

Krajobrazna heterogenost i njen utjecaj na bioraznolikost

Šašić, Paula

Undergraduate thesis / Završni rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:809006>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-12**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Paula Šašić

Krajobrazna heterogenost i njen utjecaj na bioraznolikost
Završni rad

Mentorica: doc. dr. sc. Andreja Brigić

Zagreb, 2021.

Ovaj rad je izrađen u laboratoriju za Ekologiju životinja i zoogeografiju na Zoologijskom zavodu Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, pod voditeljstvom doc. dr. sc. Andreje Brigić.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
2. ŠTO JE KRAJOBRAZNA HETEROGENOST	1
2.1. Definicije i sinonimi.....	1
2.2. Komponente i tipovi krajobrazne heterogenosti	3
3. UZROCI KRAJOBRAZNE HETEROGENOSTI	4
3.1. Okolišne varijacije.....	5
3.2. Procesi unutar zajednica i populacija	5
3.3. Poremećaji.....	5
4. ORGANIZACIJA HETEROGENOG KRAJOBRAZA.....	7
4.1. Stanište-matriks paradigma.....	7
4.2. Interakcije između fragmenata.....	9
4.3. Sustavi izvor-izljev (engl. <i>source-sink</i>).....	10
5. UTJECAJ KRAJOBRAZNE HETEROGENOSTI NA BIORAZNOLIKOST.....	10
5.1. Pozitivni utjecaj na ukupnu bioraznolikost.....	11
5.2. Negativni i unimodalni utjecaji na ukupnu bioraznolikost.....	12
5.3. Generalisti i specijalisti	15
5.4. Fragmentacija.....	15
6. ZAKLJUČAK	17
LITERATURA	19
7. SAŽETAK	23
8. SUMMARY	23

1. UVOD

Krajobrazna heterogenost jedan je od glavnih čimbenika koji utječu na raznolikost i bogatstvo vrsta, ekološke procese i druga svojstva ekosustava (Stein i sur., 2014). U jeku klimatskih promjena i antropogenih modifikacija svijeta oko nas, razumijevanje procesa i odnosa koji stoje iza bioraznolikosti od ključne je važnosti za pravilno upravljanje krajolikom i zaštitu odgovarajućih područja s ciljem što manjeg gubitka vrsta (Turner, 2010).

Proučavanjem odnosa krajobrazne heterogenosti i bioraznolikosti bavi se krajobrazna ekologija – znanstvena subdisciplina čiji je intenzivniji razvoj započeo tek 80-ih godina prošlog stoljeća, napretkom računalne tehnologije, geografskih informacijskih sustava te uporabe satelita u daljinskom istraživanju i kartiranju prostora. Međunarodno društvo za krajobraznu ekologiju osnovano je 1982., a 1986. godine Richard T. Foreman i Michel Godron objavili su knjigu *Krajobrazna ekologija*, temeljni tekst ove ekološke poddiscipline, u kojoj su definirali njena načela i značenje (Clark, 2010). Zato nije iznenađujuće da su i istraživanja krajobrazne heterogenosti još u začecima, što je najuočljivije iz problema koji se pojavljuju kod definiranja samog pojma te metoda mjerenja. Također, sva geografska područja i taksoni nisu jednako istraženi, već je više istraživanja provedeno u šumskim područjima Palearktika i znatno je veći broj istraživanja vezan uz kralježnjake (Stein i sur., 2014). Zbog ovih problema s unifikacijom terminologije i relativno malog broja istraživanja, ne postoji univerzalno objašnjenje za odnose između krajobrazne heterogenosti i bioraznolikosti.

U ovom ću seminaru prikazati najčešće korištene sinonime i mjere krajobrazne heterogenosti, sažeti dosadašnja saznanja o ovom fenomenu i njegovom utjecaju na bioraznolikost, te predstaviti prevladavajuće teorije koje ga objašnjavaju.

2. ŠTO JE KRAJOBRAZNA HETEROGENOST

2.1. Definicije i sinonimi

Krajobraz je veće geografsko područje (površine veće od 1 km²) koje obuhvaća mozaik staništa. Staništa su prostori na kojima djeluju određeni abiotički i biotički čimbenici koji odgovaraju potrebama pojedinih vrsta (Van Dyke, 2008). Heterogeni se krajobrazi sastoje od većeg broja različitih staništa, čime osiguravaju uvjete za suživot brojnih vrsta organizama.

Zbog važnosti za bioraznolikost, istraživanja krajobrazne heterogenosti od sve su većeg značaja, no glavnu prepreku u povezivanju prikupljenih podataka predstavlja neusklađena terminologija koja se često razlikuje ne samo između, već i unutar radova.

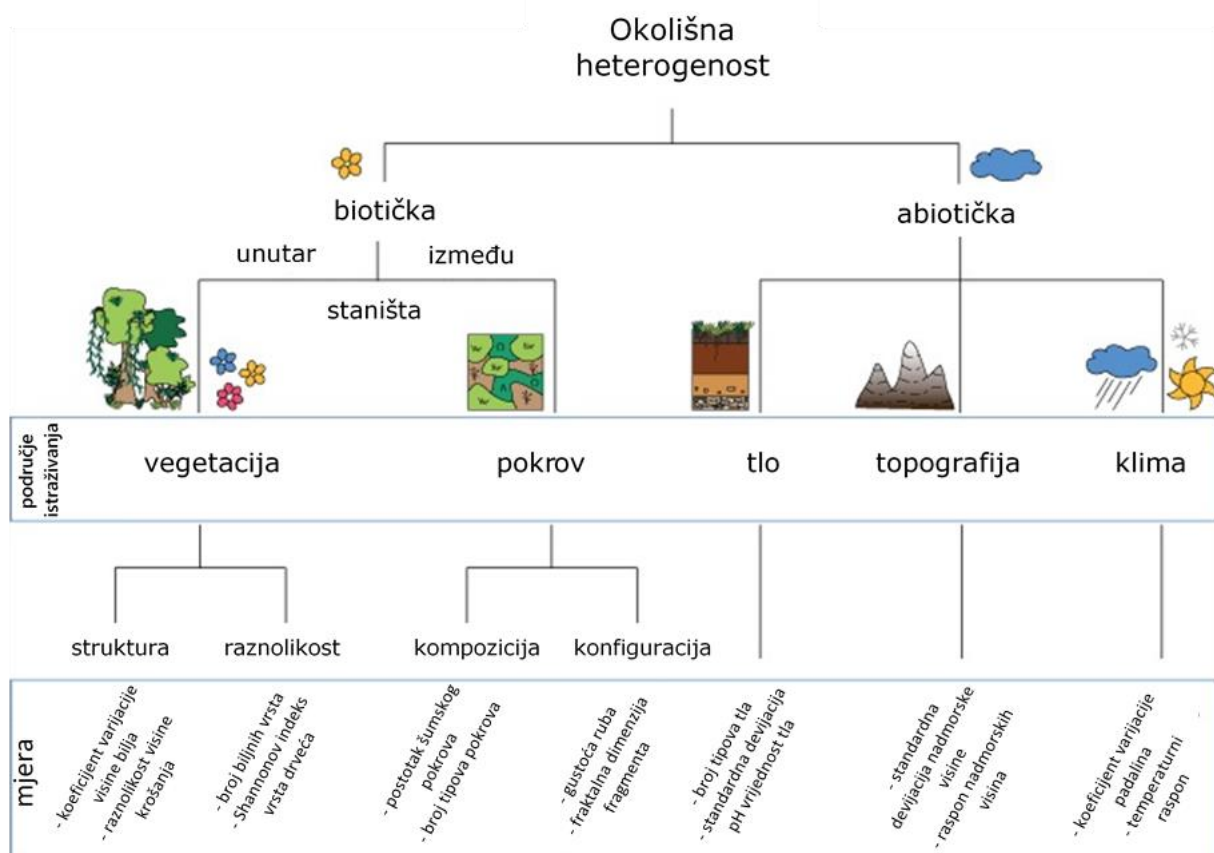
Meta-analizom 192 znanstvena rada objavljena između 1964. i 2011. godine, Stein i sur. (2014) pronašli su više od 100 različitih pojmova koji se koriste kao sinonimi za različite aspekte okolišne heterogenosti. Najčešće su se pojavljivali raznolikost staništa, heterogenost staništa, topografska heterogenost, krajobrazna kompleksnost i krajobrazna heterogenost. U većini radova, naizmjenično je korišteno više pojmova, a svi zajedno svrstani su pod hiperonim (engl. *umbrella term*) okolišne heterogenosti. Korišteni izrazi uvijek su usko povezani s proučavanim ekosustavom, što može uzrokovati nesporazume i neodgovarajuće usporedbe različitih istraživanja, te konačno i onemogućiti sintezu podataka u cjelovitu teoriju. U ovom ću se seminaru fokusirati na pojam krajobrazne heterogenosti i njegove najčešće sinonime, kao raznolikost vegetacijskih pokrova i staništa koja oni pružaju unutar određenog područja.

