

Fragmentacija i Metapopulacioni koncept

Proces u kojem se prirodni predeo razbija na sitne parcele prirodnih ekosistema, izolovanih jedni od drugih, u matriksu zemljišta u kojem dominira ljudska aktivnost, naziva se *fragmentacija* (Hunter i Gibbs 2009). Fragmentacija je od velikog značaja za konzervacioniste, zbog toga što je veliki broj predjela danas degradiran kao i zbog toga što su mnogi prirodni rezervati postali fragmenti ili su u opasnosti da to postanu (Saunders i sar. 1991). Zbog toga što fragmentacija uvijek uključuje i gubitak i izolaciju ekosistema, konzervacionisti često žele da razdvoje međusobni uticaj ova dva procesa, što uvijek nije i praktično. Bez obzira što fragmentacija ima teorijsku osnovu koja se zasniva na teoriji ostrvske biogeografije, većina konzervacionih biologa danas dolazi do zaključka da je primjenjivost teorije ostrvske biogeografije ipak ograničena. Glavni razlog leži u tome da fragmentirana "ostrva" nisu ni skoro tako izolovana za većinu vrsta kao što je to slučaj sa pravim okeanskim ostrvima. Pa ipak, ostrvska biogeografija daje konceptijsku osnovu koja nam pomaže da shvatimo fragmentaciju i iz nje su proizašle dvije značajne ideje koje imaju veliku primenljivost u konzervacionoj biologiji. Kao prvo - manji fragmenti (ili ostrva) imaju manji broj vrsta nego veći, i drugo - više izolovani fragmenti imaju manje vrsta nego manje izolovani fragmenti.



Slika 1. Faze procesa fragmentacije. Presijecanje (eng. *dissection*), perforacija (eng. *perforation*), fragmentacija i rasipanje (eng. *attrition*). Fragmentacija obično počinje sa *presjecanjem* prirodnog predjela putevima i onda sa *nastavlja perforiranjem*, pretvaranjem prirodnih u ekosisteme u kojima dominiraju ljudi ili ljudska aktivnost. To kulminira sa gubitkom ili redukcijom staništa – rasipanjem. Slika. Benjamin Pennington.

Fragmentacija uključuje i redukovanje teritorije koja je pod prirodnim ekosistemima i povećanje njihove izolacije. Osnovni uzrok fragmentacije je ekspanzija ljudske populacije i pretvaranje prirodnih ekosistema u ekosisteme u kojima dominiraju ljudi. Kao pojedinačno najveći korisnik

zemljišta, poljoprivreda je osnovni uzrok fragmentacije. Za mnoge kopnene vrste, velika ekspanzija zemljišta pod kulturama predstavlja barijeru efikasno koliko je to i vodena barijera.

Veličina fragmenta i izolacija

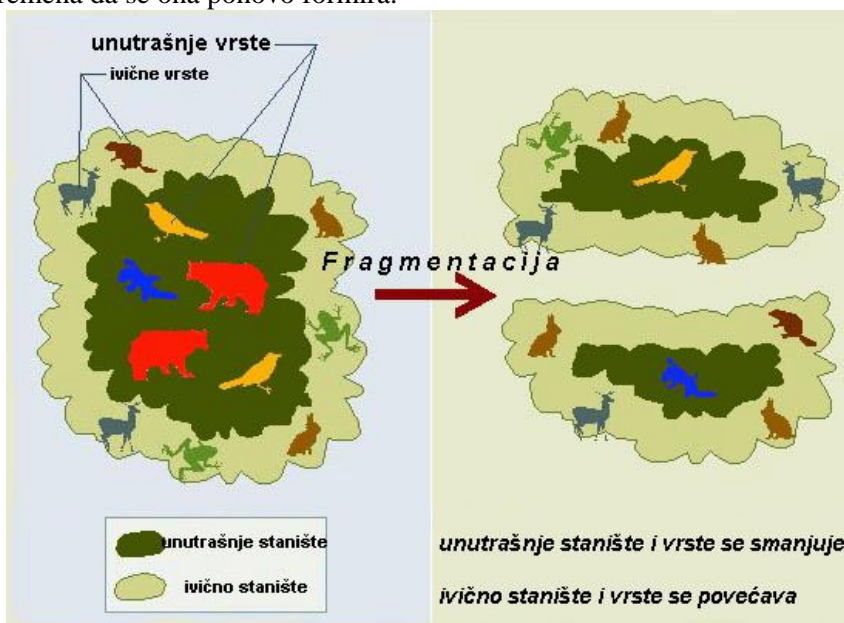
Tri su razloga zašto veliki fragmenti imaju više vrsta nego manji (Hunter i Gibbs 2009). Prvo, veliki fragmenti uvijek će imati veću sredinsku varijabilnost nego manji fragmenti (npr. različiti tipovi zemljišta, potok, kamenjar itd), što će omogućiti niše za dodatne vrste. Drugo, veći fragmenti će imati i česte i rijetke vrste (tj. one koje su prisutne u manjoj brojnosti), dok će manji fragmenti vjerovatnije imati samo česte vrste. Na primjer, neke vrste kao što su vrapci imaju teritoriju od samo nekoliko hektara, ali se obično ne srijeću na fragmentima staništa manjim od 100 hektara (Davis 2004). Vrste koje se ne sreću na malim fragmentima staništa nazivaju se teritorijalno-osjetljive vrste (eng. *area-sensitive species*) i često su interesantne za konzervacioniste. Treće, manji fragmenti imaju u prosjeku manje populacije bilo koje vrste u poređenju sa većim fragmentima.

