

The European Commission's support for the production of this publication does not constitute an endorsement of the contents, which reflect the views only of the authors, and the Commission cannot be held responsible for any use which may be made of the information contained therein.

Conservation Ecology

(Konzervaciona ekologija)



Sadržaj

Spisak slika	
Spisak tabela	
Predgovor	
1. POPULACIONA ORGANIZACIJA U FRAGMENTISANOM PROSTORU.....	1
1.1 KONCEPT METAPOPOPULACIJE.....	1
1.1.1 FAKTORI KOJI OPISUJU METAPOPOPULACIJU	3
1.1.2 METAPOPOPULACIONI MODELI.....	4
1.1.3 METAPOPOPULACIONA DINAMIKA.....	5
1.1.4 „MATIČNE-SATELITSKE“ METAPOPOPULACIJE.....	7
Vežba I. Dvopopulacioni metapopulacioni model.....	9
2. LEVINS-OV MODEL METAPOPOPULACIONE ORGANIZACIJE.....	11
2.1 „EFEKAT IZBAVLJENJA“ METAPOPOPULACIJE.....	13
2.2 UNIŠTENJE STANIŠTA I POSLEDIČNO IZUMIRANJE METAPOPOPULACIJE.....	16
2.3 MINIMALNA VIJABILNA VELIČINA METAPOPOPULACIJE.....	17
Vežba II. Analiza Levins-ovog metapopulacionog modela.....	19
3. GENETIKA I EVOLUCIJA METAPOPOPULACIJA.....	21
3.1 GENETIČKA OSNOVA I MIGRACIJE.....	22
3.2 GENETIČKA OSNOVA I IZUMIRANJE PRIRODNIH POPULACIJA.....	23
3.3 WRIGHT-OVA TEORIJA POMIČNE RAVNOTEŽE KAO PRIMER DINAMIKE GENETIČKE STRUKTURE NA METAPOPOPULACIONOM NIVOU.....	26
3.4 WRIGHT-OV „OSTRVSKI MODEL“ KAO PRIMER DINAMIKE EFEKTIVNE VELIČINE POPULACIJE NA METAPOPOPULACIONOM NIVOU.....	27

Vežba III. Analiza relacije stope izumiranja lokalnih populacija i međupopulacione genetičke diferencijacije unutar metapopulacije	30
4. INTERAKCIJA METAPOPOPULACIJA I METAZAJEDNICA.....	32
4.1 METAPOPOPULACIJE KOMPETITORSKIH VRSTA.....	32
4.2 METAPOPOPULACIJE PREDATORA I PLENA.....	35
4.3 DINAMIKA METAZAJEDNICA.....	37
4.4. BOGATSTVO VRSTA U ZAJEDNICAMA I NJIHOVO RASPROSTRANJENJE.....	38
Vežba IV. Interakcija metapopulacija i metazajednica.....	39
5. PROSTORNA STRUKTURA POPULACIJA	43
5.1 POPULACIONI OBRT.....	45
5.2 VRSTE SA METAPOPOPULACIONOM PROSTORNOM STRUKTUROM.....	47
5.3 GRANICE AREALA VRSTE.....	49
Vežba V. Populacioni obrt.....	50
6. METAPOPOPULACIONA BIOLOGIJA U KONZERVACIONOJ BIOLOGIJI.....	53
6.1. FRAGMENTACIJA STANIŠTA I ISTRAJNOST METAPOPOPULACIJE.....	55
6.1.1 GUBITAK ILI FRAGMENTACIJA STANIŠTA.....	55
6.1.2 DALJA FRAGMENTACIJA STANIŠTA.....	58
6.1.3 LEVINS-OVO PRAVILO.....	59
6.1.4 KORIDORI I ODRŽAVANJE METAPOPOPULACIJE.....	59
6.1.5 TRANSLOKACIJE (PREMEŠTANJA) RADI POVEĆANJA STOPE KOLONIZACIJE.....	59
6.2. USTANOVLJAVANJE METAPOPOPULACIJE.....	60
Vežba VI. Studija slučaja.....	62
7. KONZERVACIONA BIOLOGIJA U TEORIJI I PRAKSI.....	67
7.1 UVOD U ANALIZU VIJABILNOSTI POPULACIJA.....	67
7.1.1 PROCENA VEROVATNOĆE IZUMIRANJA POJEDINAČNE POPULACIJE.....	69

7.1.2 POREĐENJE RIZIKA OD IZUMIRANJA IZMEĐU DVE ILI VIŠE POPULACIJA.....	70
7.1.3 IDENTIFIKACIJA KLJUČNIH ŽIVOTNIH STUPNJEVA ILI ŽIVOTNIH PROCESA KOJI MORAJU BITI OBUHVAĆENI MONITORINGOM	70
7.1.4 ANALIZA I SINTEZA PODATAKA DOBIJENIH MONITORINGOM.....	70
7.1.5 ODREĐIVANJE BROJA JEDINKI KOJE MOGU BITI IZDVOJENE IZ POSTOJEĆE POPULACIJE RADI FORMIRANJA VIJABILNE OSNIVAČKE POPULACIJE	71
7.1.6 ODREĐIVANJE GRANICA EKSPLOATACIJE POPULACIJA I VRSTA U KONTEKSTU ODRŽIVOG GAZDOVANJA	71
7.1.7 ODREĐIVANJE MINIMALNOG BROJA POPULACIJA NEOPHODNIH ZA OPSTANAK VRSTE.....	71
7.2 TIPOVI PVA.....	72
7.3 KADA PRIMENJIVATI PVA?.....	73
7.4 KADA NE TREBA KORISTITI PVA. ?.....	73
Vežba VII. Uvod u Analizu Vijabilnosti Populacija (PVA): Rezultati primene PVA.....	74
8. KONZERVACIONA BIOLOGIJA U TEORIJI I PRAKSI.II.	81
8.1 PVA ZASNOVANA NA PREBROJAVANJU; MODEL NE ZAVISI OD GUSTINE POPULACIJE.....	81
8.2 KLJUČNE PRETPOSTAVKE ZA PRIMENU PVA ZASNOVANE NA PREBROJAVANJU.....	84
8.2.1 PARAMETRI μ I σ^2 NE MENJAJU SE TOKOM VREMENA.....	85
8.2.2 NEMA PROSTORNE AUTOKORELACIJE.....	86
8.2.3 NEMA KATASTROFA NI BONANCI.....	86
8.2.4 NEMA GREŠKE POSMATRANJA.....	86
8.3 KADA KORISTITI PVA ZASNOVANU NA PREBROJAVANJU – MODEL NEZAVISAN OD GUSTINE POPULACIJE.....	87
8.4 CENZUS ILI PREBROJAVANJE.....	88
Vežba VIII. PVAz asnovana na prebrojavanju, model nezavisan od gustine populacije.....	90

9. ANALIZA VIJABILNOSTI POPULACIJA. SKUPNA PVA.....	94
9.1. SPECIFIČNA DINAMIKA LOKALNIH POPULACIJA.....	95
9.2. KORELISANOST STOPA RASTA I NJIHOVIH VITALNIH PARAMETARA.....	96
9.2.1 IZRAČUNAVANJE KORELISANOSTI VITALNIH PARAMETARA.....	97
9.2.2 IZRAČUNAVANJE KORELISANOSTI STOPA RASTA LOKALNIH POPULACIJA.....	97
9.2.3 IZRAČUNAVANJE KORELISANOSTI PODATAKA ZASNOVANIH NA STANJU FRAGMENTATA.....	98
9.2.4 IZRAČUNAVANJE KORELISANOSTI STOPA RASTA LOKALNIH POPULACIJA U SLUČAJEVIMA NEDOVOLJNE KOLIČINE PODATAKA ILI ODSUSTVA DIREKTNIH PODATAKA.....	99
9.3 STOPE MIGRACIJA IZMEĐU LOKALNIH POPULACIJA.....	100
9.3.1 KVANTIFIKACIJA MIGRACIJA: ANALIZA PODATAKA DOBIJENIH TEHNIKOM MARKIRANJA, PUŠTANJA I PONOVRNOG IZLOVLJAVANJA.....	100
9.3.2 EKSTRAPOLACIJA KVANTITATIVNE PROCENE MIGRACIJA NA OSNOVU INDIVIDUALNOG PONAŠANJA.....	101
9.3.3 KVANTIFIKACIJA MIGRACIJA NA OSNOVU OBRAZACA ZAPOSEDNUTOSTI FRAGMENTATA.....	102
9.3.4 REZIME PROCENE STOPE MIGRACIJA.....	102
9.4 RAZLIČITI SLUČAJEVI SKUPNE PVA.....	102
Vežba 9. Primena programa VORTEX za izračunavanje verovatnoće izumiranja metapopulacije.....	103
10. ANALIZA VIJABILNOSTI POPULACIJA. PRIMERI IZ PRAKSE.....	104
10.1 ANALIZA SLUČAJA: GAZDOVANJE ŠUMOM RADI OČUVANJA LEDBITEROVOG OPOSUMA.....	105
10.2 UTICAJ ČOVEKOVIH AKTIVNOSTI NA VIJABILNOST POPULACIJA.....	108
10.3 UKLJUČIVANJE ČOVEKOVIH AKTIVNOSTI U ANALIZU VIJABILNOSTI POPULACIJA.....	110
10.4 PRIMERI INTEGRISANJA ČOVEKOVIH AKTIVNOSTI U PVA.....	111

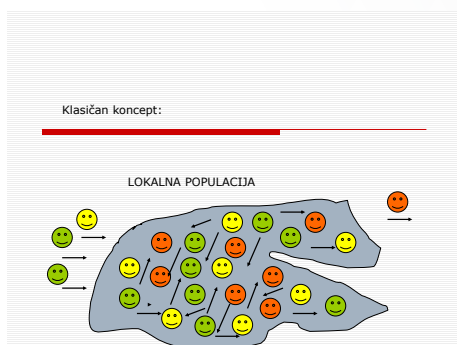
11. SAVREMENA EVOLUCIJA I NJEN UTICAJ NA BIODIVERZITET.....	113
11.1 KONCEPT SAVREMENE EVOLUCIJE I PRIMERI.....	113
11.2 EVOLUTIVNA PROMENA KVANTITATIVNO-GENETIČKI DETERMINISANE OSOBINE.....	115
11.3 EVOLUCIONA DINAMIKA PATOGENA I DOMAĆINA U SAVREMENIM USLOVIMA.....	117
11.4 OSNOVNI PRINCIPI DEFINISANJA KONZERVACIONIH PROGRAMA.....	120
12. Literatura.....	121
13. Rečnik pojmova.....	126



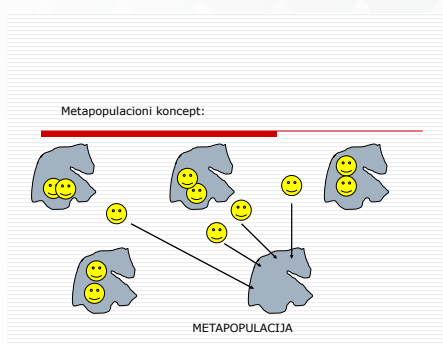
1. POPULACIONA ORGANIZACIJA U FRAGMENTISANOM PROSTORU

1.1. Koncept metapopulacije

Osnovna funkcionalna jedinica u populacionoj i evolucionoj biologiji je lokalna populacija, definisana prostornom (stanište), komunikacionom (interakcije) i genetičkom (genski fond) kohezivnošću jedinki koje čine tu populaciju (Slika 1A). Najjednostavniji populaciono ekološki modeli predstavljaju dinamiku jedne lokalne populacije od njenog formiranja do dostizanja maksimalne moguće veličine pod definisanim sredinskim uslovima, bez imigracije i emigracije. Nešto složeniji modeli obuhvataju stope emigracije i stope imigracije koje ne moraju nužno biti podjednake intenziteta, te migracija može biti predstavljena kao asimetrična, ali i tu je subjekt posmatranja i analize jedna populacija, predstavljena kao izolovan entitet, što često ne odražava situaciju u prirodi.



Slika 1.A. Lokalna populacija.



Slika 1.B. Metapopulacija

Ekolozi koji su se bavili proučavanjem vrsta koje se odlikuju kratkim generacionim vremenom i veoma dinamičnom i kompleksnom životnom istorijom primetili su da su lokalne populacije nekih od tih vrsta ne samo male, već i podložne čestom izumiranju, te da od sposobnosti jedinki iz susednih lokalnih populacija da imigriraju tj ponovo nasele taj prostor zavisi obnavljanje svake pojedinačne lokalne populacije. Tada je postalo jasno da se istovremeno mora pratiti i analizirati dinamika više lokalnih populacija koje su međusobno povezane migratornim obrascima, ako se želi izmeriti verovatnoća njihovog opstanka u datom okruženju.

Metapopulacija se pojavljuje kao termin još u tekstu Richard-a Levins-a 1970. godine (1), kao skup više lokalnih populacija koje su podložne izumiranju u nekom bliskom budućem vremenu, ali i ponovnom ustanovljavanju, i to upravo od strane jedinki koje migriraju iz okolnih lokalnih populacija (Slika 1B). Dakle, za takve vrste je karakteristično da je opstanak lokalnih populacija u definisanom geografskom prostoru uslovljen postojanjem svojevrsne komunikacije između njih putem migracije. Ovo definiše metapopulaciju kao osnovnu jedinicu organizacije jedinki u okviru iste vrste koja

omogućava opstanak te vrste na datom prostoru tokom dužeg vremenskog perioda (više od nekoliko generacija).

U odnosu na neke druge biološke discipline, metapopulaciona ekologija je relativno nedavno ustanovljena (2 Hanski, 1999). Ipak, treba pomenuti da je ideju o lokalnim reproduktivnim jedinicama (lokalnim populacijama) koje su međusobno povezane migracijama jedinki, tj viziju hijerarhijske populacione organizacije, predstavio prvo Sewall Wright davne 1940. (3), pa zatim Andrewartha i Birch 1954. godine (4), da bi Levins 1970. godine (1) uveo naziv “metapopulacija”.

Metapopulacioni model organizacije može postojati kod vrsta čija su staništa diskontinuirano raspoređena u prostoru, što je, na žalost, danas sve češći slučaj usled fragmentacije i uništavanja autohtonih predela. Diskontinuiranost staništa može biti uslovljena neantropogenim i antropogenim faktorima, pa tako metapopulaciona organizacija može biti primarna (kada je prostorna diskontinuiranost posledica istorijskih faktora - geoloških, klimatskih itd) ili sekundarna (kada intenzivna čovekova aktivnost dovede do promene strukture predela, odnosno do pretvaranja nekada prostranih staništa u manje ili više izolovana nedeградirana “ostrvca”). Takođe, metapopulacioni tip organizacije nije samo onaj gde su lokalne populacije – elementi metapopulacije - u velikoj meri podložne izumiranju; dovoljan je podatak da proces migracije značajno utiče na promenu dinamike svake lokalne populacije ponaosob unutar datog prostora, pa da skup tih populacija bude prepoznat kao metapopulacija.

Skup visokoplaninskih (ledničkih, alpskih) jezera primer je primarnog modela metapopulacione organizacije. Na određenom prostoru često se mogu uočiti vodena tela različitih veličina, od jasno definisanih ledničkih jezera do lokvi i lokvica veličine samo nekoliko kvadratnih metara. Zelene površine koje postoje u gradovima su fragmenti nekada homogenog šumskog ili livadskog staništa i to je primer sekundarnog modela metapopulacione organizacije. Za opstanak populacija divljih vrsta koje su živele na tom prostoru do pre urbanizacije neophodno je omogućiti migraciju jedinki iz jednog zelenog fragmenta u drugi, što se može postići očuvanjem takozvanih “zelenih koridora”. Zeleni koridori mogu biti bašte porodičnih kuća poređane u nizu koje se prostiru između parkovskih površina.

Metapopulacioni koncept doveo je do drugačijeg – dinamičnog – shvatanja prostorne organizacije vrsta. Klasični koncept prostorne organizacije vrste podrazumeva da se ona sastoji od stabilnih jedinica - lokalnih populacija. Lokalna populacija je skup jedinki iste vrste koji naseljava prostor u okviru koga se jedinke svakodnevno susreću u potrazi za hranom, partnerom, mestom za skrivanje, udvaranje, gnježđenje, sunčanje itd., i tako neminovno ostvaruju svakodnevne intenzivne interakcije, pre svega kompetitivne, ali se i jedinke u okviru iste lokalne populacije mnogo češće sparuju i ostvaruju potomstvo nego jedinke iz različitih populacija, te stoga lokalnu populaciju takođe odlikuje i specifičan genski fond – specifičan broj i učestalost genskih alela. Lokalna populacija je i osnovna organizaciona jedinica evolutivnih procesa. Međutim, procesi koji se dešavaju na nivou pojedinačnih lokalnih populacija (na lokalnom nivou), istovremeno se, usled povezanosti niza lokalnih populacija kretanjem jedinki iz jedne u drugu, mogu posmatrati i na nivou skupa lokalnih populacija (ponegde u literaturi to se naziva i predeonim nivoom). Ekološke procese koji se odvijaju na nivou skupa lokalnih populacija proučava metapopulaciona ekologija. Ona se bavi proučavanjem populacione ekologije (strukture i dinamike populacija) na velikoj prostornoj skali. Međutim, iako kompleksniji od tradicionalnih populacionih modela, metapopulacioni modeli opet predstavljaju pojednostavljen opis realnih predela u odnosu na interpretaciju koju pruža ekologija predela (*landscape ecology*). Dok metapopulacioni pristup predstavlja predeo kao arhipelag većih ili manjih “ostrvaca” autohtonih

predela, ekologija predela opisuje i analizira strukturu realnih predela, kao i ekologiju vrsta koje te predele naseljavaju. U žiži interesovanja predeonih ekologa su kvalitet elemenata predela, granični efekti, efekti povezanosti i, uopšteno, uticaj organizacije predeonih izolata na dinamiku vrsta unutar tih izolata. Metapopulacioni pristup omogućava jednostavnije sagledavanje ili uprošćavanje dinamike elemenata predela, kao i kompletnog predela, što je neophodno u procesu obučavanja savremenih ekologa.

Koncept “grupisanja” ili “nehomogenog rasporeda” jedinki ne mora sam po sebi biti pokazatelj metapopulacione organizacije, jer se nehomogen raspored jedinki može uočiti i unutar pojedinačnih lokalnih populacija. Razlika između nehomogeno raspoređenih grupica jedinki unutar lokalne populacije i lokalnih populacija unutar metapopulacionog sistema je što su ove druge uglavnom dovoljno velike da mogu predstavljati lokalne reproduktivne jedinice (izuzetak je metapopulacioni model “matičnih-satelitskih” populacija o kome će biti reči u poslednjem potpoglavlju).

1.1.1 Faktori koji opisuju metapopulaciju:

A) Variranje adaptivne vrednosti tokom vremena – pretpostavlja se da je izazvano variranjem sredinskih uslova tokom godina, što dovodi do variranja kvaliteta pojedinačnih fragmenta staništa u kojima borave lokalne populacije. Ako neka jedinka ispoljava sklonost ka migriranju i, tokom reproduktivno aktivnog perioda svog života, u različitim godinama proizvodi potomstvo u različitim lokalnim populacijama u okviru metapopulacije, ona na taj način povećava verovatnoću da će barem jedan deo njenih potomaka preživeti do adultnog uzrasta, pogotovu ako se kvalitet okruženja znatno menja tokom godina. U sredini gde vremenski uslovi znatno osciluju između godina, jedinka koja celokupni svoj reproduktivni deo života provede u isto lokalnoj populaciji rizikuje smrtnost proizvedenog potomstva u takozvanim “lošim” godinama.

B) Variranje adaptivne vrednosti u prostoru – u heterogenom predelu koji se odlikuje prisustvom fragmenata povoljnog staništa visokog i niskog kvaliteta, jedinice sklone migraciji mogu povećati svoju adaptivnu vrednost ostavljajući potomstvo u različitim fragmentima. Zbog različitog kvaliteta fragmenata, neki od njih će biti manje, a neki više povoljni za preživljavanje potomstva te jedinice, ali će, u proseku, njena adaptivna vrednost biti veća nego kada bi tokom ukupnog reproduktivnog perioda života rađala i gajila potomstvo uvek u istom fragmentu. Međutim, mora se pomenuti da slučajno kretanje između fragmenata takođe može dovesti do smanjenja adaptivne vrednosti jedinice, jer jedinice *a priori* ne odabiraju u kome će fragmentu rađati i gajiti potomke.

C) Cena migracije – migriranje je često praćeno rizikom od umiranja, usled predatorskog pritiska i/ili nepovoljnih sredinskih uslova.

D) Pogodni uslovi za migraciju – putovanja, naročito beskičmenjačkih vrsta, veoma su uslovljena postojećim sredinskim uslovima, npr, kolonizacija udaljenih fragmenata staništa retko će se ostvariti, jer su za uspešnu imigraciju u te fragmente neophodni neobičajeno povoljni i stabilni vremenski uslovi.

1.1.2 Metapopulacioni modeli

Pristup modeliranju metapopulacione dinamike zasniva se na broju (dve, nekoliko ili mnogo) sastavnih elemenata (lokalnih populacija). Treba zapamtiti da upravo a) broj lokalnih populacija i b) način na koji su one prostorno organizovane, definiše model. Ovaj drugi parametar odnosi se na karakteristike migracije, pa razlikujemo *prostorno eksplicitni* (migracija zavisi od međusobne udaljenosti elemenata metapopulacije) i *prostorno implicitni* (migracija ne zavisi od međusobne udaljenosti elemenata metapopulacije) model metapopulacione organizacije.

Tri osnovna modela metapopulacione organizacije su:

A) *Dvo-populacioni model (Slika 2A):*

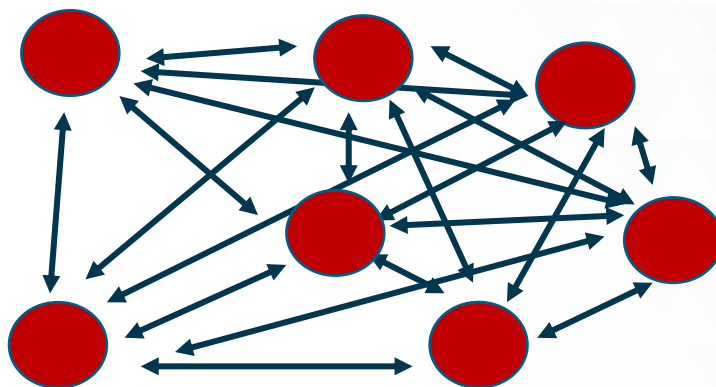
opisuje dve lokalne populacije povezane procesom migracije koji utiče na dinamiku svake od njih. Procesu su deterministički.

B) *Levins-ov model (Slika 2B):*

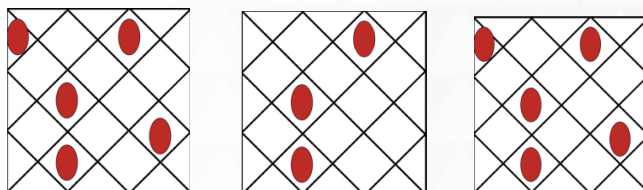
opisuje više od dve lokalne populacije u metapopulacionom sistemu, ali je pojednostavljen na taj način što je apriori pretpostavljeno da sve lokalne populacije podjednako međusobno komuniciraju (Prostorno implicitni model), tj da se proces migracije odvija istim intenzitetom između elemenata metapopulacionog modela bez obzira na njihov prostorni raspored. Nešto poboljšana varijanta ovog modela je Model strukturirane metapopulacije, koji opisuje i promene u veličini lokalnih populacija kao posledicu lokalne dinamike, a ne samo promene broja lokalnih populacija usled efekata izumiranja i rekolonizacije.



Slika 2.A. Dvopopulacioni metapopulacioni model.



Slika 2.B. Levins-ov metapopulacioni model.



Slika 2.C. Metapopulacioni model "rešetke". Kvadrat predstavlja prostor koji naseljava metapopulacija, a pojedinačna polja u okviru kvadrata su fragmenti staništa koji menjaju status (naseljeni-nenaseljeni) tokom vremena.

C) *Model rešetke (Slika 2C):*

Pozicija elemenata metapopulacije određuje se u okviru rešetke koja se sastoji od n ćelija ili polja koja predstavljaju fragmente povoljnog staništa za datu vrstu. Svako polje ima dva stanja – a) zauzeto, ili b) prazno – zavisno od toga da li je naseljeno lokalnom populacijom date vrste ili nije. Prostorni odnosi između lokalnih populacija su eksplicitni – realne udaljenosti između elemenata metapopulacije utiču na intenzitet migracije. U skladu sa metapopulacionom dinamikom, status ćelija se menja tokom vremena – one su "zauzete" (naseljene jedinkama date vrste) ili "prazne" (nenaseljene). Ovde nije naznačeno oji fragmenti su povoljni a koji nisu za održavanje lokalnih populacija ali se svakako uočava pet povoljnih fragmenata (kvadrat levo), zatim izumiranje lokalnih populacija u dva povoljna fragmenta i (kvadrat u sredini) i njihova restauracija rekolonizacijom od strane migranata iz postojećih lokalnih populacija tj naseljenih fragmenata (kvadrat desno).

1.1.3 Metapopulaciona dinamika

Hanski (1999 2) navodi tri procesa za koja smatra da određuju dinamiku metapopulacije: a) migracije, b) izumiranje lokalnih populacija i c) ustanovljavanje novih lokalnih populacija.

A. Migracije

Za metapopulaciju koja preživljava zbog postojećih kolonizacija unutar metapopulacionog sistema, dovoljno visoka stopa migracije je zaista neophodna za njen dugoročan opstanak. Međutim, pošto migracija predstavlja i trošak za jedinke koje migriraju, suviše visoka stopa migracije može ubrzati pre nego usporiti izumiranje metapopulacije Hanski i Zhang (Hanski i Zang), 1993 5).

Da li će jedinka migrirati ili ne i zavisi od niza lokalnih i metapopulacionih faktora. Lokalni faktori su:

Izbegavanje ukrštanja u srodstvu (inbridinga) - ako ukrštanje sa bliskim srođnicima smanjuje adaptivnu vrednost potomstva i može izazvati inbridnu depresiju, sklonost ka napuštanju matične lokalne populacije može biti u određenom obimu favorizovana osobina.

Kompeticija među braćom i sestrama – ako i kada su resursi ograničeni, kompeticija sa bliskim srođnicima svakako smanjuje i adaptivnu vrednost i inkluzivnu adaptivnu vrednost, te je sklonost ka napuštanju matične populacije takođe u određenoj meri favorizovana osobina. Takođe, specifično

ponašanje majke gde ona deo potomstva rađa u matičnoj, a deo u drugoj lokalnoj populaciji, smanjuje intenzitet kompeticije među prvorođacima.

Visoka gustina populacije tj kompeticija za resurse – visoka gustina populacije svakako izaziva povećanje intenziteta emigracije, ali stopa emigracije je uopšteno uvek zavisna od gustine populacije.

Niska gustina populacije tj privlačenje srodnika – veoma mala gustina populacije može povećati stopu emigracije jer jedinke koje ostaju u matičnoj populaciji ili imaju smanjenu adaptivnu vrednost usled smanjene verovatnoće da nađu reproduktivnog partnera ili usled povećane verovatnoće da se spare sa bliskim srodnikom što će dovesti do inbridne depresije.

Allee-jev efekat – u veoma velikim populacijama, stope preživljavanja i stope reprodukcije jedinki opadaju kako gustina populacije raste. Suprotan efekat dešava se u veoma malim populacijama, gde stopa rasta populacije pokazuje pozitivnu korelaciju sa gustom populacije, tj ako gustina populacije opada, opada i stopa rasta populacije. Kao razlozi navode se smanjena verovatnoća sretanja reproduktivnog partnera, što smanjuje osnovnu stopu rađanja (poznato kao “Allee –type behaviour”) a njen uticaj na osnovnu stopu rasta populacije naziva se Allee-jev efekat.

“Bežanje od izumiranja” – ponašanje karakteristično za jedinke u efemernim populacijama tj koje naseljavaju efemerna staništa. Opstanak je moguć samo ako postoji visoka stopa migracije koja omogućava kontinuirano ustanovljavanje novih populacija. Emigracija često biva podstaknuta pojavom nepovoljnih sredinskih uslova u aktuelnom staništu.

B. Izumiranje lokalnih populacija

Povezano je sa populacionom regulacijom tj mehanizmima koji deluju na promene njene veličine, a u pravcu dostizanja i održavanja stacionarne raspodele populacionih gustina. U praksi, populaciona regulacija analizira se na osnovu jačine i tipa zavisnosti stope rasta populacije od populacione gustine. Treba napomenuti da je zavisnost od populacione gustine samo neophodan, ali ne i dovoljan uslov populacione regulacije. Upravo nepostojanje regulacije zasnovane na zavisnosti od gustine populacije izaziva česta izumiranja lokalnih populacija.

Na populaciju deluju faktori nezavisni od gustine (abiotički faktori kao što su temperatura, padavine, prirodne katastrofe) i faktori zavisni od gustine populacije (biotički faktori koji definišu dostupnost hrane i životni prostor su među najvažnijim, a zavise od intenziteta interakcija sa predatorima, plenom, parazitima, patogenima, kompetitorima). Faktori zavisni od gustine populacije čiji efekat raste sa povećanjem veličine populacije uglavnom imaju konačnu vrednost (noseći kapacitet sredine na primer, koji odražava maksimalne vrednosti resursa u okruženju određene lokalne populacije). Treba napomenuti da faktori zavisni od gustine populacije utiču na stope rađanja i umiranja, kao i na regulaciju veličine populacije, a faktori nezavisni od gustine menjaju stope rađanja i umiranja, ali ne učestvuju u regulaciji veličine populacije.

Za populacije male gustine, moguće je da je stopa rasta pozitivno korelisana sa gustom populacije, i to se dešava iz tri razloga: zbog već pomenutog Ejlijevog efekta, tj porasta verovatnoće nalaženja partnera sa porastom populacione gustine, zbog povećanja nivoa genetičke varijabilnosti usled povećanja gustine populacije kao rezultata smanjenja efekata inbridinga, i zbog povećanja mogućnosti populacije da reguliše veličinu populacije plena.

C. Ustanovljavanje novih lokalnih populacija

U metapopulacionom sistemu lokalne populacije su često male i zato podložne slučajnim izumiranjima. Međutim, brzina kolonizacije je dovoljno velika da se te populacije mogu “obnoviti” ne zadugo nakon izumiranja. Da bi metapopulacija opstala, bitno je da dinamika izumiranja bude asinhrona, tj da pojedinačne lokalne populacije unutar sistema ne izumiru u isto vreme.

1.1.4. “Matične-satelitske” metapopulacije

Po teoriji, fundamentalna ekološka niša jedne vrste trebalo bi da bude veća od njene realizovane niše. Međutim, u nekim slučajevima populacije se mogu sresti i na staništima koja po svojim karakteristikama ne pripadaju ekološkoj niši te vrste, što dovodi do paradoksa da je realizovana niša veća od fundamentalne. Ovakva situacija je moguća ako je vrsta, barem u tom delu areala, organizovana po “matično–satelitskom” metapopulacionom modelu. Najjednostavnija varijanta ovog modela je metapopulacija koju čine dve lokalne populacije, od kojih prva, “matična”, ima suštinsku stopu rasta veću od 1 i može samostalno da opstane. Druga, “satelitska” lokalna populacija, ima suštinsku stopu rasta manju od 1 i održava se putem kontinuiranog priliva jedinki iz “matične” populacije, tj. u odsustvu migracije neizostavno izumire.

Trenutna stopa rasta definisana je jednačinom $r = \ln R_0 / T$ i predstavlja promenu veličine populacije (ΔN) po jedinki po jedinici vremena. R_0 je osnovna stopa rasta populacije, odnosno parametar koji opisuje opšti proizvod interakcije fekunditeta i preživljavanja (u populaciji gde se generacije preklapaju, R_0 predstavlja zbir proizvoda $l_x m_x$, gde je l_x uzrasno specifično preživljavanje ženki, a m_x njihov uzrasno specifični fekunditet).

Zavisno od toga koliko brzo se veličina “satelitskih” populacija smanjuje, a “matičnih” populacija raste, zatim od intenziteta migracije između njih, veličina takve jedne metapopulacije može biti veća ili manja od nosećeg kapaciteta sredine (maksimalne veličine u datom okruženju) “matične” populacije.

Logično pitanje koje se nameće je svakako zašto bi jedinke jedne vrste naseljavale nepovoljno stanište i formirale “satelitsku” populaciju? Jedan od razloga bilo bi delovanje intraspecijske kompeticije koje dovodi do pomeranja inferiornih jedinki (jedinki sa niskom adaptivnom vrednošću) iz populacije koja se nalazi na kvalitetnom staništu putem aktivne migracije i takozvana pasivna migracija - prenošenje spora, semenja itd putem nekog prenosioca (“vektora”), bez aktivnog biranja staništa, što dovodi do toga da se neki fenotipovi nađu i na nepovoljnom staništu. Još jedna zanimljiva posledica ovakve populacione dinamike je “konzervativizam niše” (6 Holt, 1995): selekcija protiv štetnih mutacija koja deluje u “satelitskom” staništu biće slaba jer stalno postoji “dotok” jedinki iz “matične” populacije i tako nema mogućnosti da se u “satelitskoj” populaciji favorizuju adaptacije za preživljavanje u novim sredinskim uslovima. Naravno, jačina ove barijere za nove adaptacije zavisice od adaptivne vrednosti jedinki u “satelitskom” staništu i od intenziteta migracije između različitih tipova staništa (2 Hanski, 1999).

Neke vrste ptica pevačica formiraju “matično-satelitske” metapopulacione sisteme gde je, na primer, veličina fragmenta povoljnog staništa koji podržava “matičnu” lokalnu populaciju oko 1 hektar, dok je veličina optimalnog “satelitskog” fragmenta povoljnog staništa od 1 do 2 hektara, a udaljenost između elemenata metapopulacije iznosi od 2 do 5 kilometara.

Metapopulaciona organizacija prepoznata je i kod nekih vrsta mrmoljaka. Tako u okviru kompleksa vrsta velikog mrmoljka (*Triturus cristatus superspecies* – Slika 3), na pojedinim lokalitetima koji se sastoje od fragmenata vodenih staništa različitih veličina i karakteristika (npr. dubina, količina i sastav submerzne vegetacije neophodne za polaganje jaja ovih vrsta), nisu svi fragmenti dovoljno veliki da podrže vijabilnu lokalnu populaciju, ali se i u njima nalaze jedinke mrmoljaka.

Pogrešno bi bilo tretirati sve lokalne populacije male veličine kao “satelitske” populacije zbog toga što imaju veoma veliku verovatnoću izumiranja – uzrok može biti mnogo drugih faktora koji se ispoljavaju i pri pozitivnoj stopi rasta lokalne populacije.

Usled migracija između lokalnih populacija čija brojnost nezavisno fluktuiraju, metapopulacija može postojati čak iako se sastoji samo od “satelitskih” elemenata i to u slučaju kada migracija između elemenata povećava ukupnu stopu rasta metapopulacije, suštinski zbog toga što se rizik slabe reprodukcije u jednoj od lokalnih populacija u određenoj godini može prenositi putem migracije na druge nezavisno fluktirajuće lokalne populacije (“širenje rizika” – koncept den Boer-a 1968 7).



Slika 3. Mužjak makedonskog velikog mrmoljka (*Triturus macedonicus*).

Odnos stope rasta metapopulacije i stopa rasta pojedinačnih elemenata metapopulacije prikazan je sledećom jednačinom:

$$\lambda_M = \lambda_L + 0.5 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) c^2$$

gde je

λ_M – per capita reproduktivna stopa metapopulacije

λ_L - per capita reproduktivna stopa lokalne populacije

k – broj elemenata metapopulacije

w_i – frakcija imigranata koja se reprodukuje u i -tom elementu (lokalnoj populaciji) metapopulacije

c – koeficijent varijacije r_{ij} , per –capita stope rasta lokalne populacije i u godini j

Vežba 1. Dvopopulacioni metapopulacioni model

$$\lambda_M = \lambda_L + 0.5 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) c^2$$

ZADATAK 1.

Kada je prosečna stopa rasta/jedinki izračunata za metapopulaciju jednaka prosečnoj stopi rasta/jedinki lokalne populacije?

$$\lambda_M = \lambda_L$$

$$0.5 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) c^2 = 0$$

a) migranti:

$$0.5 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) = 0, \text{ odnosno}$$

$$\sum_{i=1,k} w_i^2 = 1$$

$$k=2$$

$$w_1=1 \quad w_2=0$$

$$\sum_{i=1,k} w_i^2 = 1+0=1$$

$$w_1=0.99 \quad w_2=0.01$$

$$\sum_{i=1,k} w_i^2 = 0.98+0.0001=0.98$$

$$w_1=0.9 \quad w_2=0.1$$

$$\sum_{i=1,k} w_i^2 = 0.81+0.01=0.82$$

$$w_1=0.7 \quad w_2=0.3$$

$$\sum_{i=1,k} w_i^2 = 0.49+0.09=0.58$$

$$w_1=0.5 \quad w_2=0.5$$

$$\sum_{i=1,k} w_i^2 = 0.25+0.25=0.50$$



b) Prostorno variranje stope rasta:

$$c^2 = 0 \text{ odnosno } c=0$$

Iste stope rasta u obe lokalne populacije

ZADATAK 2.

Da li prosečna stopa rasta/jedinki izračunata za metapopulaciju može biti veća od 1 ako je prosečna stopa rasta/jedinki na nivou lokalnih populacija manja od 1?

$$\lambda_M = \lambda_L + 0.5 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) c^2 \quad \lambda_M > 1$$

$$\lambda_L + 0.5 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) c^2 > 1 \quad \lambda_L < 1$$

$$0.5 c^2 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) > (1 - (\lambda_L))$$

$$c^2 (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) > (1/2)(1 - (\lambda_L))$$

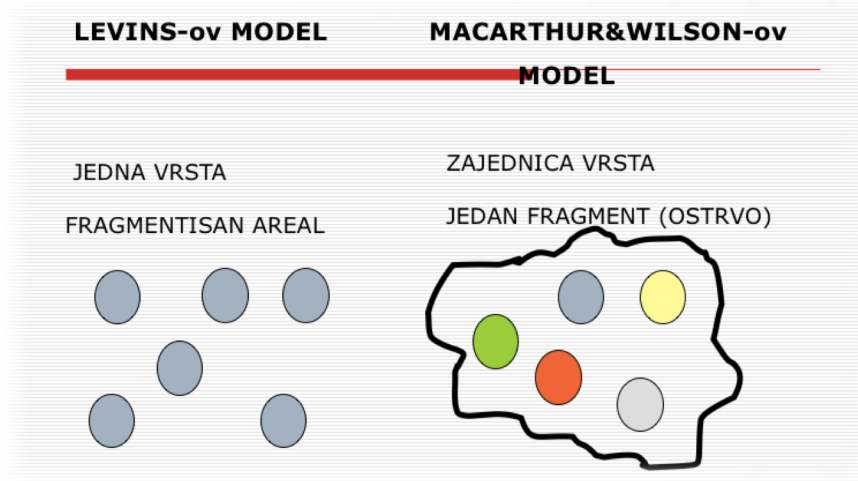
$$c > 0 \text{ i } (1 - \sum_{i=1,k} w_i^2) > 0$$

Stope rasta lokalnih populacija moraju se razlikovati!

Frakcije migranata koje se reprodukuju u lokalnim populacijama moraju biti male i ujednačene.

2. LEVINS-OV MODEL METAPOPOPULACIONE ORGANIZACIJE

Richard Levins, znameniti populacioni ekolog, definisao je jednostavan model koji opisuje suštinu metapopulacione organizacije: Metapopulacija je grupa lokalnih populacija iste vrste koje su raspoređene u prostoru dovoljno malom da je migracija jedinki iz jedne u drugu lokalnu populaciju ostvarljiva; svaka od tih lokalnih populacija pokazuje veoma veliku verovatnoću i učestalost izumiranja; međutim, dinamika tog izumiranja i obnavljanja izumrlih lokalnih populacija usled imigracije jedinki iz postojećih lokalnih populacija čini da celokupna grupa opstaje na hijerarhijski višem – metapopulacionom nivou. Sličan scenario (učestala izumiranja i obnavljanje lokalnih populacija putem rekolonizacije od strane imigranata iz susednih populacija) upotrebili su i MacArthur i Wilson 1967 (8), prilikom formiranja dinamičke teorije ostrvske biogeografije. Za razliku od Levins-ovog modela, koji opisuje dinamiku jedne vrste čiji je areal fragmentisan, MacArthur i Wilson-ov (MAW dalje u tekstu) model predočava dinamiku zajednice vrsta na jednom ograničenom tj izolovanom (“ostrvskom”) prostoru uz postojanje imigracije iz postojanih udaljenih “kontinentalnih” populacija. Naravno, kada kažemo scenario, mislimo na obrazac populacione dinamike koji nije proizvod teoretske konstrukcije već je zapažen tokom realnih istraživanja. Oba ova modela (Levins-ov i MAW-ov) ističu značaj procesa kolonizacije (ustanovljavanja) i procesa izumiranja lokalnih populacija, tj značaj procesa migracija za dugoročni opstanak lokalnih populacija jedne vrste u fragmentisanom predelu.



Slika 4. Prikaz Levins-ovog i MacArthur-Wilson-ovog modela.