Okolišna heterogenost može se podijeliti u pet glavnih skupina: heterogenost pokrova, vegetacijska heterogenost, klimatska heterogenost, topografska heterogenost i heterogenost tla (Slika 1., Stein i Kreft, 2014). Prema ovoj podijeli, krajobrazna bi heterogenost primarno bila svrstana u heterogenost pokrova. No, tu nije kraj podjelama – August (1983) je naglasio razliku između kompleksnosti kao vertikalne komponente i heterogenosti kao horizontalne komponente varijabilnosti sustava. Drugi su pak znanstvenici negirali ovu podjelu (Kolasa i Rollo, 1991) te isticali kontinuiranu i fragmentiranu heterogenost, odnosno postupne promjene okolišnih uvjeta nasuprot naglim.

Često su suprotstavljane i varijabilnosti između i unutar staništa, tj. stanišna raznolikost (broj tipova staništa na određenom području) i stanišna kompleksnost ili heterogenost (varijabilnost uvjeta unutar jednog staništa) (Hortal, 2009). Prema ovim definicijama, stanišna bi se raznolikost mogla koristiti kao sinonim za krajobraznu heterogenost.

Sve komponente okolišne heterogenosti međusobno su isprepletene i utječu jedne na druge. To je još jedan razlog zašto ne postoje eksplicitne definicije i zašto ih je nemoguće potpuno razdvojiti prilikom istraživanja. Na primjer, topografska heterogenost, odnosno razlike u nadmorskoj visini, utjecat će na klimatske uvjete različitih staništa, što će pak utjecati na sastav i strukturu vegetacijskog pokrova krajobraza.

Konačno, neovisno o korištenoj terminologiji, krajobrazna heterogenost povezana je s bioraznolikošću. Bioraznolikost, odnosno biološka raznolikost definirana je kao raznolikost života na određenom području. Iako se najčešće izražava pomoću bogatstva vrsta, proteže se kroz sve organizacijske razine živog svijeta – od gena do bioma (Wilson, 1988). Postoje različite mjere kojima se može prikazati bioraznolikost nekog prostora, a njihov odabir ovisi u proučavanoj skupini organizama, staništu i cilju istraživanja. Za različite skupine organizama, ovisno o njihovoj veličini i ekološkim zahtjevima, optimalne su različite razine krajobrazne heterogenosti. Ovo ima poseban značaj pri odabiru površine područja za istraživanje, jer različite površine mogu dati potpuno različite rezultate (Stein i sur., 2014).



Slika 1. Biotičke i abiotičke komponente okolišne heterogenosti, područja njihovog fokusa i najčešće korištene mjere (preuzeto i prilagođeno prema: Stein i Kreft, 2014).

2.2. Komponente i tipovi krajobrazne heterogenosti

Sama krajobrazna heterogenost može se podijeliti na dvije komponente – kompozicijsku i konfiguracijsku. Kompozicijska krajobrazna heterogenost odnosi se na broj i omjere različitih

tipova pokrova, a konfiguracijska na njihovu organizaciju u prostoru. Osim ove podjele, tu su i funkcionalna i strukturalna krajobrazna heterogenost. Funkcionalna heterogenost klasificira se prema okolišnim potrebama pojedinačnih vrsta ili skupina vrsta, dok strukturalna heterogenost u obzir uzima samo fizičke karakteristike pokrova (Fahrig i sur., 2010).

Kada se konstruira krajobrazna karta na temelju funkcionalne heterogenosti, područje se može podijeliti na tri vrste fragmenata: opasne, neutralne i korisne. Opasni fragmenti ne posjeduju resurse potrebne za opstanak i proliferaciju organizama od interesa, te postoji rizik od zalaženja u takva područja, zbog predatora ili neodgovarajućih abiotičkih uvjeta. Ovakve fragmente organizmi aktivno izbjegavaju. Neutralni fragmenti ne posjeduju potrebne resurse, ali je rizik od zalaženja u ovakva područja manji, jer su jedino što se gubi zalaženjem u njih vrijeme i energija. Kroz njih će jedinke proći ako je na drugoj strani koristan fragment do kojeg pokušavaju stići. Korisni fragmenti imaju više pozitivnih svojstava nego rizika i posjeduju jedan ili više potrebnih resursa za preživljavanje. Kod funkcionalne heterogenosti također postoji mogućnost pojavljivanja nevidljivog mozaika, odnosno razlika između pokrova koje nisu izravno vidljive, ali su važne za određene skupine organizama (npr. površine tretirane pesticidima ili gnojivima). Dok je strukturalna heterogenost nekog krajobraza univerzalna neovisno o tome čija se bioraznolikost proučava, funkcionalna heterogenost specifična je za različite skupine organizama (Fahrig i sur., 2010).

3. UZROCI KRAJOBRAZNE HETEROGENOSTI

Kroz jedan se krajobraz mogu uočiti prostorne varijacije u djelovanju i stanju različitih abiotičkih čimbenika, kao što su temperatura, količina i raspored padalina, te sastav stijena i tla. S abiotičkim čimbenicima povezani su i biotički (od sastava vegetacije nekog područja do organizama i procesa na višim razinama hranidbene mreže), te promjene jednih uzrokuju i promjene drugih. Razlike u ovim čimbenicima unutar krajobraza glavne su determinante krajobrazne heterogenosti, te određuju prirodni matriks i prostornu varijabilnost (Holling, 1992). Mogu se svrstati u okolišne varijacije, procese unutar zajednica i populacija te poremećaje (Chapin i sur., 2011). Danas su sve češći okolišni poremećaji uzrokovani ljudskim aktivnostima.

3.1. Okolišne varijacije

Abiotička obilježja prostora poput temperature, padalina, matičnih stijena i topografije djeluju na heterogenost krajobraza na različitim površinama. Tako gradijent padalina i temperature na regionalnoj razini utječe na vegetaciju, neto primarnu produkciju, organske komponente tla i dostupnost nutrijenata, dok se učinak topografije, teksture i povijesti iskorištavanja tla očituje na puno manjim površinama. Također, granice nekih čimbenika, poput tipova stijena, diskretne su i jasno odjeljuju različite fragmente. S druge strane, klimatski uvjeti i slični čimbenici imaju manje diskretne promjene kojima stvaraju gradijente struktura i funkcija ekosustava (Chapin i sur., 2011).

