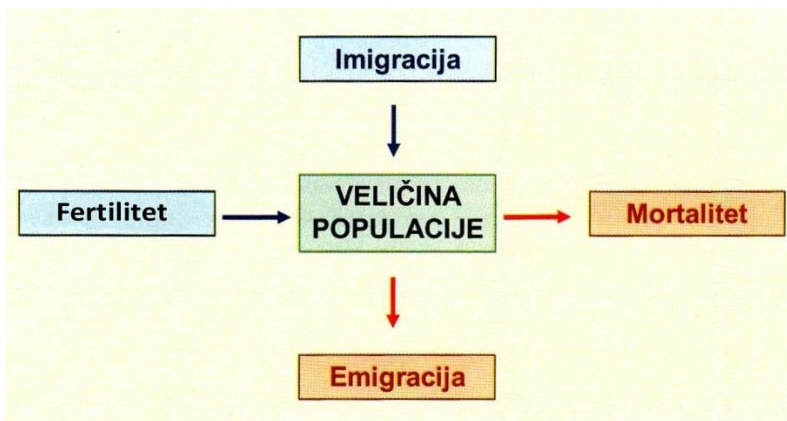


Tekst je dijelom preuzet, prilagođen i dopunjen.

Izvor: Šolić M. (2014). Ekologija populacija. Institut za oceanografiju i ribarstvo, Split

DINAMIKA POPULACIJA

Pod pojmom dinamike populacija podrazumijevamo vremenske promjene broja jedinki u populaciji. Zbog čega se broj jedinki u populaciji mijenja? Za to je odgovorno nekoliko procesa koji se zbog toga što određuju promjene u veličini populacija obično nazivaju populacijskim procesima (Sl. 1). U te procese spadaju proizvodnja novih jedinki kroz reprodukciju, što se obično naziva fertilitet, umiranje jedinki (mortalitet ili smrtnost), useljavanje ili dolazak novih jedinki u populaciju iz drugih područja i populacija (imigracija), te odlazak ili iseljavanje jedinki iz populacije u druga područja i populacije (emigracija).



Slika 1. Populacijski procesi o kojima ovisi gustoća populacije

Fertilitet i imigracija pridonose povećanju populacije, dok mortalitet i emigracija doprinose njenom smanjenju. Dakle, veličina populacije (N) u budućnosti (vremenu $t+1$) biti će jednaka broju jedinki u sadašnjem vremenu (vremenu t), uvećanom za broj novorođenih jedinki (R) i broj jedinki koje su imigrirale (I), te umanjenom za broj jedinki koje su uginule (U) i broj jedinki koje su emigrirale (E) tijekom danog vremenskog intervala:

$$N_{t+1} = N_t + R + I - U - E$$

Ako za trenutak pretpostavimo da populacija nije izložena nikakvim migracijskim kretanjima, ili pak da su imigracija i emigracija u ravnoteži (jednaki je broj jedinki imigrirao u i emigrirao iz populacije), tada će dinamika populacije biti određena fertilitetom i mortalitetom.

Fertilitet

Fertilitet je faktor rasta populacije; on označava proizvodnju novih jedinki u populaciji koje se pridodaju već postojećim jedinkama. Osnovna pretpostavka za održavanje vrsta u prirodi je mogućnost stalne zamjene uginulih jedinki u populaciji s novim potomstvom kroz proces razmnožavanja.

Kapacitet razmnožavanja je različit kod različitih vrsta. Kamenica (*Ostrea edulis*) može proizvesti tijekom sezone razmnožavanja 16-60 milijuna jaja. Mnoge ribe se također odlikuju relativno visokim kapacitetom razmnožavanja, te polažu prosječno više tisuća jaja. S druge strane kralješnjaci imaju razmjerno malu plodnost. Kitovi, na primjer, rađaju jednog mladunca i to svakih nekoliko godina. Ove razlike u plodnosti su rezultat povijesno nastalih prilagodbi na uvjete života, pogotovo vezane za mogućnost preživljavanja mladih.

Maksimalno moguća plodnost jedne vrste, koja bi se mogla ostvariti pod optimalnim uvjetima okoliša, naziva se ili biotički potencijal (reprodukcijski potencijal). Ti idealni uvjeti podrazumijevaju veliki životni prostor, neograničavajuće resurse i potpuno isključen utjecaj predatora, parazita i bolesti. Ovaj se pojam često definira kao specifična karakteristika vrste koja ima konstantnu vrijednost koja je teoretski neovisna o okolišu. Ipak, ovakva definicija potencijala razmnožavanja ima ozbiljnu zamjerku u tome što se nijedna fiziološka funkcija ne ostvaruje neovisno od okoliša, niti se može mjeriti odvojeno od vanjskih uvjeta.

Međutim, korisno je utvrditi potencijal razmnožavanja koji se ostvaruje u optimalnim uvjetima jer se prema njemu može određivati djelovanje konkretnih ekoloških uvjeta na fertilitet u danoj populaciji. Maksimalnu stopu rasta (često se obilježava s r_{\max} ili r_m), kojom u idealnim uvjetima populacija raste je vrlo teško, gotovo nemoguće odrediti, ali ju je moguće procijeniti (Tab. 1).

Tablica 1. Procjena biotičkog potencijala za neke skupine organizama (r_{\max} - maksimalna stopa rasta)

Organizmi	Biotički potencijal (r_{\max})/godišnje
Veliki sisavci	0.02 - 0.5
Mali sisavci	0.3 - 0.8
Ptice	0.05 - 1.5
Kukci	4 - 50
Alge	60 - 2000
Bakterije	3000 - 20000

S obzirom na navedeno, potencijal razmnožavanja se u okviru populacije određene vrste ostvaruje kroz fertilitet. Proizvodnja novih jedinki u populaciji može teći brže ili sporije, a izražena u jedinici vremena ona predstavlja *stopu* fertiliteta ili stopu rađanja:

Stopa fertiliteta (F) = broj novorođenih jedinki u jedinici vremena

Stopa fertiliteta se međutim može izraziti i po pojedinoj jedinki u populaciji (*per capita*) tako da se ukupni fertilitet utvrđen za cijelu populaciju podijeli s brojem jedinki u populaciji (N):

Stopa fertiliteta pojedinki = F/N

Ovako izražena stopa fertiliteta obično se izražava u postocima ili promilima.