Neophodno stanje za opstanak metapopulacije je da pojedinačna lokalna populacija u mreži praznih fragmenata staništa oformi, putem emigranata, najmanje jednu novu lokalnu populaciju, tj nastani barem jedan prazan fragment u toku svog "trajanja". Ovo ističe značaj intenziteta emigracije i imigracije i njihovih interakcija, kao i veličine svakog pojedinačnog fragmenta tj veličine i gustine svake lokalne populacije koja taj fragment naseljava. U konzervacionoj biologiji, predviđanje izumiranja metapopulacije je izvodljivo čak i pre nego što dođe do potpunog uništenja pogodnog staništa, upravo na osnovu informacije o intenzitetu promene stope imigracije, emigracije, veličine i gustine lokalne populacije.

Levins-ov model podrazumeva beskonačan ili neodređen broj lokalnih populacija, determinističku stopu migracije, stohastička izumiranja lokalnih populacija i proces kolonizacije nezavisan od međusobne udaljenosti lokalnih populacija. Hanski (1999 2) navodi da, ako je:

dP – brzina promene veličine metapopulacije, izražena relativnim brojem naseljenih fragmenata, tj. aktivnih lokalnih populacija u vremenu t u odnosu na ukupan broj fragmenata ($0 < P < 1$),

c – parametar brzine kolonizacije lokalnih populacija,

e – parametar brzine izumiranja lokalnih populacija,

brzina promene veličine metapopulacije u Levins-ovom modelu može se predstaviti sledećom jednačinom:

$$dP/dt = C - E = cP(1-P) - eP$$

Iz ovoga sledi da se ravnotežna veličina metapopulacije može izračunati iz jednačine:

$$dP/dt = cP(1-P) - eP = 0$$

$$P_{eq} = 1 - e/c ; \quad e/c = 1 \rightarrow \rightarrow P_{eq} = 0$$

Zamislite metapopulaciju koja se sastoji od jedne početne lokalne populacije i još jedne koja tek biva ustanovljena. Veličina metapopulacije P je u ovom slučaju veoma mala tako da početna jednačina biva modifikovana $dP/dt = (c-e)P$ zato što je cP^2 veoma malo. Uslov za održavanje metapopulacije $e/c < 1$ ili $c > e$ ukazuje da, tokom trajanja početne lokalne populacije, koje je opisano kao $1/e$, ona mora da formira najmanje jednu novu populaciju, putem kolonizacije, da bi metapopulacija opstala.

Parametri C i E predstavljaju funkcije P sa koeficijentima c i e. Ovi parametri predstavljaju demografske procese, što znači da zavise od biologije i životne istorije vrste, kao i od karakteristika životne sredine (okruženja) u kojoj se metapopulacija nalazi. Svaka realna situacija (vrsta x okruženje) opisana je specifičnim skupom krivih koje u modelu predstavljaju odnose između P, C i E. U Levins-ovom modelu, verovatnoća kolonizacije ($C = cP(1-P)$) pozitivno je korelisana sa udelom nastanjenih fragmenata (cP), ali je određena i brojem nenaseljenih fragmenata (1-P), odakle proističe da, što je udeo nenaseljenih fragmenata u ukupnom broju fragmenata manji, to je i verovatnoća kolonizacije manje izvesna. Nasuprot tome, verovatnoća izumiranja lokalnih populacija ($E = eP$) zavisi samo od proporcije nastanjenih fragmenata – što je njih više, to se verovatnoća da će neki od njih postati nenaseljen u nekom trenutku u budućnosti, usled izumiranja lokalne populacije, povećava.

Za Levins-ov model važi pravilo da metapopulacija može dostignuti stanje ravnotežnog broja nastanjenih fragmenata dokle god je $C > E$, jer u tom slučaju postoji realna verovatnoća da u nekom trenutku u budućnosti $C = E$, što je preduslov za ravnotežno stanje. Ako je $C < E$, za takvu metapopulaciju ne postoji ravnotežni broj naseljenih fragmenata.

Dobar primer metapopulacionog modela je osnovni epidemiološki model, gde početna lokalna populacija parazita ustanovljava privremene lokalne populacije na domaćinima koje napušta kada završi ciklus razmnožavanja, a potomacka generacija naseljava druge domaćine, odnosno, osniva nove privremene lokalne populacije. Levins-ov model je, naravno, jednostavniji jer epidemiološki model podrazumeva nemogućnost rekolonizacije iste lokalne populacije (istog domaćina) pošto se nakon prvog kontakta, tj. infekcije, razvija imunitet ili domaćin ugine. Naravno, ako jedinke domaćini ne razvijaju imunitet nakon infekcije i oporavka i ako populacija domaćina ostane stabilna, ovaj epidemiološki model (poznat i kao SIS model) je suštinski identičan Levins-ovom modelu. Osim jedinki domaćina koje posmatramo kao „lokalne populacije“ parazita, čitave grupe domaćina - sela i gradove – možemo smatrati elementima metapopulacionog sistema. Metapopulacija infektivnog agensa (npr. male boginje) ne može opstati ako ne postoji minimalni broj jedinki domaćina koji mogu biti zaraženi – „kritična veličina zajednice“ analogna „minimalnoj vijabilnoj veličini populacije“ – te zbog toga dolazi do „nestajanja“ agensa malih boginja između dve epidemije. Veličina naselja ima ključnu ulogu u dinamici širenja malih boginja, isto kao što veličina pojedinačnog fragmenta staništa ima ključnu ulogu u metapopulacionoj dinamici slobodno živućih organizama.

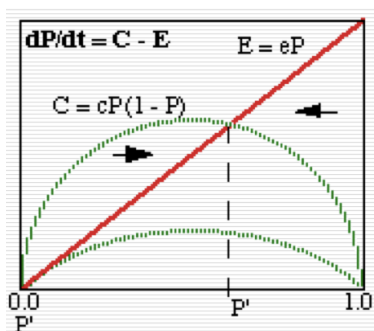
2.1. “Efekat izbavljenja” metapopulacije

Ovaj koncept (eng. „rescue effect“) prvi put u metapopulacionoj literaturi upotreбили su Brown i Kodric-Brown (1977 9) kao mogućnost povećanja veličine lokalne populacije i na taj način smanjenje njenog rizika od izumiranja, putem povećanja stope imigracije. Postoji i fenomen nazvan „pseudo-rescue effect“ gde imigracija vodi ustanovljavanju nove lokalne populacije nakon što je ona izumrla, a

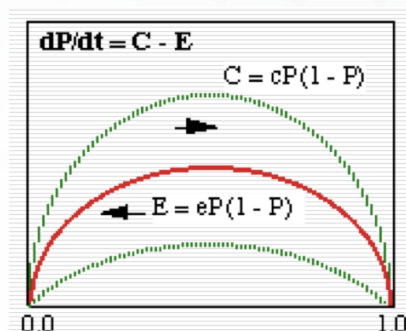
pre vremena $t+\tau$, kada vršimo kontrolni cenzus (t i $(t+\tau)$ predstavljaju dva vremenska trenutka kada vršimo uzastopna merenja veličine lokalne populacije i na osnovu njih uočavamo promene); ako su se izumiranje i obnavljanje lokalne populacije dogodili između dva merenja, mi ne moramo primetiti da je do izumiranja došlo, što može rezultirati pogrešnom informacijom tj pogrešnom procenom realnog obrta populacije (eng. „population turnover“), pogotovu ako je vremenski interval τ veliki (Hanski, 1999 2). Na nivou metapopulacije, efekat izbavljenja povećava veličinu metapopulacije usled delovanja efekta izbavljenja na svaku lokalnu populaciju ponaosob, čime se a) smanjuje verovatnoća izumiranja svake lokalne populacije, b) povećava veličina metapopulacije usled povećanog broja nastanjenih fragmenata u svakom vremenskom trenutku.

Hanski je izvršio modifikaciju Levins-ovog metapopulacionog modela tako što je pretpostavio postojanje efekta izbavljenja (imigraciju i time povećanje veličine već postojećih lokalnih populacija), što utiče na smanjenje efekta izumiranja na veličinu metapopulacije, odnosno modifikuje parametar E : on više nije samo pozitivno korelisan sa udelom naseljenih fragmenata u okviru metapopulacije, već zavisi i od relativnog broja nenastanjenih fragmenata ($E = eP(1-P)$), te E postaje kvadratna funkcija P , tj. verovatnoća izumiranja opada sa smanjem udela nenaseljenih fragmenata odnosno povećanjem broja lokalnih populacija. U tom slučaju, ravnotežno stanje metapopulacije tj situacija kada je $C = E$, dešava se samo kada je $P = 0$ ili $P = 1$.

Levins-ov model



Model Hanski-ja



Slika 5. Poređenje modela Levins-a i modifikacije istog modela koju je uradio Hanski. Horizontalna osa predstavlja udeo kolonizovanih povoljnih fragmenata staništa, a vertikalna osa predstavlja stopu kolonizacije/izumiranja lokalnih populacija u metapopulacionom modelu.

Uopšteno, povećanje veličine metapopulacije putem povećanja broja njenih elemenata-lokalnih populacija- dovodi do povećanja stabilnosti svakog od njenih elemenata usled intenzivnije stope imigracije i tako jačeg delovanja efekta izbavljenja. Ovde se zapostavlja istovremeni negativan efekat emigracije na veličinu populacije, tj. male populacije intenzivnije trpe negativne efekte emigracije od velikih populacija. Ali, ne treba zaboraviti da su u Levins-ovom modelu svi elementi metapopulacije jednake veličine. Zato je Hanski (1985 10) modifikovao Levins-ov model utoliko što je podjednake fragmente staništa naselio lokalnim populacijama različite veličine (*E-udeo nenastanjenih fragmenata*, *S – udeo fragmenata naseljenih malim lokalnim populacijama*, *L-udeo fragmenata naseljenih velikim lokalnim populacijama*, $S+L=P$ u Levins-ovom modelu). Brzina promene u ovim fragmentima predstavljena je sledećim jednačinama:

$$dE/dt=e_sS - cLE$$

$$dS/dt=c_L E + e_L L - e_s S - rS - mL$$

$$dL/dt=rS + mL - e_L L,$$

gde je c – efekat kolonizacije iz velike populacije, e_s - izumiranje malih populacija, r – efekat pretvaranja malih populacija u velike i e_L - efekat pretvaranja velikih populacija u male. Ovaj model ukazuje da velike populacije ne izumiru pre nego što postanu male i da migracija (m) iz velikih u male populacije povećava stopu pretvaranja malih populacija u velike. Takođe, metapopulacioni model opisan ovom jednačinom je najjednostavniji – lokalne populacije su strukturirane samo svojom veličinom: ako je metapopulacija mala i samo mali deo dostupnih fragmenata staništa naseljen lokalnim populacijama, pa je veliki deo migranata izgubljen u nenastanjenim fragmentima (jedan ili dva ili nekoliko imigranata koji iz raznih razloga neće moći da osnuju lokalnu populaciju) ili u postojećim malim lokalnim populacijama koje neće opstati. Nasuprot ovome, kada je većina fragmenata staništa naseljena i lokalne populacije dovoljno velike da bi bile stabilne, taj gubitak ili „rasipanje“ migranata je zanemarljivo. Tako trenutna stopa rasta metapopulacije može biti negativna ako je ona mala, ali postaje pozitivna kada njena veličina pređe neki „granični“ nivo. U veoma velikim metapopulacijama, stopa rasta ponovo postaje negativna, tako da veličina metapopulacije opstaje na nekom uspostavljenom stabilnom ravnotežnom nivou.

2.2 Uništenje staništa i posledično izumiranje metapopulacije

Koncept metapopulacije pomogao je i pojašnjavanju negativnih efekata koje na očuvanje biodiverziteta, putem direktnog izazivanja izumiranja lokalnih populacija i tako povećanja stepena ugroženosti vrste, ima modifikacija ili potpuno uništavanje pojedinih staništa ili čitavih ekosistema i predeonih celina. Hanski i sar. (1996 11) definisali su takozvani Levins-ov zakon: „dovoljan uslov za opstanak metapopulacije je da, nakon redukcije broja fragmenata staništa (rezultat uništavanja staništa – pretvaranje pogodnih fragmenata staništa u nepovoljne za datu vrstu), preostali deo fragmenata prevazilazi broj praznih ali pogodnih fragmenata koji je postojao pre uništenja“. Ovo pravilo je veoma praktično jer omogućava proračun minimalnog broja pogodnih fragmenata staništa neophodnih za dugoročno preživljavanje metapopulacije na osnovu veoma ograničene informacije o broju praznih a pogodnih fragmenata staništa u predelu u kome metapopulacija opstaje, a nije potrebno detaljno poznavanje dinamike lokalnih populacija ili metapopulacije.

Modifikacija Levins-ovog modela uvođenjem parametra koji opisuje proces uništavanja staništa kroz $(1-h)$ – *udeo fragmenata koji je potpuno uništen*, omogućava izračunavanje h – *udela praznih fragmenata staništa*, koji bi trebao da ostane konstanta sve dok metapopulacija nije u opasnosti od izumiranja (što se dešava kada $h < e/c$). Polazimo od pretpostavke da, usled redukcije udela praznih ali pogodnih fragmenata staništa od $(1-P)$ na $(h-P)$, brzina kolonizacije biva smanjena i model modifikovan na sledeći način:

$$dP_{tot}/dt = cP_{tot}(h - P_{tot}) - eP_{tot},$$

gde je

$$P_{tot} = Ph$$

U ravnotežnom stanju, udeo praznih fragmenata staništa u ukupnom broju fragmenata opisan je jednačinom:

$$h - P_{tot} eq = e/c.$$

Levins-ovo pravilo je definisano uz pomoć uprošćenog modela te stoga ne može biti dobro oruđe u konzervacionoj praksi, jer minimalni ude pogodnih fragmenata može biti uništen zbog uticaja faktora koji nisu obuhvaćeni ovim modelom – model je deterministički, podrazumeva vleiki broj fragmenata, komunikacija između elemenata metapopulacije je ujednačena tj ne zavisi od njihove



međusobne udaljenosti, veličine itd, metapopulacija je u ravnotežnom stanju, što nije realno u slučaju metapopulacije koja se nalazi u već razorenom predelu i, na kraju, ovaj model ne uzima u obzir efekat izbavljenja, tj uticaj imigracije na dinamiku lokalnih populacija.

2.3. Minimalna vijabilna veličina metapopulacije

Minimalna vijabilna veličina populacije (eng. „minimum viable population“ -MVP), po Soule-u (1980 12), predstavlja minimalan broj jedinki populacije koja ima veliku verovatnoću preživljavanja u okviru dužeg vremenskog perioda – konkretno, 95% verovatnoće da opstane u narednih 100 godina (definicija MVP unekoliko varira kod različitih autora, u odnosu na pretpostavljeno vreme opstajanja i verovatnoću preživljavanja). Koncept MVP našao je primenu u konzervacionoj biologiji upravo u očuvanju retkih i ugroženih vrsta – na osnovu postojećih podataka o dinamici jedne populacije proračunava se da li ona može opstati i koliko dugo i, ako ne može, putem simulacije dobija se podatak o njenoj najmanjoj održivoj veličini u datim okolnostima, te se, nadalje, definišu i preduzimaju aktivnosti na povećanju njene veličine i promeni strukture.

Minimalna vijabilna veličina metapopulacije (eng. „minimal viable metapopulation size“ – MVM) definisana je kao minimalni broj lokalnih populacija koje međusobno komuniciraju, neophodnih za dugoročan opstanak metapopulacije. Na to se nadovezuje i minimalan broj pogodnih staništa neophodan za opstanak metapopulacije (eng. „minimum amount of suitable habitats“-MASH).

Informacija o minimalnom broju neophodnih povoljnih fragmenata staništa za opstanak jedne metapopulacije prvi put je definisana, barem delimično, u stohastičkoj modifikaciji Levins-ovog metapopulacionog modela gde je broj fragmenata i lokalnih populacija konačan, bez prostorne strukturiranosti i bez efekta izbavljenja (Gurney i Nisbet, 1978 13), te ako:

H predstavlja ukupan broj identičnih fragmenata staništa (Q je broj fragmenata koji su naseljeni, E je broj fragmenata koji su nenaseljeni),

T_M očekivano vreme izumiranja metapopulacije,

T_L očekivano vreme izumiranja lokalne populacije

P_{eq} deo naseljenih fragmenata u ravnotežnom stanju ($P_{eq} = Q/H$)

Q_E verovatnoću uspešne kolonizacije u relativno kratkom vremenskom periodu,

onda je

$$T_M = T_L e^x \quad \text{gde je } x = (HP_{eq}^2 / 2(1 - P_{eq})).$$

Ako nas interesuje pod kojim uslovima metapopulacija može opstati 100 puta duže od trajanja njene prosečne lokalne populacije ($T_M > 100 T_L$),

$$P_{eq} (H)^{1/2} \geq 3.$$

Primer: Ako u metapopulacionom sistemu postoji 50 fragmenata staništa ($H=50$), da bi ona opstala 100 puta duže od prosečne lokalne populacije, brzine izumiranja i obnavljanja lokalnih populacija moraju biti tolike da broj postojećih lokalnih populacija u ravnotežnom stanju čini najmanje 0.43 ukupnog broja lokalnih populacija, odnosno $PH = 21$.

Ovaj model je dalje poboljšán u radovima Hanski (1994 14) i Hanski i sar. (1996 11), tako što je uzet u obzir efekat izbavljenja i uticaj razdaljine na migraciju.

Iz navedenih jednačina proizilazi da je minimalna vijabilna veličina metapopulacije funkcija ukupnog broja povoljnih fragmenata staništa (H). Ako jednačinu

$$P_{eq} (H)^{1/2} \geq 3$$

prikažemo kao

$$P_{eq} H = Q_{eq} > 3(H)^{1/2},$$

Možemo smatrati da je minimalna vijabilna veličina metapopulacije predstavljena kao $3(H)^{1/2}$ i tako MVM ne može biti posmatrana nezavisno od MASH. Zanimljivo je da, po ovom modelu, što je više fragmenata staništa (H) u sistemu, veći mora da bude neophodni minimalni broj lokalnih populacija (Q_{eq}) koji omogućava dugoročni opstanak metapopulacije.

Hanski (1997 15) je osmislio niz pravila kojih bi se trebalo pridržavati prilikom koncipiranja konzervacionih projekata i projekata gazdovanja metapopulacijama, a usled negativnih efekata fragmentacije i uništavanja staništa:

1. Ako se uništavanje staništa nastavlja, metapopulacija neminovno izumire u nekom trenutku;
2. Izumiranje može potrajati; u tom slučaju, predviđanje daje dovoljno vremena za restauraciju, npr. putem ubrzane rekolonizacije;
3. Uslovi za dostizanje ravnotežnog stanja možda se nikada neće pojaviti;

4. Što je više moguće fragmenata treba očuvati;
5. Veliki broj povoljnih fragmenata nije rešenje, ako su međusobno suviše udaljeni tj izolovani;
6. Udaljenost nije jedini faktor koji utiče na verovatnoću imigriranja: bitne su i karakteristike terena, tj koridori;
7. Veliki broj pogodnih fragmenata nije povoljan ako su suviše blizu jedan drugom zbog moguće sinhronosti dinamike lokalnih populacija;
8. Treba da postoji što je više moguće variranja kvaliteta fragmenata (različita pogodna mikrostaništa) da bi se sprečila sinhrona dinamika;
9. Rekolonizaciju treba kontrolisati tokom nekoliko uzastopnih generacija;
10. Veličina pogodnih fragmenata je bitna, jer mali prostor tj mala lokalna populacija trpi izraženiji uticaj demografske slučajnosti, naročito kod vrsta sa malom stopom reprodukcije;
11. Veliki fragmenti su preporučljivi u procesu gazdovanja, jer mogu da podrže velike lokalne populacije, sa mnogo potencijalnih imigranata, kao i da sadrže veliku varijabilnost mikrostaništa.

Vežba 2. Analiza Levins-ovog metapopulacionog modela

$$\underline{dP/dt = C - E}$$

$$C = cP(1-P) \text{ i } E = eP$$

P-frakcija naseljenih fragmenata ($0 < P < 1$)

dP/dt – brzina promene naseljenih fragmenata

(dP/dt > 0, dP/dt < 0 ili dP/dt = 0 – pokazuje da li P raste, opada ili ostaje nepromenjeno, respektivno)

c i e – verovatnoća imigracije i izumiranja u pojedinačnom staništu

$$dP/dt = C - E = 0 \text{ ili } P' = 1 - e/c$$

P' > 0 samo ako je e/c < 1 odnosno c > e



ZADATAK 1.

Ako je u jednoj metapopulaciji $P=0.7$, izračunati stopu promene frakcije okupiranih staništa kao i P' pri vrednostima $c=0.6$ i $e=0.4$:

$$\begin{aligned}dP/dt &= C - E = cP(1-P) - eP \\dP/dt &= 0.6 \times 0.7(1-0.7) - 0.4 \times 0.7 \\dP/dt &= 0.42 \times 0.3 - 0.28 \\dP/dt &= 0.126 - 0.28 \\dP/dt &= -0.154 \\P' &= 1 - e/c = 1 - 0.4/0.6 = 1 - 0.67 = 0.33\end{aligned}$$

Na isti način izračunati P' ako je a) $c=0.4$ i $e=0.6$, b) $c=0.5$ i $e=0.5$.

Takođe, izračunati stopu promene frakcije okupiranih staništa kao i P' ako je $P = 0.3$, a vrednosti c i e :

- a) $c=0.6$ i $e=0.4$; b) $c=0.4$ i $e=0.6$; c) $c=0.5$ i $e=0.5$.

ZADATAK 2.

Ako u okviru staništa ima 70 fragmenata, koja je najmanja vrednost $P_{eq}(H)$ koja osigurava opstanak metapopulacionom sistemu da opstane 100 puta duže od prosečne lokalne populacije?

$$H=70$$

$$P_{eq}(H)^{1/2} \geq 3$$

$$P_{eq} \geq 3/((H)^{1/2})$$

$$P_{eq} \geq 3/((70)^{1/2})$$

$$P_{eq} \geq 3/8.37$$

$$P_{eq} \geq 0.358$$

$$0.358 \times 70 = 25 \text{ fragmenata}$$

$$P_{eq}(H) = 25$$

$$MVM = 3(H)^{1/2} \quad MVM = 3 \times 8.37 = 25$$

ZADATAK 3.

Ako u okviru staništa ima 10 fragmenata, koja je najmanja vrednost $P_{eq}(H)$ koja osigurava opstanak metapopulacionom sistemu da opstane 100 puta duže od prosečne lokalne populacije?

$$H=10$$

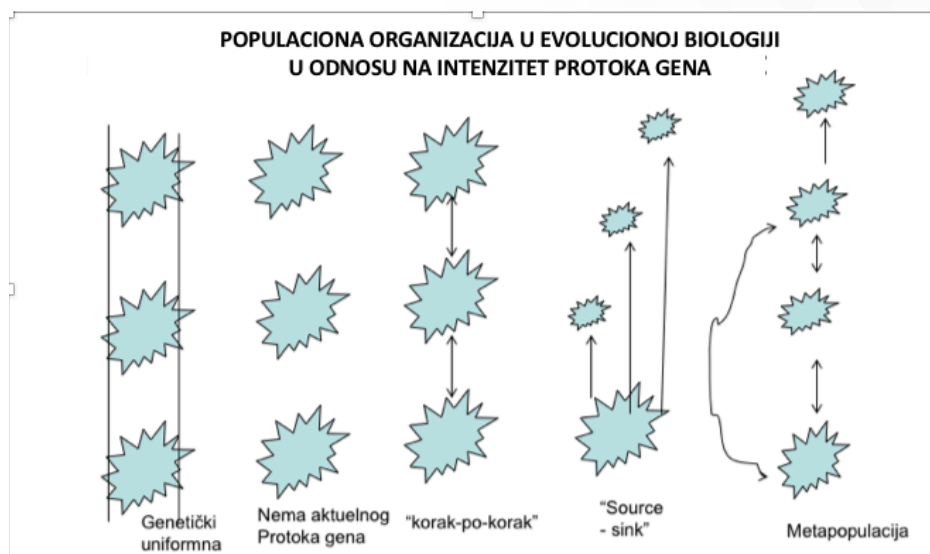
$$P_{eq}(H)^{1/2} \geq 3$$



3. GENETIKA I EVOLUCIJA METAPOPOPULACIJA

U evolucionoj biologiji, termin metapopulacija podrazumeva skupove dema ili lokalnih populacija (sinonim) ograničene veličine unutar kojih je prisutno ukrštanje po principu slučajnosti, a između kojih postoji ograničen protok gena (Tucić, 2003 16), tj skup lokalnih populacija koji je genetički strukturiran. Podrazumeva se da je verovatnoća izumiranja tih lokalnih populacija realna i relativno česta, te da one bivaju obnovljene od strane imigranata iz ostalih lokalnih populacija u okviru metapopulacije. Veoma je važno istaći da, usled dinamike izumiranja i obnavljanja lokalnih populacija, stepen međupopulacione genetičke diferencijacije (nivo genetičke strukturiranosti metapopulacije) nije veliki, bez obzira na ograničen protok gena između lokalnih populacija (Pešić i sar., 2009 17). Činjenica je da genetička kompozicija metapopulacije i njenih elemenata direktno utiče na populacionu dinamiku i ekologiju, odnosno na verovatnoću izumiranja pojedinih lokalnih populacija i promene stope migracije (Hanski, 1999 2).

Na slici 6 prikazani su različiti modeli populacione organizacije, od grupe genetički uniformnih lokalnih populacija usled intenzivnog protoka gena, preko "ostrvskog" modela gde nema aktuelnog protoka gena između lokalnih populacija ali su one postojane, zatim "korak-po-korak" modela koji je linearan, a protok gena postoji samo između susednih populacija, do metapopulacionih modela – "Matično-satelitski" model sa asimetričnim protokom gena (od matične ka satelitskim lokalnim populacijama) i klasičan metapopulacioni model gde se protok gena dešava usled učestalih izumiranja lokalnih populacija i brzih rekolonizacija tako napuštenih fragmenata staništa od strane migranata iz svih postojećih elemenata metapopulacionog sistema.



Slika 6. Različiti modeli populacione organizacije u evolucionoj biologiji, određeni nivoom protoka gena i nivoom postojanosti lokalnih populacija.

3.1. Genetička osnova i migracije

Migracije u ovom kontekstu označavaju kretanje jedinki iz jedne u drugu lokalnu populaciju u okviru metapopulacionog sistema. Intenzitet stope migracije zavisi od spoljašnjih faktora, abiotičkih (povoljni/nepovoljni vremenski uslovi za migriranje) i biotičkih (prisustvo/odsustvo i/ili intenzitet predatorskog pritiska), ali i varijabilnosti gena koji determinišu sklonost ka migriranju, tj. napuštanju matične lokalne populacije. Poznato je da je varijabilnost za sklonost ili sposobnost migriranja kod mnogih taksona, makar delimično, određena naslednom osnovom (Wilson, 1995 18; Roff, 1996 19). Skup migranata tako predstavlja neslučajan genetički uzorak u okviru metapopulacije, pa migracija, putem protoka gena, može promeniti učestalosti alela u lokalnim populacijama. Sam proces migriranja, kada traje duži vremenski period, izaziva promenu stope migracije u populaciji. Ako je, na primer, emigracija mnogo intenzivnija od imigracije (čest slučaj u izolovanim lokalnim populacijama), većina jedinki sa migratornim naslednim predispozicijama napušta matičnu populaciju i vremenom preovlađuju jedinke sa ne-migratornim naslednim predispozicijama - stopa migracije će evoluirati u pravcu svog smanjenja. Ako je imigracija intenzivnija od emigracije, što se može dešavati u malim lokalnim populacijama koje se nalaze blizu velikih, vremenom će se proporcija jedinki sa migratornim naslednim predispozicijama povećati u malim populacijama (Hanski, 1999 2).

U kontekstu uticaja stope migracije na dinamiku metapopulacije, važno je saznati u kom obimu potencijalne evolutivne promene u stepenu pokretljivosti ili migratornosti menjaju povezanost lokalnih populacija u sistemu. Na primer, ako izolovane populacije imaju izuzetno nisku stopu migracije, one efektivno postaju izolovanije. Ako se stopa migracije dodatno poveća u sistemu već dobro povezanih lokalnih populacija, one će postati bolje povezane.

Da bi pozitivna stopa migracije evoluirala u hipotetičkoj metapopulaciji gde nema izumiranja i promene veličine lokalnih populacija, ali sama migracija ima cenu i/ili postoje postoje razlike u kvalitetu fragmenata staništa i tako i u veličinama lokalnih populacija, mora postojati neki mehanizam koji povećava adaptivnu vrednost migranata – na primer, vremensko variranje veličina populacija i adaptivnih vrednosti jedinki. Verovatnoća da će migrant naseliti prazan fragment staništa i verovatnoća da će naseliti malu populaciju koja ima predispozicije da u bliskoj budućnosti postane velika, u znatnoj meri određuju njegovu očekivanu adaptivnu vrednost (Hanski, 1999 2).

Za očekivati je da selekcija u metapopulaciji paralelno deluje na dva nivoa na osobine životne istorije, odnosno komponente adaptivne vrednosti, od kojih je jedna i stopa migracije: a. selekcija unutar lokalnih populacija; b. selekcija lokalnih populacija. Učestalost alela koji favorizuju migratornost vremenom će se smanjiti na lokalnom nivou, ali ako posmatramo metapopulacioni nivo, ukupna stopa migracije (na nivou metapopulacije) će se povećati. Problem fragmentacije staništa jeste u tome što ona povećava cenu migracije (rizik od uginuća tokom migracije), i, tako, i relativnu jačinu unutarpopulacione selekcije protiv migratornih alela. Međutim, smanjena veličina populacija povećava intenzitet njihovog izumiranja, što će povećati variranje adaptivne vrednosti u budućem vremenu, a to će doprineti selekciji za održavanje ili povećanje učestalosti migratornih alela na metapopulacionom nivou.

3.2 Genetička osnova i izumiranje prirodnih populacija

Poznato je da je negativan efekat inbridinga karakterističan za male izolovane elemente metapopulacije i da doprinosi njihovom izumiranju, pre svega putem smanjenja genetičke varijabilnosti za osobine životne istorije. Na primer, nakon samo jedne generacije ukrštanja u drugom stepenu srodstva (braća i sestre) u lokalnoj populaciji leptira *Melitaea cinxia*, stopa izleganja jaja smanjila se za 30% (Saccheri i sar., 1998 20). Hanski (1999 2) je smatrao da ponekada čak i snažna selekcija protiv štetnih recesivnih alela ne može dovesti do takozvanog "genetičkog pročišćavanja" ako su u pitanju veoma male lokalne populacije, verovatno zbog velike verovatnoće fiksiranja alela sa ne tako snažnim štetnim efektima i zbog protoka gena između lokalnih populacija.

U udžbenicima evolucione biologije često se pominje da su male populacije pod većim rizikom od izumiranja jer u njima genetički drift ima predominantnu ulogu, tj deluje jače od prirodne selekcije, pa te slučajne promene učestalosti alela mogu povećati stopu inbridinga u populaciji kroz gubitak alelske raznovrsnosti, naročito ako su aleli u populaciji zastupljeni sa malom učestalošću (Tucić, 2003 16). Predstavićemo ovaj mehanizam detaljnije, pomoću termina varijansna efektivna veličina populacije (eng. "variance-effective population size"). Ovu efektivnu veličinu populacije matematički je definisao Haldane (1939 21) kao

$$N_e(v) = 4N/(V_k+2),$$

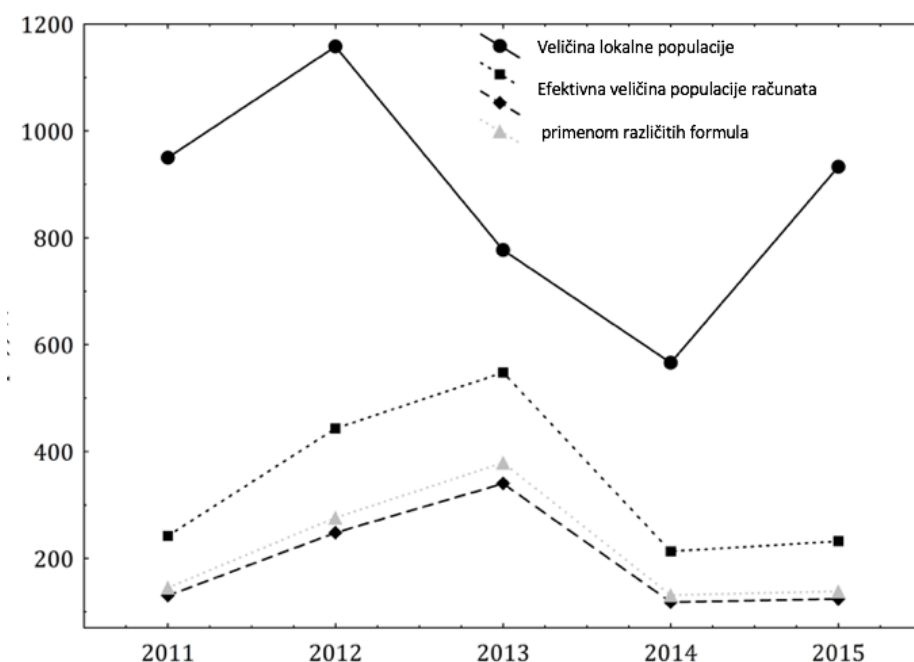
gde je N veličina populacije dobijena cenzusom, a V_k varijansa broja gameta koje proizvede roditeljska generacija.

Crow i Kimura (1970 22) predstavili su varijansnu efektivnu veličinu populacije jednačinom:

$$N_e(v) = (Nk-k)/(1+V_k/k),$$

gde je N veličina roditeljske populacije, k je srednja vrednost broja potomaka proizvedenih po jedinki, a V_k populaciona varijansa broja potomaka proizvedenih po jedinki.

Kada je reproduktivni uspeh jedinki slučajan i veličina populacije ne varira, $V_k = k = 2$ i $N_e(v) = N$. Međutim, u realnim populacijama, $N_e(v) < N$, zbog variranja odnosa polova u populaciji kao i variranja reproduktivnog uspeha između jedinki istog pola. Dakle, na varijansnu efektivnu veličinu populacije utiče sama veličina populacije i reproduktivni uspeh jedinki, tako da je ona pouzdan parametar za utvrđivanje efekta “uskog grla” (Slika 7) (jačina uticaja genetičkog drifta zavisi direktno od broja potomaka koji formiraju populaciju nakon “uskog grla”).



Slika 7. Fluktuacije veličine i efektivne veličine jedne lokalne populacije obične krastače (*Bufo bufo*) tokom uzastopnih godina, gde smanjenje broja jedinki u populaciji između 2012. i 2013., i između 2013. i 2014. godine (odnosno između 2013. i 2014. godine ako posmatramo variranje efektivne veličine populacije) pokazuje efekat “uskog grla” (iz: Jovanović, 2021 23).

Kada posmatramo neku metapopulaciju i njenu efektivnu veličinu kao merilo evolutivnog potencijala, ona može biti ugrožena bilo smanjenjem veličine metapopulacije kroz izumiranje njenih pojedinačnih elemenata i/ili povećanjem varijanse broja potomaka između porodica. Treba pomenuti i uticaj obrta populacije, što se u ovom slučaju odnosi na brzinu i intenzitet izumiranja pojedinačnih elemenata metapopulacionog sistema, a taj uticaj je utoliko veći ukoliko su lokalne populacije koje izumiru veće, jer će se desiti redukcija ukupne genetičke varijabilnosti metapopulacije – u procesu metapopulacione dinamike, lokalne populacije će biti obnovljene od strane imigranata, ali će te osnivačke propagule na početku biti male, te će i njihove lokalne efektivne veličine biti male, a ako sve jedinke dolaze iz iste populacije, veća je verovatnoća da će smanjenje genetičke varijabilnosti populacije biti veće nego kada bi propagula bila sastavljena od jedinki iz različitih lokalnih populacija.

Ako je protok gena (izražen kroz m) mnogo manji od 1, proces izumiranja/obnavljanja rezultiraće povećanjem međupopulacione genetičke diferencijacije na nivou metapopulacije pod sledećim uslovom (Whitlock i McCauley, 1990 24):

$$k < ((2Nm)/(1-\phi) + 0.5)$$

gde k predstavlja broj jedinki koji obnavlja datu lokalnu populaciju, N je ravnotežna veličina lokalnih populacija, a ϕ verovatnoća da su dva genska alela u grupi k poreklom iz iste populacije. Ako je $k \approx Nm$, proces izumiranja/obnavljanja lokalnih populacija vodiće ka povećanju međupopulacione genetičke diferencijacije na nivou metapopulacije (povećanje vrednosti F_{ST} koeficijenta). U praksi, u metapopulacijama sa intenzivnim obrtom populacija, stopa protoka gena ima visoke vrednosti, tako da su vrednosti F_{ST} koeficijenta veoma male i nema genetičke strukturiranosti (Slatkin, 1985 25). Povećanje genetičke strukturiranosti usled procesa iščezavanja i obnavljanja lokalnih populacija karakteristično je, pre svega, za biljke, jer se kod njih češće dešava da je $k < Nm$ zbog specifičnog protoka gena (transfer polena uglavnom se dešava samo između postojećih lokalnih populacija).

Ako je poznata stopa izumiranja lokalnih populacija (e) i ostali gore navedeni parametri, međupopulaciona genetička diferencijacija metapopulacije može biti procenjena na osnovu jednačine koju su koncipirali Whitlock i McCauley (1990 24):

$$F_{ST} = ((1-e+\phi(1-1/2k))/(2N+e2k))/((1-(1-e+\phi(1-1/2k))(1-m)^2(1-1/2N))$$

Još jedna zanimljiva jednačina (McCauley i sar., 1995 26) opisuje odnos između stepena međupopulacione genetičke diferencijacije u dva vremenska perioda – sadašnjem i prošlom tj omogućava proveru da li konkretna dinamika izumiranja i obnavljanja lokalnih populacija vodi ka

povećanju F_{ST} koeficijenta metapopulacije, naravno pod određenim uslovom – da je N mnogo veći od k :

$$F_{ST(\text{sadašnji})} = 1/2k + \phi(1-1/2k) F_{ST(\text{prethodni})}$$

Kada je ϕ malo, stepen diferencijacije novoosnovanih lokalnih populacija prevashodno je određen brojem osnivača, tj k , a kada je ϕ veliko, nema mnogo mešanja alela iz različitih lokalnih populacija prilikom rekolonizacije i sam taj process izumiranja i obnavljanja lokalnih populacija povećava nivo već postojeće genetičke diferencijacije.

3.3. Wright-ova teorija pomične ravnoteže kao primer dinamike genetičke strukture na metapopulacionom nivou

Sewall Wright je prvi predstavio populacione modele u vidu kompleksa malih lokalnih populacija koje međusobno komuniciraju putem protoka gena i tako ostvaruju specifičnu genetičku strukturiranost na jednom širem prostoru, gde interakcija delovanja genetičkog drifta i prirodne selekcije, naravno promenljiva u vremenu i prostoru, dovodi do bolje adaptiranosti ili izumiranja pojedinih lokalnih populacija. Wright-ov populacioni model u mnogome podseća na metapopulacioni, jer opisuje skup lokalnih populacija koje, zbog svoje ograničene veličine i predominantnog delovanja genetičkog drifta, mogu brzo izumreti. Njihove genetičke strukture, tj tipovi i učestalosti alela, uglavnom se menjaju putem genetičkog drifta (faza 1.), ali “dobitna kombinacija”, tj koadaptirane genske kombinacije sa najvišom adaptivnom vrednošću, kada prevladaju u demama usled delovanja prirodne selekcije (faza 2.), počinju da se šire migracijom, odnosno protokom gena, tako da “preplavljuju” ostale deme. Tako čitav sistem polako napreduje ka “adaptivnom vrhu”, tj stanju u kome biva dostignuta maksimalna adaptivna vrednost (faza 3.) (detaljno u Tucić, 2003 16). Ono što je zanimljivo i kontroverzno u ovoj teoriji je faza 3., jer Wright navodi (i matematički objašnjava) da različite genske kombinacije mogu imati istu adaptivnu vrednost te, stoga, u različitim demama mogu preovlađivati različiti genotipovi, odnosno unutar jednog sklopa sredinskih promenljivih nekoliko različitih genotipova mogu imati maksimalnu adaptivnu vrednost. Kako i da li oni realno mogu da “izvedu” međusobno “takmičenje” i “zaposedanje” “tuđe teritorije”, zavisi od stope migracije, prosečne adaptivne vrednosti populacije u “adaptivnoj dolini” (detaljno u: Tucić, 2003 16) i uticaju koji

protok gena vrši na genetičku strukturu date populacije. Snažan protok gena sprečiće “pomeranje vrha” tj već samo jedan migrant po generaciji sprečiće retke genotipove koji su formirali adaptivni vrh u pojedinim lokalnim populacijama da se šire dalje putem migracije, jer će protokom gena njih okupirati najuspešniji genotipovi iz populacija koje su na nešto nižem adaptivnom vrhu, ali su brojnije. Takođe, u realnim metapopulacijama protok gena nije homogen – između nekih fragmenata je intenzivniji u odnosu na druge, a sve se to opet menja u vremenu. Takozvana “pomeranja areala” (eng. “range shifts”), od kojih su najpoznatija ona iz perioda pleistocenskih glacijacija, predstavljaju ilustraciju faze tri procesa pomične ravnoteže.

