

# Biološko-ekološke značajke papigača (Scaridae) u svjetskim morima

---

Laus, Ana

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Split / Sveučilište u Splitu**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:226:522325>

Rights / Prava: [Attribution-NoDerivatives 4.0 International](#)/[Imenovanje-Bez prerada 4.0 međunarodna](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-19**



Repository / Repozitorij:

[Repository of University Department of Marine Studies](#)



**SVEUČILIŠTE U SPLITU**  
**SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA**  
**PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I TEHNOLOGIJA MORA**

**Ana Laus**

**BIOLOŠKO-EKOLOŠKE ZNAČAJKE PAPIGAČA**  
**(SCARIDAE) U SVJETSKIM MORIMA**

**Završni rad**

**Split, srpanj 2023.**

**SVEUČILIŠTE U SPLITU**  
**SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA**  
**PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I TEHNOLOGIJA MORA**

**BIOLOŠKO-EKOLOŠKE ZNAČAJKE PAPIGAČA**  
**(SCARIDAE) U SVJETSKIM MORIMA**

**Završni rad**

**Predmet:** Kralježnjaci mora

**Mentor:**

Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

**Student:**

Ana Laus

**Split, srpanj 2023.**

Sveučilište u Splitu  
Sveučilišni odjel za studije mora  
Preddiplomski studij Biologija i tehnologija mora

Završni rad

## **BIOLOŠKO-EKOLOŠKE ZNAČAJKE PAPIGAČA (SCARIDAE) U SVJETSKIM MORIMA**

**Ana Laus**

### **Sažetak**

Svjetska mora su bogata ekosustavima koji predstavljaju stanište brojnim vrstama morske flore i faune. Porodica papigača (Scaridae) obitava u tropskim i suptropskim morima, a najčešće ih se može pronaći na koraljnim grebenima. Uglavnom su sve vrste ove porodice herbivori, no nekoliko se vrsta hrani drugim dostupnim izvorima hrane poput detritusa i koralja. Hrane se koristeći zubalo koje je odlično prilagođeno njihovom načinu prehrane. U potrazi za biljnim materijalom koriste svoje čvrsto zubalo za otkidanje dijelova supstrata, a za usitnjavanje na sitne dijelove koriste ždrijelnu čeljust. Time imaju ključnu ulogu kao bioeroderi morskih ekosustava. Bioerozija može uzrokovati određene negativne posljedice po ekosustav poput gubitka čvrstoće karbonatne površine ili uginuća sesilnih organizama, no s druge strane ona pridonosi stvaranju finih sedimenata koji grade tropske grebenske otoke. Papigače uvelike pridonose ravnoteži morskih ekosustava, stoga ih je kao ključne organizme potrebno zaštititi kako bi se očuvalo zdravlje njihovih populacija.

(25 stranica, 12 slika, 1 tablica, 66 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

**Ključne riječi:** papigače, ishrana, ždrijelna čeljust, koraljni grebeni, alge, spužve, sediment, bioerozija, ekologija

**Mentor:** Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

**Ocjenjivači:** 1. Doc. dr. sc. Vedran Poljak  
2. Prof. dr. sc. Svjetlana Krstulović Šifner  
3. Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

University of Split  
Department of Marine Studies  
Undergraduate study Marine Biology and Technology

BSc Thesis

**BIO-ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF PARROTFISHES (SCARIDAE) IN  
THE WORLD'S SEAS**

**Ana Laus**

**Abstract**

The world seas contain numerous ecosystems that represent a habitat for numerous species of marine flora and fauna. The family of parrotfishes (Scaridae) lives in tropical and subtropical seas, and most often they can be found on coral reefs. In general, all species of this family are herbivores, but a small number of species feed on other available food sources such as detritus and corals. They feed using a set of teeth that are perfectly adapted to their way of feeding. In search of plant material, they use their strong teeth to tear off parts of the substrate, and use their pharyngeal jaws to chop them into small pieces. Thus, they play a key role as bioeroders of marine ecosystems. Bioerosion can cause certain negative consequences for the ecosystem, such as the loss of strength of the carbonate surface or the death of sessile organisms, but on the other hand, it contributes to the creation of fine sediments that build tropical reef islands. Parrotfishes greatly contribute to the balance of marine ecosystems, and as key organisms, they need to be protected in order to preserve the health of their populations.

(25 pages, 12 figures, 1 table, 66 references, original in: Croatian)

**Keywords:** parrotfishes, diet, pharyngeal jaws, coral reefs, algae, sponges, sediment, bioerosion, ecology

**Supervisor:** Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

**Reviewers:**

1. Vedran Poljak, PhD / Assistant Professor
2. Svjetlana Krstulović Šifner, PhD / Full Professor
3. Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

## SADRŽAJ:

1. UVOD .....	1
1.1. Porodica Scaridae .....	1
1.2. Cilj rada .....	2
2. RAZRADA TEME.....	3
2.1. Zubalo papigača .....	3
2.1.1. Utjecaj papigača na koraljne grebene (koralje).....	4
2.1.2. Utjecaj papigača na morske spužve .....	7
2.1.3. Utjecaj papigača na morske biljke .....	10
2.1.4. Utjecaj papigača na epilitske matrikse algi .....	11
2.2. Bioerozija uzrokovana papigačama.....	13
2.3. Proizvodnja sedimenta od strane papigača.....	15
3. ZAKLJUČAK .....	20
4. LITERATURA.....	21

# 1. UVOD

## 1.1. Porodica Scaridae

U svjetskim morima obitava veliki broj živopisnih vrsta riba koje svojim djelovanjem imaju određeni utjecaj na okoliš. Jedne od takvih su papigače koje spadaju u porodicu Scaridae koja se dijeli na 10 rodova (Parenti i Randall, 2011): *Bolbometopon* (Smith, 1956), *Cetoscarus* (Smith, 1956), *Chlorurus* (Swainson, 1839), *Calotomus* (Gilbert, 1890), *Hipposcarus* (Smith, 1956), *Scarus* (Forsskål, 1775), *Sparisoma* (Swainson, 1839), *Cryptotomus* (Cope, 1871), *Leptoscarus* (Swainson, 1839) i *Nicholsina* (Fowler, 1915). Nalazimo ih u tropskim i suptropskim područjima, a izgledom se ističu svojim širokim spektrom boja i zadivljujućim uzorcima po cijelom tijelu (Slika 1).



**Slika 1.** Vrsta *Scarus tricolor* u svom prirodnom staništu (izvor: Sutton, 2022).

Naziv su dobile zbog oblika čeljusti i zubi koji se izgledom razlikuju od onih u većine ostalih riba. Naime, njihovi zubi su međusobno srasli i tvore čvrsti alat koji je u skladu s njihovim načinom prehrane. Papigače su uglavnom biljojedi, a hrane se struganjem ili iskopavanjem komada supstrata koji sadrži alge (Wainwright i Price, 2017). Nerijetko se mogu uočiti skupine kako se hrane algama ili su u potrazi za hranom na području koraljnog grebena. Pored algi, mali broj papigača će vrlo rado pojesti i pokoju spužvu, koralj, morsku cvjetnicu, malog beskralježnjaka ili detritus (Sale, 1991).

Takav način prehrane uvelike utječe na koraljne grebene koji ovim vrstama predstavljaju važno stanište (Sale, 1991). Stružući guste nasade algi, papigače „prozračuju” grebene te tako omogućuju daljnji razvitak algi i potiču rast koralja. Točnije, struganjem prilikom hranjenja stvaraju fini bijeli koraljni pijesak koji utječe na ekologiju koraljnih grebena (pijesak pomaže u izgradnji i održavanju grebena) i gradi predivne tropske otoke. Nakon što papigače probave hranu, s fecesom izlazi i neprobavljeni materijal koji upravo predstavlja pijesak (sediment). S druge strane, ovakav način hranjenja dovodi do bioerozije koja može postati destruktivna za koraljne grebene. Naime, papigače svojom prehranom nerijetko imaju destruktivni utjecaj na organizme poput spužvi (Wulff, 1997) jer struganje po površini ili odgrizanje komada živog organizma može dovesti do uginuća jedinke ili u gorem slučaju, do većih pomora populacije.