3.2. Procesi unutar zajednica i populacija

Veza između krajobraza i živog svijeta nije jednosmjerna. Osim što okoliš utječe na distribuciju i brojnost organizama, i živi svijet utječe na okoliš. Evolucijska povijest i stohastička disperzija vrsta na nekom području određuju njihovu distribuciju i odnos s okolišem, čime dalje dolazi do modifikacija prostornog rasporeda procesa u ekosustavu (Chapin i sur., 2011). Primjer za ovakve interakcije jesu planinski pašnjaci. Veliki biljojedi, poput divljih i domaćih goveda na ispaši, sprječavaju razvoj šumske vegetacije, čime nastaju livade bogate novim biljnim vrstama. Ove se vrste zbog različitih uvjeta osvjetljenja, vlage i drugih čimbenika ne mogu pronaći u šumama. Različita vegetacija i abiotički čimbenici stvaraju stanište za nove životinjske vrste i ukupna bioraznolikost planine raste.

3.3. Poremećaji

Poremećaji, temeljni procesi rašireni i učestali u prirodi, definirani su kao bilo koji relativno diskretni događaji koji mijenjaju strukturu ekosustava, zajednice ili populacije, mijenjajući fizički okoliš i/ili dostupnost resursa (Turner, 2010). Glavna je podjela na prirodne i antropogene poremećaje (Chapin i sur., 2011).

Prirodni poremećaji sveprisutni su u ekosustavima i kontroliraju okolišnu heterogenost na svim prostornim razinama. Mogu biti abiotički (npr. uragani, požari i vulkanske erupcije) ili biotički (npr. invazivni nametnici i patogeni). Kada su poremećaji mali, pravilne učestalosti pojavljivanja ili je vrijeme oporavka ekosustava kraće od intervala ponovnog pojavljivanja poremećaja, sustavi su u stanju ravnotežnog mozaika. To znači da, iako svaka točka unutar krajobraza može biti u različitom stadiju sukcesije i on se može mijenjati, prostor je više-manje

uvijek u ravnoteži, odnosno površine dijelova u svakoj od faza sukcesije konstantne su. Intenzivniji poremećaji, nepravilnog rasporeda pojavljivanja, uglavnom djeluju na puno većim površinama i rezultiraju naglim prelaskom velikog dijela krajobraza u istu fazu sukcesije. Ovakve neuravnotežene mozaike često uzrokuju uragani, požari, druge velike klimatske nepogode i tektonske promjene. Danas su sve češći poremećaji u režimima požara, uzrokovani supresijom od strane ljudi. U većini ekosustava umjerenog pojasa veliki se požari događaju svakih nekoliko stoljeća i pridonose dugoročnoj ravnoteži. Dugotrajna ljudska kontrola ovakvih i manjih požara povećava udio kasno sukcesijskih zajednica, homogenizira krajobraz i akumulira velike količine zapaljivog materijala. Na ovakvim područjima onda dolazi do sve teže supresije i bržeg širenja požara, koji na kraju zahvate još veća područja nego bez ljudske kontrole (Chapin i sur., 2011).

S više od 95 % kopnenih površina na jedan ili drugi način modificiranih od strane ljudi, antropogeni utjecaji na krajobraznu heterogenost od sve su većeg značaja (Kennedy, 2019). Sve češće uzrokuju intenzivne poremećaje neuobičajene za određena područja, na koje ona nisu otporna, što dovodi do nepredvidljivih promjena zahvaćenih staništa. Brojni su primjeri za ljudske modifikacije okoliša kroz povijest, od kojih je vjerojatno najpoznatija poljoprivreda. Prije industrijalizacije i dominacije monokultura, iskorištavanje manjih, isprekidanih površina za uzgajanje različitih kultura pozitivno je utjecalo na krajobraznu heterogenost stvaranjem malih fragmenata obradivih površina unutar matriksa većinski sastavljenog od prirodne vegetacije. S povećanjem ljudske populacije i razvojem tehnologije, iskorištavanje zemlje sve je intenzivnije, a krajobrazi postaju homogeni matriks monokultura sa sve manjim fragmentima prirodne vegetacije (Chapin i sur., 2011).

Konačno, i sama heterogenost nekog područja povratno utječe na raspored i intenzitet poremećaja. I ovdje se može iskoristiti primjer požara. Abiotički čimbenici (npr. osunčanost, temperatura, vlažnost i sastav tla) i povijest prijašnjih požara određuju sastav i raspored vegetacije te količinu akumulirane biomase. Ovi čimbenici dalje diktiraju podložnost područja požarima i njihove razmjere. Krug se zatvara kada požar ponovno modificira heterogenost područja, potpunim izgaranjem nekih fragmenata i opstankom drugih (Chapin i sur., 2011).

Poremećaji mogu različito djelovati jedni na druge, u prostornoj i vremenskoj dimenziji. Poremećaji s negativnom povratnom spregom smanjit će vjerojatnost budućih poremećaja i rezultirati ravnotežnim mozaikom krajobraza. S druge strane, poremećaji koji povećavaju vjerojatnost drugih poremećaja otežavaju predviđanje budućnosti krajobraza, jer narušavaju

postojeći uzorak promjene okoliša i imaju više mogućih ishoda, od kojih je neke nemoguće predvidjeti. Na primjer, izravna posljedica izgradnje cesta jest fragmentacija krajobraza. Međutim, promjene se tu ne zaustavljaju, jer prometnice olakšavaju pristup staništima i omogućuju daljnje modifikacije koje ovise o ljudskim potrebama i koristima koje im to područje nudi (Chapin i sur., 2011).

4. ORGANIZACIJA HETEROGENOG KRAJOBRAZA

4.1. Stanište-matriks paradigma

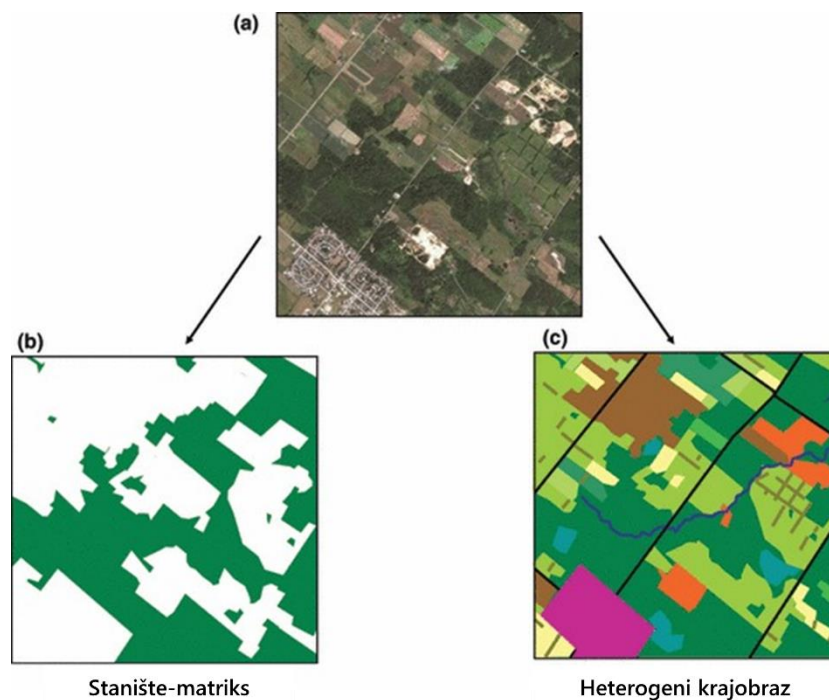
U ranijim istraživanjima vladala je tzv. stanište-matriks paradigma, prema kojoj je krajobraz podijeljen na različite fragmente staništa koji sadrže resurse potrebne za opstanak vrsta i matriks nepovoljan za život. Stanišni fragmenti predstavljaju područja krajobraza s određenim distinktivnim svojstvima koja podržavaju opstanak određenih vrsta (Fahrig i sur., 2010).