Primena Wright-ovog modela pomične ravnoteže ogleda se u interpretaciji intenziteta autbredne depresije (eng. “outbreed depression”) između lokalnih populacija koje se nalaze u različitim delovima areala vrste. Ovaj fenomen utvrđen je kod nekih vrsta (Simberloff, 1988 27; Hanski, 1999 2) kao pad adaptivne vrednosti, najčešće u F_2 generaciji potomaka nastalih ukrštanjem jedinki iz udaljenih populacija. Objašnjenje je da su, zbog različitih sredinskih uslova, koadaptirane genske kombinacije sa najvećom adaptivnom vrednošću u tim populacijama različite, tj nivo međupopulacione genetičke diferencijacije je visok, tako da “nove” genetičke kombinacije u početku imaju manju adaptivnu vrednost.

3.4. Wright-ov “ostrvski” model populacione strukture kao primer dinamike efektivne veličine populacije na metapopulacionom nivou

Metapopulacija je samo jedan od načina organizacije, tj komunikacije lokalnih populacija u nekom prostoru i ovim modelom može biti obuhvaćen ukupan areal vrste, ili samo jedan njegov deo. U evolucionoj biologiji, nivo genetičke komunikacije između lokalnih populacija nazivamo populacionom strukturom. Prilikom opisivanja populacione strukture, od presudnog značaja za stepen strukturiranosti jeste protok gena, od čijeg intenziteta (izražava se brojem migranata po generaciji) zavisi da li će populaciona struktura biti više ili manje izražena. Ako su sve lokalne populacije međusobno povezane intenzivnim protokom gena koji izjednačava lokalne učestalosti alela, onda za taj analizirani skup populacija ne možemo reći da je strukturiran. Ako je protok gena izuzetno mali i to se odražava kroz veliku međupopulacionu genetičku diferencijaciju, skup je veoma strukturiran. U odnosu na intenzitet stope protoka gena koncipirani su i osnovni teoretski modeli populacione

strukture (vidi u: Tucić, 2003 16). Jedan od njih, ostrvski model (Wright, 1931 28, 1932 29), podrazumeva skup lokalnih populacija između kojih postoji protok gena toliko malog intenziteta da međusobna razdaljina između populacija nema značajnog uticaja na njega. Međutim, Wright ne precizira da su te lokalne populacije podložne čestom izumiranju i potonjoj rekolonizaciji, navodi kao jedan od pouzdanih pokazatelja ostrvskog modela populacione strukture stopu protoka gena (Nm) manju od 1 i, zbog toga, stepen međupopulacione genetičke diferencijacije (F_{ST}) veći od 0.20, odnosno, nezavisno delovanje evolucionih faktora u svakoj lokalnoj populaciji.

Dinamika izumiranja i obnavljanja lokalnih populacija trebalo bi da smanjuje ukupnu genetičku varijabilnost metapopulacije, jer svaka rekolonizacija podrazumeva formiranje propagule koja je, najverovatnije, manje veličine od prethodno izumrle populacije, i, shodno tome, sa smanjenim nivoom genetičke varijabilnosti. Međutim, u metapopulacijama se pojavljuje kombinovani efekat protoka gena i izumiranja/obnavljanja lokalnih populacija na stepen međupopulacione genetičke diferencijacije.

Wright (1943 30) je definisao efektivnu veličinu metapopulacije koja se sastoji od idealnih n subpopulacija u kojima je $N_e = N$, kao

$$N_{eT} \approx N_T / (1 - F_{ST}),$$

gde je $N_T = nN$, tj ukupan broj jedinki u metapopulaciji. Ova jednačina ukazuje da, kada je $F_{ST} > 0$, i, naravno, kada nema izumiranja i rekolonizacije lokalnih populacija nego je njihova veličina i broj konstantan i svaka od njih podjednako doprinosi ukupnom pulu migranata, onda je $N_{eT} > N_T$, što ilustruje kompleksne načine na koje mnogi faktori mogu uticati na odnos između efektivne veličine lokalnih populacija i metapopulacije u celini (pod datim uslovima, fragmentacija doprinosi efektivnom povećanju metapopulacije, jer vremenom u različitim subpopulacijama bivaju fiksirani različiti aleli i genetička varijabilnost lokalnih populacija opada, ali ona biva očuvana na nivou metapopulacije). U ravnotežnom stanju, kada je $F_{ST} \approx 1 / (1 + 4N_e m)$, onda je

$$N_{eT} / N_T \approx 1 + 1 / 4N_e m.$$

Kada se N_T ne menja, efektivna veličina metapopulacije raste sa svakim narednim smanjenjem stope migracije unutar metapopulacije, jer sve više i više genetičke varijabilnosti biva “zamrznuto” u izolovanim lokalnim populacijama.

Da li je ovakav scenario moguć? U uslovima gde su pogodni fragmenti staništa izrazito izolovani, njihov kapacitet sredine podjednak, i ako lokalna regulacija populacije održava veličinu populacije stabilnom, fragmentacija može ograničiti varijansu reproduktivnog uspeha i tako voditi ka većoj N_{eT} . Isti efekat

mogu imati specifični dizajn rezervata prirode i programi uzgajanja u zatočeništvu, putem izjednačavanja eproduktivnog uspeha u subpopulacijama. Naravno, mnogo je realnija situacija gde fragmentacija smanjuje efektivnu veličinu metapopulacije (Waples, 2002 31).

Ako se stope migracije, broj migranata koji napuštaju matičnu subpopulaciju i produktivnost razlikuju između subpopulacija u okviru iste metapopulacije, njena efektivna veličina se može izračunati primenom jednačine koju su osmislili Whitlock i Barton (1997 32):

$$N_{eT} \approx N_T / ((1+P)(1- F_{ST}) + NPF_{STn}/(n-1)) ,$$

gde parametar P predstavlja varijansu produktivnosti subpopulacija. Ako je $P=0$, onda je $N_{eT} \approx N_T / (1- F_{ST})$. Ako je $F_{ST} = 0$, onda je $N_{eT} \approx N_T / (1+P)$. Poslednja jednačina sugerise da fragmentacija metapopulacije, čak iako nema genetičke diferencijacije, utiče na smanjenje efektivne veličine populacije zbog postojanja varijanse produktivnosti subpopulacija ($P>0$).

Nunney (1999 33) je osmislio sličan model, ali sa tzv. "interdemnim genetičkim driftom" (variranje produktivnosti subpopulacija i tako i doprinosa skupu migranata) generisanim nakupljanjem slučajnih razlika u reproduktivnom uspehu između jedinki i pretpostavljenim inbridingom unutar subpopulacija, izraženim preko F_{IS} koeficijenta:

$$N_{eT} \approx N_T / ((1+ F_{IS})(1+ F_{ST}) - 2 F_{IS} F_{ST}).$$

Ako je ukrštanje unutar subpopulacija po principu slučajnosti, tj $F_{IS} = 0$, onda je

$$N_{eT} \approx N_T / (1+ F_{ST}),$$

što je upravo suprotno Wright-ovom modelu, gde je $N_{eT} \approx N_T / (1- F_{ST})$.

Proces izumiranja/rekolonizacije može drastično da umanja efektivnu veličinu metapopulacije, naročito ako je broj naseljenih fragmenata staništa tako mali da je metapopulacija u opasnosti od izumiranja. Ako je varijansa produktivnosti metapopulacije rezultat izumiranja i rekolonizacije subpopulacija, odnos između efektivne veličine metapopulacije i koeficijenta međupopulacione genetičke diferencijacije biće

$$N_{eT} \approx n/4(m+e)F_{ST}.$$

U ovakvom modelu, efektivna veličina metapopulacije biće proporcionalna broju subpopulacija (n), a ne veličini subpopulacije (N) ili ukupnoj veličini metapopulacije (N_T).

Vežba 3. Analiza relacije stope izumiranja lokalnih populacija i medjupopulacione genetičke diferencijacije unutar metapopulacije

Podsetnik:

Wright (1943 30) je definisao efektivnu veličinu metapopulacije

koja se sastoji od idealnih n subpopulacija u kojima je $N_e = N$,

$$\text{kao } N_{eT} \approx N_T / (1 - F_{ST}),$$

$N_T = nN$ tj ukupan broj jedinki u metapopulaciji.

$$N_{eT} \approx N_T / (1 - F_{ST}),$$

$$F_{ST} > 0 \quad N_{eT} > N_T$$

u ravnotežnom stanju, zasnovano na Wright-ovoj jednacini

$$F_{ST} \approx 1 / (1 + 4Nem),$$

odnos efektivne i realne velicine metapopulacije izrazava se kao

$$N_{eT} / N_T \approx 1 + 1/4Nem$$

Whitlock i Barton (1997 32) su modifikovali jednačinu za izračunavanje efektivne veličine metapopulacije pod sledećim uslovima:

Subpopulacije variraju u svojim

stopama migracije,

broju migranata

i produktivnosti

pa je

$$N_{eT} \approx N_T / ((1+P)(1- F_{ST}) + NP F_{ST} n / (n-1)).$$

Kada je $P = F_{ST} = 0$,

onda je

$$N_{eT} \approx N_T / (1- F_{ST})$$

$$N_{eT} \approx N_T / (1+P).$$

Zadatak 1.

Simulirajte situaciju gde su $P = F_{ST} = 0$ i prokomentarišite dobijene rezultate.

Zadatak 2.

Simulirajte situaciju gde su $P = F_{ST} = 1$ i prokomentarišite dobijene rezultate.

Zadatak 3.

Simulirajte situaciju gde su $P = F_{ST} = 0.5$ i prokomentarišite dobijene rezultate.

4. INTERAKCIJA METAPOPOPULACIJA I METAZAJEDNICA

Životna sredina obuhvata abiotičke i biotičke faktore. Osim abiotičkih faktora, i interakcije između vrsta organizovanih u metapopulacione sisteme direktno mogu uticati na lokalnu populacionu dinamiku svake od njih ponaosob, pa i na strukturu metapopulacije. Biotičke interakcije mogu povećati brzinu izumiranja lokalnih populacija u okviru metapopulacije ili poboljšati stabilnost metapopulacije. U modelu zajednice koji obuhvata dve vrste, ako su oba člana interakcije organizovana po metapopulacionom principu i interakcija bar delimično povećava stopu izumiranja jedne od njih, veća stopa migracije može povećati usklađenost dešavanja u lokalnim populacijama barem jedne od te dve vrste. Shodno tome, postojanost metapopulacije te vrste biće smanjena. Takođe, biotičke interakcije će pospešiti opstanak metapopulacije ako povećavaju asinhronost lokalne dinamike elemenata metapopulacije.

4.1. Metapopulacije kompetitorskih vrsta

Polazeći od osnovne koncepcije organizacije metapopulacije, a to su lokalne populacije sa visokom učestalošću izumiranja i obnavljanja, prisustvo vrste kompetitora otvara pitanje da li će i koliko ona “uzurpirati” slobodne fragmente staništa nastale usled izumiranja lokalnih populacija vrste “suparnika” i kako će se to odraziti na opstanak metapopulacije te druge vrste?

Takozvani “efekat prioriteta” (eng. “priority effect”) podrazumeva da vrsta koja prva formira osnivačku populaciju u nenaseljenom fragmentu staništa neće biti potisnuta od strane kompetitorske vrste jer ima početnu prednost. To nije čest slučaj u lokalnoj dinamici metapopulacije. Kompetitorske interakcije mogu dovesti do veoma mozaičnog rasporeda vrsta unutar staništa, gde one formiraju lokalne populacije male gustine, pod uslovom da je stopa migracije umerena. Ako je stopa migracije visoka, kompetitivni odnosi će biti izraženiji, kompetitivno isključivanje na lokalnom nivou veće i time bogatstvo vrsta unutar analiziranog prostora manje. Za predviđanje efekata interspecijske kompeticije na sudbinu metapopulacija od značaja je njen efekat na snižavanje stope kolonizacije i/ili povećanje stope izumiranja.

Jedan od modela koji opisuje dinamiku dve vrste prostorno organizovane po metapopulacionom principu i u međusobnoj kompetitorskoj interakciji nastao je razvijanjem Levinsovog modela (vidi u: Hanski, 1999 2). Navedene jednačine opisuju *promenu broja fragmenata naseljenih jednom* (P_1), *drugom* (P_2) i *obe vrste* (P_{12}), kao i *dinamiku nenaseljenih fragmenata* (P_0) u nekom zadatom vremenskom periodu (dt), pri čemu A_x predstavlja $P_x + P_{xy}$, sa e_x je predstavljena *stopa izumiranja određenog elementa interakcije*, sa c_x *njegova stopa obnavljanja*, ($e_x + \varepsilon_x$) predstavlja *stopu izumiranja modifikovanu interspecijskim efektom*, a ($c_x - \gamma_x$) *stopu obnavljanja takođe modifikovanu interspecijskim efektom* (Levins i Kulver, 1971 34; Horn i MacArthur, 1972 35; Slatkin, 1974 36; Hanski, 1983 37; Nee i May, 1992 38):

$$dP_0/dt = -(c_1A_1 + c_2A_2) P_0 + e_1P_1 + e_2P_2$$

$$dP_1/dt = c_1A_1P_0 - (e_1 + (c_2 - \gamma_2) A_2)P_1 + (e_2 + \varepsilon_2)P_{12}$$

$$dP_2/dt = c_2A_2P_0 - (e_2 + (c_1 - \gamma_1) A_1)P_2 + (e_1 + \varepsilon_1)P_{12}$$

$$dP_{12}/dt = (c_1 - \gamma_1) A_1P_2 + (c_2 - \gamma_2) A_2P_1 - (e_1 + \varepsilon_1 + e_2 + \varepsilon_2)P_{12}$$

U prethodnim jednačinama navedena su dva efekta prisustva interspecijske kompeticije na metapopulacionu dinamiku svakog od članova interakcije, a koji modifikuju stope izumiranja (povećavaju ih) i obnavljanja (smanjuju ih): ε_x i γ_x .

Na Skadarskom jezeru u južnom delu Crne Gore nalazi se arhipelag od oko četrdesetak krečnjačkih ostrvaca različitih veličina (Slika 8A), koja su početkom poslednje decenije XX veka bila gusto naseljena lokalnim populacijama lacertidnih guštera (Crnobrnja-Isailović, 1997 39). Među njima su najbrojnije bile lokalne populacije običnog zidnog guštera (Podarcis muralis – Slika 8B) i plavog guštera (Dalmatolacerta oxycephala, tada Lacerta oxycephala – Slika 8C). Obični zidni i plavi gušter sintopno su naseljavali samo jedno, najjužnije ostrvo, gde je populacija prve vrste bila znatno brojnija od populacije druge. Na nekoliko ostrvaca lokalne populacije guštera nisu zabeležene. Lokalni stanovnici često čamcima obilaze ova ostrva; takođe, nivo jezera, koje je relativno plitko, može znatno da varira od godine do godine, i u izuzetno sušnim periodima ostrva bliža obali postanu spojena sa kopnom. Sve ovo sugerše postojanje mogućnosti migracije jedinki između ostrva i objašnjava neočekivano visok nivo protoka gena (Crnobrnja-Isailović i saradnici, 1995 40). Zajednica lacertidnih guštera arhipelaga Skadarskog jezera može predstavljati metazajednicu kompetitorskih vrsta ako bi se dokazalo da su lokalne populacije podložne učestalim izumiranjima i rekolonizacijama.



Slika 8A. Grafički prikaz arhipelaga Skadarskog jezera sa naznačenim rasporedom vrsta lacertidnih guštera na ostrvcima i u priobalju.



8B. Obični zidni gušter (*Podarcis muralis*). Slika 8C. Plavi gušter (*Dalmatolacerta oxycephala*).

Ako bi pretpostavili da kompeticija utiče samo na stopu obnavljanja ili samo na stopu izumiranja lokalnih populacija, a ne na oba parametra istovremeno, kao i ako bi se lokalne populacije u metapopulacionom sistemu vrste 1 nalazile u ravnotežnom stanju, vrsta 2 ne bi mogla da potisne vrstu 1 iz tih fragmenata ako je

$$P_{2eq}/P_{1eq} < \gamma_2/c_2 \text{ (Hanski, 1999 2)}$$

Naravno, ovde oznaka za ravnotežno stanje (e_q) podrazumeva ravnotežno stanje u odsustvu kompeticije.

Pod pretpostavkom da γ_x ne može biti veće od c_x , nijedna od vrsta u interakciji ne može sprečiti invaziju kompetitora, te one mogu koegzistirati na metapopulacionom nivou, ili, ako jedna od vrsta može, u odsustvu kompeticije, da obrazuje veliki broj lokalnih populacija u ravnotežnom stanju (P_{2eq}), a kompetitivni efekat druge vrste je (γ_2) je mali, ta druga vrsta će biti kompetitivno isključena čak i ako je "starosedelac".

U posebnom slučaju, koji je u literaturi poznat kao "lutrijska kompeticija" (eng. "lottery competition"), $\gamma_x = c_x$, i tada se ne može desiti da istovremeno $P_{2eq}/P_{1eq} < 1$ i $P_{1eq}/P_{2eq} < 1$, pa je stabilna koegzistencija obe vrste nemoguća.

Jedna zanimljiva konstatacija proistekla je iz modeliranja, a to je da kompetitori čije se ekološke niše u potpunosti preklapaju, suprotno klasičnoj teoriji interspecijske kompeticije i principu kompetitivnog isključivanja, mogu opstati u kompleksu fragmenata pogodnog staništa, pošto se u prirodi nikada ne dešava da je

$$(c+e)c-(2c-\gamma P_{eq})\gamma < 0$$

Preuranjen zaključak glasio bi da fragmentisanost staništa potpomaže koegzistenciju ekološki sličnih vrsta, tj. da povećava bogatstvo vrsta u takvoj sredini. Međutim, ako jedna vrsta prva naseli neko stanište, makar bilo i fragmentisano, ona će svakako imati početno preimućstvo nad vrstom kompetitorom koja se pojavljuje kasnije, jer je prva vrsta već osnovala lokalne populacije koje se svakako odlikuju većom gustinom od osnivačkih populacija vrste koja nailazi kasnije. Dakle, vrsta koja je rasprostranjenija regionalno ima veću verovatnoću da prva naseli određeni fragment staništa i tako biva u prednosti u procesu osvajanja ostalih fragmenata u odnosu na kompetitora (Hanski, 1999 2).

4.2 Metapopulacije predatora i plena

Poznato je da veličine lokalnih populacija predatora i plena osciluju usled interakcije, ali amplituda tog oscilovanja zavisi od više faktora. Na primer, ako članovi populacije vrste plena imaju veoma različite predispozicije da ih predator ulovi (velika varijansa osobine), stabilnost populacije se povećava (Hassell, 1978 41). Povećanje stope rasta populacije plena izazvaće i povećanje stope rasta

populacije predatora, ali sa određenim vremenskim kašnjenjem (eng. "time lag"). May (1976 42) tvrdi da veće vremensko kašnjenje smanjuje stabilnost populacija vrsta u interakciji.

Ako konstruišemo kompleksniji model, gde se na jednom širem prostoru dešavaju interakcije metapopulacije predatora i metapopulacije plena, njihova stabilnost zavisice od dva dodatna faktora, a to su stepen asinhronosti dinamika lokalnih populacija i jačina povezanosti populacija predatora i plena kroz migraciju.

Metapopulacioni model predator-plen mora sadržati jednačine koje opisuju dinamiku fragmenata staništa koji su nenaseljeni (E), naseljeni samo populacijama plena (P) i naseljeni populacijama i predatora i plena (X). Zbir pogodnih fragmenata staništa E, P i X označen je sa h. Nezamisliva je situacija da postoje fragmenti naseljeni samo populacijama predatora jer model podrazumeva isključivo specijalistu predatora. Komunikacija između fragmenata staništa u modelu je podjednaka, brzina obnavljanja populacija proporcionalna je proizvodu naseljenih i nenaseljenih fragmenata i sve lokalne populacije u okviru iste vrste imaju podjednak rizik od izumiranja. Model je jednostavan, pa fragmenti koji su naseljeni populacijama obe vrste nisu uračunati kao potencijalni izvor kolonizacije nenaseljenih fragmenata koji bi bio pridodat efektu kolonizacije od strane vrste plena. Brzine promene u fragmentima koji su naseljeni isključivo lokalnim populacijama predatora i plena ili samo lokalnim populacijama plena predstavljeni su kao (May, 1994 43):

$$dP/dt = c_p P(h-P-X) - c_x P X - e_p P$$

$$dX/dt = c_x P X - e_x X$$

Podrazumeva se da je dinamika lokalnih populacija nezavisna i da je stopa izumiranja lokalnih populacija visoka, tako da metapopulacije predatora i plena opstaju samo zahvaljujući asinhronoj lokalnoj dinamici i dovoljno visokoj stopi kolonizacije. Kada bi dinamika postala sinhrona, to bi značilo da predatoru postaju podjednako dostupne sve lokalne populacije plena, što bi za kratko vreme dovelo do značajnog smanjenja brojnosti plena. Ovaj podatak može biti od značaja za planiranje strategije kontrole parazitskih organizama.

Stabilno ravnotežno stanje opisano je jednačinama:

$$P_{eq} = e_x / c_x$$

$$X_{eq} = (h - h_x) (c_p / (c_p + c_x)),$$

gde je $h_x = e_x/c_x + e_p/c_p$ i predstavlja granični tj najmanji broj pogodnih fragmenata staništa koji omogućavaju $P_{eq} > 0$.

Vrsta plen opstaje bez predatora u fragmentima staništa gde je

$$h_p < h < h_x$$

pri čemu je h_p minimalni broj fragmenata staništa neophodan za opstanak jedne vrste pri

$$e_p/c_p.$$

Ovaj model ukazuje na mogućnost koegzistencije predatora i plena u fragmentisanom staništu i kada je interakcija nestabilna, ali vrsta predator ujedno teže podnosi uništavanje ili narušavanje staništa tj smanjenje h . Opet uočavamo paralelu sa ponašanjem infektivnog agensa u interakciji parazit–domaćin, gde, na primer, infekcija malim boginjama nije česta u malim naseljima (Anderson i May, 1991 44).

Podsetimo se značaja asinhronosti za koegzistenciju metapopulacija predatora i plena. Nekoliko faktora dovodi do i održava asinhronost dinamike lokalnih populacija:

- a) prostorne razlike između fragmenata staništa; b) heterogena migracija između lokalnih populacija;
- c) uticaj demografske slučajnosti u lokalnim populacijama male veličine; d) sredinska slučajnost.

4.3. Dinamika metazajednica

Metazajednice predstavljaju komplekse metapopulacija najmanje tri vrste u interakciji (Hanski, 1999 2). Na primer, metazajednica predator - plen u najjednostavnijem obliku može se sastojati od vrste predatora, dve vrste plena i dva tipa staništa, gde je svaka vrsta plen specijalista za jedan od ta dva tipa staništa. Ako predator podjednako efikasno može da lovi oba plena, on može potpuno “iskoristiti” jedan tip staništa, izloviti populaciju jedne vrste plena i onda se preorijentisati na drugi tip staništa. Takođe, bez obzira što efikasan predator izlovi lokalnu populaciju vrste plena, ako je dinamika lokalnih populacija predatora i plena asinhrona, a stopa migracije vrste plena dovoljno visoka, male osnivačke populacije plena nastajace i trajati dovoljno dugo da osnuju naredne pre nego što ih predator u potpunosti izlovi. Karakteristično za takozvane vrste “begunce” je da opstaju na regionalnom nivou upravo zahvaljujući metapopulacionoj dinamici, iako predstavljaju lak plen za određenog predatora.

Ishod dinamike metazajednica zavisice od procesa koji se dešavaju u okviru tri različita nivoa: unutar fragmenata, na nivou migracije između fragmenata i na nivou uznemiravanja/predatorstva.

4.4. Bogatstvo vrsta u zajednicama i njihovo rasprostranjenje

Dva obrasca rasprostranjenja kompleksa vrsta su poznata u ekologiji:

a) obrazac odnosa između vrste i areala (eng “species-area (SA) curve”), po kome veći prostor sadrži, odnosno može da sadrži, populacije više vrsta od manjeg prostora istih karakteristika (Williams, 1943 45; MacArthur i Willson, 1967 8; Rosenzweig, 1995 46);

b) obrazac odnosa između rasprostranjenja i gustine populacije (eng “distribution-abundance (DA) curve”), koji pokazuje da su vrste većeg rasprostranjenja okarakterisane i većim gustinama populacija (Hanski, 1982 47; Gaston, 1994 48). Međutim, postoji i parametar koji je nazvan “incidenca” (J_{ij}) - dugoročna verovatnoća da će vrsta i naseljavati fragment staništa j . Ako posmatramo R fragmenata i zajednicu koja se sastoji od Q vrsta, onda zbir J_{ij} vrednosti svakog fragmenta daje očekivano rasprostranjenje vrste i - D_i . Regionalno rasprostranjenje može se izračunati pomoću jednačine

$$P_i = D_i/R,$$

gde je P_i broj fragmenata naseljenih vrstom i .

Ako je noseći kapacitet vrste i u fragmentu j , $K_{ij}=w_iA_j$, gde w_i predstavlja konstantnu populacionu gustinu vrste i , a A_j je površina fragmenta j , onda je brzina promene verovatnoće p_{ij} da će vrsta i biti prisutna u fragmentu j , a u odsustvu interspecijskih interakcija:

$$dp_{eqij}/dt = J_{ij} = C_i(t)(1 - p_{ij}) - e_{ij}p_{ij}.$$

$C_i(t)$ predstavlja brzinu kolonizacije nenaseljenih fragmenata, dok je e_{ij} stopa izumiranja postojećih lokalnih populacija. Na osnovu radova (Hanski, 1999 2), e_{ij} možemo predstaviti kao K_{ij}^{-1} i tada je

$$p_{eqij} = J_{ij} = C_{eqi} w_i A_i / (C_{eqi} w_i A_i + 1)$$

gde C_{eqi} predstavlja ravnotežnu vrednost $C_i(t)$.

Ako je metapopulacioni model kontinentalno-ostrvski, kolonizacija će biti jednosmerna – usmerena iz velike matične kontinentalne životne zajednice ka malim izolovanim fragmentima staništa-ostrovima, dok klasičan metapopulacioni model podrazumeva da prazni fragmenti staništa bivaju u istoj meri kolonizovani iz svih naseljenih fragmenata staništa.

Vežba 4. Interakcija metapopulacija i metazajednica

Metapopulacije kompetitorskih vrsta

PROŠIRENI LEVINS-OV MODEL

$$dP_0/dt = - (c_1A_1 + c_2A_2) P_0 + e_1P_1 + e_2P_2$$

$$(A_x) = P_x + P_{xy}$$

(e_x) stopa izumiranja x-og elementa interakcije

(c_x) stopa obnavljanja x-og elementa interakcije

$$dP_0/dt = - (c_1A_1 + c_2A_2) P_0 + e_1P_1 + e_2P_2$$

$$dP_1/dt = c_1A_1P_0 - (e_1 + (c_2 - \gamma_2) A_2)P_1 + (e_2 + \epsilon_2)P_{12}$$

$$dP_2/dt = c_2A_2P_0 - (e_2 + (c_1 - \gamma_1) A_1)P_2 + (e_1 + \epsilon_1)P_{12}$$

$$dP_{12}/dt = (c_1 - \gamma_1) A_1P_2 + (c_2 - \gamma_2) A_2P_1 - (e_1 + \epsilon_1 + e_2 + \epsilon_2)P_{12}$$

P	A	c	e	ε	γ
$P_0 = 1 (0.04)$					
$P_1 = 9 (0.4)$	$A_1=10 (0.44)$	$c_1=0.3$	$e_1=0.2$	$\epsilon_1=0.1$	$\gamma_1=0.2$
$P_2 = 13 (0.52)$	$A_2=14 (0.56)$	$c_2=0.5$	$e_2=0.1$	$\epsilon_2=0.1$	$\gamma_2=0.3$
$P_{12} = 1 (0.04)$					
			$n = 24$		

Zadatak 1.

Izračunati dP_0/dt koristeći gore navedene vrednosti parametara:

$$dP_0/dt = - (c_1A_1 + c_2A_2) P_0 + e_1P_1 + e_2P_2$$

$$dP_0/dt = - (0.3*0.44 + 0.5*0.56)*0.04 + 0.2*0.4 + 0.1*0.52$$

$$dP_0/dt = - (0.132 + 0.280)*0.04 + 0.08 + 0.052$$

$$dP_0/dt = - (0.412*0.04) + 0.08 + 0.052$$

$$dP_0/dt = - 0.01648 + 0.08 + 0.052$$

$$dP_0/dt = - 0.01648 + 0.132$$

$$dP_0/dt = 0.11552$$

$$dP_0/dt = 0.12$$

Zadatak 2.

Izračunati dP_1/dt koristeći gore navedene vrednosti parametara:

$$dP_1/dt = c_1 A_1 P_0 - (e_1 + (c_2 - \gamma_2) A_2) P_1 + (e_2 + \epsilon_2) P_{12}$$

$$dP_1/dt = 0.3 * 0.44 * 0.04 - (0.2 + (0.5 - 0.3) * 0.56) * 0.4 + (0.1 + 0.1) * 0.04$$

$$dP_1/dt = 0.132 * 0.04 - (0.3 * 0.4) + (0.2 * 0.04)$$

$$dP_1/dt = 0.00528 - 0.12 + 0.008$$

$$dP_1/dt = 0.00528 - 0.112$$

$$dP_1/dt = -0.10672$$

$$dP_1/dt = -0.11$$

Zadatak 3.

Izračunati dP_2/dt koristeći gore navedene vrednosti parametara:

$$dP_2/dt = c_2 A_2 P_0 - (e_2 + (c_1 - \gamma_1) A_1) P_2 + (e_1 + \epsilon_1) P_{12}$$

$$dP_2/dt = 0.5 * 0.56 * 0.04 - (0.1 + (0.3 - 0.2) * 0.44) * 0.52 + (0.2 + 0.1) * 0.04$$

$$dP_2/dt = 0.280 * 0.04 - (0.1 + (0.1 * 0.44) * 0.52 + 0.3 * 0.04$$

$$dP_2/dt = 0.0112 - (0.1 + 0.044) * 0.52 + 0.3 * 0.04$$

$$dP_2/dt = 0.0112 - 0.144 * 0.52 + 0.012$$

$$dP_2/dt = 0.0112 - 0.07488 + 0.012$$

$$dP_2/dt = -0.05168$$

$$dP_2/dt = -0.05$$

Zadatak 4.

Izračunati dP_{12}/dt koristeći gore navedene vrednosti parametara:

$$dP_{12}/dt = (c_1 - \gamma_1) A_1 P_2 + (c_2 - \gamma_2) A_2 P_1 - (e_1 + \epsilon_1 + e_2 + \epsilon_2) P_{12}$$

$$dP_{12}/dt = (0.3 - 0.2) * 0.44 * 0.52 + (0.5 - 0.3) * 0.56 * 0.4 - (0.2 + 0.5 + 0.1 + 0.1) * 0.04$$

$$dP_{12}/dt = 0.1 * 0.44 * 0.52 + 0.2 * 0.56 * 0.4 - (0.2 + 0.5 + 0.1 + 0.1) * 0.04$$

$$dP_{12}/dt = 0.044 * 0.52 + 0.112 * 0.4 - 0.036$$

$$dP_{12}/dt = 0.02288 + 0.0448 - 0.036$$

$$dP_{12}/dt = 0.06768 - 0.036$$

$$dP_{12}/dt = 0.03168 = 0.03$$

Prokomentarisati dobijene rezultate:

$$dP_0/dt = 0.13$$

$$dP_1/dt = - 0.11$$

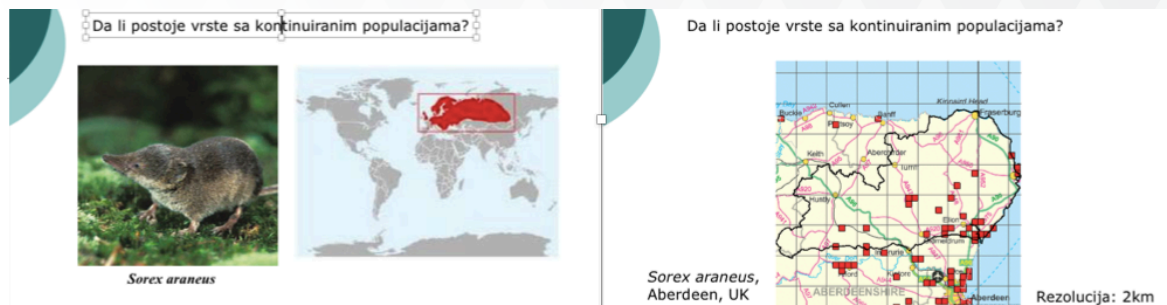
$$dP_2/dt = - 0.05$$

$$dP_{12}/dt = 0.03$$

5. PROSTORNA STRUKTURA POPULACIJA

Kada se opisuje populaciona struktura neke vrste, razmatra se stepen povezanosti lokalnih populacija u smislu intenziteta protoka gena i njegovog uticaja na ujednačenost raspodela tipova i učestalosti alela između njih (Tucić, 2003 16). Idealizirani modeli realnih populacionih struktura različitih taksona obuhvataju “kontinentalno-ostrvski” model, “ostrvski” model, model “korak-po-korak” i model “izolacija-putem-distance”. U “kontinentalno-ostrvskom” modelu protok gena je jednosmeran, iz velike (“kontinentalne”) u malu (“ostrvsku”) populaciju. “Ostrvski” model opisuje realno izolovane lokalne populacije pa je stopa protoka gena između njih toliko mala da se suštinski značajno ne razlikuje između parova lokalnih populacija, bez obzira na razlike u njihovoj međusobnoj udaljenosti. U modelu “korak-po-korak” do protoka gena dolazi samo između susednih dema koje su, pritom, raspoređene linearno u prostoru, a model “izolacija-putem-distance” je proširena verzija prethodnog u tom smislu da su lokalne populacije raspoređene u prostoru kontinuirano.

Jedan od teoretskih modela podrazumeva kontinuiran raspored lokalnih populacija, okarakterisan veoma intenzivnom stopom protoka gena. Pitanje je da li vrste realno imaju takve populacije ili je utisak koji dobijamo rezultat primene određene razmere prikazivanja UTM kvadrata pomoću kojih mapiramo njihovo prisustvo u geografskom prostoru? Recimo, obična rovčica, *Sorex araneus*, ima kontinuirano rasprostranjenje u okviru predela četinarskih šuma Skandinavskog poluostrva, koje, ujedno, predstavljaju povoljno okruženje za ovu vrstu. Ali, realno, njena populaciona gustina varira od jedne do druge tačke merenja u okviru ovog prostora, upravo stoga što realno pogodna mikrostaništa ipak nisu kontinuirano raspoređena (Hanski, 1999 2). Nadalje, za mnoge vrste možemo reći da jedan deo njihovog areala jeste manje-više kontinuiran, odnosno sastoji se od nekoliko velikih populacija, a ostale su male i u određenoj meri međusobno izolovane. To znači da, iako je prosečna veličina fragmenta staništa koji naseljava populacija neke vrste relativno velika, na primer 1000 m², varijansa te veličine takođe može biti velika, sa rasponom od 5 m² do 10000 m². Obično je u takvim slučajevima raspodela veličina naseljenih fragmenata staništa lognormalna, a pošto je brzina izumiranja obrnuto proporcionalna veličini naseljenog fragmenta, to i grafik brzine izumiranja lokalnih populacija ima lognormalnu raspodelu.



Slika 9.A.

Slika 9.B.

Slika 9.C.

Slika 9. A. *Sorex araneus* (preuzeto sa Google.com). B. Areal vrste (preuzeto sa IUCN.org). C. Deo areala vrste sa precizno označenim geografskim položajem lokalnih populacija (preuzeto sa Google.com).

Interesantno je da velike ekološke zajednice obično imaju lognormalnu raspodelu lokalnih populacionih gustina pojedinačnih vrsta (vidi u: Hanski, 1999 2), što znači da je većina vrsta zastupljena populacijama veoma malih gustina, tj da predstavljaju retke elemente date zajednice. Ako pojedinačne vrste imaju veoma nisku populacionu gustinu, vrlo verovatno stohastički procesi modeliraju njihovu lokalnu dinamiku i izumiranja lokalnih populacija su česta. Dominantno prisustvo retkih vrsta u ekološkim zajednicama sugerirše da je dinamika izumiranja i obnavljanja lokalnih populacija veoma rasprostranjena u prirodi.

Po drugom pristupu, metapopulacioni prostorni raspored opisuje niz lokalnih populacija čija je interna dinamika nezavisna od dinamike drugih lokalnih populacija (suprotan slučaj tipičan je za strukturirane populacije), pa i nezavisna od imigracije potekle iz tih lokalnih populacija (suprotno dinamici tzv “satelitskih” lokalnih populacija). “Prava” metapopulacija odlikuje se intenzitetom imigracije tek dovoljnim da restaurira lokalnu populaciju u povoljnom fragmentu staništa koji je trenutno prazan. Tako metapopulaciona organizacija može biti shvaćena i kao faza u dinamičkom procesu povezivanja povoljnih fragmenata staništa gde postoje: a. kontinuirane populacije sa intenzivnom međusobnom migracijom, b. strukturirane populacije koje se sastoje od sub-populacija čija dinamika je međusobno zavisna unutar predela kao celine (“satelitske” populacije na primer), c. metapopulacije čije lokalne populacije “komuniciraju” putem ograničenog broja imigranata (obuhvaćeni su i kontinentno-ostrvski modeli prostorne organizacije) i d. međusobno u takvoj meri izolovane populacije da efektivna migracija ne postoji.

Stepen međupopulacione genetičke diferencijacije (parametar F_{ST} u F-statistici Wright, 1931 28) odražava populacionu strukturu, ali samo ako su ispunjeni određeni uslovi: lokalne populacije su

relativno velike i stabilne i naseljavaju staništa koja su razdvojena u prostoru i podjednako povezana (Manel i sar., 2003 49). Nasuprot tome, ako metapopulacija naseljava heterogeni predeo koji inicira kompleksne obrasce protoka gena, postoji brz populacioni obrt malih lokalnih populacija (Whitlock i McCauley, 1999 50) ili su jedinke raspoređene manje-više kontinuirano u prostoru, F_{ST} – statistika nije pouzdan pokazatelj dinamike između lokalnih populacija. Studija populacione strukture leptira *Melitaea cinxia* u Finskoj pokazala je da prostorna genetička struktura metapopulacije dobijena analizom polimorfizma pojedinačnih nukleotida i mikrosatelita odražava ne trenutne već prethodne promene veličine populacije i prethodni intenzitet protoka gena (Orsini i sar., 2008 51). Populacioni uzorci prikupljeni su iz 4000 fragmenata staništa, prosečne veličine oko 0.15 ha, sa godišnjim opsegom nastanjenosti fragmenata (P) ovom vrstom leptira od 0.125 do 0.175. Prosečna vrednost F_{ST} za sve lokuse iznosila je 0.02 (za poređenje, prosečan F_{ST} za ostrvske populacije zidnog guštera, *Podarcis muralis*, sa Skadarskog jezera iznosio je 0.23 – Crnobrnja-Isailović i sar., 1995 40) i nije bilo pokazatelja populacione organizacije po principu „izolacija putem distance“. Uz veoma malu genetičku diferencijaciju tj prisutnu visoku stopu protoka gena između lokalnih populacija, uočen je visok stepen inbridinga. Detaljnija analiza pokazala je da su mnoge lokalne populacije u stvari porodične grupe sastavljene od jedinki iz istog legla i da ne primaju imigrante u toku prve generacije. Međutim, oko 100 novih i veoma malih lokalnih populacija biva osnovano svake godine, a i stopa izumiranja je veoma velika. Genetički „skrining“ će, pri ovakvoj dinamici metapopulacije, uvek pokazivati visok stepen inbridinga unutar lokalnih populacija sastavljenih od prvorođaka, a zbog učestalog izumiranja i rekolonizacije, međupopulaciona genetička diferencijacija biće veoma mala. Analizom promene odnosa prosečne heterozigotnosti po lokusu i veličine populacije tokom uzastopnih godina, a u okviru dužeg vremenskog intervala (deset godina, na primer), variranja tog odnosa ukazuju na metapopulacionu strukturu sa izraženom dinamikom izumiranja i rekolonizacije.

5.1. Populacioni obrt

Dinamika izumiranja pojedinačne lokalne populacije i njenog potonjeg obnavljanja (putem kolonizacije istog prostora migrantima iz drugih lokalnih populacija u okviru metapopulacije) predstavlja populacioni obrt. Veličina lokalne populacije jeste od značaja za njeno preživljavanje, kao i potencijal vrste za migriranje. Ako vrsta generalno ima veliki disperzivni potencijal (kao mobilne u poređenju sa sedentarnim vrstama), onda povećanje stepena izolacije između lokalnih populacija neće tako brzo i naglo uticati na povećanje verovatnoće njihovog izumiranja – postojeći nivo fizičke izolacije

predstavlja, za različite vrste, veoma različite nivoe efektivne izolacije. Demografske karakteristike, kao što je generaciono vreme, takođe utiču na stopu izumiranja (vrste za koje je karakteristično dugačko generaciono vreme imaju manje stope izumiranja lokalnih populacija - Schoener, 1983 52). Variranja godišnjih stopa izumiranja lokalnih populacija kreću se od 5% do 30% za različite vrste biljaka i životinja (Fahrig i Merriam, 1994 53), odnosno 1-10% za terestrične kičmenjake i biljke, a 10-100% za terestrične zglavkare (Schoener, 1983 52).