Porodica Scaridae stoga ima i pozitivnih i negativnih utjecaja na morski okoliš, a time i po cjelokupna svjetska mora. Održavaju ravnotežu brojnih morskih ekosustava, a posebice su značajne za koraljne grebene, na kojima uglavnom i obitavaju, te su životnim ciklusom vrlo usko vezane za njih.

## **1.2. Cilj rada**

Osnovni cilj ovog rada je ukazati na važnost papigača u morskim ekosustavima. Porodica Scaridae je svake godine sve ugroženija, posebice zbog antropogenog utjecaja na okoliš. Onečišćenje mora, prekomjerni izlov, razvoj obalnog turizma, povećanje temperature mora čime dolazi do izbjeljivanja koralja i time ugrožavanja čitavog koraljnog grebena, značajno utječu na populacije papigača. Scaridae su čitav svoj život vezane uz koraljni greben jer im on predstavlja glavni izvor hrane, ali i sigurno utočište. Ugrožavajući populacije papigača, ugrožava se ravnoteža koraljnog grebena i obrnuto. Svaka cjelina unutar svjetskih mora je čvrsto povezana i uravnotežena. Ako se ugrozi samo jedan element svjetskih mora, sigurno će doći do promjena u ostalim dijelovima koji su neposredno ili posredno povezani s njime. U ovome će se radu objasniti na koji način papigače pridonose ravnoteži ekosustava svjetskih mora i u kojim su slučajevima upravo one zaslužne za određene promjene u ekosustavu.

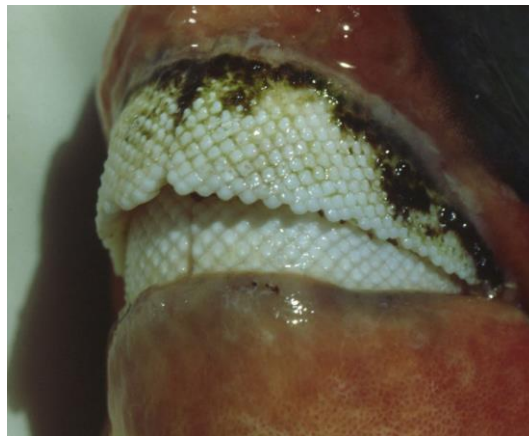


## 2. RAZRADA TEME

Kako bi se razumio utjecaj papigača na svjetska mora, potrebno je poznavati njihovu biologiju. Ovi organizmi naseljavaju gotovo svaki koraljni greben na svijetu. Papigače su najdominantnije skupine riba na koraljnim grebenima, kako po biomasi, tako i po broju jedinki (Sale, 1991). Iako im više odgovaraju grebeni, te su usko vezane za njih, neke se vrste mogu pronaći u gustim livadama morskih cvjetnica, te na pjeskovitim i kamenitim dnima. Prema istraživanjima, najveća se biološka raznolikost porodice Scaridae nalazi u Indo-zapadnom Pacifiku i to posebice unutar granica tzv. Koraljnog trokuta (Carpenter i sur., 2011). Ovo područje obuhvaća države: Indonezija, Filipini, Bruneji, Istočni Timor, Papua Nova Gvineja i Solomonski otoci, a naziv je dobilo upravo po svom trokutastom obliku. Papigače su poznate po vrlo složenom nizu reproduktivnih strategija koje se razlikuju od vrste do vrste. Kao što je već spomenuto, ove su ribe vrlo upadljive zbog širokog spektra boja te brojnih uzoraka koji im krase tijelo od glave do repne peraje. Međutim, ono što je potaknulo znanstvena istraživanja nisu niti boje, niti zaigrani karakter ovih riba, već njihovo jedinstveno zubalo, odnosno njihov jedinstven način hranjenja koji ima značajni utjecaj na okoliš u kojemu obitavaju.

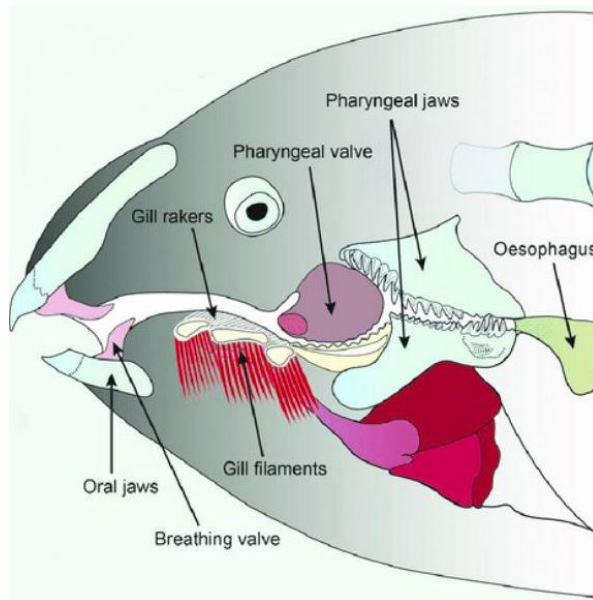
### 2.1. Zubalo papigača

Zubalo papigača predstavlja poseban aparat koji je građen u skladu s njihovim načinom prehrane. Njihovi su zubi međusobno srasli i formirali specifično zubalo (Slika 2).



**Slika 2.** Zubalo vrste *Bolbometopon muricatum* (izvor: Berkovitz i Shellis, 2017).

Usta su im relativno malih dimenzija, a čeljusti imaju malu mogućnost ispružanja za razliku od nekih drugih vrsta riba, ali imaju osobitu mehaničku prednost u zatvaranju i otvaranju. Ove vrste posjeduju i ždrijelne čeljusti (engl. *pharyngeal jaws*) koje su smještene u ždrijelu (Slika 3).



**Slika 3.** Presjek glave papigače koji prikazuje položaj ždrijelne čeljusti (*oral jaws* = oralne čeljusti, *gill rakers* = škružni nastavci, *gill filaments* = škružni filamenti, *breathing valve* = dišni zalistak, *pharyngeal valve* = ždrijelni zalistak, *pharyngeal jaws* = ždrijelne čeljusti, *oesophagus* = jednjak) (izvor: Clements i sur., 2017).

Ždrijelne čeljusti su opremljene snažnim mišićima, a sastoje se od vrlo čvrstih zubi. Nakon što oralne čeljusti odrade ulogu hvatanja plijena, ždrijelna čeljust odrađuje svoju ulogu mljevenja hrane do sitnih komadića (Berkovitz i Shellis, 2017). Oralne čeljusti papigača imaju značajnu ulogu u bioeroziji koja dovodi do razgradnje i slabljenja vapnenačkih struktura koraljnog grebena što može dovesti do određenih negativnih utjecaja po okoliš.

### 2.1.1. Utjecaj papigača na koraljne grebene (koralje)

Zelena grbava papigača (*Bolbometopon muricatum*, Valenciennes, 1840) je najpoznatija vrsta koja konzumira koraljne polipe, a ujedno je i najveća među papigačama; može doseći 130 centimetara ukupne dužine, te masu tijela od impresivnih 46 kilograma

(Froese i Pauly, 2006). Hrani se isključivo živim koraljima, odnosno polipima (Bellwood i Choat, 1990). Cijeli svoj život provede u okruženju koralja. Juvenilne jedinke borave u skrivenim područjima kako bi se zaštitile od predatora. Često ih se može pronaći u slojevima morske trave ili u staništima razgranatih koralja, dok se odrasle jedinke mogu pronaći u vanjskim lagunama i na morskim grebenima (Hamilton i sur., 2017). Vrsta je vrlo društvena, stoga nije iznenađujuće kada se udruže skupine zelenih grbavih papigača i zajedno kruže oko grebena u potrazi za hranom (Slika 4).



