

УНИВЕРЗИТЕТ “УНИОН-НИКОЛА ТЕСЛА”

ДОКТОРСКА ДИСЕРТАЦИЈА

***МАТЕМАТИЧКИ МОДЕЛ РАЗНОВРСНОСТИ ОДОНАТА НА ТЕРИТОРИЈИ
РЕПУБЛИКЕ СРБИЈЕ У ЗАВИСНОСТИ ОД ГЛАВНИХ КАРАКТЕРИСТИКА
СТАНИШТА***

Ментор

Проф. др Сања Мразовац Курилић

Студент

Khalil Salem Abulsba

Београд, 2019

ИНФОРМАЦИЈЕ О МЕНТОРУ И ЧЛАНОВИМА КОМИСИЈЕ

Ментор:

др Сања Мразовац Курилић, ван.проф., Универзитет „Унион-Никола Тесла“, Факултет за екологију и заштиту животне средине

Чланови комисије:

др Новица Сталетовић, ван.проф., Универзитет „Унион-Никола Тесла“, Факултет за екологију и заштиту животне средине – председник комисије

др Hadi Waisi, доцент, Универзитет „Унион-Никола Тесла“, Факултет за екологију и заштиту животне средине - члан

Др Светлана Рољевић, спољни члан, научни сарадник, из области: Биотехнологија, ужа научна област: Агроекологија на Институту за економику пољопривреде у Београду

ЗАХВАЛНИЦА

Захваљујем ментору и члановима комисије, на подршци и помоћи током израде дисертације.

Захваљујем свима који су на било који начин допринели квалитету овог рада.

Посебно се захваљујем својој породици и пријатељима на разумевању и подршци коју су пружали током израде дисертације.

Аутор

КЉУЧНА ДОКУМЕНТАЦИОНА ИНФОРМАЦИЈА

УДК	
Тип документа (ТД)	Монографска публикација
Тип записа (ТЗ)	Текстуални штампани материјал
Врста рада (ВР)	Докторска дисертација
Аутор (АУ)	Khalil Salem Abulsba
Ментор (МН)	Др Сања Мразовац Курилић, ван.проф.
Наслов рада (НР)	Математички модел разноврсности Одоната на територији Републике Србије у зависности од главних карактеристика станишта
Језик публикације (ЈП)	Српски
Земља публикавања (ЗП)	Република Србија
Географско подручје (ГП)	Србија
Година издавања (ГИ)	2019
Издавач (ИЗ)	Ауторски репринт
Место и адреса (МС)	11 000 Београд, Србија,

	Цара Душана 62-64
Физички обим рада (ФО) (број поглавља/страна/литературних цитата/табела/слика/шема/графикона)	4/136/194/8/16/-/-
Научна област (НО)	Природно математичке науке
Научна дисциплина (НД)	Екологија
Предметна одредница/кључне речи (ПО)	Математичко моделовање, разноврсност, одонате, Србија
Чува се (ЧУ)	Библиотека Универзитета „Унион- Никола Тесла“, Факултет за екологију и заштиту животне средине, Београд.
Важна напомена	нема
Датум прихватања теме од стране НН већа (ДП)	
Датум одбране (ДО)	

KEY WORDS DOCUMENTATION

UC	
Document Type (DT)	Monographic publication
Tip of Record (TR)	Textual printed article
Contains Code (CC)	Ph. D. thesis
Author (AU)	Khalil Salem Abulsba
Mentor	Dr Sanja Mrazovac Kurilić, Ass.Prof.
Title (TI)	Mathematical model of Odonat diversity on the territory of the Republic of Serbia depending on the main characteristics of the habitat
Language of Text (LT)	Serbian
Contry of Publication (CP)	Serbia
Locality of Publication (LP)	Serbia
Publication Year (PY)	2019
Publication Place (PP)	11 000 Belgrade Serbia Cara Dusana 62-64

Physical Description (PD) (chapters/pages/literature/table/ pictures/scheme/graphs./annex)	4/136/194/8/16/-/-
Scientific Fields (SF)	science
Scientific Discipline (SD)	Ecology
Subject/key words (CX)	Mathematical modeling, diversity, odonates, Serbia
Holding Data (HD)	Library of University “Union-Nikola Tesla“ Faculty of Ecology and Environmental Protection, Belgrade
Note (N)	None
Accepted by Scientific Board on (ABC)	
Defended on (DE)	

**МАТЕМАТИЧКИ МОДЕЛ РАЗНОВРСНОСТИ ОДОНАТА НА
ТЕРИТОРИЈИ РЕПУБЛИКЕ СРБИЈЕ У ЗАВИСНОСТИ ОД ГЛАВНИХ
КАРАКТЕРИСТИКА СТАНИШТА**

РЕЗИМЕ

У оквиру дисертације дат је преглед најсвежијих врхунских научних резултата на подручју проучавања биодиверзитета, функционисања екосистема и њихове релације. Посебан акценат је стављен на однос инсеката и квалитета станишта на примеру тропских кишних шума, са исцрпним прегледом најновијих врхунских литературних извора. Такође је приказан модеран приступ проблематици квантификовања разноврсности, мултифункционалности, уз богат литературни преглед. Дисертација приказује и проблематику и основе поступака математичког моделовања са посебним освртом на примену у екологији. Као практични допринос дисертације приказан је преглед врста инсеката Одоната на шест локалитета у Републици Србији, као и развој модела вишеструке линеарне регресије на примеру Одоната у Србији. Модел показује висок ниво слагања са подацима.

КЉУЧНЕ РЕЧИ

Математичко моделовање, разноврсност, одонате, Србија

**MATHEMATICAL MODEL OF ODONATA DIVERSITY ON THE
TERRITORY OF THE REPUBLIC OF SERBIA DEPENDING ON THE MAIN
CHARACTERISTICS OF THE HABITAT**

SUMMARY

The dissertations give an overview of the latest top scientific results in the field of biodiversity, ecosystem functioning and their relation. Particular emphasis is placed on the relationship between insects and habitat quality in the example of tropical rain forests, with an exhaustive review of the latest top literature sources. Also presented is a modern approach to the problem of quantifying diversity, multifunctionality, with a rich literature review. The dissertation presents the problems and basics of mathematical modeling procedures with special reference to the application in ecology. As a practical contribution to the dissertation, an overview of the species of Odonat insects at six localities in the Republic of Serbia is presented, as well as the development of a multiple linear regression model based on the example of Odonat in Serbia. The model shows a high level of agreement with the data.

KEY WORDS

Mathematical modeling, diversity, odonates, Serbia

ЛИСТА ТАБЕЛА

Табела 1 Подела система у зависности од интеракције са околином

Табела 2 Кораци развоја математичких модела.

Табела 3. Подела математичких модела (Nirmalakhandan, 2002).

Табела 4. Примена математичких модела (Nirmalakhandan, 2002).

Табела 5 Основни параметри распрострањености врста одоната на територији Србије (подвучени Anisoptetra и неподвучени Zygoptera) и заступљеност врста одоната на шест одабраних налазишта у Србији

Табела 6. Jaccard-ов коефицијент између локација.

Табела 7. Број врста по региону и основни параметри животне средине.

Табела 8. MLR модел броја врста у зависности од надморске висине, температуре и падавина.

ЛИСТА СЛИКА

Слика 1.: Ефекти биодиверзитета (биолошки и статистички). (Loreau, 2000).

Слика 2: Процеси екосистема који су потребни за поновно успостављање на деградираном земљишту и индикације укључених типичних организама (Maier и сар., 2002).

Слика 3: Фактори који утичу на опоравак тропских шума у раније поремећеним пределима (Holl, 2013).

Слика 4: Богатство врста (у-оса А) и обиље тј. број индивидуа (у-оса В) бубе измета дуж градијента опоравка (рани, средњи и касни стадијум на х-оси) (Bitencourt и da Silva, 2016)

Слика 5: Удео врста лептира различитих еколошких категорија у стаништима, симулирајући рестаурацију тропских кишних шума након сече [оса х - PF примарна шума, SF секундарна шума (претходно сечена, средњи секундарни раст), NF ново засађена шума (сечена, 9 година са аутохтоним дрвећем), CC чиста површина (1 година пре узорковања); DRF - суве шумске врсте, MEF мезофилне шумске врсте, WEF влажне шумске врсте, WID шумске врсте са широком еколошком толеранцијом, SAV врсте саване, UBI свеprisутне врсте] (Safian и сар., 2011)

Слика 6: Богатство у редовима инсеката из узорака смећа станишта са разним приступом рестаурације у односу на примарне шуме (Cole и сар. 2016)

Слика 7: Сличност фауне измета на дводимензионалној скали у различитим стаништима, врста једног станишта повезана је линијама.

Слика 8: Богатство врста лептира у односу на нијансу испод приземне вегетације услед откривања шумских фрагмената (Neves и сар. 2010).

Слика 9: а) Линеарна регресија богатства и Shannon-ове ентропије врста мрва у старом пољу током времена. б) Богатство инсеката балега у три фазе сукцесије (Neves и сар., 2010).

Слика 10: Лево: Заједница са десет врста у приближно једнаким количинама. Средина: Заједница са петнаест врста у неједнаким количинама. Десно: Профил разноврсности за обе заједнице за ред $0 < q < 5$. Која је заједница разноврснија, зависи од реда q . (Jost, 2006)

Слика 11: Ново дрво живота, према Hug et al., (2016) . Приметимо да се све животиње и гљиве уклапају у једну грану (Opisthokonta).

Слика 12. Мапа Европе са положајима Србије и рекама Дунав, Сава и Морава (Велика, Јужна и Западна) кроз Србију

Слика 13. Мапа подручја шест локалитета.

Слика 14. Надморске висине подручја $h(m)$.

Слика 15. Годишња расподела температуре ваздуха $t(^{\circ}C)$.

Слика 16. Падавине на истраживаном подручју (mm)

Садржај

Предговор	14
Увод	17
Поглавље I : Екосистем и биодиверзитет	20
Однос биодиверзитета и екосистема	20
Биодиверзитет и обнова тропских шума	26
Опасност по тропске шуме	29
Сукцесија тропских шума и њених заједница	31
Рестаурација тропских шума и заједница инсеката	32
Сеча и њен утицај на тропске шуме	35
Одговори инсеката на сечу	36
Промене заједница инсеката током обнављања шумских стабала	38
Пољопривреда у тропима	42
Одговори инсеката на пољопривредне активности	43
Промене заједница инсеката током напуштене рестаурације пољопривредног земљишта	45
Поглавље II: Метрика биодиверзитета	50
Богатство врста	50
Функционална разноврсност	51
Филогенетска разноврсност	53
Која метрика предвиђа најбоље функционисање екосистема?	56
Шта је диверзитет?	57
Јединствени оквир	61
Закључни став о метрици биодиверзитета	64
Процена разноврсности у реалним екосистемима	64

Метрика мултифункционалности и њена ограничења	68
Перспективе метрике мултифункционалности.....	70
Закључна разматрања	73
Поглавље III: Моделовање у екологији.....	77
Основни појмови у поступку математичког моделовања	79
Границе система.....	79
Отворени / затворени и проточни / непроточни системи	79
Варијабле / параметри/ улаз / излаз.....	80
Кораци у развоју математичког модела.....	80
Типови математички модела	84
Вишеструка линеарна регресија (MLR).....	89
Поглавље IV: Математички модел разноврсности Одоната на територији	
Србије.....	91
Одонате	91
Истраживано подручје	98
Преглед врста Одоната по локалитетима	102
Математички модел	107
MLR модел у програму Statistica.....	107
Закључак	109
Литература	113

Предговор

Основна **проблематика** истраживања докторске дисертације под називом „Математички модел разноврсности Одоната на територији Републике Србије у зависности од главних карактеристика станишта“ је биолошка разноврсност и квалитет и функционалност екосистема који су од огромног значаја за очување здравља планете Земље. Човек својим непромишљеним деловањем угрожава екосистем, а самим тим и биолошку разноврсност коју је еволуција створила, без разумевања шта би значило њен губитак. Међутим, није неопходан научни приступ за разумевање поменутог проблема (Schulze и Mooney, 1993). Једно од кључних питања које је неопходно поставити у проблематици односа биолошке разноврсности и екосистема је: које последице угрожавања екосистема, а самим тим и угрожавања биолошке разноврсности, носи са собом? И шта се то дешава уколико екосистем узгуби биолошке врсте (Logeau и сар., 2002)? Newbold и сар. (2015), процењују да су промене у коришћењу земљишта већ довеле до опадања богатства локалних врста од 8% на глобалном нивоу, па чак и до 40% у најгоре погођеним стаништима. Ово питање је подстакло талас од преко 900 научних публикација у 2006тој години, око 2000 публикација до 2011те, и ближе 4000 до данашњих дана (Solan и сар., 2009).

Предмет продучавања ове дисертације је разноврсност инсеката, однос разноврсности и функционисања екосистема, као и примена математичког моделовања на релацију разноврсност-екосистем, на примеру Одоната у Србији. **Циљ** ове дисертације је кратак преглед главних закључака поменутих истраживања, контроверзе и најсвежија истраживања; пример анализе стања у Републици Србији на случају Одоната на одабраним локацијама (у близини великих речних токова погодних за развој пољопривреде и шумским). Један од циљева ове дисертације је да примени друге, ригорозније метрике разноврсности и да истражи њихов однос са функционисањем екосистема. Стога се пружа детаљан преглед о томе како квантификовати и како проценити таксономску разноликост. Такође, у циљ дисертације

се убраја и пример примене математичког модела на предикцију разноврсности Одоната у зависности од кључних карактеристика средине (на примеру Србије).

Дисертација се састоји од две целине: теоријске и експерименталне.

Научна оправданост спроведеног истраживања се објашњава чињеницом да су последице угрожавања екосистема, а самим тим и биолошке разноврсности, несагледиве.

Дисертација се састоји из следећих делова: Предговор, Увод, Теоријски део конципиран у три поглавља (Екосистем и биодиверзитет; Метрика биодиверзитета; Моделовање у екологији), Експериментални део конципиран у једном поглављу (Математички модел биодиверзитета Одоната на територији Србије), Закључка и Литературе.

У Предговору и Уводу је садржана прецизна идентификација, опис проблематике и суштина проучаване теме.

У првом поглављу дат је исцрпан преглед најновијих достигнућа на подручју проучавања биодиверзитета, функционисања екосистема и њихове узајамне повезаности. Посебан осврт је урађен на однос инсеката и станишта на примеру тропских кишних шума, са богатим прегледом литературе најновијег датума у врхунским научним часописима.

У другом поглављу приказан се савремен приступ вишедеценијској проблематици квантификовања биодиверзитета, исцрпно објашњен појам и приступ мултифункционалности, поткрепљено богатим литературним прегледом.

У трећем поглављу приказан је увод у проблематику и основа поступака математичког моделовања са посебним освртом на примену у екологији.

У четвртном поглављу представљено је стање инсеката Одоната на шест локалитета у Републици Србији, као и развој модела вишеструке линеарне регресије на примеру Одоната у Србији. Модел показује изузетно висок ниво слагања са подацима.

Као главни допринос рада издваја се фокусиран приказ најновијих достигнућа на пољу проучавања биодиверзитета и функционисања екосистема, метрике

биодиверзитета, као и успешна примена вишеструке линеарне регресије на приказ релације станиште-бројност врста.

УВОД

Нашу планету делимо са процењених 8,7 милиона еукариотских врста и небројивом количином бактерија и археа. Али та невероватна разноврсност је угрожена прекомерном експлоатацијом, уништавањем станишта и климатским променама. То је навело екологе да проуче последице губитка врста. Консензус након 30 година истраживања је да биодиверзитет може пружити многе користи. Различитије заједнице имају тенденцију да буду продуктивније и стабилније. Међутим, већина истраживања се углавном фокусира на разноврсност, у екосистемима који су релативно сиромашни врстама, и често се мери као број врста - независно од њиховог идентитета или релативног изобиља.

Ради бољег разумевања, може се рећи да су и термини који сачињавају назив области истраживања, "биодиверзитет" и "екосистем", често прилично слабо дефинисани. "Биодиверзитет" или "Биолошка разноврсност" дефинише се Конвенцијом о биолошкој разноврсности као:

.. варијабилност међу живим организмима који потичу из свих средина, укључујући копнене, морске и друге водене екосистеме и еколошке комплексе чији су део; то укључује разноврсност унутар врста, између врста и разноврсност самог екосистема."

У већини случајева, литература се фокусирала на интер-специфичну разноврсност, углавном мерену као богатство врста - иако се број врста сам по себи често узима као замена за функционалне или фенотипске разлике (Duffy, 2002; Loreau, 2000).

Али какво је функционисање екосистема? На основном нивоу, улога или функција екосистема је да одржи максималну количину живе материје по јединици времена. Екосистем који одржава више живе биомасе по јединици времена за одређени

сет биотичких (неживих) ресурса (и под датим биотичким условима) има веће функционисање. Делимично у складу са овим резоновањем, биомаса је често мерена као функција екосистема, као и утрошак нутријената. Ипак, опсег варијабли које се мере као функција екосистема је више од тога. Позивајући се на Christensen и сар. (1996), Ноорег и сар. (2005) који дефинишу функцију екосистема као:

" разноликост феномена, укључујући својства екосистема, робу екосистема и услуге екосистема [где] својства екосистема укључују и величине компартмента ... и стопе процеса. Роба екосистема су она својства екосистема која имају директну тржишну вредност [и] Услуге екосистема су оне особине екосистема које или директно или индиректно користе људска настојања ... "

Друге дефиниције праве разлику између функција екосистема (осетљивих својстава екосистема, тј. сталних залиха, стопа и токова) и услуга екосистема (својстава која доносе корист људима). У том светлу, Cardinale и сар. (2012) дефинишу функције екосистема као *"еколошке процесе који контролишу токове енергије, храњивих материја и органске материје кроз окружење"* и услуге екосистема као *"скуп погодности које екосистеми пружају човечанству"*. Често се подразумева да функције екосистема треба да буду без вредности. Ипак, за многе варијабле које нису директни представници производње биомасе, имплицитно вредновање је углавном неизбежно. Како би иначе требало да одлучимо да ли ниске или високе вредности варијабли као што су биомаса кишних глиста или складиштење угљеника представљају ниско или високо функционисање за екосистем? У пракси, термин функција екосистема је коришћен веома широко и оно што чини функцију екосистема је у највећем делу у очима посматрача.

Други аспект који се обично састоји од концепта функционисања екосистема је стабилност екосистема. У екологији, стабилност има много различитих значења (Pimm, 1984). У истраживању функција екосистема, фокус је био на осећају стабилности временске варијабилности залиха или брзина процеса (нпр. биомаса или дисање) и отпорности ових залиха и процеса на поремећаје.

Поглавље I : Екосистем и биодиверзитет

Однос биодиверзитета и екосистема

Постоји читав низ начина на које се предвиђа да промене у биодиверзитету утичу на функционисање екосистема и обрнуто. Главни ефекти могу се окарактерисати у два правца - да ли је ефекат у већој мери биолошки или статистички и да ли ефекат делује на величину функционисања екосистема или на временску и/или просторну стабилност (Слика 1.).

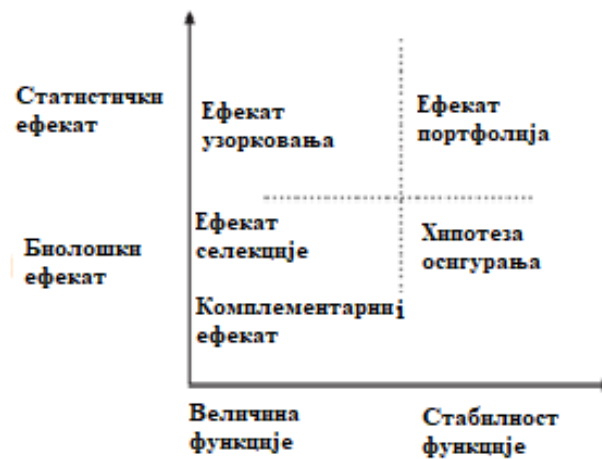
Најважнији биолошки ефекат је **ефекат комплементарности** (Loreau и Nector, 2001; Tilman и сар., 1997а). Он потиче из основне полазне хипотезе функционисања екосистема и биодиверзитета: врсте имају различите захтеве, како у погледу ресурса тако и у смислу физичко-хемијских услова у којима се развијају. На пример, биљне врсте са дубоким корењем могу да приступе резервама воде и храњивих материја које су неприступачне врстама са плитким корењем, док је врста са плићим корењем ефикаснија у коришћењу плитких ресурса. Папрати које су отпорне на сенку могу да расту под густим крошњама дрвећа. У стеновитим обалама које су изложене таласима, зонирање микроалги је резултат способности различитих врста алги да заузму различита станишта врста у простору дефинисана градијентима удара таласа, светлости, опасности од исушивања и подложности предаторству. Ни у једном од наведених примера ниједна врста не може заузети цео простор станишта сама. Према томе, разнолик сет врста може да користи већи простор и више расположивих ресурса него било која врста сама за себе. Комплементарни ефекат односи се углавном на локални простор и на способност да се повећа функционалност локалних екосистема. Поред поделе станишта, она укључује и позитивне интеракције међу врстама.

Хипотеза осигурања (Yachi и Loreau, 1999) се ослања на исти механизам поделе станишта, али с обзиром на временску диференцијацију има утицај и на временску стабилност функционисања екосистема. Под промењивим условима животне средине, различите врсте могу напредовати и функционисати у различито време. Према овом сценарију, обиље појединачних врста флукутира, потакнуто флукутирајућим условима околине, али се укупна биомаса заједнице стабилизује. Ово уопштено гласи: средња вредност различитих флукутирајућих ентитета има мању временску варијацију од сваког појединачног ентитета све док флукутације нису синхроне. Чисто математички ефекат је узрок флукутација и назван је **ефекат портфолија** (Doak и сар., 1998).

Биолошка разноврсност осигурава екосистеме од смањења њиховог функционисања, јер мноштво врста пружа веће гаранције да ће неке од њих задржати функционисање чак и ако друге врсте пропадну”. Једноставно речено, с обзиром на исти скуп услова околине, разноврснији биљни екосистеми ће тежити фотосинтези већом стопом од екосистема са мање присутних врста.

Као таква, хипотеза о осигурању се може посматрати као посебан случај ефекта портфолија, где је фокус на узроку асинхроније, тј. прилагођавање различитим условима окружења. Приказано је да просторна варијанта ефекта осигурања функционише у мета-заједницама у којима адаптиране врсте могу да се расподеле између заједница и тако стабилизују функционисање екосистема (Loreau и сар., 2003).

Други статистички ефекат је **ефекат узорковања** (Huston, 1997; Tilman и сар., 1997а). Он представља чињеницу да богатија заједница са више врста има већу вероватноћу да укључи врсту са екстремним вредностима особина, која доминира (Huston, 1997). Ипак, узорковање врсте са доминантном особином није довољно да би се створио ефекат разноврсности, а врста мора бити "изабрана". У ефекту узорковања претпоставља се позитивна корелација између конкурентске предности и вредности позитивних особина, али то није нужно истина. Стога, Loreau, (2000), сугерише термин **ефекат селекције** (која може бити и позитивна и негативна). Ефекат селекције описује општи случај у коме постоји веза између вредности особина врста и њиховог конкурентског успеха у поликултурама.



Слика 1.: Ефекти биодиверзитета (биолошки и статистички). (Loreau, 2000).

Треба имати на уму да категоризација две осе која је представљена на Слици 1 није апсолутна. Дефиниција сваког ефекта донекле може варирати. Према томе, хипотеза о осигурању може деловати и на величину временског значаја ако је повезана са позитивним ефектом селекције. Ефекат селекције, комплементарни ефекат и хипотеза осигурања се у одређеној мери ослањају на ефекат узорковања.

Низ научних радова сумира налазе истраживања биодиверзитета и функционисања екосистема. У наредном делу овог поглавља се фокусира на најновији сет квантитативних резултата Cardinale и сар., (2011), Cardinale и сар., (2012), Griffin и сар., (2013), и Gamfeldt и сар., (2015). Сви осим једног, усмеравају се на ефекте богатства (углавном богатства врста, а мањи број на богатство генотипова или функционалних група), изузев Griffin и сар., (2013), који су истраживали утицај таксономске посебности..

Cardinale и сар., (2011), усмерен је на функцијску улогу разноврсности примарних произвођача у копненим и воденим системима. Аутори приказују резултате у светлу губитка врста. Већина експеримената показује да се просечна стална биомаса заједница произвођача повећава са богатством врста, као и просечна ефикасност асимилације

храњивих материја. Постоје неке студије које сугеришу да се стварне стопе примарне производње повећавају са богатством врста, али подаци су оскудни. Аутори налазе чврсте доказе да су и селекциони и комплементарни ефекти важни. Ово се заснива на студијама које су користиле оквир Logeau и сар. (2002) како би се поделили ефекти разноврсности у ефекте селекције и комплементарности који упоређују приносе монокултуре са приносима постигнутим у смешама. Међутим, аутори наводе да "комплементарност" не мора нужно произаћи из поделе станишта. Студије које су сумирали Cardinale и сар., (2011), такође показују да су у већини случајева мешавине боље од најбољих монокултура.

Студија Cardinale и сар., (2012), проширује фокус на све објављене експерименте о биодиверзитету и функционисању екосистема (укључујући, али не искључиво фокусирајући се на примарне произвођаче). Аутори долазе до сличних закључака као и Cardinale и сар., (2011). Они додају да "постоји све више доказа да биодиверзитет повећава стабилност функција екосистема", што потврђује Isbell и сар., (2015), који тврде да је стабилност (али не и отпорност), с обзиром на климатске екстреме, виша при великој разноврсности у експериментима травњака. Cardinale и сар., (2012) такође сугеришу да губитак разноврсности између трофичких нивоа може имати јаче ефекте од губитка разноврсности унутар трофичких нивоа.

Griffin и сар., (2013), усредсређују се на ефекат богатства врста предатора. Открили су да у већини случајева богатство врста предатора повећава потрошњу плена у односу на просечну заједницу једног предатора, али не и у односу на најуспешнију заједницу појединих предатора. Снага позитивног ефекта повећала се са таксономском разноврсношћу скупа предатора.

Gamfeldt и сар., (2015), фокусирају се на студије биодиверзитета и функционисања екосистема у морским системима. У разматраним случајевима, за све три врсте проучаваних функција екосистема (производња, потрошња и биогеохемијски флуks), најразноврсније поликултуре превазилазе просечне монокултуре, и једнаке су или чак боље од монокултура које најбоље функционишу.

Аутори све четири студије претпостављају да се јачи ефекти биодиверзитета могу приметити у већим временским и/или просторним размерама, будући да се простор за комплементарност станишта врста повећава са више хетерогености. Cardinale и сар., (2011) и Griffin и сар., (2013), тестирали су ову хипотезу са доступним подацима и нашли одређену подршку за претпоставку. Meyer и сар., (2016), проучавали су промену ефеката локалне разноврсности кроз време и утврдили да се за 14 од 50 испитиваних варијабли (28%) ефекат диверзитета појачао, углавном због мањег учинка монокултура током времена.

Величина утицаја потенцијалних губитака богатства врста на продуктивност процењена је и од стране Hooper и сар., (2012). Аутори закључују да ефекат губитка разноврсности зависи од степена губитка. Слични резултати су пронађени у анализи дугорочног експеримента травњака (Tilman и сар., 2012) где је разлика у производњи између локација са једном и са шеснаест врста била већа него за било који други стресор (вода, суша, CO₂, и искључење биљоједа).

Уопштено посматрано, експериментални докази су изузетно конзистентни. Већина студија показује да најразличитије поликултуре надмашују просечну, али не и најбољу монокултуру.

Иако је општи закључак широко прихваћен, релевантност за природне екосистеме је изложена критици. Корисност експерименталног приступа недавно је доведена у питање (Wardle, 2016).

Wardle тврди да:

- (i) Скупови врста нису случајне подгрупе регионалног базена врста, а врсте се не губе насумично у стварним екосистемима,
- (ii) Иако нема сумње да су врсте изгубљене на глобалном нивоу, постоји мање доказа који показују да богатство локалних врста опада (Eisenhauer и сар., (2016)).