Procena populacionog obrta u okviru jednog fragmenta staništa ili realnog ostrva, kada je u pitanju zajednica vrsta, može se dobiti primenom jednačine:

$$T_{\Delta} = (E_{\Delta} + C_{\Delta}) / (S_t + S_{t+\Delta}),$$

gde su E_{Δ} i C_{Δ} dobijene vrednosti broja događaja izumiranja i kolonizacije tokom vremenskog perioda Δ , a S_t i $S_{t+\Delta}$ su dobijeni brojevi vrsta na početku i na kraju tog vremenskog perioda. Treba napomenuti da ova jednačina ne može da proceni realnu vrednost populacionog obrta ako je izabrani vremenski period Δ veoma veliki (na primer, godina dana), jer je verovatno da se jedan ili više događaja izumiranja i rekolonizacije mogu desiti u okviru tog perioda i tako ostati neregistrovani (Diamond i May, 1977 54), ili veoma mali (kada analiziramo vrste sa dugačkim generacionim vremenom, na primer ptice ili krupne sisare). Za metapopulaciju, S predstavlja broj zauzetih fragmenata tj broj postojećih dema u okviru analiziranog vremenskog perioda ($t, t+\Delta$).

Za procenu trenutnog populacionog obrta na nivou metapopulacije može se primeniti i sledeća jednačina Rasela i saradnika (Russell i sar., 1995 55):

$$T_{\Delta} = e(1-(1-e-c)^{\Delta}) / (e+c),$$

Gde e i c predstavljaju verovatnoće izumiranja i kolonizacije fragmenata po jedinici vremena.

Kada analiziramo male populacije, empirijski podaci ukazuju da se izumiranja dešavaju i u neosporno povoljnim fragmentima staništa. Jedno od objašnjenja zašto ređe izumiru lokalne populacije koje naseljavaju velike fragmente staništa jeste da ti veliki fragmenti u stvari sadrže mnogo različitih tipova staništa, za koje je malo verovatno da sva mogu u isto vreme postati nepovoljna za opstanak te lokalne populacije.

Studija populacionog obrta dve vrste vodenih insekata roda *Notonecta* (*N. maculata* i *N. obliqua*) u Derbišajru, Velika Britanija, pokazala je da između staništa, naseljenosti povoljnih fragmenata (P tj pojedinačne bare u ovom slučaju) i populacionog obrta, a naročito izumiranja na lokalnom nivou, postoje jasne relacije (Briers i Warren, 2000 56). Lokalne promene nisu bile prostorno korelisane i raspodela učestalosti stanja fragmenata na nivou predela bila je slična od godine do godine. Stabilni nivoi naseljenosti fragmenata ovim dvema vrstama roda *Notonecta* bile su rezultat balansa između stopa nastajanja i stopa nestajanja povoljnog tipa staništa (bara) a zbog prostorno nekorelisane promene staništa. Iste karakteristike staništa koje su bile značajne za naseljenost fragmenta određenom vrstom, uticale su i na dinamiku obrta populacije (izumiranja i kolonizacije). Ove promenljive nisu pokazivale značajnu prostornu autokorelaciju. Stanište je bilo stabilno na predeonom nivou, a istovremeno su se dešavale značajne promene karakteristika pojedinačnih fragmenata (bara) od godine do godine. Karakteristike staništa od značaja za naseljavanje povoljnih fragmenata i izumiranje dema u povoljnim fragmentima pokazale su se značajnim i za reproduktivni uspeh lokalnih populacija.

5.2 Vrste sa metapopulacionom prostornom strukturom

Po Murphy i sar. (1990 57), vrste koje imaju metapopulacionu prostornu strukturu odlikuju se nizom specifičnih osobina: mala veličina tela, brz populacioni rast, kratko vreme generacije i visoka specijalizovanost za određen tip staništa. Ove osobine nisu karakteristične za vrste koje su u fokusu konzervacionih interesovanja, kao što su veliki predatori, ali odlikuju većinu vrsta insekata, koji svakako predstavljaju veoma brojnu grupu životinja na Zemlji (Slika 10).

Postoje tipovi staništa koji su prirodno fragmentarno rasprostranjeni, kao što su, na primer, visokoplaninske livade i pašnjaci, pećine, bare itd. Vrste koje mogu formirati prave lokalne populacije, tj nezavisno samoodržavajuće se reproduktivne jedinice, u takvim prostorima ograničene veličine logično su manje veličine tela. Da bi prostorna organizacija te vrste bila metapopulaciona, lokalne populacije moraju imati sklonost čestog izumiranja, što se dešava kada populacija dostigne kapacitet sredine, a dostigne ga relativno brzo ako je populacioni rast brz i generaciono vreme kratko. Takođe, ako postoji interakcija između lokalnih sredinskih uslova i vremenskih turbulencija na dugoj vremenskoj skali, što se često dešava populacijama vrsta specijaliziranih za određen tip staništa i sa

kratkim generacionim vremenom, lokalna dinamika postaje u izvesnoj meri asinhrona, povećavajući mogućnost opstanka na metapopulacionom nivou.



Slika 10.A. Veliki predator.



Slika 10.B. Insekt.

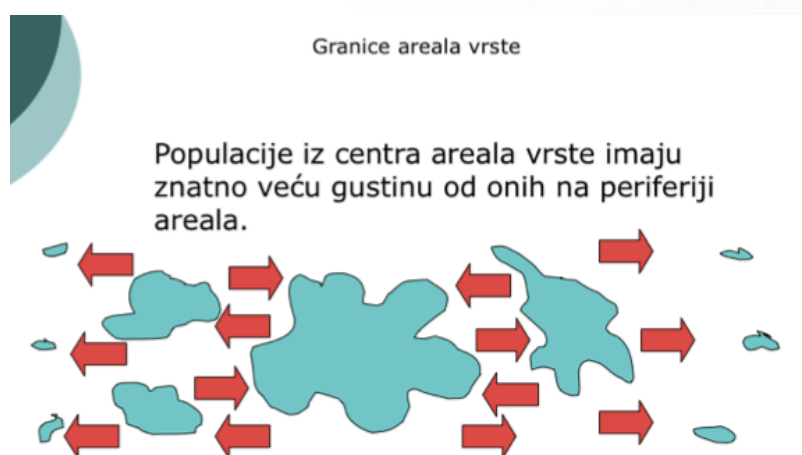
Skakavac, *Bryoderma tuberculata*, naseljava sušne i otvorenog tipa fragmente staništa duž centralnoevropskih rečnih tokova; populaciona dinamika tih fragmenata pod uticajem je sukcesija i poplava (Stelter i sar., 1997 58). Uticaj poplava katastrofalnih razmera ima dvojadi efekat na opstanak metapopulacije ove vrste: ako su poplave učestale, mnoge lokalne populacije bivaju istovremeno eliminisane, povećavajući tako verovatnoću izumiranja metapopulacije. Međutim, ako poplave nisu česte, metapopulacija bi mogla izumreti, jer će sukcesija eliminisati lokalne populacije i to u visokoj meri.

Leptir *Eurodryas aurinia* formira metapopulaciju u okviru mreže malih šumskih krčevina u istočnoj Finskoj (Klemetti, 1998 59). Da bi metapopulacija opstala, krčevine moraju nastajati određenom dinamikom jer ova vrsta preživljava na biljci domaćinu koja naseljava krčevine starosti samo od 2 do 10 godina.

5.3. Granice areala vrste

Po klasičnom konceptu, areal vrste ograničen je nepovoljnom kombinacijom amplituda jednog ili više ekoloških faktora, odnosno, ograničenjima evolutivnog potencijala vrste za adaptiranje na preživljavanje u „novim“ kombinacijama sredinskih uslova. Populacije iz centra areala vrste imaju znatno veću gustinu od onih na periferiji areala, koje žive u pesimalnim uslovima. Protok gena iz centralnih u periferne populacije u određenoj meri „ometa“ adaptiranje perifernih populacija na specifične uslove, povećavajući, u svakoj generaciji, učestalost neadaptivnih genskih kombinacija, koje, nasuprot tome, selekcija odstranjuje, te bi, u odsustvu protoka gena, periferne populacije bile uspešnije u preživljavanju, barem kratkoročno.

Novija istraživanja pokazala su da se gustina lokalnih populacija svakako smanjuje od centra ka periferiji areala vrste, ali varijabilnost je povećana, zbog asimetrične komunikacije centar („matične“ populacije) – periferija (efemerne ili „satelitske“ populacije). Protok gena je intenzivniji u pravcu granica areala vrste zbog snažne kompeticije u centralnim populacijama sa velikom populacionom gustinom (Slika 11); opet, trajanje perifernih populacija je ograničeno, a verovatnoća izumiranja velika, zbog pesimalnih uslova i nemogućnosti adaptiranja upravo usled delovanja protoka gena. Međutim, nakon izumiranja, periferne populacije ubrzo mogu biti obnovljene i bivaju obnovljene, ako protok gena i dalje funkcioniše. Dakle, populacije na granicama areala vrste su fragmentarno raspoređene, sa povećanom stopom populacionog obrta, tako da imaju inicijalne uslove za formiranje metapopulacionih sistema i to je „oštra“ (engl. „hard“) granica areala, za razliku od „meke“ (engl. „soft“), predviđene genetičkim modelom, gde stopa protoka gena utiče na postepeno smanjenje populacione gustine i dostizanje asimptotske nule (u: Hanski, 1999 2).



Slika 11. Intenzitet komunikacije u vidu protoka gena između centralnih i perifernih populacija u okviru areala jedne vrste.

Vežba 5. Populacioni obrt

Procena populacionog obrta u okviru jednog fragmenta staništa ili realnog ostrva, kada je u pitanju zajednica vrsta, može se dobiti primenom jednačine:

$$T_{\Delta} = (E_{\Delta} + C_{\Delta}) / (S_t + S_{t+\Delta}),$$

gde su E_{Δ} i C_{Δ} dobijene vrednosti broja događaja izumiranja i kolonizacije tokom vremenskog perioda Δ , a

S_t i $S_{t+\Delta}$ su dobijeni brojevi vrsta na početku i na kraju tog vremenskog perioda.

Za metapopulaciju, S predstavlja broj zauzetih fragmenata, tj. broj postojećih dema u okviru analiziranog vremenskog perioda (t , $t+\Delta$).

Diamond i May (1977 54) smatraju da ova formula ne prikazuje realnu vrednost populacionog obrta ukoliko je vremenski period duži ili kraći od jedne godine.

Russell i sar. (1995 55) su predstavili jednačinu za izračunavanje trenutnog populacionog obrta koristeći događaje izumiranja (e) i kolonizacije (c) u jedinici vremena:

$$T_{\Delta} = e(1-(1-e-c)^{\Delta})/(e+c),$$

gde je Δ – vremenski period,
 e – realna verovatnoća izumiranja dema u jedinici vremena, a
 c – realna verovatnoća kolonizacije dema u jedinici vremena.

U tabeli je prikazan broj bara u okviru kompleksa od 68 bara koje su tokom 1996., 1997. i 1998. godine bile naseljene insekatskim vrstama *Notonecta maculata* i *N. obliqua*, kao i broj lokalnih izumiranja i kolonizacija njihovih populacija u periodu između 1996. i 1997. godine, odnosno 1997. i 1998. godine.

Promenljiva	godina	Vrsta	Vrsta
		<i>N. maculata</i>	<i>N. obliqua</i>
N naseljenih bara (ukupan broj bara: n=68)	1996	25	20
	1997	31	19
	1998	23	24
Kolonizacije	1996-1997	13	7
	1997-1998	5	7
Izumiranja	1996-1997	7	8
	1997-1998	13	2

Zadatak 1.

Izračunati populacioni obrt vrste *N. maculata* u periodu 1996. – 1997. godine.

$$T_{\Delta} = e(1-(1-e-c)^{\Delta})/(e+c)$$

$$\Delta = 1 \quad c_1 = 13/68 = 0.19 \quad e_1 = 7/68 = 0.10$$

$$T_1 = 0.10(1-(1-0.10-0.19)^1)/(0.10+0.19)$$

$$T_1 = 0.10(1-0.71)/0.29$$

$$T_1 = 0.10(0.29)/0.29$$

$$T_1 = 0.10$$

Zadatak 2.

Izračunati populacioni obrt vrste *N. obliqua* u periodu 1996. – 1997. godine.

$$T_{\Delta} = e(1-(1-e-c)^{\Delta})/(e+c)$$

$$\Delta = 1 \quad c_1 = 7/68 = 0.10 \quad e_1 = 8/68 = 0.12$$

$$T_1 = 0.12(1-(1-0.12-0.10)^1)/(0.12+0.10)$$

$$T_1 = 0.12(1-0.78)/0.22$$

$$T_1 = 0.12(0.22)/0.22$$

$$T_1 = 0.12$$

6. METAPOPOPULACIONA DINAMIKA U KONZERVACIONOJ BIOLOGIJI

Istorijski razvoj konzervacione biologije kao relativno nove biološke discipline počinje sedamdesetih godina dvadesetog veka. Ubrzo je već poznata Ravnotežna teorija ostrvske biogeografije - (MacArthur i Wilson, 1967 8) počela da nalazi primenu u rešavanju konzervacionih problema, jer opisuje dinamiku populacija vrsta koje naseljavaju ili realna ostrva ili izolovane fragmente pojedinih staništa i predviđa da broj vrsta na tim ostrvima/fragmentima, modeliran veličinom i izolovanošću prostora, biva ustaljen na dinamičnom ravnotežnom nivou između izumiranja i rekolonizacija koje se dešavaju određenom brzinom. Međutim, Ravnotežna teorija ostrvske biogeografije primenljiva je na dinamiku populacija zajednica vrsta i objašnjena parametrima kao što je bogatstvo vrsta, dok Metapopulaciona teorija opisuje strukturiranost i dinamiku populacija u okviru iste vrste.

Kako bilo, obe teorije su prihvaćene i primenjene u konzervacionoj biologiji. Prilikom dizajniranja refugijuma za ugrožene vrste, u obzir se uzimaju parametri definisani Ravnotežnom teorijom ostrvske biogeografije. Čak su neki veoma jasni primeri metapopulacione strukture u prvo vreme prepoznavani, opisivani i analizirani kao jednostavni ostrvski sistemi (vidi: Fritz, 1979 60). Ravnotežna teorija ostrvske biogeografije bila je popularna među konzervacionim biologima do 80-tih godina dvadesetog veka, kada počinje uspon Metapopulacione teorije (27).

Promena fokusa interesovanja počivala je na promeni mišljenja stručnjaka o prioritetima za očuvanje. Dok su u prvo vreme to bile zajednice vrsta, sa usponom popularnosti metapopulacione teorije fokus se pomera na populacionu dinamiku i strukturu pojedinačnih vrsta. Istovremeno počinje da se menja stav prema prirodi kao jednoj ravnotežnoj strukturi i pojavljuje se sve više ekoloških modela koji počivaju na dizajnu lokalnih populacija koje nisu u ravnoteži. U Ravnotežnoj teoriji ostrvske biogeografije osnovna ideja je postojanje ravnotežnog broja vrsta za svako ostrvo određene veličine; u Metapopulacionoj teoriji centralna tema je populacioni obrt. Obe teorije su slične, jer opisuju nestabilne lokalne populacije i mogućnost dostizanja ravnotežnog nivoa na regionalnoj skali. Ravnotežna teorija ostrvske biogeografije podrazumeva stabilnu kontinentalnu zajednicu sa koje pristižu imigranti i koja može da spreči lokalna izumiranja, dok takvog refugijuma nema u Levins-ovom metapopulacionom modelu – klasična metapopulacija lako može izumreti. Po ovome je metapopulacioni model bliži realnoj populacionoj organizaciji ugroženih vrsta u fragmentisanom predelu - i one veoma lako mogu izumreti. Zanimljivo je da su Ravnotežna teorija ostrvske biogeografije i Levins-ov metapopulacioni model publikovani skoro u isto vreme, krajem 60-tih godina

dvadesetog veka, ali je primena ostrvskog modela bila jednostavnija i praktičnija. Tek 1990, sa razvojem prvih prostorno realnih metapopulacionih modela, počinje stvarni kontakt između teorije i empirijskih studija.

Obe teorije jesu primenljive ali u različitim razmerama – Ravnotežna teorija ostrvske biogeografije na velikoj prostornoj skali, a Metapopulaciona teorija na skali običnih, fragmentisanih predela. Glavni ekološki podaci koji su bili interpretirani pomoću Ravnotežne teorije ostrvske biogeografije odnosili su se na broj vrsta i veličinu prostora, gde teorija ukazuje da, ako su svi ostali parametri isti, veći prostori će svakako sadržati veći broj vrsta. Jedno od pravila po kojima se dizajnira refugijum koristi upravo ovu relaciju kao osnovnu vodilju konzervacionih planera. Postojala je opasnost, da, rukovođeni ovim pravilom, konzervacioni biolozi unapred „otpišu“ male, nevičajne populacije kao „uzaludan trošak“ i nemoguće za održavanje. Međutim, u kontekstu metapopulacione organizacije, gde se male populacije ne posmatraju kao usamljeni, pojedinačni entiteti već kao sastavni delovi jednog većeg sistema, napori usmereni na njihovo očuvanje i te kako imaju smisla (Hanski, 1999 2).

Krajem devedesetih godina dvadesetog veka metapopulacioni koncept postaje dominantan u konzervacionoj biologiji. Međutim, mnogi stručnjaci nisu oduševljeni ovako velikom popularnošću jednog specifičnog modela, upozoravajući da on ne može biti od koristi u rešavanju svih konzervacionih problema. Mnoge vrste nisu prostorno strukturirane na način karakterističan za metapopulacioni model. Harrison (1994 61) čak upozorava da opšta poruka Metapopulacione teorije nije tačna, tj. da samo mali broj vrsta opstaje na regionalnom nivou putem ravnoteže između izumiranja lokalnih populacija i rekolonizacije u okviru nenastanjenog staništa. Naravno, ona je prevashodno kritikovala Levins-ov metapopulacioni model za koji smo u prethodnom izlaganju napomenuli da je pojednostavljen u odnosu na realne metapopulacije. Mnogi ekolozi smatraju da je metapopulaciona paradigma korisna jer stimuliše konzervacione biologe da prikupljaju podatke koji su neophodni za razvoj efektivnih konzervacionih strategija primenljivih na mnoge vrste: stope migracije između lokaliteta, stope reprodukcije i stope mortaliteta koje variraju od jedne do druge lokalne populacije, zavisnost rizika od izumiranja od veličine populacije i drugo (Hanski i Simberloff, 1997 62). Takođe, metapopulacioni modeli su odlična ilustracija mogućih varijanti populacione dinamike, osim ako se primenjuju bez kritičkog pristupa.

6.1. Fragmentacija staništa i istrajnost metapopulacije

Uništavanje staništa predstavlja jedan od četiri člana takozvanog „kobnog kvarteta“ – glavnih faktora ugrožavanja biološke raznovrsnosti (Diamond, 1989: 63). Postoje tri osnovne komponente ovog procesa:

- a) direktan gubitak staništa;
- b) povećanje stepena fragmentacije preostalog staništa;
- c) smanjenje kvaliteta staništa.

Gubitak i fragmentacija staništa često se dešavaju uporedo, ali je neophodno praviti razliku između njih. Osim negativnih efekata na strukturiranost prostora i povezanost pogodnih fragmenata staništa, fragmentacija utiče i na relativno povećanje tzv. „rubnog efekta“ koji izaziva dalje fizičke i biotičke posledice. „Rubni efekat“ i kvalitet staništa mogu uticati na metapopulacionu dinamiku preko veličine efektivnih fragmenata i time i na stopu izumiranja, zatim na stopu kolonizacije i na nastajanje dinamike „matično-satelitskog“ metapopulacionog modela.

6.1.1 Gubitak ili fragmentacija staništa?

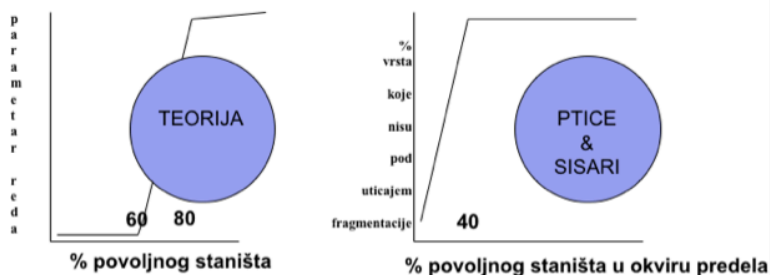
Osnovna posledica ranih faza uništavanja staništa, kada su fragmenti još uvek dobro povezani, jeste smanjenje veličina lokalnih populacija usled smanjenja veličine fragmenata. Dalje, dolazi i do smanjenja komunikacije između fragmenata i proces fragmentacije dodatno povećava negativni efekat gubitka staništa, koji se odražava i na smanjenje broja vrsta u ukupnom prostoru.

Hipoteza razmeštanja po principu slučajnosti („random placement hypothesis“) pokazuje da je prisustvo određenih vrsta u fragmentima staništa usaglašeno sa onim što bi bilo očekivano u delovima nefragmentisanog staništa podjednake veličine (Hanski 1999: 2). Ova hipoteza ne predviđa delovanje efekta izolacije niti efekta površine fragmenta na gustinu populacije. Zanimljivo je da ova hipoteza ne može biti odbačena u predelima gde više od polovine ukupnog prostora čini pogodno stanište. Istraživanja pokazuju da lokalne populacije ptica i sisara mogu da izdrže gubitak većeg dela staništa bez ispoljavanja negativnih efekata fragmentacije nego što predviđa model jednostavnog predela („simple landscape model“). Efekti fragmentacije postaju izuzetno nepovoljni kada preostane manje od 30% povoljnog staništa. Mnoge vrste nestaju na regionalnom nivou kada površina pod pogodnim staništem postane manja od 5-10% prvobitnog. Postoji niz drugih vrsta koje su se adaptirale na život u

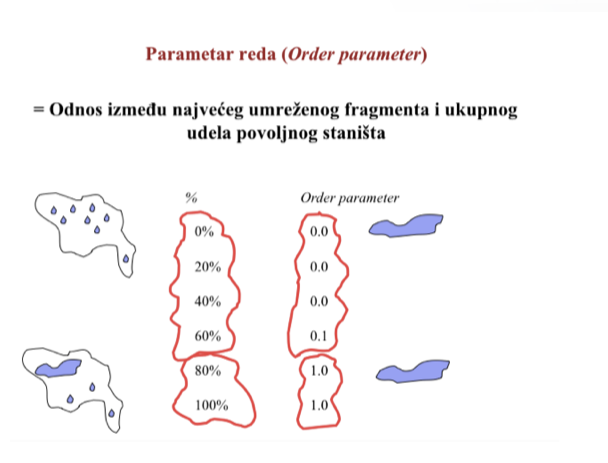
veoma malim preostalim fragmentima staništa i za njih se smatra da nisu ugrožene sve dok postojeći fragmenti predstavljaju najmanje 30% prvobitnog staništa (Hanski, 1999 2).

Fragmentacija staništa i istrajnost metapopulacije

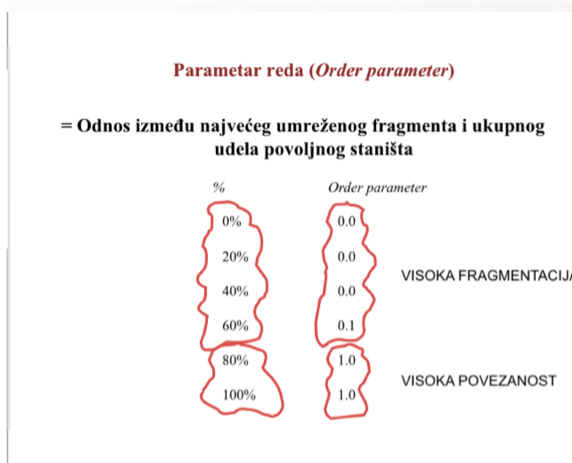
Hipoteza razmeštanja po principu slučajnosti („random placement hypothesis“)



Slika 12.A.



Slika 12.B.



Slika 12.C.

Slika 12. Efekat fragmentacije staništa i udela mogućeg broja vrsta na tom staništu. 12.A. Parametar reda - odnos udela fragmenta povoljnog staništa u ukupnom povoljnom staništu i procenta ukupnog broja vrsta koje mogu naseljavati to stanište zabeleženog u datom fragmentu. 12.B.-12.C. prikaz odnosa između najvećeg umreženog fragmenta i ukupnog udela povoljnog staništa u okviru nekog prostora. Kada najveći fragment povoljnog staništa predstavlja najmanje 80% ukupnog povoljnog staništa, tada je dostignut „Parametar reda“, odnosno broj vrsta zabeleženih u tom fragmentu jednak je ukupnom broju vrsta koje na tom prostoru naseljavaju to stanište.

U praksi, prostorni obrazac fragmentacije može proizvesti različite rezultate po pitanju uticaja negativnih efekata na opstanak lokalnih populacija vrsta. Na primer, dok je manje od 60-80% staništa izgubljeno, efekat izolacije na lokalne populacije je minimalan i pogodni fragmenti staništa su obično međusobno razdvojeni za ne više od jedne prostorne jedinice. Ako je uništenje staništa skoncentrisano na jednom delu predela ili je raspodela pogodnih fragmenata staništa fraktalna, fragmenti će biti povezani u dovoljnoj meri da podrže opstanak lokalnih populacija. Efekat grupisanja (engl. „clumping“) pogodnih fragmenata staništa uopšteno doprinosi održanju metapopulacije, pre svega zato što grupisanje smanjuje prosečnu cenu migriranja po jedinki iz jedne u drugu lokalnu populaciju. Rizik ovakvog prostornog obrasca jeste veoma brzo širenje patogenih agenasa kroz metapopulacioni sistem ako do infekcije dođe.

Jednostavan i praktičan način procene stepena fragmentacije staništa jeste parametar nazvan Površina susednog staništa („neighbourhood habitat area“) – H_n (Hanski, 1999 2). Neophodno je najpre definisati konektivnost ili povezanost određenog fragmenta, recimo i , i to kao:

$$\Gamma_i = \sum_{j \neq i, R} \exp(-\alpha d_{ij}) p_j(t) A_j,$$

gde je Γ_i – konektivnost ili povezanost fragmenta i , α – parametar koji definiše prostornu skalu migratornog potencijala ili opsega vrste, d – razdaljina između fragmenata i i j ,

p – verovatnoća da je fragment j naseljen i A – površina fragmenta j . Sama Površina susednog staništa („neighbourhood habitat area“) - H_n za ukupnu „mrežu“ fragmenata izračunava se primenom jednačine:

$$H_n = \frac{\sum \sum \exp(-\alpha d_{ij}) A_i A_j}{\sum A_i} = \frac{\sum (A_i^2 + A_j \Gamma_i)}{\sum A_i},$$

što znači da se skup dostupnih delova određenog staništa, izražen preko parova fragmenata tog istog staništa, povećava kako se povećavaju površine tj veličine fragmenata i kako se smanjuje udaljenost između parova. Duplirani zbir različitih parova fragmenata podeljen je zbirom veličina (površina) fragmenata da bi izrazio ukupan broj fragmenata, H_n , u jedinicama površine. Daljom transformacijom dobija se izraz:

$$H_n = A_{avg} + \Gamma_{avg} + \text{Var}(A)/A_{avg} + \text{Cov}(A, \Gamma)/A_{avg}$$

Iz ove jednačine proizilazi da površina susednog staništa mreže fragmenata raste sa povećanjem prosečne povezanosti, povećanjem varijanse površina fragmenata i povećanjem kovarijanse između površine fragmenata i povezanosti, što u praksi znači da se povećava sa povećanjem grupisanja fragmenata. Takođe, ako površina susednog staništa mreže fragmenata počne da se smanjuje, smanjiće se i udeo nastanjenih fragmenata. Ako konačno dođe do pada vrednosti oba ova parametra ispod graničnog nivoa, metapopulacija će neminovno izumreti.

Poruka je jasna: sa povećanjem intenziteta uništavanja staništa, uticaj gubitka staništa se intenzivira zbog dodatnih efekata fragmentacije i u veoma fragmentiranim predelima počinju da dominiraju efekti veličine fragmenta i efekti izolacije.

Metapopulacioni pristup je primarno vezan za populacionu dinamiku u predelima gde je preostalo malo povoljnog staništa i gde dominiraju efekti fragmentacije. U ranim fazama uništavanja staništa, kada dominira gubitak staništa, važniji su neki drugi procesi; različiti mozaični predeoni efekti opisani u predeonoj ekologiji, na primer. Primena odnosa površina – broj vrsta za procenu intenziteta gubitka vrsta bolja je za predele bez suštinskih efekata fragmentacije (Hanski, 1999 2).

6.1.2 Dalja fragmentacija staništa

Jedno od pitanja proisteklih iz Ravnotežne teorije ostrvske biogeografije, a u vezi sa veličinom i oblikom refugijuma, jeste da li je, u cilju očuvanja što većeg broja vrsta u narušenom predelu, bolje oformiti više malih pribežišta ili jedno veliko čija će površina biti jednaka zbiru površina malih refugijuma („Single Large or Several Small“ – SLOSS, po Simberloff-u, 1988 27).

U metapopulacionom kontekstu, od značaja je da li fragmentacija staništa povećava ili smanjuje verovatnoću održavanja metapopulacije na duge staze.

Ne postoji opšti odgovor na ovo pitanje. Intenziviranje fragmentacije staništa dovodi do smanjenja veličine lokalnih populacija i, naravno, do povećanja rizika njihovog izumiranja, ali proces može biti preokrenut povećanjem nezavisnosti tj asinhroniteta dinamike lokalnih populacija i tako ubrzati rekolonizaciju. Da li je fragmentacija staništa korisna ili nije zavisi od toga koliko se brzo rizik od izumiranja povećava usled smanjenja veličine populacije (Quin i Hastings, 1987 64). Fragmentacija staništa može imati izuzetno pozitivan efekat u zajednicama sa mnogo vrsta, gde veći deo razlika u veličini lokalnih populacija proističe iz biotičkih interspecijskih interakcija.

Svakako ne postoji jedno opšte rešenje za SLOSS problem, pa se verovatnoća preživljavanja metapopulacije u specifičnoj mreži fragmenata mora određivati slučaj – po – slučaj. Sa konzervacione tačke gledišta, ključni značaj ima ukupna količina pogodnog staništa pre nego stepen fragmentacije.

6.1.3 Levins-ovo pravilo

Kada je predeo veoma fragmentisan, pogodno stanište postoji u obliku malih međusobno udaljenih fragmenata na koje se može primeniti metapopulacioni pristup. Modeliranje uništavanja staništa kao gubitka fragmenata u Levins-ovom modelu dovodi do veoma korisnog predviđanja da broj naseljenih fragmenata u ravnotežnom stanju ostaje konstantan bez obzira na intenzitet uništenja staništa, čak sve do nivoa ispod koga metapopulacija neminovno izumire.

Detlić *Dendrocopus leucotos*, po proceni urađenoj u zaštićenom području (nacionalni park Bjelovica na granici Poljske i Belorusije), mora da naseljava najmanje 8% povoljnog staništa da bi metapopulacija opstala na duže staze (Hanski 1999 2). Pošto je postojeće povoljno stanište procenjeno na 0.64 ukupnog predela, a 88% njih je bilo naseljeno detličima, to je, u trenutku prebrojavanja, ukupno 0.64×0.88 , odnosno 0.56 ukupne površine predela bilo naseljeno ovom vrstom. Po Levins-ovom pravilu, granični nivo zauzetih fragmenata računa se kao razlika između količine povoljnog staništa i količine staništa koje je naseljeno u ravnotežnom stadijumu metapopulacije ($0.64 - 0.56 = 0.08$). Činjenica je da je u obe države detlić na ivici izumiranja, sa ne više od 100 gnezdećih parova. Količina pogodnog staništa na ovoj teritoriji iznosi 7% i 9% ukupne površine predela, što se prilično poklapa sa teoretskim proračunom granične vrednosti. Nasuprot tome, u Norveškoj je detlić veoma čest, a analiza je pokazala da pogodno stanište čini 50% predela.

6.1.4 Koridori i održavanje metapopulacije

Osnovna funkcija koridora je povećanje konektivnosti između fragmenata staništa i tako povećanje stopa migracije i rekolonizacije. Međutim, o efektima koridora na opstanak metapopulacije postoje konfliktni podaci proistekli iz empirijskih studija. Koridori mogu istovremeno biti blagotvorni po opstanak jedne od vrsta koje čine određenu zajednicu i pogubni po postanak druge vrste, preko, na primer, lakšeg prodiranja predatora vezanih za obodni deo šume dublje u unutrašnjost šume.

6.1.5 Translokacije (premeštanja) radi povećanja stope kolonizacije

Metapopulacija balansira između izumiranja i kolonizacija. Nema razlike između efekta smanjenja stope izumiranja i povećanja stope kolonizacije putem translokacije. Negativni efekat translokacija može biti protok genskih alela iz udaljenih populacija, a koji smanjuju adaptivnu vrednost lokalne

populacije u koju vršimo translokacije. Međutim, tamo gde inbriding dovodi do povećanja rizika od lokalnog izumiranja, „mešanje“ genetičkih varijanti populacija biće korisno u kontekstu povećanja prosečne adaptivne vrednosti populacije. Umereno izmeštanje jedinki iz lokalne populacije ne bi trebalo da izazove negativne genetičke efekte jer predstavlja upravljanje procesom kolonizacija unutar metapopulacije kada je fragmentacija toliko izražena da sprečava bilo kakvu mogućnost rekolonizacije prirodnim putem.

6.2 Ustanovljavanje metapopulacije

Restauracija staništa i reintrodukcija vrsta su među prioritetima konzervacionih biologa. Ako dugoročni opstanak vrste zavisi od metapopulacione dinamike, restauracija i rekolonizacija moraju biti planirane pre svega na regionalnoj, pa tek onda na lokalnoj skali. Reintrodukcija Britanskog leptira u izolovana staništa proizvela je samo privremen uspeh. Međutim, reintrodukcija ove vrste u mrežu fragmenata pokazala se boljom opcijom (Thomas i Hanski, 1997 65), mada generalno nema mnogo primera o ustanovljavanju metapopulacija.

Samo po sebi je jasno da je predeo sa velikom količinom pogodnog staništa, raspoređenom u vidu jednog ili nekoliko fragmenata, mnogo povoljniji za opstanak metapopulacije od predela sa malom količinom pogodnog staništa. Ako vrstu introdukujemo u fragmentisani predeo, postavlja se pitanje kako ćemo to najbolje uraditi, obzirom da se introdukcija vrši putem ograničenog broja jedinki. Dakle, kako ih rasporediti, koji fragmenti će biti najpogodniji za naseljavanje, da li je bolje sve jedinke naseliti u jedan fragment da bi osigurali stabilnost osnivačke populacije ili rasporediti manji broj njih u više fragmenata, tako da, ako dođe do izumiranja usled širenja patogena ili upada predatora, ne stradaju sve jedinke?

Korisno je primeniti neki objektivni metod za procenu uspešne strategije introdukcije, koja se svodi na procenu efekta veličine i prostorne pozicije fragmenta. Pitanje u koliko sličnih fragmenata rasporediti određen broj jedinki da bi introdukcija bila uspešna rešava se simulacijom sa n-populacionim modelom. Lokalna dinamika opisana je tzv. Ricker-ovim modelom:

$$N_i(t+1) = N_i(t) e^{r(1-N_i(t)/K)}$$

Gde je $N_i(t)$ veličina populacije i u trenutku t , r je trenutna stopa rasta populacije, a K je lokalni kapacitet sredine.

Verovatnoća da će svaka populacija izumreti opisana je jednačinom

$$E_i(t) = 1 - ((1-e_1)N_i(t)^2)/(e_s^2 + N_i(t)^2),$$

gde su e_1 i e_s dva parametra koja definišu sigmoidni odnos između veličine populacije i rizika od izumiranja (rizik od izumiranja rapidno raste sa smanjenjem $N(t)$ kada je e_s malo, a asimptotska stopa izumiranja u velikim populacijama je opisana parametrom e_1).

Ako zamislimo mrežu od 20 fragmenata koji formiraju lanac gde se dva kraja lanca dodiruju, tada su svi fragmenti u idealnoj poziciji. Udeo jedinki u populaciji i koji migrira u populaciju j u vremenu t opisan je jednačinom

$$M_{ij} = (e^{-\alpha |i-j|}) / C,$$

gde je α parametar koji određuje skalu migracije (kada je α malo, onda ima mnogo migracija na duge staze), a konstanta skaliranja C predstavlja sumu vrednosti sadržanu u brojiocu podeljenu indeksom j . Izraz $1/C$ predstavlja udeo jedinki koji ostaje u matičnom fragmentu (vrednost C zavisi od parametra α). Trenutno nenaseljen fragment biće kolonizovan ako migranti koji ga nasele prežive rizik od izumiranja definisan jednačinom koja opisuje $E_i(t)$.

Verovatnoća uspešnog ustanovljavanja metapopulacije često raste sa porastom broja jedinki koje introdukujemo (n), smanjenjem efekta slučajnosti (malo e_1 i e_s), povećanjem stope rasta populacije (r) i povećanjem stope migracije (smanjenje α). Ako vrsta ima sposobnost migracije na duge staze i ako je povećanje veličine populacije praćeno brzim smanjenjem rizika od izumiranja, onda je generalno bolje smestiti n jedinki u jedan nego u nekoliko fragmenata, da ne bi došlo do formiranja mnogo malih lokalnih populacija podložnih izumiranju. Samo u slučaju kada n postane veliki udeo lokalnog kapaciteta sredine, introdukovane jedinke mogu biti raspoređene u nekoliko fragmenata, da bi se izbegao efekat prebačaja („overshooting“) lokalnog kapaciteta sredine.

Drugi ekstremni primer je relativno sedentarna vrsta sa relativno velikim rizikom od izumiranja, čak i kada su populacije velike. Stopa uspešnosti je mala, osim kada introdukujemo mnogo jedinki, kada je preporučljivo smestiti početnih n jedinki u nekoliko fragmenata. Ako novoosnovana populacija ima intermedijernu gustinu, ona će se, u prvoj generaciji, povećati do ispod kapaciteta sredine i proizvesti će više emigranata nego populacija koja startuje sa veličinom jednakom nosećem kapacitetu sredine.

Relativna prednost osnivanja nekoliko inicijalnih populacija umesto jedne je najveća kada su zadovoljeni sledeći kriterijumi:

broj jedinki dostupnih za introdukciju (n) je veliki;

vrsta ima visoku stopu rasta populacije (r);

vrsta ima ograničenu razdaljinu za kolonizaciju (veliko α);

sredinski slučajni efekti su snažni i stoga velika populacija nije garant malog rizika od izumiranja (veliko e_s).

Introdukcija u nekoliko fragmenata podobna je za relativno sedentarne vrste sa visokom stopom rasta populacije i ranjivošću u odnosu na sredinske slučajne efekte. Mnoge vrste zglavkara spadaju u ovu grupu.

Introdukcija u jedan fragment poželjna je opcija za vrste koje imaju nisku stopu rasta populacije, više su podložne efektima demografske slučajnosti i relativno mali broj jedinki je dostupan za introdukciju. Ovaj scenario primenjiv je za mnoge vrste kičmenjaka. Naravno, ne treba zaboraviti da ovi modeli ne uzimaju u obzir genetičke efekte i mnoge druge faktore koji mogu imati velikog uticaja na populacionu dinamiku, pa svaki projekat introdukcije treba posebno koncipirati.

**Vežba 6. Studija slučaja Severna pegava sova (*Strix occidentalis caurina*)
(Hanski, 1999 2):**

**Rasprostranjenje ove vrste obuhvata severozapadni deo Sjedinjenih Američkih Država – SAD-a
(Vašington, Oregon i Severnu Kaliforniju).**

**Rod *Strix* obuhvata 18 široko rasprostranjenih vrsta,
od toga tri u Severnoj Americi i četiri u Evropi.**

**Istraživanja su pokazala da je jednom paru pegavih sova potrebno 1000ha
autohtone šume.**

**Problem očuvanja severne pegave sove postoji zbog konflikta interesa između očuvanja kišnih
šuma umerene klimatske zone SAD-a i eksploatacije staništa koja donosi određeni vid ekonomske
koristi - pogledati video-prilog:**

Kill a Spotted Owl—Save a Logger and I Like Spotted Owls

<https://www.youtube.com/watch?v=1FhgsNz6XZc>

**Različiti metapopulacioni modeli konstruisani su sa ciljem da se dobije odgovor na pitanje “Koliko
hektara šume je potrebno za preživljavanje pegave sove?”**

Shaffer (1985 66) je sugerisao da Levins-ov (1970 1) metapopulacioni model može biti primenjen za procenu dugoročnog opstanka ove podvrste. On je pretpostavio da područja na kome bi se upravljalo populacijama severne pegave sove, tzv. SOMA -e (Spotted Owl Management Area-s) treba da imaju istu prosečnu veličinu i prostornu medijanu kao trenutno naseljeni fragmenti.

Lande (1987, 1988 67, 68) je formulisao metapopulacioni model sa delovima pogodnih staništa, uključujući i opis disperzije moći sova u potrazi za slobodnim staništima, a na osnovu demografskih parametara poznatih za podvrstu *Strix occidentalis caurina*. On je pretpostavio da je geografski predeo koji severna pegava sova naseljava podeljen na delove koji su analogni individualnim teritorijama vrste.