**Slika 4.** Skupina jedinki *Bolbometopon muricatum* u potrazi za koraljima (izvor: Gray, 2017).

*Bolbometopon muricatum* je ugrožena vrsta prvenstveno zbog odumiranja koraljnih grebena što je posljedica onečišćenja morskog okoliša, globalnog zatopljenja te ostalih antropogenih aktivnosti. Najugroženije su na područjima gdje nisu ograničene ribolovne aktivnosti i na mjestima gdje ne postoji nikakav nadzor nad plovilima. Vrsta *Bolbometopon muricatum* uklanja  $13,5 \text{ kg m}^{-2}$  živih koralja godišnje i time je dokazano značajni grabežljivac koralja i vjerojatno može utjecati na stope rasta koralja, na stope njihove smrtnosti, na oblik kolonije, kondiciju kolonije, te rasprostranjenost koralja (Bellwood i sur., 2003). Ako bi došlo do gotovo potpunog nestanka *B. muricatum* iz Mikronezije i Francuske Polinezije, to bi potencijalno rezultiralo negativnim promjenama u strukturi zajednica koralja, njihovoj biogeografiji i demografiji. Gubitkom glavnog grabežljivca te potencijalne ključne vrste, moglo bi doći do značajne promjene u strukturi zajednica koralja, a vrlo je velika vjerojatnost kako bi došlo do povećanja biomase brzorastućih oblika koji su otporni na predaciju (Bellwood i sur., 2003). Rodovi *Pocillopora* (Lamarck, 1816), *Acropora* (Oken, 1815) i

*Montipora* (Blainville, 1830) su brzorastući oblici koralja koji bi potencijalno mogli naglo povećati svoju biomasu nakon uklanjanja njihovih glavnih predatora (Bellwood i sur., 2003).

Značajan utjecaj imaju vrste koje se neposredno hrane polipima, jer one mogu biti uzrok velikih pomora koralja. Zabilježeno je kako smrtnost ličinki koralja prilikom naseljavanja na odgovarajući supstrat dostiže čak 99 %, a onaj mali postotak preživjelih još mora proći određene životne stadije kako bi postali adulti sposobni za razmnožavanje (Wilson i Harrison, 2005). To ukazuje na osjetljivost koralja, odnosno čitavog koraljnog grebena.

Dok pojedine vrste papigača neposredno ciljaju osjetljive polipe, ostatak vrsta konzumira biljni materijal (Bellwood, 1994). Upravo konzumacija biljnog materijala može pozitivno utjecati na koralje, odnosno na zdravlje koraljnog grebena. Riješavajući se algi s površina, papigače nesvjesno pomažu koraljima uklanjajući njihove glavne kompetitore za prostor (Hixon, 1997). Taj se proces naziva „prozračivanje” grebena i može dodatno potaknuti rast koralja i time poboljšati zdravlje čitave populacije. Nakon uklanjanja algi od strane njihovih predatora, nastali slobodni prostor nastanjuju mladi koralji te se počnu neometano razvijati. Juvenilni koralji su pokazali jasnu pozitivnu vezu s učestalosti konzumacije algi od strane papigača. Kada su alge koje inhibiraju rast koralja rijetke, povećava se količina juvenilnih koralja na čvrstim podlogama (Mumby i Steneck, 2018). Inhibicija ranih životnih stadija koralja od strane bentoskih algi je kritična za oporavak koralja i njihovu otpornost (Ponton i sur., 2011).

Sve su češći i ozbiljniji poremećaji koji uzrokuju velike pomore koralja, a neki od njih su praćeni kolonizacijom i dominacijom algi. Sposobnost koralja da se održavaju u staništima u kojima dominiraju alge ovisi o učincima algi na razvitak i preživljavanje juvenilnih koralja (Ponton i sur., 2011). Ova činjenica je dokazana kada se eksperimentalno procijenila kompeticija između algi i juvenilnih koralja *Porites astreoides* (Lamarck, 1816) te učinci algi na mlade koralje koji su izloženi predaciji od strane papigača na Kolumbijskom koraljnom grebenu (Ponton i sur., 2011). Bentoske alge su imale i pozitivan i negativan učinak na juvenilne koralje. Uklanjanjem algi, automatski se pospješio rast koralja, no uklanjanje algi oko mladih koralja je rezultiralo povećanom predacijom papigača nad koraljima. Nakon uklanjanja algi, 50 % koralja su pojele papigače, no nisu primjećeni ugrizi na jedinkama na kojima su alge ostale netaknute (Ponton i sur., 2011). Međutim, pokazalo se kako predacija papigača ima značajno manji utjecaj na preživljavanje koralja, odnosno njihova predacija nije rezultirala negativnim rastom niti jedne kolonije koralja. S druge strane, utjecaj algi na rast i preživljavanje koralja je nadmašio negativne utjecaje papigača (Ponton i sur., 2011).

Navedeni rezultati ukazuju na važnost biljojednih vrsta papigača (većina iz porodice Scaridae) i pokazuju kako njihova kontrola rasta zajednica algi ima utjecaj na cijeli sustav koraljnog grebena, odnosno imaju utjecaj na zdravlje čitavog grebenskog ekosustava. Svojom konzumacijom algi uklanjaju glavne kompetitore za prostor te na taj način omogućuju koraljima neometan razvitak. Nadalje, pospješuju cirkulaciju morske vode koja je neophodna za polipe koji grade koralje. Rezultati pokazuju kako papigače čija se ishrana sastoji isključivo od polipa, nemaju pretjerano negativan utjecaj na koralje jer se oni i dalje nastave razvijati nakon njihovih ugriza. Problem je pretežito estetske prirode jer su takvi ugrizi na koraljima vrlo uočljivi (Slika 5).



**Slika 5.** Ugrizi vrste *Bolbometopon muricatum* na koraljima (izvor: Gray, 2017).

### 2.1.2. Utjecaj papigača na morske spužve

Morske spužve imaju mali broj predatora. Morske kornjače su jedne od rijetkih životinja koje se prvenstveno hrane morskim spužvama. Jedini zabilježeni veliki predator morskih spužvi na Karibima je karetna želva (*Eretmochelys imbricata*, Linnaeus, 1766), te se pokazalo kako spužve čine veliki dio njihove prehrane (Meylan, 1988). Općenito gledano u svjetskim morima, osim morskih kornjača, predatori spužvi su neke vrste riba (Randall i Hartman, 1968), te neke vrste morskih puževa (Penney, 2013) i ostali manji organizmi koji se selektivno njima hrane.