Ovaj se pogled na prostornu organizaciju krajobraza razvio primjenom teorije otočne biogeografije na kopnene sustave, a dodatno ga je učvrstila metapopulacijska teorija (Fahrig i sur., 2010). Fokus teorije otočne biogeografije jest veza između bogatstva vrsta te površine i izolacije otoka. Sugerira da je broj vrsta na nekom otoku rezultat ravnoteže između ekstinkcije, odnosno izumiranja vrsta i kolonizacije, odnosno naseljavanja novih vrsta na otok. Ekstinkcija je obrnuto proporcionalna površini otoka, dok je kolonizacija proporcionalna površini otoka, a obrnuto proporcionalna njegovoj izolaciji. Ovi procesi također ovise i o ukupnom broju vrsta koje već naseljavaju otok te ih to drži u ravnoteži (MacArthur i Wilson, 2016). Metapopulacijska teorija bavi se manjim subpopulacijama koje čine populaciju, između kojih je moguća disperzija te njihovim međusobnim interakcijama i interakcijama s okolišem (Woodruff, 2001). Također istražuje ravnotežu između ekstinkcije i osnivanja novih populacija te povezane procese (Gilipin, 2014). Prema stanište-matriks paradigmi, populacije u heterogenom krajobrazu međusobno su izolirane nepogodnim okolišem, a kontakt ostvaraju samo imigracijom i emigracijom. Zato rizik od lokalnog izumiranja i vjerojatnost rekolonizacije ovise uglavnom o mogućnosti održavanja razmjene jedinki. Kao što se može vidjeti, teorija otočne biogeografije i metapopulacijska teorija povezane su kroz kolonizaciju i ekstinkciju, kao ključne procese u određivanju bogatstva vrsta (Farina, 2006).

Međutim, zbog velike individualnosti u percepciji krajobraza između vrsta, gotovo je nemoguće točno definirati granice matriksa i pripisati mu isključivo negativna svojstva. Glavna

pogreška u zaključivanju dolazi iz teorije otočne biogeografije. Na razini otočnih ekosustava, okolno se more može smatrati negostoljubivim matriksom jer su rijetke kopnene životinje koje mogu duže vrijeme preživjeti u vodi. Prijenosom ove teorije na kopnene ekosustave, zadržao se koncept matriksa, iako za kopnena staništa okružena drugim kopnenim staništima on nema jednako značenje (Andrén i Andren, 1994; Fahrig i sur., 2010). Kao najveći dio krajobraza, on ima dominantnu ulogu u brojnim ekološkim procesima. Važan je za oporavak populacija nakon poremećaja i izmjenu jedinki između fragmenata staništa, stvara staništa za određene skupine organizama i daje ekološki kontekst za vegetaciju fragmenata (Forman, 1995). Također, matriks često predstavlja vrlo vrijedno stanište za razne vrste i zato ga nije ispravno odbaciti samo kao pozadinsku komponentu krajobraza (Fahrig i sur., 2010).

Iz ovih se razloga sve rjeđe koristi stroga podjela krajobraza na matriks i fragmente staništa, a sve je češći koncept heterogenog krajobraza sastavljenog od brojnih staništa klasificiranih prema različitim pokrovima. Razlika između ova dva pristupa ilustrirana je na Slici 2.



Slika 2. Razlika u prikazu krajobraza stanište-matriks modelom i prikaza na temelju različitih pokrova. Gornja slika prikazuje satelitsku snimku. Donja lijeva slika je podjela tog krajobraza na šumska staništa (zeleno) i ne-šumski matriks (bijelo). Donja desna slika dijeli isti taj krajobraz na temelju različitih pokrova (preuzeto i prilagođeno prema: Fahrig i sur., 2010).

4.2. Interakcije između fragmenata

Kao što je obrazloženo u prethodnom potpoglavlju, heterogeni krajobraz ne može se gledati kao izolirane stanišne fragmente uklopljene u ništavilo matriksa. Oni su međusobno povezani ekološkim procesima te razmjenjuju jedinke, vrste i nutrijente. Ovi procesi utječu na funkcioniranje pojedinih fragmenata, ali i na krajobraz u cjelini. Veličina, oblik i raspored stanišnih fragmenata u krajobrazu glavna su svojstva koja određuju njihove međusobne interakcije (Chapin i sur., 2011).

Oblik fragmenta utječe na njegovu efektivnu veličinu, odnosno prosječnu udaljenost svake točke fragmenta od ruba. Ovo je svojstvo važno zbog razlika u abiotičkim i biotičkim uvjetima unutar fragmenta i na rubnom području, koje utječu na poremećaje i kruženje nutrijenata. Opisani uvjeti određuju migracije, produktivnost i kompeticiju između vrsta, o čemu u konačnici ovisi koje će vrste moći egzistirati na različitim dijelovima staništa (Chapin i sur., 2011). Uglavnom manje vrsta specifičnih za neki stanišni fragment može preživjeti i na njegovom rubu, zbog neodgovarajućih temperatura, razine vlage, svjetlosti, izloženosti vjetru i predatorima. Veličina i oblik fragmenta zajedno će odrediti omjer rubnog područja i unutrašnjosti fragmenta, a shodno tome i omjere prisutnih vrsta. Ovaj takozvani rubni efekt razlikuje se i između različitih područja. U umjerenom su pojasu šume češće isprekidane drugim vrstama staništa, dok su one u tropskom pojasu uglavnom povezane i čine velika homogena područja. Ovakve povijesne razlike između krajobraza objašnjavaju veću brojnost vrsta prilagođenih rubnim staništima umjerenih šuma i češći negativni utjecaj fragmentacije tropskih šuma na bioraznolikost (Báldi, 1996; Tews i sur., 2003).

Raspored fragmenata predstavlja njihovu blizinu i povezanost, što pak utječe na razmjenu organizama i razinu povezanosti ekoloških procesa. Razmjene i interakcije kontrolirane su topografijom, prijenosom kroz atmosferu, biotičkim prijenosima i poremećajima (Chapin i sur., 2011).

Interakcije između fragmenata ključne su za stabilnost i održivost cijelog ekosustava određenog područja. Sve veće promjene u ovim procesima mogu narušiti tu stabilnost i značajno utjecati na funkcioniranje i produktivnost sustava. Za to su najčešće zaslužni ljudi, kroz velike poljoprivredne zahvate, deforestaciju, te gradnju prometnica i naselja bez obraćanja pažnje području na kojem ih grade (Chapin i sur., 2011).

4.3. Sustavi izvor-izljev (engl. *source-sink*)

Dinamiku izvor-izljev (engl. *source-sink dynamics*) predstavio je Pullian, 1988. godine kao demografski model. U njemu se source populacijama, odnosno populacijama izvorima, smatraju one čiji je fertilitet veći od mortaliteta, a emigracija veća od imigracije. Sukladno tome, sink populacije, odnosno populacije izljevi, one su čiji je mortalitet veći od fertiliteta, a imigracije su od ključnog značaja za održavanje ovih populacija.

