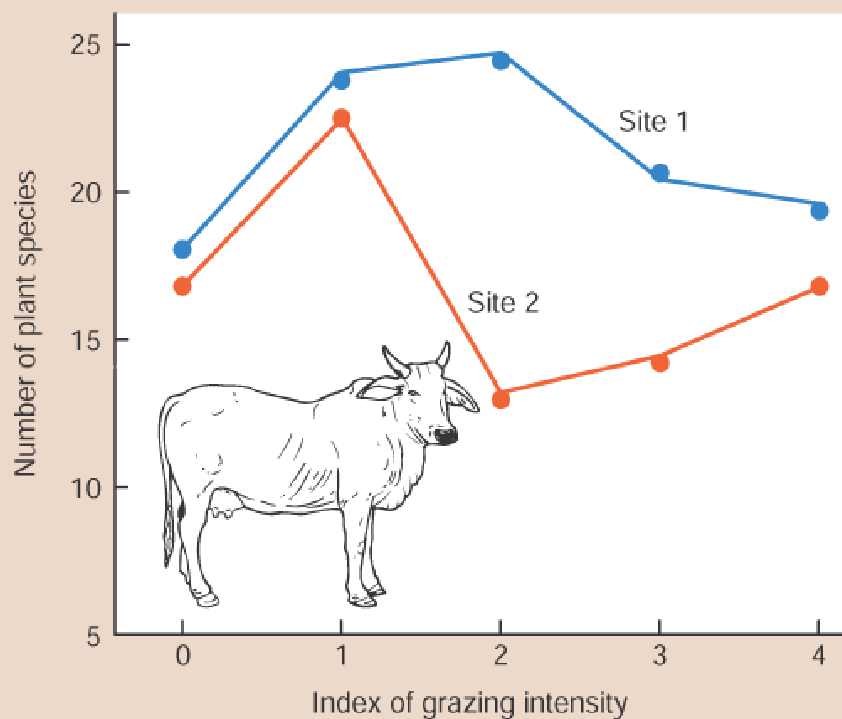
“Hipoteza
pritiska
štetočina”

“Koegzistencija posredovana izrabljivačem”

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

“Koegzistencija posredovana izrabljivačem”

1. UTJECAJ HERBIVORA

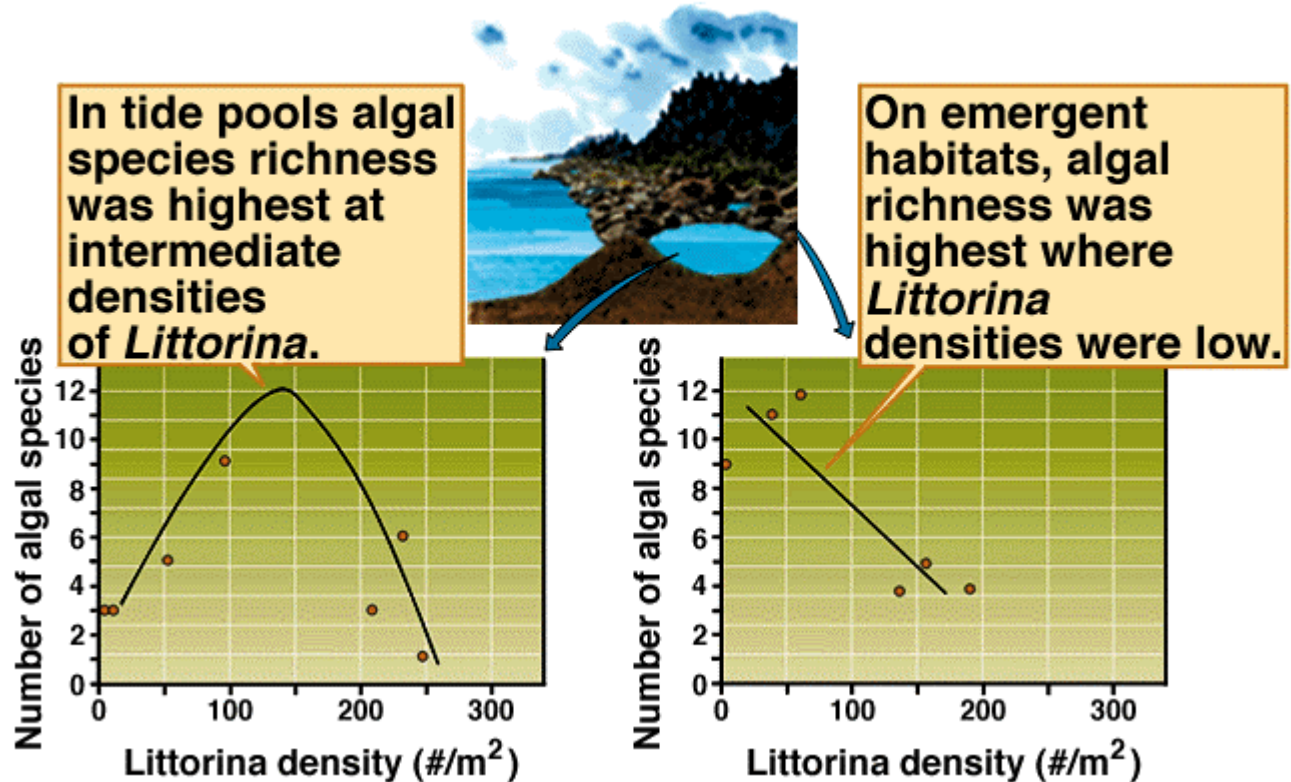


Darwin (1859) je bio prvi koji je zabilježio da košenje tratinje održava veću raznolikost biljnih vrsta u odnosu na tratinu koja nije košena

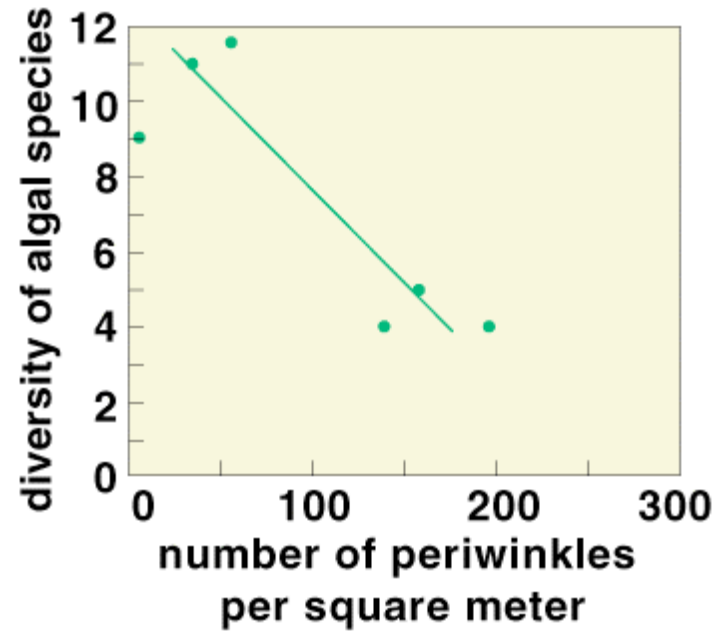
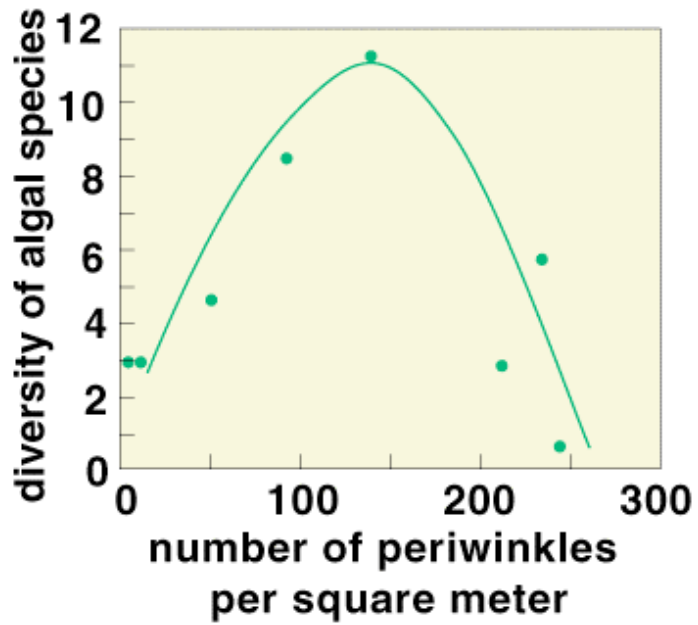
Pašnja od strane herbivora povećava raznolikost biljnih vrsta. Kada je intezitet pašnje slab ili je uopće nema nekoliko dominantnih biljaka eliminira slabije kompetitore. Kada je pašnja preintezivna to također smanjuje raznolikost biljnih vrsta, jer one bivaju eliminirane od strane herbivora. Pokazalo se da je raznolikost biljnih vrsta najveća kada je intezitet pašnje bio umjeren.

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

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



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



© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP



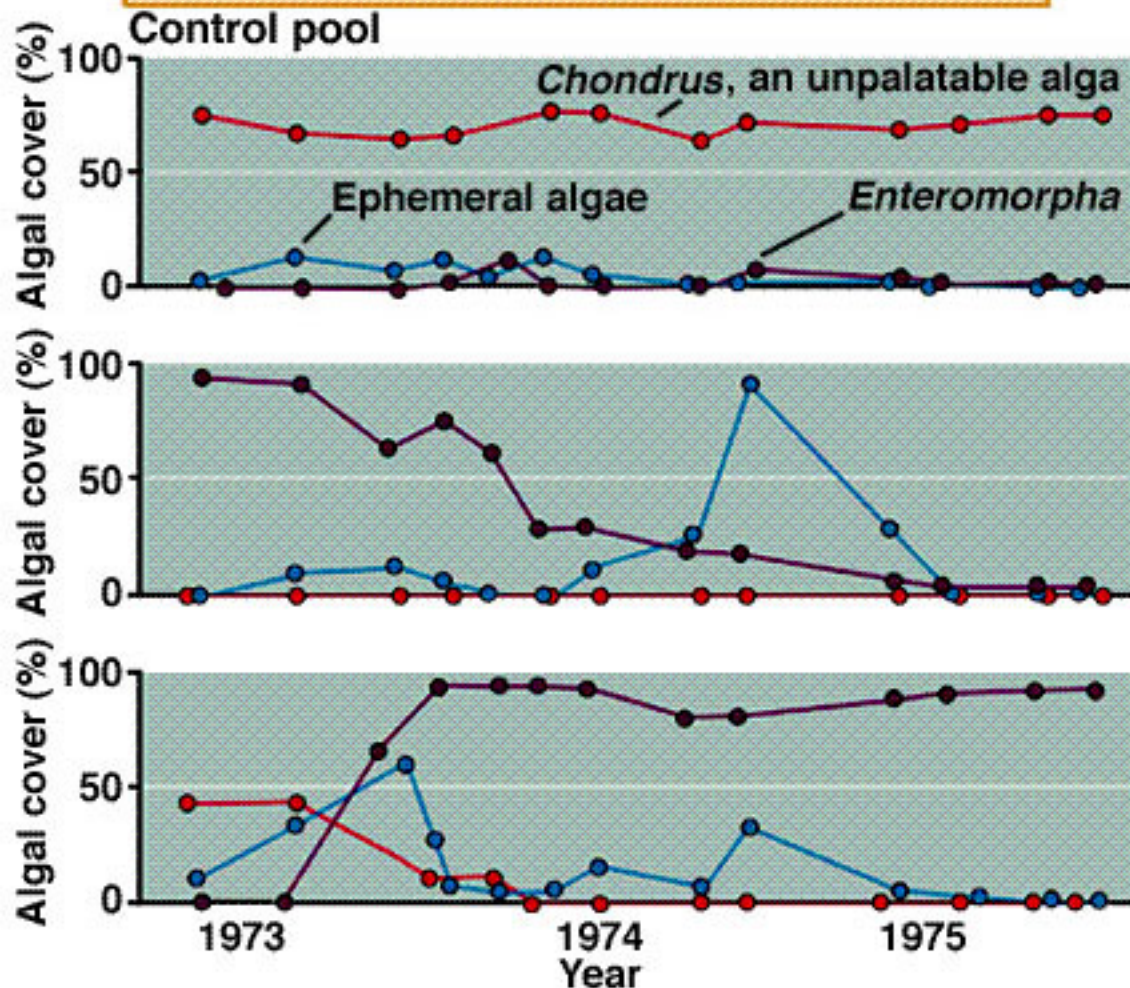
© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP



© 2000 Wadsworth Publishing Company/ITP

Snails & Algae in Tide Pools

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



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

Dodatkom pužića
gustoća alge iz roda
Enteromorpha
značajno se smanjila

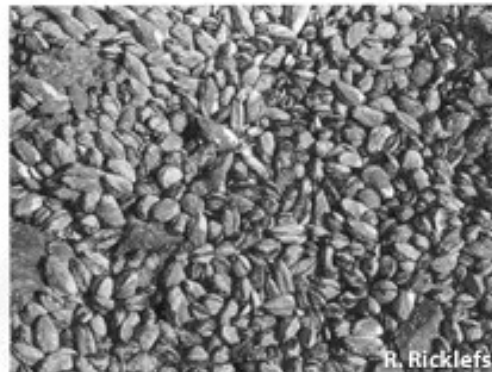
Uklanjanjem pužića
iz lokvice, gustoća
alge iz roda
Enteromorpha
ponovo se povećala

“Koezistencija posredovana izrabljivačem”

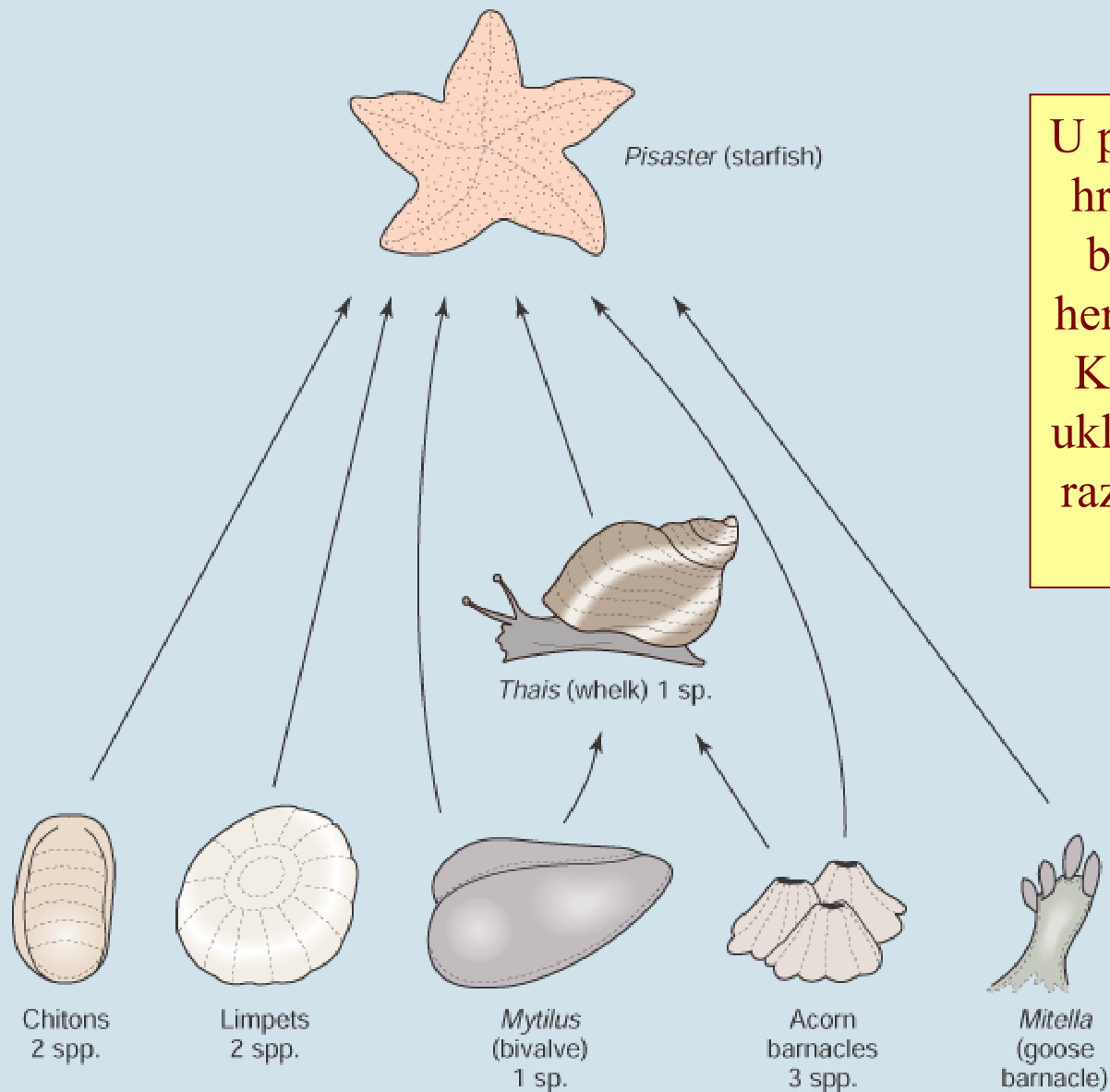
2. UTJECAJ KARNIVORA



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



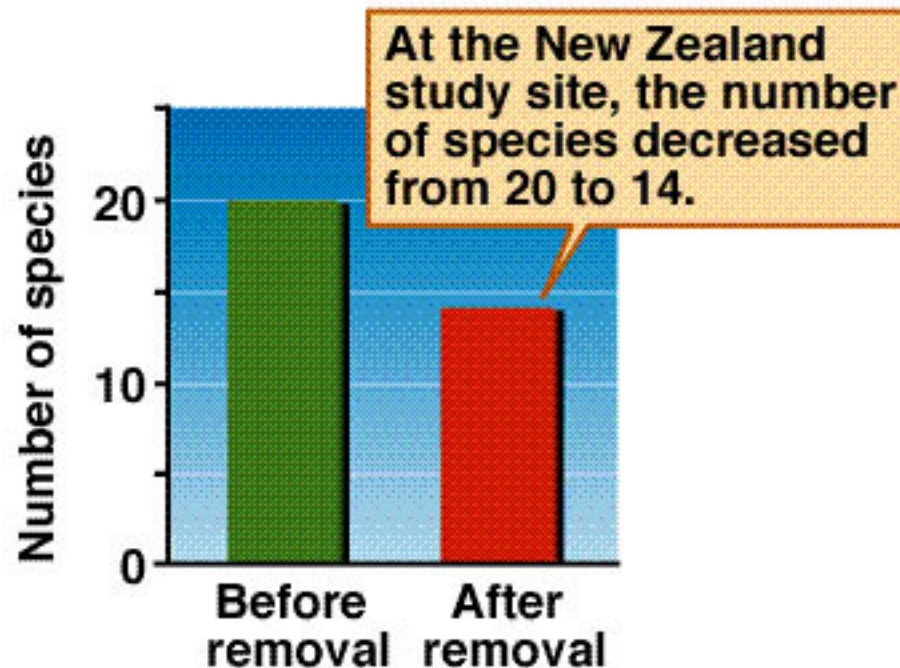
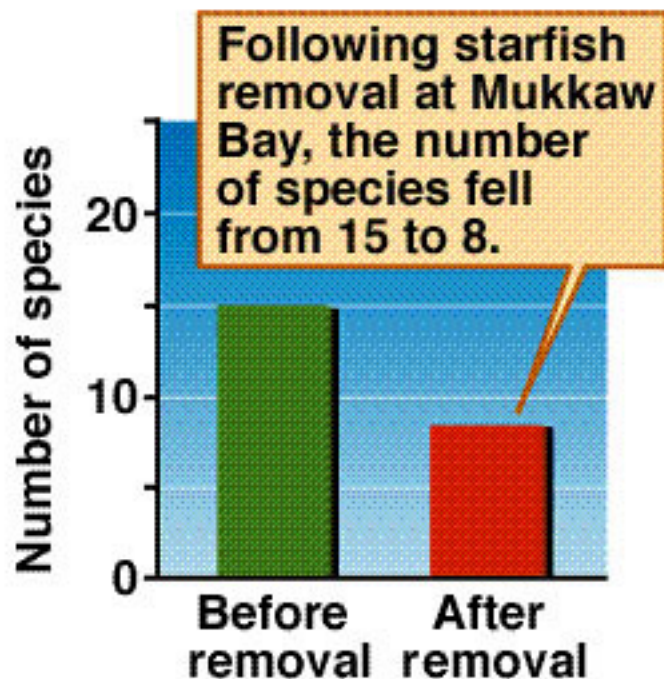
Paine (1966) je proveo eksperiment na obalama države Washington u kojem je pratio utjecaj predatorske zvjezdače na raznolikost vrsta herbivornih organizama. Uklanjanje zvjezdače imalo je dramatične posljedice



U prisustvu zvjezdače na hridinastim je obalama bilo prisutno 15 vrsta herbivornih organizama. Kada je zvjezdača bila uklonjena, broj vrsta je u razdoblju od 15 mjeseci pao na 8

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

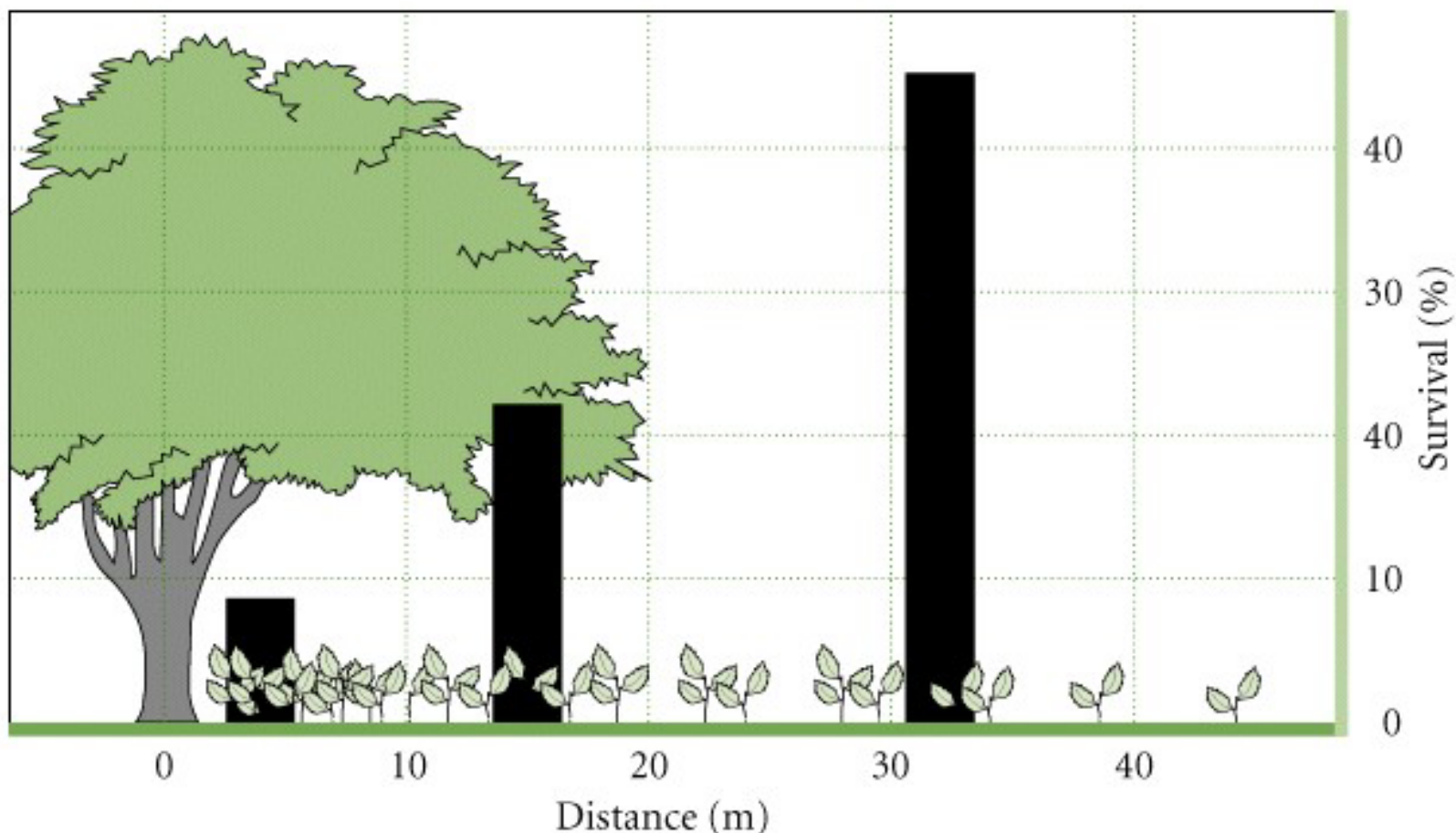
Removing a starfish acting as a top predator in intertidal food webs reduced the number of species both in Mukkaw Bay, Washington, and New Zealand.