Fragmenti koji su izolovani od drugih sličnih fragmenata, velikim distancama ili terenom koji je veoma negostoljubljiv imaće vjerovatno manji broj vrsta u odnosu na manje izolovane fragmente. Relativno mali broj jedinki svake vrste imigrira u fragmenat koji je više izolovan. Imigrirajuće jedinke su značajne i zato što mogu da spasu malu lokalnu populaciju od ekstinkcije i zato što mogu da zamijene populaciju koja je već nestala.

Posljedice fragmentacije

Poslije fragmentacije slijedi destrukcija ekosistema. Prema tome, jasno je da je fragmentacija povezana sa negativnim uticajem na biodiverzitet. Za konzervacioniste fragmentacija ima veliki značaj, tim prije što su njene posljedice obično veće nego što bismo zaključili samo na osnovu površine ekosistema koji je devastiran (Hunter i Gibbs 2009). Teritorijalno osjetljive vrste obično ne koriste male fragmente devastiranog ekosistema. Najbolji primjeri su veliki predatori kojima za opstanak treba velika teritorija, da bi našli dovoljno plijena (Crooks 2002), i često bez uticaja uznemiravanja koja se mogu naći u ivičnoj zoni. Primjer je šumski tigar na Sumatri. Istraživanjem regiona Kerinci Seblat površine oko 32,000 km² na Sumatri (Linkie i sar. 2006), gdje je bila prisutna fragmentacija tropske šume, ustanovljeno da su veliki fragmenti šume imali brojne populacije tigrova i da je postojala velika korelacija između prisustva tigrova i odsustva puteva. Tigrovi izbjegavaju regione sa ljudskim uticajem, čime im se otežava kontakt između fragmentiranih populacija. I neke manje vrste izbjegavaju male fragmente staništa, na primjer ptice i tvrdokrilci (Laurance i sar. 2002).

U veoma fragmentiranim predjelima, za jedinke (najčešće juvenilne jedinke, sjeme ili spore) je teško da se presele (dispertzija) u neki drugi pogodni fragmenat staništa. Ako su imigracija i emigracija ograničeni, onda će jedinke koje su zauzele određeni fragmenat formirati manju nezavisnu populaciju, a manja populacija opet ima veću šansu da nestane. Štaviše, ako populacija nestane, mala stopa imigracije znači da će biti potrebno mnogo vremena da se ona ponovo formira.



Slika 2. Uticaj fragmentacije na odnos unutrašnjeg i ivičnog staništa fragmenata.

Migracija životinjskih vrsta koje sezonski putuju između fragmenata staništa može biti uslovljena fragmentacijom. U praksi, to je problem za životinje koje hodaju, kao što su krupni sisari koji putuju gore i dolje u planinskim oblastima u toku proljeća i jeseni, ili za vodozemce koji migriraju između proljećnih bara u kojima se razmnožavaju. Usled klimatskih promjena vrste su prinuđene da pomjereju čitave areale svog geografskog rasprostiranja u toku dužeg perioda. U fragmentisanim predjelima to može biti teško, posebno za vrste sa ograničenom sposobnošću disperzije (kao što su mnoge biljke).