Definisao je parametar ϵ - verovatnoću da će potomstvo naslediti teritoriju roditelja nakon smrti majke.

Ako početna teritorija nije nasledena, juvenilna jedinka će pretražiti m slobodnih povoljnih delova staništa. Ako ne nađe povoljni deo (fragment) staništa koji će naseliti, neće moći da preživi.

Takođe je uveo parametar h - udeo povoljnih delova staništa, kao i

parametar P - udeo povoljnih delova staništa koja su trenutno naseljena šumskim pegavim sovama.

Usled dostizanja demografske ravnoteže:

$$(1-(1-\epsilon)(Ph+1-h)m)R_0 = 1, \text{ gde je}$$

R_0 = ukupna produkcija mladih po majci.

Rešavanjem jednačine po P_{eq} , gde je

P_{eq} - ravnotežni broj okupiranih staništa i

$$P_{eq} = 1-(1-k)/h, \text{ a}$$

$$k = (1-(1/R_0) / 1-\epsilon)^{1/m}$$

(k je demografski potencijal i ako je $h < (1-k)$ onda je $P_{eq} = 0$),

uočava se da demografski potencijal populacije zavisi od R_0 ali se može izračunati i poznavanjem parametra P i h .

Zadatak 1.

Ako je $h = 0.38$ i $P = 0.44$, koliki je demografski potencijal severne pegave sove?

$$P = 1-(1-k)/h$$

$$h = 0.38$$

$$P = 0.44$$

$$(1-k)/h = 1-P$$

$$(1-k) = (1-P)h$$

$$k = 1 - ((1-P)h)$$

$$k = 1 - ((1-0.44)0.38)$$

$$k = 1 - (0.56 * 0.38)$$

$$k = 1 - 0.21$$

$$k = 0.79$$

Zadatak 2.

Ako je $h = 0.38$ a $k = 0.60$, koliki je ravnotežni udeo povoljnih staništa (P_{eq})?

$$P_{eq} = 1 - (1-k)/h$$

$$h = 0.38$$

$$k = 0.60$$

$$h < (1 - k)?$$

$$h < (1-0.60)$$

$$h < 0.40$$

$$h < (1 - k)$$

$$P_{eq} = 1 - (1-0.60)/0.38$$

$$P_{eq} = 1 - 0.40/0.38$$

$$P_{eq} = 1 - 1.05$$

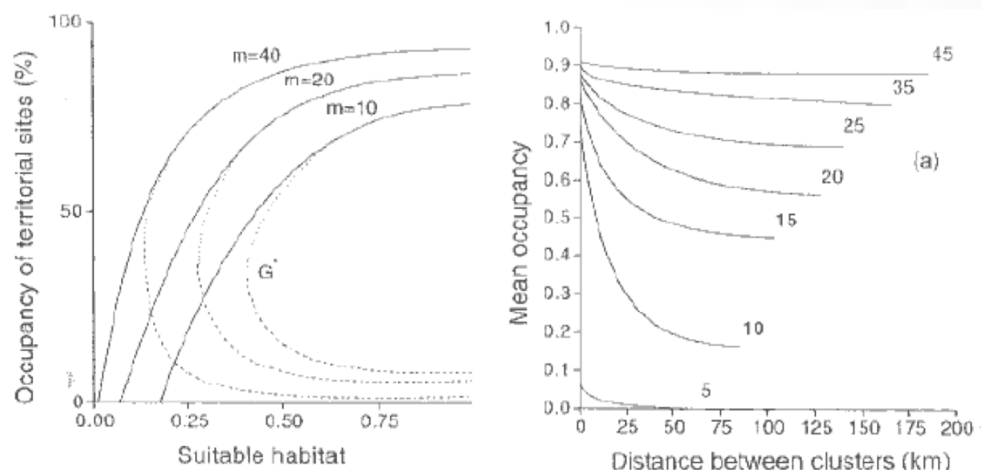
$$P_{eq} = -0.05$$

$$P_{eq} = 0$$

Što se i moglo pretpostaviti na osnovu prethodnog pravila

„ako je $h < (1 - k)$ onda je $P_{eq} = 0$ “.

Takođe, Lamberson i sar. (1992 69) razmatrali su uticaj stohastičkih procesa na deterministički model i kako agregacije pogodnih staništa utiču na dugoročni opstanak severne pegave sove. Efekat grupisanja (engl. „clumping“) pogodnih fragmenata staništa uopšteno doprinosi održanju metapopulacije, pre svega zato što grupisanje smanjuje prosečnu cenu migriranja po jedinki iz jedne u drugu lokalnu populaciju. Rizik ovakvog prostornog obrasca jeste veoma brzo širenje patogenih agenasa kroz metapopulacioni sistem ako do infekcije dođe. Pretpostavka je da se pogodna staništa grupišu i da su u grupi („cluster“-u) migracije slučajne, dok su između grupa pravolinijske. Ako se smer i pravac migracije poklapa sa novom grupom, verovatnoća uspešne migracije eksponencijalno opada sa udaljenošću. Udeo naseljenih lokaliteta je u funkciji udela pogodnih staništa, a udeo pogodnih staništa se povećava dok se stopa migracije smanjuje. Slika 13.A. pokazuje da rosečna naseljenost povoljnih fagmenata raste sa smanjenjem udaljenosti.



Slika 13.A.

Slika 13.B.

Slika 13. A. Odnos udela povoljnog staništa severne pegave sove i udela naseljenih teritorijalnih fragmenata: sa porastom udela povoljnog staništa povećava se udeo naseljenih fragmenata

Planirana područja očuvanih staništa („HCA“ tj. „Habitat conservation areas“) treba da budu dovoljno velika da mogu da „ugoste“ 15-23% – 15-25% parova, što podrazumeva očuvanje najmanje 15-30% šumskog staništa, odnosno maksimalna udaljenost između grupa („klastera“) treba da bude 20km (Slika 13.B.).

Zadatak 3.

Pogledati prilog na you Tube-u o konzervacionim naporima za očuvanje severne pegave sove :

<https://www.youtube.com/watch?v=UuuGUhOZTCc>

i napraviti prezentaciju trajanja do 10 min o, po sopstvenoj proceni, najvećem faktoru rizika za očuvanje ove podvrste.

7. KVANTITATIVNA KONZERVACIONA BIOLOGIJA - TEORIJA I PRAKSA. I.

Vijabilnost populacije označava njenu sposobnost za preživljavanje tokom dugog vremenskog perioda (svakako više od dve generacije). Parametri populacione vijabilnosti obuhvataju prosečne vrednosti i varijanse stopa rađanja, umiranja i rasta, koje utiču na populacioni rast i time i na rizik od njenog izmiranja. Koliko je neka populacija ranjiva ili ugrožena, zavisi od uticaja različitih faktora na pomenute parametre vijabilnosti. Ovi parametri obuhvataju životnu istoriju vrste, sredinske uslove, kao i slučajno variranje biotičkih i abiotičkih faktora (sredinskih uslova) i slučajno variranje demografskih parametara (parametara životne istorije) same populacije proisteklo iz njene ograničene veličine (Slika 13).



Slika 13. Parametri životne istorije (demografski parametri) kao i sredinski uslovi, utiču na vijabilnost populacije; slučajne (stohastičke) promene vrednosti demografskih i sredinskih parametara tokom godina imaju veći uticaj na vijabilnost populacija ako su one male veličine.

7.1. Uvod u Analizu vijabilnosti populacija

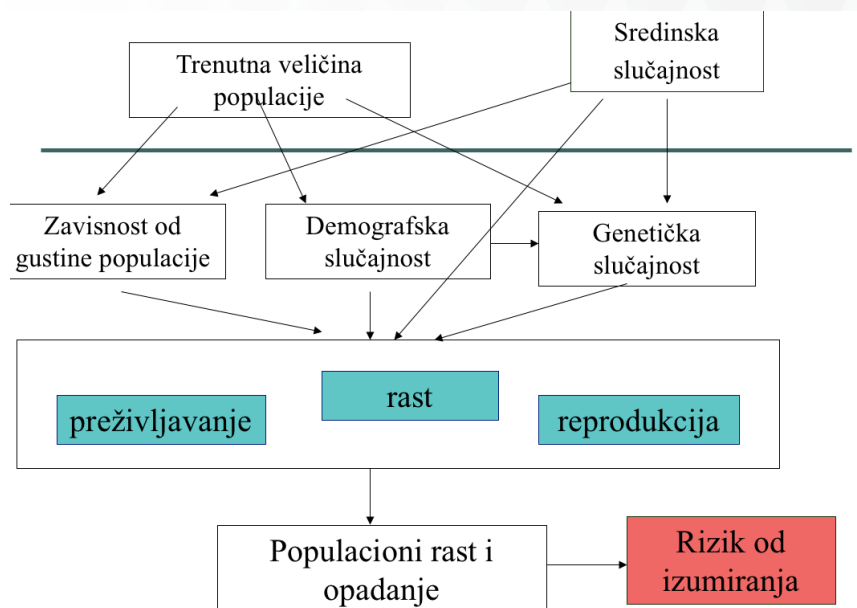
Analiza vijabilnosti populacije (engl. „population viability analysis“ – PVA dalje u tekstu) jeste skup kvantitativnih metoda za procenu budućeg konzervacionog statusa populacije ili grupe populacija u okviru zadatog vremenskog perioda. Postoje konkretna pitanja koja postavljaju konzervacioni biolozi

–praktičari, angažovani na očuvanju, oporavku ili upravljanju populacijama vrsta od konzervacionog interesa – kao što su:

- Kog obima sme da bude izlovljavanje jedinki, a da ne ugrozi opstanak populacije?
- Da li je vredno uložiti trud i materijalna sredstva u očuvanje populacije koja ima prognozu skorog izumiranja ili je bolje sredstva uložiti u očuvanje neke, sa aspekta vijabilnosti, perspektivnije populacije?
- Da li je efektivnije poboljšati stopu preživljavanja juvenilnih jedinki, kojih ima mnogo, ili adultnih jedinki, kojih svakako ima manji broj?
- Koliko populacija u okviru vrste je neophodno očuvati da bi ta vrsta bila zaštićena od lokalnog izumiranja?

Rezultati PVA su višestruko upotrebljivi, obzirom da daju podatke o variranju niza populacionih parametara. Ti podaci mogu biti podeljeni u dve opšte grupe: a) oni koji se tiču procene rizika od izumiranja i b) oni koji omogućavaju uspešno gazdovanje populacijama od interesa za konzervacioni projekat. Osnovni rezultat PVA jeste procena verovatnoće izumiranja pojedinačne populacije u okviru određenog vremenskog perioda; uz unos dodatnih informacija u statističke procedure, lako se dobija ista procena za ceo populacioni sistem, a i omogućena je analiza i sinteza podataka dobijenih monitoringom. Osim toga, omogućavanje uspešnog gazdovanja odvija se putem identifikacije ključnih životnih stupnjeva (izleganje, prva godina života, druga godina života,..., doba polnog sazrevanja) ili demografskih procesa kojima treba posvetiti pažnju, zatim putem određivanja veličine refugijuma, broja i strukture jedinki koje mogu, bez posledica po opstanak populacije, biti odstranjene iz nje da bi formirale osnivačku populaciju, putem definisanja opsega održive eksploatacije i utvrđivanja najmanjeg broja jedinki koje je neophodno sačuvati da bi vrsta bila zaštićena od regionalnog ili globalnog izumiranja.

Naredna podpoglavlja predstavice moguće primene Analize vijabilnosti populacija.



Slika 14. Uzajamna povezanost populacionih parametara, sredinske i demografske slučajnosti putem uticaja koji imaju na dinamiku populacionog rasta i, shodno tome, na njen rizik od izumiranja.

7.1.1 Procena verovatnoće izumiranja pojedinačne populacije

Jedna od prvih analiza ovog tipa bila je procena stepena ugroženosti grizlija (*Ursus arctos*) u okviru područja Velikog Jeloustonea (Shaffer, 1978, 1981 70-71; Shaffer i Sampson, 1985 72). Populacija je prethodno procenjena kao ugrožena od strane nacionalnih autoriteta u oblasti zaštite prirode, ali je trebalo proceniti da li je ona dovoljno velika, tj. da li postoji 95% verovatnoće, da preživi tokom dužeg vremenskog roka. Shaffer je, na osnovu podataka dobijenih metodom cenzusa, izračunao da će populacija biti stabilna u narednih 100 godina, ali da se to ne može reći za narednih 300 godina. Potreba za povećanjem veličine populacije neminovno je izazvala potrebu za povećanjem prostora tj staništa. Na osnovu ove simulacije, sprečeno je prerano vraćanje grizlija na spisak manje ugroženih vrsta i redukovana je eksploatacija drveta i rudarske aktivnosti u okviru područja Jeloustonea.

Druga analiza bila je procena konzervacionog statusa severne pegave sove (*Strix occidentalis*), čije je stanište bilo opterećeno eksploatacijom drveta. Lande (68) je simulacijom testirao zavisnost pada brojnosti pegave sove od eksploatacije drveta i dobio podatak da se stopa rasta populacije smanjuje, što je bilo dovoljno da ubedi nadležne strukture da ovu vrstu uvrste među ugrožene. Dobijeni rezultati bili su dovoljno snažan argument za finansiranje nastavka monitoringa, budući da je simulacija pokazala da su postojeći podaci nedovoljni za preciznu procenu.

7.1.2 Poređenje rizika od izumiranja između dve ili više populacija

Umeće procene koja od postojećih populacija je najperspektivnija za očuvanje ili oporavak od velikog je značaja za organizacije poput The Nature Conservancy, koje imaju ograničene fondove, a bave se zaštitom vrsta. Svodi se na dilemu da li je vredno truda i sredstava pokušati očuvati populaciju koja ima prognozu skorog izumiranja ili je bolje ta sredstva uložiti u očuvanje neke perspektivnije populacije? Na primer, ako postoji dilema koju od dve preostale populacije retke vrste u nekom području treba podvrgnuti programu gazdovanja (razmnožavanje u kontrolisanim uslovima, dodatna briga o mladuncima, izmena staništa u smislu konstrukcije dodatnih povoljnih mikrostaništa neophodnih za gnježđenje, skrivanje, hranjenje, sunčanje, itd) jer su finansijska sredstva skromna, svakako treba dati odabrati veću populaciju, ili, ako su populacije slične veličine, onu koja ima optimalne vrednosti populacionih parametara.

7.1.3 Identifikacija ključnih životnih stupnjeva ili životnih procesa koji moraju biti obuhvaćeni monitoringom

Stopa preživljavanja, stopa rasta i stopa reprodukcije su parametri populacione dinamike čiji monitoring je neophodan da bi mogla da se izvrši procena „dugovečnosti“ populacije. Različiti populacioni procesi ili različiti životni stadijumi mogu različito uticati na rast populacije, otuda i dilema da li je efektivnije poboljšati stopu preživljavanja juvenilnih jedinki, kojih ima mnogo, ili adultnih jedinki, kojih svakako ima manji broj? Veoma je bitno prepoznati koji od tih procesa ili stadijuma imaju ili mogu imati najveći uticaj na vijabilnost populacije da bi mogli adekvatno da budu obuhvaćeni monitoringom. Analiza vijabilnosti populacije, putem simulacija, može dati odgovor i na ovo pitanje.

7.1.4 Analiza i sinteza podataka dobijenih monitoringom

Analiza vijabilnosti populacija počiva na analizi i sintezi podataka dobijenih monitoringom jedne ili više populacija tokom određenog broja godina. Rezultati PVA mogu se podeliti na one koji doprinose proceni rizika od izumiranja i one koji omogućavaju uspešno gazdovanje odabranim populacijama. U prvu grupu rezultata spadaju procena verovatnoće izumiranja pojedinačne populacije u okviru određenog vremenskog perioda, procena verovatnoće izumiranja metapopulacionog sistema i simuliranje različitih varijanti monitoringa dok je u fazi pripreme. Druga grupa rezultata obuhvata identifikaciju ključnih životnih stupnjeva, identifikaciju ključnih demografskih procesa, određivanje veličine refugijuma, poželjan broj i strukturu emigranata ili imigranata, definisanje opsega održive eksploatacije i utvrđivanje najmanje vijabilne veličine refugijalne populacije. Na primer, određivanje veličine refugijuma nekada je potrebno i velikim populacijama, bez obzira što je njihova dugovečnost izvesnija, jer u realnom okruženju postoje antropogena ograničenja nesmetanom povećanju veličine

populacije koja se ne mogu prevazići usled sukoba različitih interesa. Kompromisno rešenje jeste određivanje najmanje moguće površine pogodnog predela koja će omogućiti opstanak populacije u narednih 100 godina.

7.1.5 Određivanje broja jedinki koje mogu biti izdvojene iz postojeće populacije radi formiranja vijabilne osnivačke populacije

Programi translokacije jedinki iz postojećih prirodnih ili uzgojnih populacija u staništa gde je vrsta ranije bila prisutna predstavljaju napor da se obnovi areal vrste narušen usled antropogenih uticaja i da se poveća verovatnoća opstanka vrste putem povećanja broja njenih populacija. Dva ograničavajuća faktora prisutna su u okviru ovog procesa: uzgojne populacije su ograničene veličine i stepen srodnosti jedinki često je veći od poželjnog za osnivanje dugovečne populacije; prirodne populacije su ograničene veličine i broj jedinki ogovarajuće starosti i pola koji može biti uklonjen iz populacije bez bojazni da bi to smanjilo njenu dugovečnost je takođe ograničen. Formiranje osnivačke populacije mora biti pažljivo isplanirano jer neuspeh njenog formiranja predstavlja nenadoknadiv gubitak za populacije iz kojih su jedinke uzete za translokaciju.

7.1.6 Određivanje granica eksploatacije populacija i vrsta u kontekstu praćenja održivog gazdovanja

Osnovno pitanje koje se tiče održive eksploatacije biološke raznovrsnosti jeste koliku stopu smrtnosti prouzrokovanu delovanjem čoveka mogu da podnesu konkretne prirodne populacije konkretnih vrsta, a da se ne naruši njihova dugovečnost? Analiza vijabilnosti populacija omogućava procenu prihvatljivih nivoa eksploatacije vrsta, putem simulacija stope rasta populacija nakon što se iz njih odstrane različiti „uzorci“ jedinki – različiti u smislu broja jedinki i njihove polne i uzrasne strukture. Ovakav pristup je neophodan, na primer, u ribolovnim i lovnim gazdinstvima da bi se mogle proceniti godišnje kvote izlova koje neće narušiti stabilnost lokalnih populacija vrsta od komercijalnog značaja.

7.1.7 Određivanje minimalnog broja populacija neophodnih za opstanak vrste

Ovaj rezultat polazi od metapopulacionog koncepta mada se ne oslanja samo na njega, već uzima u obzir svaki model koji vrstu predstavlja kao populaciju manje ili više strukturiranu na lokalne populacije međusobno povezane velikom, srednjom, malom ili nikakvom stopom migracije. Pored procene minimalnog broja lokalnih populacija koje omogućavaju opstanak vrste, ovaj tip analiza ukazuje i koje bi to konkretne populacije bile, obzirom na njihovu prostornu poziciju u odnosu na ostale lokalne populacije. Na taj način, moguće je proračunati koliki stepen sigurnosti od izumiranja vrste donosi program očuvanja određenog broja i specifične kombinacije njenih lokalnih populacija.

7.2 Tipovi PVA

Analiza vijabilnosti populacija nije jedan metod već skup metoda modeliranja koji se razlikuju u pogledu: a) nivoa kompleksnosti i b) tipa i količine podataka koji su neophodni za modeliranje. Dva osnovna tipa PVA su 1. *PVA zasnovana na broju jedinki* („count-based PVA“) i 2. *strukturirana PVA* („structured PVA“ ili „demographic PVA“).

PVA zasnovana na broju jedinki tretira sve jedinke kao jednake u smislu njihovog doprinosa rastu populacije i njenom budućem preživljavanju. U realnim populacijama obično nije tako, već, na primer, polno zrele jedinke koje definišu efektivnu veličinu populacije svakako više utiču na njenu budućnost od juvenilnih jedinki koje karakteriše visoka stopa smrtnosti. Dakle, u svim slučajevima gde postoje razlike u stopi preživljavanja između specifičnih grupa jedinki, definisanih uzrastom ili polom ili kombinacijom ovih ili nekih drugih faktora, ne možemo sve jedinke jedne populacije tretirati kao identične u smislu njihovog doprinosa vijabilnosti te populacije. Tada primenjujemo strukturiranu PVA, za čije izvođenje je neophodno imati podatke o stopi preživljavanja, rasta i reprodukcije za svaku od grupa ponaosob. Neophodno je individualno markiranje jedinki i njihov monitoring tokom niza godina, radi uzastopnog merenja vrednosti navedenih promenljivih. Naravno, da bi strukturirana PVA dala validne rezultate, neophodno je sakupiti dovoljno podataka za izračunavanje bitnih parametara. Ako je teško izvodljivo ili čak nemoguće prikupiti sve te podatke, preporučuje se da se primeni PVA zasnovana na broju jedinki, čak i ako su realne populacije te vrste veoma strukturirane.

Oba ova tipa analiza tiču se procene vijabilnosti pojedinačnih populacija. Ponekad nema koristi od procene vijabilnosti jedne populacije ako postoji realan problem skorog izumiranja vrste usled fragmentacije staništa i/ili smanjenja veličine lokalnih populacija. Tada treba primeniti „skupnu PVA“ (engl. „multi-site PVAs“), koja ima niz podtipova. Tako, na primer, „incidence function models“ zasnivaju se na podacima tipa „prisutan-odsutan“ i predviđaju obrasce izumiranja i rekolonizacije klasičnih metapopulacionih sistema. „Skupna PVA ekonomske klase“ predstavlja procenu da li će u skupu lokalnih populacija između kojih nema ikakve komunikacije u smislu protoka gena barem jedna od njih opstati tokom određenog vremenskog perioda. Najkompleksnija je svakako prostorno eksplicitna i individualno zasnovana skupna PVA („SEIB multi-site PVA“) koja omogućava praćenje pozicija svih jedinki na bazi individualnih podataka o njihovom mestu rođenja, obimu kretanja, reproduktivnom obrascu, vremenu i mestu ugibanja, uklopljeno u detaljne podatke o karakteristikama

staništa u okviru predela, koji se dobijaju korišćenjem baza podataka geografskog informacionog sistema („GIS data bases“).

7.3 Kada primenjivati PVA?

Analiza vijabilnosti populacija nije svemoćna metoda jer rezultati koji proističu iz unetih podataka nedovoljnog kvaliteta neće dati realnu procenu verovatnoće izumiranja/preživljavanja populacije u okviru zadatog vremenskog perioda. Postoje dva osnovna pravila za primenu PVA:

Odabir tipa PVA vrši se na osnovu tipa i količine dostupnih podataka, a ne na osnovu naše želje da analizom obuhvatimo sve interesantne i bitne procese;

ako su dostupni podaci ograničenog kvaliteta, preporučuje se primena jednostavnijeg tipa PVA. Treba pomenuti da PVA model može izraditi sam istraživač ili može primeniti jedan od postojećih statističkih paketa. Prilikom izbora namenskih statističkih paketa, neophodno je dobro proučiti primenjene modele, da bi proverili da li dati modeli uopšte opisuju biologiju vrste čiju PVA želimo da uradimo. Zatim, uključivanje u analizu faktora rizika za koje nemamo verodostojne podatke dovodi do pogrešne interpretacije potencijala za preživljavanje populacije ili vrste. Preporučuje se svakom korisniku da prvo pokuša da izgradi svoj sopstveni PVA model, a tek onda da počne sa primenom namenskih statističkih paketa.

7.4 Kada ne treba koristiti PVA?

Malobrojni podaci izazivaju grešku i nepreciznost proračuna. Na žalost, retke i ugrožene vrste, za koje je veoma bitno uraditi procenu vijabilnosti populacija, obično su nedovoljno istražene sa aspekta populacionih parametara. Jedna od najvažnijih grešaka koja se pojavljuje u ovakvim slučajevima je greška procene vremenske varijabilnosti stopa rasta populacije, kao i stopa rađanja i umiranja. Ako ova tri „životna parametra“ nisu skoro nepromenljiva tokom vremena, podaci dobijeni iz nedovoljnog broja merenja proizvešće široke intervale poverenja procene verovatnoće izumiranja ili stope rasta populacije zbog uzoračke varijanse takve kakva je, čak i ako su veličina populacije ili procene životnih parametara tačne (Dennis i sar., 1991 73; Ludwig, 1999 74). Čak iako je varijabilnost

stope rasta populacije mala od godine do godine, za procenu vijabilnosti populacije n godina u budućnosti moramo imati 5 do 10 puta n godina cenzusa. Na primer, populacija grizlija u Jeloustonском parku praćena je 39 godina, a nivo preciznosti odgovara predviđanju rizika od izumiranja za najviše 8 narednih godina (Morris i Doak, 2002 75).

Generalno, važnije je imati procenu trenda populacionog rasta - da li raste ili se smanjuje, odnosno da li je μ pozitivnog ili negativnog predznaka – nego procenu kolika je stopa rasta populacije. Elder i saradnici (2002 76) smatraju da je, za neke populacije (detaljnije u narednom poglavlju), dovoljno deset godina prikupljanja census podataka da bi se dobila korektna informacija o predznaku (pozitivan ili negativan) srednje vrednosti stohastičke stope rasta populacije (μ) za većinu proraćuna iz simuliranih setova podataka generisanih iz jednog strukturiranog seta podataka, odnosno da bi se dobila informacija o trendu populacionog rasta – da li velićina populacije raste ili opada tokom uzastopnih godina.

Vežba 7. Uvod u Analizu Vijabilnosti Populacija (PVA): Rezultati primene PVA

PVA je jedan od najmoćnijih alata u konzervacionoj biologiji.

Ona omogućava procenu rizika od dostizanja granićne tj minimalne vijabilne velićine populacije, gde dalji pad brojnosti jedinki u populaciji vodi ka njenom izumiranju, a takođe pruža informaciju o trendu populacionog rasta (pozitivan, negativan ili jednak nuli).

PVA je kvantitativni metod za predviđanje budućeg statusa populacije ili grupe populacija, što je potrebno utvrditi, pre svega, za one populacije ili grupe populacija koje su, iz raznih razloga, u žiži konzervacionih interesovanja. PVA takođe obezbeđuje procenu budućeg opstanka populacije na osnovu empirijskih podataka i primene određenog modela.

Jedna od prvih procena rizika izumiranja pojedinaćne populacije, zasnovana na dva osnovna pitanja: da li se velićina populacije smanjuje i kada će populacija izumreti, raćena je za populaciju grizli medveda na podrućju Jeloustonskog parka u Sjedinjenim Amerićkim Državama. Ta populacija je svojevremeno procenjena kao ugrožena na nacionalnom nivou i upravo je prva kvantitativna procena vijabilnosti populacije uraćena za ovu vrstu (Shaffer, 1978, 1981 70-71). Shaffer je simulirao da li je populacija grizlija dovoljno velika da ima 95% šanse da preživi različite vremenske periode u budućnosti.

Rezultati istraživanja su pokazali da trenutna brojnost populacije osigurava njen opstanak u narednih 100 godina sa 95% šanse. Medjutim, šanse za opstanak u narednih 300 godina su daleko niže. Za opstanak na duže staze je neophodan veći broj jedinki kao i veće odgovarajuće stanište. Ova studija je zaustavila eksploataciju šuma kao i prerano vraćanje grizlija na spisak manje ugroženih vrsta

Konzervacioni biolozi koji raspolažu podacima potrebnim za primenu demografske PVA, često koriste besplatni statistićki program VORTEX, koji se može preuzeti sa linka:

<https://scti.tools/vortex/>

VORTEX je statistički paket zasnovan na individualnim Monte-Karlo simulacijama vrednosti promenljivih definisanih okvirima koje određuju srednja vrednosti i standardne devijacije tih promenljivih koje su dobijene prikupljanjem podataka na terenu tokom većeg broja godina monitoringa (Lacy 1993, 2000 77-78).

Zbog ograničenog kapaciteta, Vortex je primenljiv samo za vrste diploidnih organizama koje se polno razmnožavaju. To su, pre svega vrste sisara, ptica, neke vrste gmizavaca i neke vrste vodozemaca – one koje se odlikuju malim fekunditetom. Ribe, beskičmenjaci i biljke nisu pogodni organizmi za primenu ovog statističkog programa, osim vrsta koje se odlikuju malim fekunditetom.

Ograničenja za upotrebu Vortex-a su sledeća:

maksimalni broj ponavljanja simulacije po godini je 10 000;

maksimalni vremenski period za koji se izračunava procena vijabilnosti je 10000 godina;

najveći broj populacija koje se simultano analiziraju je 50;

maksimalni broj tipova katastrofa koje mogu zadesiti populaciju/populacije je 25;

maksimalna starost analiziranih jedinki je 250 godina;

maksimalna veličina okota je 50, ako ne postoji normalna raspodela veličine okota po ženki - pri normalnoj raspodeli veličine okota po ženki u populaciji, program ne postavlja ograničenje maksimalne veličine okota;

maksimalna početna veličina populacije je 30 000 jedinki;

maksimalni noseći kapacitet sredine (maksimalna veličina populacije koju određeno stanište možeda podrži) je 60 000 jedinki.

VORTEX je besplatan statistički paket napravljen sa ciljem da podrži biologiju konzervaciju, prosvetu i nauku. Autorska prava za VORTEX pripadaju Chicago Zoological Society. Za autorizovanu distribuciju VORTEX statističkog paketa ovlašćeni su:

Chicago Zoological Society

IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group

Neautorizovana distribucija VORTEX-a od strane profitnih organizacija i za ostvarivanje profita zabranjena je.

Prilikom upotrebe VORTEX uputstva u svrhu pisanja izveštaja, studije ili naučnog rada citirati sledeću referencu:

Lacy, R.C., and J.P. Pollak. 2021. Vortex: A stochastic simulation of the extinction process. Version 10.5.5. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, USA.

U zahvalnicama naučnih publikacija gde je primenjivan VORTEX navesti sledeće:

Vortex PVA software (Lacy & Pollak 2021) is provided under a Creative Commons Attribution-NoDerivatives International License, courtesy of the Species Conservation Toolkit Initiative (<https://scti.tools>).

Ulazni parametri, tj. promenljive čije vrednosti u datoj populaciji treba prikupljati duži niz godina predstavljani su u okviru Zadataka.

Zadatak 1.

- **Kombinacijom podataka prikupljenih na terenu i iz literature (podaci za istu ili srodne vrste, za one promenljive gde se ispostavilo da nije moguće meriti njihove vrednosti na terenu) procenjena je verovatnoća izumiranja jedne populacije ugrožene vrste. Populacioni podaci prikupljeni su na teritoriji od 10 ha tokom četiri uzastopne godine.**
 - **Parametri neophodni za simulaciju:**
 - **1. Vremenski period u budućnosti, izražen brojem godina, za koji se procenjuje verovatnoća izumiranja populacije; ako su podaci rezultat manje od deset godina monitoringa, bira se kraći vremenski period – ovde 15 godina.**
 - **2. Broj ponavljanja simulacije u okviru svake godine – ovde 100 ponavljanja, što omogućava grubu procenu.**
 - **3. Učestalost procene verovatnoće izumiranja u okviru navedenog vremenskog perioda pod 1. – ovde na svakih dve godine, pri čemu je “izumiranje” definisano kao slučaj kada se populacija svede jedinke samo jednog pola; druga opcija je kada veličina populacije postane**
 - **4. Podložnost populacije inbridnoj depresiji (štetni efekti po fenotip izazvani ekspresijom recesivnih letalnih alela u homozigotnom stanju usled povećanog ukrštanja u srodstvu (inbriding) – ako ne postoje podaci za analiziranu populaciju, treba pregledati literaturu radi provere da li su slučajevi inbridne depresije generalno uočeni u populacijama analizirane vrste. Ako takvih podataka ima, inbridna depresija treba da bude inkorporirana u simulaciju. Ako ne postoje određeni podaci o broju letalnih ekvivalenta (alela) za analiziranu vrstu, preporučuje se dodavanje generalne vrednosti od 3.14 letalna ekvivalenta (vrednost medijane 40 populacija sisara iz studije Ralls *i sar.*, 1988 79) gde 50% čine letalni aleli.**
 - **5. Variranje verovatnoće reprodukcije i preživljavanja između uzastopnih godina koje proističe iz slučajnog variranja sredinskih faktora (meteorološki uslovi, gustine populacije predatora, gustine populacija plena, opterećenje parazitima) i utiče na sve jedinke u populaciji označava se kao simultano ili konkordantno ako verovatnoće reprodukcije i preživljavanja simultano variraju ili diskordantno ako ne postoji korelisanost njihovog variranja. U ovom primeru variranje je označeno kao konkordantno.**
 - **6. Reproductivni sistem može biti monogaman kratkotrajan, monogaman dugotrajan (npr kod nekih vrsta ptica) ili poligaman. U ovom primeru odabran je monogaman kratkotrajan reproduktivni sistem, pretpostavljen na osnovu nemanja evidencije o poligamnim sparivanjima i odnosa polova reproduktivno aktivnih jedinki koji je bio procenjen kao optimalan (1:1).**

- **7. Doba prve reprodukcije za ženke ovde je označeno kao 4 godine a na osnovu literaturnih podataka. Takođe je potrebno uneti I doba prve reprodukcije za mužjake – u ovom primeru to je 3 godine. Da bi bila određena dužina trajanja reproduktivnog dela života koja je bitna za populacioni rast, potrebno je uneti maksimalnu starost reproduktivno sposobne jedinke. U ovom primeru je navedeno 8 godina, po podacima sa terena, ali u drugoj varijanti simulacije je navedeno 14 godina, po podacima iz literature. Takođe je potrebno upisati i maksimalni broj mladunaca po ženki po godini koji je u ovom primeru bio 12, navedeno na osnovu podataka sa terena. Obzirom da je reproduktivni sistem označen kao monogaman, parametar „Mate monopolization“ koji odražava nivo poligamije preko procenta mužjaka koji učestvuju u reprodukciji prikazan je kao 100% - svi reproduktivno sposobni mužjaci sparuju se sa ženkama u svakoj reproduktivnoj sezoni.**
- **8. Podaci o parametrima fekunditeta, kada je god to moguće, treba da budu prikupljeni na terenu i u populaciji čija se verovatnoća preživljavanja analizira. Ako tonije izvodljivo, primenjuju se podaci prikupljeni u drugim populacijama iste vrste – obično su to literaturni podaci. Pored srednje vrednosti tražene promenljive, neophodne su vrednosti standardne devijacije, kao i minimalne i maksimalne vrednosti.**
 - **U ovoj analizi maksimalan broj mladunaca po ženki po godini procenjen je na 12.**
 - **Odnos polova na rođenju po leglu, prikazan kroz procenat muških mladunaca u leglu procenjen je na 52.13.**
 - **Stopa reprodukcije, prikazana kao procenat reproduktivno sposobnih ženki koje se pare u toku jedne godine, za datu populaciju iznosila je 53.69, što pokazuje da se ženka, u proseku, pari svake druge godine.**
 - **9. Sredinsko variranje stope reprodukcije izračunato je deljenjem dobijenog opsega procenata reproduktivno sposobnih ženki koje se pare u toku jedne godine, računatog za period od četiri uzastopne godine (23.74%) sa očekivanim opsegom kada bi raspodela godišnjih vrednosti bila normalna, što 10.19%**
 - **10. Raspodela broja novorođenih po ženki po godini može biti definisana kao “precizna” ako raspolažemo terenskim podacima za analiziranu populaciju, ili “normalna”, ako te podatke nemamo. U ovom primeru, raspodela broja potomaka po ženki po godini je definisana kao “precizna”, jer su prethodno prikupljeni podaci o veličini legla po ženki tokom četiri uzastopne godine:**
 - **1 mladunče u leglu – 16%, 2 mladunčeta u leglu – 10%, 3 mladunčeta u leglu – 17%, 4 mladunčeta u leglu – 17%, 5 mladunaca u leglu – 14%, 6 mladunaca u leglu – 3%, 7 mladunaca u leglu – 12%, 8 mladunaca u leglu – 7%, 9 mladunaca u leglu – 0%, 10 mladunaca u leglu – 0%, 11 mladunaca u leglu – 0%, 12 mladunaca u leglu – 4%.**
 - **11. Mortalitet je u ovom primeru simuliran na osnovu literaturnih podataka o drugim populacijama iste vrste:**

Mušjaci

Raspon godina života i udeo uginulih jedinki u toj uzrasnoj grupi:

$0 - 1 = 0.500$ sa standardnom devijacijom (SD) = 0.100;

1 - 2 = 0.468 sa SD = 0.079;

2 - 3 = 0.421 sa SD = 0.047;

odrasli mužjaci = 0.421 sa SD = 0.047.

- Ženke

Raspon godina života i udeo uginulih jedinki u toj uzrasnoj grupi:

0 – 1 = 0.500 sa SD = 0.100;

1 - 2 = 0.468 sa SD = 0.079;

2 - 3 = 0.245 sa SD = 0.056; f

3 - 4 = 0.245 sa SD = 0.056;

odrasle ženke = 0.293 sa SD = 0.041.

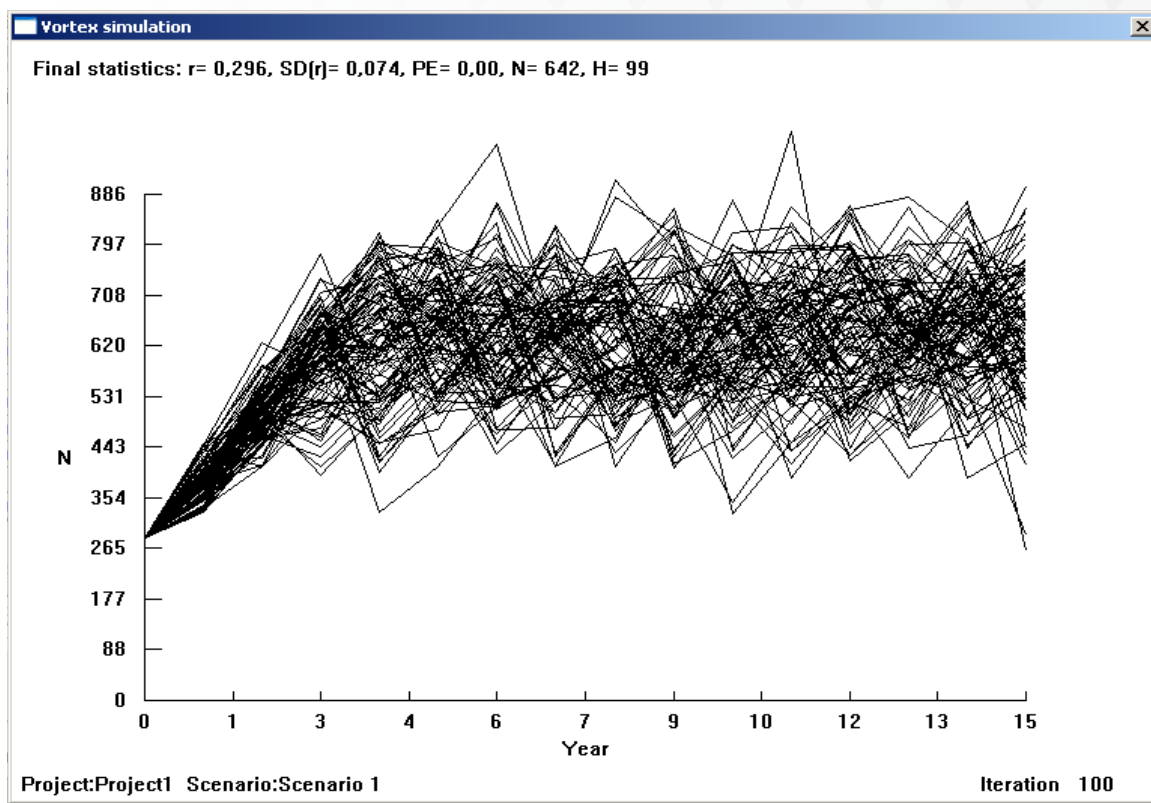
- **12. Početna veličina populacije izračunata je na osnovu terenskih podataka, primenom metode izlova, markiranja i ponovnog izlovljavanja. Na osnovu kvaliteta sakupljenih podataka mogao je biti primenjena jednostavna formula za izračunavanje veličine populacije - Lincoln-ov indeks.**

Kada je veličina populacije (N) računata između uzastopnih terenskih sesija (terenska sesija1/terenska sesija2, terenska sesija 2/terenska sesija 3 itd.), N je variralo između 163 i 479 jedinki, sa srednjom vrednošću 275 jedinki; kada je N računato objedinjavanjem podataka iz svih terenskih sesija rađenih iste godine u jedan skupni uzorak i računanjem N između uzastopnih godina primenom iste jednačine, N je variralo od 190 do 380 jedinki, sa srednjom vrednošću 296 jedinki). Srednja vrednost ove dve srednje vrednosti je 285 i ona je predstavljena kao početna vrednost analizirane populacije.