Ovaj se model može prenijeti i na staništa, odnosno fragmenti mogu predstavljati izvore ili izljeve jedinki. Različita staništa imaju različite količine dostupnih resursa, što će utjecati na dinamiku jedinki i vrsta između njih te ih klasificirati kao izljev ili izvor. Jedan od čimbenika kvalitete fragmenta jest njegova površina. Veći fragmenti u prosjeku imaju veću heterogenost unutar staništa i veću produkciju, pa je i njihova uloga izvora izraženija. Smanjenje i fragmentacija ovakvih staništa može naštetiti populacijama u cijelom krajobrazu, zbog gubitka izvora jedinki za druge subpopulacije (Farina, 2006).

U antropogeno modificiranim staništima čest su oblik staništa i zamke. Ovo su fragmenti koji se čine vrlo povoljnima, ali nemaju kapacitet za održavanje vrste kroz cijeli njezin životni ciklus. Odnosno, to su staništa koja izgledaju kao izvori, ali djeluju kao izljevi i, u konačnici, uzrokuju izumiranje populacija koje ih nasele (Pulliam, 1996). Primjer ovakvih staništa poljoprivredne su površine bogate resursima za razne životinje, koje se onda prerano požanju i ostave ih bez hrane (Farina, 2006).

I na kraju, iako su neka staništa pogodnija za život nego druga, često su baš ti fragmenti slabo naseljeni, dok se više jedinki može pronaći u nepogodnim staništima. Ovakva neočekivana distribucija ponovno ovisi o veličini i povezanosti stanišnih fragmenata opisanih u ostatku poglavlja (Farina, 2006).

5. UTJECAJ KRAJOBRAZNE HETEROGENOSTI NA BIORAZNOLIKOST

Krajobrazna heterogenost ključna je za funkcioniranje pojedinačnih ekosustava, sastav vrsta i procese koji se u njima odvijaju te njihove interakcije s okolnim područjima (Chapin i sur., 2011). Iako je većina dosadašnjih istraživanja pokazala da je utjecaj krajobrazne heterogenosti na ukupnu bioraznolikost pozitivan neovisno o taksonu, regiji ili površini istraživanog područja, u nekim su slučajevima pronađene i negativne i unimodalne veze (Stein

i sur., 2014). Također, veliki broj ovih istraživanja barem se djelomično oslanja na računalne modele i indirektno prikupljene podatke (karte, satelitske snimke, muzejske zbirke itd.), što povećava šansu slučajnog izostavljanja važnih faktora (poput stohastičkog izumiranja) koji potencijalno mogu promijeniti smjer i oblik krivulja bioraznolikosti (Allouche i sur., 2012). Različiti aspekti heterogenosti različito utječu na bioraznolikost ovisno o proučavanom prostoru i skupini. Tako će vegetacija imati intenzivniji izravan utjecaj na raznolikost biljojeda nego na ostale skupine životinja. Osim toga, utjecaj ukupne heterogenosti bit će izraženiji u regijama gdje količina dostupne energije nije ograničavajući čimbenik bogatstva vrsta (Stein i sur., 2014). I sama veličina organizama određuje kako će vrsta reagirati na heterogenost krajobraza. Huston (1994) je ovaj odnos opisao na primjeru travnjaka – dok isti travnjak za ovcu predstavlja salatu, za mrava će on biti cijeli svemir. Živi je svijet u svim aspektima previše raznolik da bi se moglo očekivati da će isti razmjeri heterogenosti jednako djelovati na sve organizme. Iz ovih ću razloga u daljnjem tekstu primarno predstaviti pozitivne utjecaje krajobrazne heterogenosti na bioraznolikosti i procese iza njih, ali i obrazložiti argumente i dokaze za negativni i unimodalni utjecaj. Za razliku od ukupne bioraznolikosti, rezultati bioraznolikosti generalista i specijalista puno su raznolikiji, o čemu će više riječi biti u ostatku poglavlja (Stein i Kreft, 2014; Katayama i sur., 2014; Gazol i sur., 2013; Andrén i Andren, 1994). Posebno potpoglavlje posvetit ću i fragmentaciji, kao specifičnom uzroku i obliku krajobrazne heterogenosti s dvojakim posljedicama.

5.1. Pozitivni utjecaj na ukupnu bioraznolikost

Glavno objašnjenje za pozitivni utjecaj heterogenosti krajobraza na bioraznolikost jest teorija niša (Stein i sur., 2014). Nišu određene vrste definiraju sve njene interakcije s drugim organizmima i abiotički čimbenici. To je njezin položaj, odnosno uloga u ekosustavu (Giller, 1984). Što je heterogenost krajobraza veća, gradijenti i tipovi staništa bit će širi i brojniji. Zbog ovog će postojati više dostupnih niša koje će moći primiti više različitih vrsta. Veća heterogenost ne mora značiti da će sva staništa unutar krajobraza biti povoljna, ali će ukupno pružati više resursa i mikrostaništa koji će kompenzirati negostoljubive fragmente i negativne vanjske utjecaje (Oliver i sur., 2010).

Osim više niša, heterogenost stvara više skloništa, refugija te mogućnosti izolacije i divergentne adaptacije, što povećava mogućnosti preživljavanja, koegzistencije i diversifikacije

vrsta. Više resursa i specifičnih mikrostaništa smanjuje kompeticijski pritisak i povećava šanse za opstanak više vrsta. Također, vjerojatnost i razmjor adaptivne radijacije povećava se s porastom raznolikosti resursa i okolišnih pritisaka (Givnish, 2010). Više različitih staništa povećava i mogućnost migracija jedinki i populacija na povoljnije fragmente s većom šansom preživljavanja, u slučaju promjene uvjeta na prostoru koji su originalno nastanjivale (Oliver i sur., 2010). Svi nabrojani procesi zajedno pozitivno djeluju na ukupnu bioraznolikost nekog područja.

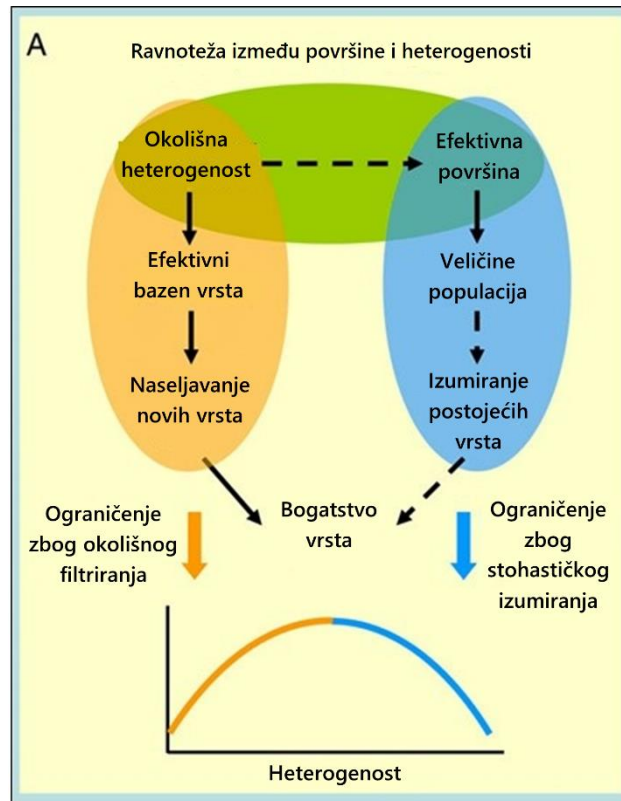
Raznolikost vegetacije izravno je povezana s raznolikošću resursa, skloništa i drugih mjesta važnih za životni ciklus jedinke. Na ovaj način, heterogenost vegetacije direktno utječe na opstanak vrsta, ali i daljnju specijaciju. Učinak heterogenosti klime i tla izraženiji je među biljnim vrstama, dok na životinje prvenstveno djeluje indirektno preko biljaka. Topografska heterogenost važna je na više razina. Veća topografska heterogenost na određenom području uzrokuje strmiji gradijent klimatskih uvjeta i tipova staništa, što dalje ponovno djeluje pozitivno na broj niša i bogatstvo vrsta. Preko utjecaja na veću raznolikost vegetacije, indirektno utječe i na faunu. Konačno, heterogena topografija pruža organizmima više skloništa od nepovoljnih okolišnih čimbenika, čime omogućuje preživljavanje te gradi fizičke barijere koje vode do specijacije (Stein i sur., 2014).