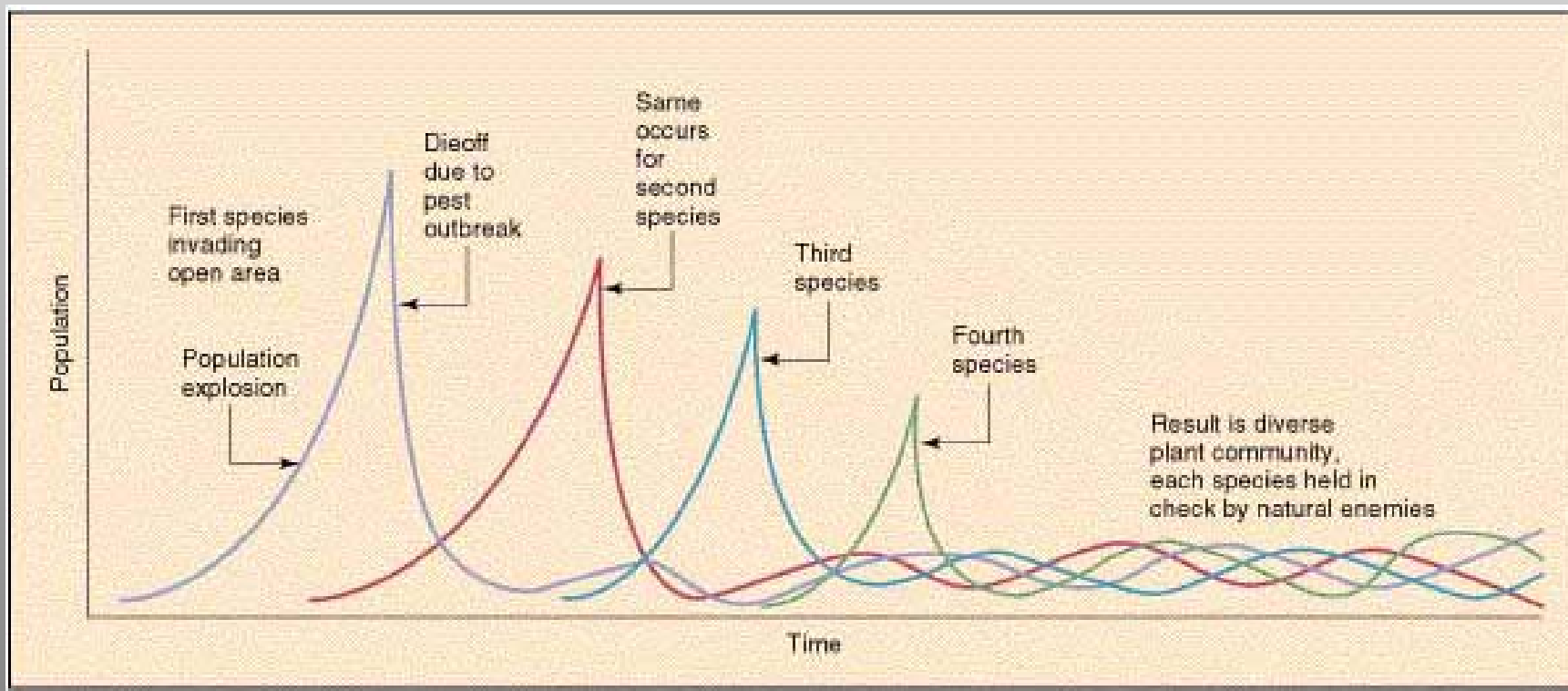
“Hipoteza pritiska štetočina”

- Brojni su pokušaji da se biljne vrste održavaju u monokulturi završile neuspjehom, a razlog je bio pustošenje od strane štetočina
- Hipoteza koja sugerira da pritisak štetočina pridonosi većoj raznolikosti vrsta naziva se **“hipoteza pritiska štetočina”**
- Jedna od pretpostavki ove hipoteze je ta da sadnice imaju veće izgleda za uspjeh ukoliko kliju na većoj udaljenosti od odrasle biljke svoje vrste, nego u njenoj blizini. Naime odrasle biljke mogu pružati gostoprimstvo populacijama specijaliziranih herbivora i patogeni koji onda lako napadaju sadnice koje su proklijale u blizini
- Ključna ideja “hipoteze pritiska štetočina” je ta da je sama abundancija vrsta, više nego njihova kvaliteta kao hrane, to što ih čini ranjivijima na predaciju (**“selekcija plijena ovisna o frekvenciji”**). Konzumenti lako pronalaze abundantne vrste i njima se hrane tako efikasno da reduciraju njihove populacije i tako omogućavaju manje čestim vrstama da rastu

“Hipoteza pritiska štetočina” sugerira da je gustoća sadnica najveća u blizini roditeljskog stabla, ali se preživljavanje tih sadnica povećava s udaljenošću od roditeljskog stabla zbog toga što će herbivori biti daleko brojniji među gusto izraslim sadnicama u blizini odrasle biljke



Prva vrsta koja kolonizira novo stanište doživljava eksploziju populacije nakon čega slijedi eksplozije populacije štetočina. To se ponavlja sa svim sljedećim vrstama. Krajnji rezultat je raznolika zajednica biljnih vrsta u kojoj je svaka od vrsta kontrolirana aktivnošću štetočina



NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

POREMEĆAJI U OKOLIŠU

Modeli zatvorenih sustava

Modeli zatvorenih sustava pretpostavljaju da će rezultat kompeticije biti u skladu s Lotka-Volterrinim jednadžbama, tj. svaki će se nestanak vrsta dogoditi jednom i zauvijek. Svi do sada spomenuti ravnotežni modeli regulacije biološke raznolikosti pripadaju upravo modelima zatvorenih sustava.

Modeli otvorenih sustava

Međutim, vrlo se često stvarne zajednice u prirodi mogu bolje opisati kao otvoreni sustavi koji se sastoje od mozaika manjih dijelova unutar kojih se događaju interakcije, ali između kojih dolazi do migracija pa svaki nestanak vrste u jednom dijelu staništa ne mora nužno biti konačan (uvijek postoji mogućnost rekolonizacije s drugih dijelova staništa)

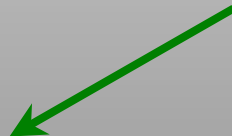
NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI



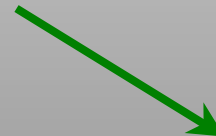
POREMEĆAJI U OKOLIŠU



Modeli zatvorenih sustava



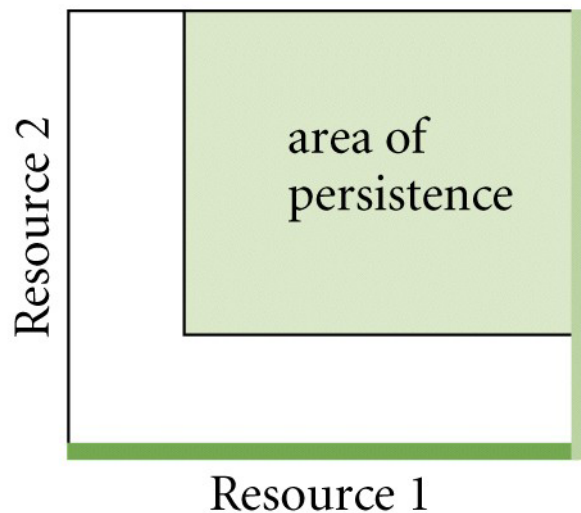
“Teorija vremenske
heterogenosti okoliša”



“Efekt pohrane
(skladištenja)”

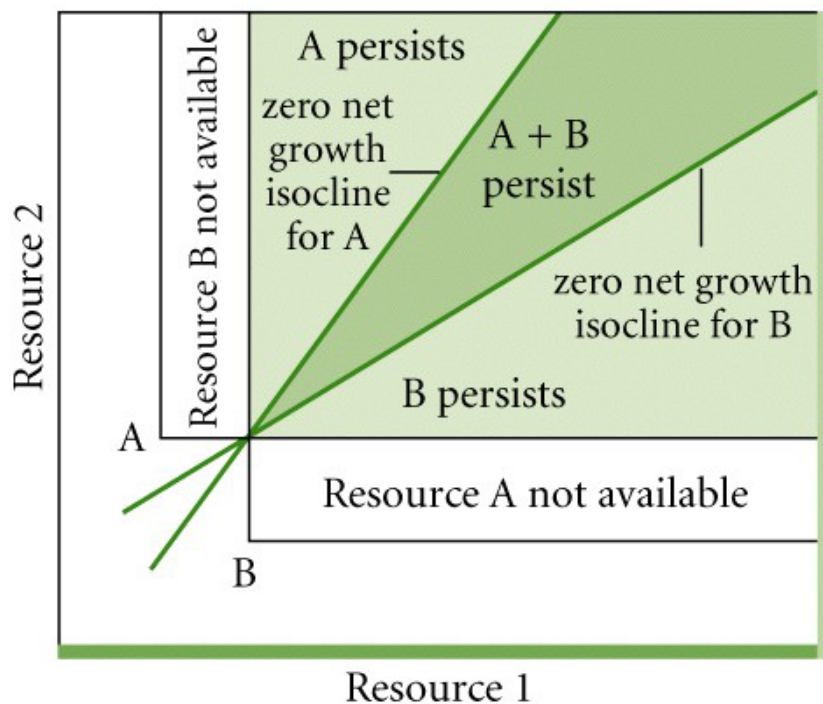
“Teorija vremenske heterogenosti okoliša”