Резултати природних експеримената су променљиви. Природни градијенти богатства врста на острвима у северној Шведској не показују доследан однос између

богатства врста и продуктивности (Wardle и сар., 1997). Експерименти о губитку врста у истом студијском систему откривају да су богатство врста и богатство функционалних група важни, али веома зависни од контекста (Wardle и Zackrisson, 2005). Користећи моделовање структуралним једначинама за раздвајање ефеката и међузависности биотичких фактора, локалног богатства врста, постојеће биомасе и поремећаја у травњацима широм планете, Grace и сар., (2007) не налазе везу између богатства врста и биомасе. Насупрот изложеном, Mora et al., (2011), извештава о снажној вези између функционалног богатства коралних гребена и биомасе рибе, а налаз је потврдио Duffy и сар., (2016) који наводе да су богатство и функционална разноврсност риба најјачи предиктори биомасе рибе у екосистемима тропских гребена (заједно са температуром). Такође су пронађени позитивни односи функционисања у погледу екосистема за сушна подручја (Maestre и сар., 2012) и шуме (Gamfeldt и сар., 2013; Paquette и Messier, 2011; Vila и са., 2007). Међутим, многи односи су релативно слаби (нпр. Maestre и сар., 2012), и нису универзални (Burley и сар., 2016).

Концепт биодиверзитета укључује и варијације на мањим и већим нивоима организације, као што су генетска разноврсност и разноврсност станишта. Неки докази потенцијалне користи генетске разноврсности су прикупљени на екосистемима морске траве. Експерименти генотипске разноврсности указују на позитивне ефекте на различите варијабле, укључујући примарну производњу, отпорност на топлотне таласе и слично (Duffy и сар., 2014). Истраживања у другим системима показују позитивне ефекте генетске разноврсности на отпорност штеточина у пиринчу (Zhu и сар., 2000), пораст продуктивности (Bell, 1991) и позитивну комплементарност у културама алги (Roger и сар., 2012) као и низ других функција екосистема (Hughes и сар., 2008). Улога разноврсности станишта свакако још није истражена до краја у оквиру истраживања биодиверзитета и функционисања екосистема.

У последњој деценији, фокус истраживања о биодиверзитету и функционисању екосистема се у великој мери померио од питања како биодиверзитет утиче на појединачне функције до тога како разноврсност може утицати на вишеструке функције истовремено тзв. мултифункционалност. Сваки екосистем обавља више од

једне функције или пружа више од једне услуге. Да би се добила пуна слика о томе како функционисање екосистема утиче на било који фактор, потребно је размотрити вишеструке функције. Из тога следи да, ако желимо да квантификујемо значај биодиверзитета за функционисање екосистема, требало би такође да размотримо његову важност за истовремено обезбеђивање вишеструких функција екосистема. Заједничко очекивање је да, како врсте обављају различите функције и/или исте функције на различитим нивоима, биодиверзитет би требао бити важнији за целокупно функционисање ако се узме у обзир више функција. Због тога се често препоручује вишеструка функционалност као решење загонетке да ли су појединачне функције максимизирани од стране појединачних врста или засићене на ниским нивоима богатства. (Byrnes и сар., 2014; Duffy, 2009; Gamfeldt и сар., 2008; He и сар., 2009; Hector и Bagchi, 2007; Isbell и сар., 2011; Lefcheck и сар., 2015; Mouillot и сар., 2011; van der Plas и сар., 2016; Zavaleta и сар., 2010). Користећи низ различитих метода, многи утицајни радови објављени у последњој деценији потврдили су овај закључак. Недавна мета-анализа је пронашла уопште позитивне ефекте биодиверзитета на мултифункционалност и јачи однос вишеструке функционалности када је разматрано више функција (Lefcheck и сар., 2015).

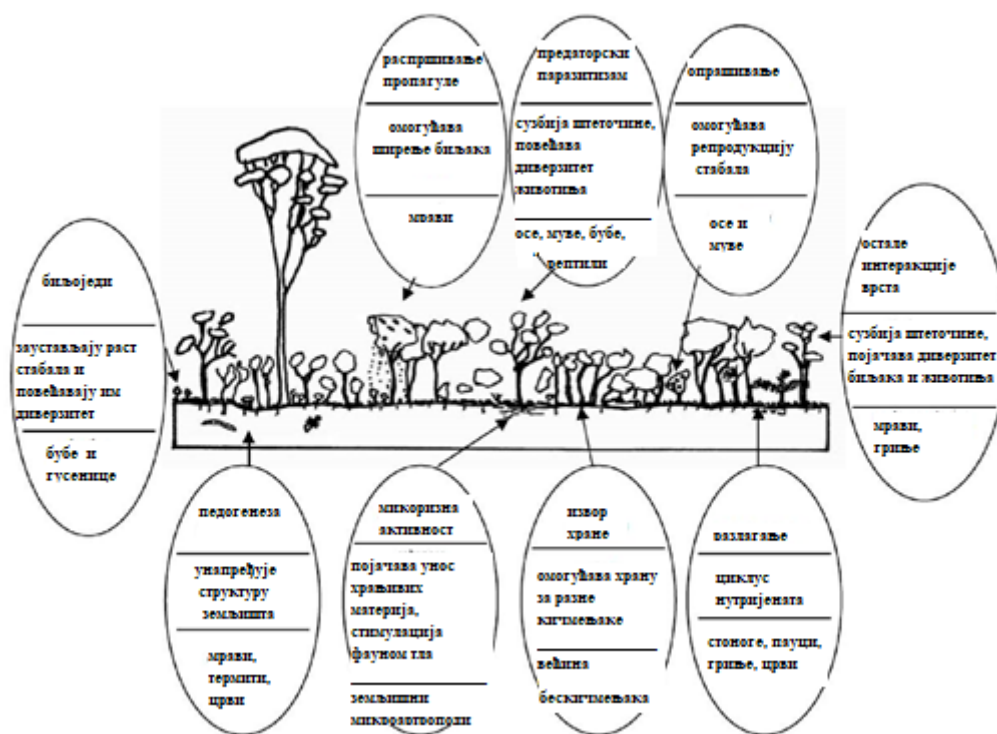
Биодиверзитет и обнова тропских шума

Тропске средине, посебно тропске шуме, изабране су као пример јер садрже невероватну разноврсност организама. Многа жаришта биодиверзитета леже у тропима, показујући како су биљке и кичмењаци различити у тим стаништима (Myers и сар., 2000). Поред тога, коеволуција инсеката и биљака је снажно развијена. Процењено је да свака биљна врста има најмање једну врсту инсекта који се хране њоме, тако да биодиверзитет инсеката највероватније прати тренд биљног биодиверзитета.

Међутим, тропске шуме се суочавају са снажним притиском антропогеног фактора. ФАО (2010) је забележио годишњи губитак од 5,2 милиона хектара шума

између 2000. и 2010. године. Фрагментација и чишћење шума због сече, као и пренамена земљишта за пољопривредне сврхе (плантаже, пољопривредне површине и пашњаци) су међу главним опасностима (Geist и Lambin, 2002). Након неког времена, ове поремећене парцеле се напуштају и обично остављају ради спонтаног развоја (природна регенерација). Иако су активни приступи обнови тропских шума још увек прилично ретки, примене таквих приступа су у порасту, а површина секундарних шума се повећава. Ефикасна обнова тропских шума треба да подржи целокупну комплексност животне средине. Да би се ово осигурало, потребно је размотрити околину подручја и претходну употребу. Правац рестаурације ће у великој мери зависити од доступности извора на локалитету и од колонизације споља (Holl, 2013). Ипак, ефекти рестаурације су типично документовани за васкуларне биљке, док су вертебрати и друге групе организама вероватно занемарени.

Инсекти стварају једну од најважнијих компоненти тропских шума (Fittkau и Klinge, 1973). Данас процене разноврсности инсеката указују на то да се од процењених 4 до 6 милиона врста инсеката широм света, више врста инсеката налази у тропским крајевима него било где другде, као што су показали лептири и мрави (Dunn и сар., 2009). Према томе, инсекти често играју кључну улогу у многим еколошким односима и процесима, а неке групе се чак сматрају градитељима екосистема. Инсекти су главни опрашивачи, посебно у влажним тропима где опрашивање ветром није ефикасно (Price и сар., 2011). Они су такође кључни предатори, биљоједи и преносници семена многих биљних врста и важни су као извор хране за многе сорте (DeFoliart, 1989). Штавише, они су кључни декомпозитори, гнојничари и контролори штеточина. Да би се постигла успешна обнова, процеси екосистема се морају поново успоставити и врло често то не би било могуће без инсеката.



Слика 2: Процеси екосистема који су потребни за поновно успостављање на деградираним земљишту и индикације укључених типичних организама (Мајер и сар., 2002).

Циљ овог дела рада је да се сумирају расположива знања из до сада објављених студија о обнови заједница инсеката у деградираним тропским шумама широм света. Ово знање је од суштинског значаја за оптимизацију свих рестаураторских и конзерваторских напора. Две главне антропогене претње тропским шумама - сеча и пољопривредне активности – су изабране као тема јер други поремећаји још нису довољно проучени. Да би се добила боља перспектива понашања инсеката током сукцесије и рестаурације, показаће се како се заједнице инсеката мењају у одговору на деградацију станишта. Главна питања су:

- 1) Како инсекти мењају одлике својих врста, богатство, разноврсност и скупове као одговор на поремећај, а затим и након рестаурације?
- 2) Који фактори утичу на обнову врста инсеката?
- 3) Колико времена је потребно да се постигне ниво богатства, бројности, разноврсности и састава врста инсеката, барем сличан нивоу пре поремећаја?

Опасност по тропске шуме

Тропске шуме имају високу и стабилну температуру, где најхладнији месец има средњу температуру око 18 °C (осим планинских подручја), и висок ниво падавина свих 12 месеци (Whitmore, 1990). Вегетација кишних шума састоји се од неколико слојева, где висока стабла стварају повезану крошњу дрвећа и стога ограничавају сунчеву светлост да продире до вегетационог слоја испод крошње. Висока стабла у тропским кишним шумама имају плитко корење и веома су осетљива на јаке тропске ветрове. Тропи имају већу носивост, вишу стопу специјације удружену са нижом стопом изумирања, и старији су од многих других средина. Као последица тога, тропи имају велику разноврсност биљних и фаунистичких врста (Mittelbach и сар., 2007).

Људске активности су штетне за тропске шуме, а тренд репурпосирања земље није ништа ново - пољопривреда у тропским подручјима могла би се сматрати екстензивном чак и у време пре европске колонизације. Све док људи насељавају тропске крајеве, они ће користити шуму за дрво, простор за пољопривреду и за стварање насеља. Антропогене претње (нпр. сеча, чишћење земљишта за пољопривреду, рударство) су се убрзано развијале последњих деценија заједно са растућим становништвом (Primack и Corlett, 2005).

Свака шумска регија сама по себи трпи незнатне поремећаје. Западноафричке шуме су најугроженије због велике густине људске популације и израженог сиромаштва, што је повод за развој сточарства и употребу земљишта за пољопривредне сврхе. Азијске шуме су под огромним притиском комерцијалне сече и имају највећу стопу искрчења шума у свим тропским подручјима. На пример, у неким деловима Борнеа, до 39,5% шума је искрчено током 2010 (Gaveau et al., 2014). Крчење шума није узроковано само комерцијалном сечом, већ и садњом исплативих усева и дрвне грађе. Најчешћи усеви који доносе високе приходе су гума, какао и палмино уље. Због ових притисака, број шумских лептира се смањио за 83% у односу на примарне шуме (Koh и Wilcove, 2008). Амазонски регион, иако има најнижу густину насељености људи, поред сече, трпи и огроман притисак да се земљиште претвори у пољопривредно, а најчешће се користи за испашу стоке (Laurance и сар., 2001). Врсте усева се саде у складу са њиховом тренутном вредношћу на глобалном тржишту на неприкладним земљиштима, користе се неприкладне праксе као што је узгој више стоке него што производни капацитет земље може да носи. Ово доводи до мање плодности тла, повећаног ризика

од ерозије, веће вероватноће избијања нејестивих биљака за говеда... Стога, да би се одржала пољопривреда на тим подручјима, потребна је скупа инвестиција одржавања земљишта, што пољопривредници не могу приуштити, па је земља једноставно напуштена.

Све ове опасности представљају препреке опоравку. Физичко окружење је још једна важна ствар која се разликује у поремећеним подручјима. Хидролошки процеси су оштећени, вероватноћа ерозије је већа, а микро окружење се мења (влажност, сунчева светлост, температура, ветар) (Whisenant, 2002). Друга група баријера укључује биотичке факторе нпр. колонизацију инвазивних биљака, повећан ниво грабљиваца који уништавају семена или саднице и оштећују или уништавају изворе семена (Holl, 2013).



Слика 3: Фактори који утичу на опоравак тропских шума у раније поремећеним пределима (Holl, 2013).

Обим и утицај ових фактора могу се веома разликовати од локације до локације и углавном зависе од претходне употребе земљишта, интензитета поремећаја и природе вегетације (Holl, 2013).

Сукцесија тропских шума и њених заједница

Сукцесија шума је колонизација и постепена промена биљних и животињских врста у екосистему. Примарна сукцесија се дешава када се уведу нове подлоге као што је лава. Секундарна сукцесија почиње након што поремећај редукује већ постојећи екосистем. Динамика секундарне сукцесије у тропским кишним шумама појачава се формирањем празнина. Празнине обично чине 1% површине шума. Оне обезбеђују погодне услове за раст биљака.

Биљке у тропским кишним шумама морају бити отпорне на хладовину, док у супротном остаје непопуњена празнина. Ово указује да морају постојати одређене врсте оријентисане ка поремећајима, и друге које их избегавају. Дефинисане су две категорије дрвећа: пионирске врсте, које користе новостворене празнине, и примарне врсте - врсте које су толерантне на сенку (хладовину) (Swaine и Whitmore, 1988). Пионирске врсте брзо расту и стварају секундарну шуму. Оне узрокују непријатан амбијент за спорије растуће биљке и за нетолерантне врсте. Временом, пионирске врсте почињу да се замењују дуговечним примарним шумским врстама. Врсте примарних шума формирају вертикалну зонацију у крошњама дрвећа која је једва лагано пропустљива. Ово погодује врстама које су толерантне на сенке. Климакс, последња фаза сукцесије, је према новијим схватањима динамична фаза са континуираним процесима ометања и регенерације малих размера, а не са стабилном и непромењивом заједницом. У тропским кишним шумама сукцесија треба да буде бржа у поређењу са шумама умерених средина, углавном због веће влажности и распадања (Ewel, 1980).

Не само да се састав биљака мења током сукцесије, већ ће са променом врста дрвећа, хемијским саставом и структуром лишћа, као и променом лишћа, и састав свих организама бити промењен.

Након поремећаја, животињске врсте покушавају деколонизирати станиште које, ако уопште успе, може потрајати неколико деценија, а у неким случајевима чак и стотине година. Озбиљност и врста поремећаја снажно утичу на исход сукцесије, као и које ће се врсте фауне успоставити у шуми (Majer et al., 2002). Током деколонизације, промена инсеката је честа и многи таксони се јављају само у одређеним фазама сукцесије. Важно је схватити да чак и ако богатство врста стагнира дуж градијента сукцесије, састав врста ће се разликовати ако је сукцесија у току (Itioka и сар., 2015). Постизање састава врста инсеката упоредивог са примарним шумама траје знатно дуже

од једноставног опоравка броја врста (може трајати око 20 до 40 година) (Dunn, 2009). Отуда само богатство врста није добар показатељ успешног опоравка шуме као у раним фазама; неке врсте инсеката зрелих шума неће бити присутне због недостатка одговарајућих особина станишта.

Одзив инсеката на сукцесију је суштински повезан са вегетацијом. Опште студије о односима инсеката и биљака током сукцесије откривају да са временом и променама у биљним формама, сталности станишта, сложености станишта и разноликости/расположивости ресурса инсекти показују посебан одговор. Узимајући групу Нуменоптера, на пример, истражено је како је модификовано време генерације. Са континуираном сукцесијом, уочено је значајно смањење броја врста са више од 1 генерације годишње. Идентичан одговор је примећен код *Echopterygote herbivores*. Нуменоптера је такође развила потпуно крилате врсте у раним фазама сукцесије, што указује на добру миграциону способност. Штавише, специјализација унуар станишта је проучавана у жилавцима и хименоптеранима. Број генералних фитофагних врста је опао, док су се специјалисти за један род повећали током сукцесије. Разноликост Хименоптера у облику и величини тела такође се повећавала временом од поремећаја.

Интеракције између инсеката и биљака су веома сложене. Када започне колонизација инсектима, она има тенденцију да изазове нагло повећање богатства врста неколико година након поремећаја услед већег раста биљака. Међутим, она се знатно и успорила током последњих деценија, као што је приказано на примеру лептира на Борнеу (Itioka et al., 2015). Ово би могло бити повезано са повећаном заштитом биљака од биљоједа и смањењем нивоа азота у биљним ткивима са повећањем старости биљке. То доводи до мање доступности нутријената. Инсекти биљоједи утичу на биљке на много начина: компаративна студија раних фаза сукцесије показала је да парцеле без инсеката биљоједа имају већи вегетациони покривач у поређењу са онима под утицајем биљоједа. У тропима, чак и највећи предатори увелико утичу на богатство врста и састав биљака (Letourneau и сар., 2004).

Рестаурација тропских шума и заједница инсеката

Рестаурација је процес помоћи опоравку екосистема који је деградиран, оштећен или уништен (SER 2004). Рестаурација се разликује од конзервације. Како се очувањем покушава сачувати од деградације, рестаурација покушава да је преусмери. Генерално,

главни циљ рестаурације је да се успоставе независне и самоодрживе популације, не само биљака, већ и фаунистичких врста. Међутим, она почиње вегетацијом, јер биљке значајно модификују микро-окружење (Whisenant, 2002), а животињским врстама је потребно одговарајуће станиште да би се створиле одрживе популације.

Инсекти имају многе кључне улоге у екосистемима, а свака рестаурација треба да покуша да обнови и улогу и разноврсност популација инсеката како би се осигурало добро функционисање екосистема (Majer et al., 2002). Чак и за време рестаурације инсекти мењају структуру тла градећи шупљине, укопавајући органски материјал и обогаћујући тло храњивим материјама. Инсекти могу сузбити доминантне врсте биљака и тиме повећати разноврсност вегетације. Због важних односа који се морају обновити, интеракције биљних опрашивача и вегетације је од посебног значаја. Ови односи су веома осетљиви на поремећаје и морају се обновити како би се постигао самоодржив екосистем (Majer et al., 2002).

Са све већом деградацијом кишних шума, интересовање за обнову почело је да се развија пре две деценије. Како се тропске кишне шуме сматрају важним фактором за одржавање високог нивоа биодиверзитета и као главне угљеничне залихе широм света, многи научници заједно са јавношћу прихватили су обнову тропских кишних шума као корак ка спасавању сопствене будућности (Chazdon, 2013). До сада нема прецизних процена, али претпоставља се да је око 2 милијарде хектара шуме широм света означено као потенцијално подручје за обнову. Све већи интерес за обнову тропских шума потврђено је у Bonn Challenge (2016), где су се двадесет четири земље које се налазе у тропским пределима и имају на својој територији просторе под тропским шумама, обвезале да ће вратити око 78 милиона хектара тропских шума.

Сви напори за обнову морају превазићи препреке сукцесије. Кључни корак ка успеху је уклањање постојећег стреса, односно узрока поремећаја (нпр. сеча, испаша, ...), након чега следи природна регенерација (Holl, 2002). Ако поремећаји нису били интензивни, деградирана земљишта могу постићи сличне нивое биомасе биљних врста као нетакнута шума у року од 15 до 60 година.

Међутим, брзина опоравка шума опада са већим интензитетом стреса (Aide et al., 1995), а људске интервенције за превазилажење баријера које убрзавају сукцесију су неопходне на више оштећеним земљиштима.

Вероватно највећи изазови обнове поремећених средина су уништене резерве семена и ограничено расипање семена. Резерве семена аутохтоних врста могу се лако уништити пољопривредним активностима или тешким машинама приликом сече дрва, а многе врсте тропских шума често трпе и пожаре. Због тога не могу да створе семенску резерву. Распршивање семена помоћу животиња такође има тенденцију смањења на отворенијим просторима - чистине, пашњаци и значајније поремећене тј. разређене крошње дрвећа. Пошто се већина семена у тропима распршује уз помоћ животиња, одсуство такве врсте распршивања ствара још једну баријеру. Штавише, ако је циљ рестаурације изворни састав врста и вегетације и инсеката, природна регенерација без икакве интервенције није у могућности да је успостави.

Један од осталих услова природне рестаурације је доступност храњивих материја у земљишту. Семенима је потребно погодно окружење за клијање и развој. Ерозија тла резултира нижом плодношћу тла, заједно са вишом температуром и нижом влажношћу, те такви услови нису оптимални за дрвеће (Zimmerman и сар., 2007). Развој садница дрвећа може бити спречен и конкуренцијом постојеће вегетације - често траве и корова као што је *Imperata*.

Инсекти такође могу бити главна препрека за рестаурацију. Њихова грабежљивост за семењем и садницама, као што мрави уништавају листове, може узроковати неуспех рестаурације. Величина овог ефекта зависи од густине и обиља биљоједа, где већа бројност биљоједа може проузроковати потпуни неуспех у обнови шуме. Међутим, предација се може смањити растом пионирских врста.

Ако се нешто од овога догоди или, ако је брзина опоравка шуме сувише спора, природна регенерација се може побољшати уз помоћ асистираних природних регенерација. Међу кључним приступима асистираних природних регенерација су: засађивање, обогаћивање и засејавање аутохтоних врста дрвећа, контролисање опасности од пожара, сузбијање раста коровних трава. Подржана или асистирани природна регенерација је добар приступ, посебно када је циљ рестаурације обнављање биодиверзитета и састава врста. Када се квалитет станишта побољша рестаурацијом (усмереном ка примарном типу биотопа), омогућава се аутохтоним врстама инсеката да поново колонизују станиште.

Иако се биљке могу лако увести у деградирану земљу, бескичмењаци имају врло специфичне потребе за еколошка станишта - увођење бескичмењака можда није довољно само по себи (Maјer и сар., 2002). Утврђено је да се богатство врста, обиље и

разноврсност инсеката могу значајно повећати, налик на примарну шуму, помоћу потпомогнуте природне регенерације као што је садња. Ови резултати су потврђени у тропским заједницама лептира, али и на артроподима у суптропској Аустралији. Ипак, није било значајних промена у ова три фактора на парцелама где је на земљишту дошло до природне неасистиране регенерације. Као што је претходно поменуто, природна регенерација има тенденцију да буде спорија и врло је вероватно да још није дошло до повећања богатства, обиља и разноврсности инсеката.

Сеча и њен утицај на тропске шуме

Нема сумње да сеча дрвећа у тропским шумама представља један од главних узрока крчења шума у тропском окружењу. Дрво и његов извоз чине 30% међународне трговине у земљама у развоју. Чак до 40% околне шуме је оштећено или уништено током сеча (Verissimo и сар., 1992). Иако нису направљене егзактне процене стопе сече, видљив је узлазни тренд.

Жеља за високо вредном шумом са много комерцијалних стабала за сечу проузроковала је узгој шума, манипулацију биолошким принципима у циљу постизања вишег квалитета за људску употребу (Whitmore, 1990). Две основне категорије поступака у узгоју шума су поступци чишћење (тзв. клиринг) и поступци природне регенерације. Клириншки поступци су базирани на приступима у којима се секу сва стабла, а не само она која имају комерцијалну вредност. Ниска стопа поновног раста жељених стабала и дуготрајна замена врста су довели до тога да се данас ти системи напуштају у корист система који користе природну регенерацију. Друга категорија поступака садржи два главна приступа: моноцикличне и полицикличне методе (Whitmore, 1990). Приликом моноцикличне сече, сва потенцијално профитабилна стабла одговарајуће величине уклањају се у једној операцији, након чега следи пракса сађења шума и чекање док не прође оквирно 70 година, након чега дрвеће сазри (Montagnini and Jordan, 2005). Моноциклична метода је дизајнирана за шуме које су богате вредним стаблима и имају плодно тло - нпр. *dipterocarp* шуме у југоисточној Азији (Montagnini и Jordan, 2005). Захваљујући великој густини дрвећа, шумска надстрешница је веома неповезана и ненамерно оштећење моноцикличног система

може досећи и до 40 или 60% без последица. Због дугог циклуса између две сече, креирана је селективна полицикличка метода (Montagnini и Jordan, 2005).

Системи полицикличне сече дрвећа покушавају да све људске интервенције за обнову сведу на минимум како би били што економичнији. Профитабилна стабла се сакупљају у више циклуса у којима се могу забележити само одређене количине дрвећа по хектару (Whitmore, 1990). Циклуси сечења су релативно кратки у односу на моноцикличне, око двадесет до тридесет година. Захваљујући ограничењу броја посечених стабала по хектару, ово је мање драстичан приступ него моноциклична сеча, али полициклички систем резултирају високим количинама екстрахованог дрвета (Montagnini и Jordan, 2005) са малим, али широко распрострањеним празнинама у крошњама (Whitmore, 1990).

Са већом свешћу о сечи као претњи за тропске пшуме, осмишљен је алтернативни приступ - снижавање утицаја сече - reduce-impact logging (RIL). RIL је покушај да се смање штетни утицаји сече на животну средину коришћењем планирања пре сече, мапирања погодних стабала, контроле дрвећа за сечење, ублажавања оштећења околне вегетације током сечења заједно са проценом последица интервенције након сече.

Међутим, системи који користе природну регенерацију често не узимају у обзир кључну улогу фауне и биодиверзитета. Ипак, губитак бескичмењака и њихове улоге у екосистему могу бити кључ успеха (Ghazoul and Hill, 2001), те је стога важно провести студије и о њима.

Одговори инсеката на сечу

Инсекти у тропским шумама прате вегетацију док формирају јасну вертикалну стратификацију различитих заједница, стварајући два основна слоја - крошњу и подножје (подручје испод крошњи). Комбиновање инсеката у тим слојевима је веома карактеристично у зависности од оптималног нивоа светлости за одређене врсте. Током селективне сече, ова стратификација је оштећена и то може довести до губитка примарних врста у крошњама, као што је приказано са саставом лептира (Ribeiro and Freitas, 2012). Заједнице лептира у крошњама имају већу богатство врста и мању бројност него заједнице подножја (Ribeiro и Freitas, 2012), а подножје (подручје испод

крошњи) је насељено врстама са ужом географском распрострањеношћу. Са разређивањем крошњи селективном сечом, врсте које имају изражене боје се највише разликују по саставу у односу на примарну шуму. Врсте лептира у крошњама треба да буду толерантније на светлости и више температуре због новоформираних празнина (Ribeiro и Freitas, 2012), што значи да могу да насељавају и ниже слојеве у празнинама (искрченим деловима), док приземне врсте из подножја тамо не могу да преживе. То повећава сличност слојева подножја и крошања у шумама које се секу. Не само да је светлост кључни фактор, већ и вегетација као ресурс хране - повећани раст пионирских биљних врста и неких биљки толерантних на сенке накнадно мења скупове инсеката који су зависни од тога (Ribeiro и Freitas, 2012).

У смислу укупних шумских параметара, шуме које се секу и оне које се не секу ће највероватније варирати у богатству врста инсеката (Ghazoul, 2001). Многе студије показују веће богатство врста лептира у поремећеним шумама него у примарнима. Овај ефекат је вероватно узрокован инвазијом великог броја генералиста и врста са широком географском дистрибуцијом. Богатство врста расте и код мравца који живе на земљи. Богатство врста мравца се повећава са већом структуралном хетерогеношћу станишта узрокованом сечењем и настајањем празнина у крошњама (Johns, 1997).

Иако су неке студије указале на мању разноврсност лептира у шумама које се секу, то у пракси не мора бити тако. Међутим, већина врста лептира који доминирају у шумама су генералисти, што резултира смањеним бројем специјалиста - супротно ономе што је типично за тропске шуме (Ghazoul, 2001). Ове промене у композицијама су главна разлика између сечене и несечене запуштене шуме. Број специјалистичких врста лептира опада са сечењем, јер не могу да живе у хетерогенијим стаништима, тј. у стању су да толеришу само малу хетерогеност окружења. Слична ситуација се може наћи и на терену. Оно што се мења углавном међу мравима који живе на земљи је обиље различитих врста. Већина врста мравца које се налазе у примарним шумама такође су примећене у шумама које се секу. Међутим, било је више доминантних врста, док су у сеченим шумама доминантне врсте биле одсутне. Међутим, дешава се и одређена замена врста, при чему су мрави из примарних шума замењени толерантнијим врстама (Kalif et al., 2001). Гљиве су такође подложне променама, али не толико као лептири.