- **Uzrasna struktura analizirane populacije označena je kao stabilna, što se preporučuje kada ne postoje tačni podaci. Naime, kod nekih vrsta životinja starost se ne može utvrditi drugačije osim analizom poprečnog preseka kostiju, što u većini slučajeva podrazumeva žrtvovanje jedinki, te nije preporučljivo .**
- **13. Noseći kapacitet sredine (K) može biti računat na osnovu dostupnih hranidbenih resursa u staništu analizirane populacije. Ako nije moguće prikupiti ove podatke, tada se može primeniti gruba procena maksimalne veličine te populacije, izračunato na osnovu višegodišnjeg posmatranja.**
- **U ovom primeru K je izračunato upravo na osnovu maksimalnog broja jedinki analizirane populacije utvrđenog u okviru uzastopnih godina monitoringa, a na osnovu procene N primenom metode izlova, markiranja i ponovnog izlovljavanja; maksimalna vrednosti N po godini dostizale su 658 kada je N računato po sezonama, a 458 kada je N izračunavano po godini.**
- **Standardna devijacija K koja proističe iz variranja sredinskih faktora u ovom primeru je 114 jedinki, što je srednja vrednost uzoračke standardne greške procene N, kada je Linkoln-ov indeks izračunavan po sezonama.**

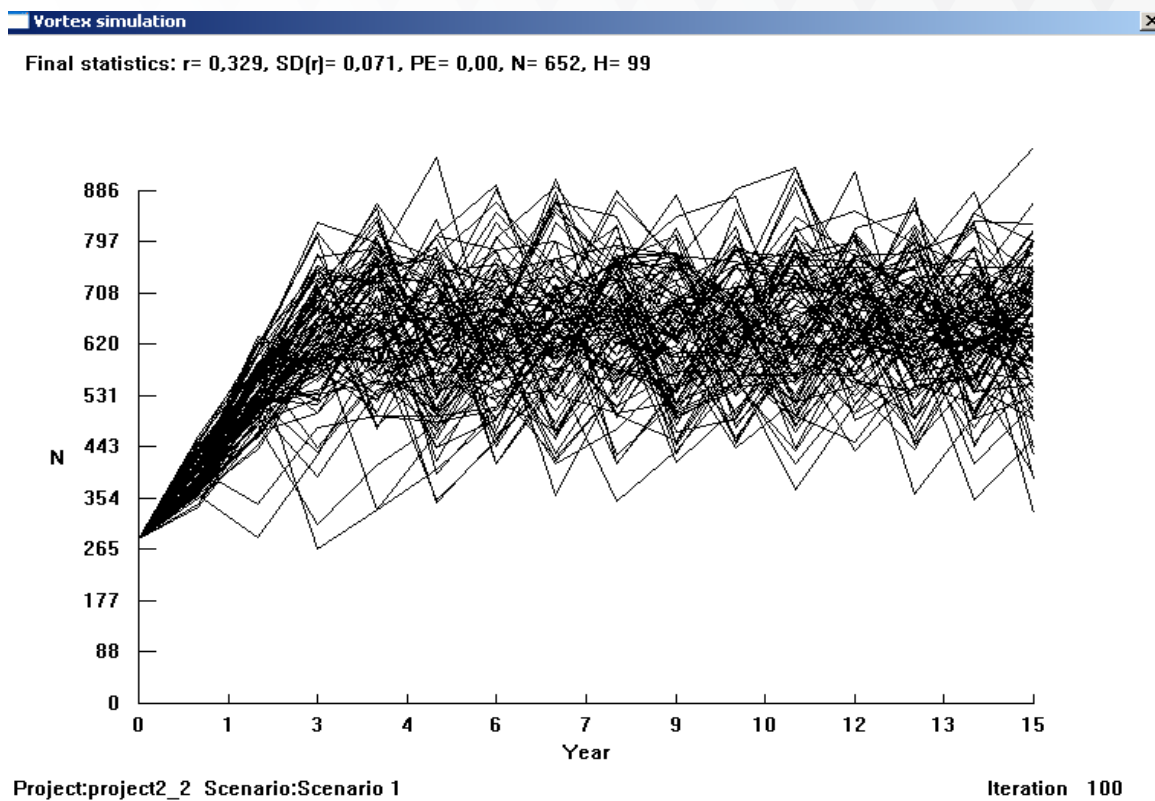
- Parametar „Buduće promene K“ podrazumeva da postoje podaci sa terena ili literaturni podaci koji sugerišu da se noseći kapacitet sredine može promeniti u narednim godinama. U ovom primeru takvi podaci su odsustvovali, te je odabrana opcija „Future change in K is not predicted“.

- Prva simulacija:



Slika 15. Površina uzorkovanja = 10 ha, maksimalna reproduktivna starost = 8 godina; verovatnoća izumiranja populacije nakon 15 godina je 0%, a ponovljena simulacija za period nakon 100 godina je takođe 0% .

Druga simulacija:



Slika 16. Površina uzorkovanja = 10 ha, maksimalna reproduktivna starost = 14 godina; verovatnoća izumiranja populacije nakon 15 godina je 0%, a ponovljena simulacija za period nakon 100 godina je takođe 0% .

8. KVANTITATIVNA KONZERVACIONA BIOLOGIJA - TEORIJA I PRAKSA. II.

Podaci koji su najdostupniji konzervacionim biolozima su oni o brojnosti populacije ili populacija. Uzorkovanje se svodi na prebrojavanje svih ili određenog, ali uvek prisutnog, dela populacije (ženke ili mužjaci ili samo trudne ženke) nekoliko puta u toku određenog vremenskog perioda, merenog najčešće godinama, pri čemu nije obavezno da se prebrojavanje mora ponoviti svake godine. Ovi podaci omogućavaju primenu najjednostavnije varijante analize vijabilnosti populacija (PVA), a to je PVA zasnovana na broju jedinki ili PVA zasnovana na prebrojavanju („count-based PVA“) i to model koji ne zavisi od gustine populacije.

8.1. PVA zasnovana na prebrojavanju; model ne zavisi od gustine populacije

Upoređivanjem brojeva jedinki dobijenih ponavljanjem prebrojavanja tokom definisanog vremenskog perioda uočavamo da se broj jedinki ne menja jasno u određenom pravcu (na primer opada ili raste), već da osciluje u okviru projektovanih dugoročnih trendova. Zašto uočavamo oscilacije u broju jedinki između uzastopnih prebrojavanja? Zato što sredinski faktori osciluju i time utiču na oscilovanje stopa rađanja i umiranja u populaciji. Potencijalni uzroci sredinskog variranja su brojni i obuhvataju slučajna oscilovanja klimatskih faktora kao što su temperatura vazduha, količina padavina, trajanje sezone rasta ili trajanje perioda aktivnosti kod organizama koji hiberniraju. Populacije trpe uticaje ovih oscilacija bilo direktno ili indirektno, putem uticaja sredinskih oscilacija na populacije vrsta sa kojima su u interakcijama (predatori, kompetitori, plen, paraziti itd.).

Najjednostavniji model koji opisuje populacioni rast u sredini koja varira po principu slučajnosti je

$$N_{t+1} = \lambda_t N_t,$$

gde λ_t predstavlja stopu rasta populacije, tj koliko se veličina populacije povećava od godine t do godine $(t+1)$, a N_t je veličina populacije dobijena cenzusom ili prebrojavanjem u godini t . Treba

napomenuti da u ovom, najjednostavnijem, modelu λ_t ne zavisi od N_t . Ako sredina ne fluktuirá, onda λ ima konstantnu vrednost i moguća su tri ishoda populacionog rasta: populacija geometrijski raste ($\lambda > 1$), populacija stagnira ($\lambda = 1$) i populacija smanjuje brojnost geometrijski ($\lambda < 1$). U realnim situacijama λ fluktuirá zbog fluktuiranja sredinskih parametara i tako fluktuirá i veličina populacije. Ako su obrasci sredinskih fluktuiranja nepredvidljivi, onda, bez obzira na poznate vrednosti prosečne stope rasta populacije i opseg njenog variranja, ne možemo predvideti u kom pravcu će se kretati rast populacije bez uvođenja elementa slučajnosti. Tako populacija sa početnom veličinom od 10 jedinki, tokom perioda od 20 godina, može imati prosečnu pozitivnu stopu rasta od 1.05 i pokazivati varijansu od 0.047, ali realan mogući raspon njene veličine menjaće se mnogo više i to od 2 do 20 tokom prvih 5 godina do opsega od 2 do 140 nakon 150 godina. Zašto se opseg mogućih vrednosti veličine populacije toliko povećava? Pre svega zbog multiplikativne prirode populacionog rasta, jer

$$N_{t+1} = (\lambda_t, \lambda_{t-1}, \lambda_{t-2}, \dots, \lambda_2, \lambda_1, \lambda_0) N_0.$$

Pošto je veličina populacije proizvod stopa rasta populacije u svakoj od tih godina, onda dugi niz „dobrih“ godina tj godina sa velikom stopom rasta populacije vodi velikoj populacionoj gustini, a dugi niz „loših“ godina pomera populaciju prema zoni male gustine, negde između prosečne vrednosti gustine populacije i nule.

Postoje dva parametra stope rasta populacije: λ_A je aritmetička prosečna vrednost stopa rasta populacije u okviru zadatog vremenskog opsega, a λ_G je njihova geometrijska srednja vrednost ili stohastička stopa rasta populacije :

$$\lambda_A = (\lambda_t + \lambda_{t-1} + \lambda_{t-2} + \dots + \lambda_2 + \lambda_1 + \lambda_0) / t$$

$$\lambda_G = \lambda_A / (1 + \sigma^2_{\lambda} / \lambda_A^2)^{1/2}$$

gde je σ^2_{λ} varijansa logaritmovane vrednosti stope rasta populacije. Suštinski, geometrijska stopa rasta populacije predviđa medijanu vrednosti veličine populacije u svakom trenutku u budućnosti i stoga, ako postoji veliki broj mogućih ishoda, teorija tvrdi da će pola od njih biti iznad, a pola ispod vrednosti veličine populacije definisane parametrom λ_G . Iako u realnim situacijama to nije baš tako, parametar λ_G ipak bolje ukazuje na razlike nego aritmetička vrednost stope rasta populacije (λ_A).

Parametar λ generalno ima lognormalnu raspodelu. To znači da prirodni logaritam od vrednosti λ ima normalnu raspodelu. Lognormalna raspodela je jedan od odgovarajućih načina za opisivanje slučajnih vrednosti λ_t jer ona, za razliku od normalne raspodele, nikada nema negativne vrednosti, a diskretna stopa rasta populacije, da bi bila biološki verodostojna, nikada ne može imati

negativne vrednosti. Dakle, kada posmatramo raspodelu budućih veličina populacije čiji je rast nezavisan od gustine te iste populacije u nekom vremenskom intervalu i u sredini koja varira po principu slučajnosti, ona nema oblik zvona (normalna raspodela), već iskrivljen oblik (lognormalna raspodela).

Kao i lognormalna raspodela vrednosti N_t , normalna raspodela njihovih logaritamskih vrednosti menjaće se tokom vremena. Bilo da se srednje vrednosti povećavaju ili smanjuju, varijansa će rasti tokom vremena (logično, jer se mogućnost predviđanja smanjuje kako se vremenski interval povećava). Logaritamska vrednost N_t prikladnija je za upotrebu od same N_t jer ima normalnu raspodelu koja je prirodna posledica fizičkog procesa difuzije koji je primenjen za aproksimiranje procesa izumiranja. Rast $\ln N_t$ najbolje se dočarava pomoću parametra λ_G ili geometrijske srednje vrednosti stopa rasta populacije izračunatih u okviru određenog vremenskog perioda. Geometrijska vrednost λ je vrednost koja će dati istu prosečnu stopu rasta kao što se dobija posmatranjem veoma duge sekvence stopa rasta koje variraju po principu slučajnosti. Tako, pošto je

$$N_{t+1} = (\lambda_t \lambda_{t-1} \lambda_{t-2} \dots \lambda_1 \lambda_0) N_0,$$

λ_G je definisano kao

$$(\lambda_G)^t = \lambda_t \lambda_{t-1} \lambda_{t-2} \dots \lambda_1 \lambda_0 \text{ ili}$$

$$\lambda_G = (\lambda_t \lambda_{t-1} \lambda_{t-2} \dots \lambda_1 \lambda_0)^{1/t}$$

Ako formulu za λ_G transformišemo u \ln skalu, dobićemo novi proračun „prosečnog“ populacionog rasta:

$$\mu = \ln \lambda_G = (\ln \lambda_t + \ln \lambda_{t-1} + \ln \lambda_{t-2} + \dots + \ln \lambda_2 + \ln \lambda_1 + \ln \lambda_0) / t$$

Po ovoj jednačini, korektna mera stohastičkog rasta populacije na log skali (μ) jednaka je $\ln \lambda_G$ ili, ekvivalentno, aritmetičkoj sredini $\ln \lambda_t$ vrednosti. Ako možemo da izračunamo vrednost μ , tada možemo smesta odrediti geometrijsku srednju vrednost stope rasta populacije i tako i da li populacija teži povećanju ili smanjenju svoje brojnosti. Gornja jednačina predviđa da, ako je $\mu > 0$, onda je $\lambda_G > 1$ i većina putanja rasta populacije će se povećavati, a ako je $\mu < 0$, onda će $\lambda_G < 1$ i većina trajektorija će smanjivati svoju vrednost.

Parametar μ je od direktnog značaja za procenu populacione vijabilnosti zbog svoje specifične veze sa λ_G , jer ukazuje na tendenciju kretanja populacionog rasta kroz vreme. Međutim, treba upamtiti da čak i kada μ ima pozitivnu vrednost, veličina populacije se može smanjiti ili čak dostići nulu. Zato je

neophodno predvideti raspodelu svih mogućih verovatnoća za različite veličine populacije, da bi se mogla izračunati verovatnoća dostizanja kritične veličine populacije za izumiranje. Da bi u potpunosti opisali promenu normalne raspodele log veličine populacije tokom zadatog vremenskog perioda, moramo znati stopu te promene, a to takođe opisuje parametar μ (u vremenu t , srednja vrednost $\ln N_t$ jednaka je μt).

Još jedan parametar je bitan za procenu populacione vijabilnosti, a to je stopa kojom varijansa raspodele raste tokom vremena – σ^2 , koja je aproksimirana varijansom $\ln \lambda_t$. U vremenu t , varijansa $\ln N_t$ jednaka je $\sigma^2 t$. Dakle, σ^2 predstavlja varijansu logaritmovane vrednosti stope rasta populacije, izazvanu sredinskom slučajnošću.

Ova dva parametra, μ i σ^2 , opisuju normalnu raspodelu verovatnoća budućih logaritamskih vrednosti veličina populacija. Pozitivne vrednosti μ ukazuju da će u datoj sredini većina ishoda rezultirati pozitivnim rastom populacije, negativna vrednost ovog parametra da će većina ishoda ukazivati na smanjenje veličine populacije. Što je veće variranje stopa rasta populacije (λ) od godine do godine kao posledica sredinskih slučajnih oscilacija, to će se više povećavati vrednost σ^2 i veći će biti opseg mogućih veličina populacije u budućnosti. Ova dva parametra koriste se za izračunavanje verovatnoće izumiranja.

8.2. Ključne pretpostavke za primenu PVA zasnovane na prebrojavanju

Ovaj model predstavljen je u Morris i Doak (2002 75) počiva na pojednostavljenim premisama koje su navedene nadalje u tekstu. Ako smo primorani da koristimo pojednostavljenu metodologiju da bi dali imalo verodostojnu procenu vijabilnosti populacije, moramo u izveštaju ili analizi pomenuti koliko realne mogućnosti za opstanak bivaju zamagljene ako bilo koja od ovih ključnih pretpostavki nije tačna. U svakom slučaju, koristeći sva ova znanja, konzervacioni biolog može proceniti da li je prognoza vijabilnosti generalno optimistična ili pesimistična. Optimističnom smatramo procenu izumiranja koja je manje verovatnoće nego što bi mogla biti u stvarnosti, a pesimističnom onu koja veće verovatnoće nego što je to realno.

8.2.1. Parametri μ i σ^2 ne menjaju se tokom vremena

Ova pretpostavka podrazumeva da prosečna stopa rasta populacije ne zavisi od gustine populacije. U realnim populacijama često se, sa porastom gustine populacije, prosečna stopa rasta smanjuje i veličina populacije se održava na ili nešto ispod vrednosti nosećeg kapaciteta sredine. Verovatnoća konačnog izumiranja populacije je uvek 1, mada vremenski period to dostizanja tog stanja može biti veoma dug. Međutim, kako postoji samo-regulacija populacije putem ograničenih resursa, populacija čija brojnost iz nekog razloga opada, a resursi se istovremeno povećavaju, može povećati svoju brojnost. Pošto je ovaj model PVA nezavisan od gustine, svi navedeni efekti ne važe za njega, pa procena vijabilnosti populacije može biti uglavnom pesimistična. Naravno, suprotan efekat model može imati ako se radi o populaciji čija brojnost opada, jedinke sve teže nalaze reproduktivnog partnera, ili teže odoljevaju predatoru, ili se povećava stopa inbridinga. U tom slučaju dolazi do smanjenja prosečne stope rasta populacije i povećavanja verovatnoće izumiranja i u tom slučaju ovaj će model dati previše optimističnu prognozu.

Brza informacija o povezanosti stope rasta populacije i njene gustine može se dobiti postavljanjem odnosa između $\ln(N_{t+1}/N_t)$ (y osa) i N_t (x osa) u xy koordinatnom sistemu. Pozitivan odnos pri malim vrednostima N_t , kao i negativan pri velikim vrednostima istog parametra, ukazuje na zavisnost od gustine populacije. Bilo kakva indikacija zavisnosti od gustine populacije može biti testirana regresionom metodom (Pollard i sar., 1987 80; Dennis i Taper, 1994 81). Svakako da skoro da nema populacije čiji rast nije zavisan od njene gustine, ali za primenu PVA modela zasnovanog na prebrojavanju i nezavisnog od gustine bitno je da se efekat gustine populacije na njenu prosečnu stopu rasta ne menja od godine do godine. U praksi, mnoge retke i ugrožene vrste imaju relativno dug životni vek i malu reproduktivnu stopu, tako da u većini godina ispoljavaju umerene vrednosti λ_t . To znači da se veličina populacije, pa i efekti gustine populacije, neće drastično menjati tokom relativno dugih vremenskih perioda. Ugrožene populacije obično imaju malu brojnost, pa je realno pretpostaviti da se neće pojaviti situacija visokog negativnog efekta zavisnosti od gustine populacije koja je tipična za populacije koje su dostigle ili su veoma blizu dostizanja nosećeg kapaciteta sredine.

Problem demografske slučajnosti povezan je sa stabilnošću σ^2 . Ako postoji značajan efekat demografske slučajnosti, onda će variranje stope rasta populacije zavisiti od njene veličine. Takođe, mogu postojati i tzv vremenski trendovi promene μ i σ^2 , izazvani degradacijom životne sredine i efektima gazdovanja. Bilo da su pozitivni ili negativni po stopu rasta populacije, ovi trendovi menjaju

vrednost navedenih parametara i time poništavaju vrednost rezultata modela PVA koji je predstavljen u ovom poglavlju. Ako opet upotrebimo regresionu metodu testirajući zavisnost $\ln(N_{t+1}/N_t)$ od godine, statistički značajno pozitivan ili negativan nagib krive ukazuje da postoji vremenski trend. Ako, pak, izračunamo kvadratnu vrednost odstupanja razlike između svake dobijene vrednosti $\ln(N_{t+1}/N_t)$ i konstantne vrednosti μ i onda uradimo regresionu analizu sa vrednostima kvadratnih odstupanja i godinama, možemo testirati postojanje vremenskog trenda za σ^2 .

8.2.2. Nema sredinske autokorelacije

Sredinska autokorelacija, ako postoji, može biti pozitivna ili negativna. Pozitivna autokorelacija znači da su vrednosti parametara μ i σ^2 u uzastopnim godinama međusobno slične i u tzv „dobrim“ godinama i u „lošim“ godinama. Negativna autokorelacija podrazumeva da su vrednosti ovih parametara značajno manje u „lošim“ godinama i značajno veće u „dobrim godinama“. Takođe, podrazumeva se da su susedne godine „dobre“ ili „loše“ tj da „dobre“ smenjuju „loše“ i obrnuto. Pretpostavka ovde analiziranog modela PVA je da su stope rasta populacije iz godine u godinu nezavisne od sredinskih oscilacija, odnosno da se srednja vrednost i varijansa ne menjaju i da stope rasta u uzastopnim godinama nisu međusobno slične. Pozitivna autokorelacija može povećati rizik od izumiranja populacije jer, ako postoji, to znači da ne samo „dobre“, već i „loše“ godine nailaze u serijama (niz uszastopnih „loših“ godina). Nasuprot tome, ako postoji negativna autokorelacija, ona će odložiti moguće izumiranje, jer se u ovom slučaju „dobre“ i „loše“ godine smenjuju.

8.2.3. Nema katastrofa ni bonanci

Ako izračunavamo prognozu vijabilnosti populacije na osnovu cenzusa prikupljenih tokom relativno malog vremenskog perioda, veoma je moguće da nećemo uočiti efekat katastrofa ili bonanci iz prostog razloga što su ti događaji retki, tj dešavaju se samo jednom ili nekoliko puta tokom dužeg vremenskog perioda (npr sto godina). Zbog toga će procena vijabilnosti biti optimistična, ili, u slučaju da nismo detektovali bonance koje se realno dešavaju, procena vijabilnosti biće pesimistična.

8.2.4. Nema greške posmatranja

Greška posmatranja se javlja kada ne možemo cenzusom da utvrdimo sve jedinice u populaciji ili odabranom delu populacije. Ona rezultira pesimističkom procenom vijabilnosti populacije tokom kraćeg vremenskog perioda, zato što će, zbog postojanja greške posmatranja, σ^2 doprineti izračunavanju veće vrednosti komponente variranja koja potiče od sredinskih faktora, a te veće

vrednosti biće tumačene kao veća verovatnoća izumiranja. Ovo se naročito može javiti kada se analiza vrši u okviru kraćeg vremenskog perioda. Ponovljeno uzorkovanje na istom prostoru može pomoći da se izračuna jačina greške posmatranja.

Drugi uzrok greške posmatranja je variranje dela populacije koji svake godine biva prebrojan. Mada PVA zasnovana na prebrojavanju može biti korektno primenjena putem prebrojavanja uzoraka, a ne cele ukupne populacije, ti uzorci moraju predstavljati konstantnu frakciju populacije. Ako ta frakcija varira, to će smanjiti verodostojnost proračuna σ^2 i doprineti pesimističkoj proceni rizika od izumiranja, kao, na primer, kada bi se broj trudnih ženki menjao iz godine u godinu zbog sredinskih uticaja (dostupnosti hrane, broja sunčanih dana itd), pa u „lošim“ godinama manje ženki zatrudni a u „dobrim“ godinama sve ženke zatrudne.

8.3. Kada koristiti PVA zasnovanu na prebrojavanju – model nezavisan od gustine populacije?

Ova metoda je veoma jednostavna, ali ima niz ograničenja. Pretpostavke za primenu modela moraju biti brižljivo proučene i testirane u svakom konkretnom slučaju. Međutim, kada radimo multiple PVA i znamo da postoji odstupanje od pretpostavke ili pretpostavki u konkretnom slučaju, ali je to odstupanje istog intenziteta u svim analiziranim populacijama, tada ova PVA ipak može da pruži početnu informaciju o relativnom stepenu ugroženosti populacija (jednih u odnosu na druge). Ova PVA predstavlja mogućnost brze relativne procene zdravstvenog stanja populacija.

Neosporno je da za kvalitetnu procenu μ i σ^2 moramo imati dovoljno godišnjih cenzusa, ali koliko mnogo podataka je „dovoljno“ ostaje nejasno. Jedna od preporuka je da bi deset cenzusa moglo predstavljati minimalni preduslov za primenu PVA zasnovane na prebrojavanju.

8.4. Cenzus ili prebrojavanje

Cenzus podrazumeva kompletno prebrojavanje jedinki jedne populacije. Ova metoda neposredno je izvodljiva u onim slučajevima gde su vrste organizovane u populacije male veličine koju je lako utvrditi direktnim prebrojavanjem. Veoma je bitno da su sve jedinke ili barem neki od specifičnih delova populacije lako uočljivi (moguće kod vrsta kao što su slonovi, lavovi itd). Međutim, većina vrsta sastoji se od populacija sa velikim brojem jedinki koje, pri tom, nisu lako uočljive, pa je skoro nemoguće izvršiti totalno prebrojavanje.

Za primenu PVA zasnovane na prebrojavanju veoma je bitno precizno utvrditi opseg variranja cenzusa. „Greška posmatranja“ predstavlja variranje rezultata cenzusa prouzrokovano našom nemogućnošću da prebrojimo sve jedinke u populaciji ili sve jedinke u okviru dela populacije koji smo odabrali (npr. trudne ženke, ili majke sa mladuncima).

Pre nego što izvršimo prebrojavanje, neophodno je slediti sledeća uputstva:

1. Prvo prebrojavanje treba smatrati probom. Poželjno je isprobati nekoliko metoda uzorkovanja pre samog cenzusa ili tokom cenzusa da bi odabrali najefikasniji tj onaj koji daje najprecizniju procenu brojnosti.

2. Nakon odabrane metode cenzusa, napraviti protokol za uzorkovanje. Protokol treba da pokaže da je cenzus vršen svake godine u isto vreme, tj isto doba godine i pod sličnim vremenskim uslovima. Takođe, svi istraživači koji učestvuju u prikupljanju treba da budu podjednako obučeni tj da ulažu isti „napor uzorkovanja“ (engl „sampling effort“). Da bi bilo moguće porediti podatke svih učesnika u cenzusu, preporučuje se takva metoda uzorkovanja koja ne zahteva posebne sposobnosti i obučenosť učesnika.

3. Ako je moguće, ustanoviti stratifikovani set cenzusa u tački, transekta, pravaca preleta ili prelaza na putevima, ali odabranih po principu slučajnosti i ponavljati ga iz godine u godinu. Ovim bi trebalo da bude smanjena mogućnosť greške usled zamene vremenskog variranja veličine populacije sa prostornim variranjem gustine populacije, ili vidljivosti članova populacije, a što zavisi od kompleksnosti staništa.

4. Ako nije moguće prebrojati sve članove populacije, treba izabrati najlakše uočljiv i stalno prisutan deo populacije, ili beležiti posebno brojnost svakog specifičnog dela populacije, da bi bilo moguće primeniti nezavisne analize i eventualno ih spojiti u budućnosti.

5. Osmisliti metode prikupljanja podataka i protokole koji omogućavaju jednostavno razumevanje i kvantifikaciju „napora uzorkovanja“.

Jedan od uobičajenih načina za prebrojavanje populacija je jedan cenzus tokom godine kojim biva obuhvaćena cela frakcija jedinki koje predstavljaju datu populaciju i zatim ekstrapolacija tog broja na ukupnu populaciju. Dakle, ako u godini t izbrojimo c_t jedinki na prostoru koji predstavlja deo b_t ukupnog prostora populacije i gde je $b_t \leq 1$, proračun veličine te populacije je $C_t = c_t/b_t$. U nekim godinama ponavljamo cenzus na određenom prostoru (obično manjem od prostora na kome regularno vršimo cenzus svake godine) nekoliko puta u kratkim vremenskim razmacima, da bi kvantifikovali jačinu uzoračke greške. Razlika između tih uzastopnih cenzusa pripisuje se grešci u prebrojavanju, a ne uzoračkom variranju, jer nismo prebrojavali jedinke u različitim prostorima (mikrostaništa, kvadrati, poligoni itd).

Pokušaćemo da izdvojimo grešku posmatranja koju smo uočili u ponovljenim cenzusima i ekstrapoliramo je na ukupnu populaciju. Ako je V_t varijansa prebrojavanja u prostoru na kome su vršeni ponovljeni cenzusi u toku godine t , a a_t veličina prostora na kome se nalazi ukupna populacija kao umnoženi prostor na kome je vršeno ponavljano prebrojavanje u godini t ($a_t \geq 1$) i C_t proračun ukupne veličine populacije u godini t , onda je varijansa C_t koja proizilazi iz greške posmatranja $\text{Var}(C_t) \approx a_t^2 V_t$.

Ako je $\log(C_{t+1}/C_t)$ procena logaritmovane vrednosti stope rasta populacije u godini t , onda zamenom N_t sa C_t u jednačini

$$\text{Var}(N_t \text{avg}) = s_t^2 / n_t$$

(gde je $N_t \text{avg}$ prosečna vrednost srednjih vrednosti veličina uzoraka

$$N_t \text{avg} = 1/n_t \sum_{i=1}^{n_t} (N_{t,i})$$

a s_t standardna devijacija n_t uzoračkih prebrojavanja na osnovu kojih se izračunava $N_t \text{avg}$),

dobijamo

$$\text{Var}(\log \lambda_t) \approx \text{Var}(C_t)/C_t^2 + \text{Var}(C_{t+1})/C_{t+1}^2 = a_t^2 + V_t/C_t^2 + a_{t+1}^2 V_{t+1}/C_{t+1}^2$$

Vežba 8. PVAzasnovana na prebrojavanju, model nezavisan od gustine populacije:

Dinamika veličine populacije

- Upoređivanjem brojeva jedinki dobijenih ponavljanjem prebrojavanja tokom definisanog vremenskog perioda uočavamo da se broj jedinki ne menja jasno u određenom pravcu .
 - Zašto uočavamo oscilacije u broju jedinki između uzastopnih prebrojavanja?
- Najjednostavniji model koji opisuje populacioni rast u sredini koja varira po principu slučajnosti je

$$N_{t+1} = \lambda_t N_t$$

gde λ_t predstavlja stopu rasta populacije, tj koliko se veličina populacije povećava od godine t do godine $(t+1)$, a N_t je veličina populacije dobijena cenzusom ili prebrojavanjem u godini t . Treba napomenuti da u ovom, najjednostavnijem, modelu λ_t ne zavisi od gustine.

- Ako sredina ne varira iz godine u godinu, onda će populacioni rast biti konstantan i moguća su tri ishoda:
 - $\lambda > 1$ – geometrijski rast,
 - $\lambda = 1$ – mirovanje,
 - $\lambda < 1$ – geometrijski pad.
- Ako su obrasci sredinskih fluktuiranja nepredvidljivi, onda, bez obzira na poznate vrednosti prosečne stope rasta populacije i opseg njenog variranja, ne možemo predvideti u kom pravcu će se kretati rast populacije bez uvođenja elementa slučajnosti.
 - Stohastički procesi
- Postoje dva parametra stope rasta populacije: λ_A je aritmetička prosečna vrednost stopa rasta populacije u okviru zadatog vremenskog opsega.
 - $N_{t+1} = (\lambda_t \lambda_{t-1} \lambda_{t-2} \dots \lambda_1 \lambda_0) N_0$

- λ_G - geometrijska srednja vrednost ili stohastička stopa rasta populacije
 - $\lambda_G = (\lambda_t \lambda_{t-1} \lambda_{t-2} \dots \lambda_1 \lambda_0)^{1/t}$
 - Lognormalna distribucija:
- U teoriji verovatnoća, lognormalna distribucija je distribucija verovatnoća slučajne y varijable čiji logaritam ima normalnu distribuciju. Ako je y, slučajna varijabla sa normalnom distribucijom onda je $X = \exp(y)$ ima log normalnu distribuciju
- Kada je X poseduje lognormalnu distribuciju $Y = \log(X)$ ima normalnu distribuciju.
- Varijabla može biti modelovana kao lognormalna ako je multiplikativan produkt većeg broja nezavisnih slučajnih varijabli koje su sve pozitivne.
- Parametar λ generalno ima lognormalnu raspodelu. To znači da prirodni logaritam od vrednosti λ ima normalnu raspodelu. Lognormalna raspodela je jedan od odgovarajućih načina za opisivanje slučajnih vrednosti λ_t jer ona, za razliku od normalne raspodele, nikada nema negativne vrednosti.
 - Promena λ_G u log skalu:
 - $\mu = \ln \lambda_G = \ln \lambda_t + \ln \lambda_{t-1} + \dots + \ln \lambda_1 + \ln \lambda_0$
t – broj cenzusa
- Tačna procena stohastičkog populacionog rasta na log skali se vrši preko parametra μ , koje je jednak $\ln \lambda_G$ ekvivalentan aritmetičkoj vrednosti $\ln \lambda_t$.
 - $\mu > 0$, onda je $\lambda > 1$ većina putanja rasta populacije će se povećavati
 - $\mu < 0$, onda je $\lambda < 1$ većina trajektorija će smanjivati svoju vrednost.
- Parametar μ je od direktnog značaja za procenu populacione vijabilnosti zbog svoje specifične veze sa λ_G , jer ukazuje na tendenciju kretanja populacionog rasta kroz vreme.
- Još jedan parametar je bitan za procenu populacione vijabilnosti, a to je stopa kojom varijansa raspodele raste tokom vremena – σ^2 , koja je aproksimirana varijansom $\log \lambda_t$. U vremenu t, varijansa $\log N_t$ jednaka je $\sigma^2 t$. Dakle, σ^2 predstavlja varijansu logaritmovane vrednosti stope rasta populacije, izazvanu sredinskom slučajnošću

- Ova dva parametra, μ i σ^2 , opisuju normalnu raspodelu verovatnoća budućih logaritamskih vrednosti veličina populacija. Pozitivne vrednosti μ ukazuju da će u datoj sredini većina ishoda rezultirati pozitivnim rastom populacije, negativna vrednost ovog parametra da će većina ishoda ukazivati na smanjenje veličine populacije. Što je veće variranje stopa rasta populacije (λ) od godine do godine kao posledica sredinskih slučajnih oscilacija, to će se više povećavati vrednost σ^2 i veći će biti opseg mogućih veličina populacije u budućnosti.

Ova dva parametra koriste se za izračunavanje verovatnoće izumiranja.

Zadatak 1.

Procena populacionog rasta populacije grizlija u Jeloustonskom parku, računata na osnovu cenzusa ženki tokom deset uzastopnih godina:

Cenzus	Godina	
1	1959	44
2	1960	47
3	1961	46
4	1962	44
5	1963	46
6	1964	45
7	1965	46
8	1966	40
9	1967	39
10	1968	39

Upoređivanjem brojeva jedinki dobijenih ponavljanjem prebrojavanja tokom definisanog vremenskog perioda uočavamo da se broj jedinki ne menja jasno u određenom pravcu.

Zašto uočavamo oscilacije u broju jedinki između uzastopnih prebrojavanja?

Zadatak 2.

Na osnovu podataka o cenzusima u uzastopnim godinama, izračunavamo determinističku stopu rasta populacije između uzastopnih godina, a zatim, primenom formule za izračunavanje geometrijske stope rasta populacije izračunavamo i stohastičku stopu rasta populacije u okviru analiziranog vremenskog perioda.

Cenzus, i	Godina	Λ	λ_G
1	1959		0.988
2	1960	1.07	
3	1961	0.98	
4	1962	0.96	
5	1963	1.05	
6	1964	0.98	
7	1965	1.02	
8	1966	0.87	
9	1967	0.98	
10	1968	1.00	

Zadatak 3.

Izračunati srednju determinističku stopu rasta populacije za navedeni period i uporediti je sa stohastičkom stopom rasta populacije za isti period. Objasniti zbog čega postoji razlika između ove dve procene stope rasta.

9. ANALIZA VIJABILNOSTI POPULACIJA – SKUPNA PVA

Na početku upoznavanja sa analizom vijabilnosti populacija, konzervacioni biolog susreće se sa modelom koji opisuje dinamiku pojedinačne populacije. Međutim, realni konzervacioni problemi najčešće se ne mogu rešiti bez poznavanja vitalnih parametara i stepena međusobne komunikacije više od dve lokalne populacije. Većina ugroženih vrsta ipak nije zastupljena samo jednom populacijom. Analiza vijabilnosti populacija koja obuhvata najmanje dve lokalne populacije zove se skupna PVA (engl. “multi-site PVA”).

Svaka lokalna populacija ima specifične raspone vrednosti demografskih parametara, verovatnoće disperzije i specifičan nivo komunikacije sa ostalim konspecifičnim populacijama. Sve ove podatke nije lako sakupiti i takav posao zahteva mnogo vremena, mnogo istraživača i mnogo finansijskih sredstava. Donosioci odluka o finansiranju zaštite životne sredine (i biološke raznovrsnosti kao segmenta životne sredine) često nisu dovoljno informisani o značaju ovakvih istraživanja i stoga se optimalno prikupljanje podataka za skupnu PVA uglavnom ne može izvesti. Zbog toga istraživači primenjuju pojednostavljene metode koje imaju veći stepen nepreciznosti, ali zahtevaju manje strukturirane podatke i daju okvirnu prognozu verovatnoće opstajanja analiziranog populacionog sistema.

Skupna PVA može biti zasnovana na prebrojavanju, demografskim specifičnostima ili fragmentima. *Skupna PVA zasnovana na prebrojavanju* (engl “count-based multi-site PVA”) predstavlja nastavak već pomenute PVA zasnovane na prebrojavanju, s tim što su stope rasta lokalnih populacija specifične i što se uvodi parametar verovatnoće “disperzivnosti” tj kretanja jedinki između populacija. Takođe, ne podrazumeva se *a priori* da sredinske korelacije stopa rasta populacija postoje – to mora biti empirijski potvrđeno. U *Demografskoj skupnoj PVA* jedinke populacija obuhvaćenih analizom ne smatraju se jednakima, već se svrstavaju u određene klase, polove, uzrasne kategorije i to u svakoj populaciji ponaosob. Ovaj tip analize podrazumeva da je poznat stepen disperzivnosti za svaku od pomenutih kategorija ponaosob, kao i sredinske korelacije vitalnih parametara različitih populacija. *Skupna PVA zasnovana na fragmentima* je nešto jednostavnija metoda jer je neophodno utvrditi za svaku lokalnu populaciju samo da li postoji ili ne u okviru definisanog vremenskog perioda, a ne i kakva je njena polna, uzrasna itd. stuktura, to jest, neophodno je utvrditi verovatnoću izumiranja populacije u okviru svakog fragmenta i verovatnoću kolonizacije svakog fragmenta od strane jedinki iz okolnih populacija.

U narednim potpoglavljima navedeni su neophodni preduslovi za skupnu PVA:

9.1. Specifična dinamika lokalnih populacija

Jedna lokalna populacija koja se odlikuje visokom verovatnoćom opstanka (više od 98%) u narednih par stotina godina predstavlja garanciju za opstanak vrste na analiziranom području čak iako sve ostale lokalne populacije nemaju tako dobru prognozu. Međutim, lokalna populacija sa veoma velikom verovatnoćom izumiranja (ako je analiziramo nezavisno od drugih) ne mora uopšte biti toliko ugrožena u kontekstu elementa u metapopulacionom sistemu, sve dok komunikacija unutar metapopulacionog sistema funkcioniše. Idealno je, prilikom skupne PVA, uraditi pojedinačnu PVA za svaku lokalnu populaciju pa onda primeniti skupnu PVA, jer se na taj način prepoznaju tzv. "slabe karike" opstajanja vrste na datom području. Međutim, problem predstavlja kompleksnost izvođenja ovakve analize vijabilnosti populacija (potreban je veliki broj istraživača) i visok nivo finansijskog ulaganja (oprema, boravak istraživača na terenu), naročito ako se primenjuje PVA zasnovana na demografskim podacima. Uobičajeni pristup skupnoj PVA je da se stope rasta populacija ili vitalni parametri smatraju podjednakim za sve populacije, a da se preciznije vrednuje noseći kapacitet sredine svake lokalne populacije ponaosob. Tako su Lahaye i saradnici (1994 80) demografske podatke, prikupljene u samo jednoj populaciji pegave sove *Strix occidentalis* u Kaliforniji, primenili na svih 22 analizirane populacije. Međutim, na ovaj način izuzima se efekat veličine populacije koji može biti veoma bitan za prognozu njenog opstanka. Naime, ako velike populacije imaju bolje vrednosti demografskih parametara od malih, biće podcenjen doprinos velikih populacija skupnoj vijabilnosti.

Drugi pristup podacima ograničenog kvaliteta je pretpostavka da je većina demografskih stopa identična u svim lokalnim populacijama, ali se realne vrednosti ovih stopa unose za one populacije za koje podaci postoje. Na primer, mnoge demografske stope su identične u nekoliko populacija i snažno korelisane sa veličinom lokaliteta i/ili populacije. Za mnoge vrste ptica koje se gnezde u šumama, mali fragmenti šuma su nepovoljniji za reprodukciju od velikih. Istočno-severnoamerička crnoglavka u fragmentisanim i nefragmentisanim šumskim predelima ima sličan uspeh u parenju, sličnu stopu preživljavanja i veličinu teritorije, ali fragmentacija šume veoma smanjuje reproduktivni uspeh, jer je broj parova koji uspešno odgaje mladunce značajno manji zbog izraženijeg parazitizma od strane vrste *Molothrus ater* (Perneluzi i Faaborg, 1999 81). Ako znamo za ovaj odnos između veličine fragmenta i

reproduktivnog uspeha, možemo sprovesti skupnu PVA bez detaljnih demografskih podataka, samo na osnovu podataka o veličini i kvalitetu naseljenih fragmenata.