Većina papigača se hrani cijanobakterijama i ostalim mikroskopskim autotrofnim endolitima (Clements i sur., 2017). Morske spužve često sadrže veliki broj simbionata, a oni

uključuju cijanobakterije, koje su ujedno i glavna hrana mnogim vrstama papigača, eukariotske rodofite, dijatomeje, dinoflagelate i klorofite (Rützler, 1990). Problem je što se neke cijanobakterije u velikim količinama nalaze unutar spužvi, a kako bi papigače došle do njih, moraju pregristi i uništiti spužvu (Wulff, 1997). Dokazano je kako biljojedne vrste poput papigača konzumiraju spužve u potrazi za svojom ciljanom hranom (Wulff, 1997). Spužve s grebena Guigalotupo (San Blas, Panama) su bile izložene lokalnim ribama za vrijeme istraživanja (Wulff, 1997). Ponašanje riba se tijekom istraživanja pažljivo pratilo, a zabilježeni rezultati su pokazali kako su spužve pojele ribe koje se smatraju biljojednim vrstama i to prvenstveno papigače iz roda *Sparisoma*: *S. aurofrenatum* (Valenciennes, 1840), *S. viride* (Bonnaterre, 1788), *S. chrysopterum* (Bloch, Schneider, 1801). Zabilježeno je kako su se neke papigače vraćale iznova kako bi zagrizle spužvu sve dok je nisu potpuno pojele (Wulff, 1997). Takva oštećenja po površinama živih jedinki mogu uvelike ugroziti organizam jer se on tada izlaže drugim potencijalnim predatorima i različitim bolestima koje mogu dovesti do njegovog uginuća.

Morske spužve nisu samo estetski privlačne strukture na koraljnim grebenima, niti su samo hrana papigačama i ostalim organizmima, već imaju mnoge važne uloge. Neke od temeljnih funkcija su: stabiliziranje podloge na kojoj su nastanjene, stvaranje grebena tako što proizvode sediment, osiguravanje mikrostaništa za brojne organizme, te pružanje zaštite od predatora i pomaganje u kruženju ugljika, silicija i dušika (Bell, 2008).

Važno je razumjeti uloge spužvi u morskom ekosustavu jer se na taj način može povezati utjecaj papigača na okoliš konzumacijom morskih spužvi. Vrste porodice Scaridae koje konzumiraju spužve mogu posredno uzrokovati velike neuravnoteženosti u čitavom ekosustavu. Ako pojedju velike količine spužvi, tada uklanjaju neke od glavnih stabilizatora koraljnog grebena, odnosno smanjuju čvrstoću karbonatne površine što ugrožava ostalu floru i faunu toga područja (Wulff, 2001). Nadalje, spužve imaju ulogu u recikliranju hranjivih tvari koje ulaze u primarnu proizvodnju, što je vrlo važna funkcija u kojoj hranjive tvari kruže od najnižih organizama sve do predatora na vrhu hranidbenog lanca (Wulff, 2001). Ako bi papigače pojele velike količine ovih važnih reciklažnih sustava, dogodile bi se velike promjene u čitavom ekosustavu. Morske spužve su poznate po svojoj nepravilnoj građi te posjeduju, neke vrste veći, a neke manji broj šupljina koje za male organizme predstavljaju sigurno utočište od predatora. Nerijetko će se u šupljinama spužvi zateći neki mali račić ili pokoja riba (Slika 6), a postoji i velik broj endosimbionta koji žive u spužvama.



**Slika 6.** *Epinephelus adscensionis* (Osbeck, 1765) u šupljini spužve (izvor: Coccaro, 2008).

Cijanobakterije su najvažnija skupina fotosintetskih simbionata spužvi te one mogu uzrokovati različite morfološke promjene kod njih (Taylor, 1973). One su sposobne fotosintetizirati velike količine kisika (do tri puta više kisika nego što troše) i stvaraju mnogo organske tvari koju dalje mogu konzumirati ostali organizmi (Bergquist, 1978). Takva opskrba staništa resursima je značajna za cijelu mrežu morskog ekosustava. Papigače bi pretjeranom ishranom spužvama mogle značajno poremetiti ravnotežu. Uništavajući spužve, uklanjaju njihove endosimbionte uključujući i cijanobakterije koje su važne za opskrbu okoliša resursima. Ako u okolišu nedostaje kisika i organske tvari, primarna proizvodnja se značajno smanjuje, čime dolazi do reducirane proizvodnje na svim sljedećim hranidbenim razinama sve do vršnog predatora. U ovom se slučaju utjecaj papigača ne odražava samo na područje koraljnog grebena, već na mnogo šire područje. Osim što se ugrožava opskrba kisikom i organskom tvari, smanjuje se stopa kruženja ugljika, silicija i dušika u čijem recikliranju spužve imaju značajnu ulogu (Bell, 2008).

Uklanjanje spužvi od strane porodice Scaridae ne mora nužno imati negativni ishod. Postoje vrste spužvi koje su vrlo invazivne zbog svoje velike sposobnosti širenja. Vrsta *Mycale grandis* (Gray, 1867) može rasti na različitim površinama pa čak i na površinama drugih organizama (Slika 7).



**Slika 7.** Vrsta morske spužve *Mycale grandis* (crveno) koja uspješno raste između dijelova koralja i na njegovim površinama (izvor: Johnson, 2018).

Nadalje, postoje vrste spužvi koje izlučuju korozivne tvari koje služe za probijanje tunela u stijenama, koraljima te ljušturama uginulih organizama (Ruppert i sur., 2004). Takve se jedinke vrlo brzo i uspješno šire. Sposobne su ukloniti i do metar karbonatnog materijala godišnje s grebena, ostavljajući u tom procesu vidljive usjeke (Bergquist, 1978). Promatrano iz ove perspektive, papigače bi istrebljivanjem ovakvih vrsta spužvi imale pozitivan učinak na ekosustav jer bi se riješile „parazitskih“ spužvi koje stvaraju pritisak na brojne vrste svojom invazivnom prirodom.

### **2.1.3. Utjecaj papigača na morske biljke**

Osim na spužvama i koraljima, ugrizi papigača su pronađeni i na epilitskim matriksima algi, makroalgama i morskim cvjetnicama (Clements i sur., 2017). Takvo ponašanje ovih riba nije začuđujuće zbog činjenice da se većina hrani biljnim materijalom. No ono što je izazvalo određena pitanja je činjenica da su ugrizi u velikom broju slučajeva ostavljeni na samo nekoliko mjesta po biljkama (Clements i sur., 2017). Kada se biljojedne ribe hrane, otrgnu ili cijelu biljku ili cijeli njezin dio (npr. filoid alge), a ne ostavljaju samo nekoliko ugriza (Slika 8).





**Slika 8.** Vidljivi ugrizi na smeđoj makroalgi *Padina gymnospora* ((Kützing) Sonder, 1871) koje je ostavila vrsta *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878) hraneći se epifitima koji su česti stanovnici na ovoj vrsti alge (izvor: Clements i sur., 2017).

Takvo ponašanje ukazuje na to, da ako papigače imaju mogućnost izbora, odabrat će nutritivno bogatije epifite umjesto vlaknastijih dijelova morskih biljaka (Clements i sur., 2017). Epifiti su svi organizmi koji nastanjuju površinu biljke. U morskom svijetu epifiti mogu biti: bakterije, alge, gljive, spužve, mješćićnice, mahovnjaci, praživotinje, različite vrste račića i beskralježnjaka, te ostale vrste sesilnih organizama koji nastanjuju površinu biljke (Thornber i sur., 2016). Velika je raznolikost epifita koji nastanjuju površinu neke morske biljke, što papigači može predstavljati pravi švedski stol visoke nutritivne vrijednosti. Zbog toga nije neobično što papigače ostavljaju samo nekoliko ugriza po biljci. One ciljano „počiste“ velike nakupine epifita, te kada ih istrijebe, prijeđu na drugo područje bogato ovim malim organizmima visoke hranjive vrijednosti.

#### **2.1.4. Utjecaj papigača na epilitske matrikse algi**

Epilitski matriksi algi su najzastupljenija bentoska komponenta na većini koraljnih grebena (Fricke i sur., 2011). Njih tvore zajednice različitih vrsta algi i cijanobakterija, a njihova visina i gustoća varira ovisno o sezoni, lokaciji i režimima biljojeda (Carpenter, 1986). Vrsta papigače koja se hrani isključivo epilitskim matriksima algi je *Sparisoma viride* (Slika 9).