Инсекти, и све промене у њиховим горе поменутих заједницама, директно или индиректно утичу на друге животиње у тропским шумама. Птице инсектоједи реагују

на сече шума губитком обиља од 98% до 37% (Thiollay, 1997). Ова огромна трансформација узрокује нестанак птица инсектоједа, што може довести до повећаног оштећења биљака од стране инсеката, јер су птице један од предатора који контролишу обиље инсеката. С друге стране, губитак обиља птица може бити и резултат недостатка одговарајуће хране, тј. инсеката (Thiollay, 1997). Свака наизглед мала промена у саставу инсеката може имати уништавајући учинак на животиње вишег нивоа. Инсекти су такође под утицајем ефеката са виших нивоа према доле (Canaday, 1996).

Отворена структура шуме резултира лакшим ловом, што може довести до озбиљног пада бројности многих сисара. Пад броја сисара има утицај на зависне врсте, као што су бубе које користе измет сисара као свој главни извор хране и као заштиту за положена јаја. То ће свакако имати утицаја на обнову читавог станишта, јер бубе измета својим активностима доприносе функционисању екосистема, нпр. кружење хранљивих материја и секундарна дисперзија семена. До две трећине богатства врста инсеката изгубљено је са падом броја сисара. Нижа расположивост ресурса хране доводи до веће конкуренције, праћене променама у саставу врста инсеката - генералисти ће постати доминантнији (Culot et al., 2013).

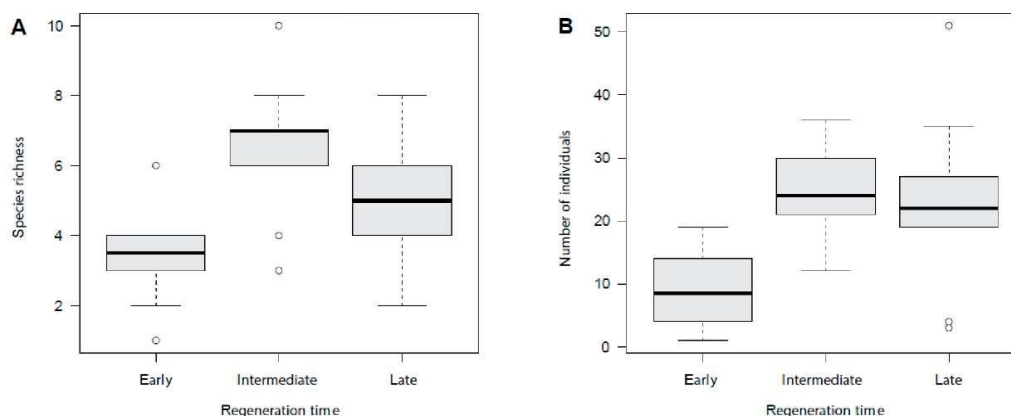
Чак и сечене тропске шуме могу послужити као уточиште за одређене шумске врсте, те стога представљају важан извор врста за обнову биодиверзитета и треба их сматрати важним за напоре очувања и заштите.

Промене заједница инсеката током обнављања шумских стабала

Са континуираном сукцесијом након поремећаја проузрокованих сечом, појавило се богатство врста инсеката који се опорављају од раних сукцесијских станишта до средње старих станишта. Обе врсте и богатство су биле ниже од просека на местима ране рестаурације (Слика 4). Растуће обиље инсеката може се објаснити чврстом везом бројности врста и повећањем биомасе њихових домаћина. Напротив, није пронађена значајна веза богатства врста лептира са биомасом дрвећа (Valtonen и сар., 2017). Различито богатство између станишта различитих узраста опоравка највероватније је узроковано појавом ретких (не бројних) врста инсеката. Већина бројно обилатих врста остаје слична током рестаурације (Bitencourt и da Silva, 2016).

Процес опоравка заједнице је неовисан од промена у обиљу врста и разноврсности (Valtonen и сар., 2017). Када се проучава легло и његове артроподне заједнице,

примећено је да се бројност врста опоравља брже од састава заједнице у шумама. За опоравак састава заједнице, квалитет станишта је кључни фактор. Околина изгледа мање важна, али се њен ефекат не може занемарити. Добри летачи, као што су лептири из рода *Charaxes* могу мигрирати и распршити се у околна погодна станишта, стога њихово присуство или одсуство може утицати на заједницу лептира (Shahabuddin и Terborgh, 1999). Приликом обнављања шумских стабала, састав инсеката у заједници је у великој мери повезан са факторима животне средине и саставом биљки. Старосна доб шуме, повезаност крошњи и колике су уобичајене празнине, чини 31,8% разлика између заједница лептира који се хране воћем (Valtonen и сар., 2017). Генерално, структура артропода у заједници и њене варијације у тропској шуми објашњавају се биљним композицијама од 2 до 18% (Shahabuddin и Terborgh, 1999).



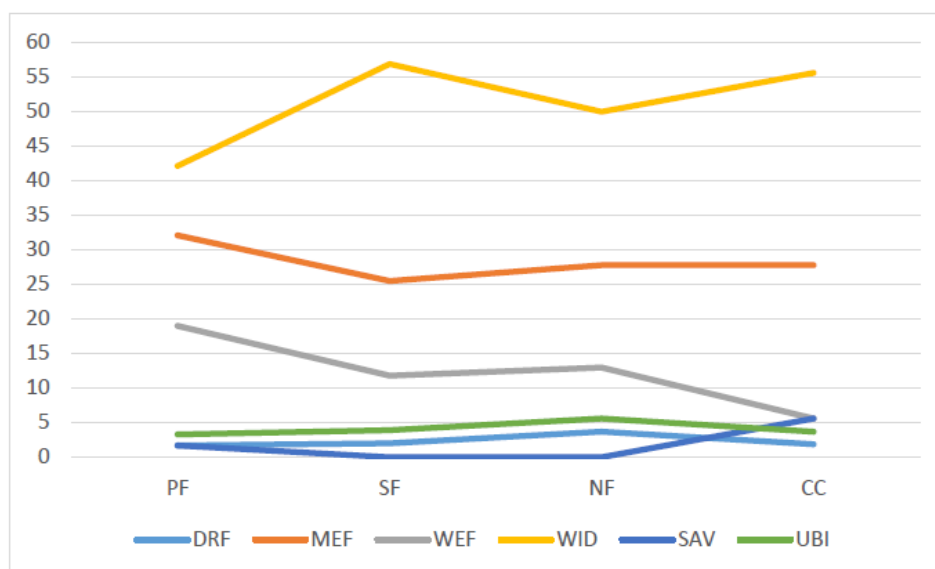
Слика 4: Богатство врста (у-оса А) и обиље тј. број индивидуа (у-оса В) бубе измета дуж градијента опоравка (рани, средњи и касни стадијум на х-оси) (Vitencourt и da Silva, 2016)

Снажна веза између биљоједних заједница инсеката и дрвећа у опорављеној шуми може се објаснити специјализацијом ларви или чак одраслих према биљкама домаћинима. (Valtonen и сар., 2017), нпр. лептири рода *Eurhaedra* пронађени су у близини њихових биљака домаћина (стабло домаћина ларви или стабла којима се хране одрасли) (Valtonen и сар., 2017). На **Слици 5**, промена врста и њихових еколошких група видљива је на градијенту рестаурације поремећене шуме.

У раним фазама регенерације, убрзо након поремећаја, богатство врста и обиље врста инсеката биће ниски у поређењу с примарном шумом (Vitencourt и da Silva, 2016).

Састав инсеката ових фаза ће се највероватније веома разликовати од оригиналног састава инсеката. Разлика зависи од количине посеченог дрвета, јер довољно велике празнине у крошњама могу довести до успостављања нове еколошке групе инсеката. Убрзо након операције сече шума и даље ће једно време постојати висок ниво лишћа и органске материје која може довести до лажних резултата, попут упоредивог богатства врста у раним фазама након сече и примарне шуме (Gormley et al., 2007).

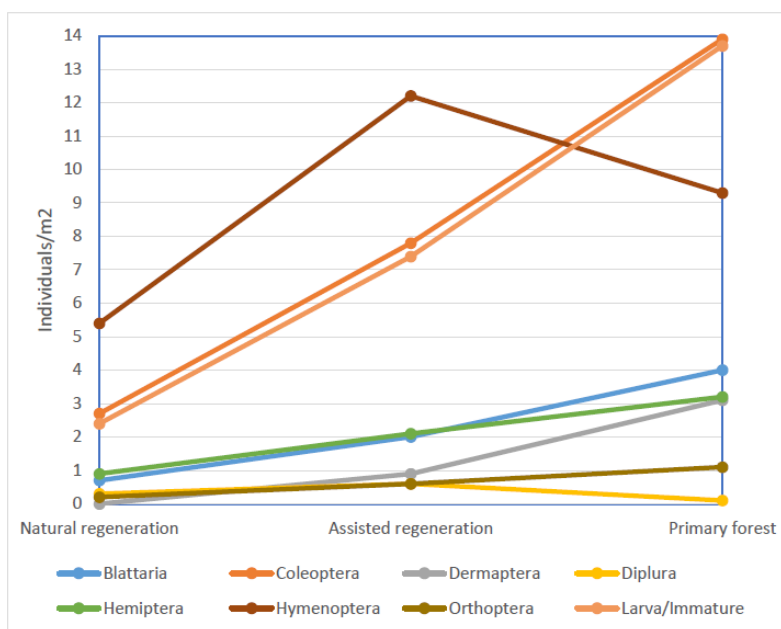
Када обнова пређе на средњу фазу, богатство врста инсеката не показује значајно повећање или смањење (Bitencourt и da Silva, 2016). У средњим фазама могу се налазити врсте оба станишта - шума са поремећајем и примарна нетакнута шума (Bitencourt и da Silva, 2016), а као резултат тога очекује се и већа разноврсност на прелазној фази опоравка. Штавише, у овој фази разноврсност може достићи најнижу разину (проучавано на бубама измета) (Bitencourt и da Silva, 2016), или врло близу најнижој у примарној шуми (према примеру проучавања лептира).



Слика 5: Удео врста лептира различитих еколошких категорија у стаништима, симулирајући рестаурацију тропских кишних шума након сече [оса x - PF примарна шума, SF секундарна шума (претходно сечена, средњи секундарни раст), NF ново засађена шума (сечена, 9 година са аутохтоним дрвећем), CC чиста површина (1 година пре узорковања)]; DRF - суве шумске врсте, MEF мезофилне шумске врсте, WEF влажне шумске врсте, WID шумске врсте са широком еколошком толеранцијом, SAV врсте саване, UBI свеprisутне врсте] (Safian и сар., 2011)

Смањење разноврсности узроковано је појавом ретких врста малог изобиља (Sanchez-de-Jesus и сар., 2016). Да би се препознало да ли је опоравак у току, мора се одвијати замена врста током времена. Лептири рода *Charaxes* или рода *Bicyclus* треба да имају смањење обиља и богатства врста, јер су типични за станишта са ниским крошњама и стога је њихово станиште поремећено (Safian и сар., 2011; Valtonen и сар., 2017).

Касније фазе опоравка и њихове врсте инсеката повезане су са параметрима примарне шуме - типично већим подручјем базалног дрвећа, вишим стаблима, затвореном крошњом и већом количином лишћа (Campos и Hernandez, 2015). Лепидоптерни родови *Euphaedra* и *Euriphene* показали су се као показатељи успешне рестаурације тропских кишних шума након сече (Safian и сар., 2011; Valtonen и сар., 2017). Касније фазе могу садржавати веће популације инсеката и стога је бројност врста које припадају примарним шумама већа (Bitencourt и da Silva, 2016). Приликом упоређивања потпомогнуте природне регенерације са регенерацијом без приступа потпомагања или интервенција, изгледа да је човек у могућности да брже поврати заједницу артропода. (Слика 6).



Слика 6: Богатство у редовима инсеката из узорка смећа станишта са разним приступом рестаурације у односу на примарне шуме (Cole и сар. 2016)

Приликом садње дрвећа, повећана рањивост подржавала је заједницу артропода која је личила на примарну шуму (Holl и сар., 2013). Неке заједнице инсеката се могу обновити за педесет до шездесет година (Safian и сар., 2011) али потпомогнута природна обнова може бити пресудна за повратак посечених шума и њених заједница на примарне шумске нивое, јер су разлике видљиве чак и након 30 до 60 година од операција сече (Cole и сар., 2016).

Пољопривреда у тропима

Култивисање усева и узгој стоке може бити изазов у тропима, углавном због квалитета и количине плодног тла. У тропима се јављају углавном оксисоли и ултисоли. Ово су црвена, кисела тла са ниским садржајем нутријената (National Research Council, 1993). Са све већим интензитетом пољопривредне праксе, пољопривреда у тропским крајевима постаје неодржива, тако да се пољопривредна земљишта напуштају и више шума се сече и оштећује.

Промена култивације је најчешћи приступ - до 30% светске обрадиве земље је под овом праксом. Међутим, она такође узрокује доста проблема, јер у пракси се са променама култивације бележи се 70% искрчивања шума у Африци (Brown и Thomas, 1990). Ова метода подразумева ефикасну размену хранљивих материја, спречава ерозију тла и регулише инвазију корова (National Research Council, 1993). Почине чишћењем шумских путева, након чега следи спаљивање преостале вегетације, садња и жетва на неколико година, а затим пуштање земљишта да га овлада коров. Након тога поново се спаљује вегетација. Међутим, ти циклуси се често интензивирају и скраћују периоди без обрађивања, што доводи до губитка плодности, преовладавања корова и деградације шумског земљишта (National Research Council, 1993). У таквим деградираним подручјима формирају се пашњаци и користе као испаша за стоку.

Међутим, захваљујући ниској плодности, траве које се могу користити као храна за животиње не напредују, а коров који је нејестив за стоку може овладати пашњаком. Ова инвазија је неизбежно праћена напуштањем пашњака захваљујући ниској продуктивности (National Research Council, 1993). Да би се створила одржива пољопривреда, развијени су агро-шумарски системи. Дрвеће, лековито биље, вредни

усеви и животиње су на једној парцели, побољшавајући продуктивност, а не уништавајући у потпуности шуму (Nair, 1993).

Одговори инсеката на пољопривредне активности

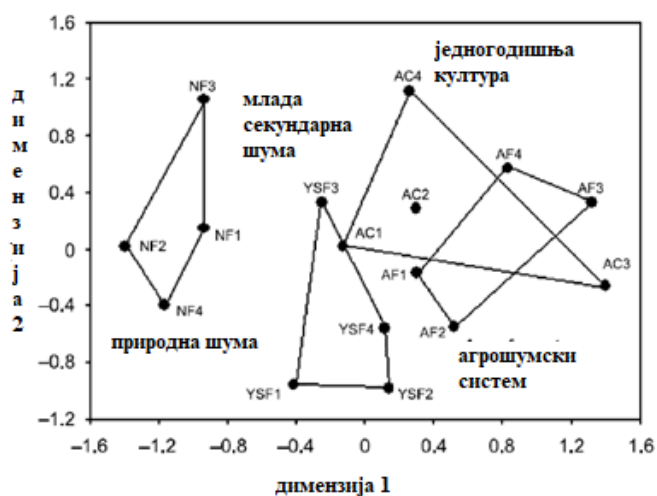
Животињске заједнице показују мале или велике промене као одговор на конверзију земљишта у пољопривредне сврхе. Међутим, у већини случајева, промена доводи до опадања богатства врста. На градијенту опадања шума од нетакнуте шуме до агро-шумарских парцела, од плантажа до пашњака, примарне шуме су увек биле најбогатије врстама инсеката, иако агро-шумарски систем може носити до 75% изворног богатства врста. Овај тренд опадања богатства врста у агро-шумарским стаништима, уочен је код инсеката са измета, Longhorn. Он се примећује и код инсеката који живе у земљи, али и код летећих хименоопера. Чини се да су пашњаци најчешће измењена и најсиромашнија станишта, према већини студија. То је вероватно резултат повећане средње температуре на тлу, што већина шумских врста инсеката не може да издржи.

Обиље врста нема тако јасан тренд. У пољопривредним стаништима обиља заједница инсеката измета је обично већа него у континуираној примарној шуми. Одређене врсте су знатно више заступљене у пашњацима или плантажама, а посебно мали инсекти измета (Scheffler, 2005). Већа бројност мањих врста инсеката измета може бити узрокована присуством великих сисара на пашњаку где су мале врсте углавном биле генералистичке и тако могу досећи веће количине. Висок број обитаваних врста инсеката измета доводи до смањене равномерности заједнице. С друге стране, за породице *Ichneumonidae* или *Silphidae* уочено је да су најзаступљеније у примарним шумама. Солитарне пчеле су имале више обиља на преуређеном земљишту, док су друштвене пчеле пале у обиљу и богатству врста. Већа бројност самица пчела може се објаснити или већим расположивим гнездилиштима на отвореном, или искључењем социјалних пчела, а тиме и мањом интерспецифичном конкуренцијом која омогућава раст самотних популација пчела. Повећани су и биљоједни лептири и њихово богатство у плантажама - хомогене плантаже нуде извор хране високе густине.

Разноликост артропода показала је значајно смањење након конверзије. Хименоптерани су показали велику разноликост у неометаној шуми. Поред тога, у шуми су били разноврсни инсекти, али се њихова разноликост смањивала са повећањем

интензитета пољопривредних пракси. Колики је утицај конверзије земљишта на разноликост зависи и од географске локације станишта - инсекти из густе шуме Монтане у Индонезији су показали да су прилично отпорни, и на шумским стаништима их има 25% више у односу на обрадиве површине, а већина врста инсеката измета је могла издржати широк распон услова станишта. Други пример мање штетног утицаја је благо снижена разноврсност инсеката тзв. мркве (риличар). Неке групе инсеката могу чак напредовати на преуређеном земљишту. Већина врста јастреба мољаца у тропским регионима је добро прилагођена за преживљавање у поремећеном станишту и тако ће остати разнолика. Чини се да плантаже могу носити високу разноликост примарних шумских врста, те стога није тако велика разлика у разноликости инсеката. Међутим, то је могуће само за нове плантаже јер временом монокултуре не могу да задрже већину шумских врста (у дугом временском периоду) (Meng и сар., 2013).

Иако плантаже могу да носе сличну разноликост неко време, састав заједница инсеката ће на крају постати различит. Поново су проучавани различити скупови инсеката измета, и показала се значајна разлика. Ови резултати су такође у складу са студијом о заједницама других корњаша. Мрави на пашњацима су показали разлике. Резултат је до 55% повећања доминантних или опортунистичких врста на пашњацима у односу на нетакнуту шуму, док специјалисти скоро да нису били присутни у поремећеним стаништима (King и сар., 1998).



Слика 7: Сличност фауне измета на дводимензионалној скали у различитим стаништима, врста једног станишта повезана је линијама.

Састав лептира разликовао се за 64% у пољопривредним земљиштима и примарним шумама, а Ichneumonidae су показале ниску сличност дуж станишта (Ruiz-Guegга и сар., 2013). Један интересантан закључак је да врсте које су карактеристичне за зреле шуме нису пронађене или се ретко појављују у преуређеним стаништима, док су индикаторске врсте травњака најчешће сакупљане у пољопривредном земљишту (Ueda и сар., 2015). Ово указује на већу сличност преуређеног земљишта са травњацима него са нетакнутом шумом.

Ипак, заједница арбореалних мрава какавог дрвећа била је веома слична оној у природним шумама (Da Conceifao, 2015) и доказано је да агро-шумарски системи успостављају погодне услове за колонизацију инсеката примарних шумских врста, чиме се повећава сличност састава онеме у нетакнутој шуми (Ueda et al., 2015).

Промене заједница инсеката током напуштене рестаурације пољопривредног земљишта

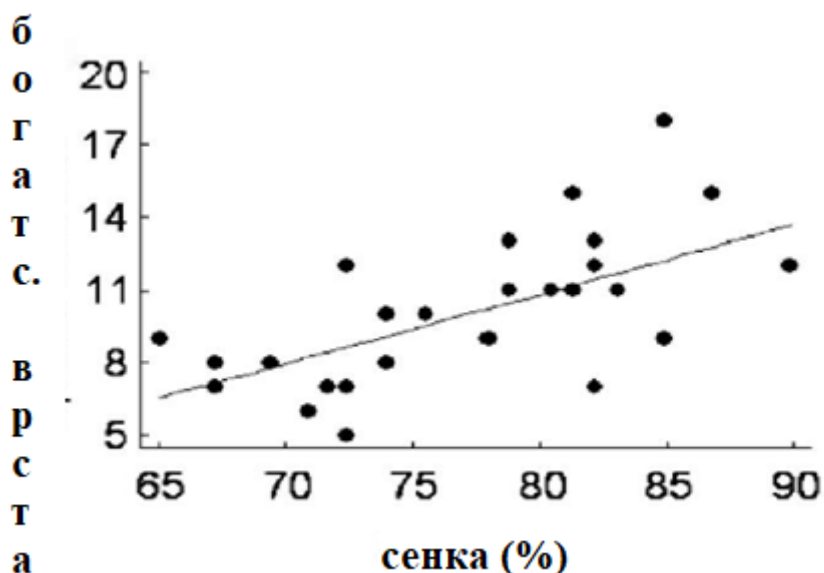
Напуштена поља и пашњаци типично се састоје од мањих подручја шумских крчевина, и они се напуштају у различито време, стварајући фрагментирана станишта и матрицу различитих стадијума сукцесије. Овај расцепкани карактер пејзажа може потенцијално садржати више врсте инсеката који су јединствени за свако станиште (Gormley и сар., 2007). Ипак, неопходно је очување и одржавање природних примарних шума, уз побољшање обнове неких деградираних подручја, јер је доказано да имају незамењиву вредност за биодиверзитет (Takano и сар., 2014).

Напуштена пољопривредна земљишта у односу на шуме могу заостајати око 10 година због биљака, папрати и других недрвних врста које спречавају успостављање и раст дрвенастих врста. Време кашњења и вероватноћа успешне рестаурације зависе од интензитета искориштавања пашњака, нпр. слабо кориштена подручја могу бити насељена пионирским дрвећем за само 6 година (Aide и сар., 1995).

Главни разлог зашто аутохтоне врсте дрвећа не могу да расту на овој земљи је ниска доступност семена у резервама семена и њихово ограничено распрострањење. Резерва семенки може се лако уништити пољопривредним активностима, а многе семенке у тропским шумама често немају могућност очувања и не могу створити

семенску резерву. Околни остаци шума могу пружити семе, али је распршивање врло ограничено, јер већа семена врхунских врста нису у стању да се распрше више од 5 метара од руба шуме. Распршивање семена животињама је тешко због избегавања чистих подручја пашњака и поља од стране животиња.

Богатство врста лептира расте уз градијент рестаурације. Стопа пораста богатства врста у почетку је брза, али се успорава након неколико година, и наставља се успоравати током наредних деценија (Itioka и сар., 2015). Богатство врста лептира расте са повећањем густине стабала, али показује негативну корелацију са густим сеновитим подножјем. Додатно, повећано засећење стаблима доводи до повећања броја врста лептира (Слика 8). Број врста мравва и њихов одговор на рестаурацију није конзистентан јер мрави имају много еколошких група - војни и мирмекофилни мрави се повећавају са годинама обнављања шуме (Такао и сар, 2014), док на дрвеним мравима није примећен ефекат сукцесије на богатство врста. Међутим, Neves и сар. (2010) сугерише да одсуство јасног градијента може бити узроковано већим богатством врста у раним фазама мравва које се гнезде на тлу, док се такво понашање не види у мравима за гнездење на тлу у касним фазама.



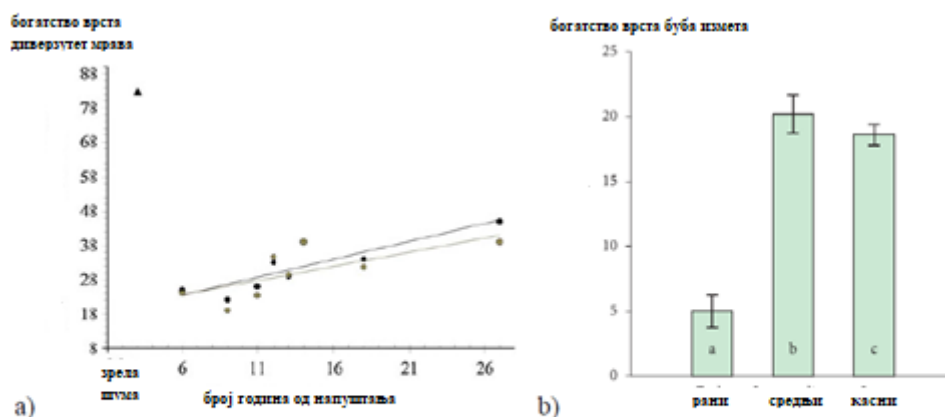
Слика 8: Богатство врста лептира у односу на нијансу испод приземне вегетације услед откривања шумских фрагмената (Neves и сар. 2010).

Објављено је такође да су *Coleoptera* осетљивије на поремећаје. На прошлим пољопривредним и обнављајућим земљиштима богатство инсеката отпада кукуруза

било је највише у средњим фазама (Слика 8б), а за биљоједне скарабеиде било је врло слично или нешто ниже него у примарним шумама (Такао и сар., 2014).

Бројност врста инсеката је повећана према резултатима већине студија. Истраживања су рађена за мраве, лептире, ортопротере и инсекте измета (Такао и сар., 2014). Величина популације ортохотерана повећана је за четири до седам пута, а популације инсеката измета повећане су за 53% у 3 године након напуштања земљишта (Barnes и сар., 2014).

Већина обновљених земљишта није у стању да одржи биодиверзитет врста инсеката на истом нивоу примарних или старих секундарних шума, али се временом алфа разноликост инсеката полако повећава. Разноликост мрава се такође повећава и резултат је све већа разноврсност дрвећа. Повећана разноврсност стабала нуди широк спектар ресурса хране, што омогућава да више врста мрава или других инсеката коегзистира. Инсекти веће разноврсности су били отпорнији на промене станишта - разноврсност је била слична разнама зреле шуме чак и у средњим фазама (Neves и сар., 2010).



Слика 9: а) Линеарна регресија богатства и Shannon-ове ентропије врста мрава у старом пољу током времена. б) Богатство инсеката балега у три фазе сукцесије (Neves и сар., 2010).

Богатство врста, изобилије, и чак разноврсност могу досећи ниво сличан примарној шуми. С друге стране, рестаурација скупова инсеката на напуштеним пољопривредним земљиштима не мора нужно да се приближи скупу зреле шуме. Након 7 година

природне регенерације, састав инсеката је делио само 31,6% врста касних стадијума (Neves и сар., 2010). Ипак, разлика између напуштених пољопривредних земљишта и шума се повећава са променом старости парцеле и променом врста инсеката током градијента промене (Neves и сар., 2010). Једна ствар која можда повећава брзину опоравка састава инсеката је присуство зреле шуме у близини - док се обнављају напуштена поља и пашњаци, она је важан извор не само семена, већ и фаунистичких врста зреле шуме. Деградирана станишта су била типична за веће стопе генералиста, док се одмицањем сукцесије појављује више специјалиста у разним фазама обнављања. Ови резултати су уочени у скуповима инсеката измета, а све већи проценат специјализованих *Scarabaeidae* може се сматрати доказом успешног опоравка станишта. Лептири су такође показали велики промет током градијента времена, а врсте које преферирају сеновите просторе нису биле присутне у регенеративним подручјима. Coleopterans који користе дрвенасте остатке, преферирају станишта слична примарној шуми и стога их нема у раним фазама сукцесије (Takano и сар., 2014). Још један добар показатељ континуиране сукцесије су дрвени мрави. Гнезде се на дрвећу и мравље заједнице једне врсте дрвећа могу бити врло различите у зависности од старости дрвета. Исте врсте дрвећа у старости од 15 година и 40 година старе рашчишћене шуме угостиле су различите заједнице мрва, док су 5 година и 15 година старе шуме показале већу сличност (Floren и сар., 2001).

Један посебан случај рестаурације је садња брзорастућих стабала као што је *Acacia mangium*. Овај приступ се углавном користи када је потребно превазићи травњаке настале пољопривредним активностима како би се побољшало успостављање аутохтоних стабала и покренуо опоравак шуме и њених врста. За неке од група инсеката забележено је повећање богатства врста и већа сличност састава са шумом. Braconid осе су показале не само већи број врста у плантажама, већ и различит промет врста у којима је видљиво повећање врста старих секундарних шума. Слични

результати су примећени и за заједнице инсеката (Ueda и сар., 2015). Лептири су такође показали повећано богатство врста у плантажама (Matsumoto и сар., 2015). Иако плантаже не могу да насељавају тако различите заједнице као што су примарне шуме или старе секундарне шуме, оне могу да помогну да се постигне стални опоравак шума на веома поремећеним површинама. (Ueda и сар., 2015).