9.2. Korelisanost stopa rasta lokalnih populacija ili njihovih vitalnih parametara

Pozitivna korelacija između stopa rasta populacije ili vitalnih parametara različitih populacija obično povećava rizik od izumiranja vrste. Tako vrsta u zalivu San Francisco naseljava močvarna područja. Kada je rađeno zimsko prebrojavanje jata ptice močvarice mangrov petlovan (*Rallus longirostris*) u zalivu San Francisco, u četiri močvare, izračunate su godišnje stope rasta populacije (λ) za svaku močvaru posebno, jer migracija jedinki između močvara nije postojala. Poređenjem populacija označenih kao A, B i C, za populaciju A, koja je imala najveću vijabilnost, izračunata je i određena verovatnoća izumiranja u narednih 50 godina (0.06). Verovatnoća da će sve tri populacije izumreti u okviru tog perioda dobijena je množenjem njihovih individualnih stopa izumiranja ($0.06 \times 0.79 \times 0.72 = 0.034$). Dakle, iako populacije B i C svaka zasebno imaju visok rizik od izumiranja, u sistemu od tri populacije taj rizik postaje znatno manji, znatno čak i za populaciju A koja je imala najmanji rizik od izumiranja. Naravno, ovakav način izračunavanja skupnog rizika od izumiranja ispravan je samo ako su dinamike populacija A, B i C nekorelisane. Međutim, u prirodi su dinamike lokalnih populacija u okviru iste vrste veoma korelisane i izračunavanje skupne stope izumiranja je mnogo komplikovanije. Ove korelacije obično nisu prisutne kod lokalnih populacija udaljenih više od 100 do 200 km (Koenig, 1998 82).

Naravno, u nekim okolnostima javljaju se negativne korelacije, pa su “loše godine” za jednu lokalnu populaciju ujedno “dobre godine” za drugu i njihovo simultano izumiranje je malo verovatno. Kod vrste dnevnog leptira *Euphydryas editha bayensis*, kombinacija zimskih kiša i ekspozicije terena određuje najpogodnija mesta za rast, sazrevanje i izleganje adultnih jedinki, pa postoji negativna korelacija verovatnoće izumiranja larvi na južnim i severnim padinama okrenutim moru u različitim godinama, a zbog različitog variranja klimatskih parametara.

9.2.1. Izračunavanje korelisanosti vitalnih parametara

Ako postoje podaci o vrednostima vitalnih parametara za više populacija i tokom nekoliko godina, jednostavno je izračunati međupopulacione korelacije za sve parove parametara. Dobijeni skup korelacionih koeficijenata može se koristiti za simulaciju korelisanih promena u demografskoj analizi različitih populacija tokom vremena. Na primer, Schmalzel i saradnici (1995-83) su pratili individualni rast i preživljavanje tri uzrasne klase kaktusa *Coryphantha robbinsorum* na tri lokaliteta u Arizoni. Prikupljali su podatke od 1989. do 1993. godine i definisali četiri procene stope svakog vitalnog parametra. Dobijene su 153 korelacije za verovatnoće preživljavanja i rasta, unutar i između lokaliteta. Negativnih i pozitivnih vrednosti korelacija bio je skoro jednak broj, što je ukazivalo da variranje stopa vitalnih parametara između lokaliteta nije veoma sinhronizovano. Ako posmatramo samo korelacije između stopa istih vitalnih parametara ali na različitim lokalitetima, izgleda da su stope preživljavanja najmanjih biljaka (prva klasa) više pozitivno korelisane između lokaliteta nego što su stope preživljavanja većih jedinki. Ovakav obrazac korelacija može se objasniti jačim efektom padavina na performanse manjih jedinki i sugeriše da jedan od "receptata" za dugoročno očuvanje vrste jeste da lokalne populacije naseljavaju lokalitete sa različitim ekspozicijama terena (različite kombinacije sredinskih faktora).

9.2.2. Izračunavanje korelisanosti stopa rasta lokalnih populacija

Interpretacija srednjih vrednosti stopa rasta lokalnih populacija, kao i njihove korelisane dinamike, postaje komplikovana postojanjem kretanja jedinki između populacija. U takvim situacijama prvo treba izračunati korelaciju stopa rasta populacije po jedinki (r) između različitih populacija, kao da migracija ne postoji. Zatim treba izračunati stopu migracije. Ako su stope migracije između populacija niskog intenziteta, onda je njihov uticaj na efekat na izračunate stope rasta, pa i na njihove korelacije, zanemarljiv. Nasuprot tome, visoke stope migracije značajno menjaju stope rasta populacija, pogotovu ako od imigranata u mnogome zavisi rast populacije. Tada će korelacije stopa rasta biti mnogo jače nego što bi se očekivalo na osnovu uvida u stope rasta tih populacija računate po jedinki. Disperzija jedinki može dovesti do negativnih korelacija, naročito ako je disperzivna sposobnost jedinke zavisna od gustine, tako da visoka gustina lokalne populacije povećava broj jedinki koje iz nje odlaze u susedne populacije.

Jedan od načina za prevazilaženje problema adekvatnog izračunavanja korelacija stopa rasta lokalnih populacija jeste beleženje broja jedinki koje emigriraju iz i imigriraju u pojedinačnu lokalnu populaciju svake godine. Zatim možemo izračunati stope rasta populacija koje se odnose na unutar-populacioni reproduktivni uspeh. Međutim, ovaj metod se može primeniti samo ako je model nezavisan od gustine populacije. Preporučuje se da se, nakon određivanja porekla migranata, oni u proračunu “pridruže” svojim matičnim populacijama, tj da se tim populacijama pridodaju vrednosti reproduktivnog uspeha migranata, te da se onda izvrši procena stope rasta svake lokalne populacije ponaosob, pa, zatim, da se tako dobijene stope rasta međusobno testiraju na prisustvo i jačinu korelisanosti.

Za oba tipa podataka, i one dobijene metodom prebrojavanja i one zasnovane na demografskim parametrima, preporučuje se izračunavanje zasebnih korelacija za svaki par populacija ponaosob, a ne primena prostornih korelacionih metoda (Sokal i Oden, 1978 a, b 84-85)

9.2.3. Izračunavanje korelisanosti podataka zasnovanih na stanju fragmenata

Model zasnovan na stanju fragmenata (populacija prisutna ili odsutna) omogućava samo izračunavanje korelacije u odnosu na udaljenost. Ne može se razgraničiti koji efekti potiču od disperzije između populacija, a koji od sredinskih korelacija. Preporučuje se izračunavanje prostornih korelacija stanja PRISUTAN-ODSUTAN, kao i stopa kolonizacije i izumiranja. Procene se vrše za sve moguće parove postojećih populacija pri čemu se izračunava fizička razdaljina između svakog para fragmenata i zatim definiše M klasa udaljenosti ($d_0, d_1, d_2, \dots, d_M$), pri čemu klasa k , na primer, sadrži sve parove fragmenata čija međusobna udaljenost se nalazi između vrednosti $k-1$ i k . Preporučeno je da svaka klasa udaljenosti treba da sadrži najmanje deset parova fragmenata. Tipovi podataka u ovoj analizi svode se na “prisutan-prisutan” (O-O), “prisutan-odsutan” ili “odsutan – prisutan” (O-N odnosno N-O) i “odsutan-odsutan” (O-O). Specifičnim testovima proverava se statistička značajnost asocijacija i zatim skiciraju grafikoni (korelogrami) koji, u dvodimenzionalnom prostoru, opisuju variranje i intenzitet tipova asocijacija između parova fragmenata duž prostornog gradijenta.

Ilustraciju ovog metoda predstavlja analiza asocijacija prisustva-odsustva biljne vrste *Delphinium uliginosum* iz porodice ljutića (Ranunculaceae) na 57 fragmenata u okviru serpentskih slojeva Severne Kalifornije (Harison i sar., 2000 86), tokom vremenskog perioda od sredine '80-tih do sredine '90-tih godina XX veka. Definisano je 5 klasa udaljenosti i četiri binarne varijable:

I - Fragment naseljen tokom prvog vremenskog perioda (sredina '80-tih), II - fragment nenaseljen tokom prvog vremenskog perioda (sredina '80-tih), III - fragment naseljen tokom drugog vremenskog

perioda (sredina '90-tih) i IV - fragment nenaseljen tokom drugog vremenskog perioda (sredina '90-tih). Rezultati pokazuju visok stepen prostorne korelacije u prvoj klasi udaljenosti (najmanja udaljenost između parova fragmenata) u oba vremenska perioda i to za naseljenost i za rizik od izumiranja, ali ne i za stopu kolonizacije. Ovakvi obrasci mogu proistići iz prostornih korelacija koje nisu povezane sa disperzijom, ili zbog lokalizovanog kretanja semena između fragmenata. Prisutne su takođe visoke vrednosti korelacije u klasi najveće udaljenosti. Ovakav obrazac najverovatnije proističe iz velikih prostornih gradijenata sredinskih faktora, na primer korelisanih razlika u kvalitetu podloge ili regionalnoj klimi.

9.2.4. Izračunavanje korelisanosti stopa rasta lokalnih populacija u slučajevima nedovoljne količine podataka ili odsustva direktnih podataka

Neki autori, u nedostatku neophodnih demografskih podataka, pribegavaju odabiru takozvanih "surogat" varijabli za koje pretpostavljaju da variraju na način na koji to čine i potrebni demografski parametri. Najčešće se koristi vreme, tj meteorološki uslovi, čije variranje utiče na variranje stopa vitalnih parametara, a time i stopa rasta lokalnih populacija. Na taj način dobija se veoma gruba procena o intenzitetu korelisanosti pojedinačnih parova populacija.

Lahaye i sar. (1994 80) koristili su obrasce korelisanosti padavina sa udaljenošću između parova populacija da bi pretpostavili korelacije stope rasta lokalnih populacija. Iako bez informacija o tome kako padavine utiču na stopu rasta populacije pegave sove *Strix occidentalis*, autori su pretpostavili da korelacija intenziteta padavina na različitim fragmentima pokazuje isti obrazac kao korelacija performanse različitih populacija.

Pretpostavka da su demografske karakteristike dve lokalne populacije utoliko više korelisane ukoliko su populacije prostorno bliže jedna drugoj ima smisla. Ako posmatramo tri naseljena fragmenta, (tj tri lokalne populacije) od kojih su dva veoma blizu jedan drugom i treći udaljen od njih, i procenjujemo da sva tri imaju istu vijabilnost, koja dva od ta tri ćemo odabrati za primenu režima upravljanja (ako bi morali da odaberemo samo dva)? Podrazumevamo da je populaciona dinamika trećeg fragmenta najmanje korelisana sa preostala dva (u odsustvu specifičnih kretanja jedinki između populacija).

U odsustvu bilo kakvih podataka, pre svega treba da izuzmemo pretpostavku postojanja negativnih korelacija između stopa rasta ili vitalnih parametara, jer one u osnovi smanjuju verovatnoću izumiranja lokalnih populacija, pa simulacije treba da vršimo sa pozitivnim korelacijama.

9.3. Stope migracija između lokalnih populacija

Prepoznavanje intenziteta migracija između lokalnih populacija od velikog je značaja za procenu njihove vijabilnosti i rizika od izumiranja vrste u okviru analiziranog prostora. Ako je stopa migracije visoka, lokalne populacije suštinski čine jednu populaciju koja naseljava strukturiran prostor koji se sastoji od različitih tipova fragmenata; ako je veoma mala i dalje može imati bitnu ulogu u postojanju efekta izbjavljenja (engl. “rescue effect”) i održavanja metapopulacionog kompleksa. Ponekad su i male stope migracije dovoljne da preduprede genetičku diferencijaciju lokalnih populacija i opasnost od povećanog intenziteta ukrštanja u srodstvu (engl “inbriding”). Odsustvo migracije uveliko olakšava procenu skupne PVA jer se, u tom slučaju, ona svodi na procenu PVA pojedinačnih lokalnih populacija.

9.3.1. Kvantifikacija migracija: analiza podataka dobijenih tehnikom markiranja, puštanja i ponovnog izlovljavanja

Ova tehnika omogućava procenu u s p e š n o g migriranja jedinki između populacija. Bitno je prilikom ponovnog izlovljavanja podjednak istraživački napor primeniti na sve lokalitete koji su obuhvaćeni analizom, uključujući i one najudaljenije, da bi se adekvatno procenile disperzivne sposobnosti jedinki koje mogu varirati u odnosu na uzrast, pol itd. Regularno se moraju proveravati i nenaseljeni fragmenti, da bi se utvrdilo eventualno postojanje metapopulacione organizacije. Poželjno je da svaka jedinka ima individualnu markaciju jer to omogućava primenu sofisticiranijih statističkih paketa za procenu uspešnih migranata, kao što je program MARK (87), koji procenjuje i stopu migracije između populacija. Neophodno je, tokom ustanovljavanja broja uspešnih migranata, statističkim metodama utvrditi i broj jedinki koje se nalaze u okviru svakog fragmenta, ali nisu markirane. Ako udaljenost ima jak uticaj na verovatnoću disperzije, izračunavanje krive disperzije u funkciji udaljenosti omogućiće bolju procenu stepena migracije od pojedinačnih procena migracije između parova lokalnih populacija. Uglavnom se dešava da verovatnoća disperzije opada kao negativna eksponencijalna funkcija udaljenosti koja može biti opisana primenom regresione metode. Ako y predstavlja broj uspešnih migranata, a x udaljenosti od prostorne tačke u kojoj je izvršeno markiranje, onda nagib b i

odsečak krive a linearne regresije $\log y$ u odnosu na x omogućava procenu parametara negativne eksponencijalne krive disperzije:

$$y = a \exp(-bx)$$

Pri proceni i upotrebi podataka o migriranju za potrebe PVA neophodno je napraviti razliku između kretanja mužjaka i ženki (ili hermafrodita). Trudna ženka (ili hermafrodit) može osnovati populaciju, dok mužjak ne može i time je značaj njegove migracije drugačiji. Ali, migracije mužjaka sprečavaju inbriding, zatim, slabe negativan efekat dominacije mužjaka. Kod puma, na primer, dominantni mužjaci zasedaju velike teritorije u okviru kojih sprečavaju parenje mladih mužjaka. Zahvaljujući većoj sposobnosti migracije, mladi mužjaci mogu zasednuti nove teritorije.

9.3.2. Ekstrapolacija kvantitativne procene migracija na osnovu individualnog ponašanja

Direktna procena disperzivnog ponašanja jedinke često je teška ili nemoguća, naročito kada su u pitanju dugovečne vrste. Njih karakteriše niska stopa disperzije (na primer jedan uspešan migrant u deset godina), koja, čak i kada je dovoljna za održavanje vijabilnosti populacije, nije lako uočljiva. Postoje tri osnovne strategije za prikupljanje podataka o migratornom ponašanju i svaka od njih omogućava dobijanje podataka koji se lako transformišu u procenu stope migracije između lokaliteta:

1. Merenje udaljenosti migranta od početne tačke (matične populacije) u pravilnim vremenskim razmacima, kada se prati na mnogo jedinki, omogućava izračunavanje tzv. koeficijenta difuzije, pri čemu srednja vrednost kvadrata udaljenosti od startne tačke biva predstavljena u funkciji vremena. Naravno, treba uzeti u obzir i stopu smrtnosti prilikom migriranja i tako razgraničiti krivu disperzije uspešnih migranata od generalne krive disperzije gde su uračunati i migranti koji tokom procesa disperzije uginu zbog povećanja opasnosti od sretanja predatora tokom samog procesa migracije.

2. Jedinke bivaju pažljivo praćene da bi se dobila precizna kriva disperzije, sa podacima o privremenom vraćanju ka startnoj tački, dinamici tih vraćanja i dužinama migriranja u jednom pravcu. Ovi podaci omogućavaju pretpostavljanje udaljenosti od startne tačke u funkciji vremena. Prednost ove metode je što se podaci prikupljeni na maloj vremenskoj i prostornoj skali mogu koristiti za pretpostavljeno kretanje na velikoj prostorno-vremenskoj skali. Treba uzeti u obzir tipove staništa kroz koje jedinka prolazi i promenu njenog ponašanja u odnosu na pojedine tipove i ekotone.

3. Za vrste koje karakteriše pasivno prenošenje, kao što su biljke koje se razmnožavaju putem vetra ili vode ili larve planktonskih vrsta, modeliranje dinamike sredinskih parametara (kretanja vetra ili vode) može dati pretpostavke o stepenu migracije. Uticaj sredinskih oscilacija na obrazac pasivnog kretanja testira se u laboratoriji i onda ekstrapolira na realne uslove, uz upotrebu meteoroloških i sl. baza podataka i monitoringa.

9.3.3. Kvantifikacija migracija na osnovu obrazaca zaposednutosti fragmenata

Saznanje koji fragmenti su trenutno naseljeni, a koji ne, i kako se menja proporcija naseljenih fragmenata tokom vremena, omogućava procenu verovatnoća određenih stopa kolonizacije i izumiranja. Osnovna ideja je da informacija o naseljenosti fragmenata bude transformisana u informaciju o variranju stopa kolonizacije i izumiranja u funkciji međusobne udaljenosti fragmenata. Ovde, u stvari, pratimo “rađanje” (kolonizaciju) i “umiranje” (izumiranje) čitave populacije, umesto jedinki. Osnovni problem u primeni ovog pristupa je da moramo da prepoznamo sve povoljne fragmente u okviru šireg prostora koji analiziramo radi praćenja dinamike njihovog naseljavanja.

9.3.4. Rezime procene stope migracija

Sve navedene metode imaju zajednički problem, a to je što su migracije na velike razdaljine veoma retke i slučajne, ali su ujedno i najvažnije za povezivanje populacija. Ako uopšte nema podataka o kretanjima jedinki za određenu vrstu, dozvoljeno je koristiti podatke koji postoje za srodne vrste. Suštinski, treba razgraničiti kojem od tri modela pripada obrazac kretanja odabrane vrste: migracija je dovoljno jaka da svi fragmenti u stvari sadrže delove iste populacije; migracija skoro da ili uopšte ne postoji i, stopa migracije je intermedijerna i zahteva pažljivu procenu.

9.4. Različiti slučajevi skupne PVA

Harrison (1991 88) je predložio određenu klasifikaciju scenarija za skupne PVA, na osnovu kombinacija stanja korelacija populaciono-specifičnih stopa vitalnih parametara i stopa migracija (Slika 17). Prvo pitanje je da li u skupu koji analiziramo sa konzervacionog aspekta postoji samo jedna populacija koja je “otporna” na izumiranje? Ako je tako, onda taj skup populacija može biti opisan kao ekstremni slučaj kontinentalno-ostrvskog ili “matično-satelitskog” modela, gde je vijabilnost samo

jedne populacije od vitalnog značaja za opstanak čitavog skupa. Primer ovakvog modela je populacija puma u Planinama Santa Ana u Kaliforniji. Rezultati PVA modela koje je konstruisao Beier (1993 90) predviđaju da bi izumiranje te male populacije moglo biti uslovljeno izumiranjem mnogo veće populacije koja naseljava Palomar planine. Harrison (1989 91) je utvrdio da mnogi mali fragmenti staništa sadrže privremene populacije dnevnog leptira *Euphydryas editha bayensis*, ali postoji jedna mnogo veća populacija iz koje dolaze imigranti i naseljavaju te male fragmente. Ako jedna ili više populacija može imati veoma nisku verovatnoću izumiranja i u okolnostima izolacije, onda je bolje primeniti skupnu analizu i tako proveriti da li je rizik od izumiranja za ceo skup takođe mali.

Mnogo češća situacija je da sve populacije jednog skupa imaju značajan nivo rizika od izumiranja. Tada se primenjuje kategorizacija po Harrison-u (1991 88) da bi se analiza pojednostavila.

Korelacije populacija	Stope migracija		
	<i>Ne postoje</i>	<i>Male i srednje</i>	<i>Visoke</i>
Stope vitalnih parametara			
Značajno negativne	Zasebne populacije, skupno veoma efikasne	Visoko efektivna metapopulacija	Različiti fragmenti, veoma različito stanište
Blizu Nule	Zasebne populacije, skupno veoma efikasne	Visoko efektivna metapopulacija	Različiti fragmenti, po malo različito stanište
Značajno Pozitivne	Zasebne populacije, skupno veoma efikasne	Visoko efektivna metapopulacija	Jedna populacija

Slika 17. Mogući ishodi skupne PVA po Harrison-u (1991 88).

Vežba 9. Primena programa VORTEX za izračunavanje verovatnoće izumiranja metapopulacije

10. ANALIZA VIJABILNOSTI POPULACIJA – PRIMERI IZ PRAKSE

Konzervaciona biologija je primenjena nauka čiji je osnovni cilj da integriše ekološka i socioekonomska znanja radi podrške očuvanju globalne biološke raznovrsnosti i funkcionisanja ekosistema. Međutim, u dosadašnjim akcijama preovladavale su striktno ekološke analize, pa je i sama PVA rezultirala uglavnom teoretskim predviđanjima, a ne i konkretnim rešenjima.

PVA ima dve opšte svrhe: prvobitna namera bila je procena vijabilnosti populacije odnosno njenog rizika od izumiranja (Shaffer, 1981 71). Analize su pokazale da su male populacije, čak i u zaštićenim područjima, veoma podložne slučajnom izumiranju. Uobičajeni cilj PVA bio je da prepozna minimalnu veličinu populacije ili površinu staništa koja populaciji omogućava vijabilnost. Prve primene PVA nisu prikazivale nekoliko različitih opcija gazdovanja i sugerisale izbor jedne od njih, već samo precizan proračun verovatnoće izumiranja određene populacije. Druga primena PVA, koja takođe počiva na preciznom proračunu verovatnoće izumiranja, odnosila se na rangiranje ranjivosti različitih bioloških vrsta (Mace i Lande, 1991 91). U okviru kategorija ugroženosti koje je definisao IUCN, pripadnost svakoj od kategorija procenjuje se na nekoliko načina. Jedan od njih je na osnovu rezultata statističke analize koja procenjuje da li populacija ima velike šanse da izumre u narednih x (definisan broj za svaku kategoriju) godina. U praksi se PVA retko primenjuje u proceni statusa ugroženosti vrsta iz jednostavnog razloga što za većinu vrsta ne postoje adekvatni podaci na osnovu kojih se procena može izvesti. Zanimljivo je da je insistiranje na preciznoj proceni rizika od izumiranja najveće u zakonodavstvu Sjedinjenih Američkih Država. Naime, Akt o Ugroženim Vrstama, zatim Akt o Gazdovanju Državnim Šumama, planovi oporavka i planovi očuvanja staništa zasnovani su na obavezi gazdovanja vrstama na taj način da one ostaju vijabilne. Fundamentalna obaveza je utvrditi minimalnu vijabilnu veličinu populacije ugrožene vrste i precizno proceniti rizik od izumiranja. Na žalost, precizni podaci neophodni za veoma preciznu procenu rizika od izumiranja postoje za mali broj ugroženih vrsta.

Alternativna uloga PVA bila bi da pomogne u kreiranju odluka o gazdovanju vrstama. Takva uloga ne traži kvantitativnu procenu rizika od izumiranja već usmeravanje na procenu relativne sposobnosti različitih obrazaca gazdovanja da isporuče prihvatljive konzervacione strategije. Drugim rečima, PVA predstavlja oruđe za odabir perspektivnije konzervacione strategije za unapred određen budžet.

Primer za ovakvu primenu bio bi odabir strategije restauriranja vegetacije za ugroženu vrstu ptice koja naseljava fragmentarno raspoređena staništa. Tradicionalni pristup bio bi da se odredi koliku

površinu tog staništa je neophodno napraviti da bi se očuvala vijabilnost populacije, tj smanjio rizik od izumiranja na veoma mali procenat. Alternativni pristup bio bi pretpostaviti da je moguća restauracija vegetacije određenog dela staništa, a zatim odlučiti gde je najekonomičnije i najuspešnije investirati, da li u izgradnju koridora koji bi povezivali postojeće fragmente staništa, u izgradnju novih fragmenata ili u povećanje već postojećih?

Teorija odlučivanja (“Decision theory”) je način razmišljanja koji može biti primenjen na sve probleme gazdovanja. Može se predstaviti kroz sledeće poteze (Shea i sar., 1998 92):

- 1) Definisati cilj što bi, u kontekstu PVA, značilo minimizirati verovatnoću izumiranja populacije;
- 2) popisati opcije gazdovanja koje su definisane u smislu jedne ili više kontrolnih varijabli (na primer, koliko staništa rasporediti na koje lokacije);
- 3) definisati varijable koje opisuju stanje sistema (kao što je veličina populacije ili stanje staništa);
- 4) opisati dinamiku stanja varijabli za koje postoje opcije gazdovanja (kao što je model populacije i/ili model staništa);
- 5) definisati ograničenja koja povezuju stanje sistema i stanje kontrolne varijable (na primer, budžet ili maksimalna površina koja može biti očuvana).

Sledeći primer predstavlja kako se primenjuje PVA u slučaju potrebe odabiranja takve strategije upravljanja šumama koja će pružiti najveću šansu za opstanak ugroženoj vrsti sisara torbara u okviru pojedinačnog fragmenta šume. PVA primenjena u ovom slučaju biće više kvalitativna nego kvantitativna.

10.1. Analiza slučaja: Gazdovanje šumom radi očuvanja Ledbiterovog oposuma

Očuvanje ugrožene australijske vrste sisara torbara *Gymnobelideus leadbeateri* – Ledbiterov oposum - je jedan od prioriteta nacionalnog šumarstva u australijskoj državi Viktorija. Problem predstavlja, jednim delom, uticaj totalne seče drveta (“clearfell logging”) koji se ponavlja svakih 80 do 120 godina na 75% areala rasprostranjenja vrste (Smith i Lindenmayer, 1992 93), odnosno na površini 60 km puta 50 km u centralnom masivu države Viktorije u jugoistočnoj Australiji. Totalna seča podrazumeva skoro potpuno uklanjanje vegetacije sa odabranog područja, pri čemu lokalitet ostaje

ogoljen, a zemljište veoma poremećeno. Potreba ove vrste za mestima za gnežđenje u drveću koje je staro preko 150 godina, povezana sa požarima koji su uništili više od 60% šume unutar areala vrste na početku XX veka (Noble, 1977-94), čini Ledbiterovog oposuma ugroženom vrstom. Konzervaciona strategija početkom XXI veka bila je da se ne vrši seča u onim regionima gde postoje velika mrtva ili ostarela stabla kao u starim šumama, u okviru linijski raspoređenog drveća duž obala potoka, na strmim ili kamenitim područjima i na područjima koja su gorela početkom XX veka (MacFarlane i Seebeck, 1991-95). Ostatak šumskog kompleksa je pod režimom seče koji podrazumeva intenzivne metode totalne seče koji se ciklično ponavljaju i, ujedno, ugrožavaju Ledbiterovog oposuma, a područja koja će biti spaljivana u budućnosti mogu ući u režim sanitarne seče.

Zadatak je bio odrediti vijabilnost vrste koja je izložena trenutnim opcijama gazdovanja i razmotriti relativnu korist drugih opcija gazdovanja. Opcije su upoređene izračunavanjem kratkoročnih verovatnoća izumiranja i verovatnoća izumiranja pri stabilnom stanju, u okviru perioda od 150 godina. Pošto procene verovatnoća izumiranja mogu biti veoma osetljive na promene parametara (Burgman i sar., 1993-96), procenjeno je kako su promene nestabilnih parametara uticale na relativni uspeh različitih opcija. Podaci o kretanju oposuma između fragmenata staništa bili su ograničeni i nije bilo sigurno kolika će biti učestalost i opseg budućih požara, tako da je analiza senzitivnosti skoncentrisana upravo na te procese. Pošto ponovljeni požar može potpuno da uništi pogodno stanište u svakom pojedinačnom fragmentu šume, tražene su takve opcije gazdovanja koje će povećati verovatnoću preživljavanja vrste unutar pojedinačnog šumskog bloka.

Fokus konkretne studije bio je Stivensov šumski fragment. Ispitane su sledeće opcije gazdovanja šumama, a putem menjanja strukture fragmenta i dinamike staništa (Lindenmayer i Possingham, 1996-97): 1) održati postojeću strategiju, gde održavanje starih stabala nije obavezno i gde je sanitarna seča dozvoljena; 2) sačuvati postojeću površinu starih stabala (praksa je bila da stara stabla ili stari deo šume bude van režima seče dok i ako ne izgori); 3) ne dozvoliti sanitarnu seču u budućnosti (kada je u prošlosti deo šume sa komercijalnim drvećem – za seču – izgoreo, veći deo preostalog drveća, bez obzira da li je bilo mrtvo ili oštećeno, uklonjen je putem sanitarne seče; bez sanitarne seče, neka mrtva ili oštećena stabla mogla su da opstanu i da čine dinamiku staništa mnogo kompleksnijom); 4) formirati dodatne rezervate različite veličine i broja; 5) povećati vremenski interval između totalnih seča (ako je interval između totalnih seča ili vreme rotacije povećano na više od 150 godina, sigurno će se razviti povoljno stanište).

Rezultat PVA simulacije predstavljen je u formi “stabla odluke”. Prvo, tj na vrhu “stabla”, predstavljene su najuspešnije varijante strategija delovanja, a ispod se sekvencijalno dodaju

alternativne strategije. Za Stivensonov šumski fragment stalna zaštita postojeće stare šume od seče i sanitarne seče značajno povećava oposumovu vijabilnost i ekonomski je efikasna. Ako se postojeći fragmenti starih stabala konstantno drže van seče, verovatnoća izumiranja oposuma u prvih 150 godina je 33%, a verovatnoća izumiranja u narednim ciklusima od po 150 godina je 58%. Ako se u ciklus seče uvrste i stari fragmenti koji stradaju u požarima, oposum neće preživeti. Kratkoročno, jedina opcija koja značajno povećava šansu za preživljavanje Ledbiterovog oposuma je da se ne modifikuje stari deo šume. Pošto je ostatak šume samo 60 godina star, trebaće najmanje 100 godina da se realizuje korist od primene drugih strategija.

Bilo je zanimljivo i istražiti najbolje načine daljeg redukovanja verovatnoće izumiranja. Dve popularne sugestije bile su da se poveća vreme rotacije i da se oformi više rezervata. Ako bi vreme rotacije iznosilo 200 godina ili više, vijabilnost oposuma bi bila mnogo izvesnija (smanjenje dugoročne verovatnoće izumiranja sa 42% na 28%). Ova opcija podrazumeva skoro potpunu obustavu seče u narednih 150 godina. To je, na žalost, neprihvatljivo za drvnu industriju. Međutim, ako bi se obustavila eksploatacija samo šest rezervata površine od po 50 ha, što čini oko 5% od ukupnog fragmenta šume, vijabilnost oposuma bi se povećala čak i više nego ako bi se povećalo vreme rotacije i smanjila seča za 5%. Ovi rezervati trebalo bi da budu tako raspoređeni da budu nekorelisani u odnosu na pojavljivanje požara, ali dovoljno međusobno blizu da je migracija Ledbiterovog oposuma moguća. Jedno rešenje za ove prilično konfliktne zahteve je da se rezervati oforme sa obe strane potencijalne požarišne barijere, kao što su jaruge koje sadrže elemente tropskih kišnih šuma.

Činjenica je da su stalni rezervati mnogo efikasniji po opstanak ugroženih vrsta nego povećanje vremena rotacije, pa je bilo zanimljivo ispitati koja veličina rezervata bi bila najefikasnija. Postavljeno je ekonomsko ograničenje da samo određen broj hektara može biti izuzet od eksploatacije i ispitane su različite opcije. Utvrđeno je da samo jedan ili dva veoma velika rezervata nisu mnogo efikasna, zato što mogu izgoreti u toku jednog velikog požara. Uspešnost velikog broja veoma malih rezervata od kojih je svaki demografski nestabilan, veoma zavisi od učestale međusobne rekolonizacije. Na kraju je preporučen intermedijerni broj rezervata veličine od 50 ha do 100 ha. Ova površina, u odsustvu požara, ima veliku procenjenu vijabilnost, ali omogućava i širenje rizika, verovatno u formi širenja patogena i predatora.

Senzitivnost zaključaka je takođe testirana i to menjanjem onih parametara procesa za koje se nije potpuno sigurno znalo kakav efekat imaju na vijabilnost oposuma. Prednost izbegavanja sanitarne seče i povećanja vremena rotacije uveliko se smanjuje ako je migriranje ograničeno, jer ovakve opcije gazdovanja zavise od mogućnosti jedinki da rekolonizuju fragmente. Ako bi se učestalost ili opseg

požara povećao, relativno rangiranje najboljih opcija gazdovanja ne bi se značajno promenilo. U odnosu na veličinu i broj rezervata, utvrđeno je da su u slučaju niskog nivoa rekolonizacije poželjniji veliki rezervati i obrnuto. Na primer, čak i u odsustvu potencijala za rekolonizaciju, jedan veliki rezervat nikada se nije pokazao kao najbolja opcija. Promena učestalosti požara nije imala veliki efekat na optimalnu veličinu rezervata, i, bez obzira na menjanje apsolutne verovatnoće izumiranja, najbolje rešenje za ukupnu površinu rezervata ostajalo je isto.

Prethodne strategije gazdovanja svakako nisu bile adekvatne, zato što je dugoročna verovatnoća izumiranja iznosila 100%. Najefikasniji i efektivniji načini za dugoročno preživljavanje populacije oposuma bili bi: 1) minimiziranje opsega i učestalosti spontanijih požara; 2) formiranje nekoliko povezanih rezervata veličine 50 do 100 ha u okviru jednog šumskog fragmenta veličine 5000 do 10 000 ha, a koji ne mogu da počnu da gore u isto vreme; 3) ne primenjivati sanitarnu seču nakon požara u starim šumama. Povećanje vremena rotacije nije se pokazalo kao korisna strategija jer bi zaustavilo lokalnu industriju u narednih 100 godina. Preporučene akcije imale su relativno mali uticaj na industriju u poređenju sa porastom vijabilnosti populacije Ledbiterovog oposuma. Ove preporuke su usvojene. Studija pokazuje da, združivanjem svake grupe opcija za gazdovanje sa realnim faktorom rizika, konzervacioni biolozi mogu isporučiti donosiocima odluka informacije koje ovi mogu uporediti sa drugim potrebama u šumarstvu. Neophodno je prepoznati socijalna i ekonomska ograničenja i isporučiti najbolje rešenje u okviru tih ograničenja.

10.2. Uticaj čovekovih aktivnosti na vijabilnost populacija

Savremeni čovek neosporno utiče na dinamiku i strukturu prirodnih populacija. Međutim, da bi se njegov uticaj procenio i modifikovao u prihvatljiviji oblik u svakom konkretnom slučaju, broj ljudi, njihov prostorni raspored i aktivnosti moraju se ugraditi u konkretne analize vijabilnosti populacija divljih vrsta biljaka i životinja.

Neophodno je, pre svega, ispitati koji su populaciono-biološki procesi od centralnog značaja za rezultate PVA, a onda prepoznati one sisteme u ljudskom društvu koji utiču na dinamiku prirodnih populacija i mehanizme putem kojih se ti uticaji dešavaju. Biološki procesi mogu biti svrstani u nekoliko opštih kategorija: a) procesi od suštinskog značaja za populacionu dinamiku (stohastički problemi usled uzorkovanja u malim populacijama – demografska slučajnost i genetički drift) i procesi koji proističu iz

populaciono-specifičnih karakteristika (uzrasna struktura, sistem ukrštanja i inbridna depresija); b) prirodni procesi koji se ne mogu izbjeći, a koji nisu pod uticajem populacionih procesa (sredinska slučajnost i prirodne katastrofe); c) fundamentalni, deterministički procesi koji dovode do promena veličine populacije: reprodukcija, preživljavanje, noseći kapacitet sredine i disperzija (emigracija i imigracija). Ove determinističke komponente populacionog rasta su jedini faktori koji su razmatrani u većini klasičnih modela populacionog rasta.

Čovekova aktivnost negativno utiče na demografske stope putem četiri glavna modela: 1) direktna eksploatacija vrsta, 2) smanjenje kvaliteta staništa, 3) smanjenje površine staništa i 4) fragmentacija staništa.

Efekat direktne eksploatacije relativno lako može biti inkorporiran u PVA, putem unosa stopa uzrasno i polno specifičnog mortaliteta.

Kvalitet staništa može biti smanjen čovekovim uticajem na hranu, predatore, kompetitore, bolesti, dostupnost vode i osnovne geofizičke resurse, kao i na skloništa, gnezda ili druga mikrostaništa neophodna za odvijanje svih faza životne istorije. Ovi efekti mogu biti izazvani introdukovanjem egzotičnih biljaka i životinja, eksploatacijom prirodnih resursa od strane čoveka, pražnjenjem raznih tipova otpada, izmenom mreže staništa kroz razvoj predela ili pretvaranje u poljoprivredno zemljište, kao i regionalnim ili globalnim promenama (upotreba hlorofluorokarbona i emitovanje gasova koji izazivaju efekat staklene bašte).

Površina staništa može biti smanjena putem konverzije ili uništenja nezaštićenog staništa usled promene socioekonomskih uslova. Smanjena količina i kvalitet staništa mogu biti izraženi u projekcijama kapaciteta sredine u PVA modelima, i mogu izmeniti stopu disperzije između fragmenata staništa.

Fragmentacija staništa se može desiti bilo putem direktne podele prethodno velikog i kontinuiranog staništa u brojne manje jedinice, ili podizanjem prepreka za migracije između postojećih fragmenata staništa u već fragmentisanom predelu, kao što su putevi ili kanali. Negativni efekti fragmentacije staništa mogu biti inkorporirani u PVA u formi povećanog uzrasno ili polno specifičnog mortaliteta ili kroz smanjene stope migracije između fragmenata.

Čovekove aktivnosti koje moduliraju vijabilnost populacija nemaju toliki uticaj na stohastičke procese koji se odvijaju u samim populacijama, kao što je demografska slučajnost, sredinsko variranje

demografskih stopa, genetički drift i inbriding, ali mogu uticati posredno, preko menjanja veličine populacije, tj fekunditeta i mortaliteta.

Neke od veza između čovekovih aktivnosti i populacionih procesa su veoma suptilne. Na primer, broj sumatranskih nosoroga (*Dicerorhinus sumatrensis*) svodi se na nekoliko u svakom od izolovanih zaštićenih područja. Analiza 1995. u Maleziji pokazala je da u uzorku od 35 tragova postoji samo 1 trag juvenilnog nosoroga, a nezavisni podaci pokazuju da je samo jedna od 21 adultnih ženki uhvaćenih devedesetih godina XX veka bila trudna. Ako se razmnožavanje odvijalo po šemi uobičajenoj za nosoroge, oko 30% adultnih ženki trebalo bi da bude trudno u svakom trenutku i oko 15% jedinki trebalo bi da ima ne više od dve godine. Moguće je, u ovom konkretnom slučaju, da nedostatak partnera za parenje izaziva prekid parenja u okviru većeg dela fragmentisanog areala. Na taj način, uticaj uništavanja staništa van granica nacionalnih parkova i krivolova unutar parkova može rezultirati značajnim smanjenjem stope reprodukcije. Urušavanje sistema parenja kao indirektan efekat ljudskih aktivnosti može biti inkorporirano u mnoge PVA modele putem Allee-evog efekta.

10.3. Uključivanje čovekovih aktivnosti u analizu vijabilnosti populacija

Analiza vijabilnosti populacije pume sa Floride (*Puma concolor coryi*) pokazala je da se gubitak staništa za ovu vrstu nalazi između nule i polovine ukupne površine. Veći deo ukupnog staništa ove vrste nalazi se u posedu ljudi. Konstatacija da je puma malo i da je neophodno genetičko dopunjavanje i translokacija nekih jedinki u severnu Floridu ili južnu Džordžiju ne može se uskladiti sa činjenicom da se noseći kapacitet sredine sve više i više smanjuje. Problem predstavlja i suviše jednostrana ekspertiza onih koji unapređuju i primenjuju PVA, pa su analize faktora kao što je variranje stopa uzrasno - specifičnog fekunditeta pri različitim gustinama populacije veoma detaljne i sofisticirane, dok su pitanja, kao koliko hektara staništa će preostati i koliko jedinki će biti ubijeno u krivolovu u narednih deset godina, prenebregnuta. Obično se ti osnovni faktori rizika tretiraju u modelima putem stopa koje ostaju konstantne. Naravno, populacioni biolozi ne moraju znati kako da projektuju najverovatnije moguće efekte krivolova, ali moguće je ustanoviti socijalne i socioekonomske odrednice stopa eksploatacije (u ovom konkretnom slučaju smisao engl. termina „harvest“) divljih vrsta od strane čoveka za gazdovanje, lokalnu prodaju i izvoz. Konceptualni modeli PVA moraju biti prošireni

obuhvatanjem analiza sistema postojećih u ljudskom društvu. Ti sistemi podrazumevaju demografiju čovekovih populacija, ekonomske sisteme, socijalne sisteme, sisteme vlade i politike, aktivnosti korporacija uključenih u glavne industrijske aktivnosti u regionu, poljoprivredne sisteme, etičke i moralne sisteme. Mada nije moguće inkorporirati sve te discipline u PVA određene vrste, faktori koji imaju najkritičnije efekte moraju biti uzeti u razmatranje.

Lanac veza između procesa vezanih za sisteme u ljudskom društvu i vijabilnosti prirodnih populacija može biti raščlanjen na četiri komponente: 1) Broj ljudi, 2) prostorni raspored ljudi, 3) aktivnosti tih ljudi i 4) uticaji tih aktivnosti na osnovne parametre populacione biologije vrste (na primer, direktna eksploatacija i degradacija staništa, smanjenje i fragmentacija).