Često se puta stopa fertiliteta izračunava samo za određenu uzrasnu kategoriju i u odnosu na ženke koje proizvode potomstvo, pa se takva stopa fertiliteta naziva specifična i ona ima veću analitičku vrijednost od globalne stope izračunate na cijelu populaciju.

Pojam fiziološkog fertiliteta (naziva se i fekunditet) predstavlja fiziološki maksimalno moguću proizvodnju novih jedinki koja se može ostvariti pod optimalnim uvjetima i zapravo se poklapa s pojmom potencijala razmnožavanja te uglavnom ima teoretsku vrijednost, kao specifična konstanta za danu populaciju. Fiziološki fertilitet treba razlikovati od ekološkog (ostvarenog) fertiliteta koji predstavlja proizvodnju novih jedinki pod danim ekološkim uvjetima i koji varira kako s veličinom populacije i njenom strukturom, tako i s promjenama ekoloških uvjeta. Maksimalni se fertilitet (fekunditet) može samo približno utvrditi i to uglavnom eksperimentalnim populacije po optimalne laboratorijske uvjete i uz odstranjivanje utjecaja ograničavajućih faktora.

Mortalitet

Mortalitet ili smrtnost je pojava suprotna fertilitetu i predstavlja negativan faktor rasta jedne populacije. Izražava se brojem uginulih jedinki populacije u funkciji vremena. Analogno stopi fertiliteta, stopa mortaliteta označava broj uginulih jedinki u populaciji u jedinici vremena. To je opća stopa mortaliteta koja ne vodi računa o starosti niti spolu uginulih jedinki. Specifična stopa mortaliteta se s druge strane odnosi na određenu uzrasnu kategoriju ili spol jedinki i ona se izražava u postocima (ili promilima) u odnosu na čitavu populaciju ili jedan njen dio. I ovdje treba razlikovati fiziološki (minimalni) mortalitet od ekološkog (ostvarenog) mortaliteta. Kako svaka jedinka nužno mora uginuti, fiziološki mortalitet predstavlja smrtnost uslijed fiziološke starosti koja se manifestira samo pod optimalnim uvjetima života u odsustvu ograničavajućih faktora. On za danu populaciju predstavlja specifičnu konstantu. To nije slučaj s ekološkim mortalitetom koji se ostvaruje pod danim ekološkim uvjetima i varira ovisno o njihovim promjenama. Kao i fiziološki fertilitet, i fiziološki mortalitet može se samo približno utvrditi. Njime je utvrđena fiziološka dužina života jedinke određene vrste, koja se u populaciji homogenog genetičkog sastava ostvaruje pod optimalnim uvjetima i koju treba razlikovati od ekološke dužine života, ostvarene pod danim ekološkim uvjetima.

Za dinamiku populacije je prosječno ostvarena dužina života od posebnog značaja. Ona je uvjetovana stopom preživljavanja jedinki u populaciji, a ta stopa varira u ovisnosti o uzrastu jedinki, jer se smrtnost mijenja sa starošću.

Mortalitet je faktor koji općenito daleko više varira i daleko više ovisi o promjenama vanjskog okoliša nego fertilitet, što mu daje poseban značaj u dinamici populacija.

Jedan od uobičajenih načina prikazivanja mortaliteta u prirodnim populacijama su postotni gubici utvrđeni za pojedine razvojne stadije (jaja, ličinke, odrasli itd.), odnosno za pojedine uzrasne kategorije koje ulaze u sastav populacije, i to posebno za različite faktore smrtnosti. Međutim, ti postoci vrijede samo za određenu uzrasnu kategoriju, a ne i za populaciju u cjelini. Ukupni se mortalitet mora prikazati u odnosu na početnu veličinu populacije čiji se mortalitet analizira. Postotak smrtnosti za određeni razvojni stadij se ne odnosi na početnu populaciju, nego na njen preživjeli dio nakon djelovanja prethodnog faktora smrtnosti. Na primjer, 50%-tna smrtnost na stupnju jaja neke ribe i 50%-tna smrtnost na stupnju ličinke nikako ne znači da je ukupna smrtnost 100% za čitavu populaciju. Naime 50%-tna smrtnost na stupnju ličinke se odnosi samo na dio populacije koji je preostao (preživio stupan jaja), što stvarno čini svega 25% u odnosu na početnu populaciju, odnosno svega 75% ukupne smrtnosti. To je razlog što je Thompson (1928) postotak smrtnosti na samo jednom stupnju razvoja nazvao prividna smrtnost, dok je postotak prikazan u odnosu na početnu veličinu populacije nazvao stvarna smrtnost. Razlike između prividne i stvarne smrtnosti mogu biti vrlo velike. Zbog toga je za procjenu

djelovanja jednog faktora smrtnosti važniji njegov udio u stvarnoj smrtnosti, nego u prividnoj smrtnosti. Od visine realnog mortaliteta ovisi je li jedna populacija brojčano raste ili opada iz generacije u generaciju. Teoretski, populacija ostaje stabilna ukoliko je ukupni mortalitet jednak fertilitetu. To je na primjer ostvareno ako u slučaju fertiliteta od 100 jedinki po ženki na životu ostanu svega dva potomka (zamjenjuju roditelje), što znači da je mortalitet iznosio 98%.

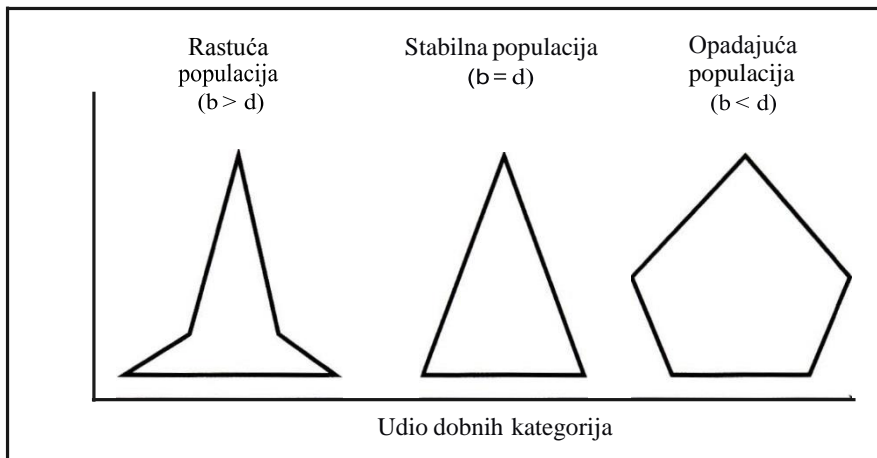
Za dinamiku populacije su od velike važnosti upravo promjene broja jedinki iz generacije u generaciju. Te su promjene uvjetovane variranjem ukupnog mortaliteta tijekom sukcesivnih generacija. To se variranje i njegov značaj za kretanje veličine populacije može procijeniti preko različitih indeksa kao što je odnos mortaliteta i preživljavanja (M/P). Treba naglasiti da čak i mala variranja pri visokom ukupnom mortalitetu mogu imati značajne posljedice za kretanje populacije. Na primjer, ako u populaciji čiji fertilitet u svakoj generaciji iznosi 200 jaja po ženki, ukupni mortalitet poraste sa 70% u jednoj na 71% u sljedećoj generaciji indeks kretanja populacije će se vrlo malo promijeniti. Međutim, ako mortalitet poraste sa 98% na 99%, populacija će se brojčano smanjiti na polovicu. Dakle, relativni značaj jednog faktora mortaliteta za kretanje populacije ovisi o razini ukupnog mortaliteta na kojoj taj faktor djeluje.