Na kraju, jedna od posledica fragmentacije bazira se na jednostavnom zakonu geometrije: prečnik fragmenta se mijenja kao linearna funkcija, dok se površina mijenja kao kvadratna funkcija (Hunter i Gibbs 2009). Na primjer, fragment dimenzija 4 x 4 km ima obim 16 km i površinu 16 km²; ako ga smanjimo na fragment dimenzija 2x2 km, obim će se smanjiti na pola - 8 km, ali će se površina smanjiti četiri puta - 4 km². To znači da, kako fragmentacija čini fragmente manjim i manjim, odnos

između ivice i unutrašnosti fragmenta se disproportionalno povećava. Prema Hunter-u i Gibbs-u (2009) tri principa geometrije utiču na odnos između ivice i površine fragmenta: A) Manji fragmenti imaju relativno dužu ivicu nego veći; B) Fragmenti koji nisu okrugli imaju dužu ivicu nego okrugli fragmenti; i C) Unutrašnja zona manjeg ili neokruglog fragmenta je relativno manja u poređenju sa zonom većeg, okruglog fragmenta.

Za konzervacione biologe važno je pitanje: *zašto je značajno da mali fragmenti imaju relativno više ivičnog ili ekotonskog staništa i manje unutrašnjeg staništa?* Razlog je u tome što je fizička sredina uz ivicu drugačija u odnosu na unutrašnjost fragmenta. Na primjer, u fragmentu šume koji je okružen poljem, ivična zona će često biti suvlja, vjetrovitija i toplija nego što je to unutar šume, što može povećati smrtnost drveća i onemogućiti određene biljne vrste da naselu tu zonu (Harper i sar. 2005). Ivične zone se također razlikuju po tome što u ovu zonu ulaze vrste koje su karakteristične za rane sukcesione stadijume i koje su povezane sa okolnim uznemirenim staništem. Ove vrste često uključuju egzotične vrste (npr. kompetitori kao što su korovi, i predatori kao što su mačke, pacovi i ljudi). Uopšteno govoreći, gdje god imamo prirodni ekosistem okružen sa uznemirenim ekosistemom, prirodni ekosistem će trpjeti određeni uticaj uznemiravanja. Širina ove "zone uticaja" značajno varira, od desetak metara u slučaju mikroklimatskih uslova do do više kilometara u slučaju ulaska lovokradica u zaštićene rezervate (Laurance i sar. 2002).

Metapopulacioni koncept

Raspored populacija vrste koja je ekološki specijalizovana za staništa koja su fragmentarno (mozaično) raspoređena uslovljen je upravo tim rasporedom, te su one prostorno međusobno razdvojene staništima nepovoljnim za njihov opstanak. To je slučaj, na primjer, sa vrstama koje žive u močvarnim područjima međusobno izolovanim obradivim površinama, staništima alpske zone na vrhovima planina, u izvorima, pećinama itd. Jedinke iz jedne populacije mogu periodično da migriraju u drugu i obično se to dešava nakon njenog izumiranja, kada je imigranti iz okolnih lokalnih populacija rekolonizuju i tako «restauriraju». Takva grupa prostorno razdvojenih, ali genetički ne značajno izdiferenciranih populacija usled održavanja dinamike njihovog izumiranja i ponovnog naseljavanja, naziva se **metapopulacija**.

Metapopulacija kao termin u ekologiju uvodi **Richard Levins** 1970. godine i definiše je *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 3). Ovako definisan model organizacije može postojati kod vrsta čija su staništa diskontinuirano raspoređena u prostoru. Kao što je spomenuto u prvom dijelu predavanja fragmentacija staništa

može biti uslovljena neantropogenim i antropogenim faktorima, pa tako metapopulaciona organizacija može biti *primarna* i *sekundarna*. Primarna metapopulaciona organizacija se javlja onda kad je prostorna diskontinuiranost posledica istorijskih faktora npr. - geoloških, klimatskih itd). Sekundarna metapopulaciona organizacija se javlja onda kada intenzivna antropogena aktivnost dovede do promene strukture predjela, odnosno do pretvaranja nekada prostranih staništa u manje ili više izolovana fragmente.