5.2. Negativni i unimodalni utjecaji na ukupnu bioraznolikost

Istraživanja koja su utvrdila negativne odnose krajobrazne heterogenosti i bioraznolikosti u manjini su, a većinom su provođena na prostorima manjih površina. Ovdje se ponovno ističe važnost odabira odgovarajuće površine istraživanja za određenu vrstu – veličina, pokretnost, potrebna veličina staništa i druge ekološke značajke vrste određuju hoće li percipirati heterogenost staništa kao pozitivnu ili negativnu (Stein i sur., 2014; Lundholm, 2009). U slučajevima negativne veze između heterogenosti i bioraznolikosti, heterogenost se često izjednačava s fragmentacijom. Ovaj se pojam isto koristi za širi spektar fenomena i nema strogo određenu definiciju, a sve češće ima ulogu sinonima za sve antropogeno uzrokovane promjene staništa koje imaju negativan utjecaj na bioraznolikost (Fahrig, 2003). Jedno od objašnjenja za negativne odnose heterogenosti i bioraznolikosti dali su Tamme i sur. (2010). Prema istim autorima povećanjem prostorne heterogenosti smanjuju se i izoliraju homogeni fragmenti, što dalje smanjuje mogućnosti nastanjivanja novih vrsta i rasta bioraznolikosti. Što je manja površina pojedinog staništa, manja je mogućnost pronalaska potrebnih resursa unutar

njega, a što je veća izolacija, smanjuje se i vjerojatnost disperzije u povoljnija staništa (Andrén i Andren, 1994).

Treći predloženi oblik odnosa heterogenosti i bioraznolikosti unimodalna je veza, uzrokovana ravnotežom između površine pojedinih staništa i ukupne heterogenosti krajobrazna. U ovom slučaju, povećanje krajobrazne heterogenosti smanjuje površinu pojedinačnih stanišnih fragmenata s istim uvjetima. Ovaj će proces do određene točke imati pozitivan utjecaj na bioraznolikost, ali kada se površina staništa smanji ispod kritične granice potrebne za preživljavanje vrsta, vjerojatnost stohastičkog izumiranja raste i odnos će postati negativan (Allouche i sur., 2012). Zbog gubitka površine staništa, smanjene su mogućnosti parenja i disperzije, sužuje se trofička mreža, manje su mogućnosti interakcija vrsta i pronalaska hrane. Sve ovo, u konačnici, negativno utječe na zahvaćene populacije (Fahrig, 2003). Modelom koji su izradili Allouche i sur. (2012) ispitivani su odnosi heterogenosti krajobrazna i bioraznolikosti za različite širine niša. Povećanje heterogenosti rezultiralo je unimodalnim kretanjem bogatstva vrsta, padom prosječne veličine populacija (zbog manje površine pojedinačnih staništa) i povećanjem stope izumiranja (jer manje populacije imaju veću šansu stohastičkog izumiranja). Također, povećanje širine niša povisilo je stupanj heterogenosti na kojem je bioraznolikost maksimalna u unimodalnom modelu, što je povezano s mogućnosti generalista da iskorištavaju resurse iz više različitih fragmenata i podnose raznolikije okolišne pritiske (Slika 3.). Ova je teorija, tzv. „area-heterogeneity tradeoff“ (okvirno prevedeno kao ravnoteža između površine i heterogenosti), relativno nova. Rad koji ju modelira potječe iz 2012. godine i nema previše pobornika, te je potrebno još puno istraživanja kako bi se mogla sa sigurnošću potvrditi ili odbaciti.



Slika 3. Grafički prikaz „area-heterogeneity tradeoff“ modela, odnosno ravnoteže između površine i heterogenosti. Pune crte prikazuju pozitivne učinke, a isprekidane negativne. Povećanje heterogenosti prostora osigurava odgovarajuće uvjete za više vrsta i povećava vjerojatnost uspješne kolonizacije, ali povećava i vjerojatnost stohastičke ekstinkcije smanjenjem efektivne površine dostupne vrstama. Spajanjem ova dva procesa dobiva se unimodalni odnos između krajobrazne heterogenosti i bogatstva vrsta – bioraznolikost homogenih krajobrazna bit će manja zbog nedostatka odgovarajućih uvjeta za mnoge vrste, dok će se u krajobrazima s visokom heterogenošću smanjivati zbog malih populacija podložnih stohastičkom izumiranju (preuzeto i prilagođeno prema: Allouche i sur., 2012).

Implikacije unimodalnih odnosa važne su zbog potencijalnog upravljanja i zaštite ugroženih krajobrazna. Ako su odnosi heterogenosti i bioraznolikosti zaista unimodalni, nije dovoljno zaštititi bilo koje područje s visokim stupnjem heterogenosti, jer ako je ono premalo ili izolirano od okolnih staništa, raste vjerojatnost da će kroz vrijeme doći do stohastičkih izumiranja i gubitka bioraznolikosti, neovisno o razini zaštite (Allouche i sur., 2012).

Kod kompleksnih odnosa kao što su ovi, teško je sa potpunom sigurnošću odrediti njihov oblik. To je vidljivo i kroz promjene trenda bioraznolikosti ovisno o odabiru različitih mjera krajobrazne heterogenosti. Tako je u istraživanju iz 2007. godine bogatstvo vrsta gujavica bilo unimodalno povezano s postotkom šumskog pokrova, a pozitivno povezano s brojem tipova staništa, koji se vjerojatno povećavao sa smanjenjem šumskog pokrova (Vanbergen i

sur., 2007). Ovisno o analiziranim vrstama te vremenskom i prostornom rasponu, istraživanja rezultiraju različitim odnosima. Tako će vrste sa širokim nišama ili visokom stopom reprodukcije češće imati pozitivan odgovor na heterogenost, dok će one s uskim, specifičnim nišama prije reagirati negativno. Također je primijećeno da povećanje ispitivane površine u mnogim slučajevima mijenja odgovor iz unimodalnog u pozitivan (Allouche i sur., 2012).