Мрави и лептири су добри показатељи - мрави су стационарне животиње са великом популацијом и њихов састав одражава промене у станишту (Dunn, 2004). Лептири из породице Nymphalidae су осетљиви и подложни поремећајима; стога њихово присуство и веће обиље могу бити знак успешне рестаурације (Bobo и сар., 2006).

Пријављене су различите процене времена потребног за обнову заједница инсеката након поремећаја пољопривредом. За мраве, се претпоставља да је 25 година довољно да се опораве до две трећине њихове разноликости код зреле шуме (Neves и сар., 2010; Takano и сар., 2014), док је лептирима требало најмање 40 година да постигну средњу сличности (75%) са саставом примарних шума. За инсекте измета 18 година није било довољно за успостављање стабилног састава (Audino и сар., 2014).

Поглавље II: Метрика биодиверзитета

Тачно мерење разноврсности у природним заједницама је неизбежна тема екологије и биодиверзитета. Оно укључује и упознавање са другачијим приступом од употребе богатства врста као метрике разноврсности (нпр. филогенетска разноврсност и функционална разноврсност) и укључивање информација о биодиверзитету изражавањем разноврсности у јединицама ефективних бројева.

Богатство врста

Анализирајући литературне изворе широког распона проблематике и широког временског распона може се закључити да је далеко најзаступљенија мера разноврсности заправо број врста у посматраном скупу. Ово је донекле изненађујуће у новије време, јер је више него очигледно да број врста не може бити универзални предиктор за функцију екосистема. Као што је истакао Jan Bengtsson у својој раној критици метрике биодиверзитета (Bengtsson, 1998) " *употреба броја врста као*

индикатора разноврсности екосистема сугерише да су све врсте потенцијално једнаке у односу на функцију ".

Наиме, ниједна студија о биодиверзитету и функционисању екосистема не разматра цео басен врста. Типичније, експерименти окупљају регионалне заједнице врста и тестирају различите комбинације ових врста у скуповима различитих богатстава. Ипак, чак и у таквом сценарију није јасно који би еколошки механизам учинио број врста добрим предиктором (осим можда приликом узорковања).

Функционална разноврсност

Ако се претпостави да подела станишта врста има позитиван утицај на разноврсности и на функционисање екосистема, врсте морају бити максимално различите (унутар одређеног простора станишта врста) како би искористиле највећу количину расположивог простора станишта врста (Tilman и сар., 1997б). Ипак, богатство врста није нужно линеарно повезано са заузимањем простора станишта врста, осим ако се врсте издвајају из басена врста са случајним вредностима особина или из басена врста у којем су вредности особина равномерно распоређене по простору станишта врста. У свим другим случајевима, требало би да је пожељно да се количина покривеног простора станишта врста директно мери, што је оно што метрика функционалне разноврсности покушава да уради.

Значај функционалне разноврсности је препознат од самог почетка (Schulze и Моопеу, 1993) и био је део првих експеримената (Tilman и сар., 1997б). Ипак, још и данас се расправља о томе како правилно дефинисати и како мерити функционалну разноврсност. Најчешћи начин квантификовања функционалне разноврсности је категоризација врста у функционалне групе на основу њихових особина, и изражавање функционалне разноврсности као броја функционалних група (нпр. богатство

функционалних група). Ово је проблематично из неколико разлога (Petchey и Gaston, 2002б, 2006; Petchey и сар., 2004).

Прво, већина карактеристика је непрекидна и категоризација у дискретне класе ће бити неизбежно произвољна. Ово такође подразумева да, у зависности од тога како су разлике дефинисане, било која асоцијација врста може бити или скупљена у једну функционалну групу или подељена тако да свака појединачна врста формира своју групу.

Друго, изгубљене су информације о варијацијама унутар групе и постоје само информације о разликама између група.

Треће, функционалне групе се онда сматрају еквивалентним и еквиливантним, што је вероватно неоправдана претпоставка. Ови проблеми се могу заобићи коришћењем метрике функционалне разноврсности која обухвата континуалну и вишедимензионалну природу вредности особина које леже у основи функционалне разноврсности (Petchey и Gaston, 2002б; Villeger и сар., 2008). Метрика функционалне разноврсности мери функционалну разноврсност као дужину гране кладограма који се односи на све врсте у заједници, хијерархијски груписане на основу њихових особина. Функционално богатство квантификује функционалну разноврсност као конвексну запремину у вишедимензионалном простору особина. Ипак, ниједна од ове две алтернативе не решава фундаментални проблем са функционалном разноврсношћу, тј. питање: које особине треба мерити? Petchey и Gaston, (2006) дају свој одговор на ово питање питање као " *тачан број особина је број који је функционално важан* ".

Проблем са тим одговором је вишеструк:

На првом месту, као што је приметно (Bengtsson, 1998), постоји одређени степен циркуларности у овом одговору. Ако повезујемо функционисање екосистема са разноврсношћу особина које изаберемо *a priori* на основу њихове важности за функцију коју меримо, више не говоримо о функционалној разноврсности као

независној варијабли. Ово може бити посебно проблематично ако се избор не заснива на независним еколошким информацијама, већ на скупу особина које максимизирају објашњену варијансу.

Ово наглашава други проблем: које особине треба укључити и на основу којих критеријума? Могућност субјективног избора оставља истраживачима примамљиву количину "истраживачког степена слободе" (Simmons и сар., 2011) где се било који скуп особина које дају резултате у сагласности са оригиналном хипотезом може оправдати.

Треће, како можемо претпоставити да знамо све релевантне особине важне за дату функцију, па чак и да их знамо, како можемо бити сигурни да их све можемо мерити?

Четврто, особине врста нису нужно константне током времена и простора и могу се раздвојити на примарне особине врста и на особине одговора (Lavorel и Garnier, 2002).

Филогенетска разноврсност

Неки од поменутих проблема довели су до појаве још једног начина за мерење функционалних разлика између врста без ослањања на мерење функционалних особина, односно до филогенетске разноврсности.

Филогенетски концепти се заснивају на идеји да врста чини најмању могућу популацију са јединственом и заједничком еволутивном историјом, односно врста је најмања могућа монофилетска група (монофилетска значи да је чине сви и једино наследници заједничког претка). С обзиром да се „еволутивна историја“ технички мења из генерације у генерацију, постоји каква-таква општа идеја о особинама које су довољно релевантне да њихове промене доводе до специјације (стварања нове врсте).

Другим речима, иако свако теле има јединствену и заједничку еволутивну историју почев од своје мајке-краве, није свако теле врста за себе јер телад нису међусобно релевантно различита, ни фенотипски ни генотипски.

Филогенетска разноликост је први пут предложена као метрика да би помогла у одређивању приоритета очувања (Faith, 1992). Faith проналази њен значај у способности тј. помоћи при одлучивања о очувању тако да ограничени ресурси могу бити фокусирани *"тако да подскупи таксона који су заштићени има максималну основну разноврсност особина"*. (Faith, 1992). *"Разноврсност особина"* овде је синоним за особине врста, а основна претпоставка је да се сличне врсте (или чак појединци) у погледу њихових особина могу предвидети на основу њихове филогенетске повезаности. Исто образложење наводи (Cadotte и сар., 2008) када сугерише да филогенетска разноврсност треба да садржи информације о простору који се користи по врстама (о тзв.еколошким нишама или стаништима врста) и стога је добар предиктор функционисања екосистема. Међутим, филогенетска разноврсност такође има ограничења која треба размотрити и која су сажета у радовима Srivastava и сар., (2012) и Mouquet и сар., (2012).

Да би филогенетска разноврсност била добар показатељ функционалне разноврсности, релевантне особине за функцију екосистема која се разматра морају имати снажан филогенетски сигнал. То се најбоље може илустровати примером: замислите да нас занима важна функција екосистема за испашу у коралним гребенима. Знамо да су пашњаци донекле специјализовани и да претпостављају, на основу тога, да разноврсна скупина корисника ефикасније пасе од било које друге врсте понаособ. Ако је - из једног или другог разлога - тешко измерити шта разни корисници стварно конзумирају, можемо претпоставити *"сличности у преференцији хране"* филогенетском повезаношћу између било којег пара корисника. Другим речима, претпоставља се да је вероватноћа да ће два блиска корисника појести исте алге већа него за два даља

корисника. Ако смо у праву, онда кажемо да особина "преференције у храни" има филогенетски сигнал, а филогенетска разноврсност може бити пристојан показатељ укупног заузетог "простора станишта врсте (еколошке нише) за испашу" који би могао да предвиди стварну функцију екосистема ефикасности испаше. Свакако, ово може лако да буде и погрешна претпоставка. Као што су приметили Srivastava и сар., (2012), блиско сродне врсте могу се развити као последица адаптације. За бактерије се чак може показати да експериментална еволуција, опонашајући адаптацију, има потенцијал да препише претходно откривени сигнал филогенетске особине очувања (Gravel et al., 2011).

Други проблем је што, чак и ако се генерално држи претпоставке, узимајући у обзир све врсте у великој филогенији, однос може бити локално нејасан због механизма заједнице. У посматраном случају, замислимо да је однос *филогенетска удаљеност* ~ *удаљеност особина* вођен филогенетски удаљеним гранама које имају веома различите особине. Ако је само једна грана присутна на локалном нивоу, однос можда неће постојати унутар те гране.

Други примери укључују ситуацију када се бира окружење за врло сличне врсте или врло различите врсте. У оба случаја, однос може бити мање јак него ако се узме у обзир потпун скуп врста унутар басена врста. Srivastava и сар., (2012), закључују да "*на крају, корисност филогенетске разноликости зависиће од тога да ли су функционалне особине од посебног значаја за функционисање екосистема исте као и оне чији је филогенетски сигнал очуван на нивоу заједнице..*"

Која метрика предвиђа најбоље функционисање екосистема?

У литератури је било неких расправа о томе која метрика је најбољи предиктор функционисања екосистема. Показано је да метрике функционалне разноликости надмашују остале метрике у експериментима травњака (Petchey и сар., 2004), и стеновитим базенима са макроалгама (Griffin и сар., 2009а). Мета-анализа експеримената травњака показала је да је филогенетска разноликост бољи предиктор биомасе заједнице него богатство врста (Cadotte и сар., 2008, 2009). Ови налази изазвали су живу расправу, будући да су други аутори тврдили да је богатство врста заправо бољи предиктор (Cadotte, 2015; Cardinale и сар., 2015; Venail и сар., 2015). Значајно је, међутим, да је већина методолошких несугласица потакнута веома високом колинеарношћу филогенетске разноврсности и богатства (R^2 од 0,9) и да је, иако оригинална анализа Cadotte и сар., (2008), филогенетска разноврсност била бољи предиктор, а термин "боље" се односи на 2% више варијанце која је објашњена. Међутим, расправа се такође ослањала на различите доказе: Cadotte, (2013), се бавио изричито филогенетском разноврсношћу (за разлику од горе описаних експеримената) и нашао да је то значајан и добар предиктор производње биомасе. Насупрот томе, у природним и експерименталним скупинама слатководних зелених алги, филогенетска разноврсност није била повезана са заједничким појављивањем или конкурентним исходима (Alexandrou и сар., 2014; Narwani и сар., 2013; Naughton и сар., 2015).

Око поменуте проблематике до данас није постигнут консензус. Што је још важније, постоје подељена мишљења да ли на питање треба одговорити квантитативним аргументима. Функционална разноврсност је једина метрика која може тврдити да мери величину која је директно и логично повезана са механизмом који лежи у основи функционисања екосистема, нпр. комплементарност станишта врста - ако се праве особине мере на прави начин. Као што је претходно размотрено, доста чињеница указују на функционалну разноврсност као тешку метрику за употребу у

практи. Заговорници филогенетске разноврсности не тврде да је она узрочно повезан са функционисањем екосистема (Cadotte и сар., 2011), али сугеришу да она има потенцијал да буде бољи представник истинске функционалне разноврсности од саме функционалне разноврсности. Ово може бити истина ако се испуне одређене претпоставке (види горе). Богатство, с друге стране, изгледа да не чини ни једно ни друго. Иако је понекад представљено као такво, оно није очигледан показатељ за функционалну разноврсност нити може бити логички и узрочно повезано са функционисањем екосистема. Ипак остаје нејасно где лежи заслуга што се јасно види да у датом сету експеримента са травњацима, богатство објашњава већу пропорцију варијанце него алтернативне метрике. Иако је функционална разноврсност повезана са јасно дефинисаном хипотезом (нпр. које су особине важне), а филогенетска разноврсност има претпоставке које се могу тестирати (тј. релевантне особине морају имати филогенетски сигнал у локалној заједници), што богатство нема. Ако се бавимо богатством, често је нејасно какву еколошку хипотезу тестирамо.

Шта је диверзитет?

Један аспект који је игнорисан у претходној дискусији о метрици разноврсности је питање о релативном изобиљу. Све горе наведене метрике, било да су у питању богатство врста, функционално богатство, функционална разноврсност (Petchey и Gaston, 2002a) или филогенетска разноврсност (Faith, 1992) су метрика "богатства", а не разноврсности у ширем смислу. Све врсте су једнаког тежинског коефицијента, без обзира на њихово обиље. То значи да две заједнице које садрже по десет врста и укупно стотину појединаца увек имају исту разноврсност у складу с тим метрикама. То је тако, чак и ако једна заједница има десет јединки из сваке врсте, а друга деведесет и једну од исте врсте са једном јединком из сваке преостале врсте. Ово је супротно нашем интуитивном разумевању. Док прву заједницу можемо посматрати као

разноврсну (замислите шуму са десет врста, отприлике у истом обиљу по врсти, у јесен, где све врсте имају листове различитих боја), ми бисмо оклевали да квалификујемо другу заједницу као једнако разноврсну или чак уопште разноврсну (замислите монокултуру садње смреке са девет малих појединачних стабала различитих врста које су се населиле на периферији шуме). Према речима Hill, (1973):

"Када кажемо да су влажни тропи разноврснији од тундре, мислимо да тамо има више врста. Тачније, мислимо да врсте у влажним тропима имају у просеку мање пропорционалне количине него оне у тундри."

Из перспективе функционисања биодиверзитета-екосистема, такође нема смисла игнорисати релативну заступљеност. Најбоља претпоставка о томе како поједине врсте утичу на функционисање екосистема је да то чине сразмерно њиховом обиљу. Стога еколози већ дуго користе метрику разноврсности која укључује информације о релативном обиљу (иако то није био задатак у области биодиверзитета и функционисања екосистема). Две најзаступљеније метрике су Shannon-ова ентропија и Simpson-ов индекс. Shannon-ова ентропија даје податок о неизвесности идентитета врсте случајно одабраног појединца. Simpson-ов индекс даје вероватноћу да две случајно одабране јединке из скупа врста не припадају истој врсти. Обе метрике су осетљиве на обиље. Shannon-ова ентропија даје врстама тежинске коефицијенте сразмерно њиховом обиљу, док Simpson-ов индекс изражава сразмерно квадрату њиховог обиља. Ипак, како је истакао Jost, (2006), оба индекса немају кључна својства која би се интуитивно очекивала од метрике разноврсности, а најважније је "својство удвостручења" (или у његовој генерализованој форми, "принцип репликације").

Опет, замислите две заједнице које имају десет врста у једнаком обиљу, али немају заједничку врсту. Shannon-ова ентропија (са базом 2) је 3.3 за сваку заједницу, а Simpson-ов индекс је 0.9. Шта добијамо ако удружимо заједнице и стога имамо нову заједницу са 20 различитих врста, које су једнако богате? Shannon-ова ентропија

удружене заједнице је 4.3, а Simpson-ов индекс 0.95. Ниједан од ова два индекса није удвостручен, док је објективно разноврсност удвостручена. У ствари, Simpson-ов индекс је само порастао за 0,05 или 5,5%. Стога је веома непоуздано упоредити две заједнице различитих диверзитета на основу ових метрика. Ипак, рекло би се да су све заједнице које имају исти Shannon-ов или исти Simpson-ов индекс једнако разноврсне. На основу те премисе можемо извести поузданију метрику разноврсности (Jost, 2006). Постоји бесконачан број заједница са истим Shannon-овим или Simpson-овим индексом који се разликују у свом богатству и њиховој релативној дистрибуцији обиља. Међу овим заједницама постоји тачно једна у којој су све врсте једнако обилне. Број врста у тој заједници назива се *ефективним бројем врста* (Hill, 1973; Jost, 2006; MacArthur, 1965). Према речима Jost, (2006):

" У физици, економији, теорији информација и другим наукама разлика између ентропије система и ефективног броја елемената система је фундаментална. То је број, а не ентропија, и то је срж концепта разноликости у биологији."

Hill, (1973), и Jost, (2006), су показали да су Shannon-ова ентропија и Simpson-ов индекс специјални случајеви генерализованих ентропија које се разликују само у њиховом мерењу пропорционалног обиља q . У ствари, ово важи за већину заједничких индекса разноврсности који се користе у биологији, укључујући Shannon-ову ентропију, све Simpson-ове мере, све Renyi-јеве ентропије, све HCDT или "Tsallis" ентропије и богатство врста (Jost, 2006). Све се може изразити као генерализована ентропија која се може претворити у ефективан број врста "реда" q следећом формулом:

$$D_q = \left(\sum_{i=1}^s p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}$$

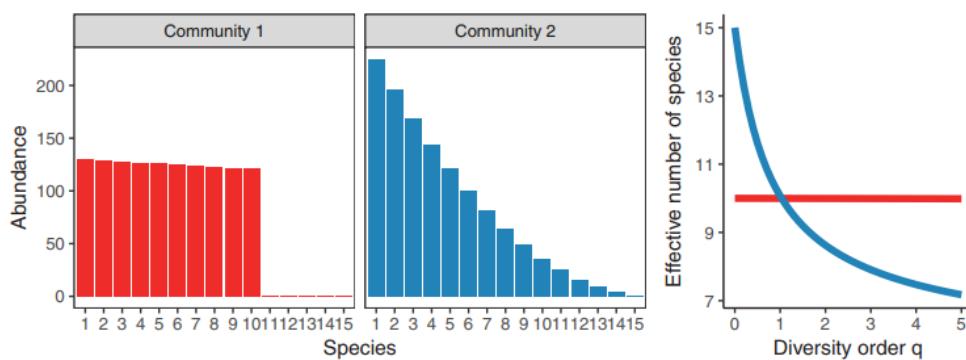
Где је p_i релативно обиље i -те врсте, а q је тежина која се даје релативној заступљености врста. Богатство врста, ефективни број врста базиран на Shannon-овој ентропији, и ефективни број врста базиран на Simpson-овом индексу, и чак Berger-Parker-ов индекс доминације су сви ефективни бројеви врста реда $q = 0, 1, 2 \dots \infty$, респективно. Формула није дефинисана за $q = 1$, али за граничну вредност $q \rightarrow 1$ јесте. Ефективни број врста реда q се често назива *Hill-ов број*.

Још једна кључна предност ефективног броја врста реда q_i је да сви индекси имају исту јединицу - врсту или тип. Због тога можемо испланирати разноврсност било које заједнице као функцију од q . Разноврсност било које дате заједнице може се у потпуности описати својим профилем разноврсности за $0 \leq q \leq \infty$. У овом оквиру, за једну заједницу се може рећи да је безусловно разноврснија од друге заједнице, само ако је то тако преко целог распона профила разноврсности. Уколико то није случај (тј. ако се профили укрсте) заједнице се могу само условно рангирати по q . Узмите наше две замишљене шуме горе, али додајте још десет јединки из различитих врста у нашу монокултуру смрче. Ова шума ће сада бити двоструко богатија врстама (двадесет врста) у поређењу са шумом са десет једнако богатих врста ($q = 0$). Ипак, за веће q , она ће бити мање разноврсна од шуме са десет врста (јер још увек у потпуности доминира једна врста). Профили разноврсности ове две заједнице ће се укрстити, и ми можемо само одлучити која је условно разноврснија на основу q . Пример је дат на **Слици 10**.

Ако треба дати један број, треба изабрати ред од q . Неки истраживачи су изнели аргумент да се избором богатства као индекса разноликости избегне доношење евентуално произвољне одлуке о томе како тежински вредновати релативну

заступљеност. Ово је погрешно. Као што је приказано горе, мора да се изабере ред q , богатство није изузетак већ једноставно избор $q = 0$.

Тврдња која се заступа у дисертацији је да ако се направи било какав избор, природан избор је да се врсте разликују управо по њиховој релативној заступљености ($q = 1$) и да се не дају свакој врсти исте тежине ($q = 0$).



Слика 10: Лево: Заједница са десет врста у приближно једнаким количинама. Средина: Заједница са петнаест врста у неједнаким количинама. Десно: Профил разноврсности за обе заједнице за ред $0 < q < 5$. Која је заједница разноврснија, зависи од реда q . (Jost, 2006)

Јединствени оквир

У претходном делу текста се расправљало о разноврсности, функционалној разноврсности и филогенетској разноврсности као о различитим димензијама разноврсности, и како су оне потенцијално повезане са функционисањем екосистема.

Може се узети у обзир и друга перспектива: док разноврсност претпоставља да су све врсте једнако различите једна од друге, функционалне и филогенетске разноврсности вреднују тежине врста по њиховој "повезаности". Оне су максимизиране ако су врсте потпуно неповезане, било у смислу заједничког порекла или њихових функционалних особина. Да бисмо описали разноврсност што је могуће потпуније, морамо комбиновати број врста са информацијама о релативној бројности врста и њиховој повезаности. Такве метрике постоје и биле су популарне —нпр. Рао-ва квадратна ентропија (Рао, 1982), која је такође постала популарна мера функционалне разноврсности (Botta-Dukat, 2005). Али то су ентропије, а не разноврсности. Ravoine и сар., (2009) показују да су многе популарне метрике у ствари могле бити генерализоване као филогенетске ентропије реда q , укључујући Faith-ов PD ($q = 0$), Рао-в Q ($q = 1$) и Allen и сар. H_p ($q = 2$). А на основу тога, Chao и сар., (2010) и Chao и сар., (2014б) проширили су оквир Hill-овог броја на филогенетску разноврсност и функционалну разноврсност. Ово се односи на оквир као "разноврсност атрибута", где су атрибути "ефективан број врста" у случају разноврсности односно богатства, "ефективан број грана јединичне дужине" за филогенетску разноврсност и "ефективан број парова функционалних врста са јединичном раздаљином" за функционалну разноврсност. Пошто су све метрике ефективни бројеви, оне испуњавају својство удвостручавања и имају исту јединицу преко целог опсега q . За филогенетску разноврсност, на пример, то значи да је разноврсност две заједнице које не деле ниједну врсту, а за које су филогеније само у основи повезане, адитивна.

За сваку дату заједницу, највећа разноврсност добија се према богатству врста. Ако укључимо информације о релативном изобиљу, нпр. ако израчунамо ефективни број врста реда $q = 1$, максимална вредност која се може постићи је богатство врста - у случају да су све врсте једнако богате. Ако додатно укључимо информације о филогенетској повезаности, максимална филогенетска разноврсност може бити једнака ефективном броју врста - у случају скупа врста где су све врсте потпуно неповезане (филогенија звезда). Исто важи и за функционалну разноврсност. Ефективан број врста се може посматрати као посебан случај филогенетске или функционалне разноврсности и богатства. Филогенетска и функционална разноврсност су најобимнија обележја

разноликости и вероватно треба да буду преферирана. Важно је напоменути да обједињујући карактер горе описаног оквира иде још даље. Hill- ови бројеви такође природно прате мултипликативни оквир раздвајања регионалне (гама) разноврсности у независну алфа (локалну) и бета (транспортну) компоненту, тј.

$$\text{Гама диверзитет} = \text{Алфа диверзитет} * \text{Бета диверзитет}$$

То обједињује низ популарних метрика бета разноврсности. Jaccard, Sorensen, Horn и Morisita-Horn показало се да су све мере монотоне трансформације бета разноврсности засноване на Hill-овом броју (Chao *срп.*, 2008, 2012; Chiu и *срп.*, 2014; Jost, 2006, 2007). Отуда и Бета разноврсности могу бити исцртане као различити профили и дефинисане условно на реду диверзитета q .

Још једно дебатно питање за које овај оквир предлаже решење је концепт равномерности. Одавно у екологији постоји претпоставка да разноврсност има две компоненте, богатство и равномерност.

Из ове перцепције могу се одбацили две природне метрике равномерности и "неравномерности" у оквиру Hill-ових бројева:

$$\text{равномерност} = \frac{\text{диверзитет}}{\text{обиље}} \quad \text{и}$$

$$\text{неравномерност} = \frac{\text{обиље}}{\text{диверзитет}} \quad (\text{Jost, 2007; Tuomisto, 2012}).$$

Само је друга декомпозиција заиста декомпозиција у односу на независне компоненте, док је у случају првог равномерност ограничена алфа разноврсношћу (Jost, 2007). Имајте на уму да у обе дефиниције разноврсност може бити или функционална, филогенетска или богатство врста и да зависи од реда q .

Закључни став о метрици биодиверзитета

Коначно, метрике које су коришћене као мера разноврсности у области диверзитета и истраживања функционисања екосистема могу се широко окарактерисати у два типа. Или су то метрике које се могу (и треба) трансформисати у ефективан број врста (Shannon-ова ентропија, Simpson-ов индекс, Rao-в Q , Faith-ов PD и многе друге), или су то метрике које заправо не мере разноврсност и не би се требале користити као такве. Исто се може рећи и за метрику бета разноврсности. Категорија индекса који нису диверзитети укључује метрику као што је средња вредност удаљености парова MPD или индекс најближег таксона NTI (Webb и сар., 2008). Ове метрике су мере филогенетског груписања или равномерности које могу бити веома корисне, нпр. да се проуче механизми састављања врста. Но, оне нису метрика разноврсности. Две заједнице, једна са 2 и једна са 200 врста, могу имати исти MPD или NTI.

Разноврсност је далеко сложенији концепт него што му се дају заслуге. Али данас постоји јединствен и ригорозан оквир разноврсности. Ако поље биодиверзитета и функционисања екосистема озбиљно прихвати концепт разноврсности, нема изговора да се у потпуности не усвоји овај оквир и да се не напусте метрике које нису део њега.

Процена разноврсности у реалним екосистемима

У већини експерименталних студија о биодиверзитету и функционисању екосистема изричито се манипулише бројем врста и стога не мора да се бира одговарајућа метрика. Ипак, недавно се показало интересовање за проучавање ефеката разноврсности у реалним екосистемима, где број врста није симулиран него резултат посматрања—нпр. Duffy и сар., (2016). У студијама о природној микробиолошкој разноврсности, разноврсност се увек мора процењивати, чак и у експерименталним поставкама. Ово доводи до једног од основних питања екологије у области биодиверзитета и функционисања екосистема - питање како проценити диверзитет из

непотпуних узорака? Литература о овој теми је огромна (Magurran, 2004; Magurran и McGill., 2011), а свеобухватна ревизија је изван оквира дисертације. Оно што следи је само кратак сажетак.

Традиционално су постојале три главне класе процене разноврсности: параметарска, непараметарска и криве акумулације врста. **Параметарска процена** ослањају се на претпоставке о дистрибуцији распрострањености основних врста. Ако претпоставимо да "реална" расподела обиља врста следи неки модел (функцију), можемо приказати дистрибуцију као функцију из података узорка и затим на основу добијене функције проценити параметар дистрибуције као индикатор богатства или других аспеката различитости у класичном смислу (тј. раритет, доминација, равномерност, итд.). Постоји много различитих дистрибуција распрострањености врста и избор између њих, и њихово прецизно уклапање у мале узорке, може бити изазов. Различите дистрибуције могу дати врло различите процене и, што је најважније, параметарском проценом не мере се сви аспекте разноврсности. Чак и ако то учине, њихове апсолутне вредности нису много смислене и нису нужно упоредиве. Прилагођени модели се такође могу користити за процену богатства асимптотских врста, али овде опет, процена зависи од изабраног модела и тачност процене зависи од тога колико добро модел описује праву дистрибуцију. Све то чини овај начин процене проблематичним.

Непараметарске процене не полазе ни од какве претпоставке о дистрибуцији основне врсте (отуда назив "непараметарска"), већ процењује богатство асимптотских врста на основу односа броја ниских фреквенција. Најуобичајенији је, Chao1 процена која даје доњу границу процењеног богатства врста (у најједноставнијем облику) као $S + \frac{f_1^2}{2*f_2}$ где је f_1 број врста са само једном појавом у узорку (singletons), а f_2 број врста са тачно две појаве. Постоје и други начини процене укључујући ACE који користи обиље ретких врста (дефинисано као нпр. заступљеност са мање од десет јединки) или Jackknif процена која користи или само синглетон обиље, или и једноструко (синглетон) и двоструко обиље.