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



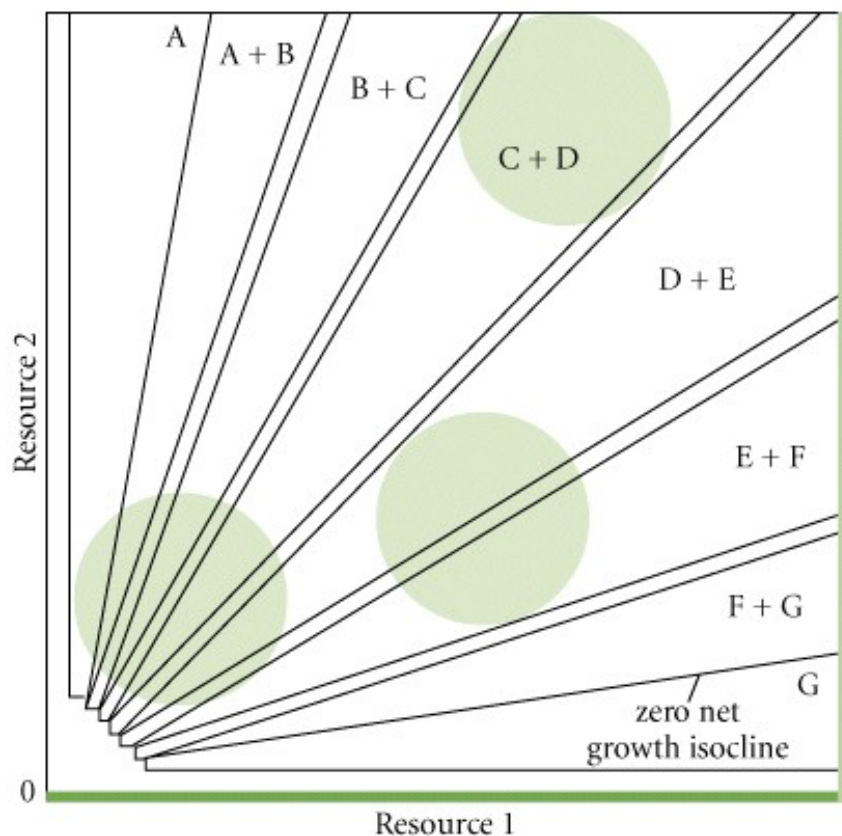
David Tilman je predložio potencijalno objašnjenje za “paradoks planktona” koje se temelji na njegovom modelu kompeticije između konzumenata

U odsustvu kompeticije vrsta može opstati u uvjetima kada su koncentracije resursa iznad kritične razine



Kada je prisutna kompeticija, površina grafa unutar koje svaka od vrsta može opstati se smanjuje na uži segment

Staništa s nižom ukupnom količinom resursa mogu podržati veći broj vrsta, pod uvjetom da je apsolutni raspon resursa usporediv između staništa



Unutar svakog geografskog područja, heterogenost uvjeta (razina resursa) se može prikazati kao zatvorena površina superponirana na graf razine resursa. Vrste čije granice opstanka padaju unutar dane površine mogu koegzistirati. Može se uočiti da kod niske razine resursa dani raspon heterogenosti okoliša (zeleni krugovi) presjecaju površine opstanka većeg broja vrsta, nego sličan raspon heterogenosti okoliša kod visoke razine resursa.

“Efekt pohrane (skladištenja)”

- Fenomen poznat pod nazivom **“efekt pohrane ili skladištenja”** (Warner i Chesson, 1985; Chesson, 1990) predstavlja situaciju koja je vrlo slična onoj koju je za planktonske zajednice opisao Hutchinson
- Promjenjivi uvjeti u okolišu samo su povremeno povoljni za reprodukciju dugo-živućih organizama, pa se ostvareni rezultati tijekom povoljnih razdoblja pohranjuju u formi odraslih jedinki ili trajnih stadija (ciste, spore, sjemenke itd.) dok uvjeti ponovo ne postanu povoljni
- Da bi “efekt pohrane” mogao rezultirati većim bogatstvom vrsta moraju biti zadovoljena dva uvjeta:
 - 1. Okoliš mora varirati na takav način da se za svaku vrstu moraju izmjenjivati povoljni i nepovoljni uvjeti, pri čemu uvjeti koji su povoljni za jednu vrstu moraju biti nepovoljni za drugu
 - 2. Organizmi moraju biti dugo-živući (bilo u obliku odraslih jedinki ili trajnih stadija) kako bi mogli izdržati razdoblja nepovoljnih uvjeta
- “Efekt pohrane” će bolje funkcionirati ukoliko između odraslih jedinki nema jake kompeticije
- “Efekt pohrane” može uspješno objasniti visoku raznolikost jednogodišnjih pustinjskih biljaka (dugoživuće sjemenke), zooplanktona (jaja koja ulaze u dijapauzu), kao i mnogih drugih dugoživućih organizama

NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI



POREMEĆAJI U OKOLIŠU



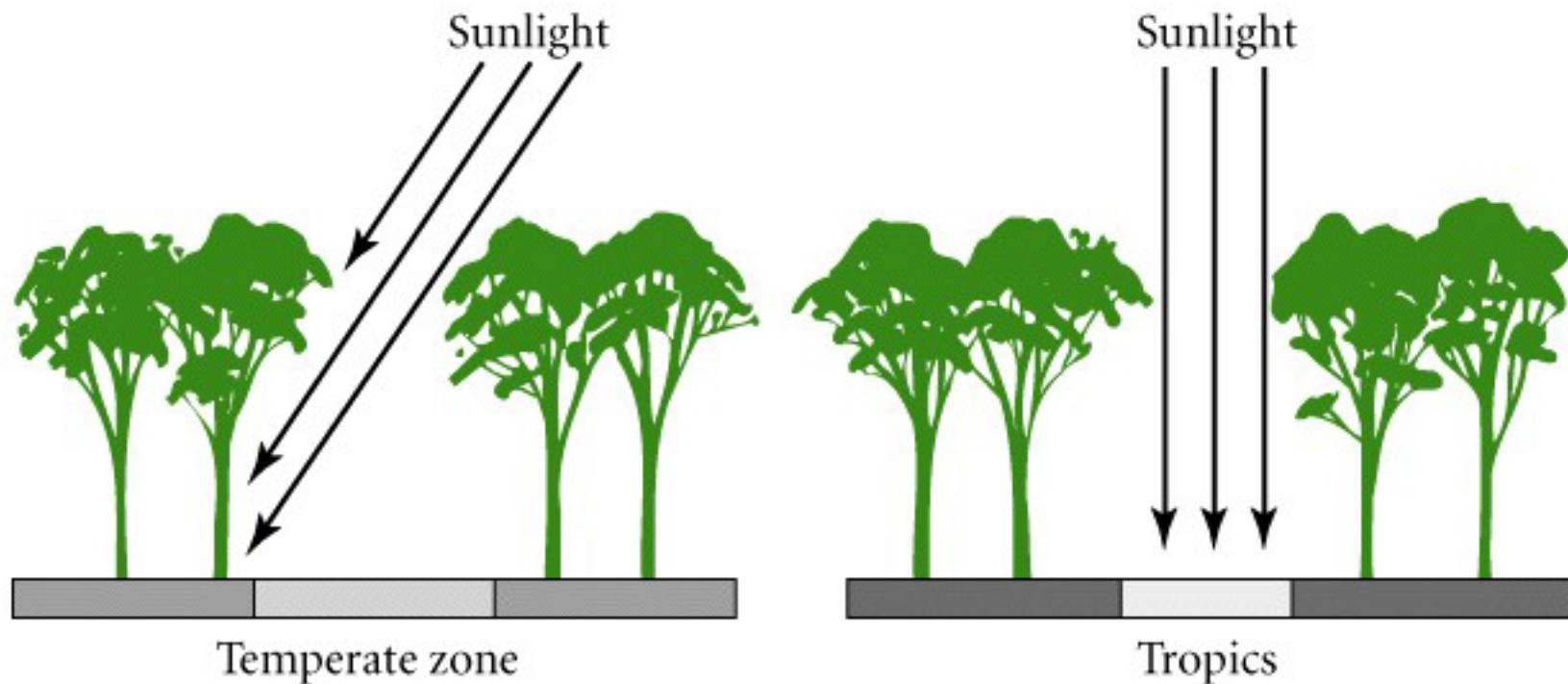
Modeli otvorenih sustava



“Koncept dinamike malih
površina”

“Koncept dinamike malih površina”

- Poremećaji koji otvaraju nove prostore su česti u svim tipovima staništa. U šumama se to događa pod utjecajem vjetra, munja i požara, potresa, slonova, drvosječa ili jednostavno kao posljedica umiranja stabala zbog bolesti ili starosti. U zajednicama travnjaka novi se prostori otvaraju kao posljedica mraza, životinja koje buše tlo, pašnje, te stopala i izmeta velikih herbivora. Na obalama i koraljnim grebenima poremećaje izazivaju valovi, oluje, uragani, brodovi, ronci i predatori. Novootvoreni prostori daju šansu za kolonizaciju inferiornih kompetitora. Uloga fizičkih poremećaja u okolišu identična je ulozi predatora u modelu “koegzistencije posredovane izrabljivačima”
- Imajući ovo na umu, model “dinamike malih površina” promatra zajednicu kao otvoren sustav koji se sastoji od brojnih malih dijelova koji se koloniziraju slučajno i između kojih se događaju migracije (čvrsta veza s konceptom metapopulacije)
- Bit “koncepta dinamike malih površina” sadržana je u ideji da stopa obnavljanja populacije u danom dijelu staništa ne mora biti povezana s fekunditetom populacije koja se trenutno nalazi u tom dijelu staništa



Primjer kako poremećaj koji otvara pukotinu u šumskom svodu stvara prolaznu heterogenost uvjeta u okolišu (intezitet svjetla, te temperatura i vlažnost tla) i stvara mozaični okoliš koji može podržati veći broj vrsta. Zbog okomitog upada sunčevih zraka, premećaj će u tropskim područjima stvoriti veći gradijent uvjeta u okolišu u odnosu na područja u umjerenim geografskim širinama

NERAVNOTEŽNI MODELI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

↓

“KONCEPT DINAMIKE MALIH POVRŠINA”