DOBNA (UZRASNA, STAROSNA) STRUKTURA POPULACIJE

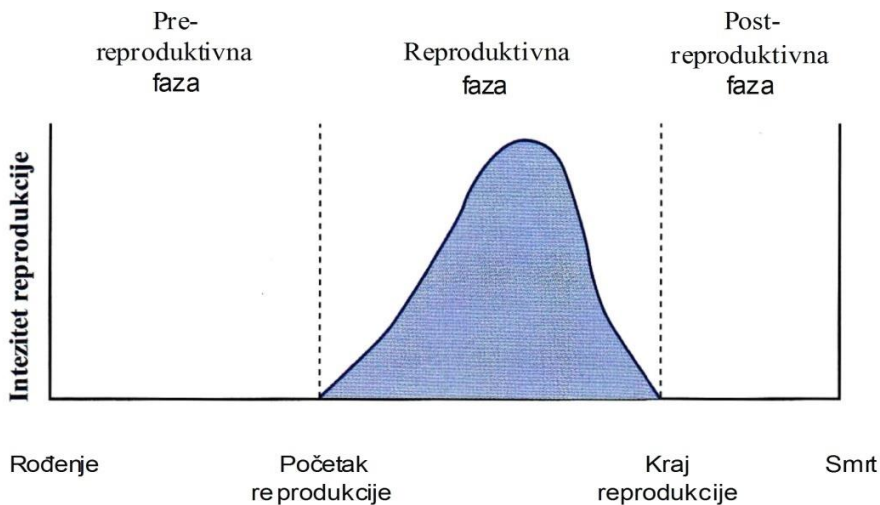
Dobne kategorije

Dobna struktura populacije je rezultat brojčanog odnosa dobnih kategorija koje ulaze u sastav populacije. Ona je usko povezana s kretanjima fertiliteta i mortaliteta. Reproductivna je sposobnost u pravilu vezana za određene dobne kategorije, dok mortalitet jako varira sa starošću jedinki. To je razlog što je dobna struktura populacije u danom trenutku pokazatelj pravca njenog kretanja. U pravilu, brojčana dominacija mladih jedinki ukazuje na brzi tempo rasta populacije; više ili manje ravnomjeran raspored uzrasnih kategorija karakterizira populaciju u stabilnom stanju; dok je dominacija starijih jedinki znak da je populacija u opadanju (Sl. 2).

Moguće je razlikovati tri osnovne ekološke kategorije dobnih kategorija (faza): (1) pre-reproduktivna, (2) reproduktivna i (3) post-reproduktivna (Sl. 3). Prva obuhvaća jedinke u fazi razvoja, od oplođenog jaja do spolne zrelosti i unutar ove faze je moguće kod pojedinih vrsta razlikovati više posebnih stadija (oplođeno jaje, ličinka, post-ličinka itd.). Reproductivna faza obuhvaća period spolne zrelosti sve dok traje sposobnost reprodukcije. Nakon nje nastupa post-reproduktivna faza u kojoj jedinka više nema sposobnost reprodukcije i koja traje sve do smrti.



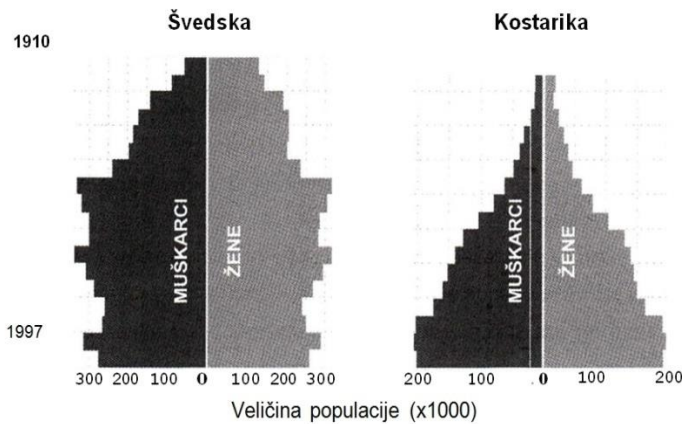
Slika 2. Rast populacije ovisi o udjelu dobnih kategorija u populaciji (b = rođeni; d = umrli)



Slika 3. Tri razdoblja u životu jedinke s obzirom na reproduktivnu aktivnost

Trajanje uzrasnih kategorija vrlo je različito kod pojedinih vrsta. Kod nekih kukaca pre-reproduktivna faza traje relativno dugo, često više godina, dok reproduktivna faza traje nekoliko dana, ponekad svega nekoliko sati, a post-reproduktivna faza uopće ne postoji jer jedinke prilikom parenja, odnosno polaganja jaja, ugibaju. Kod čovjeka su s druge strane sve tri faze manje-više podjednako trajanja. Relativno trajanje pojedinih uzrasnih kategorija određuje uzrasnu strukturu populacije. Kod vrsta čije jedinke uobičajeno žive više godina i razmnožavaju se samo jednom u životu (npr. vodeni kukci iz reda Ephemeroptera), populacija je pretežno sastavljena od spolno nezrelih jedinki, dakle jedinki iz pred-reproduktivne faze. Kod vrsta čiji se životni ciklus odigrava tijekom jedne godine (npr. jednogodišnje biljke), populacija se u sezoni razmnožavanja sastoji gotovo isključivo od spolno zrelih jedinki. Konačno, kod vrsta čije su se odrasle jedinke sposobne razmnožavati tijekom više godina, uzrasna će struktura populacije biti znatno složenija i obuhvati će različite stare jedinke iz sve tri faze. Struktura populacije će isto tako biti vrlo složena kod vrsta čije spolno zrele jedinke žive više godina, a razmnožavaju se više puta tijekom jedne godine (npr. mnogi glodavci), tako da populacija obuhvaća jedinke koje pripadaju različitim generacijama.