Četiri osnovna faktori koji određuju metapopulaciju:

A) Variranje adaptivne vrijednosti tokom vremena

Variranje adaptivne vrijednosti uglavnom je rezultat variranja sredinskih uslova tokom godina, što za posledicu ima variranja kvaliteta pojedinačnih fragmenata u kojima borave lokalne populacije. Jedinke koje imaju povećanu sklonost ka migriranju obezbjeđuju sebi i svom potomstvu mogućnost da provedu vrijeme u različitim lokalnim populacijama u okviru metapopulacije i na taj način povećavaju sebi verovatnoću da će barem jedan deo njenih potomaka preživeti do adultnog uzrasta, pogotovu ako se kvalitet okruženja znatno mijenja tokom godina. One jedinke koje celokupni svoj reproduktivni deo života provede u isto lokalnoj populaciji rizikuje veću smrtnost svog potomstva u toku takozvanih "loših" godina pogotovu ako žive na stanštima čiji se „kvalitet“ mijenja u toku godine.

B) Variranje adaptivne vrednosti u prostoru

Jedinke koje su sklonije migraciji a koje žive u predjelima koji predstavljaju mozaik „povoljnih“ i „nepovoljnih“ fragmenata mogu povećati svoju adaptivnu vrednost ostavljajući potomstvo u različitim fragmentima. U prosjeku, adaptivna vrijednost ovakvih jedinki biće veća nego onih jedinki koji su tokom ukupnog reproduktivnog perioda života rađali i gajili potomstvo uvijek u istom fragmentu.

C) Cijena migracije

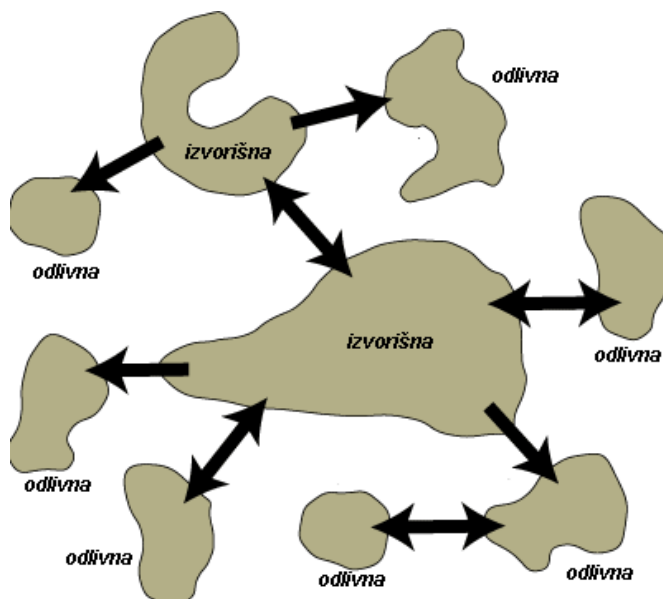
Treba imati na umu, i da migracija ima svoju „cijenu“. Migriranje je često praćeno sa većim rizikom od umiranja, usled predatorskog pritiska kao i uticaja nepovoljnih sredinskih uslova.

D) Postojanje pogodni uslova za migraciju

Migracije i disperzije brojnih vrsta, posebno beskičmenjačkih vrsta, u velikoj mjeri su zavisno o lokalnim sredinskim uslovima. Na primjer, udaljeni fragmenati staništa rijetko će biti kolonizovani, jer su za to neophodni neuobičajeno povoljni i stabilni vremenski uslovi.

Značajno je napomenuti da nijesu sve vrste koje su rasprostranjene u fragmentiranim staništima sastavljene od metapopulacija (Harrison 1994). U mnogim slučajevima, možda i većini, frekvencija kretanja između fragmenata je toliko velika da u stvari imamo jednu veliku populaciju sa beznačajnom podjelom populacije (Hunter i Gibbs 2009). To je slučaj sa

jako mobilnim vrstama, kao što su ptice. Generalno, postoje tri nivoa kretanja među fragmentima. Kada postoji visoki nivo razmjene između diskretnih fragmenata onda efektivno postoji samo jedna populacija koja zauzima sve fragmente. Kada je kretanje među fragmentima jako malo ili ga nema, onda je svaki fragment zauzet jasno odvojenom populacijom. Pri jednoj prosječnoj stopi kretanja, ovi fragmenti su zauzeti od strane metapopulacije sastavljene od više subpopulacija (Hunter i Gibbs 2009).



Slika 3. Izvorišne (source) i odlivne (sink) subpopulacije.