↙ ↘

**DOMINACIJOM
KONTROLIRANE ZAJEDNICE**

**UTEMELJITELJEM
KONTROLIRANE ZAJEDNICE**

↓

**“Hipoteza umjerenog
poremećaja”**

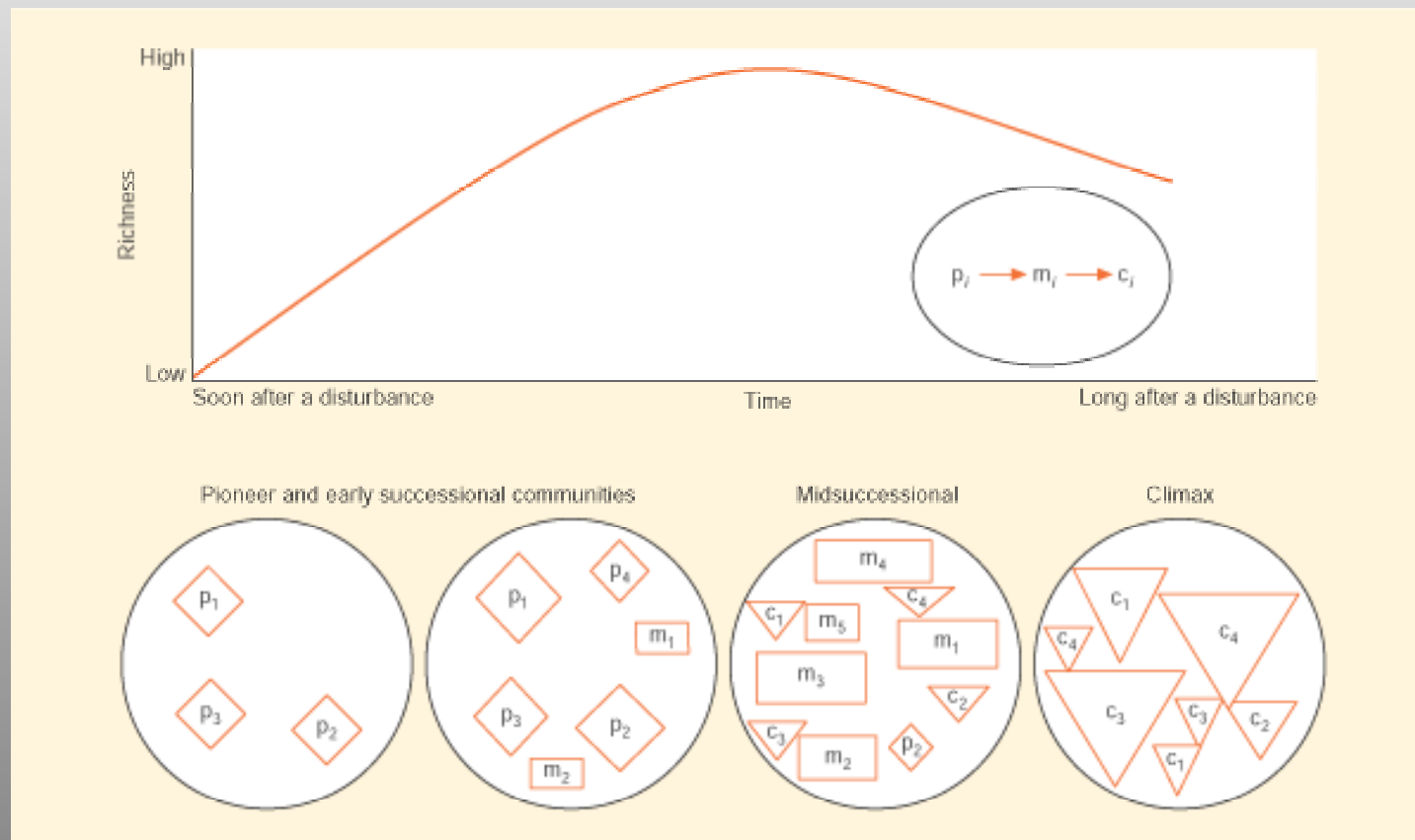
↓

**“Hipoteza lutrije”
ili
“Hipoteza slučajnog
pristupa”**

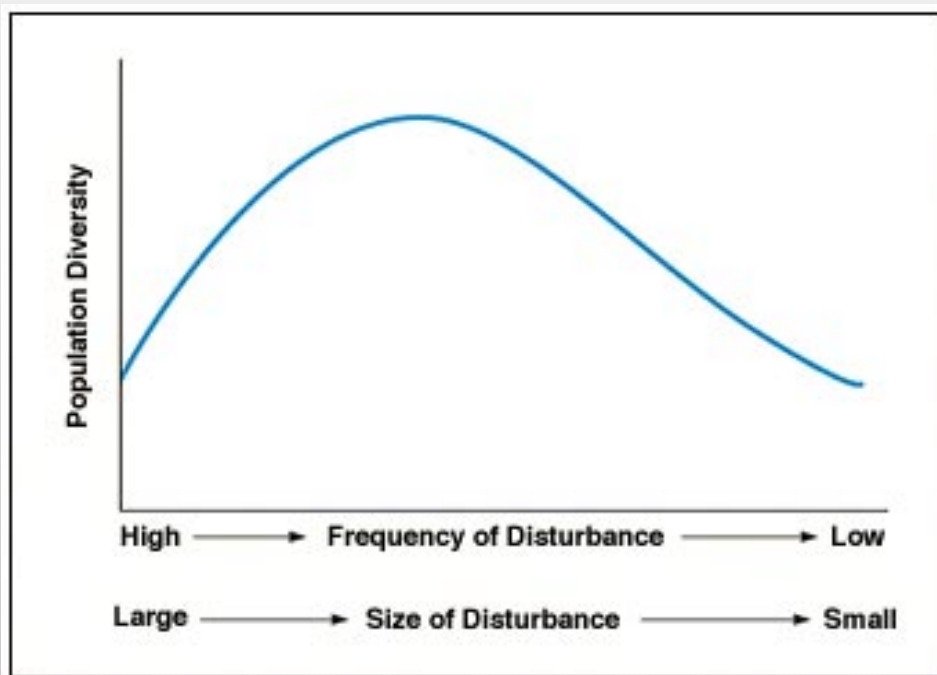
“Dominacijom kontrolirane zajednice”

- Koncept “**dominacijom kontroliranih zajednica**” prikladan je za zajednice u kojima su neke od vrsta izrazito kompeticijski superiorne u odnosu na druge, što znači da prvi kolonizator ne mora nužno održati svoje prisustvo u danom dijelu staništa
- Kompeticijsko isključenje vrsta događa se na lokalnoj razini, dok procesi imigracije omogućavaju ponovnu rekolonizaciju dijelova staništa
- U takvim uvjetima poremećaji koji otvaraju nove prostore (pukotine) u zajednicama vode k predvidljivim slijedovima vrsta koji podsjećaju na sukcesije
- Kada su poremećaji velikih razmjera i vremenski sinkronizirani tada čitavo područje istovremeno prolazi kroz istu sukcesiju vrsta. Međutim, mali poremećaji mogu stvoriti mozaično stanište koje kao rezultat daje zajednicu koja se u pojedinim dijelovima staništa nalazi u različitim stadijima sukcesije, što doprinosi većem ukupnom bogatstvu vrsta u zajednici
- Najznačajnija hipoteza koja objašnjava raznolikost vrsta u “dominacijom kontroliranim zajednicama” je “**hipoteza umjerenog poremećaja**”

Raznolikost vrsta tijekom mini sukcesije koja se događa između dva poremećaja



“Hipoteza umjerenog poremećaja”

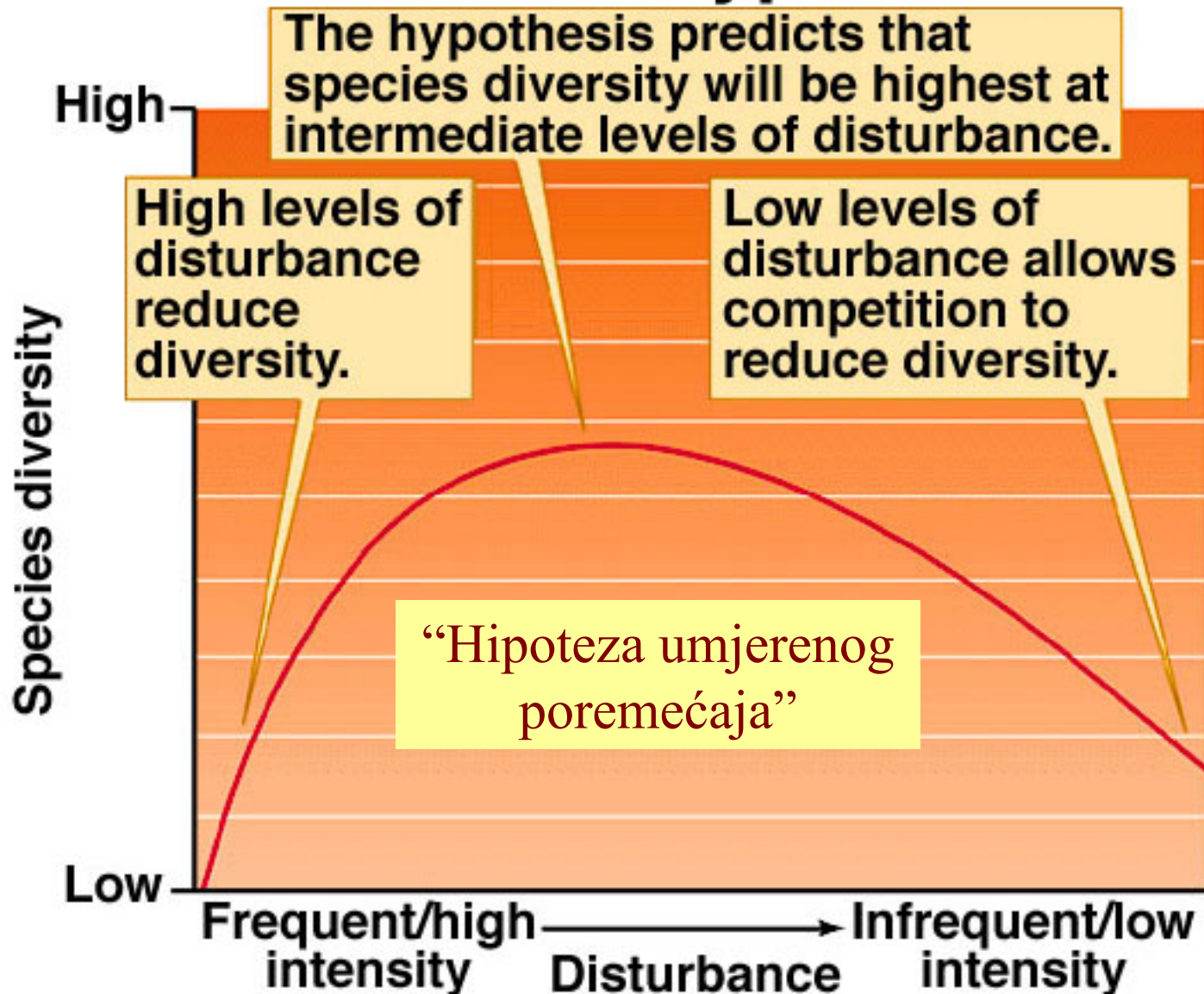


Utjecaji koje poremećaji imaju na zajednicu snažno ovise o intezitetu poremećaja, kao i o frekvenciji poremećaja (frekvenciji kojom se otvaraju pukotine ili slobodni prostori u staništu)