Osnovni se tipovi uzrasne strukture populacije mogu shematski prikazati pomoću uzrasnih piramida, u kojima je grafički (širina piramide) prikazana zastupljenost pojedinih uzrasnih kategorija (Sl. 4).



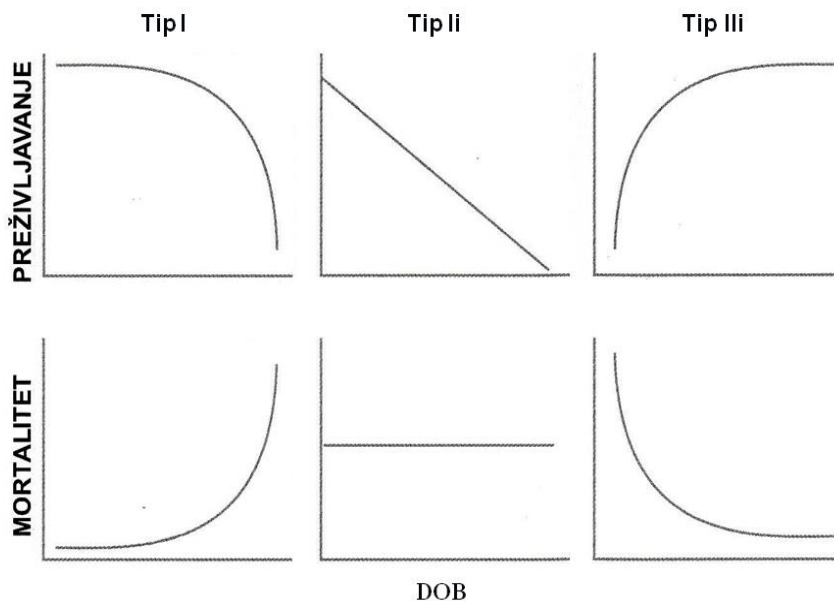
Slika 4. Uzrasna piramida za stanovništvo švedske (populacija koja stagnira ili opada) i Kostarike u razdoblju od 1910. do 1997. (brzi rast populacije) (Prema: Keyfitz i Flieger, 1968)

Uzrasna struktura populacije nije fiksna kategorija već varira u funkciji vremena. Već sama periodičnost u razmnožavanju i smrtnosti povlači za sobom vremenske promjene uzrasne strukture. Promjene su više uočljive kod vrste s kratkim trajanjem individualnog života, kao što je slučaj kod vinske mušice (*Drosophila*), čije prosječno trajanje života iznosi oko mjesec

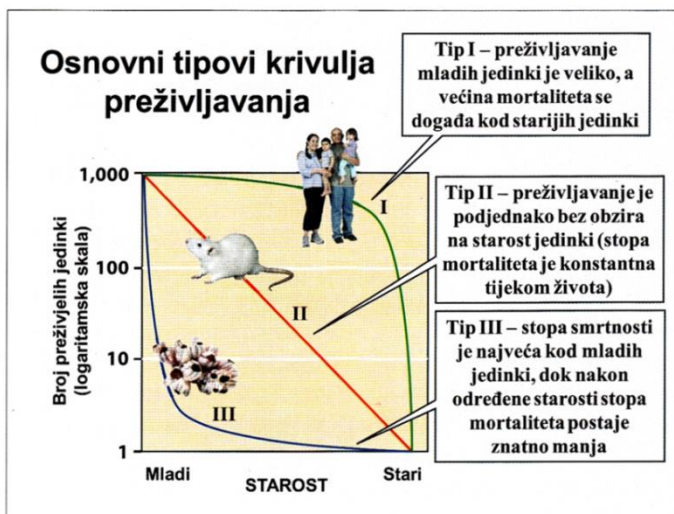
dana. Na uzrasnu strukturu populacije mogu značajno utjecati uvjeti u okolišu. Hladnoća ili oskudica hrane mogu značajno povećati mortalitet novorođenog potomstva čime će se te godine smanjiti postotak mladih jedinki u populaciji.

Krivulje preživljavanja

Vidjeli smo da stope fertiliteta i smrtnosti (odnosno preživljavanja) variraju s uzrastom, dakle, ovisne su o uzrasnoj strukturi populacije. Ovu je ovisnost moguće prikazati krivuljama preživljavanja (odnosno smrtnosti). Moguće je razlikovati tri osnovna tipa krivulja (Deevey, 1947) (Sl. 5).



Slika 5. Tri temeljna tipa krivulja preživljavanja i mortaliteta (smrtnosti)



Slika 6. Tipovi krivulja preživljavanja

Krivulja ima konveksan izgled (Sl. 6) i predstavlja slučaj kada je stopa smrtnosti relativno niska tijekom većeg dijela života (u ranoj i srednjoj dobi), da bi se naglo povećala u starijoj dobi, dakle u starosti stopa preživljavanja naglo opada. Ljudska je populacija dobar primjer za ovaj tip preživljavanja, a slična je situacija i kod drugih velikih sisavaca u povoljnim uvjetima. Još drastičniji primjer za ovaj tip krivulje predstavlja populacija vinske mušice (*Drosophila*) koja je izložena gladovanju u laboratorijskim uvjetima. Naime, čitava populacija je rođena u isto vrijeme i pokazuje gotovo zanemarivu smrtnost sve do određene starosti kada vrlo naglo umire gotovo čitava populacija u vrlo kratkom periodu. Drastičan su primjer i jednogodišnje biljke koje sve umiru nakon jedne godine života (neposredno nakon reprodukcije). Ovakav se tip krivulje najviše približava teoretskoj fiziološkoj krivulji, kada smrtnost nastupa tek u dubokoj starosti iz fizioloških razloga. Kod mnogih životinjskih populacija, krivulja preživljavanja ima konveksan izgled i leži između krivulja I i II.