**Slika 9.** Prikaz zubala vrste *Sparisoma viride* koje je odlično prilagođeno za struganje i iskopavanje algi (izvor: Nobs, 2022).

Ova vrsta je stanovnik koraljnih grebena od Bermuda do Brazila (Froese i Pauly, 2019). Hrani se struganjem i iskopavanjem epilimnih i endolitnih algi s karbonatnih supstrata. Vrsti *S. viride* odgovaraju zajednice algi, odnosno epilimski matriksi algi jer su oni bogati proteinima, sadrže visoku energetska vrijednost te tako zadovoljavaju sve metaboličke zahtjeve ove vrste (Bruggemann i sur., 1994).

Papigače su ključne za dinamiku koraljnih grebena, ali i drugih morskih ekosustava zbog svoje kontrole nad biomasom algi. Značajno je povećana stopa eutrofikacije algi zbog antropogenog utjecaja (npr. ispuštanje kanalizacija u more). Eutrofikacija je proces obogaćivanja mora hranjivim tvarima i mineralima, posebice ugljikom i fosforom. Nastaje kao posljedica povećane produktivnosti fitoplanktona koje je izazvano povećanom količinom hranjivih tvari u morskom okolišu (Chapin i sur., 2011). Ovaj proces pogoduje rastu i razvitku algi, posebice u plitkim područjima poput koraljnih grebena gdje imaju više dostupnog svjetla.

Nedostatak papigača bi rezultirao manjkom kontrole nad rastom algi čime bi moglo doći do nakupljanja obraštaja po površinama sesilnih organizama poput spužvi i koralja, a time bi se mogla smanjiti cirkulacija morske vode kroz njihove tjelesne otvore (Arnold i sur., 2010). Smanjena cirkulacija vode može dovesti do uginuća jedinke jer ona više ne dobiva dovoljnu količinu hranjivih tvari, niti su joj omogućene dovoljne količine kisika koje su potrebne za održavanje tjelesnih funkcija. Nadalje, nedostatak papigača koje se hrane

matriksima algi bi rezultiralo širenjem biljnog materijala koji bi prekrrio dostupne površine (Slika 10), što bi prigušilo ostalu floru tog područja (Arnold i sur., 2010).



**Slika 10.** Vrsta *Sparisoma viride* koja se hrani algama s obrasle površine (izvor: Shantz, 2020).

Važno je zaštititi populacije papigača u blizini matriksa algi kako bi nastavile kontrolirati njegov rast i širenje na okolna područja. Svojom ishranom nad algama, papigače imaju ulogu zaštitnika bioraznolikosti koraljnih grebena, ali i ostalih morskih ekosustava.

## **2.2. Bioerozija uzrokovana papigačama**

Koraljni grebeni su oblikovani dinamičkom korelacijom između procesa izgradnje i razgradnje. U procesu izgradnje je ključna kalcifikacija od strane algi i koralja, a u procesu razgradnje erozija koju uzrokuju fizički i/ili biološki agensi (Bellwood i sur., 2003). Na netaknutim koraljnim grebenima bioerozija je prvenstveno rezultat hranjenja papigača, a to je ujedno i glavni čimbenik koji utječe na strukturu koraljnog grebena (Hutchings, 1986). Gotovo se sva bioerozija na grebenima može pripisati samo jednoj vrsti papigača, a to je *Bolbometopon muricatum*, koja je ujedno i najveći bioeroder u porodici Scaridae. Sposobne su na godišnjoj razini progutati više od 5 tona grebenskog karbonata, od čega polovicu sačinjavaju živi koralji (Bellwood i sur., 2003). Ova vrsta ima značajan doprinos za grebenske ekosustave, a njena odsutnost može uzrokovati negativne promjene (Bellwood i sur., 2003).

Utjecaj papigača na bioeroziju se može procijeniti usporedbom sa stopama kalcifikacije, tj. sa stopama rasta grebena. Kalcifikacija se na koraljnim grebenima na godišnjoj razini obično procjenjuje na 3-10 kg m<sup>-2</sup>, no može se u nekim slučajevima približiti i do 35 kg m<sup>-2</sup>, s najvećom razinom na vrhovima grebena koji su okrenuti prema otvorenom moru, odnosno okrenuti su od obale (Barnes i Chalker, 1990). Procijenjeno je kako je gotova sva bioerozija na grebenima uzrokovana od strane papigača (Hutchings, 1986), stoga gubitak ovih bioerodirajućih vrsta može uzrokovati dugoročne posljedice. Očekuje se kako će gubitak erozije od strane papigača rezultirati strukturnom nestabilnošću, zato što će erozijskom aktivnošću početi dominirati fizički procesi (npr. utjecaj povremenih oluja) i/ili invazivna erozija uzrokovana od strane organizama poput ježinaca koji buše rupe i stvaraju kanale u grebenu (Bellwood i sur., 2003). Odsutnost papigača može značajno narušiti procese oporavka jer njihovim gubitkom dolazi do smanjenja otpornosti morskog ekosustava (Nyström i sur., 2000; Lyons i Schwartz, 2001).

Utjecaj bioerozije od strane vrste *B. muricatum* se razlikuje od utjecaja drugih oblika poremećaja poput ciklona ili oluja (Connell i sur., 1997; Nyström i sur., 2000) jer je utjecaj papigače konzistentan, a ne periodičan. Bioerozija uzrokovana papigačama neposredno pridonosi i gubitku karbonata iz grebena i stvaranju susjednih slojeva sedimenta (Bellwood, 1995). Raspodjela 32,3 kg m<sup>-2</sup> po godini (procijenjena srednja stopa erozije na vrhovima grebena) strukturnih karbonata kao sedimenata će imati značajan utjecaj na strukturu staništa okolnih područja (Bellwood i sur., 2003).

*Bolbometopon muricatum* je posebno osjetljiva na aktivnosti podvodnog ribolova (Dalzell i sur., 1996). Mala je količina zaštićenih ribolovnih područja u zonama s intenzivnim ribolovom, stoga nije iznenađujuće kako rezervati pokazuju malo pozitivnih učinaka na brojnost papigača (Russ i Alcala, 1998). Ako su koraljni grebeni globalni sustav ranog upozoravanja (O'Neil i Oppenheimer, 2002), onda sudbina papigača postaje kritično pitanje. Glavni proces u morskim ekosustavima Indo-Pacifičkih koraljnih grebena je upravo bioerozija nastala aktivnošću papigača, a stope erozije uglavnom odgovaraju maksimalnim procijenjenim razinama kalcifikacije (Bellwood i sur., 2003).

Nažalost, ljudska aktivnost je desetkovala papigače u mnogim područjima, zato je prisutan potencijal za velike i brojne poremećaje u procesima koji se odvijaju na koraljnim grebenima. Veliki proces u morskom ekosustavu može biti oblikovan aktivnostima od strane samo jedne vrste, unatoč velikoj bioraznolikosti koraljnih grebena koji je sposoban prihvatiti više od tisuću različitih vrsta riba. Odličan primjer za navedeno bi bio utjecaj bioerodirajućih

papigača na cijeli ekosustav koraljnih grebena na kojemu obitava na tisuće različitih biljnih i životinjskih vrsta. Navedeni primjer je dokaz ranjivosti ekosustava i naglašava potrebu očuvanja papigača, ali i ostalih vrsta koji su stanovnici određenih morskih ekosustava (Purvis i Hector, 2000; Paine, 2002; Vanni i sur., 2002).