Neke subpopulacije su *izvorišne* (eng. source) zato što produkuju značajan broj imigranata koji se šire i na druge djelove, dok su neke subpopulacije *odlivne* (eng. sinks) zato što se ne mogu održavati bez ukupne imigracije iz drugih subpopulacija. Drugim riječima, neke subpopulacije su sačuvane od ekstinkcije zahvaljujući imigraciji iz drugih subpopulacija. Ovaj proces se zove *efekat spasavanja* (rescue effect) (Piessens i sar. 2004). U praksi je teško razdvojiti izvorišne i odlivne subpopulacije zato što je teško pratiti kretanje jedinki između subpopulacija. Štaviše, populacija koja je jedne godine izvorišna, slijedeće godine može biti odlivna, ili obrnuto, ako se sredinski uslovi (npr. dostupnost hrane) promijene.

Bez obzira na balansirajući efekat imigracije i emigracije, subpopulacije se često nasumično pojavljuju i iščezavaju. Ova pojavljivanja i iščezavanja se nazivaju *turnover*. Svako pojavljivanje je jedan događaj *kolonizacije*. Svako iščezavanje predstavlja događaj *lokalne ekstinkcije*. Ovi procesi mogu biti brzi (npr. oluja može donijeti pauke ili sjeme kojima će se kolonizovati skoro formirani pašnjak) ili prilično spori (poslije požara,

jednogodišnje biljne vrste koje su bile prisutne na pašnjaku polako će nestajati) (Hunter i Gibbs 2009). Subpopulacije koje postoje relativno dugo vrijeme često se označavaju kao *jezgro* (eng. *core subpopulation*) *subpopulacije* (Boorman i Levitt 1973). Jezgro subpopulacije su najčešće veće i predstavljaju izvor novih jedinki, dok su satelitske subpopulacije obično manje i odlivne. Postoje eksperimentalni dokazi da su male subpopulacije genetički siromašnije kao i više podložne lokalnoj ekstinkciji. Studije na leptiru *Melitaea cinxia* u Finskoj, na primjer, pokazala je da polaganje jaja, preživljavanje larvi, kao i dugovječnost adulta viša u većim subpopulacijama i da su ove karakteristike korelisane sa višim genetičkim diverzitetom (Saccheri i sar. 1998). Ali, ima dosta odstupanja od ovih uopštavanja, i ponekad imamo slučaj da su najmanje populacije u stvari najreproduktivniji i najvitalniji dio sistema (Hunter i Gibbs 2009).

Metapopulaciona dinamika

Hanski (1999) navodi tri procesa koja određuju metapopulacionu dinamiku: a) migracije, b) izumiranje lokalnih populacija i c) ustanovljavanje novih lokalnih populacija.

Migracija. Za metapopulaciju koja preživljava na račun 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 1993). Da li će neka jedinka migrirati ili ne zavisi od metapopulacionih faktora kao i od niza lokalnih faktora kao što su (a) izbjegavanje ukrštanja u srodstvu (inbriding), (b) kompeticija među braćom i sestrama, smanjuje adaptivnu vrednost i inkluzivnu adaptivnu vrednost, te favorizuje sklonost ka napuštanju matične populacije, (c) visoka gustina populacije tj. kompeticija za resurse za posledicu ima povećanje intenziteta emigracije, i (d) niske gustine populacije mogu povećati stopu emigracije jer jedinke koje ostaju u matičnoj populaciji ili imaju manju adaptivnu vrijednost usled smanjene vjerovatnoće da nađu reproduktivnog partnera ili usled povećane vjerovatnoće da se spare sa bliskim srodnikom može doći do inbridne depresije. U veoma malim populacijama kao rezultat takozvanog Allee-jev efekta imamo da ako gustina populacije opada, onda opada i stopa rasta populacije. Naime smanjenje vjerovatnoće nalaženja reproduktivnog partnera, utiče na smanjenje osnovne stope rađanja (“Allee-type behaviour”).

Izumiranje lokalnih populacija povezano je mehanizmima koji deluju na promjene veličine populacije, a djeluju u pravcu dostizanja i održavanja stacionarne raspodjele populacionih gustina. Na populaciju djeluju faktori nezavisni od gustine, tj. abiotički faktori (kao što su temperatura, padavine, prirodne katastrofe) i faktori zavisni od gustine populacije, tj. biotički faktori koji definišu dostupnost hrane i životni

prostor su među najvažnijim, a zavise od intenziteta interakcija sa predatorima, plijenom, parazitima, patogenima, kompetitorima).