Krivulja II je zapravo pravac koji se proteže dijagonalno (slika 6), a odgovara slučajevima kada je stopa smrtnosti, odnosno preživljavanja više ili manje konstantna u svim uzrasnim kategorijama, od rođenja do starosti (Sl. 6). Ovakav je tip preživljavanja poznat kod hidre, puža golača (*Agriolimax agrestis*), te nekih ptica, glodavaca i višegodišnjih biljaka.

Krivulja III ima konkavan izgled i odgovara slučajevima kada je smrtnost visoka u mlađim uzrasnim kategorijama, nakon čega stopa smrtnosti naglo opada i zadržava nisku razinu sve do najstarijih dobnih kategorija, dakle do kraja života (Sl. 6). Ovaj tip krivulje karakterističan je za

sve vrste organizama koje produciraju veliki broj jaja i potomaka koji prolaze kroz metamorfozu (ličinke i post-ličinke), od kojih mali broj preživljava. Kod onih koji prežive taj osjetljivi stadij, stopa smrtnosti se značajno smanjuje. Primjer za ovaj tip krivulje preživljavanja predstavljaju mnoge vrste školjkaša (npr. kamenica kod koje je smrtnost na stupnju planktonske ličinke vrlo velika, a znatno se smanjuje kada se ličinka pričvrsti za podlogu i metamorfizira u malenu odraslu kamenicu), ali i drugih morskih beskralježnjaka, te riba kod kojih je smrtnost velika u stadijima ličinke i post-ličinke, a smanjuje se kad riba odraste. Vjerojatno je da krivulja preživljavanja kod velikog broja vrsta ima umjereno konkavan izgled i leži između tipova II i III.

Krivulje preživljavanja prirodnih populacija pružaju mogućnost uočavanja kritičnih perioda ili faza životnog ciklusa organizama u pojedinim populacijama.

Smrt prije rađanja

Većina krivulja preživljavanja pokazuje promjene u broju jedinki nakon njihovog rođenja. Tom se prilikom propušta jedan stadij u životu jedinki tijekom kojega se može događati vrlo značajan mortalitet. Život jedinke započinje formiranjem zigote, a kod sisavaca i sjemenjača, može doći do kompeticije između embrija u razvitku za ograničavajuće majčine resurse. Oni embriji koji iz tog natjecanja izlaze kao gubitnici bivaju resorbirani od strane majke ili jednostavno odbačeni. Vrlo je malo podataka o razmjerima ove smrtnosti. Wiens (1984) navodi da ona iznosi oko 15% za jednogodišnje i 50% za višegodišnje biljke. Kod ljudi svega oko 31% zigota preživi do rođenja (Biggers, 1981).

Uzrasne piramide ponekad nisu najprikladnije za prikaz kretanja veličine populacije

Za neke organizme, dobne kategorije ne moraju biti najbolja varijabla na kojoj bi trebalo temeljiti veličinu populacije:

Razvojni stadiji kod kukaca

Razvojni stadiji (jaja, ličinke, pupe, odrasle jedinke) kod nekih kukaca mogu biti puno važnija varijabla u konstrukciji kretanja veličine populacije od dobni skupina.

Veličina kod riba

Kod većine riba dobna struktura populacije se može procijeniti analizom tjelesne veličine organizama, budući je veličina u korelaciji sa starošću. Na taj se način jedinke svrstavaju u dobne skupine na temelju dužine ili težine tijela (ova se metoda koristi kod komercijalno važnih vrsta).



RAST POPULACIJA

NEOGRANIČENI I OGRANIČENI (REGULIRANI) RAST POPULACIJA

Dva su temeljna pristupa u modeliranju populacijskog rasta. Jedan model pretpostavlja neograničeni, a drugi ograničeni ili regulirani rast. Kakav će tip rasta populacija pokazivati presudno ovisi o tome je li rast reguliran faktorima koji ovise o gustoći populacije ili to nije slučaj. Naime, postoje dva tipa faktora koji mogu utjecati na rast populacija:

1. Faktori koji nisu ovisni o gustoći (povećanjem gustoće populacije utjecaj ovih faktora se ne mijenja, tj. on ostaje konstantan). U ove faktore spadaju različiti abiotički faktori kao što su klimatski faktori, edafski faktori, atmosfersko vrijeme, te različite prirodne katastrofe (npr. poplave, požari, potresi, vulkanske erupcije itd.). Na primjer utjecaj vulkanske erupcije neće biti snažniji na populaciju zato što je ona gušća, već će biti jednak neovisno o njenoj gustoći.

2. Faktori koji su ovisni o gustoći (kako populacija raste njihov se utjecaj povećava). U ove faktore spadaju kompeticija, predatorstvo, parazitizam, migracijska kretanja. Na primjer, jasno je da će utjecaj kompeticije ili parazitizma biti snažniji što je populacija gušća.

NEOGRANIČENI RAST POPULACIJE ILI RAST KOJI NIJE OVISAN O GUSTOĆI POPULACIJE

Pod pojmom neograničenog rasta populacije podrazumijevamo rast populacije koji nije ograničen hranom, prostorom niti bilo kojim drugim resursom. Drugačije rečeno, to je rast (pri čemu pod rastom podrazumijevamo individualne stope rađanja i umiranja) koji nije ovisan o gustoći populacije. Dakle, to što populacija postaje sve brojnija ne utječe na brzinu njenog rasta te ona i dalje raste konstantnom stopom. Međutim, stope rađanja i umiranja u populaciji proporcionalne su broju jedinki prisutnih u populaciji. Drugim riječima, što je populacija brojnija u njoj će biti više rađanja i umiranja, ali stopa kojom populacija raste neće biti ovisna o njenoj veličini. Ovakav se rast naziva **eksponencijalnim**.