### **2.3. Proizvodnja sedimenta od strane papigača**

Morski sedimenti potječu iz velikog broja izvora. Mogu nastati proizvodnjom od strane organizama, bioerozijom ili se mogu unijeti iz kopnenih izvora (Browne i sur., 2013). Prisutni su na svim koraljnim grebenima, no u pretjeranoj količini mogu uzrokovati štetne ekološke učinke. Povećanju količine sedimenta pridonose unosi iz kopnenih izvora (McCulloch i sur., 2003), te obalne aktivnosti poput jaružanja (Erfemeijer i sur., 2012). Taloženje velikih količina sedimenata po površini sesilnih organizama može dovesti do začepljenja njihovih otvora i pora, te može smanjiti protok morske vode što može rezultirati uginućem organizma. Nadalje, sedimenti mogu smanjiti stopu taloženja koralja na čvrstu podlogu (Birrell i sur., 2005), te stope hranjenja biljojednih vrsta riba i detritivora (Gordon i sur., 2015) što može ugroziti njihovu ključnu ulogu u ekosustavu.

Papigače su glavni bioerodirajući organizmi koraljnog grebena. Na unutrašnjim (zatvorenim) stranama grebena proizvode oko  $10 \text{ g/m}^2$  sedimenta po danu. Zajednice papigača na vanjskoj strani grebena (strana okrenuta od obale) proizvode otprilike  $88 \text{ g/m}^2$  sedimenta po danu (Tebbett i sur., 2017). To je vrlo mala brojka uspoređujući je s količinom sedimenta koja se nalazi na epilitskom matriksu algi u unutrašnjoj strani grebena koja sadrži  $220 \text{ g/m}^2$  sedimenta (Tebbett i sur., 2017). Epilitski matriks algi je stalna komponenta koraljnih grebena te služi kao primarna površina za ishranu grebenskih riba. Takav matriks je građen od travnatih algi, mikrobnih komponenti, anorganskog materijala i detritusa koji može sačinjavati od 10 % do 78 % od ukupne organske tvari prisutne u matriksu (Wilson i sur., 2003). Značajnu količinu sedimenta proizvodi vrsta *B. muricatum* koja je stalni stanovnik koraljnih grebena (Tebbett i sur., 2017). Iako je velik unos sedimenta, mala će se količina zadržati unutar epilitskog matriksa algi jer je vanjska strana koraljnog grebena (ona koja je okrenuta prema otvorenom moru) stalno izložena utjecaju valova i povezanim hidrodinamičkim aktivnostima (Crossman i sur., 2001; Bellwood i Wainwright, 2001). Zbog

toga će većina sedimenta koja je proizvedena na grebenu biti transportirana prije nego što se uspije ugraditi u matriks algi.

Papigače proizvode sediment tako što svojim ždrijelnim čeljustima usitne hranu na vrlo sitne komadiće te sav neprobavljeni materijal izlazi s fecesom (Tebbett i sur., 2017). Kako su papigače strugači i kopači supstrata, često se u njihovoj ciljanoj hrani mogu pronaći komadi supstrata koji nakon što je usitnjen, pridonosi stvaranju finih sedimenata. Taloženje sedimenta nastalog aktivnošću papigača se najviše odvija u području unutrašnje strane grebena (područje od obale do najvišeg vrha grebena), u usporedbi s najvišim točkama grebena na svim lokacijama širom kontinentalnog pojasa (Hoey i Bellwood, 2008). Nadalje, zabilježeno je kako papigače proizvode više sedimenta na vrhovima grebena, nego na zaštićenim, unutrašnjim područjima (Hoey i Bellwood, 2008). Ti se sedimenti sastoje od krupnijih zrna (Hoey i Bellwood, 2008), što ukazuje na veći utjecaj hidrodinamičkih aktivnosti koje ne dopuštaju da se taloži fini sediment. Papigače ispuštaju sediment izravno u vodeni stupac zajedno s fecesom (Slika 11) i time pomažu transportu finog sedimenta u okoliš. U tom procesu značajnu ulogu ima hidrodinamika koja može transportirati takav materijal 100 metara dalje od točke ispuštanja. Sediment transportom često završi na zaštićenim, zatvorenim stranama grebena (Bellwood, 1996).



**Slika 11.** Jedinka *Bolbometopon muricatum* koja istovremeno ispušta feces i fini sediment u morski okoliš (izvor: Gray, 2017).

Većina proizvedenog sedimenta završi na morskom dnu, no jedan dio ulazi u sastav otoka. Otoci koji su u potpunosti nastali od sedimenta koji dolazi od okolnih koraljnih

grebena se nazivaju grebenskim otocima (engl. *reef islands*). Područje koje je cijenjena turistička atrakcija upravo zbog svojih grebenskih otoka su Maldivi (država u Južnoj Aziji). Istraživanja pokazuju kako su papigače glavni proizvođači sedimenta na Maldivima na području oko otoka Vakkaru (Perry i sur., 2012). Zaslužne su za više od 85 % ukupne proizvodnje sedimenta na 5,7 kg po m<sup>2</sup>, a za ostatak proizvodnje su uglavnom zaslužne alge iz roda *Halimeda* (Lamouroux, 1812). Papigače uglavnom stvaraju finiji sediment, a alge iz roda *Halimeda* stvaraju nešto krupnija zrna (Perry i sur., 2012). U sastav grebenskih otoka u manjoj količini ulaze veća zrna koja proizvode alge, a glavninu otoka grade fina zrna nastala od koralja (~60 % otočne komponente). Ostatak sedimenta proizvode endolitske spužve, mekušci, ježinci, krednjaci i dr., no te su količine gotovo zanemarive u usporedbi s papigačama (Tablica 1).

**Tablica 1.** Ukupno stvaranje novog sedimenta i udio doprinosa (izvor: Perry i sur., 2015).

	Unutrašnja (zaštićena) strana grebena		Vanjska (nezaštićena) strana grebena	
	Razina proizvodnje sedimenta (G)	Postotak nove razine proizvodnje sedimenta	Nova razina proizvodnje sedimenta (G)	Postotak nove razine proizvodnje sedimenta
Papigače koje stružu po supstratu	0,08	1,40	0,07	3,68
Papigače koje iskopavaju supstrat	4,85	84,94	1,48	77,89
Halimeda	0,50	8,76	0,18	9,47
Endolitske spužve	0,20	3,50	0,10	5,26
Ostalo (mekušci, ježinci, krednjaci)	0,08	1,40	0,07	3,68
<b>Ukupni novi sediment</b>	<b>5,71</b>		<b>1,90</b>	

Bilješka: G je oznaka za proizvodnju sedimenta ( $G = \text{kg CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{ godina}^{-1}$ ).

Papigače se prema načinu hranjenja mogu podijeliti na „kopače“ i „strugače“. „Kopači“ prilikom hranjenja iskopavaju sediment i proizvode značajno veće količine sedimenta nego papigače „strugači“, odnosno one koje stružu po površinama u potrazi za hranom (Perry i sur., 2012). Nadalje, zabilježena je veća stopa proizvodnje sedimenta na

unutrašnjoj (zaštićenoj) strani grebena (područje od najvišeg vrha grebena do otoka), nego na području vanjske (nezaštićene) strane grebena, odnosno strane koja je okrenuta od otoka prema otvorenom moru (Tablica 1). Papigače „strugači“ na unutrašnjoj i vanjskoj strani grebena stvaraju gotovo jednake količine sedimenta, no papigače „kopači“ jasno pokazuju veću stopu proizvodnje sedimenta na unutrašnjoj strani grebena (Tablica 1). Ukupne procijenjene količine novog sedimenta iznose 5,71 G ( $G = \text{kg CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{ godina}^{-1}$ ) na unutrašnjoj strani grebena, te 1,90 G na vanjskoj strani. Navedene količine iznose približno 685 000 kg (ili  $370 \text{ m}^3$ ) nove proizvodnje sedimenta svake godine.