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

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

Disturbance Hypothesis

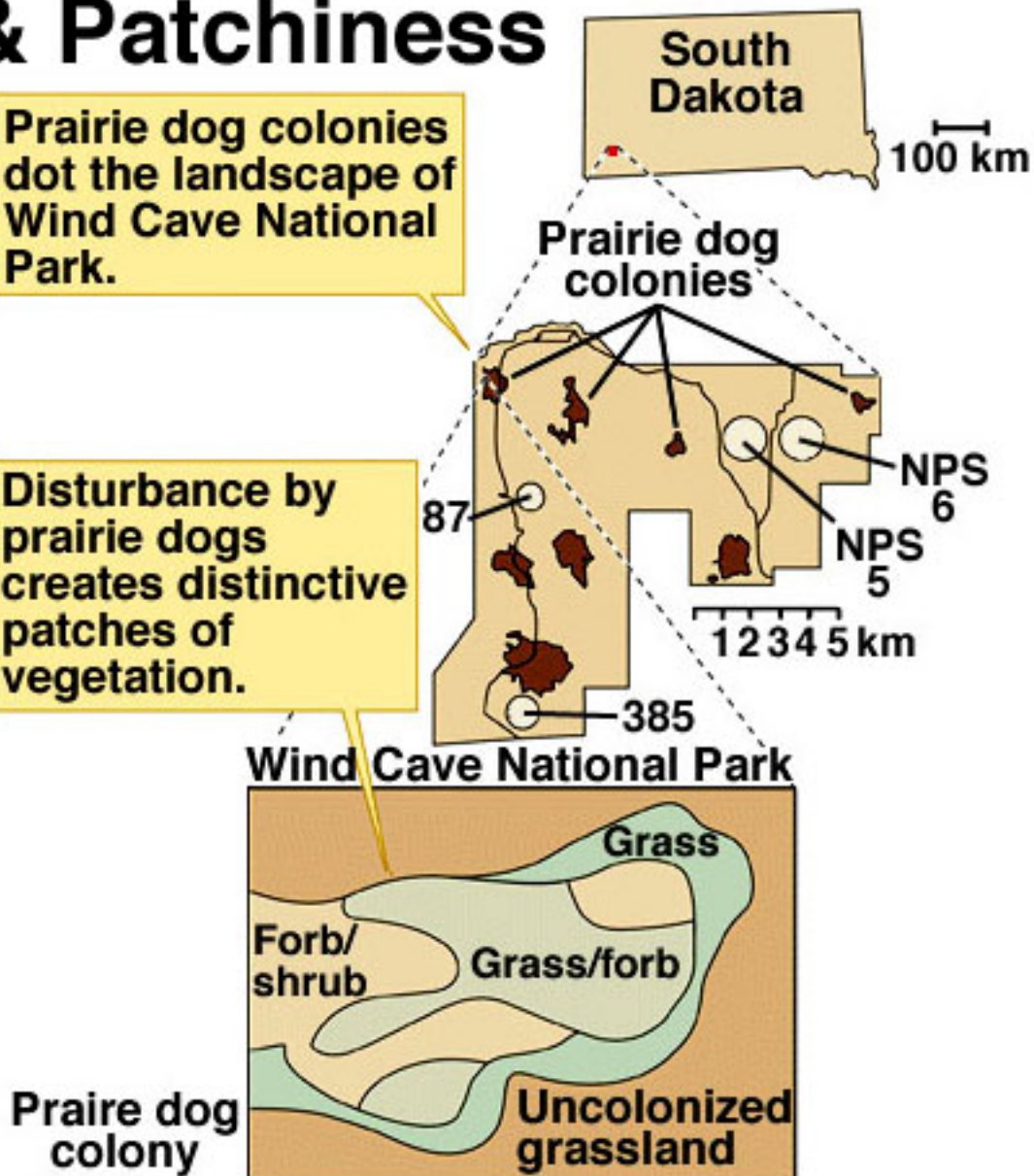


Disturbance & Patchiness

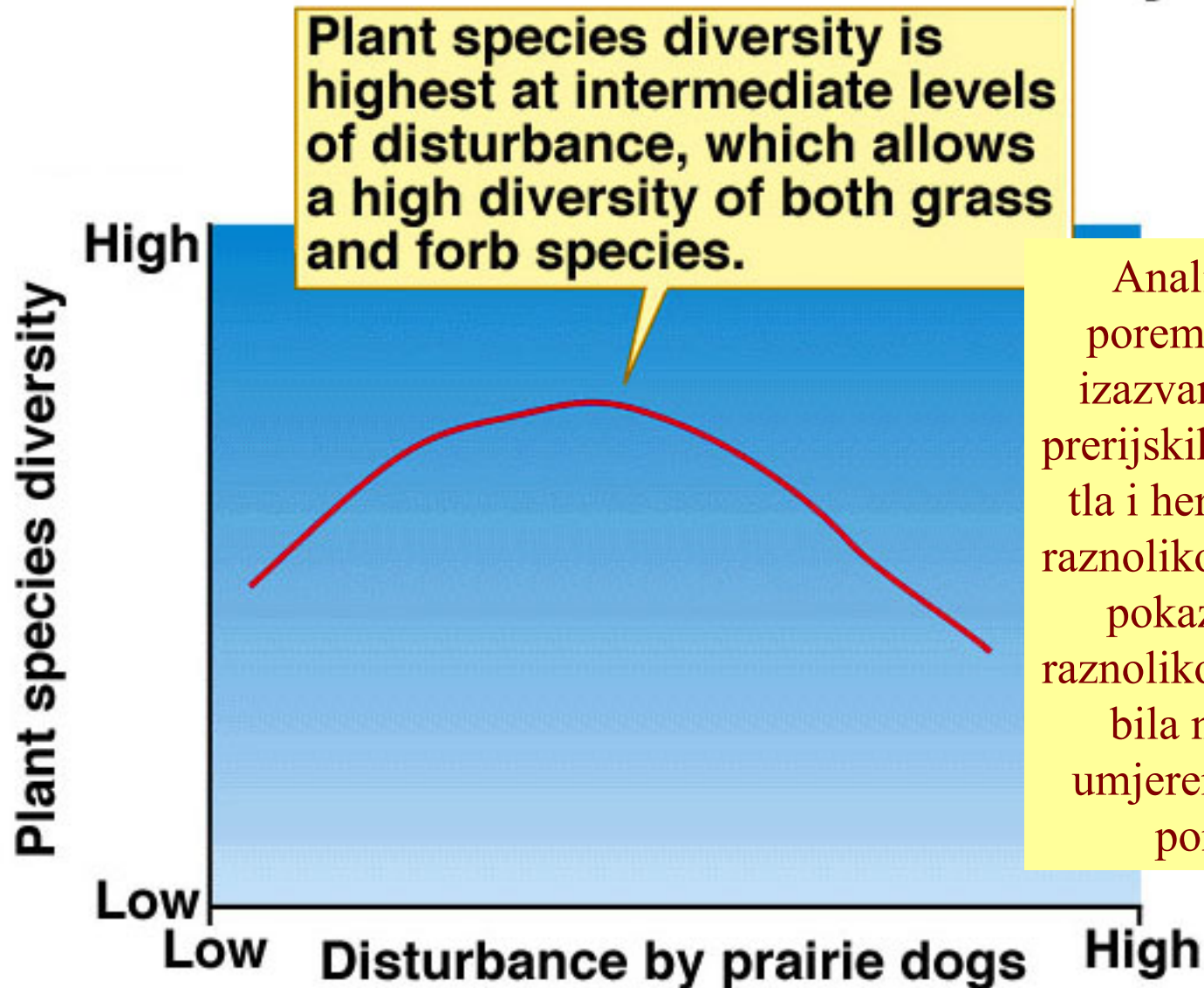
Prerijski psi su glodavci koji se hrane biljnim korjenjem i koji kupaju tunele u tlu. Svojom aktivnošću prerijski psi stvaraju mozaično stanište koje naseljavaju različite vrste biljaka

Prairie dog colonies dot the landscape of Wind Cave National Park.

Disturbance by prairie dogs creates distinctive patches of vegetation.

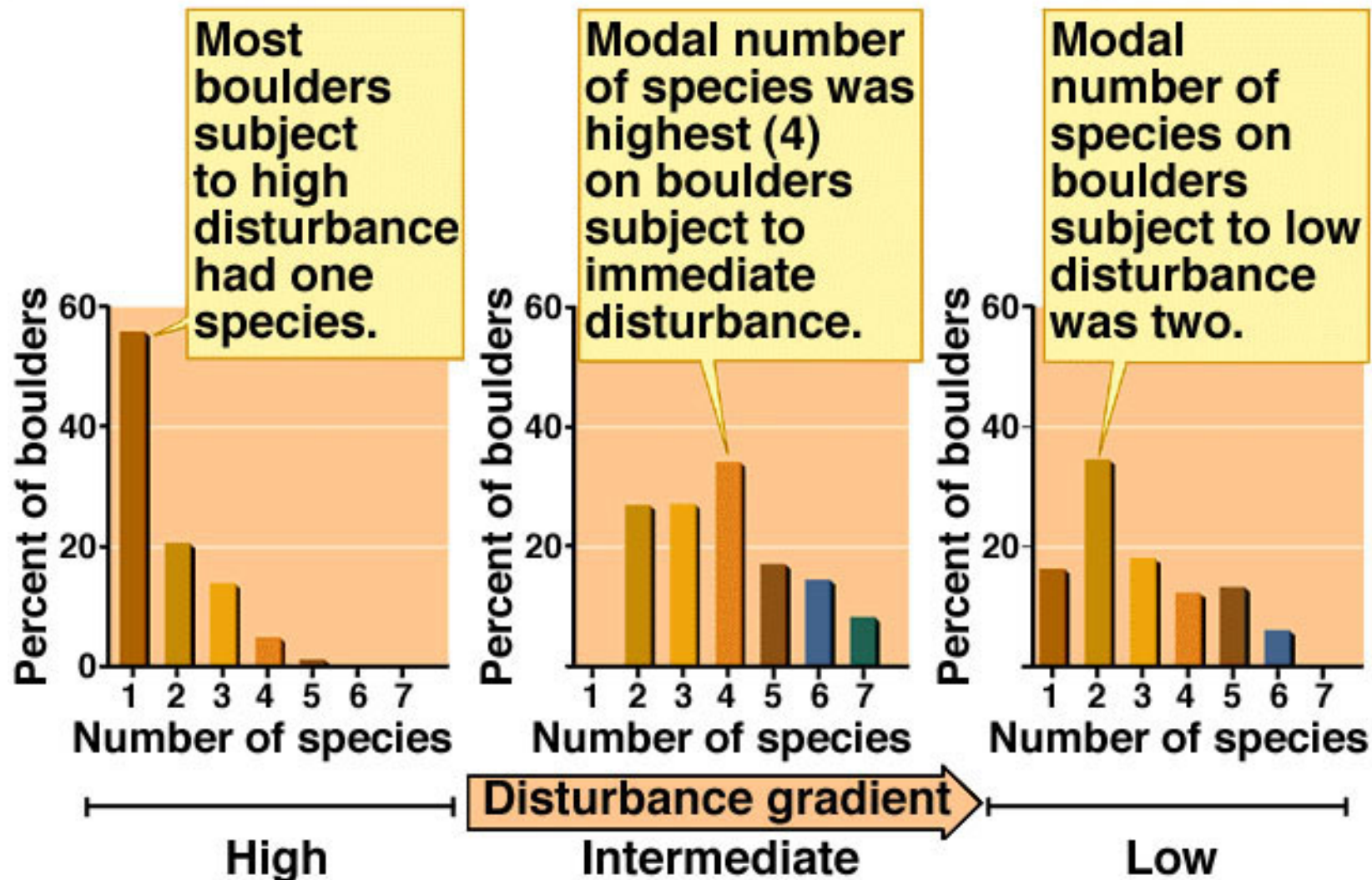


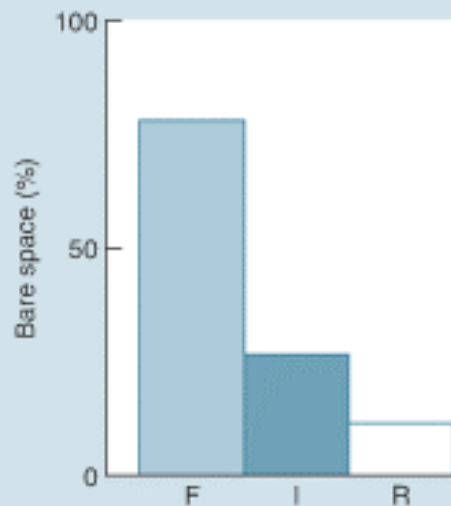
Disturbance & Plant Diversity



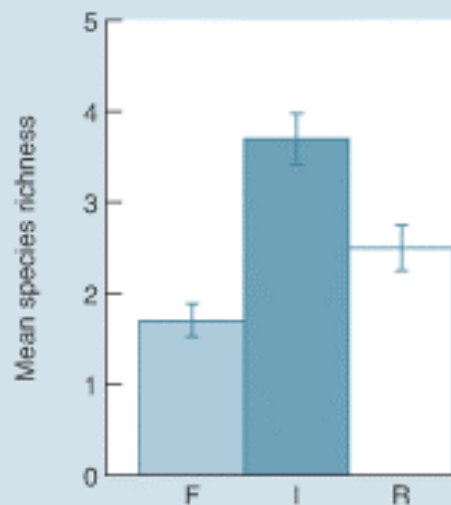
Analiza utjecaja poremećaja koji su izazvani aktivnošću prerijskih pasa (bušenje tla i herbivornost) na raznolikost biljnih vrsta pokazala je da je raznolikost biljnih vrsta bila najveća kod umjerenog inteziteta poremećaja