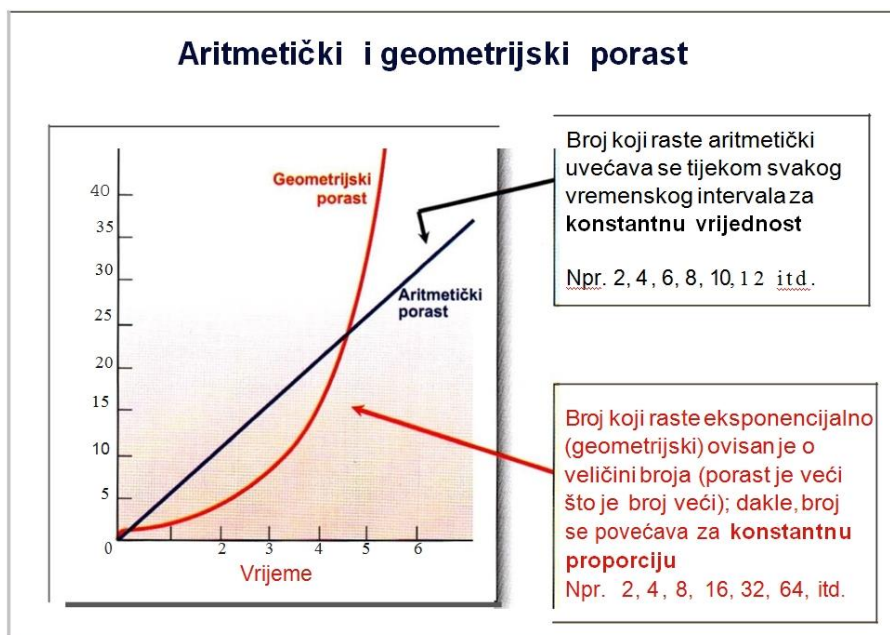
Veliki kapacitet populacija za rastom se može dobro ilustrirati ljudskom populacijom koja se otprilike za svakih 25 godina udvostruči. Engleski ekonomist Thomas Malthus je bio prvi koji još krajem 18. stoljeća uočio moguće probleme nekontroliranog rasta ljudske populacije, tvrdeći da populacija, ako je nekontrolirana, raste geometrijskom progresijom (dakle eksponencijalno), dok se proizvodnja hrane i drugih resursa povećava tek aritmetičkom progresijom. Pored toga, Malthus je shvatio da je eksponencijalni rast najvažnije svojstvo rasta populacije što je

predstavljalo osnovu za iznalaženje matematičkih modela za projekciju rasta populacija u vremenu. Broj koji raste aritmetički se uvećava za konstantnu vrijednost za svaki vremenski interval neovisno o tome koliki je broj (Sl. 7). Nasuprot tome, geometrijski (eksponencijalni) rast ovisan je o veličini broja (akumuliranom broju). Što je populacija brojnija to brže raste, zbog toga što porast broja ovisi o reprodukciji jedinki. Dakle, karakteristika geometrijskog rasta je da se broj uvijek uvećava za konstantnu proporciju (Sl. 7).

Ne postoji populacija koja raste aritmetički, a ako bi je pokušali teoretski zamisliti onda bi to bila populacija u kojoj bi se samo jedna ženka reproducirala i u svakom bi se reproduktivnom periodu stvorio isti broj novih jedinki.

Pretpostavke za eksponencijalni rast su sljedeće:

1. Neograničen, konstantan i povoljan okoliš (tj. populacijska stopa rasta ostaje konstantna)
2. Dobno-specifične stope rađanja i umiranja ostaju konstantne (tj. populacija ima stabilnu dobnu strukturu)



Slika 7. Aritmetičko i geometrijsko povećanje broja

VREMENSKI KONTINUIRANI EKSPONENCIJALNI RAST POPULACIJE

Ukoliko unesemo neku vrstu u novo, za nju povoljno stanište, njena će se populacija najvjerojatnije brzo povećati. Pretpostavimo da se radi o vrsti koja ima jednu generaciju godišnje. Mnogi kukci se razmnožavaju jednom godišnje, a prezimljavaju ili u stadiju otpornih zimskih jaja ili kukuljice. Zamislimo li da svaka ženka u populaciji producira dva jaja (mlada) i zatim ugiba, svakom generacijom ta bi se populacija povećala za faktor 2. Ovaj faktor zovemo stopa rasta populacije R_0 :

$$(R_0) - N_t = R_0 N_t$$

Međutim mnoge vrste nemaju točno odvojene generacije već se razmnožavaju kontinuirano, više puta tijekom godine. Stopa rasta populacije u tome slučaju je prosječan broj rođenih (b) i umrlih (d) po jedinici u nekom vremenu t . takva se stopa naziva intrinistička stopa rasta (r).

$$r = b_0 - d_0$$

Ako umjesto stope rasta (R_0), upotrijebimo intrinističku stopu rasta (r), možemo pomoću diferencijalne jednačbe prikazati rast populacije u određenom vremenu:

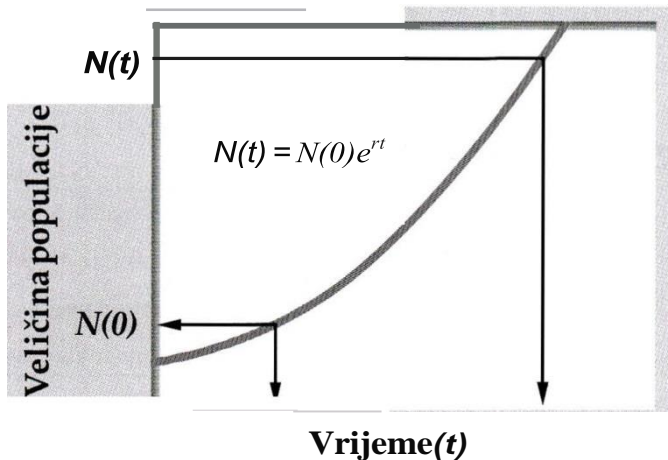
$$dN/dt = rN$$

Ako istu jednačbu prikažemo u integralnoj formi, kontinuirani eksponencijalni rast populacije odvija se prema jednačbi:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

gdje je N_t broj jedinki u populaciji nakon t jedinica vremena; N_0 je početna veličina populacije (u vremenu $t = 0$); e je baza prirodnog logaritma koja iznosi oko 2.72, dok je r intrinistička stopa rasta. Izraz e^r je faktor za koji populacija naraste tijekom svake jedinice vremena. Dakle kada je $t=1$, $N_t = N_0 e^r$

Eksponencijalni rast može se prikazati kontinuiranom krivuljom rasta populacije čiji je nagib u direktnoj relaciji s veličinom populacije (Sl. 12).



Slika 12. Krivulja kontinuiranog eksponencijalnog rasta za populaciju koja raste trenutačnom stopom rasta r u vremenskom intervalu od 0 do t . Za vrijeme tog razdoblja broj jedinki u populaciji poraste od N_0 do N_t .

Prirodne populacije rastu eksponencijalno ali se to događa samo kratkotrajno, jer je eksponencijalni rast tako brz da populacije ne mogu na taj način rasti dugo vremena.