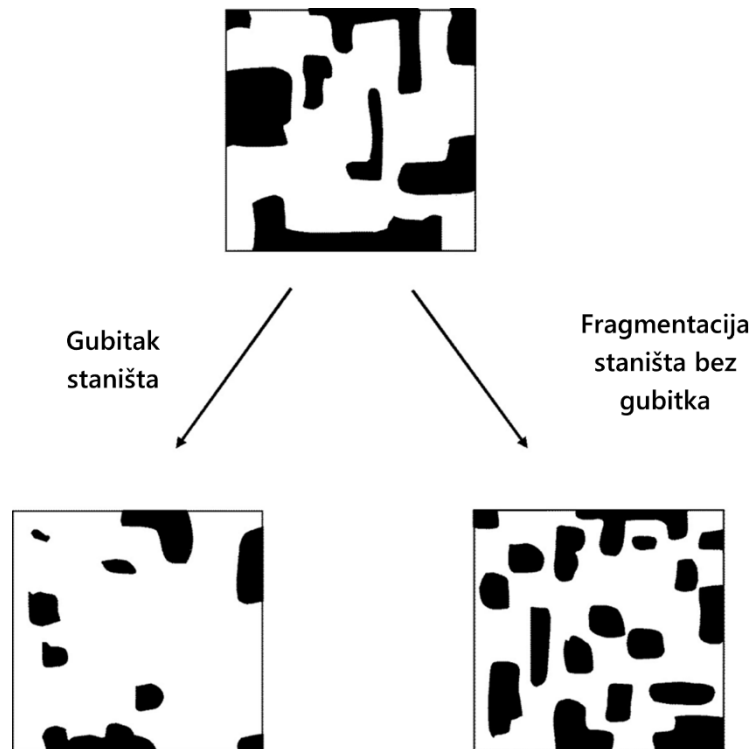
5.3. Generalisti i specijalisti

Kao što je napomenuto u prethodno poglavlju, različite vrste imaju različite ekološke zahtjeve, što onda utječe na njihovo preživljavanje i rasprostranjenost. Katayama i sur. (2014) pretpostavili su da generalisti, odnosno vrste koje mogu živjeti na širem rasponu različitih staništa i iskorištavati resurse s više prostora, profitiraju od krajobrazne heterogenosti. Sukladno tome, specijalisti, odnosno vrste sa specifičnijim uvjetima potrebnim za život, češće se nalaze u homogenim krajobrazima. Ovu su hipotezu ispitali na zajednicama ptica u Japanu. Rezultati su pokazali veću ukupnu bioraznolikost i raznolikost generalista u heterogenim krajobrazima, dok su specijalisti bili brojniji u homogenim krajobrazima, čime su potvrdili svoje hipoteze. Ovdje je važan i povijesni aspekt rasprostranjenosti vrsta, jer je većina specijalista na heterogenim područjima već izumrla i preostale su samo manje populacije na uskim, odgovarajućim staništima. Generalisti će u heterogenom krajobrazu profitirati i od izumiranja specijalista, koji bi inače u homogenim uvjetima bili snažniji kompetitori. Ovo istraživanje sugerira da su za pozitivne odnose heterogenosti i ukupne bioraznolikosti primarno odgovorni brojniji generalisti, dok je negativni učinak na specijaliste s uskim arealom zanemaren zbog njihovog manjeg ukupnog udjela, iako su to često ugrožene i endemične vrste čija je konzervacija hitnija. Iz ovih razloga zaštita područja s najvećom heterogenošću nije nužno uvijek najbolje konzervacijsko rješenje, već sve ovisi o sastavu prisutnih vrsta (Laanisto i sur., 2012).

5.4. Fragmentacija

Fragmentacija krajobraza proces je tijekom kojeg se velika kontinuirana površina pretvara u veći broj manjih fragmenata okruženih matriksom novih, različitih staništa. Uključuje gubitak i razlamanje staništa, koji nisu nužno povezani i imaju različite učinke na

krajobraz i bioraznolikost (Slika 4.). Posljedice gubitka staništa intenzivnije su negativne, dok razlamanje ima puno slabiji učinak koji ne mora nužno biti negativan. Iako su ove komponente razdvojene, u većini ih se slučajeva ne razlikuje, pa se gubitak staništa podrazumijeva kao dio fragmentacije, a fragmentaciju se klasificira kao oblik degradacije staništa (Fahrig, 2003).



Slika 4. Vizualna razlika između gubitka staništa i fragmentacije staništa bez njihovog gubitka (u tekstu „razlamanje staništa“) (preuzeto i prilagođeno prema: Fahrig, 2003).

Četiri su glavna učinka fragmentacije: smanjenje ukupne količine staništa, povećanje broja fragmenata, smanjenje veličine fragmenata i veća izolacija fragmenata. Intenzitet pojedinog učinka varira između krajolika, kao i njihov utjecaj na bioraznolikost (Fahrig, 2003). Fragmentacija primarno gledana kao razlamanje staništa, bez njihovog gubitka, ima i pozitivne i negativne posljedice na ukupnu bioraznolikost prostora.

Kako razlamanje na više manjih fragmenata napreduje, u jednom trenutku površina novonastalih fragmenata postat će premala za opstanak populacija. Šanse za preživljavanje dodatno će smanjiti povećana izolacija fragmenata, zbog koje će vrste koje ne mogu prijeći matriks ostati zarobljene unutar premalih staništa. Fragmentacija također uzrokuje i povećani udio rubnih područja, koja zbog različitih uvjeta od ostatka fragmenta, često imaju negativan utjecaj na opstanak vrsta koje nisu prilagođene na njih.

Podjela prostora na više manjih fragmenata može imati i pozitivne posljedice za lokalne vrste. Jedan od primjera su odnosi predatora i plijena. Fragmentacijom nastaju nova skloništa i sigurnija staništa za plijen, gdje se mogu razmnožavati i povećavati ukupnu brojnost. Kasnije će disperzijom nastaniti i izloženija područja, gdje predstavljaju siguran izvor hrane za predatore. Pozitivan učinak može se uočiti i na vrstama koje su u kompeticiji. Više različitih izvora resursa te ravnoteža između disperzije i kompeticije olakšavaju koegzistiranje ovih vrsta. Nadalje, asinkroni poremećaji na pojedinim će fragmentima ukloniti superiorne kompetitore i omogućiti slabijim kompetitorima, koji se efektivnije disperziraju, da prvi nastane prazne fragmente i povećaju svoju brojnost prije nego ih bolji kompetitori ponovno zamijene. S više fragmenata istog staništa, manja je šansa potpune ekstinkcije populacija, jer će poremećaji vrlo vjerojatno zahvatiti samo dio fragmenata (Fahrig, 2003).

Naposljetku, hoće li navedene promjene imati pozitivan ili negativan učinak ovisi o početnom krajobrazu. Ako je početni prostor već jako modificiran, rezultati neće biti isti kao za do tad netaknuto područje. Iz tog su razloga Fahrig i sur. (2010) predložili hipotezu srednje heterogenosti, prema kojoj povećanje heterogenosti ima pozitivan utjecaj na bioraznolikost do određene točke. Međutim, kada udio rubnih područja postane prevelik, a veličina fragmenata premala, negativni će učinci nadmašiti pozitivne i uzrokovati smanjenje bioraznolikosti. Ovo odgovara unimodalnoj vezi krajobrazne heterogenosti i bioraznolikosti.

6. ZAKLJUČAK

Heterogenost krajobraza ima brojne pozitivne i negativne učinke na bioraznolikost, a oni ovise o cijelom nizu čimbenika – od proučavanih vrsta, površine i specifičnih značajki istraživanog područja, do porijekla heterogenosti. Poznavanje svih navedenih obilježja nekog područja ključno je za razumijevanje važnosti postojeće heterogenosti krajobraza i posljedica koje će na bioraznolikost imati njezine promjene u budućnosti. U 21. stoljeću, s antropogenim modifikacijama staništa, čiji intenzitet i opseg rastu svakim danom, te povećanim brojem poremećaja uzrokovanih klimatskim promjenama, budućnost konzervacije brojnih vrsta i specifičnih staništa ovisi o ovom razumijevanju. Potrebno je provesti još brojna istraživanja krajobrazne heterogenosti i bioraznolikosti, kako bi se optimiziralo upravljanje okolišem s ciljem smanjenja negativnog utjecaja ljudskih djelatnosti. Trebao bi se povećati fokus na zapostavljene regije i skupine životinja, s obzirom da je većina dosadašnjih istraživanja

provedena na kralježnjacima i šumskim područjima unutar Palearktika. Na kraju, osim šireg raspona istraživanja, potrebno je unificirati korištenu terminologiju kako bi se smanjila konfuzija i olakšalo donošenje generalnih zaključaka i teorija.