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



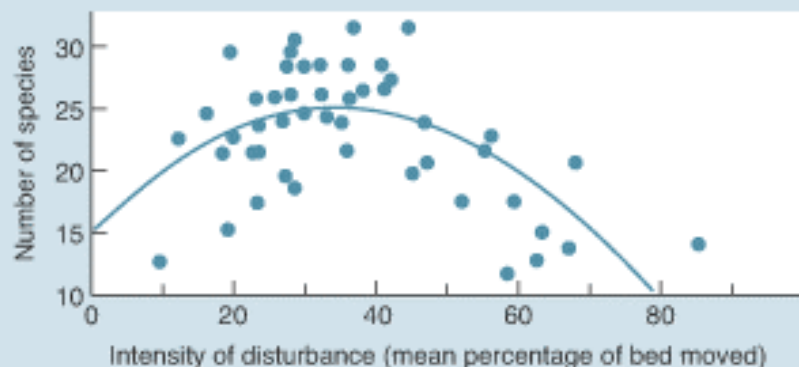


Postotak gole (nenaseljene) površine na kamnju kao funkcija inteziteta poremećaja (prevrtanja kamenja uslijed valova). Intezitet poremećaja je prikazan preko sile potrebne za prevrtanje kamenja: F < 49 N; I = 50 – 294 N; R > 294 N)

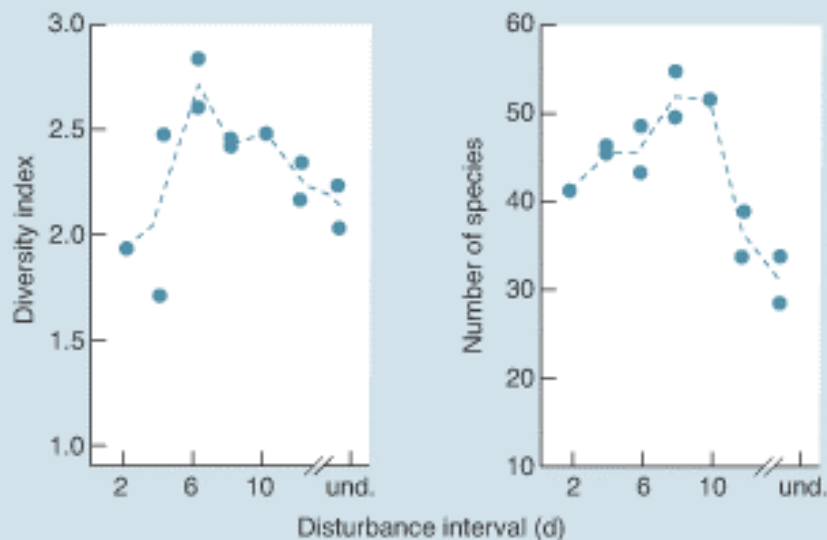


Broj vrsta alga i beskralježnjaka kao funkcija inteziteta poremećaja

Intezitet poremećaja



Frekvencija poremećaja

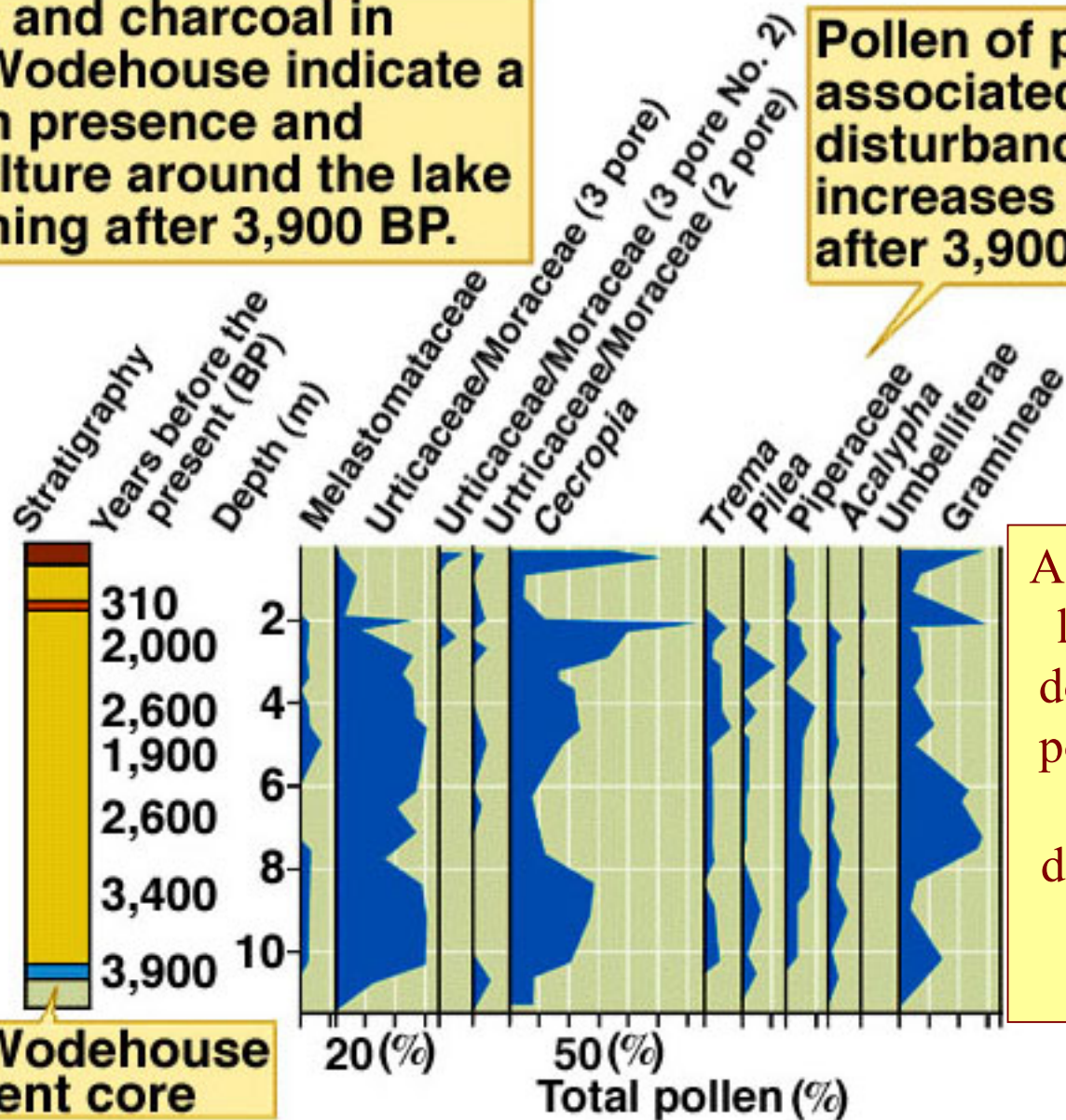


Poremećaji u malim rijekama i potocima obično se sastoje u pomicanju supstrata na dnu tijekom razdoblja povećanih protoka vode (nakon obilnih kiša). U ovisnosti o režimu protoka vode i tipu dna neke su zajednice izložene većim i češćim poremećajima od drugih

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

Pollen and charcoal in Lake Wodehouse indicate a human presence and agriculture around the lake beginning after 3,900 BP.

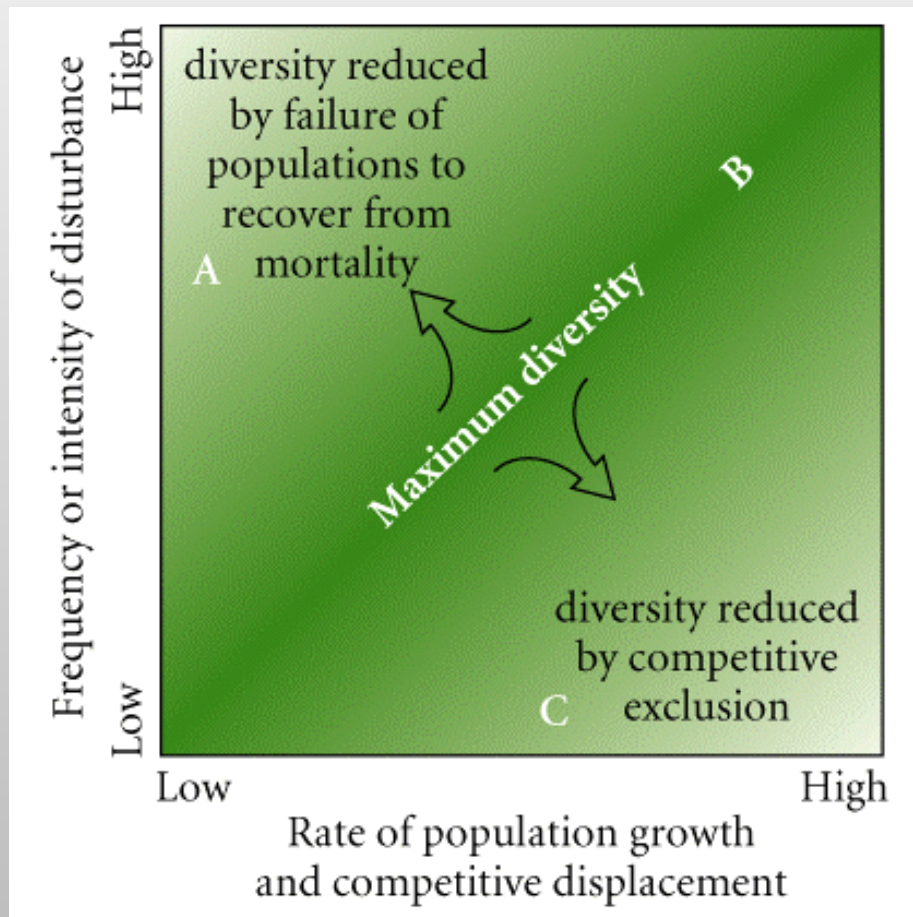
Pollen of plants associated with disturbance increases after 3,900 BP.



Lake Wodehouse sediment core

Agrikulturne aktivnosti ljudi u pretpovijesno doba djelovale su kao poremećaji umjerenog inteziteta, te su dovodili do povećanja raznolikosti biljnih vrsta

Poremećaji i bogatstvo vrsta: Rezime



Intezitet i učestalost poremećaja s jedne strane, te populacijski rast i kompeticijsko isključenje s druge strane reguliraju raznolikost vrsta u lokalnim zajednicama. Niski i visoki intezitet i frekvencija poremećaja smanjuju bogatstvo vrsta, kao što ga smanjuje i brži populacijski rast koji povećava mogućnost kompeticijskog isključenja

“Utemeljiteljem kontrolirane zajednice”

- Koncept “**utemeljiteljem kontroliranih zajednica**” prikladan je za zajednice u kojima sve vrste imaju sličnu kompeticijsku sposobnost
- Dok u “dominacijom kontroliranim zajednicama” postoji dihotomija između r-selekcije i K-selekcije u kojoj su sposobnost kolonizacije i kompeticije obrnuto proporcionalne, u “utemeljiteljem kontroliranim zajednicama” sve su vrste dobri kolonizatori i podjednaki kompetitori, pa se na novostvorenom području ne očekuje sukcesija
- U uvjetima gdje se pukotine (slobodni prostori) pojavljuju slučajno, a veliki broj vrsta ima podjednaku sposobnost njihove kolonizacije, podjednako je tolerantno na abiotičke uvjete u okolišu i može obraniti osvojeni prostor od drugih kolonista, vjerojatnost kompeticijskog isključenja će biti značajno reducirana. Ta se situacija obično naziva “**kompeticijska lutrija**”, dok se najznačajnija hipoteza koja objašnjava raznolikost vrsta u “utemeljiteljem kontroliranim zajednicama” naziva “**hipoteza lutrije**” ili “**hipoteza slučajnog pristupa**”