Ustanovljavanje novih lokalnih populacija vezano je sa odgovorom na pitanje „Zašto bi jedinke jedne vrste naseljavale nepovoljno stanište i formirale “satelitsku” populaciju?” Za ovo može da postoji više razloga. Na primjer djelovanje intraspecijske konkurencije može da dovede do pomjeranja jedinki koje imaju nisku adaptivnu vrijednost putem aktivne migracije iz populacije koja se nalazi na kvalitetnom staništu u staništa koja su nepovoljna ali u kojima je uticaj konkurencije slabiji. Drugi način da se neki fenotipovi nađu i na nepovoljnom staništu jeste pomoću takozvane pasivne migracije - prenošenje spora, sjemenja itd putem nekog prenosioca (“vektora”), bez aktivnog biranja staništa.

Metapopulaciona organizacija okviru kompleksa vrsta velikog mrmoljka (*Triturus cristatus* superspecies), predstavljena je često sa fragmenatima vodenih staništa različitih veličina i karakteristika (npr. dubina, količina i sastav submerzne vegetacije neophodne za polaganje jaja ovih vrsta). Nijesu svi ovi fragmenti dovoljno veliki da podrže vijabilnu lokalnu populaciju, ali se i u njima nalaze jedinke mrmoljaka.

Metapopulacioni model je posebno primenljiv na jedan od najčešćih oblika degradacije ekosistema – fragmentacija staništa. Fragmentacija staništa može da redukuje izloženi ekosistem na manje, izolovane fragmente i saglasno tome da podijeli vrste koje su nekad imale jednu veliku, jedinstvenu populaciju na više manjih grupa. Ako vrste imaju sposobnost uspješne disperzije - te grupe mogu se održavati kao metapopulacije: ako ne, onda će nestajati iz ovih fragmenata staništa jedna po jedna (Templeton i sar. 1990). Fragmentacija može i dalje redukovati veličinu fragmenata i povećati distancu među njima, čineći tako subpopulacije manjim, više izolovanim, i prema tome osjetljivijim na ekstinkciju (Honnay i sar. 2005).

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

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

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

Sve u svemu, metapopulacioni koncept predstavlja koristan pristup za razumijevanje dinamike populacija u fragmentisanim predjelima, koji danas zbog ljudske aktivnosti postaju sve češći. Hanski i sar. (1996)

definisali su takozvani Levins-ov zakon: „dovoljan uslov za opstanak metapopulacije je da, nakon redukcije broja fragmenata staništa, preostali deo fragmenata prevazilazi broj praznih ali pogodnih fragmenata koji je postojao pre uništenja“.

Ovo pravilo omogućava proračun minimalnog broja pogodnih fragmenata staništa neophodnih za dugoročno preživljavanje metapopulacije.

Minimalna vijabilna veličina metapopulacije

Još jedan termin koji je našao primjenu u konzervacionoj biologiji posebno kad je riječ o zaštiti rijetkih i ugroženih vrsta je **minimalna vijabilna veličina populacije** (eng. „minimum viable population“ - MVP). Jednu od definicija MVP-a dao je Soule (1980): *minimalna vijabilna veličina predstavlja minimalan broj jedinki populacije koja ima veliku vjerovatnoću preživljavanja u okviru dužeg vremenskog perioda – konkretno, 95% vjerovatnoće da opstane u narednih 100 godina*. Još dva termina koja su u upotrebi su: (1) MVM (eng. „minimal viable metapopulation size“) tj. **minimalna vijabilna veličina metapopulacije** - minimalni broj lokalnih populacija koje međusobno komuniciraju, neophodnih za dugoročan opstanak metapopulacije, i (2) MASH (eng. „minimum amount of suitable habitats“) - minimalan broj pogodnih staništa neophodan za opstanak metapopulacije.

Za određivanje pod kojim uslovima metapopulacija može opstati 100 puta duže od trajanja njene prosječne lokalne populacije koristi se formula:

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

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

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

Na primjer. Ako imamo 50 fragmenata staništa ($H=50$), da bi metapopulacija opstala 100 puta duže od prosječne 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 $PH = 21$.

Minimalna vijabilna veličina metapopulacije prema ovome je funkcija ukupnog broja povoljnih fragmenata staništa (H) i predstavljena je kao $3(H)^{1/2}$ (Hanski 1994). Što je veći broj fragmenata staništa (H) u sistemu, mora da bude veći i neophodni minimalni broj lokalnih populacija (Q_{eq}) koji omogućava dugoročni opstanak metapopulacije.