Na područjima oko Vakkarua gdje dominira samo fini, namreškani pijesak na morskom dnu, a gdje nema zabilježenih živih koralja, nisu uočene niti populacije papigača (Perry i sur., 2015) koje bi sudjelovale u stvaranju sedimenta potrebnog grebentskim otocima. Alge iz roda *Halimeda* i koralji su glavni elementi morskog ekosustava oko otoka Vakkaru koji pridonose stvaranju različitih veličina zrna sedimenta (Perry i sur., 2015).

Kontinuirano stvaranje sedimenta je ključno za održavanje grebentskih otoka (Perry i sur., 2012). Posebnu prijetnju ovakvim područjima predstavljaju utjecaji klimatskih promjena jer one prvenstveno pridonose povišenju razine mora, a ovakvi su otoci vrlo niski i rijetko prelaze 3 metra nadmorske visine (Woodroffe, 2008; Perry i sur., 2012). Osim prijetnje od poplavlivanja, veliku prijetnju predstavlja nestabilna struktura otoka što je rezultat njegove građe od sitnih zrna sedimenta (podložni su djelovanju valova). Nadalje, smanjenje populacija papigača (pretjerani izlov ili migracije) bi rezultiralo smanjenom količinom sedimenta koji je potreban za održavanje strukture grebentskih otoka (Perry i sur., 2012). Stvarajući više od 85 % ukupne količine novog sedimenta, papigače su ključne za područje oko otoka Vakkaru, ali i za ostala područja koja su građena na sličan način. Najbrojnije su na područjima koja su gusto naseljena koraljima, stoga je takva područja potrebno strogo zaštititi. Također je potrebno očuvati zdravlje populacija papigača jer su upravo one najviše zaslužne za stvaranje tropskih grebentskih otoka kao što je otok Vakkaru (Slika 12).





**Slika 12.** Grebenski otok Vakkaru (izvor: Anonimus, 2022).

### 3. ZAKLJUČAK

Potrebno je mnogo više pažnje posvetiti kompleksnim morskim ekosustavima i održavanju njihove stabilnosti. Uklanjanjem ključne vrste određenog ekosustava, narušit će se prirodno stvorena ravnoteža što može uzrokovati brojne negativne posljedice po okoliš. Papigače su sve ugroženija skupina riba ponajviše zbog pretjeranog izlova i onečišćenja morskog okoliša. Antropogeni utjecaj stvara pritisak na ovu porodicu riba koja predstavlja ključnu vrstu u određenim morskim ekosustavima, posebice na koraljnim grebenima.

Papigače imaju ključnu ulogu u bioeroziji; svojim načinom ishrane djeluju kao bioeroderi koji uklanjaju biljni materijal i dio supstrata, a stvaraju fini sediment koji se dalje transportira. Takav sediment dijelom završi na morskom dnu ili u matriksu algi, a ostatak se ugrađuje u strukturu tropskih grebenschkih otoka. Smanjenje biomase papigača bi na tropskim područjima rezultiralo manjom proizvodnjom sedimenta što bi negativno utjecalo na strukturu grebenschkih otoka. Nadalje, povećala bi se biomasa algi koje mogu biti vrlo invazivne, a kao takve su sposobne rasti na raznim površinama. Alge bi okupirale dostupne površine te bi stvarale pritisak na brojne sesilne organizme koji naseljavaju područje grebena i okolna područja što bi rezultiralo velikim pomorom takvih organizama.

Papigače imaju i određenih negativnih utjecaja po okoliš, no oni su gotovo zanemarivi. One kontroliraju rast algi u područjima na kojima obitavaju, no ako dođe do nedostatka dostupne hrane, doći će do pretjerane konzumacije algi, a time mogu potpuno ogoliti površine. Prilikom traženja hrane mogu iskopati velike količine supstrata što ugrožava stabilnost površine (najčešće karbonatnih struktura), a mogu uzrokovati velika oštećenja organizama, kao npr. prilikom hranjenja spužvama.

Papigačama je potrebno posvetiti mnogo više pažnje, posebice nakon saznanja kako su svake godine sve ugroženije. One predstavljaju ključne vrste područja na kojima obitavaju, posebice na već ugroženim koraljnim grebenima, te kao takve imaju ulogu stabilizatora čitavog morskog ekosustava. Smanjenje brojnosti populacije papigača bi rezultiralo brojnim negativnim promjenama u ekosustavu od kojih bi neke bile nepovratne. Stoga je jasno kako je nužno održavati stabilno stanje populacija papigača u cilju održavanja zdravlja morskih ekosustava u kojima obitavaju.

## 4. LITERATURA

- Anonimus 2022. Vakkaru Maldives. Maldives Magazine. Dostupno sa: <https://maldives-magazine.com/vakkaru.htm>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Arnold SN, Steneck RS, Mumby PJ. 2010. Running the gauntlet: Inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 414: 91-105.
- Barnes DJ, Chalker BE. 1990. Calcification and photo-synthesis in reef-building corals and algae. U: Dubinsky Z. (ur.) *Coral Reefs: Eco-systems of the World*. Elsevier, Amsterdam: 109-131.
- Bell J. 2008. Functional Roles of Sponges. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 79(3): 341-353.
- Bellwood DR, Choat HJ. 1990. A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes*, 28(1): 189-214.
- Bellwood DR, Hoey SA, Choat HJ. 2003. Limited functional redundancy in high diversity systems: Resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology letters*, 6(4): 281-285.
- Bellwood DR, Wainwright PC. 2001. Locomotion in labrid fishes: Implications for habitat use and cross-shelf biogeography on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 20(2): 139-150.
- Bellwood DR. 1994. A phylogenetic study of the parrotfish family Scaridae (Pisces: Labroidea), with a revision of genera. *Records of the Australian Museum, Supplement*, 20: 1-86.
- Bellwood DR. 1995. Carbonate transport and within reef patterns of bioerosion and sediment release by parrotfishes (family Scaridae) on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 117(1/3): 127-136.
- Bellwood DR. 1996. Production and reworking of sediment by parrotfishes (family Scaridae) on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology*, 125: 795-800.
- Bergquist PR. 1978. U: Bergquist PR. (ur.) *Sponges*. University of California Press, 268.
- Berkovitz B, Shellis P. 2017. Osteichthyes. U: Berkovitz B. (ur.) *The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates*. Academic Press, Elsevier, 354.

- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL. 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bulletin*, 51(1 – 4): 408-414.
- Browne NK, Smithers S, Perry CT. 2013. Carbonate and terrigenous sediment budgets for two inshore turbid reefs on the central Great Barrier. *Marine Geology*, 346: 101-123.
- Bruggemann HJ, van Oppen MJH, Breeman AM. 1994. Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. I. Food selection in different, socially determined habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 106(1/2): 41-55.
- Carpenter KE, Barber PH, Crandall ED, Ablan LC, Ambariyanto A, Mahadirka GN, Matsumoto MMB, Antonette M, Meñez J, Santos MD, Starger CJ, Toha HAA. 2011. Comparative Phylogeography of the Coral Triangle and Implications for Marine Management. *Journal of Marine Sciences*, 2011: 1-14.
- Carpenter RC. 1986. Partitioning Herbivory and Its Effects on Coral Reef Algal Communities. *Ecological Monographs*, 56(4): 345-364.
- Chapin III SF, Matson PA, Vitousek PM. 2011. „Glossary“. U: Chapin III SF. (ur.) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York, 529.
- Clements KD, Tribollet A, Choat HJ, Piché J, German DP. 2017. Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: Multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120: 729-751.
- Coccaro C. 2008. Rockhind in sponge. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), Ocean Exploration. Dostupno sa: <https://oceanexplorer.noaa.gov/explorations/08bonaire/logs/jan24/jan24.html>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Connell JH, Hughes TP, Wallace CC. 1997. A 30-Year Study of Coral Abundance, Recruitment, and Disturbance at Several Scales in Space and Time. *Ecological Monographs*, 67(4): 461-488.
- Crossman DJ, Choat HJ, Clements KD, Hardy T. 2001. Detritus as Food for Grazing Fishes on Coral Reefs. *Limnology and Oceanography*, 46(7): 1596-1605.
- Dalzell P, Adams T, Polunin N. 1996. Coastal fisheries in the Pacific Islands. *Oceanography and Marine Biology*, 34: 395-531.
- Erfteimeijer PLA, Riegl B, Hoeksema BW, Todd PA. 2012. Environmental impacts of dredging and other sediment disturbances on corals: A review. *Marine Pollution Bulletin*, 64(9): 1737-1765.