“Hipoteza lutrije” ili “Hipoteza slučajnog pristupa”

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

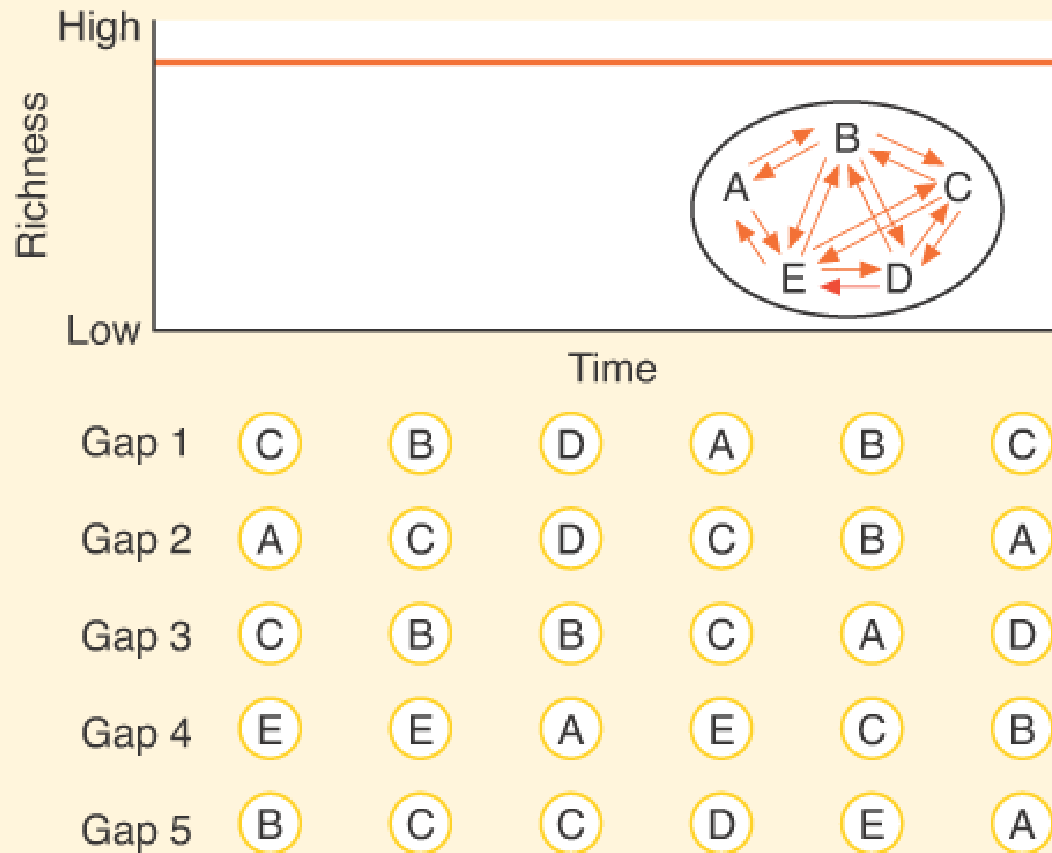


U ovoj su “lutriji” ličinke i riblja mlađ listići, a dobitni je listić ona jedinka koja prva dospije u oslobođeni prostor i osvoji ga. Sve dok sve vrste uspijevaju osvojiti poneko mjesto u nekom vremenu, one će kontinuirano plasirati svoje ličinke u plankton (dakle, imat će svoj ulog za novi krug lutrije).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

U zajednicama riba na koraljnim grebenima slobodni životni prostor je glavni ograničavajući faktor koji se regenerira nepredvidivo u vremenu i prostoru.

Juvenilne ribe koloniziraju koraljne grebene slučajno s jednakom šansom za jedinke svih vrsta da zauzmu mjesto odraslih jedinki koje su uginule ili na neki drugi način napustile svoj teritorij na grebenu. Ovakvim načinom slučajne kolonizacije slobodnih prostora na grebenu reducira se vjerojatnost kompeticijskog isključenja, te se na taj način omogućava veća raznolikost vrsta

“Hipoteza lutrije”



Svaka od vrsta (A – E) ima jednaku vjerojatnost da zauzme novostvoreni prostor, neovisno o tome koja je vrsta prethodno taj prostor zauzimala. U takvim uvjetima raznolikost vrsta ostaje velika i relativno konstantna.

Zajednice koraljnih riba su ekstremno raznolike. Broj vrsta varira između 900 i 1500, a na površini promjera 3m se može naći više od 50 vrsta. Analogan je primjer visoka raznolikost na krednim travnjacima Velike Britanije, gdje ulogu lutrijskih listića imaju sjemenke biljaka, kako one koje se rasprostranjuju vjetrom, tako i one koje su prisutne u tlu

Utjecaj biološke raznolikosti na stabilnost zajednica

- Utjecaj biološke raznolikosti na stabilnost zajednica i ekosistema je vrlo kompleksan problem koji još uvijek nije do kraja razjašnjen.
- Utjecaj biološke raznolikosti, kao jednog od elemenata složenosti zajednica, na stabilnost zajednica detaljno je obrađen u poglavlju **Struktura zajednica**

UTJECAJ BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI NA STABILNOST EKOSISTEMA

POVIJESNE PERSPEKTIVE

1. “Opće uvjerenje”
2. Modeli zajednica
3. Raznolikost i stabilnost u praksi

PROMJENE PERSPEKTIVA

Različitost odgovora vrsta ili funkcionalnih grupa na promjene uvjeta u okolišu

1. “Hipoteza efekta uprosječivanja”
2. “Hipoteza negativne kovarijance”

Struktura hranidbenih mreža i stabilnost

“Efekt slabih interakcija”

UTJECAJ BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI NA FUNKCIJE EKOSISTEMA

TIPOVI ODNOSA
IZMEĐU BOGATSTVA
VRSTA I STOPE
PROCESA U
EKOSISTEMU

1. Linearni odnos
2. Asimptotski odnos
3. Nepostojanje jednostavnog statističkog odnosa

HIPOTEZE KOJE
POVEZUJU
BOGATSTVO VRSTA
I FUNKCIJE
EKOSISTEMA

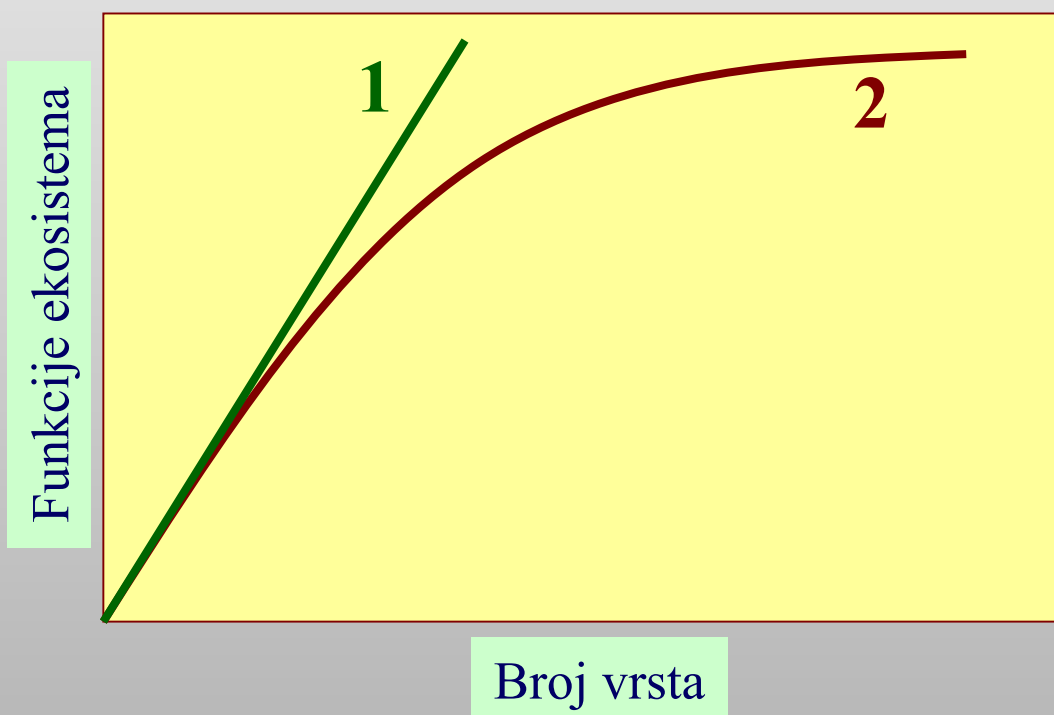
1. "Hipoteza zakovice"
2. "Hipoteza preobilja"
3. "Hipoteza jedinstvenosti"
4. "Inverzna hipoteza zakovice"

ELEMENTI
BOGATSTVA VRSTA
KOJI UTJEČU NA
FUNKCIJE
EKOSISTEMA

1. Broj vrsta
2. Ujednačenost
3. Sastav vrsta ("ključne vrste", "jaki interaktori", "ekološki inženjeri")
4. Interakcije između vrsta

Utjecaj biološke raznolikosti na funkcije ekosistema

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



“Hipoteza zakovice”
pretpostavlja linearni porast
funkcija ekosistema s
porastom bogatstva vrsta

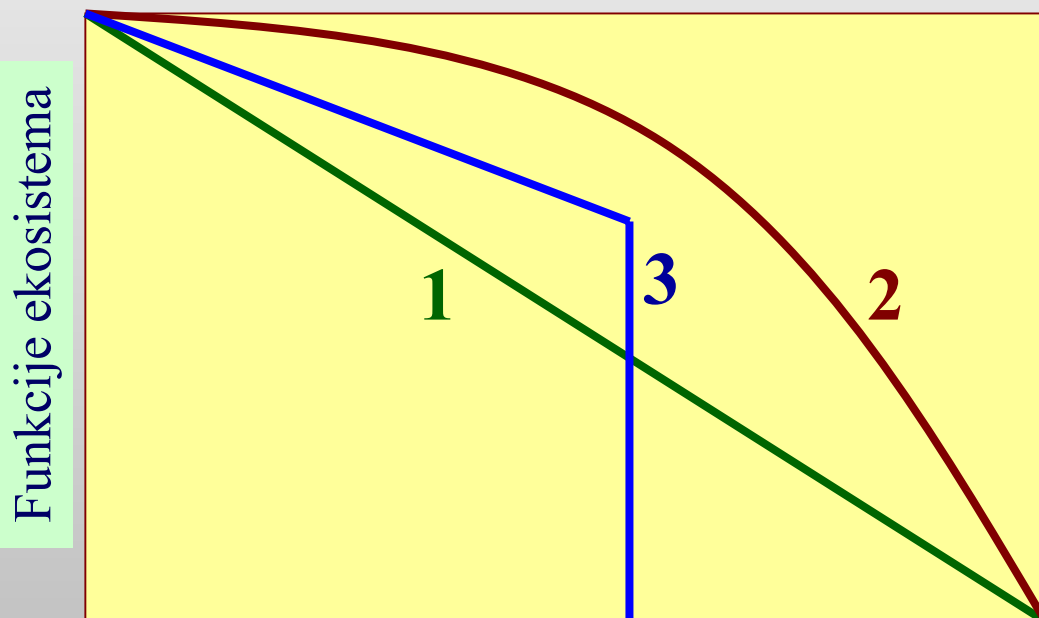
“Hipoteza preobilja” predviđa
da će kod viših razina
raznolikosti vrsta funkcije
ekosistema dostići zasićenje

Posljedice smanjenja biološke raznolikosti

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

Posljedice smanjenja biološke raznolikosti

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



Smanjenje biološke raznolikosti rezultira linearnim opadanjem funkcija ekosistema

Smanjenje biološke raznolikosti rezultira progresivno rastućim opadanjem funkcija ekosistema

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