To naravno ne znači da ne postoje određene situacije kada se eksponencijalni rast u prirodnim uvjetima može događati i kroz duže vremensko razdoblje (Prilog 1).

Prilog 1

Situacije u prirodi kada je moguć eksponencijalni rast kroz relativno duže razdoblje

- > Kada populacije prirodno ili uz pomoć čovjeka koloniziraju novo i za njih povoljno područje.
- > Kada su populacije bile snažno ograničavane u rastu uslijed ljudskih aktivnosti, a onda su te aktivnosti prestale.
- > Kada su populacije prirodno podložne velikim fluktuacijama i nalaze se u onoj fazi kada od niske gustoće rastu prema nosivom kapacitetu okoliša.

Eksponecijalni rast u prirodnim uvjetima

Eksponecijalni rast se u prirodi u pravilu ne događa često i traje kratko. Ipak, ima dovoljno primjera koji to dokumentiraju.

Eksponecijalni rast se često događa kada se populacija unese u novo područje s pogodnim uvjetima okoliša. Dva mužjaka i 6 ženki fazana puštenih na zaštićeno područje su stvorili populaciju od 1325 jedinki u periodu od 5 godina (Einarsen, 1942, 1945). Ovaj porast fazana za 166 puta predstavlja 180%-tnu godišnju stopu rasta ($A. = 2.80$).

Kada su ovce uvedene na Tasmaniju, populacija je porasla od manje od 200.000 ovaca u 1820. godini do preko 2 milijuna u 1850. godini (Davidson, 1938). Porast za 10 puta u 30 godina ekvivalentan je godišnjoj stopi rasta od 8% ($A. = 1.08$).

Slonovski tuljan koji je tijekom 19. stoljeća bio gotovo potpuno istrijebljen povećao je populaciju od 20 jedinki u 1890. godini na 30.000 u 1970. godini ($A. = 1.096$) (Bonnell and Selander, 1974). Ipak, u prirodnim populacijama veličina populacije fluktuirala oko neke ravnotežne vrijednosti i tipične vrijednosti individualnih (*per capita*) stopa rasta su u pravilu vrlo male. U laboratoriju, vrijednosti r ili A . pokazuju u pravilu brz populacijski rast, dok je u prirodnim populacijama r gotovo uvijek u blizini nule, a A . u blizini 1.

Dakle, populacije u prirodi uglavnom ne pokazuju takve vrijednosti stope rasta koje bi vodile k eksploziji populacija ili pak brzom nestanku populacija.

Model eksponecijalnog rasta ima veliku praktičnu primjenu (Prilog 2).

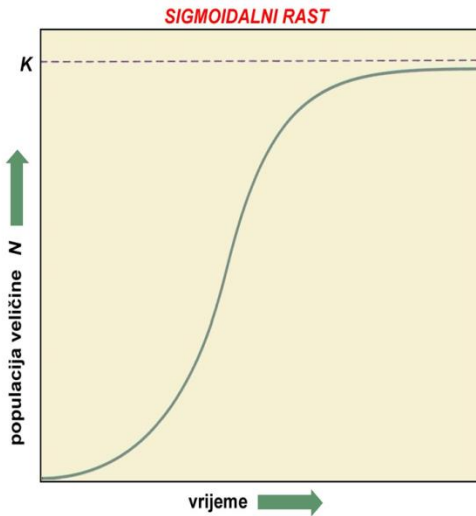
Prilog 2

PRIMJENA EKSPONENCIJALNOG MODELA RASTA

- > Mikrobiologija (rast bakterija)
- > Konzervacijska biologija (upravljanje ugroženim populacijama)
- > Uzgoj organizama (prognoza priroda)
- > Karantene biljaka i kukaca (rast unešenih vrsta)
- > Ribarstvo (prognoze dinamike ribljih populacija)

LOGISTIČKI RAST POPULACIJE

U prirodnim populacijama nakon određenog vremena eksponencijalni rast završava jer daljnji rast određuju čimbenici koji ovise o gustoći populacije. Takav ograničeni (regulirani) rast populacije naziva se **logistički (sigmoidalni) rast** (sl. 13), a uzrokovan je ograničenošću resursa na staništu. Karakterizira ga tzv. kapacitet okoliša (K) koji označava maksimalnu veličinu populacije koju stanište sa svojim resursima može prihvatiti.



Slika 13. Krivulja sigmoidalnog (logističkog) rasta populacije

Jednadžba sigmoidalnog rasta:

$$dN/dt = rN(K - N)/K$$

r - intrinistička stopa rasta

K – kapacitet okoliša

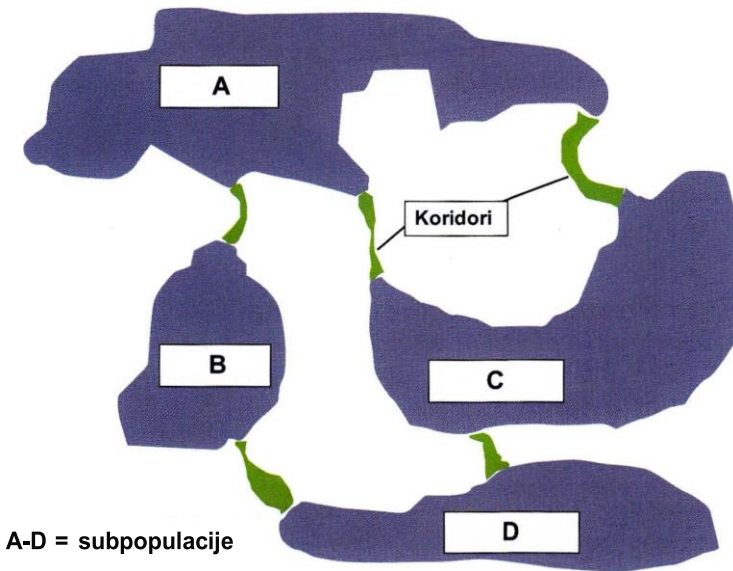
FLUKTUACIJE VELIČINE POPULACIJA

Veličina populacije dinamička je kategorija koja se nalazi u stalnom kretanju prema ravnoteži koja je određena uvjetima u okolišu. U prirodi se uvjeti u okolišu neprestano mijenjaju pa se prema tome mijenja i veličina populacije, koja u danim uvjetima teži dosegnuti kapacitet okoliša (K). Populacijske fluktuacije se mogu shvatiti kao rezultat promjena u njihovim stopama rađanja i umiranja, kao posljedice promjena u okolišu.