- Fricke A, Teichberg M, Beilfuss S, Bischof K. 2011. Succession patterns in algal turf vegetation on a Caribbean coral reef. *Botanica Marina*, 54(2): 111-126.
- Froese R., Pauly D. 2006. *Bolbometopon muricatum*. FishBase. Dostupno sa: <https://fishbase.mnhn.fr/summary/Bolbometopon-muricatum.html>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Froese R., Pauly D. 2019. *Sparisoma viride*. FishBase. Dostupno sa: <https://fishbase.mnhn.fr/summary/Sparisoma-viride.html>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Glynn PW, Manzello DP. 2015. Bioerosion and Coral Reef Growth: A Dynamic Balance. U: Birkeland C. (ur.), *Coral Reefs in the Anthropocene*: 66-97.
- Gordon SE, Goatley C, Bellwood DR. 2015. Low-quality sediments deter grazing by the parrotfish *Scarus rivulatus* on inner-shelf reefs. *Coral Reefs*, 35: 285-291.
- Gray AE. 2017. A Fish That Shapes The Reef. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). Dostupno sa: <https://www.fisheries.noaa.gov/science-blog/fish-shapes-reef>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Hamilton RJ, Almany GR, Brown CJ, Pita J, Peterson NA, Choat HJ. 2017. Logging degrades nursery habitat for an iconic coral reef fish. *Biological Conservation*, 210(A): 273-280.
- Hixon MA. 1997. Effects of Reef Fishes on Corals and Algae: U: Birkeland C. (ur.), *Life and Death of Coral Reefs*. Chapman i Hall, New York: 230-248.
- Hoey AS, Bellwood DR. 2008. Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 27(1): 37-47.
- Hutchings P. 1986. Biological destruction of coral reefs. *Coral Reefs*, 4(4): 239-252.
- Johnson R. 2018. *Mycale grandis*. iNaturalist.ca. Dostupno sa: <https://inaturalist.ca/photos/20428399>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Lyons KG, Schwartz MW. 2001. Rare species loss altersecosystem function – Invasion resistance. *Ecology Letters*, 4: 358-365.
- McCulloch M, Fallon S, Wyndham T, Hendy E, Lough J, Barnes D. 2003. Coral record of increased sediment flux to the inner Great Barrier Reef since European settlement. *Nature*, 421(6924): 727-730.
- Meylan A. 1988. Spongivory in Hawksbill Turtles: A Diet of Glass. *Science*, 239(4838): 393-395.
- Mumby PJ, Steneck RS. 2018. Paradigm Lost: Dynamic Nutrients and Missing Detritus on Coral Reefs. *BioScience*, 68(7): 487-495.

- Nobs M. 2022. Dentist appointment. Scubashooters. Dostupno sa: <https://www.scubashooters.net/photographer.php?act=photoview&idphoto=62162>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Nyström M, Folke C, Moberg F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 413-417.
- O'Neill BC, Oppenheimer M. 2002. Dangerous climate impacts and the Kyoto protocol. *Science*, 296(5575): 1971-1972.
- Paine RT. 2002. Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science*, 296(5568): 736-739.
- Parenti P, Randall JE. 2011. Checklist of the families Labridae and Scaridae: An update. *Smithiana Bulletin*, 13: 29-44.
- Penney BK. 2013. How specialized are the diets of Northeastern Pacific sponge-eating dorid nudibranchs? *Journal of Molluscan Studies*, 79(1): 64-73.
- Perry CT, Edinger EN, Kench P, Murphy GN, Mumby P, Steneck RS, Smithers S. 2012. Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: A new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs*, 31(3): 853-868.
- Perry CT, Kench PS, O'Leary MJ, Morgan KM, Januchowski-Hartley F. 2015. Linking reef ecology to island building: Parrotfish identified as major producers of island-building sediment in the Maldives. *Geology*, 43(6): 503-506.
- Ponton VD, Diaz-Pulido G, McCook LJ, Rangel-Campo A. 2011. Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series*, 421: 109-115.
- Purvis A, Hector A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783): 212-219.
- Randall JE, Hartman DW. 1968. Sponge-feeding fishes of the West Indies. *Marine Biology*, 1: 216-225.
- Ruppert EE, Fox RS, Barnes RD. 2004. *A Functional Evolutionary Approach*. U: Ruppert EE. (ur.), *Invertebrate Zoology*, str: 76-97.
- Russ GR, Alcala AC. 1998. Natural fishing experiments in marine reserves 1983–1993: roles of life history and fishing intensity in family responses. *Coral Reefs*, 17: 399-416.
- Rützler K. 1990. *Associations between Caribbean Sponges and Photosynthetic Organisms*. U: Rützler K. (ur.) *New Perspectives in Sponge Biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., str: 455-466.

- Sale P. 1991. The Ecology of Fishes on Coral Reefs. U: Sale P. (ur.), The Ecology of Fishes on Coral Reefs. Academic Press, San Diego, str: 3-15.
- Shantz A. 2020. A stoplight parrotfish feeding on algae. Eberly College of Science. Dostupno sa: <https://science.psu.edu/news/Shantz1-2020>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Sutton A. 2022. Tricolor parrotfish-facts and photographs. Seaunseen. Dostupno sa: <https://seaunseen.com/tricolor-parrotfish/>, pristupljeno: svibanj, 2023.
- Taylor DL. 1973. Algal Symbionts of Invertebrates. Annual Review of Microbiology, 27: 171-188.
- Tebbett SB, Goatley C, Bellwood DR. 2017. Algal Turf Sediments and Sediment Production by Parrotfishes across the Continental Shelf of the Northern Great Barrier Reef. Plos One, 12(1): 1-17.
- Thornber C, Jones E, Thomsen MS. 2016. Epibiont-Marine Macrophyte Assemblages. U: Olafsson E. (ur.), Marine Macrophytes as Foundation Species: CRC Press, str: 43-75.
- Vanni MJ, Flecker AS, Hood JM, Headworth JL. 2002. Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: Linking species identity and ecosystem processes. Ecology Letters, 5(2): 285-293.
- Wainwright PC. i Price SA. 2017. Innovation and Diversity of the Feeding Mechanism in Parrotfishes. U: Hoey AS, Bonaldo RM. 2018. (ur.) Biology of parrotfishes. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, 420.
- Wilson JR, Harrison LP. 2005. Post-settlement mortality and growth of newly settled reef corals in a subtropical environment. Coral Reefs, 24(3): 418-421.
- Wilson SK, Bellwood DR, Choat HJ, Furnas M. 2003. Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. Oceanography and Marine Biology, 41: 279-309.
- Woodroffe C. 2008. Reef-island Topography and the Vulnerability of Atolls to Sea-Level Rise. Global and Planetary Change, 62(1): 77-96.
- Wulff JL. 1997. Parrotfish predation on cryptic sponges of Caribbean coral reefs. Marine Biology, 129: 41-52.
- Wulff JL. 2001. Assessing and monitoring coral reef sponges: Why and how? Bulletin of Marine Science, 69(2): 831-846.