Značaj praćenja ovih parametara ogleda se u sledećem primeru: Za potrebe konzervacione strategije Jaldapara nacionalnog parka u Indiji izvršena je PVA Indijskog nosoroga. Skoro na završetku diskusije, tim demografa koji je istraživao lokalna sela izneo je svoje predviđanje da će se, po rezultatima istraživanja, broj domaćinstava u okolini nacionalnog parka udvostručiti u narednih deset godina, uglavnom zbog seoba iz osiromašenog Bangladeša. Za razliku od postojeće zajednice malih farmera, pridošlice će biti uglavnom bez zemljišta, i tako uveliko zavisni od nacionalnog parka kao izvora ogreva, pašnjaka i drugih resursa. Ako je PVA prenebregla ove podatke, tj nadolazeći uticaj ljudi, onda procena vijabilnosti populacije nosoroga nije kvalitetno urađena, jer je ignorisala veoma ozbiljan faktor ugrožavanja.

10.4. Primeri integrisanja čovekovih aktivnosti u PVA

Projekat Grizlija sa Istočnih Padina okupio je više od 60 stručnjaka oko procene vijabilnosti populacije i staništa ove vrste, a uz podršku IUCN/SSC (Herrero i sar., 2000 100). U fokusu je bilo očuvanje populacije grizli medveda u ekosistemu Centralnih Stenovitih planina u Kanadi (područje oko i u okviru Banff nacionalnog parka). Simulacije su započete oslanjajući se na pretpostavku da mortalitet grizlija opstaje na nivou koji je zabeležen poslednjih nekoliko godina. Ovo gledište - da podaci iz skorašnjih istraživanja omogućavaju najbolje proračune za buduće demografske stope – predstavlja osnovu većine PVA. Međutim, skoro je nemoguće da mortalitet grizlija bude konstantan. Većina uzroka mortaliteta u centralnom delu kanadskih Stenovitih planina potiče od ljudi, pre svega od legalnog lova,

ilegalnog lova, ubistava od strane lovaca „u samoodbrani“ i usled kontrolnog ubijanja od strane uprave nacionalnog parka onih medveda koji su postali problematični usled učestalih susreta sa ljudima.

Na istom sastanku utvrđeno je da će se populacija ljudi u oblasti Kalgarija, u susedstvu kanadskih centralnih Stenovitih planina, povećavati brzinom od oko 4% godišnje. Taj rast će se dešavati najviše zbog imigracije iz ostalih delova Kanade. Očekivan socijalni i demografski profil imigranata su mladi ljudi koji se doseljavaju jer im se ova oblast sviđa. Iskorišćavanje ove oblasti i staništa grizlija za potrebe lova, planinarenja, skijanja i drugih aktivnosti, povećavaće se istom i većom stopom od rasta populacije ljudi.

Projekcija promena u populaciji ljudi upotrebljena je da modifikuje PVA grizlija, pretpostavljajući, pre svega, da će stopa mortaliteta grizlija zbog nepovoljnih kontakata sa ljudima rasti linearno sa porastom broja ljudi u oblasti. Ova modifikovana PVA projektovala je da će populacija grizlija ubrzo izumreti zbog neodrživog ubijanja kao rezultata povećane učestalosti susreta između ljudi i medveda. Naredne analize su pokazale da će populacija grizlija opstati samo ako stopa mortaliteta ostane kao što je trenutno, uprkos rastu populacije ljudi.

Broj medveda koji su ubijeni uslovljen je procentom areala aktivnosti svakog grizlija koji se nalazi u krugu od 500m od puta ili železničkih šina, zatim brojem staza za transport stabala koji vode direktno do medveđih staništa, načinom na koji ljudi reaguju kada se sretnu sa medvedom (pucanje u njih iz puške ili prskanje sprejem sa biberom), i drugim faktorima koji mogu biti kvantifikovani i modelirani. Proširena PVA može biti realizovana putem dodavanja kompleksnih prostornih modela promena staništa grizlija izazvanih ljudskom aktivnošću.

11. SAVREMENA EVOLUCIJA I NJEN UTICAJ NA BIOLOŠKU RAZNOVRSNOST

11.1. Koncept savremene evolucije i primeri

Savremena evolucija obuhvata evolucione promene koje se dešavaju u periodu od nekoliko stotina godina, a pod uticajem aktivnosti čoveka (Stockwell i sar., 2003 101). Glavni negativni faktori čovekovih aktivnosti koji izazivaju brze evolucione odgovore, poznati su pod nazivom „kobni kvartet“ (engl. „evil quartet“) i obuhvataju, degradaciju i fragmentaciju staništa, prekomernu eksploataciju vrsta, introdukciju alohtonih vrsta i lančana izumiranja. Ovi faktori predstavljeni su u okviru kursa osnovnih studija „Osnovi konzervacione biologije“. Interesantno, Soule (2009 102) pominje „kobni trio“ (eng. „evil triplet“) antropogenih faktora kao glavne osumnjičene za osiromašenje biodiverziteta i savremenu evoluciju, mada je to možda kombinacija specifična za veliki ekološki kompleks poznat kao „Kičma Novog Sveta“ a koji obuhvata planinski venac Anda i Kordiljera koji se pruža levom obalom američkog kontinenta u pravcu Sever-Jug. „Kobni trio“ obuhvata: (1) degradaciju i fragmentaciju staništa; (2) klimatske promene i posledice koje one izazivaju i (3) uništenje velikih predatora.

O negativnim efektima delovanja prva dva člana kobnog trija već je bilo reči u okviru kursa „Ekološki Projekti“. Uništenje velikih predatora analizira se i diskutuje u najvećoj meri na američkom kontinentu. Zahvaljujući kontinuiranom i organizovanom skoro stogodišnjem praćenju ekološke dinamike živih sistema, uočeno je da efekat uništenja populacija velikih predatora duž kičme Novog Sveta južno od Kanade (područje Aljaske je jedino izuzeto jer tamo još uvek postoje veliki predeli netaknute divljine) izaziva sindrom „obezglavlivanja ekosistema“ (eng. „ecosystem decapitation“ – Soule, 2009 102). Soule smatra da je proces uklanjanja velikih predatora iz navedenog područja bio veoma usaglašen te je tako izazvao de-regulaciju širokih razmera, kako populacija herbivora, tako i tzv mezopredatora ili predatora srednjih dimenzija. Uklanjanje velikih predatora kao ključnih vrsta u ekosistemu inicira veoma predvidljiv niz promena poznatih kao trofičke ili ekološke kaskade. Najozbiljnije posledice trofičkih kaskada su oslobađanje – i demografsko i u smislu ponašanja – dve kategorije učesnika u lancu ishrane: herbivora kao što su papkari i kopitari i mezopredatora (lisice, rakuni, tvorovi, divlje i domaće mačke). Oslobađanje herbivora ilustrovano je ekološkim promenama u severnom delu Jeloustonskog Nacionalnog Parka, koje su započete 1925 godine, kada su uklonjeni vukovi. Nekoliko decenija nakon toga ekolozi su uočili da nema prirasta jasike u

severnom delu Jeloustona. Drugi su zapazili nestanak močvarnih predela, očigledno prouzrokovan odsustvom dabrova i njihovih brana, a počelo je i erozivno zatrpavanje reka i potoka, dovodeći do sniženja vodostaja. Sve ovo bilo je izazvano prenamnožavanjem populacije losova koji su uništavali izdanke jasike svake zime i uklanjali vrbe u močvarama koje čine osnovni građivni materijal za brane i jazbine dabrova. Korenje vrba takođe predstavlja barijeru za eroziju obala vodotokova.

Slične promene desile su se na mnogim drugim mestima. U Africi, lavovi su se usled učestalih turističkih tura (povećana buka i prisustvo njima nepoznatih i agresivnih mirisa) povukli u dublje delove parka, što je dovelo do lokalnog prenamnožavanja jelena, uništavanja obalske vegetacije, erozije i zatrpavanja vodotokova. Generalno, nestanak specifične vegetacije usled povećanog broja herbivora utiče na mnoge životinjske vrste – vodozemce, gmizavce, diverzitet insekata, reproduktivni uspeh salmonidnih riba itd.

Oslobađanje predatora srednje veličine tela ("*mesopredator release*") dešava se usled odsustva kompetitora ili kompetitora/predatora. Dingo predstavlja ključnog predatora u Australiji. Dingo je efikasno kontrolisao brojnost kunića, veoma zastupljenih crvenih kengura, magaraca, koza i kamila. Jedini neprijatelj dinga bio je čovek, tj ovčari koji su ih potisnuli putem specijalnih žičanih ograda, pušaka i otrova. Međutim, onda je nastupila invazija, tj prenamnožavanje veoma efikasnih alohtonih mezopredatora, a to su mačke i riđe lisice. Ove dve vrste istrebile su mnoge autohtone vrste sisara torbara srednje veličine. U Južnoj Kaliforniji, nakon uklanjanja kojota pre 25 godina, ekolozi su ustanovili nestanak mnogih vrsta ptica koje su se gnezdile u šiblju i čaparalu oko San Dijega. Naime, prisustvo kojota je držalo podalje domaće mačke, a verovatno i lisice, kojima se kojoti takođe hrane, od šibljaka, pa nije bilo predatorskog pritiska na ptice kakav danas postoji.

Još jedan faktor uvećava brojnost i negativan efekat mezopredatora na životnu sredinu: čovek povećava količinu hrane i broj skloništa koje oni mogu da koriste tako što gradi puteve (time povećava broj leševa koji predstavljaju lako dostupnu hranu), oformljuje deponije (takođe izvor hrane) i oranice, gradi dalekovode, žičane ograde, sadi stabla gde ona nisu postojala (dodatna mesta za gnežđenje i osmatranje u potrazi za plenom koja koriste vrste iz porodice vrana). Porast efikasnosti i broja ptica mezopredatora dovodi do dodatnog smanjenja brojnosti guštera, zmija, mladunaca kornjača, vodozemaca, glodara i mnogih vrsta ptica. U Zapadnoj Africi je utvrđeno da su veliki predatori (lavovi, leopardi, hijene i divlji psi) skoro potpuno nestali iz šest zaštićenih područja u Gani. Istovremeno je rapidno porastao broj babuna, koji su ubrzo istrebili svoj osnovni plen – male vrste majmuna i antilopa. Uporedo sa tim njihovo ponašanje se promenilo - veoma brojni i gladni, postali su agresivni i počeli organizovano da pretražuju veću teritoriju, tako da su došli u blizak

kontakt sa lokalnim stanovništvom, otimajući njihove rezerve hrane – useve i stoku, pokatkad i malu decu.

Mnogi ekolozi smatraju da je trenutno porast brojnosti herbivora i mezopredatora veća pretnja po biološku raznovrsnost od klimatskih promena. Ovakvo stanje će verovatno potrajati narednih dve do četiri decenije i krajnji rezultat ne možemo predvideti jer se u sve opcije neminovno moraju uračunati i ekološke promene koje će biti potaknute klimatskim promenama.

11.2. Evolutivna promena kvantitativno-genetički determinisane osobine

Za konzervacioni pristup, bitno je prepostaviti kako će komponente adaptivne vrednosti u populaciji reagovati na antropogenu promenu, koja je obično kompleksna. Fenotipske osobine koje predstavljaju komponente adaptivne vrednosti su kvantitativno genetički determinisane, te je jedna od najvažnijih informacija za sanaciju narušenog stanja populacije kako je populacija odreagovala na promenu selektivnog pritiska, odnosno koliko se smanjila genetička varijansa. U jednoj ravnotežnoj populaciji, pre delovanja stresa, fenotipovi su grupisani oko optimalne vrednosti (populacija je dobro adaptirana na postojeće okruženje). Delovanje stresornog agensa menja optimalnu vrednost za datu osobinu. U prvom trenutku, većina fenotipova svakako nisu oni koji su najuspešniji u novonastalim uslovima, tako da populacija neko vreme biva pod delovanjem direkcione selekcije. Jačina ove selekcije može se predstaviti jednačinom:

$$\beta = -(z - \theta) / (\omega^2 + P),$$

Gde je β selekcionni gradijent koji deluje na datu osobinu tj. nagib odnosa između osobine i njene adaptivne vrednosti na grafikonu, z je srednja vrednost osobine, θ je njena optimalna vrednost, P je fenotipska varijansa, a ω^2 je jačina stabilizacione selekcije oko optimalne vrednosti osobine za koju se pretpostavlja da je ista pre i posle delovanja stresornog agensa. Manje vrednosti stabilizacione selekcije na grafikonu se odražavaju kroz strmije nagibe funkcija adaptivne vrednosti i time jaču stabilizacionu selekciju oko optimuma. Kada se vrednost optimuma promeni („pomeri” na grafikonu),

dolazi do intenzivnijeg delovanja direkcionne selekcije na populaciju (povećava se β) i ubrzava evolucija ka novom optimumu.

Za kvantitativnu osobinu pod kontrolom multiplih gena, ali sa pojedinačno malim efektima, adaptiranje bi trebalo da se ostvari po formuli $\Delta z = G\beta$, gde Δz predstavlja promenu srednje vrednosti date osobine iz jedne generacije u narednu, a G je aditivna genetička varijansa osobine). U slučaju praćenja jedne osobine, ova jednačina je analogna tradicionalnoj „selekcionerskoj jednačini” (evolucioni odgovor jednak je proizvodu heritabilnosti i intenziteta selekcije, $R = h^2S$), pošto je $G/P = h^2$, a $S/P = \beta$ (S je selekcioni diferencijal - razlika između srednje vrednosti osobine pre i posle selekcije). Ako razmatramo multipne osobine, Δz postaje vektor promene u srednjim vrednostima osobine, G postaje matrica aditivnih genetičkih varijansi/kovarijansi, a b postaje vektor selekcionih gradijenata.

Ove jednačine predviđaju evolucioni odgovor osobina kod kojih se dešava promena optimalne vrednosti usled promene selekcionog pritiska i pokazale su se korisnim u predviđanju evolucionih odgovora u prirodnim populacijama. Treba napomenuti da nekoliko faktora može dovesti do protivrečnosti između očekivanih i dobijenih evolucionih odgovora. Evolucioni odgovori će se povećati kako raste genetička varijabilnost ili intenzitet selekcije. Evolucioni odgovor će porasti i ako se povećaju razlike između srednje vrednosti osobine i njene nove optimalne vrednosti, nakon delovanja stresornog faktora.

Ne treba zaboraviti da, kada se promena izazvana stresogenim faktorom desi, selekcioni pritisak je najveći, a selekcioni odgovor najbrži, a zatim se intenzitet selekcije usporava kako se populacija bliži novom adaptivnom vrhu.

Kompleksan skup faktora može ubrzati ili ograničiti savremenu evoluciju i tako uticati na rezultat konzervacionih napora. Najveći izazov kada inkorporiramo evolucionu teoriju u program oporavka je precizna procena interakcija između selekcije, protoka gena i demografije. Relativne uloge ovih faktora zavise od konteksta. Na primer, obično se smatra da male populacije imaju ograničen evolucioni potencijal. Procene efektivne veličine populacije koja bi omogućavala dugoročnu adaptivnu evoluciju variraju od 500 do 5000. Ove procene su grube i zanemaruju činjenicu da povećanje veličine populacije ne garantuje adaptiranje u jeku odigravanja savremene, tj brze evolucije. Na primer, veštački povećana veličina populacije do neprirodnih razmera, naročito ako je udružena sa gubitkom staništa, mogla bi smanjiti demografski rizik i genetički drift, ali ne bi mogla da poveća nivo genetičke varijabilnosti neophodan za adaptiranje. Treće, veštačka propagacija i povećanje prirasta osmišljeno sa ciljem povećanja veličine populacije može narušiti prirodno sparivanje i prirodne selekcionne obrasce,

potencijalno usporavajući adaptiranje ili čak izazivajući evoluciju koja čini populaciju nesposobnom da se adaptira na svoje prirodne sredinske uslove. Efekte selekcije je takođe teško generalizovati. Tokom sredinskog stresa, povećanje intenziteta selekcije izaziva početno smanjivanje veličine populacije, i to smanjivanje će trajati dok adaptiranje ili oslobađanje od efekta zavisnosti veličine populacije od njene gustine ne poveća prosečnu adaptivnu vrednost populacije. Ako je selekcija jaka, populacija može gubiti brojnost do sopstvenog izumiranja ili do brojnosti pri kojoj je demografski rizik od izumiranja visok, čak iako populacija evoluiru u pravcu adaptiranja na novonastale uslove. Genetička ograničenja takođe mogu uticati na sposobnost populacije da odgovori na delovanje prirodne selekcije. Na primer, selekcija favorizuje povećanje dve osobine koje su negativno genetički korelisane (antagonistička plejotropija) i stoga će se brzina adaptivne evolucije usporiti. Ova ograničenja mogu povećati šanse da selektivni mortalitet nadmaši preimućstva adaptivne vrednosti.

11.3. Evoluciona dinamika patogena i domaćina u savremenim uslovima

Postojeći i nastajući patogeni organizmi postavljaju neobične izazove za konzervacione biologe jer imaju potencijal da izazivaju brze promene brojnosti i genetičke kompozicije divljih populacija svojih domaćina. Genetički diverzitet vrsta domaćina igra važnu ulogu u ublažavanju negativnih efekata koje na njihove populacije imaju epidemije. Takođe, jasno je da paraziti predstavljaju moćan selektivni faktor u prirodnim populacijama. Činjenice da od genetičke kompozicije populacija domaćina zavisi kakav će biti efekat infektivne bolesti, kao i da patogeni organizmi veoma brzo mogu da promene genetičku kompoziciju populacija domaćina, dodeljuju novi značaj ulozi genetičkog diverziteta vrsta domaćina u programima očuvanja vrsta.

Manje je jasna uloga koju evolutivna promena patogena igra u nastanku i širenju novih bolesti, ali savremeni primeri sugerišu da bi ljudi nesvesno mogli vršiti selekciju za brze promene u biologiji patogena putem fragmentacije staništa, klimatskih promena i zagađenja životne sredine. Mada su rizici koje oni predstavljaju po ugrožene vrste očigledni, patogeni i drugi prirodni neprijatelji mogu predstavljati pokretačku silu specijacije i očuvanja ili povećanja genetičkog diverziteta u prirodnim populacijama, pa bi očuvanje interagujućih mreža populacija koje koevoluiraju moralo da omogućiti domaćinima da bolje odgovaraju na buduće rizike bolesti.

Genski lokusi koji učestvuju u determinaciji fenotipske ekspresije glavnog histokompatibilnog kompleksa (MHC – engl. „major histocompatibility loci”) kičmenjaka igraju ključnu ulogu u stečenom imunitetu i visoka varijabilnost gena koji kodiraju MHC smatra se važnom za prepoznavanje i odgovor MHC molekula na raznovrsnost patogena. Polimorfizam na ovim lokusima determiniše koliku raznovrsnost stranih antigena imuni sistem domaćina može da prepozna i napadne i može biti konačni odgovor na selekciju koja proističe iz nepredvidljivih ili vremenski varirajućih početaka bolesti. Eksperimenti na laboratorijskim miševima pokazali su da su geni koji kodiraju MHC molekule bili od značaja pri selekciji za izbor reproduktivnog partnera i heterozigoti za MHC lokuse bili su otporniji na bakterijske infekcije izazvane multipnim sojevima u odnosu na homozigote.

Proučavanja divljih vrsta kičmenjaka u poslednjih deset godina sugerišu da specifični MHC haplotipovi ili genotipovi omogućavaju otpornost na niz patogena, a visok diverzitet alela MHC lokusa, kombinovan sa relativno istim učestalostima alela ukazuje na postojanje balansne selekcije. Alelski diverzitet na ovim lokusima je niži od očekivanog za ugrožene vrste ili od uobičajenih vrednosti za lokuse koji su pretrpeli efekat genetičkog drifta ili inbridinga, praćen dramatičnim promenama veličine populacije (kao što su gepardi, azijski lavovi, južne slonovske foke, konj Prževalskog itd). Međutim, novije studije ugroženih vrsta pastrmki, crvenog vuka, pustinjske dugoroge ovce i drugih, ukazuju da je snažna pozitivna i balansna selekcija održala iznenađujuće visok diverzitet MHC genotipova i tako sugerišu da glavni cilj programa uzgajanja ugroženih vrsta u zatočeništvu treba da bude održavanje onog nivoa genetičke varijabilnosti koji postoji u divljim populacijama.

Evolucija otpornosti domaćina na parazite zahteva, u najmanju ruku, osnovno poznavanje genetičke osnove otpornosti domaćina kao i njenu genetičku varijabilnost ili heritabilnost u prirodnim populacijama, zatim indikaciju cene infekcije u smislu mortaliteta ili smanjenog fekunditeta domaćina. Izračunato je da je selektivni gradijent, predstavljen kao nagib regresione krive reproduktivne adaptivne vrednosti domaćina na fenotipsku otpornost, pruža uvid u efekat direktne selekcije za otpornost na infekciju kada se uklone efekti indirektno selekcije na korelisane osobine. Brzina odvijanja evolucije može se izračunati iz proizvoda selekcionog gradijenta i heritabilnosti aditivne genetičke varijanse na otpornost. Dakle, fenotipska i genetička varijansa su od ključnog značaja za potencijalne evolucione odgovore domaćina na sadašnje i buduće rizike od infekcija parazitima.

Interesantno je da određena istraživanja intenziteta fenotipske selekcije u prirodi ukazuju da ona najčešće deluje na morfološke karakteristike, a nešto ređe na ponašanje ili razviće. Nema nagoveštaja o poređenju delovanja selekcije na otpornost vrste domaćina vođene patogenim

organizmima i delovanju selekcije na druge osobine, možda zato što je otpornost na parazitizam u prirodi teško kvantifikovati kod većine organizama.

Vrste domaćini koje se razmnožavaju u zatočeništvu zaštićene od patogenih agensa pod delovanjem su olakšane selekcije i zato se kod njih često detektuje povećana osetljivost na patogene. Ako patogene odstranjujemo iz prirode putem antiparazitskih lekova ili izolujemo određene vrste iz divljine sa istom namerom, njihova otpornost će se tokom vremena smanjiti. Povećanje broja nastajućih ili unetih bolesti ukazuje na brze evolucione promene. Tako je studija Nolan-a i sar. (1998 103) pokazala da se na osnovu veličine tela i perja mužjaka kućne zebe mogao predvideti njegov opstanak nakon epidemije infekcije novim bakterijskim sojem i da je do povećanja broja mužjaka male veličine tela i intenzivnije crvenog perja došlo u roku od samo nekoliko godina. Ove promene su bile korelisane sa promenama genetičkih kompozicija u populaciji domaćina i intenzitet selekcije je verovatno bio jak, budući da su stope mortaliteta rasle i do 50%.

Selekcija nametnuta od strane čoveka, nastala usled rasprostranjene upotrebe hemijskih materija, odgovorna je u velikoj meri za nastanak sojeva bakterija, virusa, crva i protozoa otpornih na lekove. Skorašnji pregled novonastalih bolesti kod ljudi i domestifikovanih sisara ukazuje da visoke stope mutacije, kratko vreme generacije i brza evolucija predstavljaju značajne faktore u nastajanju novih bolesti. Tu uglavnom dominiraju bolesti izazvane virusima, naročito RNK virusima koje karakteriše visoka stopa mutacija i veliki opseg domaćina. Direktna uloga mutacije u nastajanju bolesti u prirodnim populacijama ostaje relativno nepoznata, mada se za parvovirus koji inficira vukove, kojote i domaće pse pretpostavlja da je verovatno nastao kao nova genetička varijanta mačjeg parvovirusa koji postoji kod domaćih mačaka. Ovi patogeni mogu brzo evoluirati i prilagoditi se novim domaćinima, gde u nekim slučajevima dolazi do brze divergencije molekularnih ili osobina životne istorije u donosu na predačke genotipove. Kod gljiva patogena, mala geografska udaljenost i mogućnost prenosa iz vrste u vrstu više utiču na nastajanje sposobnosti da inficiraju novu biljnu vrstu nego genetičke promene samih parazita. Primeri nastalih infektivnih bolesti kod ljudi i divljih vrsta životinja uglavnom se svode na zoonoze i introdukciju patogena, gde potonje okupiranje novog domaćina predstavlja ključni momenat u širenju patogena. Promene velikih razmera u prirodnim staništima koje je izazvao čovek tokom prošlog veka mogu direktno uticati na životni ciklus i evoluciju patogena. Na primer, promene u akvatičnim staništima, uključujući navodnjavanje ili isušivanje močvara, očigledno utiču na prisustvo vodenih beskičmenjaka koji igraju glavnu ulogu u prenosu velikih parazitskih grupa. Ljudske aktivnosti koje povećavaju prenos ili brojnost parazita mogu voditi evolucionim pomacima osobina drugih parazita kroz efekte na opstanak i reprodukciju tih parazita. Jedan zanimljiv primer predstavlja genetika i evolucija oralnog prenosa parazita *Toxoplasma gondii*. Molekularno-genetičke analize pokazale su da

je sposobnost klonalne linije da zaobiđe seksualnu rekombinaciju i prenosi se oralnim putem bila združena sa relativno skorašnjim selektivnim čišćenjem, a koje se poklapa sa širenjem poljoprivrede. Dakle, čovekova aktivnost delovala je kao selektivni agens koji je povećao oralnu transmisiju pružanjem novih načina za prenos parazita i povećanom koncentracijom domaćina. Kao suprotni ekstrem, bilo je sugerisano da smanjenje potencijala za prenos kolere putem vode može voditi selekcionisanju manje virulentnih sojeva ovog humanog patogena. Dakle, moglo bi da se desi da nesvesno selekcionišemo brze promene biologije patogenih organizama favorizovanjem širenja i razvoja novih varijanti patogena divljih vrsta putem globalne trgovine, klimatskih promena i promena gustine populacije domaćina, kao i kvaliteta staništa koje naseljava.

11.4. Osnovni principi definisanja konzervacionih programa

Prilikom pravljenja planova o izvođenju konkretnih konzervacionih programa, treba slediti tri osnovna principa: Prvo, upravljanje populacijama vrsta mora da ima za cilj očuvanje adaptivne raznovrsnosti i evolucionih procesa u okviru geografskog areala vrste. Ne sme se desiti homogenizacija ili bilo kakva izmena genskog fonda, kao ni suženje ili promene geografskog rasprostranjenja populacija. Da bi se očuvali evolucioni procesi, cilj gazdovanja mora da bude očuvanje prirodne mreže genetičkih veza između populacija, pre nego samo očuvanje određenih populacija unutar te mreže. Očuvanje mreže genetičkih veza osigurava održavanje adaptivne raznovrsnosti i evolucionog potencijala. Da bi se očuvala adaptivna raznovrsnost, visok prioritet za očuvanje treba da se dodeli onim mrežama populacija koje najbolje predstavljaju funkcionalnu raznovrsnost unutar vrste.

Drugo, konzervaciona delovanja mogla bi zavisiti od oštine i prirode aktuelnog stresa. Generalno, obnavljanje bilo razdvojenih populacija ili pojedinačne populacije mora češće da se preduzima za one populacije koje su postale izolovane ili su pomešane usled savremenih antropogenih aktivnosti (degradacija staništa, veštačke prepreke disperziji i introdukcija alohtonih formi). Pokušaji obnavljanja ne treba da se preduzimaju ili vrlo retko u slučajevima gde su izolacija ili mešanje populacija rezultat pretežno prirodnih procesa, kao što su postglacijalne sredinske promene. Treće, kada i ako je moguće, preporuke gazdovanja treba da budu date na osnovu adekvatnog uzorkovanja i odgovarajućih analiza. Upravljači treba da koriste tehnike koje eksplicitno uzimaju u obzir statističku opravdanost alternativnih hipoteza. U praksi, upravljači treba da pretpostave da je održavanje odvojenih jedinica gazdovanja uvek konzervativno delovanje jer je potencijalno reverzibilno, dok mešanje odvojenih jedinica gazdovanja to nije. Međutim, održavanje odvojenih jedinica gazdovanja nije konzervativno u

tom smislu što neprekidna izolacija može biti kompromisno rešenje za buduću vijabilnost i evolucionu potencijal populacije.

12. LITERATURA

- 1 Levins R (1970) Extinction. *Lect Notes Math* 2, 75-107.
- 2 Hanski I (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press Inc., New York
- 3 Wright S (1940) Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am. Nat.* 74, 232-248.
- 4 Andrewartha HG, Birch LC (1954) *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago Press.
- 5 Hanski I, Zhang D-Y (1993) Migration, metapopulation dynamics and fugitive coexistence. *J. Theor. Biol.* 163, 491-504.
- 6 Holt RD (1995) Demographic constraints in evolution: towards unifying the evolutionary theories of senescence and niche conservatism. *Evol. Ecology* 10, 1-11.
- 7 den Boer PJ (1968) Spreading the risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* 18, 165-194.

- 8 MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- 9 Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration and extinction. *Ecology* 58, 445-449.
- 10 Hanski I (1985) Single species population dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology* 66, 335-343.
- 11 Hanski I, Moilanen A, Gyllenberg M (1996) Minimum viable metapopulation size. *Am. Nat.* 147, 527-541.
- 12 Soule ME (1980) Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In (Soule ME, Wilcox BA, eds.) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 111-124.
- 13 Gurney WSC, Nisbet RM (1978) Single species population fluctuations in patchy environments. *Am. Nat.* 112, 1075-1090.
- 14 Hanski I (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* 63, 151-162.
- 15 Hanski I (1997) Metapopulation dynamics: From concept and observations to predictive models. In (Hanski IA, ME Gilpin Me, eds.) *Metapopulation biology*. Academic Press, San Diego, USA, 69-91.

- 16 Tucić N (2003) *Evoluciona biologija*. NNK International, Beograd.
- 17 Pešić V, Crnobrnja Isailović J, Tomović Lj (2009) *Principi ekologije*. Univerzitet Crne Gore, Biblioteka medicinskih nauka, Pobjeda, Podgorica.
- 18 Wilson K (1995) Insect migration in heterogeneous environments. In (Drake VA, Gatehouse AG, eds.) *Insect migration: tracking resources through space and time*. Cambridge University Press, 243-263.
- 19 Roff DA (1996) The evolution of threshold traits in animals. *Quarterly Reviews in Biology* 71, 3-35.
- 20 Saccheri IJ, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491-494.
- 21 Haldane JBS (1939) The equilibrium between mutation and random extinction. *Annales of Eugenics* 9, 400-405.
- 22 Crow JF, Kimura M (1970) *An introduction to population genetics theory*. Harper and Row, New York, New York.



- 23 Jovanović B (2021) *Uticaj variranja sredinskih parametara na strukturu populacije obične krastače (Bufo bufo)*. Doktorska disertacija. Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu.
- 24 Whitlock MC, McCauley DE (1990) Some population genetic consequences of colony formation and extinction: genetic correlations within founding groups. *Evolution* 44, 1717-1724.
- 25 Slatkin M (1985) Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16, 393-430.
- 26 McCauley DE, Raveill J, Antonovics J (1995) Local founding events as determinants of genetic structure in a plant metapopulation. *Heredity* 75, 630-636.
- 27 Simberloff D (1988) The Contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19, 473-511.
- 28 Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97-169.
- 29 Wright S (1932) The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proc. Sixth Int. Cong. Genet.* 1, 356-366.
- 30 Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* 28, 114 – 138.
- 31 Waples RS (2002) Definition and estimation of effective population size in the conservation of endangered species. In (Beissinger SR, McCullough Dr, eds.) *Population Viability Analysis*. The University of Chicago Press, Chicago, 147-168.
- 32 Whitlock MC, Barton NH (1997) the effective size of subdivided population. *Genetics* 146, 427-441.
- 33 Nunney L (1999) The effective size of a hierarchically-structured population. *Evolution* 53, 1-10.
- 34 Levins R, Culver D (1971) Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 68, 1246-1248
- 35 Horn HS, MacArthur RH (1972) Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53, 749-752.
- 36 Slatkin M (1974) Competition and regional coexistence. *Ecology* 55, 128-134.
- 37 Hanski I (1983) Coexistence of competitors in a patchy environment. *Ecology* 64, 493-500.
- 38 Nee S, May RM (1992) Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *J. Anim. Ecol.* 61, 37-40.
- 39 Crnobrnja-Isailović J (1997) *Biogeografske, genetičke i morfološke karakteristike guštera (Lacertilia) oblasti Skadarskog jezera*. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- 40 Crnobrnja-Isailović J, Džukić G, Aleksić I, Avramov S, Vujičić L (1995) *Podarcis muralis* and *Lacerta oxycephala* (Reptilia, Lacertidae) on the islands of Skadar Lake: Distribution and genetic relationships of populations. In (Llorente G, Montori A, Santos X, Carretero MA, eds.) *Scientia Herpetologica.* 71-80.
- 41 Hassell MP (1978) *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press.
- 42 May RM (1976) *Models for single populations*. In (May RM, ed.) *Theoretical ecology*. Blackwell, Oxford, 5-29.
- 43 May RM (1994) The effects of spatial scale on ecological questions and answers. In (Edwards JP, May RM, Webb NR, eds.) *Large – scale ecology and conservation biology*, Blackwell Scientific Press, Oxford, 1-18.
- 44 Anderson RM, May RM (1991) *Infectious diseases of humans: dynamics and control*. Oxford University Press.
- 45 Williams CB (1943) Area and number of species. *Nature* 152, 264-267.
- 46 Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- 47 Hanski I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38, 210-221.
- 48 Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman and Hall, London.



- 49 Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in ecology and evolution* 18, 189-197.
- 50 Whitlock MC, McCauley DE (1999) Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal $1/(4Nm+1)$. *Heredity* 82, 117-125.
- 51 Orsini L, Corander J, Alasentie A, Hanski I (2008) Genetic spatial structure in a butterfly metapopulation correlates better with past than present demographic structure. *Molecular Ecology* 17, 2629-2642.
- 52 Schoener TW (1983) Rate of species turnover declines from lower to higher organisms: a review of the data. *Oikos* 41, 372-377.
- 53 Fahrig L, Merriam G (1994) Conservation of fragmented populations. *Cons. Biol.* 8, 50-59.
- 54 Diamond JM, May RM (1977) Species turnover rates on islands: dependence on census interval. *Science* 197, 266-270.
- 55 Russell GJ, Diamond JM, Pimm SL, Reed TM (1995) A century of turnover: community dynamics at three timescales. *J. Anim. Ecol.* 64, 628-641.
- 56 Briers RA, Warren PH (2000) Population turnover and habitat dynamics in *Notonecta* (Hemiptera: Notonectidae) metapopulations. *Oikos* 123, 216-222.
- 57 Murphy DD, Freas KE, Weiss SB (1990) An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Cons. Biol.* 4, 41-51.
- 58 Stelter C, Reich M, Grimm V, Wissel C (1997) Modelling persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryoderma tuberculata*. *J. Anim. Ecol.* 66, 508-518.
- 59 Klemetti T (1998) *Punakeltaverkkoperhosen (Euphydryas aurinia) metapopulaattiorakenne*. M.Sc. Thesis, University of Turku, Finland.
- 60 Fritz RS (1979) Consequences of insular population structure: distribution and extinction of spruce grouse populations. *Oecologia* 42, 57-65.
- 61 Harrison S (1994) Metapopulations and conservation. In (Edwards JP, May RM, Webb NR, eds.) *Large – scale ecology and conservation biology*. Blackwell Scientific Press, Oxford, 111-128.
- 62 Hanski I, Simberloff D (1997) The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. In (Hanski IA, ME Gilpin Me, eds.) *Metapopulation biology*. Academic Press, San Diego, USA, 5-26.
- 63 Diamond JM (1989) Overview on recent extinctions. In (Western D, Pearl MC, eds) *Conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, Oxford, 37-41.
- 64 Quin JF, Hastings A (1987) Extinction in subdivided habitats. *Cons. Biol.* 10, 1210-1219.
- 65 Thomas CD, Hanski I (1997) Butterfly metapopulations. In (Hanski IA, ME Gilpin Me, eds.) *Metapopulation biology*. Academic Press, San Diego, USA, 359-386.
- 66 Shaffer ML (1985) The metapopulation and species conservation: the special case of the northern spotted owl. In (Gutierrez RJ, Carey AB, eds.) *Ecology and management of the spotted owl in the Pacific Northwest. General technical report PNW-185*. USDA Forest Service, Portland, Oregon, 86-99.
- 67 Lande R (1977) Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am. Nat.* 130, 624-635.
- 68 Lande R (1988) Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75, 601-607.
- 69 Lamberson RH, McKelvey R, Noon BR, Voss C (1992) A dynamic analysis of northern spotted owl viability in a fragmented forest landscape. *Cons. Biol.* 6, 505-512.



- 70 Shaffer ML (1978) Determining minimum viable population sizes: A case study of the grizzly bear (*Ursus arctos* L.). *PhD Dissertation, Duke University, Durham, NC*.
- 71 Shaffer ML (1981) Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31, 131-134.
- 72 Shaffer ML, Sampson FB (1985) Population size and extinction: A note on determining critical population size. *Am Nat* 125, 144-152.
- 73 Dennis B, Munholland PL, Michael Scott J (1991) Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs* 61, 115-143.
- 74 Ludwig D (1999) Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology* 80, 298-310.
- 75 Morris WF, Doak DF (2002) *Quantitative Conservation Biology. Theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- 76 Elderd B, Shahani P, Doak DF (2002) the problems and potential of count-based PVA. In: (Brigham C, Schwartz M, eds) *Population Viability Analysis for Plants*. Springer-Verlag, Berlin, 173-202.
- 77 Lacy RC (1993) VORTEX: A computer simulation model for Population Viability Analysis. *Wildlife Research* 20:45-65.
- 78 Lacy RC (2000) Structure of the VORTEX simulation model for population viability analysis. *Ecological Bulletins* 48:191-203.
- 79 Ralls K, Ballou JD, Templeton A (1988) Estimates of lethal equivalents and the cost of breeding in mammals. *Conserv Biol* 2: 185-193.
-
- 80 Lahaye WS, Gutierrez RJ, Akçakaya HR (1994) Spotted owl metapopulation dynamics in Southern California. *Journal of Animal Ecology* 63: 775-785.
- 81 Porneluzi PA, Faaborg JA (1999) Season-long fecundity, survival, and viability of ovenbirds in fragmented and unfragmented landscapes. *Conservation Biology* 13: 1151-1161.
- 82 Koenig WD (1998) Spatial autocorrelation in California land birds. *Conservation Biology* 12: 62-620.
- 83 Schmalzel RJ, Reichenbacher FW, Rutman S (1995) Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in Southeastern Arizona. *Madroño* 42: 332-348.
- 84 Sokal RR, Oden NL (1978a) Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society* 10: 199-228.
- 85 Sokal RR, Oden NL (1978b) Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biological Journal of the Linnean Society* 10: 229-249.
- 86 Harison S, Maron J, Huxel G (2000) Regional turnover and fluctuation in population of five plants confined to serpentine seeps. *Conservation Biology* 14: 769-779.
- 87 <http://www.phidot.org/software/mark/downloads/index.html>
- 88 Harrison S (1991) Local extinction in a metapopulation context: An empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 73-88.
- 89 Beier P (1993) Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation biology* 7: 94-108.
- 90 Harrison S (1989)
- Pollard E, Lakhani KH, Rothery P (1987) The detection of density-dependence from a series of annual censuses. *Ecology* 68: 2146-2155.
- Dennis B, Tapper ML (1994) Density dependence in time series observations of natural populations: Estimation and testing. *Ecological Monographs* 64: 205-224.

- 91 Mace GM, Lande R (1991) Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* 5: 148 – 157.
- 92 Shea KP, Amarasekare P, Mangel M, Moore J, Murdoch WW, Noonburg E, Parma A, Pascual MA, Possingham HP, Wilcox C, Yu D (1998) Management of populations in conservation, harvesting and control. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 371 -374.
- 93 Smith AP, Lindenmayer DB (1992) Forest succession, timber production, and conservation of Leadbeater's possum (*Gymnobelideus leadbeateri* Marsupialia: Petauridae). *Forest Ecology and Management* 49: 311 – 332.
- 94 Noble WS (1977) *Ordeal by fire: the week a state burned up*. Hawthorn Press, Melbourne, Australia.
- 95 MacFarlane MA, Seebeck JH (1991) *Draft management strategies for the conservation of Leadbeater's possum, Gymnobelideus leadbeateri, in Victoria* . Department of Conservation and Environment, Melbourne, Australia.
- 96 Burgman MA, Ferson S, Akcakaya HR (1993) *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- 97 Lindenmayer DB, Possingham HP (1996) Ranking conservation and timber management options for Leadbeater's possum in southeastern Australia using population viability analysis. *Conservation Biology* 10: 235 – 251.
- 98
- 99
- 100 Herrero i sar., 2000
- Lacy RC, Miller PS (2002) Incorporating Human Populations and Activities into Population Viability Analysis. In (Beissinger, SR, McCullough, DR, eds): *Population Viability Analysis*. The University of Chicago Press, Chicago & London, 490- 510.
- Possingham HP, Lindenmayer DB, Tuck GN (2002) Decision Theory for Population Viability Analysis. In (Beissinger, SR, McCullough, DR, eds): *Population Viability Analysis*. The University of Chicago Press, Chicago & London, 470 – 489.
- 101 Stockwell CA, Hendry AP, Kinnison MT (2003) Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 94-101.
- 102 Soule M (2009) *Nature's aspirin: a cure for many of nature's ills*. Meeting of regional and national conservation groups, funders, and private conservationists. Ben Lomond, California.
- 103 Nolan et al (1998)
- Altizer S, Harvell D, Friedle E (2003) Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 589 – 596.
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 290-295.