Promjene vrijednosti nosivog kapaciteta okoliša dovode populaciju izvan ravnoteže. Prema tome, može se kazati da se populacije nalaze u stalnom procesu vraćanja na vrijednost K ili pak u procesu stalnog dostizanja vrijednosti K koja neprekidno varira. Promjene nosivog kapaciteta okoliša (vrijednosti K) mogu biti periodičke (najčešće su vezane za pravilne cikličke izmjene uvjeta u okolišu kao što su lunarni, dnevni ili sezonski ciklusi) ili pak mogu biti nepravilne i nepredvidljive, dakle slučajne. Mnogi su događaji u prirodi kao što su tektonski poremećaji, podmorske erupcije, različiti meteorološki fenomeni itd. javljaju nepravilno, možda čak i slučajno.

METAPOPULACIJA

Pod pojmom metapopulacije podrazumijevamo populaciju koja se sastoji od niza manjih dijelova (subpopulacija; lokalnih populacija) između kojih postoji ograničeni protok jedinki (gena) putem migracija (Sl. 14). To znači da će reproduktivska aktivnost (protok gena) biti veća između jedinki unutar subpopulacija nego između subpopulacija. S obzirom da između subpopulacija postoji određeni stupanj izoliranosti, svaka od subpopulacija ima djelomično neovisnu dinamiku, pa se dinamika metapopulacije može promatrati kao suma dinamika njenih subpopulacija.



Slika 14. Shematski prikaz metapopulacije

Dinamika metapopulacija uključuje nestanak subpopulacija (dakle dijelova metapopulacije koji naseljavaju pojedine dijelove pogodnog staništa}, te ponovnu rekolonizaciju tih dijelova staništa od strane jedinki iz susjednih subpopulacija (susjednih dijelova staništa). Koncept metapopulacije u ekologiju je uveo Levins (1971) i danas ima najveću praktičnu primjenu u konzervacijskoj biologiji, jer zbog različitih antropogenih utjecaja i fragmentacije staništa (izgradnjom autocesta, prokopavanjem kanala) pojedina subpopulacija može biti trajno izolirana te joj prijete izumiranje zbog genetskog rizika malih populacija. Kod metapopulacija trebamo razlikovati lokalni nestanak (nestanak jedne subpopulacije u metapopulaciji) od regionalnog ili totalnog izumiranja (nestanak cijele metapopulacije).

REPRODUKTIVNE STRATEGIJE

Koncept r- i K-selekcije

Veličina populacija regulirana je kako faktorima ovisnim o gustoći, tako i faktorima neovisnim o gustoći, tako da organizmi različitih vrsta mogu slijediti i različite strategije vezane za preživljavanje i reprodukciju. Pod pojmom r-selekcioniranih jedinki (jedinki koje se koriste r-strategijom) podrazumijevaju se jedinke kod kojih je favorizirana brza reprodukcija (imaju visoku stopu rasta r). S druge su strane K-selekcionirane jedinke (jedinke koje koriste K-strategiju), koje čine veliki proporcionalni udio u populaciji čija se veličina održava na razini nosivog kapaciteta (K).

Koncept r i K selekcije originalno su postavili MacArthur (1962) odnosno MacArthur i Wilson (1967), a razvili su ga na temelju opaženog kontrasta između jedinki koje su uspješnije u brzom kolonizaciji novih, relativno nenastanjenih otoka (r -vrste), i vrsta koje su bile uspješne u održavanju svojih populacija na otocima koje su jednom kolonizirale i tamo se razmnožile (K -vrste). Pri tome se oznake r i K odnose se na parametre logističke jednadžbe.

Pod pojmom r-selekcioniranih jedinki (jedinki koje se koriste r-strategijom) podrazumijevaju se jedinke kod kojih je favorizirana brza reprodukcija (imaju visoku stopu rasta r). S druge su strane K-selekcionirane jedinke (jedinke koje koriste K-strategiju) favorizirane da čine veliki proporcionalni udio u populaciji čija se veličina održava na razini nosivog kapaciteta (K). Osnovne značajke r i k selekcije prikazane su u tablici 1.

Tablica 1. Osnovne značajke r- i K-selekcioniranih vrsta

r-selekcionirane vrste	K-selekcionirane vrste
1. Organizmi manjih dimenzija	1. Organizmi većih dimenzija
2. Populacije prvenstveno regulirane faktorima neovisnim o gustoći	2. Populacije prvenstveno regulirane faktorima ovisnim o gustoći
3. Populacije rastu po eksponencijalnom modelu	3. Populacije rastu po logističkom modelu
4. Ukoliko nema poremećaja, populacije rastu iznad kapaciteta okoliša i potom doživljavaju nagli pad (Dakle, veličina populacije je varijabilna i ispod nosivog kapaciteta)	4. Ukoliko nema poremećaja, populacija ima konstantnu veličinu koja je blizu nosivog kapaciteta (Dakle, veličina populacije je konstantna i blizu nosivog kapaciteta)
5. Oportunistički tip vrsta	5. Ravnotežni tip vrsta
6. Veliki broj potomaka (veliko ulaganje u reprodukciju)	6. Mali broj potomaka (malo ulaganje u reprodukciju)
7. Mala roditeljska briga	7. Velika roditeljska briga
8. Potomci malih dimenzija	8. Potomci velikih dimenzija
9. Brzo dostizanje spolne zrelosti	9. Sporo dostizanje spolne zrelosti
10. Često jedna reprodukcija tijekom životnog vijeka	10. Višekратно razmnožavanje tijekom životnog vijeka
11. Kraći životni vijek	11. Duži životni vijek
12. Krivulja preživljavanja slična tipu III (malo ulaganje u preživljavanje)	12. Krivulja preživljavanja slična tipu I (veliko ulaganje u preživljavanje)
13. Mortalitet varijabilan i nepredvidljiv	13. Mortalitet konstantan i predvidljiv
14. Prilagođeni za invaziju (kolonizaciju) novih područja (visoka produktivnost)	14. Prilagođeni za kompeticiju i uspjeh u uvjetima ograničenih resursa (visoka efikasnost)
15. Kompeticija je varijabilna i slaba	15. Kompeticija je obično jaka
16. Populacije žive u staništima s niskom cijenom reprodukcije i u kojima potomci nisu osjetljivi na veličinu	16. Populacije žive u staništima s visokom cijenom reprodukcije i u kojima su potomci osjetljivi na veličinu