Последње врсте процена су **акумулационе криве врста**— састоји се од уцртавања броја евидентираних врста као функције броја евидентираних појединаца.

Пошто ће форма варирати са редоследом у којем су јединке снимљене, очекивање од N случајних налога се обично израчунава. Резултујућа функција може се затим екстраполирати да би се добила процена богатства асимптотских врста. Међутим, чешћа употреба је обрнути сценарио. С обзиром на број узорака који се разликују по броју снимљених појединаца, за поређење разноврсности може се користити разређивање. Идеја је да се праве мањи узорци од великих узорака да би се добио очекивани број посматраних врста у узорку величине која би омогућила исправно поређење између узорака. Проблем са овим приступом је да ако се узорци разликују по својој истинској разноврсности, део покривен узорком ће се разликовати у односу на дату стандардизовану величину узорка. Узорковање 200 стабала на бореалном шумском земљишту ће вероватно открити већину врста, док ће узорак исте величине у тропској шуми открити само део присутних врста. Стога, Chao и Jost, (2012), предлажу методу разређивања и екстраполације на основу покривености где се узорци упоређују под једнаком покривеношћу, а нису једнаке величине. Покривеност је овде удео детектованих врста у узорцима и може се проценити помоћу процењивања покривености који је повезан са непараметарским проценама описаним претходно.

До сада се дискутовало о начинима процене богатства врста. Ипак, као што је горе размотрено, можда не бисмо желели да проценимо богатство као што процењујемо разноврсности, већ као ефективан број врста вишег реда. Chao и сар., (2014a), су развили метод редукције (разређивања) и екстраполације на основу комплетности узорка за сет Hill-ових бројева ($q = 0, 1, 2, >2$). 2015, Chao и сар. су проширили тај оквир на континуалан поредак q за $0 \leq q \leq 3$. Ово омогућава процену профила разноврсности из података узорка. За било који ред q , метода разређивања и екстраполације такође омогућава да се лако процени да ли је узорак довољан да се процени асимптотска разноврсност (да ли крива раздвајања достиже асимптоту). Ово често открива другу предност коришћења ефективног броја врста реда $q = 1$ или више. Иако је готово немогуће добити прецизну и непристрасну процену богатства врста, посебно у мега-разноликим заједницама (инсекти, микроби, тропска стабла, итд.), често је могуће - са разумним напором, да се добије прецизна и непристрасна процена ефективног броја врста реда $q = 1$ или вишег (Chao и сар.,

2015a). Коначно, (Chao и Jost, 2015) су развили методу за редукацију и екстраполацију са филогенетским богатством која је проширена на филогенетске разноврсности реда q од стране Hsieh и Chao, (2017).

Да би се правилно проценила разноврсност, не само да је потребно екстраполирати из узорка који је при руци, већ и сам узорак мора бити генерисан пажљиво, као што је објашњено у Gotelli и Colwell, (2001). Разматран је само случај када имамо информације о обиљу врста, а не само о појави. Многе методе које процењују богатство врста имају повезане деривације које могу да функционишу са подацима о појавама. Поред тога, процена разноврсности природно долази са неизвесношћу. Већина горе поменутих метода такође има деривације које омогућавају процену варијансе. У биодиверзитету и функционисању екосистема, где се разноврсност користи као независна варијабла, варијанса процењене величине се често игнорише (као што је и у овој дисертацији). Постоје статистичке методе које дозвољавају варијансе у предикторској варијабли (Модели грешака у варијаблама). Друга могућност је да се узорци рангирају према њиховој процењеној разноврсности и да се додели исти ранг оним узорцима чије се разлике не могу разликовати ни са каквом статистичком сигурношћу. Тада се могу користити корелације ранга.

Укратко, пошто је разноврсност углавном била високо контролисана у експериментима функционисања биодиверзитета-екосистема, процена није била проблем. Још новије студије које су истраживале функционисање биодиверзитета-екосистема у природним екосистемима (Gamfeldt и сар., 2013; Maestre и сар., 2012; Raquette и Messier, 2011) обично мере и разноврсност и функционисање екосистема на умерено малим парцелама, где је целовит попис могућ. Међутим, поље је еволуирало и креће се према сценаријима где ћемо морати проценити разноврсност из података узорковању —видети нпр. Duffy и сар., (2016). Ово важи за микробиолошке екосистеме, за студије у другим мега разноврсним екосистемима као што су тропске прашуме и корални гребени, али и ако треба проучавати веће скале. У овим случајевима, питање како прецизно проценити разноврсност и са мало предрасуда постаје предуслов за проучавање његових последица за функционисање екосистема. Постоје многе методе, али их треба усвојити.

Метрика мултифункционалности и њена ограничења

Идеја мултифункционалности је представљена од стране различитих група истраживача независно. Прва је била (Duffy и сар., 2003), који су проучавали ефекте разноврсности биљоједа у подлогама морске траве. Аутори су открили да "само најразноврснији скуп биљоједа истовремено максимизира вишеструка својства екосистема" - али без покушаја да квантификује мултифункционалност. Nestor и Bagchi, (2007) били су први на терену који су експлицитно говорили о "мултифункционалности", а аутори су га квантификовали "као део процеса екосистема са различитим најзначајнијим врстама" (како је одређено вишеструким регресијским моделима). Овај приступ је назван "приступ промета/измене врста". Алтернативни начин мерења мултифункционалности су предложили Gamfeldt и сар., (2008), који су директно квантификовали мултифункционалност, као вероватноћу да се неке врсте удруже да одрже све функције изнад одређеног прага - постављеног на 50% од максимално посматраног функционисања. Они су проширили овај приступ квантификањем броја функција одржаних изнад одређеног прага и истражили неколико граничних нивоа (30, 40 и 50%). Да би се избегла потреба да се одлучи о одређеном нивоу прага, (Burnes и сар., 2014) је предложио "приступ са више прагова". Аутори су предложили да се квантификује нагиб односа између разноврсности и броја функција изнад прага, за све нивое прагова - и да се исцртава нагиб у односу на праг. Аутори су такође извели низ мултифункционалних метрика из обрасца нагиба. Mouillot и сар., (2011) и Maestre и сар., (2012) израчунали су мултифункционалност као просек стандардизираних вредности функција ("усредњавање"), а недавно (Dooley и сар., 2015) су покушали да испитају мултифункционалност у оквиру мултиваријантног моделовања.

Свака метода има своја ограничења, као што је сажео Burnes и сар., (2014). Метода заједничког разматрања вишеструких појединачних функција (Duffy и сар., 2003) не оцењује мултифункционалност квантитативно. Обрнутим приступом (Nestor и Bagchi, 2007) предлажу начин квантификације, али не могу директно квантификовати

мултифункционалност (овим приступом се више процењује да ли су различите врсте статистички повезане са различитим процесима и у којој мери). Штавише, поменута метода разматра само позитивне ефекте на мултифункционалност. Такође је потребна прилично велика количина података како би одговарала потребним вишеструким линеарним моделима који процењују ефекте сваке врсте на сваку функцију. Недавно предложени мултиваријантни оквир за моделовање (Dooley и сар., 2015) превазишао је нека од ових ограничења. Иако овај метод дозвољава веома детаљну процену ефекта сваке врсте, њихове релативне заступљености и њихове интеракције, он такође не квантификује директно мултифункционалност. Оквир мултиваријантног моделовања такође захтева огроман број података. Предлози за заобилажење овог проблема могу захтевати тешке и могуће произвољне одлуке (нпр. моделовање интеракција између функционалних група, а не врста.) За то, врсте прво морају бити сврстане у функционалне групе). Друге сугестије (постављање коефицијента интеракције једнакима за све интеракције између две врсте) значајно смањују садржај информација. То може бити део разлога зашто приступ није усвојен у новијим студијама, иако је то вероватно моћно средство у одређеним околностима. Један пример би могао бити примиењени пољопривредни контекст где се испитује утицај малог броја циљних врста на дефинисани скуп функција.

Све варијанте приступа прага (Gamfeldt и сар., 2008; Zavaleta и сар., 2010) и приступа просека (Maestre и сар., 2012; Mouillot и сар., 2011) испуњавају критеријум квантификовања мултифункционалности директно. Ипак, оба имају друга ограничења: приступ просека претпоставља да су све функције једнаке тако да се виши учинак у једној функцији може надокнадити ниским перформансама у потпуно неповезаној функцији. Још је проблематичније да се број функција не појављује у резултујућој матрици. Иста просечна вредност може бити резултат просечне вредности две функције или двадесет. Приступ прага избегава оба проблема. Број функција изнад једног или више прагова:

- 1) Линеарно се повећава са бројем разматраних функција и

2) Броји сваку функцију независно, тако да неповезане функције не могу "поништити" једна другу.

Ипак, и он је проблематичан. Као прво, квантификује само ако је функција изнад прага, али не зна се колико. Одабир прага подразумева произвољан избор граничних вредности. И док приступ са вишеструким прагом превазилази овај последњи проблем, он не пружа јединствену вредност и има низ фундаменталних недостатака. У приступу вишеструког прага, вредност нагиба зависи од броја функција и броја разматраних врста (чисто математички ефекат), а узорак нагиба зависи од методе стандардизације вредности функција. Што је још важније, да би се образац нагиба интерпретирао на смислен начин, он се мора упоредити са очекиваним обрасцем у оквиру неког нултог модела. Ипак, ово нулто очекивање је веома променљиво што чини поређење са нултим моделом непоузданим.

Перспективе метрике мултифункционалности

Иако се можда превише фокусира само на слабости постојећих метода, у претходном одељку још увек је јасно да у овом тренутку не постоји метрика мултифункционалности која задовољава сва наша очекивања. Да би наставили даље, важно је артикулисати оно што су наша очекивања за бољу метрику. На основу онога што је разматрано у литератури, метрика треба да испуњава следеће критеријуме:

- ✓ Треба да квантификује мултифункционалност директно
- ✓ Треба избегавати усредњавање неповезаних функција
- ✓ Треба да буде осетљива на сталну промену вредности функција

Могу се додати и следеће неопходне особине:

- ✓ Треба да расте са повећањем броја функција
- ✓ Требало би да буде неосетљива на додавање или уклањање савршено корелиране функције

- ✓ Требало би да се понаша предвидљиво, тако да се могу открити и квантификовати одступања од нултог очекивања.

Овај списак је донекле *ad hock* и свакако непотпун. Предлог који следи у наставку је збир прелиминарних идеја које треба даље развијати.

Основно питање је колико функција које одређена заједница обавља може да се преформулише да би се сазнало "колико је разноврсно функционисање". Ово наглашава паралеле с питањем како мерити разноврсност у заједници. Наивна сугестија би била да се једноставно преброји број функција и израчуна функционално богатство. Ипак, ово игнорише на ком нивоу се извршавају функције. Према томе, природан избор би био да се функције врше на релативном нивоу на коме се изводи и израчунава ефективни број функција реда q . Зато једноставно релативну заступљеност врста замењујемо релативним перформансама функција у прорачуну.

Потребно је имати на уму да се релативна заступљеност овде мора израчунати двапут: једном да би се увеле функције на заједничкој скали (дељењем посматраног локалног максимума или неке друге максималне вредности коју треба узети као референцу на основу литературе или неких опсервација већег обима), и други пут за израчунавање релативних пропорција стандардизованих вредности функција. То нам такође омогућава да израчунамо функционалне профиле еквивалентне профилима разноврсности. Они преносе информације о томе колико функција се обавља у тоталу ($q = 0$), колико функција се обавља ефективно ($q = 1$), и колико је функција доминантно ($q = 2$). Ипак, до сада смо само инкорпорирали информације о релативном извођењу функција, али не и њиховом апсолутном нивоу (где се "апсолутни" ниво овде односи на стандардизоване вредности функција). Две заједнице са истим бројем функција које се изводе на истим релативним нивоима (све на 80% максимума у заједници А и све на 20% од максимума у заједници Б) ће резултирати истом вредношћу ефективне мултифункционалности. Једна од могућности да се укаже на информације о апсолутним нивоима функција, може бити множење ефективног броја функција са просечним нивоом на којем се функције изводе. Ово би изједначило заједницу која

обавља пет ефективних функција у просеку на 80% са заједницом која обавља десет ефективних функција у просеку на 40%.

Проблем је у томе што, иако ова метрика расте са бројем разматраних функција, она расте за исти износ ако се додају савршено корелиране функције. Према томе, метрика се може вештачки повећати додавањем више "функција". Да би се то избегло, можемо узети у обзир 'повезаност' функција. Chao et al., (2014b) су развили и индекс функционалних Hill-ових бројева реда q , који израчунава ефективни број једнако богатих и (функционално) једнако различитих врста. Израчун се врши узимајући у обзир удаљеност пар врста и њихове релативне заступљености. Замена врста по функцијама и квантификовање удаљености између функција као минус апсолутни коефицијент корелације, треба да резултира ефективним бројем некорелираних функција. Ова метрика би требала бити инваријантна са додатком савршено корелираних функција. Ако сада желимо да прилагодимо ефективни број некорелираних функција њиховим просечним перформансама, треба израчунати пондерисану средњу вредност вектора перформанси, тако да свака функција буде пондерисана пропорционално њеној просечној корелацији са свим другим функцијама.

Неки потенцијални проблеми могу бити:

Прво, користи се апсолутни коефицијент корелације између функција и стога се изједначавају позитивне и негативне корелације.

Већи проблем је питање да ли су корелације између било које две функције инваријантне. Ово није нужно случај. Функције могу бити повезане за неке врсте, али не и за друге, и стога ће укупна корелација зависити од састава врста.

Корелација између функција такође може бити условљена биотским или абиотским варијаблама - као што су интеракције врста и клима. Коначно, корелација може бити лажна и могуће да не одражава узрочну везу између функција. У светлу ових потенцијалних проблема, можда је боље не узети у обзир корелације међу функцијама, већ наметнути одговорност истраживачу да укључи само функције које се могу разликовати независно. Ипак, ово није формални критеријум и захтеваће евентуално произвољне пресуде.

Укратко, предложена метрика има потенцијала, али треба даље истражити њене особине. Пре него што се предложи нови приступ, нумеричко понашање треба темељно тестирати да би се избегло предлагање метрике која ће се испостави непрекидном.

До сада је избегнута дефиницију "функције". Оно што чини функцију је донекле лоше дефинисано. Важно је схватити да се овај проблем не може и неће решити метриком мултифункционалности. Док филогенетска различитост у извесној мери заобилази потребу за дефинисањем врсте за бактерије, мултифункционалност не може да уради исто за дефиницију "функције". Према томе, мера мултифункционалности ће увек бити само информативна као и појединачне функције које сумира. Шансе су да ће због овог фундаменталног ограничења концепт мултифункционалности бити кориснији и мање оспораван у околностима у којима су функције од интереса јасне. Ово би могло бити у примењеном контексту где би скуп услуга требало да буде максималан, или у основном истраживачком контексту, ако је доступно стручно знање довољно да се дефинише који скуп функција је од посебног интереса.

Закључна разматрања

Демонстрирање важности биодиверзитета је недвојбено покренуто питањем да ли је разноврсност важна за функционисање екосистема. Подручје истраживања је постало популарно као реакција на текућу кризу изумирања врста коју је изазвао човек. Непосредна опасност од губитка врста је један од разлога зашто је богатство врста, далеко више од других метрика разноврсности, у фокусу већине истраживачких напора. То је и разлог зашто је то питање од највеће важности. Ипак, као што је претходно наведено, фокус на број врста као предикторске варијабле за функционисање екосистема је проблематичан. Сам по себи, у свим могућим комбинацијама врста, шири концепт је кориснији предиктор за било који процес екосистема. Према томе, врсте се ретко када узоркују из басена свих могућих врста, већ из малог скупа филогенетски и/или функционално блиских врста. Унутар овог малог подскупа 'разумних'

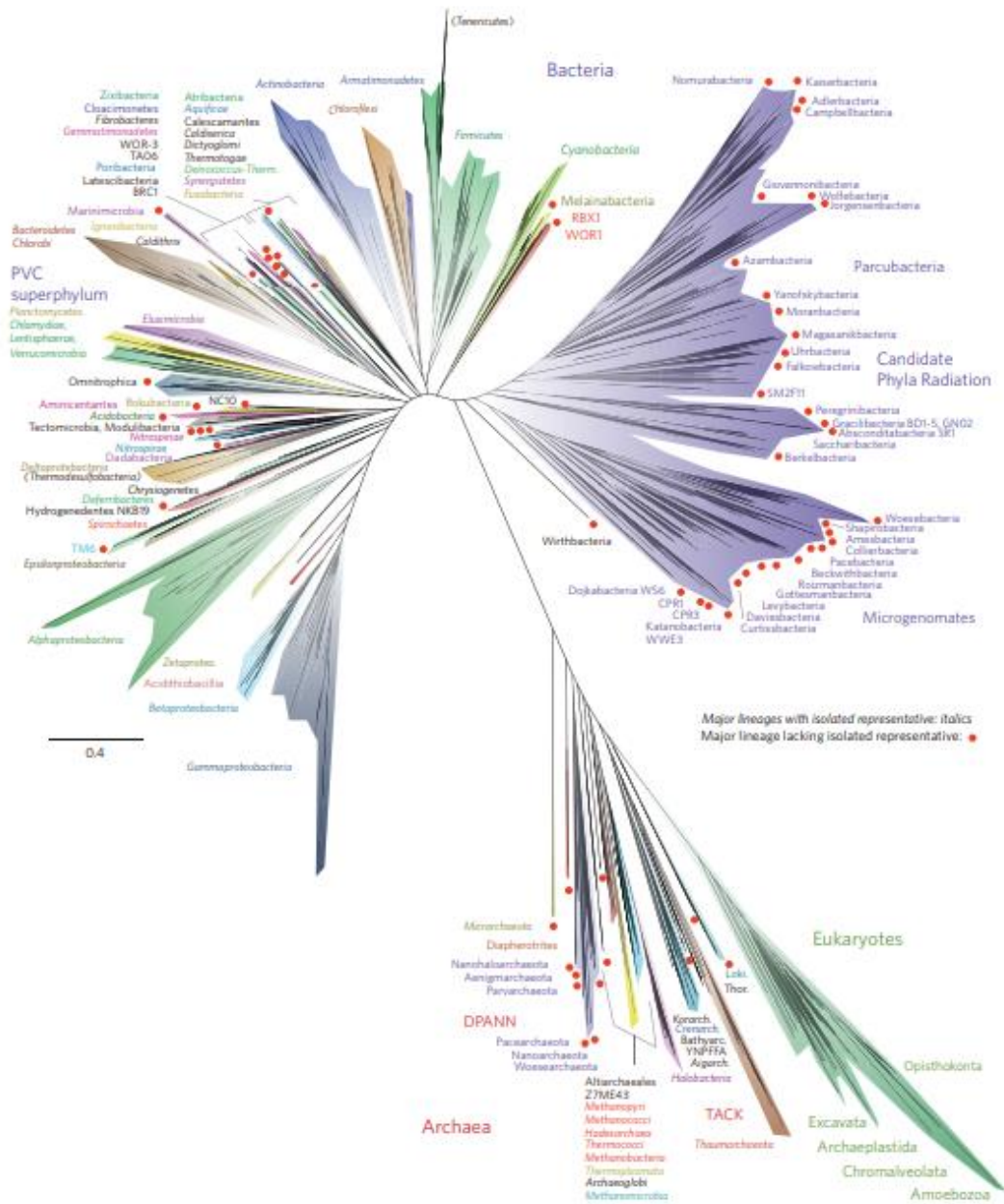
комбинација врста, врсте се обично комбинују у једнаким количинама, што је опет само један од бесконачног броја могућих комбинација релативне заступљености за исту вредност богатства врсте. Стога се може тврдити да, иако је богатство врста било "званична" независна варијабла у већини студија, оно то заправо никада није било. Неусклађеност, између онога што кажемо да симулирамо и онога што заправо симулирамо, је веома проблематична. Да би се могле предвидети последице губитка локалних врста (или добитка!), мало је вероватно да ће помоћи покушај генерализације свих експеримената који су корелирали са бројем врста *per se*. Признавање сложености концепта разноврсности и употреба више информација богатих подацима, неопходан је корак у правом смеру. Али то не превазилази основни проблем.

Примена истраживања биодиверзитета и функционисања екосистема на природне микробиолошке екосистеме илуструје овај изазов. **Слика 11** приказује филогенетско стабло које је објавио Hug и сар., (2016) у чланку под називом "Нови поглед на дрво живота". Opisthokonta, филогенетска група која обухвата све животиње (metazoa) као и гљиве, је једна грана на дрвету. Сваки узорак животне средине који садржи природну бактеријску и археалну заједницу може да садржи представнике из било које од огромне већине преосталих грана.

Укупно се пронашло 8187 бактеријских и археалних ОТУ, са медијаном од 2870 ОТУс. Остављајући на страни концепт врсте и проблеме процене богатства микроба, шта заправо познавање ових бројева говори о функционисању заједнице? Број могућих комбинација врста из групе врста, које су у великој заједници и коју чини мање од 30 врста, већа је од процењеног броја атома у свемиру ($>10 \times 10^{80}$; број комбинација за медијану узорка је $>10 \times 10^{2300}$).

Ниједан део овог аргумента не имплицира да биодиверзитет (у било којој форми) не може бити важан за функционисање екосистема. Ван сваке сумње је доказано да су, у одређеним контекстима, групе врста које садрже више врста продуктивније или стабилније током времена од група врста које садрже само подскуп исте врсте. Али, потрага за општим (или чак функционалним или трофичким специфичним) односом функционисања екосистема биодиверзитета је изгубљена ствар. Познавање разноврсности асоцијације ће само по себи бити добар предиктор функционисања екосистема. Главни закључак је да колективни докази који показују да је разноврсност важна за функционисање екосистема или мултифункционалност екосистема не постоји.

Кључно је додати да ово нема импликација на хитност очувања биодиверзитета. Биодиверзитет живота на Земљи, резултат је 4 милијарде година еволуције, и сигурно је најчудеснија појава на Земљи. Све што знамо, поставља нашу планету одвојено од преосталог познатог универзума. Заштита екосистема и организама са којима делимо исту планету је морални императив. Из утилитарне перспективе, једна од предности поља биодиверзитета и функционисања екосистема је показати мноштво начина на који је људско друштво дубоко зависно од природе. Стога бисмо увек требали применити принцип опреза и избегавати неповратне промене. Како је људски утицај неизбежан, потребна је најбоља могућа база знања да би се доносиле одлуке засноване на доказима и на основу информација. Истраживања у екологији су кључна за пружање овог знања. Да би била поуздана, морају бити, што је могуће ригорознија. Ова дисертација би требала дати неке мале кораке у правом смеру.



Слика 11: Ново дрво живота, према Hug et al., (2016) . Приметимо да се све животиње и гљиве уклапају у једну грану (Opisthokonta).

Поглаље III: Моделовање у екологији

Моделовање се може дефинисати као примена фундаменталног знања да се опише и што верније предочи реални систем. Модели су веома исплатива и корисна алатка у случајевима када је рад на реалном систему комплексан и скуп. Задатак моделовања је да осветли главне особине и феномене реалног процеса и да их преведе на неки апстрактан језик. Суштина поступка моделовања јесте у томе да се изаберу само оне особине посматраног процеса које представљају потребне и довољне карактеристике да се процес опише довољно тачно са становишта намене модела. Са једне стране, овај опис мора бити релативно једноставан, а са друге стране и довољно тачан, да би одговорио намени коју је дефинисао креатор модела.

Пре него што се формулише модел мора се јасно дефинисати систем који се моделује или посматра. Под системом подразумевамо јасно издвојен део средине или процеса, ограничен границом система. Важну ставку приликом формирања модела представља избор ограничења којима је подвргнут систем. Ова ограничења одређују који ће део средине или процеса бити проглашен за систем који се проучава. Делови средине или процеса који нису придружени систему, као изолованом делу реалности, називају се околином система. Уколико су границе система сувише широке може се догодити да је такав модел система практично немогуће анализирати, пошто су многе важне особине прекривене неважним детаљима. Са друге стране, уколико су изабране

границе система сувише уске, све релевантне карактеристике средине или процеса неће бити обухваћене његовим моделом, што ће резултовати неадекватном анализом система на бази таквог модела. (Nirmalakhandan, 2002)

Захтевана тачност приликом моделовања повезана је и са наменом модела. Генерално, постоје два начина примене модела система. Први од њих састоји се у извођењу експеримента у отвореној повратној спрези. Код оваквог приступа модел се користи за предвиђање будућих вредности релевантних променљивих у систему. На пример, модел се може користити за израду временске прогнозе или за предвиђање будућих вредности неких показатеља. Задатак предикције захтева адекватан опис одговарајућих закона којима су подвргнуте релевантне променљиве у моделу, тако да мале грешке моделовања могу проузроковати велике грешке у резултату анализе која је извршена на бази таквог нетачног модела. Други приступ састоји се у примени модела у затвореној повратној спрези и овакав приступ се обично користи за пројектовање система управљања. Уколико је модел део система управљања у затвореној повратној спрези, такав систем ће редуковати дејство поремећаја, који долази из спољашње средине, као и саме грешке моделовања. На тај начин, мање тачан модел може се користити у другој примени. Другим речима, поступак моделовања може да буде истраживачки или управљачки орјентисан, у зависности од потреба и природе система. Веома је корисна алатка у науци и инжењерству. Помаже бољем разумевању система, управљању системом, контроли система, модификацијама система у циљу побољшања квалитета, предвиђању понашања система при промењеним условима...Краће речено, модели су логичка и рационална интерпретација система.

Најпростија подела типова модела може бити подела на физичке, описне, графичке и математичке моделе. Последња врста модела је неопходан елемент савременог компјутерског моделовања. У области заштите животне средине најзначајнија је примена управо математичких модела.

Математички модел представља мање или више упрошћену представу стварних веза између величина које карактеришу неки процес и одражава најважније карактеристике процеса. Тако се добрим математичким моделом сматра онај који одступа од реалне слике у границама толеранције, а при томе није тако комплексан да би одређивање бројних вредности параметара који фигуришу у моделу (као и његово решавање) било врло отежано или немогуће. Карактеристика математичког моделовања је да један исти математички исказ може бити примењен на више реалних система при чему ће

параметри попримати друго значење, у зависности од тога који реалан систем интерпретирају. (Nirmalakhandan, 2002)

Основни појмови у поступку математичког моделовања

Границе система

Код статистичких модела граница је дефинирана самим подацима који су сна располагању и који су прикупљени под одређеним условима, на одређеном делу територије, у одређене време и слично, тако да додатно увођење ограничења није потребно.

При решавању модела представљених диференцијалним једначинама налазе се тзв. партикуларна решења. За успешно решавање неопходан је одређени број граничних услова за функције описане диференцијалним једначинама, којима се описује детаљније њихов однос са околином. Број потребних граничних услова једнак је реду диференцијалне једначине. Код диференцијалних једначина првог реда, то је један гранични услов који се обично зове почетни услов. За парцијалну једначину зависну од четири параметра (x, y, z, t) потребна су четири гранична услова. За парцијалну диференцијалну једначину зависну од t и x по првом изводу и y по првом и другом изводу потребна су исто четири гранична услова, један за t , један за x и два за y . (Nirmalakhandan, 2002)

Отворени / затворени и проточни / непроточни системи

Систем који не интерагује са окружењем се зове затворени систем. У затвореним системима не долази до протока ни масе ни енергије, док у отвореним системима протичу и/или маса и/или енергија. Ако маса не протиче, али енергија протиче, отворени систем је непроточни. Ако и/или само маса протиче, отворени систем је проточни. Већина система животне средине се сматрају отвореним проточним системима. Прецизна подела модела с обзиром на врсту интеракције са околином дата је у Табели 1.

Табела 1 Подела система у зависности од интеракције са околином

систем			
отворени			затворени
проточни		непроточни	ни маса ни
маса и енергија	маса	енергија	енергија

Варијабле / параметри/ улаз / излаз

Величине које имају значајан утицај на сам систем или његово окружење (варијабле) могу бити променљивог типа или константне величине. Под појмом варијабле се у уобичајеној терминологији подразумевају променљиве величине, док се константне називају параметрима. Приликом формирања модела неопходно је водити рачуна о томе да се селекује оптималан број варијабли и параметара, ни превише ни премало.