LITERATURA

- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., Kadmon, R. (2012): Area-heterogeneity trade-off and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(43): 17495-17500.
- Andrén, H., Andren, H. (1994): Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 76(3): 355-366.
- August, P. (1983): The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507.
- Báldi, A. (1996): Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypotheses for the explanation of differences. *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 42(3): 163-172.
- Chapin, F., Matson, P., Vitousek, P. (2011): Landscape heterogeneity and ecosystem dynamics. U: *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York, Springer, str. 369-397.
- Clark, W. (2010): Principles of landscape ecology. *Nature Education Knowledge* 3(10): 34
- Fahrig, L. (2003): Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1): 487-515.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F., Crist, T., Fuller, R., Sirami, C., Siriwardena, G., Martin, J. (2010): Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2): 101-112.
- Farina, A. (2006): Theories and models incorporated in the landscape ecology framework. U: *Principles and methods in landscape ecology*. Dordrecht, Springer, str. 53-85.
- Field, R., Hawkins, B., Cornell, H., Currie, D., Diniz-Filho, J., Guégan, J., Kaufman, D., Kerr, J., Mittelbach, G., Oberdorff, T., O'Brien, E., Turner, J. (2009): Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36(1): 132-147.
- Forman, R. (1995): Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10(3): 133-142.

- Gazol, A., Tamme, R., Price, J., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Pärtel, M. (2013): A negative heterogeneity–diversity relationship found in experimental grassland communities. *Oecologia*, 173(2): 545-555.
- Giller, P. (1984): Niche theory. U: Giller, P. (ur.) Community structure and the niche. Dordrecht, Springer, str. 8-21.
- Gilpin, M. (2014): Metapopulation dynamics. Elsevier Science, Saint Louis.
- Givnish, T. (2010): Ecology of plant speciation. *TAXON*, 59(5): 1326-1366.
- Hammill, E., Hawkins, C., Greig, H., Kratina, P., Shurin, J., Atwood, T. (2018): Landscape heterogeneity strengthens the relationship between β - diversity and ecosystem function. *Ecology*, 99(11): 2467-2475.
- Holling, C. (1992): Cross- scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*, 62(4): 447-502.
- Hortal, J., Triantis, K., Meiri, S., Thébault, E., Sfenthourakis, S. (2009): Island species richness increases with habitat diversity. *The American Naturalist*, 174(6): E205-E217.
- Huston, M. (1994): Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kadmon, R., Allouche, O. (2007): Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist*, 170(3): 443-454.
- Katayama, N., Amano, T., Naoe, S., Yamakita, T., Komatsu, I., Takagawa, S., Sato, N., Ueta, M., Miyashita, T. (2014): Landscape heterogeneity–biodiversity relationship: effect of range size. *PLoS ONE*, 9(3): e93359.
- Kennedy, C., Oakleaf, J., Theobald, D., Baruch- Mordo, S., Kiesecker, J. (2019): Managing the middle: a shift in conservation priorities based on the global human modification gradient. *Global Change Biology*, 25(3): 811-826.

- Laanisto, L., Tamme, R., Hiiesalu, I., Szava-Kovats, R., Gazol, A., Pärtel, M. (2012): Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity–diversity relationships. *Oecologia*, 171(1): 217-226.
- Lundholm, J. (2009): Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 20(3): 377-391.
- MacArthur, R. (1972): *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, New York.
- MacArthur, R., Wilson, E. (2016): *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Menge, B., Sutherland, J. (1976): Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist*, 110(973): 351-369.
- Oliver, T., Roy, D., Hill, J., Brereton, T., Thomas, C. (2010): Heterogeneous landscapes promote population stability. *Ecology Letters*, 13(4): 473-484.
- Ortiz-Burgos, S. (2016): Shannon-Weaver diversity index. U: Kennish M. J. (ur.) *Encyclopedia of estuaries*. Encyclopaedia of Earth sciences series. Dordrecht, Springer, str. 572-573.
- Pulliam, H. (1988): Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5): 652-661.
- Purvis, A., Hector, A. (2000): Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783): 212-219.
- Stein, A., Kreft, H. (2014): Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 90(3): 815-836.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H. (2014): Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7): 866-880.
- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R., Pärtel, M. (2010): Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 21(4): 796-801.

- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M., Schwager, M., Jeltsch, F. (2003): Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1): 79-92.
- Turner, M. (2010): Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91(10): 2833-2849.
- Van Dyke, F. (2008): The conservation of habitat and landscape. U: Van Dyke, F. (ur.), *Conservation biology. Foundations, concepts, applications*. Berlin/Heidelberg, Springer Science and Business Media, str. 279-311.
- Vanbergen, A., Watt, A., Mitchell, R., Truscott, A., Palmer, S., Ivits, E., Eggleton, P., Jones, T., Sousa, J. (2007): Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia*, 153(3): 713-725.
- Wilson, E. (1988): *Biodiversity*. The National Academies Press, Washington, DC.
- Woodruff, D. S. (2001): Populations, species, and conservation genetics. U: Levin, S. A. (ur.) *Encyclopaedia of biodiversity*. New York, Elsevier, str. 811-829.

7. SAŽETAK

Heterogenost je jedan od glavnih čimbenika krajobraza, čijim se proučavanjem bavi krajobrazna ekologija. Utječe na raznolikost i bogatstvo vrsta, ekološke procese u i između staništa te brojna druga svojstva ekosustava. Razumijevanje odnosa krajobraza i bioraznolikosti, a posebno procesa koji stoje iza njih, nužno je za kvalitetnu konzervaciju preostale raznolikosti vrsta i staništa. Pravilno upravljanje prostorom, sa znanstvenom podlogom iza svih odluka, jedini je način za očuvanje što više prirodnih krajobraza i važnih procesa koji se u njima odvijaju. S obzirom da je razvoj krajobrazne ekologije počeo tek 80-ih godina 20. stoljeća, istraživanja još uvijek nisu brojna i terminologija nije unificirana. Ove činjenice, s dodatnom sklonošću proučavanju kralježnjaka i područja umjerenog klimatskog pojasa, otežavaju konstrukciju općenite teorije o utjecaju krajobrazne heterogenosti na bioraznolikost. Mogu se pronaći radovi koji argumentiraju pozitivne učinke heterogenosti na bioraznolikost, ali i oni koji se zalažu za negativne ili unimodalne odnose. Za sada istraživanja s pozitivnim odnosima čine većinski udio svih radova na ovu temu. U konačnici, raznolikost živog svijeta i krajobraznih uvjeta koji djeluju na njega vrlo je velika i kao takvu, gotovo ju je nemoguće svesti na jednu teoriju koja vrijedi za sve.

8. SUMMARY

Heterogeneity is one of the main factors of the landscape and is studied by landscape ecology. It affects species diversity and richness, ecological processes within and between habitats, and many other ecosystem properties. Understanding the relationship between landscape and biodiversity, especially the processes behind it, is necessary for quality conservation of the remaining species and habitat diversity. Proper land management, with a quality scientific basis for all decisions, is the only way to preserve natural landscapes and important processes that take place inside them. Given that the development of landscape ecology began only in the 1980s, the number of research papers available is still quite small and the terminology is not unified. With an additional bias towards studies of vertebrates and temperate landscapes, these facts make it difficult to construct a general theory of the effect of landscape heterogeneity on biodiversity. Some papers argue the positive effects of heterogeneity on biodiversity, but others advocate negative or unimodal relationships. For now, research with proof for positive effects makes up the majority of papers on this topic. Ultimately, the diversity of the living world and the landscape conditions that affect it is very wide, making it almost impossible to reduce it to one theory that applies to all.