Варијабле се мењају под утицајем окружења посматаног система и утичу на систем или под утицајем самог система и утичу на околину. У реалном систему нису све значајне варијабле подложне контроли, нити су све излазне величине доступне мерењу, што јесте случај у процесу моделовања. Цео систем, укључујући и константе су под контролом моделара, што даје могућност калибрације и финог подешавања модела. Стога се моделовање може сврстати једним делом у науку, а другим у уметност или вештину.

Кораци у развоју математичког модела

Поступак развоја модела одвија се у више корака, од формирања хипотезе параметарске идентификације, симулације и валидације модела, до коначног уобличавања модела (Табела 2). Обично се почиње од једноставнијег ка сложенијем.

Табела 2 Кораци развоја математичких модела

Формулисање проблема	Дефинисање циља Карактерисање система Упрошћавање и идеализација
Математичка репрезентација	Фундаменталне теорије Превођење односа у симболички исказ Стандардизовање односа
Математичка анализа	
Интерпретација и вредновање	Калибрација Вредновање

У било којој фази описаног поступка могуће је да се врати један или више корака уназад, уколико резултат не задовољава постављене захтеве. Последњи корак валидације модела врши се искључиво на основу реалних мерења на систему. Изградња квантитативног модела захтева и увођење узрочно-последичне релације. Треба имати на уму да се никада неће постићи апсолутно верна копија реалног система. Упроштавање представља једну крајност чиме се осиромашује модел, док уврштавање свих детаља чини модел гломазним и неупотребљивим. Уметност и вештина моделовања управо лежи у процени шта је то од свих карактеристика реалног система значајно, а шта се може занемарити, да би модел био довољно реалистичан, а истовремено и функционалан.

а) Формулисање проблема

Први корак је формулисање проблема које укључује следеће задатке:

-дефинисање циља моделовања односно степена корелације реалног система са моделом

У зависност од циља моделовања, исти систем може бити приказан кроз више потпуно различитих модела. На пример, уколико посматрамо језеро у које се испушта загађујућа

супстанца која се разграђује временом, и уколико је потребно одредити концентрацију загађења у даљој будућности, дугорочно гледано, једноставан статички модел ће бити довољно поуздан. Уколико је потребно приказати временски профил концентрација загађења, неопходно је урадити динамички модел. Ако је основна проблематика токсичност испуштене супстанце и предвиђање максималне концентрације приликом испуштања, радиће се пробабилистички модел.

-карактерисање система

Овај корак обухвата идентификацију и дефинисање система, његових граница, значајних варијабли и параметара. Потребно је знати како, када и где и којом брзином систем интерагује са окружењем, односно потребно је познавати улазне и излазне брзине. Такође је потребно дефинисати и процесе и реакције унутар граница система. Обично је потребно урадити шему или скицу система што се назива концептуални модел. Корисно и важно је и дефинисање варијабли са јединицама мера.

-упрошћавање и идеализовање система

Веома важно је нагласити да се у току упрошћавања система мора задржати способност модела да репродукује значајне особине и понашања система.

б) Математичка репрезентација проблема

Сматра се најважнијим кораком у процесу моделовања који захтева дубинско познавање материје и састоји се од следећих задатака:

-препознавање фундаменталних теорија (стехиометрија, закони одржања, транспортни механизми...)

-препознавања и извођење односа је чин превођења реалног система у апстрактни математички исказ

-стандардизовање односа (упрошћавање, трансформација, нормирање, димензона анализа...)

в) Математичка анализа

Математичка анализа представља примену стандардних математичких техника и процедура за решавање модела. Овај корак се одвија потпуно неовисно о реалном систему. Поступци могу бити алгебарског, диференцијалног, нумеричког типа, у зависности од самог математичког исказа.

г) Интерпретација и вредновање резултата

Овај корак подразумева финално сређивање модела и упоређивање са реалним системом.

-калибрација модела

Иако је модел у складу са основним теоријама и принципима, дешавају се одступања од реалног система управо због поједностављивања током математичке анализе проблема. Ова одступања се минимализују калибрацијом система, наон чега се модел боље слаже са реалним системом. У току процеса калибрације врши се фино подешавање параметара поступком покушаја и погрешки, на основу реалних мерених вредности на самом систему и у сличним условима. Претходно је неопходно урадити анализу осетљивости свих параметара у моделу.

-вредновање модела

Вредновање модела се ради поређењем излазних резултата, или сета резултата за тестирање модела, и реалног система. Потребно је нагласити да сет података за тестирање и за калибрацију морају да се разликују. Један од начина је провера баланса маса. Други начин је графички приказ модела у функцији положаја или времена, и поређење са реалним системом. Једноставан начин је тестирање добротe фита који је последица модела са мереним резултатима на реалном систему.

Типови математички модела

Детерминистички и пробабилистички модели

Једна од основних подела математичких модела је подела на основу приступа процесу моделовања, односно подела на моделе настале дедуктивним и моделе настале индуктивним приступом.

Дедуктивни приступ претпоставља примену општих искустава која су стечена приликом моделовања различитих специфичних система. Приступ користи и претходно знање о разматраном систему, које се заснива на познавању физичких закона који дефинишу математичке релације између релевантних променљивих у идеализованом моделу система са идеализованим компонентама. Физички закони се обично изражавају у облику алгебарских и/или диференцијалних једначина. У општем случају, алгебарске релације дефинишу понашање система у устаљеном (равнотежном) стању или тзв. статичко понашање система, док диференцијалне дефинишу динамичко понашање система. Дедуктивним приступом формирају се детерминистички модели.

Детерминистички модел садржи променљиве којима се могу приписати тачно одређене вредности при задатим условима, односно нису подложне случајним колебањима. Детерминистички су они модели у којима је сваки скуп варијабли тачно одређен параметрима у моделу и скуповима претходних стања ових варијабли. За један скуп вредности резултат је увек исти. Приказују се алгебарским и диференцијалним једначинама. Називају се и дедуктивни модели или модели беле кутије, „*white-box*“ *модел*. Могу се дефинисати као скуп математичких релација које описују или дефинишу везе између појединих физичких величина у посматраном систему (димензије, својства супстанци, кинетички параметри, протоци, итд.).

Код индуктивног приступа, у општем случају се не располаже са довољно априорног знања да би се параметри у усвојеној структури модела проценили адекватно. У таквим ситуацијама користе се технике параметарске идентификације система, које користе мерења улаза и излаза система да би процениле вредности параметара у моделу. Сам поступак прибављања информација о систему назива се индукција. Модел се у индуктивном приступу поставља на основу расположиве мерне информације о улазу и излазу система, не поседујући адекватну информацију о интерној структури и интерним

релацијама у систему. Тако изведен модел назива се: *пробабилистички, стохастички, статистички, емпиријски, индуктивни, модел црне кутије или „black-box“ модел*. Пробабилистички модели се заснивају на историји података насталој посматрањем у протеклом времену на основу чега се извлаче закључци о могућем понашању система у неком тренутку времена и под одређеним условима. Закључци се доносе уз помоћ статистике као алатке. Код ове врсте модела неке променљиве је неопходно сматрати случајним, што значи да њихове вредности упадају у одређени интервал са неком вероватноћом у складу са неким законом расподеле. Пробабилистички модели садржи у себи случајности, а стања варијабли нису описана тачно одређеним јединственим вредностима него расподелом вероватноће.

Између ова два гранична случаја налази се *модел сиве кутије или „gray-box“ модел*. (Nirmalakhandan, 2002)

Континуални и дискретни модели

Континуални модели приказују се као функција времена, $f(t)$, и варијабле су непрекидне током времена. При описивању континуалних процеса који су они временски устаљени, користе се статички модели. При описивању реакције или одзива континуалног система на временске поремећаје појединих параметара, неопходно је због присутних временских промена појединих променљивих, формулисати динамичке моделе. За континуалне моделе се користе алгебарске (за статичке) и диференцијалне (за динамичке) једначине.

Дискретни, дисконтинуални или шаржни (енгл. batch) процеси се описују дискретним моделима. Дискретни модели не узимају у обзир време, а промене величина приказујемо хистограмом јер су вредности варијабле међусобно неповезане и независне (нпр. мерење висине у популацији случајним редоследом, по абеди, старости, итд.). У питању су затворени системи. За дискретне моделе се користе диференцне једначине. (Nirmalakhandan, 2002)

Статички и динамички модели

Статички модели су математички описи система у стационарном стању, где су вредности улазних и излазних варијабли константне. Будући да нема промена варијабли њихов је извод једнака нули и оне не зависе од времена. Статички модели се користе да

би се одредила радна тачка или равнотежно стање процеса, на основу којих се добија увид у номиналне вредности релевантних променљивих, као што су, на пример, притисак, проток, температура или профит. У индустрији се статички модели називају „flow sheets“. Приказују се алгебарским једначинама.

За нестационарне процесе је карактеристично да се све или неке од променљивих мењају у току времена, а одговарајући модели се зову нестационарни или динамички. Динамички модели, за разлику од статичких, зависе од времена, па су промене варијабли приказане као изводи по времену, односно као диференцијалне једначине. Ове једначине су засноване на основним физичким законима, као што су закон о одржању енергије, масе, момента и сл. Претходно знање може да се користи и да се ближе одреди структура модела система, пошто поред релације која повезује улазне и излазне променљиве система и сама структура модела представља ставку од интереса. На пример, ако је на основу претходног знања установљено да систем има две временске константе, тада ће то знање бити искоришћено да се из свих могућих структура модела другог реда изабере она којој одговарају две реалне временске константе, односно два реална пола. Наведени приступи обично доводе до квалитативног модела, у коме постоји одређени број параметара чије вредности нису познате. Понекада је, међутим, могуће да се процене адекватно и вредности параметара у оваквом моделу, обично користећи претходно знање о физичким особинама или габаритима система. (Nirmalakhandan, 2002)

Вишепараметарски и једнопараметарски модели

Ако се при описивању динамичких система могу занемарити просторне варијације променљивих тј. њихове вредности сматрати униформним по целој запремини система (али не и по времену), резултат је једнопараметарски динамички модел са нерасподељеним или униформним параметрима (engl. lumped model). Динамички системи код којих су присутне промене појединих променљивих дуж једне или више просторних координата (као и временске) као и одговарајући модели називају се системи (модел) са расподељеним (distributed) параметрима или вишепараметарски модели. Униформни једнопараметарски статички модели се формирају применом једне алгебарске једначине, а са расподељеним параметрима (вишепараметарски) применом система алгебарских једначина. Униформни динамички модели се формирају применом

обичних диференцијалних једначина, а са расподељеним параметрима применом парцијалних диференцијалних једначина. (Nirmalakhandan, 2002)

Линеарни и нелинеарни модели

Ако једначине модела показују линеарност у графичком представљању промене варијабле, моделе сматрамо линеарним, и обрнуто. Линеарни модели садрже варијаблу исказану првим степеном, док то код нелинеарних модела није случај, односно варијабла има степен различит од 1. Нелинеарне моделе ради поједностављеног приказивања можемо линеаризовати. Тада они губе на тачности, али на једноставан начин приказују промене и међусобне зависности међу варијаблама. Линеарни модели поседују особину адитивности, за разлику од нелинеарних модела. (Nirmalakhandan, 2002)

Аналитички и нумерички модели

Модели чије једначине се решавају алгебарски су аналитички, док се остали сврставају у нумеричке због неопходности нумеричког решавања једначина, углавном компјутерски.

Сва претходна објашњења поједностављено су приказана у **Табели 3** и **4**.

Табела 3. Подела математичких модела (Nirmalakhandan, 2002)

МАТЕМАТИЧКИ МОДЕЛИ				
ДЕТЕРМИНИСТИЧКИ				ПРОБАБИЛИСТИЧКИ (СТАТИСТИЧКИ)
КОНТИНУАЛНИ			ДИСКРЕТНИ	
СТАТИЧКИ		ДИНАМИЧКИ		
N=1	N>1	НЕРАСПОДЕЉЕНИ	РАСПОДЕЉЕНИ	
Алгебарска ј-на	Сист. алгеб. ј-на	Обичне диференцијалне ј-не	Парцијалне диференцијалне ј-не	
ЛИНЕАРНЕ И НЕЛИНЕАРНЕ				
АНАЛИТИЧКО И НУМЕРИЧКО РЕШАВАЊЕ				

Табела 4. Примена математичких модела (Nirmalakhandan, 2002)

боја	системи		једначине	тип	намена
	електрични		обичне диференцијалне	дедуктивни детерминистички	дизајн
	механички		обичне и парцијалне диференцијалне		
	хемијски	животна средина	обичне и парцијалне диференцијалне	индуктивни пробабилистички	контрола анализе предикције
	биолошки		обичне и парцијалне диференцијалне		
	еколошки		обичне диференцијалне		
	економски		обичне диференцијалне, диференце, алгебарске		
	социолошки		диференце, алгебарске		
	психолошки		диференце, алгебарске		спекулације

Вишеструка линеарна регресија (MLR)

Регресија представља статистичку методу којом се описује повезаност између различитих појава. Значај споменуте методе огледа се у могућности предвиђања исхода одређене појаве на основу сазнања о неким другим појавама. Уколико се проблем који посматрамо може третирати као проблем једне зависне и више независних променљивих, ради се о погодној ситуацији за анализу података методом вишеструке регресије. Ако је веза између њих линеарна, случај се своди на вишеструки линеарни модел. Циљ испитивања вишеструком линеарном регресијом је дефинисати узорачку линију регресије са најмањим могућим резидуалима. У ту сврху потребно је оценити непознате коефицијенте регресије. Циљ модела се у већини примера може дефинисати и као могућност предвиђања очекиване вредности одређене појаве тј зависног фактора преко осталих појава тј независних фактора. Сваки фактор, независан или зависан припада одређеној популацији са одређеним карактеристикама тј расподелама. Зависност између зависног и независних фактора је дата у линеарном облику. Тачан облик ове повезаности се може добити испитивањем целе популације. Због практичних разлога испитивање се своди на мањи део популације-узорак. Узорак се добија личним прикупљањем података или преузимањем већ сакупљених. На основу узорка добија се облик повезаности тј регресиона једначина узорка. Модел вишеструке линеарне регресије се састоји из скупа фактора, регресионе једначине и свих особина једначине, фактора и узорка.

Овај модел даје најбоље могуће предвиђање вредности зависне променљиве на основу вредности независних променљивих, ако су све претпоставке испуњене. На основу величине регресионих коефицијената можемо закључити колики је релативни утицај или важност сваке независне променљиве ако се ти коефицијенти конвертују у бета коефицијенте.

Једна од претпоставки за употребу регресионе анализе јесте постојање линеарне зависности између варијабли. Она је неопходна јер анализа започиње израчунавањем коефицијената просте корелације (биваријантних корелација) за све парове варијабли, а сва ова израчунавања захтевају линеаран однос између парова варијабли.

Ако код неког пара варијабли коефицијент прелази 0,7, онда се једна од две варијабле елиминише, обично она која има мању корелацију са зависном варијаблом.

Поглавље IV: Математички модел разноврсности Одоната на територији Србије

Одонате

Вилински коњици (лат. Odonata) су ред филогенетски старих крилатих инсеката. Заједно са редом водених цветова (Ephemeroptera) и неколико изумрлих редова убрајају се у парафилетску групу Paleoptera.

Вилински коњици имају велике, округле главе скоро потпуно прекривене добро развијеним фацетованим очима, ноге које су прилагођене хватању плена у лету, два пара провидних дугачких крила и издужени абдомен.

Вилински коњици су током ларвеног стадијума водени или полуводени организми, најчешће воде предаторски начин живота на дну (у бентосу). И као одрасле јединке углавном се налазе близу водених површина, мада неке врсте шире своју област активности и на сушне пределе. Одрасле јединке вилинских коњица су веома успешни предатори.

Традиционално, ред се дели на три подреда:

- Anisoptera,
- Anisozygoptera и
- Zygoptera.

На основу анализа молекуларне систематике дошло се до новијих мишљења о филогенији и класификацији овог реда. Ред се дели на два подреда - Eriprocta (укључује и Anisoptera и Anisozygoptera) и Zygoptera. У оквиру првог подреда, данас не постоји инфраред Anisozygoptera јер је показано да је то парафилетска клада.

Вилини коњици представљају малобројну групу инсеката која има значајну еколошку улогу у слатководним екосистемима, и представљају важне индикаторе стања и промена у станишту. Као предатори у врху ланца исхране, спадају у кључне врсте животних заједница слатководних екосистема. Присуство великог броја врста вилиних коњица говори о богатству, разноврсности и очуваности станишта. Положај који заузимају у врху ланца исхране чини их и одличним индикатором загађења у животној средини, с обзиром да се штетне материје акумулирају у њиховим телима, а као изразити предатори ови инсекти учествује и у регулисању бројности штетних инсеката.

Данас се сматра да на Земљи постоји око 6.000 врста вилиних коњица, распоређених у три подреда. Европска фауна Одоната обухвата око 140 врста. Број врста које у данашње време насељавају Европу мален је у поређењу са некадашњим. То је последица промена нивоа мора и тектонике копна, а посебно климатских промена, ледених и међуледених периода. Као последица тих промена настала је данашња фауна вилиних коњица Европе која представља комбинацију медитеранске (рефугијске) фауне (западносредоземне, средоземне и источносредоземне врсте) и инвазијске или еуросибирском фауне (еуросибирске врсте са средоземном распрострањености, холарктичке врсте, врсте са средиштем настајања у Северној Америци и врсте којима је западна граница распрострањености на подручју Немачке или Холандије).

У свом развоју ови инсекту пролазе непотпуни преображај јер изостаје стадиј непокретне лутке. У свакој генерацији пролазе три основна животна стадија: јаје, ларву и одраслог инсекта. Вилини коњици јаја полажу у влажну средину (вода, муљ) или у биљни материјал у води и изван ње, а развоју ларве неопходна је водена средина где се оне развијају, хране, расту и пресвлаче. Водени екосистеми у којима проводе тај период животног циклуса најважнији су за њихов опстанак.

Вилини коњици спадају међу најстарије познате инсекте на Земљи чији су фосилни налази старију од 300 милиона година. Ови инсекти су старији од диносауруса за 100 милиона година, а од птица за 150 милиона година. Преци вилиних коњица били су вероватно највећи инсекти који су икада летели, са распоном крила од преко 70 цм.

Ти дивовски вилини коњици изумрли су у доба јуре. Иако су данашње врсте знатно скромнијих димензија они и данас спадају у ненадмашне ловце којима готово да нема равних у природи. Већ стотинама милиона година ови инсекти постоје у облицима сродним и врло сличним онима које данас познајемо. Најстарији фосилни налази припадају изумрлој групи Протодоната, а потичу из топлих и влажних шума карбона. Данашње врсте Одоната развиле су се из различитих изумрлих група које су живјеле у перму, када се појављују и представници данас живућих подредова: Anisozygoptera, Zygoptera и Anisoptera. Подред Anisozygoptera је готово потпуно нестао у периоду креде и данас је заступљен само са три врсте у Азији које се сматрају живим фосилима.

Развој јаја до појаве ларве може знатно варирати, од неколико дана, седмица, или месеци. Након тог времена из јаја се излегу предларве које се убрзо пресвуку и прелазе у ларвени стадиј. Ларве живе у води, скривајући се на дну, у песку или муљу, под камењем или међу деловима подводног биља. Ларве могу ходати, закопати се и пливати, користећи се абдоминалним наставцима (Zygoptera) или нагло избацујући воду из ректума (Anisoptera). Као и одрасли облици, ларве су грабљивци, имају усне органе за грижење и хране се многобројним организмима, овисно о величини, од праживотиња до пуноглаваца, па чак и мањих риба. Хватање и приношење живог плена обављају на посебан начин, наглим испружањем доње усне која је за то специјално прилагођена. Ларве се пресвлаче 9 - 16 пута, зависно о врсти, но број пресвлачења може бити различит и међу припадницима исте врсте. Периоди између пресвлачења праћени су растом и развојем јединки. Целокупан ларвени живот траје од неколико месеци до више година, након чега следи преображај ларве у одраслог инсекта.

Преображај у одраслу јединку постепен је и физиолошки захтеван процес који почиње након задњег пресвлачења ларве. Неколико дана или седмица пре него ларва напусти водену средину, она постепено и делимично извирује изнад површине воде и почиње мењати начин дисања. Након тога она излази из воде и ногама се причвршћује за оближњу биљку, камен или неку другу подлогу. Крила младог имага, испочетка згужвана, шире се брзо, а задак се продужује до коначне величине. Овисно о врсти, излазак траје од неколико минута до два-три сата. Многе врсте вилиних коњица преображавају се током раног доподнева, али неке врсте користе ноћ. Након што се мало одмори, а крила ојачају млади имаго одлеће, остављајући за собом празану кошуљицу. Након напуштања водене средине младе јединке нису одмах способне за репродукцију него пролазе кроз период полног сазревања. При томе обично напуштају

место где су се преобразиле и удаљавају се од њега, зависно од подручја које га окружује, али се након сазревања углавном поновно на њега враћају. Сазревање траје од 2 до 45 дана и зависно је од врсте и од температуре. Мужјацима често треба мање времена за сазревање него женкама. Током преласка из младог, полно незрелог у одрасли, полно зрели облик, вилини коњици лете, хране се и доживљавају низ промена укључујући развој гонада и промене у боји тела и крила. Основни начин кретања одраслих инсеката је летење, а обележава га лакоћа управљања и брзина. Вилини коњици могу лебдети, успињати се и понирати великом брзином, јурнути с места, нагло променити смер или изненада у брзом лету стати. Представници Anisoptera су одлични летачи, који могу летети по неколико сати без одмора, преваљујући на тај начин велике удаљености. Представници Zgoptera мање су снажни, пасивни су летачи који се често користе струјањима ваздуха. Вилини коњици су активни у топлијем делу дана, док за време ноћи и хладног времена мирују сакривени на гранама дрвећа и грмља или међу влатима трава. Неке су врсте активније у касне поподневне сате и сумрак. Одрасли инсекти су грабљивци који лове живи, летећи плен. Плен чине различити инсекти као што су комарци, обади, мушице, воденцветови, лептири, па понекад чак и друге младе јединке вилиних коњица. Својим великим очима и врло покретном главом, вилини коњици могу гледати у свим смеровима и у лету приметити плен на удаљености од 20 до 40 метара. Да би ухватили плен, вилини коњици користе своје ноге које су савијене према напред и прекривене трнастим избочинама и длачицама, чинећи заједно са прсима неку врсту корпе или мреже. Плен бива у лету ухваћен у такву "клопку", затим чврсто прихваћен и принесен усним органима за грижење. Веће и снажније врсте вретенаца прождиру свој плен у лету.

Код већине врста мужјак показује неке од облика територијалног понашања, при чему активно брани своје подручје лова и места за парење.

Вилини коњици имају посебно занимљив начин парења. Почиње обредним свадбеним плесом мужјака око женке. Често је тим летом обухваћено и показивање властитог територија и на њему погодних места за полагање јаја. У тој игри мужјак ће изабрану женку у лету ухватити на посебан начин, за чело и иза главе (Anisoptera) или између задњег дела првог прсног сегмента и предњег дела другог прсног сегмента (Zygoptera) користећи при томе своје абдоминалне наставке. Абдоминални наставци мужјака и одговарајућа подручја на телу женки одговарају као кључ брави и карактеристични су за поједину врсту. Да би оплодио женку, мужјак прво мора

снабдети спермом свој секундарни копулаторни орган. Свијајући абдомен, он приноси полни отвор примарног копулаторног органа, који се налази на трбушној страни деветог абдоминалног сегмента, ка свом секундарном полном органу, који се налази на трбушној страни другог абдоминалног сегмента. Тада ће напунити семену врећицу секундарног полног органа и оплодња може почети. Женка ће подстакнута његовим радњама савити и придићи свој задак тако да се њен полни отвор, који се налази на трбушној страни између осмог и деветог абдоминалног сегмента, споји са секундарним полным органом мужјака. Иако предходно чврсто „ујармљена“, женка ће се својим ногама додатно придржавати за абдомен мужјака. Такво прстенасто спаривање у срцолики облик, који се нарочито добро види код *Zygoptera*, карактеристично је међу свим инсектима управо и само за вилине коњице. У том положају мужјак осемењује женку у лету или пар слети на неку подлогу. Трајање парења може бити од неколико секунди (*Libellula*, *Crocothemis*) до неколико сати (*Ischnura*). Након парења мужјак усмерава, надгледа и прати женку, често је држећи или летећи поред ње, до предходно изабраних места на свом подручју, на којем ће она одложити управо оплођена јаја.

Дужина живота одраслих јединки је различита и зависи од врсте, а код неких може износити 90 дана (нпр. *Anax imperator*, *Aeshna juncea*). Већина европских врста има само једну генерацију у једној календарској години. Један од изузетака међу европским врстама је род *Sympetra* чија једина два представника презимљују у одраслом облику. У неким случајевима, ако су услови повољни, може се код неких врста појавити и друга генерација током исте године (нпр. *Ischnura pumilio*, *Ischnura elegans*, *Sympetrum fonscolombii*). У топлијим крајевима неке врсте је могуће видети у одраслом облику и током зимских месеци.

Значајан број врста вилиних коњица данас је угрожен, а велики број врста бележи стални пад бројности. С обзиром да прву фазу животног циклуса проводе у воденој средини они су осетљиви на загађење воде, исушивање и деградацију водених станишта, уништење вегетације у стаништима. Одраслим инсектима потребна су различита копнена станишта и вегетација у фази сазревања, лова и парења, те су овисни о речним коридорима, травњацима и шумама. У земљама где је фауна вилиних коњица добро позната постоје бројни докази о локалном и регионалом изумирању бројних врста. У подручјима у којима постоје подаци о дистрибуцији врста кроз дужи временски период, упоређивањем историјских и данашњих података дошло се до

сазнања да су многе врсте вилиних коњица потпуно нестале са бројних својих пријашњих станишта.

Истраживања проведена у Европи последњих деценија показују стално смањење бројности великог броја врста вилиних коњица као и смањење њиховог ареала. Према подацима Црвене Листе вилиних коњица Европе 15% врста у Европи је угрожено, док је додатних 11% готово угрожено. За готово четвртину врста (24%) вилиних коњица у Европи забележен је пад бројности популација. Директива о стаништима Европске Уније наводи 16 врста које је потребно заштитити, односно одабрати подручја за њихову заштиту.

Разлози смањења бројности и нестанка појединих популација вилиних коњица су генерално добро познати и очигледани, а најзначајнији су уништење и деградација њихових станишта. Најзначајније претње опстанку вилиних коњица су:

- Губитак станишта услед уништавања или промене у начину управљања земљиштем,
- Загађење, укључујући и загађење од претеране употребе инсектицида и хербицида у природним стаништима и на пољопривредним површинама,
- Исушивање станишта и неприродне флукуације нивоа воде,
- Уношење алохтоних организама, пре свега риба и птица у њихова станишта (патке, гуске),
- Недостатак правилног управљања воденим површинама што доводи до уништења обалног подручја, природне структуре дна и водене и обалне вегетације,
- Климатске промене (које на различите врсте често могу имати потпуно супротан ефекат),
- Непостојање законске заштите.

Ретке и угрожене врсте вилиних коњица најчешће су везане за специфичне типове станишта попут високопланинских језера и тресетишта, која често заузимају малу површину и раштркана су на великом простору. Поред тога врсте везане за текућице

често су изложене већој опасности од оних које насељавају стајаће воде. Разлог је што су ова станишта као и врсте које их насељавају пуно осетљивије на промене еколошких услова станишта, али и због тога што су ови типови станишта изложени све већем утицају човека.

Данас је у Србији забележено постојање 64 врсте вилиних коњица.

По пажњи коју вилини коњици привлаче премашују само лептири (Вагаа и сар., 2012). Одонате се могу лако наћи, идентификовати и посматрати. Ови инсекти су корисни за очување природе, али само 10% истраживања слатководних организама усредсређено је на бескичмењаке (Strayer, 2006). У последње време улажу се напори да се информације о одонатама учине доступним (Kalkman и сар., 2008).

Врсте нису на исти начин дистрибуиране широм Земље. Озбиљно смањење броја врста (Charin и сар., 2000; Millennium Ecosystem Assessment 2005) повећало је хитност разумевања дистрибуције врста ради развоја ефикасних стратегија очувања (Robinet и сар., 2019; Franzese и сар., 2019). Разумевање односа врста и животне средине је од великог значаја (Williams et al. 2002).

Употреба инсеката као биоиндикатора ограничена је на њихов тип станишта (McGeoch, 1998). Одонате су слатководни бескичмењаци и често се користе као еколошки показатељи квалитета станишта (Hardersen, 2000; Sahlen и Ekestubbe, 2001; Silva и сар., 2010; Arimoro и сар., 2011; Simaika и Samways, 2011). Неке студије (Samways и Steytler, 1996; Oppel, 2006; Silva и сар., 2010) су нагласиле да одонати могу послужити као индикатор за промене пејзажа. Али, њихова реакција на околине услове у бројним областима света је непозната (Bried и Mazzacano, 2010; Clausnitzer и сар., 2012). Знање о утицају околине на одонате може допринети њиховом очувању (Sahlen и Ekestubbe, 2001; Suhling и сар., 2006).

Повећања температуре могу подстаћи развој распона врста одоната и довести до повећања локалне биолошке разноликости на северним географским ширинама (Hassall и Thompson, 2008). Насељена подручја у урбаним регионима наишле су на смањење богатства врста (Samways и Steytler, 1996). Неколико истраживања показало је да је разноликост одоната у градским дестинацијама нижа, а доминирају генераличке врсте (Suhling и сар., 2006; Clausnitzer, 2003; Samways и Steytler, 1996). Највећи утицај на многе врсте одоната има интензивирање коришћења земљишта (Moore, 1991; Samways и Steytler, 1996; Corbet, 2004; Clausnitzer и сар., 2012), фрагментирање станишта, мења

водостај и деградира квалитет воде (Paul и Meyer, 2001). Знатан број студија фокусиран је на утицај температуре и падавина (Hickling и сар., 2005; Finch и сар., 2006; Hassall, 2012).

Латитудинални градијенти у богатству врста примећени су за широк спектар таксономских група (Gaston 2000). Просторни обрасци у богатству врста могу се описати као резултат неколико механизма (Gaston и Blackburn 1990). Међу факторима кључним за утицај на број врста у неком подручју, најдоминантнији су: надморска висина (Rahbek 1995), расположивост енергије (Gaston 2000), клима (Rohde 1992), хетерогеност станишта (Rahbek и Graves 2000; Kerr 2001), и поремећаји (Huston 1994). Модели дистрибуције врста комбинују појаву врста и процене животне средине.

Ниједна претходна студија није бавила утицајем климе и параметара станишта на однанате у Србији. У овом истраживању испитивани су фактори који утичу на број врста у Србији. Истражени су утицаји температуре, падавина и надморске висине на број врста одоната. Дакле, процењен је потенцијал одоната да послуже као показатељи климатских утицаја на слатководне системе овог региона.

Истраживано подручје

Србија је смештена у сливу Дунава на ивици медитеранског подручја, који покрива површину од 88,361 km² (Слика 12). Србија има богату генетску разнолоконост, разноликоност врста и разноликоност екосистема због свог географског положаја (континентални и медитерански утицај, рељеф...). (Amidžić и сар., 2014). Република Србија на северном делу територије (Војводина) припада југоисточном делу великог Панонског базена (Слика 1). Панонски базен је подручје изузетно богато подземним водама [10]. Остатак територије Србије заузимају планине, које чине планински регион (Родопи, Карпатски и Динара). Протеже се од северне Панонске низије до јужне границе земље. Главне водене површине великих река су подручје Дунава, Саве, Тисе и Мораве.



Слика 12. Мапа Европе са положајима Србије и рекама Дунав, Сава и Морава (Велика, Јужна и Западна) кроз Србију

У раду се анализира биолошка разноликост одоната, како на територији целе Републике Србије, тако и на шест различитих специфичних локација (Слика 13). Прикупљени су подаци о просечној температури, надморској висини и падавинама анализираних подручја, из Републичког хидрометеоролошког завода (РХМЗ), Слике 14, 15 и 16.

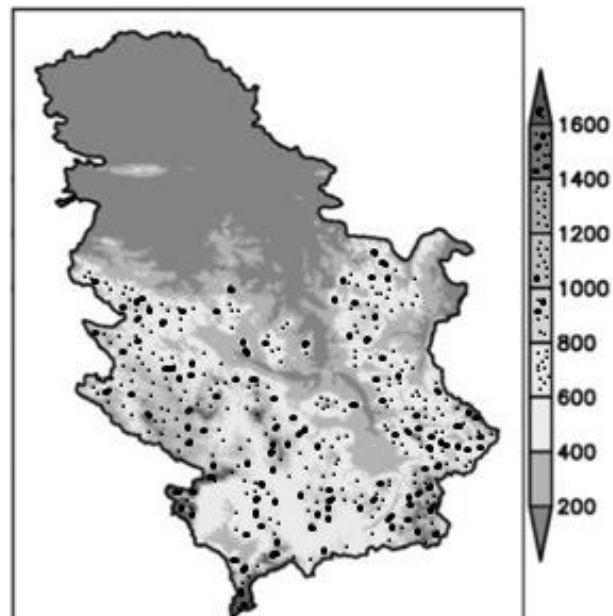
Први локалитет (1) налази се на северу Србије, и то је ток реке Тисе. Овај локалитет се може окарактерисати надморском висином до 200 m, средњим годишњим температурама око 15-25 ° С и падавинама (до 600 mm годишње). Други локалитет (2) је део тока и ушћа река Саве и Дунава око Београда. Надморска висина на овом подручју износи 400 m. Средња годишња температура креће се од 20-25 ° С. Падавине су 600-700 mm. Трећи локалитет (3) је ток Велике Мораве, на надморској висини од 400 m. Средња годишња температура креће се од 10-15 ° С. Падавине су 600-700 mm. Златибор је четврти изабрани локалитет (4) у југоисточном делу Србије. Ова локација има значајно већу надморску висину, до 1500 m, средњу годишњу температуру 10-15 ° С и ниво падавина 800-900 mm годишње. Пети локалитет је ток реке Јужне Мораве (5), на

надморској висини од 400 m, средња годишња температура је 5-10 °С, а ниво падавина 900-1000 mm годишње. Последњи локалитет је планина Голија (6), надморска висина изнад 1600 m, средња годишња температура 10-15 °С, а ниво падавина до 600 mm.



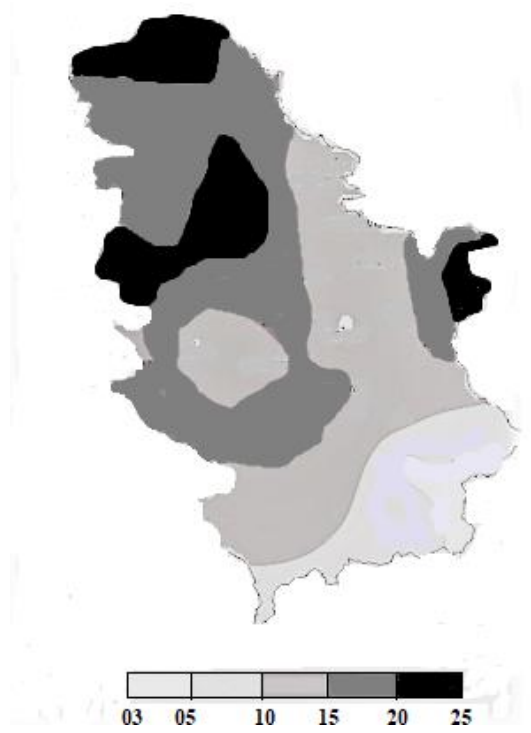
Слика 13

Мапа подручја шест локалитета



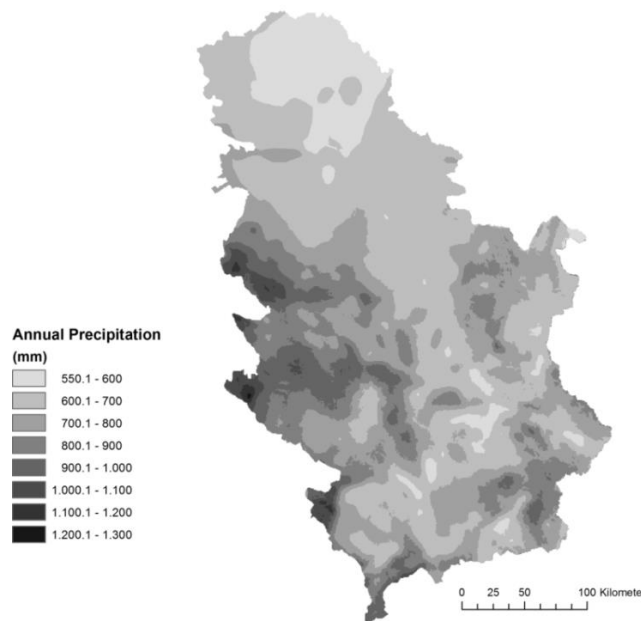
Слика 14

Надморске висине подручја h(m).



Слика 15

Годишња расподела температуре ваздуха $t(^{\circ}\text{C})$.



Слика 16

Падавине на истраживаном подручју (mm)

Преглед врста Одоната по локалитетима

Табела 5 приказује све резултате прикупљене за посматране врсте Одоната на територији Србије, као и за шест одабраних локација.

Табела 5 Основни параметри распрострањености врста одоната на територији Србије (подвучени Anisopteran и неподвучени Zygoptera) и заступљеност врста одоната на шест одабраних налазишта у Србији

Фамилија	Врсте	sites
<u>Aeshnidae</u>	<i>Aeshna affinis</i> (Vander Linden, 1820)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Aeshna cyanea</i> (Müller, 1764)	1, 2, 4, 5, 6
	<i>Aeshna grandis</i> (Linnaeus, 1758)	-
	<i>Aeshna isoceles</i> (Muller, 1767)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)	6
	<i>Aeshna mixta</i> (Latreille, 1805)	1, 2, 5
	<i>Anax imperator</i> (Leach, 1815)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Anax parthenope</i> (Sélys, 1839)	1, 3, 4, 5
	<i>Brachytron pratense</i> (Müller, 1764)	1, 2
	<i>Caliaeschna microstigma</i> (Schneider, 1845)	-
	<i>Hemianax ephippiger</i> (Burmeister, 1839)	-

<u>Corduliidae</u>	<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 175)	1, 2, 3, 5
	<i>Epithea bimaculata</i> (Charpentier, 1825)	2, 3
	<i>Somatochlora flavomaculata</i> (Vander Linden, 1825)	1, 2
	<i>Somatochlora meridionalis</i> (Nielsen, 1935)	2, 3, 4, 5
Platycnemididae	<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)	1, 2, 3, 4, 5, 6
Calopterygidae	<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1780)	1, 2, 3, 4, 5, 6
	<i>Calopteryx virgo</i> (Linnaeus, 1758)	2, 3, 4, 5, 6
<u>Gomphidae</u>	<i>Gomphus flavipes</i> (Charpentier, 1825)	1, 2
	<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	2, 3, 4, 5
	<i>Onychogomphus forcipatus</i> (Linnaeus, 1758)	2, 3, 4, 5, 6
	<i>Ophiogomphus cecilia</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	-
Coenagrionidae	<i>Erythromma lindenii</i> (Selys, 1840)	3, 4, 5
	<i>Coenagrion hastulatum</i> (Charpentier, 1825)	6
	<i>Coenagrion ornatum</i> (Selys, 1850)	2, 3, 5
	<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2, 3, 4, 5, 6
	<i>Coenagrion pulchellum</i> (Vander Linden, 1825)	1, 2, 3

	<i>Coenagrion scitulum</i> (Rambur, 1842)	1, 2
	<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	1, 2, 5, 6
	<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)	1, 2, 3, 5
	<i>Erythromma viridulum</i> (Charpentier, 1840)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Ischnura elegans</i> (Vander Linden, 1820)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Ischnura pumilio</i> (Charpentier, 1825)	1, 2, 4, 5
	<i>Pyrrhosoma nymphula</i> (Sulzer, 1776)	2, 3, 4, 5
Lestidae	<i>Lestes barbarus</i> (Fabricius, 1798)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Lestes dryas</i> (Kirby, 1890)	1, 2, 5
	<i>Lestes macrostigma</i> (Eversmann, 1836)	1, 2
	<i>Lestes parvidens</i> (Artobeleviski, 1929)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823)	1, 2, 3
	<i>Lestes virens</i> (Charpentier, 1825)	1, 2, 3
	<i>Lestes viridis</i> (Vander Linden, 1825)	3
	<i>Sympecma fusca</i> (Vander Linden, 1820)	1, 2, 3, 4, 5
<u>Cordulegastridae</u>	<i>Cordulegaster bidentata</i> (Selys, 1843)	2, 4, 5, 6
	<i>Cordulegaster heros</i>	2, 4, 5

	<i>(Theischinger, 1979)</i>	
<u>Libellulidae</u>	<i>Crocothemis erythraea</i> <i>(Brullé, 1832)</i>	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Leucorrhinia caudalis</i> <i>(Charpentier, 1840)</i>	2
	<i>Leucorrhinia dubia</i> <i>(Vander Linden, 1825)</i>	6
	<i>Leucorrhinia pectoralis</i> <i>(Charpentier, 1825)</i>	1
	<i>Libellula depressa</i> <i>(Linnaeus, 1758)</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6
	<i>Libellula fulva</i> <i>(Müller, 1764)</i>	2, 3, 5
	<i>Libellula quadrimaculata</i> <i>(Linnaeus, 1758)</i>	1, 2, 6
	<i>Orthetrum albistylum</i> <i>(Selys, 1848)</i>	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Orthetrum brunneum</i> <i>(Fonscolombe, 1837)</i>	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Orthetrum cancellatum</i> <i>(Linnaeus, 1758)</i>	1, 2, 4, 5
	<i>Orthetrum coerulescens</i> <i>(Fabricius, 1798)</i>	1, 2, 4, 5
	<i>Sympetrum depressiusculum</i> <i>(Selys, 1841)</i>	1, 4
	<i>Sympetrum flaveolum</i> <i>(Linnaeus, 1758)</i>	1
	<i>Sympetrum fonscolombii</i> <i>(Selys, 1840)</i>	1, 2, 4, 5
	<i>Sympetrum meridionale</i> <i>(Selys, 1841)</i>	1, 2, 3, 5
	<i>Sympetrum sanguineum</i> <i>(Müller, 1764)</i>	1, 2, 3, 4, 5

	<i>Sympetrum striolatum</i> (Charpentier, 1840)	1, 2, 3, 4, 5
	<i>Sympetrum vulgatum</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2

Број врста регистрованих по локацијама је редом: $S_1= 42$, $S_2= 49$, $S_3=33$, $S_4= 32$, $S_5= 39$, $S_6= 13$.

Жаскард-ов коефицијент сличности (Jt) показује колика је сличност фауна између проучаваних локалитета ии рачуна се као

$$J_t = \frac{m_{11}}{(m_{11} + m_{10} + m_{01})}$$

Где је t – фауна подручја која де пореде, m_{11} – број врста заједничких за обе фауне које се пореде, m_{10} – број врста фауне првог локалитета, m_{01} – број врста фауне другог локалитета.

Табела 6 приказује коефицијент сличности између посматраних места у облику матрице.

Табела 6. Жаскард-ов коефицијент између локација

J _r	1	2	3	4	5	6
1	1	0.70	0.46	0.48	0.56	0.15
2		1	0.61	0.57	0.74	0.20
3			1	0.57	0.66	0.15
4				1	0.78	0.22
5					1	0.21
6						1

Математички модел

MLR модел у програму Statistica

Вишеструке линеарне регресијске анализе широко се користе у анализи података из екологије. Широко се користи јер резултира једначином која садржи ефекте свих променљивих које желимо да размотримо у опису појаве или процеса (Boldina и Beninger, 2016).

Подаци потребни за формирање модела (MLR) дати су у **Табели 7**.

Табела 7. Број врста по региону и основни параметри животне средине

локалитет	S	h(m)	t(°C)	p (mm)
1	42	200	20	600
2	48	400	22.5	700
3	34	400	12.5	700
4	32	1500	12.5	900
5	39	400	7.5	1000
6	13	1800	12.5	600

Коефицијенти корелације између независних променљивих су:

$$r(h-t) = -0.33 \quad r(h-p) = -0.03 \quad r(t-p) = -0.63$$

нити једна вредност не прелази 0.7 што значи да је њихова зависност одговарајућа за примену у формирању модела.

Према резултатима, појава врста била је највећа на локацији Сава-Дунав, а следи место Тиса. Појава одоната била је најнижа на месту Голије. Да би се изразила сличност фауне истражених локалитета, коришћен је коефициент Jaccard-а, и висок проценат сличности нађен је на већини локалитета, са изузетком Голије. На основу израчунатих корелација, утврђена је обрнута пропорционалност између броја врста и надморске

висине као најдоминантније.

Резултат MLR модела је приказан у Табели 8. Једначина је дата на следећи начин:

$$S(h, t, p) = \beta_0 + \beta_1 \cdot h + \beta_2 \cdot t + \beta_3 \cdot p$$

Табела 8. MLR модел броја врста у зависности од надморске висине, температуре и падавина.

	Beta	St.err. of Beta	B	St.err. of B	t(2)	p-level
interception			-15.4327	5.155337	-2.9935	0.095822
h	-0.591712	0.048847	-0.0105	0.000863	-12.1136	0.006746
t	0.709662	0.062751	1.5362	0.135840	11.3092	0.007728
p	0.651910	0.059235	0.0479	0.004348	11.0054	0.008155

R=0.99809045 R²=0.99618454 adj.R²=0.99046135

F(3, 2)=174.06 p<0.00572 St.err.of estim.=1.1779

Једначина (модел) гласи:

$$S = - 0.01h + 1.54t + 0.05p$$

На основу МЛР, Табела 4, температура је пронађена као доминантан фактор који утиче на разноликост одоната (највећа вредност В). Значајне су све три независне варијабле, док је само слободан члан без значаја за модел.

Закључак

Закључак дисертације се може раздвојити у неколико подзакључака. На првом месту се налази однос биодиверзитета и функционисања екосистема. Затим пример анализе стања и обнове биодиверзитета тропских кишних шума које су деградирани у различите сврхе. Посебна тема је метрика биодиверзитета, и коначно, примена математичких модела на изучавање биодиверзитета и особина станишта, на примеру Одоната.

Као закључак анализе експериментални доказа проучавања функционисања екосистема и биодиверзитета може се рећи да су резултати разних студија изузетно конзистентни. Већина истраживања пружа доказ да мешавина што драстичније различитих култура у екосистему надмашују једну просечну (мада не најбољу) монокултуру.

Када су у питању нарушени екосистеми тропских шума и њихове заједнице инсеката, закључује се да већина обновљених земљишта није у стању да одржи биодиверзитет врста инсеката на истом нивоу примарних или старих секундарних шума, али се временом алфа разноликост инсеката полако повећава. Повећана разноликост обновљених стабала нуди широк спектар ресурса хране, што омогућава да више врста инсеката коегзистира. Врсте инсеката веће разноликости су отпорније на промене станишта - разноликост је била слична разинама зреле шуме чак и у средњим фазама

Богатство врста, изобиље, и чак различитост могу досећи ниво сличан примарној шуми. С друге стране, рестаурација скупова инсеката на напуштеним пољопривредним

земљиштима не мора нужно да се приближи скупу зреле шуме. Након 7 година природне регенерације, састав инсеката је делио око 30% врста касних стадијума. Разлика између напуштених пољопривредних земљишта и шума се повећава са променом старости парцеле и променом врста инсеката током градијента промене. Једна ствар која повећава брзину опоравка састава инсеката је присуство зреле шуме у близини - док се обнављају напуштена поља и пашњаци, она је важан извор не само семена, већ и фаунистичких врста зреле шуме.

Када се говори о метрици као мери разноврсности у области истраживања функционисања екосистема могу се широко окарактерисати у два типа. Или су то метрике које се могу трансформисати у ефективан број врста (Shannon-ова ентропија, Simpson-ов индекс, Rao-в Q , Faith-ов PD и многе друге), или су то метрике које заправо не мере различитост и не би се требале користити као такве. Исто се може рећи и за метрику бета различитости. Категорија индекса који нису диверзитети укључује метрику као што је средња вредност удаљености парова MPD или индекс најближег таксона NTI. Ове метрике су мере филогенетског груписања или равномерности које могу бити веома корисне, нпр. да се проуче механизми састављања врста. Но, оне нису метрика различитости.

Следећи закључак се односи на проблематику утицаја различитост на мултифункционалност. Сваки екосистем обавља више од једне функције или пружа више од једне услуге. Стога, ако желимо да квантификујемо значај биодиверзитета за функционисање екосистема, треба размотрити његову важност за истовремено обезбеђивање вишеструких функција екосистема. Закључак је да, како врсте обављају различите функције и/или исте функције на различитим нивоима, биодиверзитет би требао бити важнији за целокупно функционисање ако се узме у обзир више функција. Због тога се често препоручује вишеструка функционалност као решење загонетке.

Демонстрирање важности биодиверзитета је недвојбено покренуто питањем да ли је разноликост важна за функционисање екосистема. Подручје истраживања је постало популарно као реакција на текућу кризу изумирања врста коју је изазвао човек. Непосредна опасност од губитка врста је један од разлога зашто је богатство врста, далеко више од других метрика различитости, у фокусу већине истраживачких напора. То је и разлог зашто је то питање од највеће важности. Фокус на број врста као предикторске варијабле за функционисање екосистема је проблематичан. Сам по себи, у свим могућим комбинацијама врста, шири концепт је кориснији предиктор за било

који процес екосистема. Према томе, врсте се ретко икада узоркују из басена свих могућих врста, већ из малог скупа филогенетски и/или функционално блиских врста. Унутар овог малог подскупа 'разумних' комбинација врста, врсте се обично комбинују у једнаким количинама, што је опет само један од бесконачног броја могућих комбинација релативне заступљености за исту вредност богатства врсте. Стога се може тврдити да, иако је богатство врста било "званична" независна варијабла у већини студија, оно то заправо никада није било. Неусклађеност, између онога што кажемо да симулирамо и онога што заправо симулирамо, је веома проблематична. Да би се могле предвидети последице губитка локалних врста (или добитка!), мало је вероватно да ће помоћи покушај генерализације свих експеримената који су корелирали са бројем врста. Признавање сложености концепта разноликости и употреба више информација богатих подацима, неопходан је корак у правом смеру. Али то не превазилази основни проблем.

Ван сваке сумње је доказано да су, у одређеним контекстима, групе врста које садрже више врста продуктивније или стабилније током времена од група врста које садрже само подскуп исте врсте. Али, потрага за општим (или чак функционалним или трофичким специфичним) односом функционисања екосистема биодиверзитета је изгубљена ствар. Познавање разноликости асоцијације ће само по себи бити добар предиктор функционисања екосистема. Главни закључак је да колективни докази показују да је различитост важна за функционисање екосистема.

Кључно је додати да ово нема импликација на хитност очувања биодиверзитета. Биодиверзитет живота на Земљи, резултат је 4 милијарде година еволуције, и сигурно је најчудеснија појава на Земљи. Све што знамо, поставља нашу планету одвојено од преосталог познатог универзума. Заштита екосистема и организама са којима делимо исту планету је морални императив. Из утилитарне перспективе, једна од предности поља биодиверзитета и функционисања екосистема је показати мноштво начина на који је људско друштво дубоко зависно од природе. Стога бисмо увек требали применити принцип опреза и избегавати неповратне промене. Како је људски утицај неизбежан, потребна је најбоља могућа база знања да би се доносиле одлуке засноване на доказима и на основу информација. Истраживања у екологији су кључна за пружање овог знања. Да би била поуздана, морају бити, што је могуће ригорознија. Ова дисертација би требала дати неке мале кораке у правом смеру.

На основу резултата представљених у делу рада у којем је представљена примена математичког моделовања на биодиверзитет и станиште у случају Одоната,

могуће је закључити велики значај температуре на разноликости одоната на шест посматраних места. Повећање броја врста одговара окружењу с већом температуром и мањом надморском висином. Највећи број врста одоната налази се дуж речних токова у равничарском подручју, док је најмањи број врста на планинским пределима. MLR модел показује зависност броја врста у неком подручју, од надморске висине, температуре и падавина. Резултирајући модел показује висок ниво слагања са стварним вредностима, $R > 0.99$.

Литература

- [1] Aide T.M., Zimmerman, J.K. Herrera, L., Rosario M., Serrano M.I. (1995). Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.* 77, 77-86.
- [2] Alexandrou, M, Cardinale B, Hall J, Delwiche C, Fritschie K, Narwani A, Venail P, Bentlage B, Pankey S, Oakley T. (2014). Evolutionary relatedness does not predict competition and co-occurrence in natural or experimental communities of green algae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20141745.
- [3] Amidžić L., Bartula M., Cvetković D. (2014) The state of biodiversity of Serbia. *Natural Areas Journal*, Vol. 34, 222-226
- [4] Arimoro FO, Nwadukwe FO, Mordi KI. (2011) The influence of habitat and environmental water quality on the structure and composition of the adult aquatic insect fauna of the Ethiope River, Delta State, Nigeria. *Tropical Zoology* 24, 159–171.
- [5] Audino L.D., Louzada J., Comita L. (2014). Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biol. Conserv.* 169, 248-257.
- [6] Barnes A.D., Emberson R.M., Chapman, H.M. Krell, F.T., Didham R.K. (2014). Matrix habitat restoration alters dung beetle species responses across tropical forest edges. *Biol. Conserv.* 170, 28-37.
- [7] Barua M, Gurdak DJ, Ahmed RA, Tamuly J. (2012) Selecting flagships for invertebrate conservation. *Biodiversity and Conservation* 21, 1457–1476.
- [8] Bell G (1991). The ecology and genetics of fitness in *Chlamydomonas* III. Genotype-by-environment interaction within strains. *Evolution* 45, 668-679.

- [9] Bengtsson J (1998). Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10, 191-199.
- [10] Bitencourt B.S., da Silva P.G. (2016). Forest regeneration affects dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Brazilian Atlantic Forest. *J. Insect Conserv.* 20, 855-866.
- [11] Bobo K.S., Waltert M., Fermon H., Njokagbor J., Muhlenberg M. (2006). From forest to farmland: Butterfly diversity and habitat associations along a gradient of forest conversion in Southwestern Cameroon. *J. Insect Conserv.* 10, 29-42.
- [12] Boldina I, Beninger PG. (2016) Strengthening statistical usage in marine ecology: Linear regression. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 474, 81 –91
- [13] Bonn Challenge (2016). Bonn Challenge.
- [14] Botta-Dukat Z (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, 533-540.
- [15] Bried JT, Mazzacano CA (2010) National review of state wildlife action plans for Odonata species of greatest conservation need. *Insect Conserv Divers* 3, 61–71
- [16] Brown H.C.P., Thomas V.G. (1990). Ecological considerations for the future of food security in Africa. *Suitable Agricultural Systems*, C.A. Edwards, R. Lal, P. Madden, R.H. Miller, G. House, eds. (Ankeny, Iowa: Soil and Water Conservation Society), 353-377.
- [17] Burley HM, Mokany K, Ferrier S, Laffan SW, Williams KJ, Harwood TD. (2016). Primary productivity is weakly related to floristic alpha and beta diversity across Australia. *Global Ecology and Biogeography* 25, 1294-1307.
- [18] Byrnes JEK, Gamfeldt L, Isbell F, Lefcheck J, Griffin JN, Hector A, Cardinale BJ, Hooper DU, Dee LE, Duffy JE. (2014). Investigating the relationship between biodiversity

and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 111-124.

[19] Cadotte MW (2013). Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110, 8996-9000.

[20] Cadotte MW (2015). Phylogenetic diversity and productivity: gauging interpretations from experiments that do not manipulate phylogenetic diversity. *Functional Ecology* 29, 1603-1606.

[21] Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 17012-17017.

[22] Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH. (2009). Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PloS one* 4.5, e5695.

[23] Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48, 1079-1087.

[24] Campos RC, Hernandez MIM. (2015). Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops. *Ecol. Indic.* 49, 216-227.

[25] Canaday C. (1996) Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biol. Conserv.* 77, 63-77.

[26] Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98, 572-592.

- [27] Cardinale BJ, Duffy EJ, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67.
- [28] Cardinale BJ, Venail P, Gross K, Oakley TH, Narwani A, Allan E, Flombaum P, Joshi J, Reich PB, Tilman D, van Ruijven J. (2015). Further re-analyses looking for effects of phylogenetic diversity on community biomass and stability. *Functional Ecology* 29, 1607-1610.
- [29] Chapin SFIII, Zavaleta ES, Eviner VT (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242.
- [30] Chao A, Jost L. (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533-2547.
- [31] Chao A, Jost L. (2015) Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 873-882.
- [32] Chao AR, Jost L, Chiang S, Jiang Y, Chazdon RL. (2008). A Two-Stage Probabilistic Approach to Multiple-Community Similarity Indices. *Biometrics* 64, 1178-1186.
- [33] Chao A, Chiu CH, Jost L. (2010). Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365, 3599-3609
- [34] Chao A, Chiu CH, Hsieh TC. (2012). Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93(9), 2037-2051.
- [35] Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. (2014a). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84(1), 45-67.

- [36] Chao A, Chiu CH, Jost L. (2014b). Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45(1), 297-324.
- [37] Chao A, Chiu CH, Hsieh TC, Davis T, Nipperess DA, Faith DP. (2015a). Rarefaction and extrapolation of phylogenetic diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6(4), 380-388.
- [38] Chazdon, R.L. (2013). Making Tropical Succession and Landscape Reforestation Successful. *J. Sustain. For.* 32, 649-658.
- [39] Chiu CH, Jost L, Chao A. (2014). Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. *Ecological Monographs* 84(1), 21-44.
- [40] Christensen NL, Bartuska AM, Brown JH, Carpenter S, D'Antonio C, Francis R, Franklin JF, MacMahon JA, Noss RF, Parsons DJ, Peterson CH, Turner MG, Woodmansee RG. (1996). The report of the Ecological Society of America committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological applications* 6(3), 665-691.
- [41] Clausnitzer V (2003) Dragonfly communities in coastal habitats of Kenya: indication of biotope quality and the need of conservation measures. *Biodivers Conserv* 12(2), 333–356
- [42] Clausnitzer V, Dijkstra KDB, Koch R, Boudot JP, Darwall WRT, Kipping J, Samraoui B, Samways MJ, Simaika JP, Suhling F (2012) Focus on African freshwaters: hotspots of dragonfly diversity and conservation concern. *Front Ecol Environ* 10(3), 129–134
- [43] Cole RJ, Holl KD, Zahawi RA, Wickey P, Townsend AR. (2016). Leaf litter arthropod responses to tropical forest restoration. *Ecol. Evol.* 6, 5158-5168.
- [44] Corbet PS (2004) *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*, Revised edn. Harley Books, Colchester

- [45] Culot L, Bovy E, Vaz-de-Mello FZ, Guevara R, Galetti M. (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biol. Conserv.* 163, 79-89.
- [46] Da Conceifao ES (2015). Structural changes in arboreal ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in an age sequence of cocoa plantations in the south-east of Bahia, Brazil. *Austral Entomol.* 54, 315-324.
- [47] DeFoliart, G.R. (1989). The Human Use of Insects as Food and as Animal Feed. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 35, 22-36.
- [48] Doak DF, Bigger D, Harding EK, Marvier MA, O'Malley RE, Thomson D. (1998). The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist* 151(3), 264- 276.
- [49] Dooley A, Isbell F, Kirwan L, Connolly J, Finn JA, Brophy C. (2015). Testing the effects of diversity on ecosystem multifunctionality using a multivariate model. *Ecology Letters* 18(11), 1242- 1251.
- [50] Duffy JE (2002). Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99(2), 201-219.
- [51] Duffy JE (2009). Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7(8), 437-444.
- [52] Duffy JE, Richardson JP, Canuel EA. (2003). Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters* 6(7), 637-645.
- [53] Duffy JE, Hughes AR. (2014). Ecology of Sea grass Communities. *Marine community ecology and conservation*. Ed. by Mark D Bertness et al. Sunderland: Palgrave Macmillan Sinauer Associates. Chap. 12, 271-292.

[54] Duffy JE, Lefcheck JS, Stuart-Smith RD, Navarrete SA, Edgar GJ. (2016). Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 113(22), 6230-6235.

[55] Dunn, R.R. (2004). Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conserv. Biol.* 18, 302-309.

[56] Dunn RR, Agosti D, Andersen AN, Arnan X, Bruhl CA, Cerda X, Ellison AM, Fisher BL, Fitzpatrick MC, Gibb H, Gotelli NJ, Gove AD, Guenard B, Janda M, Kaspari M, Laurent EJ, Lessard JP, Longino JT, Majer JD, Menke SB, McGlynn TP, Parr CL, Philpott SM, Pfeiffer M, Retana J, Suarez AV, Vasconcelos HL, Weiser MD, Sanders NJ. (2009). Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecol. Lett.* 12, 324-333.

[57] Đukić A. [Editor] (2014) Alciphron-database of insects in Serbia (Odonata), HabiProt <http://habiprot.org.rs/> [last visit 20.12.2018.]

[58] Eisenhauer N, Barnes AD, Cesarz S, Craven D, Ferlian O, Gottschall F, Hines J, Sendek A, Siebert J, Thakur MP, Turke M. (2016). "Biodiversity-ecosystem function experiments reveal the mechanisms underlying the consequences of biodiversity change in real world ecosystems". In: *Journal of Vegetation Science* 27.5, pp. 1061- 1070.

[59] Ewel J. (1980). Tropical Succession: Manifold Routes to Maturity. *Biotropica* 12, 2-7. FAO (2010). *Global Forest Resources Assessment 2010*.

[60] Faith DP (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61(1), 1-10.

[61] Finch JM, Samways MJ, Hill TR, Piper SE, Taylor S (2006) Application of predictive distribution modelling to invertebrates: Odonata in South Africa. *Biodivers Conserv* 15(13), 4239–4251

- [62] Fittkau EJ, Klinge H. (1973). On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* 5, 2-14.
- [63] Floren A, Freking A, Biehl M, Linsenmair KE. (2001). Anthropogenic Disturbance Changes the Structure of Arboreal Tropical ant Communities. *Ecography (Cop.)*. 24, 547-554.
- [64] Franzese PP, Liu G, Arico S. (2019) Environmental accounting models and nature conservation strategies. *Ecological Modelling* 397, 36-38
- [65] Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR. (2008). Multiple Functions Increase The Importance Of Biodiversity For Overall Ecosystem Functioning. *Ecology* 89(5), pp. 1223-1231.
- [66] Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen MC, Fröberg M, Stendahl J, Philipson CD, Mikusiński G, Andersson E, Westerlund B, Andrén H, Moberg F, Moen J, Bengtsson J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4:1340. *Nature Communications* 4, 1340.
- [67] Gamfeldt L, Lefcheck JS, Byrnes JEK, Cardinale BJ, Duffy JE, Griffin JN. (2015). Marine biodiversity and ecosystem functioning: what's known and what's next? *Oikos* 124(3), 252-265.
- [68] Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227. doi:10.1038/35012228
- [69] Gaston KJ, Blackburn TM (1990) Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* 58:329–335. doi:10.2307/3545224
- [70] Gaveau, D.L.A., Sloan, S., Molidena, E., Yaen, H., Sheil, D., Abram, N.K., Ancrenaz, M., Nasi, R., Quinones, M., Wielaard, N., et al. (2014). Four Decades of Forest Persistence, Clearance and Logging on Borneo. *PLOS* 9, 1-12.

- [71] Geist HJ, Lambin EF (2002). Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation. *Bioscience* 52, 143-150.
- [72] Ghazoul J, Hill JK. (2001). Impacts of selective logging on tropical forest invertebrates. In *The Cutting Edge: Conserving Wildlife in Managed Tropical Forest*, RA Fimbel, A Grajal, JG Robinsom, eds. (New York: Columbia University Press), 261-288.
- [73] Gormley LHL, Furley PA, Watt AD. (2007). Distribution of ground-dwelling beetles in fragmented tropical habitats. *J. Insect Conserv.* 11, 131-139.
- [74] Gotelli NJ, Colwell RK (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4(4), 379-391.
- [75] Grace JB, Michael Anderson T, Smith MD, Seabloom E, Andelman SJ, Meche G, Weiher E, Allain LK, Jutila H, Sankaran M, Knops J, Ritchie M, Williq MR. (2007) Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters* 10(8), 680-689.
- [76] Gravel D, Bell T, Barbera C, Bouvier T, Pommier T, Venail P, Mouquet N. (2011). Experimental niche evolution alters the strength of the diversity-productivity relationship. *Nature* 469, 89-92.
- [77] Griffin JN, Mendez V, Johnson AF, Jenkins SR, Foggo A. (2009a). Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos* 118(1), 37-44.
- [78] Griffin JN, Byrnes JEK, Cardinale BJ. (2013) Effects of predator richness on prey suppression: a meta-analysis. *Ecology* 94(10), 2180-2187.
- [79] HabiProt (2014) Alciphron-database of insects in Serbia, <http://habiprot.org.rs/> Alciphron [last visit 20.12.2018.]

- [80] Hardersen S. 2000. The role of behavioural ecology of damselflies in the use of fluctuating asymmetry as a bioindicator of water pollution. *Ecological Entomology* 25, 45–53.
- [81] Hassall C. (2012) Predicting the distributions of under-recorded Odonata using species distribution models. *Insect Conserv Divers* 5(3), 192–201
- [82] Hassall C, Thompson DJ. (2008) The effects of environmental warming on Odonata: a review. *Int J Odonatol* 11(2), 131–153
- [83] He JZ, Ge Y, Xu ZH, Chen CR. (2009). Linking soil bacterial diversity to ecosystem multifunctionality using backward-elimination boosted trees analysis. *Journal of Soils and Sediments* 9(6), 547-554.
- [84] Hector, A, Bagchi R. (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448, 188-190.
- [85] Hickling R, Roy DB, Hill JK, Thomas CD. (2005) A northward shift of range margins in British Odonata. *Glob Change Biol* 11(3), 502–506
- [86] Hill MO. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54(2), 427-432.
- [87] Holl KD. (2013). Restoring Tropical Forest. *Nat. Educ. Knowl.* 4.
- [88] Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1), 3-35.
- [89] Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate BA, Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486, 105-108.

[90] Hsieh TC, Chao A. (2017). Rarefaction and Extrapolation: Making Fair Comparison of Abundance-Sensitive Phylogenetic Diversity among Multiple Assemblages. *Systematic Biology* 66(1), 100-111.

[91] Hug LA, Baker BJ, Anantharaman K, Brown CT, Probst AJ, Castelle CJ, Butterfield CN, Hermsdorf AW, Amano Y, Ise K, Suzuki Y, Dudek N, Relman DA, Finstad KM, Amundson R, Thomas BC, Banfield JF. (2016) A new view of the tree of life. *Nature Microbiology* 1(5), 16048.

[92] Hughes AR, Inouye BD, Johnson MT, Underwood N, Vellend M. (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11(6), 609-623.

[93] Huston MA (1994) *Biological diversity: the coexistence of species in changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge

[94] Huston MA. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110(4), 449-460.

[95] Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199-202.

[96] Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer TM, Bonin C, Bruehlheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Guo Q, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer ST, Mori AS, Naeem S, Niklaus PA, Polley HW, Reich PB, Roscher C, Seabloom EW, Smith MD, Thakur MP, Tilman D, Tracy BF, van der Putten WH, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser WW, Wilsey B, Eisenhauer N. (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526, 574-577.

[97] Itioka T, Takano KT, Kishimoto-Yamada K, Tzuchiya T, Ohshima Y, Katsuyama R, Ichiro, Yago M, Yata O, Nakagawa M, Nakashizuka T. (2015). Chronosequential changes in

species richness of forest-edge-dwelling butterflies during forest restoration after swidden cultivation in a humid tropical rainforest region in Borneo. *J. For. Res.* 20, 125-134.

[98] Johns AG. (1997) *Timber Production and Biodiversity Conservation in Tropical Rain Forests* (Cambridge University Press).

[99] Jost L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113(2), 363-375.

[100] Jost L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10), 2427-2439.

[101] Kalif KAB, Azevedo-Ramos C, Moutinho P, Malcher SAO. (2001) The Effect of Logging on the Ground- Foraging Ant Community in Eastern Amazonia. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 36, 215-219.

[102] Kalkman VJ, Clausnitzer V, Dijkstra KDB, Orr AG, Paulson D, van Tol J. (2008) Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 351–363.

[103] Kerr J (2001) Global biodiversity patterns: from description to understanding. *Trends Ecol Evol* 16, 424–425.

[104] King JR, Andersen AN, Cutter AD. (1998). Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. *Biodivers. Conserv.* 7, 1627-1638.

[105] Koh LP, Wilcove DS. (2008) Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity ? *Conserv. Lett.* 1, 60-64.

[106] Laurance WF, Cochrane MA, Bergen S, Fearnside PM, Delamonica P, Barber C, D'Angelo S, Fernandes T. (2001) The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291, 438-439.

- [107] Lavorel S, Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16(5), 545-556.
- [108] Lefcheck JS, Byrnes JEK, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin JN, Eisenhauer N, Hensel MJS, Hector A, Cardinale BJ, Duffy JE. (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications* 6, 6936.
- [109] Letourneau DK, Dyer LA, Vega CG. (2004) Indirect effects of a top predator on a rainforest understory plant community. *Ecology* 85, 2144-2152.
- [110] Loreau M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91(1), 3-17.
- [111] Loreau M, Hector A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72-76.
- [112] Loreau M, Naeem S, Inchausti P. (2002). Biodiversity and ecosystem functioning, synthesis and perspectives. First edition. Biodiversity and ecosystem functioning, synthesis and perspectives. Oxford: Oxford University Press, 294.
- [113] Loreau M, Mouquet N, Gonzalez A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100(22), 12765-12770.
- [114] MacArthur RH (1965). Patterns of species diversity. *Biological reviews* 40(4), 510-533.
- [115] Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar C, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceição AA, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge DJ, Espinosa CI, Florentino A, Gaitán J, Gatica MG, Ghiloufi W, Gómez-González S, Gutiérrez JR, Hernández RM, Huang

X, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Moneris J, Mau RL, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez-Collantes DA, Romão R, Tighe M, Torres-Díaz C, Val J, Veiga JP, Wang D, Zaady E. (2012) Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands. *Science* 335, 214-218.

[116] Magurran AE. (2004) *Measuring biological diversity*. Malden, Ma: Blackwell Pub. ISBN: 978-0632056330.

[117] Magurran AE, McGill BJ. (2011) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford New York: Oxford University Press. ISBN: 978-0199580675.

[118] Majer JD, Brennan KEC, Bisevac L. (2002) Terrestrial invertebrates. *Handbook of Ecological Restoration. Principles of Restoration*, Vol. 1, MR Perrow, AJ Davy, eds. (Cambridge: Cambridge University Press), 279–299.

[119] Matsumoto K, Noerdjito WA, Fukuyama K. (2015) Restoration of butterflies in *Acacia mangium* plantations established on degraded grasslands in East Kalimantan. *J. Trop. For. Sci.* 27, 47-59.

[120] McGeoch MA. (1998) The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73(2), 181–201.

[121] Meng L, Martin K, Weigel A, Yang X. (2013) Tree Diversity Mediates the Distribution of Longhorn Beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in a Changing Tropical Landscape (Southern Yunnan, SW China). *PLoS One* 8.

[122] Meyer ST, Ebeling A, Eisenhauer N, Hertzog L, Hillebrand H, Milcu A, Pompe S, Abbas M, Bessler H, Buchmann N, De Luca E, Engels C, Fischer M, Gleixner G, Hudewenz A, Klein AM, de Kroon H, Leimer S, Loranger H, Mommer L, Oelmann Y, Ravenek JM, Roscher C, Rottstock T, Scherber C, Scherer-Lorenzen M, Scheu S, Schmid B, Schulze ED, Staudler A, Strecker T, Temperton V, Tschardt T, Vogel A, Voigt W, Weigelt A, Wilcke W, Weisser WW. (2016) Effects of biodiversity strengthen over time as ecosystem functioning declines at low and increases at high biodiversity. *Ecosphere* 7(12), e01619.

[123] Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington

[124] Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecol. Lett.* 10, 315–331.

[125] Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.

[126] Montagnini F, Jordan C. (2005) *Tropical Forest Ecology. The basis for conservation and management* (Springer Berlin).

[127] Moore NW. (1991) The development of dragonfly communities and the consequences of territorial behavior: a 27 year study on small ponds at Woodwalton Fen, Cambridgeshire, England, UK. *Odonatologica* 20(2), 203–232

[128] Mora C, Aburto-Oropeza O, Ayala Bocos A, Ayotte PM, Banks S, Bauman AG, Beger M, Bessudo S, Booth DJ, Brokovich E, Brooks A, Chabanet P, Cinner JE, Cortés J, Cruz-Motta JJ, Magaña AC, DeMartini EE, Edgar GJ, Feary DA, Ferse SCA, Friedlander AM, Gaston KJ, Gough C, Graham NAJ, Green A, Guzman H, Hardt M, Kulbicki M, Letourneur Y, Pérez AL, Loreau M, Loya Y, Martinez C, Mascareñas-Osorio I, Morove T, Nadon MO, Nakamura Y, Paredes G, Polunin NVC, Pratchett MS, Bonilla HR, Rivera F, Sala E, Sandin SA, Soler G, Stuart-Smith R, Tessier E, Tittensor DP, Tupper M, Usseglio P, Vigliola L, Wantiez L, Williams I, Wilson SK, Zapata FA. (2011) Global Human Footprint on the Linkage between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Reef Fishes. *PLoS Biology* 9(4), e1000606.

[129] Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH. (2011) Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PloS one* 6(3), e17476.

- [130] Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, Munoz F, Bersier LF, Chave J, Coutron P, Dalecky A, Fontaine C, Gravel D, Hardy OJ, Jabot F, Lavergne S, Leibold M, Mouillot D, Münkemüller T, Pavoine S, Prinzing A, Rodrigues ASL, Rohr RP, Thébault E, Thuiller W. (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews* 87(4), 769-785.
- [131] Nair PKR. (1993) *An introduction to agro forestry* (Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers).
- [132] Narwani A, Alexandrou MA, Oakley TH, Carroll IT, Cardinale BJ. (2013) Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. *Ecology Letters* 16(11), 1373-1381.
- [133] Naughton HR, Alexandrou MA, Oakley TH, Cardinale BJ. (2015) Phylogenetic distance does not predict competition in green algal communities. *Ecosphere* 6(7), 116.
- [134] National Research Council (1993). *Sustainable Agriculture and the Environment in the Humid Tropics* (National Academy Press).
- [135] Neves FS, Braga RF, Espuito-Santo MM, Delabie JHC, Fernandes GW, Sanchez-Azofeifa GA. (2010) Diversity of arboreal ants in a Brazilian tropical dry forest: effects of seasonality and successional stage. *Sociobiology* 56.
- [136] Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J, De Palma A, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar MJ, Feldman A, Garon M, Harrison MLK, Alhousseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Correia DLP, Martin CD, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HRP, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck SL, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JPW, Purvis A. (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45-50.
- [137] Nirmalakhandan N. (2002) *Modeling Tools for Environmental Engineers and Scientists*. CRC Press LLC

- [138] Oppel S. (2006) Comparison of two Odonata communities from a natural and a modified rainforest in Papua New Guinea. *International Journal of Odonatology* 9, 89–102.
- [139] Paquette A, Messier C. (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20(1), 170-180.
- [140] Paul MJ, Meyer JL (2001) Streams in the urban landscape. Marzluff JM, Shulenberger E, Endlicher W et al (eds) *Urbanecology: an international perspective on the interaction between humans and nature*. Springer, LLC, New York, 207–231
- [141] Pavoine S, Love MS, Bonsall MB. (2009) Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish (genus: *Sebastes*) in the Southern California Bight. *Ecology Letters* 12(9), 898-908.
- [142] Petchey OL, Gaston KJ. (2002a) Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269, 1721-1727.
- [143] Petchey OL, Gaston KJ. (2002b). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5(3), 402-411.
- [144] Petchey OL, Gaston KJ. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9(6), 741-758.
- [145] Petchey OL, Hector A, Gaston KJ. (2004) How do Different Measures of Functional Diversity Perform?, *Ecology* 85(3), 847-857
- [146] Pimm SL. (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321-326.
- [147] Price PW, Denno RF, Eubanks MD, Finke DL, Kaplan I. (2011) *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*.

- [148] Primack R, Corlett R. (2005) *Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison* (Blackwell Publishing Ltd.).
- [149] Rahbek C (1995) The elevation gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18, 200–205.
- [150] Rahbek C, Graves GR (2000) Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proc R Soc B Biol Sci* 267, 2259–2265
- [151] Rao CR (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology* 21(1), 24-43.
- [152] Ribeiro DB, Freitas AVL. (2012) The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *J. Insect Conserv.* 16, 733-744.
- [153] Robinet C, David G, Jactel H. (2019) Modeling the distances traveled by flying insects based on the combination of flight mill and mark-release-recapture experiments. *Ecological Modelling* 402, 85-92
- [154] Roger F, Godhe A, Gamfeldt L. (2012). Genetic Diversity and Ecosystem Functioning in the Face of Multiple Stressors. *PloS one* 7(9), e45007.
- [155] Ruiz-Guerra B, Hanson P, Guevara R, Dirzo R. (2013) Richness and Abundance of Ichneumonidae in a Fragmented Tropical Rain Forest. *Neotrop. Entomol.* 42, 458-465.
- [156] Safian S, Csontos G, Winkler D. (2011) Butterfly community recovery in degraded rainforest habitats in the Upper Guinean Forest Zone (Kakum forest, Ghana). *J. Insect Conserv.* 15, 351-359.
- [157] Sahlen G, Ekestubbe K (2001) Identification of dragonflies (Odonata) as indicators of general species richness in boreal forest lakes. *Biodivers Conserv* 10(5), 673–690

- [158] Samways MJ, Steytler NS. (1996) Dragonfly (Odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation* 78(3), 279–288.
- [159] Sanchez-de-Jesus HA, Arroyo-Rodriguez V, Andresen E, Escobar F. (2016) Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landsc. Ecol.* 31, 843-854.
- [160] Scheffler PY. (2005) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 21, 9-19.
- [161] Schulze ED, Mooney HA (1993). *Biodiversity and ecosystem function*. Ecological studies (Berlin). Berlin: Springer Verlag, 525.
- [162] Shahabuddin G, Terborgh JW. (1999). Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. *J. Trop. Ecol.* 15, 703-722.
- [163] Silva D, De Marco P, Resende DC. (2010) Adult odonate abundance and community assemblage measures as indicators of stream ecological integrity: a case study. *Ecological Indicators* 10(3), 744–752.
- [164] Simaika JP, Samways MJ. (2011) Comparative assessment of indices of freshwater habitat conditions using different invertebrate taxon sets. *Ecological Indicators* 11(2), 370–378.
- [165] Simmons JP, Nelson LD, Simonsohn U. (2011). False-Positive Psychology undisclosed flexibility in data collection and analysis allows presenting anything as significant. *Psychological Science* 22(11), 1359-1366.
- [166] Solan M, Godbold J, Symstad A, Flynn D, Bunker D. (2009) Biodiversity-ecosystem function research and biodiversity futures: early bird catches the worm or a day late and a dollar short? *Biodiversity, ecosystem functioning, & human wellbeing*. Ed. by Shahid Naeem et al. Oxford: Oxford University Press. Chap. 3, 30-45.

- [167] Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AA, Marushia RG, Mirotchnick N. (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters* 15(7), 637-648.
- [168] Strayer DL (2006) Challenges for freshwater invertebrate conservation. *J N Am Benthol Soc* 25(2), 271–287
- [169] Suhling F, Sahlen G, Martens A, Marais E, Schutte C. (2006) Dragonfly assemblages in arid tropical environments: a case study from Western Namibia. *Biodivers Conserv* 15(1), 311–332
- [170] Swaine MD, Whitmore TC. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75, 81-86.
- [171] Takano KT, Nakagawa M, Itioka T, Kishimoto-Yamada K, Yamashita S, Tanaka HO, Fukuda D, Nagamasu H, Ichikawa M, Kato Y, Momose K, Nakashizuka T, Sakai S. (2014) The Extent of Biodiversity Recovery During Reforestation After Swidden Cultivation and the Impacts of Land-Use Changes on the Biodiversity of a Tropical Rainforest Region in Borneo. *Social-Ecological Systems in Transition*, S. Sakai, and C. Umetsu, eds. (Tokyo: Springer Japan), 27-49.
- [172] Thiollay J-M. (1997) Disturbance, selective logging and bird diversity: a Neotropical forest study. *Biodivers. Conserv.* 6, 1155-1173.
- [173] Tilman D, Lehman CL, Thomson KT. (1997a). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94(5), 1857-1861.
- [174] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. (1997b) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1300-1302.

[175] Tilman D, Reich PB, Isbell F. (2012) Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109(26), 10394-10397.

[176] Tuomisto H (2012). An updated consumer's guide to evenness and related indices. *Oikos* 121(8), 1203-1218.

[177] Ueda A, Dwibadra D, Noerdjito WA, Sugiarto Kon M, Ochi T, Takahashi M, Fukuyama K. (2015) Effect of habitat transformation from grassland to *Acacia mangium* plantation on dung beetle assemblage in East Kalimantan, Indonesia. *J. Insect Conserv.* 19, 765-780.

[178] Valtonen A, Malinga GM, Nyafwono M, Nyeko P, Owiny A, Roininen H. (2017) The successional pathway of the tree community and how it shapes the fruit-feeding butterfly community in an Afrotropical forest. *J. Trop. Ecol.* 33, 12- 21.

[179] Van der Plas F, Manning P, Soliveres S, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Bonal D, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes DA, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Mueller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Ratcliffe S, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielínski D, Fischer M. (2016) Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113 (13), 3557-3562.

[180] Venail P, Gross K, Oakley TH, Narwani A, Allan E, Flombaum P, Isbell F, Joshi J, Reich PB, Tilman D, van Ruijven J, Cardinale BJ. (2015). Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a reexamination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology* 29(5), 615-626.

- [181] Verissimo A, Barreto P, Mattos M, Tarifa R, Uhl C. (1992) Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier: The case of Paragominas. *For. Ecol. Manage.* 55, 169-199.
- [182] Vila M, Vayreda J, Comas L, Ibáñez JJ, Mata T, Obón B. (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10(3), 241-250.
- [183] Vileger S, Mason NWH, Mouillot D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices For A Multifaceted Framework In Functional Ecology. *Ecology* 89(8), 2290-2301.
- [184] Wardle DA. (2016) Do experiments exploring plant diversity-ecosystem functioning relationships inform how biodiversity loss impacts natural ecosystems? *Journal of Vegetation Science* 27(3), 646-653.
- [185] Wardle DA, Zackrisson O. (2005) Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature* 435, 806-810.
- [186] Wardle DA, Zackrisson O, Hornberg G, Gallet C. (1997) The Influence of Island Area on Ecosystem Properties. *Science* 277, 1296-1299.
- [187] Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24(18), 2098-2100.
- [188] Whisenant SG. (2002) Terrestrial systems. In *Handbook of Ecological Restoration. Principles of Restoration*, Vol. 1, MR Perrow, and AJ Davy, eds. (Cambridge University Press), 83-105.
- [189] Whitmore TC. (1990) *An introduction to tropical rain forests* (Clerndon Press).
- [190] Williams PH, Margules CR, Hilbert DW. (2002) Data requirements and data sources for biodiversity priority area selection. *J Biosci* 27, 327–338

[191] Yachi S, Loreau M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96(4), 1463-1468.

[192] Zavaleta ES, Pasari JR, Hulvey KB, Tilman GD. (2010) Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107(4), 1443-1446.

[193] Zhu Y, Chen H, Fan J, Wang Y, Li Y, Chen J, Fan JX, Yang S, Hu L, Leung H, Mew TW, Teng PS, Wang Z, Mundt CC. (2000) Genetic diversity and disease control in rice. *Nature* 406, 718-722.

[194] Zimmerman JK, Aide TM, Lugo AE. (2007) Implications of Land Use History for Natural Forest Regeneration and Restoration Strategies in Puerto Rico. In *Old Fields: Dynamics and Restoration of Abandoned Farmland*, VA Cramer, and RJ Hobbs, eds. (Island Press), 51-74.

БИОГРАФИЈА

Име и презиме: Калил Салем Абулсба (Khalil Salem Abulsba)

Националност: Либијска

Датум и место рођења: 07.05. 1973, Комс (Khoms), Либија

Занимање: Запослен на Универзитету El-Mergeb, Либија.

Језици: Арапски и Енглески.

Образовање:

- Дипломирао је на Универзитету El-Mergeb, Либија, Факултет за Биологију, 1993-1997 год.

- Магистрирао је на Универзитету у Београду, Биолошки факултет, 2013-2015 год.

- Уписан на докторске студије на Универзитету „Унион-Никола Тесла“, Факултет за екологију и заштиту животне средине, од школске године 2016/17.

Социјални статус: ожењен.

Мобилни тел.: 061/6541010

E-mail: abulsba73@yahoo.com